Sobreviventes: Diversificação de Archosauromorpha após a Extinção Permo-Triássica

SURVIVORS: DIVERSIFICATION OF ARCHOSAUMORPHA AFTER PERMO-TRIASSIC EXTINCTION

TIANE MACEDO DE-OLIVEIRA¹, FELIPE LIMA PINHEIRO², LEONARDO KERBER³

1 - PROGR. PÓS-GRAD. BIODIVERSIDADE ANIMAL, UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA (UFSM), SANTA MARIA, RS, BRASIL.

2 - LABORATÓRIO DE PALEOBIOLOGIA, UNIPAMPA, SÃO GABRIEL, RS, BRASIL.

3 - CENTRO DE APOIO À PESQUISA PALEONTOLÓGICA DA QUARTA COLÔNIA (CAPPA-UFSM), SÃO JOÃO DO POLÊSINE, RS, BRASIL.

E-MAIL: TIANE.M.DEOLIVEIRA@GMAIL.COM, FELIPEPINHEIRO@UNIPAMPA.EDU.BR, LEONARDOKERBER@GMAIL.COM

Abstract: The Archosauromorpha is defined as the clade that comprises all diapsids more closely related to the lineage of birds (Ornithodira or Avemetatarsalia) and crocodylians (Pseudosuchia or Crurotarsi) than to Lepidosauria. In addition to their 'basal' taxa (e.g., Tanystropheidae, Rhynchosauria, and Allokotosauria), Archosauromorpha includes the clade Archosauriformes, which, by its turn, includes Archosauria. During the Triassic, the archosauromorphs became the main group of diapsids to diversify in body size and morphological disparity. The Permo-Triassic mass extinction occurred 252 million years ago and produced a dramatic change in the composition of the floral and faunal communities at the beginning of the Triassic period. The diversification of Archosauromorpha during the Triassic has been the focus of several recent studies, as this clade is a classic example of adaptive radiation. This paper synthesizes relevant information on the morphology, paleobiology, and the effects of the end-Permian mass extinction in the group, an event directly linked to the beginning of the consolidation of modern faunas.

Resumo: Archosauromorpha é definido como o clado que compreende todos os diápsidos mais intimamente relacionados à linhagem de aves (Ornithodira ou Avemetatarsalia) e crocodilianos (Pseudosuchia ou Crurotarsi) do que a Lepidosauria. Além de seus táxons "basais" (e.g., Tanystropheidae, Rhynchosauria e Allokotosauria), Archosauromorpha inclui o clado Archosauriformes, que, por sua vez, inclui os Archosauria. Durante o Triássico, os arcossauromorfos tornaram-se o principal grupo de diápsidos a se diversificar em termos de tamanho corporal e disparidade morfológica. A extinção em massa Permo-Triássica, ocorrida há 252 milhões de anos (Ma), produziu uma mudança dramática na composição das comunidades florísticas e faunísticas no início do período Triássico. A diversificação de Archosauromorpha durante o Triássico tem sido o foco de estudos recentes, o que se deve ao fato de que este clado é um exemplo clássico de radiação adaptativa. Sintetizamos neste artigo informações relevantes sobre a morfologia, paleobiologia e os efeitos da extinção do final do Permiano no grupo, evento responsável pelo início da consolidação das faunas modernas.

Citation/Citação: De-Oliveira, T. M., Pinheiro, F. L., & Kerber, L. (2020). Sobreviventes: Diversificação de Archosauromorpha após a Extinção Permo-Triássica. *Terra Didática*, 16, 1-23, e020009. doi: 10.20396/td.v16i0.8656060

Keywords: Diapsida. Archosauriformes. Archosauria. Paleobiologia.

Palavras-chave: Diapsida. Archosauromorfes. Archosauria. Paleobiologia.

Manuscript/Manuscrito:

Received/Recebido: 28/12/2018

Revised/Corrigido: 04/07/2019

Accepted/Aceito: 12/02/2020

Introdução

O clado Diapsida foi um dos grupos mais diversos de vertebrados no início da Era Mesozóica (Período Triássico, 251-201 milhões de anos, a seguir referidos pela sigla Ma), com um importante registro fóssil. Os diápsidos são divididos nos clados Lepidosauromorpha e Archosauromorpha, sendo taxonomicamente e morfológicamente diversos em ecossistemas atuais, com aproximadamente 9.400 espécies de Lepidosauria (incluindo Squamata – serpentes e lagartos, e Rynchocephalia – tuataras) e 20.000 espécies de Archosauria (Aves – aves, e Crocodylia – crocodilos, jacarés e gaviais). Dentre as diferenças mais marcantes entre estes dois grandes grupos, destaca-se a posição dos membros e no padrão de locomoção. Os arcossau-

romorfos apresentam padrão corpóreo progressivamente mais ortógrado (ereto) enquanto lepidossauromorfos mantiveram um padrão corporal primitivo planígrado (postura corporal rastejante) (Benton, 1985, Kischlat, 2000).

O nome Archosauromorpha foi estabelecido por Friedrich von Huene em 1946 e é atualmente referido ao clado que compreende todos os amniotas mais intimamente relacionados com aves e crocodilianos do que com lepidossauros (Gauthier et al., 1988, Benton & Clark, 1988, Dilkes, 1997, Gower et al., 2014). Estes vertebrados diversificaram-se no Triássico, ocupando quase todos os tipos de habitats e nichos ecológicos. A ampla radiação dos arcossauromorfos propiciou sua diversificação em diferentes tipos

de ambientes e o desenvolvimento de padrões corporais distintos. De forma geral, este grupo inclui representantes cursoriais, semiaquáticos, marinhos, fossoriais e voadores (Nesbitt, 2011, Ezcurra et al., 2014). Além de seus táxons “basais” (que primeiro se ramificaram em sua árvore evolutiva, e.g. Tanystropheidae, Rhynchosauria e Allokotosauria), Archosauromorpha inclui o clado Archosauriformes. Este, por sua vez, inclui Archosauria, representado atualmente por aves e crocodilianos, mas com complexa história evolutiva no registro fóssil (Fig. 1).

Archosauriformes abrange vários táxons permianos e triássicos relacionados ao grupo dos

arcossauros (i.e. Dinosauria, aves, crocodilianos) (Gauthier et al., 1988). Estes grupos foram abundantes em ecossistemas terrestres durante o Mesozoico, diversificando-se em numerosas espécies e ecomorfótipos (Ezcurra & Butler, 2015, Foth et al., 2016). Tradicionalmente, as principais linhagens reconhecidas entre os Archosauriformes são: Proterosuchidae (Triássico Inferior-Médio), Erythrosuchidae (Triássico Médio-Superior), Proterochampsidae (Triássico Médio-Superior) e Archosauria (Sereni, 1991).

Archosauria (Pseudosuchia – rauissuquídeos, crocodilianos, entre outros, e Ornithodira – pterossauros, dinossauros) foi um dos principais grupos

Figura 1. Relações entre os principais grupos Archosauromorpha, Archosauriformes e Archosauria. Relações filogenéticas adaptadas de Ezcurra (2016). Barras representam a distribuição temporal juntamente com possíveis linhagens fantasmas dos principais grupos de Archosauromorpha. Escala temporal baseada em Gradstein et al. (2012). Reconstrução artística dos táxons: Márcio Castro

terrestres de tetrápodes durante o Mesozoico (Gauthier, 1986) e constitui um dos clados taxonomicamente mais diversos de amniotas existentes (Bernardi et al., 2015). Este grupo é definido por dados filogenéticos como um clado que inclui milhares de espécies de dinossauros (incluindo Aves), Pterosauria, Crocodylia e Rauisuchia (Benton & Clark, 1988). O clado representa, então, uma das divisões fundamentais na filogenia de vertebrados, alcançando dominância de diversos nichos ecológicos logo após sua origem (Brusatte et al., 2010).

No Brasil, o estado do Rio Grande do Sul se mostra como uma área fundamental para o estudo das faunas do início do Mesozoico. Em adição ao oeste da Argentina e o sul da África, é uma das regiões em que ocorrem registros triássicos de forma mais representativa (Zerfass et al., 2003). Entre os principais registros de arcossauromorfos para a América do Sul, destacam-se inúmeros espécimes de rincossauros, “rauissúquios”, proterocâmpsios, ornitossúquios, aetossauros e dinossauromorfos.

Os primeiros Arcossauromorfos

Os registros globais mais antigos de arcossauromorfos são representados por quatro espécies restritas a rochas do Permiano Superior da Europa e África (*Protorosaurus speneri* Meyer, 1832, *Archosaurus rossicus* Tatarinov, 1960; *Eorasaurus olsoni* Sennikov, 1997; *Aenigmastropheus parringtoni* Ezcurra, Scheyer & Butler, 2014) (Ezcurra, 2015). Na sequência da extinção em massa Permo-Triássica, o registro fóssil de arcossauromorfos é consideravelmente mais abundante e morfologicamente diverso em outras regiões do mundo (e.g. África, Índia), incluindo membros de Rhynchosauria, Tanystropheidae, Prolacertidae, Proterosuchidae, Erythrosuchidae, Euparkeriidae e Archosauria (Nesbitt, 2011, Ezcurra et al., 2013, Sookias & Butler, 2013).

O arcossauromorfo mais antigo da América do Sul é representado por uma porção distal de um úmero esquerdo (UFRGS-PV-0546-P) da Formação Rio do Rasto, Guadalupiano (Permiano) (Bacia do Paraná) (Martinelli et al., 2016). Embora o fóssil não possua nenhuma característica particular a algum grupo, o padrão geral deste espécime se assemelha mais aos tanistropheídeos do que a outros arcossauromorfos (Martinelli et al., 2016). Apesar da morfologia do úmero descrita por Martinelli et al. (2016) realmente se assemelhar a Tanystropheidae, a natureza fragmentária deste espécime impede uma atribuição categórica.

