

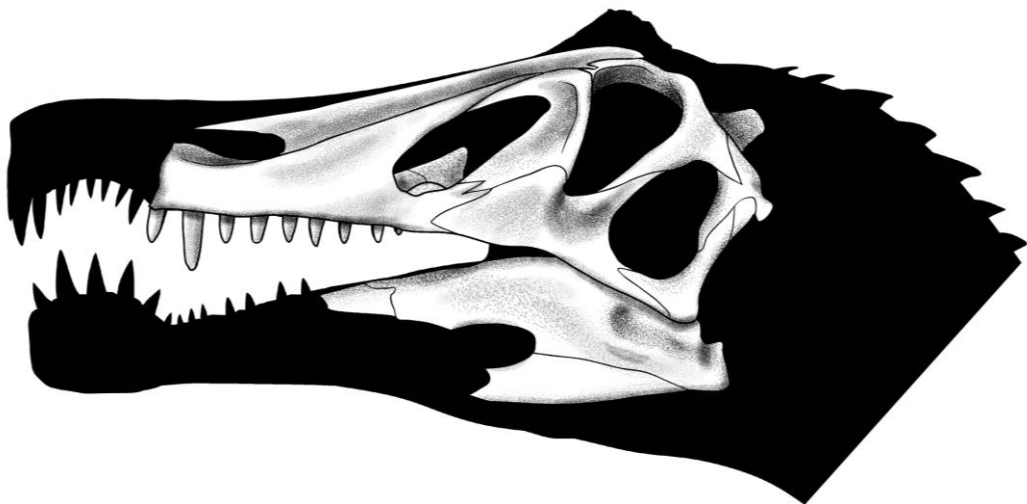
**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**CONTRIBUIÇÕES À PALEONTOLOGIA DE TERÓPODES NÃO-AVIANOS DO  
MESOCRETÁCEO DO NORDESTE DO BRASIL**

**MARCOS ANDRÉ FONTENELE SALES**

**ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz**

**Volume I**



**Porto Alegre – 2017**

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

**CONTRIBUIÇÕES À PALEONTOLOGIA DE TERÓPODES NÃO-AVIANOS DO  
MESOCRETÁCEO DO NORDESTE DO BRASIL**

MARCOS ANDRÉ FONTENELE SALES

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner – Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro

Profa. Dr. Felipe Lima Pinheiro – Departamento de Biologia, Universidade Federal do Pampa, Rio Grande do Sul

Prof. Dr. Marco Brandalise de Andrade – Departamento de Biodiversidade e Ecologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul

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

Porto Alegre – 2017

### CIP - Catalogação na Publicação

Sales, Marcos André Fontenele

Contribuições à Paleontologia de terópodes não-  
avianos do mesocretáceo do Nordeste do Brasil /  
Marcos André Fontenele Sales. -- 2017.

336 f.

Orientador: Cesar Leandro Schultz.

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

1. Theropoda. 2. Cretáceo. 3. Taxonomia. 4.  
Paleoecologia. 5. Paleobiogeografia. I. Schultz,  
Cesar Leandro, orient. II. Título.

Dedicado a todos que, de uma forma ou de outra, sonharam esse sonho comigo.

## AGRADECIMENTOS

A Deus.

Ao Professor Cesar Schultz (UFRGS), pela orientação recebida desde 2011, com a qual muito aprendi. Com ele, pude aprimorar o meu pensar crítico sobre a ciência e a realidade acadêmica, especialmente ao longo do Doutorado. É algo que carregarei comigo por toda a vida. Ainda referente à pós-graduação, agradeço ao apoio financeiro proporcionado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), mediante bolsa de doutorado, e pelo Deu Deutscher Akademischer Austauschdienst (DAAD), mediante auxílio para pesquisa e estadia na Alemanha. Sem esse suporte, certamente muitos dos objetivos não teriam sido alcançados. Minha gratidão se estende ainda a The Jurassic Foundation, pelo recurso cedido para pesquisas com dinossauros.

Aos membros da banca examinadora da tese, por aceitarem o convite e a (árdua?) tarefa de avaliar o presente documento. Saibam que, por ter plena ciência dos méritos acadêmicos de todos, é que tenho a mais verdadeira perspectiva de poder obter novos aprendizados por meio das contribuições de vocês.

Às professoras Bianca Mastrantônio (UFRGS), Marina Soares (UFRGS) e Paula Dentzien-Dias (Universidade Federal de Rio Grande, FURG), pelas contribuições feitas junto ao projeto executado na condição de avaliadoras durante o exame de qualificação. Não deixarei de lembrar das considerações feitas com o carinho que lhes são habituais e procurarei me espelhar em vocês quando estiver em ocasiões semelhantes.

Aos curadores e técnicos das coleções científicas visitadas: Oliver Rauhut (Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie); Flávia Figueiredo (Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro); Cristiano Dal Sasso (Museo delle Scienze Naturali di Milano); Alexander Kellner, Deisi Henriques, Luciana Carvalho e Sergio Azevedo (Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro); Daniela Schwarz (Museum für Naturkunde); Ronan Allain (Muséum National d'Histoire Naturelle); Eberhard Frey (Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe); Rainer Schoch (Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart); Juliana Leme (Universidade de São Paulo); Manuel Medeiros

(Universidade Federal do Maranhão). Agradeço-os pela permissão para estudo concedida e pelo suporte proporcionado. A R. Schoch, agradeço, em particular, por ter sido meu supervisor na Alemanha durante a vigência do auxílio financeiro do DAAD. Jamais esquecerei a sua receptividade e acolhida em Stuttgart. Também estendo minha gratidão especial a M. Medeiros pela cordialidade, pela confiança em mim depositada e pelo incentivo de sempre.

À minha família, onipresente na minha vida seja física ou mentalmente e minha maior inspiração. O que eu sou e o que alcancei se deve muito à compreensão e o apoio dela que nunca me faltaram. Agradeço a ela especialmente pela liberdade que sempre me foi dada para perseguir cada sonho meu desde o princípio.

A Ednilce Batista (Universidade Federal do Ceará, UFC), pelo companheirismo e apoio que muito tem me impulsionado ao longo dos últimos dois anos. Agradeço-a também pelas nossas conversas desde o princípio, que foram, durante a difícil época da qualificação, minha alegria logo antes de dormir e a mais doce das expectativas pelo dia seguinte.

A todos os docentes que tive ao longo desse Doutorado: André de Borba (Universidade Federal de Santa Maria), Augusto Ferrari (FURG), Jennifer Botha-Brink (National Museum), Jocelia Grazia (UFRGS), Julia Desojo (Universidad Nacional de La Plata), Karin Goldberg (UFRGS), Leo Hartmann (UFRGS), Luis Campos (UFRGS), Luis Malabarba (UFRGS), Márcio Martins (UFRGS), Rodrigo Cambará (Universidade Estadual do Rio Grande do Sul), Rualdo Menegat (UFRGS), Sergio Martínez (Universidad de La Republica). Obrigado pelas lições transmitidas, experiências compartilhadas e puxões de orelhas, que me ajudaram a crescer como profissional e pessoa. Minha formação e história acadêmica inevitavelmente (e felizmente) traz muito de cada um de vocês.

Aos colegas de profissão e/ou amigos de Laboratório de Paleovertebrados: Adriana Strapasson, Agustín Martinelli, Alessandra Boos, Ana Brust, Ana Quezado, Ana Ilha, Andressa Paim, Brodsky Macedo, Bruno Horn, Camila Mello, Clara Heinrich, Daniel Fortier, Darival Ferreira, David Silva, Elisabete Dassie, Esther Pinheiro, Fábio Veiga, Felipe Pinheiro, Flávio Pretto, Heitor Francischini, Juan Cisneros, Leonardo Kerber, Marcel Lacerda, Matias Ritter, Maurício Schmitt, Paulo

Romo de Vivar, Pedro Morais, Pedro Xavier, Tiago Raugust, Tomaz Melo, Victor Pauliv, Voltaire Paes, entre outros. Agradeço demais pela sincera amizade, pelo apoio e coleguismo que ajudaram a tornar o ambiente profissional bem mais familiar, especialmente durante as celebrações no Paleoterraço (que Deus o tenha). A A. Martinelli, B. Horn, H. Francischini e M. Lacerda, agradeço ainda por todos os projetos e artigos tocados em conjunto, o que me fez ter a certeza de que, dentro da vida acadêmica, não há nada melhor do que fazer ciência na companhia dos amigos. A M. Lacerda, agradeço em particular por ter acompanhado minha história em Porto Alegre tão de perto desde o começo, testemunhando e participando dos momentos mais importantes, incluindo a estada na Alemanha.

A Renata Cunha, pelas paleoartes de sua autoria que engrandeceram os artigos produzidos e ilustram a capa dos dois volumes desta tese. Sou um grande fã do seu trabalho, Renata!

Aos amigos e vizinhos de Housing e amigos de fora do ambiente profissional que deixo em Porto Alegre, obrigado por terem sido minha família nessa cidade. Vocês fizeram de Porto Alegre o lugar ideal para que o pudesse correr atrás do que sempre quis. Ao casal Eunice e Carlos Rosa, agradeço mais uma vez por sempre me receber bem e por ter zelado por minha saúde nesses últimos seis anos. Certamente, sem vocês, eu teria estado em sérios apuros! A Felipe Bezerra e Gabriela Fernandes... Sem palavras, né?! Vocês foram a minha Fortaleza (nos mais variados sentidos) em Porto Alegre. Dez anos de amizade e contando...

Aos amigos que fiz ou ficaram em Fortaleza, agradeço pelas energias positivas enviadas de longe ininterruptamente e pelos ótimos momentos que sempre tivemos em nossos encontros. Se há algo em mim de que me orgulho, foi a minha capacidade de uma forma ou de outra de ter conquistado a amizade de vocês, seja no Colégio Militar de Fortaleza ou no curso de Ciências Biológicas da UFC. Em particular, o meu obrigado a Daniel Passos (Universidade Federal Rural do Semi-Árido), a Sarah Kubrusly e ao meu ex-orientador (porém eterno conselheiro) Paulo Cascon (UFC) por toda a ajuda durante o concurso para docente de Zoologia no Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Ceará (IFCE), afinal nessa conquista há muito de vocês dois, e a Isabel Oliveira, também pela ajuda inestimável ao longo do Doutorado e pela coautoria nos artigos. Bebel, essa tese é sua também!

Aos colegas do IFCE/Campus Acopiara, registro aqui a minha gratidão pela compreensão nos momentos em que tive de me fazer ausente, incluindo período referente à defesa. Obrigado também por estarem embuídos do mesmo propósito de construir um ambiente saudável e enriquecedor, enquanto componentes desse projeto ousado.

Em resumo, a todos que foram mencionados e aqueles que, independentemente da menção, fizeram parte da minha vida e trago no meu coração, o meu mais verdadeiro obrigado.



*“Nós trabalhamos na escuridão para servir à luz.”*

(Assassin's Creed, 2017)

## RESUMO

A Região Nordeste do Brasil apresenta um importante registro fóssil de dinossauros mesocretáceos, especialmente do clado Theropoda, popularmente referidos como terópodes. A quase totalidade dos espécimes é oriunda de dois depósitos sedimentares, a Formação Romualdo, Albiano da Bacia do Araripe, e a Formação Alcântara, Cenomaniano da Bacia de São Luís-Grajaú. A presente tese apresenta o estado da arte referente aos terópodes não-avianos das formações supracitadas, contextualizando-os do ponto de vista paleogeográfico e paleoecológico. A revisão dos principais achados é acompanhada por resultados inéditos obtidos pelo pós-graduando ao longo de seu Doutorado, dos quais os principais estão sumarizados a seguir: (1) a obtenção de evidência estatística para a associação positiva entre espinosaurídeos e paleoambientes costeiros; (2) o primeiro registro inequívoco do táxon Abelisauridae na Formação Alcântara; (3) o reconhecimento de uma distinção faunística entre a diversidade dinossauriana das formações Romualdo e Alcântara; (4) a identificação das coroas dentárias maxilares do espinosaurídeo *Irritator challengerii*; (5) a obtenção de uma nova hipótese para as relações filogenéticas entre os espinosaurídeos brasileiros e os demais táxons. Estes resultados, acompanhados de outros, possuem implicações taxonômicas, evolutivas, paleobiogeográficas e paleoecológicas. Por exemplo, a maior abundância de somatofósseis de espinosaurídeos nas formações mencionadas provavelmente está relacionada à associação positiva entre estes terópodes e os paleoambientes costeiros. Por outro lado, a identificação das coroas dentárias maxilares de *I. challengerii*, em conjunto com os resultados cladísticos, permitiram a reapreciação de detalhes relativos à evolução das narinas externas de espinosaurídeos, bem como a refutação da hipótese de que o holótipo desta espécie é parte do mesmo espécime do holótipo de *Angaturama limai*. Ademais, a análise cladística realizada sugere que o clado Baryonychinae não é monofilético. Por fim, o reconhecimento da presença de abelissaurídeos na Formação Alcântara está de acordo com a abundância deste táxon em depósitos sedimentares gondwânicos durante o mesocretáceo, reforçando as semelhanças existentes com os depósitos mesocretáceos africanos, ao mesmo tempo em que salienta as diferenças entre esta unidade e a Formação Romualdo quanto à diversidade de dinossauros. Isto sugere que a fauna dinossauriana da América do Sul era mais heterogênea do que previamente assumido por outros

autores, o que deve ser levado em consideração quando de análises futuras de similaridade de faunas. No entanto, a despeito do que já se conhecia e dos novos dados aportados por esta tese, muitas outras questões ainda permanecem por serem investigadas mais a fundo. Desta forma, esta contribuição se constitui em um passo adicional – porém nunca definitivo – no propósito de expandir o conhecimento sobre os terópodes não-avianos do mesocretáceo do Nordeste do Brasil.

## ABSTRACT

The northeastern Brazil has yielded an important fossil record of Mid-Cretaceous dinosaurs, especially the clade Theropoda. Almost all specimens come from two fossiliferous deposits, the Romualdo Formation, Albian of the Araripe Basin, and the Alcântara Formation, Cenomanian of the São Luis-Grajaú Basin. This thesis presents the state of the art relative to the nonavian theropods from the aforementioned formations, contextualizing them paleobiogeographically and paleoecologically. The review of the findings is followed by the inedit results gathered by the PhD candidate during his Doctorate, among which the main ones are summarized below: (1) the obtention of statistical evidence of the positive association between spinosaurids and coastal paleoenvironments; (2) the first unequivocal record of Abelisauridae from the Alcântara Formation; (3) the recognition of a faunal distinction between the dinosaur diversity of the Alcântara and Romualdo formations; (4) the identification of the maxillary tooth crowns of the spinosaurid *Irritator challengeri*; (5) the obtention of a new hypothesis of the phylogenetic relationships between the Brazilian spinosaurids and the other taxa. These results, along with others, have taxonomic, evolutionary, paleobiogeographic and paleoecological implications. For example, the greater abundance of spinosaurid body fossils in the those formations are likely related to the positive association between these theropods and coastal paleoenvironments. On the other hand, the identification of the maxillary tooth crowns of *I. challengeri*, along with the cladistic results, enabled the reanalysis of some details of the evolution of the external nares of spinosaurids, as well as the refutation of the hypothesis of the holotypes of this species and *Angaturama limai* belonging to the same specimen. Furthermore, the cladistic analysis suggests that Baryonychinae is not monophyletic. Finally, the record of abelisaurids from the Alcântara Formation is in agreement with the abundance of this taxon in Gondwanan deposits during the mid-Cretaceous, which strengthens the similarities with African mid-Cretaceous deposits, whereas it emphasizes the differences in dinosaur diversity between this unity and the Romualdo Formation. This suggests that the dinosaur fauna of South America was more heterogeneous than previously assumed by other authors, which must be taken into account by future analyses of similarities. Despite what was previously known and the new findings provided by this thesis, many other issues are still to be further investigated.

Thus, this contribution is actually an additional step – although not the definite one – towards the expansion of the knowledge on mid-Cretaceous nonavian theropods from northeastern Brazil.

## LISTA DE FIGURAS DO VOLUME I

<b>Figura 1.</b> Bacia do Araripe .....	14
<b>Figura 2.</b> Chapada do Araripe vista das planícies ao seu redor .....	15
<b>Figura 3.</b> Formação Romualdo .....	19
<b>Figura 4.</b> Fósseis da Formação Romualdo.....	25
<b>Figura 5.</b> Mapa e carta estratigráfica da Bacia de São Luís-Grajaú .....	26
<b>Figura 6.</b> Fósseis da Formação Alcântara provenientes do afloramento Laje do Coringa, na Ilha do Cajual, Município de Alcântara, Maranhão.....	30
<b>Figura 7.</b> Afloramento da Formação Alcântara conhecido como Laje do Coringa....	32
<b>Figura 8.</b> Diversidade estrutural das cinturas pélvicas dos dinossauros .....	36
<b>Figura 9.</b> Semelhanças na anatomia esquelética de aves e de dinossauros terópodes .....	39
<b>Figura 10.</b> Relações filogenéticas internas de Dinosauria apresentadas por Sereno (1999).....	41
<b>Figura 11.</b> Diversidade de Theropoda .....	42
<b>Figura 12.</b> Relações filogenéticas internas de Theropoda, enfatizando Tetanurae ..	44
<b>Figura 13.</b> Relações filogenéticas internas de Theropoda, com ênfase em Ceratosauria.....	44
<b>Figura 14.</b> Relações filogenéticas internas de Coelurosauria, com <i>Allosaurus</i> e <i>Sinraptor</i> como grupos-externos. ....	46
<b>Figura 15.</b> Espécime SMNS 58022, holótipo de <i>Irritator challengerii</i> .....	49
<b>Figura 16.</b> Espécime GP/2T-5, holótipo de <i>Angaturama limai</i> .....	51
<b>Figura 17.</b> Espécime MN 4743-V, sequência de vértebras atribuídas a Spinosauridae em vistas lateral esquerda (A) e dorsal (B). ....	54
<b>Figura 18.</b> Espécime MN 7021-V, possível costela de Spinosauridae. ....	55

<b>Figura 19.</b> Materiais de Spinosauridae indeterminados da Laje do Coringa, Formação Alcântara.....	56
<b>Figura 20.</b> O espinosaurídeo <i>Oxalaia quilombensis</i> . .....	58
<b>Figura 21.</b> Dentes de Carcharodontosauridae.....	60
<b>Figura 22.</b> Celurossauros da Formação Romualdo. ....	63
<b>Figura 23.</b> Espécime SMNK 2349 PAL, holótipo de <i>Mirischia asymmetrica</i> . ....	69
<b>Figura 24.</b> Dentes atribuídos a Velociraptorinae.....	72
<b>Figura 25.</b> Comparação entre as pegadas de terópodes pequenos da Formação Alcântara e de dromeossaurídeos.....	73
<b>Figura 26.</b> Dentes de Noosauridae.....	74
<b>Figura 27.</b> Restos teropodianos <i>incertae sedis</i> da Formação Alcântara. ....	77
<b>Figura 28.</b> Escala do tempo geológico com enfoque no Cretáceo e contexto paleogeográfico do mesocretáceo .....	82
<b>Figura 29.</b> Terópodes do mesocretáceo do Nordeste e suas respectivas procedências.....	84
<b>Figura 30.</b> Relações filogenéticas de Carcharodontosauridae e as supostas relações das mesmas com a história de fragmentação da Pangea.....	88
<b>Figura 31.</b> Reconstrução paleogeográfica do mesocretáceo, com diferentes zonas paleoclimáticas especificadas .....	100
<b>Figura 32.</b> Relações tróficas entre espécies de peixes e invertebrados fósseis da Formação Romualdo.....	103
<b>Figura 33.</b> Inferências das relações tróficas entre os terópodes e os demais possíveis componentes bióticos do paleoecossistema vigente nas cercanias do ambiente deposicional da Formação Romualdo durante o mesocretáceo.....	110
<b>Figura 34.</b> Reconstrução paleoambiental da paleocomunidade preservada no registro fóssil da Laje do Coringa, Formação Alcântara.....	112

# LISTA DE ABREVIACOES INSTITUCIONAIS UTILIZADAS NO VOLUME I

**GP:** Universidade de So Paulo, So Paulo, Brasil.

**MN:** Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

**SMNK:** Staatliches Museum fr Naturkunde Karlsruhe, Karlsruhe, Alemanha.

**SMNS:** Staatliches Museum fr Naturkunde Stuttgart, Stuttgart, Alemanha.

**UFMA:** Universidade Federal do Maranho, So Lus, Brasil.



# SUMÁRIO

## VOLUME I

TEXTO EXPLICATIVO SOBRE A ESTRUTURA DA TESE.....	10
PARTE I – INTRODUÇÃO .....	11
1. CONTEXTO GEOLÓGICO E PALEONTOLÓGICO DAS BACIAS DO ARARIPE E SÃO LUÍS-GRAJAÚ .....	14
1.1 Bacia do Araripe .....	12
1.1.1 Geologia e Estratigrafia .....	14
1.1.2 Paleontologia da Formação Romualdo.....	21
1.2 Bacia de São Luís-Grajaú.....	25
1.2.1 Geologia e Estratigrafia .....	25
1.2.2 Paleontologia da Unidade Indiferenciada e da Formação Alcântara ...	28
2. OS TERÓPODES NÃO-AVIANOS DO MESOCRETÁCEO DO NORDESTE ..	35
2.1 Considerações gerais sobre Theropoda .....	35
2.2 Spinosauridae .....	48
2.3 Carcharodontosauridae.....	60
2.4 Coelurosauria.....	62
2.5 Ceratosauria .....	74
2.6 Táxons <i>Incertae Sedis</i> .....	76
3. CONTEXTO PALEOBIOGRÁFICO E PALEOECOLÓGICO DOS TERÓPODES NÃO-AVIANOS DO MESOCRETÁCEO DO NORDESTE DO BRASIL.....	81
3.1 Paleobiogeografia dos terópodes do mesocretáceo do Nordeste .....	81
3.2 Paleoecologia dos terópodes do mesocretáceo do Nordeste .....	99

<b>4. ANÁLISE INTEGRADORA DOS ARTIGOS DA TESE .....</b>	<b>118</b>
<b>4.1 Conclusão.....</b>	<b>122</b>
<b>5. REFERÊNCIAS .....</b>	<b>124</b>

## **VOLUME II**

<b>PARTE II – CORPO PRINCIPAL DA TESE .....</b>	<b>153</b>
<b>ARTIGO I: THE “<math>\chi</math>” OF THE MATTER: TESTING THE RELATIONSHIP BETWEEN PALEOENVIRONMENTS AND THREE THEROPOD CLADES .....</b>	<b>153</b>
<b>ARTIGO II: THE OLDEST ABELISAURID RECORD FROM BRAZIL AND THE PALAEOBIOGEOGRAPHIC SIGNIFICANCE OF MID-CRETACEOUS DINOSAUR ASSEMBLAGES FROM NORTHERN SOUTH AMERICA.....</b>	<b>186</b>
<b>ARTIGO III: SPINOSAUR TAXONOMY AND EVOLUTION OF CRANIODENTAL FEATURES: EVIDENCE FROM BRAZIL.....</b>	<b>240</b>
<b>PARTE III – ANEXOS .....</b>	<b>321</b>
<b>ANEXO A – CARTA ESTRATIGRÁFICA DA BACIA DO ARARIPE .....</b>	<b>321</b>
<b>ANEXO B – LISTA DOS PRINCIPAIS ESPÉCIMES DE TERÓPODES CONSULTADOS EM COLEÇÕES CIENTÍFICAS.....</b>	<b>323</b>
<b>ANEXO C – ARTIGOS PUBLICADOS SOBRE DINOSSAUROS DO BRASIL DE AUTORIA DO PÓS-GRADUANDO .....</b>	<b>325</b>
<b>ANEXO D – HISTÓRICO ESCOLAR DO PÓS-GRADUANDO .....</b>	<b>327</b>

## TEXTO EXPLICATIVO SOBRE A ESTRUTURA DA TESE

Esta tese de Doutorado está estruturada em torno de artigos submetidos a periódicos ou já aceitos (e publicados) por estes. Conseqüentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

- a) Parte I, constante deste volume e que compreende uma introdução sobre os dinossauros terópodes não-avianos do mesocretáceo do Nordeste do Brasil e a descrição da pesquisa realizada ao longo do Doutorado, onde estão sumarizados: os objetivos e pressupostos científicos utilizados; o estado da arte sobre o tema de pesquisa, referente ao contexto geológico, paleontológico, paleobiogeográfico e paleoecológico dos dinossauros supracitados; a análise integradora dos artigos componentes da tese.
- b) Parte II, integrante do segundo volume da tese e correspondente ao corpo principal desta, constituída pelos artigos submetidos a periódicos com corpo editorial permanente e revisores independentes e/ou já aceitos por estes, escritos pelo autor durante o desenvolvimento de seu Doutorado.
- c) Parte III, a qual abrange os anexos referentes: a informações extras relativas ao conteúdo desta tese, como figuras e listas (Anexos A e B); aos outros artigos sobre dinossauros do Cretáceo do Brasil elaborados pelo pós-graduando durante o Doutorado ou com a participação dele (Anexo C); ao histórico escolar do pós-graduando (Anexo D).

## PARTE I – INTRODUÇÃO

Desde que Richard Owen cunhou em 1842 o termo Dinosauria para designar a até então ordem integrada pelos táxons britânicos *Megalosaurus* Buckland, 1824, *Iguanodon* Mantell, 1825 e *Hylaeosaurus* Mantell, 1833, diversos outros registros da presença desses animais têm sido obtidos em todas as regiões do planeta, incluindo a Antártica (BUCKLAND, 1824; MANTELL, 1825; OWEN, 1842; HAMMER; HICKERSON, 1994; SERENO, 1999; KELLNER; CAMPOS, 2000; WEISHAMPEL *et al.*, 2004; SMITH *et al.*, 2007). Esses novos achados ajudaram a reconstituir muitos aspectos da bem sucedida história evolutiva desse clado, a qual compreende uma amplitude temporal de aproximadamente 230 milhões de anos, uma vez que se entende as aves como um táxon nele incluso (OSTROM, 1976; GAUTHIER, 1986; SERENO, 1997, 1999; NESBITT, 2011). Já na segunda metade do século XIX, o Brasil começou a contribuir na expansão geográfica das ocorrências de dinossauros mesozóicos, embora, curiosamente, a primeira delas reportada, uma vértebra dorsal incompleta do Cretáceo da Bacia do Recôncavo, tenha sido posteriormente reidentificada como pertencente a um crocodilomorfo (CAMPOS; KELLNER, 1991; KELLNER; CAMPOS, 2000). Hoje em dia, registros desses animais já foram reportados para todas as regiões brasileiras, incluindo somatofósseis e icnofósseis, que se estendem geocronologicamente de forma inequívoca ao menos do Neotriássico até o final do Neocretáceo. Ainda que sejam poucas, tendo em vista a extensão territorial do Brasil e sua riqueza em depósitos sedimentares, essas ocorrências são relevantes do ponto de vista bioestratigráfico, paleobiogeográfico e evolutivo (KELLNER; CAMPOS, 2000; NOVAS, 2007; BITTENCOURT; LANGER, 2011, 2012). Por exemplo, os registros oriundos dos estratos Neotriássicos do Grupo Rosário do Sul são importantes para estudos enfocando a origem e a irradiação basal dos dinossauros (KELLNER; CAMPOS, 2000; LANGER *et al.*, 2007; NOVAS, 2007; BITTENCOURT; LANGER, 2011, 2012).

Outra região brasileira com significativo conteúdo fóssilífero dinossauriano é o Nordeste. Duas de suas bacias sedimentares, Araripe e São Luís-Grajaú, têm fornecido importantes registros da paleofauna da Gondwana durante o “mesocretáceo” (NASH *et al.*, 2004; NOVAS, 2007; BITTENCOURT; LANGER, 2011, 2012). Essa época, definida informalmente e compreendida entre 120 e 90 milhões de anos atrás, abrange o final do Eocretáceo (idades Aptiano e Albiano) e o começo

do Neocretáceo (idade Cenomaniano). Esse intervalo da história geológica da Terra foi caracterizado por inúmeros eventos como a ultimação da separação entre América do Sul e África e a consequente abertura do Oceano Atlântico Sul, uma fase de efeito estufa intensificado e mudanças eustáticas (RUSSELL; PAESLER, 2003). Quanta à diversidade de dinossauros da Gondwana, o mesocretáceo parece ter sido marcado, ao seu final, por um episódio de mudança faunística, com a extinção ou a severa redução na abundância dos táxons Diplodocimorpha (Sauropoda), Spinosauridae e Carcharodontosauridae (Theropoda) e a substituição destes como elementos dominantes da fauna por Titanosauridae (Sauropoda), Hadrosauridae (Ornithopoda) e Abelisauroidea (Theropoda). Essa alteração na composição paleofaunística é análoga àquela registrada na Laurásia (NOVAS *et al.*, 2005, 2013; NOVAS, 2007; BRUSATTE *et al.*, 2009; ZANNO; MAKOVICKY, 2013). Além disso, no que diz respeito às pesquisas enfocando esses animais, em particular os terópodes, a Bacia do Araripe merece destaque tanto a nível nacional, por ter fornecido os primeiros crânios de terópodes encontrados no Brasil (KELLNER; CAMPOS, 1996; MARTILL *et al.*, 1996), como internacional, graças aos tecidos não biomineralizados preservados por fosfatização em associação aos restos esqueléticos de alguns espécimes (KELLNER, 1996a; MARTILL *et al.*, 2000), enquanto a Bacia de São Luís-Grajaú forneceu o registro do maior dinossauro predador já encontrado em território brasileiro (KELLNER *et al.*, 2011).

De fato, com um registro fossilífero bastante variado, os Theropoda representam uma parcela considerável dos achados dinossaurianos do mesocretáceo do nordeste brasileiro, embora estes ainda sejam bastante fragmentários. Até o momento, foram descritas formalmente cinco espécies, além da confirmação da presença de outros táxons supraespecíficos (KELLNER; CAMPOS, 2000; MEDEIROS *et al.*, 2007, 2014; BITTENCOURT; LANGER, 2011; KELLNER *et al.*, 2011; LINDOSO *et al.*, 2012). No entanto, algumas dessas descrições carecem de um maior detalhamento, o que muitas vezes impede uma atribuição taxonômica a um grupo menos inclusivo, bem como sua utilização em estudos de cunho filogenético e/ou paleobiogeográfico. Por exemplo, alguns espécimes nunca ou só raramente figuraram em filogenias mesmo após suas descrições (ex.: FREY; MARTILL, 1995; KELLNER, 1999; KELLNER *et al.*, 2011), enquanto outros, mais comumente figurados, o são de forma questionável ou estão presentes em análises que não buscam especificamente testar as relações filogenéticas internas do táxon a

que pertencem (ex.: SERENO *et al.*, 1998; NOVAS *et al.*, 2012; PORFIRI *et al.*, 2014). É bem verdade que estudos enfocando os dinossauros brasileiros como um todo têm se tornado mais comuns ao longo do tempo, especialmente a partir da década de 1990 (KELLNER; CAMPOS, 2000). No entanto, o estágio atual do conhecimento acerca da fauna teropodiana do Nordeste ainda não se mostra suficiente para elucidar questões paleoecológicas e paleobiogeográficas mais amplas e ainda pendentes, a despeito do potencial da mesma.

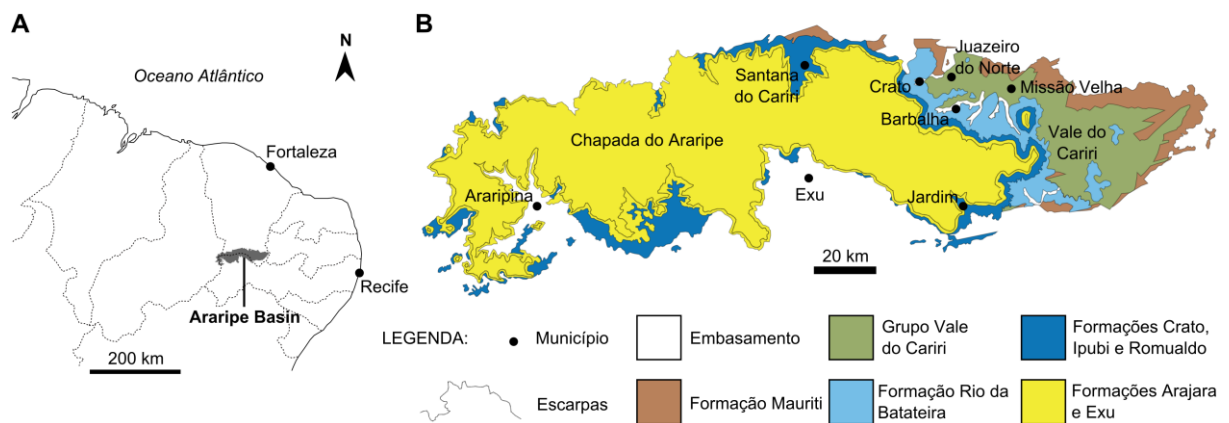
A presente tese apresenta os resultados de pesquisas realizadas ao longo do Doutorado do pós-graduando, as quais tiveram como objetivos: redescrever espécimes de dinossauros terópodes não-avianos do mesocretáceo do Nordeste do Brasil, reavaliando-os taxonômica e filogeneticamente; analisar a similaridade existente entre as faunas dinossaurianas das formações Alcântara e Romualdo e os demais jazigos fossilíferos mesocretáceos, em especial os gondwânicos; e testar estatisticamente hipóteses prévias sobre a existência de associações positivas entre espinosaurídeos e paleoambientes costeiros. Os resultados se encontram pormenorizados nos artigos que compõem o corpo principal da tese. Este, no entanto, é antecedido pelo estado da arte referente a tema central da tese, a fim de prover ao leitor uma base teórica que facilite a integração entre os artigos.

# 1. CONTEXTO GEOLÓGICO E PALEONTOLÓGICO DAS BACIAS DO ARARIPE E SÃO LUÍS-GRAJAÚ

## 1.1 Bacia do Araripe

### 1.1.1 Geologia e Estratigrafia

A Bacia do Araripe é um extenso depósito sedimentar localizado nos estados do Ceará, Pernambuco e Piauí e se trata da maior entre as bacias interiores do Nordeste, ocupando uma área de aproximadamente 9.000 km<sup>2</sup> (Figura 1) (ASSINE, 1992; ASSINE, 2007). O embasamento cristalino sobre o qual ela está assentada corresponde à Província Tectônica Borborema, de idade proterozóica.



**Figura 1.** Bacia do Araripe. A) Localização da bacia. B) Mapa geológico da bacia. A e B modificados de Bittencourt e Langer (2011) e Assine (2007), respectivamente, segundo Valença *et al.* (2003).

A mais notória feição geomorfológica reconhecida dentro dos limites dessa bacia é a Chapada do Araripe, um planalto alongado em sentido leste-oeste que atinge até aproximadamente 900 m de altitude e que representa uma das principais elevações em meio à Depressão Sertaneja (Figura 2) (VALENÇA *et al.*, 2003; ASSINE, 2007). No entanto, a Bacia do Araripe não se restringe à chapada, também aflorando no chamado Vale do Cariri (PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992), e a presença, nas cercanias, de outras bacias sedimentares menores correlatas a ela sugere que a primeira já possuiu dimensões mais amplas, tendo diminuído devido à

erosão ao longo da última centena de milhões de anos, enquanto que as últimas corresponderiam a unidades relictuais desse depósito sedimentar outrora maior (PONTE; APPI, 1990; VALENÇA *et al.*, 2003; ASSINE, 2007). Na realidade, reconhece-se atualmente a existência de duas sub-bacias, a do Cariri e a de Feira Nova. A primeira, localizada a oeste, abrangeria a Chapada do Araripe, enquanto a segunda, a leste, corresponderia às sequências sedimentares presentes no Vale do Cariri (Anexo A) (ASSINE, 2007).



**Figura 2.** Chapada do Araripe vista das planícies ao seu redor. Retirado de Martill *et al.* (2007).

A história deposicional da Bacia do Araripe está intimamente relacionada aos eventos tectônicos responsáveis pela separação entre América do Sul e África e o consequente estabelecimento do Oceano Atlântico Sul, o mesmo sendo válido para as demais bacias sedimentares do Nordeste datadas do Juro-Cretáceo. Para tanto, foi necessária a reativação de falhas presentes no escudo cristalino da Província Borborema. De fato, entre todos os depósitos sedimentares interiores nordestinos, a Bacia do Araripe é aquela que apresenta o melhor registro dos diferentes estágios da evolução tectono-sedimentar da região durante esse período, embora não seja completo. Infelizmente, os hiatos deposicionais da sequência sedimentar do Araripe são correspondentes aos das demais bacias intracratônicas, de forma que o registro



sedimentar destas últimas não ajuda a elucidar questões referentes às lacunas no registro da primeira (VALENÇA *et al.*, 2003; ARAI, 2006). A sequência deposicional da Bacia do Araripe apresenta uma grande variedade de litologias, a qual tem sido dividida litoestratigraficamente de distintas maneiras em diferentes propostas—uma consideração mais detalhada dos méritos de cada proposta litoestratigráfica está além do escopo deste trabalho. Esta sequência é descrita abaixo dentro do contexto da fragmentação da região equatorial do Gondwana e da evolução tectono-sedimentar das bacias interiores do Nordeste segundo a proposta de Valença *et al.* (2003) (Anexo A).

A fase ou o estágio de pré-rifte (ou *pre-rift*) de Valença *et al.* (2003) se refere ao momento de reativação de falhas no embasamento cristalino e de subsidência regional. Na Bacia do Araripe, ela corresponde a uma sucessão litológica que varia principalmente entre arenitos e siltitos, mas com a presença de níveis com folhelhos e conglomerados. A presença de estratificações cruzadas, entre outras, indica deposição em sistemas continentais, provavelmente fluviais e/ou lacustres. Quanto à divisão litoestratigráfica, a sequência se dividiria da base para o topo nas seguintes formações: Mauriti (Cariri *sensu* Assine, 1992), Brejo Santo e Missão Velha (BEURLEN, 1971; PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003; ARAI, 2006). Ostracodes fósseis e palinórfos obtidos a partir das formações Brejo Santo e Missão Velha indicam uma idade neojurássica para elas, enquanto que a idade da unidade mais basal, a Formação Mauriti, é mais controversa. Dada a ausência de fósseis e a sedimentação predominantemente siliciclástica, Assine (1992) defendeu uma possível correlação litoestratigráfica entre a Formação Cariri e a Formação Ipu do Grupo Serra Grande, Bacia do Parnaíba, o que sugeriria uma idade paleozoica para a primeira, anterior à glaciação ocorrente na Gondwana, idéia mantida pelo mesmo autor posteriormente (ASSINE, 2007). Entretanto, Carvalho *et al.* (1995) reportaram a presença de pegadas de dinossauros nos arenitos desta formação, o que necessariamente sugere uma idade mesozoica (ARAI, 2006). Sendo assim, de acordo com Valença *et al.* (2003), a reativação de falhas pré-cambrianas do escudo cristalino que possibilitou a deposição das camadas pré-riftes da Bacia do Araripe teria se iniciado, possivelmente, já no Calloviano (Mesojurássico).

A fase de rifte (ou *rift*), referente à abertura do rifte do Atlântico Sul, teria começado ainda durante a deposição da Formação Missão Velha (VALENÇA *et al.*,

2003). Ela abrangeria ainda os folhelhos, siltitos e arenitos da Formação Abaiara, cuja história deposicional parece ter se dado inicialmente em sistemas lacustres rasos ou em planícies aluviais, às quais se seguiram sistemas fluviais. Também baseado em ostrácodes fósseis, a idade inferida para a esta última formação é a eocretácea, possivelmente valangiana (PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992, 2007). Desta forma, ela seria cronocorrelata a outras unidades de bacias próximas, tais como as de Iguatu, Icó e Rio do Peixe. De fato, a gênese destas últimas bacias parece ter se dado graças ao intenso falhamento na Província Borborema, característico do estágio supracitado (VALENÇA *et al.*, 2003). Juntamente com as formações Brejo Santo e Missão Velha, a Formação Abaiara constitui o Grupo Vale do Cariri, na proposta de Valença *et al.* (2003). Essas formações, além da Formação Mauriti, afloram principalmente ao longo do já mencionado Vale do Cariri, daí a denominação dada àquele grupo (ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003).

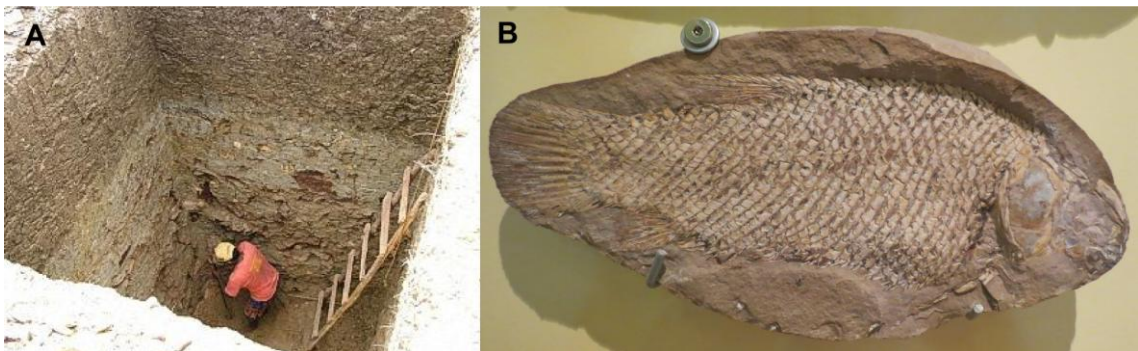
Entre o Grupo Vale do Cariri e as unidades a ele sobrepostas, infere-se um hiato que corresponderia ao estágio erosivo de Valença *et al.* (2003), durante o qual o rifteamento mudou da porção sul do Atlântico para a porção equatorial. Durante esse estágio, não só a Bacia do Araripe, como as demais bacias interiores do Nordeste, experimentaram intensa erosão, evidenciada também pela ausência de determinadas idades no registro bioestratigráfico dessas bacias, especialmente o Barremiano. Assim, os arenitos intercalados com lamitos e níveis conglomeráticos da Formação Rio da Batateira, que se assentam diretamente sobre o Grupo Vale do Cariri, teriam sido depositados já na fase de pós-rifte (ou *post-rift*), quando a deriva dos continentes africano e sul-americano teria começado, assim como uma nova fase de subsidência regional (PONTE; APPI, 1990; VALENÇA *et al.*, 2003; ARAI, 2006). Essas camadas, aflorantes tanto no Vale do Cariri como na Chapada do Araripe, são denominadas alternativamente como Formação Barbalha por ASSINE (1992, 2007). A litologia acima descrita, juntamente com estruturas sedimentares, tais como estratificações cruzadas, e bioclastos de origem continental, indicam para essa unidade uma deposição em contexto flúvio-lacustre. Particularmente, um nível de folhelhos pirobetuminosos pretos, contendo calcário de aspecto brechóide e rico em sulfetos, se trata do primeiro registro de um amplo sistema lacustre na Bacia do Araripe. Com relação à idade, os fósseis encontrados indicam uma idade aptiana para a Formação Rio da Batateira (PONTE; APPI, 1990; COIMBRA *et al.*, 2002).

Acima da Formação Rio da Batateira, aflorando principalmente na Chapada do Araripe, encontra-se uma sequência litoestratigráfica considerada por alguns como Formação Santana (BEURLEN, 1971; PONTE; APPI, 1990; MAISEY, 1991; ASSINE, 1992, 2007; KELLNER, 2002; VIANA; NEUMANN, 2002) e por outros como Grupo Santana (neste caso, incluindo a Formação Rio da Batateira) ou mesmo Grupo Araripe (VALENÇA *et al.*, 2003; MARTILL *et al.*, 2007). O pacote sedimentar mais basal desse intervalo corresponde a folhelhos escuros e calcíferos interestratificados com calcários micríticos de aspecto laminado e coloração clara a acinzentada. Essas litofácies, consideradas como um *Fossil Lagerstätte* devido ao seu conteúdo fóssil relativamente abundante e principalmente diversificado (MARTILL, 1990, 1993; MAISEY, 1991; MARTILL *et al.* 2007), foram depositadas em sistemas lacustres de baixa energia e com pouco influxo terrígeno (BEURLEN, 1971; ASSINE, 1992, 2007). A evidência da presença de estromatólitos sugere, no entanto, uma salinidade para o corpo d'água acima daquela tipicamente dulcícola (WARREN *et al.*, 2017). Já a alternância de fácies é considerada como evidência de clima fortemente sazonal, caracterizado por altas temperaturas, estações secas mais duradouras e breves estações úmidas (VALENÇA *et al.*, 2003). Em geral, quanto à nomenclatura, esse pacote é tanto referido como Membro Crato, por aqueles que adotam a Formação Santana (BEURLEN, 1971; PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992, 2007; VIANA; NEUMANN, 2002), como por Formação Crato, dessa vez por aqueles que utilizam o termo Grupo Santana ou Grupo Araripe (VALENÇA *et al.*, 2003; MARTILL *et al.*, 2007).

Acima dessa unidade, acha-se um segundo pacote sedimentar, caracterizado pela abundância de evaporitos, principalmente gipsita, aos quais estão associados também folhelhos verdes a escuros (BEURLEN, 1971; PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003). Assim como no caso anterior, esse pacote pode ser referido na literatura como membro—Membro Ipubi (BEURLEN, 1971; PONTE; APPI, 1990; MAISEY, 1991; ASSINE, 1992, 2007)—ou como formação—Formação Ipubi (VALENÇA *et al.*, 2003). Também há a possibilidade de considerar os evaporitos como “Camadas Ipubi”, dentro do Membro Crato (ASSINE, 2007). A presença desses evaporitos indica uma deposição sob condições climáticas áridas a semiáridas em ambiente costeiro, sem que este tenha se constituído em uma bacia evaporítica marinha ampla e contínua (BEURLEN, 1971; PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992; VALENÇA *et al.*, 2003). Os folhelhos, por outro

lado, correspondem a fácies de canais fluviais, com a deposição ocorrendo através de fluxos torrenciais episódicos. No entanto, na porção oeste da bacia, parece haver indícios de retrabalhamento dos sedimentos por ondas (ASSINE, 1992).

Por sobre os evaporitos, está um pacote sedimentar de particular importância para este trabalho, formado por folhelhos esverdeados, aos quais estão também associados margas e calcários, e caracterizado por abundantes concreções carbonáticas comumente alojando fósseis (Figura 3). Muitas dessas concreções estão dispostas concordantemente ao plano de acamamento dos folhelhos (PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992). Alguns calcários ricos em gastrópodes tipicamente marinhos sugerem um evento de transgressão marinha. No entanto, é a presença de equinóides em alguns níveis, mais precisamente na porção oeste da bacia, que atesta o estabelecimento temporário de condições francamente marinhas (BEURLEN, 1971; ASSINE, 1992, 2007; VALENÇA *et al.*, 2003). Esse contexto seria correlacionável à transgressão marinha ocorrida em nível global durante o Aptiano/Albiano (ver a seguir; VALENÇA *et al.*, 2003) e, de fato, há folhelhos assentados diretamente sobre o escudo cristalino, indicando que o corpo d'água havia aumentado em área superficial (ASSINE, 1992). Quanto à nomenclatura, o referido pacote é denominado ou como Membro Romualdo (BEURLEN, 1971; PONTE; APPI, 1990; MAISEY, 1991; ASSINE, 1992, 2007; KELLNER, 2002) ou como Formação Romualdo (VALENÇA *et al.*, 2003). A partir do presente momento, adotar-se-á o termo Formação Romualdo. Em relação à datação, as propostas divergem entre o Aptiano, Albiano e o Cenomaniano, com a maioria dos autores aceitando uma idade neoalbiana (ASSINE, 1992; MARTILL, 1993).



**Figura 3.** Formação Romualdo. A) Prospecção de fósseis na Formação Romualdo. B) Típica concreção carbonática encontrada nos afloramentos dessa formação. A,

retirado de: <http://geoparkararipe.blogspot.com.br/> (Acessado em 20 de maio de 2015), e B cedido por Felipe L. Pinheiro.

O re-estabelecimento de condições mais lagunares ou transicionais é evidenciado pelo retorno paulatino de litologias como siltitos e arenitos, portando fósseis mais típicos de ambientes continentais (BEURLEN, 1971; ASSINE, 1992, 2007). Esse aumento progressivo na granulometria parece corresponder a um evento de regressão marinha e pode ainda pertencer ao mesmo ciclo deposicional do pacote subjacente (VALENÇA *et al.*, 2003). Alguns autores nomeiam esse nível de Formação Arajara (PONTE; APPI, 1990; VALENÇA *et al.*, 2003), enquanto outros o consideram parte da Formação Santana ou até mesmo da Formação Exu (BEURLEN, 1971; ASSINE, 1992). Esta última unidade, por sua vez, compreende uma espessa camada de arenitos avermelhados da porção mais superior da Chapada do Araripe, representando a última fase de sedimentação cretácea preservada na Bacia do Araripe, a qual teria ocorrido em contexto fluvial. Devido à ausência de fósseis, uma idade albiana a eocenomaniana é inferida, com base na posição estratigráfica da Formação Exu e uma possível correlação entre esta e as Formações Açú e Itapecuru *sensu* Assine, 1992 (PONTE; APPI, 1990; ASSINE, 1992; VALENÇA *et al.*, 2003).

Considerando que a Formação Exu se trata de sedimentos fluviais depositados em um contexto de níveis eustáticos ainda elevados e que alguns destes se encontram tectonicamente movimentados, é possível inferir que o soerguimento epirogenético da região teve início ao menos entre o Albiano e o Cenomaniano (ASSINE, 1992). Em algum momento ao longo do período de epirogênese, nomeado por Valença *et al.* (2003) como estágio de soerguimento (ou *uplift*), a sedimentação na Bacia do Araripe se encerrou e posteriormente se tornou sujeita a eventos erosivos. A ação em conjunto do soerguimento epirogenético, o qual se estendeu em duração até o Paleógeno, e da erosão, desde o começo do Neocretáceo, viriam a resultar na feição morfológica da Chapada do Araripe (ASSINE, 2007).

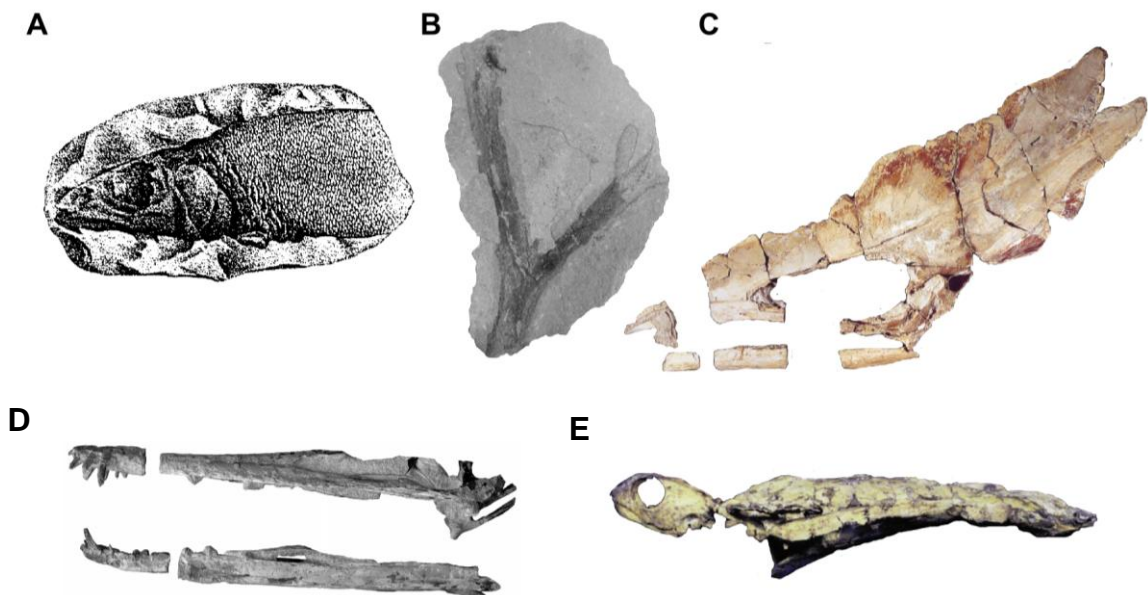
### 1.1.2 Paleontologia da Formação Romualdo

A Formação Romualdo é a única unidade da Bacia do Araripe a ter fornecido registros já publicados formalmente de somatofósseis de terópodes não-avianos, o tema do presente trabalho. Por isso, o conhecimento paleontológico obtido a partir deste jazigo fossilífero é detalhado abaixo. No entanto, é válido mencionar que fósseis de terópodes avianos têm sido encontrados na Formação Crato, incluindo a primeira espécie de ave do Cretáceo do Brasil formalmente descrita, *Cratoavis cearensis* Carvalho *et al.*, 2015 (MARTILL *et al.*, 2007; CARVALHO *et al.*, 2015a,b). Entre esses fósseis, estão penas que podem ter pertencido a algum terópode não-aviano, cujo registro osteológico ainda é desconhecido ou não foi reportado na literatura (MARTILL *et al.*, 2007; PRADO *et al.*, 2016).

Muito da fama internacional da Bacia do Araripe se deve aos fósseis provenientes da Formação Romualdo, os quais são taxonomicamente diversos e, não raro, apresentam preservação excepcional, conferindo a esta unidade o status de *Fossil Lagerstätte*, assim como no caso da Formação Crato. De fato, a paleontologia nessa bacia, como um estudo mais sistematizado, teve início já no século XIX, com a descrição das primeiras espécies de peixes contidos em concreções carbonáticas da Formação Romualdo. Na realidade, a primeira ilustração na literatura científica de um espécime fóssil da Bacia do Araripe foi feita pelos naturalistas europeus Martius e von Spix em decorrência da visita científica desses pesquisadores ao Brasil (Figura 4A) (MAISEY, 1991; MARTILL, 1993; CARVALHO; SANTOS, 2005; HERZOG *et al.*, 2008). Nessa ocasião, eles compunham a corte que acompanhava a Arquiduquesa da Áustria, Maria Leopoldina, que viria a casar com o futuro primeiro imperador do Brasil, Dom Pedro (CARVALHO; SANTOS, 2005). No entanto, há indícios de que concreções carbonáticas com peixes foram enviadas a Portugal já em meados do século XVIII, aos quais não parece ter sido dada a devida relevância (ANTUNES *et al.*, 2005).

Como já citado, a Formação Romualdo é caracterizada por camadas de folhelhos ricas em concreções carbonáticas, as quais podem atingir até 5 m de espessura. Concreções afossilíferas à parte, as demais se mostram variadas quanto ao número de espécimes nela contidos, à orientação e posição destes em relação à (eventual) laminação apresentada tanto pela matriz da concreção como pela rocha encaixante e ao grau de tridimensionalidade mantido pelo processo de fossilização.

Elas também variam de acordo com o formato, podendo ser mais subesféricas, aproximadamente ovóides e até irregulares, além de poderem apresentar texturas e laminações mais evidentes ou não. Algumas ainda podem se tratar de septárias, formadas durante processos de desidratação da matriz da concreção, levando a fraturas posteriormente preenchidas por outros materiais (SARAIVA *et al.*, 2007). Essa diversidade apresenta-se, de certa forma, relacionada a localidades particulares, o que pode indicar condições físico-químicas, além de outros fatores abióticos e/ou bióticos, que variaram geográfica e temporalmente ao longo da bacia quando da deposição da Formação Romualdo, incluindo eventos de mortandade em massa (MARTILL, 1988; MARTILL *et al.*, 2008). No entanto, não é somente nas concreções que são obtidos os fósseis já reportados para a formação, havendo ocorrências também para os folhelhos ao redor delas. Em alguns casos, o espécime contido dentro da concreção pode estar somente parcialmente no interior desta, enquanto que a porção faltante está envolta pelo folhelho propriamente dito.



**Figura 4.** Fósseis da Formação Romualdo. A) primeira ilustração científica publicada de um fóssil da Formação Romualdo, no caso um peixe do gênero *Rhacolepis*; B) Ramo de *Brachyphyllum*, uma conífera; C) crânio do pterossauro *Thalassodromeus sethi*; D) crânio do pterossauro *Cearadactylus atrox*; E) o quelônio *Santanachelys gaffneyi*. A, retirado de Maisey (1991); B, retirado e modificado de Lima *et al.* (2012); C, retirado e modificado de Kellner e Campos (2002); D, retirado de Vila Nova *et al.* (2014); E, retirado e modificado de Hirayama (1998).

Considerando o conteúdo fossilífero total da Formação Romualdo, independentemente de se recuperado no interior de concreções ou não, ele tem se mostrado diverso (Figuras 3B e 4). Por exemplo, os fragmentos vegetais encontrados revelaram a presença de coníferas e angiospermas. Já entre os animais, os ostracodes são os mais abundantes e, muitas vezes, os únicos fósseis presentes em concreções, embora também costumem estar associados aos demais organismos fossilizados. Outros crustáceos reportados são alguns poucos decápodos, como *Araripecarcinus ferreirae* Martins-Neto, 1987. Entretanto, o grupo mais estudado da Formação Romualdo se trata dos vertebrados, sendo também os mais visados pelo comércio ilegal de fósseis na região da Bacia do Araripe. Destes, os mais abundantes correspondem aos peixes, com destaque para os seguintes gêneros *Rhinobatos*, *Tribodus* (Chondrichthyes), *Vinctifer*, *Tharrias*, *Cladocyclus*, *Rhacolepis* (Actinopterygii), *Axelrodichthys* e *Mawsonia* (Sarcopterygii) (MAISEY, 1991; FARA *et al.*, 2005; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; SARAIVA *et al.*, 2007; LIMA *et al.*, 2012).

Já com relação aos tetrápodes aquáticos e terrestres, estes estão representados por quelônios e crocodilomorfos. Conforme já informado, outros tetrápodes terrestres encontrados na Formação Romualdo são os dinossauros terópodes, os quais serão tratados especificamente mais adiante. Finalmente, o último grupo de tetrápodes dessa formação a ser mencionado são os pterossauros Pterodactyloidea, os únicos vertebrados voadores nela encontrados. Além disso, é o grupo de tetrápodes mais estudados da bacia devido à qualidade excepcional de muitos espécimes, os quais, comumente, se encontram preservados tridimensionalmente, à abundância deles (possivelmente os vertebrados fósseis mais abundantes depois dos peixes) e à atenção popular e científica que atraem. Juntos, mais uma vez, peixes e pterossauros abrangem a grande maioria de espécies de vertebrados descritas para a Formação Romualdo. Além da grande diversidade taxonômica, outro aspecto importante dos fósseis desse *Lagerstätte* é a fossilização de tecidos moles por fosfatização, processo esse também verificado em invertebrados, em especial ostracodes. Outro tipo de fóssil importante para inferências paleobiológicas são os coprólitos, os icnofósseis mais comuns encontrados nessa formação (MARTILL, 1988; MAISEY, 1991; KELLNER, 1996a; MARTILL *et al.*, 2000).



Apesar do grande acúmulo de informações, principalmente taxonômicas e sistemáticas, acerca dos vários táxons registrados para a Formação Romualdo, a realidade é que a maioria dos espécimes dela provenientes, depositados em coleções científicas de todo o mundo, carece de dados quanto à procedência geográfica e estratigráfica. Consequentemente, isso ressoa na forma como a assembleia fóssil dessa formação tem sido entendida, além de prejudicar em muito a possibilidade de inferências paleoecológicas, especialmente as paleossinecológicas (MARTILL, 2001; FARA *et al.*, 2005). Para ilustrar essa questão, basta recorrer às diferentes percepções acerca da paleobiota até agora amostrada. Alguns autores consideram-na extremamente diversa, especialmente quanto aos peixes e pterossauros, com a maioria dos fósseis apresentando a excepcional preservação pela qual a Formação Romualdo é conhecida (MAISEY, 1991). No entanto, escavações controladas realizadas recentemente em distintos sítios fossilíferos não lograram êxito em obter sequer a metade dos táxons de vertebrados já registrados para a formação. Durante oito anos de atividades de coleta planejadas, somente um espécime de pterossauro foi obtido, contrastando com as centenas de outros espécimes tombados em coleções científicas brasileiras e internacionais. Além disso, a maioria das concreções não apresentou espécimes tão bem preservados como aqueles normalmente figurados na literatura, em particular quanto à completude dos restos esqueléticos. Desta forma, aparentemente, espécimes bem preservados e/ou de táxons particulares, como algumas espécies de peixes e pterossauros, são mais raros do que se supunha (FARA *et al.*, 2005; VILA NOVA *et al.*, 2011). Assim, é possível hipotetizar que, para obter mais espécimes de determinados táxons, é necessário um esforço amostral consideravelmente maior do que para outros (FARA *et al.*, 2005). Ademais, a grande diversidade e abundância de determinados táxons em coleções científicas pode ser explicada por um provável viés nas coletas realizadas por prospectores ilegais, os quais tendem a descartar os espécimes menores e com pior preservação (FARA *et al.*, 2005; VILA NOVA *et al.*, 2011) por não serem lucrativas no comércio de fósseis.

Por fim, sobre o nível mais alto da Formação Romualdo contendo concreções, encontra-se na porção oeste da bacia, conforme já citado, fósseis de equinóides que atestam condições tipicamente marinhas para a região quando da deposição. Após esse evento transgressivo, retornam as condições mais dulcícolas, evidenciadas pela presença de ostracodes e conchostráceos tipicamente continentais.

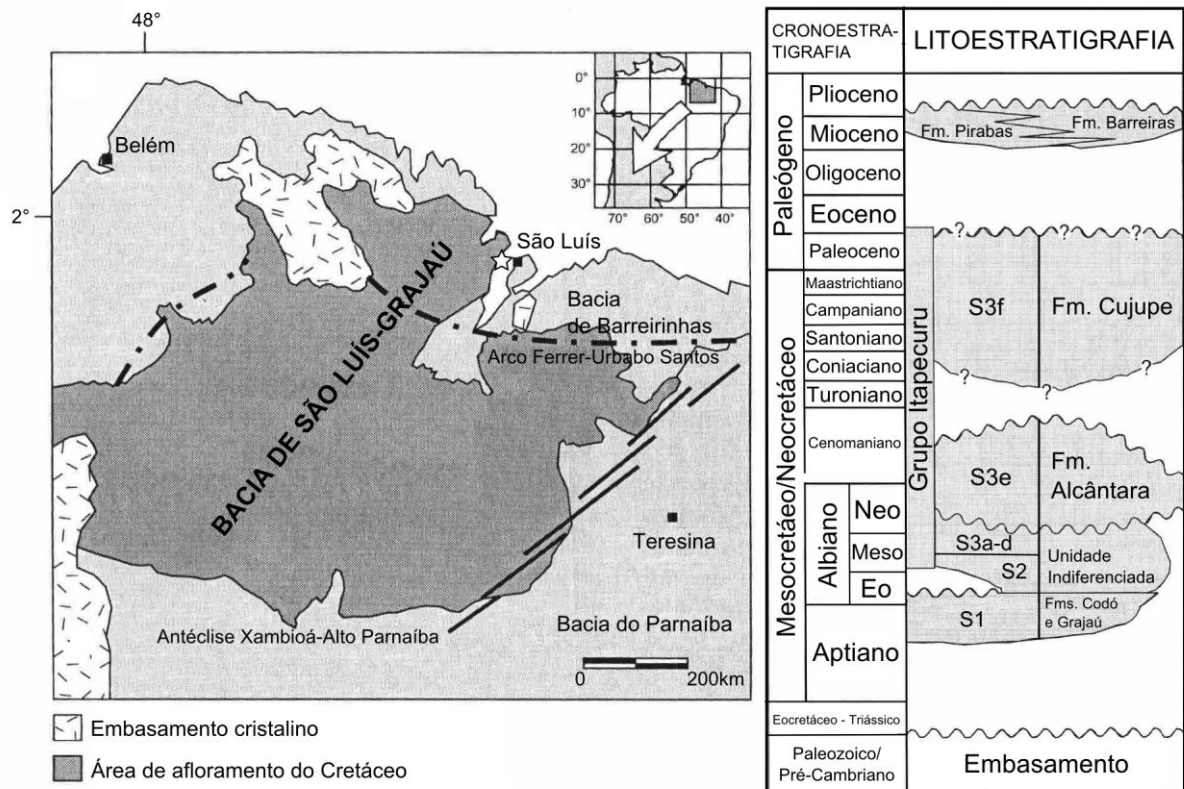
## 1.2 Bacia de São Luís-Grajaú

### 1.2.1 Geologia e Estratigrafia

A Bacia de São Luís-Grajaú, localizadas no norte-nordeste do Brasil (Figura 5), é uma das bacias marginais brasileiras cuja gênese está relacionada com o processo de fragmentação do Gondwana, mais especificamente com a separação entre África e América do Sul e o estabelecimento do Oceano Atlântico Sul (GÓES; ROSSETTI, 2001; NASCIMENTO; GÓES, 2007). Inicialmente, considerava-se que existiam duas bacias distintas na região, separadas geograficamente pelo Arco Estrutural Ferrer-Urbano Santos (ROSSETTI; TRUCKENBRODT, 1997). Após a obtenção de uma série de dados de subsuperfície, que indicavam ampla correlação estratigráfica, especialmente com relação às sequências neoalbianas, entre diferentes localidades tanto ao norte (antiga Bacia de São Luís) como ao sul (antiga Bacia do Grajaú) do arco (GÓES; ROSSETTI, 2001), passou-se a considerar que as unidades deposicionais eram lateralmente contínuas e estavam submetidas a um mesmo arcabouço tectônico. Sendo assim, a Bacia de São Luís-Grajaú ocupa uma área superficial de aproximadamente 250.000 km<sup>2</sup>, delimitada a oeste pelo Arco Capim, a leste pelo Lineamento Rio Parnaíba, o qual a separa da Bacia do Parnaíba, e a sul pela Antéclise Xambioá-Alto Rio Parnaíba (GÓES; ROSSETTI, 2001; SANTOS; CARVALHO, 2004; NASCIMENTO; GÓES, 2007). Sua sequência sedimentar, cuja espessura chega até 4.000 m no depocentro da bacia (região de Pinheiro, município do norte do Maranhão), assenta-se discordantemente tanto sobre camadas sedimentares paleozoicas da Bacia do Parnaíba como sobre o escudo cristalino pré-cambriano, composto por rochas metamórficas e ígneas da porção norte da Faixa Araguaia, Faixa Gurupi, crátons Amazônico e Gurupi e Província Borborema.

A história deposicional da Bacia de São Luís-Grajaú compreende três fases principais, relacionadas à formação do Atlântico Sul, pré-rifte, rifte e drifte (ou *drift*), e, assim como ocorreu com as Bacias de Bragança-Vizeu e Ilha Nova, também localizadas na margem continental equatorial norte do Brasil (Estados do Maranhão e Pará), se processou em um sistema de *graben* (Sistema de *Graben* Gurupi), o qual teria se originado em um contexto de rifte intracontinental abandonado, com a ocorrência de transcorrência divergente ao longo da evolução deste último (GÓES; ROSSETTI, 2001). Sob a perspectiva da Estratigrafia de Sequências, a deposição

na Bacia de São Luís-Grajaú pode ser dividida em três seqüências denominadas informalmente como S1, S2 e S3 (Figura 5) (ROSSETTI, 2001). Essas seqüências deposicionais, em maioria de segunda ordem e com geometria em cunha, foram reconhecidas a partir de perfis de raios gama e estão separadas entre si por discordâncias regionais mapeáveis ao longo de toda a bacia, consequência de intervalos de erosão e/ou ausência de deposição.



**Figura 5.** Mapa e carta estratigráfica da Bacia de São Luís-Grajaú. A estrela branca indica localização da Ilha do Cajual. Modificados de Anaisse *et al.* (2001) e Lima e Rossetti (2001), segundo Rossetti (2001).

A seqüência deposicional S1 representa o início da sedimentação cretácea na Bacia de São Luís-Grajaú, mais precisamente durante o Neoptiano. O pacote sedimentar chega a quase 450 m de espessura e cronologicamente se estende até o Eoalbiano. Quanto à litoestratigrafia, a seqüência S1 compreende as formações intergradantes Codó e Grajaú. A primeira é constituída por folhelhos betuminosos, calcários e evaporitos depositados em um contexto progradante lacustre, enquanto a

segunda abrange arenitos finos a muito finos de gênese flúvio-eólica. A influência marinha na deposição dessa sequência é perceptível somente na porção mais ao norte da bacia e em níveis argilosos com bioclastos marinhos (ROSSETTI; TRUCKENBRODT, 1997; ROSSETTI, 2001).

Por sobre a sequência deposicional S1, se encontra a sequência S2, a qual se estende verticalmente por até aproximadamente 500 m. Cronologicamente, ela compreende um intervalo que se inicia no Eoalbiano e termina no Mesoalbiano, ao passo que, litoestratigraficamente, ela corresponde à porção inferior da Unidade Indiferenciada de Rossetti e Truckenbrodt (1997), composta por arenitos, argilitos e calcários. Essas litologias integram a sucessão vertical na forma de quatro fácies atribuídas a ambientes deposicionais de *shoreface* superior, laguna/baía interdistributária, canal distributário e lobos de suspensão, tratando-se de um paleoambiente de caráter progradante sob influência marinha (ROSSETTI, 2001; ROSSETTI *et al.*, 2001).

A última sequência deposicional cretácea da Bacia de São Luís-Grajaú é a S3. Seu pacote sedimentar, com espessura média de 600 m, iniciou sua deposição durante o Mesoalbiano e o topo da sequência deve corresponder a alguma idade do Neocretáceo. Ao longo da sucessão vertical, reconhecem-se seis unidades cíclicas, cada uma se estendendo por no máximo 150 m e estando separadas entre si por superfícies de descontinuidade que se distribuem por toda a bacia. Essas unidades corresponderiam a oscilações de maior frequência, mas de menor amplitude, do nível de base em um sistema de vales incisos, a que se atribui a sequência S3. Essa sequência é aquela que abrange o maior número de unidades litoestratigráficas distintas. Enquanto que as suas quatro unidades cíclicas mais basais ainda são consideradas como pertencentes à Unidade Indiferenciada, a unidade sobreposta a elas corresponde aos argilitos e calcários de idade neoalbiana/cenomaniana da Formação Alcântara *sensu* Rossetti e Truckenbrodt (2001), formados por processos de tempestade de grande intensidade (e, subordinadamente, correntes de maré) e, ocasionalmente, por ondas de grande porte, em um sistema estuarino. A última unidade cíclica da Sequência S3, de idade incerta dentro do Neocretáceo, é equivalente à Formação Cujupe *sensu* Rossetti e Truckenbrodt (2001), de litologia arenítica interdigitada com argilitos. Sua gênese é considerada como tendo ocorrido em sistemas de vales estuarinos complexos por meio de processos de maré (ROSSETTI; TRUCKENBRODT, 1997; ROSSETTI, 2001).

Finalmente, por cima da sequência cretácea da Bacia de São Luis-Grajaú, estão camadas de idade terciária, que constituem as Formações Pirabas e Barreiras, além de outras mais recentes. Em conjunto, estas possuem uma espessura de aproximadamente 40 metros (ROSSETTI; TRUCKENBRODT, 1997).

### 1.2.2 Paleontologia da Unidade Indiferenciada e da Formação Alcântara

O registro fóssil cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú é amplo, abrangendo tanto macro e microfósseis como icnofósseis atribuídos a diversos táxons vegetais, animais, dinoflagelados, foraminíferos, etc. Em geral, os fósseis encontrados da base ao topo da sucessão sedimentar cretácea guardam grande semelhança com aqueles oriundos de depósitos cretáceos da África e de outras partes da América do Sul. No entanto, uma vez que o registro osteológico de terópodes não-avianos do mesocretáceo formalmente publicados está restrito à Unidade Indiferenciada e à Formação Alcântara, somente as assembleias fossilíferas dessas duas unidades serão abordadas abaixo.

Nos arenitos da Unidade Indiferenciada situados logo acima da discordância que separa as sequências S1 e S2 e aflorantes na região de Codó, é registrada uma importante paleoictiofauna. Ela inclui gêneros já reportados para as Formações Romualdo (vide acima) e Riachuelo (Bacia Sergipe-Alagoas): os actinoptérgios *Calamopleurus*, *Brannerion*, *Araripelepidotes*, *Tharrias*, *Vinctifer*, *Santanichthys*, *Cladocyclus* e *Rhacolepis*, além do sarcopterígio *Mawsonia*. No entanto, também foi encontrada uma forma endêmica: *Codoichthys carnavali* Santos, 1994 (SANTOS; CARVALHO, 2004).

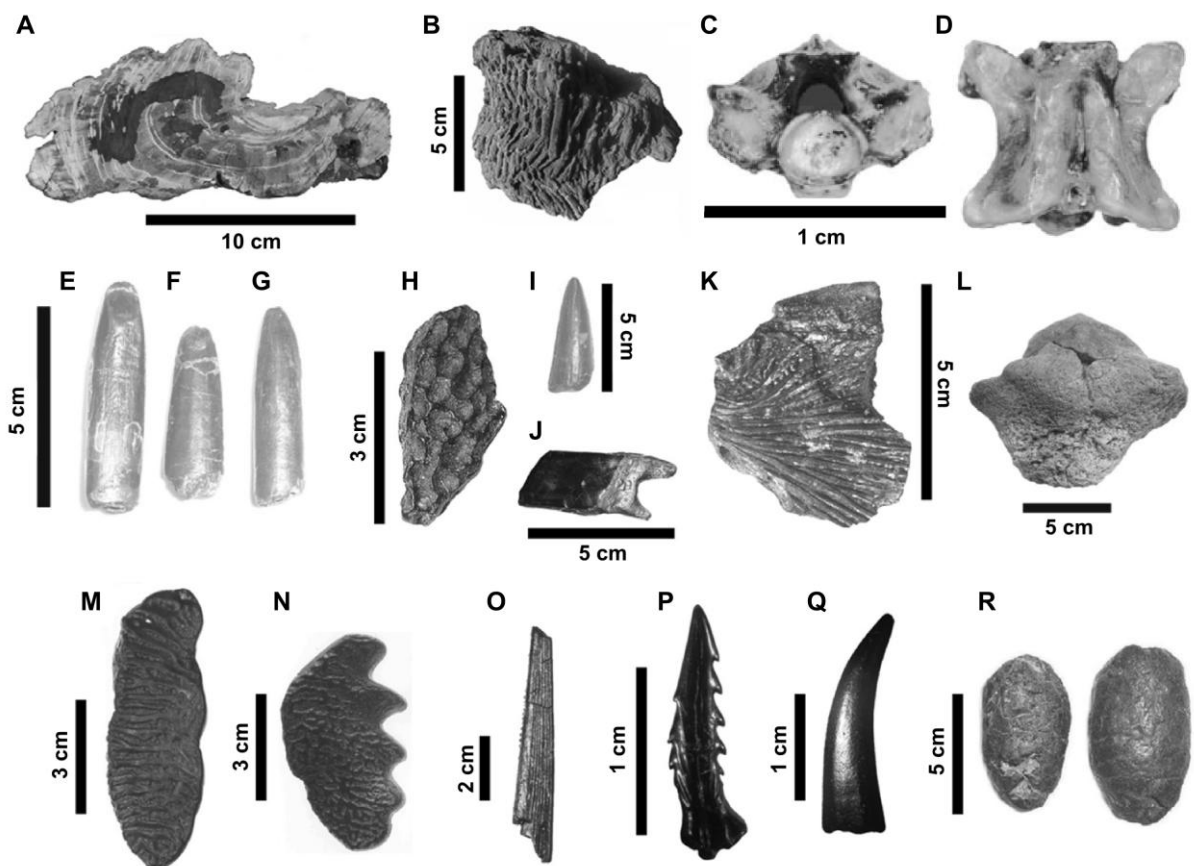
Já na região de Itapecuru-Mirim, são encontrados tanto táxons continentais como marinhos, indicando eventuais influências marinhas durante a sedimentação. Entre os táxons continentais, estão formas terrestres como crocodilomorfos e dinossauros, tendo sido descritas duas espécies: o crocodilomorfo notossuquídeo *Candidodon itapecuruensis* Carvalho e Campos, 1988, conhecido originalmente pelo conjunto de dentes que constituem o holótipo e mais recentemente por restos cranianos e pós-cranianos; e o saurópode diplodocóide *Amazonsaurus maranhensis* Carvalho *et al.*, 2003, cujo holótipo inclui vértebras, costelas e elementos da cintura pélvica (CARVALHO; CAMPOS, 1988; NOBRE; CARVALHO, 2002; CARVALHO *et*

*al.*, 2003; NOBRE, 2004). Os restos de dinossauros também incluem fragmentos de ovos e dentes, alguns deles referidos a Theropoda, como mencionado mais à frente. Outro grupo de tetrápode encontrado é Testudines, mais especificamente o gênero *Araripemys*, também reportado para a Formação Romualdo. Quanto aos peixes, os táxons continentais identificados até o momento variam dos condrictes Hybodontidae aos osteíctes, os quais incluem os Picnodontidae, o celacantídeo *Mawsonia* e o dipnoico *Asiatoceratodus*, entre outros. Já os invertebrados estão representados basicamente por bivalves (gêneros *Anodonta* e *Castalia*), conchostráceos e ostracódeos. A fauna tipicamente marinha, por sua vez, é representada por bivalves (gênero *Paranomia* e famílias Anomiidae, Corbulidae e Cardiidae), gastrópodes (famílias Turritellidae, Cerithiidae e Corbulidae) e equinodermos, estes últimos registrados a partir de espinhos de Echinoidea (DUTRA; MALABARBA, 2001; SANTOS; CARVALHO, 2004).

A idade inferida para a porção da Unidade Indiferenciada correspondente à sequência S2 é eo/mesoalbiana, com base nas Palinozonas *Elateropollenites jardinei* e *Complicatisaccus cearensis*, reconhecidas nas vizinhanças do município de Itapecuru-Mirim (PEDRÃO *et al.*, 1994; ARAI, 2001). No entanto, o registro palinológico de alguns níveis em afloramentos nas cercanias de Codó, com base nos táxons *Cretacaeiporites polygonalis* Hengreen, 1974 e *Matonisporites silvai* Lima, 1979, é indicativo de uma amplitude temporal se estendendo do Meso ao Neoalbiano (ROSSETTI *et al.*, 2001). Os gêneros de palinómorfos *Equisetosporites*, *Gnaetaceapollenites* e *Steevesipollenites* indicam a presença de Ephedraceae na região, o que juntamente com a abundância de outros táxons de palinómorfos, entre eles *Classopolis* e *Afropollis*, sugerem que o clima vigente era quente e árido (PEDRÃO *et al.*, 1994; ARAI, 2001; SANTOS; CARVALHO, 2004). Dinoflagelados também foram registrados ao menos para a unidade S2b (ROSSETTI, 2001).

O registro fóssil do Cenomaniano provém da Formação Alcântara, a qual abrange a penúltima unidade cíclica da sequência S3 e se constitui provavelmente no nível estratigráfico mais fossilífero ou, ao menos, aquele com o registro mais estudado. Os afloramentos da Formação Alcântara concentram-se no litoral do Maranhão, especialmente ao longo da Baía de São Marcos. A idade cenomaniana, mais precisamente Eocenomaniano, foi determinada com base em palinómorfos com a identificação da superzona *Elateroplicites africaensis*, sendo corroborada pela identificação do gênero de gastrópode *Nerinea pontagrossensis* que também indica

idades pós-albianas. Outros microfósseis abundantes na formação são os palinomorfos *Classopollis*, *Equisetoporites* e *Gnetaceaepollenites* e testas de palinoforaminíferos. Os invertebrados estão representados principalmente por moluscos bivalves e gastrópodes. Já o registro paleoictiológico é composto especialmente por placas dentárias, dentes isolados, escamas e fragmentos ósseos de dipnoicos (incluindo os gêneros *Ceratodus* e *Arganodus*), *Lepidotes* (tentativamente identificado a partir de escamas ganoides), *Stephanodus*, *Bartschichthys*, picnodontiformes, amiídeos e celacantídeos (com a identificação do gênero *Mawsonia*), além de espinhos e dentes de tubarões hibodontídeos e raias milobatídeas e esclerorriquiformes (Figura 6) (DUTRA; MALABARBA, 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; SANTOS; CARVALHO, 2004; MEDEIROS *et al.*, 2007, 2014). Os táxons (genéricos e/ou supragenéricos) mencionados também são encontrados em bacias marginais africanas, indicando que a correlação entre depósitos africanos e sul-americanos proposta para o Neoptiano e o Albiano também perdurou no Cenomaniano (SANTOS; CARVALHO, 2004; MEDEIROS *et al.*, 2007, 2014).



**Figura 6.** Fósseis da Formação Alcântara provenientes do afloramento Laje do Coringa, na Ilha do Cajual, Município de Alcântara, Maranhão. A) fragmento de

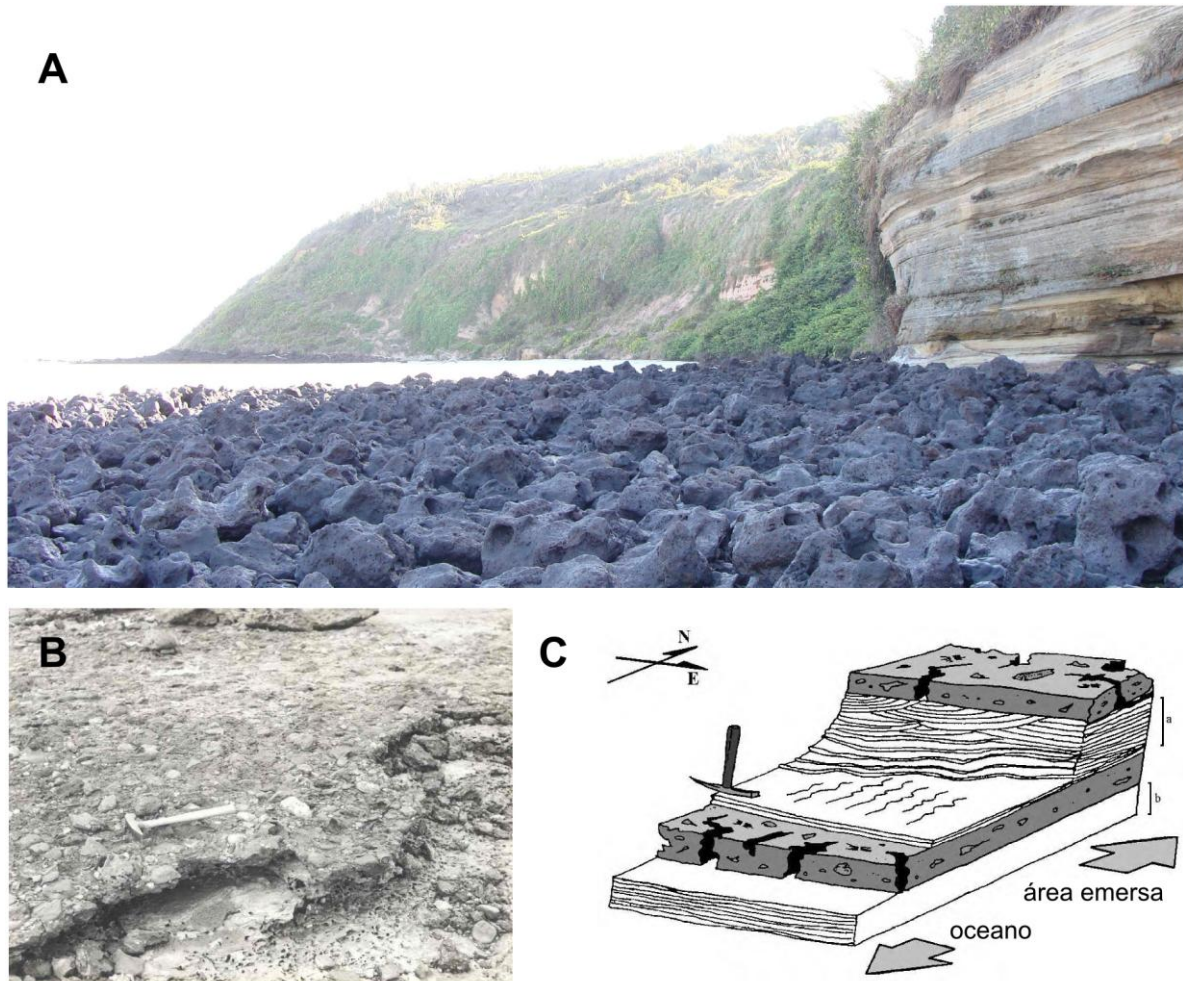
tronco de pteridófita; B) fragmento de caule de equisetácea; C-D) vértebras da serpente *Seismophis septentrionalis*; E-G) dentes de saurópodes; H-I) osteodermo e dente de crocodilomorfo, respectivamente; J) Escama tentativamente atribuído ao gênero de peixe *Lepidotes*; L) Osso pós-parietal do celacantídeo *Mawsonia*; M) osteodermos de saurópode Titanosauria; M-N) placas dentárias de dipnóicos; O) espinho da nadadeira dorsal de um tubarão hibodontídeo; P) dente rostral de raia Pristiformes; Q) dente de pterossauro Ornithocheiroidea; R) coprólitos de répteis indeterminados. A-R, retirados e modificados de Medeiros *et al.* (2014), exceto C e D, retirados de Hsiou *et al.* (2014).

Quanto ao registro fóssil de tetrápodes, esse talvez seja mais bem apreciado quanto analisado de acordo com a sua procedência. Na Praia da Baronesa, no município de Alcântara (Maranhão), os afloramentos da Formação Alcântara se apresentam geomorfologicamente como falésias e forneceram até agora dentes e ossos isolados de dinossauros terópodes e saurópodes, crocodilomorfos e répteis marinhos mosassaurídeos, além de fragmentos de carapaça de um quelônio do táxon *Pelomedusoides* (VILAS BÔAS; CARVALHO, 2001; MORAES-SANTOS *et al.*, 2001).

A Laje do Coringa, localizada na Ilha do Cajual, se constitui, por sua vez, no afloramento da Formação Alcântara (e possivelmente de toda a bacia) mais estudado nos últimos anos e provavelmente o mais importante, não somente com relação aos tetrápodes fósseis (Figuras 5 e 7). Encontra-se exposto ao longo de uma superfície de aproximadamente quatro mil metros quadrados e, por se situar dentro da porção de meso-litoral, está sujeito à ação constante de ondas, responsáveis por erodir as rochas aflorantes e muitas vezes liberar fósseis da matriz rochosa que antes os enclausurava, e da maré, a qual só possibilita atividades de campo no local durante a fase de maré vazante. Os fósseis provêm (ou são encontrados *in situ*) em sua maioria de dois níveis conglomeráticos e provavelmente correspondem a bioclastos com histórias tafonômicas distintas, tendo experimentado elevado grau de retrabalhamento (MEDEIROS, 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001). Isso poderia implicar *time-averaging* com relação aos restos fossilizados de organismos até agora encontrados na localidade. No entanto, para alguns autores a mistura temporal não deve ter se dado a ponto de indicar falsas associações bióticas



(MEDEIROS, 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001). Logo, os táxons identificados a partir dos fragmentos fósseis provavelmente existiram contemporaneamente e o fato de se encontrar formas continentais e formas marinhas (Figura 6) é relacionado ao retrabalhamento de fósseis em ambiente costeiro ou por ações de ondas durante eventos transgressivos ou por processos relacionados a tempestades de grande intensidade.



**Figura 7.** Afloramento da Formação Alcântara conhecido como Laje do Coringa. A) aspecto geral da Laje; B) nível conglomerático da onde provém os fósseis; C) representação esquemática do afloramento. A e B, cedidos por Manuel A. Medeiros. C, retirado de Elias (2006).

Entre os somatofósseis de dinossauros encontrados na Laje do Coringa estão dentes e vértebras de saurópodes e terópodes, estes últimos abordados em

particular na próxima seção. Entre os táxons de saurópodes identificados, estão os titanossauros (possivelmente afins a *Andesauridae* e *Malawisaurus*), representados por vértebras, dentes e um osteodermo (Figura 6E-G,L), e diplodocoides (com formas afins a *Rebbachisauridae*), também registrados por meio de vértebras e dentes isolados (MEDEIROS, 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001, 2002; MEDEIROS *et al.*, 2007; LINDOSO *et al.*, 2013; MEDEIROS *et al.*, 2014). Outros arcossauros encontrados no conglomerado da Laje do Coringa são os pterossauros e os crocodilomorfos. Os primeiros têm sua presença no Eocenomaniano da região evidenciada por dentes isolados atribuídos a Ornithocheiroidea, alguns bem similares aos de táxons da família Anhangueridae (Figura 6Q) (ELIAS *et al.*, 2007). O registro fóssil dos crocodilomorfos, por sua vez, conta com dentes isolados e osteodermos (Figura 6H,I), com o reconhecimento de ao menos duas espécies de Notosuchidae, *C. itapecuruensis* e *Coringasuchus anisodontis* Kellner *et al.*, 2009, embora a presença de Pholidosauridae também seja aventada (MEDEIROS 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; ELIAS, 2006; MEDEIROS *et al.*, 2007; KELLNER *et al.*, 2009; SANTOS *et al.*, 2011; MEDEIROS *et al.*, 2014). Outro táxon tetrapodiano identificado na Laje do Coringa é a serpente *Seismophis septentrionalis* Hsiou *et al.*, 2014 (Figura 6C,D), enquanto que dentes identificados como pertencentes aos répteis marinhos Plesiosauria e Mosasaurinae, juntamente com outros táxons ou tipicamente marinhos ou tipicamente continentais, suportam a ideia de um ambiente transicional sob a influência de marés para a região da Ilha do Cajual durante o Eocenomaniano (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; VILAS BÔAS; CARVALHO, 2001; HSIU *et al.*, 2014).

Ícnofósseis de vertebrados estão presentes na Formação Alcântara na forma de pegadas e coprólitos. As primeiras foram identificadas em aproximadamente seis localidades (Ponta da Guia, Ponta do Farol, Praia do Boqueirão, Ilha do Medo, Praia da Baronesa e Prefeitura de Alcântara) e são consideradas cronocorrelatas, correspondendo provavelmente a um *megatracksite* de aproximadamente 50 km<sup>2</sup>. Todas elas foram atribuídas a dinossauros, com a identificação de terópodes de pequeno e grande porte, ornitíscios tanto bípedes quanto quadrúpedes e possivelmente saurópodes (CARVALHO; GONÇALVES, 1994; CARVALHO, 2001). Já os coprólitos possuem formatos e tamanhos variados, sendo atribuídos a Chondrichthyes e a Sarcopterygii. Alguns coprólitos contêm em seu interior escamas ganoides e devido ao seu formato cilíndrico são atribuídos a algum réptil piscívoro

de identidade taxonômica mais precisa ainda não estabelecida (SOUTO; MEDEIROS, 2012).

Por fim, o registro paleobotânico (desconsiderando os palinomorfos já citados) da Formação Alcântara é composto por impressões de folhas de angiospermas e por troncos silicificados ou mineralizados por goethita de pteridófitas, coníferas e equisetáceas (Figura 6A,B) (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; MEDEIROS *et al.*, 2007; ARAÚJO *et al.*, 2011; MEDEIROS *et al.*, 2014).

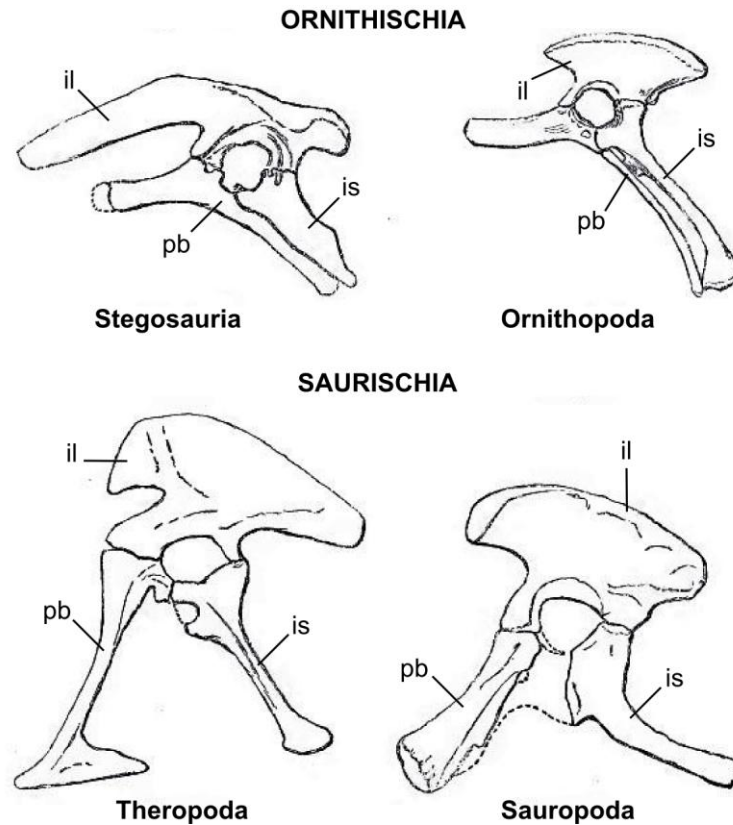
## 2. OS TERÓPODES NÃO-AVIANOS DO MESOCRETÁCEO DO NORDESTE

### 2.1 Considerações gerais sobre Theropoda

O termo Dinosauria foi cunhado por Richard Owen em 1842 para designar a “tribo ou subordem de Répteis Saurianos” composto por *Megalosaurus* Buckland, 1824, *Iguanodon* Mantell, 1825 e *Hylaeosaurus* Mantell, 1833 (OWEN, 1842; p. 103). Entre as características morfológicas utilizadas por Owen para reunir esses três táxons britânicos em único grupo estavam: 1) sacro grande e composto por cinco vértebras anquilosadas e incomumente constrictas; 2) peculiaridades relativas à altura, comprimento e morfologia do arco neural das vértebras dorsais; 3) articulação dupla entre as costelas e as vértebras; e, 4) coracoides amplos e complexos articulados com clavículas compridas, porém delgadas. Além disso, o reconhecimento dos elementos apendiculares como extremamente grandes para um réptil típico e a cavidade medular bastante desenvolvida dos mesmos, muitas vezes lembrando a condição mamaliana, também apontavam para um grupo biológica e ecologicamente distinto dos demais répteis conhecidos, fósseis ou não (OWEN, 1842). Curiosamente, Owen acabou alocando em outros grupos alguns táxons (*Cetiosaurus* Owen, 1841, *Poekilopleuron* Eudes-Deslongchamps, 1838, *Streptospondylus* von Meyer, 1832, *Suchosaurus* Owen, 1841 e *Thecodontosaurus* Riley e Stuchbury, 1836) que viriam a ser reconhecidos posteriormente também como dinossauros (ver abaixo; SEELEY, 1887; BUFFETAUT, 2010).

Vale ressaltar que a taxonomia proposta por Owen se deu em um contexto bem diferente do hodierno, o qual se caracterizava por um esquema de classificação dos seres vivos baseado no *Systema Naturae* de Lineu e por uma visão fixista das espécies predominante até então na comunidade científica (vale lembrar que a primeira edição de *A Origem das Espécies* de Charles Darwin só seria publicada em 1859) (MISHLER, 2009). Ainda seguindo a organização hierarquizada das formas de vida, em 1887, Harry Seeley subdividiu os dinossauros em dois grandes subgrupos considerados por ele como ordens dentro do sistema lineano, procedimento necessário para melhor acomodar os novos táxons descritos desde a proposição de Owen e que ilustravam bem a já notória diversidade morfológica existente em Dinosauria. O primeiro, denominado Ornithischia em alusão à cintura pélvica com características semelhantes às das aves, é caracterizado basicamente por púbis

compostos cada um por dois ramos, um dirigido anteriormente e em posição sub-horizontal e outro posteriormente dirigido e paralelo ao ísquio, entre outras características (Figura 8).



**Figura 8.** Diversidade estrutural das cinturas pélvicas dos dinossauros. Abreviaturas: **il:** íleo; **is:** ísquio; **pb:** púbis. Retirado e modificado de Seeley (1887).

Já a segunda ordem, Saurischia, termo que alude às semelhanças entre a estrutura geral das cinturas pélvicas desse grupo e dos lagartos, compreende animais com os púbis compostos cada um por um único ramo dirigido anteriormente (Figura 9). Ademais, ambos os púbis se articulam medialmente, condição não encontrada entre os membros de Ornithischia. Para Seeley, essas duas ordens e as diferenças existentes entre elas indicavam origens distintas para cada grupo e, assim, Dinosauria não representaria um agrupamento natural (no final do século XIX, a ideia de as espécies se originarem a partir de ancestrais em comum por meio da seleção natural já estava bem aceita por parte da comunidade científica; SEELEY, 1887; MISHLER, 2009; SEPKOSKI, 2009). Uma vez que a proposição das

duas ordens com base em diferenças estruturais da cintura pélvica era congruente com o caráter ambíguo de outras diferenças observadas nas demais regiões do esqueleto, a classificação de Seeley acabou por se tornar a adotada pela maioria dos paleontólogos em detrimento de outras proposições disponíveis na literatura da época.