No Triássico Inferior da América do Sul, os registros de arcossauromorfos são notoriamente escassos, sendo comumente restritos a ossos isolados da Formação Sanga do Cabral, Triássico Inferior do Rio Grande do Sul (Langer & Schultz, 1997, Dias-Da-Silva, 1998, Langer & Lavina, 2000, Da-Rosa et al., 2009, Dias-Da-Silva & Da-Rosa, 2011) e Formação Buena Vista, do nordeste do Uruguai (Ezcurra et al., 2015). Poucos são os materiais encontrados articulados e bem preservados, como é o caso do arcossauromorfo *Teyujagua paradoxo* Pinheiro et al., 2016. Este registro apresenta ótimo estado de preservação e foi descrito como um arcossauromorfo não-arcossauriforme. Proveniente da Formação Sanga do Cabral, o material consiste em um crânio praticamente completo, com alguns elementos pós-cranianos associados (Pinheiro et al., 2016).

Neste trabalho abordamos aspectos gerais sobre a anatomia, sistemática, paleobiologia e registro fóssilífero de alguns dos principais representantes de Archosauromorpha, com ênfase nos materiais coletados na América do Sul (especialmente no Brasil), além de uma síntese das informações mais relevantes acerca da diversificação do grupo após a grande extinção em massa do final do Permiano.

O registro Permo-Triássico de Archosauromorpha é crucial para entender o impacto da extinção em massa que marca o fim do período Permiano na evolução deste grupo e sua subsequente dominância taxonômica em ecossistemas terrestres do Mesozoico até o presente (Ezcurra, 2015).

Archosauromorpha: definições filogenéticas e paleobiologia

As linhagens independentes de arcossauromorfos não-arcossauriformes foram morfologicamente e ecologicamente diferentes durante o Triássico, incluindo formas aquáticas de longo pescoço (Tanystropheidae), grandes herbívoros terrestres e também com longos pescoços (Allokotosauria) e herbívoros altamente especializados (Rhynchosauria). Serão apresentadas breves definições dos principais táxons incluídos no grande grupo dos arcossauromorfos e suas particularidades paleobiológicas e evolutivas.

Rhynchosauria Osborn, 1903

Definido filogeneticamente por Ezcurra (2016) como todos os táxons mais intimamente

relacionados a *Rhynchosaurus articeps* Owen, 1842 do que de *Trilophosaurus buettneri* Case, 1928, *Pro-lacerta broomi* Parrington, 1935 ou *Crocodylus nilo-ticus* Laurenti, 1768. Este clado é encontrado na América do Sul e na América do Norte, África, Madagascar, Índia e Europa. É o grupo de tetrápodes mais comumente encontrado no Triássico (principalmente aqueles pertencentes ao gênero *Hyperodapedon*) e, por isso, tem sido amplamente utilizado em correlações bioestratigráficas (Langer, 2005, Lucas, 2010, Martínez et al., 2011, Murkherjee & Ray, 2014). Os rincossauros eram animais quadrúpedes, de pequeno a médio porte 0,5 até 2 metros de comprimento, e apresentam um crânio transversalmente largo e uma dentição altamente especializada (Chatterjee, 1980, Benton, 1985, Langer & Schultz, 2000). A característica mais marcante deste grupo são as pré-maxilas direcionadas ventralmente, formando um “bico” que dá o nome ao grupo (*rhynchos* = bico + *saurus* = réptil), embora formas mais antigas (e.g. *Mesosuchus*) ainda não apresentassem essa estrutura (Montefeltro et al., 2010, Ezcurra et al., 2016). Esta especialização (bico e dentes) parece ter sido uma adaptação para a alimentação à base de frutos com sementes duras (Fig. 2) (Ezcurra et al., 2016).

Os registros mais antigos deste grupo remontam ao Triássico Inferior. No entanto, a origem Permiana do clado é sugerida por topologias filogenéticas, com uma linhagem fantasma se estendendo através do limite Permo-Triássico, começando no Permiano Superior (Ezcurra et al., 2016). No Triássico Inferior (Induano), *Noteosuchus colletti* Watson, 1912 é o representante mais antigo conhecido, constituído por um único e parcialmente articulado pós-crânio coletado na base da Zona de Assembleia de *Lystrosaurus*, na Bacia do Karoo da África do Sul (Watson, 1912, Broom, 1925, Dilkes, 1998, Ezcurra, 2016, Ezcurra et al., 2016). Um dos maiores rincossauros conhecidos é proveniente do Triássico Superior da Índia, *Hyperodapedon huxleyi* Lydekker, 1881. Esse representa um dos mais recentes e mais

especializados rincossauros, com um comprimento de mandíbula de 470 milímetro e um comprimento de crânio estimado de 420 milímetro (Chatterjee, 1974, Ezcurra, 2016).

Registros de rincossauros são mais frequentes (ainda que escassos) no início do Triássico Médio do que no Triássico Inferior. Em rochas desta idade da Bacia do Karoo, na África, três espécies são designadas para Rhynchosauria: *Mesosuchus browni* Watson, 1912, *Howesia browni* Broom, 1905, e *Eohyosaurus wolvaardti* Butler et al., 2015, pertencentes à Zona de Assembleia de *Cynognathus* (Butler et al., 2015, Ezcurra et al., 2016). *Mesosuchus browni* é a espécie de rincossauro basal mais bem conhecida e tem sido amplamente utilizada como um representante da morfologia do grupo em análises filogenéticas de arcossauromorfos (Ezcurra, 2016).

Os rincossauros sul-americanos são encontrados em rochas da Supersequência Santa Maria, pertencente à Bacia do Paraná (Rio Grande do Sul), representando 80% dos fósseis encontrados na Zona de Associação de *Hyperodapedon*, e na Bacia de Ischigualasto (Argentina) (Langer & Schultz, 2000, Ezcurra et al., 2016). Espécimes recentemente reavaliados indicam uma moderada diversidade da fauna de rincossauros para estas localidades. São conhecidos, por exemplo, *Hyperodapedon mariensis* Tupi-Caldas, 1933 da Supersequência Santa Maria e *Hyperodapedon sanjuanensis* Sill, 1970 da Bacia de Ischigualasto (Langer & Schultz, 2000). O rincossauro anteriormente referido como o “rincossauro de Mariante”

Figura 2. A. Crânio em vista lateral esquerda do rincossauro *Rhynchosaurus articeps* (espécime NHMUK PV R 1236, Anisiano da Inglaterra), demonstrando a morfologia característica do grupo. B. Crânio em vista lateral esquerda do rincossauro *Mesosuchus browni*. C. Reconstrução artística do Rincossauro *Hyperodapedon* de Márcio Castro. Fotografias de Felipe Pinheiro

foi formalmente descrito como um novo gênero e espécie (*Brasinorhynchus marientensis* Schultz et al., 2016) baseado em dois espécimes: um crânio (sem a mandíbula) articulado às três primeiras vértebras cervicais e um conjunto de maxila e dentário direito (Langer & Schultz, 2000, Langer et al., 2007, Schultz et al., 2016). Ambos os espécimes são pertencentes aos depósitos de idade Ladiniana (Triássico Médio) da Supersequência Santa Maria. *Teyumbaita sulcognathus*, pertencente à Sequência Santa Maria II (Triássico Superior), foi originalmente descrito por Azevedo & Schultz (1987) como *Scaphonyx sulcognathus* e, mais tarde, alocado em um novo gênero por Montefeltro et al. (2010), baseado em um conjunto de características cranianas. O material atribuído a este táxon consiste em dois crânios quase completos e um parcialmente preservado (Montefeltro et al., 2010, Montefeltro et al., 2013).

“Prolacertiformes” Camp 1945

Vários arcossaumorfos de tamanho pequeno a grande e geralmente com longos pescoços do Permiano e Triássico têm sido historicamente atribuídos a “Prolacertiformes” (e.g. *Protorosaurus*, *Macrocnemus* e *Tanystropheus*). Os mais antigos representantes do grupo tradicionalmente chamado de “Prolacertiformes” eram provavelmente terrestres e são conhecidos do Permiano Médio pelo táxon *Aenigmastropheus par-ringtoni* Ezcurra, Scheyer & Butler, 2014, da Tanzânia, e o bem conhecido *Protorosaurus speneri* Meyer, 1832, do Permiano Médio-Superior da Alemanha e Inglaterra (Ezcurra, 2016). No entanto, análises filogenéticas recentes recuperaram a maioria dos representantes deste grupo em um arranjo amplamente polifilético, distribuídos entre linhagens diferentes de arcossaumorfos não-arcosauriformes (e.g. Ezcurra, 2016). Essas linhagens serão apresentadas a seguir.

***Tanystropheidae* Gervais, 1858**

Os únicos possíveis representantes clássicos de “Prolacertiformes” recuperados por Ezcurra (2016) como um grupo monofi-

lético são os Tanystropheidae. Filogeneticamente, Tanystropheidae é definido como o ancestral comum mais recente de *Macrocnemus*, *Tanystropheus*, *Langobardisaurus* e todos os seus descendentes (Dilkes, 1998). De acordo com recentes contribuições (Nesbitt et al., 2015, Pritchard et al., 2015, Ezcurra, 2016), Tanystropheidae inclui *Macrocnemus bassanii* e *Tanystropheus longobardicus* do Triássico Médio da Suíça e Itália, *Macrocnemus fuyuanensis* Li, Zhao & Wang, 2007 do Triássico Médio da China (Li et al., 2007, Jiang et al., 2011), *Langobardisaurus pandolfii* do final do Triássico da Itália e Áustria (Renesto & Dalla Vecchia, 2007, Saller et al., 2013), *Tanytrachelos ahynis* Olsen, 1979 do Triássico Superior dos EUA, *Amotosaurus rotfeldensis* Fraser & Rieppel, 2006 do Triássico Inferior da Alemanha e *Augustaburiania* do Triássico Inferior da Rússia (Sennikov, 2011). Os primeiros fósseis de Tanystropheidae conhecidos (como, por exemplo, *Amotosaurus*) foram recuperados em rochas depositadas na margem noroeste da província de Tethys (Alemanha), enquanto *Jesairosaurus lehmani*, o táxon-irmão do Tanystropheidae (Ezcurra, 2016), vem da Argélia, com distribuição do Olenekiano ao Anisiano (Jalil, 1997).

Tanystropheus e *Macrocnemus* possuem vértebras cervicais alongadas, uma característica particularmente pronunciada neste grupo (Jaquier & Scheier, 2017). A morfologia corporal de *Macrocnemus* está de acordo com um hábito terrestre (Rieppel, 1989, Renesto, 2005). Em contraste, o estilo de vida de *Tanystropheus* não é claramente identificável (Fig. 3). Análises histológicas recentes não suportam um

Figura 3. A. O tanistropheídeo *Tanystropheus* (espécime PIMUZ T3901), crânio e vértebras cervicais anteriores em vista lateral esquerda. Fotografia de Felipe Pinheiro. B. Reconstrução artística de *Tanystropheus*. Arte de Márcio Castro

hábito totalmente aquático para este grupo (Jaquier & Scheier, 2017). Alguns membros do clado, como *Tanystropheus*, atingiam entre 2 e 4 metros (Renes-to, 2005).

Embora o registro fóssil do grupo seja pre-dominantemente proveniente de rochas do Triás-sico Inferior/Superior da Ásia, Europa e América do Norte (Rieppel, 1989, Pritchard et al., 2015), na América do Sul existem alguns registros relaciona-dos ao clado (vide Langer et al., 1997, Dias-da-Sil-va, 1998, Martinelli et al., 2016). Recentemente, novos esforços de coleta, bem como revisões de espécimes em coleções científicas, têm demon-strando a presença de formas relacionadas à origem do clado na Formação Sanga do Cabral (De-Oliveira et al., 2018).

Allokotosauria Nesbitt et al. 2015

Allokotosauria é um clado que inclui Azen-dohsauridae, Trilophosauridae e seus parentes mais próximos (*Pamelaria dolichotrachela* Sen, 2003, *Teraterpeton hrynewichorum* Sues, 2003 e *Spinosuchus caseanus* Huene, 1932), excluindo outros arcossauromorfos (Nesbitt et al., 2015, Ezcurra, 2016). *Azendohsaurus* Dutuit, 1972 foi inicialmente considerado um dinossauro basal com base em várias características dentárias semelhantes às que caracterizam certos subgrupos de dinossauros. *Azendohsaurus laarousii* foi atribuído a Ornithis-chia por Dutuit (1972) e, posteriormente, alguns trabalhos subsequentes, e.g. Thulborn (1973, 1974) e Bonaparte (1976) classificaram *A. laarou-sii* como um membro do Prosauropoda, porém, novos registros relativamente completos mostram que esta atribuição estava equivocada (Flynn et al., 2010). O nome deste enigmático grupo de arco-sauromorfos significa “répteis estranhos” em grego e é formado por um conjunto de táxons de idade Triássica com uma alta disparidade de características crânio-dentárias tipicamente associadas à herbivoria (Nesbitt et al., 2015). Com distribuição na Ásia, África, Índia, América do Norte e Europa, estes herbívoros terrestres destacam-se pelo tamanho moderadamente grande, com cerca de 3 a 4 metros de comprimento total, e também por um pescoço comparativamente grande (Spielmann et al., 2007, Nesbitt et al., 2015, Ezcurra, 2016, Sengupta et al., 2017). *Shringasaurus indicus* Sengupta et al., 2017, um exemplo de Azendohsauridae, apresentava crânio proporcionalmente pequeno, com um focinho curto e um par de grandes chifres supra-orbitais que se assemelham aos de alguns dinossauros

ceratopsídeos (Fig. 4). A presença de chifres na espécie é considerada dimórfica, e essas estruturas provavelmente foram selecionadas sexualmente e usadas como armas em combates intraespecíficos (Sengupta et al., 2017). Este caso representa o pri-meiro registro de dimorfismo sexual em chifres de arcossauros basais. *Pamelaria dolichotrachela*, do Triássico Médio, foi originalmente descrito por Sen (2003), representado por um crânio e esque-leto parcial (holótipo), como um arcossauromorfo “prolacertiforme”. Mais recentemente, Nesbitt et al. (2015) recuperou esta espécie como o membro mais basal de Allokotosauria. As análises filogenéti-cas recentes deste grupo suportam o monofiletismo de Allokotosauria mas, por outro lado, há evidên-cias de que *Pamelaria dolichotrachela* pode pertencer a Azendohsauridae (Nesbitt et al., 2015, Ezcurra, 2016). Descrições e comparações atualizadas com outros representantes do grupo aumentariam o conhecimento do anatômico sobre esta espécie.

Figura 4. Allokotosauria *Shringasaurus indicus*.
Reconstrução artística de Márcio Castro

Prolacertidae Parrington, 1935

As análises atuais para as relações filogenéticas de arcossauromorfos basais (e.g. Nesbitt et al., 2015, Ezcurra, 2016) propõem tanistroféídeos, rincossau-ros e alokotossauros como sucessivos grupos-ir-mãos de Prolacerta e Archosauriformes sendo, assim, mais consistentes com análises anteriores que repe-tidamente recuperavam Tanystropheidae como mais basal do que Rhynchosauria (e.g., Gauthier, 1994, Dilkes, 1998, Müller, 2004, Gottmann-Quesada & Sander, 2009, Ezcurra et al., 2014). Prolacertidae é definido como todos os táxons mais intimamente relacionados a *Prolacerta broomi* do que a *Protorosau-rus speneri*, Meyer, 1832, *Tanystropheus longobardicus* Bassani, 1886, *Proterosuchus fergusi* Broom, 1903 ou *Euparkeria capensis* Broom, 1913, e inclui atualmen-te *Prolacerta* e *Kadimakara australiensis* Bartholomai, 1979 (Ezcurra, 2016). *Prolacerta* é conhecido geral-mente de depósitos do Triássico Inferior da África e alguns espécimes relativamente pequenos da Antártica (Gow, 1975, Colbert, 1987). A descoberta

de novos materiais associados a esse arcossauromorfo levou a novas inferências sobre seu estilo de vida e morfologia. Preservação de conteúdo estomacal confirma que *Prolacerta* predava pequenos vertebrados e poderia adotar um tamanho considerável (crânios de espécimes adultos em torno de 8 centímetros) quando comparado com outros animais da época (Spiekman, 2018). *Kadimakara* apresenta registros do Triássico Inferior (Induano) da Austrália. O holótipo deste material é baseado na região pós-orbital de um crânio (QMF 6710) e apresenta morfologia consistente com a de um animal semelhante ao arcossauromorfo não-arcossauriforme *Prolacerta broomi* (Ezcurra, 2016).

O registro fossilífero de táxons de transição entre arcossauromorfos basais e arcossauriformes é importante para elucidar as relações filogenéticas entre estes dois grandes grupos. Esse é o caso do arcossauromorfo *Teyujagua paradoxa*, descrito por Pinheiro et al. (2016) para o Triássico Inferior do Brasil. *Teyujagua paradoxa* é representado por um crânio bem preservado associado a vértebras cervicais. Estudos filogenéticos o recuperam em uma posição antes ocupada por *Prolacerta*, como grupo-irmão de Archosauriformes (Fig. 5). Na proposição filogenética de Ezcurra (2016), a posição de táxon-irmão de Archosauriformes é ocupada pelo enigmático *Tasmaniosaurus triassicus* Camp & Banks, 1978.

Archosauriformes Gauthier, Kluge & Rowe, 1988

Arcossauriformes consiste em um diverso clado que inclui raras espécies do Permiano (i.e., *Archosaurus rossicus*) e uma amostra diversa de formas do Triássico ao recente (Ezcurra, 2016). Os arcossauriformes não-arcossauros representam um grupo parafilético de táxons com morfologias distintas que atingiram a máxima diversidade e alcançaram uma distribuição global durante o Triássico Médio e Superior (Gower & Sennikov, 2000, Nesbitt et al., 2009, Desojo et al., 2011, Ezcurra, 2016).

A diversidade paleoecológica entre os arcossauromorfos não-arcossauriformes parece exceder a presente em arcossauriformes não-arcossauros,

Figura 5. Arcossauromorfos proximamente relacionados a Archosauriformes. A. *Teyujagua paradoxa* (espécime UNIPAMPA 653), crânio em vista lateral direita. B. *Prolacerta broomi*, crânio em vista lateral direita. C. Reconstrução artística de *Teyujagua paradoxa* por Márcio Castro. Fotografias de Felipe Pinheiro

que são representados principalmente por formas semelhantes aos crocodilos (i.e. proterossuquídeos, proterocâmpsios, doswelídeos) e clados de grandes predadores (i.e. eritrossuquídeos) (Ezcurra, 2016).

Filogenias mais recentes de Archosauriformes indicam que a origem e a diversificação inicial de Archosauria ocorreu durante o Triássico Inferior, após a extinção Permo-Triássica (Nesbitt, 2011). A aquisição de uma postura vertical dos membros e uma marcha parassagital foi uma inovação chave na evolução e diversificação de vários arcossauriformes (Kubo & Benton, 2009, Padian et al., 2010). A posição dos membros debaixo do corpo permitiu o funcionamento rápido com baixa perda de energia em comparação com a marcha dos animais planígrados (Bernardi et al., 2015).