Dentro de Saurischia, Seeley incluiu dois grupos previamente reconhecidos por Othniel C. Marsh, Sauropoda e Theropoda. Para Marsh, Sauropoda, ou pés de lagarto, reunia formas herbívoras com autopódios plantígrados, portando cinco dígitos cada um, púbis unidos anteriormente por meio de cartilagem, vértebras pré-caudais ocas e ossos apendiculares sólidos (MARSH, 1878, 1881). Com relação à morfologia geral, os saurópodes são mais conhecidos pelo tamanho gigantesco alcançado por algumas espécies e a coluna cervical e caudal extremamente desenvolvida (SERENO, 1999). De maior interesse para a presente monografia, os Theropoda, ou pés de monstro, por outro lado, compreendiam as formas carnívoras com autopódios digitígrados portando falanges ungueais preênseis, púbis anteriormente coossificados e ossos apendiculares ocos (MARSH, 1881). Como Marsh até então se referia especificamente às espécies norte-americanas, ele incluiu originalmente dentro de Theropoda somente três gêneros: *Allosaurus* Marsh, 1877, *Creosaurus* Marsh, 1878 e *Labrosaurus* Marsh, 1879, os dois últimos atualmente considerados como sinônimos-júnior do primeiro (CARRANO *et al.*, 2012). Mais tarde, Marsh descreveu novos táxons e considerou outros gêneros como terópodes, incluindo *Megalosaurus*, *Poekilopleuron* e *Coelurus* Marsh, 1879 (MARSH, 1884). Desta forma, o primeiro gênero formalmente descrito de Dinosauria, *Megalosaurus*, se tratava mais especificamente de um Theropoda.

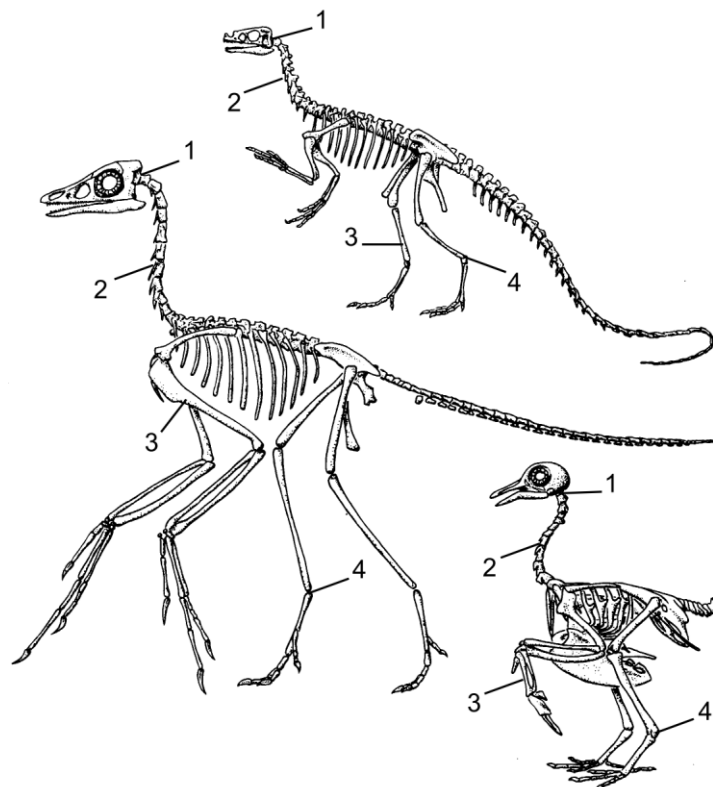
Concomitante à publicação desses primeiros trabalhos versando sobre a classificação dentro de Dinosauria e especialmente depois deles, vários outros táxons de Theropoda foram descritos, alguns a partir de materiais relativamente completos e bem preservados e outros a partir de fósseis fragmentados e isolados, o que resultou numa explosão de espécies propostas, muitas das quais foram sinonimizadas depois, enquanto que outras foram consideradas *nomina dubia* ou *nomina nuda* (CARRANO; SAMPSON, 2008; CARRANO *et al.*, 2012). Também se ampliou o conhecimento acerca da distribuição geográfica dos terópodes, bem como dos demais grupos de dinossauros, com a descoberta de novos espécimes e espécies fora da Europa e da América do Norte, continentes que concentravam a

maior parte dos achados do final do século XIX e começo do século XX. Muitos dos táxons até então descobertos, tais como *Allosaurus fragilis* Marsh, 1877 (MARSH, 1877), *Ceratopsus nasicornis* Marsh, 1884 (MARSH, 1884), *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905 e *Albertosaurus sarcophagus* Osborn, 1905 (OSBORN, 1905), correspondiam a terópodes de grande porte com o tamanho do crânio avantajado quando comparados a outros dinossauros e répteis, que facilmente atraíam a atenção da comunidade científica e do público leigo. Por outro lado, outras espécies, como *Compsognathus longipes* Wagner, 1859 (OSTROM, 1978), *Ornitholestes hermanni* Osborn, 1903 (OSBORN, 1903), *Velociraptor mongoliensis* Osborn, 1924, *Oviraptor philoceratops* Osborn, 1924 (OSBORN, 1924) e *Deinonychus antirrhopus* Ostrom, 1969 (OSTROM, 1969), se tratavam de formas de pequeno tamanho corpóreo e crânios proporcionalmente menores em relação ao restante do corpo. Essas diferenças entre tamanho e morfologia geral levaram a uma prática bastante comum em meados do século XX de classificar os terópodes em dois grandes grupos, Carnosauria, ou simplesmente carnossauros, composto pelos táxons de grande porte, e Coelurosauria, ou celurosssauros, caracterizado por formas pequenas e mais gráceis (ROMER, 1956; CARROLL, 1987). Era-se cogitado inclusive que Theropoda poderia não ser derivado de um único ancestral, com a hipótese de que alguns carnossauros, como os da família Tyrannosauridae, derivariam de outros répteis arcossauros “tecodontes”, como *Postosuchus kirkpatricki* Chatterjee, 1985 (CHATERJEE, 1985; CARROLL, 1987).

Outra hipótese que simultaneamente começou a ganhar força era a de que as aves atuais, consideradas tradicionalmente como uma classe à parte entre os animais vertebrados, tinham seus ancestrais entre os terópodes celurosssauros. Essa hipótese, no entanto, não era nova, uma vez que remonta desde as observações pioneiras de Thomas Huxley, mas só ganhou mais respaldo graças aos trabalhos comparativos entre aves atuais, *Archaeopteryx lithographica* Meyer, 1861 e *D. antirrhopus*, realizados por John Ostrom (Figura 9) (OSTROM, 1976).

Até esse momento, a adoção de grupos possivelmente não naturais ou parafiléticos, isto é, não resultantes de uma única origem em comum, era algo bastante corriqueiro dentro das ciências naturais. Embora a ideia do surgimento de novas espécies a partir de outras pré-existentes por meio da seleção natural fosse uma teoria plenamente acatada pela comunidade científica e os debates se concentrassem sobre a dinâmica com que se dava a evolução dos seres vivos

(Gradualismo, Nova Síntese Evolutiva, Equilíbrio Pontuado, etc.), a aceitação da evolução como fenômeno biológico não implicou o abandono do paradigma vigente das classificações biológicas, de forma que a organização essencialmente hierárquica proposta por Lineu ainda era a preferida e a favorecida pelos taxonomistas. Muitas vezes, a formalização dos grupos se dava por meio de avaliações qualitativas dos diferentes atributos dos organismos e, assim, as classificações adquiriam um caráter extremamente subjetivo e costumavam diferir significativamente entre os diferentes autores. No entanto, com o advento de métodos fenéticos e o aumento do número de adeptos à visão cladística quanto à evolução dos organismos e a como sistematizar o conhecimento da biodiversidade, a qual implicava a adoção somente de grupos monofiléticos baseados em estados derivados de caracteres compartilhados pelos integrantes (sinapomorfias) indicativos da origem única dos mesmos (MISHLER, 2009), a divisão interna de Theropoda em táxons menos inclusivos viria a se modificar consideravelmente.



**Figura 9.** Semelhanças na anatomia esquelética de aves e de dinossauros terópodes. Legenda: 1 – articulação entre o crânio e o pescoço mediada por somente um côndilo occipital; 2 – pescoço em “S”; 3 – ossos pneumatizados; 4 –

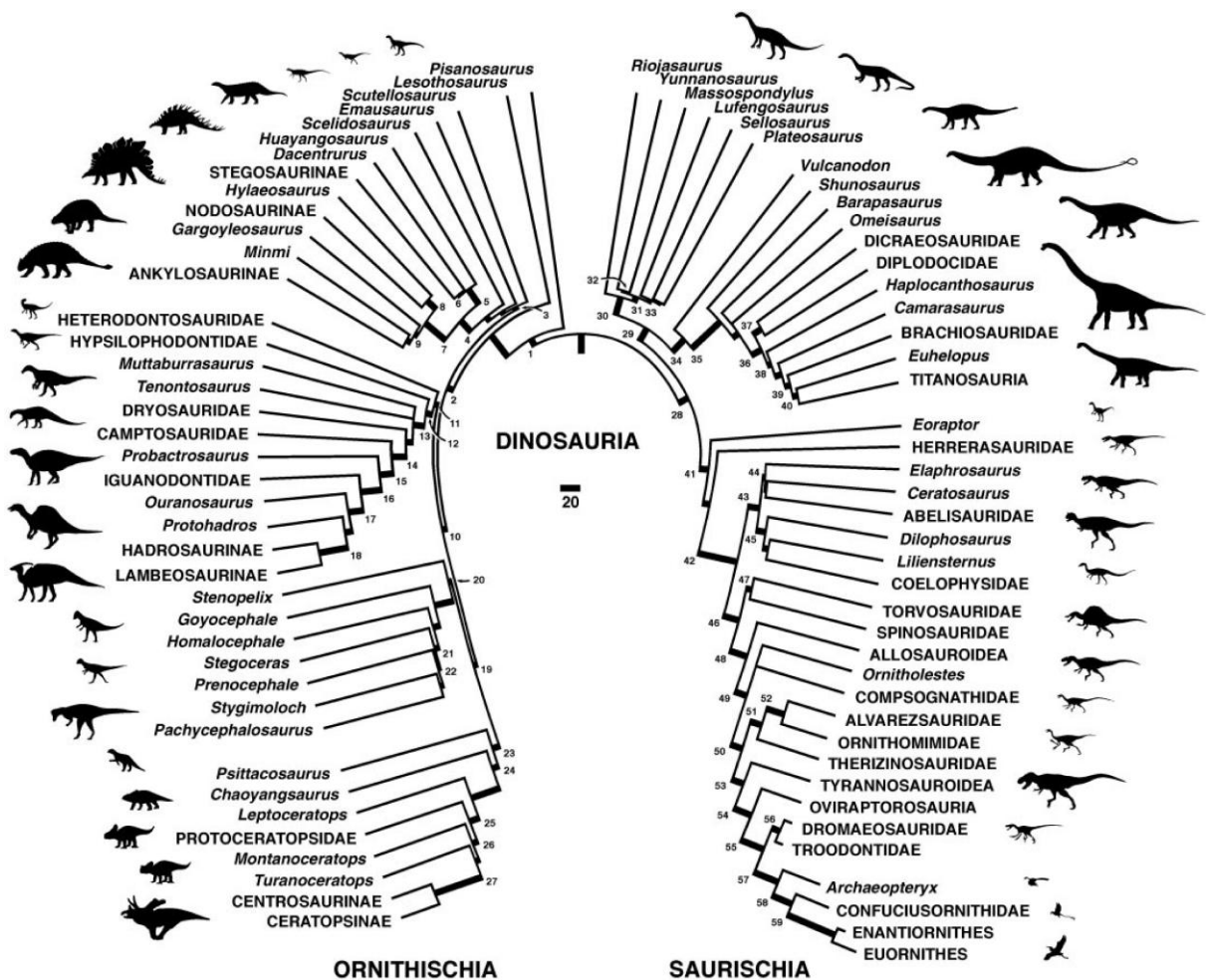


articulação intertarsal no tornozelo. No alto, o terópode não aviano *Ornitholestes*; no centro, *Archaeopteryx*; no canto inferior direito, uma ave Columbiforme. Retirado e modificado de Pough *et al.* (1999).

Assim, não tardou o aparecimento de filogenias baseadas em métodos fenéticos—e em matrizes de caracteres morfológicos que incluía dinossauros como unidades taxonômicas operacionais (UTOs)—indicando a origem única e, portanto, a monofilia de Dinosauria e de suas duas ordens, Ornithischia e Saurischia (GAUTHIER, 1986), ao contrário de antigas visões como as de Seeley (1887). Assim, ficou claro que Theropoda também se tratava de um grupo monofilético, de forma que nenhum “carnossauro” derivava de outro grupo de répteis e as aves possuíam de fato origem teropodiana. Com relação aos demais tetrápodes, dinossauros estão juntos aos crocodilos atuais e outras formas fósseis, como os Pterosauria, constituindo o clado Archosauria. Estudos cladísticos posteriores corroboraram os resultados obtidos por Gauthier (1986) e possibilitaram o refinamento do conhecimento acerca das relações internas de Archosauria e, mais especificamente, Dinosauria (SERENO, 1997, 1999).

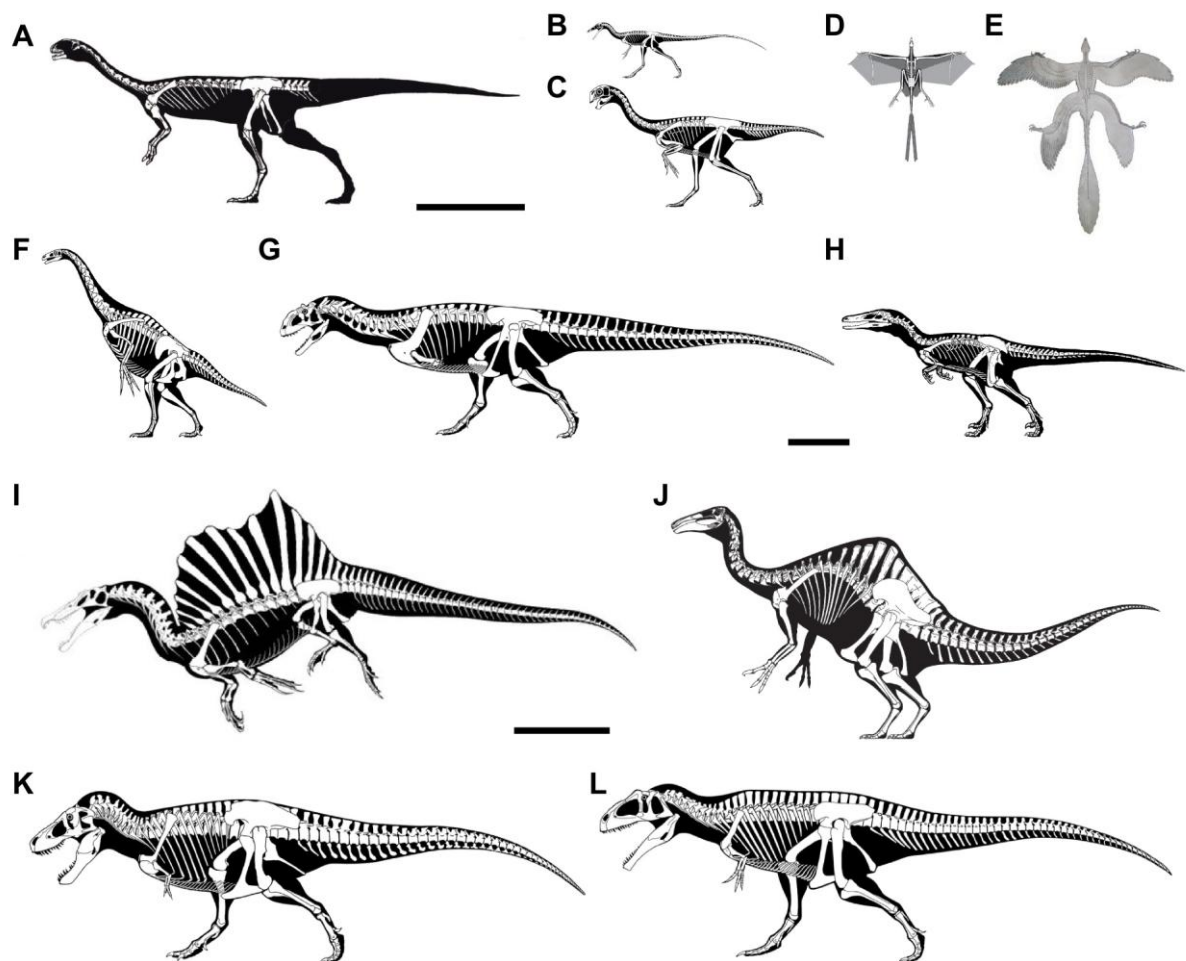
Desta forma, é possível sintetizar a visão moderna mais difundida acerca das relações internas de Dinosauria da seguinte forma: os dinossauros parecem estar divididos em dois grandes grupos, Ornithischia e Saurischia, aos quais não estão mais atados conceito algum da hierarquia lineana, isto é, não são mais considerados ordens e, sim, tratados como táxons não ranqueados (Figura 10). Dentro de Ornithischia, estão dois grandes subgrupos, os Tyreophora, que compreendem formas encouraçadas, e os Neornithischia, que, por sua vez, se subdivide em Ornithopoda e Marginocephalia, o último caracterizado por estruturas salientes na margem posterior do crânio (Figura 10). Já os Saurischia abrangem outros dois grandes subgrupos, os Sauropodomorpha e os Theropoda. Os primeiros se caracterizam em geral quanto à morfologia pela posse de colunas cervicais e caudais extremamente desenvolvidas, crânios reduzidos em comparação às demais dimensões corpóreas e uma tendência a uma postura quadrúpede (Figura 10). Os Sauropodomorpha incluem os Sauropoda, grupo já previamente reconhecido por Marsh (1878), e outros táxons herbívoros comumente agrupados como Prosauropoda, mas que tanto podem constituir um grupo monofilético como

parafilético com grupos sucessivamente externos a Sauropoda (SERENO, 1997, 1999). Por outro lado, Theropoda, visto como um táxon monofilético, reúne as formas em geral bípedes e carnívoras, comumente portando uma articulação intramandibular, que confere à mandíbula maior flexibilidade no ato da mordida, e autopódios anteriores com somente três dígitos funcionais próprios para agarrar e lacerar eventuais presas (Figura 10) (SERENO, 1997, 1999). *Archaeopteryx* e as demais aves fósseis e atuais representam uma irradiação adaptativa dentro de Theropoda. Logo, somente esse grupo de dinossauros foi capaz de desenvolver voo ativo, embora talvez outras formas de voo ou planagem tenham sido desenvolvidas por outros terópodes (XU *et al.*, 2003, 2015).



**Figura 10.** Relações filogenéticas internas de Dinosauria apresentadas por Sereno (1999). Retirado de Sereno (1999).

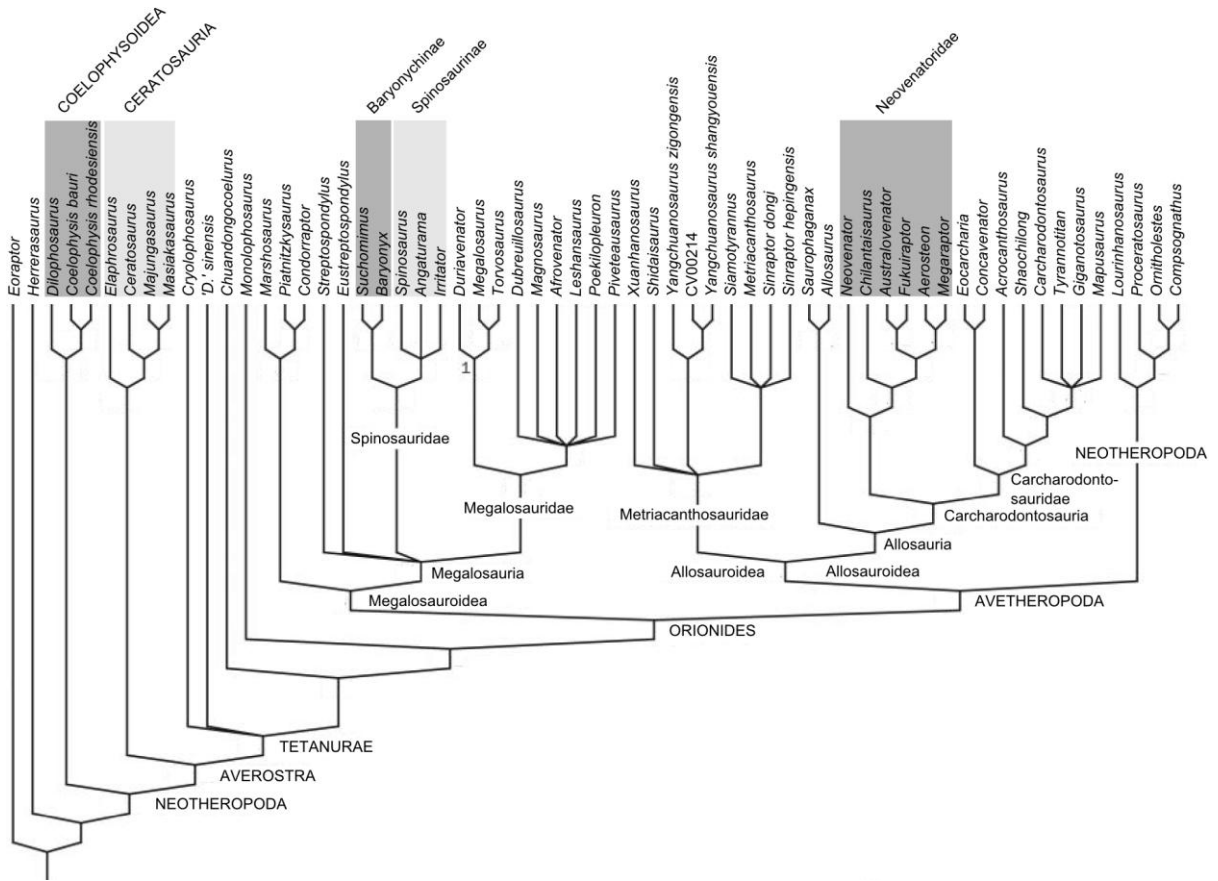
Ainda que se desconsiderem as aves, os terópodes totalizam mais de 40% de todas as espécies nomeadas de dinossauros (CARRANO *et al.*, 2012) e apresentam maior diversidade de planos corpóreos e hábitos de vida do que os demais grupos (Figura 11). Entre as formas conhecidas pela ciência que não se encaixam exatamente na descrição geral provida há pouco e ilustram bem a rica diversidade de terópodes não-avianos, estão formas arborícolas como *Microaptor zhaoianus* Xu *et al.*, 2000 e *M. gui* Xu *et al.*, 2003 (XU *et al.*, 2000, 2003), formas com hábitos semiaquáticos e possivelmente quadrúpedes, como *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915 (IBRAHIM *et al.*, 2014), outros com morfologia quimérica e aberrante, como *Deinocheirus mirificus* Osmólska e Roniewicz, 1970 (LEE, Y. *et al.*, 2014), táxons onívoros a herbívoros (NOVAS *et al.*, 2015) e até espécies canibais (ROGERS *et al.*, 2003) e possivelmente peçonhentas (GONG *et al.*, 2011).



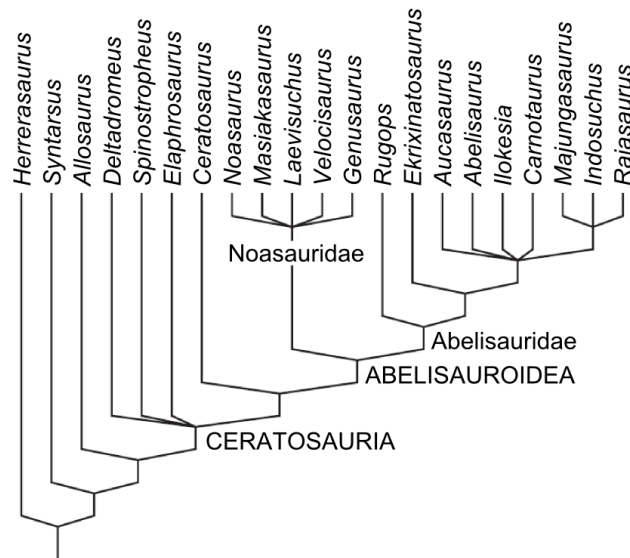
**Figura 11.** Diversidade de Theropoda. A) *Chilesaurus diegosuarezi* Novas *et al.*, 2015, um terópode tetanuro herbívoro; B) o celurosauro *Compsognathus longipes*;

C) o oviraptorossauo *Khaan mckennai* Clark *et al.*, 2001; D) o celurossauo escansoriopterigídeo *Yi qi Xu et al.*, 2015; E) o dromeossaurídeo alado *Microaptor gui* (barra de escala igual a 50 cm; F) o terizinossaurídeo *Nothronychus mckinleyi* Kirkland e Wolf, 2001; G) o abelissaurídeo *Majungasaurus crenatissimus* (Déperet, 1896); H) o deinonicossauo unenlagídeo *Austroraptor cabazai* Novas, 2008 (barra de escala igual a 1 m); I) o tetanuro de hábitos semiaquáticos *Spinosaurus aegyptiacus*; J) o celurossauo ornitomimossauo também de possíveis hábitos aquáticos *Deinocheirus mirificus*; K) o celurossauo tiranossaurídeo *Tyrannosaurus rex*; L) o tetanuro carcarodontossaurídeo *Giganotosaurus carolinii* Coria e Salgado, 1995 (barra de escala igual a 2 m). A, retirado de Novas *et al.* (2015); B, C, F, G, L e K, por Scott Hartmann; D, retirado de Xu *et al.* (2015); E, retirado de Xu *et al.* (2003); H, retirado de Novas *et al.* (2013); I, por Marco Auditore; J, retirado de Y. Lee *et al.* (2014).

Com relação às relações internas de Theropoda, estas podem ser sumarizadas como a seguir (Figuras 12 e 13). *Eoraptor lunensis* Sereno *et al.*, 1993 e Herrerasauridae representam as formas mais basais e representam sucessivos grupos externos de Neotheropoda, o qual, por sua vez, compreende todos os demais táxons teropodianos distribuídos em três subgrupos, Coelophysoidea, Ceratosauria e Tetanurae (CARRANO; SAMPSON, 2008; CARRANO *et al.*, 2012). Nesses subgrupos estão alguns dos táxons teropodianos antes reconhecidos como membro de Carnosauria, agora considerado polifilético, isto é, de origem múltipla e, portanto, não natural. O primeiro subgrupo, Coelophysoidea, inclui gêneros do Neotriássico e Eojurássico, como *Coelophysis* Cope, 1887, *Procompsognathus* Fraas, 1913, *Segisaurus* Camp, 1936, *Liliensternus* Welles, 1984 e *Dilophosaurus* Welles, 1970. Como um táxon monofilético, constituem o grupo-irmão do clado formado por Tetanurae e Ceratosauria, segundo o cladograma apresentado por Carrano *et al.* (2012) (Figura 12). Estes últimos estão representados no registro fóssil principalmente por formas do Neojurássico e Cretáceo e incluem os jurássicos *Elaphrosaurus* Janensch, 1920 e *Ceratosaurus* e os Abelisauoidea, grupo constituído basicamente por formas de grande e pequeno porte do Cretáceo da Gondwana, como o abelissaurídeo *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985 e o noassaurídeo *Masiakasaurus knopfleri* Sampson *et al.*, 2001, mas também incluindo táxons europeus (BONAPARTE, 1985; SAMPSON *et al.*, 2001).



**Figura 12.** Relações filogenéticas internas de Theropoda, com ênfase em Tetanurae. Retirado e modificado de Carrano *et al.* (2012).

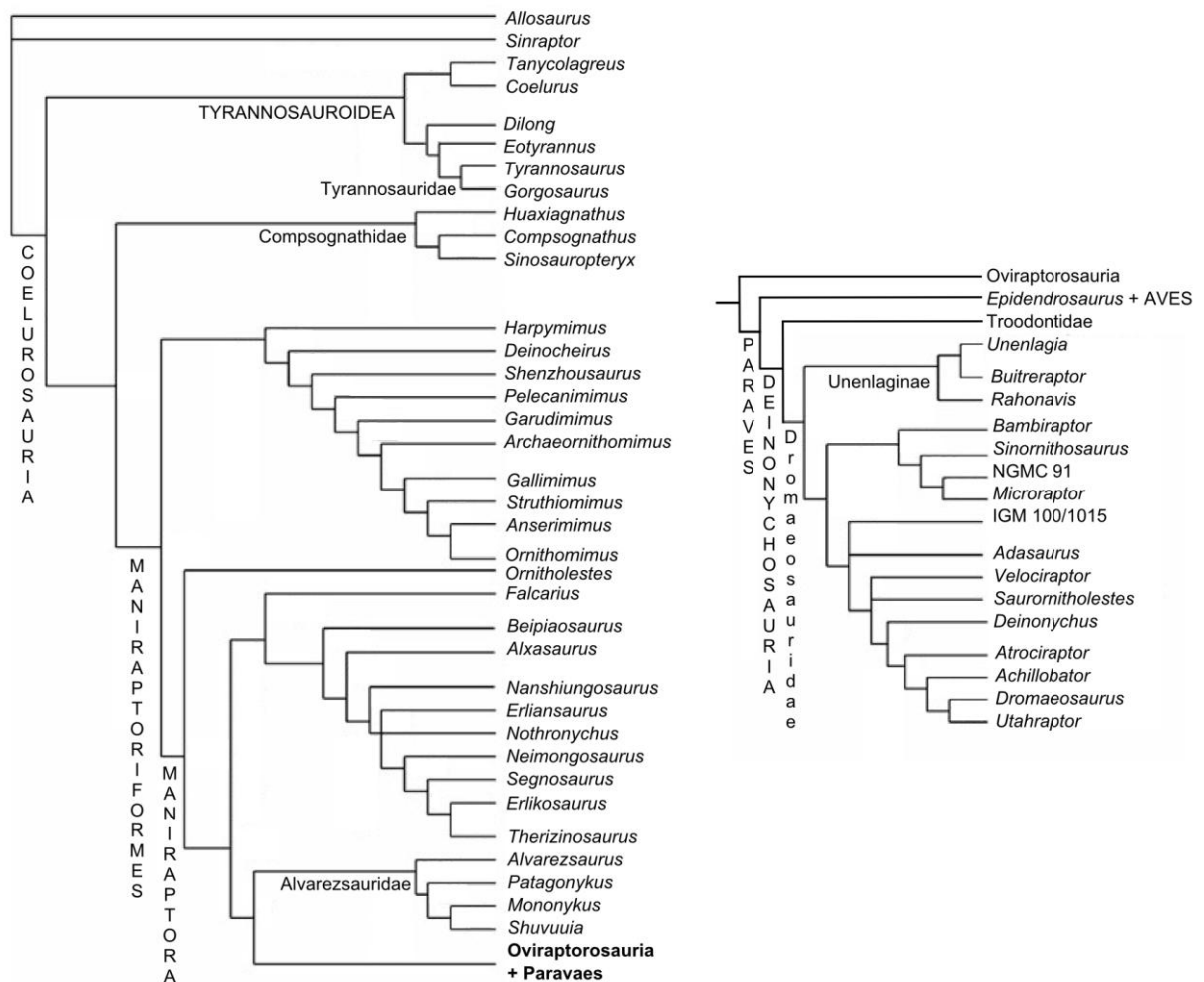


**Figura 13.** Relações filogenéticas internas de Theropoda, com ênfase em Ceratosauria. Retirado e modificado de Carrano e Sampson (2008).

Tetanurae, termo cunhado por Gauthier (1986), em sua maioria, abrange formas de grande porte. Reconhece-se três linhagens principais, Megalosauroidea, Allosauroidea e Coelurosauria, a primeira delas se tratando do grupo-irmão do clado constituído pelas duas últimas. Megalosauroidea inclui formas de médio a grande porte, incluindo os gêneros *Poikilopleuron*, *Streptospondylus* e *Suchosaurus*, antes não reconhecidos por Owen como dinossauros, e é nomeado assim em alusão ao já mencionado *Megalosaurus*. Constituindo Megalosauroidea, estão os Spinosauridae, clado composto por táxons com crânios indicativos de hábitos semiaquáticos e piscívoros, como o também já citado *S. aegyptiacus*. Em Allosauroidea, também estão outros gêneros de médio a grande porte que ocuparam o nicho de predadores de topo dos paleoecossistemas especialmente da Laurasia, do Neojurássico ao Eocretáceo, e da Gondwana, durante o Eocretáceo e o começo do Neocretáceo. Os gêneros de alossauróides mais conhecidos são *Allosaurus*, do qual deriva o nome do grupo, e os carcarodontossaurídeos *Carcharodontosaurus* Stromer, 1931, *Acrocanthosaurus* Stovall e Langston, 1950 e *Giganotosaurus* (CARRANO *et al.*, 2012).

A última linhagem de Tetanurae é Coelurosauria, proposto, como já mencionado, bastante antes do advento da Cladística como escola taxonômica. Coelurosauria, no entanto, não corresponde somente a formas de pequeno porte, uma vez que se entendem os tiranossaurídeos, por exemplo, como membros desse clado (SERENO, 1999), embora seja reconhecida uma tendência à diminuição do tamanho corpóreo nas linhagens que se sucedem como grupos externos de Aves (NOVAS *et al.*, 2012; LEE, M. *et al.*, 2014). Os celurossauros, portanto, compreendem boa parte da diversidade morfológica e ecológica aludida há pouco como única de Theropoda entre os Dinosauria. Como membros de Coelurosauria estão táxons como Ornithomimosauria, que inclui tanto animais gráceis de pequeno porte e morfologia semelhante a aves paleognatas (ex.: *Ornithomimus velox* Marsh 1890) como formas gigantescas com membros dianteiros extremamente desenvolvidos (ex.: *Deinocheirus*), Compsognathidae, clado composto por gêneros que não excedem três metros de comprimento corpóreo total (ex.: *C. longipes*), Oviraptorosauria, constituído seguramente somente por formas da Laurasia, Tyrannosauroidea, o qual inclui os também já aludidos *Albertosaurus* e, obviamente, *T. rex*, e Paraves (Figura 14). Dentro de Paraves, se encontram as Aves e o seu grupo-irmão, Deinonychosauria, que inclui, entre outros muitos gêneros,

*Deinonychus* e *Velociraptor*. As relações entre os grupos citados é motivo de debate e nenhum consenso foi exatamente estabelecido, embora haja a tendência, por exemplo, de considerar Compsognathidae como um clado mais basal dentro de Coelurosauria e de agrupar os Tyrannosauroidae com Oviraptorosauria e Paraves, constituindo assim os Tyrannoraptora (HOLTZ, 1994, 1998; SERENO, 1999; SENTER *et al.*, 2007; DAL SASSO; MAGANUCO, 2011; NOVAS *et al.*, 2012; PORFIRI *et al.*, 2014).



**Figura 14.** Relações filogenéticas internas de Coelurosauria, com *Allosaurus* e *Sinraptor* como grupos-externos. Retirado e modificado de Senter (2007).

Um grupo de Tetanurae em particular tem sido alvo de discussões com relação ao seu posicionamento filogenético. Esse táxon, os Megaraptora, costuma tanto ser alocado dentro de Allosauroidae (BENSON *et al.*, 2010b; CARRANO *et al.*,

2012) como dentro de Coelurosauria (NOVAS *et al.*, 2013). Ambas as propostas ganharam força com as últimas filogenias propostas, embora somente a última conte com a codificação de uma quantidade considerável de caracteres cranianos para *Megaraptor namunhaiquii* Novas, 1998, talvez a UTO dentro de Megaraptora com o melhor registro fóssil (NOVAS, 1998; PORFIRI *et al.*, 2014).

Recentemente, no entanto, Baron *et al.* (2017) desafiaram a visão corrente sobre as relações internas de Dinosauria. Alternativamente, os autores apresentaram uma nova hipótese filogenética segundo a qual os terópodes formariam com grupos tipicamente ornitíscuos um clado denominado Ornithoscelida. Por outro lado, Saurischia compreenderia basicamente os sauropodomorfos, os quais teriam como grupo-irmão a família Herrerasauridae, esta não mais considerada um táxon teropodiano. Muito do mérito de cada proposta filogenética de dinossauros está diretamente relacionada com a forma com que cada uma delas lida com os táxons mais basais e a irradiação inicial do grupo, temática esta que está além do escopo do presente trabalho. Sendo assim, aqui se optou por ainda adotar a hipótese moderna anteriormente comentada e mais tradicionalmente seguida pela comunidade científica (Figura 10).

Embora não se perceba uma clara influência de padrões biogeográficos vicariantes ou mesmo dispersivos para Theropoda como um todo, o registro fóssil desse táxon na América do Sul e, mais precisamente, o de idade mesocretácea da Região Nordeste do Brasil não abrange muitas das linhagens especificadas acima que se estenderam ao longo do Cretáceo. Talvez esse fato seja mais bem explicado por eventos locais de extinção distintos uns dos outros quanto aos grupos afetados, determinando desta forma os táxons que teriam sido mais abundantes tanto na Laurásia como na Gondwana ao longo do Cretáceo (SERENO, 1999; CARRANO *et al.*, 2012).

O registro teropodiano não aviano do mesocretáceo do Nordeste, o qual é o principal tema deste trabalho, é sumarizado abaixo de acordo com os táxons supragenéricos em que foram classificados. Como já explicado anteriormente, ele corresponde basicamente aos somatofósseis das Bacias do Araripe e de São Luís-Grajaú. No entanto, sempre que oportuno, serão feitas menções aos icnofósseis (possivelmente) atribuíveis a terópodes. Embora a Bacia Potiguar, no estado do Rio Grande do Norte, tenha recentemente revelado novos achados de terópodes

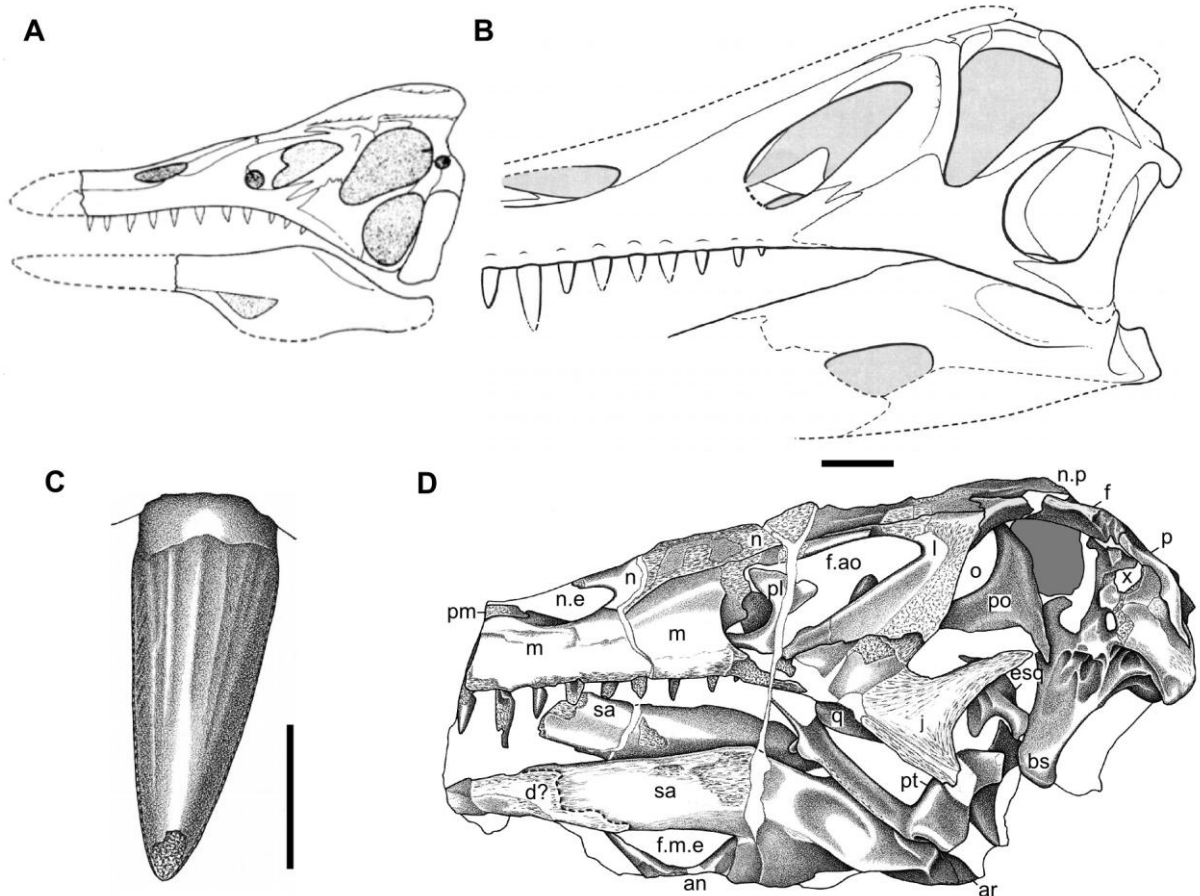


mesocretáceos, estes não serão abordados aqui por não terem sido formalmente descritos, estando ainda sob estudo por outros pesquisadores (ex.: BERGQVIST *et al.*, 2016; PEREIRA *et al.*, 2016).

## 2.2 Spinosauridae

Spinosauridae se trata, de longe, do táxon de Theropoda, e quiçá de Dinosauria, com o maior e mais diversificado registro fóssil do mesocretáceo do Nordeste. Dentro de Tetanurae, eles correspondem a um grupo mais basal com afinidades com Megalosauridae e suas principais características distintivas concentram-se no sincrânio: 1) alongamento das mandíbulas, em especial, da região anterior às narinas externas, fazendo com que estas tenham uma posição mais posterior ao longo do comprimento do crânio (Figura 15); 2) expansão na extremidade rostral de ambas as mandíbulas modificadas em “rosetas”, devido a uma constrição do sincrânio na altura dos últimos dentes pré-maxilares e primeiros dentes maxilares; 3) região da sínfise dos dentários direcionada para cima; 4) seis a sete dentes pré-maxilares; 5) dentes conidontes *sensu* Hendrickx *et al.* (2015), *i.e.*, com coroas fracamente comprimidas em plano lábio-lingual e retas ou ligeiramente inclinadas em direção distal, apresentando aspecto cônico (Figura 15C) (SERENO *et al.*, 1998; WEISHAMPEL *et al.*, 2004; HONE; HOLTZ, 2017). Essas características, em conjunto, conferem à morfologia sincraniana como um todo um aspecto peculiar, não encontrado em outros terópodes, mas comparável ao de alguns crocodilomorfos, em especial, os gavialídeos atuais (HOLTZ, 1998; RAYFIELD *et al.*, 2007; HONE; HOLTZ, 2017). A morfologia tipicamente crocodiliana do crânio de espinossauros é normalmente associada a prováveis hábitos piscívoros, conforme detalhado mais adiante. Quanto ao pós-crânio, entre as características mais marcantes, estão um par de falanges ungueais hipertrofiadas, membros anteriores robustos e, em muitos táxons, espinhos neurais várias vezes maiores em altura do que os centros vertebrais (SERENO *et al.*, 1998; HONE; HOLTZ, 2017). No último caso, a condição extrema é atingida por *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915, espécie originalmente reportada para o mesocretáceo do Egito e que apresentava espinhos neurais que chegavam a medir mais de 1,5 m em altura (STROMER, 1915; SMITH *et al.*, 2006). Apesar de achados no Marrocos também indicarem a presença de outros espinossaurídeos com espinhos neurais bastante alongados (IBRAHIM *et*

*al.*, 2014, 2017), claramente, essa não é a condição verificada para a maioria dos táxons, nos quais os espinhos neurais possuem dimensões mais modestas (CHARIG; MILNER, 1997; SERENO *et al.*, 1998; MACHADO, 2010; ALLAIN *et al.*, 2012).



**Figura 15.** Espécime SMNS 58022, holótipo de *Irritator challengerii*. A) reconstrução do crânio feita por Martill *et al.* (1996). B) reconstrução craniana proposta por Sues *et al.* (2002), evidenciando as narinas externas deslocadas posteriormente. C) dente maxilar tipicamente conidonte, portando estrias longitudinais e rugosidades próximas à carena. D) desenho do crânio, no qual é possível notar a melhor preservação de alguns elementos ósseos em relação a outros. Notar as características típicas de Spinosauridae, como as narinas externas recuadas e os dentes cônicos. Abreviaturas: **an**: angular; **ar**: articular; **bs**: basisfenóide; **d**: dentário; **esq**: esquamosal; **f**: frontal; **f.ao**: fenestra antiorbital; **f.m.e**: fenestra mandibular externa; **j**: jugal; **l**: lacrimal; **m**: maxila; **n**: nasal: **n.e**: narina externa; **n.p**: processo do nasal; **pl**: palatino; **pm**: pré-maxila; **po**: pós-orbital; **pt**: pterigóide; **q**: quadrado; **x**: orifício

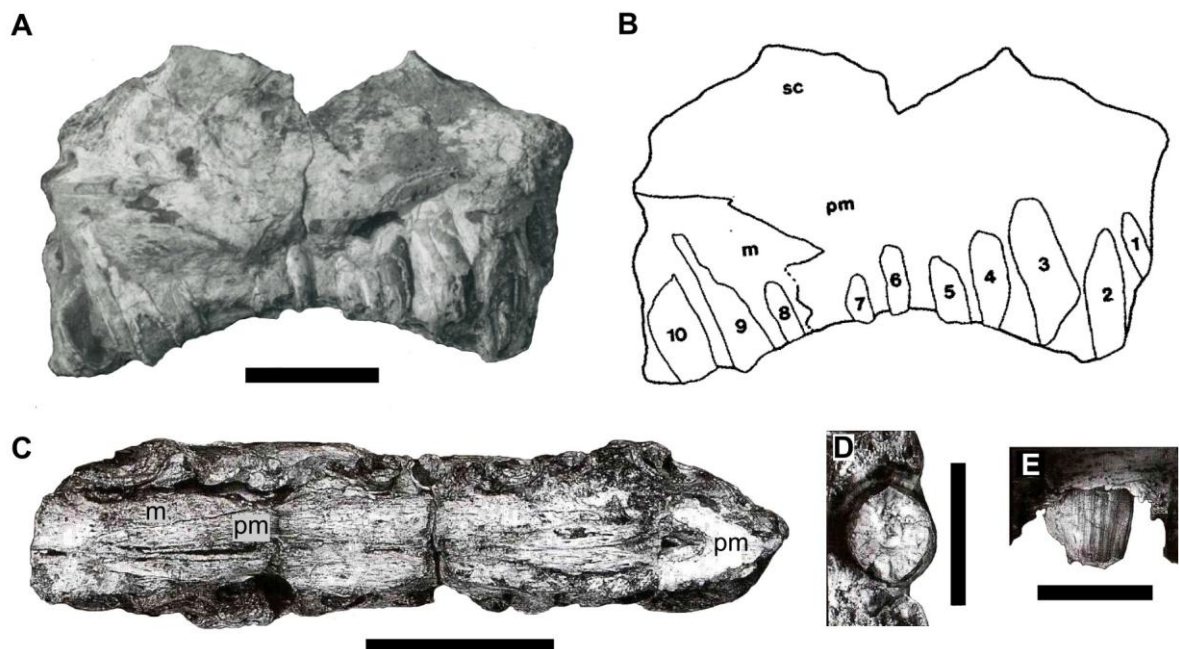
causado por dano *post mortem*. Barra de escala igual a 5 para B e D e igual a 1 cm para C. A, retirado e modificado de Martill *et al.* (1996); B-D, retirados e modificados de Sues *et al.* (2002).

O histórico de referências a espécimes fósseis do mesocretáceo Nordeste teve seu início no ano de 1996, com a publicação de duas espécies do Albiano da Formação Romualdo, Bacia do Araripe. A primeira delas, *Irritator challengerii* Martill *et al.*, 1996, foi descrita ainda sem que o holótipo (SMNS 58022) estivesse totalmente preparado, o que resultou em bastante confusão taxonômica. Antes de sua publicação, o crânio, ainda parcialmente envolto por parte matriz rochosa da concreção carbonática que o encerrava, foi pensado se tratar de um pterossauro (Figura 15). Quando da descrição, a espécie foi considerada membro de Bullatosauria, um táxon de Coelurosauria até então reconhecido como válido (MARTILL *et al.*, 1996). O crânio e holótipo de *I. challengerii* só não possui preservado a sua porção mais rostral e talvez por isso a sua afinidade com Spinosauridae não tenha sido prontamente reconhecida pelos seus autores, embora Kellner (1996) a tenha proposto com base nas narinas externas posteriormente deslocadas e nos dentes cônicos, o que foi aceito por autores subsequentes (CHARIG; MILNER, 1997; TAQUET; RUSSELL, 1998; SERENO *et al.*, 1998; KELLNER; CAMPOS, 2000; CARRANO *et al.*, 2012).

Posteriormente, já com o holótipo plenamente preparado, *I. challengerii* pode ser redescrito, reconhecendo-se a seguinte diagnose em relação aos demais espinossaurídeos (Figura 15): 1) nasais com crista óssea proeminente que se estende posteriormente até terminar em uma projeção dorsoventralmente achatada, semelhante a uma protuberância; 2) superfície dorsal dos parietais voltada postero-dorsalmente; 3) eixo vertical da caixa craniana inclinada ântero-ventralmente; 4) superfície posterior do basisfenóide portando um profundo recesso mediano de aspecto oval; 5) suprangular com ampla superfície lateral (SUES *et al.*, 2002). O espécime SMNS 58022 se trata do crânio de espinossaurídeo mais completo encontrado até o momento, especialmente no que diz respeito à porção posterior, região normalmente não preservada nos demais espécimes. Assim, ele é de fundamental importância para inferências acerca da morfologia craniana posterior às narinas externas e tem provido informações relevantes nesse sentido—por exemplo, *I. challengerii* é o único espinossaurídeo com as columelas preservadas. Sendo assim, Sues *et al.* (2002) ressaltaram o caráter provisório da diagnose por eles provida

dado o caráter fragmentado dos demais espinossaurídeos e a possibilidade de futuras descobertas. De fato, Carrano *et al.* (2012) citam somente a primeira característica mencionada acima como diagnose dessa espécie. Dal Sasso *et al.* (2005) também reconheceram outras diferenças entre *I. challengerii* e *S. aegyptiacus*, como a denticção menos robusta do primeiro e o maior alongamento do rostro em vista lateral do último.

A segunda espécie do Albiano araripense é *Angaturama limai* Kellner e Campos, 1996. Ela foi descrita com base em um par de pré-maxilas articuladas e com a sutura entre elas ainda visível (GP/2T-5; Figura 16) (KELLNER; CAMPOS, 1996), o que pode indicar uma idade subadulta para o espécime quando de sua morte—esse critério é mais restrito aos espinossauros entre os Tetanurae (CARRANO *et al.*, 2012). A diagnose proposta por Kellner e Campos (1996) para *A. limai* é constituída pelos seguintes atributos: 1) rostro extremamente comprimido lateralmente; 2) região mais estreita das pré-maxilas próxima ao sexto alvéolo; região anterior da pré-maxila, *i.e.*, a roseta, menos evidente do que nos demais espinossaurídeos; 3) presença de uma crista sagital pré-maxilar bem desenvolvida.



**Figura 16.** Espécime GP/2T-5, holótipo de *Angaturama limai*. A-B) pré-maxilas em vista lateral direita (os números indicam a posição de cada alvéolo dentário). C) pré-maxilas em vista ventral. Barra de escala para A-C igual a 5 cm. D-E) sexto dente pré-maxilar direito em vistas apical e labial, respectivamente. Barra de escala para D

e E igual a 1 cm. A e B, retirados e modificados de Machado e Kellner (2005); C-E, retirados e modificados de Kellner (1996a).

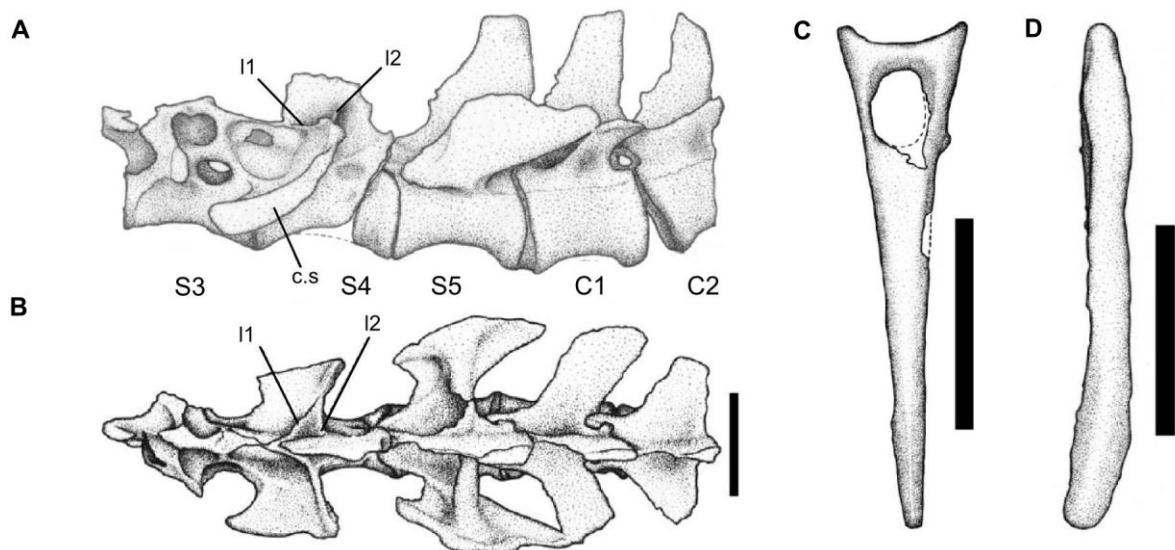
Desde a descrição de *S. aegyptiacus*, novos táxons de Spinosauridae têm sido descritos, especialmente nos últimos trinta anos, como no caso das espécies do Araripe. Essa crescente diversidade levou ao reconhecimento por parte da maioria dos autores da existência de dois clados dentro da família, normalmente considerados como subfamílias, Spinosaurinae e Baryonychinae. O registro fóssil dos dois táxons é de certa forma desigual, uma vez que a última possui mais espécimes com o pós-crânio preservado, ou ao menos o é segundo a literatura. Desta forma, a maior parte das características que distingue as duas subfamílias concentra-se no crânio, região do esqueleto compartilhada pelo registro fóssil delas e que melhor permite comparações mais acuradas (SERENO *et al.*, 1998; HONE; HOLTZ, 2017). Embora espinosaurídeos em geral já correspondam a terópodes de morfologia craniana claramente distinta dos demais grupos, os Baryonychinae apresentam características de certa forma intermediárias entre os demais terópodes e os Spinosaurinae. Os baryoníquinos possuem o dentário com aproximadamente trinta alvéolos, o primeiro alvéolo pré-maxilar pouco menor em diâmetro aos dois alvéolos subsequentes, dentes com coroas ligeiramente curvadas e portando serrilhas com a densidade de sete dentículos por milímetro e as narinas externas confinadas à primeira metade da arcada dentária superior, entre outras características (MARTILL; HUTT, 1996; CHARIG; MILNER, 1997; SERENO *et al.*, 1998; WEISHAMPEL *et al.*, 2004; HONE; HOLTZ, 2017). Já os espinosauríneos apresentam dentários com aproximadamente a metade de alvéolos em relação aos baryoníquinos, o primeiro alvéolo pré-maxilar com menos da metade do diâmetro dos dois alvéolos subsequentes, dentes com coroas mais retas e sem apresentar serrilhas e as narinas localizadas mais posteriormente e com menores dimensões (KELLNER; CAMPOS, 1996; SERENO *et al.*, 1998; SUES *et al.*, 2002; DAL SASSO *et al.*, 2005; HONE; HOLTZ, 2017).

Dentro dessa proposta classificatória bastante difundida, *I. challengerii* e *A. limai* têm sido alvos de debates intensos quanto às implicações taxonômicas dos mesmos. Ambos são alocados em Spinosaurinae, uma vez que não apresentam dentes serrilhados. SUES *et al.* (2002) chegou a sugerir que *I. challengerii* poderia

ser congênico a *S. aegyptiacus*, discussão de certa forma semelhante àquela existente entre dois barioniquíneos, *Baryonyx walkeri* Charig e Milner, 1986 e *Suchomimus tenerensis* Sereno *et al.*, 1998 (SUES *et al.*, 2002; RAUHUT, 2003; WEISHAMPEL *et al.*, 2004). Dal Sasso *et al.* (2005), ao observarem as diferenças mencionadas acima entre *I. challengerii* e *S. aegyptiacus*, entre outras, descartou a possibilidade de ambos serem do mesmo gênero, o mesmo valendo entre *S. aegyptiacus* e *A. limai*. Vale lembrar que táxons supraespecíficos possuem natureza subjetiva, uma vez que normalmente as definições deles divergem entre os autores. Dentre todas as discussões envolvendo *I. challengerii* e *A. limai*, a mais recorrente é a que aborda a possível sinonímia entre os dois táxons (SERENO *et al.*, 1998; SUES *et al.*, 2002; CARRANO *et al.*, 2012). Além de as duas espécies serem alocadas em Spinosaurinae, ambas foram descritas baseadas em porções cranianas aparentemente complementares entre si e apresentam cristas sagitais na superfície dorsal, o que levou alguns autores a proporem que são partes de um mesmo espécime (SERENO *et al.*, 1998). Ademais, embora não haja informações exatas quanto à procedência dos espécimes, os dois holótipos parecem oriundos das concreções carbonáticas normalmente encontradas nos arredores da cidade de Santana do Cariri, na porção cearense da Bacia (e da Chapada) do Araripe. No entanto, para outros autores, com base em diferenças na matriz rochosa associada aos espécimes e a maior compressão vista em *A. limai*, os dois holótipos ao menos não correspondem a um mesmo indivíduo (MACHADO; KELLNER, 2005). Este tópico da taxonomia de Spinosauridae permanece, pois, em aberto e sujeito a especulações, enquanto aguarda a descoberta de novos espécimes ou de novas abordagens que o elucidem. Por exemplo, em filogenias recentes, é possível encontrar os dois táxons araripenses analisados como uma só UTO ou como UTO's distintas (SERENO *et al.*, 1998; CARRANO *et al.*, 2012; NOVAS *et al.*, 2013; HENDRICKX; MATEUS, 2014). Entretanto, no caso de comprovada a sinonímia, *I. challengerii* tem prioridade sobre *A. limai*.

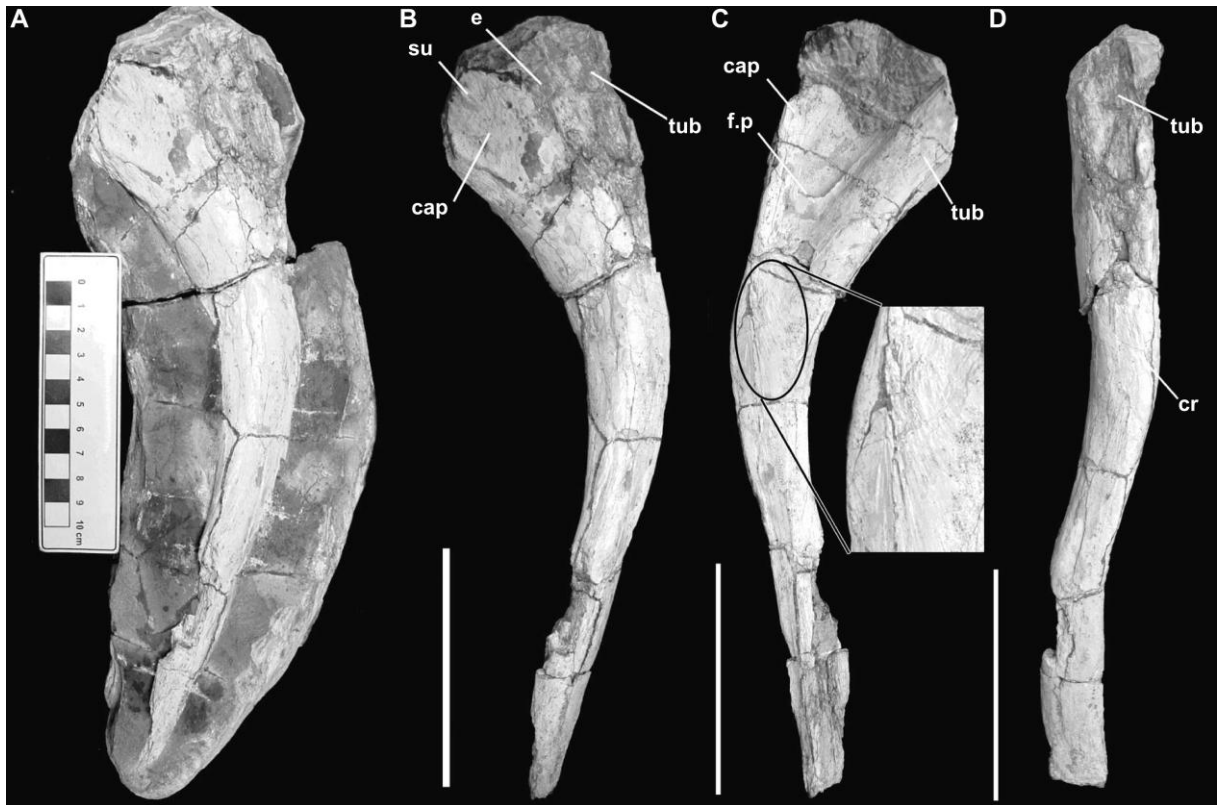
Após a descrição das duas espécies, novos materiais foram reportados para o mesocretáceo da Formação Romualdo, todos sem procedência precisamente conhecida. O primeiro deles corresponde a uma sequência de vértebras sacrocaudais (MN 4743-V; Figura 17) com afinidades a Spinosauridae baseadas nas seguintes características em conjunto: 1) presença de duas “escoras” e três fossas sob cada processo transversal das vértebras caudais anteriores; 2) arcos hemais

sem processos pareados (BITTENCOURT; KELLNER, 2004). Posteriormente, Machado e Kellner (2007) reidentificaram um suposto ísquio de *Ornithischia* (MN 7021-V; Figura 18) como uma costela tentativamente atribuída a Spinosauridae, dado o tamanho dela ser somente compatível com esse táxon entre todos aqueles até então reportados para a Bacia do Araripe. O suposto ísquio fora inicialmente descrito quando ainda estava parcialmente inserido na concreção que o abrigava, o que influenciou na atribuição taxonômica equivocada, a primeira referida a Dinosauria do depósito sedimentar em questão (LEONARDI; BORGOMANERO, 1981). Por fim, um esqueleto pós-craniano parcialmente completo (MN 4819-V) também foi obtido da Formação Romualdo. Este parece ter pertencido a um indivíduo de porte médio, entre 5 e 6 m de comprimento. Ele é constituído por uma pélvis, uma sequência de vértebras dorsais, sacrais e caudais, fragmentos de ambos os fêmures e da tíbia direita e elementos do autopódio, como um carpal, alguns metacarpais e falanges, incluindo uma ungueal hipertrofiada. Esse espécime, no entanto, só foi descrito em uma dissertação de mestrado (MACHADO, 2010), aguardando, portanto, a publicação formal. SERENO *et al.* (1998) chegou a sugerir a possibilidade de que espinhos neurais dorsais expandidos formando uma estrutura semelhante a uma vela ou barbatana, condição presente em *S. aegyptiacus*, caracterizassem Spinosaurinae como um todo. Entretanto, o pós-crânio parcial do Araripe indica que esse não era o caso ao menos para uma forma ocorrente no mesocretáceo do Brasil. Por não haver um crânio associado a este espécime, ele não pode ser seguramente atribuído a nenhuma dessas duas espécies já descritas.



**Figura 17.** Espécime MN 4743-V, sequência de vértebras atribuídas a Spinosauridae em vistas lateral esquerda (A) e dorsal (B). Os números indicam a

posição de cada vértebra na sequência. O arco hemal de uma das vértebras caudais é ilustrado em vistas anterior (C) e lateral (D). Barra de escala igual a 5 cm. Abreviaturas: **c**: vértebra caudal; **c.s**: costela sacral; **l**: lâmina; **s**: vértebra sacral. Retirado e modificado de Bittencourt e Kellner (2004).

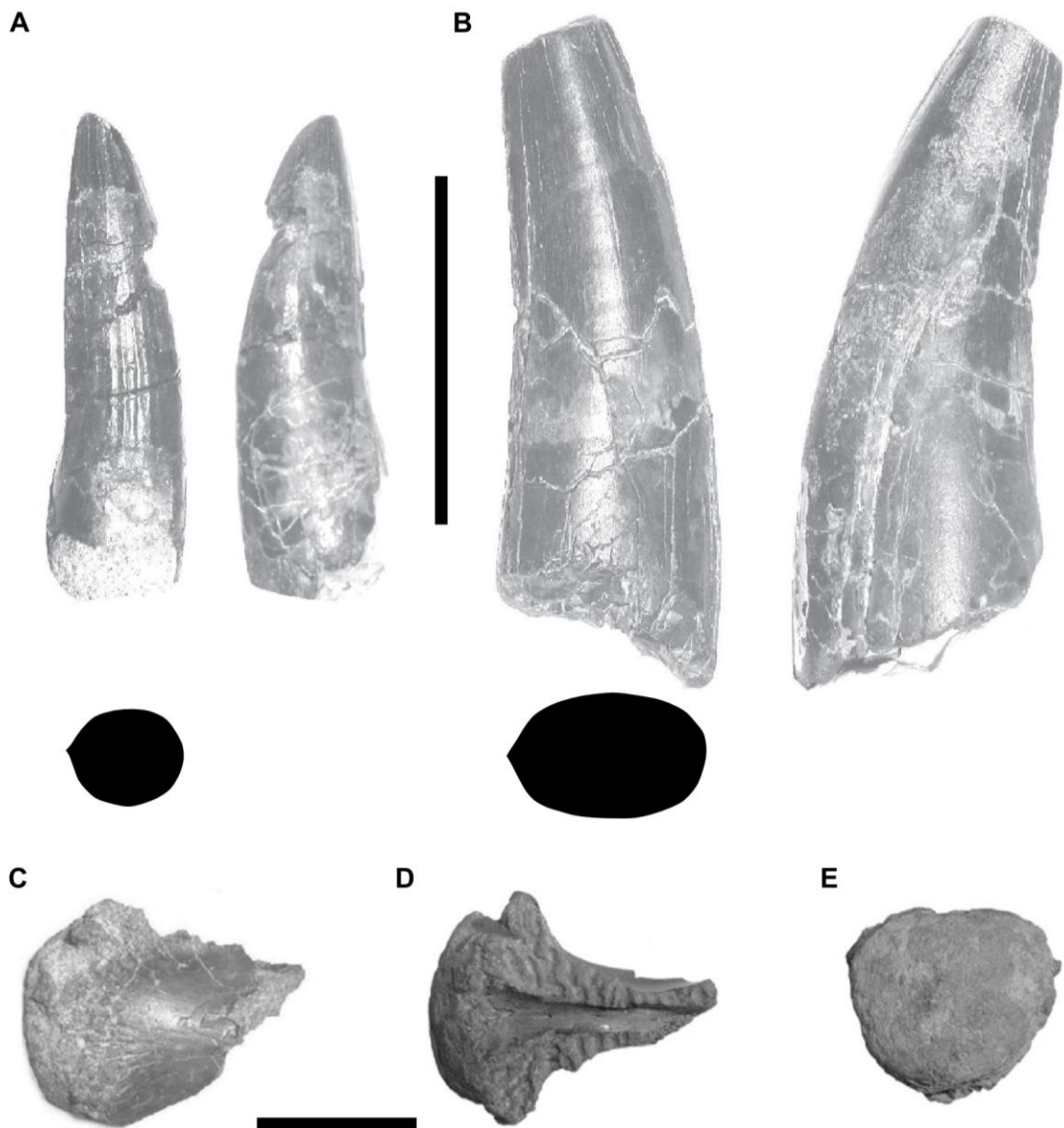


**Figura 18.** Espécime MN 7021-V, possível costela de Spinosauridae. A) Fóssil ainda cercado pela matriz rochosa da concreção. B) Vista anterior. C) Vista posterior. D) Vista dorsolateral. Barras de escala igual a 10 cm. Abreviaturas: *cap*: *capitulum*; *cr*: crista; *e*: entailhe; *f.p*: forame pneumático; *su*: sulco; *tub*: *tuberculum*. Retirado e modificado de Machado e Kellner (2007).

A Bacia de São Luis-Grajaú também apresenta fósseis identificados como Spinosauridae. Estes foram inicialmente reportados em um resumo, sendo posteriormente descritos de forma mais extensa em uma tese de doutorado (MEDEIROS, 2001) e em trabalhos subsequentes (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001, 2002). O registro inicial de espinossaurídeos no mesocretáceo do Maranhão foi baseado em dentes encontrados isolados na Laje do Coringa (Formação Alcântara,



Eocenomaniano), embora também tenham sido obtidos a partir de afloramentos da Unidade Indiferenciada, localizados ao longo do Rio Itapecuru, nos municípios de Itapecuru-Mirim e Coroatá (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; ELIAS, 2006; MEDEIROS *et al.*, 2014). A atribuição dos dentes a Spinosauridae—e mais especificamente a *Spinosaurus* sp.—foi baseada nas seguintes características: 1) coroas pontiagudas; 2) carenas não serrilhadas; 3) faces subfacetadas. De fato, dentes com essa morfologia são abundantes nos conglomerados da Laje do Coringa e, após alguns anos de coletas nesse afloramento, milhares de espécimes já foram obtidos. Assim, Medeiros (2006) pôde reconhecer a existência de dois morfótipos dentários registrados na Formação Alcântara (Figura 19).

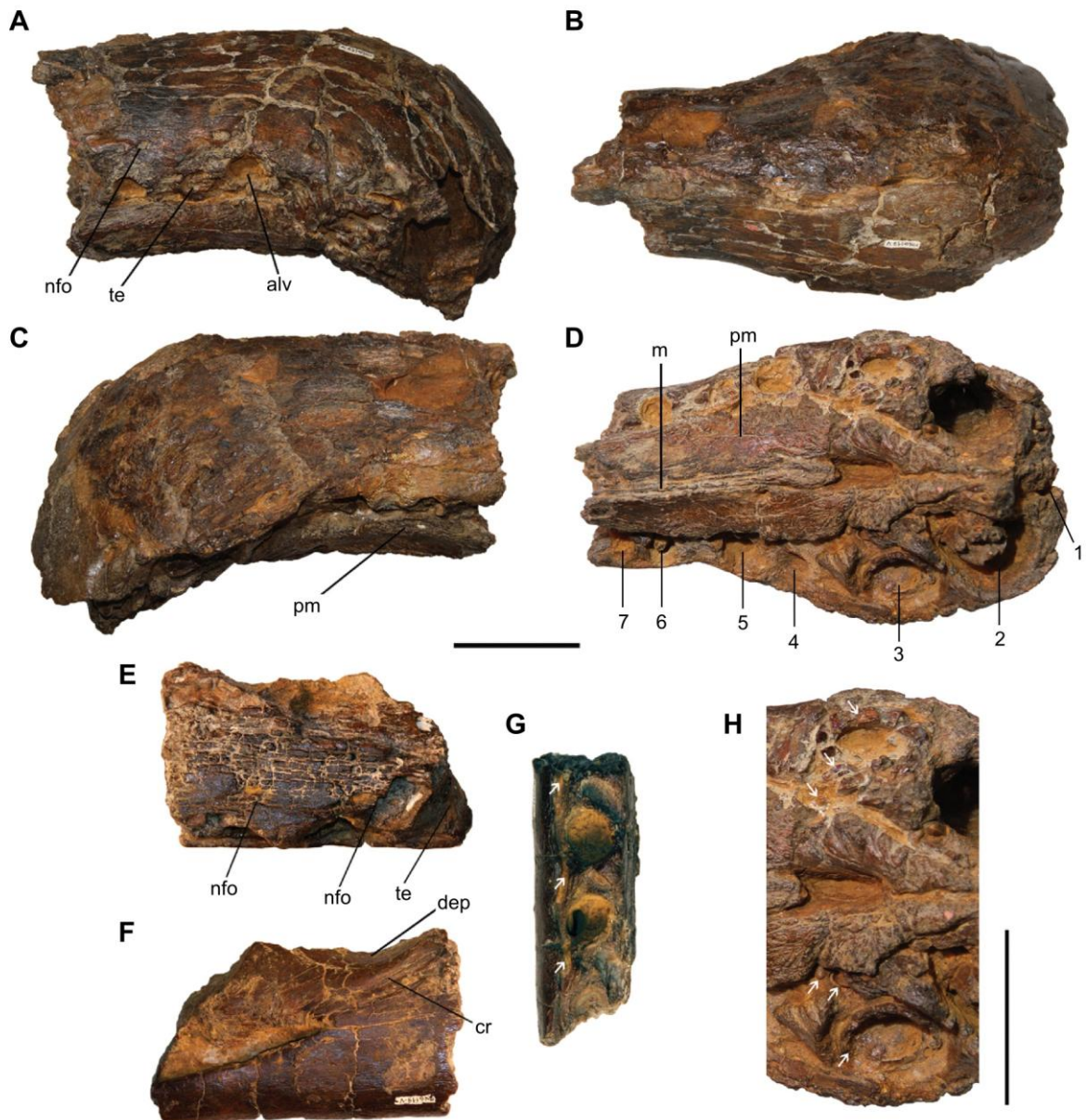


**Figura 19.** Materiais de Spinosauridae indeterminados da Laje do Coringa, Formação Alcântara. A) dente do Morfótipo 1. B) dente do morfótipo 2. A seção

transversal da base de cada dente se encontra abaixo (barra de escala igual a 5 cm). C-E) centro vertebral em vista lateral esquerda, dorsal e anterior, respectivamente (barra de escala igual a 5 cm). A-B, retirados de Medeiros (2006); C-E, retirados de Medeiros *et al.* (2007).

O Morfótipo 1 é caracterizado por: 1) coroas praticamente retas; 2) faces labial e lingual da coroa sub-facetadas longitudinalmente; 3) seção transversal basal da coroa com formato arredondado; 4) carenas não serrilhadas e sem apresentar rugosidades do esmalte na base delas. O Morfótipo 2, por sua vez, é definido pelos seguintes atributos: 1) coroas retas a levemente curvadas em sentido méso-distal; 2) ausência de sub-facetadas em ambas as faces da coroa; 3) seção transversal basal da coroa com aspecto variando de oval a relativamente comprimido labio-lingualmente; 4) presença, em alguns espécimes, de rugosidades na base das carenas não serrilhadas. Embora distintos, os dois morfótipos parecem ser unidos entre si por formas intermediárias quanto à distribuição das características acima listadas, as quais na realidade constituem a maior parte da amostra investigada por Medeiros (2006). Ainda assim, o autor considerou o primeiro morfótipo como típico de *Spinosaurus* e *Irritator*, enquanto o segundo poderia se tratar de um segundo táxon de Spinosauridae simpátrico ao primeiro. Independente da presença de uma ou mais espécies de espinossaurídeos no mesocretáceo maranhense, o fato é que todos os dentes encontrados parecem ter pertencido a Spinosaurinae, uma vez que não possuem carenas serrilhadas.

Além de dentes, outros elementos encontrados na Laje do Coringa têm sido atribuídos a espinossaurídeos (Figuras 19 e 20), incluindo centros vertebrais isolados e fragmentados. Nenhuma das vértebras apresenta o arco e o espinho neural preservados (mas ver adiante a seção “Táxons *Incertae Sedis*”). Medeiros (2001) e Medeiros *et al.* (2007, 2014) figuram a porção anterior de um centro vertebral bastante constrito em sua porção mais mediana, o qual foi considerado similar àqueles das vértebras dorsais de *S. aegyptiacus* (Figura 19C-E). Além disso, outras vértebras isoladas também identificadas como Spinosauridae integram a coleção de paleovertebrados do Museu Nacional do Rio de Janeiro, embora nunca tenham sido descritas formalmente.



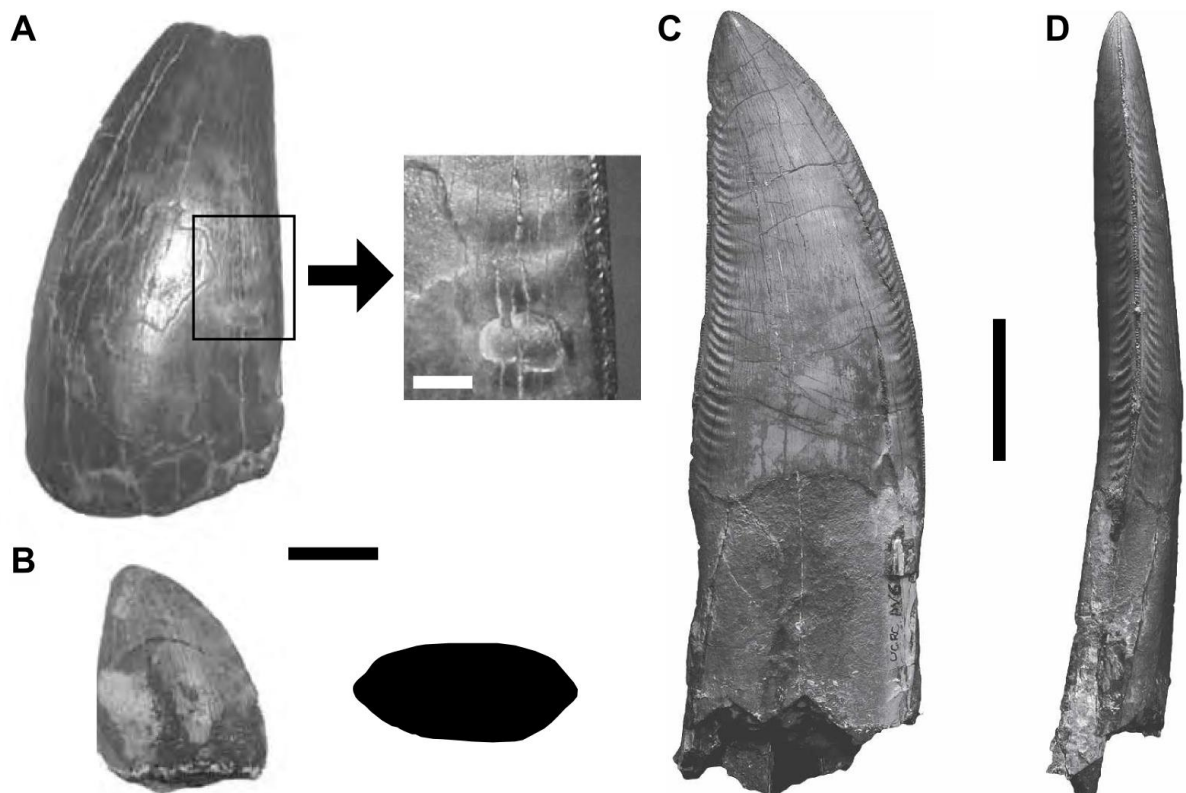
**Figura 20.** *Oxalaia quilombensis*. A-D) Espécime MN 6117-V, pré-maxilas holotípicas em vistas lateral direita, dorsal, lateral esquerda e ventral, respectivamente (os números indicam a posição de cada alvéolo dentário). E-G) Espécime MN 6119-V, maxila esquerda referida a *O. quilombensis* em vista lateral, medial e ventral, respectivamente; H) detalhes dos dentes de reposição indicados pelas flechas brancas (barras de escalas igual a 5 cm). Abreviaturas: **alv**: alvéolos; **cr**: crista na maxila; **dep**: depressão na maxila; **m**: maxila; **pm**: pré-maxila; **nfo**: forame nutritivo; **te**: dentes. A-H, retirados e modificados de Kellner *et al.* (2011).

Além das vértebras, um par de pré-maxilas articuladas (MN 6117-V) e um fragmento de maxila (MN 6119-V) foram descritos como novos materiais de espinossauros (Figura 20). As primeiras, mais especificamente, foram designadas como holótipo de *Oxalaia quilombensis* Kellner *et al.*, 2011, enquanto que a última foi tentativamente referida a essa espécie (KELLNER *et al.*, 2011). Embora muito semelhante a *S. aegyptiacus*, Kellner *et al.* (2011) consideraram o táxon maranhense como distinto de todos os demais espinossaurídeos pela combinação das seguintes características: 1) dentes com carenas não serrilhadas; 2) diástema entre o quinto e o sexto alvéolo pré-maxilar menor do que o observado em *Spinosaurus*; 3) largura máxima da roseta pré-maxilar entre o terceiro e o quarto alvéolo; 4) projeções anteriores das maxilas entre as pré-maxilas em vista ventral muito finas; 5) presença de dois dentes de substituição associadas com o terceiro alvéolo pré-maxilar; 6) superfície ventral das pré-maxilas bastante ornamentadas. Para os autores, os últimos quatro atributos se tratam de autapomorfias de *O. quilombensis*, a qual pode ser alocada em Spinosaurinae não somente pela posse de dentes não serrilhados, mas também pelo fato de o primeiro alvéolo pré-maxilar ser em diâmetro menor que a metade dos dois alvéolos subsequentes. O holótipo de *O. quilombensis* corresponde a um indivíduo de grande porte, podendo ter atingido até 14 m de comprimento corporal, se configurando, assim, no maior terópode já encontrado no Brasil. De fato, Spinosauridae é constituído por táxons que chegavam a alcançar grandes dimensões (STROMER, 1915; CHARIG; MILNER, 1997; SERENO *et al.*, 1998; IBRAHIM *et al.*, 2014), com os táxons do Araripe estando entre os menores já descritos (THERRIEN; HENDERSON, 2007). Além do tamanho avantajado, é possível inferir que o holótipo de *O. quilombensis* se tratava de um indivíduo adulto pela não distinção da sutura entre as pré-maxilas.

Tendo em vista a presença de espinossauros na região da Bacia de São Luís-Grajaú durante o mesocretáceo e de que estes provavelmente apresentavam hábitos piscívoros, é plausível erigir a hipótese de que ao menos alguns dos coprólitos contendo escamas de peixe tenham sido produzidos por esse táxon (SOUTO; MEDEIROS, 2012). Algumas das pegadas talvez tenham sido deixadas por espinossauros.

### 2.3 Carcharodontosauridae

O segundo táxon de Tetanurae de grande porte encontrado no Nordeste do Brasil em sedimentos datados do mesocretáceo é a família Carcharodontosauridae. O registro desse clado foi originalmente baseado em três dentes encontrados nos afloramentos da Formação Itapecuru na Ilha do Cajual e na Ilha do Livramento (VILAS-BÔAS *et al.*, 1999) e apresentam a típica condição zifodonte dos terópodes, *i.e.*, dentes comprimidos lábio-lingualmente, apresentando, pois, seção transversal com formato elipsoide ou de “D”, e com carenas serrilhadas. Vilas-Bôas *et al.* (1999) atribuíram esses dentes mais precisamente a *Carcharodontosaurus*, um gênero com registro bastante comum no mesocretáceo do norte africano, devido à presença de rugosidades transversais que se estendem ao longo do esmalte de uma carena à outra.



**Figura 21.** Dentes de Carcharodontosauridae. A-B) dentes provenientes da Laje do Coringa, na ilha do Cajual—a seção transversal do menor dente está figurada em escuro (barra de escala igual a 1 cm). Detalhe da borda distal do dente, ilustrando as serrilhas e as rugosidades no esmalte (barra de escala igual a 100 µm). C-D) dentes

de Carcharodontosauridae do norte da África (barra de escala igual a 1 cm). A-B, retirados de Elias (2006); C-D, retirados de Brusatte *et al.* (2007).

Desde a proposta estratigráfica de Rossetti (2001), o afloramento da Ilha do Cajual tem sido atribuído à Formação Alcântara, datada mais provavelmente do Eocenomaniano (vide acima). Dentes isolados atribuídos a *Carcharodontosaurus* sp., alguns dos quais bastante grandes tanto em comprimento da base da coroa dentária como em altura da coroa, têm sido coletados frequentemente e reportados para localidades novas, o que inclui afloramentos da Unidade Indiferenciada de idade albiana ao longo do vale do Rio Itapecuru (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; ELIAS, 2006; MEDEIROS *et al.*, 2014). A comunicação dessas novas ocorrências, em geral, é acompanhada por breves descrições dos dentes, focando especialmente na presença das rugosidades transversais do esmalte, a qual foi considerada por muitos como uma característica diagnóstica de Carcharodontosauridae como um todo. Além da ocorrência de *Carcharodontosaurus* no norte da África, outros registros gondwânicos da família também eram conhecidos para o Cretáceo da Argentina quando da publicação do trabalho de Vilas-Bôas *et al.* (1999), incluindo uma espécie distinta da africana, *Giganotosaurus carolinii* (CORIA; SALGADO, 1995; CALVO; CORIA, 1998). No entanto, nenhuma menção à última foi feita. Na realidade, na maioria das vezes, nenhuma argumentação mais robusta é dada para embasar a atribuição dos dentes maranhenses ao gênero africano em vez do argentino, além, claro, da maior proximidade geográfica da Bacia de São Luís-Grajaú com o norte da África do que com o sul da América do Sul.

Dentes do Neocretáceo do Grupo Bauru também têm sido identificados como Carcharodontosauridae, em parte graças à presença das rugosidades transversais (CANDEIRO *et al.*, 2006). Entretanto, essas características também são encontradas em outros Theropoda como *Irritator*, outros tetanuros basais e até Tyrannosauoidea, embora haja sutis diferenças entre a condição observada em cada táxon (SUES *et al.*, 2002; BRUSATTE *et al.*, 2007). Desta forma, para uma atribuição mais segura à Carcharodontosauridae, é necessária uma análise complementar às descrições iniciais que avalie mais detalhadamente aspectos morfológicos e morfométricos dos dentes, como sugerido por Smith *et al.* (2005) e Richter *et al.* (2013) e posteriormente realizado para os dentes do Grupo Bauru (TAVARES *et al.*, 2014). Outra possibilidade é uma análise filogenética dos dentes reportados para o Maranhão para corroborar (ou não) as afinidades

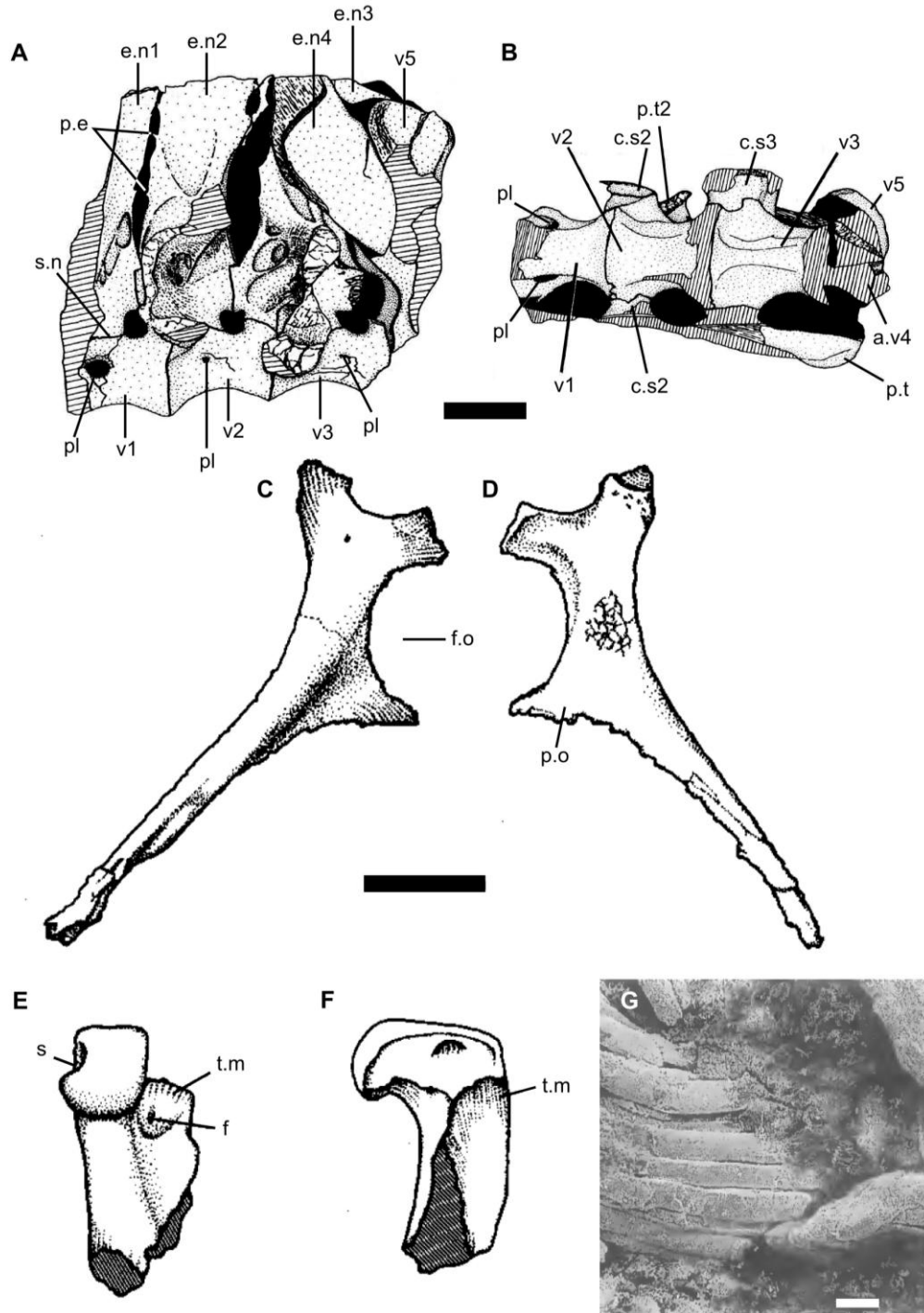
carcadontossaurianas dos mesmos e a maior semelhança com aqueles encontrados no norte da África em vez de com os dentes argentinos (HENDRICKX; MATEUS, 2014). Uma vez que análise semelhante ainda não está disponível na literatura, mas considerando a semelhança geral entre os dentes da Bacia de São Luís-Grajaú e os dos membros de Carcharodontosauridae, bem como a idade geológica e a localização geográficas dessas ocorrências, os registros maranhenses são aqui considerados como Carcharodontosauridae indeterminados.

Desta forma, as pegadas tridáctilas atribuídas a terópodes de grande porte encontradas na Formação Alcântara (CARVALHO; GONÇALVES, 1994; CARVALHO, 2001) tanto podem ter sido deixadas por Spinosauridae como por Carcharodontosauridae, uma vez que são os dois táxons com essas características mais seguramente identificados na unidade estratigráfica em questão. Até o momento, nenhuma evidência da presença de carcarodontossauros na Bacia do Araripe foi noticiada, de forma que Spinosauridae se trata do terópode de maior tamanho corporal desse depósito cretáceo.

## **2.4 Coelurosauria**

O primeiro registro de celurosauro para o mesocretáceo do Nordeste do Brasil proveio da Formação Romualdo da Bacia do Araripe (FREY; MARTILL, 1995). Ele corresponde a uma sequência de cinco vértebras às quais está associado parte do íleo direito (SMNS 58023; Figura 22). As três primeiras vértebras integravam o sacro, de forma que as duas seguintes devem corresponder às duas primeiras vértebras caudais do organismo. Esse espécime é caracterizado especialmente por possuir vértebras sacrais com centros extremamente côncavos, portando um par de pleuroceles cada uma, sendo que as pleuroceles do primeiro centro vertebral são aproximadamente trinta vezes maiores em diâmetro do que aquelas das duas vértebras seguintes. Essas vértebras também apresentam arcos neurais no mínimo três vezes mais altos do que os centros vertebrais, uma vez que a extensão vertical total dos espinhos neurais não é conhecida por estarem fraturados em suas porções apicais. Os espinhos possuem tanto em suas margens anteriores como nas posteriores protuberâncias que se interdigitam, isto é, as protuberâncias da margem posterior do espinho neural da primeira vértebra se articulam com aquelas da margem anterior do espinho da segunda vértebra e assim sucessivamente. Tendo

em vista as suturas não fusionadas entre os centros vertebrais e os arcos neurais, bem como o não fusionamento entre as protuberâncias dos espinhos de vértebras sucessivas, é provável que o animal não houvesse atingido ainda a fase adulta quando da sua morte.



**Figura 22.** Celurossauros da Formação Romualdo. Espécime SMNS 58023, sacro atribuído tentativamente a Oviraptorosauria em vista lateral esquerda (A) e ventral



(B), respectivamente. Barra de escala igual a 5 cm. C-G) Espécime MN 4802-V, holótipo de *Santanaraptor placidus*. C-D) ísquio direito em vista lateral e medial, respectivamente. E-F) extremidade proximal do fêmur, em vista anterior e medial respectivamente. Barra de escala igual a 2 cm. G) fibras musculares fosfatizadas. Barra de escala igual a 50  $\mu$ m. Abreviaturas: **a.v**: arco vertebral; **c.s**: costela sacral; **e.n**: espinho neural; **f**: forame; **f.o**: forame obturador; **pl**: pleurocele; **p.e**: processo espinhoso; **p.o**: processo obturador; **s**: sulco; **s.n**: sultura neural; **t.m**: trocânter menor; **v**: vértebra. A-B, retirados e modificados de Frey e Martill (1995); C-F, retirados e modificados de Kellner (1999); G, retirado e modificado de Kellner (1996b).

A atribuição à Coelurosauria do espécime citado acima por Frey e Martill (1995) pode ser considerada como tentativa. Quando da descrição delas, o conhecimento acerca dos terópodes da América do Sul ainda era diminuto se comparado ao estágio atual, especialmente porque muitos dos táxons cretáceos até então descritos eram baseados em fósseis fragmentados. Sendo assim, os autores acabaram por observar mais semelhanças entre o material do Araripe e táxons da América do Norte e Ásia. Eles as observaram especialmente com Oviraptorosauria, pois tanto o espécime araripense como as formas já descritas desse táxon contam com pleuroceles nos centros vertebrais. Na realidade, até então, somente os oviraptorossauros eram conhecidos por portarem essas estruturas, como relatado pelos próprios autores.

A atribuição do espécime SMNS 58023 a Oviraptorosauria foi a primeira do Hemisfério Sul, uma vez que o grupo até então era reportado somente para o Neocretáceo da Laurásia (MACKOVICKY; SUES, 1998; WEISHAMPEL *et al.*, 2004). Um ano após o trabalho de Frey e Martill (1995), Currie *et al.* (1996) também consideraram como possíveis oviraptorossauros um suposto suprangular e uma vértebra dorsal isolada provenientes do Eocretáceo do Grupo Otway, Austrália. Como no espécime brasileiro, a vértebra possuía uma única pleurocele no centro, característica essa que Currie *et al.* (1996) também mencionou como presente em Dromaeosauridae, mas que, juntamente com uma lâmina pouco desenvolvida presente entre a parapófise e o canto postero-ventral do arco neural, indicava uma identidade oviraptorossauriana para a mesma. Currie *et al.* (1996) somente fazem

uma breve menção ao espécime do Araripe, considerando-o também como um possível membro deste grupo. Mais tarde, Frankfurt e Chiappe (1999) apresentaram o que seria a terceira evidência da presença de oviraptorossauros na Gondwana durante o Cretáceo, baseada em uma vértebra cervical isolada encontrada na Formação Lecha, na província de Salta, Argentina. Esses autores realizaram uma análise filogenética baseada somente em caracteres de vértebras, a qual teve como resultado o agrupamento da vértebra argentina com *Chirostenotes* e Oviraptoridae, os quais compartilham a presença de diapófises projetadas lateralmente em seus pontos médios, praticamente formando ângulos retos com o centro vertebral em vista dorsal. Para eles, o resultado também corroborava os dois estudos anteriores.

A identidade oviraptorossauriana de SMNS 58023, no entanto, sempre foi considerada com desconfiança. Por exemplo, visto a distribuição geográfica tipicamente laurasiana do grupo e a natureza incompleta desse espécime, Kellner (1996b) recomendou cautela com essa inferência enquanto que Kellner e Campos (2000) o consideraram como Dinosauria indeterminado. Bittencourt e Langer (2011), por sua vez, chamaram a atenção para a necessidade de mais trabalhos que corroborem a atribuição de SMNS 58023 a Oviraptorosauria. Até mesmo os próprios autores que descreveram o sinsacro como possuindo afinidades a Oviraptorosauria reconheceram em trabalhos posteriores essa inferência como tentativa ou carecendo de maior suporte (NAISH *et al.*, 2004; MARTILL, 2007). No entanto, a contestação mais contundente foi feita por Makovicky e Sues (1998), os quais chamaram a atenção para o fato de forames pneumáticos também serem encontrados em vértebras de outros táxons (ex.: Tyrannosauridae, *Saurornitholestes* e *Ornithodesmus*; ver a seguir). Ademais, esses autores notaram importantes diferenças entre SMNS 58023 e oviraptorossauros, uma vez que o primeiro possui o sacro arqueado em vista lateral e as articulações intercentrais são bem mais expandidas do que nos sacros dos últimos. Makovicky e Sues (1998) encerram a discussão de seu trabalho reconhecendo semelhanças entre Oviraptorosauria e os fragmentos coletados na Austrália, mas ressaltando a necessidade de mais materiais para a confirmação da presença desses celurossauros tanto no mesocretáceo do Brasil como no da Austrália.