Os grupos mais antigos de Archosauriformes são representados principalmente por membros de Proterosuchidae e Erythrosuchidae, conhecidos mundialmente a partir do Permiano Superior e do Triássico Inferior e Médio. Estes dois grupos foram historicamente combinados em “Proterosuchia”, com aproximadamente 30 espécies nominais (Ezcurra, 2016). Os arcossauriformes foram altamente abundantes em ecossistemas terrestres durante o Mesozoico, diversificando-se em numerosas espécies e ecomorfótipos.

Proterosuchidae Huene, 1908

Proterosuchidae inclui cerca de onze gêneros, com registros desde o Permiano Superior até o Triássico Médio da maior parte do mundo (Charig & Sues, 1976, Benton & Clark, 1988, Borsuck &

Evans, 2003). Os resultados da análise filogenética mais atual que suporta este grupo como monofilético restringem o conteúdo taxonômico inequívoco dos proterossuquídeos a apenas cinco espécies válidas: *Archosaurus rossicus* Tatarinov, 1960, “*Chasmatosaurus*” *yuanii* Young, 1936, *Proterosuchus fergusi* Broom, 1903, *Proterosuchus goweri* Ezcurra & Butler, 2015 e *Proterosuchus alexanderi* Hoffman, 1965 (Ezcurra, 2016).

Proterosuchus fergusi é um dos representantes mais conhecidos, devido a uma amostra ontogenética extensa e altamente variável de inúmeros crânios bem preservados, um resultado de mais de um século de coleta intensa na África do Sul (Ezcurra & Butler, 2014, Ezcurra, 2016). O proterossuquídeo mais antigo é *Archosaurus rossicus*, do Permiano Superior da Rússia. Este registro é composto por uma pré-maxila esquerda isolada, sendo este também o mais antigo membro de Archosauriformes (Gower & Sennikov, 2000, Ezcurra et al., 2013).

Os maiores espécimes conhecidos atingiram um comprimento total de crânio de 50 centímetros e um comprimento total de corpo de 3 a 3,5 metros (Ezcurra & Butler, 2015). O único indivíduo conhecido de *Proterosuchus goweri*, pertencente ao Triássico Inferior da África do Sul, apresenta comprimento do crânio de 39 centímetros e comprimento total do corpo estimado entre 2,5 e 3 metros (Ezcurra, 2016). Dados paleohistológicos e paleoambientais indicam que eram animais terrestres (Botha-Brink & Smith, 2011, Ezcurra et al., 2013), contrastando com alguns pressupostos anteriores de que os proterossuquídeos eram semiaquáticos, com um estilo de vida semelhante aos crocodilos atuais (Ezcurra, 2016). Entre os principais problemas relativos à paleoecologia destes animais está a origem e a função da morfologia do estranho focinho, que tem sido usado como característica fundamental para a diagnose do grupo (e.g. Charig & Sues, 1976, Gower & Sennikov, 1997). Este é caracterizado por uma inclinação ventral da pré-maxila e a falta de oclusão com o dentário (Fig. 6). Uma maxila com tamanho grande, com até nove dentes com substituição contínua está presente em todas as espécies do grupo e parece ter representado um fenótipo fisiologicamente raro e dependente da ontogenia (Ezcurra, 2016). Esta característica recentemente levantou a hipótese de que o focinho estranho dos proterossuquídeos seja resultado de seleção sexual (Ezcurra, 2016).

Erythrosuchidae Watson, 1917

Em análises filogenéticas recentes, oito espécies historicamente identificadas como eritrossu-

quídeos (*Garjainia prima* Ochev, 1958, *Garjainia madiba* Gower et al., 2014, *Erythrosuchus africanus* Broom, 1905, *Guchengosuchus shiguaiensis* Peng, 1991, *Shansisuchus shansisuchus* Young, 1964, *Shansisuchus kuyeheensis* Cheng, 1980, *Chalishevia cothurnata* Ochev, 1980, e *Uralosaurus magnus* Ochev, 1980) foram recuperadas formando um grupo monofilético. (Nesbitt, 2011, Ezcurra, 2016).

Este clado de predadores massivos foi registrado em rochas do Triássico Inferior/Médio da África do Sul, China e Rússia. Alcançaram grande tamanho corporal, atingindo até 6 metros de comprimento total do corpo e com um crânio desproporcionalmente grande (Cruickshank, 1978, Benton, 1985, Borsuk & Evans, 2003, Gower, 2003). Estes grandes carnívoros apresentavam uma aparência corporal robusta, uma marcha provavelmente menos inclinada e um tamanho corporal maior que o dos proterossuquídeos.

Dentre as espécies acima citadas, as mais conhecidas são *Erythrosuchus africanus*, Broom, 1905, do Triássico Médio (Anisiano) da África do Sul, *Garjainia prima* Ochev, 1958, do Triássico Inferior (Olenekiano) da Rússia e *Shansisuchus shansisuchus* Young, 1964, do Triássico Médio (Anisiano) da China (Gower et al., 2014). Os eritrossuquídeos mais antigos são provenientes do Olenekiano da África do Sul e da Rússia (*Garjainia prima* e *Garjainia madiba*).

Além do tamanho de crânio desproporcionalmente grande, análises histológicas de ossos longos de *Garjainia prima* indicam que estes animais poderiam alcançar um grande tamanho corporal de forma relativamente rápida. Sugere-se, assim, que altas taxas de crescimento poderiam ter sido alcançadas antes da origem de Ornithodira (Gower et al., 2014). A anatomia craniana dos eritrossuquídeos assemelha-se muito à dos arcossauros raiissuquídeos, com crânios dorsoventralmente altos e grandes dentes (e.g. *Batrachotomus kupferzellensis* Gower, 1999, *Saurosuchus galilei* Alcober, 2000). Tais semelhanças têm sido interpretadas como convergências resultantes de hábitos predatórios semelhantes (Ezcurra, 2016).

Um melhor conhecimento da anatomia, sistemática, evolução e ecologia destes grupos, principalmente de Proterosuchidae e Erythrosuchidae, é importante para o avanço da compreensão da origem e radiação inicial de Archosauriformes.

Proterochampsidae Sill, 1967

Todos os integrantes deste clado (*Cerritosaurus* Price, 1946, *Proterochampsia* Reig, 1959, *Barberena-*

champs Barberena, 1982, *Tropidosuchus* Arcucci, 1990, *Gualosuchus* Reig, 1971, *Chanaresuchus* Reig, 1971 e *Rhadinosuchus* Huene, 1938) são endêmicos da América do Sul, em uma distribuição palaeobiogeográfica potencialmente limitada por barreiras climáticas (Arcucci, 1990, Ezcurra et al., 2015, Ezcurra & Desojo, 2016). São um grupo de arcossauriformes quadrúpedes com adaptações aquáticas, de pequeno a médio porte e com um aspecto geral de crocodilo (Trotteyn et al., 2013).

Os proterocampsídeos diferem da maioria dos outros arcossauromorfos na presença de narinas externas localizadas dorsalmente, rostros muito longos (cerca de 50 a 55% do comprimento total do crânio) e, particularmente em algumas espécies, um crânio fortemente comprimido dorsoventralmente (Fig. 6) (Trotteyn et al., 2013).

Rhadinosuchus gracilis Huene, 1938 foi o primeiro proterocampsídeo descrito e foi encontrado em camadas do Carniano do Sul do Brasil. Esse táxon é um dos menos conhecidos do grupo (Ezcurra et al., 2015, Ezcurra, 2016).

Estes arcossauriformes endêmicos na América do Sul são reconhecidos exclusivamente no Triássico da Argentina e do Brasil (Romer, 1971, Trotteyn et al., 2013). Os registros destes vertebrados nestas localidades, apesar de escassos e por vezes pobremente preservados, são provenientes das formações Los Chañares, Ischigualasto e da Supersequência Santa Maria (Hsiou et al., 2002). Entre os principais materiais descritos conhecidos estão *Proterochampsia barrionuevoi* Reig, 1959, *Chanaresuchus bonapartei* Romer, 1971 (representados apenas por elementos cranianos), *Cerriotosaurus binsfeldi* Price, 1946 (um crânio e elementos pós-cranianos), *Rhadinosuchus gracilis* e *Barberenchampsia nodosa* (Trotteyn & Haro, 2011, Raugust et al., 2013).

Doswelliidae Weems, 1980

Doswellia Weems, 1980, do Triássico Superior, foi classificado originalmente como representante de uma nova subordem de arcossauriformes (Sues et al., 2013). Com comprimento total estimado do corpo de até 2 metros para a maioria dos representantes, os doswelídeos sul-americanos são restritos a depósitos argentinos e brasileiros depositados perto do limite Ladiniano/Carniano e se diferem distinta e morfologicamente dos grupos do Hemisfério Norte (Ezcurra & Desojo, 2016, Ponce et al., 2017).

Doswellia kaltenbachi possui certas características comparáveis às de crocodilianos existentes, como o crânio dorsoventralmente achatado e um focinho aparentemente delgado, que sugerem um modo de vida semi-aquático (Weems, 1980, Sues et al., 2013). Os dentes apresentam coroas cônicas semelhantes às encontradas em certos crocodiliformes aquáticos considerados piscívoros (Massare, 1987).