Posteriormente, o registro argentino também foi questionado. Agnolín e Martinelli (2007) reavaliaram as características utilizadas por Frankfurt e Chiappe (1999) para considerar a vértebra cervical da Argentina como oviraptorossauriana,

reinterpretando algumas e verificando a distribuição de outras entre os demais grupos de terópodes. Para os primeiros, os atributos compartilhados entre oviraptorossauros e a vértebra argentina também estavam presentes em Abelisauroida, especialmente Noosauridae, sendo consequência de eventos convergentes na evolução dos dois táxons. Juntamente com outras características típicas de Abelisauroida e a semelhança entre a morfologia geral dessa vértebra com as de *Noasaurus*, além do fato de ela ter sido encontrada associada com o holótipo de *Noasaurus*, Agnolín e Martinelli (2007) a consideram como Noosauridae, descartando-a como mais uma evidência de Oviraptorosauria no Gondwana.

O segundo espécime da Formação Romualdo identificado como Coelurosauria (MN 4802-V) foi descrito em 1999, embora ele venha sendo mencionado na literatura desde 1996, uma vez que apresentava tecidos moles fosfatizados preservados junto aos restos ósseos (KELLNER, 1996a, 1999). Denominado de *Santanaraptor placidus* Kellner, 1999, esse espécime possui preservado parte dos membros posteriores, vértebras caudais e alguns “ossos não identificados” (Figura 22C-G) (KELLNER, 1999, p. 2). Na realidade, a descrição de *S. placidus* se deu antes da completa preparação do material, o que justifica o não reconhecimento da identidade de alguns ossos, até então, ainda envoltos na matriz da concreção calcária que os abrigava. No presente momento, o holótipo se encontra completamente preparado e uma redescrição dele está em andamento (ALEXANDER KELLNER, comunicação pessoal, 2014). Devido à natureza fragmentária e à precisa procedência desconhecida, é passível se aventar que restos não sobreponíveis quanto às porções preservadas possam pertencer a um mesmo indivíduo, como sugerido para *I. challengeri* e *A. limai*. No entanto, o holótipo de *S. placidus* não é compatível em tamanho com o sacro acima reportado sendo menor do que este último; logo, não constituem partes distintas de um mesmo espécime celurosauriano. Na realidade, ele corresponde a um indivíduo de porte bastante pequeno e, uma vez que apresenta os arcos neurais não fusionados aos centros vertebrais caudais, deve se tratar de um juvenil (KELLNER, 1999).

*S. placidus* foi reconhecido como uma espécie distinta com base nas seguintes autapomorfias: 1) entalhe obturador do ísquio bastante grande, correspondendo a 25-30% do comprimento do ísquio; 2) presença de um forame na base do trocânter menor; 3) presença de um sulco bastante desenvolvido na cabeça do fêmur; 4) tróclea da fíbula de aspecto triangular e constrita na base. A sua

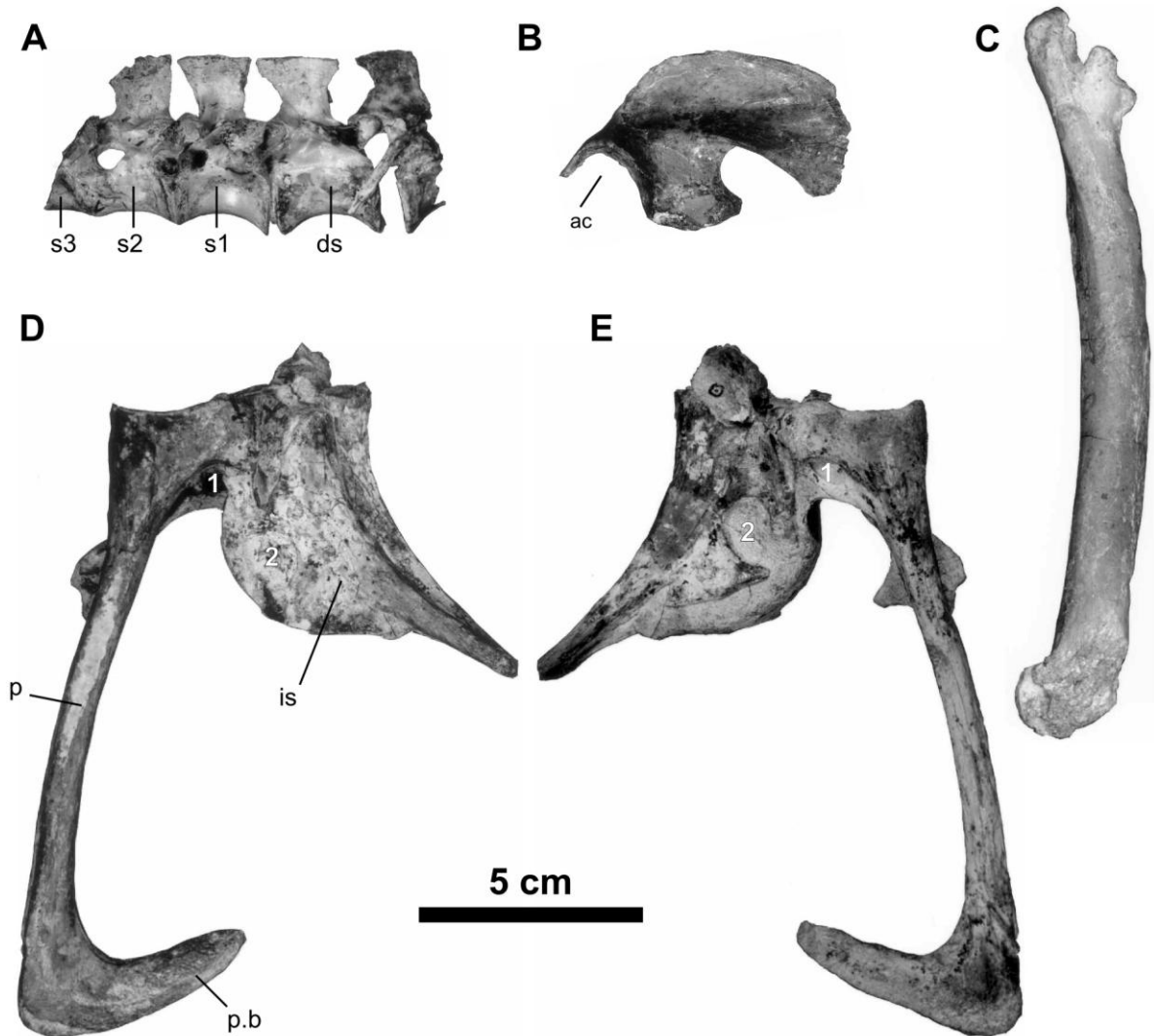
alocação em Coelurosauria se deu pelo reconhecimento de ao menos uma sinapomorfia deste grupo – o formato triangular do processo obturador do ísquio. Ademais, entre os celurosauros, Kellner (1999) sugeriu maior afinidade de *S. placidus* com Maniraptoriformes devido ao formato em “U” do entalhe obturador do ísquio com os lados ligeiramente divergentes, compartilhado por ambos os táxons. Vale ressaltar que a descrição desta espécie não foi acompanhada por uma análise filogenética da mesma, de forma que o arcabouço cladístico e sistemático utilizado por Kellner (1999) para inferir as relações filogenéticas de *S. placidus* foi o de Sereno (1999). Em publicações subsequentes, o autor manteve *S. placidus* como Maniraptoriformes (KELLNER e CAMPOS, 2000), mas possivelmente sendo parte de um grupo mais derivado, os Tyrannoraptora, devido à ausência de pé isquial (KELLNER, 2001; BITTENCOURT e KELLNER, 2004). Naish *et al.* (2004) concordaram que *S. placidus* é um maniraptoriforme, mas chamaram atenção para o fato de que ausência de pé isquial seria um estado de polaridade inderteminada, de modo que a atribuição à Tyrannoraptora seria questionável. Esses mesmos autores também consideraram o grande entalhe obturador do ísquio e o forame na base do trocânter menor como características não diagnósticas da espécie, embora reconheçam outros atributos como diagnósticos sem exatamente especificá-los. Rauhut *et al.* (2010) e Azevedo *et al.* (2013) aludiram à necessidade de mais materiais fósseis para que as relações filogenéticas do táxon cearense em relação aos demais celurosauros seja devidamente testada.

Apesar da breve descrição e dos poucos elementos ósseos figurados por Kellner (1999), *S. placidus* tem sido incluído em algumas filogenias recentes que diferem daquela de Sereno (1999) em relação às relações filogenéticas dentro de Coelurosauria. Sereno (*op cit.*), por exemplo, obteve como resultado Tyrannosauroida dentro de Maniraptoriformes em uma posição mais derivada do que Therizinosauridae e Ornithomimidae, estando mais próximo a Maniraptora, por isso o termo Tyrannoraptora para designar o agrupamento filogenético formado por Tyrannosauroida e Maniraptora. No entanto, nas demais filogenias, Tyrannosauroida tem aparecido em posições menos derivadas, não estando incluso em Maniraptoriformes. Dentro desse novo paradigma das relações entre Tyrannosauroida e os demais celurosauros, Dal Sasso e Maganuco (2011) obtiveram *S. placidus* como um maniraptoriforme basal, portanto, não apresentando estreitas relações filogenéticas com Tyrannosauroida. No entanto, assim como

Sereno (1999), os resultados de Dal Sasso e Maganuco também se mostram contrastantes quanto à posição de algumas UTO's em relação a outras filogenias (ver abaixo). Novas *et al.* (2012), por sua vez, considera *S. placidus* como um táxon “wild-card”, ora aparecendo como um tiranossauróide basal ora como um maniraptoriforme basal. Um ano depois, Novas *et al.* (2013) apresentou um cladograma no qual *S. placidus* era grupo-irmão de Megaraptora, enquanto que Porfiri *et al.* (2014) encontrou *S. placidus* e Megaraptora como membros de Tyrannosauroidea. Nesse último caso, *S. placidus* é o grupo-irmão do clado constituído por Megaraptora, Tyrannosauridae, *Xiongguanlong* Li *et al.*, 2010 e *Appalachiosaurus* Carr *et al.*, 2005. É provável que a redescrição de *S. placidus* proveja novas informações que ajudem a elucidar as dúvidas sobre o posicionamento filogenético dessa espécie. No entanto, do ponto de vista biogeográfico, tanto Tyrannosauroidea como Maniraptoriformes possuem representantes fora da Laurásia, de forma que *S. placidus* pode se tratar de uma ocorrência plausível tanto temporal como geograficamente para ambos os táxons (BENSON *et al.*, 2010; BITTENCOURT; LANGER, 2011; NOVAS *et al.*, 2013; PORFIRI *et al.*, 2014).

O terceiro celurossauo da Formação Romualdo foi inicialmente reportado em 2000, com destaque para os tecidos moles fosfatizados associados aos elementos ósseos, os quais incluem vértebras (uma dorsal e quatro sacrais), uma pélvis quase completa, ambos os fêmures, porções proximais da tíbia e fíbula direita e gastrálias (Figura 23; MARTILL *et al.*, 2000). Assim como ocorreu com *S. placidus*, a descrição desse espécime (SMNK 2349 PAL) como uma espécie nova veio alguns anos após a primeira menção na literatura (NAISH *et al.*, 2004). SMNK 2349 PAL, de origem desconhecida, mas possivelmente nas cercanias do município pernambucano de Araripina, é, pois, o holótipo de *Mirischia asymmetrica* Naish *et al.*, 2004, cuja diagnose original o distingue dos demais Compsognathidae pelas seguintes características: 1) tamanho corporal na fase adulta provavelmente maior do que nas demais espécies; 2) pedúnculo púbico do ílio com superfície cranial de aspecto côncavo; 3) pé púbico sem expansão cranial e com comprimento correspondendo a 32% daquele do púbis; 4) fossas pediculares localizadas cranio-dorsalmente ao canal neural da vértebra dorsal; 5) espinhos neurais com comprimento ântero-posterior da porção apical 63 a 67% maior do que da porção basal; 6) superfície

ventral dos centros vertebrais com rasas depressões mediais em ambas as extremidades; e 7) todos os elementos ósseos com paredes extremamente finas.



**Figura 23.** Espécime SMNK 2349 PAL, holótipo de *Mirischia asymmetrica*. A) Vértex dorso-sacrais em vista lateral direita; B) ílio direito em vista lateral; C) fêmur direito em vista lateral; D-E) púbis fusionados em vista lateral esquerda e direita, respectivamente (os números 1 e 2 indicam localidades equivalentes em ambos os espécimes). Reparar nas características típicas dos Compsognathidae: espinho neural em formato de leque e ausência de pé pré-púbico. Abreviaturas: **ac**: acetábulo; **ds**: vértebra dorso-sacral; **is**: ísquio; **p**: púbis; **p.b**: pé púbico; **s**: vértebra sacral. A-E, retirado e modificado de Naish *et al.* (2004).

Como se percebe, a diagnose proposta é comparativa em relação aos demais táxons de Compsognathidae. Quando do aceite da publicação de Naish *et al.* (2004), somente três táxons eram considerados como membros da família, *Compsognathus longipes*, *Sinosauroptryx prima* Chen *et al.*, 1998 e *Aristosuchus pusillus* (Owen, 1876) (OSTROM, 1978; CURRIE; CHEN, 2001; NAISH, 2002). Uma quarta espécie, *C. corallestris* Bidar *et al.*, 1972, foi posteriormente considerada sinônimo de *C. longipes* (PEYER, 2006). A alocação de *M. asymmetrica* em Compsognathidae é sustentada pela presença de espinhos neurais em formato de leque e ausência de projeção cranial no pé púbico (CHEN *et al.*, 1998; CURRIE; CHEN, 2001; NAISH *et al.*, 2004; PEYER, 2006). Outras características consideradas diagnósticas de Compsognathidae, mas que não foram reconhecidas em *M. asymmetrica* devido à incompletude do espécime, são: 1) ausência da fenestra mandibular externa; 2) áreas de inserção de ligamentos dos espinhos neurais dorsais com forma de gancho; 3) processos transversos dorsais amplos e levemente inclinados; 4) ausência de pleuroceles nas vértebras dorsais; metacarpal I robusto, com comprimento e largura equivalentes; e 5) largura proximal da falange I-1 maior que o diâmetro mínimo do eixo do rádio (PEYER, 2006). No mesmo ano da publicação de Naish *et al.* (2004), Hwang *et al.* (2004) descreveu a segunda espécie de compsognatídeo da China, *Huaxiagnathus orientalis* Hwang *et al.*, 2004. Os autores, embora não tenham incluído *M. asymmetrica* em sua análise filogenética, consideraram também o táxon brasileiro como um compsognatídeo.

Com relação às filogenias que trazem *M. asymmetrica* como uma das UTO's, elas em sua maioria são concordantes quanto à inclusão dessa espécie em Compsognathidae. Entre os autores que obtiveram esse resultado, em ordem cronológica, estão Xu *et al.* (2006), Rauhut *et al.* (2010) e Novas *et al.* (2012). Já Dal Sasso e Maganuco (2011) encontraram em sua análise cladística *M. aysmmetrica* como o grupo-irmão do clado formado por todas as demais UTO's dentro de Coelurosauria. Os autores, no entanto, discutem esse resultado reconhecendo afinidades entre a espécie brasileira e os demais membros de Compsognathidae e lembrando que a incompletude da primeira deve ter sido determinante para a sua não inclusão na última por meio da não codificação de vários estados de caracteres. Dal Sasso e Maganuco (2011) utilizaram como base para a sua matriz aquela de Senter (2007), modificando-a principalmente por meio da adição de novas UTO's, incluindo *M. asymmetrica*, e da modificação, adição ou remoção de caracteres.

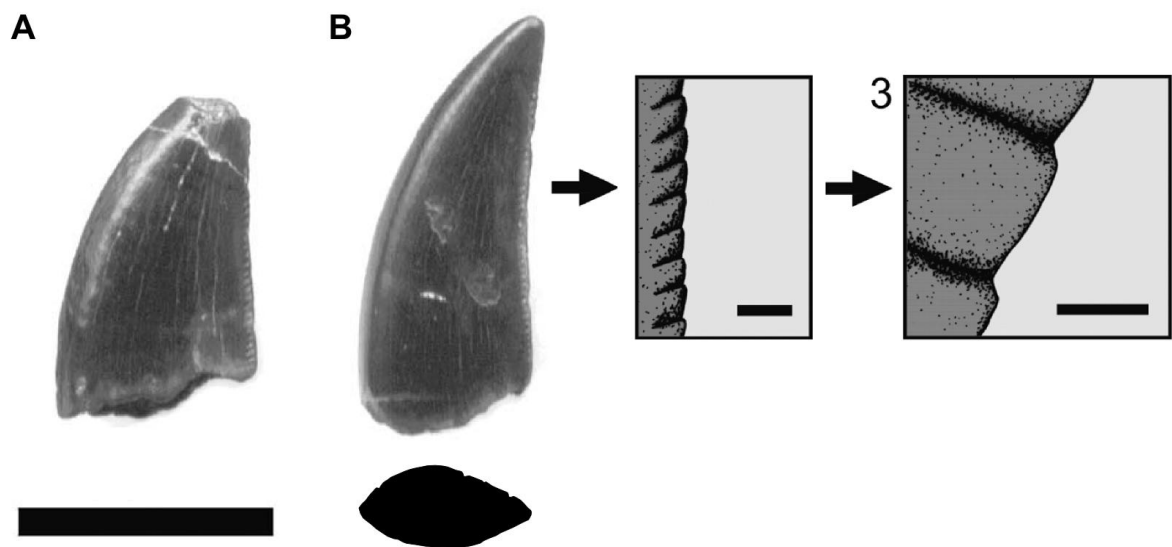
Considerando, pois, o maior volume de dados que suporta *M. asymmetrica* como um compsognátideo, parece razoável estender a distribuição geográfica da família até o Aptiano/Albiano do mesocretáceo nordestino. Essa ocorrência é relevante biogeograficamente dado que ela é a única até agora reportada para fora da Laurásia e provavelmente a mais recente (MARTILL, 2007; BITTENCOURT; LANGER, 2011), uma vez que as demais espécies ou são do Neojurássico da Europa (*Compsognathus longipes* e *Juravenator starki* Göhlich e Chiappe, 2006 ou de idades mais antigas do Eocretáceo da Europa (*Scipionyx samniticus* Dal Sasso e Signore, 1998 e *Aristosuchus pusillus*) e da China (*Sinosauropteryx prima*, *Huaxiagnathus orientalis* e *Sinocalliopteryx gigas* Ji *et al.*, 2007) (OSTROM, 1978; CHEN *et al.*, 1998; DAL SASSO; SIGNORE, 1998; CHEN; CURRIE, 2001; NAISH, 2002; HWANG *et al.*, 2004; GÖHLICH; CHIAPPE, 2006; PEYER, 2006; JI *et al.*, 2007; CHIAPPE; GÖHLICH, 2010; DAL SASSO; MAGANUCO, 2011).

Além da Bacia do Araripe, a Bacia de São Luis-Grajaú também apresenta registros osteológicos atribuídos a celurossauros (maniraptoriformes) não avianos, os quais correspondem a pequenos dentes tipicamente zifodontes com dentículos em formato de “gancho”. Dentes encontrados na localidade da Praia de Baronesa foram referidos mais especificamente a Dromaeosauridae e a mesma inferência foi estendida a outros morfótipos dentários extraídos dos afloramentos da Unidade Indiferenciada próximos aos municípios de Itapecuru-Mirim e Mata (ELIAS, 2006). Elias *et al.* (2007), por sua vez, descreveram duas coroas dentárias isoladas encontradas na Laje do Coringa, as quais foram atribuídas a Velociraptorinae, um clado dentro de Dromaeosauridae (Figura 24). Entre as semelhanças morfológicas gerais compartilhadas pelas duas coroas da Laje e pelos dentes de outros velociraptoríneos, em particular uma coroa reportada para o Neocretáceo do Sudão (RAUHUT; WERNER, 1995), está o menor tamanho dos dentículos da carena mesial em relação aos dentículos da carena distal. No entanto, Elias *et al.* (2007) também mencionaram a ocorrência de rugosidades transversais na porção mais basal das coroas, característica essa ainda não mencionada para nenhum outro dromeossaurídeo e ao mesmo tempo distinta das rugosidades típicas dos Carcharodontosauridae.

Além do já mencionado registro sudanês, muitas outras ocorrências de dromeossaurídeos têm sido reportadas para o Cretáceo da Gondwana, em particular, da América do Sul. Registros osteológicos de Velociraptorinae já foram



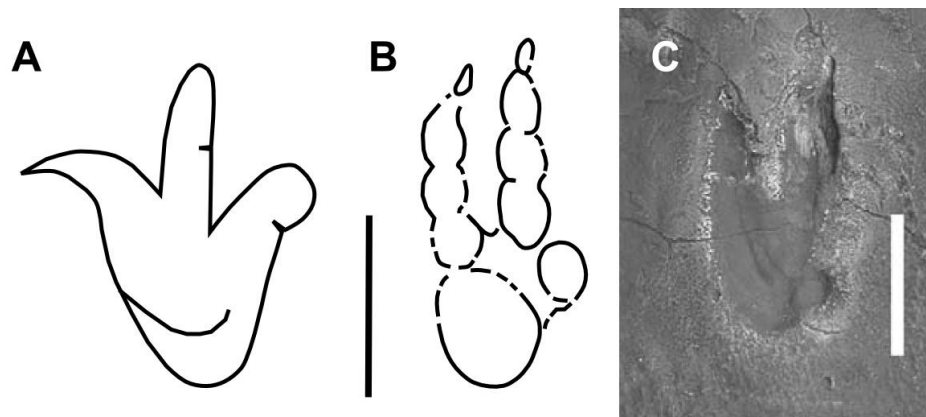
encontrados em formações do Neocretáceo do Brasil, enquanto que outro clado, os Unenlagiinae, são mais abundantes no Neocretáceo da Argentina, embora possivelmente também tenham habitado o Brasil (NOVAS; PUERTA, 1997; BITTENCOURT; LANGER, 2011; CANDEIRO *et al.*, 2012; GIANECHINI; APESTEGUÍA, 2011; NOVAS *et al.*, 2013). Nesse sentido, a ocorrência de Dromaeosauridae e, mais especificamente, Velociraptorinae no Neocretáceo da Formação Alcântara não é de forma alguma inesperada biogeograficamente, embora ela seja mais comparável com os demais registros brasileiros e norte-africanos do que com os argentinos.



**Figura 24.** Dentes atribuídos a Velociraptorinae. A seção transversal basal do dente B é indicada abaixo do mesmo. Barra de escala igual a 1 cm. Também se encontra representado em desenho detalhe das serrilhas da carena distal. Barras de escala iguais a 200  $\mu$ m. Retirados e modificados de Elias *et al.* (2007).

Embora não seja o objetivo principal da presente monografia adentrar na discussão acerca do registro icnofossilífero terópodiano, breves considerações sobre algumas pegadas encontradas na Baía de São Marcos são necessárias. Como citado acima, algumas pegadas são atribuídas a terópodes de pequeno porte com base na condição tridáctila, morfologia pontiaguda da impressão dos dígitos e o pequeno tamanho das mesmas. Esses pequenos terópodes tanto poderiam corresponder a celurossauros ou a outro tipo de terópode de pequeno porte (CARVALHO, 2001). Além de Velociraptorinae, também é reportado para a

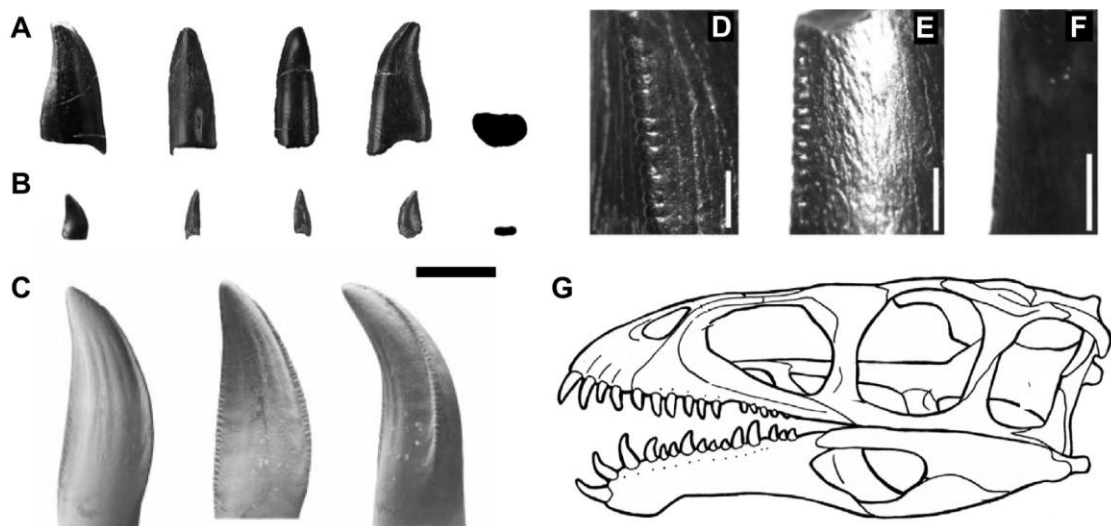
Formação Alcântara um táxon de Abelisauroides de pequeno tamanho (vide abaixo). No entanto, ao contrário do figurado por Carvalho (2001: fig. 10), é mais provável que as pegadas pequenas tenham sido deixadas por outro táxon diferente de Velociraptorinae, caso seja comprovada a identidade celurossauriana das mesmas. Os Dromaeosauridae, em geral, possuem o dígito mais interno modificado de forma a se encontrar verticalmente dirigido e portando uma falange ungueal com formato de foice provavelmente utilizada na apreensão de presas e talvez em comportamentos agonísticos (OSTROM, 1969; NORRELL; MAKOVICKY, 2004). A implicação icnológica dessa característica é que os dromeossaurídeos tendem a deixar pegadas com dois dígitos preservados em toda a sua extensão enquanto que a impressão deixada pelo dígito portador da ungueal falciforme corresponde somente à porção que toca o substrato (Figura 25) (LI *et al.*, 2008). Assim, as pegadas de dromeossaurídeos, incluindo os velociraptoríneos, distinguem-se da condição tipicamente tridáctila descrita para as pegadas encontradas na Formação Alcântara. Estas, por sua vez, provavelmente correspondem a impressões deixadas por ou abelissaurídeos de pequeno porte ou por algum táxon de celurossauo ainda não reportado para o Cenomaniano do Maranhão. Vale lembrar que nenhum dos táxons celurossaurianos identificados na Bacia do Araripe foi de alguma maneira registrado para qualquer um dos intervalos estratigráficos da Bacia de São Luis-Grajaú, o que, em mudando futuramente, os colocaria como possíveis candidatos a responsáveis por essas pegadas.



**Figura 25.** Comparação entre as pegadas de terópodes pequenos da Formação Alcântara e de dromeossaurídeos. A) pegada de terópode da Praia da Baronesa. B-C) pegadas atribuídas a dromeossaurídeos asiáticos. Barra de escala de A e B igual a 15 cm, enquanto que em C, 5 cm. A, desenhado a partir de Carvalho (2001); B-C, retirados e modificados de Li *et al.* (2008).

## 2.5 Ceratosauria

O registro de Ceratosauria para o mesocretáceo do Nordeste do Brasil até agora provém somente da Laje do Coringa (LINDOSO *et al.*, 2012). Ele é baseado em nove dentes isolados, dos quais o maior deles apresenta uma coroa com aproximadamente 16 mm de altura (Figura 26). São agrupados em dois morfótipos, um dos quais possuindo coroas curvadas em direção posterior e apresentando ápices mais arredondados que pontiagudos, além da seção transversal de aspecto elíptico e com leve compressão lábio-lingual. A carena mesial se encontra desviada lingualmente, enquanto que a distal, labialmente e os dentículos são homogêneos quanto ao formato e dimensões, estando presentes em uma densidade de cinco dentículos por milímetro. Já o segundo morfótipo é caracterizado por forte compressão lábio-lingual e leve curvatura em direção posterior, com as carenas em plano méso-distal. Os dentículos se encontram em número de sete por milímetro e também são homogêneos quanto à forma e tamanho. Esses dentes foram considerados semelhantes aos do táxon malgaxe *M. knopfleri*, especialmente porque esse táxon compartilha com o morfótipo maranhense a incomum característica de possuírem as carenas mesiais e distais desviadas lingualmente e labialmente, respectivamente (SAMPSON *et al.*, 2001; LINDOSO *et al.*, 2012).



**Figura 26.** Dentes de Noasauridae. A-B) dois morfótipos de dentes da Laje do Coringa, Formação Alcântara, em vistas labial, distal, mesial, e lingual, da esquerda para a direita, atribuídos a Noasauridae e suas respectivas seções transversais basais. C) dentes de *Masiakasaurus knopfleri*. Barra de escala igual a 1 cm. D-F) detalhes das serrilhas dos dentes maranhenses. Barra de escala igual a 1 mm. G)

reconstrução do crânio de *Masiakasaurus*, ilustrando bem a dentição procumbente da extremidade anterior do crânio e da mandíbula. A-B e D-F, retirados de Lindoso *et al.* (2012); C, retirado de Sampson *et al.* (2001); G, retirado de Novas *et al.* (2013).

*M. knopfleri* distingui-se de todos os demais terópodes especialmente pela natureza incomum de seus dentes, tanto pela localização das carenas como pela posição procumbente dos primeiros alvéolos dos dentários. Ademais, nota-se um grau de heterodontia ainda não verificada para outro terópode (SAMPSON *et al.*, 2001). Dentro de Ceratosauria, essa espécie integra o clado Abelisauroidea, de posicionamento filogenético mais derivado do que *Ceratosaurus* e *Elaphrosaurus* (CARRANO; SAMPSON, 2008). Já com relação a Abelisauroidea, *M. knopfleri* apresenta maior afinidade com a espécie argentina *Noasaurus leali* Bonaparte e Powell, 1980, constituindo, juntamente com outras espécies o clado Noosauridae. Este é representado majoritariamente por formas de pequeno tamanho e possivelmente algumas de médio a grande porte. Por outro lado, o grupo-irmão Abelisauridae compreende os abelissauróides de médio a grande porte, como o argentino *Carnotaurus sastrei* e o também malgaxe *Majungasaurus crenatissimus* (Déperet, 1986) Lavocat (BONAPARTE, 1985; KRAUSE *et al.*, 2007).

*Masiakasaurus* se trata do gênero de Noosauridae com os espécimes mais completos encontrados até agora (CARRANO *et al.*, 2002). Tendo sido descoberto em depósitos maastrichtianos da Formação Maevarano de Madagáscar, o seu registro se soma às demais ocorrências de noassaurídeos da Gondwana (Argentina e Índia) e Laurasia (França) (CARRANO; SAMPSON, 2008). Neste sentido, em termos de distribuição latitudinal, o registro maranhense é perfeitamente compreensível. Quanto à distribuição temporal, os dentes maranhenses são bem mais antigos do que as demais ocorrências gondwânicas, as quais são, em sua maioria, pós-coniacianas. No entanto, a ocorrência francesa, representada por *Genusaurus sisteronis* Accarie *et al.*, 1995, é datada do Albiano e, uma vez que Noosauridae e Abelisauridae parecem ter se separado constituindo linhagens distintas desde o Aptiano (CARRANO; SAMPSON, 2008) ou até mesmo antes durante o Neojurássico (HENDRICKX; MATEUS, 2014), os dentes cenomanianos da Laje do Coringa também se constituem em uma ocorrência temporalmente plausível para o clado dos noassaurídeos. Além deles, fora do Nordeste, há outro possível

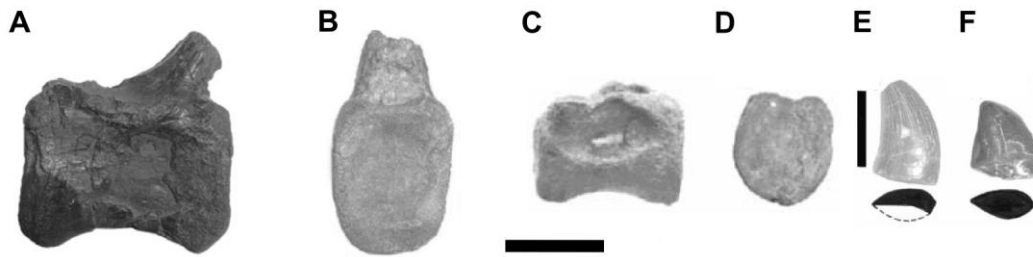
registro osteológico de Noosauridae (ainda não formalmente descrito) mais especificamente para o Eocretáceo da Bacia Sanfranciscana (SILVA, 2013).

Apesar de encontrados em sedimentos do mesocretáceo de outras regiões da Gondwana, como a Argentina (CARRANO; SAMPSON, 2008) e África (RUSSELL, 1996; SERENO *et al.*, 2004; SERENO *et al.*, 2008; RICHTER *et al.*, 2013), nenhuma evidência da presença de Abelisauridae nas Bacias do Araripe e de São Luís-Grajaú foi previa e inequivocamente reportada. Souto e Fernandes (2015) mencionam a presença de Abelisauridae no Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú, mas sem citarem alguma referência ou informar o espécime referente a esse registro. Assim, o trabalho de Lindoso *et al.* (2012) se constitui até o momento no registro da Laje do Coringa (e também do Nordeste do Brasil como um todo) mais seguramente atribuído a Ceratosauria.

## 2.6 Táxons *Incertae Sedis*

Conforme ressaltado inúmeras vezes, o registro teropodiano nordestino é em geral fragmentado, embora ainda assim seja mais completo do que o de muitas outras regiões fossilíferas do Brasil. Dentro da divisão adotada por esse trabalho para melhor apresentar os grupos identificados, alguns espécimes figurados na literatura têm sua alocação mais precisa impossibilitada pela incerteza quanto à identidade taxonômica dos mesmos. Estes são enumerados e brevemente descritos abaixo, sendo todos provenientes da Laje do Coringa.

Em sua tese de doutorado, Medeiros (2001) figurou vértebras isoladas que guardavam algumas semelhanças com vértebras isoladas do mesocretáceo africano. Duas delas (UFMA 1.10.229 e 1.10.240) correspondem a centros caudais anficélicos lateralmente comprimidos, relativamente retangulares em vista lateral e com os espinhos neurais situados na porção posterior delas, sendo estes mais largos que compridos ântero-posteriormente (Figura 27). Essas vértebras foram inicialmente consideradas similares àquelas de *Sigilmassasaurus brevicollis* Russell, 1996, espécie descrita somente com base em vértebras isoladas da Região de Tafilalt, no Marrocos (RUSSELL, 1996). A atribuição dos dois centros maranhenses a *Sigilmassasaurus* foi mantida pelo autor em trabalhos subsequentes (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001, 2002; MEDEIROS *et al.*, 2007, 2014).



**Figura 27.** Restos teropodianos incertae sedis da Formação Alcântara. A-B) Espécime UFMA 1.10.240, vértebra tentativamente atribuída a *Sigilmassasaurus* em vistas lateral esquerda e anterior, respectivamente. C-D) vértebra atribuída tentativamente a *Bahariasaurus* em vistas lateral e articular. Barra de escala igual a 5 cm. E-F) dentes isolados atribuídos tentativamente a “*Elaphrosaurus iguidensis*”. Barra de escala igual a 1 cm. A-B, retirados de Medeiros *et al.* (2014); C-F, retirados e modificados de Medeiros *et al.* (2007).

Desde a sua descrição, *S. brevicollis* vem sendo motivo de controvérsias taxonômicas. Russell (1996) erigiu uma nova família para abrigá-la, Sigilmassasauridae, uma vez que considerou as vértebras completamente distintas para os demais terópodes até então conhecidos. Esse autor elencou apomorfias a partir das vértebras cervicais, as quais também possuem espinhos neurais mais largos que compridos ântero-posteriormente. No mesmo ano, Sereno *et al.* (1996) descreveram outros fósseis de dinossauros obtidos do mesocretáceo do Marrocos, os quais possibilitaram uma melhor apreciação de *C. saharicus*. Para esses autores, *Sigilmassasaurus* possuía afinidades com aquela espécie de Carcharodontosauridae, assim como o táxon “*Spinosaurus B*” descrito por Stromer (1934). Para outros autores (RAUHUT, 2003; NOVAS *et al.*, 2005), *Sigilmassasaurus* é realmente comparável a “*Spinosaurus B*”, no entanto, ambos são distintos de *C. saharicus*. Por sua vez, Carrano *et al.* (2012), em sua revisão de Tetanurae, não incluíram *S. brevicollis* entre as UTO’s da sua análise cladística, mas mencionaram a necessidade de uma análise mais detalhada dessa espécie. Mais recentemente, McFeeters *et al.* (2013) encontraram *S. brevicollis* dentro de Tetanurae, mas não alocado dentro de Carcharodontosauridae. Em vez disso, *S. brevicollis* constituía uma politomia com vários outros táxons de Tetanurae, incluindo Spinosauridae e outros Megalosauroidea. Já Ibrahim *et al.* (2014) consideraram tanto *S. brevicollis* como “*Spinosaurus B*” como sinônimos júnior de *Spinosaurus aegyptiacus*. No ano

seguinte, com base em novos espécimes marroquinos, Evers *et al.* (2015) encontraram em sua análise cladística *Sigilmassasaurus* dentro de Spinosauridae, sendo provavelmente um táxon distinto de *Spinosaurus*. Esse resultado está de acordo com o reconhecimento da presença de dois morfótipos de dentes e quadrados reportados para o mesocretáceo do Marrocos (RICHTER *et al.*, 2013; HENDRICKX *et al.*, 2016). Independentemente das controvérsias taxonômicas acerca de *Sigilmassasaurus*, os únicos elementos ósseos que seriam realmente diagnósticos desse gênero seriam vértebras cervicais. Sendo assim, a semelhança observada entre UFMA 1.10.229 e 1.10.240 e aquelas atribuídas a *Sigilmassasaurus* por Russel (1996) não se constitui numa evidência inequívoca da presença desse táxon no nordeste do Brasil, o que se trataria, na realidade, em mais um registro de espinossaurídeo para essa região. De fato, novos estudos sobre esses materiais são necessários para a atribuição taxonômica mais precisa deles.

Medeiros (2001) também descreveu um centro vertebral (UFMA 1.10.284) cuja principal característica é a presença de uma pleurocele em cada superfície lateral. Cada pleurocele apresenta a sua superfície interna marcada por duas depressões, uma anterior e outra posterior (Figura 27). Essa vértebra foi considerada semelhante à outra, caudal, do mesocretáceo do Níger figurada por Lapparent (1960) e atribuída tentativamente a *Bahariasaurus ingens* Stromer, 1934, descrita para o mesocretáceo do Egito. O holótipo e o hipodigma de *B. ingens*, assim como o de *Spinosaurus aegyptiacus*, foram destruídos durante a Segunda Guerra Mundial, o que tem impedido análises mais detalhadas acerca desse táxon (CARRANO; SAMPSON, 2008). Ainda assim, é possível encontrar alguns autores que se arriscaram a fazer asserções acerca das relações filogenéticas da espécie em questão. Durante a fase pré-cladística da classificação de Theropoda, *B. ingens* era alocado dentro de Megalosauridae, assim como a maioria das outras espécies de terópodes de médio a grande porte (CARRANO *et al.*, 2012). Para Rauhut (1995), essa espécie possui afinidades com Carcharodontosauridae, enquanto Sereno *et al.* (1996) referiram parte do hipodigma dela a *Deltadromeus agilis* Sereno *et al.*, 1996, um ceratossauro do mesocretáceo do Marrocos (CARRANO; SAMPSON, 2008). Carrano e Samspon (2008) consideraram *Bahariasaurus* e *Deltadromeus* como morfologicamente indistinguíveis entre si até o momento, o que pode indicar uma possível sinonímia entre esses táxons. Recentemente, Rauhut e Carrano (2016) também obtiveram *Deltradomeus* como um ceratossauro (mais

especificamente um noassaurídeo) em suas filogenias, ao passo que Apesteguía *et al.* (2016) encontraram o mesmo táxon como um membro de Tetanurae.

Embora comparações entre a vértebra maranhense e *B. ingens* tenham sido mantidas em trabalhos posteriores (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001, 2002; MEDEIROS *et al.*, 2007), Medeiros (2001) já chamava a atenção para o fato de a atribuição taxonômica da vértebra do Níger, com a qual o espécime por ele descrito guardava mais semelhanças, ser somente tentativa e também para ausência de pleuroceles no hipodigma do táxon africano tão grandes quanto às do centro vertebral da Laje do Coringa. No entanto, uma vez que esta venha a ter sua identidade ceratossauriana confirmada, ela corresponderá ao primeiro registro osteológico de Ceratosauria do Eocenomaniano do Nordeste figurado na literatura. Por outro lado, no caso de atribuída a Tetanurae, UFMA 1.10.284 se trataria de mais um táxon tetanuro no mesocretáceo brasileiro.

O último táxon duvidoso reportado para a Laje do Coringa corresponde ao registro feito por Medeiros *et al.* (2007), os quais descreveram sucintamente uma amostra com dez dentes considerados como semelhantes aos figurados por Lapparent (1960: pl. IV, fig. 8; pl. V, figs. 8-14) e atribuídos por este último a *Elaphrosaurus iguidiensis* Lapparent, 1960, do mesocretáceo do Níger (Figura 27). As coroas dentárias do Maranhão são labio-lingualmente comprimidas e bastante recurvadas em sentido méso-distal, com a carena posterior apresentando aspecto côncavo, e variam em comprimento da base da coroa de 9,9 mm a 15,7 mm e a altura da maior delas é de 33,5 mm, mas sem estar com a extremidade apical preservada. Ambas as carenas portam denticulos, a quantidade dos quais por unidade de distância não tendo sido especificada por Medeiros *et al.* (2007). Como parte da amostra de dentes coletados na Laje do Coringa cedidos para estudo pelo presente autor, há seis outras coroas dentárias isoladas identificadas como “Theropoda (*Elaphrosaurus?*)”, as quais estão tombadas sob o número VT-922 na coleção paleontológica do Centro de Pesquisas de História Natural e Arqueologia do Maranhão. Apesar de esses dentes terem sido coletados antes do trabalho de Medeiros *et al.* (2007), os autores não os mencionaram em momento algum.

*Elaphrosaurus* Janensch, 1920 tem como espécie-tipo *E. bambergi* Janensch, 1920 do Neojurássico da Tanzânia, apontada como um Ceratosauria basal de pequeno a médio porte por muitas filogenias, diferentemente de *E. iguidiensis*, a



qual tem sido considerada *nomen dubium* e Theropoda indeterminado, devido à natureza fragmentária e possivelmente quimérica do seu registro fóssil (SERENO *et al.*, 2004; CARRANO; SAMPSON, 2008; TORTOSA *et al.*, 2014; RAUHUT; CARRANO, 2016). Exatamente por essa razão, Medeiros *et al.* (2007) centraram a discussão de seu trabalho na semelhança entre os dentes da Laje do Coringa e aqueles reportados para o Níger, sem ostensivamente entrar no mérito da problemática taxonômica de *E. iguidiensis*. Do mesmo modo, na recente revisão sobre os fósseis de vertebrados coletados na Laje do Coringa, Medeiros *et al.* (2014) não fazem nenhuma menção específica à possível presença de formas afins a *Elaphrosaurus*.

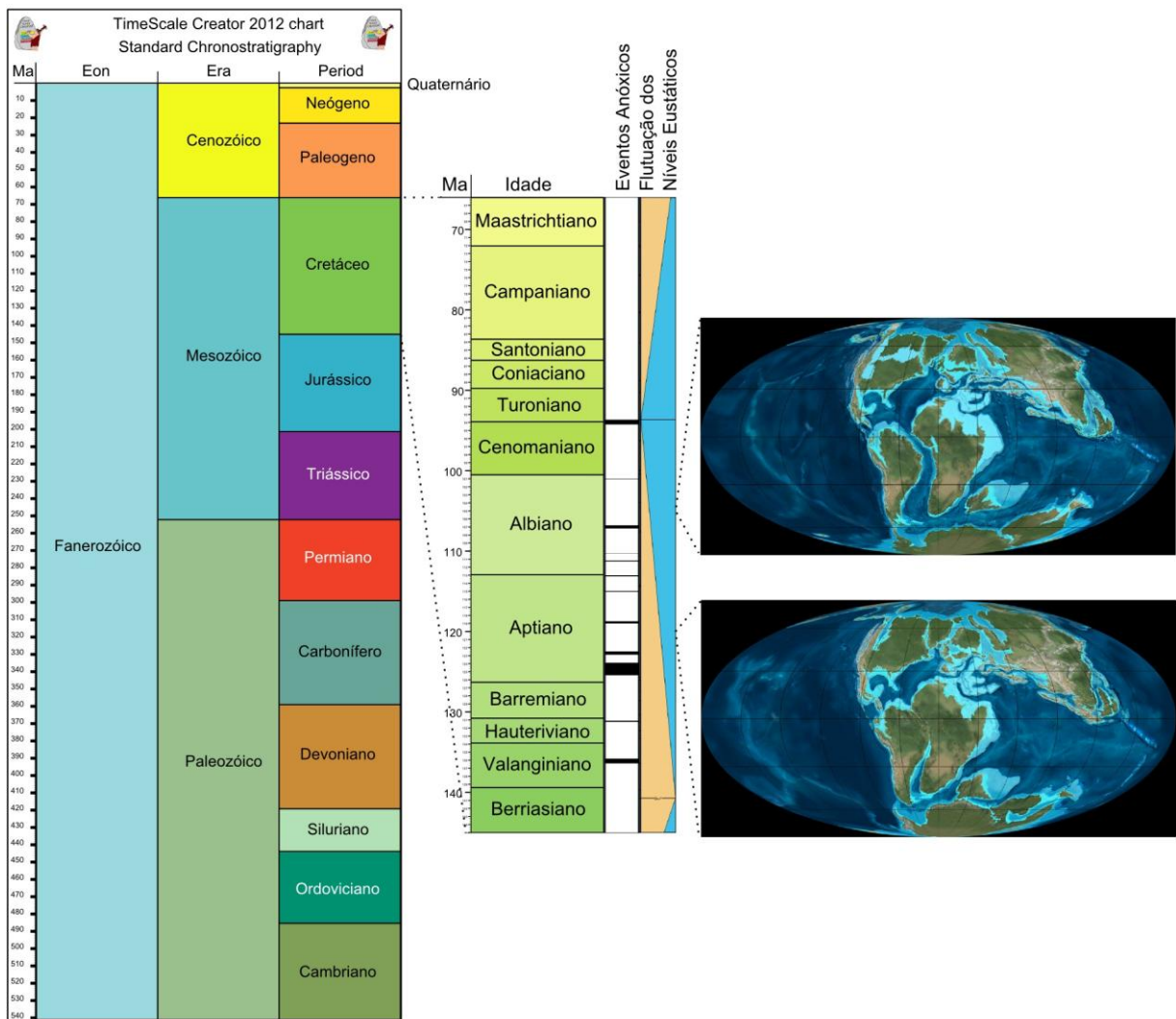
### 3. CONTEXTO PALEOBIOGEOGRÁFICO E PALEOECOLÓGICO DOS TERÓPODES NÃO-AVIANOS DO MESOCRETÁCEO DO NORDESTE DO BRASIL

#### 3.1 Paleobiogeografia dos terópodes do mesocretáceo do Nordeste

O Cretáceo é o período da história geológica da Terra que se iniciou há aproximadamente 145 milhões de anos e se encerrou há 66 milhões de anos, totalizando aproximadamente 79 milhões de anos de duração, o que faz dele o período mais duradouro de todo o Éon Fanerozóico. Esse intervalo do tempo geológico é dividido formalmente em duas épocas, o Eocretáceo e o Neocretáceo, as quais, por sua vez, são subsequentemente divididas nas seguintes idades: Berriasiano, Valangiano, Hauteriviano, Barremiano, Aptiano, Albiano (Eocretáceo), Cenomaniano, Turoniano, Coniaciano, Santoniano, Campaniano e Maastrichtiano (Neocretáceo; Figura 28) (COHEN *et al.*, 2013). Sendo tão longo em duração, o Cretáceo acabou por compreender uma série de eventos geológicos e biológicos de grande relevância, entre os quais alguns dos mais significativos foram a ultimate fragmentação da Pangea e o evento de extinção em massa no limite Cretáceo/Paleógeno (BRUSATTE *et al.*, 2014). Ainda é possível mencionar a irradiação e expansão inicial das angiospermas e o aumento do nível eustático em centenas de metros acima do nível atual, o que resultou na existência de vários mares epicontinentais (SMITH *et al.*, 2001; RUSSELL; PAESLER, 2003; ZHOU *et al.*, 2003; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007).

Outros acontecimentos também dignos de nota, como a intensificação momentânea do efeito estufa da atmosfera terrestre, ao qual parece estar correlacionada uma tendência global de deposição de folhelhos negros no fundo oceânico, se deram em meados do Cretáceo, mais precisamente ao longo do terço médio do período (RUSSELL; PAESLER, 2003). Para os demais períodos da Era Mesozóica, é aceita a divisão cronoestratigráfica em três épocas, ao contrário do Cretáceo. O Triássico, por exemplo, é sub-dividido em Eotriássico, Mesotriássico e Neotriássico, embora essa partição não seja exatamente equitativa. No entanto, a literatura eventualmente apresenta o termo “mesocretáceo”, utilizado informalmente para se designar a faixa temporal intermediária do período Cretáceo, compreendendo o final do Eocretáceo e o começo do Neocretáceo (ex.: RUSSELL; PAESLER, 2003; NOVAS, 2007). Quanto às idades, ele mais precisamente abrange

o Aptiano e se estende até o final do Cenomaniano, o que totaliza aproximadamente 31 milhões de anos (Figura 28).



**Figura 28.** Escala do tempo geológico com enfoque no Cretáceo e contexto paleogeográfico do mesocretáceo.

O contexto paleogeográfico do mesocretáceo era intermediário ao daquele do começo do Mesozoico e ao do final do mesmo (Figura 28). Embora a fragmentação da Pangea tenha se iniciado no Jurássico, a completa separação entre muitas áreas continentais só ocorreu do meio para o fim do Cretáceo. Por outro lado, relacionado à separação continental está o estabelecimento de novos oceanos.

Durante o mesocretáceo, a América do Norte ainda se localizava relativamente próxima à Europa, o que permitiu ocasionais intercâmbios faunísticos

entre essas duas porções continentais (UPCHURCH *et al.*, 2002). No entanto, em um contexto de nível eustático elevado, o qual parece ter atingido o máximo de 270 metros acima do nível atual próximo ao limite Cenomaniano/Turoniano, a existência de vários mares epicontinentais fez do continente europeu um verdadeiro arquipélago (UPCHURCH *et al.*, 2002; RUSSELL; PAESLER, 2003; EZCURRA; AGNOLÍN, 2012). Do mesmo modo, o estabelecimento do Mar Interior Ocidental (*Western Interior Seaway*) acabou por separar a América do Norte em duas porções, uma mais ocidental e outra mais oriental (ROBERTS; KIRSCHBAUM, 1995). Além disso, o Mar Epicontinental de Turgai possivelmente manteve o território asiático a oeste dos Montes Urais isolado do restante da Laurásia desde o final do Jurássico (UPCHURCH *et al.*, 2002; ZHOU *et al.*, 2003).

Já no Hemisfério Sul, os principais eventos paleogeográficos correspondem àqueles relativos à fragmentação da Gondwana. No mesocretáceo, Índia e Madagascar já haviam se separado do restante da Gondwana e constituíam uma massa continental única até meados do Neocretáceo, quando do destacamento da Índia, a qual pôde seguir derivando em direção à Ásia (SAMPSON *et al.*, 1998; UPCHURCH *et al.*, 2002; SERENO *et al.*, 2004). África e América do Sul também já não mais possuíam conexões emersas com a massa continental constituída em conjunto pela Antártica e Austrália. Foi justamente a separação entre a América do Sul e a África que resultou no estabelecimento do Oceano Atlântico Sul. Embora, ainda conectadas durante o Aptiano, *i.e.*, o começo do mesocretáceo, supõe-se que a completa separação entre esses dois continentes se deu até o fim do Cenomaniano; no entanto, a idade exata deste evento ainda carece de consenso (SERENO *et al.*, 1996; SAMPSON *et al.*, 1998; SERENO *et al.*, 2004). Do mesmo modo, ainda são debatidas as implicações desse contexto paleogeográfico sobre a configuração das paleofaunas contemporâneas a esses eventos (SERENO *et al.*, 1994; SERENO *et al.*, 1996; SERENO, 1999; UPCHURCH *et al.*, 2002; SERENO *et al.*, 2004; AGNOLÍN *et al.*, 2010; BARRETT *et al.*, 2011; EZCURRA; AGNOLÍN, 2012; NOVAS *et al.*, 2013). Muito das indefinições acerca da datação dos eventos e de suas consequências sobre as paleobiotas decorre do fato de diferentes autores utilizarem diferentes tipos de evidências para essas inferências, o que por sua vez dita a forma com que serão interpretados dados adicionais eventualmente apresentados por outras referências.

Tendo em vista, o panorama paleogeográfico resumido acima, faz-se necessário agora nele contextualizar os achados de terópodes não avianos do mesocretáceo do Nordeste e as inferências paleogeográficas propostas. A Formação Romualdo da Bacia do Araripe nesse sentido contribuiu com quatro espécies descritas: *Irritator challegeri*, *Angaturama limai*, *Santanaraptor placidus* e *Mirischia asymmetrica*. Como já explicado, as duas primeiras se tratam de membros de Spinosauridae, enquanto as duas últimas são celurosauros classificados mais comumente como Tyrannosauroida e Compsognathidae, respectivamente. A Formação Alcântara integrante da Sequência S3 da Bacia de São Luís-Grajaú, por sua vez, conta com a presença de Spinosauridae (incluindo a única espécie de terópode descrita até agora para a bacia, *Oxalaia quilombensis*), Carcharodontosauridae, Dromaeosauridae e Noosauridae. Além desses, é reconhecida a existência de formas *incertae sedis*, possivelmente afins ao espinossaurídeo *Sigilmassasaurus* e a ceratossauros como *Bahariasaurus* e “*Elaphrosaurus iguidensis*” (Figura 29).



**Figura 29.** Terópodes do mesocretáceo do Nordeste e suas respectivas procedências. Só foram inclusos os táxons supraespecíficos mais seguramente

identificados, enquanto as espécies descritas são mencionadas dentro dos parênteses. Retirado e modificado de Bittencourt e Langer (2011).

Analisando historicamente a paleofauna dinossauriana cretácea da América do Sul, Novas (2007) propôs a divisão desta em três estágios, denominados de acordo com o intervalo do tempo geológico a que correspondiam. O primeiro estágio, referente ao Eocretáceo, seria caracterizado pela presença de saurópodes diplodocimorfos, estegossauros e terópodes abelissauróides. O segundo estágio, por sua vez, referente ao mesocretáceo, possuiria como formas herbívoras dominantes mais uma vez os saurópodes diplodocimorfos, neste caso contando com uma maior diversidade do que no estágio anterior, e os espinossauros e os carcarodontossauros como os terópodes predadores de topo dos respectivos ecossistemas. Por fim, o terceiro estágio, neocretáceo em idade, teria como táxons dominantes os saurópodes titanossaurídeos e o retorno dos abelissauróides como principais predadores dos ecossistemas, além da presença de hadrossauros como elementos importantes da guilda de herbívoros. Assim, com base na presença de espinossauros, carcarodontossauros e diplodocimorfos nos depósitos mesocretáceos nordestinos, Novas (2007) pôde incluir a fauna dinossauriana das bacias do Araripe e de São Luís-Grajaú dentro do segundo estágio paleofaunístico do Cretáceo.

Dentre todos os táxons identificados, não somente Theropoda, mas Dinosauria como um todo, para o mesocretáceo do Nordeste do Brasil, certamente Spinosauridae é aquele mais propício para análises paleobiogeográficas, graças ao registro mais amplo e diverso quanto a elementos anatômicos disponíveis para inferências taxonômicas. Esse registro fossilífero mais extenso, ao viabilizar a descrição de novas espécies, também possibilita a inclusão desses táxons em análises biogeográficas históricas visando a elucidar particularidades da história evolutiva do grupo.

Por muito tempo, Spinosauridae foi considerado um táxon endêmico da África, sendo *Spinosaurus aegyptiacus*, do Cenomaniano do Egito (STROMER, 1915), a única espécie conhecida até então. Em 1986, dois novos achados foram responsáveis por começar a alterar este *status quo*. Buffetaut e Ingavat (1986) descreveram, com base em dentes isolados, *Siamosaurus suthetorni* Buffetaut e

Ingavat, 1986 para o Eocretáceo da Formação Sao Khua, Tailândia (no trabalho os autores consideraram esse depósito originalmente como jurássico) e o reconheceram como possível membro de Spinosauridae. Já com a descrição de *Baryonyx walkeri* por Charig e Milner (1986), ficou claro que esse clado também habitou o Cretáceo (Barremiano) da Europa. Com a descoberta dos dois táxons araripenses, a América do Sul se constituiu em mais um território gondwânico a contar com o registro de espinossauros. Desse modo, em meados dos anos 90, o conhecimento acerca da paleobiogeografia de Spinosauridae indicava a presença desses animais na África, América do Sul, Europa e provavelmente Ásia. Em 1998, dois novos táxons foram descritos para o Aptiano da África: *Cristatusaurus lapparenti* Taquet e Russell, 1998 e *Suchomimus tenerensis* Sereno *et al.*, 1998 (SERENO *et al.*, 1998; TAQUET; RUSSELL, 1998). Essas novas espécies estimularam uma reavaliação taxonômica e filogenética do clado como um todo, resultando na proposição de duas subfamílias: Spinosaurinae e Baryonychinae (SERENO *et al.*, 1998). A primeira incluía até então as formas araripenses e *Spinosaurus*, enquanto a segunda, *Baryonyx*, *Cristatusaurus* e *Suchomimus*. Ademais, a nova filogenia permitiu a primeira análise paleobiogeográfica de Spinosauridae com métodos de biogeografia histórica. Assim, Sereno *et al.* (1998) concluiu que as duas sub-famílias possuíam histórias biogeográficas distintas devido a processos vicariantes. A divisão entre as duas linhagens, que antes apresentavam uma distribuição pangéica, teria se dado antes do Barremiano com a abertura do Mar de Tétis, com Spinosaurinae restrito à Gondwana, enquanto que Baryonychinae, à Laurásia originalmente, ao menos até o Aptiano, quando membros desse táxon teriam imigrado para África através de uma dispersão transoceânica via Mar de Tétis.

Desde então, poucos táxons novos foram descritos. Ainda assim, novos achados expandiram a distribuição geográfica conhecida para Spinosauridae. Na década passada, vários espécimes atribuídos a espinossauros, incluindo pós-crânio, foram reportados para depósitos do Cretáceo da Ásia (BUFFETAUT *et al.*, 2004, 2005; MILNER *et al.*, 2007; BUFFETAUT *et al.*, 2008; BUFFETAUT, 2009), até que em 2012 foi descrita a primeira espécie inequívoca de espinossauro da Ásia, *Ichthyovenator laocensis* Allain *et al.*, 2012, um barioniquíneo possivelmente do Aptiano de Laos (ALLAIN *et al.*, 2012). Os autores dessa espécie também consideraram uma falange ungueal encontrada isolada na Formação Morrison do

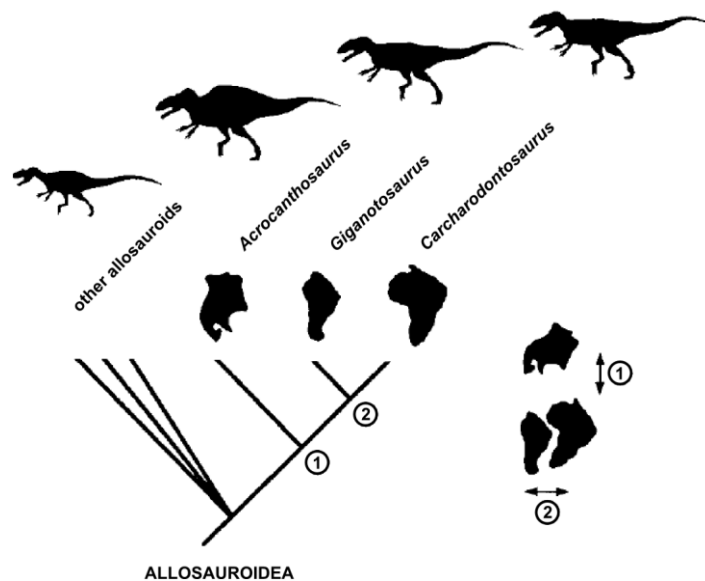
Jurássico dos Estados Unidos como atribuível a Spinosauridae e assim estenderam a área de ocorrência do táxon para a América do Norte, hipótese biogeográfica esta já aventada em outros estudos (BUFFETAUT, 2009; HONE *et al.*, 2010). A presença da família também foi inferida para a Austrália por Barrett *et al.* (2011) com base em uma vértebra isolada obtida a partir do Aptiano-Albiano da Formação Eumeralla. Com relação à América do Sul, o segundo registro de espinossauros se constituiu inicialmente em vários dentes isolados encontrados na Laje do Coringa, Formação Alcântara, Bacia de São Luis-Grajaú, os quais foram considerados como atribuíveis a *Spinosaurus* (MEDEIROS, 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001, 2002). Posteriormente, foi descrito *Oxalaia quilombensis* para o mesmo depósito (KELLNER *et al.*, 2011), ao qual devem corresponder ao menos parte da diversidade de dentes já coletados, visto que se reconhece a existência de ao menos dois morfótipos dentários de Spinosauridae para a localidade em questão (MEDEIROS, 2006). Finalmente, dentes do Meso-Neojurássico da África foram analisados e classificados por Buffetaut (2008, 2011) e Serrano-Martínez *et al.* (2015, 2016) como Spinosauridae, se constituindo nos registros mais antigos do táxon até agora reportados. Ademais, Buffetaut (2011) considerou dois destes dentes como completamente distintos dos demais espécimes reportados e ilustrados na literatura, descrevendo-os como uma nova espécie, *Ostafrikasaurus crassiserratus* Buffetaut, 2011.

As descobertas que sucederam o trabalho de Sereno *et al.* (1998) implicam a necessidade de revisão das inferências paleobiogeográficas feitas por estes últimos. Para Buffetaut e Ouaja (2002), o fato de Spinosaurinae aparentar ser mais “derivado” que Baryonychinae e possuir registro fóssil mais jovem do que o mais recente fóssil desta última sub-família sugere que o primeiro táxon evoluiu do segundo após a imigração deste para a África aproximadamente no Aptiano. Por outro lado, a presença de Spinosauridae na América do Norte é mais especulativa do que exatamente uma hipótese devidamente corroborada, uma vez que a ungueal reportada pode pertencer a outro táxon de Megalosauroidea, como *Torvosaurus tanneri* (SERENO *et al.*, 1998). Apesar da proposição de vários cenários paleobiogeográficos prováveis em maior ou menor grau, a realidade é que muitas das proposições não foram feitas baseadas em métodos de biogeografia histórica aplicados em particular a Spinosauridae—na verdade, a única até agora se trata daquela de Sereno *et al.* (1998)—e por isso o real significado das novas



descobertas na Austrália, Laos e até mesmo no Brasil ainda está por ser estabelecido devidamente.

Se, por um lado, a paleobiogeografia de Spinosauridae necessita ser revista novamente por métodos de Biogeografia Histórica, dessa vez à luz das novas descobertas, especialmente daquelas na Ásia, por outro lado o cenário é ainda mais crítico para as inferências paleobiogeográficas propostas para os outros táxons de Theropoda reportados para as duas bacias nordestinas. Essas inferências são derivadas principalmente de um padrão de relação entre as áreas de ocorrências dos táxons analisados percebido de forma qualitativa, isto é, sem empregar os métodos históricos (UPCHURCH *et al.*, 2002; CARRANO; SAMPSON, 2008). Sendo assim, é comum encontrar proposições feitas para a história evolutiva de determinados táxons entremeadas a outras concernentes à história biogeográfica de uma ou mais áreas em particular, em especial, massas continentais (Figura 30). Desta forma, é mais oportuno apresentar algumas inferências biogeográficas existentes para Carcharodontosauridae, Dromaeosauridae, Noosauridae, Compsognathidae e Tyrannosauoidea relacionando-as com aquelas propostas sobre a relação paleobiogeográfica do Nordeste brasileiro com as demais massas continentais durante o Cretáceo. Felizmente, todas essas proposições, ainda que puramente qualitativas, podem ser consideradas hipóteses para futuros testes aplicando metodologias coerentes com os paradigmas da Biogeografia Histórica.



**Figura 30.** Relações filogenéticas de Carcharodontosauridae e as supostas relações das mesmas com a história de fragmentação da Pangea. Retirado e modificado de Sereno (1999).

Carcharodontosauridae é o segundo táxon do mesocretáceo do Nordeste do Brasil que mais facilmente se adéqua à organização proposta por Novas (2007). É também o segundo táxon de Tetanurae não-celurossauriano reportado para a região e o primeiro a ser seguramente identificado para a Bacia de São Luis-Grajaú (VILAS-BÔAS *et al.*, 1999). Antes de ser reportado para o Brasil, esse táxon já havia sido registrado no mesocretáceo da África saariana e Argentina (CORIA; SALGADO, 1995; RAUHUT, 1995; SERENO *et al.*, 1996). A inclusão da América do Norte dentro da área de distribuição do táxon foi algo periodicamente debatido à medida que a visão de diversos autores acerca das relações filogenéticas de *Acrocanthosaurus* mudava com o tempo. Hoje, entende-se essa espécie como mais um membro da família, juntamente com outros táxons mais representativos do grupo como *Carcharodontosaurus saharicus* e *Giganotosaurus carolinii* (SERENO *et al.*, 1996; NOVAS *et al.*, 2005; CORIA; CURRIE, 2006; SERENO; BRUSATTE, 2008; BENSON *et al.*, 2010; CARRANO *et al.*, 2012). Já durante os anos 2000, houve um *boom* de descrições de novos táxons de Carcharodontosauridae, juntamente com a realocação de outras espécies, principalmente da Ásia, para dentro desse grupo (NOVAS *et al.*, 2005; CORIA; CURRIE, 2006; BRUSATTE; SERENO, 2007; BRUSATTE *et al.*, 2009; ORTEGA *et al.*, 2010; BRUSATTE *et al.*, 2012). Logo, o grupo, que assim como Spinosauridae foi considerado endêmico da África por muito tempo, passou a ser considerado de distribuição cosmopolita com o sucessivo reconhecimento da presença de formas relacionadas a *C. saharicus* no Eo e Neocretáceo da Argentina, América do Norte, Ásia e Europa, podendo talvez estar presente no Neojurássico da Tanzânia, o que se constituiria no registro mais antigo da família (BRUSATTE *et al.*, 2009; RAUHUT, 2011; CARRANO *et al.*, 2012). Da mesma forma que na Gondwana, esses terópodes também parecem ter desempenhado o papel de predadores de topo nos paleoecossistemas da Laurásia, antes da emergência dos grandes tiranossauroides durante o Neocretáceo (BRUSATTE *et al.*, 2009; ZANNO; MAKOVICKY, 2013).

Hipóteses mais específicas acerca de como se deu a evolução na ocupação das massas continentais por carcarodontossaurídeos ainda são carentes de robustez, uma vez que relações filogenéticas internas do grupo—quando não são apresentadas como politomias—costumam variar bastante, o que impossibilita o reconhecimento de padrões evidentes (NOVAS *et al.*, 2005; CORIA; CURRIE, 2006; SERENO; BRUSATTE, 2008; BRUSATTE *et al.*, 2009; BENSON *et al.*, 2010;

CARRANO *et al.*, 2012; NOVAS *et al.*, 2013). Esse fato consequentemente ressoa na interpretação paleobiogeográfica referente à presença do grupo na Bacia de São Luis-Grajaú. Antes da intensificação nos estudos acerca dos fósseis dessa bacia e da descrição dos espinossauros da Bacia do Araripe, a África era vista como um continente com uma fauna dinossauriana distinta de outras massas continentais, inclusive outros territórios gondwânicos como a América do Sul (SERENO *et al.*, 1996). Essa distinção na composição faunística de dinossauros teria sido o resultado do fim das conexões terrestres entre o continente africano e outras áreas emersas, deixando o primeiro geograficamente isolado no mínimo desde o Cenomaniano ou quiçá muito antes (SERENO *et al.*, 1996; SAMPSON *et al.*, 1998). No entanto, o reconhecimento da presença de gêneros de vertebrados tipicamente africanos na Bacia de São Luis-Grajaú, entre eles *Carcharodontosaurus sp.*, é considerado como evidência de que uma fauna tipicamente do Cenomaniano Saariano também estava presente no Cenomaniano do Nordeste brasileiro, sugerindo um grande intercâmbio faunístico entre essas regiões talvez através da existência de uma conexão terrestre remanescente entre a África e a América do Sul (MEDEIROS, 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001, 2002; MEDEIROS *et al.*, 2007, 2014). No entanto, como já mencionado, nenhum embasamento maior é fornecido para relacionar os dentes do Cenomaniano maranhense com o gênero africano em vez de com os argentinos, como *Giganotosaurus*. Esse é um claro exemplo de como questões sistemáticas ainda dúbias interferem na plena apreciação das relações biogeográficas entre áreas (CARRANO; SAMPSON, 2008), uma vez que a proposição de maiores afinidades com táxons argentinos implicaria a reavaliação da principal rota de intercâmbio biótico com a paleofauna nordestina. Ademais, a presença de rugosidades no esmalte não é mais considerada exclusiva de *Carcharodontosauridae* (BRUSATTE *et al.*, 2007; HENDRICKX; MATEUS, 2014), de forma que mesmo a atribuição dos dentes maranhenses a esse táxon requer revisão.

A possível presença de *Bahariasaurus* e *Sigilmassasaurus*, a despeito do ainda discutível posicionamento taxonômico do primeiro táxon, também é considerada evidência de maior similaridade entre as paleofaunas do norte da América do Sul e África saariana, em vez de entre qualquer uma dessas áreas e o sul da América do Sul, mais especificamente a Patagônia (MEDEIROS, 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001, 2002; MEDEIROS *et al.*, 2007, 2014). No entanto, as

observações feitas para *Carcharodontosauridae* também são aplicáveis aqui no sentido de que a falta de um posicionamento sistemático pouco embasado não possibilita a proposição e teste de hipóteses paleobiogeográficas mais específicas.

Já com relação aos táxons teropodianos de pequeno porte do mesocretáceo do Nordeste, inferências paleobiogeográficas tanto se tornam mais rasas em seus conteúdos como, conseqüentemente, mais discutíveis. Isso porque, além da natureza fragmentária dos fósseis, o que ressoa, por sua vez, no embasamento filogenético necessário para as hipóteses de biogeografia histórica, a composição faunística observada em cada depósito sedimentar nordestino é distinta uma da outra.

A diversidade de pequenos terópodes da Formação Alcântara da Bacia de São Luis-Grajaú parece incluir tanto celurosauros como ceratossauros. Como mencionado acima, os primeiros estão representados por coroas dentárias isoladas atribuídas a *Dromaeosauridae*, mais especificamente *Velociraptorinae* em alguns casos. *Dromeosaurídeos* também já foram reportados para o Cretáceo da África e outras regiões do Brasil, de forma que a antiga idéia de esses celurosauros serem específicos da Laurasia já caiu por terra desde os anos 90 (RAUHUT; WERNER, 1995; NOVAS; PUERTA, 1997). No entanto, uma atenção especial deve ser dirigida para os terópodes *Unenlagiinae* ou *Unenlagiidae*, dependendo do autor, do Cretáceo da Patagônica. O ranqueamento desse táxon como uma sub-família ou família varia de acordo com sua inclusão ou não dentro de *Dromaeosauridae* (AGNOLÍN; NOVAS, 2011). Nas propostas em que *Unenlagiidae* se apresenta como um clado não incluso em *Dromaeosauridae*, o primeiro se encontra mais próximo filogeneticamente das aves do que o segundo (NOVAS; PUERTA, 1997; FORSTER *et al.*, 1998; NOVAS *et al.*, 2013). Se *dromeosaurídeos*, os táxons argentinos corresponderiam a uma representação desse clado na Gondwana diferente dos possíveis *velociraptoríneos* do Brasil e África (MAKOVICKY *et al.*, 2005; SENTER, 2007). De todo modo, as formas argentinas continuam constituindo, juntamente a *Alvarezsauridae*, uma composição paleofaunística de *Coelurosauria* distinta daquela do norte da Gondwana (NOVAS *et al.*, 2013), o que poderia corroborar a hipótese de maior similaridade entre o Nordeste do Brasil e a África.

Os ceratossauros de pequeno porte, por sua vez, estão representados na Bacia de São Luis-Grajaú por coroas dentárias identificadas como pertencentes a

Noosauridae e formas afins a "*E. iguidensis*". Destes, o registro mais seguro é aquele referente ao primeiro táxon, de forma que a discussão a seguir nele será centrada. Noosauridae inclui registros do Neojurássico da África, Eocretáceo da Europa e possivelmente África e do Neocretáceo da América do Sul, Madagascar e Índia (SAMPSON *et al.*, 2001; CARRANO; SAMPSON, 2008; RAUHUT; CARRANO, 2016). Nesse sentido, o registro de um noassaurídeo para o Cenomaniano do Nordeste do Brasil é uma ocorrência perfeitamente condizente com o estágio atual de conhecimento sobre a distribuição geográfica e temporal desse grupo (LINDOSO *et al.*, 2012). Outro possível registro para o Brasil se trata de um esqueleto pós-craniano parcial reportado para o Eocretáceo da Bacia Sanfranciscana, mas ainda não formalmente publicado (SILVA, 2013). Em sua revisão taxonômica de Ceratosauria, Carrano e Sampson (2008) não puderam testar relações paleobiogeográficas dentro de Noosauridae, cujos táxons constituíam uma grande politomia na árvore de consenso apresentada, de forma que esse tópico permanece em aberto, necessitando de análises mais específicas sobre o grupo, especialmente quando da descoberta de espécimes mais completos. Sendo assim, a ocorrência de Noosauridae no Cenomaniano maranhense não auxilia muito nas discussões quanto às afinidades biogeográficas do Nordeste do Brasil durante o mesocretáceo. Na realidade, o registro para o Eocretáceo da África ainda não se encontra formalmente descrito na literatura, o que limita ainda mais essa discussão (SERENO *et al.*, 2004; SERENO; BRUSATTE, 2008).

Por outro lado, a Bacia do Araripe, mais especificamente a Formação Romualdo, apresenta táxons de pequeno porte completamente diferentes daqueles da outra bacia nordestina. Com o sacro atribuído a Coelurosauria indeterminado à parte, o primeiro espécime desse táxon encontrado foi *Santanaraptor placidus*. Como também já informado, essa espécie carece de uma análise filogenética mais robusta com o objetivo principal de testar as relações filogenéticas dela com os diversos grupos de Coelurosauria. No entanto, com as informações disponíveis no momento, até que a espécie seja redescrita, o que se encontra em andamento, é possível atribuí-la a Tyrannosauroida. Esse clado inclui vários registros do Neojurássico e especialmente do Cretáceo da Laurásia, dentre os quais se destacam os Tyrannosauridae, família que abrange os táxons com os maiores portes entre todos os tiranossauróides e de distribuição unicamente asiática e norte-americana (CARPENTER, 1992; HOLTZ, 2004; BRUSATTE; BENSON, 2013;

LOEWEN *et al.*, 2013). No entanto, fora de Tyrannosauridae é possível encontrar formas de pequeno porte que teriam desempenhado o nicho de pequenos predadores terrestres quando outros táxons de Tetanurae ocupavam o ápice da teia alimentar dos paleoecossistemas da Ásia e Europa (ex.: XU *et al.*, 2006; SERENO *et al.*, 2009; BRUSATTE *et al.*, 2009). *S. placidus* representa, pois, o primeiro registro fora da Laurasia. O segundo corresponde a um púbis isolado do Eocretáceo da Austrália, o qual foi inicialmente atribuído a Tyrannosauridae (BENSON *et al.*, 2010). No entanto, para alguns autores o espécime em questão corresponde na realidade a um Megaraptora, que também seria membro de Tyrannosauoidea (NOVAS *et al.*, 2013; PORFIRI *et al.*, 2014). Os megarraptores são especialmente abundantes no registro fóssil da Argentina e Austrália, enquanto que no Brasil só foram formalmente reportados para o Neocretáceo do Grupo Bauru (NOVAS, 1998; SMITH *et al.*, 2008; SERENO *et al.*, 2008; HOCKNULL *et al.*, 2009; MÉNDEZ *et al.*, 2012; MARTINELLI *et al.*, 2013; NOVAS *et al.*, 2013; PORFIRI *et al.*, 2014). Para outros autores, Megaraptora é parte de Allosauoidea (ex.: BENSON *et al.*, 2010; CARRANO *et al.*, 2012). Se melhor corroborado futuramente o posicionamento de Megaraptora dentro de Tyrannosauoidea, então *S. placidus* seria mais um táxon a indicar que parte desse último grupo de fato experimentou uma irradiação fora da Laurásia. No entanto, a espécie nordestina não corresponde a um megarraptorídeo, de forma que ela representa um registro ainda sem correspondência seja na África, na Patagônia ou em qualquer outra região do Gondwana.

Além de *S. placidus*, o outro celurossauo da Formação Romualdo é o *Mirischia asymmetrica*, classificado pela maioria dos autores como Compsognathidae. Essa espécie é a única encontrada fora da Laurásia; na realidade, todos os demais registros provêm do Neojurássico da Europa e Eocretáceo da Europa e China (OSTROM, 1978; CHEN *et al.*, 1998; DAL SASSO; SIGNORE, 1998; CHEN; CURRIE, 2001; NAISH, 2002; NAISH *et al.*, 2004; HWANG *et al.*, 2004; GÖHLICH; CHIAPPE, 2006; JI *et al.*, 2007; CHIAPPE; GÖHLICH, 2010; DAL SASSO; MAGANUCO, 2011). Quanto a inferências paleobiogeográficas de natureza histórica, a única relevante se referia à China como um refúgio biogeográfico durante o Cretáceo, uma vez que a o Grupo Jehol continha inúmeros táxons tipicamente jurássicos em sua assembleia fossilífera (LUO, 1999; ZHOU *et al.*, 2003). No entanto, com as últimas espécies de compsognatídeos descritas, o que se percebe é que somente duas espécies são jurássicas em idade,

*Compsognathus longipes* e *Juravenator starki* (OSTROM, 1978; GÖHLICH; CHIAPPE, 2006; PEYER, 2006; CHIAPPE; GÖHLICH, 2010). As demais são eocretáceas e não somente restritas à Ásia (CHEN *et al.*, 1998; DAL SASSO; SIGNORE, 1998; CHEN; CURRIE, 2001; NAISH, 2002; HWANG *et al.*, 2004; NAISH *et al.*, 2004; JI *et al.*, 2007; DAL SASSO; MAGANUCO, 2011), de forma que a distribuição dos compsognatídeos, em geral, não corrobora a hipótese de a China ter atuado como um refúgio (SALES *et al.*, 2014). Embora a maior abundância de um táxon em uma região em particular não necessariamente se constitua numa prova inequívoca de que esta é o centro de origem do primeiro, ela é no mínimo sugestiva. Assim, considerando que os registros mais antigos de Compsognathidae datam do Neojurássico, sem levar em consideração a linhagem fantasma que deve ter se estendido no mínimo até o Mesojurássico, é possível aventar a possibilidade de o táxon ter sua distribuição geográfica original limitada a Laurásia, com a posterior expansão geográfica para outras áreas. Se a presença de um compsognatídeo no norte da América do Sul, mais especificamente na Bacia do Araripe, é consequência de um processo vicariante ou dispersivo de idade jurássica ou cretácea é algo que ainda está por ser adequadamente testado. No entanto, independentemente do processo, seria esperada também a presença desse táxon pelo menos no norte africano, o qual se configurou na principal rota de conexão biogeográfica entre a América do Sul e a Laurásia durante boa parte do Mesozoico e do Cenozoico (EZCURRA; AGNOLÍN, 2012).

Uma possível explicação para a ausência do grupo na África é a alta energia dos ambientes deposicionais de muitas das formações de idade eocretácea, o que teria desfavorecido a preservação de espécimes mais frágeis (RUSSELL; PAESLER, 2003). De fato, compsognatídeos são conhecidos pelo pequeno porte e forma grácil e a maioria dos achados se deu em *Fossil Lagerstätten*, incluindo a Formação Romualdo (OSTROM, 1978; CHEN *et al.*, 1998; DAL SASSO; SIGNORE, 1998; HWANG *et al.*, 2004; NAISH *et al.*, 2004; GÖHLICH; CHIAPPE, 2006; PEYER, 2006; JI *et al.*, 2007). Assim, o padrão que emerge da distribuição paleobiogeográfica desse táxon pode estar tendenciado tafonomicamente (SALES *et al.*, 2014). Outra possibilidade é a extinção do táxon em uma determinada área antes de ter sido incorporado ao registro fóssil (UPCHURCH *et al.*, 2002). Por fim, o registro amostral de pequenos terópodes cretáceos na África ainda é pequeno e, embora haja alguns espécimes coletados nas últimas décadas, estes ainda não foram formalmente

descritos, talvez porque haja uma priorização nos estudos das espécies maiores em detrimento das menores (SERENO *et al.*, 1998; RUSSELL; PAESLER, 2003; SERENO *et al.*, 2004). Assim, é possível que futuramente espécimes atribuíveis a Compsognathidae sejam encontrados em outras regiões do Gondwana, em particular na África. Do mesmo modo, em coleções de fósseis oriundos da Bacia de São Luis-Grajaú, há coroas dentárias isoladas com atribuição taxonômica ainda para ser estabelecida, o que também abre a possibilidade de reconhecimento de mais táxons na região, inclusive compsognatídeos. Logo, a presença exclusiva desse táxon na Bacia do Araripe e as causas da ausência dele especialmente em áreas geograficamente e/ou temporalmente próximas a esse depósito é algo para se investigar futuramente, principalmente quando mais espécimes forem obtidos e/ou o esforço de coleta nessas regiões tiver sido consideravelmente aumentado.

Apesar de a ausência de um táxon em uma determinada região poder ser explicada de mais de uma forma, inclusive com a possibilidade de descobertas futuras que contradigam a ideia de ausência (UPCHURCH *et al.*, 2002), é pertinente propor hipóteses que tomem essas ausências como legítimas, uma vez que qualquer hipótese científica departe do conhecimento e paradigmas de momento. Nesse sentido, a diferença na composição da diversidade de pequenos terópodes observada entre as duas bacias nordestinas tem sido de certa forma ignorada ou não salientada na maioria dos trabalhos, especialmente por considerarem o norte da América do Sul como uma área única e homogênea, diferente, portanto, do sul da América do Sul, África e outras regiões gondwânicas (MEDEIROS *et al.*, 2007; NOVAS, 2007; MEDEIROS *et al.*, 2014; NOVAS *et al.*, 2013). Outros autores, por sua vez, avaliam a América do Sul como uma só região biogeográfica, distinguindo-a da África, Austrália, Antártica, etc. (SERENO *et al.*, 1996; AGNOLÍN *et al.*, 2010; BARRETT *et al.*, 2011).

A maneira como se delimita uma região biogeográfica para teste de relações entre áreas é muitas vezes arbitrário e, por consequência, repercute nas conclusões obtidas. Durante muitos anos, foi admitida a hipótese de diferenciação faunística entre Laurásia e Gondwana durante o Cretáceo, dada a nítida distinção entre as paleofaunas de cada massa de terra que evocava a divisão paleobiogeográfica da paleobiota dessa maneira: tiranossaurídeos e dinossauros ornitísquios dominavam na Laurásia, enquanto ceratossauros abelissaurídeos e saurópodes titanossauros eram as formas abundantes na Gondwana (Patagônia mais especificamente)



(BONAPARTE, 1979). Em seguida, Sereno *et al.* (1994) defendeu a inexistência de uma distinção tão brusca entre esses dois supercontinentes, com a descoberta no Níger de formas, como o tetanuro *Afrovenator abakensis* Sereno *et al.*, 1994, afins a grupos com distribuição mais ampla, estes presentes também em regiões laurásicas. Pouco depois, Sereno *et al.* (1996) retomou a ideia de uma diferenciação faunística em menor escala, ao reconhecer uma composição faunística no norte africano distinta daquela da América do Sul (Patagônia) e do Hemisfério Norte em geral. Essa diferenciação teria sido estabelecida durante o começo do Neocretáceo, como resultado da fragmentação do Gondwana, a expansão de mares epicontinentais e o fim definitivo de algumas possíveis conexões terrestres ou corredores entre a Laurásia e o Gondwana. Foi ainda sob o paradigma da influência de processos vicariantes que Sereno *et al.* (1998) propuseram um evento cladogenético vicariante para explicar a divergência entre os Baryonychinae e os Spinosaurinae, como citado anteriormente. No entanto, somente um ano depois, Sereno (1999) minimizou a importância da vicariância como fator de diferenciação faunística para a maioria das linhagens de dinossauros, especialmente porque muitas destas devem ter tido sua origem anterior ao evento vicariante específico, embora ele tenha também sugerido uma correspondência entre as relações filogenéticas de Carcharodontosauridae e a história das áreas de ocorrência desse táxon (Figura 30). O fato de muitas linhagens fantasmas se estenderem até o Jurássico, quando a fragmentação do Pangea ainda não havia se iniciado ou estava no seu estágio inicial, possibilitaria aos táxons possuírem uma distribuição quase gondwânica, devido à ausência de grandes barreiras biogeográficas reconhecidas por evidências geológicas.

Em consonância com a proposição anterior, Carrano *et al.* (2012) sugeriram que qualquer análise em biogeografia histórica de um táxon supraespecífico com origens no Jurássico tenha como hipótese nula uma distribuição pangeica, ao contrário do que se faz com táxons vivos para os quais a maioria dos testes tem como ponto de partida a ideia de que processos vicariantes são os principais fatores influentes no padrão de distribuição geográfica atual. Nesse caso, o fator primordial no estabelecimento de eventuais distinções faunísticas entre massas continentais seria a extinção diferencial de linhagens cosmopolitas em cada região em particular, visto que extinções específicas a uma porção continental não necessariamente teria de corresponder em seus efeitos àquela em outra área (SERENO, 1999). Condizente com a hipótese de distribuição global para táxons originados durante o

Jurássico é o registro inequívoco desde então, por exemplo, de Carcharodontosauridae e Spinosauridae na Europa e Ásia durante o Eo e o Neocretáceo. Mais tarde, Barrett *et al.* (2011), baseando-se em recentes (supostos) registros de Tyrannosauoidea e Spinosauridae no Eocretáceo da Austrália e empregando índices de similaridade de Sørensen, defenderam o cosmopolitismo das paleofaunas dinossaurianas durante o mesocretáceo, ainda que tenham reconhecido que a abundância de determinados táxons tenha diferido de um continente para o outro.

Embora talvez o paradigma mais aceito atualmente seja o de táxons com distribuição mais cosmopolitas ao menos durante o Neojurássico e o Eocretáceo, as conclusões de Barrett *et al.* (2011) devem ser tomadas com cautela. A primeira observação a ser feita é a de que em uma análise semelhante, Agnolín *et al.* (2010) encontraram maiores semelhanças entre a Austrália e América do Sul, o que seria indicativo de maiores afinidades gondwânicas para a primeira, ao contrário de Barrett *et al.* (2011) que indicavam uma importante influência asiática na paleofauna australiana. A diferença entre os dois estudos se deve principalmente a diferentes atribuições taxonômicas, o que por sua vez repercutiu nos índices de similaridade obtidos. Novas *et al.* (2013) também consideraram a fauna australiana com maior afinidade para com a Patagônia, ao mesmo tempo em que reidentificaram o possível tiranossauróide mais especificamente como um megarraptorídeo e o espinossaurídeo como um tetanuro indeterminado. Apesar das diferenças taxonômicas entre essas análises, outro possível equívoco no modelo de distribuição geográfica ampla para táxons originados antes da fragmentação da Pangea ou durante os primeiros estágios desta é a suposição de que a ausência de grandes barreiras biogeográficas permitiria a dispersão quase que indiscriminada dos táxons ao longo da superfície terrestre. Esses autores parecem ignorar o papel da competição como fator ecológico que interfere na imigração de determinados táxons para uma área específica. Ademais muitos corredores ecológicos se configuram em verdadeiros filtros de forma que nem todos os componentes bióticos são capazes de atravessá-los. Dentro da paleontologia, talvez o melhor e mais recente exemplo desse último caso seja o Grande Intercâmbio Biótico Americano, durante o qual alguns grupos, como os bovinos, não imigraram efetivamente da América do Norte para a do Sul e vice-versa, neste último caso um bom exemplo seriam as preguiças arborícolas (BROWN; LOMOLINO, 2006). Ademais, existem

propostas de certo provincialismo paleobiogeográfico para tetrápodes durante o Triássico, quando a Pangea alcançou sua máxima extensão territorial, com o clima como possível causa ao menos em alguns casos (EZCURRA, 2010; WHITESIDE *et al.*, 2011).

Finalmente, empregando uma metodologia de biogeografia cladística (*tree reconciliation analysis*), Upchurch *et al.* (2002) conseguiram demonstrar a importância de processos vicariantes na distribuição geográfica e na cladogênese de dinossauros ao menos durante o Meso e Neojurássico e o Eocretáceo, sendo os primeiros a corroborarem essa hipótese estatisticamente. A ressalva a ser feita ao trabalho em questão é quanto ao emprego de determinados cladogramas como base cladística para o teste biogeográfico em si, uma vez que diferentes propostas filogenéticas levariam a resultados possivelmente diferentes. Ademais, o número de táxons conhecidos, bem como a distribuição geográfica e temporal deles, era bem menor do que o disponível para Agnolín *et al.* (2010) e Barrett *et al.* (2011).

Em resumo, todos esses trabalhos, independentemente das conclusões, trataram a América do Sul como uma região biogeográfica homogênea. Assim, quando a paleofauna patagônica cretácea era a única conhecida com mais propriedade, esta representava quase que unicamente o que se concebia como uma fauna gondwânica. Quando novos esforços de coleta permitiram a melhor apreciação dos depósitos marroquinos e nigerinos e do conteúdo fóssil destes, passou-se a considerar uma paleofauna distinta tanto para África como para a América do Sul (SERENO *et al.*, 1994, 1996). Seria esperado que, com a descrição dos fósseis das Bacias do Araripe e de São Luis-Grajaú e suas diferenças em relação à Argentina e semelhanças com a África, o norte da América do Sul fosse analisado como área biogeográfica distinta da Patagônia, mas não foi isso o constatado a partir das metodologias empregadas mais recentemente (UPCHURCH *et al.*, 2002; AGNOLÍN *et al.*, 2010; BARRETT *et al.*, 2011). Provavelmente a consideração holística de todos os táxons encontrados de norte a sul da América do Sul levou ao reconhecimento de uma paleofauna cuja composição se mostra artificial no sentido de não ser adequadamente representativa nem para os depósitos patagônicos e nem para os nordestinos. Talvez esse fator seja um dos principais responsáveis por resultados díspares na interpretação por diversos autores das relações históricas entre as diferentes áreas. Assim, a pergunta seria se de fato há uma única fauna sul-americana ou se há mais de uma dentro desse

continente durante o (meso) Cretáceo. Por fim, esta seção se encerra salientando também a existência de uma diferença faunística em uma menor escala geográfica, referente aos diferentes táxons de Theropoda de pequeno porte das duas bacias nordestinas, o que também leva ao questionamento quanto a uma única paleofauna para a Região Nordeste do Brasil. Essa discussão é fundamental, uma vez que ela é a região da América do Sul que por mais tempo se manteve em contato com a África até a completa separação entre os dois continentes e o estabelecimento do Oceano Atlântico Sul (UPCHURCH *et al.*, 2002; EZCURRA; AGNOLÍN, 2012). Nesse sentido, um detalhe relevante a ser considerado é a não contemporaneidade da paleofauna da Formação Romualdo, provavelmente albiana em idade, e da Formação Alcântara, do Eocenomaniano (NAISH *et al.*, 2004; MARTILL, 2007; MEDEIROS *et al.*, 2014). Desta forma, recomenda-se uma maior apreciação desta problemática a fim de se obter uma compreensão mais pormenorizada das relações biogeográficas entre as diferentes regiões gondwânicas durante o Cretáceo.

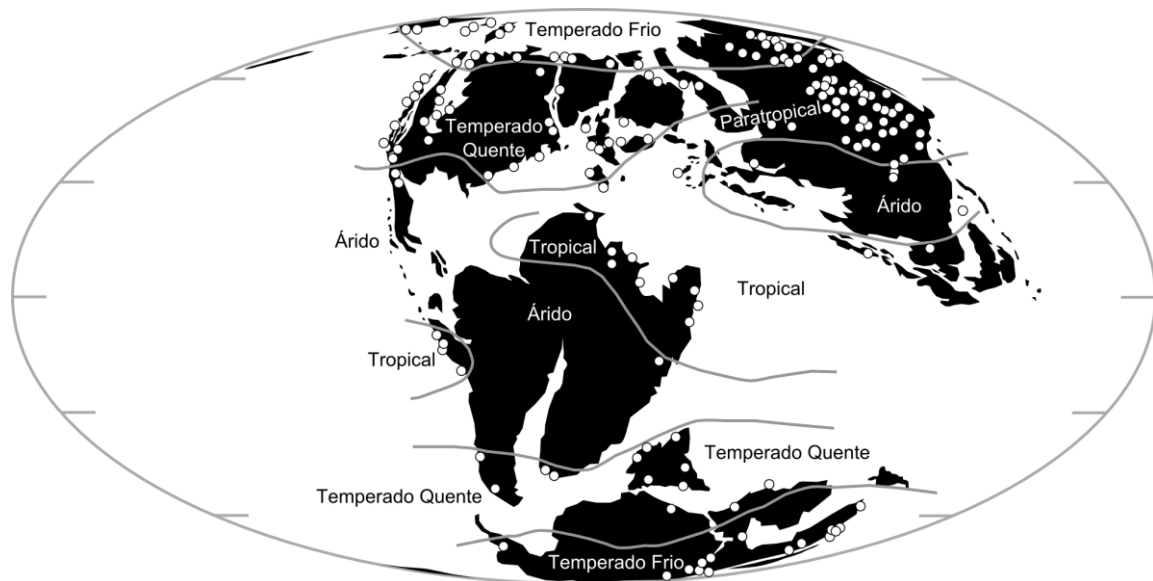
### **3.2 Paleoecologia dos terópodes do mesocretáceo do Nordeste**

Contemplar os fatores bióticos e abióticos e suas interações e consequências durante idades passadas da Terra é um tanto mais viável quando feito de forma comparativa com as condições vigentes atualmente. Durante o mesocretáceo, por exemplo, infere-se que o Sol brilhava com uma intensidade aproximadamente 0,9% inferior à atual. Por outro lado, calcula-se que o movimento de rotação completa da Terra durava aproximadamente trinta minutos menos que hodiernamente. Esses fatores em conjunto devem ter influenciado o padrão de flutuação de temperatura ao longo do dia, uma vez que o fotoperíodo, conseqüentemente, teria sido também distinto do atual, com uma duração inferior (RUSSELL; PAESLER, 2003).

Embora do Jurássico ao Eocretáceo o nível médio do mar já se encontrava acima do atual em um pouco menos de 200 metros, ele parece ter ascendido ainda mais em um processo de transgressão que teria se iniciado no Albiano, com o pico de 270 metros sendo atingido próximo ao limite entre o Cenomaniano e o Turoniano (Figura 28). Esse aumento resultou na expansão de mares epicontinentais sobre áreas costeiras e especialmente planas, levando a destruição de habitats costeiros como pântanos. Ademais, a transgressão marinha, juntamente com a abertura de novos oceanos por processos tectônicos, acabou por interromper conexões

terrestres entre grandes massas continentais quando da inundação das áreas conectoras e de baixa altitude (ROBERTS; KIRSCHBAUM, 1995; SMITH *et al.*, 2001; RUSSELL; PAESLER, 2003; LOEWEN *et al.*, 2013), o que para Sereno *et al.* (1996) pode ter colaborado para um certo provincialismo das faunas gondwânicas.

Quase simultaneamente ao começo do evento de transgressão marinha, se deu uma intensificação do efeito estufa e o aumento da temperatura global. A duração estimada para esses fenômenos é de aproximadamente 40 milhões de anos, começando no limite Barremiano/Aptiano e se encerrando entre o Santoniano e o Campaniano. Independentemente da causa, as implicações desse fenômeno foram claras: as temperaturas das águas superficiais (e profundas) dos oceanos aumentaram consideravelmente, estando muitos graus acima do observado atualmente (HUBER *et al.*, 2002; RUSSELL; PAESLER, 2003). A isso provavelmente está relacionado o perecimento de corais na porção central do Oceano Pacífico. Nas áreas emersas, tal aumento da temperatura climática levou ao prevalecimento de condições tropicais, tão ou mais quentes que as atuais, por sobre aproximadamente dois terços da superfície terrestre, inclusive com a ocorrência de florestas temperadas dentro dos círculos polares (Figura 31). Embora indubitavelmente superiores aos valores de idades anteriores e mais recentes, a temperatura média anual parece ter variado em até 6°C em uma escala de dezenas de milhares de anos durante o efeito estufa intensificado (FALCON-LANG *et al.*, 2001; RUSSELL; PAESLER, 2003).



**Figura 31.** Reconstrução paleogeográfica do mesocretáceo, com diferentes zonas paleoclimáticas especificadas. Depósitos de carvão estão indicados por círculos

brancos. Criado a partir de R. Blakey (<https://www2.nau.edu/rcb7/RCB.html>) e C. Scotese ([www.scotese.com](http://www.scotese.com)).

A concentração de dióxido de carbono e oxigênio na atmosfera também alcançou níveis maiores do que os atuais, apesar de também oscilarem ocasionalmente ao longo desse intervalo de tempo (Figura 28). O aumento da pressão parcial de gás carbônico contribuiu para a elevação da produtividade primária, especialmente a marinha, de forma que foi possível a acumulação de uma enorme quantidade de carbono orgânico em folhelhos negros depositados em larga escala geográfica durante o mesocretáceo. A deposição desses folhelhos indica a predominância de condições sub-óxicas a anóxicas nas águas oceânicas profundas (RUSSELL; PAESLER, 2003).

Com o aumento da temperatura, a evaporação parece ter se intensificado, especialmente nas latitudes mais próximas ao paleoequador, o que é evidenciado com a mudança de palinofloras indicativas de condições mais métricas, dominadas por fetos e formas similares a cicadáceas, para outras xéricas, em que efedráceas, coníferas xeromórficas e angiospermas eram os elementos florísticos mais comuns. Foi nesse contexto ambiental em que as angiospermas teriam se irradiado, inicialmente se proliferando em regiões de baixas latitudes e de condições instáveis ou estressantes e posteriormente migrando para latitudes maiores (RUSSELL; PAESLER, 2003; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007). Assim, os biomas das regiões equatoriais teriam sido mais semelhantes às estepes e savanas do que exatamente às florestas tropicais vistas nessas latitudes atualmente. Períodos de aridez teriam se intercalado a outros relativamente curtos de pluviosidade, os quais teriam sido mais esporádicos do que exatamente sazonais. No entanto, a maior temperatura oceânica aliada a outros fatores teria contribuído para que essas precipitações, na forma de tempestades convectivas, tenham sido mais violentas, enquanto que tornados podem ter sido mais frequentes (ITO *et al.*, 2001; RUSSELL; PAESLER, 2003).

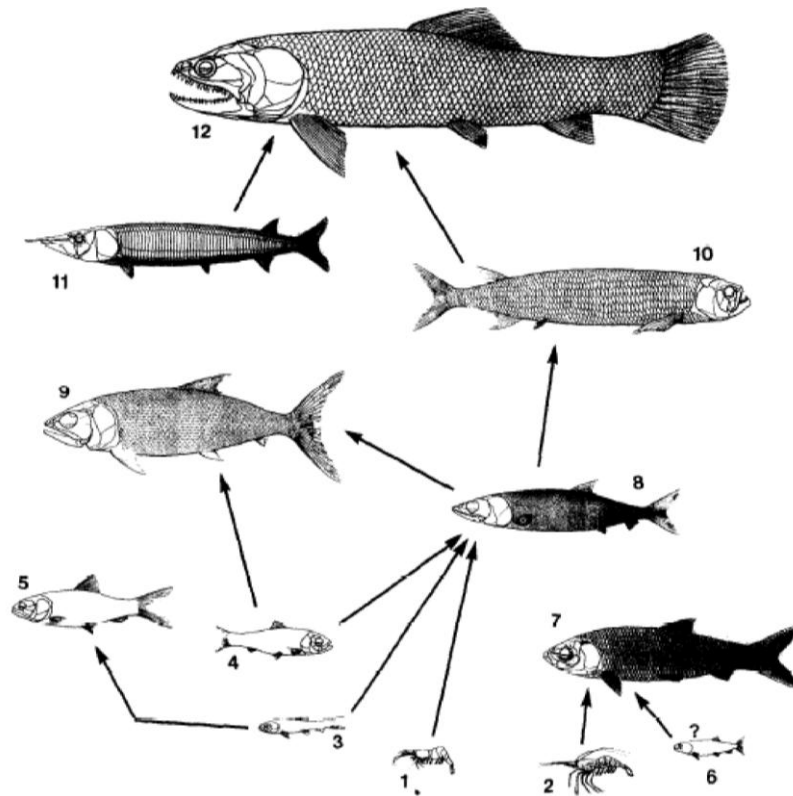
O cenário apresentado acima oferece uma apreciação em uma escala geográfica mais ampla das condições paleoambientais durante o mesocretáceo. Agora é possível inserir nesse contexto uma abordagem paleoecológica mais

extensa e específica com relação aos terópodes do Nordeste do Brasil e aos seus respectivos paleoambientes. As Formações Romualdo e Alcântara tanto possuem semelhanças quanto diferenças, ambas abordadas abaixo.

De uma maneira geral, a sucessão estratigráfica, bem como o seu conteúdo fóssil, observada na Bacia do Araripe demonstra uma tendência contínua ao aumento local da aridez, de forma que o clima durante a deposição da Formação Romualdo, nível no qual foram encontrados os terópodes, provavelmente no Albiano, já apresentava condições semiáridas a áridas, concordante com o observado para outras regiões equatoriais. Em relação, ao outro *Lagerstätte*, a Formação Crato, de idade provavelmente aptiana, a Formação Romualdo indica um aumento progressivo da influência marinha devido a eventos transgressivos, atingindo condições marinhas francas em um nível estratigráfico acima daquele das concreções carbonáticas e com fósseis de equinóides e malacofauna marinha (LIMA, 1979; ASSINE, 1992; VALENÇA *et al.*, 2003; ASSINE, 2007). Infelizmente, nenhum espécime de terópode do Araripe até agora reportado na literatura tem sua procedência estratigráfica e geográfica conhecida, embora haja algumas especulações nesse sentido com base nas características das concreções carbonáticas que os encerravam (KELLNER; CAMPOS, 2000; SUES *et al.*, 2002; NAISH *et al.*, 2004). No entanto, o mais provável é que todos provenham dos níveis portadores de concreções já conhecidos, o que significa que o(s) ambiente(s) deposicional(is) em que foram soterrados correspondia(m) a um ambiente preferencialmente transicional, em vez de plenamente marinho ou continental (BEURLEN, 1971; VALENÇA *et al.*, 2003). O fundo desse ambiente parece ter sido relativamente anóxico ao menos quando da ocorrência de eventos de mortandade em massa, dada a ausência de bioturbação e a excepcional preservação de muitos espécimes, a qual preferencialmente requer condições assim para ocorrer (MARTILL, 1988).

Não é difícil encontrar inferências paleoambientais para a Formação Romualdo, o mesmo sendo válido para a Formação Crato (BEURLEN, 1971; MAISEY, 1991; NAISH *et al.*, 2004; MARTILL *et al.*, 2007). No entanto, a ausência de informações de coleta mais precisas e o baixo número de espécimes de tetrápodes em geral não fazem destes os melhores grupos fósseis para inferências paleossinecológicas mais amplas, de forma que boa parte dessas inferências, ou ao menos daquelas com mais evidências, provém do estudo dos organismos aquáticos,

em especial, dos peixes fósseis (MARTILL, 2001; FARA *et al.*, 2005; MARTILL *et al.*, 2008). Atividades esporádicas de campo nas décadas passadas, bem como coletas sistemáticas nos últimos anos, demonstraram a existência de variação geográfica na composição da ictiofauna da Formação Romualdo, especialmente com relação à abundância relativa dos táxons mais comumente encontrados, como *Vinctifer*, *Tharrias*, *Rhacolepis*, *Cladocyclus*, *Notelops*, *Brannerion* e *Calamopleurus* (MAISEY, 1991; FARA *et al.*, 2005; VILA NOVA *et al.*, 2011). Em meio aos eventos de *turnover* faunístico, os quais podem estar relacionados a mudanças temporais e geográficas de fácies, também se encontram níveis indicativos de mortandade em massa (MARTILL, 1988; FARA *et al.*, 2005; MARTILL *et al.*, 2008). Fósseis de copépodes parasitas da superfamília exclusivamente marinha Dichelestioidea ainda associados às brânquias de espécimes de *Cladocyclus* indicam que este era no mínimo eurihalino, freqüentando tanto ambientes marinhos como outros de salinidades diferentes (CRESSEY, 1973). Graças à abundância e preservação excepcional de muitos espécimes, também foi possível inferir parte das relações tróficas entre os diferentes táxons de peixe da Formação Romualdo baseado no conteúdo estomacal e faríngeo e em coprólitos (Figura 32) (Maisey, 1994).



**Figura 32.** Relações tróficas entre espécies de peixes e invertebrados fósseis da Formação Romualdo. Crustáceos decápodos são indicados pelos números 1 e 2,



enquanto os táxons de peixe figurados são: 3 – gonorrinquitiforme indeterminado; 4 – *Santanichthys*; 5 – *Santanaclupea*; 6 – teleósteo indeterminado; 7 – *Tharrias*; 8- *Rhacolepis*; 9 – *Notelops*; 10 – *Cladocyclus*; 11 – *Vinctifer*; 12 – *Calamopleurus*. Retirado de Maisey (1994).

Entretanto, ainda não é possível inferir que os eventos de *turnover* faunístico e mortandade em massa observados para a paleofauna aquática também se processaram no ambiente terrestre. O desconhecimento da procedência estratigráfica precisa e o baixo número de espécimes dinossaurianos, bem como de outros tetrápodes impossibilita um grau de certeza maior de que todos os terópodes não-avianos foram contemporâneos, enquanto o fato de *Mirischia asymmetrica* possivelmente ter sido encontrado próximo a um município distinto daquele dos outros terópodes permite o questionamento de se essas espécies foram de fato simpátricas (KELLNER; CAMPOS, 2000; SUES *et al.*, 2002; NAISH *et al.*, 2004). Tampouco é possível reconstruir ou ao menos inferir a estrutura trófica do paleoecossistemas das cercanias do ambiente deposicional da Formação Romualdo com o mesmo número de evidências que para o corpo aquático. No entanto, é perfeitamente possível de que os dinossauros araripenses tenham constituído uma comunidade pretérita e a discussão que se segue é considerando esse cenário.

Além da grande diversidade de pterossauros (MAISEY, 1991), a Formação Romualdo também se mostra peculiar por ter até agora revelado espécies de dinossauros pertencentes a Theropoda (NAISH *et al.*, 2004). De quatro a cinco espécies distintas teriam habitado os habitats próximos à paleolaguna e, até onde foi possível conhecer as afinidades filogenéticas de cada uma delas, todas, com exceção do questionável Oviraptorosauria, corresponderiam a clados de terópodes reconhecidamente carnívoros, diferindo assim da condição observada para inúmeros outros depósitos gondwânicos mesocretáceos em que além dos terópodes se encontram fósseis de ornitópodes e/ou saurópodes (LAPPARENT, 1960; SERENO *et al.*, 1994; RUSSELL, 1996; SERENO *et al.*, 1996, 1999; RUSSELL; PAESLER, 2003; SERENO *et al.*, 2004; MEDEIROS *et al.*, 2007; NOVAS, 2007; MEDEIROS *et al.*, 2014). Essa fauna teropodiana facilmente pode ser dividida em, no mínimo, duas guildas, uma composta pelas formas de médio porte e outras pelos táxons de pequeno porte.

A primeira seria composta pelos espinossaurídeos *Irritator* e *Angaturama*, que provavelmente não excederiam 6 metros em comprimento (MACHADO, 2010). Spinosauridae, de uma forma geral, é reconhecido por apresentar características indicativas de piscivoria, tais como: dentes conidontes; crânio lateralmente estreito e alongado anteroposteriormente, lembrando a condição de crocodylomorfos como os gaviais; narinas recuadas posteriormente e mecanorreceptores na extremidade do focinho, que sugerem a introdução da extremidade do rosto na água; composição isotópica do esmalte das coroas dentárias com valores próximos aos de tetrápodes aquáticos (HOLTZ, 1998; DAL SASSO *et al.*, 2005; RAYFIELD *et al.*, 2007; AMIOT *et al.*, 2010; IBRAHIM *et al.*, 2014; HONE; HOLTZ, 2017; VULLO *et al.*, 2016). Além disso, no conteúdo visceral do barioniquíneo *Baryonyx* foi encontrado escamas de peixes parcialmente corroídas pelo ácido gástrico, enquanto que um espécime atribuído a *Spinosaurus aegyptiacus* possuía uma vértebra de condrítie da ordem Pristiformes presa entre dois dentes (CHARIG; MILNER, 1997; DAL SASSO *et al.*, 2005). Desta forma, a presença de espinossaurídeos em um paleoambiente costeiro e com uma ictiofauna abundante é compreensível. No entanto, foi reportada para a Formação Romualdo uma sequência de três vértebras cervicais articuladas de pterossauro com um dente atribuído a espinossauro nela encravado (BUFFETAUT *et al.*, 2004; KELLNER, 2004). Para Buffetaut *et al.* (2004), o mais provável é que o pterossauro tenha sido encontrado já morto pelo seu consumidor, o que implicaria possíveis hábitos carniceiros. Já Kellner (2004) interpretou o espécime como evidência de predação ativa, pelo fato de ele corresponder a vértebras cervicais e pela ausência de outras evidências de necrofagia, interpretação essa favorecida aqui. De qualquer forma, o fóssil em questão indica que, ao menos na região da Bacia do Araripe, os espinossaurídeos também incluíam outros itens alimentares em sua dieta além de peixes. Também é discutível se realmente havia duas espécies de espinossauros ou se *Irritator* e *Angaturama* seriam sinônimos. Do ponto de vista paleoecológico, considerando também a grande diversidade de pterossauros, incluindo formas provavelmente piscívoras, e a ictiofauna abundante, é perfeitamente possível que o paleoecossistema tivesse capacidade de suportar mais de uma espécie de Spinosauridae.

A segunda guilda seria composta pelos terópodes de pequeno porte, coincidentemente todos celurossauros. Considerando as incertezas taxonômicas acerca do suposto Oviraptorosauria, ele não será discutido mais a fundo. Sendo

membro de Tyrannosauroidae, *Santanaraptor* deve ter predado tanto invertebrados como vertebrados terrestres de pequeno porte, assim como outros tiranossauroides de pequeno porte da Laurásia (SERENO *et al.*, 2009). *Mirischia* também foi um possível predador de animais menores, mas Naish *et al.* (2004) sugeriu a possibilidade de este ter sido onívoro como alguns varanídeos atuais. No entanto, o holótipo de *Mirischia* não inclui material craniano ou dentes associados, o que não auxilia nessa questão. Na realidade, fósseis de Compsognathidae contendo conteúdo estomacal indicam que esses animais eram basicamente predadores, cuja dieta incluía desde lagartos a outros dinossauros como pequenos Dromaeosauridae (OSTROM, 1978; JI *et al.*, 2007; XING *et al.*, 2012). Excetuando-se crocodilomorfos e quelônios, outros fósseis de pequenos vertebrados terrestres como anuros, lagartos e aves, além dos invertebrados, são desconhecidos na Formação Romualdo. No entanto, todos esses grupos já foram reportados para a Formação Crato (MAISEY, 1991; MARTILL *et al.*, 2007) e há poucas razões para supor a ausência deles no paleoecossistema terrestre próximo à Paleolaguna Romualdo, do mesmo modo que para as plantas (ver a seguir). Assim, a inferência mais provável seria de hábitos preferencialmente carnívoros para o compsognatídeo brasileiro.

Como demonstrado acima, o conteúdo fóssil da Formação Romualdo (e Crato) parece indicar a existência de recursos alimentares próprios para cada guilda e a dispare diferença entre o tamanho dos membros de cada grupo ecológico não é sugestivo de intensa competição ecológica. No entanto, a ausência de táxons de vertebrados herbívoros, em particular dinossauros, é digno de nota segundo Naish *et al.* (2004), especialmente porque outros depósitos sedimentares brasileiros ao redor da Bacia do Araripe possuem icnofósseis indicativos da presença de ornitópodes e saurópodes (LEONARDI; CARVALHO, 2007). Esses autores elencaram várias possíveis hipóteses não necessariamente mutuamente exclusivas que poderiam explicar o registro fóssil dinossauriano da Formação Romualdo carente de formas herbívoras. A primeira delas seria de que a vegetação esparsa e basicamente xeromórfica não teria sido capaz de sustentar um grande número de indivíduos herbívoros. Isso aliado à possibilidade de forragearem em regiões mais distantes em relação ao ambiente deposicional em muito diminuiria as chances de serem incorporados no registro fóssil. Ausentes ou extremamente raros, os herbívoros então não corresponderiam aos principais componentes da base da teia alimentar terrestre da Formação Romualdo. Nesse cenário, os peixes e talvez os

pterossauros seriam os responsáveis por nutrir na maior parte das vezes os terópodes, através de predação ativa ou necrofagia. Eventos de mortandade em massa proveriam ocasionalmente a teropodofauna de carcaças em número grande o suficiente para mantê-la. Outro fator que favorece a existência de uma grande diversidade de carnívoros é a predação intraguilida. Visto que compsognatídeos certamente incluíam outros terópodes carnívoros em suas dietas, a predação de um terópode por outro na Bacia do Araripe seria perfeitamente plausível. Finalmente, Naish *et al.* (2004), como já mencionado, também sugeriram possíveis hábitos parcialmente herbívoros para *Mirischia*, o que minimizaria em parte a ausência de herbívoros no paleoambiente da Formação Romualdo.

É provável que a produtividade primária das plantas terrestres não tenha conferido uma capacidade de suporte grande o suficiente para sustentar uma fauna abundante de herbívoros especialmente de grande porte. No entanto, vale lembrar que icnofósseis de ornitópodes, incluindo uma forma estimada em 10 metros de comprimento, são encontrados na Formação Botucatu cujo paleoambiente apresentaria condições áridas (FERNANDES; CARVALHO, 2007). Comparar a Formação Romualdo com outros depósitos nordestinos pré-aptianos também não seria o ideal, dada a diferença de idade entre eles (VALENÇA *et al.*, 2003). Estes últimos corresponderiam ao primeiro estágio paleofaunístico cretáceo de Novas (2007), durante o qual ornitópodes eram elementos comuns das paleocomunidades terrestres, enquanto que a formação araripense é inclusa no segundo estágio, em que os herbívoros dominantes eram os saurópodes diplodocimorfos e titanossauros. Entretanto, Butler e Barrett (2008) encontraram os saurópodes como um táxon herbívoro negativamente correlacionado com paleoambientes costeiros. Esse viés possivelmente também foi um fator que dificultou a presença desses animais na região da Paleolaguna Romualdo durante o Albiano.

O compartilhamento de recursos alimentares por mais de um táxon e a ocorrência de predação intraguilida provavelmente se deram no paleoecossistema, mas a real importância desses processos na sustentação da paleofauna de terópodes não-avianos do Araripe é algo incerto. Esse questionamento é ainda mais pertinente porque as duas hipóteses contem em sua essência o pressuposto de que os diferentes táxons possuíam o mesmo habitat, ou talvez, mais especificamente o mesmo micro-habitat.

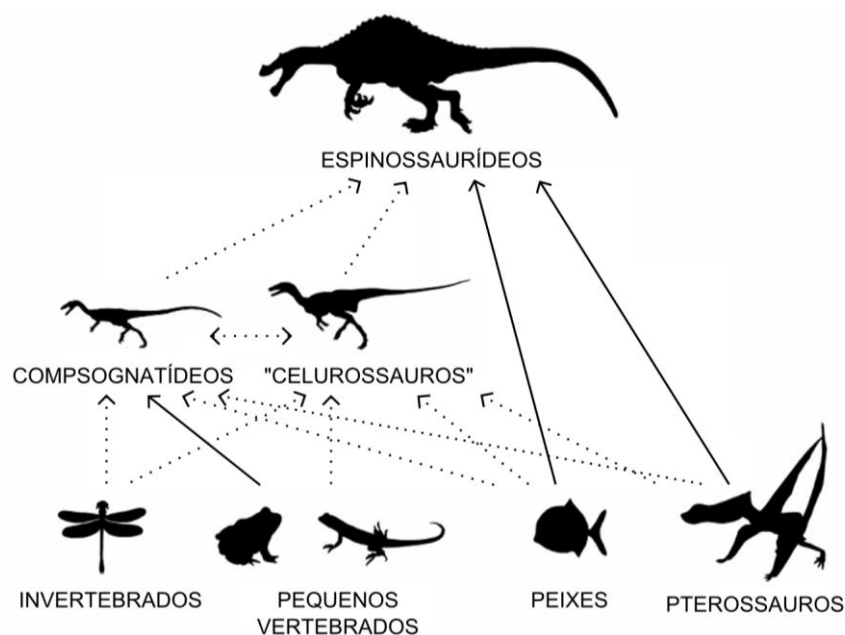
A paleoflora da Formação Romualdo, com relação aos macrofósseis vegetais, é bem menos diversa do que a da Formação Crato, contando basicamente com cinco táxons reportados para ela, entre os quais estão coníferas xeromórficas e angiospermas. Entretanto todos os táxons reportados também foram encontrados na Formação Crato (BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2007; LIMA *et al.*, 2012) e a diferença no conteúdo paleobotânico dos dois níveis estratigráficos se deve mais provavelmente a fatores tafonômicos decorrentes das mudanças por que passou o ambiente deposicional do Aptiano para o Albiano do que a queda drástica real na abundância e diversidade da paleoflora nesse intervalo de tempo (MARY E. C. BERNARDES-DE-OLIVEIRA, comunicação pessoal, 2010). Para a Formação Crato, Bernardes-de-Oliveira *et al.* (2009) propuseram um zoneamento geográfico dos grupos vegetais. Pteridófitas em geral, algumas angiospermas e coníferas adaptadas a solos mais salobros habitariam as águas e as imediações da paleolaguna. Mais distante, em condições mais métricas, estariam os fetos com sementes e várias gimnospermas de porte arbóreo, enquanto que as gimnospermas Welwitschiaceae ocupariam as zonas mais xéricas, situadas a distâncias ainda maiores em relação ao ambiente deposicional. Esse zoneamento deve ter implicado distribuição diferencial de umidade e áreas de sombra ao longo de um transecto no sentido da paleolaguna para as áreas mais secas, à qual a paleofauna deve ter respondido com algumas espécies mais associadas a determinados hábitos vegetais do que a outros, como proposto para os Orthoptera fósseis (TASSI; MARTINS-NETO, 2007). É provável que vários microhabitats, com uma composição faunística particular, tenham estado disponíveis na Formação Crato, o mesmo podendo ser inferido para a Formação Romualdo, uma vez demonstrado que o registro paleobotânico desta unidade se encontra enviesado tafonomicamente (LIMA *et al.*, 2012).

Espinossauros foram encontrados em vários depósitos no Brasil e no exterior cujos paleoambientes eram costeiros (CHURCHER; DE IULIIS, 2001; NAISH *et al.*, 2004; MEDEIROS *et al.*, 2014) e provavelmente a morfologia e fisiologia deles os impeliu a estar majoritariamente associados a corpos e cursos d'água (CHARIG; MILNER, 1997; RAYFIELD *et al.*, 2007; AMIOT *et al.*, 2010; IBRAHIM *et al.*, 2014), embora não o tenham limitado somente a esse habitat e estilo de vida (AMIOT *et al.*, 2010). Apesar de que esses animais já foram considerados por alguns como raros componentes paleofaunísticos (HONE *et al.*, 2010), o fato é que a grande maioria

dos espécimes de terópodes provenientes da Formação Romualdo é atribuída a Spinosauridae e, uma vez que animais maiores tendem a serem menos abundantes do que os menores por fatores ecológicos (CURRIE; EBERTH, 2010; CARBONE *et al.*, 2011), essa constatação é aqui entendida como evidência de que esses predadores realmente estavam mais associados ao ambiente deposicional do que os outros táxons, o que deve ter aumentado o potencial de preservação dos primeiros em relação aos últimos.

Por essa mesma lógica, a guilda de pequenos terópodes teria ocupado regiões então mais distantes em relação ao ambiente deposicional. Concordante com essa hipótese é o fato de todos os três celurossauros encontrados corresponderem a elementos da cintura pélvica (FREY; MARTILL, 1995; KELLNER, 1999; NAISH *et al.*, 2004). Ademais, *Santanaraptor* e *Mirischia* são ainda mais similares por compartilharem também tecidos moles preservados (KELLNER, 1996; MARTILL *et al.*, 2000), indicando histórias tafonômicas de certa forma equivalentes. Naish *et al.* (2004: pág. 4) consideraram Compsognathidae especificamente adaptados a ambientes áridos ou semi-áridos. No entanto, compsognatídeos foram encontrados em paleoambientes que variam de semiáridos a méxicos e condições costeiras a continentais (SALES *et al.*, 2014). Assim é bem possível que *Mirischia* compensasse a condição hídrica estressante do paleoambiente em volta da Paleolaguna Romualdo por meio de respostas comportamentais em vez de uma condição fisiológica adaptativa inerente ao táxon, alternando entre microambientes mais marginais e mais interioranos e, conseqüentemente, microclimas, o mesmo sendo extensível a *Santanaraptor*. Na realidade, no momento é impossível saber qual micro-habitat cada táxon ocupava mais precisamente, além do que já foi especulado acima com base nos tipos de fósseis encontrados para cada grupo. Contudo, é bastante comum, devido à competição e/ou predação, que táxons de predadores, especialmente quando os tamanhos são díspares, se segreguem em áreas particulares dentro dos limites de um bioma maior (FARLOW; PIANKA, 2002) e o mesmo pode ter acontecido durante o Albiano na região da Bacia do Araripe. Desta forma, a real significância da predação intraguilda ou do compartilhamento de um mesmo recurso alimentar abundante como fator chave na manutenção da diversidade de terópodes da Formação Romualdo, ainda que assumindo todas as espécies como simpátricas, é algo desconhecido e talvez até mesmo pouco provável. As relações tróficas ilustradas na Figura 33 são, pois, em sua maioria,

mais especulativas do que realmente embasadas em evidências concretas. Ademais, a hipótese de ocupar habitats mais distantes (para forrageamento ou evitar potenciais predadores) estar relacionado a um menor potencial de preservação no registro fóssil pode ser estendido a pequenos herbívoros eventualmente presentes na região. Como já mencionado, é mais difícil justificar a ausência do que a presença de um táxon no registro fóssil, de modo que qualquer nova descoberta pode contrariar todas as hipóteses propostas e requerer a revisão da Paleossinecologia da Formação Romualdo.



**Figura 33.** Inferências das relações tróficas entre os terópodes e os demais possíveis componentes bióticos do paleoecossistema vigente nas cercanias do ambiente deposicional da Formação Romualdo durante o mesocretáceo. As relações suportadas pelo registro fóssil são indicadas por linhas cheias, enquanto que os pontilhados indicam aquelas especulativas em natureza.

Embora estando dentro de um grande cinturão paleoclimático árido, a sucessão sedimentar da Bacia de São Luis-Grajaú possivelmente indica um aumento gradual na umidade até a Formação Alcântara, ao contrário do constatado para outros depósitos, incluindo a Bacia do Araripe (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; ROSSETTI *et al.*, 2001; RUSSELL; PAESLER, 2003). No entanto, esse fato foi

possivelmente consequência do estabelecimento da porção mais equatorial do Oceano Atlântico Sul durante o Cenomaniano, o que pode ter permitido uma maior ingressão de umidade na porção equatorial da costa da América do Sul (RUSSELL; PAESLER, 2003). O clima parece ter sido quente, com uma curta – mas intensa – estação chuvosa (MEDEIROS *et al.*, 2007, 2014).

O ambiente deposicional da Formação Alcântara parece ter sido majoritariamente costeiro, no qual se deu a preservação de elementos bióticos tanto de origem continental como marinha e estuarina. Além da mistura de componentes oriundos de habitats distintos, o estado de preservação muito discrepante entre os diferentes espécimes fósseis é sugestivo de *time-averaging*, conforme já abordado. Entretanto, há quem especule que a mistura temporal não foi grande o suficiente para criar um retrato de morte muito diferente do de vida. Assim, é possível que os táxons encontrados nos conglomerados da Ilha do Cajual e nos demais afloramentos da Formação Alcântara tenham constituído uma mesma paleocomunidade (Figura 34) (MEDEIROS, 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; MEDEIROS *et al.*, 2007, 2014). O paleoecossistema aquático seria habitado por peixes celacantídeos, condrícties diversos (de peixes-serra a tubarões), dipnóicos, picnodontiformes, entre outros, enquanto que os macroinvertebrados estariam representados basicamente por gastrópodes e bivalves. Os fósseis de tetrápodes incluem quelônios, crocodilomorfos e pterossauros, os quais teriam seus nichos ecológicos desempenhados parcialmente em terra e na água (SANTOS; CARVALHO, 2004; ELIAS *et al.*, 2007; MEDEIROS *et al.*, 2014). A ausência de fósseis de anuros, lagartos e aves talvez se deva à fragilidade dos seus elementos ósseos, os quais talvez não tenham resistido aos processos de grande energia que transportaram os bioclastos até serem depositados junto ao conglomerado. No entanto, a recente descrição da primeira serpente para a Formação Alcântara, com base em algumas pequenas vértebras (HSIOU *et al.*, 2014), indica a possibilidade de descobertas futuras de tetrápodes de porte diminuto e constituição física mais delicada. Também é constatado que, em jazigos fossilíferos onde pterossauros são relativamente comuns, os restos de aves tendem a ser raros e vice-versa (BUTLER *et al.*, 2009). Se esse é realmente o caso, esse viés, seja qual for a natureza dos processos que o originou, pode ter sido mais um fator que influenciou a preservação de restos avianos na Formação Alcântara e também na Bacia do Araripe. Curiosamente, os pterossauros da Bacia de São Luis-Grajaú só foram até agora



reportados com base em dentes isolados atribuídos a Ornithocheiroidea de uma forma geral (ELIAS *et al.*, 2007). Elementos pós-cranianos mais frágeis talvez não tenham sido preservados da mesma forma que o discutido acima. Assim, a composição da fauna pterossauriana maranhense deve estar um tanto quanto enviesada tafonomicamente e sua real diversidade deve ter incluído também formas não dentadas, as quais têm sido obtidas em muitos outros depósitos gondwânicos mesocretáceos (ex.: WELLNHOFER; KELLNER, 1991; KELLNER; CAMPOS, 2002; IBRAHIM *et al.*, 2010).



**Figura 34.** Reconstrução paleoambiental da paleocomunidade preservada no registro fóssil da Laje do Coringa, Formação Alcântara. Retirado de Medeiros *et al.* (2014).

A ictiofauna da Formação Alcântara se mostra semelhante à africana de idade mesocretácea (DUTRA; MALABARBA, 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001;

MEDEIROS *et al.*, 2014). Medeiros *et al.* (2014) notaram especial semelhança com aquela das camadas Kem Kem no Marrocos. No entanto, essa suposta maior semelhança com os depósitos marroquinos em relação às demais localidades saarianas, além da proximidade geográfica e cronológica, pode ser consequência do maior esforço de coleta empreendido nos primeiros ao longo das duas últimas décadas. A similaridade com a paleofauna africana também é extensível aos dinossauros. A presença de saurópodes diplodocimorfos e titanossauros (MEDEIROS, 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001, 2002; MEDEIROS *et al.*, 2007, 2014), por si só, já torna a diversidade observada na Laje do Coringa mais comparável à da África do que exatamente à Formação Romualdo, além de enquadrá-la seguramente no segundo estágio faunístico cretáceo de Novas (2007). A possível presença de ornitópodes é indicada por pegadas encontradas em alguns afloramentos da Formação Alcântara (CARVALHO, 2001). Esses táxons herbívoros devem ter forrageado ao menos parcialmente nas florestas de coníferas que possivelmente cobriam os arredores do ambiente deposicional (Figura 34) (SANTOS; CARVALHO, 2004; MEDEIROS *et al.*, 2014).

Os grupos de dinossauros carnívoros identificados até agora, conforme já sumarizado, incluem Spinosauridae, Carcharodontosauridae, Noosauridae, Dromaeosauridae e formas afins a *Bahariasaurus*, *Sigilmassasaurus* e “*Elaphrosaurus iguidensis*”. Esses táxons têm suas presenças no Cenomaniano da costa equatorial da América do Sul demonstrada por elementos cranianos e pós-cranianos, mas principalmente por coroas dentárias isoladas (MEDEIROS, 2001; MEDEIROS; SCHULTZ, 2001, 2002; ELIAS *et al.*, 2007; MEDEIROS *et al.*, 2007; LINDOSO *et al.*, 2012; MEDEIROS *et al.*, 2014). Curiosamente, os elementos cranianos conhecidos até agora são referidos aos espinossauros (KELLNER *et al.*, 2011), justamente o táxon dentre todos que provavelmente apresentava maior associação com o ambiente deposicional aquático. Quanto aos dentes, o maior número de espécimes é atribuído tanto a espinosaurídeos como a carcarodontossaurídeos. Esse fato provavelmente é consequência da maior facilidade da coleta em campo dos dentes dos táxons maiores do que dos menores, uma vez que são mais fáceis de serem visualizados quando soltos naturalmente da matriz rochosa. Concordante com esse raciocínio é o aumento na diversidade de táxons de pequeno porte reportada para a Laje do Coringa na última década (ELIAS *et al.*, 2007; MEDEIROS *et al.*, 2007; LINDOSO *et al.*, 2012). Na realidade, em uma

visita recente a coleção paleontológica da Universidade Federal do Maranhão e do Centro de Pesquisa de História e Arqueologia do Maranhão foi possível constatar o elevado número de dentes de terópodes indeterminados, a grande maioria dos quais compreendendo coroas de pequeno tamanho, não ultrapassando 3 cm de altura.

Os restos de espinossauros até agora reportados permitiram o reconhecimento de uma espécie até agora endêmica, *Oxalaia quilombensis* (KELLNER *et al.*, 2011). Nesse momento, já são evidentes algumas diferenças com relação à paleofauna da Formação Romualdo: apesar de aparecer em uma politomia com *Spinosaurus* e *Irritator* (NOVAS *et al.*, 2013), o táxon maranhense é morfologicamente muito mais semelhante aos materiais africanos do que aos cearenses. *Oxalaia* tem o seu comprimento estimado em 14 metros, o que faz dele o maior terópode já encontrado no Brasil (KELLNER *et al.*, 2013) e, conseqüentemente, o maior predador terrestre de todo o Fanerozóico brasileiro. Espinossauros grandes são comuns também para os depósitos africanos (STROMER, 1915; CHARIG; MILNER, 1997; SERENO *et al.*, 1998; TAQUET; RUSSELL, 1998; DAL SASSO *et al.*, 2005; THERRIEN; HENDERSON, 2007; IBRAHIM *et al.*, 2014). Predadores, em geral, têm o tamanho corpóreo afetado por fatores ecológicos como disponibilidade de recursos, tamanho da presa preferencial e extensão da área de vida. Animais que forrageiam em itens aquáticos podem não ter o tamanho tão correlacionado ao da área de ocorrência (BURNESSE *et al.*, 2001; FARLOW; PIANKA, 2002). *Oxalaia*, assim como *Spinosaurus*, deve ter excedido em massa tanto *Irritator* como *Angaturama* em quase uma ordem de grandeza, com o primeiro alcançando de 5 a 7 toneladas e os últimos, próximo de meia tonelada (DAL SASSO *et al.*, 2005; THERRIEN; HENDERSON, 2007; MACHADO, 2010; KELLNER *et al.*, 2011; IBRAHIM *et al.*, 2014). Essa diferença talvez seja um indício a mais de características ecológicas distintas entre os paleoambientes das Formações Romualdo e Alcântara. Outro exemplo semelhante é a diferença de tamanho entre os celacantídeos *Mawsonia* de ambos os depósitos: os fósseis maranhenses mais uma vez indicam que alguns espécimes podiam atingir mais de três metros de comprimento, enquanto que as formas araripenses estavam bem abaixo dessa marca (MEDEIROS *et al.*, 2014).

No entanto, também há semelhanças entre as duas formações com relação à diversidade de espinossauros, ou melhor, às incertezas acerca dela: devido à identificação de dois morfótipos dentários, especula-se a presença de mais de um

táxon espinosaurídeo na Formação Alcântara (MEDEIROS, 2006; KELLNER *et al.*, 2011; MEDEIROS *et al.*, 2014). É oportuno lembrar que essa hipótese foi proposta sem levar em consideração a possibilidade de heterodontia para esses animais, o que deve, pois, ser mais bem investigado futuramente.

A presença de carcarodontossaurídeos é mais uma dissimilaridade em relação ao outro depósito nordestino aqui abordado e provavelmente está relacionada à ocorrência de táxons herbívoros de grande porte. Carcharodontosauridae e Spinosauridae representariam então as duas linhagens de Tetanurae a ocupar o nicho de predadores de topo do paleoecossistema em questão, embora possa ter ocorrido algum tipo de repartição de nicho como proposto para outras paleofaunas (FARLOW; HOLTZ, 2002; FARLOW; PIANKA, 2002; NOVAS, 2007; NOVAS *et al.*, 2013; BENYOUCEF *et al.*, 2015). A diversidade de grandes predadores do mesocretáceo é ainda maior se não ignorada a presença de formas afins a *Bahariasaurus*, um possível ceratossauro. Essas mesmas discussões são feitas sobre a paleofauna teropodiana da África saariana, a qual possui muito mais espécimes encontrados do que as formas herbívoras (RUSSELL, 1996; SERENO *et al.*, 1996; BENTON *et al.*, 2000; LÄNG *et al.*, 2013; BENYOUCEF *et al.*, 2015). Essa característica levou alguns autores a propor um cenário paleoecológico em que os grandes predadores eram sustentados por recursos alimentares aquáticos (RUSSELL, 1996; LÄNG *et al.*, 2013; BENYOUCEF *et al.*, 2015), inferência semelhante à proposta para o Araripe. A possibilidade de *Spinosaurus* ter sido um táxon majoritariamente aquático pode ter minimizado a competição existente entre os grandes terópodes carnívoros terrestres (FANTI *et al.*, 2014), o que talvez possa ser estendido também à Laje do Coringa. Coprólitos indicam que peixes faziam parte da dieta de alguns répteis, mas se esses foram excretados por espinosaurídeos ou algum crocodilomorfo piscívoro é algo ainda indeterminado (SOUTO; MEDEIROS, 2012).

Quanto aos terópodes de pequeno porte, estes compreendem os Dromaeosauridae (possivelmente Velociraptorinae), Noosauridae e uma forma afim a "*E. iguidensis*". As incertezas taxonômicas acerca deste último impede uma melhor consideração do mesmo em análises paleoecológicas, ao contrário dos dois primeiros grupos. Dromeossauros são incontestavelmente carnívoros e provavelmente predavam ativamente, embora hábitos necrofágicos não possam ser excluídos. Além da morfologia dentária, tipicamente zifodonte, e das ungueais dos

membros dianteiros e posteriores, a descoberta de dentes (ou marca destes) associados a restos de dinossauros e pterossauros são evidências a mais acerca dos hábitos predatórios dos dromeossauros (OSTROM, 1969; CURRIE; JACOBSEN, 1995; FARLOW; HOLTZ, 2002; NORRELL; MAKOVICKY, 2004; HONE *et al.*, 2010b, 2012). Nesse sentido, o fóssil mais relevante deve se tratar de um ceratopsídeo e velociraptoríneo preservados no registro fóssil ainda em posição de luta (CARPENTER, 1998; FARLOW; HOLTZ, 2002; HONE *et al.*, 2010b). Infere-se que o grupo teria constituído bandos e que boa parte das investidas a presas maiores se daria com vários indivíduos simultaneamente, embora haja contestações a essa hipótese (OSTROM, 1969; MAXWELL; OSTROM, 1995; ROACH; BRINKMAN, 2007; LI *et al.*, 2008). No entanto, quando juvenis ou adultos de pequeno porte, eles também devem ter sido presas em potencial de predadores maiores, conforme mencionado acima sobre o conteúdo estomacal de um compsognatídeo chinês que incluía um diminuto dromeossaurídeo (JI *et al.*, 2007; XING *et al.*, 2012).

Já o papel ecológico desempenhado por noassaurídeos é mais incerto, uma vez que sua anatomia é bem menos conhecida do que a de dromeossaurídeos. Nesse sentido, com relação à morfologia craniana e características dentárias, a espécie africana *Masiakasaurus knopfleri*, com a qual os dentes maranhenses são comparados, é a mais informativa (SAMPSON *et al.*, 2001; CARRANO *et al.*, 2002; LINDOSO *et al.*, 2012). A dentição de *Masiakasaurus* é considerada a de maior grau de heterodontia de todos os terópodes e comparada a de mamíferos de hábitos alimentares insetívoros (Figura 26). Se *M. knopfleri* era de fato insetívoro é algo ainda incerto, mas muito provavelmente seus dentes mais rostrais em posição procumbente e com carenas desviadas do plano mesio-distal, sendo sucedidos por dentes mais tipicamente teropodianos, indicam que o táxon deveria ter uma dieta significativamente diferente daquela dos demais terópodes de dentição tipicamente zifodonte (SAMPSON *et al.*, 2001).

Também é possível alocar os terópodes da Formação Alcântara em dois grupos, um composto por grandes predadores e outro pelos pequenos, como sugerido para a Formação Romualdo. Entretanto, enquanto a guilda dos carnívoros terrestres de grande porte dos dois depósitos compartilham ao menos um táxon em comum, Spinosauridae, as de pequeno porte diferem completamente em composição. Se isso reflete condições paleoecológicas distintas ou se deve a

questões biogeográficas particulares ou simplesmente idades diferentes é algo por ser estabelecido. No entanto, em ambos os casos, estes devem ter sido os terópodes presentes em maior número de indivíduos e a discussão acerca da ocupação de nichos espaciais ou mais especificamente micro-habitats específicos pode ser também dirigida para a paleofauna maranhense. No entanto, o conhecimento acerca de detalhes paleoecológicos da Formação Alcântara é ainda menos extenso que o da Formação Romualdo. Desta forma, as lacunas existentes na compreensão da dinâmica ecológica de cada paleoecossistema em particular salientam a necessidade de contínuas coletas de novos espécimes, bem como a reapreciação de todos esses questionamentos levantados acima em vez da simples replicação de hipóteses rasas quanto ao poder explanatório delas e aventadas a partir de uma base ainda menor de informações.

#### 4. ANÁLISE INTEGRADORA DOS ARTIGOS DA TESE

Abaixo, são apresentados os temas e conteúdos de cada um dos três artigos que compõem a presente tese, os quais foram elaborados entre março de 2013 e março de 2017. Eles correspondem aos objetivos do projeto inicial de doutorado que puderam ser alcançados durante a vigência deste último com a colaboração de outros pesquisadores. O mais antigo dos artigos se encontra publicado, enquanto o segundo e o terceiro estão em estágio de revisão por pares e aceito, respectivamente. Outras pesquisas relativas aos dinossauros não-avianos do Brasil realizadas no mesmo período, porém não contempladas pelo escopo da presente tese, são comentados na seção “Parte III”.

**Artigo I:** SALES, M.A.F. et al. The “ $\chi$ ” of the Matter: Testing the Relationship between Paleoenvironments and Three Theropod Clades. **PLoS ONE**, v. 11, e0147031, 2016. doi:10.1371/journal.pone.0147031

Neste trabalho, pela primeira vez avaliou-se estatisticamente, mediante o teste do quiquadrado e teste exato de Fischer, a existência ou não de associações entre os clados de terópodes Abelisauridae, Carcharodontosauridae e Spinosauridae e os paleoambientes costeiros e terrestres. Essa análise contou com a compilação de ocorrências globais dos três táxons, as quais foram posteriormente classificadas de acordo com o tipo de registro (se mais fragmentário ou não), o que adicionou uma perspectiva mais tafonômica ao trabalho, e o grau de incerteza quanto à validade do registro.

De uma forma geral, os principais resultados obtidos foram: 1) o táxon com a maior quantidade de evidência estatística indicando-o como positivamente associado a paleoambientes costeiros é Spinosauridae; 2) os outros dois táxons, *i.e.*, Abelisauridae e Carcharodontosauridae, possuem mais evidência estatística indicando-os como positivamente associados a paleoambientes terrestres; 3) espinossaurídeos podem ter ocupado áreas terrestres de uma forma similar, pelo menos, aos carcarodontossaurídeos; 4) abelissaurídeos talvez tenham sido mais comuns do que os outros dois táxons de terópodes em habitats interiores.

Esses resultados corroboram observações e inferências prévias quanto à associação de espinosaurídeos com regiões e paleoecossistemas costeiros, o que é compatível com os hábitos piscívoros e/ou semiaquáticos propostos para esses terópodes. Eles também explicam ao menos parcialmente o padrão verificado no registro fóssil de terópodes não-avianos do mesocretáceo do Nordeste do Brasil: estando mais associados com paleoambientes costeiros, espinossauros são aqueles com o registro fóssil mais abundante e completo (ou menos incompleto) nas formações Romualdo (Albiano, Bacia do Araripe) e Alcântara (Cenomaniano, Bacia de São Luís-Grajaú), as quais foram depositadas em ambientes transicionais.

Por outro lado, espinosaurídeos jamais estiveram unicamente associados a paleoambientes costeiros, havendo um relevante número de ocorrências em contextos terrestres. Na realidade, a ocupação de áreas interiores por esses animais com um padrão possivelmente comparável ao de carcarodontossaurídeos sugere que o clado Spinosauridae foi ecologicamente mais plástico do que se costuma pensar quanto ao seu nicho espacial.

**Artigo II:** SALES, M. A. F.; OLIVEIRA, I. A. P.; SCHULTZ, C. L. The oldest abelisaurid record from Brazil and the palaeobiogeographic significance of mid-Cretaceous dinosaur assemblages from northern South America. **Palaeoclimatology, Palaeoclimatology, Palaeoecology** (submetido).

Nesta contribuição, duas coroas dentárias (MN 4547-V) da Formação Alcântara (Cenomaniano, Bacia de São Luís-Grajaú) redescritas e identificadas como Abelisauridae, constituindo-se no primeiro registro inequívoco deste táxon no depósito sedimentar em questão. Abelissaurídeos são elementos faunísticos bastante comuns nos depósitos sedimentares da Gondwana datados tanto do Eocretáceo como do Neocretáceo, de forma que o presente registro não é surpreendente. Na realidade, abelissaurídeos foram previamente amostrados na Formação Alcântara possivelmente por motivos como: 1) esforço amostral enviesado a favor da coleta de espécimes maiores e mais conspícuos, como as coroas dentárias dos carcarodontossaurídeos e espinosaurídeos; 2) coroas dentárias de abelissaurídeos menos diagnósticas do que as de carcarodontossaurídeos e espinosaurídeos; 3) menor abundância de somatofósseis de abelissaurídeos



devido à associação positiva deste táxon como paleoambientes terrestres em vez de com os costeiros, como no caso do ambiente deposicional da Formação Alcântara.

Embora aparentemente trivial em uma primeira análise em nível global, o registro de Abelisauridae na Formação Alcântara representa mais uma diferença em relação à Formação Romualdo (Albiano, Bacia do Araripe) em termos de composição faunística. A análise de similaridade de faunas dinossaurianas mesocretáceas em nível global, realizada empregando-se o índice de similaridade de Jaccard, recuperou dois grandes clusters, os quais em geral ilustram as dissimilaridades entre as faunas gondwânicas e laurásicas. No entanto, os resultados suportam a paleofauna dinossauriana da Formação Romualdo como a mais dissimilar àquela da Formação Alcântara, a despeito da proximidade geográfica entre elas, enquanto que a última seria mais similar à fauna de localidades africanas. Essa dissimilaridade parece ser decorrente da ausência de táxons dinossaurianos tipicamente herbívoros e de diferenças entre a diversidade de terópodes de pequeno porte registrados em cada depósito, o que por sua vez pode estar vinculado tanto a fatores paleoecológicos específicos de cada paleoambiente como às diferentes idades em que cada jazigo se formou.

Assim, compreender as causas e implicações dos resultados mencionados ainda requer abordagens complementares, embora este estudo claramente indique que a fauna dinossauriana da América do Sul não pode ser entendida como uma unidade amostral, havendo diferenças na diversidade tanto entre jazigos fossilíferos do norte e do sul do continente como também dentro de uma mesma região (*i.e.*, Nordeste do Brasil).

**Artigo III:** SALES, M. A. F.; SCHULTZ, C. L. Spinosaur taxonomy and evolution of craniodental features: Evidence from Brazil. **PLoS ONE** (aceito).

Este estudo compreendeu a redescrição de alguns atributos morfológicos e anatômicos dos espinossaurídeos brasileiros, acompanhada de uma análise cladística com todos os elementos cranianos desse táxon encontrados no Brasil. Com base no padrão de dentição maxilar de outros crânios de espinossaurídeos, foi feita a identificação das coroas dentárias do holótipo de *Irritator challengerii* da Formação Romualdo (Albiano, Bacia do Araripe) com relação à posição delas ao

longo da arcada dentária. Com isso, foi possível constatar que as narinas externas desse táxon estavam posicionadas de forma similar àquelas de *Baryonyx walkeri* e *Suchomimus tenerensis*, isto é, ainda na altura da primeira metade da dentição maxilar, ao passo que espécimes atribuídos a *Spinosaurus aegyptiacus* apresentam as narinas externas deslocadas para a metade posterior da dentição maxilar.

Ademais, a reidentificação dos dentes do holótipo de *I. challengerii* permitiram verificar que este espécime apresenta a coroa Lm3 preservado, assim como o holótipo de *Angaturama limai*, outra espécie descrita para a Formação Romualdo. Esse fato, aliado à provável diferença de tamanho entre os crânios quando completos, refuta a hipótese de que os holótipos corresponderiam a porções complementares de um mesmo espécime, embora não elucide o enigma taxonômico de as espécies serem sinônimas. A reinterpretção de algumas características de *Oxalaia quilombensis*, por sua vez, implicou a retirada de alguns atributos da diagnose da espécie, embora esta continue sendo distinta dos demais espinossaurídeos.

Já as análises cladísticas resultaram em cladogramas segundo os quais os táxons *B. walkeri*, *S. tenerensis* e *Cristatusaurus lapparenti* não constituiriam exatamente um agrupamento monofilético. Neste sentido, Baryonychinae, a subfamília de Spinosauridae formada por esses táxons, não corresponderia a um clado, mas um grupo não natural de sucessivos grupos externos de Spinosaurinae. Esta última subfamília, por sua vez, foi recuperada como monofilética, sendo formada pelos espinossaurídeos brasileiros e o espécime marroquino MSNM V4047. No entanto, *A. limai* e *O. quilombensis* se constituem em grupos externos sucessivos de MSNM V4047, de forma que a última espécie brasileira é morfológica e anatomicamente mais semelhante e filogeneticamente mais relacionada a MSNM V4047.

De uma maneira geral, as diferenças anatômicas e morfológicas entre os espinossaurídeos parecem estar associadas a diferentes tendências a hábitos piscívoros e/ou semiaquáticos. Nesse sentido, espinossaurídeos com as narinas externas proporcionalmente maiores e posicionadas mais anteriormente, como *I. challengerii* e *B. walkeri*, se valeriam mais do olfato durante o forrageamento, enquanto este sentido teria uma participação relativa menos importante no forrageamento de táxons como aquele ao qual pertencia MSNM V4047. Outros

aspectos da taxonomia, biologia e evolução de Spinosauridae dependem da descoberta e descrição de materiais adicionais para serem elucidados.

#### 4.1 Conclusão

A fauna de dinossauros não-avianos das bacias do Araripe e de São Luís-Grajaú é de extrema importância para a compreensão da diversidade faunística terrestre do continente sulamericano durante o mesocretáceo. Na realidade, esses dois depósitos respondem por quase a totalidade dos registros dinossaurianos do Cretáceo do norte da América do Sul. Logo, eles vão sempre desempenhar um papel fundamental nas discussões sobre paleoecologia e paleobiogeografia dos paleoecossistemas equatoriais da Gondwana.

Tendo como base o arcabouço teórico apresentado contemplado no estado da arte, os artigos produzidos ao longo do doutorado contribuíram para o enriquecimento deste conhecimento em diversas áreas, tais como taxonomia, evolução, paleobiogeografia e paleoecologia. No campo da taxonomia, mais especificamente, a presente tese aportou o primeiro registro de Abelisauridae para a Formação Alcântara, além da modificação da diagnose das espécies de espinossaurídeos do Brasil, incluindo a refutação da hipótese de que os holótipos de *I. challengerii* e *A. limai* corresponderiam a partes distintas e complementares de um mesmo espécime. A reinterpretação de algumas características dos crânios brasileiros de espinossaurídeos culminou na obtenção de hipóteses filogenéticas que oferecem um novo arcabouço cladístico para a compreensão da evolução deste táxon. Com relação às contribuições paleoecológicas, obteve-se pela primeira vez suporte estatístico para inferências sobre associações entre espinossaurídeos e paleoambientes costeiros, embora hábitos mais generalistas quanto ao nicho espacial não tenham sido descartados. Também foi reconhecida a distinção faunística entre as formações Romualdo e Alcântara, indicando que faunisticamente o norte da América do Sul pode ter sido mais heterogêneo do que se pensava, tanto geográfica como temporalmente.

Os resultados obtidos se constituem, pois, em substratos para pesquisas futuras a fim de elucidar os demais aspectos obscuros relativos aos dinossauros

terópodes não-avianos do mesocretáceo do Nordeste do Brasil. Certamente, este é um campo científico que continua convidativo e receptivo a contribuições futuras.

## 5. REFERÊNCIAS

AGNOLIN, F. L.; MARTINELLI, A. G. Did oviraptorosaurs (Dinosauria; Theropoda) inhabit Argentina? **Cretaceous Research**, v. 28, p. 785-790, 2007.

\_\_\_\_\_; NOVAS, F. E. Unenlagiid theropods: are they members of Dromaeosauridae (Theropoda, Maniraptora). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, p. 117-162, 2011.

\_\_\_\_\_ et al. A reappraisal of the Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for their Gondwanan affinities. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 8, p. 257-300, 2010.

ALLAIN, R. et al. The first definitive Asian spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the early cretaceous of Laos. **Naturwissenschaften**, v. 99, p. 369-377, 2012.

AMIOT, R., 2010. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. **Geology**, v. 38, p. 139-142, 2010.

ANAISSE JÚNIOR, J.; TRUCKENBRODT, W.; ROSSETTI, D. F. Fácies de um sistema estuarino-lagunar no Grupo Itapecuru, área de Açailândia/MA, Bacia do Grajaú. In: ROSSETTI D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.) **O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi, 2001. p. 119-150.

ANTUNES, M. T.; BALBINO, A. C.; FREITAS, I. Early (18th century) Discovery of Cretaceous fishes from Chapada do Araripe, Ceará, Brazil – Specimens kept at the ‘Academia das Ciências de Lisboa’ Museum. **Comptes Rendus Palevol**, v. 4, p. 375-384, 2005.

APESTEGUÍA, S. et al. An Unusual New Theropod with a Didactyl Manus from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. **PLoS ONE**, v. 11, e0157793, 2016. doi: 10.1371/journal.pone.0157793

ARAI, M. A. Palinologia de depósitos cretáceos no Norte e Meio-Norte do Brasil: histórico e estado-de-arte. In: ROSSETTI D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.) **O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi, 2001. p. 175-190.

\_\_\_\_\_. Revisão estratigráfica do Cretáceo Inferior das bacias interiores do Nordeste do Brasil. **Geociências**, v. 25, p. 7-15, 2006.

ARAÚJO, K .C. O. et al. Lenhos de coníferas do mesocretáceo do norte do Maranhão, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 14, p. 29-38, 2011.

ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, v. 22, p. 289-300, 1992.

ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15, p. 371-389, 2007.

AZEVEDO, R. P. F. et al. First Brazilian carcharodontosaurid and other new theropod dinosaur fossils from the CampanianMaastrichtian Presidente Prudente Formation, São Paulo State, southeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 40, p. 131-142, 2013.

BÁEZ, A. M.; MOURA, G. J. B.; GÓMEZ, R. O. Anurans from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil: implications for the early divergence of neobatrachians. **Cretaceous Research**, v. 30, p. 829-846, 2009.

BARRETT, P. M. et al. First spinosaurid dinosaur from Australia and the cosmopolitanism of Cretaceous dinosaur faunas. **Biology Letters**, v. 7, p. 933-936, 2011.

BARON, M. G.; NORMAN, D. B.; BARRETT, P. M. A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. **Nature**, v. 543, p. 501-506, 2017.

BERGQVIST, L. P. et al. Paleobiota da Formação Açu, Bacia Potiguar: da obscuridade à notoriedade. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 10, 2016. Rio de Janeiro, **Boletim de Resumos**. Rio de Janeiro: UFRJ, 2016. p. 39.

BENSON, R. B. J. et al. A southern tyrant reptile. **Science**, v. 327, p. 1613, 2010a.

\_\_\_\_\_ et al. A new clade of archaic large-bodied predatory dinosaurs (Theropoda: Allosauroidea) that survived to the latest Mesozoic. **Naturwissenschaften**, v. 97, p. 71-78, 2010b.

BENTON, M. J. et al. Dinosaurs and other fossil vertebrates from fluvial deposits in the Lower Cretaceous of southern Tunisia. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 157, p. 227–246, 2000.

BENYOUCEF, M. et al. Overabundance of piscivorous dinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) in the mid-Cretaceous of North Africa: The Algerian dilemma. **Cretaceous Research**, v. 55, p. 44-55, 2015.

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. et al. As Floras Mesofíticas Brasileiras no Cenário Paleoflorístico Mundial. In: CARVALHO, I. S. et al. (Orgs.) **Paleontologia: Cenários de Vida**, v. 1. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2007. p. 195-233.

BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. et al. Os registros fossilíferos da flora que medrou na Região do Araripe, NE do Brasil, há cerca de 115 milhões de anos. In: REUNIÃO ANUAL REGIONAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA - NÚCLEO NORDESTE (PALEO 2009), 10, 2009, Crato. **Resumos**, v. 10. 2009. p. 2.

BEURLEN, K. As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada do Araripe (Nordeste do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 43, p. 411-415, 1971.

BITTENCOURT, J. S.; KELLNER, A. W. A. On a sequence of sacrocaudal theropod dinosaur vertebrae from the Lower Cretaceous Santana Formation, Northeastern Brazil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 62, p. 309-320, 2004.

\_\_\_\_\_; LANGER, M. C. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic implications. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, p. 23-60, 2011.

BONAPARTE, J. F. Faunas y paleobiogeografía de los tetrapodos mesozoicos de America del Sur. **Ameghiniana**, v.3-4, p. 217-238, 1979.

\_\_\_\_\_. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. **National Geographic Research**, v. 1, p.149-151, 1985.

BROWN, J. H.; LOMOLINO, M. V. **Biogeografia**, 2ª ed. Ribeirão Preto: FUNPEC-Editora, 2006, 692 p.

BRUSATTE, S. L.; BENSON, R. B. J. 2013. The systematics of Late Jurassic tyrannosauroid theropods from Europe and North America. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 58, p. 47-54, 2013.

\_\_\_\_\_; SERENO, P. C. A new species of *Carcharodontosaurus* (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Niger and a revision of the genus. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, p. 902-916, 2007.

\_\_\_\_\_ et al. The systematic utility of theropod enamel wrinkles. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, p. 1052-1056, 2007.

\_\_\_\_\_ et al. The first definitive carcharodontosaurid (Dinosauria: Allosauroidea) from Asia, the evolution of Asian Cretaceous theropods and the delayed ascent of tyrannosauroids. **Naturwissenschaften**, v. 96, p. 1051-1058, 2009.

\_\_\_\_\_ et al. A reassessment of *Kelmayisaurus petrolicus*, a large theropod dinosaur from the Early Cretaceous of China. **Acta Paleontologica Polonica**, v. 57, p. 65-72, 2012.

\_\_\_\_\_ et al. The extinction of the dinosaurs. **Biological Reviews**, v. 90, p. 628-642, 2014.

BUCKLAND, W. Notice on the *Megalosaurus* or great fossil lizard of Stonesfield. **Transactions of the Geological Society**, v. 21, p. 390-397, 1824.

BUFFETAUT, E. Spinosaurid teeth from the Late Jurassic of Tengaduru, Tanzania, with remarks on the evolutionary and biogeographical history of the Spinosauridae. **Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon**, v. 164, p. 26-28, 2008.

\_\_\_\_\_. The biogeography of spinosaurid dinosaurs: a review. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON VERTEBRATE PALAEOBIOGEOGRAPHY AND CONTINENTAL BRIDGES ACROSS TETHYS, MESOGEEA, AND MEDITERRANEAN SEA, 2009, Bolonha, Itália. 2009. FANTI, F.; SPALLETTA, C. (Orgs.). **Abstract Book**. 2009. p. 18-20.

\_\_\_\_\_. Spinosauroids before Stromer: early finds of spinosaurid dinosaurs and their interpretations. In: MOODY, R. T. J. et al. (Eds.) **Dinosaurs and Other Extinct Saurians: A Historical Perspective**. Special Publications, v. 343. Londres: Geological Society, 2010. p. 175-188.



\_\_\_\_\_. An early spinosaurid dinosaur from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania) and the evolution of the spinosaurid dentition. **ORYCTOS**, v. 10, p. 1-8, 2011.

\_\_\_\_\_; INGAVAT, R. Unusual theropod dinosaur teeth from the Upper Jurassic of Phu Wiang, northeastern Thailand. **Revue de Paléobiologie**, v. 5, p. 217-220, 1986.

\_\_\_\_\_; OUAJA, M. A new specimen of Spinosaurus (Dinosauria, Theropoda) from the Lower Cretaceous of Tunisia, with remarks on the evolutionary history of the Spinosauridae. **Bulletin de la Société Géologique de France**, v. 173, p. 415-421, 2002.

\_\_\_\_\_; MARTILL, D.; ESCUILLIÉ, F. Pterosaurs as part of a spinosaur diet. **Nature**, v. 430, p. 33, 2004.

\_\_\_\_\_ et al. An Early Cretaceous spinosaurid theropod from southern China. **Geological Magazine**, v. 145, p. 745-748, 2008.

BURNESS, G. P.; DIAMOND, J.; FLANNERY, T. Dinosaurs, dragons and dwarfs; the evolution of maximal body size. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 98, p. 14518-14523, 2001.

BUTLER, R. J.; BARRETT, P. M. Palaeoenvironmental controls on the distribution of Cretaceous herbivorous dinosaurs. **Naturwissenschaften**, v. 95, p. 1027-1032, 2008.

\_\_\_\_\_ et al. Estimating the effects of sampling biases on pterosaur diversity patterns: implications for hypotheses of bird/pterosaur competitive replacement. **Paleobiology**, v. 35, p. 432-446, 2009.

CALVO, J. O.; CORIA, R. A. New specimen of *Giganotosaurus carolinii* (Coria and Salgado, 1995), supports it as the largest theropod ever found. **Gaia**, v. 15, p. 117-122, 1998.

CAMPOS, D. A.; KELLNER, A. W. A. Dinosaurs of the Santana Formation with comments on other Brazilian occurrences. In: MAISEY, J. G. (Ed.) **Santana fossils**. Neptune: T.F.H., 1991. p. 372-375.

CANDEIRO, C. R. A. et al. Tetrapods from the Upper Cretaceous (Turonian–Maastrichtian) Bauru Group of Brazil: a reappraisal. **Cretaceous Research**, v. 27, p. 923-946, 2006.

\_\_\_\_\_. et al. First evidence of a unenlagiid (Dinosauria, Theropoda, Maniraptora) from the Bauru Group, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 37, p. 223-226, 2012.

CARBONE, C.; TURVEY, S. T.; BIELBY, J. Intra-guild competition and its implications for one of the biggest terrestrial predators, *Tyrannosaurus rex*. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 278, p. 2682-2690, 2011. doi: 10.1098/rspb.2010.2497.

CARPENTER, K. 1992 Tyrannosaurids (Dinosauria) of Asia and North America. In: MATEER, N.; CHEN, P. J. (Eds.) **Aspects of Nonmarine Cretaceous Geology**. Beijing: China Ocean Press, 1992. p. 252-268.

\_\_\_\_\_. Evidence of predatory behavior by carnivore dinosaurs. **Gaia**, v. 15, p. 135-144, 1998.

CARRANO, M. T.; SAMPSON, S. The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 6, p. 183-236, 2008.

\_\_\_\_\_; SAMPSON, S. D.; FORSTER, C. A. The osteology of *Masiakasaurus knopfleri*, a small abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, p. 510-534, 2002.

\_\_\_\_\_; BENSON, R. B. J.; SAMPSON, S. D. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 10, p. 211-300, 2012.

CARROLL, R. L. **Vertebrate Paleontology and Evolution**. New York: Freeman, 1987, 675 p.

CARVALHO, I. S. Pegadas de dinossauros em depósitos estuarinos (Cenomaniano) da Bacia de São Luís (MA), Brasil. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.). **O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 245-264.

\_\_\_\_\_; CAMPOS, D. A. Um mamífero triconodonte do Cretáceo Inferior do Maranhão. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 66, p. 437-446, 1988.

\_\_\_\_\_; GONÇALVES, R. A. Pegadas de dinossauros neocretáceas da Formação Itapecuru, Bacia de São Luís (Maranhão, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 66, p. 279-292, 1994.

\_\_\_\_\_; AVILA, L. S.; SALGADO, L. *Amazonsauros maranhensis* gen. et sp. nov. (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) of Brazil. **Cretaceous Research**, v. 24, p. 697-713, 2003.

\_\_\_\_\_; VIANA M. S. S.; LIMA FILHO, M. F. Os icnofósseis de dinossauros da bacia do Araripe (Cretáceo Inferior, Ceará-Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 67, p.433-442, 1995.

\_\_\_\_\_ et al. A Mesozoic bird from Gondwana preserving feathers. **Nature Communications**, v. 6, 7141, 2015a. doi: 10.1038

\_\_\_\_\_ et al. A new genus and species of enantiornithine bird from the Early Cretaceous of Brazil. **Brazilian Journal of Geology**, v. 45, p. 161-171, 2015b. doi: 10.1038

CARVALHO, M. S. S.; SANTOS, M. E. C. Histórico das Pesquisas Paleontológicas na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 28, p. 15-34, 2005.

CHARIG, A. J.; MILNER, A. C. *Baryonyx*, a remarkable new theropod dinosaur. **Nature**, v. 324, p. 359-361, 1986.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. **Bulletin of the Natural History Museum, Geology Series**, v. 53, p. 11-70, 1997.

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

CHEN, P. J.; DONG, Z. M.; ZHEN, S. N. An exceptionally well-preserved theropod dinosaur from the Yixian Formation of China. **Nature**, v. 391, p. 147-152, 1998.

CHIAPPE, L. M.; GÖHLICH, U. B. Anatomy of *Juravenator starki* (Theropoda: Coelurosauria) from the Late Jurassic of Germany. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, v. 258, p. 257-296, 2010.

CHURCHER, C. S.; DE IULIIS, G. A new species of *Protopterus* and a revision of *Ceratodus humei* (Dipnoi: Ceratodontiformes) from the Late Cretaceous Mut Formation of Eastern Dakhleh Oasis, western desert of Egypt. **Palaeontology**, v. 44, p. 305-323, 2001.

COHEN, K. M. et al. The ICS International Chronostratigraphic Chart (updated). **Episodes**, v. 36, p. 199-204, 2013.

COIMBRA, J. C.; ARAI, M.; CARREÑO, A. L. Biostratigraphy of Lower Cretaceous microfossils from the Araripe basin, northeastern Brazil. **Geobios**, v. 35, p. 687-698, 2002.

CORIA, R. A.; CURRIE, P. J. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. **Geodiversitas**, v. 28, p. 71-118, 2006.

\_\_\_\_\_; SALGADO, L. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. **Nature**, v. 377, p. 224-226, 1995.

CRESSEY, R.; PATTERSON, C. Fossil Parasitic Copepods from a Lower Cretaceous Fish. **Science**, v. 180, p. 1283-1285, 1973.

CURRIE, P. J.; CHEN, P. J. Anatomy of *Sinosauroptryx prima* from Liaoning, northeastern China. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 38, p. 1705-1727, 2001.

\_\_\_\_\_; EBERTH, D. A. On gregarious behavior in *Albertosaurus*. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 47, p. 1277-1289, 2010.

\_\_\_\_\_; JACOBSEN, A. R. An azhdarchid pterosaur eaten by a velociraptorine theropod. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 32, p. 922-925, 1995.

\_\_\_\_\_; VICKERS-RICH, P.; RICH, T. H. Possible oviraptorosaur (Theropoda, Dinosauria) specimens from the Early Cretaceous Otway Group of Dinosaur Cove, Australia. **Alcheringa**, v. 20, p. 73-79, 1996.

DAL SASSO, C.; MAGANUCO, S. *Scipionyx samniticus* (Theropoda: Compsognathidae) from the Lower Cretaceous of Italy Osteology, ontogenetic assessment, phylogeny, soft tissue anatomy, taphonomy and palaeobiology. **Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano**, v. 37, p. 1-279, 2011.

\_\_\_\_\_; SIGNORE, M. Exceptional soft-tissue preservation in a theropod dinosaur from Italy. **Nature**, v. 392, p. 383-387, 1998.

\_\_\_\_\_ et al. New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, p. 888-896, 2005.

DENTZIEN-DIAS, P. C. et al. Primeira evidência icnológica de um tetrápode natante no Membro Crato (Cretáceo Inferior), Formação Santana (Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil). **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 13, p. 1-3, 2010.

DUTRA, M. F. A.; MALABARBA, M. C. S. L. Peixes do Albiano-Cenomaniano do Grupo Itapecuru no Estado do Maranhão, Brasil. In: ROSSETTI D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.) **O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi, 2001. p. 191-208.

ELIAS, F. A. **Dentes de amniotas da “Laje do Coringa” (Formação Alcântara, Albo-Cenomaniano da Bacia de São Luís-Grajaú). Identificação, descrição, aspectos paleobiológicos, biocronológicos, paleogeográficos e paleobiogeográficos**. 2006. 223 p. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2006.

\_\_\_\_\_; BERTINI, R. J.; MEDEIROS, M. A. A. Velociraptorinae (Maniraptoriformes) teeth from the Coringa Flagstone outcrop, Middle Cretaceous, of the São Luís-Grajaú Basin, Maranhão State, northern-northeastern Brazil. In: CARVALHO, I. S. et al. (Orgs.). **Paleontologia: Cenários de Vida**, v.1. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2007a. p. 307-318.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. Pterosaur teeth from the Laje do Coringa, middle Cretaceous, São Luís-Grajaú Basin, Maranhão, Northern-Northeastern Brazil. **Revista Brasileiras de Geociências**, v. 37, p. 1-9, 2007.

EVERS, S. W. et al. A reappraisal of the morphology and systematic position of the theropod dinosaur *Sigilmassasaurus* from the “middle” Cretaceous of Morocco. **PeerJ**, v. 3, e1323, 2015. doi: 10.7717/peerj.1323. pmid:26500829.

EZCURRA, M. D. Biogeography of Triassic tetrapods: evidence for provincialism and driven sympatric cladogenesis in the early evolution of modern tetrapod lineages. **Proceedings of the Royal Society Series B**, v. 277, p. 2547-2552, 2010.

EZCURRA, M. D.; AGNOLÍN, F. L. A new global palaeobiogeographical model for the late Mesozoic and early Tertiary. **Systematic Biology**, v. 61, p. 553-566, 2012.

FANTI, F. et al. Integrating palaeoecology and morphology in theropod diversity estimation: A case from the Aptian-Albian of Tunisia. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 410, p.39–57, 2014.

FARA, E. et al. Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental and palaeoecological implications. **Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology**, v. 218, p. 145–160, 2005.

FARLOW, J. O.; HOLTZ, T. R. The fossil record of predation in dinosaurs. **Paleontological Society Papers**, v. 8, p. 251-266, 2002.

\_\_\_\_\_; PIANKA, E. R. Body size overlap, habitat partitioning and living space requirements of terrestrial vertebrate predators: implications for the paleoecology of large theropod dinosaurs. **Historical Biology**, v. 16, p. 21-40, 2003.

FERNANDES, M. A.; CARVALHO, I. S. Pegadas fósseis da Formação Botucatu (Jurássico Superior – Cretáceo Inferior): O registro de um grande dinossauro Ornithopoda na Bacia do Paraná. In: CARVALHO, I. S. et al. (Orgs.). **Paleontologia: Cenários de Vida**, v.1. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2007. p. 425-432.

FORSTER, C. et al. The Theropod ancestry of birds: new evidence from the Late Cretaceous of Madagascar. **Science**, v. 279, p. 1915-1919, 1998.

FRANKFURT, N. G.; CHIAPPE, L. M. A possible oviraptorosaur from the Late Cretaceous of northwestern Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, p. 101-105, 1999.

FREY, E.; MARTILL, D. M. A possible oviraptorosaurid theropod from the Santana Formation (Lower Cretaceous, ?Albian) of Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Monatshefte**, p. 397-412, 1995.

GAUTHIER, J. A. Saurischian monophyly and the origin of birds. In: PADIAN, K. (Ed.), **The Origin of Birds and the Evolution of Flight**. Memoirs of the California Academy of Sciences, v. 8, p. 1-55, 1986.

GIANECHINI, F. A.; APESTEGUÍA, S. Unenlagiinae revisited: dromaeosaurid theropods from South America. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, p. 163-197, 2011.

GÓES, A. M.; ROSSETTI, D. F. 2001. Gênese da Bacia de São Luís-Grajaú, Meio Norte do Brasil. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.) **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 15-29.

GÖHLICH, U. B.; CHIAPPE, L. M. A new carnivorous dinosaur from the Late Jurassic Solnhofen archipelago. **Nature**, v. 440, p. 329-332, 2006.

GONG, E. et al. Evidence for a venomous *Sinornithosaurus*. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 85, p. 109-111, 2011.

GRIMALDI, D. Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous, of Brazil. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 195, p. 5-191, 1990.

HAMMER, W. R.; HICKERSON, W. J. A crested theropod dinosaur from Antarctica. **Science**, v. 264, p. 828-830, 1994.

HENDRICKX, C.; MATEUS, O. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. **Zootaxa**, v. 3759, p. 1–74, 2014. doi: dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3759.1.1.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_; ARAÚJO, R. A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 35, e982797, 2015. doi: 10.1080/02724634.2015.982797

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_; BUFFETAUT, E. Morphofunctional Analysis of the Quadrate of Spinosauridae (Dinosauria: Theropoda) and the Presence of *Spinosaurus* and a Second Spinosaurine Taxon in the Cenomanian of North Africa. **PLoS ONE**, v. 11, e0144695, 2016. doi:10.1371/journal.pone.0144695

HERZOG, A.; SALES, A.; HILLMER, G. **The UNESCO AraripeGeopark – A short story of the evolution of life, rocks and continents**. Fortaleza: Expressão Gráfica e Editora, 2008. p. 71.

HIRAYAMA, R. Oldest known sea turtle. **Nature**, v. 392, p. 705-707, 1998.

HOCKNULL, S. A. et al. New Mid-Cretaceous (Latest Albian) Dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. **PLOS ONE**, v. 4, 2009, e6190. doi:10.1371/journal.pone.0006190

HOLTZ, T. R. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. **Journal of Paleontology**, v. 68, p. 1100-1117, 1994.

\_\_\_\_\_. A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs. **Gaia**, v. 15, p. 5-61, 1998.

\_\_\_\_\_. Tyrannosauroida. In: WEISHAMPEL, D. B.; DODSON, P.; OSMÓLSKA, H. (Eds.) **The Dinosauria**, 2<sup>a</sup> ed. University of California Press, 2004. p. 111-136.

HONE, D.W. E.; HOLTZ, T. R. J. A century of Spinosaurids – A Review and Revision of the Spinosauridae with Comments on Their Ecology. **Acta Geologica Sinica (English Edition)**, v. 91, p. 1120-1132, 2017.

\_\_\_\_\_; XU, X.; WANG, D.-Y. A probable Baryonychine (Theropoda: Spinosauridae) tooth from the Upper Cretaceous of Henan Province, China. **Vertebrata Palasiatica**, v. 48, p. 19-26, 2010a.

\_\_\_\_\_ et al. New evidence for a trophic relationship between the dinosaurs *Velociraptor* and *Protoceratops*. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 291, p. 488-492, 2010b.

HSIOU, A. S. et al. The oldest Brazilian snakes from the Cenomanian (early Late Cretaceous). **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 59, p. 635-642, 2014.

HUBER, B. T.; NORRIS, R. D.; MACLEOD, K. G. Deep-sea paleotemperature record of extreme warmth during the Cretaceous. **Geology**, v. 30, p. 123-126, 2002.

HWANG, S. H. et al. A large Compsognathid from the Early Cretaceous Yixian Formation of China. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 2, p. 13-30, 2004.



IBRAHIM, N. et al. A New Pterosaur (Pterodactyloidea: Azhdarchidae) from the Upper Cretaceous of Morocco. **PLOS ONE**, v. 5, e10875, 2010. doi:10.1371/journal.pone.0010875

\_\_\_\_\_ et al. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. **Science**, v. 345, p. 1613-1616, 2014. doi: 10.1126/science.1258750.

\_\_\_\_\_; SERENO, P. C.; ZOUHRI, S. Les dinosaures du Maroc – aperçu historique et travaux récents. **Mémoires de la Société Géologique de France**, p. 249-284, 2014.

ITO, M. et al. Temporal variation in the wavelength of hummocky cross-stratification: implications for storm intensity through Mesozoic and Cenozoic. **Geology**, v. 29, p. 87-89, 2001.

Ji S. et al. A new giant compsognathid dinosaur with long filamentous integuments from Lower Cretaceous of Northeastern China. **Acta Geologica Sinica**, v. 81, p. 8-15, 2007.

KELLNER, A. W. A. Fossilized theropod soft tissue. **Nature**, v. 379, p. 32, 1996a.

\_\_\_\_\_. Remarks on Brazilian dinosaurs. **Memoirs of the Queensland Museum**, v. 39, p. 611-626, 1996b.

\_\_\_\_\_. Short note on a new dinosaur (Theropoda, Coelurosauria) from the Santana Formation (Romualdo Member, Albian), Northeastern Brasil. **Boletim do Museu Nacional**, v. 49, p. 1-8, 1999.

\_\_\_\_\_. New information on the theropod dinosaurs from the Santana Formation (Aptian-Albian), Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 21(Supl. 3), 67A, 2001.

\_\_\_\_\_. Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE: Um dos mais importantes depósitos fossilíferos do Cretáceo brasileiro. In: SCHOBENHAUS, C. et al. (Eds.) **Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil**. Brasília: DNPM/CPRM, 2002. p.121-130.

\_\_\_\_\_. On a pterosaur neck with a dinosaur tooth: scavenging or predation? **Natura Nascota**, v. 29, p. 37 – 39, 2004.

\_\_\_\_\_; CAMPOS, D. A. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen**, v. 199, p. 151-166, 1996.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. Brief Review of Dinosaur Studies and Perspectives in Brazil. **Anais da Academia Brasileira Ciências**, v. 72, p. 509-538, 2000.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. The function of the cranial crest and jaws of a unique pterosaur from the Early Cretaceous of Brazil. **Science**, v. 297, p. 389-392, 2002. doi: 10.1126/science.1073186.

\_\_\_\_\_ et al. A new crocodyliform from the Alcântara Formation (Cenomanian), Cajual Island, Brazil. **Zootaxa**, v. 2030, p. 49-58, 2009.

\_\_\_\_\_ et al. A new dinosaur (Theropoda, Spinosauridae) from the Cretaceous (Cenomanian) Alcântara Formation, Cajual Island, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, p. 99-108.

KRAUSE, D. W. et al. Overview of the history of discovery, taxonomy, phylogeny, and biogeography of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 27(8), p. 1-20, 2007.

LÄNG, E. et al. Unbalanced food web in a Late Cretaceous dinosaur assemblage. **Palaeogeography. Palaeoclimatology. Palaeoecology**, v. 381-382, p. 26-32, 2013.

LANGER, M. C. et al. The continental tetrapod-bearing Triassic of South Brazil. In: LUCAS, S. G.; SPIELMANN, J. A. (Eds.) **The Global Triassic: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin**. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History, p. 201-208, 2007.

LAPPARENT, A. F. Les dinosauriens du “continental intercalaire” du Sahara central. **Memoires la Société Géologique Française**, v. 88, p. 3-56, 1960.

LEE, M. S. Y.; CAU, A.; NAISH, D.; DYKE, G. Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. **Science**, v. 345, p. 562-566, 2014.

LEE, Y.-N. et al. Resolving the long-standing enigmas of a giant ornithomimosaur *Deinocheirus mirificus*. **Nature**, v. 515, p. 257-260, 2014.

LEONARDI, G.; BORGOMANERO, G. Sobre uma possível ocorrência de Ornithischia na formação Santana, chapada do Araripe (Ceará). **Revista Brasileira de Geociências**, v. 11, p. 1-4, 1981.

\_\_\_\_\_; CARVALHO, I. S. Dinosaur ichnocoenosis from Sousa and Uiraúna-Brejo das Freiras Basins, northeast Brazil. In: CARVALHO, I. S. et al. (Eds.) **Paleontologia: Cenários de Vida**, v. 1. Interciência: Rio de Janeiro, 2007. p. 353-370.

LI, R. et al. Behavioral and faunal implications of Early Cretaceous deinonychosaur trackways from China. **Naturwissenschaften**, v. 95, p.185-191, 2008.

LIMA, F. J.; SARAIVA, A. A. F.; SAYÃO, J. M. Revisão da paleoflora das Formações Missão Velha, Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Estudos Geológicos**, v. 22, p. 99-115, 2012.

LIMA, M. R. Paleontologia da Formação Santana (Cretáceo do Nordeste do Brasil): Estágio Atual de Conhecimentos. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 51, p. 545-556, 1979.

LIMA, R. D.; ROSSETTI, D. F. Análise faciológica e seqüencial de depósitos de delta de baía (Neocretáceo), leste da Bacia do Grajaú, MA. In: ROSSETTI, D. F., GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.) **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 151-174.

LINDOSO, R. M. et al. *Masiakasaurus*-like theropod teeth from the Alcântara Formation, São Luís Basin (Cenomanian), northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 36, p. 119-124, 2012.

\_\_\_\_\_ et al. A titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm from the Alcântara Formation (Cenomanian), São Luís Basin, Northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 45, p. 43-48, 2013.

LOWEN, M. A. et al. Tyrant Dinosaur Evolution Tracks the Rise and Fall of Late Cretaceous Oceans. **PLOS ONE**, 8: e79420, 2013. doi:10.1371/journal.pone.0079420

LUO, Z.-X. A refugium for relicts. **Nature**, v. 400, p. 24-25, 1999.

MACHADO, E. B. **Descrição de um novo exemplar de Spinosauridae (Dinosauria, Theropoda) da Formação Romualdo (Bacia do Araripe), Nordeste do Brasil**. 2010. 73 p. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Museu Nacional, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2010.

\_\_\_\_\_; KELLNER, A. W. A. Notas Sobre Spinosauridae (Theropoda, Dinosauria). **Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ**, v. 28, p. 158-173, 2005.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. An overview of the Spinosauridae (Dinosauria, Theropoda) with comments on the Brazilian material. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28(3), p. 109A, 2008.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. On a supposed ornithischian dinosaur from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil. In: CARVALHO, I. S. et al. (Orgs.) **Paleontologia: Cenários de Vida**, v.1. Rio de Janeiro: Editora Interciência, 2007. p. 291-299.

MAISEY, J. G. **Santana Fossils: an Illustrated Atlas**. Neptune City: T. F. H. Publications, 1991.

\_\_\_\_\_. Predator-prey relationships and trophic level reconstruction in a fossil fish community. **Environmental Biology of Fishes**, v. 40, p. 1-22, 1994.

MAKOVICKY, P. J.; SUES, H. D. Anatomy and Phylogenetic Relationships of the Theropod Dinosaur *Microvenator celer* from the Lower Cretaceous of Montana. **American Museum Novitates**, v. 3240, p. 1-28, 1998.

\_\_\_\_\_; APESTEGUÍA, S.; AGNOLÍN, F. L. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. **Nature**, v. 437, p. 1007-1011, 2005.

MANTELL, G. Notice on the *Iguanodon*, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of Tilgate forest, in Sussex. **Philosophical Transactions of the Royal Society**, v.115, p. 179-186, 1825.

MARSH, O. C. Notice of new dinosaurian reptiles from the Jurassic formation. **The American Journal of Science and Arts, Series 3**, v. 14, p. 514-516, 1877.

\_\_\_\_\_. Notice of new dinosaurian reptiles. **The American Journal of Science and Arts, Series 3**, v. 15, p. 241-244, 1878.

\_\_\_\_\_ 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. **American Journal of Science**, v. 21, p. 417-423, 1881.

\_\_\_\_\_. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VIII. The order Theropoda. **The American Journal of Science and Arts, Series 3**, v. 27, p. 329-340, 1884.

MARTILL, D. M. Preservation of fish in the Cretaceous Santana Formation of Brazil. **Palaeontology**, v. 31, p. 1-18, 1988.

\_\_\_\_\_. The Significance of the Santana Biota. In: SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1., 1990, Crato. **Atas**. 1990. p. 241-252.

\_\_\_\_\_. **Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil: Field Guides to Fossils**, v. 5. Londres: The Palaeontological Association, 1993.

\_\_\_\_\_. The trade in Brazilian fossils: one palaeontologist's perspective. **The Geological Curator**, v. 7, p. 211-218, 2001.

\_\_\_\_\_. The age of the Cretaceous Santana Formation fossil Konservat Lagerstätte of north-east Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its palaeobiota. **Cretaceous Research**, v. 28, p. 895-920, 2007.

\_\_\_\_\_; HEADS, S. Out of Eden? **Geoscientist**, v. 17, p. 20-24, 2007.

\_\_\_\_\_; HUTT, S. Possible baryonychid dinosaur teeth from the Wessex Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of the Isle of Wight, England. **Proceedings of the Geologist's Association**, v. 107, p. 81-84, 1996.

\_\_\_\_\_ et al. A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. **Journal of the Geological Society of London**, v. 153, p. 5-8, 1996.

\_\_\_\_\_ et al. Skeletal remains of the small theropod dinosaur with associated soft structures from the Lower Cretaceous Santana Formation of northeastern Brazil. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 37, p. 891-900, 2000.

\_\_\_\_\_ et al. An unusual occurrence of amber in laminated limestones: the Crato Formation Lagerstätte (Early Cretaceous) of Brazil. **Palaeontology**, v. 48, p. 1399-1408, 2005.

\_\_\_\_\_; BECHLY, G.; LOVERIDGE, R. F. **The Crato fossil beds of Brazil: Window into an Ancient World**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007, 675 p.

\_\_\_\_\_; BRITO, P. M.; WASHINGTON-EVANS, J. Mass mortality of fishes in the Santana Formation (Lower Cretaceous, ?Albian) of northeast Brazil. **Cretaceous Research**, v. 29, p. 649-658, 2008.

MARTINELLI, A. G. et al. Insight on the theropod fauna from the Uberaba Formation (Bauru Group), Minas Gerais States: New megaraptoran specimen from the Late Cretaceous of Brazil. **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia**, 119: 205-214.

MAXWELL, W. D.; OSTROM, J. H. Taphonomy and paleobiological implications of *Tenontosaurus-Deinonychus* associations. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 15, p. 707-712, 1995.

MEDEIROS, M. A. A. **A Laje do Coringa (Ilha do Cajual, Bacia de São Luís, Baía de São Marcos, MA): conteúdo fossilífero, Bioestratinomia, diagênese e implicações na Paleobiogeografia do meso-Cretáceo do Nordeste brasileiro**. 2001. 137p. Tese (Doutorado em Ciências) – Instituto de Geociências, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2001.

\_\_\_\_\_. Large theropod teeth from the Eocenomanian of northeastern Brazil and the occurrence of Spinosauridae. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 9, p. 333-338, 2006.

\_\_\_\_\_; SCHULTZ, C. L. Uma paleocomunidade de vertebrados do Cretáceo médio, Bacia de São Luís. In: ROSSETTI D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.) **O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi, 2001. p. 209-21.

\_\_\_\_\_; \_\_\_\_\_. A fauna dinossauriana da Laje do Coringa, Cretáceo médio do Nordeste do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 60, p.155-162, 2002.

\_\_\_\_\_ et al. Another African dinosaur recorded in the Eocenomanian of Brazil and a revision of the Laje do Coringa site. In: CARVALHO, I. S. et al. (Eds.) **Paleontologia: Cenários de Vida**, v. 1. Interciência: Rio de Janeiro, 2007. p. 413-423.

\_\_\_\_\_ et al. The Cretaceous (Cenomanian) continental record of the Laje do Coringa flagstone (Alcântara Formation), northeastern South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 53, p.50-58, 2014.

MÉNDEZ, A. H.; NOVAS, F. E.; IORI, F. V. First record of Megaraptora (Theropoda, Neovenatoridae) from Brazil. **Comptes Rendus Palevol**, v. 11, p. 251-256, 2012.

MILNER, A. C.; BUFFETAUT, E.; SUTEETHORN, V. A tall-spined spinosaurid theropod from Thailand and the biogeography of spinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 27(3), p. 118A, 2007.

MISHLER, B. D. Three centuries of paradigm changes in biological classification: Is the end in sight? **TAXON**, v. 58, p.61-67, 2009.

MORAES-SANTOS, H. M. et al. Ocorrência de Pleurodira na Formação Alcântara (Albiano-Cenomaniano), Bacia de São Luís, MA. In: Rossetti, D.F.; Góes, A.M.; Truckenbrodt, W. (Eds.) **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 235-244.

NASCIMENTO, M. S.; GÓES, A. M. Petrografia de arenitos e minerais pesados de depósitos cretáceos (Grupo Itapecuru), Bacia de São Luís-Grajaú, norte do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 37, p. 1-15, 2007.

NAISH, D. The historical taxonomy of the Lower Cretaceous theropods (Dinosauria) *Calamospondylus* and *Aristosuchus* from the Isle of Wight. **Proceedings of the Geologists' Association**, v. 113, p. 153-163, 2002.

\_\_\_\_\_; MARTILL, D. M.; FREY, E. Ecology, Systematics and Biogeographical Relationships of Dinosaurs, Including a New Theropod, from the Santana Formation (?Albian, Early Cretaceous) of Brazil. **Historical Biology**, p. 1-14, 2004.

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

NOBRE, P. H. Osteologia pós-craniana de *Candidodon itapecuruense* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) do Cretáceo do Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 7, p. 87-92, 2004.

\_\_\_\_\_, P. H.; CARVALHO, I. S. Osteologia do crânio de *Candidodon itapecuruense* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) do Cretáceo do Brasil. In: SIMPÓSIO DO CRETÁCEO DO BRASIL, 6, 2002, São Pedro. **Boletim...** Rio Claro: Universidade Estadual Paulista, 2002, p. 77-82.

NORELL, M. A.; MAKOVICKY, P. J. Dromaeosauridae. In: Weishampel, D. B.; Dodson, P.; Osmólska, H. (Eds.) **The Dinosauria**, 2ª ed. Berkeley: University of California Press, 2004. p. 196-209.

NOVAS, F. E. *Megaraptor namunhuaiquii* gen. et. sp. nov., a large-clawed, Late Cretaceous Theropod from Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 18, p. 4-9, 1998.

\_\_\_\_\_. Evolution of South American Dinosaurs. In: CARVALHO, I. S. et al. (Eds.) **Paleontologia: Cenários de Vida**, v. 1. Interciência: Rio de Janeiro, 2007. p. 333-53.

\_\_\_\_\_; PUERTA, P. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. **Nature**, v. 387, p. 390-392, 1997.

\_\_\_\_\_ et al. A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. **Naturwissenschaften**, v. 92, p. 226-230, 2005.

\_\_\_\_\_ et al. New Patagonian Cretaceous theropods shed light about the early radiation of Coelurosauria. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"**, v. 14, p. 57-81, 2012.

\_\_\_\_\_ et al. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: the evidence from Patagonia. **Cretaceous Research**, v. 45, p. 174-215, 2013.

\_\_\_\_\_ et al. An enigmatic plant-eating theropod from the Late Jurassic period of Chile. **Nature**, 2015. doi:10.1038/nature14307

OLIVEIRA, G. R. et al. First turtle from the Ipubi Formation (Early Cretaceous), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 14, p. 61-66, 2011.



ORTEGA, F.; ESCASO, F.; SANZ, J. L. A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. **Nature**, v. 467, p. 203-206, 2010.

OSBORN, H. F. *Ornitholestes hermanni*, a new compsognathoid dinosaur from the Upper Jurassic. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 19, p. 459-464, 1903.

\_\_\_\_\_. *Tyrannosaurus* and others Cretaceous carnivorous dinosaurs. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 21, p. 259-265, 1905.

\_\_\_\_\_. Three new Theropoda, *Protoceratops* Zone, Central Mongolia. **American Museum Novitates**, v. 144, p. 1-12, 1924.

OSTROM, J. H. A new theropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Montana. **Postilla**, v. 128, p. 1-17, 1969.

\_\_\_\_\_. *Archaeopteryx* and the origin of birds. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 8, p. 91-182, 1976.

\_\_\_\_\_. The osteology of *Compsognathus longipes* Wagner. **Zitteliana**, v. 4, p. 73-118, 1978.

OWEN, R. Report on British fossil reptiles, part II. **Reports of the British Association for the Advancement of Science**, v. 11, p. 60-204, 1842.

PAZ, J. D.; ROSSETTI, D. F. Análise faciológica da Formação Codó (Aptiano), borda Leste da Bacia do Grajaú, MA. In: ROSSETTI D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.) **O Cretáceo da Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi, 2001. p. 77-100 (Coleção Friedrich Katzer).

PEDRÃO, E. et al. Palinomorfos de sedimentos albianos (Formação Itapecuru) da Bacia do Parnaíba. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 66, p. 118, 1994.

PEREIRA, F. C.; APPI, C. J. Appendicular bones of Dinosauria from the Potiguar Basin: taxonomic and biological implications. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 10, 2016. Rio de Janeiro, **Boletim de Resumos**. Rio de Janeiro: UFRJ, 2016. p. 133.

PEYER, K. A reconsideration of *Compsognathus* from the Upper Tithonian of Canjuers, southeastern France. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 26, p. 879-896, 2006.

PONTE, F. C.; APPI, C. J. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 36.,1990. Natal, **Anais...** Natal: SBP, 1990. p. 211-226.

PORFIRI J. et al. Juvenile specimen of *Megaraptor* (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. **Cretaceous Research**, v. 51, p. 35-55, 2014.

POUGH, F. H. **A Vida dos Vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 1999, 798 p.

PRADO, G. M. E. M. et al. New occurrences of fossilized feathers: systematics and taphonomy of the Santana Formation of the Araripe Basin (Cretaceous), NE, Brazil. **PeerJ**, v. 4, e1916, 2016. doi: 10.7717/peerj.1916

RAUHUT, O. W. M. Zur systematischen Stellung der afrikanischen Theropoden *Carcharodontosaurus* Stromer 1931 und *Bahariasaurus* Stromer 1934. **Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen, E**, v. 16, p. 357-375, 1995.

\_\_\_\_\_. Interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. **Special Papers in Palaeontology**, v. 69, p. 1-215, 2003.

\_\_\_\_\_. Theropod dinosaurs from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania). **Special Papers in Palaeontology**, v. 86, p. 195–239, 2011.

\_\_\_\_\_; CARRANO, M. T. The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi* Janensch, 1920, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 178, p. 546–610, 2016.

\_\_\_\_\_; WERNER, C. First record of the family Dromaeosauridae (Dinosauria: Theropoda) in the Cretaceous of Gondwana (Wadi Milk Formation, northern Sudan). **Paläontologische Zeitschrift**, v. 69, p. 475-489, 1995.

\_\_\_\_\_; MILNER, A. C.; MOORE-FAY, S. Cranial osteology and phylogenetic position of the theropod dinosaur *Proceratosaurus bradleyi* (Woodward, 1910) from the Middle Jurassic of England. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 158, p. 155-195, 2010.

RAYFIELD, E. J. et al. Functional morphology of spinosaur 'crocodile-mimic' dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, p. 829-901, 2007.

RICHTER, U.; MUDROCH, A.; BUCKLEY, L. G. Isolated theropod teeth from the Kem Kem beds (early Cenomanian) near Taouz, Morocco. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 87, p. 291-434, 2013.

ROACH, B. T.; BRINKMAN, D. L. A reevaluation of cooperative hunting and gregariousness in *Deinonychus antirrhopus* and other non-avian theropod dinosaurs. **Bulletin of the Peabody Museum of Natural History**, v. 48, p. 103-138, 2007.

ROBERTS L. N. R.; KIRSCHBAUM M. A. Paleogeography of the Late Cretaceous of the Western Interior of middle North America-Coal distribution and sediment accumulation. **U.S. Geological Survey Professional Paper**, v. 1561, p. 1-115, 1995.

ROGERS, R. R.; D. W. KRAUSE, D. W.; CURRY ROGERS, K. Cannibalism in the Madagascan dinosaur *Majungatholus atopus*. **Nature**, v. 422, p. 515-518, 2003.

ROMER, A. S. **Osteology of the Reptiles**. Chicago: University Chicago, 1956. 772 p.

ROSSETTI, D. F.; TRUCKENBRODT, W. 1997. Revisão estratiográfica para os depósitos do Albiano-Terciário Inferior (?) na Bacia de São Luís (MA), norte do Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Série Ciências da Terra)**, v. 9, p. 29-41, 1997.