Jaxtasuchus salomoni Schoch & Sues, 2014 é conhecido por um esqueleto semi-articulado, sem o crânio e vértebras cervicais, do Triássico Médio da Alemanha (Ezcurra, 2016). Este registro representa atualmente o mais conhecido membro do grupo do

Figura 6. Crânios de Archosauriformes, ilustrando parte de sua plasticidade morfológica. A. Crânio em vista lateral direita do proterossuquídeo *Proterosuchus fergusi*. B. Crânio em vista lateral direita de *Euparkeria capensis*. C. Reconstrução de *Proterosuchus* em vida (arte de Márcio Castro). D. Crânio em vista lateral direita do eritrossuquídeo *Erythrosuchus africanus*. E. Crânio em vista dorsal de *Proterochampsia nodosa*. Fotos de Felipe Pinheiro

Triássico Médio (Schoch & Sues, 2014). *Doswellia sixmilensis*, proveniente do Triássico Superior dos Estados Unidos, difere de *D. kaltenbachi* e algumas outras espécies conhecidas de *Doswellia* em seu maior tamanho, maior número de dentes e maior heterodontia. Além disso, possui algumas lâminas no centro cervical e a presença de pequenos espinhos em alguns osteodermos (Heckert et al., 2012).

Análises cladísticas inicialmente recuperavam *Archeopelta arborensis*, *Doswellia* e *Tarjadia ruthea* dentro de Doswelliidae (Desojo et al., 2011). Atualmente, após descobertas de novos materiais atribuídos a *Tarjadia*, as análises filogenéticas recuperaram *Tarjadia* e *Archeopelta* dentro de um clado chamado Erpetosuchidae (Ezcurra et al., 2017).

Entre os arcossauriformes não-arcossauros, osteodermos são comumente relatados nos Doswelliidae e Proterochampsidae (Sues et al., 2013, Trotteyn et al., 2013). Doswelliídeos e proterochampsídeos são recuperados atualmente como mais estreitamente relacionados uns com os outros do que com outros arcossauromorfos, formando o grande clado Proterochampsia, de formas semiaquáticas a aquáticas que incluem o gênero bizarro *Vancleavea*. (Ezcurra, 2016). *Vancleavea campi* Long & Murry, 1995 se destaca como um dos mais bizarros arcossauriformes registrados até o momento (Nesbitt et al., 2009). Sua morfologia é incomparável dentro de Reptilia, apresentando quatro tipos únicos de osteodermos que cobrem todo o corpo, um crânio curto e altamente ossificado, membros relativamente pequenos e características morfológicas consistentes com um estilo de vida aquático (Nesbitt, 2011).

Um modo de vida semiaquático também é sugerido para membros de Proterochampsidae (Romer, 1971) juntamente com *Vancleavea* (Nesbitt et al., 2009). Consequentemente, se doswelliídeos, proterochampsídeos e *Vancleavea* apresentam um modo de vida aquático, hipóteses filogenéticas atuais sugerem que esses hábitos foram adquiridos independentemente pelo menos três vezes durante a evolução dos arcossauriformes não-arcossauros (Desojo et al., 2011). No entanto, análises mais detalhadas devem ser realizadas a fim de avaliar com mais confiança o modo de vida de Doswelliidae.

Archosauria Cope, 1869-1870

O clado Archosauria (*archeo* = antigo + *saurus* = lagarto) corresponde à união da linhagem

que, posteriormente, daria origem aos crocodilos (Pseudosuchia) com a que originou as aves (Ornithodira), assim como todos os descendentes do ancestral comum entre estes dois grupos (Benton, 1988, Schultz, 2009). Nos arcossauros, a variação das posturas dos membros atingiu o máximo de sua expressão, chegando a formas bípedes representadas por dinossauros (e.g. *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970), e formas aladas, como pterossauros e aves.

Este clado foi um dos grupos mais bem-sucedidos de tetrápodes terrestres durante o Mesozoico (Gauthier, 1986) e é particularmente relevante nos ecossistemas terrestres desta época e na fauna atual, considerando que as aves representam a maior parte da biodiversidade contemporânea de tetrápodes.

A linhagem dos crocodilos (Pseudosuchia) inclui fitossauros, aetossauros e rauissúquios, enquanto a linhagem dos dinossauros inclui pterossauros e os próprios dinossauros, incluindo as aves (Gauthier & Padian, 1985, Gauthier, 1986, Benton, 1988).

Durante o período Triássico, os arcossauros irradiaram uma variedade diversa de tamanhos de corpo, ecologias e morfologias. A classificação tradicional de Archosauria diz respeito principalmente à subdivisão de acordo com classificações adaptativas ou locomotoras. As articulações do tornozelo aviano e crocodiliano diferem consideravelmente na estrutura e na função. A articulação do tornozeloaviano é uma dobradiça côncavo-convexa simples, desenvolvida no tarso, enquanto a articulação do tornozelo de crocodilos é intensificada, com a superfície articular passando entre o tarsal proximal, o astrágalo e o calcâneo (Serenó & Arcucci, 1990).

A evolução da locomoção em Archosauria é um tema muito estudado na paleontologia de vertebrados devido aos variados tipos adaptativos desenvolvidos durante o Mesozoico pelas diferentes linhagens desta subclasse (Charig, 1972, Bonaparte, 1984). A evolução de diferentes morfologias nos ossos dos membros permitiu a adaptação do grupo a hábitos locomotores específicos. Cada nova característica poderia comportar novas funcionalidades, levando as espécies a ocupar novos nichos ou tornando-as mais ou menos aptas a competir pelo espaço já ocupado (Liparini, 2011). Contudo, tais inovações evolutivas sempre estiveram fortemente relacionadas às barreiras físicas ambientais e à história filogenética de cada grupo.

***Pseudosuchia* von Zittel, 1887-1890**

Este clado foi taxonomicamente e morfologicamente a linhagem mais diversa de arcossauros durante o período Triássico (Brusatte et al., 2008). O registro fóssil de *Pseudosuchia* é restrito aos membros de “*Rauisuchia*” durante o Triássico Inferior e Médio (Butler et al., 2011, Nesbitt et al., 2011) e, apenas no Triássico Superior, acetossauros, crocodilomorfos e ornitossuquídeos aparecem no registro fóssil (Baczko & Ezcurra, 2013).

“*Rauisuchia*” Huene, 1942

O termo “*Rauisuchia*” é tradicionalmente utilizado em referência a animais normalmente de médio a grande porte (comprimento total estimado de até 10 metros), carnívoros, com crânios relativamente grandes (que são semelhantes em forma geral e proporções aos crânios de alguns dinossauros terópodes), dentes recurvados e serrilhados e membros alongados (Bonaparte, 1981, Chatterjee, 1985, França et al., 2011, Nesbitt et al., 2013). Huene (1942) propôs o termo *Rauisuchidae* para materiais desarticulados e fragmentados dos espécimes *Rauisuchus tiradentes* e *Prestosuchus chiniquensis* do Triássico do Brasil (Nesbitt, 2011, Nesbitt et al., 2013, Lautenschlager & Rauhut, 2015). Este grupo é tradicionalmente composto por táxons que possuem uma variedade de planos corporais e ecomorfótipos, de predadores quadrúpedes de grande tamanho (e.g. *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1942, *Saurosuchus galilei* Reig, 1959, *Fasolasuchus tenax* Bonaparte, 1981) a pequenas formas cursoriais e bípedes (e.g. *Shuvosaurus inexpectatus* Chatterjee, 1993, *Effigia okeeffeae* Nesbitt & Norell, 2006) (Lacerda, 2012).

Com o fêmur mais longo do que a tíbia e planígrados nos membros posteriores, eles eram os maiores carnívoros do Triássico Médio e Superior, abrangendo cerca de 20 Ma (Bonaparte, 1984). *Saurosuchus galilei* e *Prestosuchus chiniquensis* atingiram tamanhos consideravelmente maiores do que outros tetrápodes carnívoros em seu ambiente (e.g. *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963, *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970) e provavelmente foram predadores de topo nestas faunas do Triássico (Nesbitt, 2011, Nesbitt et al., 2013). Entre os maiores rauissúquios conhecidos destaca-se *Fasolasuchus tenax*, que pode ter atingido um comprimento total de corpo entre 8 e 10 metros (Nesbitt et al., 2013). A versatilidade dos rauissuquídeos na exploração de seu nicho ecológico é de extrema importância para

a história evolutiva das comunidades tetrápodes terrestres do Triássico, pois conseguiram superar uma mudança brusca nas presas de que se alimentavam (Bonaparte, 1984).

Não existe um consenso atual sobre a definição taxonômica de “*Rauisuchia*”. Entre as hipóteses propostas, alguns autores consideraram este táxon como monofilético (Brusatte et al., 2010, França, Ferigolo & Langer, 2011) ou parafilético (Weinbaum & Hungerbühler, 2007, Gauthier et al., 2011, Nesbitt, 2011, Butler et al., 2011). Isso deve-se ao registro pouco informativo: apesar de sua frequência relativa nas faunas fósseis do Triássico, apenas cerca de dez destes registros de rauissuquídeos são baseados em restos informativos cranianos e pós-cranianos (França et al., 2011).

No Brasil, todos os táxons de “*Rauisuchia*” são encontrados na Supersequência Santa Maria, do Estado do Rio Grande do Sul (Zerfass et al., 2003, Horn et al., 2014). Entre eles, *Rauisuchus tiradentes* Huene, 1942 (*Rauisuchidae*), *Prestosuchus chiniquensis* Huene, 1938, *Prestosuchus loricatus* Huene, 1938, *Decuriasuchus quartacolonía* França et al., 2011 e *Procerosuchus celer* Huene, 1938 (Nesbitt et al., 2013).

Entre os representantes mais expressivos de “*Rauisuchia*”, destaca-se *Prestosuchus chiniquensis* e *Decuriasuchus quartacolonía* (Fig. 7). França et al. (2011) descreveu *Decuriasuchus* em uma descoberta de nove indivíduos associados, dos quais três preservam crânios praticamente completos. Esta associação de espécimes pode corresponder a uma agregação natural durante a vida, um registro único para o grupo e raro para os arcossauros basais em geral.