\_\_\_\_\_. 2001. Arquitetura deposicional da Bacia de São Luís-Grajaú. In: ROSSETTI, D. F., GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.) **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 31-46.

\_\_\_\_\_; TRUCKENBRODT, W.; SANTOS, A. E. JR. Clima do Cretáceo no meio-norte brasileiro. In: ROSSETTI, D. F., GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.) **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 67-76.

RUSSELL, D. A. Isolated dinosaur bones from the Middle Cretaceous of the Tafilalet, Morocco. **Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (4e série)**, v. 18, p. 349-402, 1996.

\_\_\_\_\_; PAESLER, M. A. Environments for Mid-Cretaceous Saharan Dinosaurs. **Cretaceous Research**, v. 24, p. 569-588, 2003.

SALES, M. A. F.; CASCON, P.; SCHULTZ, C. L. Note on the paleobiogeography of Compsognathidae (Dinosauria: Theropoda) and its paleoecological implications. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 86, p. 127-134, 2014.

SAMPSON, S. D. et al. Predatory dinosaur remains from Madagascar: Implications for the Cretaceous biogeography of Gondwana. **Science**, v. 280, p. 1048-1051, 1998.

\_\_\_\_\_; CARRANO, M. T.; FORSTER, C. A. A theropod dinosaur with bizarre dentition from the late Cretaceous of Madagascar. **Nature**, v. 409, p. 504-506, 2001.

SANTOS, M. E. C. M.; CARVALHO, M. S. S. **Paleontologia das Bacias do Parnaíba, Grajaú e São Luís**, 2ª ed. Rio de Janeiro: CPRM, 2004, 211 p.

SANTOS, B. R. C. et al. Dentes de *Candidodon itapecuruense* da Ilha do Cajual (Formação Alcântara), Cretáceo do Maranhão. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 22., 2011. Natal, **Atas**. Natal: SBP, 2011. p. 379-383.

SARAIVA, A. A. F. et al. Concreções calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: Uma proposta de classificação. **Estudos Geológicos**, v. 17, p. 40-57, 2007.

SECORD, R. et al. Evolution of the Earliest Horses Driven by Climate Change in the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. **Science**, v. 335, p. 959-962, 2012.

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, 1887.

SENER, P. A new look at the Phylogeny of Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 5, n. 4, p. 429-463, 2007.

SEPKOSKI, D. The Emergence of Paleobiology. In: SEPKOSKI, D.; RUSE, M. (Eds.) **The Paleobiological Revolution: essays on the growth of modern paleontology**. Chicago: University of Chicago Press, 2009. p. 15-42.

SERRANO-MARTÍNEZ, A. et al. New theropod remains from the Tiourarén Formation (?Middle Jurassic, Niger) and their bearing on the dental evolution in basal tetanurans. **Proceedings of the Geologist's Association**, v. 126, p. 107-118, 2015.

\_\_\_\_\_ et al. Isolated theropod teeth from the Middle Jurassic of Niger and the early dental evolution of Spinosauridae. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 61, p. 403-415, 2016. doi: <http://dx.doi.org/10.4202/app.00101.2014>

SERENO, P. C. The origin and evolution of dinosaurs. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 25, p. 435-489, 1997.

\_\_\_\_\_. The evolution of dinosaurs. **Science**, v. 284, p. 2137-2147, 1999.

\_\_\_\_\_; BRUSATTE, S. L. Basal abelisaurid and carcharodontosaurid theropods from the Lower Cretaceous Elrhaz Formation (Aptian-Albian) of Niger. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 53, p. 15-46, 2008.

\_\_\_\_\_ et al. Early Cretaceous dinosaurs from the Sahara. **Science**, v. 266, p. 267-271, 1994.

\_\_\_\_\_ et al. Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. **Science**, v. 272, p. 986-991, 1996.

\_\_\_\_\_ et al. A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. **Science**, v. 282, p. 1298-1302, 1998.

\_\_\_\_\_ et al. Cretaceous Sauropods from the Sahara and the Uneven Rate of Skeletal Evolution Among Dinosaurs. **Science**, v. 286, p. 1342-1347, 1999.

\_\_\_\_\_; WILSON, J. A.; CONRAD, J. L. New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 271, p. 1325-1330, 2004.

\_\_\_\_\_ et al. Evidence for Avian Intrathoracic Air Sacs in a New Predatory Dinosaur from Argentina. **PLoS One**, v. 3, e3303, 2008.

\_\_\_\_\_ et al. Tyrannosaurid skeletal design first evolved at small body size. **Science**, v. 326, p. 418-422, 2009.

SILVA, R. R. **Descrição osteológica e posicionamento filogenético de um terópode (Dinosauria, Saurischia) do Cretáceo Inferior da Bacia Sanfranciscana, município de Coração de Jesus, Minas Gerais, Brasil.** 2013. 121p. Dissertação (Mestrado em Biociências) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2013.

SMITH, J. B. et al. A Giant Sauropod Dinosaur from an Upper Cretaceous Mangrove Deposit in Egypt. **Science**, v. 292, p. 1704-1706, 2001.

\_\_\_\_\_; VANN D. R.; DODSON, P. Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth. **Anatomical Record**, v. 285, p. 699-736, 2005.

\_\_\_\_\_. et al. New information regarding the holotype of *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915. **Journal of Paleontology**, v. 80, p. 400-406, 2006.

SMITH, N. D. et al. The Dinosaurs of the Early Jurassic Hanson Formation of the Central Transantarctic Mountains: Phylogenetic Review and Synthesis. In: COOPER, A. K. et al. (Eds.) **Antarctica: A Keystone in a Changing World—Online Proceedings of the 10th ISAES**, 2007. doi:10.3133/of2007-1047.srp003

\_\_\_\_\_ et al. A *Megaraptor*-like theropod (Dinosauria: Tetanurae) in Australia: support for faunal exchange across eastern and western Gondwana in the Mid-Cretaceous. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 275, p. 2085-2090, 2008.

SOUTO, P. R. F.; MEDEIROS, M. A. Tetrapod coprolites from the Cenomanian bonebed of northeastern Brazil. **New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin.**, v. 57, p. 229-234, 2012.

STROMER, E. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen., nov. spec. **Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-physikalische Klasse**, v. 28, p. 1-32, 1915.

\_\_\_\_\_. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe. 13 Dinosauria. **Abhandlungen Bayerische Akademie Wissenschaften Abteilung Naturwissenschaften Abteilung Neue Folge**, v. 22, p. 1-79, 1934.

SUES, H. D. et al. *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, p. 535-547, 2002.

TAQUET, P.; RUSSELL, D. New data on spinosaurid dinosaurs from the Early Cretaceous of the Sahara. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences à Paris, Sciences de la Terre et des Planètes**, v. 327, p.347-353, 1998.

TASSI, L. V.; MARTINS-NETO, R. G. Tafonomia de gafanhotos (Insecta, Orthoptera) da Formação Santana (Cretáceo do nordeste brasileiro) como indicativo de distância entre nichos ecológicos. In: CONGRESSO DE ECOLOGIA DO BRASIL, 8. 2007. Caxambu, **Anais...** Sociedade de Ecologia do Brasil, 2007. 2 p.

TAVARES, S. A. S.; BRANCO, F. R.; SANTUCCI, R. M. Theropod teeth from the Adamantina Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Monte Alto, São Paulo, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 50, p. 59-71, 2014.

THERRIEN, F.; HENDERSON, D. M. My theropod is bigger than yours... or not: Estimating body size from skull lengths in theropods. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, p. 108-115, 2007.

TORTOSA T. et al. A new abelisaurid dinosaur from the Late Cretaceous of southern France: Palaeobiogeographical implications. **Annales de Paleontologie**, v. 100, p. 63-86, 2014.

UPCHURCH, P.; HUNN, C. A.; NORMAN, D. B. An analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 269, p. 613-621, 2009.

VALENÇA, L. M. M.; NEUMANN, V. H.; MABESOONE, J. M. An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: Onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. **Geologica Acta**, v. 1, p. 261-275, 2003.

VIANA, M. S. S.; NEUMANN, V. H. L. Membro Crato da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE: Riquíssimo registro de fauna e flora do Cretáceo. In: SCHOBENHAUS, C. et al. (Eds.) **Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil**. Brasília: DNPM/CPRM, 2002. p.113-120.

VILA NOVA, B. C. et al. Controlled Excavations in the Romualdo Formation Lagerstätte (Araripe Basin, Brazil) and pterosaur diversity: Remarks based on new findings. **Palaios**, v. 26, p.173-179, 2011.

\_\_\_\_\_ et al. Redescription of *Cearadactylus atrox* (Pterosauria, Pterodactyloidea) from the Early Cretaceous Romualdo Formation (Santana Group) of the Araripe Basin, Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 34, p. 126-134, 2014.

VILAS BÔAS, I.; CARVALHO, I. S. Répteis marinhos (Mosasauria e Plesiosauria) do Cretáceo Superior da bacia de São Luís (Maranhão, Brasil). In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.) **O Cretáceo na Bacia de São Luís e Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, 2001. p. 223-233, 2001.

VILAS-BÔAS, I. et al. Dentes de *Carcharodontosaurus* (Dinosauria, Tyrannosauridae) do Cenomaniano, Bacia de São Luís (Norte do Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 71, p. 846-847, 1999.

VULLO, R.; ALLAIN, R.; CAVIN, L. Convergent evolution of jaws between spinosaurid dinosaurs and pike conger eels. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 61, p. 825-828, 2016.

WARREN, L. V. et al. Stromatolites from the Aptian Crato Formation, a hypersaline lake system in the Araripe Basin, northeastern Brazil. **Facies**, v. 63, 2017. doi: 10.1007/s10347-016-0484-6

WEISHAMPEL, D. B.; DODSON, P.; OSMÓLSKA, H. (Eds.) **The Dinosauria**, 2<sup>a</sup> ed. Berkeley: University of California Press, 2004.

WELLNHOFER, P.; KELLNER, A. W. A. The skull of *Tapejara wellnhoferi* Kellner (Reptilia: Pterosauria) from the Lower Cretaceous Santana Formation of the Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie**, v. 31, p. 89-106, 1991.

WHITESIDE, J. H. et al. Climatically driven biogeographic provinces of Late Triassic tropical Pangea. **Proceedings of the National Academy of Science**, v. 108, p. 8972-8977, 2011.

XING, L. et al. Abdominal Contents from Two Large Early Cretaceous Compsognathids (Dinosauria: Theropoda) Demonstrate Feeding on Confuciusornithids and Dromaeosaurids. **PLoS ONE**, v. 7(8), e44012, 2012. doi:10.1371/journal.pone.0044012



XU, X.; ZHOU, Z.; WANG, X. The smallest known non-avian theropod dinosaur. **Nature**, v. 408, p. 705-708, 2000.

\_\_\_\_\_ et al. Four-winged dinosaurs from China. **Nature**, v. 421, p. 335-340, 2003.

\_\_\_\_\_ et al. A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. **Nature**, v. 439, p. 715-718, 2006.

\_\_\_\_\_ et al. A bizarre Jurassic maniraptoran theropod with preserved evidence of membranous wings. **Nature**, 2015. doi:10.1038/nature14423

ZANNO, L. E.; MAKOVICKY, P. J. Neovenatorid theropods are apex predators in the Late Cretaceous of North America. **Nature Communications**, v. 4, p. 1-9, 2013. doi: 10.1038/ncomms3827.

ZHOU, Z.; BARRETT, P. M.; HILTON, J. An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. **Nature**, v. 421, p. 807-814, 2003.

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

**CONTRIBUIÇÕES À PALEONTOLOGIA DE TERÓPODES NÃO-AVIANOS DO  
MESOCRETÁCEO DO NORDESTE DO BRASIL**

MARCOS ANDRÉ FONTENELE SALES

ORIENTADOR – Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

Volume II



Porto Alegre – 2017

## PARTE II – CORPO PRINCIPAL DA TESE

**ARTIGO I:** SALES, M.A.F.; LACERDA, M. B.; HORN, B. L. D.; OLIVEIRA, I. A. P.; SCHULTZ, C. L. The “ $\chi$ ” of the Matter: Testing the Relationship between Paleoenvironments and Three Theropod Clades. **PLoS ONE**, v. 11, e0147031, 2016. doi:10.1371/journal.pone.0147031\*

\* Tabelas de Excel referentes aos arquivos suplementares S1 Dataset e S1 File estão disponíveis no endereço online abaixo:

<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0147031>

RESEARCH ARTICLE

# The “ $\chi$ ” of the Matter: Testing the Relationship between Paleoenvironments and Three Theropod Clades

Marcos A. F. Sales<sup>1\*</sup>, Marcel B. Lacerda<sup>1</sup>, Bruno L. D. Horn<sup>1,2</sup>, Isabel A. P. de Oliveira<sup>3#</sup>, Cesar L. Schultz<sup>1</sup>

**1** Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil, **2** Serviço Geológico do Brasil (CPRM), Superintendência Regional de Recife, Pernambuco, Brazil, **3** Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Amazonas, Brazil

# Current address: Grupo Ampla, Fortaleza, Ceará, Brazil

\* [marcos.paleo@yahoo.com.br](mailto:marcos.paleo@yahoo.com.br)



## Abstract

The view of spinosaurs as dinosaurs of semi-aquatic habits and strongly associated with marginal and coastal habitats are deeply rooted in both scientific and popular knowledge, but it was never statistically tested. Inspired by a previous analysis of other dinosaur clades and major paleoenvironmental categories, here we present our own statistical evaluation of the association between coastal and terrestrial paleoenvironments and spinosaurids, along with other two theropod taxa: abelisaurids and carcharodontosaurids. We also included a taphonomic perspective and classified the occurrences in categories related to potential biases in order to better address our interpretations. Our main results can be summarized as follows: 1) the taxon with the largest amount of statistical evidence showing it positively associated to coastal paleoenvironments is Spinosauridae; 2) abelisaurids and carcharodontosaurids had more statistical evidence showing them positively associated with terrestrial paleoenvironments; 3) it is likely that spinosaurids also occupied spatially inland areas in a way somehow comparable at least to carcharodontosaurids; 4) abelisaurids may have been more common than the other two taxa in inland habitats.

## OPEN ACCESS

**Citation:** Sales MAF, Lacerda MB, Horn BLD, de Oliveira IAP, Schultz CL (2016) The “ $\chi$ ” of the Matter: Testing the Relationship between Paleoenvironments and Three Theropod Clades. PLoS ONE 11(2): e0147031. doi:10.1371/journal.pone.0147031

**Editor:** Faysal Bibi, Museum für Naturkunde, GERMANY

**Received:** June 16, 2015

**Accepted:** December 28, 2015

**Published:** February 1, 2016

**Copyright:** © 2016 Sales et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

**Data Availability Statement:** All relevant data are within the paper and its Supporting Information files.

**Funding:** This work was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Ph.D. scholarship, grant number 141268/2013-1 MAFS.

**Competing Interests:** The authors have declared that no competing interests exist.

## Introduction

Paleontology, as a science which deals with ancient life, was never solely a descriptive activity; therefore, some attempts to “resurrect” extinct organisms can be found since its earliest days. This task must rely on empirical evidence, comparisons with modern analogues, and bio-mechanical modeling [1], along with methodological frameworks, like the Extant Phylogenetic Bracket [2], and new technologies, like computed tomography and isotopic analyses [3–8]. In this regard, dinosaurs are common targets of these approaches and they are undeniably good examples of the turnovers of ideas and (mis)conceptions about the way the ancient ecosystems have been seen [9].

Solving the puzzle of dinosaur paleoecology also requires investigations on their spatial niche, which are relatively few in number when compared with, for example, works focusing on diet and feeding habits, even though some studies focusing on the latter may also encompass the former [5, 10, 11]. In general, this kind of inference is scattered among anatomical and morphological statements and arises from more restricted or qualitative assessments of the patterns of the fossil record [9, 11–15]. Butler and Barrett [15] designed a simple but logical way of testing the relationships between paleoenvironments and Cretaceous herbivorous dinosaur taxa. They first collected occurrence data of all these taxa and classified them by their respective paleoenvironments, i.e., terrestrial, coastal, and marine. Then, the Chi-square tests were used to identify associations between clades and paleoenvironments. Thus, they were able to corroborate previous hypotheses of overrepresentation of nodosaurid ankylosaurs and hadrosaurid ornithomimids in marine sediments [12, 13], whilst they also found that marginocephalians, ankylosaurid ankylosaurs, sauropods, and supposedly herbivorous theropods were positively associated with terrestrial paleoenvironments.

Spinosaurid theropods are another dinosaur taxon for which there are hypotheses linking them to particular habitats. Their crocodile-like skulls along with evidence from gut contents, histological thin sections and isotopic data seem to corroborate an inferred semi-aquatic lifestyle (e.g., [7, 16–21]) and, for some, it may also indicate or be related to a possible preference for marginal and coastal habitats [19, 21]. This sort of conception is not present only in scientific literature, but also in the popular view regarding these animals, fed by documentary shows, some of which also proposing a linkage between the extinction of these animals and the loss of their habitats due to the rise of sea levels during the beginning of the Late Cretaceous [22].

If there is a positive association between spinosaurs and any sort of paleoenvironment in comparison with other theropod taxa, the approach mentioned above is supposed to be able to identify it. Thus, here we present the results of such a test. In addition to spinosaurid theropods, we included in this analysis two other taxa, Abelisauridae and Carcharodontosauridae. We chose them because: 1) they are theropod taxa generally regarded as inhabiting terrestrial settings; 2) they are the less inclusive medium to large-bodied theropod clades with some specimens found in the same formations of spinosaurs, which *may* indicate some level of sympatry among them (e.g., [20, 23–26]); and 3) they are related to the episode of faunal turnover in Gondwana during the Late Cretaceous, mirrored by the one in North America: spinosaurids and carcharodontosaurids went extinct, whilst abelisaurids became the top predators [27–30]. Dealing with a smaller number of occurrences than Butler and Barrett [15] also enabled us to take into account the effects of other variables as explained below.

## Material and Methods

### Compilation and classification of occurrences

The worldwide occurrences of Abelisauridae, Carcharodontosauridae, and Spinosauridae were compiled consulting the Paleobiology Database (PaleoDB) through the Fossilworks webpage (see [S1 Appendix](#) for further details) as the primary source of such data. The occurrences listed therein were later compared to the literature in order to evaluate their validity (e.g., [31]). Hence, we were able to both remove and add occurrences to the PaleoDB list for this analysis. The removal of an occurrence was performed when the references listed by the PaleoDB in fact did not indicate the presence of a particular taxon, neither did any additional reference. We also removed from our analysis those occurrences based on footprints, as they are not diagnostic for any large-bodied theropod clade of our interest. On the other hand, we added occurrences when we found references that were not present in the PaleoDB. This was especially the

case of recent papers, so we took into account references published until December 31, 2014. As some occurrences of the PaleoDB were based also on conference abstracts and other scientific meeting papers, we also included this kind of reference when they were not listed by the PaleoDB. However, all occurrences based on this type of publications were considered as dubious (see below).

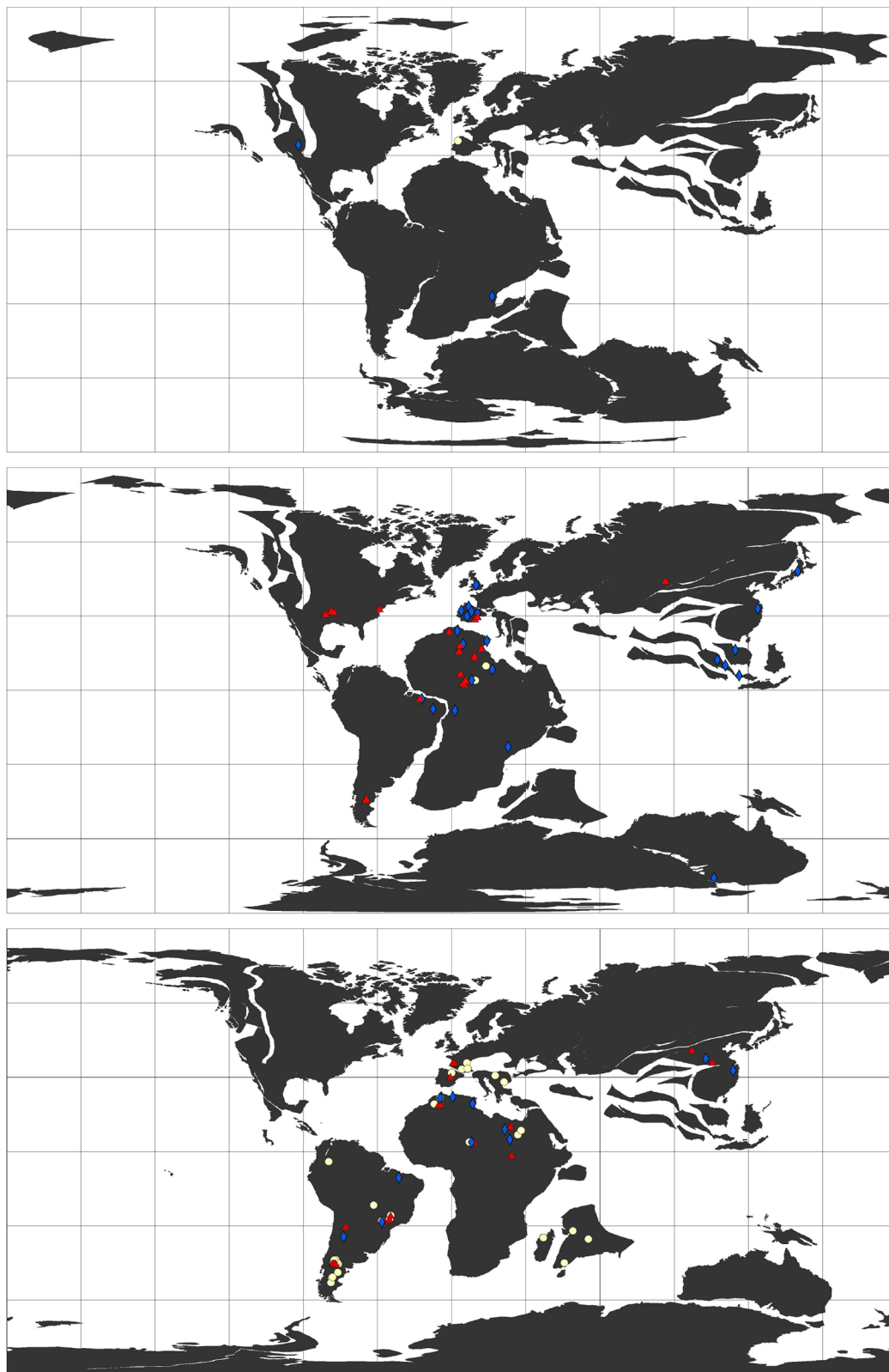
We compiled a total of 198 localities ([Fig 1](#); [S1 Dataset](#)), some of which representing the occurrence of only one of the taxa mentioned above, while others were shared by two or all three families. Spinosauridae had the greatest number of occurrences (82), followed by Abelisauridae (72), and then Carcharodontosauridae (66). These occurrences were then classified according to the following broad paleoenvironmental categories proposed by Butler and Barrett [15]: terrestrial (166), coastal (25), and marine (7). In order to do this, the localities were checked for stratigraphic, sedimentologic, and paleoenvironmental studies. Although the PaleoDB represented the main basis of our dataset, our classification regarding the paleoenvironments differed partially (see details ahead) from that of the PaleoDB and also from that of Butler and Barrett [15] for those localities listed by them and shared with our study.

Although Butler and Barrett [15] mentioned that some of their results were not easily explained by taphonomy or by selective transportation, they did not use any taphonomic parameter other than the body plan of the analyzed taxa and this was performed only as a qualitative assessment. However, as already historically observed by Sternberg [12], preferences for particular habitats should have had implications over the fossil record, with those taxa which inhabited closer to the depositional environment having a more complete and better preserved fossil record than that of taxa which inhabited further [33–35]. So, in order to take this issue into account as far as it was possible regarding our dataset, we also divided the occurrences in two broad taphonomic categories: category 1, formed by those occurrences based on records *including* cranial and/or postcranial remains found (semi)articulated or associated; and category 2, corresponding *solely* to those occurrences with records of isolated and fragmentary materials (see [S1 Dataset](#)). It is the assumption of the present analysis that these broad categories are more related to transportation than to other factors like anatomical peculiarities, especially where two or more taxa were found together and present different fossil records with respect to completeness, because abelisaurids, carcharodontosaurids, and spinosaurids have generally similar body plans and overlap in size. However, some references just pointed the occurrence of a taxon in a given locality without detailing its fossil record. Those cases were considered as dubious (see below) and also excluded specifically from analyses of broad taphonomic categories.

## Problematic occurrences

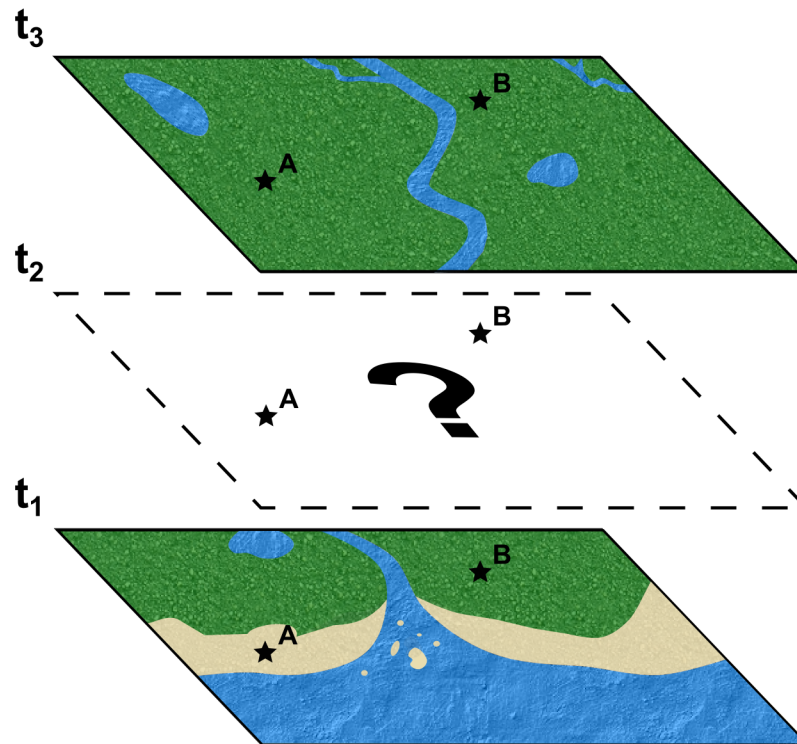
Now, it may be appropriate to specify the concept of “occurrence”. Butler and Barrett [15] defined it as “the presence of a particular taxon at a particular locality”. In this work, an occurrence is the presence of a particular taxon at a particular locality and *time*. Although, in most cases, Butler and Barrett’s [15] concept of occurrence is, in practice, also specific regarding time, there are occasions in which it is not true. For instance, this is the case of the occurrence of Spinosauridae in the Late Jurassic of Tanzania. For the PaleoDB the presence of two isolated teeth attributable to spinosaurids is counted as a single occurrence. However, as Buffetaut [36] indicated that they come from different stratigraphic levels with distinct ages, we consider each tooth as a single occurrence, so in our dataset there are two occurrences of spinosaurids in Tanzania ([S1 Dataset](#)). We adopted the same procedure whenever possible.

This leads to other questions. For instance, what about two localities that belonged to the same paleoenvironment? If they are counted individually we may be overestimating the



**Fig 1. Global occurrences of Abelisauridae (white circles), Carcharodontosauridae (red lozenges), and Spinosauridae (blue triangles).** From top to bottom: Late Jurassic, Early Cretaceous, and Late Cretaceous paleomaps. For the paleogeographic reconstructions and plotting the occurrences it was used the software Point Tracker [32].

doi:10.1371/journal.pone.0147031.g001



**Fig 2. Schematic illustration of the concept of possibly paralogous occurrences.** Consider two distinct localities A and B indicated by dark stars. In a given time  $t_1$ , A and B are placed in distinct paleoenvironments, coastal and terrestrial, respectively. However, in  $t_3$ , A and B are part of the same broad ecosystem, so counting these localities as distinct occurrences leads to the overrepresentation of a particular fossil taxon, present in both localities, in this paleoenvironment within the dataset. Thus, distinct localities and occurrences pertaining to the same stratigraphic units and ages and classified as the same broad paleoenvironment are considered as possibly paralogous occurrences. Also, locality B is part of terrestrial paleoecosystems in both  $t_1$  and  $t_3$ . However, as usual, the sedimentary and, consequently, the fossil records may be fragmentary and doubtful ( $t_2$ ), so it is not possible to track the entire paleoenvironmental history of locality B and, hence, be sure if it represents the same paleoenvironment in  $t_1$  and  $t_3$ .

doi:10.1371/journal.pone.0147031.g002

presence of a particular taxon in a particular environment (Fig 2). We called these occurrences as “possibly paralogous occurrences”. Although possibly paralogous occurrences encompass mainly localities which pertain to the same geological formation and are close to each other, clearly it will not be the case for close localities classified as different paleoenvironments, i.e., terrestrial and coastal, terrestrial and marine, or coastal and marine (Fig 2). For practical purposes, we considered all occurrences pertaining to the same stratigraphic unit and age that are attributable to the same broad paleoenvironmental category as possibly paralogous occurrences (S1 Dataset). Distinct fossils coming from close localities, but lacking detailed stratigraphic data were also considered as possibly paralogous occurrences.

Questions may arise regarding the possibility of occurrences also being paralogous in relation to time. This possibility is real because one paleoenvironment might have existed for a time long enough to be represented in different stratigraphic levels. However, keeping in mind that the sedimentation is rather episodic and that there are many gaps in the stratigraphic sequence, it may be argued that it is not possible to rule out the hypothesis of these same paleoenvironments being temporally unrelated and distinct from each other (Fig 2). Due to the virtual impossibility of evaluating all of these parameters and that many sedimentary deposits



lack a detailed stratigraphic analysis, we limited the concept of paralogy to the criteria mentioned in the previous paragraph.

Another issue that pervades this kind of analysis is the taxonomic one: different authors, different taxonomic attributions. We followed recent taxonomic reviews and phylogenies for our taxonomic assignments (e.g., [37–39]). However, different assignments are sometimes symptomatic of the fragmentary nature of the fossil record. Furthermore, some occurrences listed in the PaleoDB are based on references that did not figure the material attributed to a particular taxon. This was the case of some complete papers and abstracts published in some annals (e.g., [40–44]). These occurrences were considered as dubious. Again, for practical purposes, those occurrences based on a single tooth, which correspond to a relevant portion of our dataset, were also kept as dubious (e.g., [45–48]). One special case is that of the post-Cenomanian Brazilian occurrences of carcharodontosaurids. Due to their questioned identities because of temporal unconformity with other global occurrences, they were also considered as dubious. All dubious occurrences are indicated in [S1 Dataset](#).

There are practical implications when considering some occurrences as possibly paralogous and/or dubious. As detailed below, we performed statistical tests including and excluding those kinds of problematic occurrences. So, when two or more occurrences were considered as possibly paralogous, they were counted only once for the tests excluding paralogy, a procedure we called as “synonymization of occurrences”. When the paralogy was between valid and dubious occurrences, the occurrence resulted from the synonymization procedure was no longer considered as dubious. Also, when the paralogy was between those pertaining to different taphonomic categories, the combined occurrences were included in category 1 after being synonymized. In short, the number of occurrences analyzed by the tests excluding both paralogous and dubious ones was not simply their total number minus the number of both possible paralogies and dubious records, especially when considering the taphonomic categories (see below).

## The statistical tests

Butler and Barrett [15] used the Chi-square tests to identify significant associations between herbivorous dinosaur clades and each type of paleoenvironment. As stated by them, a positive or negative association obtained for a given taxon does not have to do with it being only or never found in that environment, respectively. Actually, it means that this taxon has a greater or fewer number of occurrences in a certain environment than expected if all taxa are assumed to be distributed evenly across all environments. On the other hand, the absence of a significant association between a taxon and a paleoenvironment suggests that the number of its occurrences is within the range predicted by probability models.

The statistical treatment of each paleoenvironment separately deserves some consideration. This sort of test is based on a table of several lines (according to the number of taxa) and one column (a particular paleoenvironment). Thus, in practice, this means that the way the expected value for the occurrences of each taxon in this particular environment is calculated is a simple division of all occurrences in that paleoenvironment by the number of taxa. So, this approach does not exactly take into account the fact of some taxa being more widespread distributed than others. The same reasoning is applicable for the tests we performed here regarding the taphonomic categories, as there is no logical basis for inferring the same expected value of occurrences for each category within each paleoenvironment—clearly, the number of occurrences based on isolated materials is greater than that of more complete records as it is expected.

As our study was partially based on Butler and Barrett’s [15] approach, we performed the same tests with Abelisauridae, Carcharodontosauridae, and Spinosauridae, including analysis

**Table 1. Different datasets of occurrences.**

Taxon or Period	Taphonomic Category or Epoch	Dataset I		Dataset II		Dataset III		Dataset IV	
		C	T	C	T	C	T	C	T
Abeli. (72)	1	1	26	1	12	1	24	1	11
	2	2	37	2	13	1	29	1	8
	Not specified	0	0	0	0	0	0	0	0
Carch. (66)	1	0	15	0	11	0	15	0	10
	2	9	41	6	20	5	27	5	13
	Not specified	1	0	1	0	0	0	0	0
Spino. (82)	1	6	12	3	10	5	10	3	8
	2	8	52	7	20	4	32	4	13
	Not specified	2	1	1	1	0	0	0	0
Cretaceous (194)	Early	14	77	9	34	10	54	8	27
	Late	8	88	4	36	3	74	3	28

C and T refer to the coastal and terrestrial paleoenvironmental categories, respectively, while taxa are indicated by Abeli. (Abelisauridae), Carch. (Carcharodontosauridae), and Spino. (Spinosauridae). On the other hand, taphonomic categories are indicated by their respective numbers except for those occurrences lacking data about the nature of their fossil record, whose taphonomic categories were considered as not specified. Within brackets is the total number of occurrences of each taxon or period.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.t001

of the taphonomic categories, using the software R version 3.1.1 [49]. After the compilation of all occurrences, we excluded those in marine environments due to their very low number (Tables 1, 2 and 4). However, in order to reduce the problems cited in the last paragraph regarding the expected values of different taxa and our broad taphonomic categories, we used two additional approaches. The first of them was performing tests with more than one environment at the same time (Tables 3 and 5), because adding a new column, i.e., a new paleoenvironment, changed the way the expected value was calculated. In contingency tables with more than one line and more than one column, the expected value for each cell is calculated in terms of probability—the expected value of each cell is the chance of a sample pertaining to the same line of the cell multiplied by the chance of a sample pertaining to the same column of the cell and the total number of samples or observations [50]. The second approach was testing the relationship between taphonomic categories and paleoenvironments for each taxon separately

**Table 2. Results of Chi-square Test 1 as presented by software R.**

Test 1	Dataset I		Dataset II		Dataset III		Dataset IV	
	C	T	C	T	C	T	C	T
Abeli.	-	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Carch.	+	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Spino.	+	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
$\chi^2$	8.7586	0.7283	4.5714	0.8276	4.625	1.7664	2.7143	0.381
p-value	0.01253*	0.6948	0.1017	0.6611	0.09901	0.4135	0.2894 <sup>‡</sup>	0.8266

C and T refer to the coastal and terrestrial paleoenvironmental categories, respectively, while taxa are indicated by Abeli. (Abelisauridae), Carch. (Carcharodontosauridae), and Spino. (Spinosauridae). Positive, negative or lack of any association are signaled by +, -, and n/a, respectively. For the residual analysis values that indicate the type of association see [S1 File](#).

\* Significant p-value.

<sup>‡</sup> p-value obtained in Chi-square test using the Monte Carlo analysis.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.t002

**Table 3. Results of Chi-square Test 2 as presented by software R.**

Test 2	Dataset I		Dataset II		Dataset III		Dataset IV	
	C	T	C	T	C	T	C	T
Abeli.	-	+	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Carch.	+	-	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Spino.	+	-	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
$\chi^2$	7.3431	2.6081	5.5498	1.9352				
p-value	0.02544*	0.2714	0.07246 <sup>‡</sup>	0.4308 <sup>‡</sup>				

C and T refer to the coastal and terrestrial paleoenvironmental categories, respectively, while taxa are indicated by Abeli. (Abelisauridae), Carch. (Carcharodontosauridae), and Spino. (Spinosauridae). Positive, negative or lack of any association are signaled by +, -, and n/a, respectively. For the residual analysis values that indicate the type of association see [S1 File](#).

\* Significant p-value.

<sup>‡</sup> p-value obtained in Chi-square test using the Monte Carlo analysis.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.t003

(Tables 6–8). In this case in particular, our contingency tables were 2x2 (two taphonomic x two paleoenvironmental categories), so we used Fisher’s exact test in addition to the Chi-square tests as a supplementary source of corroboration (or refutation) of the results obtained. As most taxa of this study are Cretaceous in age, we also verified the relation between paleoenvironmental categories and epochs, i.e., Early Cretaceous and Late Cretaceous (Table 9). We excluded the Jurassic occurrences only from this analysis in particular for the same reasons for the exclusion of marine occurrences—the very low number.

Each test was performed four times with different datasets regarding the problematic occurrences: 1) “dataset I”, composed by all occurrences; 2) “dataset II”, with possibly paralogous occurrences synonymized; 3) “dataset III”, which lacked the dubious occurrences; 4) “dataset IV”, which excluded the dubious occurrences and contained all possibly paralogous occurrences synonymized (Table 1). These dataset are very different in relation to the number of occurrences. With the exception of the analysis with the Fisher’s exact test, in those cases where the software R presented a warning message for the results, we repeated the Chi-square

**Table 4. Results of Chi-square Test 3 as presented by software R.**

Test 3	Dataset I		Dataset II		Dataset III		Dataset IV	
	C	T	C	T	C	T	C	T
Abeli. 1	-	-	-	n/a	n/a	+	n/a	n/a
Abeli. 2	-	+	-	n/a	n/a	+	n/a	n/a
Carch. 1	-	-	-	n/a	n/a	-	n/a	n/a
Carch. 2	+	+	+	n/a	n/a	+	n/a	n/a
Spino. 1	+	-	-	n/a	n/a	-	n/a	n/a
Spino. 2	+	+	+	n/a	n/a	+	n/a	n/a
$\chi^2$	16.9231	39.918	12.2632	7.0698	9.5	16.0657	8.2857	2.4286
p-value	0.0065* <sup>‡</sup>	1.55E-07*	0.03698* <sup>‡</sup>	0.2155	0.09845 <sup>‡</sup>	0.006659*	0.1554 <sup>‡</sup>	0.7872

C and T refer to the coastal and terrestrial paleoenvironmental categories, respectively, while taxa are indicated by Abeli. (Abelisauridae), Carch. (Carcharodontosauridae), and Spino. (Spinosauridae). Numbers after the taxa represent the taphonomic categories. Positive, negative or lack of any association are signaled by +, -, and n/a, respectively. For the residual analysis values that indicate the type of association see [S1 File](#).

\* Significant p-value.

<sup>‡</sup> p-value obtained in Chi-square test using the Monte Carlo analysis.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.t004

**Table 5. Results of Chi-square Test 4 as presented by software R.**

Test 4	Dataset I		Dataset II		Dataset III		Dataset IV	
	C	T	C	T	C	T	C	T
Abeli. 1	-	+	n/a	n/a	-	+	n/a	n/a
Abeli. 2	-	+	n/a	n/a	-	+	n/a	n/a
Carch. 1	-	+	n/a	n/a	-	+	n/a	n/a
Carch. 2	+	-	n/a	n/a	+	-	n/a	n/a
Spino. 1	+	-	n/a	n/a	+	-	n/a	n/a
Spino. 2	+	-	n/a	n/a	+	-	n/a	n/a
$\chi^2$	14.6137	5.3791	13.8029	5.3592				
p-value	0.01249* <sup>‡</sup>	0.3923 <sup>‡</sup>	0.01549* <sup>‡</sup>	0.3758 <sup>‡</sup>				

C and T refer to the coastal and terrestrial paleoenvironmental categories, respectively, while taxa are indicated by Abeli. (Abelisauridae), Carch. (Carcharodontosauridae), and Spino. (Spinosauridae). Numbers after the taxa represent the taphonomic categories. Positive, negative or lack of any association are signalized by +, -, and n/a, respectively. For the residual analysis values that indicate the type of association see [S1 File](#).

\* Significant p-value.

<sup>‡</sup> p-value obtained in Chi-square test using the Monte Carlo analysis.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.t005

test choosing the option for the Monte Carlo analysis. The latter is a general term that refers to tests that employ random numbers usually in the form of a computer model (or simulation). The Monte Carlo significance test procedures consist in the comparison between the observed data and random samples generated in accordance with the hypothesis being tested [51]. In other words, we used this method to produce a reference distribution, based on randomly generated samples, which had the same size as the originally tested sample, in order to compute p-values when the Chi-square test requirements were not satisfied. For that, we adopted the R software default parameters [52], which follow Patefield [53]. Finally, the indication of positive or negative associations was obtained by the residual analysis in the Chi-square tests.

As the new approaches applied here represented tests differing in some assumptions, they also tested different hypotheses. So, they are summarized in [S1 Table](#) according to the hypothesis they tested, the statistics applied (Chi-square or Fisher's), and the type of table of contingency. For a more practical reference to each test performed with a particular dataset, we will refer to them throughout the text as "test N<sup>F</sup>-X", where N is the number of the test, the superscript F indicates those analyses with Fisher's exact test whenever appropriate, and X is the Roman numeral indicative of the used dataset.

**Table 6. Results of Chi-square Test 5 as presented by software R.**

Test 5	Dataset I		Dataset II		Dataset III		Dataset IV	
	C	T	C	T	C	T	C	T
Abeli. 1	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Abeli. 2	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
$\chi^2$	0.0746	0.2317	0.0173	0.0461				
p-value	1 <sup>‡</sup>	1 <sup>‡</sup>	1 <sup>‡</sup>	1 <sup>‡</sup>				
Fischer's	0.71509	0.55326	1.20416	0.73856				
p-value	0.8003	0.8611	0.7071	0.8286				

C and T refer to the coastal and terrestrial paleoenvironmental categories, respectively. Numbers after Abeli. (Abelisauridae) represent the taphonomic categories. Positive, negative or lack of any association are signalized by +, -, and n/a, respectively. For the residual analysis values that indicate the type of association see [S1 File](#).

<sup>‡</sup> p-value obtained in Chi-square test using the Monte Carlo analysis.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.t006

**Table 7. Results of Chi-square Test 6 as presented by software R.**

Test 6	Dataset I		Dataset II		Dataset III		Dataset IV	
	C	T	C	T	C	T	C	T
<b>Carch. 1</b>	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
<b>Carch. 2</b>	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
$\chi^2$	3.1339	3.0298	2.6228	3.3816				
<b>p-value</b>	0.1054 <sup>‡</sup>	0.1669 <sup>‡</sup>	0.1599 <sup>‡</sup>	0.1329 <sup>‡</sup>				
<b>Fischer's</b>	0	0	0	0				
<b>p-value</b>	0.1033	0.1505	0.1617	0.1282				

C and T refer to the coastal and terrestrial paleoenvironmental categories, respectively. Numbers after Carch. (Carcharodontosauridae) represent the taphonomic categories. Positive, negative or lack of any association are signaled by +, -, and n/a, respectively. For the residual analysis values that indicate the type of association see [S1 File](#).

<sup>‡</sup> p-value obtained in Chi-square test using the Monte Carlo analysis.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.t007

## Results

The results are presented below for each test in particular and are summarized in the following tables and [S1 File](#).

### Test 1: Taxa and each paleoenvironment separately

Test 1 was performed for each paleoenvironment in particular ([Table 2](#)). Regarding the coastal paleoenvironments, only the Chi-square test based on all occurrences, i.e., dataset I (test 1-I), was significant, with a p-value less than 0.05, so rejecting  $H_0$  and accepting  $H_1$  –taxa and paleoenvironments are not independent variables. The Chi-square test also showed a positive association between this paleoenvironment and both carcharodontosaurids and spinosaurids, while there was a negative association with abelisaurids. All the other tests, however, obtained p-values greater than 0.05, so they do not reject  $H_0$  –taxa and paleoenvironments were independent variables and the distribution did not differ significantly from that expected by chance.

On the other hand, all tests for the terrestrial paleoenvironments obtained p-values greater than 0.05, so all of them failed to reject  $H_0$  –the faunal composition in terrestrial paleoenvironments did not differ significantly from that predicted by simple probability models.

**Table 8. Results of Chi-square Test 7 as presented by software R.**

Test 7	Dataset I		Dataset II		Dataset III		Dataset IV	
	C	T	C	T	C	T	C	T
<b>Spino. 1</b>	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
<b>Spino. 2</b>	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
$\chi^2$	3.7607	0.038	3.5979	0.0499				
<b>p-value</b>	0.08196 <sup>‡</sup>	0.8455 <sup>‡</sup>	0.09645 <sup>‡</sup>	1 <sup>‡</sup>				
<b>Fischer's</b>	3.19102	0.86042	3.8733	1.21006				
<b>p-value</b>	0.07777	0.5857	0.1022	0.7505				

C and T refer to the coastal and terrestrial paleoenvironmental categories, respectively. Numbers after Spino. (Spinosauridae) represent the taphonomic categories. Positive, negative or lack of any association are signaled by +, -, and n/a, respectively. For the residual analysis values that indicate the type of association see [S1 File](#).

<sup>‡</sup> p-value obtained in Chi-square test using the Monte Carlo analysis.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.t008

**Table 9. Results of Chi-square Test 8 as presented by software R.**

Test 8	Dataset I		Dataset II		Dataset III		Dataset IV	
	C	T	C	T	C	T	C	T
Early Cretaceous	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
Late Cretaceous	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a	n/a
$\chi^2$	2.2376	5.7445	1.8742	2.056				
p-value	0.1347	0.01654*	0.171	0.1516				
Fischer's	1.99268	4.52091	2.35822	2.72479				
p-value	0.1739	0.02031*	0.231	0.1955				

C and T refer to the coastal and terrestrial paleoenvironmental categories, respectively. Positive, negative or lack of any association are signaled by +, -, and n/a, respectively. For the residual analysis values that indicate the type of association see [S1 File](#).

\* Significant p-value.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.t009

### Test 2: Taxa and both paleoenvironments simultaneously

This test took into account both paleoenvironments simultaneously and only test 2-I obtained a p-value less than 0.05, i.e.,  $H_0$  was rejected ([Table 3](#)). In this case the Chi-square test found a positive association between coastal paleoenvironments and both Carcharodontosauridae and Spinosauridae, but a negative one between it and Abelisauridae. However, regarding the terrestrial paleoenvironments, the result was the contrary of the coastal settings: there was a positive association between terrestrial environments and Abelisauridae and a negative one between this environment and both Carcharodontosauridae and Spinosauridae.

### Test 3: Taphonomic categories and each paleoenvironment separately

Here, all tests dealing with coastal occurrences were implemented with Monte Carlo analysis ([Table 4](#)). Only tests 3-I and 3-II were significant (p-value less than 0.05), so rejecting  $H_0$ , and they both showed a negative association between this paleoenvironment and taphonomic categories 1 and 2 of Abelisauridae and category 1 of Carcharodontosauridae, whilst it found a

**Table 10. Concordance among tests with significant p-values.**

Tests	1-I (C)	2-I	3-I (C)	3-I (T)	3-II (C)	3-III (T)	4-I	4-III
1-I (C)	x	3/3	x	x	x	x	x	x
2-I	3/3	x	x	x	x	x	x	x
3-I (C)	x	x	x	x	5/6	x	6/6	6/6
3-I (T)	x	x	x	x	x	5/6	2/6	2/6
3-II (C)	x	x	5/6	x	x	x	5/6	5/6
3-III (T)	x	x	x	5/6	x	x	3/6	3/6
4-I	x	x	6/6	2/6	5/6	3/6	x	12/12
4-III	x	x	6/6	2/6	5/6	3/6	12/12	x

C and T refer to paleoenvironments tested alone by tests 1 and 3. The degree of concordance or discordance are indicated by the number of similar associations found by two significant tests in relation to the total number of possible associations tested in common by them. Only tests with similar hypothesis (see [S1 Table](#)) were compared and when the comparison was not suitable it was indicated by the letter x. Tests with insignificant results were not included due to their promptly recognized agreement among them and disagreement with tests with significant results. As mentioned in the text, all Fisher's exact tests are also concordant with Chi-square tests for the same datasets, as all of them obtained insignificant p-values, so they were not also included here.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.t010

positive association with taphonomic category 2 of Carcharodontosauridae and category 2 of Spinosauridae. Regarding category 1 of Spinosauridae, tests obtained different results: 3-I found a positive relationship with coastal paleoenvironments and 3-II, a negative one.

With respect to the terrestrial paleoenvironments, none of the tests needed the Monte Carlo implementation and only tests 3-II and 3-IV obtained p-values greater than 0.05, so failing to reject  $H_0$ . Those significant tests, i.e., rejecting  $H_0$  and accepting  $H_1$ , obtained different associations between taphonomic categories and terrestrial paleoenvironments. Test 3-I showed a negative association between taphonomic category 1 of all taxa and the paleoenvironment and a positive association for taphonomic category 2 of all taxa. However, with the exclusion solely of dubious occurrences (test 3-III), negative associations were found only between taphonomic category 1 of both Carcharodontosauridae and Spinosauridae and terrestrial paleoenvironments, whereas all other associations were positive.

#### Test 4: Taphonomic categories and both paleoenvironments simultaneously

Test 4 was analogous to test 2, but evaluating taphonomic categories (Table 5). Here, only tests 4-1 and 4-III obtained significant results, hence rejecting  $H_0$  and pointing to a non-random relationship (association) between paleoenvironmental and taphonomic categories. Both significant tests had similar results: coastal paleoenvironments were only positively associated with taphonomic category 2 of Carcharodontosauridae and both categories of Spinosauridae, while the other categories were negatively associated with it; and, terrestrial paleoenvironments were only negatively associated with taphonomic category 2 of Carcharodontosauridae and both categories of Spinosauridae, whilst the other categories were positively associated with it.

#### Tests 5 and 5<sup>F</sup>: Abelisaurid taphonomic categories and both paleoenvironments simultaneously

The Chi-square tests implemented with the Monte Carlo analysis found no significant result for all datasets, which did not reject  $H_0$ , i.e., the taphonomic categories of Abelisauridae were randomly distributed within both coastal and terrestrial paleoenvironments (Table 6).

Regarding Fisher's exact tests (tests 5<sup>F</sup>), all tests obtained p-values greater than 0.05, thus not rejecting  $H_0$ , being similar to the results of test 5.

#### Tests 6 and 6<sup>F</sup>: Carcharodontosaurid taphonomic categories and both paleoenvironments simultaneously

Tests 6 for all datasets did not have significant results (Table 7). Thus,  $H_0$  is still held as valid, which means that taphonomic categories of Carcharodontosauridae and coastal and terrestrial paleoenvironments are independent variables.

With respect to tests 6<sup>F</sup>, all p-values obtained were also greater than 0.05, being not significant and, hence, similar to the results mentioned above.

#### Tests 7 and 7<sup>F</sup>: Spinosaurid taphonomic categories and both paleoenvironments simultaneously

Again, all Chi-square tests required the Monte Carlo analysis, but none of them was able to find a significant result, thus not rejecting  $H_0$  and suggesting a random association between taphonomic categories of Spinosauridae and both paleoenvironments (Table 8). These results were corroborated by the Fisher's exact tests, which also found only insignificant p-values.

## Tests 8 and 8<sup>F</sup>: Cretaceous epochs and both paleoenvironments simultaneously

Tests 8, in general, obtained p-values greater than 0.05, so not being significant and failing to reject  $H_0$  (Table 9). This suggests that paleoenvironmental categories are randomly distributed throughout the Cretaceous epochs. Only test 8-II recovered p-values less than 0.05 and showed positive associations between coastal paleoenvironments and the Early Cretaceous epoch and between terrestrial paleoenvironments and the Late Cretaceous epoch. It also found a negative association between coastal paleoenvironments and the Late Cretaceous epoch and between terrestrial paleoenvironments and the Early Cretaceous epoch.

Tests 8<sup>F</sup> are similar to tests 8 when comparing the results. In general, they also obtained non-significant results, so failing to reject  $H_0$ . Moreover, only test 8<sup>F</sup>-II presented a p-value less than 0.05, and, hence, suggests a non-random relationship between Cretaceous epochs and the compiled number of paleoenvironmental categories.

## Discussion

Keeping in mind the different hypotheses and types of contingency tables, we performed eight different sets of tests, each one possessing its own assumptions (S1 Table). So, it is not surprising to find somehow different (and sometimes contrasting) results (Table 10 and Fig 3). Moreover, these tests were supposed to show only if there was or not any non-random relationship between the variables under consideration. In other words, the nature and causes of the presence or absence of non-random relationships are essentially interpretative and require caution to be inferred, especially when the results were divergent. Thus, in order to better compare and discuss our results, this section is divided according to the different aspects we cover both directly and indirectly. When different tests are more similar in their results, we can be more confident about the inferences, while the contrary implies a lower degree of confidence.

### The implementation of Chi-square tests with the Monte Carlo analysis

We performed Chi-square tests with the Monte Carlo analysis whenever necessary, i.e., in the cases of warning messages given by the software R. To evaluate the reliability of the results obtained with this implementation it is necessary to compare them with the results of other independent approaches, which is the case for tests 5, 5<sup>F</sup>, 6, 6<sup>F</sup>, 7, 7<sup>F</sup>, 8 and 8<sup>F</sup>. In those tests, all contingency tables contained two lines and two columns, and for this type of table Fisher's exact tests are generally supposed to be the most appropriate statistical analysis [50]. In all of them, Chi-square and Fisher's approaches obtained similar results for the same datasets regarding their statistical significance (or not) (Tables 6, 7, 8, and 9, and S1 File). We consider this as evidence that the Monte Carlo implementation worked well in the sense of not providing unreal significant or non-significant results.

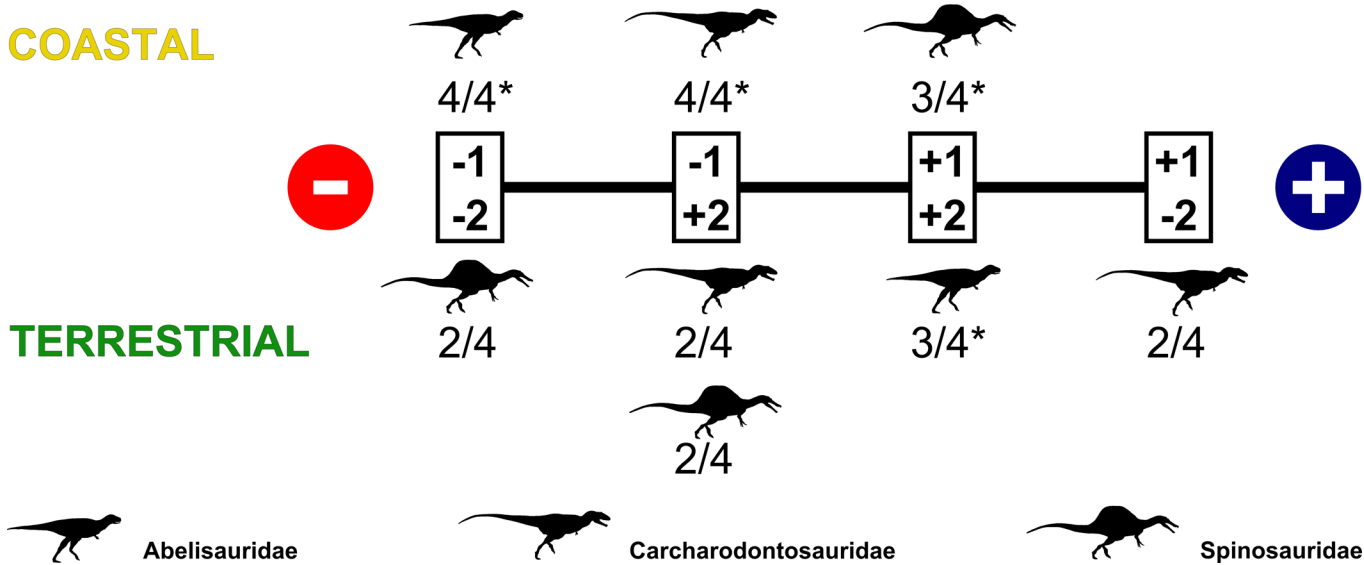
### Effects of problematic occurrences over the different results

Problematic occurrences encompass both possibly paralogous and dubious occurrences. The exclusion of one of these types of occurrences or both was responsible for obtaining different results. This was particularly true for the exclusion of possibly paralogous occurrences (i.e., the synonymization of possibly paralogous occurrences), which was performed in order to diminish possibly untrue overrepresentation of a given taxon in a given environment. Abelisauridae and Spinosauridae were the taxa most affected by this procedure in the sense of obtaining different results when varying the dataset for the tests, the implications of which will be discussed below. The synonymization of possibly paralogous occurrences seemed to affect Abelisauridae



COASTAL

TERRESTRIAL



**Fig 3. Most frequent associations found between taphonomic categories of each taxon and paleoenvironments in significant tests (3-I, 3-II only for coastal paleoenvironments, 3-III only for terrestrial paleoenvironments, 4-I, and 4-III).** The minus and plus signs inside the circles indicate decreasing and increasing trends regarding associations with a particular paleoenvironment, respectively. The rectangles encompass all possible combinations among taphonomic categories and types of association (if negative or positive), which are represented by the numbers and associated signs, respectively. The condition represented by a positively associated category 1 and a negatively associated category 2 (the rightmost rectangle) are closer to an ideal scenario than a real one with respect to the fossil record, as occurrences based on fragmentary records are in general more numerous than those based on more complete specimens. The fractions below the body icons represent the number of times that a given taxon obtained a particular association with a given paleoenvironment (numerator) in relation to the total number of analyses testing this same relationship (denominator). Only associations with a ratio equal or greater than 0.5 are shown, with an asterisk indicating the latter ones.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.g003

especially in tests 3 for terrestrial environments. For instance, we gathered 24 abelisaurid occurrences in Madagascar, but all of them pertain to the Maevarano Formation and are close enough to be considered as only one occurrence after the synonymization procedure (see [S1 Dataset](#)). On the other hand, the synonymization procedure seemed to affect Spinosauridae especially in tests 3 for coastal settings. Indeed, with respect to paleoenvironments, the coastal ones are those that suffered the greatest relative loss of occurrences by removing the problematic ones and this is clearly exemplified by the results of tests 1, 2, 3, and 4, which in general required the Monte Carlo analysis ([Table 2–5](#) and [S1 File](#)).

Ideally, the dataset IV was supposed to be the most reliable one for statistical purposes. However, due to the removal of a considerable amount of occurrences, all tests based on it are non-significant and so their results must be seen from a relatively skeptical and comparative point of view instead of considering it alone as providing the most reliable results. We believe that further records along with new findings in the localities listed in this work will reduce the effects of the removal of problematic occurrences over the significance of the results.

### The distribution of paleoenvironments throughout the Cretaceous epochs

Considering the Early and the Late Cretaceous as distinct epochs, we found (except for tests 8-II and 8<sup>F</sup>-II) a random distribution of both coastal and terrestrial paleoenvironments throughout the period. For instance, this implies that the results for Abelisauridae, which had more occurrences in the Late Cretaceous terrestrial paleoenvironments, were more due to the paleoecology of this taxon instead of an uneven distribution of compiled occurrences classified as terrestrial across Cretaceous epochs, which was not the case.

The significant results obtained by tests 8-II and 8<sup>F</sup>-II may be due to the synonymization of paralogous occurrences especially concerning the coastal occurrences. This increased the weight of Early Cretaceous coastal occurrences within the overall period occurrences in relation to the other datasets, which is in accordance with its positive association found by the residual analysis ([S1 File](#)). Moreover, as none of the Chi-square test 8 required the Monte Carlo analysis, we interpret this as evidence of the reliability of the dataset IV for this test even with a smaller number of occurrences, which, as already mentioned, should be the most reliable dataset. So, tests 8-IV and 8<sup>F</sup>-IV must be the ones that hold the most persuasive results, indicating the lack of association between Cretaceous epochs and paleoenvironmental categories and being contrary to tests 8-II and 8<sup>F</sup>-II.

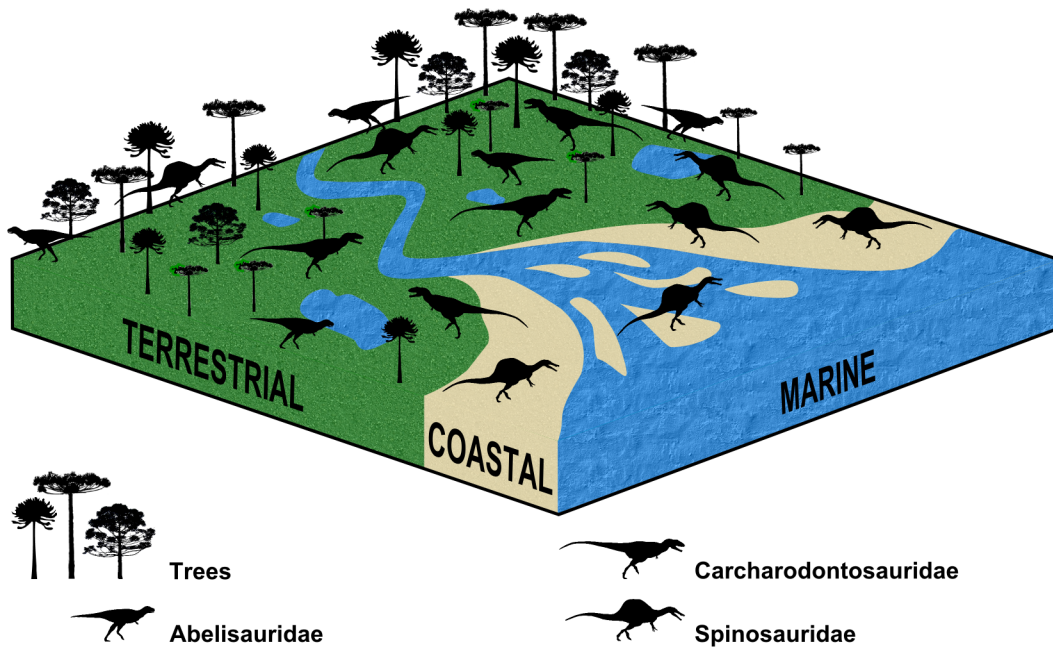
## Taxa and coastal paleoenvironments

As explained by Butler and Barrett [15], the concept of a taxon being positively and negatively associated with any paleoenvironment is relative to the other taxa sampled. In light of this, tests 1-I and 2-I found a negative association between Abelisauridae and coastal paleoenvironments, but also a positive one between this paleoenvironment and both Carcharodontosauridae and Spinosauridae. Tests with other datasets did not obtain significant results, probably due to the reduced number of occurrences in relation to dataset I. The significant result mentioned above could suggest that both carcharodontosaurids and spinosaurids were more distributed in coastal paleoenvironments than abelisaurids in a way that differed significantly from that predicted by simple probability models.

Nevertheless, test 3-I and 3-II showed that all taphonomic categories of Abelisauridae and category I of Carcharodontosauridae were negatively associated with coastal paleoenvironments, while category 2 of Carcharodontosauridae and Spinosauridae were positively associated. In addition, Test 3-I found a positive association also between category 1 of Spinosauridae and coastal areas. Tests 4-I and 4-III also obtained significant results, being similar to those of test 3-I ([Table 10](#)). These results suggest that, despite the number of occurrences of Carcharodontosauridae in coastal sediments being statistically more comparable to that of Spinosauridae than to Abelisauridae, the fossil record of carcharodontosaurids in this paleoenvironment is basically composed by fragmentary and isolated specimens, which points to a higher degree of transportation, whereas spinosaurids in coastal sediments are represented by more complete specimens, implying that they suffered significantly lower degrees of transportation ([Fig 3](#)). As the presence of fragmented and disarticulated fossil remains is more expected for distal sedimentary systems like deltas and coastal settings, which was the case for carcharodontosaurids and abelisaurids, the presence of articulated remains in these settings implies that spinosaurids were “truly” occupying coastal environments or at least habitats close by, while the other theropods in general had more inland habitats ([Fig 4](#)). It is likely that there were also some differences between abelisaurids and carcharodontosaurids, with the former inhabiting (or being more common in) even more inland areas than the latter, which could explain the negative association of category 2 of the abelisaurids and the positive one of category 2 of carcharodontosaurids with coastal paleoenvironments. If it was the case for species with overlapping geographic ranges, so abelisaurids and carcharodontosaurids might have been sympatric, but not exactly syntopic [11].

## Taxa and terrestrial paleoenvironments

Discussing the type of association between those taxa and terrestrial paleoenvironments is a more complicated issue given the different results for some of them. Test 1 obtained no significant result for all datasets, suggesting that no taxon was significantly more distributed in inland



**Fig 4. Schematic illustration of the spatial distribution of Abelisauridae, Carcharodontosauridae, and Spinosauridae throughout coastal and terrestrial paleoenvironments.** Spinosaurids seem to have been natural inhabitants of coastal settings, while terrestrial and more inland habitats were shared by them and both abelisaurids and carcharodontosaurids. Note that the number of body icons (not to scale) does not reflect perfectly the relative abundance of these taxa within each paleoenvironment.

doi:10.1371/journal.pone.0147031.g004

areas than the others. Here may be one of the few cases where results based on datasets II, III, and IV are more reliable, because the number of occurrences in this paleoenvironment were still high despite the exclusion of paralogous and dubious occurrences. Actually, considering the large number of possibly paralogous occurrences of Malagasy abelisaurids, it would be more cautious to base inferences on these datasets instead of only on dataset I as in the other tests mentioned above.

However, test 2 differed somehow from test 1. Test 2-I found a positive association between Abelisauridae and terrestrial paleoenvironments, whilst both Carcharodontosauridae and Spinosauridae were negatively associated with them. Test 2 with other datasets found no significant result. As test 2 took into account both coastal and terrestrial paleoenvironments, the non-significance of some results may be due to two different factors. The first one is the removal of problematic coastal occurrences, which may be responsible for not finding any positive or negative relationship of any taxa with coastal environments, as explained before. The second factor is that the synonymization of possibly paralogous occurrences made the number of occurrences in terrestrial environments of each taxon more similar in relation to the others, and, if this was the case, so observations made above for test 1 might be also valid for test 2. On the other hand, the significance of test 2-I may be more due to the coastal occurrences than exactly the number of terrestrial occurrences attributable for each clade.

Given the statements above, the comparisons between the results of tests 1 and 2 seem to point in general for the absence of any taxon significantly associated with terrestrial paleoenvironments, be it a positive or negative association. This makes sense when considering that abelisaurids and carcharodontosaurids were in general considered essentially terrestrial, and the positive association of the first and the negative association of the latter were possibly the result of the inflated number of Malagasy abelisaurid possibly paralogous occurrences in terrestrial sediments and the higher number of carcharodontosaurid occurrences in coastal areas, instead

of a more widespread distribution of abelisaurids in inland areas. An alternative is that abelisaurids, independently of being or not more widespread, could have been more numerous in inland habitats than carcharodontosaurids and this could have enhanced the potential for preserving more remains of the former in relation to the latter (and also spinosaurids; see below).

However, the fact that the occurrences of Spinosauridae in terrestrial paleoenvironments are not significantly different from those of Abelisauridae and Carcharodontosauridae may be somehow surprising, and understanding the real meaning of this result in particular requires a taphonomic approach. Test 3 found three different results. As already mentioned, the type of association between taphonomic categories of Abelisauridae and terrestrial paleoenvironments varies according to the dataset used (see the residual analysis in [S1 File](#)). On the other hand, where the results were significant (using datasets I and III), the association between taphonomic categories and this paleoenvironment were similar for both Carcharodontosauridae and Spinosauridae: category 1 being negatively associated and category 2 positively associated ([Table 4](#) and [Fig 3](#)). As these taphonomic categories are supposed to be related to transportation, these similarities between carcharodontosaurids and spinosaurids might suggest they occupied spatially inland habitats in a way more similar than usually depicted. This is also supported by tests 3-II and 3-IV, which found no significant association between terrestrial paleoenvironments and the taphonomic categories of any clade.

On the other hand, test 4 found positive associations between all categories of Abelisauridae and terrestrial sediments when the p-values were significant (using datasets I and III). It also obtained positive associations between the latter and category 1 of Carcharodontosauridae, while categories 2 of carcharodontosaurid and both taphonomic categories of Spinosauridae were negatively associated. These results contrast with those of test 3, suggesting distinct ways of occupation of inland habitats for carcharodontosaurids and spinosaurids ([Fig 3](#)). However, the observations made for test 2 also apply to test 4 with respect to the effects of few occurrences in coastal sediments especially for Abelisauridae and Carcharodontosauridae, as test 4 also analyzed both paleoenvironments simultaneously. For instance, all tests that included coastal occurrences of dataset I and analyzed all taxa simultaneously obtained significant p-values.

It may be now appropriate to take into consideration the results of tests 5, 5<sup>F</sup>, 6, 6<sup>F</sup>, 7, and 7<sup>F</sup>. As they analyzed each taxon in particular, they might reflect the statistical behavior of the taphonomic categories in relation to each paleoenvironment without the interference of the number of occurrences of other taxa. All tests had non-significant results. This could be a consequence of the low number of occurrences in coastal environments along with the removal of problematic occurrences in the cases of datasets other than dataset I, but these results may be somehow logical. For instance, spinosaurids are supposed to have had semi-aquatic lifestyles and a probable preference for marginal habitats [[7](#), [16](#), [19](#), [20](#)], which were not restricted to coastal areas: they may also have inhabited river and lake margins located more inland. If this was the case, it could be speculated that the taphonomic categories should behave statistically in a similar way for both coastal and terrestrial paleoenvironments, instead of the results shown by tests 4-I and 4-III, which took into account the relative amount of occurrences of the other taxa. It could be also a consequence of the way we defined the taphonomic categories and the types of problematic occurrences, which were a direct consequence of the amount of available data, being, in turn, related to collection efforts. New findings may increase the number of occurrences for each category, reduce the number of problematic ones (especially those dubious), and even enable a more refined definition of the taphonomic and paleoenvironmental categories. This reasoning is applicable to all taxa.

At this time, considering all the available information, it is not possible to rule out the hypothesis of spinosaurids occupying spatially inland habitats in a way somehow similar to

that of other terrestrial taxa, like carcharodontosaurids (Figs 3 and 4). This implies that spinosaurids could have been more generalist or at least less specialized than usually suggested regarding types of habitats, being well represented in from coastal to inland areas ([7] contra [21]). Also, the differences observed between the taphonomic categories of Abelisauridae and Carcharodontosauridae may be more due to the greater number of problematic (especially possibly paralogous) occurrences of Abelisauridae than to real and disparate differences regarding the spatial niche of these two taxa. However, the possibility of abelisaurids having been more numerous within continental settings than carcharodontosaurids may also have played a role in this regard, which could explain the association found for the category 1 of each taxa (the most abundant taxon would have more potential to have a fossil record composed by more complete specimens).

### Other paleoecological implications

Differences regarding the number of occurrences among the three taxa could be first seen by some as an indirect measurement of their relative abundance. In fact, Hone et al. [48] suggested that spinosaurids could have been rare animals when compared to other theropod taxa with larger fossil record, like tyrannosaurids and allosaurids, a view somehow opposed by that of Benyoucef et al. [21]. However, as our work dealt primarily with locations and as each location may be the source of more than one fossil specimen, our compilation of occurrences had more to do with large-scale geographic distribution than with relative abundance. However, as taphonomic category 1 is based on more complete and better preserved specimens and some localities yielded only one specimen, it can be used as indirect information on the minimum number of at least this type of record for each clade. Category 2, on the other hand, may be less informative because it is based on isolated and fragmentary remains, encompassing mainly isolated teeth. The number of occurrences classified into category 1 is 27, 15, and 18 for Abelisauridae, Carcharodontosauridae, and Spinosauridae, respectively. Despite the number of other skeletal materials eventually classified into category 2 and one special case of category 1 of Thai spinosaurids (see below), our dataset shows that the number of spinosaurid skeletal materials is not considerably fewer than that of the other taxa—actually, category 1 of spinosaurids is more numerous than category 1 of carcharodontosaurids.

Given the number of skeletal materials for tyrannosaurids and allosaurids mentioned by Hone et al. [48], if one assumes spinosaurids as rare faunal components, the same inference must be applied to carcharodontosaurids and possibly to abelisaurids, depending on the adopted concept of rareness. However, it is unlikely that all these taxa were rare components in comparison to other medium to large-bodied theropod clades, although they would be minor components of local paleofaunas in comparison to sympatric small-bodied theropods, as proposed for tyrannosaurids [54, 55]. Indeed, as suggested above, some differences may have existed between the abundance of abelisaurids and carcharodontosaurids, with the former being more numerous, as expected due to their difference in body size [11]—carcharodontosaurids were bigger, although some taxa overlap in size with abelisaurids—and roughly indicated by the number of category 1 occurrences of each taxa and their behavior in tests 3-I, 3-III, 4-1, and 4-III regarding terrestrial paleoenvironments.

Most occurrences of Abelisauridae, Carcharodontosauridae, and Spinosauridae are Gondwanan, and collection efforts in Africa and South America in general are considerably smaller than in Asia and North America, from which came most of the fossil record of tyrannosaurids and allosaurids. Moreover, many specimens of tyrannosaurids and allosaurids came from bonebeds, some of them being monodominant assemblages in some outcrops, which may be related to social behavior and mass death events [11, 54, 56]. Bonebeds containing Jurassic and Cretaceous

large theropods are quite rare in Gondwana. Actually, Laje do Coringa in the Northeastern Brazil is one of such sites, but its fossils are very fragmentary as they seem to have been reworked. Not surprisingly, the most common theropod remains there are teeth, and the only theropod cranial material from this site reported so far are the holotypic premaxillae (and a partial maxilla) of the spinosaurine spinosaurid *Oxalaia quilombensis*. As the Laje do Coringa bonebed is supposed to have been formed within a coastal setting, it is more probable that *O. quilombensis* was a species that “truly” inhabited this paleoenvironment, while the abundant teeth of carcharodontosaurids might have come from further inland areas [25, 57, 58].

Hone et al. [48] also commented that a taphonomic bias in favor of spinosaurid remains in the fossil record in comparison to other theropod taxa should be expected, as the former might have inhabited preferentially aquatic habitats. However, the rareness of spinosaurid specimens would suggest the contrary, and this could correlate with the rareness of these theropods in the fossil record, although the most abundant dinosaur remains in the Romualdo Formation are those identified as spinosaurids [59–64]. Besides, they also suggest that spinosaurids should have been present also in North America (see also [65]) and their absence in the North American fossil record should be considered as evidence further corroborating the hypothesis of their scarcity in paleoecosystems. Actually, the evidence for the presence of spinosaurids in North America during the Late Jurassic is dubious (S1 Dataset) and the hypothesis of rareness requires much more evidence. Interestingly, some of our results suggest that the fossil records in terrestrial sediments of spinosaurids and carcharodontosaurids are equivalent, which points to some similarity regarding the spatial distribution across inland habitats, as mentioned earlier.

Some might consider this hypothesis as unlikely, especially after the work of Ibrahim et al. [20] on new materials attributed to the spinosaurine spinosaurid *Spinosaurus aegyptiacus* from the Kem Kem beds of Morocco. Benyoucef et al. [21] also discussed the vertebrate fossil record of the Mid-Cretaceous Saharan deposits, pointing the overabundance of spinosaurids in some Algerian localities and suggesting that this taxon preferentially inhabited environments with few plant-eating dinosaurs and close to the seashore. However, an association with a particular habitat may have more to do with avoidance of other competitors or predators than with a real preference for it, and this is especially difficult to be tested regarding the fossil record (see examples in Farlow and Pianka [11]). Furthermore, our test 4 could not rule out the inference of spinosaurids being able to inhabit also inland or non-marginal paleoenvironments. Additionally, our dataset also comprises species other than *S. aegyptiacus*, which clearly had body plans different from the one proposed by Ibrahim et al. [20]. In fact, despite of all spinosaurid taxa possessing anatomical features indicative of semi-aquatic lifestyles or a mostly piscivorous diet, there is also evidence suggesting that these theropods could have behaved more plastically than usually inferred. The fossil record of predation by spinosaurids indicates that they also included other animals in their diet. Spinosaurids seem to have fed also on iguanodontids, pterosaurs, and sauropods [16, 62, 66, 67], and the latter were found to be positively associated with terrestrial paleoenvironments (and negatively associated with the coastal ones) by Butler and Barrett [15]. In fact, the Thai record of predation of sauropods by spinosaurids comes from a paleoecological setting interpreted as terrestrial (Fig 5; S1 Dataset) [66, 67] and this could also explain the rareness of herbivorous dinosaurs in coastal localities with spinosaur remains, as the most common herbivores of the Mid-Cretaceous of Gondwana were sauropods [27, 28]. Moreover, Therrien et al. [68] found a mandibular force profile for the baryonychine spinosaurid *Suchomimus tenerensis* that would have made it able to feed on small to medium-size terrestrial prey, whereas the robust forelimbs could have been used for hunting large ones [69]. Also, the same study that found isotopic values indicative of semi-aquatic lifestyles for spinosaurids also reported some values comparable to those of terrestrial taxa, including



**Fig 5. Reconstruction of the terrestrial paleoenvironmental setting of the Sao Khua Formation.** In the center, a generalized spinosaurid feeds on a sauropod. This trophic relationship is hypothesized based on isolated tooth crowns found in association with a sauropod skeleton [67]. In the background, a small pack of the ornithomimosaur theropod *Kinnareemimus*. Both sauropods and ornithomimosaurids (as part of the “herbivorous” theropods) were found to be positively associated with terrestrial paleoenvironments by Butler and Barrett [15].

doi:10.1371/journal.pone.0147031.g005

specimens from Morocco [7]. So, in short, the taphonomic evidence showed that spinosaurids also inhabited distal sedimentary environments, although clearly not exclusively or even mostly.

Occupying more inland areas may have compensated for the supposed bias favoring the preservation of spinosaurid remains (where it is not observed) and this hypothesis has also other paleoecological implications. Although the proposition of extinction by the destruction of coastal habitats due to the increase of sea levels is specific for *Spinosaurus* and *Carcharodontosaurus* [22], one might extend this for their respective families as a whole. However, as shown above, carcharodontosaurids were more associated with terrestrial habitats, whilst spinosaurids were also present in more inland areas. So, the rise of sea level may not explain the extinction of these taxa during the early Late Cretaceous in Gondwana. Besides, the rise of sea level affects more strongly the inland fauna, as coastal environments migrate backwards into the continent, diminishing the habitable areas. Actually, the possible occurrences of these taxa in more young deposits located both inside and outside Gondwana (S1 Dataset) (e.g., [38, 48, 70]) further complicate this scenario, and different causes acting in different settings and moments may have been responsible for the extinction of these clades in each region in particular [29]. Once extinct, carcharodontosaurids and, possibly, spinosaurids were replaced by abelisaurids—whose fossil record is trackable until the Late Jurassic [71]—as the top predators of inland areas especially in Gondwana [28, 29]. Although megaraptoran and unenlagiid theropods are also thought to have played an important role as medium to large-size predators, we were not able to include them in our analysis due to the small number of occurrences.

However, we hope this will change in the near future due to the new findings that have been reported continuously [29, 72].

## Final Remarks

Our study aimed to evaluate statistically the relationship between Abelisauridae, Carcharodontosauridae, and Spinosauridae and coastal and terrestrial paleoenvironments. In short, our results are: 1) spinosaurids were the taxon with the largest amount of statistical evidence showing it positively associated with coastal paleoenvironments; 2) abelisaurids and carcharodontosaurids were more associated with terrestrial paleoenvironments; 3) some of our results support the idea of spinosaurids also inhabiting inland areas, being comparable at least to carcharodontosaurids regarding the spatial distribution throughout this paleoenvironment; 4) abelisaurids could have been more numerous than carcharodontosaurids and, possibly, spinosaurids in inland habitats.

They also point to some practical details pervading this sort of analysis. Some fossil sites may represent the same paleoenvironment, and, in this case, they play a significant role in the statistical significance of some results. So, it is useful to address this sort of bias in order to have a more complete appreciation of the robustness of the positive or negative (if any) associations recovered. Chi-square tests implemented with the Monte Carlo analysis also seemed to have worked well, due to the coherence between the results found using it and those of Fisher's exact test, so they can be used in further analysis. Also, classifying occurrence in taphonomic categories enabled further refinements of the nature of the associations eventually found by our tests. Although these new approaches make some of our tests not exactly similar to the ones performed by Butler and Barrett [15], we consider our methodology as complementary to the latter.

We are aware that our results are valid within the assumptions stated here—from our conceptual framework to our geological and taxonomic assignments—and until new occurrences are included in our datasets, and, so, all inferences made by us can be seen as hypothesis for further tests. This will be necessary when new records change the absolute number of occurrences of the taphonomic categories or each paleoenvironment and we hope this happens as science is replicable in essence. Actually, this is already the case, as our deadline for gathering published references was December 31, 2014 and new discoveries have been reported since then (e.g., [21, 73, 74]). However, it is not one, two, or three new findings that will change the validity of our results, especially when they come from localities already recorded in our datasets for each clade and/or do not change the taphonomic categories in which a given occurrence was classified. Furthermore, our results can be reappraised also by changing some of our concepts, like those regarding problematic occurrences or taphonomic categories. One can also change the classification of the occurrences into the broad paleoenvironmental categories in case of disagreement with our propositions. In fact, new discoveries may be also responsible for this re-evaluation. Finally, a hypothesis is more robust when different approaches support it, thus the propositions here presented may be strengthened by new analyses with other methodological bases and data.

## Supporting Information

**S1 Appendix. Data collection through Fossilworks webpage.**

(RTF)

**S1 Dataset. List of occurrences.**

(XLSX)



**S1 File. Results of Chi-square and Fisher's exact tests, including residual analysis.** The residual analysis is presented for each taxon and paleoenvironment as the numbers within the cells. (XLSX)

**S1 Letter. Terms of image use.** (PDF)

**S1 Table. Summarization of the main features of each statistical test performed.** (RTF)

## Acknowledgments

We are indebted to Felipe Pinheiro and Alessandra Boos, who provided valuable comments on the early drafts of this manuscript. We also thank Ralf Kosma and an anonymous reviewer for the critical revisions and suggestions. Renata Cunha drew the artistic reconstruction of the Sao Khua Formation paleoenvironment and Christopher Scotese kindly provided access to the software Point Tracker. This research was partially funded by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

## Author Contributions

Conceived and designed the experiments: MAFS MBL BLDH IAPO CLS. Performed the experiments: MAFS MBL BLDH IAPO. Analyzed the data: MAFS MBL BLDH IAPO. Contributed reagents/materials/analysis tools: BLDH IAPO. Wrote the paper: MAFS MBL BLDH IAPO CLS.

## References

1. Benton MJ. Studying function and behavior in the fossil record. *PLoS Biol.* 2010; 8(3):e1000321. doi: [10.1371/journal.pbio.1000321](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1000321) PMID: [20209139](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20209139/)
2. Witmer LM. The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. In: Thomason J, editor. *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. New York: Cambridge University Press; 1995. p. 19–33.
3. Witmer LM, Chatterjee S, Franzosa J, Rowe TB. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. *Nature.* 2003; 425: 950–3. PMID: [14586467](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/14586467/)
4. Amiot R, Lécuyer C, Buffetaut E, Escarguel G, Fluteau F, Martineau F. Oxygen isotopes from biogenic apatites suggest widespread endothermy in Cretaceous dinosaurs. *Earth Planet Sci Lett.* 2006; 246: 41–54. doi: [10.1016/j.epsl.2006.04.018](https://doi.org/10.1016/j.epsl.2006.04.018)
5. Fricke HC, Pearson DA. Stable isotope evidence for changes in dietary niche partitioning among hadrosaurian and ceratopsian dinosaurs of the Hell Creek Formation, North Dakota. *Paleobiology.* 2008; 34: 534–52.
6. Witmer LM, Ridgely RC, Dufeu DL, Semones MC. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. In: Endo H, Frey R, editors. *Anatomical Imaging: Towards a New Morphology*. Springer; 2008. p. 67–87.
7. Amiot R, Buffetaut E, Lécuyer C, Wang X, Boudad L, Ding Z, et al. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology.* 2010; 38: 139–42. doi: [10.1130/G30402](https://doi.org/10.1130/G30402)
8. Grady JM, Enquist BJ, Dettweiler-Robinson E, Wright NA, Smith FA. Evidence for mesothermy in dinosaurs. *Science.* 2014; 344: 1268–72. doi: [10.1126/science.1253143](https://doi.org/10.1126/science.1253143) PMID: [24926017](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24926017/)
9. Bakker RT. *The Dinosaur Heresies*. Citadel Press; 1986.
10. Coombs WP. Sauropod habits and habitats. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 1975; 17: 1–33.
11. Farlow JO, Pianka ER. Body size overlap, habitat partitioning and living space requirements of terrestrial vertebrate predators: implications for the paleoecology of large theropod dinosaurs. *Hist Biol.* 2003; 16: 21–40.
12. Sternberg CM. Relationships and habitat of *Troödon* and the Nodosaurus. *J Nat Hist.* 1933; 11: 231–5.

13. Horner JR. Upper Cretaceous dinosaurs from the Bearpaw Shale (marine) of south-central Montana, with a checklist of Upper Cretaceous remains from marine sediments in North America. *J Paleontol.* 1979; 53.
14. Lehman TM. Late Maastrichtian paleoenvironments and dinosaur biogeography in the western interior of North America. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 1987; 60: 189–217.
15. Butler RJ, Barrett PM. Palaeoenvironmental controls on the distribution of Cretaceous herbivorous dinosaurs. *Naturwissenschaften.* 2008; 95: 1027–32. doi: [10.1007/s00114-008-0417-5](https://doi.org/10.1007/s00114-008-0417-5) PMID: [18581087](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18581087/)
16. Charig AJ, Milner AC. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bull Nat Hist Mus Lond Geol.* 1997; 53: 11–70.
17. Sereno PC, Beck AL, Dutheil DB, Gado B, Larsson HCE, Lyon GH, et al. A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. *Science.* 1998; 282: 1298–302. PMID: [9812890](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/9812890/)
18. Dal Sasso C, Maganuco S, Buffetaut E, Mendez MA. New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities. *J Vertebr Paleontol.* 2005; 25: 888–96.
19. Rayfield EJ, Milner A, Xuan VB, Young PG. Functional morphology of spinosaur ‘crocodile-mimic’ dinosaurs. *J Vertebr Paleontol.* 2007; 27: 892–901.
20. Ibrahim N, Sereno PC, Dal Sasso C, Maganuco S, Fabbri M, Martill D, et al. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science.* 2014; 345: 1613–6. doi: [10.1126/science.1258750](https://doi.org/10.1126/science.1258750) PMID: [25213375](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25213375/)
21. Benyoucef M, Lång E, Cavin L, Mebarki K, Adaci M, Bensalah M. Overabundance of piscivorous dinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) in the mid-Cretaceous of North Africa: The Algerian dilemma. *Cretaceous Res.* 2015; 55: 44–55.
22. Paterson N, director. Planet Dinosaur [TV series]; 2011. Jellyfish Pictures.
23. Canudo JI, Ruiz-Omeñaca JI. Los restos directos de dinosaurios terópodos (excluyendo Aves) en España. In: Lorente FP, Molina MMR, Carrera PV, coordinators. *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos en España.* Universidad de La Rioja; 2003. p. 347–73.
24. Sereno PC, Wilson JA, Conrad JL. New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 2004; 271: 1325–30. doi: [10.1098/rspb.2004.2692](https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2692)
25. Medeiros MA, Lindoso RM, Mendes ID, Carvalho IS. The Cretaceous (Cenomanian) continental record of the Laje do Coringa flagstone (Alcântara Formation), northeastern South America. *J South Am Earth Sci.* 2014; 53: 50–8.
26. Mo J, Huang C, Xie S, Buffetaut E. A megatheropod tooth from the Early Cretaceous of Fusui, Guangxi, Southern China. *Acta Geol Sin.* 2014; 88: 6–12. doi: [10.1111/1755-6724.12177](https://doi.org/10.1111/1755-6724.12177)
27. Novas FE, Valais S, Vickers-Rich P, Rich T. A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. *Naturwissenschaften.* 2005; 92: 226–30. doi: [10.1007/s00114-005-0623-3](https://doi.org/10.1007/s00114-005-0623-3) PMID: [15834691](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15834691/)
28. Novas FE. Evolution of South American Dinosaurs. In: Carvalho IS, Cassab RCT, Schwanke C, Carvalho MA, Fernandes ACS, Rodrigues MAC, et al., editors. *Paleontologia: Cenários da Vida.* Vol. 1. Rio de Janeiro: Interciência; 2007. p. 333–53.
29. Novas FE, Agnolín FL, Ezcurra MD, Porfiri J, Canale JI. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia. *Cretaceous Res.* 2013; 45: 174–215.
30. Zanno LE, Makovicky PJ. Neovenatorid theropods are apex predators in the Late Cretaceous of North America. *Nat Commun.* 2013; 4: 1–9. doi: [10.1038/ncomms3827](https://doi.org/10.1038/ncomms3827)
31. Weishampel DB, Dodson P, Osmolska H. *The Dinosauria.* 2nd Ed. ed. Berkley: University of California; 2004.
32. Scotese CR. *The PALEOMAP Project paleoatlas for ArcGIS.* Arlington, Texas.: PALEOMAP Project; 2008.
33. Behrensmeyer AK. Transport/hydrodynamics of bones. In: Briggs DEG and Crowther PR, editors. *Palaeobiology: A Synthesis.* Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1990. pp. 232–235.
34. Behrensmeyer AK. Terrestrial vertebrate accumulations. In: Allison P and Briggs DEG, editors. *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record.* New York: Plenum, 1991. pp. 291–335.
35. Behrensmeyer AK. Bones through time: The importance of biotic versus abiotic taphonomic processes in the vertebrate fossil record. In: De Renzi M, Alonso MPV, Belinchon M, Penalver E, Montoya P, editors. *Current Topics on Taphonomy and Fossilization.* Valencia: Ayuntamiento de Valencia, 2002. pp. 297–304.
36. Buffetaut E. An early spinosaurid dinosaur from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania) and the evolution of the spinosaurid dentition. *ORYCTOS.* 2011; 10: 1–8.

37. Carrano MT, Sampson SD. The Phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *J Syst Palaeontol*. 2008; 6: 183–236. doi: [10.1017/S1477201907002246](https://doi.org/10.1017/S1477201907002246)
38. Carrano MT, Benson RBJ, Sampson SD. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *J Syst Palaeontol*. 2012; 10: 211–300. doi: [10.1080/14772019.2011.630927](https://doi.org/10.1080/14772019.2011.630927)
39. Tortosa T, Buffetaut E, Vialle N, Y D, Turini E, Cheylan G. A new abelisaurid dinosaur from the Late Cretaceous of southern France: Palaeobiogeographical implications. *Ann Paleontol*. 2014; 100: 63–86.
40. Astibia H, Buffetaut E, Buscalioni AD, Cappetta H, Corral C, Estes R, et al. The fossil vertebrates from the Lano (Basque Country, Spain); new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova*. 1990; 2: 460–6.
41. Churcher CS, Russell DA. Terrestrial vertebrates from Campanians strata in Wadi el-Gedid (Kharga and Dakleh Oases), western desert of Egypt. *J Vertebr Paleontol*. 1992; 12(3, suppl): 23A.
42. Churcher CS, De Iuliis G. A new species of *Protopterus* and a revision of *Ceratodus humei* (Dipnoi: Ceratodontiformes) from the Late Cretaceous Mut Formation of Eastern Dakhleh Oasis, western desert of Egypt. *Palaeontology*. 2001; 44: 305–23.
43. Buffetaut E. Late Cretaceous vertebrates from the Saint-Chinian area (Southern France): a review of previous research and an update on recent finds. *Acta Pal Rom*. 2005; 5: 39–48.
44. Buffetaut E, Suteethorn V, Le Loeuff J, Khansubha S, Tong H, Wongko K. The Dinosaur Fauna from the Khok Kruat Formation (Early Cretaceous) of Thailand. *International Conference on Geology, Geo-technology and Mineral Resources of Indochina (GEOINDO 2005)*; Khon Kaen, Thailand. 2005. p. 575–81.
45. Dalla-Vecchia FM. Second record of a site with dinosaur skeletal remains in Libya (Northern Africa). *Natura Nascosta*. 1995; 11: 16–9.
46. Buffetaut E, Escuillié F, Pohl B. First theropod dinosaur from the Maastrichtian phosphates of Morocco. *Current Research in Vertebrate Palaeontology, 3rd Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists (EAVP)*; Darmstadt, Germany. 2005. p. 3–8.
47. Smith JB, Lamanna MC. An abelisaurid from the Late Cretaceous of Egypt: implications for theropod biogeography. *Naturwissenschaften*. 2006; 93: 242–5. doi: [10.1007/s00114-006-0092-3](https://doi.org/10.1007/s00114-006-0092-3) PMID: [16541232](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16541232/)
48. Hone DW, Xu X, Wang D-Y. A probable Baryonychine (Theropoda: Spinosauridae) tooth from the Upper Cretaceous of Henan Province, China. *Vertebrat Palasiatic*. 2010; 48: 19–26.
49. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2008. ISBN 3-900051-07-0, Available: <http://www.R-project.org>.
50. Gotelli NJ, Ellison AM. *Princípios de Estatística em Ecologia*. Porto Alegre: Artmed Editora; 2010.
51. Hope ACA. A simplified Monte Carlo significance test procedure. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*. *J R Stat Soc Series B Stat Methodol*. 1968; 30: 582–598.
52. Robert PC, Casella G. *Introducing Monte Carlo Methods with R*. Springer Science & Business Media; 2010.
53. Patefield WM. Algorithm AS159. An efficient method of generating  $r \times c$  tables with given row and column totals. *Appl. Stat*. 1981; 30: 91–97.
54. Currie PJ, Eberth DA. On gregarious behavior in *Albertasaurus*. *Can J Earth Sci*. 2010; 47: 1277–89.
55. Carbone C, Turvey ST, Bielby J. Intra-guild competition and its implications for one of the biggest terrestrial predators, *Tyrannosaurus rex*. *Proc R Soc Lond B Biol Sci*. 2011; 278: 2682–90. doi: [10.1098/rspb.2010.2497](https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2497)
56. Gates TA. The Late Jurassic Cleveland-Lloyd Dinosaur Quarry as a drought-induced assemblage. *PALAIOS*. 2005; 20: 363–75. doi: [10.2110/palo.2003.p03-22](https://doi.org/10.2110/palo.2003.p03-22)
57. Medeiros MA, Freire PC, Pereira AA, Santos RAB, Lindoso RM, Coêlho AFA, et al. Another African dinosaur recorded in the Eocenomanian of Brazil and a revision of the Laje do Coringa site. In: Carvalho IS, Cassab RCT, Schwanke C, Carvalho MA, Fernandes ACS, Rodrigues MAC, et al., editors. *Paleontologia: Cenários de Vida*. Vol. 1. Rio de Janeiro: Editora Interciência; 2007. p. 413–23.
58. Kellner AWA, Azevedo SAK, Machado EB, Carvalho LB, Henriques DDR. A new dinosaur (Theropoda, Spinosauridae) from the Cretaceous (Cenomanian) Alcântara Formation, Cajual Island, Brazil. *An Acad Bras Cienc*. 2011; 83: 99–108. PMID: [21437377](https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/21437377/)
59. Kellner AWA, Campos DA. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. *N Jahrb Geol Paläontol A*. 1996; 199: 151–66.
60. Sues HD-, Frey E, Martill D, Scott DM. *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *J Vertebr Paleontol*. 2002; 22: 535–47.