Aspectos biomecânicos e morfofuncionais do esqueleto apendicular de *Prestosuchus chiniquensis* indicam uma postura mesógrada/ortógrada, em que o animal atingiria uma postura bípede e ortógrada para estratégia de caça por emboscada, na qual atuaria repentinamente quando a presa se aproximasse (Liparini, 2011). Esse estudo ainda sugere que este arcossauro não apresentava especializações morfológicas para alta velocidade (com massa corporal em torno de 400 kg) e atingia uma velocidade máxima estimada igual a 40 km/h.

***Ornithosuchidae* Huene, 1908**

Os ornitossúquios são um clado de Archosauria (*Pseudosuchia*) atualmente restritos ao Triássico Superior da América do Sul e Europa, indicando uma ampla distribuição paleolatitudinal (Baczko

& Ezcurra, 2013, Baczko & Ezcurra, 2016). Eram arcossauros terrestres, quadrúpedes e carnívoros, com tamanhos variando entre 2 e 4 metros (Baczko et al., 2014).

Descobertas de novos pseudossúquios no Triássico da Argentina aumentaram o conteúdo taxonômico do clado, com a adição de *Riojasuchus tenuisiceps* Bonaparte, 1967, representado por quatro espécimes (compostos por esqueletos parciais) (Fig. 7) e *Venaticosuchus rusconii* Bonaparte, 1970 (composto por elementos cranianos e pós-cranianos), ambos provenientes da Bacia de Ischigualasto (Brusatte et al., 2010, Baczko & Ezcurra, 2013, Baczko & Desojo, 2016). Outro representante deste grupo é *Ornithosuchus longidens* Huxley, 1877, do Triássico Superior da Escócia, conhecido a partir de onze espécimes em diferentes estágios ontogenéticos (Baczko & Ezcurra, 2013, Ezcurra, 2016).

O primeiro ornitosuquídeo dos sedimentos do Triássico Superior do Brasil, *Dynamosuchus collisensis* descrito recentemente por Müller et al., 2020, foi recuperado como o táxon-irmão da forma argentina *Venaticosuchus rusconii*. O material é representado por um esqueleto parcial e foi coletado no afloramento “Sítio Janner” (Carniano, Formação Santa Maria). Essa descoberta revelou novas implicações paleoecológicas para esta localidade, onde, até então, o registro de animais estritamente carnívoros era representado apenas por cinodontes (Müller et al., 2020).

Estes arcossauros destacam-se por características morfológicas peculiares, como as pré-maxilas orientadas ventralmente. Também apresentam uma morfologia única nos elementos tarsais, que consiste em uma configuração diferenciada entre os elementos do astrágalo e calcâneo (Baczko & Desojo, 2016). Ornitosuchidae é um dos mais desconhecidos grupos de Pseudosuchia, restringindo informações sobre sua diversidade, anatomia e afinidades filogenéticas (Sereno, 1991, Nesbitt, 2011, Baczko & Ezcurra, 2013, Baczko et al., 2014). A má preservação de alguns espécimes e, possivelmente, a má amostragem em algumas localidades contribuem para este conhecimento deficiente sobre a anatomia destes pseudossúquios. Baczko & Desojo (2016) realizaram a primeira reconstrução digital do encéfalo de *Riojasuchus tenuisiceps*, fornecendo importantes dados paleoneurológicos para o clado.

Erpetosuchidae Watson, 1917

Erpetosuchidae é atualmente recuperado como

um clado na base de Suchia que, por sua vez, também inclui Ornithosuchidae e Aetosauria. A posição de Ornithosuchidae como grupo-irmão de Erpetosuchidae preenche parcialmente uma das mais longas linhagens fantasmas na filogenia inicial de Pseudosuchia (Nesbitt, 2011, Ezcurra, 2016, Ezcurra et al., 2017).

Análises filogenéticas recentes recuperam *Tarjadia* dentro de Erpetosuchidae, intimamente relacionado com seus representantes *Erpetosuchus granti* Newton, 1894, da Europa e América do Norte, *Parringtonia gracilis* da Tanzânia, *Dyoplax arenaceus* da Europa, em conjunto com a reinterpretação de *Archeopelta*, originalmente identificado como um doswelliídeo (Ezcurra et al., 2017). *Erpetosuchus granti* tem sido frequentemente sugerido como estando intimamente relacionado com Crocodylomorpha (Walker, 1968), talvez formando o táxon-irmão deste clado (Brusatte et al., 2010, Nesbitt & Butler, 2012).

Recentemente, a descrição e análise filogenética de um novo material atribuído a Erpetosuchidae do Triássico Médio-Superior do Brasil, *Pagosvenator candelariensis* Lacerda et al., 2018 resultou na possibilidade deste grupo sendo um possível grupo-irmão de Ornithosuchidae (Nesbitt & Butler, 2012, Lacerda et al., 2018). A ausência quase completa de elementos pós-cranianos impede uma comparação mais direta entre *Pagosvenator* e os demais Pseudosuchia.

Aetosauria Lydekker, 1889

Os representantes de Aetosauria são animais quadrúpedes encouraçados, restritos ao Triássico Superior e adaptados a diferentes tipos de dietas, incluindo herbívoros e possíveis necrófagos (Lucas et al., 1998, Desojo et al., 2012). Com distribuição na Europa, Índia, África e América do Sul e do Norte (Heckert & Lucas, 2000, Desojo et al., 2012), atualmente são conhecidos 22 gêneros e 26 espécies de 1 a 6 metros de comprimento e com uma massa corporal de menos de 10 a mais de 500 kg (Desojo et al., 2013). Análises filogenéticas recentes consideram este grupo monofilético, posicionado próximo a base da linhagem dos crocodilos (Parker, 2007, Butler et al., 2014, Parker, 2018).

Os aetossauros são caracterizados por um pequeno crânio com um rostro cônico, uma cauda longa e uma extensa armadura dérmica ornamentada, consistindo em osteodermos dorsais, laterais e, em alguns casos, ventrais e apendiculares (Lucas,

2000, Desojo et al., 2003, Desojo et al., 2013).

A preservação de crânios e esqueletos articulados é rara para o grupo. Por esse motivo os osteodermos são frequentemente utilizados na diagnose de vários níveis taxonômicos, incluindo espécies, sendo a base para estudos filogenéticos do grupo (Heckert et al., 2017, Parker, 2018). O crânio e a dentição variam entre os táxons e há evidências crescentes de que pelo menos alguns aetossauros dependiam de invertebrados ou pequenos vertebrados como fonte de alimento (Desojo et al., 2013).

Os aetossauros mais antigos conhecidos são provenientes de depósitos fluviais do Triássico Superior na América do Sul: *Aetobarbakinoides brasiliensis* Desojo et al., 2012 (elementos pós-cranianos e osteodermos) e *Aetosauroides scagliai* Casamiquela, 1960 (crânio, elementos pós-cranianos e osteodermos), da Supersequência Santa Maria (Fig. 7) (Desojo & Ezcurra, 2011). Entre os depósitos sul-americanos, destacam-se ainda *Neoaetosauroides engaeus* Bonaparte, 1971 (Formação Los Colorados, Argentina), *Polesinesuchus aurelioi* Roberto-da-Silva et al., 2014 (Supersequência Santa Maria) e *Chilenosuchus forttae* Casamiquela, 1980 (Desojo, 2003, Roberto-da-Silva et al., 2014, Desojo et al., 2013, Taborda et al., 2015).

Ao contrário de muitos vertebrados do Triássico Superior, os aetossauros foram um grupo amplamente distribuído geograficamente e muitas vezes abundante localmente (Lucas et al., 1998).

***Phytosauria* Meyer, 1861**

Com formas carnívoras e longos focinheiros, as proporções do corpo e a morfologia superficial do crânio deste grupo assemelha-se fortemente aos crocodilos modernos, sendo os fitossauros considerados como seus equivalentes ecológicos no registro fóssil do Triássico Superior, ocu-

pando o nicho de predadores semiaquáticos de tamanhos moderados a grandes (Hungerbühler, 2000, Stocker & Butler, 2013). Ricos em espécies, mas morfológicamente conservativos, os fitossauros representam um importante componente das comunidades de tetrápodes fósseis em depósitos triássicos tardios da América do Norte, Europa, África e Índia (e.g. *Wannia scurriensis*, *Parasuchus*, “*Zanclodon*” *arenaceus*, *Redondasaurus*) (Hungerbühler, 2000, Ezcurra, 2016, Kammerer et al., 2016, Stocker et al., 2017).

Ao contrário dos demais grupos de Pseudosuchia, os fitossauros possuíam narinas elevadas em uma protuberância próxima às órbitas, devido à aparência longirostra resultante do enorme alongamento das pré-maxilas (Romer, 1946, Benton & Clark, 1988).

Análises filogenéticas recentes de Archosauromorpha (Nesbitt, 2011, Ezcurra, 2016) recuperaram Phytosauria dentro de Archosauria e como o grupo-irmão de todos os outros Pseudosuchia. Porém, mais estudos são necessários para confirmar essa hipótese filogenética devido à longa linhagem fantasma na base de Phytosauria.

Devido à sua distribuição quase cosmopolita, morfologia reconhecível, duração limitada no regis-

Figura 7. Crânios de alguns representantes de Archosauria em vista lateral direita. A. O rauissúquio *Prestosuchus chiniquensis* (UFRGS-PV-0156-T) (Roberto-da-Silva et al., 2016). B. O ornitossuquídeo *Riojasuchus tenuisiceps* (PVL 3827) (Baczko & Ezcurra, 2013). C. O ornitossuquídeo *Dinamosuchus collisensis* em reconstrução artística de Márcio Castro. D. O aetossauro *Aetosauroides scagliai* (UFMS 11505) (Brust et al., 2018). E. O rauissúquio *Decuriasuchus quartacolonía* (França et al., 2011)

tro fóssil e diversidade, os fitossauros têm sido usados como índices para correlação bioestratigráfica e biocronológica praticamente desde sua primeira descoberta (Stocker & Butler, 2013).