61. Bittencourt JS, Kellner AWA. On a sequence of sacrocaudal theropod dinosaur vertebrae from the Lower Cretaceous Santana Formation, northeastern Brazil. *Arq Mus Nac.* 2004; 62: 309–20.
62. Buffetaut E, Martill D, Escuillie F. Pterosaurs as part of a spinosaur diet. *Nature.* 2004; 430: 33. PMID: [15229562](#)
63. Machado EB, Kellner AWA. On a supposed ornithischian dinosaur from the Santa Formation, Araripe Basin, Brazil. In: Carvalho IS, Cassab RCT, Schwanke C, Carvalho MA, Fernandes ACS, Rodrigues MAC, et al., editors. *Paleontologia: Cenários de Vida.* Vol. 1. Rio de Janeiro: Editora Interciência; 2007. p. 291–9.
64. Machado EB, Kellner AWA. An overview of the Spinosauridae (Dinosauria, Theropoda) with comments on the Brazilian material. *J Vertebr Paleontol.* 2008; 28(3, suppl): 109A.
65. Allain R, Xaisanavong T, Richir P, Khentavong B. The first definitive Asian spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the early cretaceous of Laos. *Naturwissenschaften.* 2012; 99: 369–77. doi: [10.1007/s00114-012-0911-7](#) PMID: [22528021](#)
66. Buffetaut E, Suteethorn V. A sauropod skeleton associated with theropod teeth in the Upper Jurassic of Thailand: remarks on the taphonomic and palaeoecological significance of such associations. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 1989; 73: 77–83.
67. Buffetaut E, Suteethorn V. The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol.* 1999; 150: 13–23.
68. Therrien F, Henderson DM, Ruff CB. Bite me: Biomechanical models of theropod mandibles and implications for feeding behavior. In: Carpenter K, editor. *The Carnivorous Dinosaurs.* Bloomington: Indiana University Press; 2005. p. 179–237.
69. Farlow JO, Holtz TR. The fossil record of predation in dinosaurs. In: Kowalwski M, Kelley PH, editors. *The Fossil Record of Predation.* The Paleontological Society; 2002. p. 251–66.
70. Canudo JI, Filippi L, Salgado L, Garrido A, Cerda IA, García R, et al. Dientes de terópodos asociados con una carcasa de saurópodo en el Cretácico Superior (Formación Plottier) de Rincón de los Sauces (Patagonia, Argentina). In: Hurtado PH, Baldor FTF, editors. *IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno;* Salas de los Infantes, Burgos, Spain; 2009. p. 321–30.
71. Hendrickx C, Mateus O. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa.* 2014; 3759: 1–74. doi: [10.11646/zootaxa.3759.1.1](#) PMID: [24869965](#)
72. Porfiri J, Novas FE, Calvo JO, Agnolín FL, Ezcurra MD, Cerda IA. Juvenile specimen of Megaraptor (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. *Cretaceous Res.* 2014; 51: 35–55.
73. Gianechini FA, Apesteguía S, Landini W, Finotti F, Valieri RJ, Zandonai F. New abelisaurid remains from the Anacleto Formation (Upper Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Cretaceous Res.* 2015; 54: 1–16.
74. Serrano-Martínez A., et al., New theropod remains from the Tiourarén Formation (?Middle Jurassic, Niger) and their bearing on the dental evolution in basal tetanurans. *Proc Geol Assoc.* 2015; 126: 107–118.

# Data collection through Fossilworks webpage

Fossilworks [1] is an access link to the Paleobiology Database (PaleoDB), a vast compilation of data on fossils, like geographic and stratigraphic provenance, references, and classification opinions. Thus it provides a valuable tool for gathering data for large-scale studies, especially those focused on macroevolutionary patterns, like that of Butler and Barrett [2].

This webpage offers many tools for accessing PaleoDB. For downloading occurrences, it is necessary to fill an online form defining the type of data required, like the taxonomic level and time intervals. However, in this case, there are only two options of taxonomic level – species and genus. Early attempts of compiling occurrences of Abelisauridae, Carcharodontosauridae, and Spinosauridae by following that procedure revealed to be biased by the exclusion of those occurrences based on specimens attributed to suprageneric taxonomic levels [3-5].

In order to optimize data collection we chose not to follow the standard procedure highlighted above. We employed the search tool called “Fossil collection records” for gathering occurrence data. We did so because the other available search tool for our purposes – “Fossil organisms” – seemed to be less efficient in compiling all occurrences attributed to a particular taxon, i.e., it eventually indicated fewer occurrences than “Fossil collection records”. However, it is important to mention that even this method was unable to present all occurrences recorded in PaleoDB, which was realized when consulting published references later.

We performed searches for each taxon at a time. The occurrences and their associated data were then manually recorded in Excel (S2 Dataset). The deadline for gathering data through both PaleoDB and published references not included in PaleoDB was December 31, 2014.

References after this date, like Gianechini et al. [6] and Benyoucef et al. [7], were not included, although the first one was taken into account for discussing the statistical results.

The collected data was then compared to other references [e.g., 8-12] for checking their validity and evaluating the taxonomic and paleoenvironmental assignments. Thus, our list of

occurrences for each taxon differs from that of PaleoDB. Also, our paleoenvironmental interpretations differ somehow from those of both PaleoDB and Butler and Barrett [2] (S2 Dataset).

## References

1. Fossilworks. 2015. Available: <http://fossilworks.org/>.
2. Butler RJ, Barrett PM. Palaeoenvironmental controls on the distribution of Cretaceous herbivorous dinosaurs. *Naturwissenschaften*. 2008; 95: 1027-1032. doi: 10.1007/s00114-008-0417-5
3. Carrano MT, Butler RJ, Mannion PD. Taxonomic occurrences of Abelisauridae recorded in the Paleobiology Database. Fossilworks. 2014. Available: <http://fossilworks.org>.
4. Carrano MT, Alroy J, Benson RBJ, Mannion, PD. Taxonomic occurrences of Carcharodontosauridae recorded in the Paleobiology Database. Fossilworks. 2014. Available: <http://fossilworks.org>.
5. Carrano MT, Alroy J, Benson RBJ, Lloyd GT, Mannion PD. Taxonomic occurrences of Spinosauridae recorded in the Paleobiology Database. Fossilworks. 2014. Available: <http://fossilworks.org>.
6. Gianechini FA, Apesteguía S, Landini W, Finotti F, Valieri RJ, Zandonai F. New abelisaurid remains from the Anacleto Formation (Upper Cretaceous), Patagonia, Argentina. *Cretaceous Res*. 2015; 54: 1-16.
7. Benyoucef M, Läng E, Cavin L, Mebarki K, Adaci M, Bensalah M. Overabundance of piscivorous dinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) in the mid-Cretaceous of North Africa: The Algerian dilemma. *Cretaceous Res*. 2015; 55: 44-55.

8. Weishampel DB, Dodson P, Osmólska H. The Dinosauria. 2nd ed. Berkeley: University of California Press; 2004.
9. Carrano MT, Sampson SD. The Phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *J Syst Palaeontol.* 2008; 6: 183-236.
10. Allain R, Xaisanavong T, Richir P, Khentavong B. The first definitive Asian spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the early cretaceous of Laos. *Naturwissenschaften.* 2012. doi: 10.1007/s00114-012-0911-7
11. Carrano MD, Benson RBJ, Sampson SD. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *J Syst Palaeontol.* 2012; 10: 211-300.
12. Tortosa T, Buffetaut E, Vialle N, Dutour Y, Turini E, Cheylan G. A new abelisaurid dinosaur from the Late Cretaceous of southern France: Palaeobiogeographical implications. *Ann Paleontol.* 2014; 100: 63-86.

## TERMS OF IMAGE USE AND RIGHTS OF ASSIGNMENT

I, Renata Floriano da Cunha, authorize the use of the image “The Sao Khua Formation Paleoenvironment”, whose author is me, for the open-access journal PLoS ONE to publish under the Creative Commons Attribution License (CCAL) CC BY 4.0, as well as any further copyright asset of any products resulting from the hiring.



---

Renata Floriano da Cunha

Curitiba, September 14th, 2015



Test	Remarks
1	<p><b>H<sub>0</sub>:</b> There is no association between taxa and paleoenvironmental categories; the variables are independent.</p> <p><b>H<sub>1</sub>:</b> There is association between taxa and paleoenvironmental categories; the variables are not independent.</p> <p><b>Type of contingency table (lines x columns) for each analysis:</b> 3x1</p> <p><b>Statistical test applied:</b> Chi-square test</p> <p><b>Degree of freedom:</b> 2</p>
2	<p><b>H<sub>0</sub>:</b> There is no association between taxa and paleoenvironmental categories; the variables are independent.</p> <p><b>H<sub>1</sub>:</b> There is association between taxa and paleoenvironmental categories; the variables are not independent.</p> <p><b>Type of contingency table for each analysis:</b> 3x2</p> <p><b>Statistical test applied:</b> Chi-square test</p> <p><b>Degree of freedom:</b> 2</p>
3	<p><b>H<sub>0</sub>:</b> There is no association between taphonomic categories per taxa and paleoenvironmental categories; the variables are independent.</p> <p><b>H<sub>1</sub>:</b> There is association between taphonomic categories per taxa and paleoenvironmental categories; the variables are not independent.</p> <p><b>Type of contingency table for each analysis:</b> 6x1</p> <p><b>Statistical test applied:</b> Chi-square test</p>

	<p><b>Degree of freedom: 5</b></p>
4	<p><b>H<sub>0</sub>:</b> There is no association between taphonomic categories per taxa and paleoenvironmental categories; the variables are independent.</p> <p><b>H<sub>1</sub>:</b> There is association between taphonomic categories per taxa and paleoenvironmental categories; the variables are not independent.</p> <p><b>Type of contingency table for each analysis:</b> 6x2</p> <p><b>Statistical test applied:</b> Chi-square test</p> <p><b>Degree of freedom: 5</b></p>
5	<p><b>H<sub>0</sub>:</b> There is no association between abelisaurid taphonomic categories and paleoenvironmental categories; the variables are independent.</p> <p><b>H<sub>1</sub>:</b> There is association between abelisaurid taphonomic categories and paleoenvironmental categories; the variables are not independent.</p> <p><b>Type of contingency table for each analysis:</b> 2x2</p> <p><b>Statistical test applied:</b> Chi-square test and Fisher's exact test</p> <p><b>Degree of freedom: 1</b></p>
6	<p><b>H<sub>0</sub>:</b> There is no association between carcharodontosaurid taphonomic categories and paleoenvironmental categories; the variables are independent.</p> <p><b>H<sub>1</sub>:</b> There is association between carcharodontosaurid taphonomic categories and paleoenvironmental categories; the variables are not independent.</p> <p><b>Type of contingency table for each analysis:</b> 2x2</p> <p><b>Statistical test applied:</b> Chi-square test and Fisher's exact test</p>

	<p><b>Degree of freedom: 1</b></p>
7	<p><b>H<sub>0</sub>:</b> There is no association between spinosaurid taphonomic categories and paleoenvironmental categories; the variables are independent.</p> <p><b>H<sub>1</sub>:</b> There is association between spinosaurid taphonomic categories and paleoenvironmental categories; the variables are not independent.</p> <p><b>Type of contingency table for each analysis:</b> 2x2</p> <p><b>Statistical test applied:</b> Chi-square test and Fisher's exact test</p> <p><b>Degree of freedom: 1</b></p>
8	<p><b>H<sub>0</sub>:</b> There is no association between Cretaceous epochs and paleoenvironmental categories; the variables are independent.</p> <p><b>H<sub>1</sub>:</b> There is association between Cretaceous epochs and paleoenvironmental categories; the variables are not independent.</p> <p><b>Type of contingency table for each analysis:</b> 2x2</p> <p><b>Statistical test applied:</b> Chi-square test and Fisher's exact test</p> <p><b>Degree of freedom: 1</b></p>

**ARTIGO II:** SALES, M. A. F.; OLIVEIRA, I. A. P.; SCHULTZ, C. L. The oldest abelisaurid record from Brazil and the palaeobiogeographic significance of mid-Cretaceous dinosaur assemblages from northern South America. **Palaeoclimatology, Palaeoclimatology, Palaeoecology** (submitted).

24/10/2017

Imprimir

---

**Assunto:** Submission PALAEO\_2016\_289 received by Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology

---

**De:** Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology (Evisesupport@elsevier.com)

---

**Para:** marcos.paleo@yahoo.com.br;

---

**Data:** Quinta-feira, 15 de Dezembro de 2016 22:07

---

*This message was sent automatically. Please do not reply.*

Ref: PALAEO\_2016\_289

Title: The oldest abelisaurid record from Brazil and the palaeobiogeographic significance of mid-Cretaceous dinosaur assemblages from northern South America

Journal: Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology

Dear Mr. Sales,

Thank you for submitting your manuscript for consideration for publication in Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Your submission was received in good order.

To track the status of your manuscript, please log into EVISE® at:

[http://www.evise.com/evise/faces/pages/navigation/NavController.jspx?JRNL\\_ACR=PALAEO](http://www.evise.com/evise/faces/pages/navigation/NavController.jspx?JRNL_ACR=PALAEO) and locate your submission under the header 'My Submissions with Journal' on your 'My Author Tasks' view.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,

---

Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology

**Have questions or need assistance?**

For further assistance, please visit our [Customer Support](#) site. Here you can search for solutions on a range of topics, find answers to frequently asked questions, and learn more about EVISE® via interactive tutorials. You can also talk 24/5 to our customer support team by phone and 24/7 by live chat and email.

-----  
Copyright © 2016 Elsevier B.V. | [Privacy Policy](#)

Elsevier B.V., Radarweg 29, 1043 NX Amsterdam, The Netherlands, Reg. No. 33156677.

1 **The oldest abelisaurid record from Brazil and the palaeobiogeographic**  
2 **significance of mid-Cretaceous dinosaur assemblages from northern South**  
3 **America**

4

5 Marcos A. F. Sales <sup>a,\*</sup>, Isabel A. P. de Oliveira <sup>b</sup>, Cesar L. Schultz <sup>c</sup>

6

7 <sup>a</sup> Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade  
8 Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, Bloco 43127, Sala 114,  
9 Bairro Agronomia, CEP 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil,  
10 marcos.paleo@yahoo.com.br

11 <sup>b</sup> Grupo Ampla, R. Mário de Alencar Araripe, 382, Casa 9, Bairro Saporanga, CEP  
12 60833-163, Fortaleza, Ceará, Brazil, beloliveira.bio@gmail.com

13 <sup>c</sup> Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade  
14 Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves, 9500, Bloco 43127, Sala 116,  
15 Bairro Agronomia, CEP 91501-970, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil,  
16 cesar.schultz@ufrgs.br

17

18 \*Corresponding author

19 Postal address: Av. Bento Gonçalves, 9500, Bloco 43127, Sala 114, Agronomia, CEP  
20 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

21 E-mail address: marcos.paleo@yahoo.com.br

22

**23 Abstract**

24 Knowledge on the faunal record from the mid-Cretaceous of northern South America  
25 has come mainly from the Araripe Basin, northeastern Brazil. However, the  
26 Cenomanian Alcântara Formation of the São Luís-Grajaú Basin has recently increased  
27 in paleontological importance. Regarding their non-avian dinosaur diversity, the  
28 formation has yielded body and trace fossils of spinosaurid, carcharodontosaurid,  
29 noosaurid, and maniraptoran theropods, rebbachisaurid and titanosaur sauropods, and  
30 possible onithopods. Here, we report the first unequivocal record of an abelisaurid  
31 theropod from the Alcântara Formation, corresponding to two shed tooth crowns from  
32 the Baronesa Beach locality. They are the oldest occurrence of Abelisauridae from  
33 Brazil. With this new record, the non-avian dinosaur assemblage from the Alcântara  
34 Formation is most similar to that of the Kem Kem Beds, as suggested by previous  
35 works and supported here by similarity analyses of mid-Cretaceous dinosaur-bearing  
36 units. Our results also indicate a faunal heterogeneity within northern South America,  
37 previously overlooked by studies of this whole landmass as a single sampling unit. We  
38 also suggest future approaches to treat the dinosaur assemblage from each fossil site or  
39 formation as a particular sample unit instead of combining geographically and  
40 temporally distinct records.

41

42 **Keywords:** Abelisauridae, São Luís-Grajaú Basin, Mid-Cretaceous, Fauna,  
43 Palaeobiogeography, Gondwana, Alcântara Formation

44

45

## 46 **1. Introduction**

47 Cretaceous non-avian dinosaurs are usually grouped into the Laurasian and  
48 Gondwanan assemblages. The Laurasian is dominated by ornithischian herbivores and  
49 coelurosaur theropods, including tyrannosaurids as the apex predators. In the  
50 Gondwanan assemblage, sauropods were the main herbivores, while theropods were  
51 mostly ceratosaurs and basal tetanurans (Bonaparte, 1986; Bonaparte and Kielan-  
52 Jaworowska, 1987; Novas, 2007). However, some migration events made this division  
53 somewhat diffuse (Brett-Surman, 1979; Bonaparte, 1986; Novas, 2007). At a finer  
54 scale, dinosaur distribution is sometimes thought to reflect the break-up patterns of large  
55 landmasses, like Gondwana (or even Pangaea), especially the mid-Cretaceous (Aptian-  
56 Cenomanian) faunas (e.g., Sereno, 1999; Sereno et al., 2004). These are mainly known  
57 from Argentinean and northern African fossil sites (e.g., Novas, 2007; Rogers et al.,  
58 2007; Novas et al., 2013), but there are also records from Australia and Brazil (e.g.,  
59 Naish et al., 2004; Novas, 2007; Hocknull et al., 2009; Barrett et al., 2011).

60 In Brazil, the most famous mid-Cretaceous dinosaur-bearing unit is the Albian  
61 Romualdo Formation of the Araripe Basin, a *Fossil Lagerstätten* in the northeastern  
62 portion of the country (Kellner, 1996; Kellner and Campos, 2000; Naish et al., 2004;  
63 Bittencourt and Langer, 2011). Nevertheless, also in the northeast, the Cenomanian  
64 Alcântara Formation of the São Luís-Grajaú Basin may represent one of the best  
65 sources of data on the early Late Cretaceous faunas of northern South America, as one  
66 of the few recognized bone beds (Candeiro et al., 2011; Medeiros et al., 2007, 2014).  
67 Based mainly on isolated bones and teeth, along with tracks and trackways, its dinosaur  
68 assemblage is mainly composed by diplodocoid and titanosaur sauropods and  
69 spinosaurid, carcharodontosaurid, maniraptoran, and noosaurid theropods (Vilas Bôas et  
70 al., 1999; Medeiros and Schultz, 2001, 2002; Medeiros, 2006; Elias et al., 2007a;



71 Medeiros et al., 2007, 2014; Candeiro et al., 2011; Kellner et al., 2011; Lindoso et al.,  
72 2012, 2013). Other more tentative and dubious records are those of the African theropod  
73 genera *Sigilmassasaurus* and *Bahariasaurus* (Medeiros and Schultz, 2001, 2002;  
74 Medeiros et al., 2007, 2014; Candeiro et al., 2011).

75 In general, the Alcântara Formation faunal composition is considered very  
76 similar to the northern African fossil record by qualitative approaches (Medeiros and  
77 Schultz, 2001, 2002; Medeiros et al., 2007, 2014; Novas, 2007; Candeiro et al., 2011).  
78 Contrarily, using similarity indexes, some authors argue in favor of close relationships  
79 between South American dinosaur assemblages and those from Australia (Agnolín et  
80 al., 2010). On the other hand, Barrett et al. (2011) proposed that mid-Cretaceous  
81 dinosaur distribution was cosmopolitan rather than geographically differentiated. These  
82 contrasting views are partially the result of different ways of defining each fauna or  
83 assemblage, with respect to both the taxonomic and geographic criteria. Thus, this  
84 subject requires further considerations each time a new discovery is reported, as done  
85 here.

86 We re-describe two isolated tooth crowns from the Alcântara Formation,  
87 previously regarded as indeterminate Theropoda. Our study supports the presence of  
88 Abelisauridae in the Cenomanian of northeastern Brazil and a close resemblance  
89 between the non-avian dinosaur assemblage from the Alcântara Formation and those  
90 from northern Africa. However, an unexpected faunal distinction within northern South  
91 America is also found, between the former unit and the Romualdo Formation.

92

## 93 **2. Geological Setting**

94 The São Luís-Grajaú Basin is a marginal basin that encompasses portions of the  
95 Maranhão, Pará, and Tocantins states (Fig. 1A-B). It originated as the result of the

96 tectonic events that led to the separation between South America and Africa and, hence,  
97 the opening of the southern Atlantic Ocean. This basin developed within an aborted rift  
98 that later gave rise to the Gurupi Graben System. As usual for northeastern Brazilian  
99 Mesozoic basins, the depositional history is divided, at least, in pre-rift, rift and drift  
100 stages related to the aforementioned continental split. In the São Luís-Grajaú Basin,  
101 these stages extend temporally from late Aptian to an indeterminate Cretaceous age, but  
102 no older than Cenomanian (Rossetti and Truckenbrodt 1997; Góes and Rossetti 2001).

103         The Alcântara Formation was deposited during the drift stage of the São Luís-  
104 Grajaú Basin in an estuarine setting, possibly Neoalbian-Cenomanian in age. It overlies  
105 the late Albian Undifferentiated Unit and is overlain by the Cujupe Formation of  
106 indeterminate age (Fig. S1 of the Supplementary Information). The Alcântara  
107 Formation includes mainly mudstones and limestones, but conglomeratic beds are also  
108 present. In fact, the latter are the most fossiliferous beds at least at the Coringa  
109 Flagstone in the Cajual Island, São Marcos Bay, Maranhão State (Fig. 1C). This is the  
110 main fossil site of the Alcântara Formation and has yielded coprolites and remains of  
111 pteridophytes and araucariacean conifers, elasmobranchs, sarcopterygians,  
112 actinopterygians, snakes, marine reptiles, crocodylomorphs, pterosaurs, and dinosaurs  
113 (Medeiros and Schultz, 2001, 2002; Elias, 2006; Elias et al., 2007b; Medeiros et al.,  
114 2007, 2014; Kellner et al., 2009; Souto and Medeiros, 2012; Hsiou et al., 2014; Souto  
115 and Fernandes, 2015). Most specimens present evidence of reworking and are mixed  
116 with marine bioclasts (Vilas Bôas and Carvalho, 2001; Medeiros et al., 2014). However,  
117 the Coringa Flagstone fossil assemblage may not represent an unrealistic association of  
118 fossil taxa (Medeiros, 2001; Medeiros et al., 2014). Thus, despite some degree of time-  
119 averaging, most of the continental biotic elements might have composed a single

120 community of Cenomanian age, as indicated by palynomorph evidence (Medeiros,  
121 2001; Medeiros and Schultz, 2001, 2002; Medeiros et al., 2007, 2014).

122 Another important outcrop of the Alcântara Formation corresponds to cliffs at  
123 the Baronesa Beach, Alcântara Municipality (Fig. 1C). There, the fossil record  
124 comprises mainly ichnites and remains of actinopterygians, marine reptiles, turtles,  
125 crocodylomorphs, theropods and possible ornithopods (Carvalho and Gonçalves, 1994;  
126 Carvalho, 2001; Moraes-Santos et al., 2001; Vilas Bôas and Carvalho, 2001; Santos and  
127 Carvalho, 2004).

128

### 129 **3. Materials and methods**

130 The studied tooth crowns were collected at the Baronesa Beach, Alcântara  
131 Municipality, Maranhão State, Brazil (Fig. 1C). They correspond to the specimen MN  
132 4547-V, housed at the Museu Nacional (MN), Rio de Janeiro Municipality, Brazil (Fig.  
133 2). In her Master's thesis, Eugênio (1993) considered them as belonging to an  
134 indeterminate theropod taxon.

135 We used the dental terminology proposed by Smith and Dodson (2003) and  
136 Hendrickx et al. (2015) to re-describe the specimen MN 4547-V. In this paper, the  
137 larger and smaller crowns are referred here as MN 4547-V-1 and MN 4547-V-2,  
138 respectively. In order to check their taxonomic affinities, we performed a cladistic  
139 analysis including them in the theropod data matrix of dentition-based characters of  
140 Hendrickx and Mateus (2014) (Appendix S1 of the Supplementary Information). We  
141 also followed them regarding the search parameters and options set in the software TNT  
142 v1.1 (Goloboff et al., 2008). However, the isolated theropod tooth crowns originally  
143 included in the database of Hendrickx and Mateus (2014) were removed to reduce the  
144 influence of missing data.

145 We adopted a  $\beta$ -diversity method, called Jaccard similarity index, to evaluate the  
146 difference among mid-Cretaceous non-avian dinosaur assemblages, including the new  
147 record presented here. It is useful for estimating the similarity between two sampled  
148 sites based on presence/absence data. Such a dataset for the main mid-Cretaceous  
149 dinosaur-bearing units is presented in Table 1 (see also Fig. S2 and Table S1 of the  
150 Supplementary Information). We included only occurrences attributed to any of the  
151 following taxa: Abelisauridae, Noosauridae, Spinosauridae, Carcharodontosauridae,  
152 Megaraptora, Compsognathidae, Tyrannosauroidae, Ornithomimosauria, Maniraptora,  
153 Rebbachisauridae, Somphospondyli, Ornithopoda, Ceratopsia, Pachycephalosauria, and  
154 Ankylosauria.

155 The Jaccard similarity index matrix was compiled for all pair-wise comparisons  
156 of taxa between the units. In this sense, we used the software R v3.1.3 (R Development  
157 Core Team, 2008) and the packages “vegan” e “BiodiversityR”. A value “0” means the  
158 units are completely dissimilar, “1” that they are identical, and values between 0 and 1  
159 represent intermediary degrees of similarity (Anderson et al., 2011). On the other hand,  
160 we used the software PAST v.3.14 (Hammer et al., 2001) for the cluster analysis.

161

## 162 **4. Results**

### 163 *4.1 Systematic palaeontology*

164 Dinosauria Owen, 1842

165 Saurischia Seeley, 1888

166 Theropoda Marsh, 1881

167 Ceratosauria Marsh, 1884

168 Abelisauridae Bonaparte and Novas, 1985

169 Gen. et sp. indet.

170

171 *4.2 Description*

172 Both teeth are relatively well preserved and very similar to each other, and might  
173 have belonged to the same taxon (Fig. 2). They are shed crowns that lack any trace of  
174 their roots and it is uncertain if they broke off exactly at the level of the cervix. The  
175 larger crown, MN 4547-V-1, presents a major transversal break that divides it into a  
176 larger apical portion and a smaller basal one (Fig. 2A,B). This break reveals that the  
177 cross-section close to the mid-height point was lenticular (Fig. 2E). On the other hand,  
178 crown MN 4547-V-2 is entire and its basal cross-section is also lenticular (Fig. 2C,D,  
179 F). Both specimens preserved their somewhat irregularly textured enamel. Fracture lines  
180 are also seen mainly apicobasally along the crown. However, there is a sample-  
181 preparation gluelike white substance covering most part of the labial and lingual sides  
182 of MN 4547-V-1 and MN 4547-V-2 (Fig. 2B,C). This precludes the observation of  
183 superficial traits on these portions of the crowns.

184 As typical ziphodont theropod teeth, the crowns bear conspicuous serrated  
185 mesial and distal carinae, which are straight and not displaced towards any side.  
186 Denticles are present along the entire carinae of MN 4547-V-2, but the mesial ones are  
187 more worn out (Fig. 2C,D,H). On the distal carina, the denticles increase in size from  
188 the crown apex to the base. On the other hand, on the mesial one, they increase in size  
189 from the apex towards the base, but close to the basal-most point they slightly decrease.  
190 The best preserved denticles are apically hooked and their shapes vary between sub-  
191 quadrangular and proximodistally subrectangular (Fig. 2H,I). Interdenticular spaces are  
192 seen, whereas interdenticular sulci are short and sometimes match fracture lines that  
193 slightly depart from the distal carina on the labial side (Fig. 2I). In MN 4547-V-1, the  
194 carinae are more damaged, especially the mesial one, which is incompletely preserved

195 (Fig. 2A). Most denticles are weathered or worn out with some sediment between them  
196 (Fig. 2G). Nevertheless, the best preserved ones are similar to those in MN 4547-V-2,  
197 including the gradual increase in denticle size from the crown apex to the base.

198 Finally, the crown surfaces do not bear any sort of major enamel ornamentation,  
199 like flutes, ridges, striations, undulations, grooves, or depressions. However, on the  
200 crown apex of MN 4547-V-2 there is a spalled surface, which is labially and lingually  
201 visible (Fig. 2C,D,H).

202

### 203 *4.3 Cladistic analysis*

204 The cladistics analysis of the data matrix of dentition-based characters  
205 (Hendrickx and Mateus, 2014), including MN 4547-V-1 and MN-4547-V-2, yielded  
206 two most parsimonious trees. The resulting consensus tree (length = 690 steps; CI =  
207 0.28; RI = 0.55) is shown in Fig. 3. The general topology is in accordance with that  
208 presented by Hendrickx and Mateus (2014:fig. 1), in which clades at approximately  
209 family-level were recovered, like Ceratosauridae, Abelisauridae, Spinosauridae,  
210 Carcharodontosauridae, and Tyrannosauroidae. On the other hand, the general  
211 relationships between major theropod clades do not closely approach those recovered by  
212 cladistics analyses of data matrix based on more diverse sets of characters (e.g., Carrano  
213 and Sampson, 2008; Carrano et al., 2012; Rauhut and Carrano, 2016). As pointed out by  
214 Hwang (2005) and later supported by Hendrickx and Mateus (2014), dentition-based  
215 characters are able to recover some particular clades, although the correct relationships  
216 between them are missed. This is clearly a consequence of homoplasy and this issue  
217 was previously addressed by Hendrickx and Mateus (2014).

218 The two Alcântara Formation tooth crowns were recovered as the sister group of  
219 each other, reflecting the great morphological similarity between them. Furthermore,

220 they nested well within Abelisauridae. For instance, they share with most abelisaurid  
221 tooth crowns an almost straight distal profile and carinae centrally positioned in both  
222 mesial and distal views (Smith, 2007; Hendrickx and Mateus, 2014). More importantly,  
223 two of the abelisaurid ambiguous synapomorphies found by Hendrickx and Mateus  
224 (2014) and recognizable in isolated teeth are present in MN 4547-V-1 and MN 4547-V-  
225 2, *i.e.*, hooked and apically inclined distal denticles (Fig. 2G-I). Thus, the assignment of  
226 the Brazilian tooth crowns to Abelisauridae is well supported by the present cladistic  
227 analysis.

228

#### 229 *4.4 Similarity analyses*

230 The results of the Jaccard similarity among mid-Cretaceous non-avian dinosaur  
231 assemblages are shown in Table 2. The dendrogram of Fig. 4 presents the hierarchical  
232 clustering of the assemblages based on the obtained indices. The Alcântara Formation  
233 assemblage (northern South America, Cenomanian) is most similar to the Kem Kem  
234 (northern Africa, Cenomanian), and the pair Alcântara-Kem Kem is more similar to the  
235 Elrhaz Formation (northern Africa, Aptian-Albian) than to the Candeleros (southern  
236 South America, Cenomanian). The other dinosaur assemblage from Maranhão State,  
237 the Undifferentiated Unit (northern South America, Albian), grouped with the Bahariya  
238 Formation (northern Africa, Cenomanian), and this pair aligned with the  
239 aforementioned assemblages. All of them are more similar to the Khok Kruat Formation  
240 (Asia, Aptian-Albian) than to the other Laurasian assemblages, which clustered with the  
241 Winton Formation (Australia, Albian). This split between the non-avian dinosaur  
242 composition of Gondwanan and Laurasian units is clear in Fig. 4. Finally, the Romualdo  
243 Formation dinosaur composition (northern South America, Albian) grouped with the  
244 large cluster formed by all other assemblages.

245

246 **5. Discussion**

247           Specimens MN 4547-V-1 and MN 4547-V-2 from the Baronesa Beach are the  
248 first unequivocal evidence of Abelisauridae from the Alcântara Formation. Souto and  
249 Fernandes (2015) mention that abelisaurid remains are known from the Cajual Island,  
250 but did not cite any reference. These Cenomanian crowns are so far the oldest Brazilian  
251 record of this group. Other occurrences are Campanian-Maastrichtian in age and  
252 comprise isolated and fragmentary registers from southeastern and central portions of  
253 the country, along with *Pycnonemosaurus nevesi*, the only named post-Cenomanian  
254 theropod species from Brazil (Bertini, 1996; Bittencourt and Kellner, 2002; Kellner and  
255 Campos, 2002; Candeiro et al., 2006).

256           The Baronesa Beach crowns are also the only remains from the Alcântara  
257 Formation assigned to Ceratosauria with a cladistic support. Previous records include  
258 also isolated crowns assigned to Noosauridae (Lindoso et al., 2012) and a possible  
259 *Bahariasaurus*-like vertebral centrum (Medeiros, 2001; Medeiros and Schultz, 2001,  
260 2002; Candeiro et al., 2011). *Bahariasaurus* is a problematic theropod taxon whose  
261 holotype from the Bahariya Formation was destroyed during the World War II. Carrano  
262 and Sampson (2008) suggested that *Bahariasaurus* and *Deltadromeus*, from the Kem  
263 Kem Beds, could be synonymous. In turn, *Deltadromeus* was first described as a  
264 coelurosaur (Serenó et al., 1996), but later recognized as a ceratosaur (Wilson et al.,  
265 2003; Sereno et al., 2004; Carrano and Sampson, 2008). Within Ceratosauria, the  
266 proposed affinities of *Deltadromeus* have varied from a basal ceratosaur (e.g., Carrano  
267 and Sampson, 2008) to a noosaurid (e.g., Wilson et al., 2003; Sereno et al., 2004;  
268 Tortosa et al., 2014; Rauhut and Carrano, 2016). Furthermore, Apesteguía et al. (2016)  
269 found it also as a basal tetanuran, bringing even more controversy into the issue of the



270 taxonomic affinities of *Deltadromeus*. In short, ceratosaurs seem to have been  
271 represented in the Alcântara Formation dinosaur assemblage at least by abelisaurids and  
272 noosaurids.

273 An abelisaurid theropod was expected in the Cenomanian of northeastern Brazil  
274 and, hence, northern South America. This taxon was a conspicuous element of most  
275 mid-Cretaceous Gondwanan faunas (e.g., Russell, 1996; Sereno et al., 2004; Sereno and  
276 Brusatte, 2008; Novas, 2007; Novas et al., 2013; Richter et al., 2013). Actually, the  
277 abelisaurid evolutionary history can be tracked back until the Late Jurassic of Laurasia  
278 (Hendrickx and Mateus, 2014), although *Eoabelisaurus*, from the Middle Jurassic of  
279 Patagonia, may represent the oldest record of this clade despite some dispute on its  
280 phylogenetic placement (Pol and Rauhut, 2012; Tortosa et al., 2014; Rauhut and  
281 Carrano, 2016). However, it is noteworthy that abelisaurid remains from the Alcântara  
282 Formation are reported only now, after nearly twenty years of intense fieldworks in its  
283 outcrops. For instance, regarding only dinosaurs, spinosaurid and carcharodontosaurid  
284 isolated teeth are the most common elements found in Cajual Island, including hundreds  
285 of collected specimens (Medeiros and Schultz, 2001; Medeiros, 2006; Medeiros et al.,  
286 2014).

287 There may be at least three most plausible hypotheses to explain this scenario.  
288 First, abelisaurid tooth crowns might have gone unnoticed among the conglomeratic  
289 beds of the Cajual Island during fieldworks or are not collected as often as those of large  
290 theropods. This is because they are usually smaller than spinosaurid and  
291 carcharodontosaurid tooth crowns. The second explanation regards identification biases,  
292 given that abelisaurid teeth may not be as diagnostic as spinosaurids or  
293 carcharodontosaurids (Medeiros, 2006; Brusatte et al., 2007). Favoring this hypothesis,  
294 MN 4547-V-1 and MN 4547-V-2 have been regarded as indeterminate theropods for

295 more than two decades, after their brief description by Eugênio (1993). In addition,  
296 other small theropod tooth crowns from the Baronesa Beach are reminiscent of those  
297 described here as abelisaurid, especially regarding the distal denticles (MAFS, personal  
298 observations). They include specimens 19 R(d), 76 R(d), 78 R(d), and 80 R(d)  
299 (Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro-UFRJ, Rio de  
300 Janeiro, Brazil), previously regarded as Dromaeosauridae (Vilas Boas, 1999; Elias,  
301 2006). Third, the small number of specimens may reflect the lower abundance of  
302 abelisaurids in the local dinosaur fauna due to paleoecological factors. In fact, Sales et  
303 al. (2016) recently proposed that abelisaurids were negatively associated with coastal  
304 environments, which is in accordance with the estuarine depositional environment  
305 inferred for the Alcântara Formation (Medeiros et al., 2007, 2014). It is likely that,  
306 taken together, these hypotheses explain the reduced number of abelisaurid remains.  
307 Any further consideration on this matter requires new materials and more collection and  
308 identification efforts.

309         As previously suggested and supported by our analysis, the Alcântara Formation  
310 non-avian dinosaur assemblage is particularly similar to that of the Kem Kem Beds  
311 (Medeiros and Schultz, 2001, 2002; Medeiros et al., 2007, 2014; Candeiro et al., 2011).  
312 It is also more similar to another northern African deposit, the Elrhaz Formation, than  
313 any other mid-Cretaceous assemblage, including the Candeleros Formation. These  
314 results may be a consequence of the presence of spinosaurid and noasaurid theropods in  
315 northern Gondwana. These are neither found together in the Candeleros dinosaur record  
316 nor in the Laurasian assemblages (Tables 1 and S1). On the other hand, the latter  
317 clustered especially by sharing ankylosaurs, ceratopsians, and tyrannosauroids. The  
318 Australian Winton Formation was more similar to Laurasian assemblages than other  
319 Gondwanan deposits, partially recalling the results found by the analysis of Barrett et al.

320 (2011) and contrary to Agnolín et al. (2010). In our analysis, the presence of  
321 ankylosaurs and megaraptorans in Winton assemblage seem to be the main reason for  
322 the closer similarity between it and Laurasian deposits (Table 1), although  
323 megaraptorans are known in southern South America from late Cenomanian onwards  
324 (Apesteguía et al., 2016; Motta et al., 2016). However, our results in this regard are  
325 considered with caution, because the sampled fossil sites covered only the best known  
326 non-avian dinosaur assemblages more safely dated as mid-Cretaceous. Also, our results  
327 may not reflect precisely the palaeogeographic and palaeobiogeographic history of the  
328 main landmasses, as the faunal composition of each fossil site may have been  
329 influenced by regional extinctions and palaeoecological factors as aforementioned  
330 (Barrett et al., 2011; Carrano et al., 2012; Novas et al., 2013). For investigating the  
331 palaeobiogeographic relationships of large landmasses, which is beyond the scope of  
332 this paper, it would be more adequate to employ methods that take into account clade  
333 history (Barrett et al., 2011; Novas et al., 2013).

334         Nevertheless, previous studies have treated each large landmass as a single  
335 sampling unit, assuming implicitly a relative homogeneity for the local dinosaur fauna  
336 (e.g., Agnolín et al., 2010; Barrett et al., 2011). In this regard, our results are unexpected  
337 as all three northern South American assemblages included in this analysis do not form  
338 a cluster. For instance, the Alcântara Formation overlies the Undifferentiated Unit  
339 within the stratigraphic succession of the São Luís-Grajaú Basin (Fig. S2 of the  
340 Supplementary Information). However, the dinosaur assemblage from the  
341 Undifferentiated Unit is most similar to that of the Bahariya Formation, as they share a  
342 greater amount of taxa relative to their total number of dinosaur groups (Tables 1 and  
343 2). In addition, the Undifferentiated Unit and the Bahariya Formation are basically  
344 subassemblies of more diverse northern Gondwanan assemblages in terms of dinosaur

345 composition (Table 1). Thus, the pair Undifferentiated Unit-Bahariya may be artificial  
346 and a consequence of differential collection efforts compared to other deposits like the  
347 Alcântara and Elrhaz formations. Also remarkable is that the Romualdo Formation is  
348 the least similar to the Alcântara Formation (Table 2). Although sharing spinosaurids,  
349 they differ from each other in their coelurosaurian components: tyrannosauroids  
350 (*Santanaraptor*) and compsognathids (*Mirischia*) are recorded in the former, whilst the  
351 latter presents possible maniraptoran teeth (Table 1 and Table S1 of the Supplementary  
352 Information; Kellner, 1999; Naish et al., 2004; Elias, 2006; Elias et al., 2007a).  
353 Actually, a dinosaur composition including spinosaurids, tyrannosauroids, and  
354 compsognathids is only found in the Romualdo Formation, among the sampled fossil  
355 sites (Table 1). Other striking aspect of the Romualdo assemblage is the supposed  
356 absence of herbivorous dinosaurs, from sauropod saurischians to all ornithischian  
357 groups (Naish et al., 2004; Machado and Kellner, 2007). A better appreciation of the  
358 Romualdo dinosaur diversity requires further comparisons with additional dinosaur-  
359 bearing units, like the Wessex Formation, which also presents spinosaurid,  
360 tyrannosauroid, and compsognathid theropods (Martill and Hutt, 1996; Hutt et al., 2001;  
361 Naish, 2002).

362         Anyway, our results indicate that a single landmass may be less homogeneous in  
363 terms of faunal composition within a given temporal interval (e.g., mid-Cretaceous)  
364 than previously assumed or highlighted.

365

## 366 **6. Conclusions**

367         The Alcântara Formation of the São Luís-Grajaú Basin shares most of its non-  
368 avian dinosaur taxa with northern African units, including Abelisauridae. Thus, the  
369 growing evidence supports a faunal distinction between northern and southern

370 Gondwana at least in relation to northern and southern South America and Africa.  
371 However, there is also heterogeneity within northern South America, between the  
372 dinosaur composition of the Alcântara and Romualdo formations. Further investigations  
373 may corroborate it and determine its causes, whether ecological, historical, or both.  
374 Given that faunal heterogeneities at smaller geographic scales may have gone  
375 overlooked, we suggest future analyses to treat each faunal assemblage as a single  
376 sampling unit. This should be valid especially for the analyses employing diversity and  
377 similarity indices. In our view, this procedure is the most parsimonious regarding the  
378 adopted assumptions. Also, mixing the dinosaur composition of different fossil sites  
379 may result in an artificial biota for a whole landmass and, hence, obscure real faunal  
380 distinction at a smaller geographic and temporal scale.

381

### 382 **Acknowledgements**

383 We thank Sergio A. K. de Azevedo, Alexander W. A. Kellner, and Luciana B.  
384 de Carvalho (MN) for the access to the specimens studied here. We are also in debt to  
385 Deisi D. R. Henriques and Lilian A. da Cruz for their kind assistance during the visit to  
386 MN. For the same reasons, we are grateful to Ismar S. Carvalho and Flávia A.  
387 Figueiredo (UFRJ). Dr. Léo A. Hartmann (Universidade Federal do Rio Grande do Sul)  
388 and Dr. Manuel A. Medeiros (Universidade Federal do Maranhão) provided valuable  
389 comments on the early drafts of this paper. This work was financially supported by a  
390 PhD grant to MAFS by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e  
391 Tecnológico (CNPq).

392

### 393 **References**

- 394 Agnolín, F.L., Ezcurra, M.D., Pais, D.F., Salisbury, S.W., 2010. A reappraisal of the  
395 Cretaceous non-avian dinosaur faunas from Australia and New Zealand: evidence for  
396 their Gondwanan affinities. *J. Syst. Palaeontol.* 8, 257–300.
- 397 Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L.,  
398 Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft,  
399 N.J.B., Stegen, J.C., Swenson, N.G., 2011. Navigating the multiple meanings of  $\beta$   
400 diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecol. Lett.* 14, 19–28.
- 401 Apesteguía, S., Smith, N.D., Juárez Valieri, R., Makovicky, P.J., 2016. An Unusual  
402 New Theropod with a Didactyl Manus from the Upper Cretaceous of Patagonia,  
403 Argentina. *PLoS One* 11(7): e0157793.
- 404 Barrett, P.M., Benson, R.B.J., Rich, T.H., Vickers-Rich, P., 2011. First spinosaurid  
405 dinosaur from Australia and the cosmopolitanism of Cretaceous dinosaur faunas.  
406 *Biol. Lett.* 7, 933–936.
- 407 Bertini, R.J., 1996. Evidências de Abelisauridae (Carnosauria: Saurischia) do  
408 Neocretáceo da Bacia do Paraná. *Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil*, 4, Rio Claro-  
409 SP, Boletim. UNESP, Rio Claro, pp. 267–271.
- 410 Bittencourt, J.S., Kellner, A.W.A., 2002. Abelisauria (Theropoda, Dinosauria) teeth  
411 from Brazil. *Bol. Mus. Nac.* 63, 1–8.
- 412 Bittencourt, J.S., Langer, M.C., 2011. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their  
413 biogeographic implications. *An. Acad. Bras. Cienc.* 83, 23–60.
- 414 Bonaparte, J.F., 1986. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana.  
415 *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 4, Mendoza, Actas, 2. pp.  
416 63–95.
- 417 Bonaparte, J.F., Kielan-Jawarowska, Z., 1987. Late Cretaceous dinosaur and mammal  
418 faunas of Laurasia and Gondwana. In: Currie, P.M., Koster, E.H. (Eds.), *Symposium*

- 419 on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, 4, Drumheller, Short Papers. Tyrrell Museum  
420 of Paleontology, Drumheller, pp. 24–29.
- 421 Bonaparte, J.F., Novas, F.E., 1985. *Abelisaurus comahuensis*, n. g., n. sp. Carnosauria  
422 del Cretácico Tardío de Patagonia. *Ameghiniana* 21, 259–265.
- 423 Brett-Surman, M.K., 1979. Phylogeny and palaeobiogeography of hadrosaurian  
424 dinosaurs. *Nature* 277, 560–562.
- 425 Brusatte, S.L., Benson, R.B.J., Carr, T.D., Williamson, T.E., Sereno, P.C., 2007. The  
426 systematic utility of theropod enamel wrinkles. *J. Vert. Paleontol.* 27, 1052–1056.
- 427 Candeiro, C.R.A., Fanti, F., Therrien, F., Lamanna, M.C.. Continental fossil vertebrates  
428 from the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian) Alcântara Formation, Brazil, and  
429 their relationship with contemporaneous faunas from North Africa. *J. Afr. Earth Sci.*  
430 60, 79–92.
- 431 Candeiro, C.R.A., Martinelli, A.G., Avilla, L.S., Rich T.H., 2006. Tetrapods from the  
432 Upper Cretaceous (Turonian–Maastrichtian) Bauru Group of Brazil: a reappraisal.  
433 *Cretac. Res.* 27, 923–946.
- 434 Carrano, M.T., Sampson, S., 2008. The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria:  
435 Theropoda). *J. Syst. Palaeontol.* 6, 183–236.
- 436 Carrano, M.T., Benson, R.B.J., Sampson, S.D., 2012. The phylogeny of Tetanurae  
437 (Dinosauria: Theropoda). *J. Syst. Palaeontol.* 10, 211–300.
- 438 Carvalho, I.S., 2001. Pegadas de dinossauros em depósitos estuarinos (Cenomaniano)  
439 da Bacia de São Luís (MA), Brasil, in: Rossetti, D.F., Góes, A.M., Truckenbrodt, W.  
440 (Eds.), *O Cretáceo na Bacia de São Luís e Grajaú*. Museu Paraense Emílio Goeldi,  
441 Belém, pp. 245–264.

- 442 Carvalho, I.S., Gonçalves, R.A., 1994. Pegadas de dinossauros neocretáceas da  
443 Formação Itapecuru, Bacia de São Luís (Maranhão, Brasil). *An. Acad. Bras. Cienc.*  
444 66, 279–292.
- 445 Elias, F.A., 2006. Dentes de Amniotas da “Laje do Coringa” (Formação Alcântara,  
446 Albo-Cenomaniano da Bacia de São Luís-Grajaú). Identificação, Descrição,  
447 Aspectos Paleobiológicos, Biocronológicos, Paleogeográficos e Paleobiogeográficos.  
448 Universidade Estadual Paulista. M.Sc Thesis.
- 449 Elias, F.A., Bertini, R.J., Medeiros, M.A., 2007a. Pterosaur teeth from the Laje do  
450 Coringa, middle Cretaceous, São Luís-Grajaú Basin, Maranhão, Northern-  
451 Northeastern Brazil. *Braz. J. Geol.* 37, 1–9.
- 452 Elias, F.A., Bertini, R.J., Medeiros, M.A.A. 2007b. Velociraptorinae  
453 (Maniraptoriformes) teeth from the Coringa Flagstone outcrop, middle Cretaceous of  
454 the São Luís-Grajaú Basin, Maranhão State, northern-northeastern Brazil, in:  
455 Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S.,  
456 Rodrigues, M.A.C., Carvalho, M.S.S., Arai, M., Oliveira, M.E.Q. (Eds.),  
457 *Paleontologia: Cenários de Vida*, vol. 1. Interciência, Rio de Janeiro, pp. 307–317.
- 458 Eugênio, W.S., 1993. Caracterização Geo-paleontológica do Cretáceo da Baía de São  
459 Marcos, Maranhão, Brasil. Universidade Federal do Rio de Janeiro. M.Sc. Thesis.
- 460 Góes, A.M., Rossetti, D.F., 2001. Gênese da Bacia de São Luís-Grajaú, Meio-Norte do  
461 Brasil, in: Rossetti, D.F., Góes, A.M., Truckenbrodt, W. (Eds.), *O Cretáceo na Bacia*  
462 *de São Luís e Grajaú*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, pp. 15–29.
- 463 Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C., 2008. TNT, a free program for phylogenetic  
464 analysis. *Cladistics* 24, 774–786.



- 465 Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics  
466 software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9  
467 pp. Available at: [http://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm).
- 468 Hendrickx, C., Mateus, O., 2014. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late  
469 Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the  
470 identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa* 3759, 1–74.
- 471 Hendrickx, C., Mateus, O., Araujo, R., 2015. A proposed terminology of theropod teeth  
472 (Dinosauria, Saurischia). *J. Vert. Paleontol.* 35, e982797.
- 473 Hocknull, S.A., White, M.A., Tischler, T.R., Cook, A.G., Calleja, N.D., Sloan, T.,  
474 Elliot, D.A., 2009. New Mid-Cretaceous (latest Albian) dinosaurs from Winton,  
475 Queensland, Australia. *PLoS One* 4(7): e6190.
- 476 Hsiou, A.S., Albino, A.M., Medeiros, M.A., Santos, R.A.B., 2014. The oldest Brazilian  
477 snakes from the early Late Cretaceous (Cenomanian). *Acta Palaeontol. Pol.* 59, 635–  
478 642.
- 479 Hutt, S., Naish, D., Martill, D.M., Barker, M.J., Newbery, P., 2001. A preliminary  
480 account of a new tyrannosauroid theropod from the Wessex Formation (Early  
481 Cretaceous) of southern England. *Cretac. Res.* 22, 227–242.
- 482 Hwang, S.H., 2005. Phylogenetic patterns of enamel microstructure in dinosaur teeth. *J.*  
483 *Morphol.* 266, 208–240.
- 484 Kellner, A.W.A. 1996. Remarks on Brazilian dinosaurs. *Mem. Queensl. Mus.* 39, 611–  
485 626.
- 486 Kellner, A.W.A., 1999. Short note on a new dinosaur (Theropoda, Coelurosauria) from  
487 the Santana Formation (Romualdo Member, Albian), Northeastern Brasil. *Bol. Mus.*  
488 *Nac.* 49, 1–8.

- 489 Kellner, A.W.A., Campos, D.A., 2000. Brief review of dinosaur studies and  
490 perspectives in Brazil. *An. Acad. Bras. Cienc.* 72, 509–538.
- 491 Kellner, A.W.A., Campos, D.A., 2002. On a theropod dinosaur (Abelisauria) from the  
492 continental Cretaceous of Brazil. *Arq. Mus. Nac.* 60, 163–170.
- 493 Kellner, A.W.A., Pinheiro, A.E.P., Azevedo, S.A.K., Henriques, D.D.R., Carvalho,  
494 L.B., Oliveira, G.R., 2009. A new crocodyliform from the Alcântara Formation  
495 (Cenomanian), Cajual Island, Brazil. *Zootaxa* 2030, 49–58.
- 496 Kellner, A.W.A., Azevedo, S.A.K., Machado, E.B., Carvalho, L.B., Henriques, D.D.R.,  
497 2011. A new dinosaur (Theropoda, Spinosauridae) from the Cretaceous  
498 (Cenomanian) Alcântara Formation, Cajual Island, Brazil. *An. Acad. Bras. Cienc.*  
499 83, 9–108.
- 500 Lindoso, R.M., Medeiros, M.A., Carvalho, I.S., Marinho, T.S., 2012. *Masiakasaurus*-  
501 like theropod teeth from the Alcântara Formation, São Luís Basin (Cenomanian),  
502 northeastern Brazil. *Cretac. Res.* 36, 119–124.
- 503 Lindoso, R.M., Marinho, T.S., Santucci, R.M., Medeiros, M.A., Carvalho, I.S., 2013. A  
504 titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm from the Alcântara Formation  
505 (Cenomanian), São Luís Basin, Northeastern Brazil. *Cretaceous Res.* 45, 43–48.
- 506 Machado, E.B., Kellner, A.W.A., 2007. On a supposed ornithischian dinosaur from the  
507 Santana Formation, Araripe Basin, Brazil, in: Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T.,  
508 Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S., Rodrigues, M.A.C., Carvalho,  
509 M.S.S., Arai, M., Oliveira, M.E.Q. (Eds.), *Paleontologia: Cenários de Vida*, vol. 1.  
510 Interciência, Rio de Janeiro, pp. 291–299.
- 511 Marsh, O.C., 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V. *Am. J.*  
512 *Sci.* 21, 417–423.

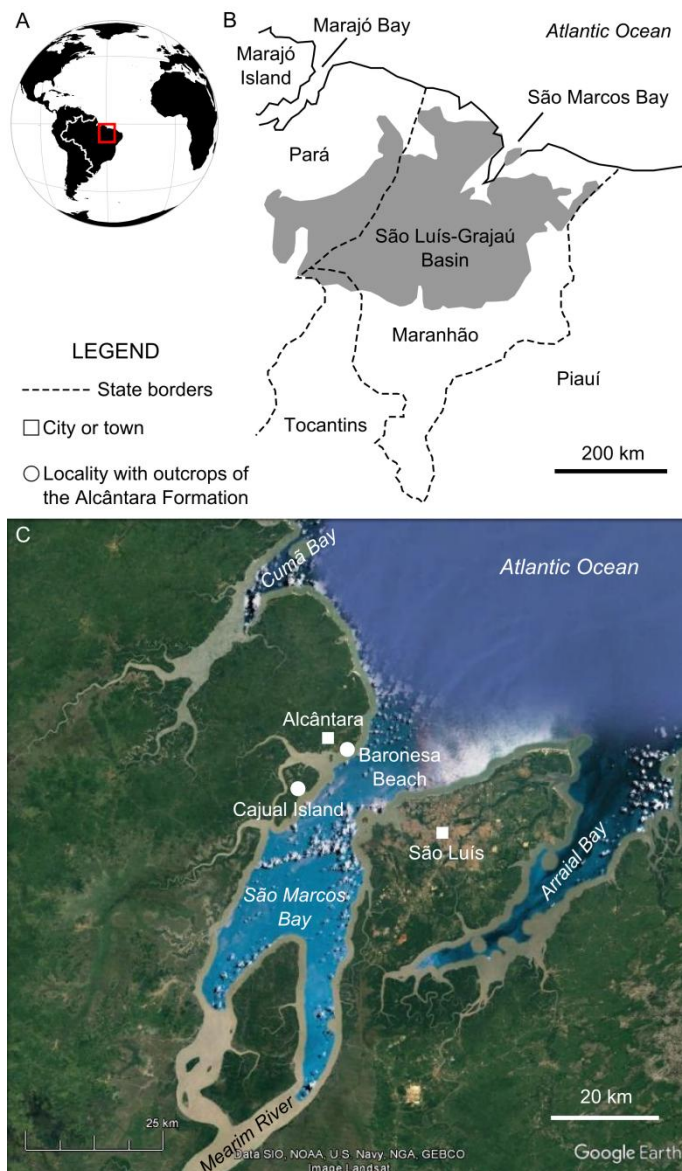
- 513 Marsh, O.C., 1884. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VIII. The  
514 Order Theropoda. *Am. J. Sci.* 27, 329–340.
- 515 Martill, D.M., Hutt, S., 1996. Possible baryonychid dinosaur teeth from the Wessex  
516 Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of the Isle of Wight. *Proc. Geol. Assoc.*  
517 107, 81–84.
- 518 Medeiros, M.A., 2001. A Laje do Coringa (Ilha do Cajual, Bacia de São Luís, Baía de  
519 São Marcos, MA): conteúdo fossilífero, tafonomia e implicações na bioestratigrafia e  
520 paleobiogeografia do Mesocretáceo do nordeste brasileiro. Universidade Federal do  
521 Rio Grande do Sul. Ph.D. Thesis.
- 522 Medeiros, M.A., 2006. Large theropod teeth from the Eocenomanian of northeastern  
523 Brazil and the occurrence of Spinosauridae. *Rev. Bras. Paleontolog.* 9, 333–338.
- 524 Medeiros, M.A., Schultz, C.L., 2001. Uma paleocomunidade de vertebrados do  
525 Cretáceo médio, Bacia de São Luís, in: Rossetti, D.F., Góes, A.M., Truckenbrodt, W.  
526 (Eds.), *O Cretáceo na Bacia de São Luís e Grajaú*. Museu Paraense Emílio Goeldi,  
527 Belém, pp. 209–221.
- 528 Medeiros, M.A., Schultz, C.L., 2002. A fauna dinossauriana da Laje do Coringa,  
529 Cretáceo médio do Nordeste do Brasil. *Arq. Mus. Nac.* 60, 155–162.
- 530 Medeiros, M.A., Freire, P.C., Pereira, A.A., Santos, R.A.B., Lindoso, R.M., Coêlho,  
531 A.F.A., Passos, E.B., Júnior, E.S., 2007. Another African dinosaur recorded in the  
532 Eocenomanian of Brazil and a revision of the Laje do Coringa site, in: Carvalho, I.S.,  
533 Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S., Rodrigues,  
534 M.A.C., Carvalho, M.S.S., Arai, M., Oliveira, M.E.Q. (Eds.), *Paleontologia:  
535 Cenários de Vida*, vol. 1. Interciência, Rio de Janeiro, pp. 413–423.

- 536 Medeiros, M.A., Lindoso, R.M., Mendes, I.D., Carvalho, I.S., 2014. The Cretaceous  
537 (Cenomanian) continental record of the Laje do Coringa Flagstone (Alcântara  
538 Formation), northeastern South America. *J. South Am. Earth Sci.* 53, 50–58.
- 539 Moraes-Santos, H.M., Melo, C.C.S., Toledo, P.M., Rossetti, D.F., 2001. Ocorrência de  
540 Pleurodira na Formação Alcântara (Albiano-Cenomaniano), Bacia de São Luís, MA,  
541 in: Rossetti, D.F., Góes, A.M., Truckenbrodt, W. (Eds.), *O Cretáceo na Bacia de São*  
542 *Luís-Grajaú*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, pp. 235–244.
- 543 Motta, M.J., Rolando, A.M.A., Rozadilla, S., Agnolín, F.E., Chimento, N.R., Egli, F.B.,  
544 Novas, F.E., 2016. New theropod fauna from the Upper Cretaceous (Huincul  
545 Formation) of northwestern Patagonia, Argentina. *Bull. N. M. Mus. Nat. Hist. Sci.*  
546 71, 231–253.
- 547 Naish, D., 2002. The historical taxonomy of the Lower Cretaceous theropods  
548 (Dinosauria) *Calamospondylus* and *Aristosuchus* from the Isle of Wight. *Proc. Geol.*  
549 *Assoc.* 113, 153-163.
- 550 Naish, D., Martill, D.M., Frey, E., 2004. Ecology, Systematics and biogeographical  
551 relationships of dinosaurs, including a new theropod, from the Santana Formation  
552 (?Albian, Early Cretaceous) of Brazil. *Hist. Biol.*, 1–14.
- 553 Novas, FE., 2007. Evolution of South American dinosaurs, in: Carvalho, I.S., Cassab,  
554 R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S., Rodrigues, M.A.C.,  
555 Carvalho, M.S.S., Arai, M., Oliveira, M.E.Q. (Eds.), *Paleontologia: Cenários de*  
556 *Vida*, vol. 1. Interciência, Rio de Janeiro, pp. 333-353.
- 557 Novas, F.E., Agnolín, F.L., Ezcurra, M.D., Porfiri, J., Canale, J.I., 2013. Evolution of  
558 the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia.  
559 *Cretac. Res* 45, 174–215.

- 560 Owen, R., 1842. Report on British Fossil Reptiles. Part II. Rep. Br. Assoc. Adv. Sci. 11,  
561 60–204.
- 562 Pol, D., Rauhut, O.W.M., 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the  
563 Early diversification of theropod dinosaurs. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 279,  
564 3170–3175.
- 565 R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing.  
566 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2008. Available at:  
567 <http://www.R-project.org>.
- 568 Rauhut, O.W.M., Carrano, M.T., 2016. The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi*  
569 Janensch, 1920, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. Zool. J. Linn. Soc.  
570 178, 546–610.
- 571 Richter, U., Mudroch, A., Buckley, L.G., 2013. Isolated theropod teeth from the Kem  
572 Kem beds (early Cenomanian) near Taouz, Morocco. Paläontologische Z. 87, 291–  
573 434.
- 574 Rogers, R.R., Krause, D.W., Curry Rogers, K., Rasoamiaramanana, A.H., Rahantarisoa,  
575 L., 2007. Paleoenvironment and paleoecology of *Majungasaurus crenatissimus*  
576 (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. J. Vert.  
577 Paleontol. 27(sp8), 21–31.
- 578 Rossetti, D.F., 2001. Arquitetura deposicional da Bacia de São Luís-Grajaú, in:  
579 Rossetti, D.F., Góes, A.M., Truckenbrodt, W. (Eds.), O Cretáceo na Bacia de São  
580 Luís-Grajaú. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, pp. 235–244.
- 581 Rossetti, D.F., Truckenbrodt, W., 1997. Revisão estratiográfica para os depósitos do  
582 Albiano-Terciário Inferior (?) na Bacia de São Luís (MA), norte do Brasil. Boletim  
583 do Museu Paraense Emílio Goeldi (Série Ciências da Terra) 9, 29–41.

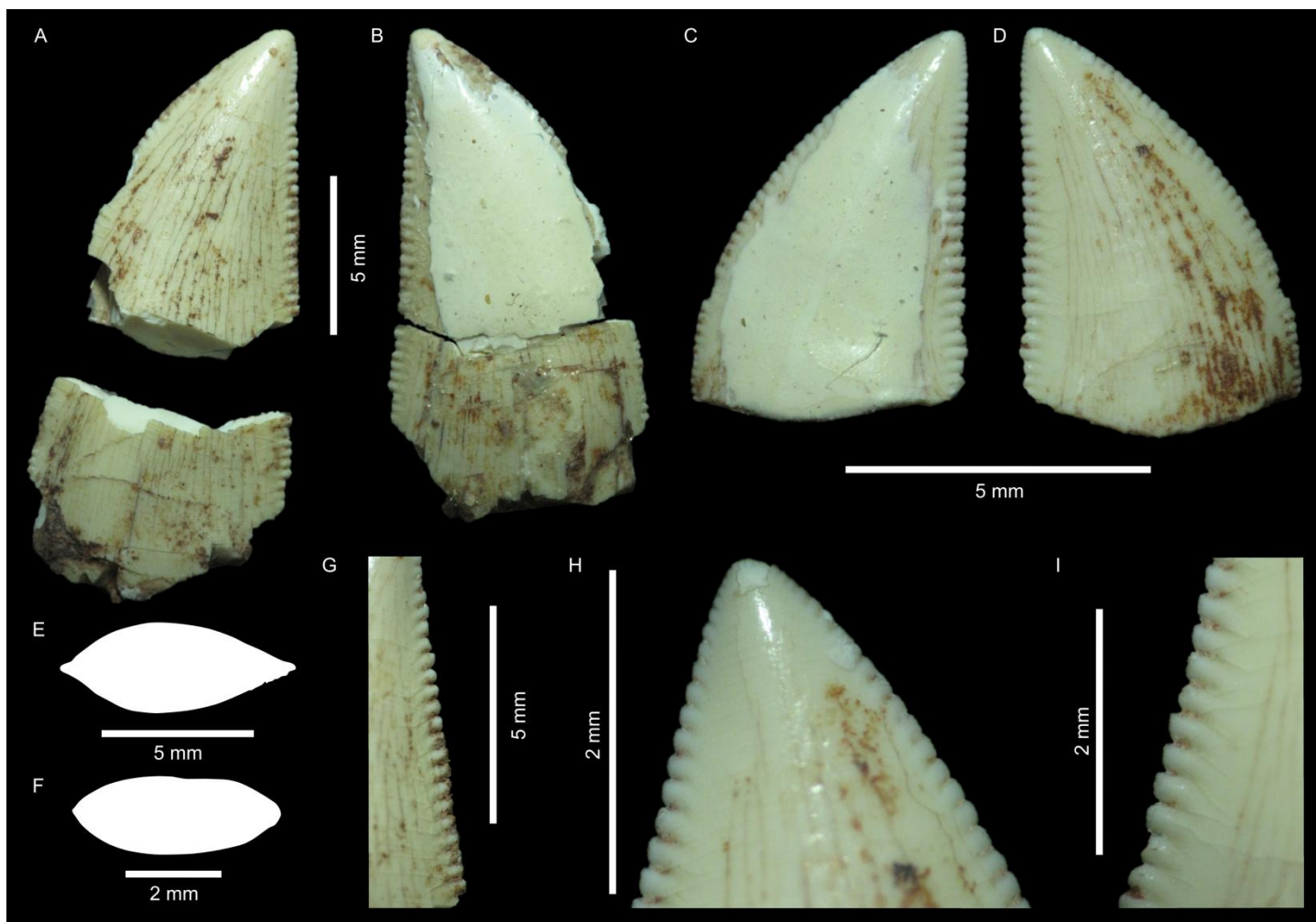
- 584 Russell, D.A., 1996. Isolated dinosaur bones from the middle Cretaceous of the Tafilalt,  
585 Morocco. Bull. Mus. d'Hist. Nat. Paris 18, 349–402.
- 586 Sales, M.A.F., Lacerda, M.B., Horn, B.L.D., de Oliveira, I.A.P., Schultz, C.L., 2016.  
587 The “ $\chi$ ” of the matter: testing the relationship between paleoenvironments and three  
588 theropod clades. PLoS One 11(2), e0147031.
- 589 Santos, M.E.C.M., Carvalho, M.S.S., 2004. Paleontologia das Bacias do Parnaíba,  
590 Grajaú e São Luís, second ed. CPRM, Rio de Janeiro.
- 591 Seeley, H.G., 1888. On the classification of the fossil animals commonly named  
592 Dinosauria. Proc. R. Soc. Lond. 43, 165–171.
- 593 Sereno, P.C., 1999. The Evolution of Dinosaurs. Science 284, 2137–2147.
- 594 Sereno, P.C., Brusatte, S.L., 2008. Basal abelisaurid and carcharodontosaurid theropods  
595 from the Lower Cretaceous Elrhaz Formation (Aptian-Albian) of Niger. Acta  
596 Palaeontol. Pol. 53, 15–46.
- 597 Sereno, P.C., Dutheil, D.B., Larochene, M., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Magwene,  
598 P.M., Sidor, C.A., Varricchio, D.J., Wilson, J.A., 1996. Predatory dinosaurs from the  
599 Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. Science 272, 986–991.
- 600 Sereno, P.C., Wilson, J.A., Conrad, J.L., 2004. New dinosaurs link southern landmasses  
601 in the mid-Cretaceous. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 271, 1325–1330.
- 602 Smith, J.B., 2007. Dental morphology and variation in *Majungasaurus crenatissimus*  
603 (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. J. Vert.  
604 Paleontol. 27(sp8), 103–126.
- 605 Smith, J.B., Dodson, P., 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical  
606 notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. J. Vert. Paleontol. 23, 1–14.
- 607 Souto, P.R.F., Medeiros, M.A., 2012. Tetrapod coprolites from the Cenomanian  
608 bonebed of northeastern Brazil. Bull. N. M. Mus. Nat. Hist. Sci. 57, 229–234.

- 609 Souto, P.R.F, Fernandes, MA., 2015. Fossilized excreta associated to dinosaurs in  
610 Brazil. *J. South Am. Earth Sci.* 57, 32–38.
- 611 Tortosa, T., Buffetaut, E., Vialle, N., Dutour, Y., Turini, E., Cheylan, G., 2014. A new  
612 abelisaurid dinosaur from the Late Cretaceous of Southern France:  
613 Palaeobiogeographical implications. *Ann. Paleontol.* 100, 63–86.
- 614 Vilas Bôas, I., Carvalho, I.S., 2001. Répteis marinhos (Mosasauria e Plesiosauria) do  
615 Cretáceo Superior da bacia de São Luís (Maranhão, Brasil), in: Rossetti, D.F., Góes,  
616 A.M., Truckenbrodt, W. (Eds.), *O Cretáceo na Bacia de São Luís e Grajaú*. Coleção  
617 Friedrich Katzer, Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, pp. 223–233.
- 618 Vilas Bôas, I., Carvalho, I.S., Medeiros, M.A., Pontes, H., 1999. Dentes de  
619 *Carcharodontosaurus* (Dinosauria, Tyrannosauridae [sic]) do Cenomaniano, Bacia  
620 de São Luís (Norte do Brasil). *An. Acad. Bras. Cienc.* 71, 846–847.
- 621 Wilson, J.A., Sereno, P.C., Srivastava, S., Bhatt, D.K., Khosla, A., Sahni, A., 2003. A  
622 new abelisaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Lameta Formation (Cretaceous,  
623 Maastrichtian) of India. *Contributions from the Museum of Paleontology, University*  
624 *of Michigan* 31, 1–42.



**Fig. 1.** The São Luís-Grajaú Basin. **A**, World orthographic projection. The location of the basin in northeastern Brazil is indicated by the red square. **B**, Detail of the area delimited by the red square in **A**. **C**, Detail of the São Marcos Bay. The main localities where the Alcântara Formation crops out are indicated by white circles. **A** and **B** are modified from Alroy (2013) and Bittencourt and Langer (2011), respectively. **C** is modified from GoogleEarth v. 7.1.7.2606 (December 13, 2015; -2.568923°, -44.393352°; Eye alt 109.19 km; SIO, NOAA, U.S. Navy, NGA, GEBCO; accessed in October 10, 2016).

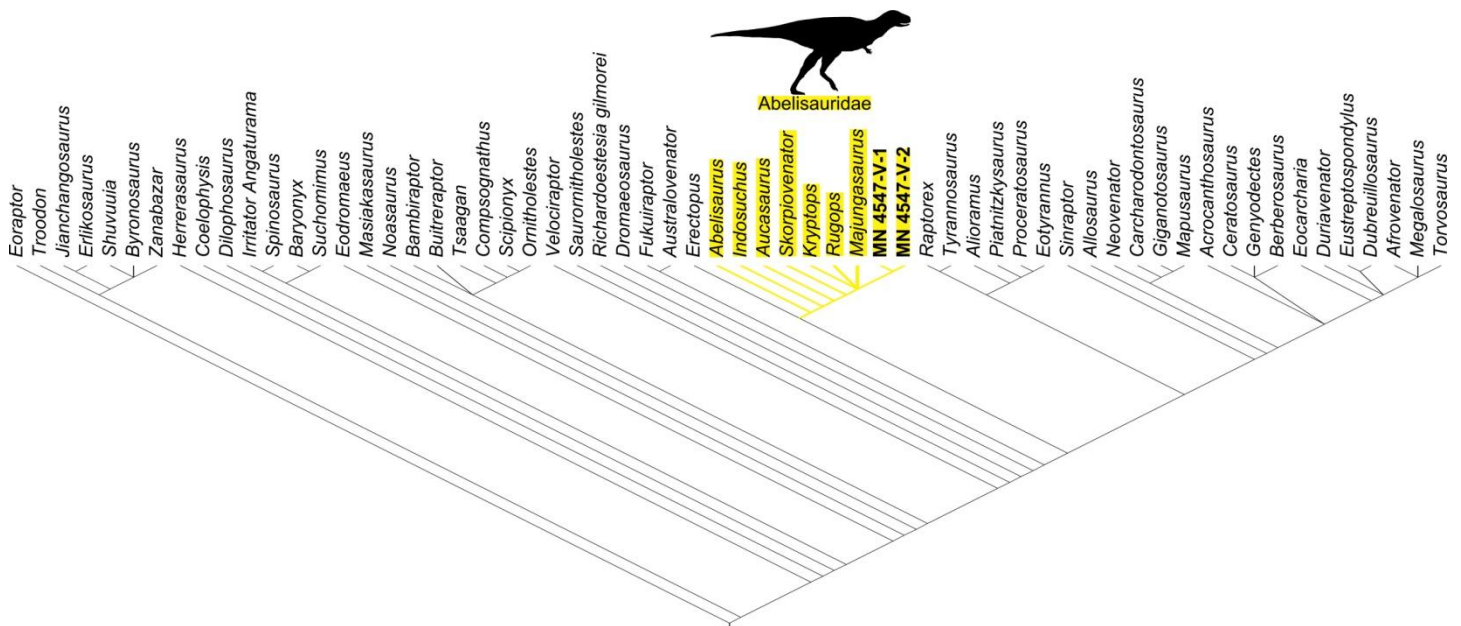




**Fig. 2.** Specimen MN 4547-V. **A**, the largest tooth crown, MN4547-V-1, in lingual view, with its broken parts disconnected. **B**, the same tooth crown in labial view, with its parts connected. **C** and **D**, the smallest crown, MN 4547-V-2, in labial and lingual views, respectively. **E**, cross-section outline of MN 4547-V-1 at the level of its transversal break. **F**, cross-section outline of the base of MN 4547-V-2. **G**, detail of the distal carina of MN 4547-V-1 in lingual view. **H**, Detail of the crown apex of MN 4547-V-2 in lingual view. **I**, Detail of the distal carina of MN 4547-V-2 in lingual view.



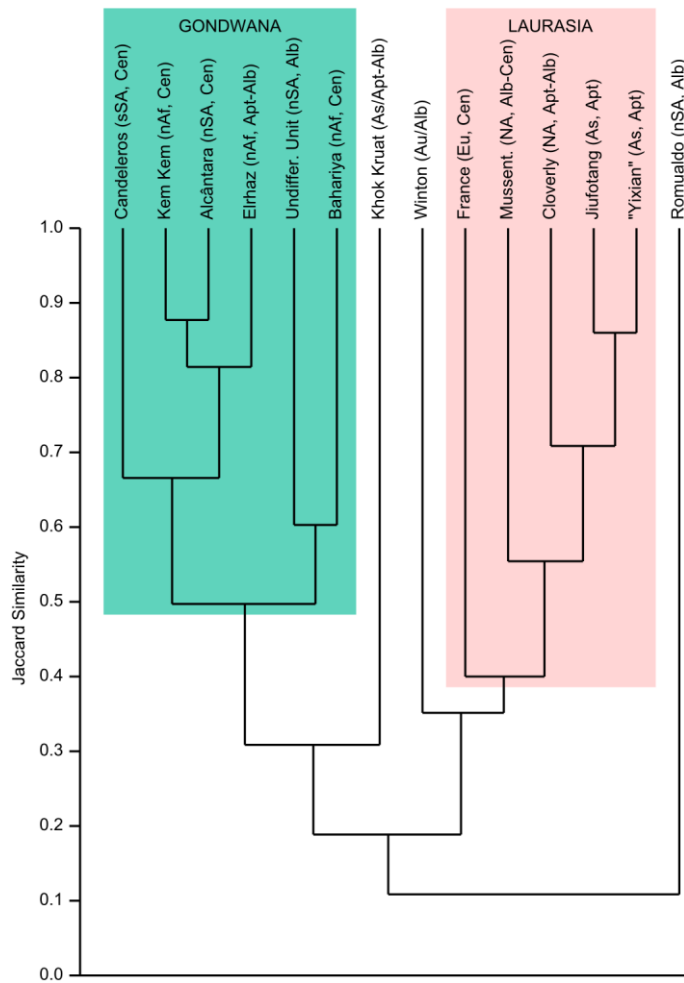
Ceratopsia											+	+	+	+	+
Pachycephalosauria											+				
Ankylosauria									+	+	+	+		+	+



**Fig. 3.** Strict consensus tree (length = 690 steps; CI = 0.28; RI = 0.55) of the two most parsimonious trees obtained by the present cladistic analysis. Abelisaurid taxa are highlighted. The abelisaurid silhouette is from Sales et al. (2016).

**Table 2.** Jaccard similarity index of mid-Cretaceous non-avian dinosaur assemblages. The highest values are shown in bold. Abbreviations: Alc, Alcântara Formation; Bah, Bahariya Formation; Can, Candeleros Formation; Clo, Cloverly Formation; Elr, Elrhaz Formation; Fra, Cenomanian beds of France; Jiu, Jiufotang Formation; Kem, Kem Kem Beds; Kho, Khok Kruat Formation; Mus, Mussentuchit Member of the Cedar Formation; Rom, Romualdo Formation; Und, Undifferentiated Unit; Win, Winton Formation; Yix, “Yixian Formation”.

Assemblage	Alc	Und	Rom	Can	Kem	Bah	Elr	Win	Fra	Mus	Clo	Kho	Jiu
Und	0.500												
Rom	0.100	0.167											
Can	<b>0.750</b>	0.429	0.000										
Kem	<b>0.875</b>	0.571	0.111	0.625									
Bah	0.500	0.600	0.167	0.250	0.571								
Elr	<b>0.875</b>	0.571	0.111	0.625	0.750	0.571							
Win	0.200	0.143	0.000	0.250	0.100	0.143	0.222						
Fra	0.300	0.125	0.000	0.375	0.200	0.125	0.200	0.286					
Mus	0.143	0.000	0.100	0.167	0.071	0.000	0.071	0.333	0.444				
Clo	0.231	0.091	0.100	0.273	0.154	0.091	0.154	0.333	0.444	0.600			
Kho	0.333	0.333	0.167	0.250	0.222	0.333	0.375	0.333	0.125	0.200	0.333		
Jiu	0.273	0.111	0.125	0.333	0.182	0.111	0.182	0.429	0.375	0.556	<b>0.750</b>	0.429	
Yix	0.250	0.100	0.250	0.300	0.167	0.100	0.167	0.375	0.333	0.500	0.667	0.375	<b>0.857</b>



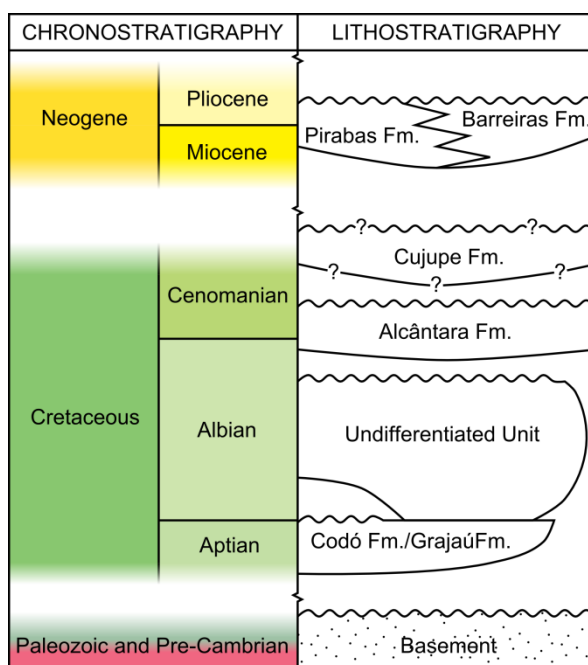
**Fig. 4.** Dendrogram based on the Jaccard similarity indices of mid-Cretaceous (Aptian–Cenomanian) non-avian dinosaur assemblages.

Supplementary Information of:

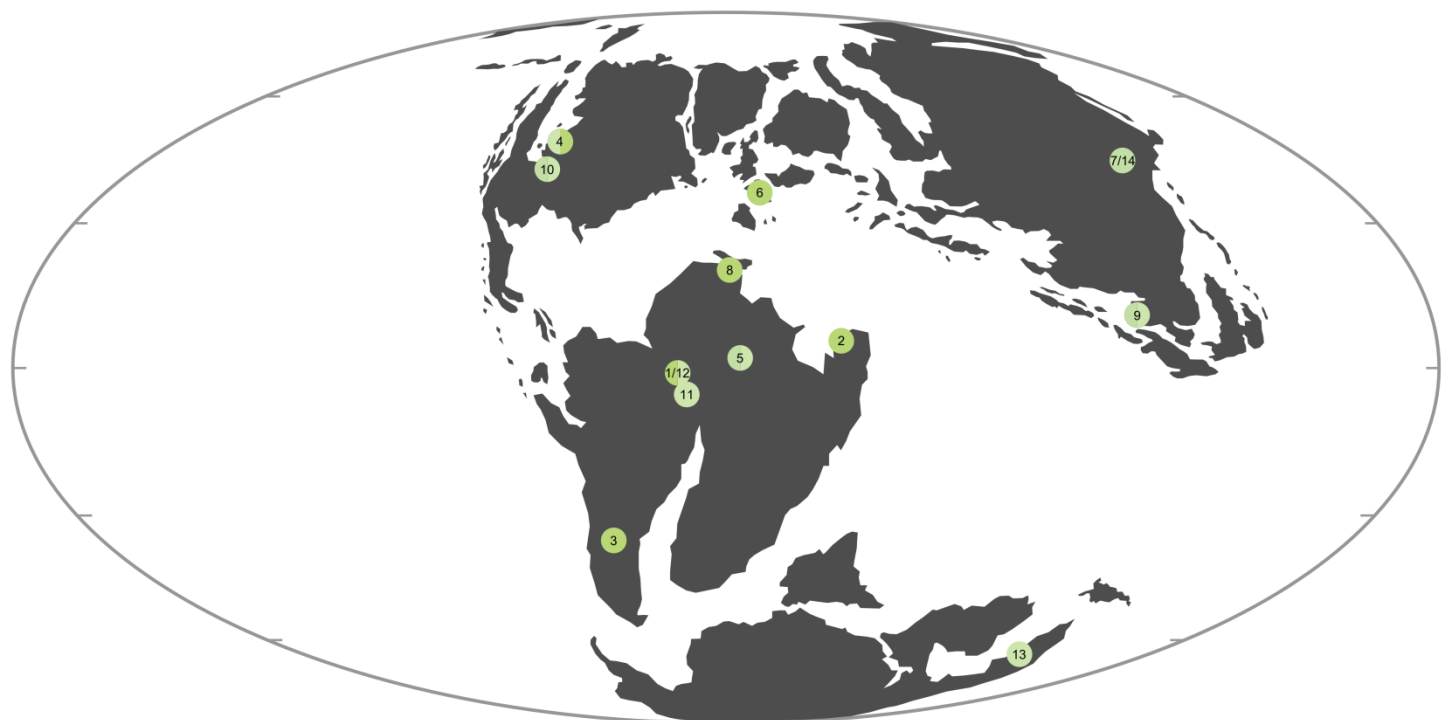
**The oldest abelisaurid record from Brazil and the palaeobiogeographic significance of mid-Cretaceous dinosaur assemblages from northern South America**

Marcos A. F. Sales, Isabel A. P. de Oliveira, Cesar L. Schultz

Part I – Figures



**Fig S1.** Simplified stratigraphic chart of the São Luís-Grajaú Basin. Abbreviation: fm., formation. Modified from Anaisse Jr. et al. (2001).



- LEGEND:
- |              |                          |                               |                          |  |                         |
|--------------|--------------------------|-------------------------------|--------------------------|--|-------------------------|
| ● Cenomanian | 1 - Alcântara Formation  | 4 - Cloverly Formation        | 7 - Jiufotang Formation  | 10 - Mussentuchit Member (Cedar Formation) | 13 - Winton Formation   |
| ● Albian     | 2 - Bahariya Formation   | 5 - Elrhaz Formation          | 8 - Kem Kem Beds         | 11 - Romualdo Formation                    | 14 - "Yixian Formation" |
| ● Aptian     | 3 - Candeleros Formation | 6 - Cenomanian beds of France | 9 - Khok Kruat Formation | 12 - Undifferentiated Unit                 |                         |

**Fig S2.** Mid-Cretaceous palaeogeographic map and the approximate location of the non-avian dinosaur assemblages sampled in this study. Modified from Sales et al. (2014).

Part II – Appendix

**Appendix S1.** Character coding of MN 4547-V.

MN 4547-V-1

```
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????1000?000000??00
?3122[01][01]0000?1???0?00?1?0-0-???000-????????????????????????????????
```

MN 4547-V-2

```
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????00100010000000??00
221220001001100102001110-0-0---000-??????????????????????????????????
```

## Part III – Table

**Table S1.** Non-avian dinosaur composition of the sampled mid-Cretaceous assemblages. The Barremian-Aptian non-avian dinosaur record from the Lujiatun Bed was not included in the “Yixian Formation” assemblage, thus the latter is referred here in quotation marks.

<b>Taxon</b>	<b>Attribution, this study</b>	<b>Reference</b>
<b>Alcântara Formation (northern South America/Cenomanian)</b>		
Theropoda	Abelisauridae	Eugênio 1993
Noasauridae	Noasauridae	Lindoso et al. 2012
<i>Oxalaia</i>	Spinosauridae	Kellner et al. 2011
Spinosauridae	Spinosauridae	Medeiros 2006
<i>Carcharodontosaurus</i>	Carcharodontosauridae	Vilas Bôas et al. 1999, Brusatte et al. 2007
Velociraptorinae	Maniraptora	Elias et al. 2007, Gianechini et al. 2011
Rebbachisauridae	Rebbachisauridae	Medeiros et al. 2014
Titanosauria	Somphospondyli	Medeiros et al. 2014
Ornithopoda	Ornithopoda	Carvalho 2001
<b>Undifferentiated Unit (northern South America/Albian)</b>		
Spinosauridae	Spinosauridae	Medeiros et al. 2014
<i>Carcharodontosaurus</i>	Carcharodontosauridae	Brusatte et al. 2007, Medeiros et al. 2014
Rebbachisauridae	Rebbachisauridae	Castro et al. 2007
Titanosauria	Somphospondyli	Castro et al. 2007
<b>Romualdo Formation (northern South America/Albian)</b>		
<i>Irritator</i>	Spinosauridae	Sues et al. 2002



<i>Angaturama</i>	Spinosauridae	Kellner and Campos 1996
<i>Mirischia</i>	Compsognathidae	Naish et al. 2004
<i>Santanaraptor</i>	Tyrannosauroidae	Kellner 1999, Novas et al. 2013, Porfiri et al. 2014
Oviraptorosauria?		Frey and Martill 1995

#### **Candeleros Formation (southern South America/Cenomanian)**

<i>Ekrixinatosaurus</i>	Abelisauridae	Calvo et al. 2004
<i>Giganotosaurus</i>	Carcharodontosauridae	Coria and Salgado 1995, Sereno et al. 1996
<i>Bicententaria</i>	Coelurosauria	Novas et al. 2012
<i>Alnashetri</i>	Maniraptora	Makovicky et al. 2012
<i>Buitreraptor</i>	Maniraptora	Makovicky et al. 2005
<i>Limaysaurus</i>	Rebbachisauridae	Calvo and Salgado 1995, Salgado et al. 2004
<i>Rayososaurus</i>	Rebbachisauridae	Bonaparte 1996
<i>Nopcsaspondylus</i>	Rebbachisauridae	Apesteguía 2007
<i>Andesaurus</i>	Somphospondyli	Calvo and Bonaparte 1991
Iguanodontia	Ornithopoda	Coria et al. 2007

#### **Kem Kem Beds (northern Africa/Cenomanian)**

Abelisauridae	Abelisauridae	D'Orazi Porchetti et al. 2011
<i>Deltadromeus</i>	Noosauridae	Sereno et al. 1996, Rauhut and Carrano 2016
<i>Spinosaurus</i>	Spinosauridae	Russell 1996, Dal Sasso et al. 2005, Ibrahim et al. 2014
<i>Sigilmassasaurus</i>	Spinosauridae	Russell 1996, Evers et al. 2015
<i>Carcharodontosaurus</i>	Carcharodontosauridae	Sereno et al. 1996
<i>Sauroniops</i>	Carcharodontosauridae	Cau et al. 2012

Dromaeosauridae	Maniraptora	Richter et al. 2013
<i>Rebbachisaurus</i>	Rebbachisauridae	Lavocat 1954
Somphospondyli	Somphospondyli	Mannion and Barrett 2013

#### **Bahariya Formation (northern Africa/Cenomanian)**

<i>Bahariasaurus</i>	Noosauridae	Stromer 1934, Carrano and Sampson 2008, Rauhut and Carrano 2012
<i>Spinosaurus</i>	Spinosauridae	Stromer 1915
<i>Carcharodontosaurus</i>	Carcharodontosauridae	Stromer 1931
<i>Paralititan</i>	Somphospondyli	Smith et al. 2001

#### **Elrhaz Formation (northern Africa/Aptian-Albian)**

<i>Kryptops</i>	Abelisauridae	Sereno and Brusatte 2008
Noosauridae	Noosauridae	Sereno and Brusatte 2008
<i>Cristatusaurus</i>	Spinosauridae	Taquet and Russell 1998
<i>Suchomimus</i>	Spinosauridae	Sereno et al. 1996
<i>Eocarcharia</i>	Carcharodontosauridae	Sereno and Brusatte 2008
<i>Nigersaurus</i>	Rebbachisauridae	Sereno et al. 1999, Tschopp et al. 2015
Titanosauria	Somphospondyli	Sereno and Brusatte 2008
<i>Ouranosaurus</i>	Ornithopoda	Taquet 1976
<i>Lurdusaurus</i>	Ornithopoda	Taquet and Russell 1999
<i>Elrhazosaurus</i>	Ornithopoda	Galton 2009

#### **Winton Formation (Australia/Albian)**

<i>Australovenator</i>	Megaraptora	Hocknull et al. 2009, Carrano et al. 2012
------------------------	-------------	---

<i>Wintonotitan</i>	Somphospondyli	Hocknull et al. 2009, Poropat et al. 2016
<i>Diamantinasaurus</i>	Somphospondyli	Hocknull et al. 2009, Poropat et al. 2016
<i>Austrosaurus</i>	Titanosauriformes	Hocknull et al. 2009, Poropat et al. 2016
<i>Savannasaurus</i>	Somphospondyli	Poropat et al. 2016
Ornithopoda	Ornithopoda	Hocknull et al. 2009

### **Cenomanian beds of France (Europe/Cenomanian)**

Carcharodontosauridae	Carcharodontosauridae	Vullo et al. 2007
Dromaeosauridae	Maniraptora	Vullo et al. 2007
Troodontidae	Maniraptora	Vullo et al. 2007
Brachiosauridae	cf. Brachiosauridae	Vullo et al. 2007, Mannion et al. 2013
Iguanodontoidea	Ornithopoda	Vullo et al. 2007
Nodosauridae	Ankylosauria	Vullo et al. 2007

### **Mussentuchit Member of the Cedar Mountain Formation (North America/Albian-Cenomanian)**

<i>Siats</i>	Megaraptora	Zanno and Makovicky 2013
Tyrannosauroidae	Tyrannosauroidae	Cifelli et al. 1999, Krumeacker et al. 2016
Dromaeosaurinae	Maniraptora	Cifelli et al. 1999
Velociraptorinae	Maniraptora	Cifelli et al. 1999
Troodontidae	Maniraptora	Cifelli et al. 1999
<i>Abydosaurus</i>	Brachiosauridae	Chure et al. 2010
<i>Eolambia</i>	Ornithopoda	McDonald et al. 2012
Hypsilophodontidae	Ornithopoda	Cifelli et al. 1999

Neoceratopsia	Ceratopsia	Kirkland and Madsen 2007, Cifelli et al. 1999
Pachycephalosauridae	Pachycephalosauria	Kirkland and Madsen 2007, Cifelli et al. 1999
<i>Peloroplites</i>	Ankylosauria	Carpenter et al. 2008
<i>Animantarx</i>	Ankylosauria	Carpenter et al. 2008
<i>Cedarpelta</i>	Ankylosauria	Carpenter et al. 2008

### **Cloverly Formation (North America/Aptian-Albian)**

<i>Acrocanthosaurus</i>	Carcharodontosauridae	D’Emic et al. 2012
Tyrannosauroida	Tyrannosauroida	Williamson and Brusatte 2014, Krumenacker et al. 2016, Zanno and Makovicky 2011
<i>Deinonychus</i>	Maniraptora	Oreska et al. 2013
<i>Microvenator</i>	Maniraptora	Ostrom 1970
?Ornithomimidae	Ornithomimosauria	Oreska et al. 2013
<i>Rugocaudia</i>	Titanosauriformes	Mannion et al. 2013, D’Emic 2012
<i>Sauroposeidon</i>	Somphospondyli	Mannion et al. 2013, D’Emic 2012
<i>Tenontosaurus</i>	Ornithopoda	Oreska et al. 2013
cf. <i>Zephyrosaurus</i>	Ornithopoda	Oreska et al. 2013
<i>Aquilops</i>	Ceratopsia	Farke et al. 2014
<i>Tatankacephalus</i>	Ankylosauria	Parsons and Parsons 2009
<i>Sauropelta</i>	Ankylosauria	Parsons and Parsons 2009

### **Khok Kruat Formation (Asia/Aptian)**

Spinosauridae	Spinosauridae	Buffetaut et al. 2005
Euhelopodidae?	Somphospondyli	Buffetaut et al. 2005

<i>Nemegtosauridae?</i>	Somphospondyli	Buffetaut et al. 2005
<i>Siamodon</i>	Ornithopoda	Buffetaut and Suteethorn 2011
<i>Sirindhorna</i>	Ornithopoda	Shibata et al. 2015
<i>Ratchasimasaurus</i>	Ornithopoda	Shibata et al. 2011
<i>Psittacosaurus</i>	Ceratopsia	Buffetaut et al. 2007

### **Jiufotang Formation (Asia/Aptian)**

<i>Sinotyrannus</i>	Tyrannosauroida	Ji et al. 2009
<i>Similicaudipteryx</i>	Maniraptora	He et al. 2008
<i>Microraptor</i>	Maniraptora	Xu et al. 2000, 2003
Titanosauria	Somphospondyli	Xu and Norrell 2006
Ornithopoda	Ornithopoda	Matsukawa et al. 2006
<i>Psittacosaurus</i>	Ceratopsia	Xu and Norrell 2006
<i>Chuanqilong</i>	Ankylosauria	Han et al. 2014

### **“Yixian Formation” (Asia/Aptian)**

<i>Sinosauroptryx</i>	Compsognathidae	Xu and Norrell 2006
<i>Sinocalliopteryx</i>	Compsognathidae	Ji et al. 2007
<i>Huaxiagnathus</i>	Compsognathidae	Xu and Norrell 2006
<i>Dilong</i>	Tyrannosauroida	Xu and Norrell 2006
<i>Similicaudipteryx</i>	Maniraptora	Xu et al. 2010
<i>Yixianosaurus</i>	Maniraptora	Xu and Wang 2003
<i>Protoarchaeopteryx</i>	Maniraptora	Xu and Norrell 2006
<i>Caudipteryx</i>	Maniraptora	Xu and Norrell 2006
<i>Beipiaosaurus</i>	Maniraptora	Senter 2007, Xu and Norrell 2006
<i>Sinornithosaurus</i>	Maniraptora	Xu and Norrell 2006
<i>Tianyuraptor</i>	Maniraptora	Zheng et al. 2010

<i>Dongbeititan</i>	Somphospondyli	Mannion et al. 2013, Wang et al. 2007
<i>Jinzhousaurus</i>	Ornithopoda	Xu and Norrell 2006
<i>Psittacosaurus</i>	Ceratopsia	Xu and Norrell 2006
<i>Liaoningosaurus</i>	Ankylosauria	Xu and Norrell 2006

---

### Part III – References

- Anaisse Jr., J., Truckenbrodt, W., Rossetti, D.F., 2001. Fácies de um sistema estuarino-lagunar no Grupo Itapecuru, área de Açailândia/MA, Bacia do Grajaú, in: Rossetti, D.F., Góes, A.M., Truckenbrodt, W. (Eds.), O Cretáceo na Bacia de São Luís e Grajaú. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, pp. 119–150.
- Apesteguía, S. 2007. The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Res.* 12, 533-546.
- Bonaparte, J.F., 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchner Geowiss. Abh. A* 30, 73–130.
- Brusatte, S.L., Benson, R.B.J., Carr, T.D., Williamson, T.E., Sereno, P.C., 2007. The systematic utility of theropod enamel wrinkles. *J. Vert. Paleontol.* 27, 1052–1056.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., 2011. A new iguanodontian dinosaur from the Khok Kruat Formation (Early Cretaceous, Aptian) of northeastern Thailand. *Ann. Paleontol.* 97, 51–62.
- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Khansubha, S., 2007. The ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus* in the Early Cretaceous of Southeast Asia: a review of old and recent finds, in: Tantiwanit, W. (Ed.), *Proceedings of the International Conference on Geology of Thailand: Towards Sustainable Development and Sufficiency Economy*. Department of Mineral Resources, Bangkok 2007, pp. 338–343.

- Buffetaut, E., Suteethorn, V., Le Loeuff, J., Khansubha, S., Tong, H., Wongko, K., 2005. The dinosaur fauna from the Khok Kruat Formation (Early Cretaceous) of Thailand, in: Wannakao, L., Youngme, W., Srisuk, K. & Lertsirivorakul, R. (Eds.), Proceedings of the International Conference on Geology, Geotechnology and Mineral Resources of Indochina. Khon Kaen University, pp. 575–581.
- Calvo, J., Bonaparte, J.F., 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formacion Rio Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28, 303–310.
- Calvo, J., Rubilar-Rogers, D., Moreno, K., 2004. A new carnosaur (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. *Ameghiniana* 41, 555–563.
- Calvo, J.O., Salgado, L., 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new sauropod from the Albian-Cenomanian of Argentina: New evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia* 11, 13–33.
- Carpenter, K., Bartlett, J., Bird, J., Barrick, R., 2008. Ankylosaurs from the Price River Quarries, Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), east-central Utah. *J. Vert. Paleontol.* 28, 1089–1101.
- Carrano, M.T., Benson, R.B.J., Sampson, S.D., 2012. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *J. Syst. Palaeontol.* 10, 211–300.
- Carrano, M.T., Sampson, S., 2008. The phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *J. Syst. Palaeontol.* 6, 183–236.
- Carvalho, I.S., 2001. Pegadas de dinossauros em depósitos estuarinos (Cenomaniano) da Bacia de São Luís (MA), Brasil. In: Rossetti, D.F., Góes, A.M., Truckenbrodt, W. (Eds.), *O Cretáceo na Bacia de São Luís e Grajaú*. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, pp. 245–264.