O registro de fitossauros na América do Sul é restrito a um espécime proveniente da localidade Cerro Botucaraí, próximo à cidade de Candelária, no Rio Grande do Sul. O material é composto de um fragmento de rostro com cerca de 87 milímetro de comprimento (Kischlat & Lucas, 2003). Essa é a primeira evidência conclusiva de um fitossauro na América do Sul.

Atualmente, mais de trinta espécies são reconhecidas e novos espécimes continuam a ser analisados, alguns representando novos táxons (Sotker, 2013). Porém, a compreensão da evolução de Phytosauria está longe de ser completa. Com a reavaliação de espécimes bem conhecidos, descrições morfológicas rigorosas e hipóteses filogenéticas comparativas e robustas os estudos deste grupo podem abordar questões palaeobiológicas mais abrangentes.

Ornithodira Gauthier, 1986

Também conhecido como Avemetatarsalia (Benton, 1999), este grupo inclui todos os arcossauros filogeneticamente mais relacionados aos dinossauros do que aos crocodilos, incluindo uma grande variedade de dinossauros basais, dinossauriformes e pterossauros (e.g. *Dimorphodon macronyx* Buckland, 1829, *Lagerpeton chanarensis* Romer, 1971, *Marasuchus lilloensis* Romer, 1971, *Lewisuchus admixtus* Romer, 1972, *Silesaurus opolensis* Dzik, 2003, *Heterodontosaurus tucki* Crompton & Charig, 1962, *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963) (Ezcurra, 2016).

Esses grupos são encontrados em todos os continentes, sendo os dinossauros mais antigos registrados para a Sequência Ischigualasto da Argentina e a Sequência Candelária do Brasil (Zerfass et al., 2003, Currie et al., 2009, Horn et al., 2014). Os representantes argentinos incluem *Herrerasaurus ischigualastensis* Reig, 1963; *Sanjuansaurus gordilloi* Alcober & Martínez, 2010; *Eoraptor lunensis* Sereno et al., 1993, *Panphagia protos* Martínez & Alcober, 2009; *Chromogisaurus novasi* Ezcurra, 2010; *Eodromaeus murphi* Martínez et al., 2011 e *Pisanosaurus mertii* Casamiquela, 1967. (Bonaparte, 1976, Novas, 1993, Sereno, 1993, Sereno & Novas, 1993).

No Brasil, os depósitos triássicos apresentam uma ampla diversidade de registros, sendo os

Ornithodira representados por táxons do Carniano, como o herrerasaurídeo *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970, os sauropodomorfos *Saturnalia tupiniquim* Langer et al., 1999, *Pampadromaeus barberenai* Cabreira et al., 2011, *Buriolestes shultzi* Cabreira et al. (2016) (Fig. 8A-C) e *Bagualosaurus agudoensis* Pretto et al. (2015), além do lagerpetídeo *Ixalerpeton polesinensis* Cabreira et al. (2016); e do Noriano, como *Guaibasaurus candelariensis* Bonaparte et al., 1999, *Unaysaurus tolentinoi* Leal et al., 2000, *Macrocollum itaquii* Müller et al. (2018) e o silesaurídeo *Sacisaurus agudoensis* Langer & Ferigolo, 2006. Os primeiros dinossauros eram formas relativamente pequenas, com longos e graciosos membros posteriores, em uma morfologia herdada de dinossauros não dinossauros, tais como o lagerpetídeo *Ixalerpeton polesinensis* (Pretto et al., 2015, Cabreira et al., 2016). Novas descobertas aumentaram o conhecimento sobre a diversificação inicial dos sauropodomorfos. O dinossauro *Bagualosaurus agudoensis* Pretto et al., 2018 consiste em um esqueleto semi-articulado e o dinossauro *Macrocollum itaquii* Müller et al., 2018, foi descrito como o mais antigo sauropodomorfo conhecido com o pescoço tão alongado, ambos pertencentes ao Triássico Superior (Sequência Candelária). *Gnathovorax cabreirai* descrito por Pacheco et al., 2019 é composto por um esqueleto articulado completo e bem preservado, encontrado em associação com restos de rincossauros e cinodontes em uma localidade chamada “Sítio Marchezan”, na cidade de São João do Polêsine, Rio Grande do Sul (Formação Santa Maria). Devido à boa preservação, o espécime fornece pistas sobre a ecomorfologia dos primeiros dinossauros carnívoros. Análises dentárias indicam que estes representantes herrerasaurídeos ocupavam uma área específica no morfoespaço dos dinossauros faunívoros, que se sobrepõem parcialmente à área ocupada pelos terópodes pós-Carnianos. Isso indica que os dinossauros herrerasaurídeos precederam o espaço ecológico que mais tarde seria ocupado por terópodes de grande a médio porte (Pacheco et al., 2019) (Fig. 8B). A linhagem dos dinossauros só se tornou dominante durante o Jurássico, cerca de 35 Ma após a origem de Dinosauria.

O clado Aphanosauria, atualmente composto por *Téleocrater rhadinus* Nesbitt et al., 2017, *Yarasuchus deccanensis* Sen, 2005, *Dongusuchus efremovi* Sennikov, 1988 e *Spondylosoma absconditum* Huene, 1942 é considerado grupo-irmão de Ornithodira (Nesbitt et al., 2017). Neste grupo, o registro brasileiro *Spondylosoma absconditum* (Triássico Médio) é baseado em

um material bem preservado, mas fragmentário, que inclui um dente, sete vértebras e alguns elementos de cintura e membros incompletos da localidade de Chiniquá, a oeste da cidade de Santa Maria (Rio Grande do Sul) (Galton, 2000). Assim como os primeiros representantes de Pseudosuchia, este grupo foi bastante difundido em todo o Pangeia durante o Triássico Médio (Nesbitt et al., 2017). O registro de Pterosauria surge em depósitos do Triássico, com a maioria dos registros expressivos no Noriano da Europa (Dalla Vecchia, 2003, 2009) como, por exemplo, *Eudimorphodon ranzii* Zambelli, 1973, o primeiro pterossauro triássico descrito e composto por um esqueleto articulado e quase completo, *Preondactylus buffarinii* Wild, 1984 e *Peteinosaurus zambellii* Wild, 1978 (Dalla Vecchia, 2003, 2009). Alguns espécimes referidos a *Eudimorphodon* foram revisados e, atualmente, representam novos táxons: *Arcticodactylus cromptonellus*, *Austriadraco dallavecchiai* e *Bergamodactylus wildi* (Kellner, 2015). Dalla Vecchia (2018) questiona a validade de *B. wildi*, considerando esta espécie como sinônimo de *Carniadactylus rosenfeldi* Dalla Vecchia, 1995. Este grupo apresenta registros controversos para o Triássico do Brasil. Um táxon pertencente ao Triássico Superior do Rio Grande do Sul foi referenciado a Pterosauria: *Faxinalipterus minima* Bonaparte et al., 2010, composto de materiais fragmentários de fêmur, tíbia e fíbula, descrito inicialmente como o mais basal e mais antigo pterossauro conhecido (Bonaparte et al., 2010), embora sua atribuição ao grupo seja contestável (Soares et al., 2013, Dalla Vecchia, 2014).

Extinção Permo-Triássica e sua influência na radiação adaptativa dos arcossauros

Os ecossistemas atuais foram modelados, dentre outros fatores, por uma sucessão de eventos catastróficos naturais. Esses eventos, as extinções em massa, foram os fatores de maior escala a afetar a biodiversidade da Terra. As extinções em massa são marcadas pela reestruturação fundamental dos ecossistemas mari-

nhos e terrestres e refletem momentos complexos, com a interação entre mudança ambiental, extinção e recuperação (Burgess, 2014). As extinções em massa impactaram profundamente a evolução da vida devido não apenas à diversidade taxonômica, mas também à remodelação dos ecossistemas e dos padrões biogeográficos (Button et al., 2017). Uma generalização comum é que as extinções em massa são seguidas por períodos de aumento do cosmopolitismo faunístico. Por exemplo, como consequência da extinção em massa Permo-Triássica, conhecida como o maior evento de extinção, as comunidades bióticas do Triássico Inferior são consideradas como “faunas de desastre”, sendo globalmente homogêneas e dominadas por um pequeno número de táxons amplamente distribuídos e abundantes (Ezcurra, 2016, Button, 2017).

Extinção Permo-Triássica

A extinção em massa registrada no final do Período Permiano (251 Ma) é conhecida como o maior evento de extinção da história geológica (Benton & Twitchett, 2003, Button, 2017). Estima-se que 75-90% da diversidade global de ambos os ambientes aquáticos e terrestres foram devastados e muitas linhagens desapareceram de forma conjunta dentro de um período de tempo estimado entre 100.000 e um milhão de anos (Erwin, 1994, Botha-Brink & Smith, 2006, Sahney & Benton, 2008). A maioria dos grupos marinhos dominantes do Paleozoico desapareceu, muitos representantes de corais tabulados e rugosos, braquiópodes, briozoários e equinodermos foram extintos (Erwin, 1994).