- Castro, D.F., Bertini, R.J., Santucci, R.M., Medeiros, M.A., 2007. Sauropods of the Itapecuru Group (Lower/Middle Albian), São Luís-Grajaú Basin, Maranhão State, Brazil. *Rev. Bras. Paleontol.* 10, 195–200.
- Cau, A., Dalla Vecchia, F.M., Fabbri, M., 2012. A thick-skulled theropod (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Cretaceous of Morocco with implications for carcharodontosaurid cranial evolution. *Cretac. Res.* 40, 251–260.
- Chure, D., Britt, B.B., Whitlock, J.A., Wilson, J.A., 2010. First complete sauropod dinosaur skull from the Cretaceous of the Americas and the evolution of sauropod dentition. *Naturwissenschaften* 97, 379–391.
- Cifelli, R.L., Nydam, R.L., Gardner, J.D., Weil, A., Eaton, J.G., Kirkland, J.I., Madsen, S.K., 1999. Medial Cretaceous vertebrates from the Cedar Mountain Formation, Emery County, the Mussentuchit Local Fauna. In: Gillette, D. (Ed.), *Vertebrate Paleontology in Utah*. Utah Geological Survey Miscellaneous Publication 99, 219–242.
- Coria, R.A., Cambiaso, A.V., Salgado, L., 2007. New records of basal ornithomimid dinosaurs in the Cretaceous of North Patagonia. *Ameghiniana* 44, 473–477.
- Coria, R.A., Salgado, L., 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377, 224–226.
- Dal Sasso, C., Maganuco, S., Buffetaut, E., Mendez, M.A., 2005. New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities. *J. Vert. Paleontol.* 25, 888–896.
- D’Emic, M.D., 2012. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zool. J. Linn. Soc.* 166, 624–671.
- D’Emic, M.D., Melstrom, K.M., Eddy, D.R., 2012. Paleobiology and geographic range of the large-bodied Cretaceous theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 333–334, 13–23.



- D'Orazi Porchetti, S., Nicosia, U., Biava, A., Maganuco, S. 2011. New abelisaurid material from the Upper Cretaceous (Cenomanian) of Morocco. *Riv. Ital. Paleontol. S.* 117, 463–472.
- Elias, F.A., Bertini, R.J., Medeiros, M.A.A. 2007. Velociraptorinae (Maniraptoriformes) teeth from the Coringa Flagstone outcrop, middle Cretaceous of the São Luís-Grajaú Basin, Maranhão State, northern-northeastern Brazil. In: Carvalho, I.S., Cassab, R.C.T., Schwanke, C., Carvalho, M.A., Fernandes, A.C.S., Rodrigues, M.A.C., Carvalho, M.S.S., Arai, M., Oliveira, M.E.Q. (Eds.), *Paleontologia: Cenários de Vida*, vol. 1. Interciência, Rio de Janeiro, pp. 307–317.
- Eugênio, W.S., 1993. Caracterização Geo-paleontológica do Cretáceo da Baía de São Marcos, Maranhão, Brasil. Universidade Federal do Rio de Janeiro. M.Sc. Thesis.
- Evers, S. W., Rauhut, O.W.M., Milner, A.C., McFeeters, B., Allain, R., 2015. A reappraisal of the morphology and systematic position of the theropod dinosaur *Sigilmassasaurus* from the “middle” Cretaceous of Morocco. *PeerJ* 3, e1323. doi:10.7717/peerj.1323
- Farke, A.A., Maxwell, W.D., Cifelli, R.L., Wedel, M.J., 2014. A Ceratopsian Dinosaur from the Lower Cretaceous of Western North America, and the Biogeography of Neoceratopsia. *PLoS One* 9(12), e112055. doi:10.1371/journal.pone.0112055
- Frey, E., Martill, D.M., 1995. A possible oviraptorosaurid theropod from the Santana Formation (Lower Cretaceous, ?Albian) of Brazil. *Neus Jahrb. Geol. Palaontol. Mh.* 7, 397–412.
- Galton, P.M., 2009. Notes on Neocomian (Late Cretaceous) ornithomimid dinosaurs from England – *Hypsilophodon*, *Valdosaurus*, "*Camptosaurus*", "*Iguanodon*" – and referred specimens from Romania and elsewhere. *Rev. Paléobiol.* 28, 211–273.

- Gianechini, F.A., Makovicky, P.J., Apesteguía, S., 2011. The teeth of the unenlagiine theropod *Buitreraptor* from the Cretaceous of Patagonia, Argentina, and the unusual dentition of the Gondwanan dromaeosaurids. *Acta Palaeontol. Pol.* 56, 279–290.
- Han, F., Zheng, W., Hu, D., Xu, X., Barrett, P.M., 2014. A New Basal Ankylosaurid (Dinosauria: Ornithischia) from the Lower Cretaceous Jiufotang Formation of Liaoning Province, China. *PLoS One* 9(8), e104551. doi:10.1371/journal.pone.0104551
- He, T., Wang, X.-L., Zhou, Z.-H., 2008. A new genus and species of caudipterid dinosaur from the Lower Cretaceous Jiufotang Formation of western Liaoning, China. *Vertebrat. Palasiatic.* 46, 178–189.
- Hocknull, S.A., White, M.A., Tischler, T.R., Cook, A.G., Calleja, N.D., Sloan, T., Elliott, D.A., 2009. New Mid-Cretaceous (Latest Albian) Dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. *PLoS One* 4(7), e6190. doi:10.1371/journal.pone.0006190
- Ibrahim, N., Sereno, P.C., Dal Sasso, C., Maganuco, S., Fabbri, M., Martill, D.M., Zouhri, S., Myhrvold, N., Iurino, D.A., 2014. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science* 345, 1613–1616.
- Ji, Q., Ji, S.-A., Zhang, L.-J., 2009. First large tyrannosauroid theropod from the Early Cretaceous Jehol Biota in northeastern China. *Geol. Bull. China* 28, 1369–1374.
- Ji, Q., Ji, S.-A., Lü, J., Yuan, C., 2007. A New Giant Compsognathid Dinosaur with Long Filamentous Integuments from Lower Cretaceous of Northeastern China. *Acta Geol. Sin.-Engl.* 81, 8–15.
- Kellner, A.W.A., 1999. Short note on a new dinosaur (Theropoda, Coelurosauria) from the Santana Formation (Romualdo Member, Albian), Northeastern Brasil. *Bol. Mus. Nac.* 49, 1–8.

- Kellner, A.W.A., Azevedo, S.A.K., Machado, E.B., Carvalho, L.B., Henriques, D.D.R., 2011. A new dinosaur (Theropoda, Spinosauridae) from the Cretaceous (Cenomanian) Alcântara Formation, Cajual Island, Brazil. *An. Acad. Bras. Cienc.* 83, 9–108.
- Kellner, A.W.A., Campos, D.A., 1996. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. *Neues Jahrb. Geol. Palaontol. Abh.* 199, 151–166.
- Kirkland, J.I., Madsen, S.K., 2007. The Lower Cretaceous Cedar Mountain Formation, eastern Utah: The view up an always interesting learning curve, in: Lund, W.R. (Ed.), *Field Guide to Geological excursions in southern Utah*. Utah Geological Association Publication 35, 1–108.
- Krumenacker, L.J., Simon, D.J., Scofield, G., Varricchio, D.J., 2016. Theropod dinosaurs from the Albian–Cenomanian Wayan Formation of eastern Idaho. *Hist. Biol.* doi:10.1080/08912963.2015.1137913
- Lavocat, R. J. M. 1954. Sur les dinosauriens du Continental Intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. *Comptes Rendus 19th International Geological Congress*, 19, Algiers, 1952, *Comptes Rendus*, 1. pp. 65–68.
- Lindoso, R.M., Medeiros, M.A., Carvalho, I.S., Marinho, T.S., 2012. *Masiakasaurus*-like theropod teeth from the Alcântara Formation, São Luís Basin (Cenomanian), northeastern Brazil. *Cretac. Res.* 36, 119–124.
- McDonald, A.T., Bird, J., Kirkland, J.I., Dodson, P., 2012. Osteology of the Basal Hadrosauroid *Eolambia caroljonesa* (Dinosauria: Ornithopoda) from the Cedar Mountain Formation of Utah. *PLoS One* 7(10): e45712. doi:10.1371/journal.pone.0045712
- Makovicky, P.J., Apesteguía, S., Agnolín, F.L., 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437, 1007–1011.

- Makovicky, P.J., Apesteguía, S.N., Gianechini, F.A., 2012. A New Coelurosaurian Theropod from the La Buitrera Fossil Locality of Río Negro, Argentina. *Fieldiana Life Earth Sci.* 5, 90–98.
- Mannion, P.D., Barrett, P.M., 2013. Additions to the sauropod dinosaur fauna of the Cenomanian (early Late Cretaceous) Kem Kem beds of Morocco: Palaeobiogeographical implications of the mid-Cretaceous African sauropod fossil record. *Cretac. Res.* 45, 49–59.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Barnes, R.N., Mateus, O., 2013. Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. *Zool. J. Linn. Soc.* 168, 98–206.
- Matsukawa, M., Lockley, M., Jianjun, L., 2006. Cretaceous terrestrial biotas of East Asia, with special reference to dinosaur-dominated ichnofaunas: towards a synthesis. *Cretac. Res.* 27, 3–21.
- Medeiros, M.A., 2006. Large theropod teeth from the Eocenomanian of northeastern Brazil and the occurrence of Spinosauridae. *Rev. Bras. Paleontolog.* 9, 333–338.
- Medeiros, M.A., Lindoso, R.M., Mendes, I.D., Carvalho, I.S., 2014. The Cretaceous (Cenomanian) continental record of the Laje do Coringa Flagstone (Alcântara Formation), northeastern South America. *J. South Am. Earth Sci.* 53, 50–58.
- Naish, D., Martill, D.M., Frey, E., 2004. Ecology, Systematics and biogeographical relationships of dinosaurs, including a new theropod, from the Santana Formation (?Albian, Early Cretaceous) of Brazil. *Hist. Biol.*, 1–14.
- Novas, F.E., Agnolín, F.L., Ezcurra, M.D., Porfiri, J., Canale, J.I., 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia. *Cretac. Res.* 45, 174–215.

- Novas, F.E., Ezcurra, M.D., Agnolín, F.L., Pol, D., Ortíz, R., 2012. New Patagonian Cretaceous theropods shed light about the early radiation of Coelurosauria. *Revista Mus. Argent. Ci. Nat.* 14, 57–81.
- Oreska, M.P.J., Carrano, M.C., Dzikiewicz, K.M., 2013. Vertebrate paleontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous), I: faunal composition, biogeographic relationships, and sampling. *J. Vert. Paleontol.* 33, 264–292.
- Ostrom, J.H., 1970. Stratigraphy and Paleontology of the Cloverly Formation (Lower Cretaceous) of the Bighorn Basin Area, Wyoming and Montana. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist.* 35.
- Parsons, W.L., Parsons, K.M., 2009. A new ankylosaur (Dinosauria: Ankylosauria) from the Lower Cretaceous Cloverly Formation of central Montana. *Can. J. Earth Sci.* 46, 721–738.
- Porfiri, J.D., Novas, F.E., Calvo, J.O., Agnolín, F.L., Ezcurra, M.D., Cerda, I.A., 2014. Juvenile specimen of *Megaraptor* (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. *Cretaceous Res.* 51, 35–55.
- Poropat, S.F., Mannion, P.D., Upchurch, P., Hocknull, S.A., Kear, B.P., Kundrát, M., Tischler, T.R., Sloan, T., Sinapius, G.H.K., Elliott, J.A., Elliott, D.A., 2016. New Australian sauropods shed light on Cretaceous dinosaur palaeobiogeography. *Sci. Rep.* 6, 34467. doi:10.1038/srep34467.
- Rauhut, O.W.M., Carrano, M.T., 2016. The theropod dinosaur *Elaphrosaurus bambergi* Janensch, 1920, from the Late Jurassic of Tendaguru, Tanzania. *Zool. J. Linn. Soc.* 178, 546–610.
- Richter, U., Mudroch, A., Buckley, L.G., 2013. Isolated theropod teeth from the Kem Kem beds (early Cenomanian) near Taouz, Morocco. *Paläontologische Z.* 87, 291–434.

- Russell, D.A., 1996. Isolated dinosaur bones from the middle Cretaceous of the Tafilalt, Morocco. *Bull. Mus. d'Hist. Nat. Paris*, 18, 349–402.
- Sales, M.A.F., Cascon, P., Schultz, C.L., 2014. Note on the paleobiogeography of Compsognathidae (Dinosauria: Theropoda) and its paleoecological implications. *An. Acad. Bras. Cienc.* 86, 127–134.
- Salgado, L., Garrido, A., Cocca, S.E., Cocca, J.R., 2004. Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada Del León, Neuquén Province, northwestern Patagonia, Argentina. *J. Vert. Paleontol.* 24, 903–912.
- Senter, P., 2007. A new look at the Phylogeny of Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). *J. Syst. Palaeontol.* 5, 429–463.
- Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Larsson, H.C., Lyon, G.H., Moussa, B., Sadleir, R.W., Sidor, C.A., Varricchio, D.J., Wilson, G.P., 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. *Science* 286, 1342–1347.
- Sereno, P.C., Brusatte, S.L., 2008. Basal abelisaurid and carcharodontosaurid theropods from the Lower Cretaceous Elrhaz Formation of Niger. *Acta Palaeontol. Pol.* 53, 15–46.
- Sereno, P.C., Dutheil, D.B., Laroche, M., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Magwene, P.M., Sidor, C.A., Varricchio, D.J., Wilson, J.A., 1996. Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. *Science* 272, 986–991.
- Shibata, M., Jintasakul, P., Azuma, Y., 2011. A new iguanodontian dinosaur from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation, Nakhon Ratchasima in northeastern Thailand. *Acta Geol. Sin.-Engl.* 85, 969–976.
- Shibata, M., Jintasakul, P., Azuma, Y., You, H.-L., 2015. A New Basal Hadrosauroid Dinosaur from the Lower Cretaceous Khok Kruat Formation in Nakhon Ratchasima

- Province, Northeastern Thailand. PLoS One 10(12), e0145904.  
doi:10.1371/journal.pone.0145904
- Smith, J.B., Lamanna, M.C., Lacovara, K.J., Dodson, P., Smith, J.R., Poole, J.C., Giegengack, R., Attia, Y., 2001. A Giant Sauropod Dinosaur from an Upper Cretaceous Mangrove Deposit in Egypt. *Science* 292, 1704–1706.
- Stromer, E., 1915. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen., nov. spec. Abhandl. Bayer. Akad. Wissensch., Mathemat.-Naturwissensch. Klasse 28(3), 1–32.
- Stromer, E., 1931. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromer in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharijestufe (unterstes Cenoman). 10. Ein Skelett-Rest von *Carcharodontosaurus* nov. gen. Abhandl. Bayer. Akad. Wissensch., Mathemat.-Naturwissensch. Abteil., Neue Folge 9, 1–23.
- Stromer, E., 1934. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe. 13 Dinosauria. Abhandl. Bayer. Akad. Wissensch. Abteil.-Naturwissensch. Abteil., Neue Folge 22, 1–79.
- Sues, H.-D., Frey, E., Martill, D.M., Scott, D.M., 2002. *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *J. Vert. Paleontol.* 22, 535–547.
- Taquet, P., 1976. Géologie et paléontologie du gisement de Gadoufaoua (Aptien du Niger). *Cah. Paléontol.* 1976, 1–191.
- Taquet, P., Russell, D.A., 1998. New data on spinosaurid dinosaurs from the Early Cretaceous of the Sahara. *Comptes rendus l'Acad. Sci. Paris, Sci. Terre plan.* 327, 347–353.
- Taquet, P., Russell, D.A., 1999. A massively-constructed iguanodont from Gadoufaoua, lower Cretaceous of Niger. *Ann. Paleontol.* 85, 85–96.

- Tschopp, E., Mateus, O., Benson, R.B.J., 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). PeerJ 3:e857. doi:10.7717/peerj.857
- Vilas Bôas, I., Carvalho, I.S., Medeiros, M.A., Pontes, H., 1999. Dentes de *Carcharodontosaurus* (Dinosauria, Tyrannosauridae [sic]) do Cenomaniano, Bacia de São Luís (Norte do Brasil). An. Acad. Bras. Cienc. 71, 846–847.
- Vullo, R., Neraudeau, D., Lenglet, T., 2007. Dinosaur teeth from the Cenomanian of Charentes, Western France: evidence for a mixed Laurasian-Gondwanan assemblage. J. Vert. Paleontol. 27, 931–943.
- Wang, X., You, H., Meng, Q., Gao, C., Chang, X., Liu, J., 2007. *Dongbeititan dongi*, the first sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous Jehol Group of western Liaoning Province, China. Acta Geol. Sin.-Engl. 81 (6): 911–916.
- Williamson, T.E., Brusatte, S.L., 2014. Small Theropod Teeth from the Late Cretaceous of the San Juan Basin, Northwestern New Mexico and Their Implications for Understanding Latest Cretaceous Dinosaur Evolution. PLoS One 9(4), e93190. doi:10.1371/journal.pone.0093190
- Xu, X., Norell, M.A., 2006. Non-Avian dinosaur fossils from the Lower Cretaceous Jehol Group of western Liaoning, China. Geol. J. 41, 419–437.
- Xu, X., Wang, X., 2003. A new maniraptoran from the Early Cretaceous Yixian Formation of western Liaoning. Vertebrat. Palasiatic. 41, 195–202.
- Xu, X., Zheng, X., You, H., 2010. Exceptional dinosaur fossils show ontogenetic development of early feathers. Nature 464, 1338–1341.
- Xu, X., Zhou, Z., Wang, X., 2000. The smallest known non-avian theropod dinosaur. Nature 408, 705–708.



- Xu, X., Zhou, Z., Wang, X., Kuang, X., Zhang, F., Du, X., 2003. Four-winged dinosaurs from China. *Nature* 421, 335–340.
- Zanno, L.E., Makovicky, P.J., 2011. On the earliest record of Cretaceous tyrannosauroids in western North America: implications for an Early Cretaceous Laurasian interchange event. *Hist. Biol.* 23, 317-325.
- Zanno, L.E., Makovicky, P.J., 2013. Neovenatorid theropods are apex predators in the Late Cretaceous of North America. *Nat. Commun.* 4, 2827. doi: 10.1038/ncomms3827
- Zheng, X., Xu, X., You, H., Zhao, Q., Dong, Z., 2010. A short-armed dromaeosaurid from the Jehol Group of China with implications for early dromaeosaurid evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 277, 211–217.

**ARTIGO III:** SALES, M. A. F.; SCHULTZ, C. L. Spinosaur taxonomy and evolution of craniodental features: Evidence from Brazil. **PLoS ONE** (aceito).

25/10/2017

Imprimir

---

**Assunto:** Notification of Formal Acceptance for PONE-D-17-12701R2 - [EMID:06f79e9ea4a734cd]

---

**De:** PLOS ONE (em@editorialmanager.com)

---

**Para:** marcos.paleo@yahoo.com.br;

---

**Data:** Segunda-feira, 23 de Outubro de 2017 21:19

---

CC: [cesar.schultz@ufrgs.br](mailto:cesar.schultz@ufrgs.br)

PONE-D-17-12701R2

Spinosaur taxonomy and evolution of craniodental features: Evidence from Brazil

Dear Dr. Sales:

I am pleased to inform you that your manuscript has been deemed suitable for publication in PLOS ONE. Congratulations! Your manuscript is now with our production department.

If your institution or institutions have a press office, please notify them about your upcoming paper at this point, to enable them to help maximize its impact. If they will be preparing press materials for this manuscript, please inform our press team within the next 48 hours. Your manuscript will remain under strict press embargo until 2 pm Eastern Time on the date of publication. For more information please contact [onepress@plos.org](mailto:onepress@plos.org).

For any other questions or concerns, please email [plosone@plos.org](mailto:plosone@plos.org).

With kind regards,

PLOS ONE Editorial Office Staff  
on behalf of

Dr. Ulrich Joger  
Academic Editor  
PLOS ONE

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8  
9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18

Spinosaur taxonomy and evolution of craniodental features: Evidence from Brazil

Marcos A. F. Sales<sup>1,2\*</sup> and Cesar L. Schultz<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

<sup>2</sup> Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Ceará (IFCE), Fortaleza, Ceará, Brazil

<sup>3</sup> Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

\*Corresponding author

E-mail: marcos.paleo@yahoo.com.br

## 1 **Abstract**

2 Fossil sites from Brazil have yielded specimens of spinosaurid theropods, among which the  
3 most informative include the cranial remains of *Irritator*, *Angaturama*, and *Oxalaia*. In this  
4 work some of their craniodental features are reinterpreted, providing new data for taxonomic  
5 and evolutionary issues concerning this particular clade of dinosaurs. The mesial-most tooth  
6 of the left maxilla of the holotype of *Irritator* is regarded as representing the third tooth  
7 position, which is also preserved in the holotype of *Angaturama*. Thus, both specimens cannot  
8 belong to the same individual, contrary to previous assumptions, although they could have  
9 been the same taxon. In addition, the position of the external nares of *Irritator* is more  
10 comparable to those of *Baryonyx* and *Suchomimus* instead of other spinosaurine spinosaurids.  
11 In fact, with regards to some craniodental features, Brazilian taxa represent intermediate  
12 conditions between Baryonychinae and Spinosaurinae. Such a scenario is corroborated by our  
13 cladistic results, which also leave open the possibility of the former subfamily being non-  
14 monophyletic. Furthermore, the differences between spinosaurids regarding the position and  
15 size of the external nares might be related to distinct feeding habits and degrees of reliance on  
16 olfaction. Other issues concerning the evolution and taxonomy of Spinosauridae require  
17 descriptions of additional material for their clarification.

18

## 19 **Introduction**

20 Spinosauridae are among the most iconic dinosaur groups of all time [1]. This status is  
21 strengthened every time a new study on them is published (e.g., [2–7]). The history of the  
22 knowledge on spinosaurids began in 1912, when the fossil collector Richard Markgraf  
23 unearthed a partial skeleton with neural spines up to 165 cm in height from the Bahariya

1 Oasis, western Egypt [8,9]. These remains, which represented the holotype of *Spinosaurus*  
2 *aegyptiacus* Stromer, 1915 and were housed at the Paläontologische Staatssammlung  
3 München, were destroyed by a British air raid on Munich during World War II, along with  
4 other specimens also referred to that genus [1,8–11].

5         Consequently, for a long time spinosaurid material was restricted to isolated bones and  
6 teeth, although many records were probably misinterpreted as crocodylomorph remains (even  
7 prior to the discovery of *Spinosaurus*) [12–14]. However, since the 1980s, new remains have  
8 been reported from various parts of the world, providing insights on the anatomy of these  
9 theropods (e.g., [1,2,4,5,7,11,15–18]). These records extended the geographic range of  
10 Spinosauridae to Europe, Asia, and Gondwanan regions other than Africa, such as South  
11 America and perhaps Australia, and its temporal distribution back into the Jurassic [2,16,19–  
12 23]. Some authors have also suggested their possible presence in the Late Jurassic of North  
13 America [16,24,25].

14         Spinosaurid remains from Brazil have played an important role in discussions  
15 regarding this clade. Firstly, they comprised the first unequivocal record out of Africa and  
16 Europe [19,26], despite putative reports from Asia by that time [27]. Secondly, the holotype  
17 of *Irritator challengeri* Martill et al., 1996, from the Romualdo Formation (Albian, Araripe  
18 Basin), is the spinosaurid specimen with the most complete preserved skull [15]. On the other  
19 hand, the holotype of *Oxalaia quilombensis* Kellner et al., 2011, from the Alcântara  
20 Formation (Cenomanian, São Luís-Grajaú Basin), represents the largest theropod hitherto  
21 known from Brazil, likely reaching c. 12–14 m in length [28]. Despite being smaller than the  
22 largest spinosaurid skull reported [5], it provides additional evidence for the wide distribution  
23 of large-bodied spinosaurs during the mid-Cretaceous [1,29]. Finally, the Brazilian  
24 spinosaurid record also includes isolated teeth and postcranial remains [30–37]. Among them,

1 the most outstanding specimen is a partial postcranial skeleton firstly mentioned in scientific  
2 meeting abstracts [38–40] and later described in an unpublished Master’s thesis [41].

3 Current research on spinosaurids is largely focused on African material, whereas most  
4 Brazilian specimens have already been described and redescribed. However, the re-  
5 examination of the latter revealed the need for further considerations on a set of their traits.  
6 This is particularly true for cranial remains, which overlap other relevant specimens from  
7 overseas fossil sites with respect to the known portions of the skull. Moreover, many  
8 diagnostic features both at or below family rank for spinosaurids reside in the skull [1,4,5,29].  
9 Here, we provide a reappraisal of spinosaurid skull materials from Brazil, focusing mainly on  
10 attributes that were either overlooked or previously interpreted. The new data also provide  
11 taxonomic and evolutionary implications for Spinosauridae as a whole, regarding craniodental  
12 features and phylogenetic ingroup relationships.

13

## 14 **Geological settings**

15 Brazilian spinosaurids are Cretaceous in age and were found in the northeastern region of  
16 Brazil (Fig 1). Cranial remains correspond mainly to the holotypes of all formally described  
17 species, namely *Irritator challengeri*, *Angaturama limai*, and *Oxalaia quilombensis*. The first  
18 two taxa are from the concretion-bearing beds of the Araripe Basin, one of the most famous  
19 Fossil Lagerstätten in the world [42,43]. For nomenclatural purposes, we will follow here  
20 Valença et al. [44], referring to the lithostratigraphic unit of the concretion-bearing beds as the  
21 Romualdo Formation. Besides its remarkable and abundant carbonate concretions, usually  
22 containing exquisitely preserved fossils, this formation is also characterized by the presence  
23 of shales, marls, and limestones. Along with its fossil content, geological data indicate a

1 transitional depositional setting for the majority of the stratigraphic sequence of the Romualdo  
2 Formation and a late Early Cretaceous (Albian) age. However, in the western portion of the  
3 formation and above the concretion-bearing beds, there are strata containing echinoids and  
4 mollusks, thereby evidencing local marine conditions [44–47]. In fact, the holotypes of  
5 *Irritator* and *Angaturama* have been found inside concretions, which is common for most  
6 Romualdo Formation fossils. Again, as many Romualdo fossils, both spinosaurs lack accurate  
7 geographic and stratigraphic information [43,48]. The concretion containing *Irritator* was  
8 briefly described as including the ostracod *Pattersonocypris* and scales of the ichthyodectiform  
9 fish *Cladocycclus*. It may have come from Buxexé, a locality near Santana do Cariri  
10 Municipality, Ceará State [15,49]. On the other hand, the concretion enclosing *Angaturama*  
11 was considered as typically resembling those from the Romualdo Formation (Romualdo  
12 Member of the Santana Formation in Kellner and Campos [19]). Both cranial remains are  
13 distinct yet complementary to each other. Due to coming from the same stratigraphic unit,  
14 some authors suggested that they could have pertained to the same specimen (e.g., [4,50]).

15

16 **Fig 1. Map of northeastern Brazil showing the location of the Araripe and São Luís-**  
17 **Grajaú basins.** The (likely) provenance of the holotypes of local spinosaurid taxa is  
18 indicated. Modified from Bittencourt and Langer [51].

19

20 On the other hand, the holotypic premaxillae of *Oxalaia*, along with a fragmentary left  
21 maxilla referred to the same taxon, came from a fossil site called Laje do Coringa, in Cajual  
22 Island, Alcântara Municipality, Maranhão State (Fig 1) [28]. This locality corresponds to the  
23 most important fossiliferous outcrop of the Alcântara Formation, which is characterized by  
24 sandstones and mudstones intercalated with conglomeratic beds where most fossil remains are



1 found. The majority of these fossils are released from the matrix by the continuous action of  
2 tides and waves. Due to its macrofossil and palynological content, the Alcântara Formation is  
3 usually regarded as the Cenomanian strata of the São Luís-Grajaú Basin, deposited in a  
4 transitional setting related to the opening of the equatorial portion of the South Atlantic Ocean  
5 [52–54]. Fossil remains are frequently fragmentary and show evidence of reworking;  
6 therefore, some degree of time-averaging is expected for the Alcântara fossil assemblage,  
7 which is composed of continental, coastal, and marine taxa. Despite the time-averaging, most  
8 of the identified taxa might have been coeval throughout part of the Cenomanian and  
9 ecologically related to each other [30,31,54,55]. The holotype of *Oxalaia* was reportedly  
10 found in situ, while the referred maxilla was collected as “surface float” [28].

11

## 12 **Materials and methods**

### 13 **Descriptive basis**

14 As already stated, this work focuses on craniodental features either overlooked or interpreted  
15 previously in a different manner. We follow Carrano et al. [29] and Hendrickx and Mateus  
16 [56] wherever possible when referring to cranial structures. Regarding teeth and alveoli, we  
17 adopt the terminology proposed by Smith and Dodson [57], which was further developed by  
18 Hendrickx et al. [58].

19 Below, we provide a revised diagnosis for each Brazilian taxon in light of the current  
20 knowledge on spinosaurids. The revised diagnoses are differential in essence and do not focus  
21 solely on autapomorphies, given that distinct features are, in general, independently  
22 distributed among all spinosaurids. Therefore, they constitute a unique set of characters for  
23 each taxon. However, wherever possible, autapomorphies are temporarily recognized with the

1 caution of each of them being possibly later figured out to be an intraspecific or ontogenetic  
2 variation, or even a pathologic condition. This possibility is real as most taxa are represented  
3 only by a single individual with the skull preserved, considering formally published  
4 specimens [1].

5

## 6 **Cladistic analyses**

7 The cladistic analyses presented here are based on the data matrix of Carrano et al. [29],  
8 which was designed for evaluating ingroup relationships of Tetanurae. However, some  
9 significant changes were performed. First of all, we incorporated all the changes made by  
10 Evers et al. [17], regarding the vertebral character coding of *Carcharodontosaurus*. We then  
11 added three character statements and modified others as the result of our new perspective on  
12 relative spinosaurid cranial features (see S1 File).

13 With respect to operational taxonomic units (OTUs), we also performed additional  
14 modifications. For example, we added *Oxalaia* as a new OTU in order to investigate the  
15 phylogenetic relationships of all Brazilian taxa. In addition, we excluded the OTUs previously  
16 regarded by Carrano et al. [29] as wild cards, *Megaraptor* (whose coding did not include  
17 recent data [59]), and the spinosaurids whose holotypes correspond solely to non-cranial  
18 remains (i.e., *Ichthyovenator* and *Sigilmassasaurus* [16,17,60,61]). *Spinosaurus* is another  
19 spinosaurid whose holotype comprises mainly postcranial bones, but normally this taxon has  
20 been coded (e.g., [4,29]) considering also cranial remains later assigned to it [5,60,62].  
21 Nevertheless, we consider their attribution as tentative because some of those remains were  
22 found either isolated or lacking accurate field data and they only just overlap the holotypic  
23 remains described by Stromer [8]. Furthermore, keeping in mind that many mid-Cretaceous  
24 African sites are only roughly coeval and the possible evidence indicating the presence of

1 more than one spinosaurid morphotype (and taxon?) therein [17,18,63], it is difficult to  
2 accurately attribute isolated skulls to any of the taxa recognized locally. This is the case of the  
3 Kem Kem Beds of Morocco, from which comes material also assigned to *Sigilmassasaurus*  
4 [17,60,61]. As *Spinosaurus* and *Sigilmassasaurus* may not be synonymous (see Ibrahim et al.  
5 [7,64] for a different opinion), it is not possible yet to assign a huge Moroccan partial skull  
6 (MSNM V4047, Museo Civico di Storia Naturale di Milano, Milan, Italy) [5] to any of them.  
7 The same is true for another skull found in Algeria and tentatively attributed to *S. maroccanus*  
8 (MNHN SAM 124, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France) [62], which is a  
9 *nomen dubium* according to Sereno et al. [4] and Carrano et al. [29]. Thus, we prefer not to  
10 refer these two non-Egyptian skulls to *S. aegyptiacus*. Recently, a partial skeleton, including  
11 cranial bones, was proposed as the neotype of *S. aegyptiacus* [7]. However, some authors [17]  
12 have challenged its attribution specifically to that species. Considering that we could not  
13 handle the proposed neotype, which awaits a thorough description, we opted for not including  
14 *Spinosaurus* in our analyses. Instead, we coded MSNM V4047 as a distinct OTU in place of  
15 the latter.

16 Another taxonomic issue pervading the choice of spinosaurid OTUs is the possible  
17 synonymy between *Cristatusaurus* and *Suchomimus*, both from the Elrhaz Formation  
18 (horizon GAD 5; Aptian-Albian?) of the Tegama Group of Niger [4,28,29,62]. The former  
19 taxon was the first described, but its remains and proposed diagnosis are thought to be too  
20 general to differentiate it from other serrated-toothed spinosaurids [3,4,29]. Shortly after the  
21 description of *Cristatusaurus*, *Suchomimus* was described and the provided diagnosis for this  
22 taxon is enough to set it apart from *Baryonyx* [2–4,29]. Despite claims of *Cristatusaurus* as a  
23 *nomen dubium*, as well as some similarities between it and *Suchomimus* or even *Baryonyx*, we  
24 recognize some differences between them with possible taxonomic significance (see  
25 Discussion). However, as specifically addressing this issue is not the main goal of this work,

1 for practical purposes we regard *Cristatusaurus* and *Suchomomimus* as distinct OTUs also  
2 coded for this analysis.

3 We also performed one analysis excluding only *Irritator* and another removing only  
4 the other Brazilian taxa. We did so because, due to the large amount of missing data, each  
5 OTU from Brazil acted as a wild card within Spinosauridae. This procedure recovered more  
6 refined hypothetical phylogenetic relationships for *Irritator* and both *Angaturama* and  
7 *Oxalaia* in each analysis, which contributed to the discussions regarding the evolution of the  
8 craniodental features considered in this work.

9 Finally, we performed the analysis techniques using the free software TNT v. 1.5 [65],  
10 following the same parameters set by Carrano et al. [29].

11

## 12 **Additional institutional abbreviations**

13 MN, Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil; MNN,  
14 Musée National du Niger, Niamey, Republic of Niger; SMNS, Staatliches Museum für  
15 Naturkunde Stuttgart, Stuttgart, Germany; UCPC, University of Chicago Paleontological  
16 Collection, Chicago, United States; USP, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.

17

## 18 **Results**

### 19 **Systematic paleontology**

20 Dinosauria Owen, 1842 [66]

21 Theropoda Marsh, 1881 [67]

1 Tetanurae Gauthier, 1986 [68]

2 Spinosauridae Stromer, 1915 [8]

3 *Irritator challengeri* Martill et al., 1996 [49]

4 **Holotype and only known specimen.** SMNS 58022, an almost complete and  
5 articulated skull associated to the mandibular rami, lacking the anterior tip of the rostrum and  
6 the dentigerous portions of both mandibulae (Figs 2 and 3).

7 **Revised diagnosis.** Spinosaurid that differs from *Baryonyx*, *Suchomimus*, and  
8 *Cristatusaurus* by the unserrated condition of its teeth and nearly half the number of maxillary  
9 alveoli (teeth). Differs from MSNM V4047 and MNHN SAM 124 by the relatively larger and  
10 more anteriorly placed external nares and the participation of the premaxillae in the anterior  
11 border of the external nares. Finally, an autapomorphy of *Irritator* is the presence of a sagittal  
12 crest formed by the conjoined nasals that ends in a knob-like projection over the frontals.

13 **Occurrence.** Exact geographical provenance unknown, but likely near Buxexé, 5 km  
14 south to Santana do Cariri Municipality, Ceará State, Araripe Basin, northeastern Brazil.  
15 Romualdo Formation; Albian, Lower Cretaceous.

16

## 17 **Remarks and comparisons**

18 Prior to its assignment to Spinosauridae, the unprepared skull of *Irritator* was thought to be a  
19 pterosaur [15]. It was afterwards described as a theropod dinosaur, more specifically as a  
20 member of Bullatosauria [49]. Much of this taxonomic confusion was due to the  
21 modifications and damages in the specimen, which were likely caused by its collectors or  
22 additional personnel that dealt with it before its study. Actually, the etymology of the generic

1 name is an allusion to such problems. After a more careful preparation of SMNS 58022, Sues  
2 et al. [15] were able to confirm the spinosaurid identity of *Irritator*, which was firstly  
3 proposed by Kellner [26].

4 Despite these damages, the holotype of *Irritator* is considered to be the most complete  
5 spinosaurid skull, at least in relation to the posterior portion (Fig 2) [15,29]. In fact, it is one  
6 of the few non-avian theropod specimens with one of its stapes preserved, in this case the  
7 right one (Fig 2B). Accordingly, the right side of the skull is best preserved [15]. The amount  
8 of data recovered from *Irritator* must have been possible due to its fossilization within an  
9 early diagenetic carbonate concretion. This becomes even more reasonable when taking into  
10 account the scarcity of (articulated) spinosaurid postnarial bones [2–5,19,62]. In this sense,  
11 *Irritator* reveals important aspects of the cranial morphology of Spinosauridae. The skull  
12 becomes progressively deeper towards its posterior end so that its dorsal outline projects  
13 posterodorsally (Fig 2), resembling the condition inferred for *Baryonyx* [3]. This morphology  
14 is followed by other reconstructions of spinosaurid skulls [5,7] but contrasts with that of  
15 *Suchomimus* [4].

16

17 **Fig 2. Specimen SMNS 58022, holotype of *Irritator challengeri*.** A, Left lateral view. B,  
18 Right lateral view. The abbreviation for the third tooth of the left maxilla follows Hendrickx  
19 et al. [58]. Additional abbreviations: ao.f, antorbital fenestra; c.c, crista cranii; e.n, external  
20 naris; m, maxilla; m.r, mandibular ramus; n, nasal; n.c, nasal sagittal crest; n.p, nasal process;  
21 o, orbit; pm, premaxilla; s, stapes.

22

23 Although *Irritator* was described and redescribed in detail, some of its craniodental  
24 features were not addressed further. For example, this taxon is remarkable because it is the

1 spinosaurid skull with the highest number of in situ preserved teeth. However, due to the  
2 missing portion of its rostrum, including the anterior end of both maxillae, neither Martill et  
3 al. [49] nor Sues et al. [15] properly identified the preserved maxillary teeth in relation to their  
4 position along the tooth row.

5         The maxillary dentition of *Irritator* is composed of nearly straight conical crowns,  
6 which are labiolingually fluted but bear no serration on their carinae (Fig 3) [15]. These  
7 features are common in other spinosaurids (e.g., [3–5,8,36]) and, particularly, the absence of  
8 serrations is characteristic of Spinosaurinae after Sereno et al. [4]. Some teeth also exhibit  
9 short marginal undulations close to the distal carina (Fig 3B) [15]. Regarding tooth size  
10 variation, in the left maxilla the first (mesial-most) crown preserved in situ is the second  
11 largest, being slightly smaller than the second crown, whereas the seven remaining teeth  
12 become gradually smaller (Figs 2A and 3A) [15].

13

14 **Fig 3. Dentition of *Irritator challengerii*.** A, Detail of the left maxillary tooth row. B, Detail  
15 of the first tooth crown preserved in situ of the left maxilla. C, Detail of the artificially  
16 detached fragment of the right maxilla bearing the right maxillary tooth row. D, Detail of the  
17 sixth tooth crown preserved in situ of the right maxilla in mesial view. Abbreviations for teeth  
18 follow Hendrickx et al. [58]. Additional abbreviations: e.n, external naris; m, maxilla; m.r,  
19 mandibular ramus; m.u, marginal undulations; n, nasal; pm, premaxilla; r.m, rock matrix.

20

21         In spinosaurid specimens with the maxillary tooth row preserved, the largest crowns  
22 (and alveoli) are the third and the fourth. In addition, there is typically an increase in size  
23 from m1 to m4, which are followed by progressively smaller teeth. Thus, the spinosaurid  
24 maxillary dentition comprises a tooth size variation that begins with a tendency of increasing,

1 reaching its maximum at m4, regarding the crown base length and crown height, and  
2 continues with an opposite trend. This is the case both for Baryonychinae, i.e., *Baryonyx* and  
3 *Suchomimus*, and Spinosaurinae, such as MNHN SAM 124 and MSNM V4047 [3–5]. This  
4 pattern is widely distributed among spinosaurids and no current evidence indicates that this  
5 condition is not also present in *Irritator*. The tooth size variation seen in the left maxilla of the  
6 Brazilian taxon matches the described pattern, so that the first two preserved teeth correspond  
7 to Lm3 and Lm4. This implies a total number of eleven left maxillary teeth (Figs 2A and 3A).  
8 Accordingly, Sues et al. [15] inferred that the left maxilla would have comprised at least 11  
9 teeth, although they neither justified their claim nor attributed a specific location within the  
10 tooth row for any of the preserved crowns. Furthermore, this number is nearly identical to that  
11 of the spinosaurine MSNM V4047, which displays 12 maxillary teeth (Fig 4C and 4D) [5];  
12 this dissimilarity could be explained by the difference in size, interspecific variation, different  
13 ontogenetic stages, alveolar remodeling after the loss of teeth in vivo, other dental  
14 abnormalities, etc. [28,69].

15

16 **Fig 4. Schematic illustration of spinosaurid cranial remains.** A, Premaxillae and maxillae  
17 of *Baryonyx walkeri*. B, Partial rostrum (MNN GDF501) referred to *Suchomimus tenerensis*.  
18 C, Specimen MSNM V4047. D, Reconstructed skull of *Irritator challengeri*. All specimens  
19 are aligned based on the position of the fourth maxillary tooth, whereas the last maxillary  
20 tooth (or alveolus) in each is indicated by a black star. Abbreviations for teeth follow  
21 Hendrickx et al. [58]. Additional abbreviations: n.c, nasal contact; ao.f, antorbital fenestra;  
22 e.n, external naris. A, B, C, and D are modified from Charig and Milner [3], Sereno et al. [4],  
23 Dal Sasso et al. [5], and Sues et al. [15], respectively.

24



1           Regarding the artificially detached fragment of the right maxilla of *Irritator*, nine teeth  
2 are preserved in situ as well as the broken base and partial impression in the matrix of the  
3 tenth (distal-most) crown. The second and the fourth are replacement teeth (Fig 3B). In  
4 general, the first four crowns are more damaged than those from the left side. This precludes  
5 an accurate estimation of their dimensions, although the mesial-most crown seems to have  
6 been the largest one. If the latter was indeed the largest, the preserved portion of the right  
7 maxilla would also comprise teeth from m4 to m11.

8           The identification of the maxillary teeth of *Irritator* implies the reinterpretation of the  
9 location of its external nares. Dal Sasso et al. [5] considered that these were restricted to the  
10 mid-part of the maxillary tooth row. However, their anterior-most outline must have been  
11 placed somewhere between m3 and m4 (Figs 2A, 3A, and 4D). Therefore, the external nares  
12 of *Irritator* begin in a comparable position to those of *Baryonyx* and *Suchomimus*, in which  
13 the external nares start between m2 and m3 and between m3 and m4, respectively (Fig 4A  
14 and 4B) [3,4]. On the other hand, the external nares of MSNM V4047 start only at the level of  
15 m9 (Fig 4C) [5].

16           Another difference between *Irritator* and African material attributed to *Spinosaurus* is  
17 the relationship between the bones that bind the external nares. In the former genus, the  
18 premaxillae form a minor part of the ventral outline of the nares, whereas their dorsal and  
19 ventral outlines are surrounded by the nasals and maxillae (Figs 2A, 3A, and 4D). In MSNM  
20 V4047, the premaxillae are completely excluded from the external nares (Fig 4C) [5]. Both  
21 spinosaurids differ from *Baryonyx* and *Suchomimus*; in these, the premaxillae are major  
22 components of the external nares, but they differ from each other in relation to the  
23 contribution of the maxillae. In *Baryonyx*, the maxillae form the posterior half of the  
24 preserved ventral border of the left naris (Fig 4A) [3]. In *Suchomimus*, the maxillae are minor  
25 components of the ventral outline of the nares and are constricted by the premaxillae and

1 descending rami (=maxillary processes) of the nasals (Fig 4B) [4]. Furthermore, Dal Sasso et  
2 al. [5] considered the exclusion of premaxillae from the nares of MSNM V4047 as an  
3 autapomorphy of *Spinosaurus*. Among spinosaurids, MSNM V4047 is also unique in  
4 presenting premaxillae, maxillae, and nasals meeting at a single point, whereas *Irritator*,  
5 *Baryonyx*, and *Suchomimus* do not present such a triple joint (Fig 4).

6 Another important issue related to spinosaurid external nares is their size. The external  
7 nares of *Irritator* are both absolutely and comparatively (in relation to the antorbital fenestrae)  
8 smaller than those of the baryonychine *Suchomimus* and, possibly, *Baryonyx* (Fig 4A, 4B, and  
9 4D). On the other hand, they are larger than those of the spinosaurine MSNM V4047 in  
10 absolute length (Fig 4C and 4D), despite the Brazilian taxon being inferred to have had a  
11 shorter skull (c. 60 cm) [15] than the African specimen (c. 175 cm) [5,15].

12 *Irritator* is also unique in displaying a sagittal crest formed by the conjoined nasals  
13 that ends in a knob-like projection overhanging the frontals. In fact, where observable, the  
14 unfluted condition of the nasal crest of *Irritator* might also distinguish it from an isolated  
15 fragmentary pair of fused nasals from Morocco (UCPC-2) [5] and those reported by Ibrahim  
16 et al. [7] (and, consequently, the taxon to which they belonged). Finally, additional  
17 differences between *Irritator* and African material assigned to *Spinosaurus* might include  
18 features of the quadrates, which were well addressed by Hendrickx et al. [18] and, as such, are  
19 not further considered here.

20

## 21 **Systematic paleontology**

22 Dinosauria Owen, 1842 [66]

23 Theropoda Marsh, 1881 [67]

1 Tetanurae Gauthier, 1986 [68]

2 Spinosauridae Stromer, 1915 [8]

3 *Angaturama limai* Kellner and Campos, 1996 [19]

4 **Holotype and only known specimen.** USP GP/2T-5, the tip of a rostrum, comprising  
5 both premaxillae and the anteriormost portions of both maxillae (Fig 5).

6 **Revised diagnosis.** Spinosaurid that differs from *Baryonyx*, *Suchomimus*, and  
7 *Cristatusaurus* by both the possession of unserrated teeth and the comparatively smaller first  
8 premaxillary tooth. It also differs from all other spinosaurid skulls by the presence of a dorsal  
9 sagittal premaxillary crest that nearly reaches the anterior end of the snout, beginning much  
10 more anteriorly than in *Baryonyx*, *Suchomimus*, and *Cristatusaurus*. Another autapomorphy  
11 of *Angaturama* is the rounded and knob-like anterodorsal projection of the conjoined  
12 premaxillae.

13 **Occurrence.** Unspecified locality in the Araripe Basin, northeastern Brazil. Romualdo  
14 Formation; Albian, Lower Cretaceous.

15

## 16 **Remarks and comparisons**

17 *Angaturama* was described shortly after *Irritator*, but it was the first theropod from the  
18 Araripe Basin to be considered as a spinosaurid [19,26,34,49]. Given that those taxa were  
19 proposed based on supposedly non-overlapping cranial materials (Figs 2 and 5), they could  
20 not be compared to each other [15]. Also, for the same reason, *Angaturama* cannot be fully  
21 compared to the holotype of *Spinosaurus* [8].

22

1 **Fig 5. Specimen USP GP/2T-5, holotype of *Angaturama limai*.** A, Left lateral view. B,  
2 Right lateral view. C, Dorsal view. D, Detail of the secondary palate. E, Anterior view.  
3 Abbreviations for teeth follow Hendrickx et al. [58]. Additional abbreviations: am.p,  
4 anteromedial process of maxilla; i.su, intermaxillary suture; m, maxilla; pm, premaxilla; pm.c,  
5 premaxillary sagittal crest; pm.p, anterior premaxillary projection; r.t, replacement tooth; su,  
6 suture between premaxilla and maxilla.

7  
8 The premaxillae of *Angaturama* were firstly distinguished from other spinosaurids  
9 based on the following features: 1) the degree of lateral compression of the rostrum, which is  
10 narrowest at the level of teeth pm6; 2) less broad mediolateral width; and, 3) a well-developed  
11 dorsal sagittal crest (Fig 5). Among these, only the last feature is still held as an  
12 autapomorphy of that genus, but in a modified version [29]. Given that *Baryonyx*,  
13 *Cristatusaurus*, and *Suchomimus* also exhibit a dorsal sagittal rim on their premaxillae  
14 [3,4,62], this sort of structure is not exclusive of the Brazilian taxon, although it is indeed  
15 more conspicuous and, more importantly, extends more anteriorly than in baryonychine  
16 spinosaurids [29].

17 Regarding the mediolateral compression of the rostrum of *Angaturama*, it was initially  
18 considered as a natural feature instead of the result of postmortem compression [19]. The  
19 expanded condition of the premaxillae, which are often referred together as a “terminal  
20 rosette”, appears less broad than in other spinosaurids [15,19]. This might be a consequence  
21 of the less pronounced constriction caudal to the rosette, i.e., at the level of the last two  
22 premaxillary teeth in *Angaturama* [5]. However, the degree of compression of the holotype  
23 might not reflect the original condition, although it may be still regarded as less broad in  
24 overall shape. For instance, the ventral borders of both premaxillae are not preserved and

1 some in situ partial teeth are longitudinally sectioned, which consequently reduce the total  
2 width of the preserved rosette (Fig 5A and 5B). Additional evidence of postmortem  
3 compression is in the palate. As other spinosaurids, *Angaturama* presents a secondary palate  
4 formed by the palatal portions of the premaxillae along with the anteromedial processes of the  
5 maxillae [4,5,62]. These processes in spinosaurids are positioned between the palatal portions  
6 of the premaxillae and were firstly misidentified as belonging to the vomers [3,19]. Thus, the  
7 sagittal plane of the spinosaurid rostrum should pass through the medial sutures between the  
8 premaxillae and maxillae and equally divide the palate. Nevertheless, contrary to this  
9 reasoning, the left half of the palate of *Angaturama* is slightly narrower than the right (Fig  
10 5D) and this might be an indication that the left side underwent some degree of postmortem  
11 compression.

12         Along with the condition of the dorsal sagittal crest, *Angaturama* bears another  
13 remarkable feature that differs from all other spinosaurids with the tip of the rostrum  
14 preserved. The premaxillae form a protuberance on their anterior outlines close to their dorsal  
15 surfaces (Fig 5). This feature implies that the dorsal outline of the premaxillae ends more  
16 anteriorly than the ventral one, whereas in other spinosaurid skulls the condition is opposite—  
17 the dorsal outline more gradually slopes anteroventrally (Fig 4) [3–5,62]. It is possible that the  
18 sagittal crest extended anteriorly and partially over that projection, as the latter is covered by a  
19 break indicating that it misses some dorsal portion of the bone (Fig 5C).

20         One could argue that, as the premaxillae of the holotype lack their ventral portions in  
21 lateral view, part of the anterior margin of the premaxillae of *Angaturama* is also missing just  
22 below the protuberance. Accordingly, the alveoli of pm1 are incompletely preserved. In this  
23 sense, this structure would not be natural. However, in spinosaurid theropods, the first  
24 premaxillary alveoli are usually separated from the anterior margins of the premaxillae by a  
25 distance smaller than half their diameters. A hypothetical reconstruction of the missed

1 anterior borders of the premaxillae of *Angaturama* would not significantly extend them  
2 anteriorly in relation to what is currently preserved. Furthermore, the bone surface of the  
3 protuberance and the surrounding region does not present any sign of having been severely  
4 damaged, as it would be after losing a significant portion of the bone by taphonomic causes or  
5 preparation techniques. Thus, the anterior outline of the premaxillae of *Angaturama* must  
6 have been relatively straight or at least concave just below the anterior salience seen in the  
7 holotype, which does seem to be a natural feature.

8         The premaxillae of *Angaturama* present the typical condition of seven premaxillary  
9 teeth of spinosaurids. Regarding the size variation within the preserved tooth row, it was  
10 described as increasing from pm1 to pm3, gradually decreasing from pm3 to pm6, increasing  
11 again from pm6 to m3, and finally decreasing from m3 to at least m4 [19]. Kellner and  
12 Campos [19] only figured the right side of *Angaturama*, in which there is no indication of m4,  
13 but in the left side there is indeed one partially preserved alveolus after m3. However,  
14 considering its smaller size and distolingual position in relation to Lm3, this alveolus must  
15 correspond to a replacement tooth (Fig 5A). This inference is in accordance with the  
16 aforementioned pattern of tooth size variation of spinosaurids. Besides this replacement tooth  
17 and the one associated to Lm2 previously reported by Kellner and Campos [19], there are  
18 others incompletely preserved. They can be noticed more clearly in association with Lpm4,  
19 Lm1, and Rpm1. The replacement tooth associated to Lpm1 is likely indicated by the empty  
20 alveolus between the alveoli of Lpm1 and Lpm2. Finally, with respect to the tooth  
21 ornamentation, enamel flutes are seen in the lingual side of Rpm6 [19].

22

## 23 **Systematic paleontology**

24 Dinosauria Owen, 1842 [66]

1 Theropoda Marsh, 1881 [67]

2 Tetanurae Gauthier, 1986 [68]

3 Spinosauridae Stromer, 1915 [8]

4 *Oxalaia quilombensis* Kellner et al., 2011 [28]

5 **Holotype.** MN 6117-V, fused premaxillae (Fig 6).

6 **Referred specimen.** MN 6119-V, an isolated fragment of a left maxilla.

7 **Revised diagnosis.** Spinosaurid that differs from *Baryonyx*, *Suchomimus*, and  
8 *Cristatusaurus* by both the possession of unserrated teeth and the relatively much smaller first  
9 premaxillary tooth. The lack of a dorsal sagittal premaxillary crest or rim also differs in  
10 relation to those taxa and *Angaturama*. It differs from MNHN SAM 124 and MSNM V4047  
11 by oval-shaped conjoined premaxillae in dorsal view due to a weaker lateral compression of  
12 the rostrum just posterior to m3, whereas in both African specimens the fused premaxillae are  
13 mushroom-shaped. Finally, autapomorphies of *Oxalaia* include the possession of two  
14 replacement teeth associated with functional pm3 and the sculptured condition of the palatal  
15 portion of the premaxillae.

16 **Occurrence.** Laje do Coringa locality, Cajual Island, Alcântara Municipality,  
17 Maranhão State, São Luís-Grajaú Basin, northeastern Brazil. Alcântara Formation;  
18 Cenomanian, Upper Cretaceous.

19

20 **Remarks and comparisons**

1 *Oxalaia* is the latest described spinosaurid taxon from Brazil. Similar to *Angaturama*, its  
2 holotype comprises only conjoined premaxillae [28] and cannot be compared to *Irritator* or  
3 the holotype of *Spinosaurus*. Even the tentatively referred left maxilla of *Oxalaia* cannot be  
4 ideally compared to those taxa, given its fragmentary nature.

5 Despite representing only a minor portion of the skull, the premaxillae of *Oxalaia* are  
6 very informative. The small alveoli of teeth pm1, whose diameters are less than half of the  
7 following elements, are evidence of closer affinities between *Oxalaia* and spinosaurine  
8 spinosaurids, such as *Angaturama*, MSNM V4047, and MNHN SAM 124. Such phylogenetic  
9 relationships are also corroborated by the unserrated condition of teeth and the arrangement of  
10 premaxillary teeth in those taxa, especially with respect to the presence of broad diastemata  
11 [4,5,28,62]. On the other hand, *Baryonyx*, *Suchomimus*, and *Cristatusaurus* have serrated  
12 teeth and their premaxillary tooth rows present narrow diastemata [3,4,62] (see Kellner et al.  
13 [28] for a different opinion on the diastemata of *Suchomimus* and *Cristatusaurus*).

14 Within Spinosaurinae, *Oxalaia* resembles the African specimens more than  
15 *Angaturama*, as the latter bears a dorsal sagittal premaxillary crest (Fig 6A and 6B). However,  
16 *Oxalaia* can be set apart from MSNM V4047 and MNHN SAM 124 based on certain features,  
17 such as the aspect of the premaxillae in dorsal view (Fig 6C). In *Oxalaia*, these conjoined  
18 bones end in a more rounded tip, whereas MSNM V4047 and MNHN SAM 124 present tips  
19 that are more acute. Also, the constriction of the premaxillae posterior to teeth pm3 is much  
20 weaker in *Oxalaia* than in the other specimens (Fig 6C and 6D), as previously noticed by  
21 Kellner et al. [28]. The combination between a more acute tip and a stronger compression  
22 results in mushroom-shaped terminal rosettes in the African material, whereas this structure is  
23 more oval (triangular after Kellner et al. [28]) in *Oxalaia*.



1 **Fig 6. Specimen MN 6117-V, holotype of *Oxalaia quilombensis*.** A, Left lateral view. B,  
2 Right lateral view. C, Dorsal view. D, Slightly oblique ventral view, emphasizing the  
3 sculptured condition of the palatal portion of the left premaxilla. Abbreviations for teeth  
4 follow Hendrickx et al. [58]. Additional abbreviations: am.p, anteromedial process of maxilla;  
5 pm, premaxilla; r.t, replacement tooth; s.p, secondary palate.

6  
7 Another difference involves the diastemata between pm5 and pm6 of *Oxalaia*, which  
8 were considered longer than those in baryonychines but similar to and shorter than those in  
9 MNHN SAM 124 and MSNM V4047, respectively [28]. However, this statement deserves  
10 some consideration. Firstly, the difference regarding the size of the diastemata might be  
11 related to the skull length, as the holotype of *Oxalaia* was likely intermediary in size between  
12 baryonychines and MSNM V4047 [3,4,28,70]. This, in turn, might be somehow related to  
13 ontogeny. More importantly, these diastemata can differ in size between the left and right  
14 premaxillae within a single specimen. For instance, in *Oxalaia*, the diastema between Lpm5  
15 and Lpm6 is slightly longer than that between Rpm5 and Rpm6 (Fig 6D), and the same is true  
16 for MSNM V4047 [5]. In fact, the right diastemata of these specimens are comparable in size,  
17 despite the left diastema of the latter specimen being longer than that of *Oxalaia*. In addition,  
18 the size of the diastema between Lpm5 and Lpm6 of MSNM V4047 may be artificial.  
19 Whereas most spinosaurs present seven premaxillary teeth, that specimen presents six [5],  
20 which was suggested as a possible autapomorphy of its taxon [28]. The holotype of *Baryonyx*  
21 presents six and seven teeth in its left and right premaxillae, respectively [3], and this  
22 intraindividual variability seems to be a consequence of the closure of one alveolus, more  
23 specifically Lpm7. In MSNM V4047, teeth pm6 are not aligned. Lpm6 is well posterior to  
24 Rpm6, but its location coincides with that expected for Lpm7. In this sense, it is possible that  
25 Lpm6 is indeed Lpm7 and the true alveolus for Lpm6 was closed at some point in the

1 ontogenetic development of the animal, as in *Baryonyx*. This hypothesis was also considered  
2 by Kellner et al. [28] but without specifying exactly which alveolus(i) might have closed. On  
3 the other hand, in the right premaxilla of MSNM V4047, the alveolus for Rpm7 could also  
4 have been closed, which would have resulted in the misalignment between Rpm6 and the  
5 currently observed Lpm6. As such, six premaxillary teeth would not be an autapomorphic  
6 feature of MSNM V4047, especially if it is later shown to pertain to the same taxon of  
7 MNHN SAM 124, which presents pm7. Thus, the difference in diastema length or number of  
8 premaxillary teeth between spinosaurine spinosaurids is not a reliable characteristic for  
9 taxonomic purposes.

10         Nevertheless, the association of two replacement teeth with pm3 could be a unique  
11 feature of *Oxalaia* if it is not shown to be an intraspecific variation. The diagnosis of this  
12 taxon included additional proposed autapomorphic traits, such as the very sculptured palatal  
13 portion of the premaxillae [28]. These structures form a convex secondary palate, which  
14 appears ventrally to the border of the premaxillary tooth row in lateral view (Fig 6A and 6B).  
15 Other spinosaurid skulls also have this secondary palate. In *Baryonyx* and *Cristatusaurus*, this  
16 condition is found in the premaxillae (Fig 4A) [3,62]. It is present in the tooth row as a whole  
17 of MNHN SAM 124 and MSNM V4047, although it is also more evident in the premaxillae  
18 of these spinosaurine spinosaurids (Fig 4D) [5,62]. This feature cannot be verified in  
19 *Angaturama*, as it lacks the ventral borders of the premaxillary tooth row; however, in  
20 *Irritator* the secondary palate appears ventrally to the tooth row in anterior view, despite  
21 being not evident in left and right lateral views. On the other hand, *Suchomimus* also presents  
22 a convex secondary palate, but it does not appear ventrally to the tooth row and, hence, can  
23 only be seen through breaks in the lateral walls of the rostrum (Fig 4B) [4].

24         Another autapomorphy of *Oxalaia* proposed by Kellner et al. [28] is the very thin  
25 anteromedial processes of the maxillae, which was thought to contrast to the wider processes

1 of, for example, MNHN SAM 124, although the authors did not specify their degree of  
2 thinness. The African skull preserves only the anterior end of the left process [62], which in  
3 our opinion does not seem to be significantly wider than that of the Brazilian taxon. Also, the  
4 width of these processes varies along its length and, at their posterior half, the processes of  
5 *Suchomimus* also seem to be nearly as thin as those of *Oxalaia* [4]. In the described  
6 specimens, these processes show varying degrees of anterior extension, which correspond to  
7 different widths. This is due to the space between the premaxillae becoming wider anteriorly  
8 and being filled by the anteromedial processes. In turn, the degree of anterior extension (or  
9 ossification) of these processes might be related to the ontogenetic stage of the specimen,  
10 being the greatest in MSNM V4047 [5]. Hence, the thinness of the anteromedial processes  
11 might be another character inadequate for diagnoses of spinosaurid theropods.

12

### 13 **Cladistic analyses**

14 The analysis of the whole matrix (S1 File) resulted in 145 most parsimonious trees (MPTs)  
15 whose strict consensus tree (1069 steps; consistency index, CI = 0.409; retention index, RI =  
16 0.666) is shown in Fig 7. In general, the consensus topology is somehow comparable to that  
17 presented by Carrano et al. [29] and Evers et al. [17], except for the higher amount of  
18 polytomies (especially within the clade Megalosauria). The ingroup relationships of  
19 Spinosauridae were recovered as a polytomy formed by all spinosaurids OTUs, similar to  
20 Evers et al. [17].

21

1 **Fig 7. Strict consensus cladogram (1069 steps; CI = 0.409; RI = 0.666) of 145 MPTs**  
 2 **obtained from the current cladistic analysis.** Spinosaurid taxa are in bold. The spinosaurid  
 3 silhouette is from Sales et al. [71].

4

5 Alternatively, the analysis focusing on spinosaurids preserving premaxillae, i.e.,  
 6 excluding *Irritator*, resulted in 150 MPTs. The strict consensus between them (Figs 8 and  
 7 10A; 1051 steps; CI = 0.415; RI = 0.670) shows a different topology within Spinosauridae.  
 8 *Baryonyx*, *Cristatusaurus*, and *Suchomimus* form a polytomy along with the clade including  
 9 the remaining spinosaurid OTUs. This seems to be mainly due to the variable placement of  
 10 *Cristatusaurus* in different trees, as it sometimes appears as the sister group of either the  
 11 remaining spinosaurids or the clade formed by spinosaurine spinosaurids. However, no single  
 12 tree recovered *Cristatusaurus* and *Suchomimus* as sister groups of each other. Within the  
 13 spinosaurine clade, the Brazilian taxa are successive outgroups of MSNM V4047.

14

15 **Fig 8. Strict consensus cladogram (1051 steps; CI = 0.415; RI = 0.670) of 150 MPTs**  
 16 **obtained from the current cladistic analysis excluding *Irritator*.** Spinosaurid taxa are in  
 17 bold. The spinosaurid silhouette is from Sales et al. [71].

18

19 Lastly, the analysis including spinosaurids preserving external nares—excluding  
 20 *Angaturama*, *Cristatusaurus*, and *Oxalaia*—found 148 MPTs. The recovered strict consensus  
 21 (Figs 9 and 10B; 1056 steps; CI = 0.413; RI = 0.664) also presents a polytomy constituted by  
 22 *Baryonyx*, *Suchomimus*, and the clade formed by the spinosaurines *Irritator* and MSNM  
 23 V4047.

1

2 **Fig 9. Strict consensus cladogram (1056 steps; CI = 0.413; RI = 0.664) of 148 MPTs**  
 3 **obtained from the current cladistic analysis excluding *Angaturama* and *Oxalaia*.**  
 4 Spinosaurid taxa are in bold. The spinosaurid silhouette is from Sales et al. [71].

5

6 **Fig 10. Synapomorphies of Spinosauridae recovered by the current analyses.** A, Ingroup  
 7 relationships after the cladistic analysis which excludes *Irritator*. B, Ingroup relationships  
 8 after the cladistic analysis which excludes *Cristatusaurus*, *Angaturama* and *Oxalaia*.  
 9 Silhouettes modified from Sales et al. [37,71].

10

## 11 **Discussion**

### 12 **Taxonomy of Spinosauridae**

13 Over the years the following taxa have been proposed or often regarded as spinosaurid  
 14 theropods: *Angaturama limai*, *Baryonyx walkeri*, *Cristatusaurus lapparenti*, *Ichthyovenator*  
 15 *laocensis*, *Irritator challengeri*, *Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Oxalaia quilombensis*,  
 16 *Siamosaurus suteethorni*, *Sigilmassasaurus brevicolis*, *Spinosaurus aegyptiacus*, *S.*  
 17 *maroccanus*, and *Suchomimus tenerensis* [1,2–4,8,15–17,19,21,26–28,62]. *Ostafrikasaurus*  
 18 was erected based on isolated teeth from the Late Jurassic of Tendaguru and these teeth are  
 19 morphologically different from Cretaceous spinosaurid teeth [1,21]. Among the remaining  
 20 taxa, some are considered *nomina dubia*. For example, *Siamosaurus* is another spinosaurid  
 21 genus based on isolated teeth that cannot be confidently set apart from most Cretaceous  
 22 spinosaurid teeth, including those from Asia attributed to *Sinopliosaurus fusuiensis* [1,14,27].

1 These teeth may turn out to be referable to *Ichthyovenator*-like spinosaurs [15]. The practice  
2 of naming theropod species solely based on isolated teeth has been historically problematic  
3 and most of them were later shown to be invalid [1,29].

4 Other cases of *nomina dubia* include the aforementioned African taxa *S. maroccanus*  
5 and *Cristatusaurus*. Despite the invalidity of *S. maroccanus* and its possible synonymy with  
6 *S. aegyptiacus*, material assigned to these taxa (i.e., specimens MNHN SAM 124 and MSNM  
7 V4047) are clearly not referable to any of the Brazilian taxa. For instance, *Angaturama* is  
8 unique in bearing a well-developed sagittal premaxillary crest and an anterodorsal  
9 protuberance in the anterior margins of its premaxillae. Once suggested to be congeneric with  
10 *Spinosaurus* [15], the external nares of *Irritator* are in a more anterior location than those of  
11 MSNM V4047. Also, its nares are delimited by premaxillae, maxillae, and nasals, whereas in  
12 MSNM V4047 these structures are only bounded by the latter two bones. In fact, each  
13 spinosaurid taxon preserving the external nares presents a particular relationship between the  
14 bones around the nares, which is likely a solid character for diagnostic purposes (Fig 4). The  
15 African materials can also be differentiated from *Oxalaia*, given that the latter has premaxillae  
16 more oval-shaped in dorsal view than the former, along with additional differences.  
17 Considering the similarities between MNHN SAM 124 and MSNM V4047, these specimens  
18 may belong to the same taxon.

19 The reassessment of the Brazilian material also bears some implications concerning  
20 the taxonomic status of *Cristatusaurus*, a taxon that may be a *nomen dubium* and/or a synonym  
21 of *Suchomimus* [4,28,29,62]. For example, both Nigerien taxa possess a dorsal sagittal  
22 premaxillary rim. Nevertheless, *Cristatusaurus* presents a well-convex secondary palate,  
23 which appears below the premaxillary tooth row in lateral view [11,62]. This condition is also  
24 seen in *Oxalaia*, *Baryonyx*, and the African spinosaurines (Fig 4A and 4C), and possibly in  
25 *Irritator* and *Angaturama* [3,5,28,62]. On the other hand, the convex palate of *Suchomimus*

1 can only be seen in lateral view through breaks in the referred rostrum MNN GDF501 (Fig  
2 4B) [4]. In addition, the preserved portion of the ascending process of the maxilla seems to be  
3 more slender in *Cristatusaurus* than in *Suchomimus*, although this may be due to the juvenile  
4 condition of the holotype of the former taxon (MNHN GDF 366) [4,62]. Thus, future analyses  
5 on the validity of *Cristatusaurus* should also focus on the taxonomic significance of these  
6 differences in relation to *Suchomimus*.

7 ***Irritator* versus *Angaturama*.** Another controversial issue in spinosaurid taxonomy is  
8 the possible synonymy between *Irritator* and *Angaturama* [3–5,26,50]. Authors who argue in  
9 favor of this scenario highlight the facts that both taxa come from the same deposit (the  
10 Romualdo Formation of the Araripe Basin) and that their holotypes are non-overlapping  
11 and/or complementary to each other. In addition, the dorsal sagittal crest of *Irritator* might  
12 have extended anteriorly in a way similar to the crest of *Angaturama*. This could suggest that  
13 both specimens were part of the same skull [4,50]. In this case, *Irritator* would have priority  
14 over *Angaturama*.

15 However, supporting the idea of both holotypes being part of a single specimen has  
16 been a much more speculative practice than a substantiated argumentation. If they did not  
17 overlap in relation to any part of their preserved cranial remains, it would be impossible to  
18 demonstrate either the morphological similarities or differences between *Irritator* and  
19 *Angaturama*. In fact, the supposed non-overlap between these taxa would hamper any  
20 assertion on their possible synonymy.

21 Nevertheless, the reinterpretation of certain features in both taxa sheds new light on  
22 this issue. Each holotype preserves tooth Lm3, which indicates that the specimens overlap  
23 minimally and cannot be considered at the very least the same individual. An opposite  
24 statement would require the reidentification of the assumed Lm3 as another tooth in any of

1 those taxa. This is not possible in *Angaturama*, as it preserves the anteriormost portion of the  
2 tooth row, enabling the counting of the left maxillary teeth from the first functional alveolus  
3 to the last alveolus of a replacement tooth, posterior to the third functional alveolus (Fig 5).  
4 On the other hand, for a reinterpretation of tooth Lm3 of *Irritator*, it is necessary to  
5 demonstrate that the size variation pattern of its maxillary teeth does not follow that seen in  
6 *Baryonyx*, *Suchomimus*, MNHN SAM 124, and MSNM V4047. However, the pattern seen in  
7 maxillary teeth of *Irritator* matches that found in the aforementioned taxa and specimens (Fig  
8 3). Thus, the evidence at hand supports that the holotypes of *Angaturama* and *Irritator* each  
9 preserve tooth Lm3 (Fig 11).

10

11 **Fig 11. Spinosaurid cranial remains from Brazil.** A, Reconstruction of specimen SMNS  
12 58022, the holotype of *Irritator challengerii*. B, Specimen USP GP/2T-5, the holotype of  
13 *Angaturama limai*. C, Specimen MN 6117-V, the holotype of *Oxalaia quilombensis*. The  
14 fragmentary maxilla (MN 6119-V) tentatively referred to *O. quilombensis* was not included.  
15 A is modified from Sues et al. [15].

16

17 A complementary approach is to consider the preservation conditions of each  
18 specimen. The right side is considered the best preserved in both holotypes [15,19,49], but  
19 some differences can be highlighted. Firstly, they differ in color, as the holotype of *Irritator* is  
20 brighter than *Angaturama* (Figs 2 and 5). They also differ regarding the amount and type of  
21 damage. The left side of *Angaturama* is more affected by cavities filled by recrystallized  
22 calcite (Fig 5A), whereas the left side of *Irritator* shows this mineral filling in a large vertical  
23 break just behind the external nares (Figs 2A and 3A). The most obvious difference involves  
24 the preservation of the dentition. *Angaturama* lacks some teeth and those preserved in situ are



1 usually damaged, being longitudinally or transversely cross-sectioned, which seems to be  
2 related to the loss of the ventral borders of the tooth row (Fig 5A and 5B). Only tooth Rpm6  
3 has the enamel of both sides preserved, showing that only the lingual one was fluted [19,26].  
4 However, the teeth of *Irritator* are, in general, well preserved in situ; few of them are as  
5 damaged as those of the other taxon (Figs 2 and 3). Most teeth of *Irritator* are labially fluted  
6 and some of them present marginal transversal undulations (Fig 3) [15]. Furthermore,  
7 Machado and Kellner [34] stated that the posterior part of the holotype of *Angaturama* was  
8 more laterally compressed than that of *Irritator*, indicating that they were not part of the same  
9 concretion. This is also supported by Kellner et al. [28], but they did not justify their claim.

10 Despite being significant, these differences do not imply that the specimens belong to  
11 different individuals. Some fossils from the Romualdo Formation were affected by various  
12 taphonomic processes throughout their concretions, especially fractures, calcite  
13 recrystallization, and different degrees of compression. Also, having likely undergone  
14 different preparation techniques, the extension of damages would be unique for each  
15 specimen, which could explain the different colors and degrees of preservation of the  
16 dentition, along with other attributes. Even the difference in tooth ornamentation is not  
17 informative in this regard, given that this feature varies within the tooth row of a single taxon  
18 [72]. Only the preservation of tooth Lm3 by both holotypes precludes their attribution to the  
19 same individual, although it does not clarify if they are synonyms. Furthermore, the holotypic  
20 premaxillae of *Angaturama* and *Baryonyx* are comparable in size, which indicates that the  
21 complete skull of the holotype of *Angaturama* might have been larger than that of *Irritator*  
22 (Fig 11) [3,15,19,70].

23 In short, the holotypes of *Irritator* and *Angaturama* likely belonged to different  
24 individuals, but the hypothesis of considering them as synonyms requires additional  
25 overlapping cranial remains and further study for either its refutation or corroboration.

1

## 2 **Evolution of craniodental features**

3 Spinosauridae are frequently split into two subclades, Baryonychinae and Spinosaurinae (e.g.,  
4 [1,4,5,16,29,64,73]). This dichotomy is supported mainly by craniodental characters, which  
5 involve the biggest amount of overlapping features between genera within each subfamily.  
6 For example, Baryonychinae are usually characterized by finely serrated and more mesio-  
7 distally curved tooth crowns that are separated by less marked diastemata in premaxillae. On  
8 the other hand, Spinosaurinae have unserrated and straighter, conical tooth crowns that are  
9 partially separated by clear diastemata in premaxillae. In addition, the number of maxillary  
10 teeth of baryonychine spinosaurs is almost twice as much as that of spinosaurines. The third  
11 main craniodental feature distinguishing these subclades involves the position of the external  
12 nares: they are more anteriorly positioned in baryonychines than in spinosaurines [1,4,5].

13       Recently, Evers et al. [17] presented a polytomy formed by spinosaurid OTUs, similar  
14 to the results of our first cladistic analysis (Fig 7). Although these results may be due to a  
15 large amount of missing data (especially regarding postcranial characters), it leaves open the  
16 possibility of a nondichotomous phylogenetic relationship between baryonychine and  
17 spinosaurine spinosaurids. This appears likely in the consensus of our second and third  
18 analyses (Figs 8–10), in which typically baryonychine taxa do not form a monophyletic clade.  
19 This hypothesis is supported by the fact that many baryonychine features correspond to  
20 intermediate stages between the plesiomorphic theropod and the derived spinosaurine states  
21 of some characters. This can be illustrated by the probable evolutionary history of the  
22 serrations in spinosaurid dentition: theropods initially had coarsely serrated teeth, which  
23 might have then become finely serrated, as in baryonychines, and finally unserrated in  
24 spinosaurines [21–23]. Such a scenario suggests that, in the future, baryonychines may be

1 shown to correspond to successive outgroups of Spinosaurinae, although the latter subfamily  
2 may be indeed monophyletic. In this sense, Baryonychinae would be paraphyletic, as is  
3 typically the case for groups characterized by plesiomorphies (e.g., non-avian dinosaurs itself  
4 and “rhamphorhynchoid” pterosaurs [68,74,75]).

5         The provided cladistic framework and reinterpretation of certain spinosaurid features  
6 are compatible with the aforementioned evolutionary scenario, at least with regards to some  
7 craniodental features (Fig 10). For example, the plesiomorphic condition of theropod  
8 premaxillae is the presence of five or less teeth. The increasing tooth number within  
9 Spinosauridae and their arrangement in a terminal rosette might have occurred prior to the  
10 appearance of well-marked diastemata in the premaxillary tooth row of Spinosaurinae. The  
11 plesiomorphic condition of the spinosaurid premaxillae is possibly the possession of a dorsal  
12 sagittal crest, as it is present in both baryonychines and in the spinosaurine *Angaturama*. This  
13 feature later disappeared at some point within Spinosaurinae. These evolutionary scenarios  
14 are supported by our second strict consensus tree, in which *Angaturama* is the sister-group of  
15 *Oxalaia* and MSNM V4047 (Figs 8 and 10A). In all aspects, *Oxalaia* is much more similar to  
16 the African spinosaurines than *Angaturama* (Figs 4 and 11).

17         Considering the particular pattern of tooth size variation shared by baryonychines and  
18 spinosaurines, the most parsimonious hypothesis is that the maxillary dentition is homologous  
19 within Spinosauridae, with regards to the first (mesial-most) four teeth and corresponding  
20 alveoli. However, the higher number of maxillary teeth in baryonychines than in  
21 spinosaurines implies that some teeth were lost during the evolutionary history of  
22 Spinosauridae. This casts doubt on the homology between dental elements behind m4 of those  
23 groups, where the loss of teeth likely took place. Accordingly, Dal Sasso et al. [5] stated that,  
24 in spinosaurine spinosaurids, maxillary teeth are usually separated from each other by a space  
25 equivalent to the size of one maxillary alveolus and that this pattern starts just behind m4,

1 suggesting an intercalated loss of teeth. For instance, based on the 22 maxillary teeth of  
2 *Suchomimus*, the hypotheses above would predict a number of 13 maxillary teeth in  
3 spinosaurines, if the intercalated loss took place just behind m4. The spinosaurine MSNM  
4 V4047 had at least 12 maxillary alveoli, whereas the holotype of *Irritator* is inferred to have  
5 11. This difference between the hypothetical and the observed numbers of maxillary teeth  
6 may be explained by the closure of some alveoli during ontogeny or due to the above-  
7 mentioned reasons. Another fact is that the last maxillary teeth of both MSNM V4047 and  
8 *Irritator* are placed at the level of the anterior borders of the antorbital fenestrae, whereas the  
9 maxillary tooth row of *Suchomimus* extends much more posteriorly (Fig 4). Thus, it is  
10 probable that, along with the intercalated loss of maxillary teeth likely behind m4, the  
11 reduction of maxillary teeth in spinosaurine spinosaurids was caused by the loss of the last  
12 alveoli placed posteriorly to the beginning of the antorbital fenestrae.

13         The evolution of the spinosaurid external nares also deserves consideration. They are  
14 clearly placed in a more posterior location than in any other theropod taxon. Contrary to  
15 previous assumptions [1,4,5], within Spinosauridae, a more anterior location of the nares is  
16 shared by baryonychines and the spinosaurine *Irritator* (Figs 4 and 11B). This condition  
17 might have allowed the participation of premaxillae, maxillae, and nasals in surrounding the  
18 external nares of those spinosaurids. During the transition of the external nares to a more  
19 posterior location, the participation of premaxillae in their anterior and ventral portions likely  
20 became progressively less important until reaching the condition seen in MSNM V4047,  
21 whose external nares are only surrounded by maxillae and nasals. Also, the external nares  
22 seem to become progressively smaller within Spinosauridae. In relation to the antorbital  
23 fossae and fenestrae, *Irritator* also presents the intermediate relative and absolute sizes of the  
24 external nares, whereas the largest and the smallest ones are found in baryonychines and

1 MSNM V4047, respectively (Fig 4). This feature does not seem to be related to skull length,  
2 as *Irritator* has the smallest skull.

3 In general, the spinosaurid cranial remains from the Araripe Basin are somehow  
4 intermediate between the morphology of the skulls of baryonychines and the remaining  
5 spinosaurines, which resonates with their phylogenetic relationships (Figs 8–10). Kellner et  
6 al. [28] also considered Araripe spinosaurids as being very different from other spinosaurine  
7 cranial remains. Furthermore, *Oxalaia* is clearly more related to the African spinosaurines  
8 (Figs 8 and 10A). Hence, at least with respect to *Angaturama* and *Oxalaia*, the Brazilian  
9 spinosaurid taxa represent successive outgroups to the African spinosaurine material MSNM  
10 V4047 (and MNHN SAM 124). Spinosaurinae seem to have been more morphologically  
11 diverse than previously thought.

12 **Palaeobiological significance.** Multiple craniodental features of Spinosauridae were  
13 likely related to semiaquatic habits. These include: conical teeth, laterally compressed rostra,  
14 and retracted external nares [1,3,7,11,15,64,76,77]. The isotopic composition and histological  
15 pattern of various spinosaurid teeth and bones, respectively, also resembled those of  
16 semiaquatic to aquatic taxa [6,7]. These habits must have allowed these dinosaurs to become  
17 more associated with coastal environments than other coeval theropod groups, such as  
18 Abelisauridae and Carcharodontosauridae [71].

19 However, the isotopic data also suggest that some spinosaurids might have been more  
20 terrestrial than others [1,6]; this could have been an important niche partitioning ecological  
21 mechanism in the case of sympatric taxa. Varying degrees of association with water  
22 environments are also indicated by the histological sections of limb bones of *Suchomimus* and  
23 the proposed neotype of *S. aegyptiacus*. The former seems to have been a less aquatic animal  
24 than the latter [7].

1           This diversity of ecological roles among spinosaurid theropods might also have been  
2 related to the differing conditions of the external nares. As aforementioned, within  
3 Spinosauridae, these structures vary in both size and position. Proportionally smaller external  
4 nares suggest reduction of the relative importance of the olfaction for general behavior,  
5 whereas the larger ones suggest the opposite. Among spinosaurids, the smallest nares are  
6 those of MSNM V4047, which are also the most posteriorly placed. A more posterior location  
7 of the external nares (and, consequently, the fleshy nostrils) does not facilitate the collection  
8 of olfactory cues [78]. Another approach is to consider the amount of space between the  
9 external nares and the olfactory bulbs, which comprises the nasal cavity and is indirect  
10 evidence of the available surface for the olfactory epithelium [79]. In birds and crocodylians  
11 (the extant phylogenetic brackets of all non-avian dinosaurs), the bulbs are delimited laterally  
12 by the crista cranii [80]. In *Irritator*, the crista cranii are placed between the orbital cavities  
13 (Fig 2) [15] so that the olfactory bulbs must have terminated at the level of the anterior half of  
14 the orbits, which might have been the same for other spinosaurids. Based on the proposed  
15 reconstructions of the skulls of *Suchomimus*, *Irritator*, and MSNM V4047, the latter seems to  
16 be the spinosaurid with the proportionally smallest space for the nasal cavities and,  
17 consequently, the olfactory epithelium [4,5,7,15]. One could argue that a smaller space could  
18 be compensated by a greater concentration of olfactory sensory cells, but such a hypothesis is  
19 untestable [79].

20           Olfaction is not the main sensory source of (partially or mostly) piscivorous predators,  
21 especially some amniotes. In these cases, visual and nonvisual sensory systems other than  
22 olfaction are of major importance [81–85]. For example, crocodylians have mechanoreceptors  
23 on their snouts which sense the movement of the water surface and are useful in low-light  
24 conditions, whereas birds are mainly visual predators [84,85]. Vision was also important for  
25 pterosaurs and might have played a significant role during fishing [86]. The premaxillae of

1 spinosaurids display many foramina which were interconnected and formed extensive internal  
2 channels. These structures are reminiscent of the crocodylian system of mechanoreception and  
3 might have had an analogous sensory function [7]. Thus, MSNM V4047 might have relied  
4 more on mechanoreception than on olfaction, whereas the latter sense might have been more  
5 important for the predatory habits of *Irritator* and baryonychines than for those of the African  
6 spinosaurine.

7         The fossil record, here assumed to be mainly episodic and to have preserved, in  
8 general, the most frequent paleobiotic condition, somehow supports the hypothesis above.  
9 The holotype of *Baryonyx* includes partially digested fish scales and a limb bone of a juvenile  
10 ornithopod in its rib cage [3]. Also, a mechanical profile proposed for the lower jaw of  
11 *Suchomimus* suggests that this taxon could also have preyed on small terrestrial animals [87].  
12 In addition, a series of three cervical vertebrae of a pterosaur from the Romualdo Formation  
13 of the Araripe Basin has a spinosaurine tooth crown embedded in it, indicating that some  
14 spinosaur from that region also fed on non-aquatic prey [33,88]. On the other hand, a partial  
15 vertebra tentatively referred to the sclerorhynchiform *Onchopristis* was found associated with  
16 a tooth alveolus of MSNM V4047 [5]. Although this finding might be regarded at best as a  
17 dubious evidence of piscivory, the morphology of that spinosaurid snout suggests that fish  
18 was a food resource for spinosaurids such as MSNM V4047. Moreover, the current  
19 reconstruction of the skeleton of *S. aegyptiacus* based on the proposed neotype also supports  
20 that semiaquatic habits might have been well developed in some spinosaurids, possibly  
21 including the feeding behavior [5,7,64]. The evidence at hand indicates that baryonychines  
22 and some spinosaurine from the Araripe Basin also included terrestrial prey in their diet, for  
23 which olfaction might have been more useful. However, MSNM V4047 may have mainly fed  
24 on aquatic items such as fish, relying possibly on vision and mechanoreception for capturing  
25 its prey.

1           The spinosaurid dentition is indicative of a partially piscivorous diet. The conical tooth  
2 crowns mirror those of crocodylians and other piscivores and were ideal for seizing most fish  
3 [3,89]. Also, the upper and lower terminal rosettes must have been the most appropriate  
4 portions of the spinosaurid jaws for grasping aquatic prey [87,90]. Accordingly, the tip of the  
5 upper jaw is well perforated by the likely sensory foramina, indicating that at least its anterior  
6 portion might have been submerged while the animal foraged in water [5,7]. In this sense, the  
7 retracted nares enabled breathing at the water-air interface as they were likely kept above the  
8 water surface during foraging [1,7]. This might be additional evidence that olfaction did not  
9 play a significant role in aquatic prey detection [90]. However, the exact functional  
10 significance of the reduction in number of maxillary teeth within Spinosauridae is less clear.  
11 The pattern regarding the size variation of the first maxillary teeth suggests that some factor  
12 or pressure was responsible for its maintenance in different taxa. On the other hand, the  
13 reduction of maxillary teeth, including the possible intercalated loss of some of them,  
14 happened independently from the retraction of the external nares, as *Irritator* presents almost  
15 as few teeth as MSNM V4047 but has more anteriorly placed nares than the latter (Figs 4C  
16 and 4D). New fossil remains and interdisciplinary studies are mandatory for elucidating this  
17 issue and others, including additional biomechanical approaches [90].

18

## 19 **Final remarks**

20 Spinosaurid dinosaurs have been surrounded by an enigmatic atmosphere due to their bizarre  
21 anatomy and morphology as well as the fragmentary nature of most collected specimens [1].  
22 The tragic loss of the holotype of *Spinosaurus aegyptiacus* also contributed to this condition  
23 [5,9,91]. Despite being incomplete, spinosaurid cranial remains from Brazil are informative in  
24 multiple ways and help fill in some gaps in the knowledge on these theropods. The



1 reinterpretation of certain craniodental features supports, for example, the distinction between  
2 *Irritator* and *Angaturama* at least at the individual level, and our cladistic results indicate the  
3 latter taxon and *Oxalaia* as successive outgroups of MSNM V4047. In addition, the evolution  
4 of spinosaurid craniodental features is likely related to different trends towards semiaquatic  
5 and/or piscivorous habits. These trends might have had a major impact on the position and  
6 size of the external nares, suggesting the reduction of the importance of olfaction in relation to  
7 other senses during foraging. However, other issues remain more disputable, such as the  
8 possible non-monophyly of Baryonychinae, the possible synonymy between the Araripe  
9 spinosaurids, and the sequence of morphological changes during the evolutionary history of  
10 Spinosauridae. Further study is needed to address these issues, including the formal  
11 description of additional cranial and postcranial remains (e.g., [41]). In this sense, although  
12 African materials are usually the focus of most investigations, Brazilian specimens play an  
13 important role in discussions concerning the evolution and paleobiology of Spinosauridae.  
14 This statement is clearly corroborated by new findings of these dinosaurs in understudied  
15 fossil sites (e.g., [37,54]).

16

## 17 **Acknowledgments**

18 We would like to thank Juliana M. Leme (USP), Alexander W. A. Kellner, Luciana B. de  
19 Carvalho, and Sergio A. K. Azevedo (MN), Rainer Schoch (SMNS), Ronan Allain (MNHN),  
20 and Cristiano Dal Sasso (MSNM) for the access to specimens under their care. We also  
21 extend our gratitude to Deisi D. R. Henriques and Lilian Cruz for their help during the visits  
22 to MN. Rainer Schoch also provided priceless support during the stay of the first author at  
23 SMNS. His great heart will never be forgotten. Sandra Chapman (Natural History Museum,  
24 London, UK) kindly sent photographs of *Baryonyx*. Ronan Allain, Oliver Rauhut (Bayerische

1 Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich, Germany), Felipe L. Pinheiro  
2 (Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Brazil), and Paul Sereno (University of  
3 Chicago, Chicago, USA) helped us to get some important papers. Renata F. Cunha  
4 (Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brazil) provided the scientific artwork of Fig 11.  
5 Felipe L. Pinheiro, Agustín G. Martinelli (UFRGS), Renato R. Medeiros (University of  
6 Michigan, Ann Arbor, USA), Stephen L. Brusatte and Michela Johnson (University of  
7 Edinburgh, Edinburgh, UK), and two anonymous reviewers gave valuable advices that  
8 improved this manuscript. We also acknowledge the Willi Hennig Society for the free access  
9 to the software TNT v. 1.5. Finally, the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e  
10 Tecnológico and the Deutscher Akademischer Austauschdienst provided a Ph.D. scholarship  
11 (Grant 141268/2013-1) and a short-term research grant (Grant 57130097), respectively, to the  
12 first author.

13

## 14 **References**

- 15 1. Hone DWE, Holtz TR. A century of spinosaurs - A review and revision of the  
16 Spinosauridae with comments on their ecology. *Acta Geol Sin-Engl.* 2017;91: 1120-  
17 1132.
- 18 2. Charig AJ, Milner AC. *Baryonyx*, a remarkable new theropod dinosaur. *Nature.*  
19 1986;374: 359-361.
- 20 3. Charig AJ, Milner AC. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of  
21 Surrey. *Bull Nat Hist Mus Lond Geol.* 1997;53: 11-70.

- 1       4. Sereno PC, Beck AL, Dutheil DB, Gado B, Larsson HCE, Lyon GH, et al. A long-  
2       snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. *Science*.  
3       1998;282: 1298-1302.
- 4       5. Dal Sasso C, Maganuco S, Buffetaut E, Mendez MA. New information on the skull of  
5       the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities. *J Vertebr*  
6       *Paleontol.* 2005;25: 888-896.
- 7       6. Amiot R, Buffetaut E, Lécuyer C, Wang X, Boudad L, Ding Z, et al. Oxygen isotope  
8       evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology*. 2010;38:  
9       139-142. doi: 10.1130/G30402
- 10      7. Ibrahim N, Sereno PC, Dal Sasso C, Maganuco S, Fabbri M, Martill D, et al.  
11      Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science*. 2014;345: 1613-1616.  
12      doi: 10.1126/science.1258750
- 13      8. Stromer E. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten  
14      Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das  
15      Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen., nov. spec.  
16      Abhandlungen der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften,  
17      Mathematisch- Physikalische Klasse. 1915;28: 1-32.
- 18      9. Smith JB, Lamanna MC, Mayr H, Lacovara KJ. New information regarding the  
19      holotype of *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915. *J Paleontol.* 2006;80: 400-406.
- 20      10. Stromer E. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten  
21      Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 13.  
22      Dinosauria. Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften,  
23      Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung n.f. 1934;22: 1-79.

- 1 11. Taquet 1984. Taquet P. Une curieuse spécialisation du crâne de certains dinosaures  
2 carnivores du Crétacé: le museau long et étroit des spinosauridés. Comptes-rendus des  
3 séances de l'Académie des sciences Série 2, Mécanique-physique, chimie, sciences de  
4 l'univers, sciences de la terre. 1984;299: 217-222.
- 5 12. Buffetaut E. The spinosaurid dinosaur *Baryonyx* (Saurischia, Theropoda) in the Early  
6 Cretaceous of Portugal. *Geol Mag.* 2007;144: 1021-1025.
- 7 13. Buffetaut E. Spinosaur before Stromer: early finds of spinosaurid dinosaurs and their  
8 interpretations. *Geol Soc Spec Publ.* 2010;343: 175-188.
- 9 14. Buffetaut E, Suteethorn V, Tong H, Amiot R. An Early Cretaceous spinosaurid  
10 theropod from southern China. *Geol Mag.* 2008;145: 745-748.
- 11 15. Sues H-D, Frey E, Martill D, Scott DM. *Irritator challengerii*, a spinosaurid  
12 (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *J Vertebr Paleontol.*  
13 2002;22: 535-547.
- 14 16. Allain R, Xaisanavong T, Richir P, Khentavong B. The first definitive Asian  
15 spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the early cretaceous of Laos.  
16 *Naturwissenschaften.* 2012;99: 369-377. doi:10.1007/s00114-012-0911-7
- 17 17. Evers SW, Rauhut OWM, Milner AC, McFeeters B, Allain R. A reappraisal of the  
18 morphology and systematic position of the theropod dinosaur *Sigilmassasaurus* from  
19 the “middle” Cretaceous of Morocco. *PeerJ.* 2015;3: e1323. doi: 10.7717/peerj.1323.  
20 pmid:26500829
- 21 18. Hendrickx C, Mateus O, Buffetaut E. Morphofunctional Analysis of the Quadrate of  
22 Spinosauridae (Dinosauria: Theropoda) and the Presence of *Spinosaurus* and a Second

- 1 Spinosaurine Taxon in the Cenomanian of North Africa. PLoS One. 2016;11:  
2 e0144695. doi:10.1371/journal.pone.0144695
- 3 19. Kellner and Campos 1996 Kellner AWA, Campos DA. First Early Cretaceous  
4 theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. N Jahrb Geol  
5 Paläontol A. 1996;199: 151-166.
- 6 20. Barrett PM, Benson RBJ, Rich TH, Vickers-Rich P. First spinosaurid dinosaur from  
7 Australia and the cosmopolitanism of Cretaceous dinosaur faunas. Biol Lett. 2011;7:  
8 933-936.
- 9 21. Buffetaut E. An early spinosaurid dinosaur from the Late Jurassic of Tendaguru  
10 (Tanzania) and the evolution of the spinosaurid dentition. ORYCTOS. 2011;10: 1-8.
- 11 22. Serrano-Martínez A, Ortega F, Sciscio L, Tent-Manclús JE, Bandera IF, Knoll F. New  
12 theropod remains from the Tiourarén Formation (?Middle Jurassic, Niger) and their  
13 bearing on the dental evolution in basal tetanurans. Proc Geol Assoc. 2015;126: 107-  
14 118.
- 15 23. Serrano-Martínez A, Vidal D, Sciscio L, Ortega F, Knoll F. Acta Palaeontol Pol.  
16 2016;61: 403-415 doi: <http://dx.doi.org/10.4202/app.00101.2014>
- 17 24. Buffetaut E. The biogeography of spinosaurid dinosaurs: a review. In: Fanti F,  
18 Spalletta C, editors. International Conference on Vertebrate Palaeobiogeography and  
19 continental bridges across Tethys, Mesogea, and Mediterranean Sea – Abstract book;  
20 2009 Sep 28-29; Bologna, Italy. 2009. pp. 18-20.
- 21 25. Hone DW, Xu X, Wang D-Y. A probable Baryonychine (Theropoda: Spinosauridae)  
22 tooth from the Upper Cretaceous of Henan Province, China. Vertebrat PalAsiatic.  
23 2010;48: 19-26.

- 1 26. Kellner AWA. Remarks on Brazilian dinosaurs. *Memoirs of the Queensland Museum*.  
2 1996;39: 611-626.
- 3 27. Buffetaut E, Ingavat R. Unusual theropod dinosaur teeth from the Upper Jurassic of  
4 Phu Wiang, northeastern Thailand. *Revue de Paléobiologie*. 1986;5: 217-220.
- 5 28. Kellner AWA, Azevedo SAK, Machado EB, Carvalho LB, Henriques DDR. A new  
6 dinosaur (Theropoda, Spinosauridae) from the Cretaceous (Cenomanian) Alcântara  
7 Formation, Cajual Island, Brazil. *An Acad Bras Cienc*. 2011;83: 99-108.
- 8 29. Carrano MT, Benson RBJ, Sampson SD. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria:  
9 Theropoda). *J Syst Palaeontol*. 2012;10: 211-300.  
10 doi:dx.doi.org/10.1080/14772019.2011.630927.
- 11 30. Medeiros MA, Schultz CL. Uma paleocomunidade de vertebrados do Cretáceo médio,  
12 Bacia de São Luís. In: Rossetti DF, Góes AM, Truckenbrodt W, editors. *O Cretáceo*  
13 *da Bacia de São Luís-Grajaú*. vol. 1. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi; 2001. pp.  
14 209-221.
- 15 31. Medeiros MA, Schultz CL. A fauna dinossauriana da Laje do Coringa, Cretáceo  
16 médio do Nordeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*. 2002;60: 155-162.
- 17 32. Bittencourt and Kellner 2002 Bittencourt JS, Kellner AWA. On a sequence of  
18 sacrocaudal theropod dinosaur vertebrae from the Lower Cretaceous Santana  
19 Formation, northeastern Brazil. *Arq Mus Nac*. 2004;62: 309-320.
- 20 33. Buffetaut E, Martill D, Escuillié F. Pterosaurs as part of a spinosaur diet. *Nature*.  
21 2004;430: 33.
- 22 34. Machado EB, Kellner AWA. Notas sobre Spinosauridae (Theropoda, Dinosauria).  
23 *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*. 2005;28: 158-173.

- 1 35. Machado EB, Kellner AWA. On a supposed ornithischian dinosaur from the Santa  
2 Formation, Araripe Basin, Brazil. In: Carvalho IS, Cassab RCT, Schwanke C,  
3 Carvalho MA, Fernandes ACS, Rodrigues MAC, et al., editors. *Paleontologia:  
4 Cenários de Vida*. Vol. 1. Rio de Janeiro: Editora Interciência; 2007. p. 291-299.
- 5 36. Medeiros MA. Large theropod teeth from the Eocenomanian of northeastern Brazil  
6 and the occurrence of Spinosauridae. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 2006;9: 333-  
7 338.
- 8 37. Sales MAF, Liparini A, de Andrade MB, Aragão PRL, Schultz CL. The oldest South  
9 American occurrence of Spinosauridae (Dinosauria, Theropoda). *J South Am Earth  
10 Sci*. 2017;74: 83-88.
- 11 38. Kellner AWA. New information on the theropod dinosaurs from the Santana  
12 Formation (Aptian-Albian), Araripe Basin, Northeastern Brazil. *J Vertebr Paleontol*.  
13 2001;21(Suppl. 3): 67A.
- 14 39. Machado EB, Kellner AWA, Campos DA. Preliminary information on a dinosaur  
15 (Theropoda, Spinosauridae) pelvis from the Cretaceous Santana Formation (Romualdo  
16 Member) Brazil. In: Kellner AWA, Henriques DDR, Rodrigues T, editors. II  
17 Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados – Boletim de Resumos;  
18 2005 Aug 10-12; Rio de Janeiro, Brazil. 2005. pp. 161-162.
- 19 40. Machado EB, Kellner AWA. An overview of the Spinosauridae (Dinosauria,  
20 Theropoda) with comments on the Brazilian material. *J Vertebr Paleontol*.  
21 2008;28(Suppl. 3): 109A.
- 22 41. Machado EB. Descrição de um novo exemplar de Spinosauridae (Dinosauria,  
23 Theropoda) da Formação Romualdo (Bacia do Araripe), Nordeste do Brasil. M.Sc.  
24 Thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro. 2010.

- 1 42. Martill D. The significance of the Santana Biota. In: Campos DA, Viana MSS, Brito  
2 PM, Beurlen G, editors. Atas do I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias  
3 Interiores do Nordeste; 1990 Jun 14-16; Crato, Brazil. Crato: URCA; 1990. pp. 241-  
4 252.
- 5 43. Maisey JG. Santana Fossils: An Illustrated Atlas. Neptune City: T. F. H. Publications  
6 Inc.; 1991.
- 7 44. Valença LMM, Neumann VH, Mabesoone JM. 2003. An overview on Callovian-  
8 Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: onshore stratigraphic record of  
9 the opening of the southern Atlantic. *Geologica Acta*. 2003;1: 261-275.
- 10 45. Beurlen K. As condições ecológicas e faciológicas da Formação Santana na Chapada  
11 do Araripe (Nordeste do Brasil). *An Acad Bras Cienc*. 1971;43: 411-415.
- 12 46. Assine ML. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista*  
13 *Brasileira de Geociências*. 1992;22: 289-300.
- 14 47. Assine ML. Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências da Petrobrás*. 2007;15: 371-  
15 389.
- 16 48. Fara E, Saraiva AAF, Campos DA, Moreira JKR, Siebra DC, Kellner AWA.  
17 Controlled excavations in the Romualdo Member of the Santana Formation (Early  
18 Cretaceous, Araripe Basin, northeastern Brazil): stratigraphic, palaeoenvironmental  
19 and palaeoecological implications. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol*. 2005;218:  
20 145-160.
- 21 49. Martill DM, Cruickshank ARI, Frey E, Small PG, Clarke M. A new crested  
22 maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil.  
23 *Journal of the Geological Society*. 1996;153: 5-8.



- 1 50. Buffetaut E, Ouaja M. A new specimen of *Spinosaurus* (Dinosauria, Theropoda) from  
2 the Lower Cretaceous of Tunisia, with remarks on the evolutionary history of the  
3 Spinosauridae. Bulletin de la Societe Geologique de France. 2002;173: 415-421. doi:  
4 10.2113/173.5.415.
- 5 51. Bittencourt JS, Langer MC. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic  
6 implications. An Acad Bras Cienc. 2011;83: 23-60.
- 7 52. Rossetti DF, Truckenbrodt W. Revisão estratigráfica para os depósitos do  
8 Albiano e Terciário Inferior (?) na Bacia de São Luís (MA), Norte do Brasil. Boletim  
9 do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Ciências da Terra. 1997;9: 29-41.
- 10 53. Rossetti DF. Arquitetura deposicional da Bacia de São Luís-Grajaú. In: Rossetti DF,  
11 Góes AM, Truckenbrodt W, editors. O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú. Belém:  
12 Museu Paraense Emílio Goeldi; 2001. pp. 31-46.
- 13 54. Medeiros et al. 2014 Medeiros MA, Lindoso RM, Mendes ID, Carvalho IS. The  
14 Cretaceous (Cenomanian) continental record of the Laje do Coringa flagstone  
15 (Alcântara Formation), northeastern South America. J South Am Earth Sci. 2014;53:  
16 50-58.
- 17 55. Holz M, Simões MG. Elementos Fundamentais de Tafonomia. Porto Alegre, Brazil:  
18 Editora da Universidade/UFRGS; 2002.
- 19 56. Hendrickx C, Mateus O. *Torvosaurus gurneyi* n. sp., the largest terrestrial predator  
20 from Europe, and a proposed terminology of the maxilla anatomy in nonavian  
21 theropods. PLoS One. 2014;9: e88905. doi: 10.1371/journal.pone.0088905.
- 22 57. Smith JB, Dodson P. A proposal for a standard terminology of anatomical notation  
23 and orientation in fossil vertebrate dentitions. J Vertebr Paleontol. 2003;23: 1-12.

- 1 58. Hendrickx C, Mateus O, Araújo R. A proposed terminology of theropod teeth  
2 (Dinosauria, Saurischia). *J Vertebr Paleontol.* 2015;35: e982797. doi:  
3 10.1080/02724634.2015.982797
- 4 59. Porfiri J, Novas FE, Calvo JO, Agnolín FL, Ezcurra MD, Cerda IA. Juvenile specimen  
5 of *Megaraptor* (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation.  
6 *Cretaceous Res.* 2014;51: 35-55.
- 7 60. Russell DA. Isolated dinosaur bones from the Middle Cretaceous of the Tafilalt,  
8 Morocco. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle.* 1996;4: 349-402
- 9 61. McFeeters B, Ryan MJ, Hinic-Frlog S, Schröder-Adams C. A reevaluation of  
10 *Sigilmassasaurus brevicollis* (Dinosauria) from the Cretaceous of Morocco. *Can J*  
11 *Earth Sci.* 2013;50: 636-649.
- 12 62. Taquet P, Russell DA. New data on spinosaurid dinosaurs from the Early Cretaceous  
13 of the Sahara. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and*  
14 *Planetary Science.* 1998;327: 347-353.
- 15 63. Richter U, Mudroch A, Buckley LG. Isolated theropod teeth from the Kem Kem Beds  
16 (Early Cenomanian) near Taouz, Morocco. *Paläontologische Zeitschrift.* 2013;87:  
17 291-309.
- 18 64. Ibrahim N, Sereno PC, Zouhri S. Les dinosaures du Maroc – aperçu historique et  
19 travaux récents. *Mémoires de la Société Géologique de France.* 2017;180: 249-284.
- 20 65. Goloboff PA, Catalano SA. TNT version 1.5, including a full implementation of  
21 phylogenetic morphometrics. *Cladistics.* 2016;32: 221-238. doi: 10.1111/cla.12160.
- 22 66. Owen R. Report on British fossil reptiles. Report of the British Association for the  
23 Advancement of Science. 1842;11: 60-294.

- 1 67. Marsh OC. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part V. American  
2 Journal of Science (Series 3). 1881;21: 417-423.
- 3 68. Gauthier J. Saurischian monophyly and the origin of birds. In: Padian K, editor. The  
4 origin of Birds and the Evolution of Flight. San Francisco, California: Memoirs of the  
5 California Academy of Sciences; 1986. pp. 1-55.
- 6 69. Xing L, Bell PR, Rothschild BM, Ran H, Zhang J, Dong Z, Zhang W, Currie PJ.  
7 Tooth loss and alveolar remodeling in *Sinosaurus triassicus* (Dinosauria: Theropoda)  
8 from the Lower Jurassic strata of the Lufeng Basin, China. Chin Sci Bull. 2013;58:  
9 1931-1935.
- 10 70. Therrien F, Henderson DM. My theropod is bigger than yours ... or not: estimating  
11 body size from skull length in theropods. Journal of Vertebrate Paleontology. 2007;27:  
12 108-115.
- 13 71. Sales MAF, Lacerda MB, Horn BLD, de Oliveira IAP, Schultz CL. The “ $\chi$ ” of the  
14 matter: Testing the relationship between paleoenvironments and three theropod  
15 Clades. PLoS One. 2016;11: e0147031. doi:10.1371/journal.pone.0147031
- 16 72. Hendrickx C, Mateus O. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late  
17 Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the  
18 identification of isolated theropod teeth. Zootaxa. 2014;3759: 1-74.  
19 doi:dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3759.1.1.
- 20 73. Sánchez-Hernández B, Benton MJ, Naish D. Dinosaurs and other fossilVvertebrates  
21 from the Late Jurassic and Early Cretaceous of the Galve area, NE Spain. Palaeogeogr  
22 Palaeoclimatol Palaeoecol. 2007;249: 180-215.

- 1 74. Kellner AWA. Pterosaur phylogeny and comments on the evolutionary history of the  
2 group. *Geol Soc Spec Publ.* 2003;217: 105-137.
- 3 75. Unwin DM. On the phylogeny and evolutionary history of pterosaurs. *Geol Soc Spec*  
4 *Publ.* 2003;217: 139-190.
- 5 76. Rayfield EJ, Milner A, Xuan VB, Young PG. Functional morphology of spinosaur  
6 ‘crocodile-mimic’ dinosaurs. *J Vertebr Paleontol.* 2007;27: 892-901.
- 7 77. Cuff AR, Rayfield EJ. Feeding mechanics in spinosaurid theropods and extant  
8 crocodylians. *PLoS One.* 2013;8: e65295. doi: 10.1371/journal.pone.0065295
- 9 78. Witmer LM. Nostril position in dinosaurs and other vertebrates and its significance for  
10 nasal function. *Science.* 2001;293: 850-853.
- 11 79. Witmer LM, Ridgely RC. New Insights Into the Brain, Braincase, and Ear Region of  
12 Tyrannosaurs (Dinosauria, Theropoda), with Implications for Sensory Organization  
13 and Behavior. *Anat Rec.* 2009;292: 1266-1296.
- 14 80. Ali F, Zelenitsky DK, Therrien F, Weishampel DB. Homology of the “ethmoid  
15 complex” of tyrannosaurids and its implications for the reconstruction of the olfactory  
16 apparatus of non-avian theropods. *J Vertebr Paleontol.* 2008;28: 123-133.
- 17 81. MacHutchon AG, Himmer S, Davis H, Gallagher M. Temporal and spatial activity  
18 patterns among coastal bear populations. *Ursus.* 1998;10: 539-546.
- 19 82. Reimchen TE. Nocturnal foraging behaviour of Black bear, *Ursus americanus*, on  
20 Moresby Island, British Columbia. *The Canadian Field-Naturalist.* 1998;112: 446-450.
- 21 83. Rosas FCW, Zuanon JAS, Carter SK. Feeding ecology of the giant otter, *Pteronura*  
22 *brasiliensis*. *Biotropica.* 1999;31: 502-506.

- 1 84. Shealer DA. Foraging behavior and food of seabirds. In: Schreiber EA, Burger, J,  
2 editors. *Biology of Marine Birds*. Boca Raton: CRC Press; 2002. pp. 137-177.
- 3 85. Soares D. An ancient sensory organ in crocodylians. *Nature*. 2002;417: 241-242.
- 4 86. Witmer LM, Chatterjee S, Franzosa J, Rowe TB. Neuroanatomy of flying reptiles and  
5 implications for flight, posture and behaviour. *Nature*. 2003; 425: 950-953.
- 6 87. Therrien F, Henderson DM, Ruff CB. Bite me: Biomechanical models of theropod  
7 mandibles and implications for feeding behavior. In: Carpenter K, editor. *The*  
8 *Carnivorous Dinosaurs*. Bloomington: Indiana University Press; 2005. p. 179-237.
- 9 88. Kellner AWA. On a pterosaur neck with a dinosaur tooth: scavenging or predation?  
10 *Natura Nascota*. 2004;29: 37-39.
- 11 89. Holtz TR. Spinosaurus as crocodile mimics. *Science*. 1998;282: 1276-1277.
- 12 90. Vullo R, Allain R, Cavin L. Convergent evolution of jaws between spinosaurid  
13 dinosaurs and pike conger eels. *Acta Palaeontol Pol*. 2016;61: 825-828
- 14 91. Buffetaut E. New remains of the enigmatic dinosaur *Spinosaurus* from the Cretaceous  
15 of Morocco and the affinities between *Spinosaurus* and *Baryonyx*. *Neues Jahrbuch für*  
16 *Geologie und Paläontologie, Monatshefte*. 1989;2: 79-87.

## 17 **Supporting Information Caption**

18 **S1 File. Supporting information on the character statement list and taxon-by-character**  
19 **matrix of the current study.**

20

Fig 1.

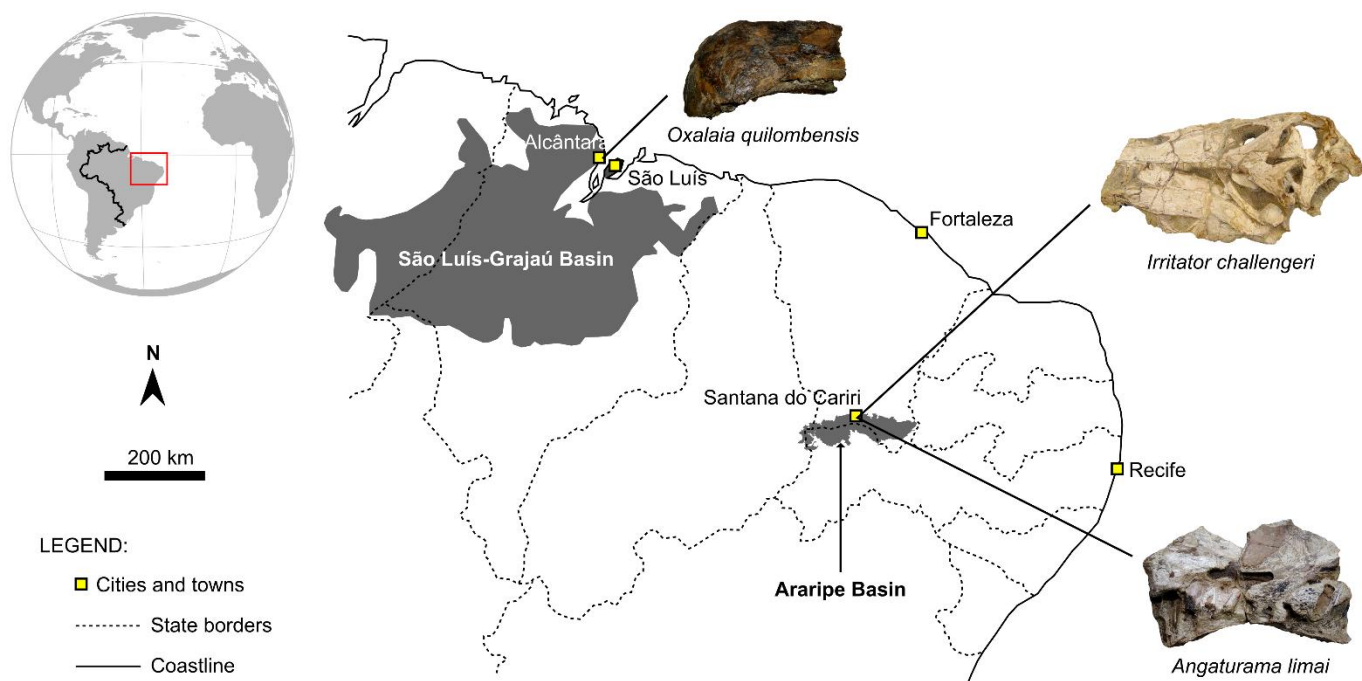
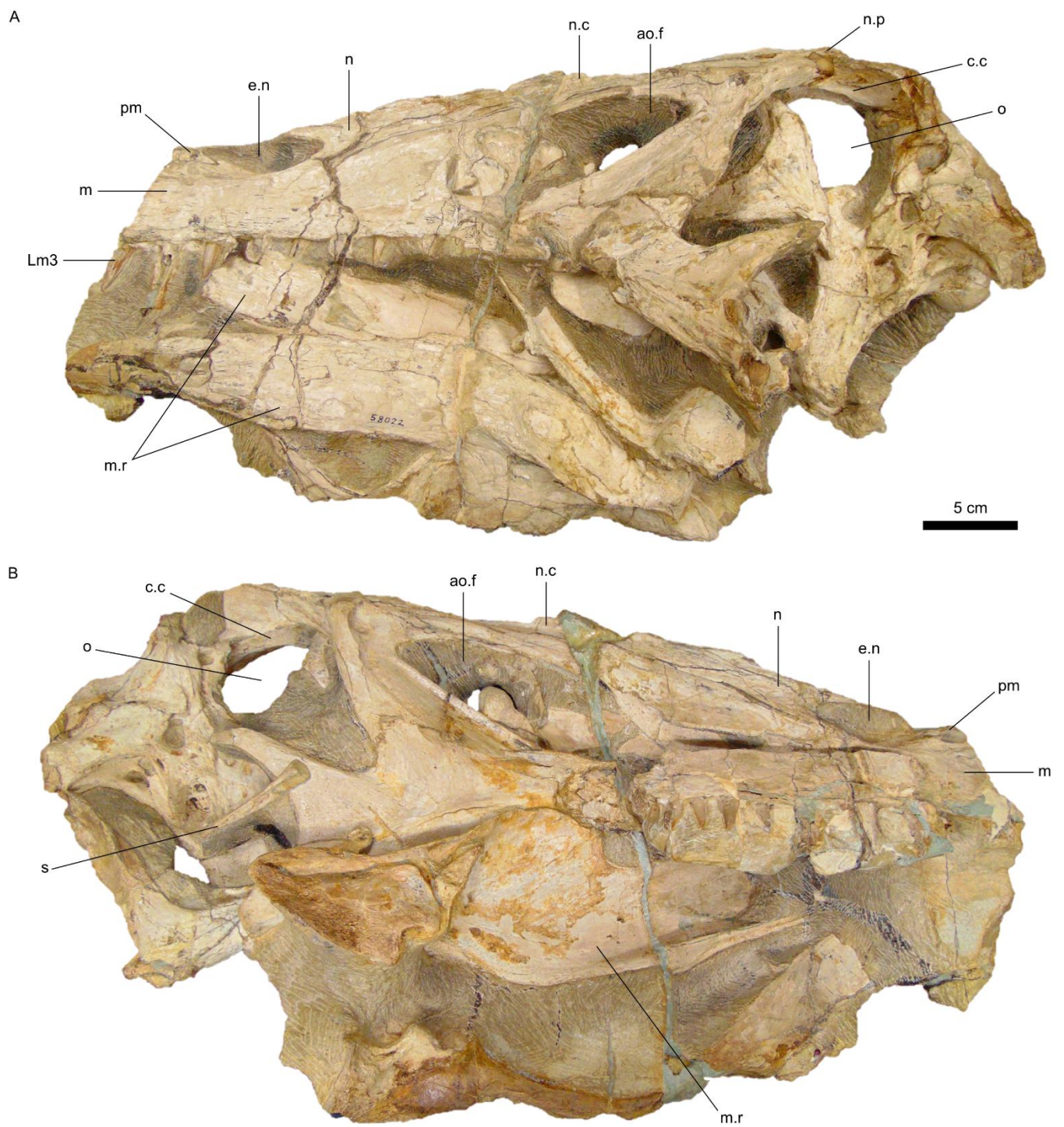
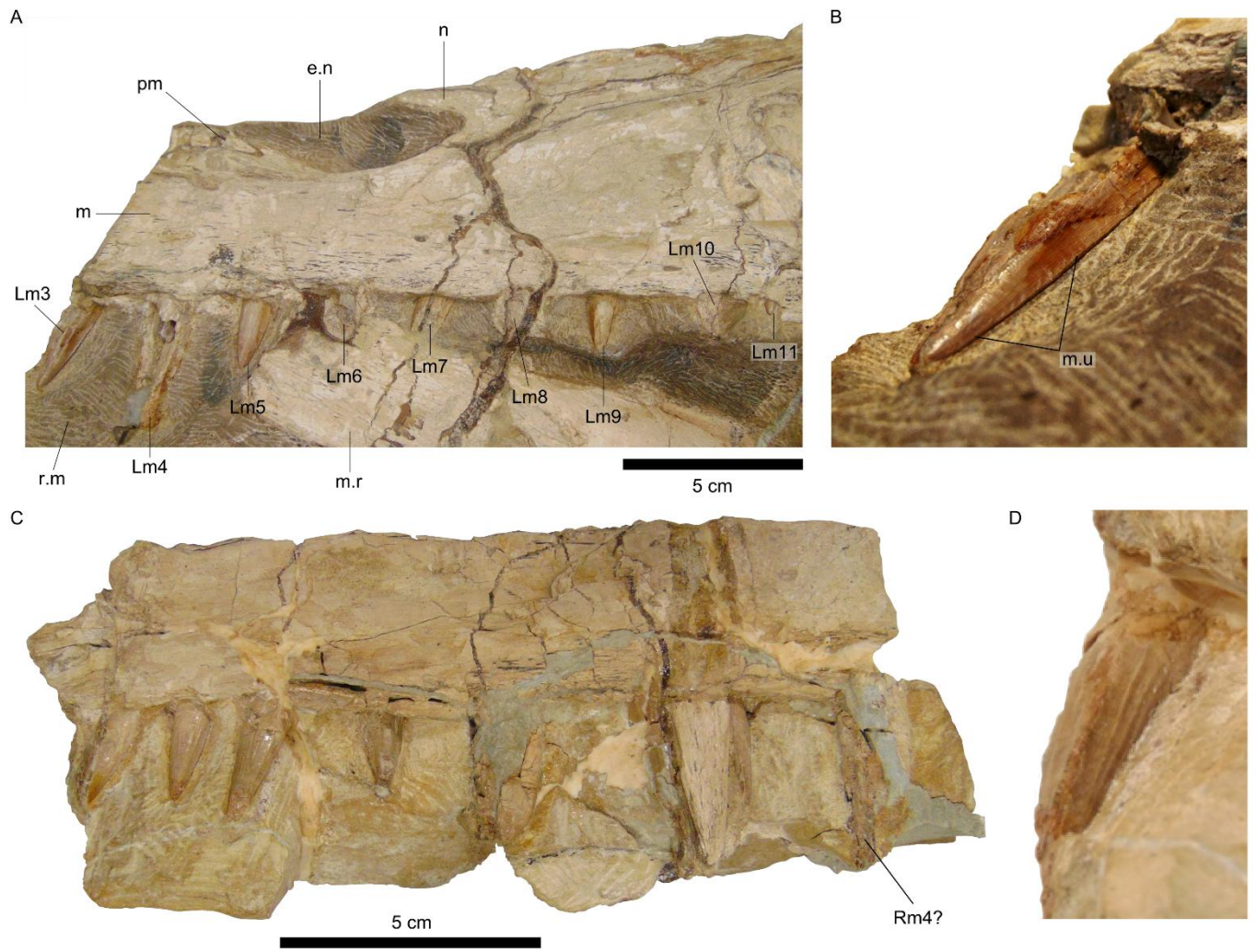


Fig 2.



**Fig 3.**





**Fig 4.**

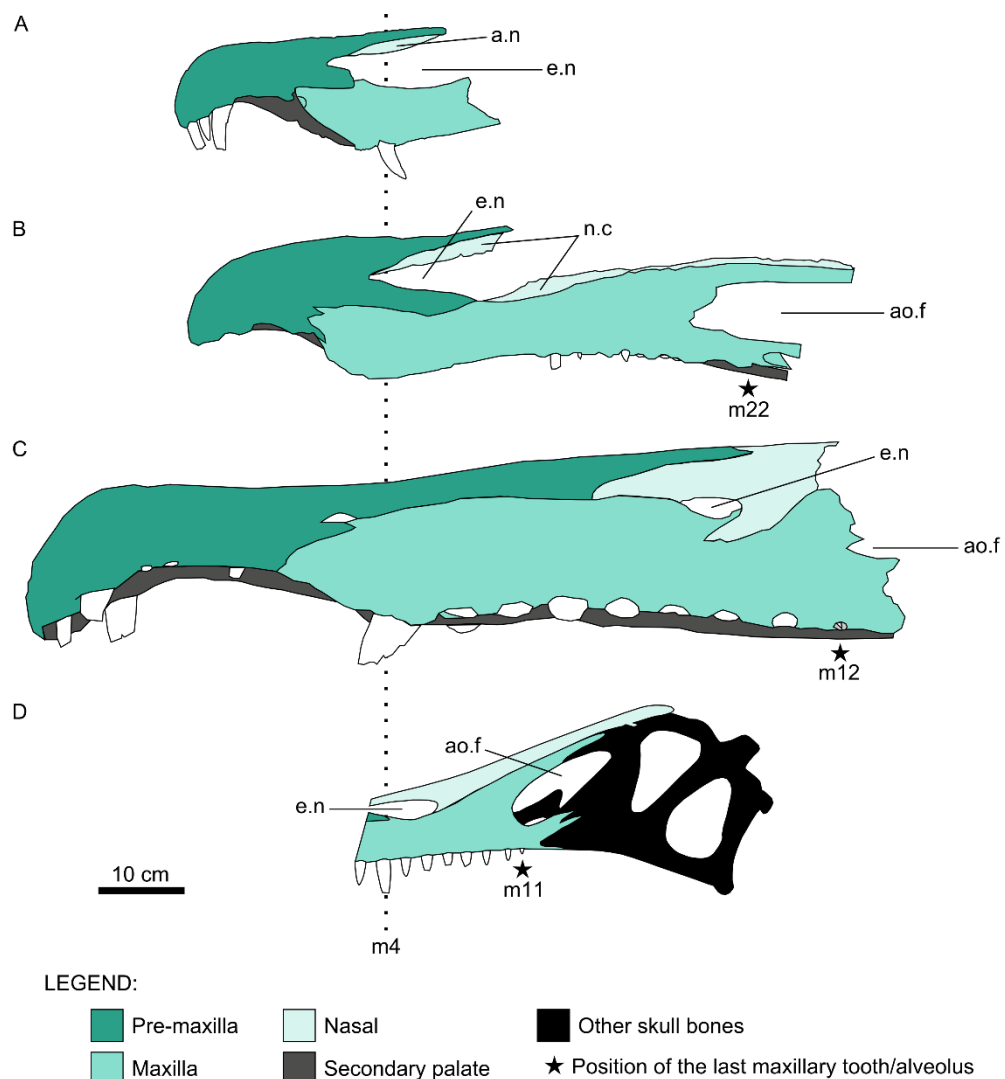
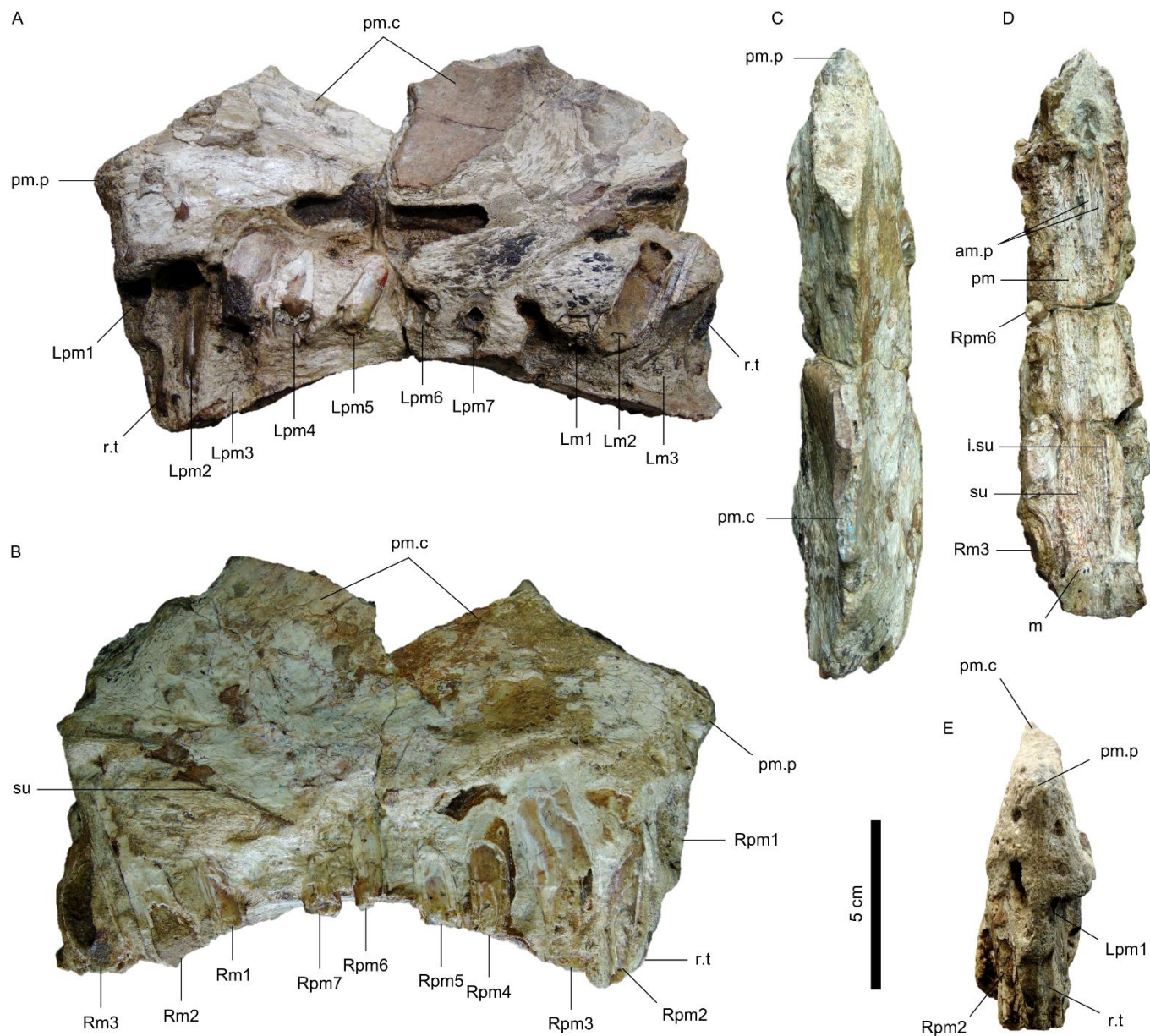


Fig 5.



**Fig 6.**

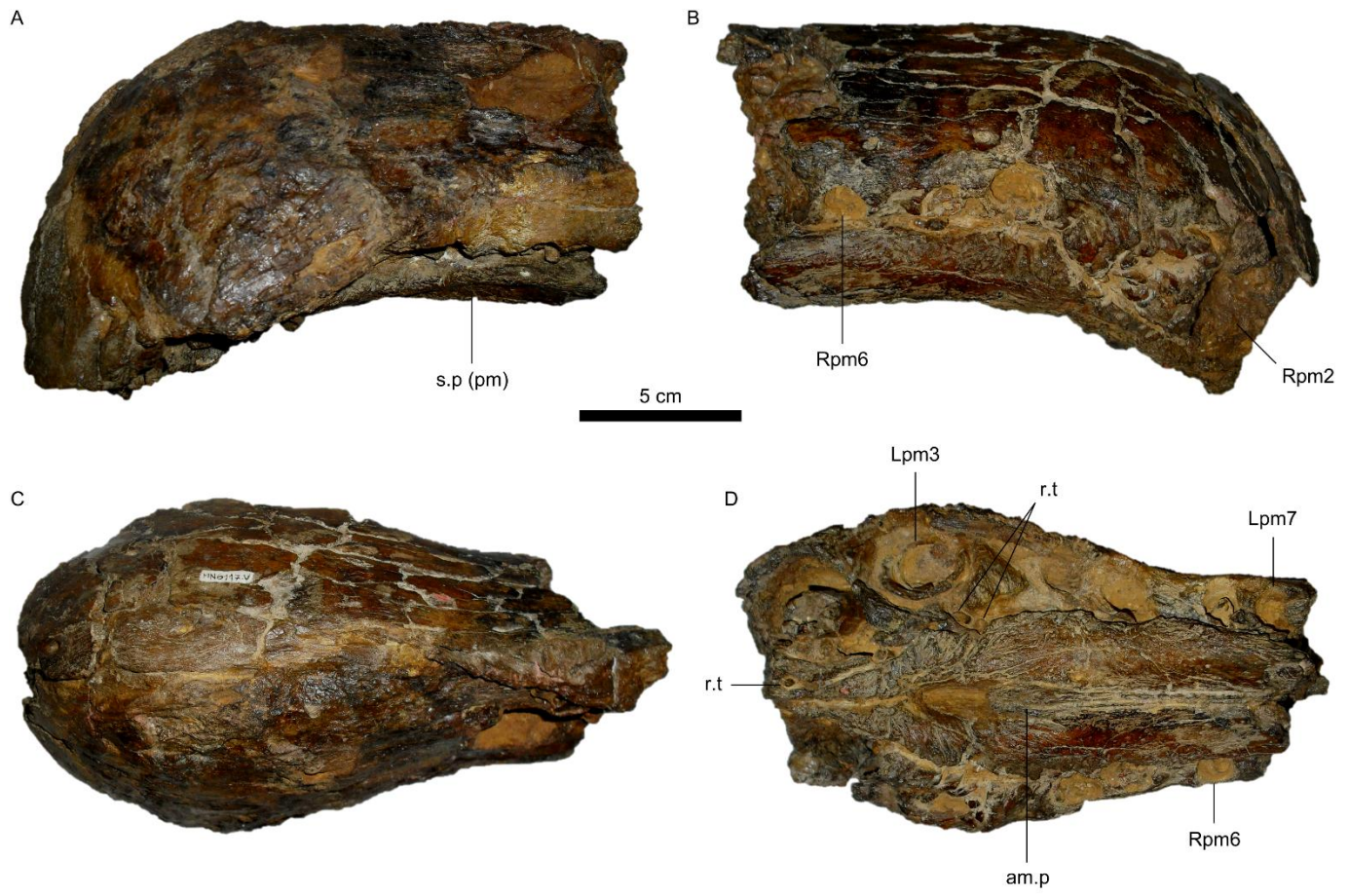


Fig 7.

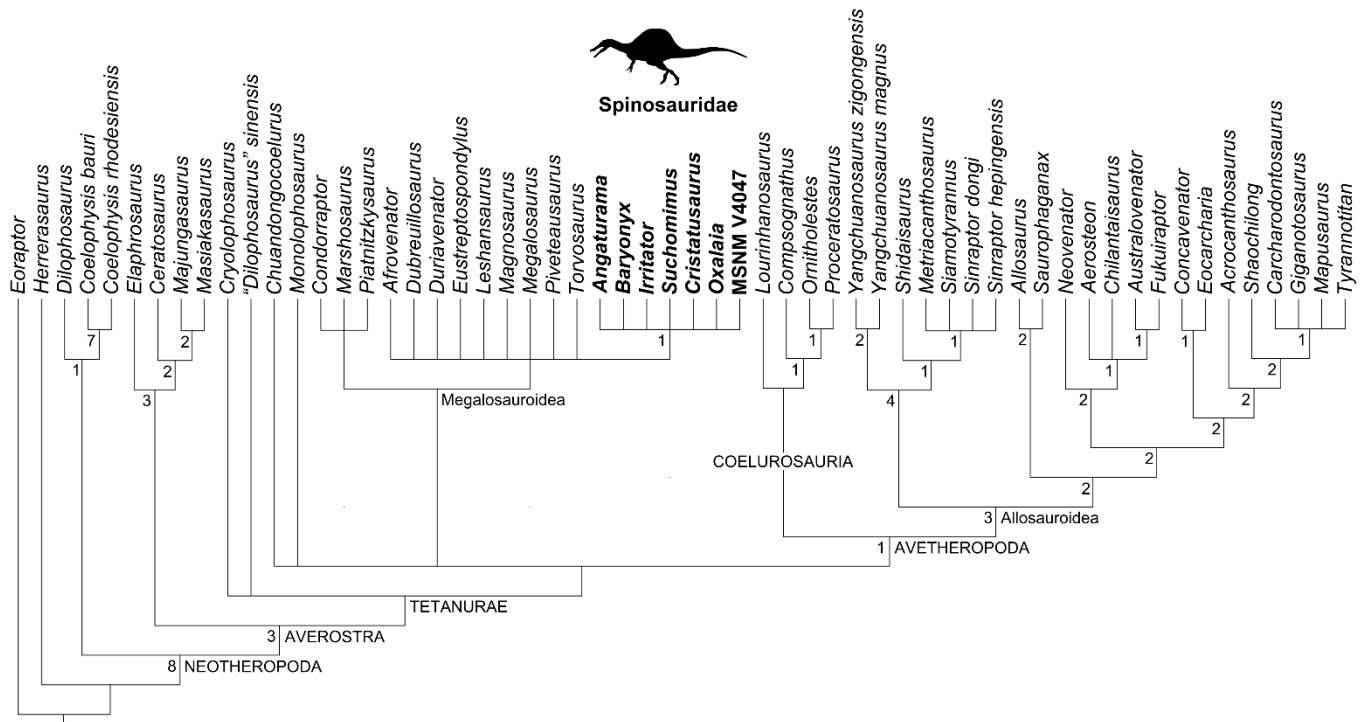


Fig 8.

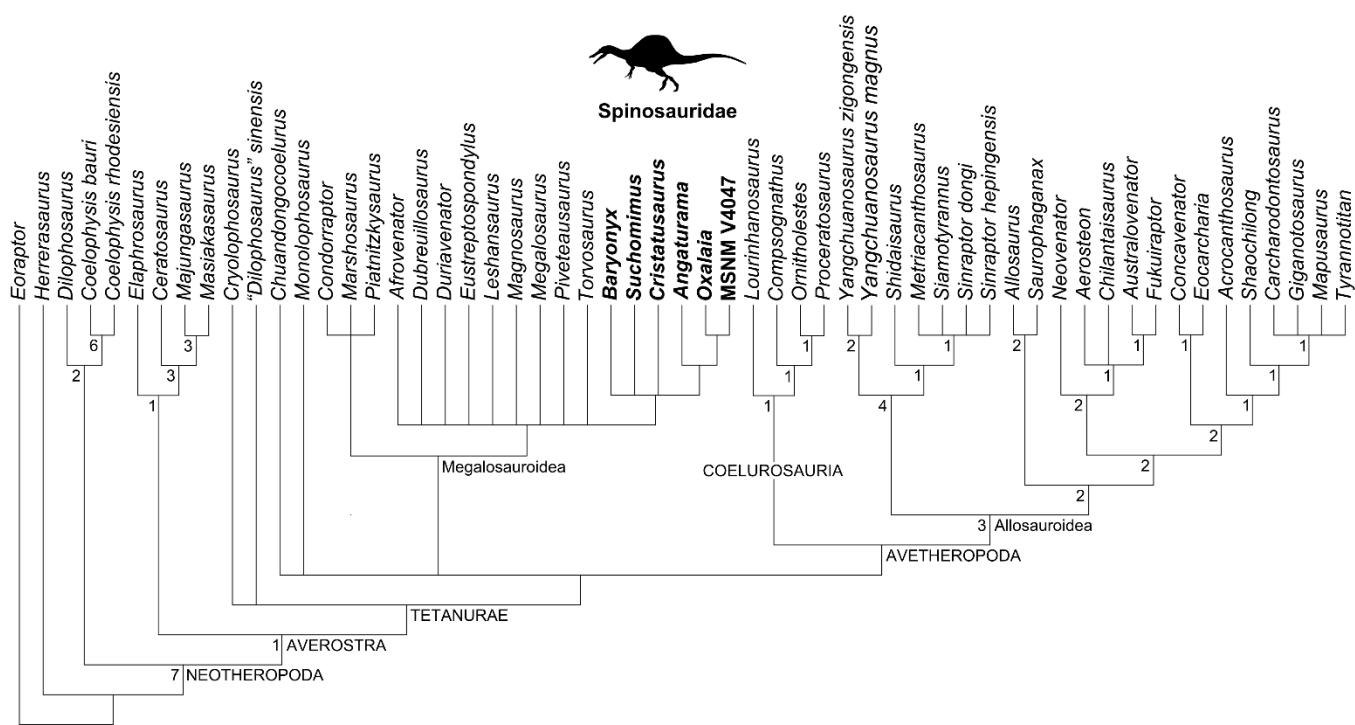


Fig 9.

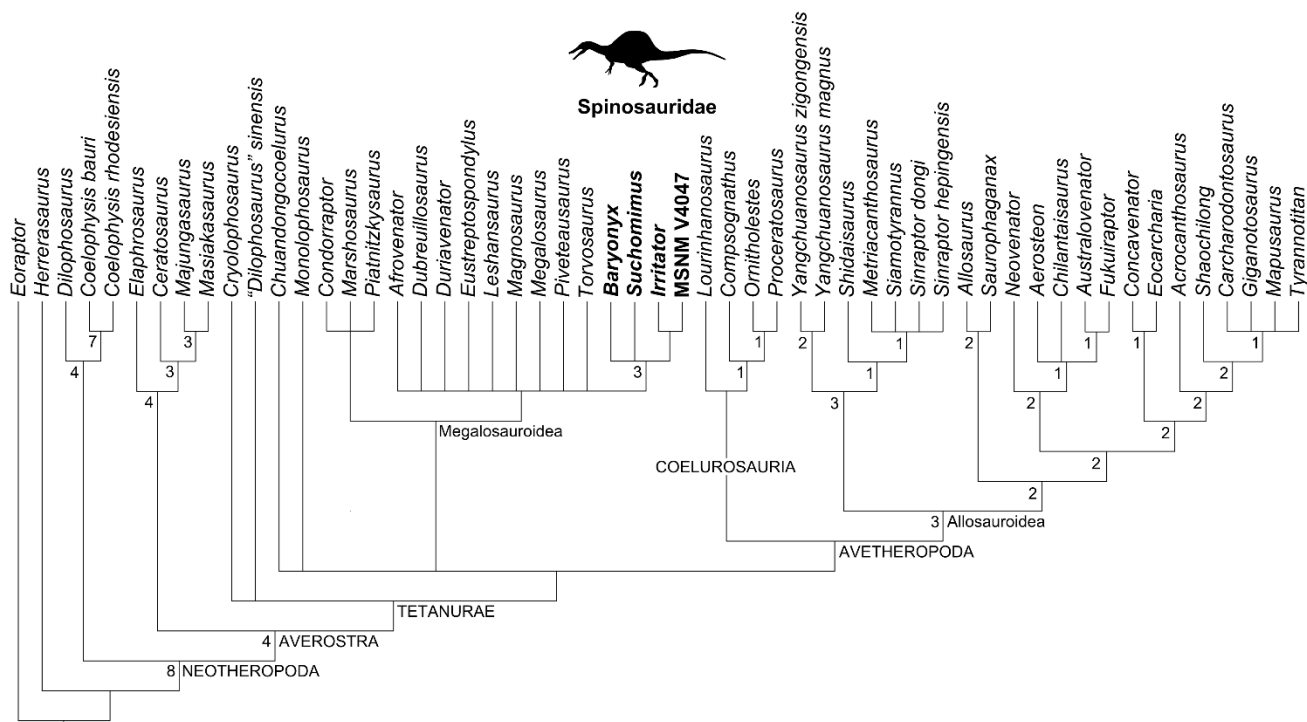
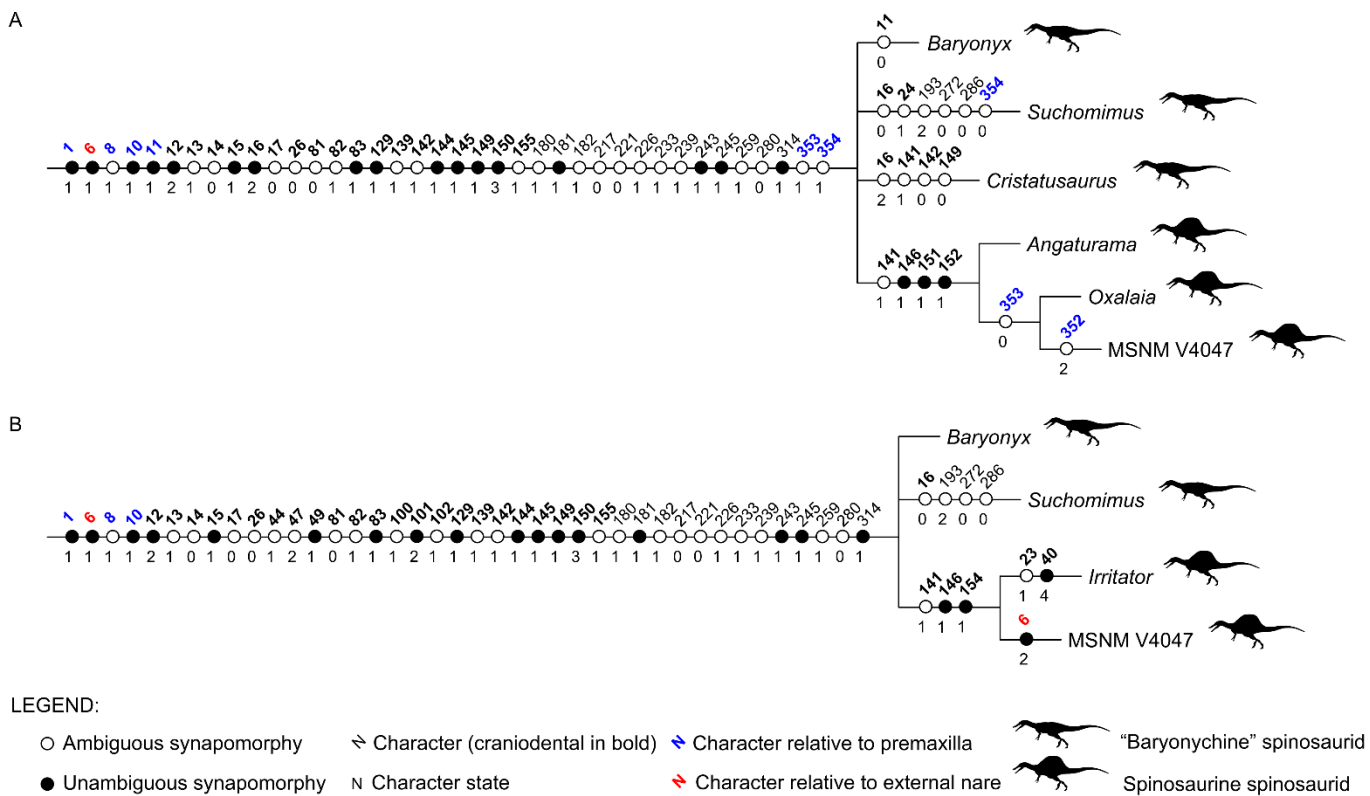
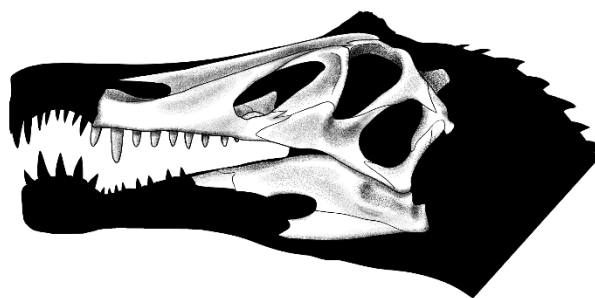


Fig 10.

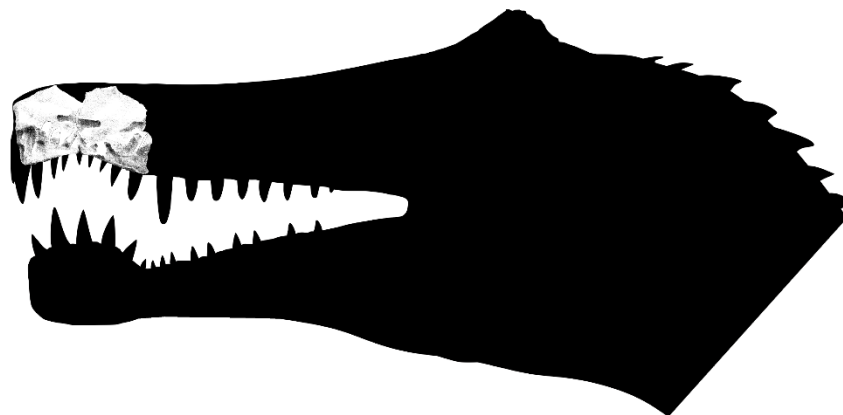


**Fig 11.**

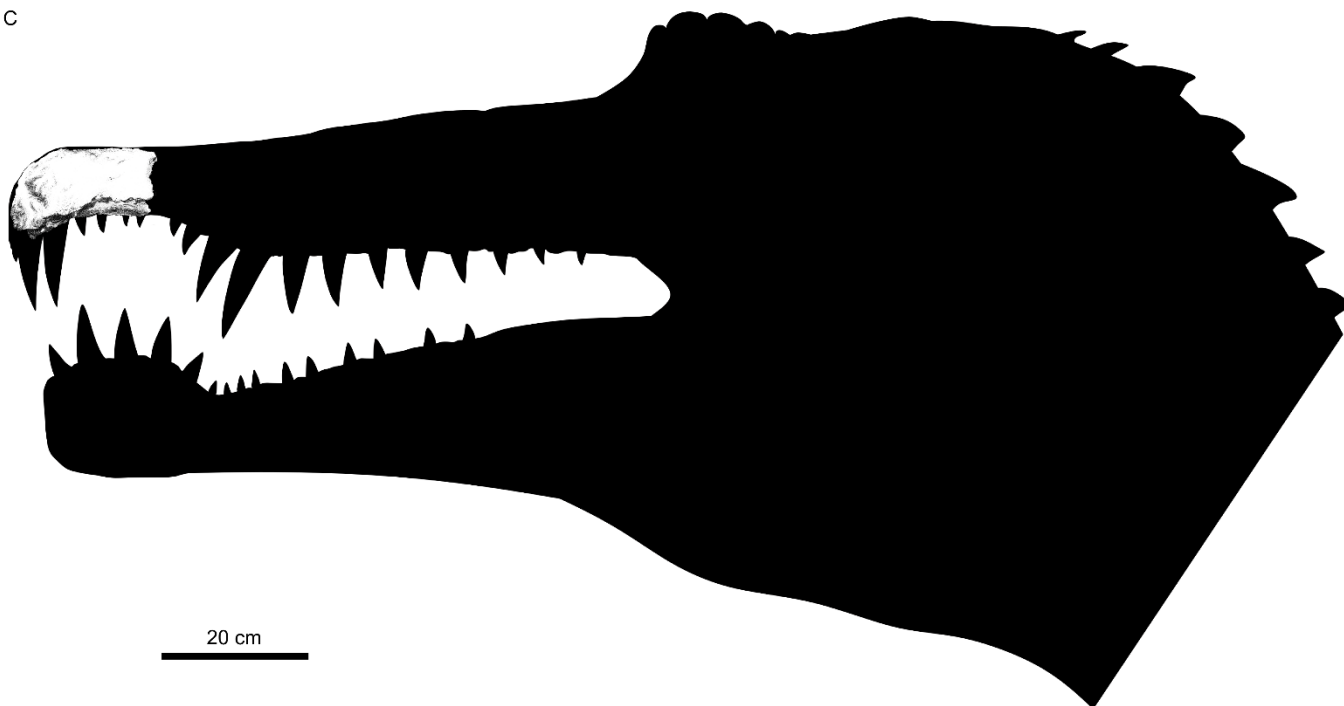
A



B



C





Supporting File of:

**Spinosaur taxonomy and evolution of craniodental features: Evidence from Brazil**

Marcos A. F. Sales<sup>1\*</sup> and Cesar L. Schultz<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil

\*Corresponding author. E-mail: marcos.paleo@yahoo.com.br

**Modifications in the character statement list of Carrano et al. [1]**

3. *External naris, delimiting bones: only pre-maxilla and nasal (0); pre-maxilla, maxilla, and nasal (1); only maxilla and nasal (2).*

Remarks: character statement modified.

6. *External naris, position of the anterior border in relation to the tooth row: at the pre-maxillary tooth row or at the edge (0); at the anterior half of the maxillary tooth row (1); at the posterior half of the maxillary tooth row (2).*

Remarks: character statement modified.

16. *Maxilla, position of palatal process: intermediary, immediately dorsal or almost parallel to paracanal plates (0); dorsal, immediately ventral to dorsal surface of maxillary anterior ramus (1); ventral, just below the tooth row in lateral view (2).*

Remarks: character statement modified.

40. *Nasal, development of dorsolateral surfaces: none, nasals low and dorsally convex (0); pronounced dorsolateral rims, sometimes with lateral crests (1); tall, parasagittal crests (2); inflated and forming a hollow midline crest (3); mid-sagittal rim similar to a crest at or close to the posterior portion of the conjoined nasals (4).*

Remarks: new character state added (character state 4).

139. **Paradental plates**, visibility in medial view: widely exposed, subpentagonal and moderate-tall (0); obscured by medial wall of the bone, triangular apices only may be visible (1).

Remarks: character statement modified after Carrano and Sampson [2].

352. **Pre-maxilla**, condition of the mediolateral constriction of the posterior portion, regarding the tooth row: width decreases progressively from pm3 to the last alveolus (0); width decreases progressively from pm3 to pm 5 and, then, steeply from pm 5 to pm6, at which it stabilizes in its narrowest dimension (1); width decreases steeply from pm3 to pm4, progressively from pm 4 to pm 5 and, then, steeply again from pm 5 to pm6, at which it stabilizes in its narrowest dimension (2); width decreases only after the entire tooth row (3).

Remarks: new character statement added.

353. **Pre-maxilla**, aspect of the dorsal surface: mostly convex but lacking a dorsal rim or crest (0); with a sagittal crest (1).

Remarks: new character statement added.

354. **Premaxilla**, ventral extent of the medial wall (and palatal portion) in relation to the tooth row or alveolar margin in lateral view: dorsal or at the same level, not visible in lateral view (0); ventral, visible in lateral view (1).



1?1?0 00100 01011 01011 1???? ?2?11 0??0? ?????? ???01 01100 121?? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 01011 01001 02211 10110 20120 1?120 ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?1001 ?412? ???01 11202 1110? ?????? ?????? ????

*Afrovenator* ?????? ?????0 01010 11000 00100 12001 1000? ?????0 ?0002 01001  
 ?0110 01011 000?? ?????? ??00? 00111 1001? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?0000 00000 01??? ?10? 11001 ?0?01 10000  
 10001 10110 0001? 001?0 00001 ?????? ??100 000?? ?1?01 010?? ?????? ???01  
 21??? ??00? 0????? ?0?31 00111 1?100 001?1 0?011 01011 ?011? 2012? 1?00?  
 00101 11000 11101 10000 11000 01000 021?1 10101 10??? 11101 1?011 100??  
 1???

*Allosaurus* 00101 00000 01000 10100 00000 21111 11000 11011 00002  
 [01]2[01]00 10110 00000 01011 11100 01102 00000 02001 10110 00110 10010  
 01020 12011 11111 11200 01001 10201 11111 11100 00100 01102 00100 11001  
 10011 0010[01] 10000 10110 00100 00100 01011 11000 011?0 00000 0101? 11011  
 01200 12001 21010 11000 01000 11131 00111 11100 00111 01001 02111 10110  
 20120 1?110 02001 11000 [12]1011 10111 10000 11001 02122 10101 11102 11101  
 21011 10010 1?00

*Angaturama* 11??? ?0101 121?1 ?????0 ?????? ?????? ???0? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ??????1 ?0???? ?????? ?????? ?????? ?????? 11011 1?013 11??? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ??1?

*Australovenator* ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?0000 1????? ?????? ??100 00100 0110? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ??????0 ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????0 01010 1????? 01?11 11??1 01??? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????

????? ????? 22012 10111 10001 11001 14122 10101 11212 11101 211?? ?010  
 ????

*Baryonyx* 111?0 10101 02101 20?00 00??? 02??? 1??01 ?????0 ?0012 02011 ?0???  
 ???0? ?0?11 11100 ?????? ?0?11 01101 00010 11?01 ??010 210?0 11??? ??????  
 ??001 10101 0?[12]10 1???1 ??010 01011 00013 00101 1100[12] ?1001 00100  
 10001 10111 11010 00110 00101 010?0 ???00 0?00? ?1??1 ?00?? 0?1?0 10001  
 21111 00010 01101 0????? ?????? ???10 ?0?11 010?1 01?11 10110 [01]0?2? 1?0??  
 ??001 1000? ???1? ???00 11010 0????? ?????1 10?0? ?????? ?????? ?0?? ?????  
 ?011

*Carcharodontosaurus* ?????? ?0??0 00000 11110 00010 01101 11010 11110 00?02  
 ?1?0? ?1111 00??2 12112 11?21 1???? 0????? ?????1 10121 ?0??0 100?? 01121  
 121?? ?1??? ?????2 ?10?? ?????? ?????? ??100 00200 00??? ??10? 110?? ??????  
 0?10? 0?0?1 ???0? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 0?0?? ?1??? 1???? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?1??1 ?????? ??11? ??????  
 ?????? 0??11 ?????? 22??1 10111 1??01 ?100? ?????? ?010? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ????

*Ceratosaurus* 02101 00010 00000 00000 00000 01010 00101 20?00 00002 02001  
 10000 00010 00011 11110 00101 00100 10001 01010 00000 00110 10000 11100  
 00?10 00100 00001 ??100 00001 00100 01000 00101 00100 01102 1?010 00100  
 00000 02110 00000 10100 00101 0211? ?1000 0210? 01000 01101 01111 01001  
 00110 000?? ?0?? 1??1? 01?00 010?0 10?11 100?0 00011 10111 10110 10000  
 1[01]000 10011 00110 [01]0011 02100 01010 02002 11101 00102 1??1? 0001?  
 ?10?? ??00

*Chilantaisaurus* ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ???01  
 20110 000?? ?????? ?????? ?????? ???11 ?????? ?10?? ??211 0????? ?????? ??????

????? ????? 22??1 11??? 1000? 1100? ?4122 1???? 1???? ?????? 2101? ?0???

????

*Chuandongocoelurus* ????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 00?? 00111 01011 ???1? 0????

?0?? ???? ???? 00?10 10001 00000 ?1000 041?2 12101 1???2 1110? 100??

100?? ????

*Coelophysys\_bauri* 00101 01100 0010? ???0? 01101 0100? 00000 00?00 00101

??000 00000 00000 000?0 ?0000 01101 10100 000?0 00000 0?0?2 ??1?? ?0???

1?0?0 ?0?00 ??001 10?0? 0000? 00?00 00000 01000 0?000 00000 01100 ?1000

11000 ?0000 01011 00000 0?000 00000 01000 00000 0011? 1100? 01?00 00010

02000 10100 0000? 0[01]?00 10111 01010 00000 10010 00110 00011 01111 0100?

10000 00100 00100 00110 [01]00?0 0?000 ?0100 01100 02100 00001 01111 00011

00000 0300

*Coelophysys\_rhodesiensis* 00??? 01100 0010? ???0? 01101 100?0 00000 00?02

00101 00001 [01]0000 0000? 00010 00000 00?01 10?00 00000 00000 00002 00100

?000? 10000 00000 10001 00000 00000 00000 00100 00000 01000 00000 01101

1?000 11000 00000 01011 00000 00?00 00000 01000 0?000 0?11? 11000 01?00

00010 02000 10100 0?001 0[01]000 11011 01010 00000 10010 00110 00111 01111

0000? 1000? 01110 00100 00111 [01]0011 02000 ?0100 ?1100 02100 00001 01111

00011 01000 0300

*Compsognathus* 00??? 00000 0100? ???0? 01000 2100? 1?000 00?00 00000 ?0000

00?00 0?00? 00??? ?1?00 ?????? ???0? ?0??? ?0??? 0????? ?0??? ?0??? ???1?

1???? 1?000 0?00? ?0??1 00??1 0100? 0000? 0???00 00100 ?100[12] ?????? ??100

?001? ?0011 00?00 0???? 0000? ?1?0? ??000 ?0?00 ?1?0? 0111? 01110 0?0??

[12]??0? ??0?? ?0??? 1?131 0011? ???0? 000?? 010?1 1??11 0011? 20?20 1?011

?11?1 0??00 2???1 11??? ????? ?1?0? ????? ?0101 1???? ????01 ??0?1 1?010  
1?00

*Concavenator* ????? 0???? ????0 ????0 00100 2???0 1?00? 1111? 10102 01000  
0?110 ??10? ?2??? ?1??? ????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 1020? 0???? ??[01]0? ?100? ?????? ??????  
????? ?[12]?1? ?10?? ??1?? ?0211 ?1?1? ?[01]100 ?000? ???1? 11111 0?10?  
1??0? 1??10 ??0?1 01000 1???? ?????? ?????? 0?0?0 ?10?1 1??11 10110 20???  
????? 02011 ???1? 22??1 100?? ?????? ?????? ??[12]2? ?0?0? 1?1?? ???0? ??0?1  
?00?? ??0?

*Condorraptor* ????? ????0 ????0 ????0 ????0 ????0 ????0 ????0 ????0 ????0 ????0  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 00100 01??? ?????? 01001 ?????? ???00  
00?00 101?0 00010 00?20 01?01 11010 01?00 02??? 01??1 01??? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 0?1?? 01?01 010?? ?????? ?0??? ?0???  
00001 100?? ?????? ?0??0 10000 01?00 ??11? ?????? ?????? ?????? 1?01? ??0??  
????

*Cristatusaurus* 11??? ??1?1 1??01 2??00 0???? ?20?? ???0? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ???0? ?????? ?????? ??010 10?11 ??003 00??? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
?011

*Cryolophosaurus* ????? ????0 ????0 ????0 0???? ?????? 1?00 ?1001 ?0101 0?000  
?0111 ??0?0 0[01]0?1 ?1000 0?10? ?0000 00??1 00010 00001 ??1?0 010?? ??0??  
????1 ??0?? ?????? ?????? 10?00 00000 00?0? 01??? ???0? 01000 ?????? ???00  
?0?00 0?0?1 000?? 00100 0??01 0?0?? ???00 0200? ???0? 01??? ?????? ??????  
????? ?????0 ?1000 1???? ?????? ?????? 00??? 00??? 0???? ?011? ?0??? ?0???



0?0?? 10011 001?0 ?0011 01000 00000 ?2??? ????01 00101 1??0? ?????? ??????  
 ????

"*Dilophosaurus*" *sinensis* ?0?0? 000?0 010?? ?????? 00020 2??0? 1??0? ?1013  
 00100 ??000 ?00?0 0?01? 000?? ?1??0 ?????? 1?0?? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? 0??0? 00??? 1????? ?????? 0??0? 0????? ??10? 0100[12]  
 ?1?00 ??000 10000 ?0010 00000 100?0 00001 ??000 ?1000 020?? 01?01 0??01  
 0001? 00011 21110 00000 01000 1????1 01011 1?000 000?0 101?0 00011 1011?  
 [01]0020 10000 ?2000 10111 00111 00001 01000 ?1000 02200 1010? 0????? 0????1  
 10011 100?? 1?00

*Dilophosaurus* 01?11 01100 00100 0000[01] 00100 01000 00000 ?1002 00100  
 ??00? 20010 0001? 00010 01000 ?1101 10100 00000 00?00 00002 00101 00000  
 1??0? ?0??? ??201 10001 0000? 10000 00[01]10 00000 01000 00101 01101 ??000  
 11100 10000 01011 00000 00000 00101 01000 01000 0201? ?1000 01000 00010  
 01001 10100 00001 01000 1?111 01100 01000 10010 00110 00011 00110 [01]000?  
 10000 01000 1?001 00110 [01]0000 00000 00100 02110 02100 00101 01101 00011  
 000?0 ?301

*Dubreuillosaurus* 01??? 000?0 01010 1?000 00100 1[12]000 1??0? ?0??0 ??002  
 ??001 ?0??? ?1011 ?0010 11?00 0000? ?????? ?????1 0??20 11100 ?0??1 10010  
 ??0?? ?????0 10?01 10111 ??201 ?????? ??000 0000? 01000 00100 ?1001 ??????  
 ?????0 ?????? ?????0 ?00?? 0?1?? ?????1 ?????? ??1?? 000?1 0????? 0110? ?????0  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? 1????? 0?0?? ?????? ?????1 ?01?? ?????? ?????? ?????1  
 ?????? ??00

*Duriavenator* 00??? 000?? 01010 11000 ?0?0? 120?1 ???0? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? 10101 ?????? ?????? ??000 0010? 0??0? 00100 ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????

????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
???0

*Elaphrosaurus* ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 0110[12] ?????? ???00  
10000 0?011 00000 1?000 00000 02111 ?0000 011?? 010?? ?????? 0???1 1?011  
10100 00100 0????? ?????? ?????? ?????? 00011 10000 00?11 11111 00?[12]? ??????  
0?0?0 00011 00110 ?0011 0??00 01000 0210? ?21?0 ?????? ?111? 001?? ?1???  
?????

*Eocarcharia* ?????? ?????? 00000 11100 10100 21111 11?0? ?????? ?????? ??????  
????? ?01?0 02011 11??? 1????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??100 0010? 01??? ??10? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
?????

*Eustreptospondylus* ?1??? 00000 011?0 11000 00010 120?1 ???0? ?????? ?1002  
00001 ?????? ?10?1 0001? 1??00 000?? ?0111 10001 0??10 01000 100?1 10000  
12??? ?????? ??001 10111 ?????? ?????? ??000 00?0? 01000 00100 11001 ???01  
10100 10001 10110 00001 00110 00101 ?100? ?1?00 00??? ?1??? ?????? 111?0  
???01 21210 ?00?? ?????? ?????? ?????? ?????? ?0011 01011 00011 ?0113 00?2?  
1?000 00101 0100? 11111 10000 11000 01000 02111 101?1 10102 111?? 1001?  
?000? ??00

*Fukuiraptor* ?????? ?????? ?????? ?????? ?0?0? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
????? ?????? 0????? ?????? ?????? ??100 0010? 0110? ???00 110?[12] ?????? ???1?  
????? ?????? 0??00 ?????? ???11 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 12001  
21110 1?001 ?1010 ?????? ?????? ??????1 0????? ?10?? ?????? ?????? ?????? ??????

????? ????? 21012 101?1 10001 1??01 ??12? ???01 11212 1??01 2?1?? ?0???  
 ????

*Giganotosaurus* 02???? 000?? 0?00? 11?10 00010 01101 ???10 ?1110 10002 1110?  
 ????? ??202 1211? ?1121 1??0? ?1?00 020?1 10121 ???00 100?0 01121 1?1??  
 ?????1 11??2 01010 ?????? 1?111 1110? 00200 00??0 00100 11012 ?01?0 ??111  
 001?0 1?1?0 0?100 ?1100 1?21? 2????? ?2?00 000?? ?1??0 ?10?? 0???? 1?0??  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 00?11 01001 02111 10110 20120 1?120  
 02011 11000 22011 101?? 1?0?? ?1001 ?3122 1010? 10?? ???? ???? ????  
 ???0

*Irritator* ????? 1???? ?2?0? ?????? ?0110 0200? 10001 0??04 00010 ?2011 10010  
 000?? 00011 ?1100 0???? 0?0?? ?11?1 0??10 ?1001 00010 21000 ?101? 10???  
 ??0?? ?????? ?????? 10?11 ?0?? ?1101? 11?? ???? ???? ???? ???? ????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? 1???? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????

*Leshansaurus* ?????? ?????? ?1?1? 1?001 ??1?0 [01]???1 ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?1000 0????? ?????? ?????? 00000 01002 1001? ?00?? ??0??  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 00000 ????0? ?????? ??[01]0? 1100? 1?001 0??01  
 10000 121?0 000?? 0????? 00000 1100? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? 1????? ?????? ?????? 0????? ??011 0?011 1011? [12]0?? ?????  
 0??0? ?????? [01]???? 10000 1???1 ?10?? ?2111 10?0? ?????? ?????? ?????? ??0??  
 ????

*Lourinhanosaurus* ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 1100? ??????  
 ?????? ?????? 1?1?0 00?00 0?0?0 0????1 ?1?0? ?1100 000?? ????0? 111?? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 00?01 010?1 01111 1011? 2????  
 ?1?? ?0?01 100?? 11011 101?0 110?? ????01 ?21?2 101?? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ????

*Magnosaurus* ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ??????1 10?11 ?????? ?????? ??000 0000? 0????? ?????? ??0? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ??????0 ?????? ?????? ??????0 ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?0??? 01??1 ?????? ?????? ?????? ??0??  
 0????? ?????? 1????? ?????? 110?0 01000 ?21?? ?????? 11??? ?????? ?????? ??????  
 ????

*Majungasaurus* 02101 00010 00000 10000 00010 01000 00111 20?10 02000 0?101  
 20000 00202 02012 ?1111 01101 10000 10001 0100? 00000 010?0 1101? 10000  
 00010 10110 01010 01100 10001 00101 00000 00100 00100 01102 10011 00100  
 11000 12110 00000 10100 00001 021?1 11100 1201? 01000 011?1 011?1 0?011  
 10200 0010? ?????? 0????? ?????? ?????? ?0011 10000 00011 11111 ?????? ?0???  
 1????? ?????? 0????? 10011 0?100 01010 02102 11111 11102 1111? 0001? ?1101  
 ???0

*Mapusaurus* ?????? ?0??? 00000 11110 00010 01101 ?1010 11110 10002 1110?  
 ?1111 102?2 12112 1????? ?????[02] 01?00 0?0?? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ??002 01010 ?0100 1????? ??100 00200 00?0? ??100 11012 ???01 ???1?  
 ?0?00 10??0 001?? 01?00 10201 2????? ?2100 00??? ?????? ?1?11 012?0 ????1  
 ???10 ?10?? ?????? 0????? 1????? ??????0 00??? 0?0?1 02?11 10110 [12]????? ??????  
 0?011 ?1000 22??1 10111 1?00? 1100? ?3122 10101 10??2 11101 2101? ?0010  
 ????

*Marshosaurus* 000?? 00000 00010 01000 11020 11001 ?0000 10?00 0????? ??????  
 ?0?10 01?10 000?? ??100 0000? 10?0? 01?01 00020 00000 1001? 0?00? 1?0??  
 ?????? ??????1 0001? ?0??? 1?011 ??001 00100 01000 00100 11001 ?0111 11000  
 10000 12110 00000 00120 01101 ?1??? ?????? ?????? ?10?? ?????? 0?1?? ??????  
 ?????? 1????? ?????? ?????? ?????? ?????? 00?11 01001 01011 ?0110 01020 1?000  
 0?001 11000 ?????? 1????? ?????? ?????? ??????2 1????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ??0?

*Masiakasaurus* 0???? 000?? 00100 10000 01000 01000 ???0? ?????? ???10 ??????  
 ?????? ?0??2 0101? 10???? ?????? ?0?00 1??00 ?????0 00?00 01??0 0????0 100??  
 ?????? ??111 01000 01190 ??00? 00010 00000 00??? 00200 01102 ?0011 00100  
 11000 111?0 00000 10100 00000 02011 11000 1011? 01000 01?01 01111 10011  
 10100 001?? ?????? ?????? ?????? ?????0 1001? 10000 00011 ?1111 11120 10000  
 10010 01??1 00110 10011 02100 01010 02102 ?1111 11202 1111? 0011? ?1101  
 ??00

*Megalosaurus* ?????? ?????0 000?0 11011 00?00 110?1 ?000? ?????? ?????? ??????  
 ?1?11 1????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????0 00101 ?????? 0?011 00001 0010? 01??0 0?100 ???01 ?????? ???0?  
 ?????? 1????? ?0?1? ???10 00201 11000 01?00 00??? 010?? ???01 110?0 00001  
 21211 0?000 01000 0????? ?????? ?????? 00101 01011 01011 10113 ?00[12]? ??????  
 0?10? ?1?00 11101 10000 1?000 01000 0221? ?0?0? 1????? 1????? 1001? ?00??  
 ????

*Metriacanthosaurus* ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?1001 ??????  
 ?????0 ??0?? 1?1?0 0011? 00?00 01211 1????? ?1?00 0?0?? ?1??? ?1??? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 00??1 01001 01111 ?011? ?012?  
 1?0?0 0?101 ?01?1 11??1 10?11 11000 1??0? ??21? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ????

*Monolophosaurus* 001?1 000?0 0100? ?????? 00000 2000? 10001 11013 00100 ?9001  
 2[01]110 00110 010?1 11100 01?02 10000 00??1 00010 00000 10??? ?0?? ?01?  
 1????? ??001 00001 00201 00?0? ??00? 0010? 0??00 00101 11001 0?001 00100  
 10?00 10110 00000 0?100 00101 ?10?0 ?1?00 0?00? 010?? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 00110 00101 01011 1011? 00?[12]0 100??  
 ?0001 000?0 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ??10

MSNM\_V4047 112?1 20101 12101 20?00 00000 020?? 1??01 000?0 ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ??010 1101? 10013 1111? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ?201

Neovenator 00??? 00000 01000 10101 00000 21001 ???10 11011 0???? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ?????? 10000 ????? ????? ??100 00100 01?02 00100 11012 ?1??? ??111  
 10100 12110 00100 01101 01011 0?0?? ?2100 001?? ?1?10 ?10?1 011?0 120??  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? 01?11 01001 02211 10110 20120 1?120  
 00001 ?1011 020?1 10111 10001 11001 13122 1010? 10??? 1???? 21011 1?010  
 ??00

Ornitholestes 000?? 000?0 0000? ????? 00000 2100? 1?000 01000 00101 0?001  
 2?110 00001 000?1 ??100 01?02 0?00? ?0??1 000?0 0???0 ????? ?0?? ?????  
 ????? ??000 00?0? ?0?0? 0?010 0111? 00000 0?000 00100 1100[12] ????? ?????  
 10010 1?0?0 00?00 01000 00001 0100? ?1?00 010?? 010?? 11??? ????? ??001  
 11100 00000 0???0 1??11 ??111 ??1?? 00?00 01011 12111 10110 20??? ?????  
 01001 00000 21??2 11??0 10000 1???? ???2? ?0?0? ????? ????? 2001? ?0??  
 ??00

Oxalaia 11??? ?1?1 1???? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ??010 ??1? ??013 11??? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?101

Piatnitzkysaurus ????? ????? 000?0 10000 10020 110?1 ???0? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ?1??? 0???? ????? ?????? 0?010 00000 10?11 01000

?10?? ?????? ?????2 010?1 ?????? ?????? ??001 0010? 01???? ??000 01001 ?0011  
 11000 10000 12110 00010 00120 0?101 11000 01?00 0?0?? 010?? ?????01 011?1  
 12001 21110 1100? ?100? 1????? ?????? ?????? 001?1 01001 01011 ?011? 0002?  
 10000 00001 10000 11?11 10000 10000 01000 02212 1010? 10??? 1????? 1001?  
 ?0??? ?????

*Piveteausaurus* ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ??????0 11?00 0????? ?????? ??????1 000?0 ?1002 100?? 1002? 110??  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ??????

*Proceratosaurus* 000?? 000?0 0100? ?????? 00000 2100? 1?0? ?????? ?0?? ??????  
 20110 0000? ?????? ?????? ?1??2 0??0? ?0??? ?????? ?????? ?????? ?0?? ??????  
 ?????? ?00[02] 00?0? ?0??? 00??1 ?1?11 0000? 0??00 00000 ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?00

*Saurophaganax* ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?0?? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 0????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 1100? 1????? ??????  
 ?0?00 1?1?0 00?0? ?0??? ????11 ?????? ???00 ?0?? ?????? ?10?? ?????? ???01  
 2?010 1100? ?????? ?????? ?????? ???00 001?1 01001 0????? ?????? 20?[12]0 1?1?0  
 0??01 ?????? 210?1 10??0 1???0 11001 ?21?? ?????? ?????? ?????? ?00?? ??????  
 ????

*Shaochilong* ?????? ?????? 000?? 11?10 10010 01101 11?00 ???1? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?1?01 1????? ?0?00 02001 1???1 ?0000 100?0 011?? 120??  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?21?? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????

????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????

*Shidaisaurus* ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ?????? ?1100 0????? ?????? ?????? 10?0? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 0??0? 00???? ?????? ?????? ?0110 000??  
 ?????? 1????? 001?0 0????? 01211 01000 01?00 ?????? ??0?? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 00??0 ?1??1 ??211 10110 20?[12]0 ????0?  
 ?20?? 0??0? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ????

*Siamotyrannus* ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? [12] ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? 0??11 01000 ?0?00 0????? 010?? ?????? ?????? ??????  
 ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? 00201 01001 02?11 10112 20121 10000  
 ??101 101?? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ?????? ??????  
 ????

*Sinraptor\_dongi* 00001 00000 00000 00000 01000 21111 11000 11010 00002 11000  
 01110 00100 01001 ?1100 00112 00100 02001 10110 00100 10010 01120 10011  
 1?111 11000 00011 00200 11111 00000 0010? 0?100 00100 11001 10110 00100  
 10000 12110 00110 00110 01211 010?0 ?1?00 0?000 010?? ?1?01 01110 0?????  
 ?????? ?????? ?????? ???2? ?????? ?11?0 00201 01001 01011 10112 20121 11000  
 02101 10101 11011 10111 10000 11000 02212 10101 10102 11101 21011 10010  
 1?00

*Sinraptor\_hepingensis* 00001 00000 0000? ?????? 01000 2111? 1?000 11011 00002  
 11000 01110 00100 01001 ?1100 00112 00100 0????? 1?120 00?00 ?????? 01???  
 ???1? 1????? ??000 0001? 00?00 1????? ?000? 00?00 0?100 00100 11001 10110  
 00100 10000 12110 00110 001?0 01211 ?1100 01100 0100? 0101? 11001 01110



0?0?? ????? ????? ????? ????? ????? ????? 00001 01001 01?11 10112 [12]0021  
 11010 02101 10?10 110?1 10111 1?00? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ?0?

*Suchomimus* 11110 10101 12101 00?00 00010 0200? 1??0? ??0?0 ????? ?????  
 ????? ????? ????? ?1?? ???? ????11 0110? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ?????1 10?? ???? ???? ????10 01011 0?013 00101 1100[12] ????? ?100  
 ?0001 121?1 11010 00110 00201 ?10?0 ???00 000?? ?1001 ?0001 011?0 10001  
 21111 00010 01101 0???? ????? ????10 0011? 010?1 00011 10110 00?[12]? 0?00?  
 00001 1?00? 11??1 10100 11010 0100? ?4121 1010? 10202 1??0? 1???? ?????  
 ?010

*Torvosaurus* 00??? 000?0 010?? 11011 00010 12000 ??00? ???00 ?1012 00001  
 ?0111 11011 000?[01] ????? ????? 00111 1?01? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ?????0 10?0? ????? ????? ????00 00100 01001 00100 11011 01021 00100  
 10001 12110 00011 00110 00101 11000 01110 000?? 010?1 01001 11000 00001  
 21211 00000 0100? 0[12]??? 00110 11010 00001 01011 01011 10113 000[12]?  
 10000 02001 01000 1110? 10000 11000 01000 02121 10101 10102 1110? 1001?  
 ?0??? ?00

*Tyrannotitan* ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????1? ????? ????? ?????  
 ?1111 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ?????2 0?010 ?0??? ????? ?1?? 0?20? 0???? ?????0 1101? 1???? ????1?  
 ??100 1?1?0 0??00 ?1?00 1?2?1 ????? ????00 ?0?? ????? ????11 ????? 1????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?0??? ?0?20 1????  
 ?20?? ???0? 220?1 ?0111 1?0?0 1???? ???2? ????? ????? ????? ????? ????? ?010  
 ????

*Yangchuanosaurus\_magnus* 0000? 00000 0000? ????? 00000 2111? 1?000 11011  
 00002 ?1000 01110 0010? 010?1 ?1??0 ?0?12 0???? ?0??? ????? ????? ?????  
 ????? ?0111 1???1 ????00 00?1? 00??? 1???1 ?0??? 00?0? 0??00 00100 1100[12]  
 ?0110 001?0 10000 12110 00100 0?1?0 00111 01000 0?000 0100? 010?? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? 00000 01001 01?11 10110

10120 ?100? 02001 1?111 11??0 101?1 10??? ?100? ?211? ?0101 10102 1??0?  
 ????? ????? ??0?

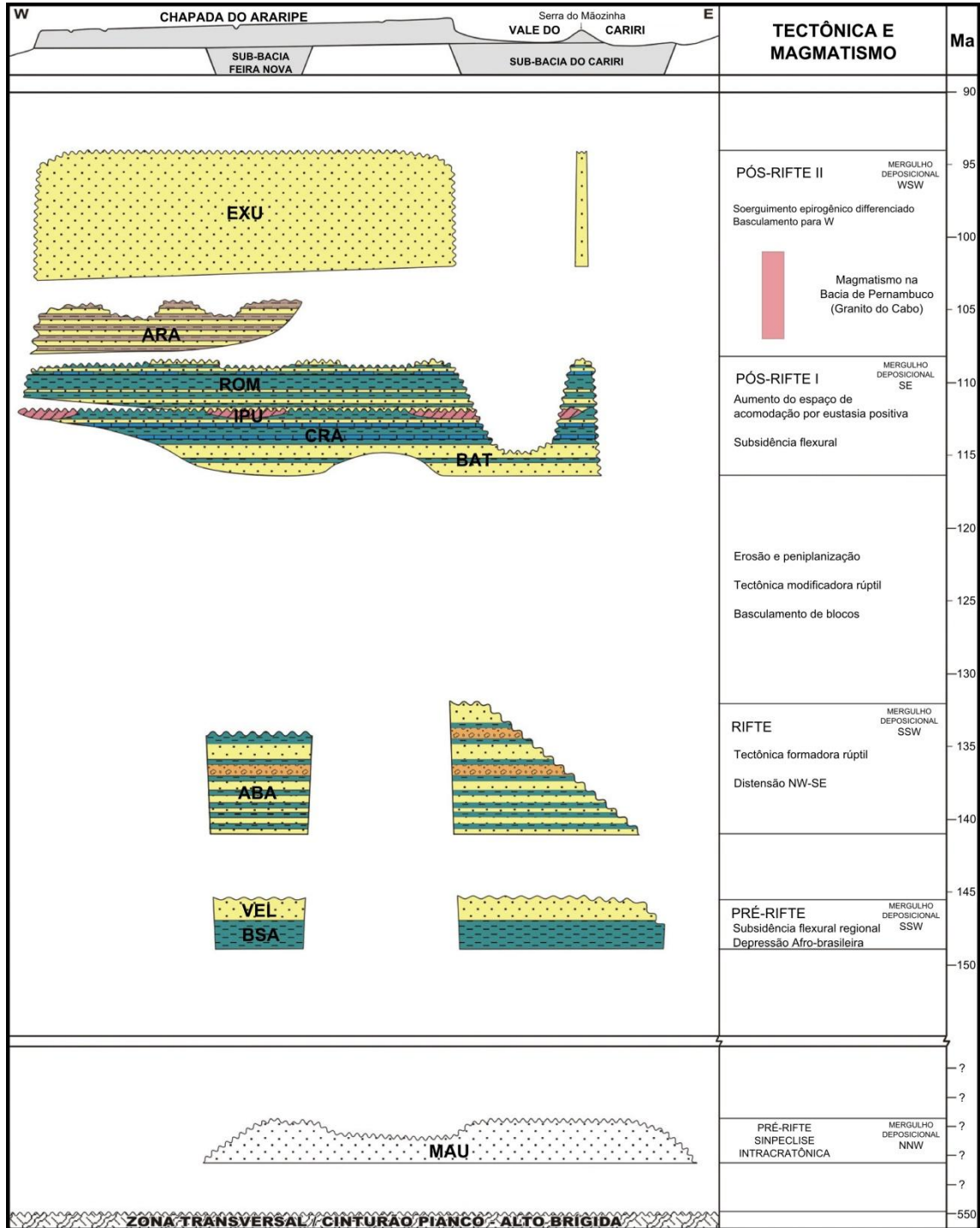
*Yangchuanosaurus\_zigongensis* ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ?????  
 ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? ????? 00?0? ?1??? ?200?  
 1100[12] ????? 0010? ?0000 12110 00100 0?1?0 0?011 ?1??0 ??000 ?100? ?????  
 ???01 011?0 ???01 10210 01000 01000 1??2? 00111 111?? 00001 010?1 0??11  
 10110 101[12]0 ?100? 02001 10111 11?1? ?0??1 10?00 0?00? ?211[12] 10?0?  
 ?010? ????? ????? ????? ????

## References

1. Carrano MT, Benson RBJ, Sampson SD. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *J Syst Palaeontol.* 2012;10(2):211-300. doi: [dx.doi.org/10.1080/14772019.2011.630927](https://doi.org/10.1080/14772019.2011.630927).
2. Carrano MT, Sampson SD. The Phylogeny of Ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *J Syst Palaeontol.* 2008;6(2):183–236. doi: [10.1017/S1477201907002246](https://doi.org/10.1017/S1477201907002246).

# PARTE III – ANEXOS

## ANEXO A – CARTA ESTRATIGRÁFICA DA BACIA DO ARARIPE



Abreviações: MAU, Formação Mauriti; BSA, Formação Brejo Santo; VEL, Formação Missão Velha; ABA, Formação Abaiara; BAT, Formação Rio da Batateira; CRA,

Formação Crato; IPU, Formação Ipubi; ROM, Formação Romualdo; ARA, Formação Arajara; EXU, Formação Exu. Modificada de Assine (2007) segundo Valença *et al.* (2003).

## ANEXO B – LISTA DOS PRINCIPAIS ESPÉCIMES DE TERÓPODES CONSULTADOS EM COLEÇÕES CIENTÍFICAS

### **Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie, Munique, Alemanha.**

BSP ASI 563 – Esqueleto completo, holótipo de *Compsognathus longipes*.

BSPG 2006 I 53–56 – Vértèbras referidas a *Sigilmassasaurus brevicollis*.

### **Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Rio de Janeiro, Brasil.**

16–21,34, 38, 39, 62–64, 74–83, 202, 203, 259, 268, 282, 290, 296 e 298 Rd – Coroas dentárias diversas referidas a Theropoda, oriundas da Formação Alcântara da Bacia de São Luís-Grajaú, Brasil.

22, 23 e 74 Rd – Coroas dentárias referidas a Carcharodontosauridae, oriundas da Formação Alcântara da Bacia de São Luís-Grajaú, Brasil.

### **Museo delle Scienze Naturali di Milano, Milão, Itália.**

Réplica de SBA–AS 163760 (Soprintendenza per i Beni Archeologici di Salerno, Avellino, Benevento e Caserta), esqueleto quase completo, holótipo de *Scipionyx samniticus*.

MSNM V4047 – Rostro referido a *Spinosaurus cf. aegyptiacus*.

### **Museu Nacional, UFRJ, Rio de Janeiro, Brasil.**

GP/2T-5 (Universidade de São Paulo) – Rostro parcial, holótipo de *Angaturama limai*.

MN 4547-V – Dentes referidos a Theropoda indet. encontrados na Formação Alcântara da Bacia de São Luís-Grajaú, Brasil.

MN 4743-V – Sequência de vértebras sacrocaudais referidas a Spinosauridae, provenientes da Formação Romualdo da Bacia do Araripe, Brasil.

MN 4802-V – Esqueleto parcial, holótipo de *Santanaraptor placidus*.

MN 6117-V – Par de pré-maxilas, holótipo de *Oxalaia quilombensis*.

MN 7021-V – Costela tentativamente referida a Spinosauridae procedente da Formação Romualdo da Bacia do Araripe, Brasil.

MN 6675-V – Réplica de rostro parcial referido a *Suchomimus tenerensis*.

**Museum für Naturkunde, Berlim, Alemanha.**

MB.R.1084 e MN.R.1091 – Coroas dentárias parciais, holótipo e espécime referido de *Ostafrikasaurus crassiserratus*, respectivamente.

**Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris, França.**

MNHN GDF 366 – Par de pré-maxilas, holótipo de *Cristatusaurus lapparenti*.

MNHN GDF 357–359, 361 e 365 – Elementos cranianos e vertebrais referidos a *C. lapparenti*.

MNHN SAM 124 – Rostro parcial referido a *Spinosaurus maroccanus*.

**Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Karlsruhe, Alemanha.**

SMNK 2349 PAL – Esqueleto pós-craniano parcial, holótipo de *Mirischia asymetrica*.

**Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Stuttgart, Alemanha.**

SMNS 58022 – Crânio incompleto, holótipo de *Irritator challengeri*.

SMNS 58023 – Sequência de vértebras sacrocaudais provenientes da Formação Romualdo da Bacia do Araripe, Brasil.

**Universidade Federal do Maranhão, São Luís, Brasil.**

UFMA 1.20.444 SL – Superlote com 273 dentes referidos a Spinosauridae.

## ANEXO C – ARTIGOS PUBLICADOS SOBRE DINOSSAUROS DO BRASIL DE AUTORIA DO PÓS-GRADUANDO

**Artigo I:** SALES, M. A. F.; LIPARINI, A.; ANDRADE, M. B. de; ARAGÃO, P. R. L.; SCHULTZ, C. L. The oldest South American occurrence of Spinosauridae (Dinosauria, Theropoda). **Journal of South American Earth Sciences**, v. 74, p. 83-88, 2017.

*Abstract:* A new fossil site, called 'Canafístula 01', has yielded the first archosaur remains from the Berriasian–Valanginian Feliz Deserto Formation, Sergipe-Alagoas Basin, northeastern Brazil. Most of them comprise crocodylomorph teeth and osteoderms. However, the most remarkable specimen is a partial tooth assigned to Spinosauridae, based on the unique combination of the following features: (1) unfluted root almost as wide as the crown base, with a large pulp cavity; (2) straight and more regularly spaced flutes of the crown, formed by both the enamel and the dentine; and (3) unserrated carina on a mesiodistal plane coinciding with the main plane of curvature of the crown. This is the oldest occurrence of a spinosaurid from South America. In addition, given the unserrated distal carina, this tooth might have closer affinities with the subfamily Spinosaurinae, which would also represent the oldest spinosaurine record worldwide. Thus, the occurrence of a spinosaurid in the Feliz Deserto Formation points to a latent potential for new relevant findings in northeastern Brazil and the necessity for greater collection efforts in this region.

**Artigo II:** SALES, M. A. F.; MARTINELLI, A. G.; FRANCISCHINI, H.; RUBERT, R. R.; MARCONATO, L. P.; SOARES, M. B.; SCHULTZ, C. L. New dinosaur remains and the tetrapod fauna from the Upper Cretaceous of Mato Grosso State, central Brazil. **Historical Biology**, 2017. DOI: 10.1080/08912963.2017.1315414

*Abstract:* Mato Grosso State is the main area of paleontological investigations in central Brazil, especially regarding Upper Cretaceous beds. Fossil collection in the surroundings of the Morro do Cambambe started as early as late nineteenth century, but prospections and studies are still ongoing. This contribution presents new dinosaur specimens recovered from Upper Cretaceous outcrops of the southeastern portion of Mato Grosso State. These remains enabled the first report of a

megaraptoran theropod based on a vertebral centrum and the description of abelisaurid (a fragmentary tooth) and titanosaur remains (a tooth and a fragment of a dorsal vertebra). Based on the amount of compiled reports of tetrapod remains from Mato Grosso, mainly from meeting abstracts and technical reports, the evidence at hand indicates a diverse Upper Cretaceous tetrapod assemblage still poorly explored in comparison to other Upper Cretaceous units of Brazil and Gondwana, in general.

**Artigo III:** FRANCISCHINI, H.; SALES, M. A. F.; DENTZIEN-DIA, P.; SCHULTZ, C. L. The Presence of Ankylosaur Tracks in the Guar Formation (Brazil) and Remarks on the Spatial and Temporal Distribution of Late Jurassic Dinosaurs. ***Ichnos***, 2017. DOI: 10.1080/10420940.2017.1337573

*Abstract:* The Guar Formation (Paran Basin, southern Brazil) is an Upper Jurassic unit that yielded a dinosaur ichnoassemblage composed of theropod, ornithopod, and sauropod tracks. A new set of footprints is described herein and its major features are heteropody, paraxony, and both manual and pedal tetradactyly, among others. Using ichnological, osteological, and stratigraphic approaches, we interpret these tracks as produced by an ankylosaur dinosaur. The record of these armored dinosaurs in South America is scarce and restricted to the Cretaceous units of Argentina, Bolivia, and Brazil. Therefore, the presence of these tracks in the Guar Formation provides the oldest evidence of ankylosaurs in western Gondwana and the first uncontroversial record of this group in Brazil. In addition, a comparison between the Guar Formation fossil record and other Kimmeridgian–Tithonian dinosaur-bearing units worldwide indicates that more efforts are needed to better understand the geographical distribution of Late Jurassic dinosaurs.



## ANEXO D – HISTÓRICO ESCOLAR DO PÓS-GRADUANDO

24/10/2017

<https://www1.ufrgs.br/Posgraduacao/InformacoesAluno/HistoricoCurso.php?Cod=&Imprime=1>


Marcos Andre Fontenele Sales

210923

### Lista das atividades de ensino do aluno avaliadas pelo curso.

#### HISTÓRICO CURSO GEOCIÊNCIAS - Doutorado - 01/03/2013

Período Letivo	Código	Disciplina	Créditos	Conceito	Situação
2016/02	GEB00128	Redação e submissão de artigo científico	5	A	Aprovado
2014/02	GEB00121	PALEOCLIMATOLOGIA	2	A	Aprovado
2014/02	GEB41-41	T.E. em Paleontologia: MICROESTRUTURA de ossos fósseis	2	B	Aprovado
2014/02	GEB41-28	T.E. em Paleontologia: Tafonomia	5	A	Aprovado
2014/01	BAN00003	Fundamentos de Taxonomia Zoológica	2	A	Aprovado
2014/01	GEB41-39	T. E. em Paleontologia: Evolución y Paleobiología de Archosauriformes Tr	2	A	Aprovado
2014/01	GEP92-57	T.E. em Geoquímica: Geopatrimônio e Geoconservação	2	A	Aprovado
2014/01	GEP92-55	T.E. em Geoquímica: Metodologia da Ciência Epistemologia e História da G	2	A	Aprovado
2014/01	BAN00019	Tópicos Especiais em Biologia Animal - Mastozoologia Terrestre	2	A	Aprovado
2014/01	BAN00019	Tópicos Especiais em Biologia Animal - Métodos Quantitativos em Sistemática Filogenética	2	A	Aprovado
2013/02	BAN00017	Sistemática Filogenética -	3	A	Aprovado
2013/02	BAN00019	Tópicos Especiais em Biologia Animal - Biogeografia	2	A	Aprovado
10/07/2015		Exame de Qualificação	-	-	Aprovado
		Aproveitamento de Crédito neste Ingresso	24	-	Aprov. neste ingresso
		Francês em 18/05/2015	-	-	-

#### Totais

Créditos cursados com aprovação neste curso:	31
Aproveitamento de créditos neste ingresso:	24
<b>Total:</b>	<b>55</b>