Figura 8. Crânios de alguns representantes de dinossauros basais em vista lateral direita. A. *Buriolestes schultzi* (Müller et al., 2018). B. *Gnathovorax cabreirai* (Pacheco et al., 2019). C. *Buriolestes schultzi* em reconstrução artística de Márcio Castro

Durante o Triássico, as faunas sobreviventes habitaram uma paisagem caracterizada pela redução maciça de plantas e por erosão do solo (Benton, 2016). Houve profunda perda de gêneros e famílias, além da simplificação dos ecossistemas, com a redução de animais marinhos, insetívoros, herbívoros médios e grandes carnívoros. Mesmo depois de 15 Ma de reconsolidação dos ecossistemas, alguns grupos taxonômicos aparentemente ainda estavam ausentes (Benton et al., 2004). Atualmente, acredita-se que este devastador evento foi causado por vulcanismo em larga escala na Sibéria (Rússia) e na Província Magmática do Atlântico Central (atual Oceano Atlântico Central), produzindo milhões de quilômetros cúbicos de lava, o que levou a grandes mudanças atmosféricas e ao colapso dos ecossistemas em todo o mundo (Benton, 2003, Jones et al., 2015, Benton, 2016, Ernst & Youbi, 2017). O evento teria causado um aquecimento global e os gases expulso durante a erupção (dióxido de enxofre, dióxido de carbono e metano), em altas concentrações, levaram a importantes reações em cadeia em ambientes marinhos (acidificação oceânica) e terrestres (atmosfera hipóxica) (Barnosky, 2011, Burgess & Bowring, 2015). Além disso, em erupções explosivas, os fluxos vulcanocásticos associados podem matar instantaneamente (Benton, 2016).

Este aquecimento global teve inúmeras consequências. O aumento da temperatura poderia ter chegado a mais de 40° C e, em terra, os gases vulcânicos não só causaram aquecimento, mas também chuva ácida (Benton, 2014, Bond & Grasby, 2017). Este nível de extinção, em que menos de uma em cada dez espécies sobreviveram, foi sem precedentes. Nenhuma outra extinção em massa, mesmo aquelas que vieram mais tarde no final do Triássico e no final do Cretáceo, quando os dinossauros não-avianos sucumbiram, atingiu esta magnitude (Benton, 2016).

Radiação Adaptativa de Archosauromorpha

Cerca de 30 Ma após o evento do final do Permiano, a diversidade da comunidade de tetrápodes terrestres já havia sido restaurada (Benton, 2003, Sahney & Benton, 2008). As linhagens de tetrápodes que sobreviveram incluem anfíbios Temnospondyli, Procolophonoidea, Dicynodontia, Therocephalia, Cynodontia e os arcossauromorfos, cuja recuperação ecológica no Triássico Inferior foi consideravelmente lenta (Benton et al., 2004). Nos

últimos anos, o conhecimento sobre a extinção do final do Permiano aumentou significativamente. Atualmente são reconhecidos três pulsos de extinção distintos que foram responsáveis pela extinção em massa dos tetrápodes durante o Permiano e no limite Permo-Triássico: a extinção de Olson, que se caracterizou pelo desaparecimento de dois terços dos vertebrados terrestres; um evento no final do Guadalupiano; e o evento no final do Permiano que devastou novamente vários grupos remanescentes (Sahney & Benton, 2008). O Triássico representa um momento importante na evolução da vida dos vertebrados em terra. Assistiu a uma série de eventos de rotatividade que resultaram em uma importante transição faunística das comunidades paleozoicas, dominadas por sinápsidos e pararrépteis, para faunas mais modernas, incluindo clados como crocodilomorfos, dinossauros, lepidossauros e tartarugas (Button, 2017). Análises recentes apontam para um modelo de diversificação entre os arcossauromorfos em resposta aos eventos da extinção em massa do Permo-Triássico. Este grupo teve sua origem provavelmente no Permiano com sua dispersão através do Pangeia (Ezcurra et al., 2014, Bernardi et al., 2015, Ezcurra & Butler, 2018). No entanto, a disparidade permaneceu reduzida e a baixa abundância de fósseis sugere que os arcossauromorfos continuaram sendo componentes muito menores dos ecossistemas terrestres do Permiano, ou que essa diversificação ocorreu em regiões geográficas ou ambientes que continuam sendo pouco amostrados (Ezcurra & Butler, 2018).

Com base em observações de sucessão ecológica após destruição de ecossistemas em escala local, espera-se que os grupos de reprodução rápida irradiar-se-ão veloz e oportunisticamente. Porém, são as plantas e animais que formam a base do ecossistema a longo prazo, especialmente aqueles que apresentam irradiação mais rápida. Em seguida, estes ecossistemas se reconstróem seguindo os sucessivos níveis tróficos da base para o topo – plantas menores, depois plantas maiores, depois herbívoros e depois carnívoros (Benton, 2016). No Olenekiano (~1 a 5 Ma após o evento P/T), os arcossauromorfos aparecem no registro fóssil já anatomicamente bem diversificados, (e.g. *Noteosuchus colletti*) com a origem ou irradiação inicial de importantes clados, apresentando formas semiaquáticas ou inteiramente aquáticas, como os tanistrofédeos, e herbívoros altamente especializados como rincossauros (Ezcurra, 2016).

O grande evento Permo-Triássico levou a uma

redução profunda de biodiversidade. Porém, os principais grupos sobreviventes diversificaram-se livremente devido ao desaparecimento de espécies ou linhagens inteiras, abrindo novas vagas no espaço ecológico (Schluter, 2000, Yoder et al., 2010). Assim, esse padrão geral sugere que a diversificação dos arcossauiromorfos foi uma resposta ao espaço ecológico vago após a extinção do final do Permiano (Ezcurra, 2016, Ezcurra & Butler, 2018).

O momento da radiação dos arcossauros recebeu atenção renovada com a recente descoberta de dinossauriformes do Triássico Médio. Essas descobertas também sugerem que a diversificação dos arcossauros estava intimamente relacionada à recuperação da extinção em massa do final do Permiano (Sidor et al., 2013). A evolução inicial dos arcossauiromorfos durante o Triássico é um excelente exemplo de radiação adaptativa no registro fóssil e contribuiu para remodelar os ecossistemas terrestres mesozoicos e levar ao domínio dos dinossauros (Brusatte et al., 2008, Nesbitt, 2011, Ezcurra, 2016).

Considerações Finais

A importância do Triássico na história da vida reside na magnitude do evento Permo-Triássico. De todos os períodos geológicos, este se destaca porque documenta a recuperação da maior de todas as extinções em massa. Esse crucial evento marcou a primeira estruturação das biotas atuais, como resultado da origem de linhagens evolutivas que dariam, posteriormente, origem aos principais componentes das faunas terrestres atuais. Após a crise permo-triássica, as paisagens do Triássico foram devastadas pela redução de florestas em ambientes terrestres, em conjunto com a perda de biodiversidade em mares rasos. Tais eventos certamente afetaram fortemente o potencial de recuperação dos principais grupos deste período.

O clado Archosauromorpha se diversificou substancialmente através do Triássico Médio e Superior (e.g. eritrossuquídeos, proterossuquídeos e arcossauros), dando origem aos dinossauros no Triássico Superior. Os processos de mudança de tamanho corporal e as diferentes morfologias dos arcossauiromorfos deram origem a um grupo sólido, que predominou durante todo Triássico, tornando-os abundantes e diversos após a extinção Permo-Triássica graças à ocupação de nichos antes ocupados por sinápsidos.

Archosauromorpha é um grupo chave para o entendimento da recuperação de fauna após a extinção Permo-Triássica; porém, alguns grupos, por mais que frequentes no registro fóssilífero, possuem dados pouco informativos. A maioria dos táxons ainda necessita ser mais bem compreendida por meio da coleta de novos espécimes para melhor documentar a diversidade destas formas no início de sua diversificação e evolução.

Agradecimentos

Por conceder acesso a coleções fósseis relevantes, agradecemos a Ana Maria Ribeiro da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul; Prof. José Francisco Flores do Museu Anchieta de Ciências Naturais (Escola Anchieta, Porto Alegre) e Tomaz Panceri Melo da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS, Porto Alegre); editores da Terrae Didática e revisores anônimos pelas sugestões que melhoraram a qualidade do presente artigo.

Referências

- Arcucci, A. B. (1990). Un nuevo Proterochampsianae (Reptilia Archosauriformes) de la fauna local de los Chañares (Triassico medio) La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 27, 365-378.
- Baczko, M. B., Ezcurra, M. D. (2016). Taxonomy of the archosaur Ornithosuchus: reassessing *Ornithosuchus woodwardi* Newton, 1894 and *Dasygnathoides longidens* (Huxley 1877). *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 106, 199-205. doi: 10.1017/S1755691016000104.
- Baczko, M. B., Desojo, J. B. (2016). Cranial anatomy and palaeoneurology of the archosaurs *Riojasuchus tenuisiceps* from the Los Colorados Formation, La Rioja, Argentina. *PLoS ONE*, 11, e0148575. doi: 10.1371/journal.pone.0148575.
- Baczko, M. B., Ezcurra M. D. (2013). Ornithosuchidae. In: Nesbitt SJ, Desojo JB, Irmis RB, eds. *Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin*. London: *Geological Society Special Publication*, 379, 187-202. doi: 10.1144/SP379.21.
- Barnoski, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L. et al. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471, 51-57. doi: 10.1038/nature09678.
- Benton, M. J. (1985). Classification and phylogeny of the diapsid reptiles. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 84, 97-164. doi: 10.1111/j.1096-3642.1985.tb01796.x.
- Benton, M. J., Clark J. M. (1988). Archosaur phylo-

- geny and the relationships of the Crocodylia. In: Benton M. J., ed. *The phylogeny and classification of the Tetrapods*. Volume 1. Amphibians, Reptiles, and Birds. Oxford: Clarendon Press, 295-338.
- Benton, M. J., Tverdokhlebov V. P., Surkov M. V. (2004). Ecosystem remodelling among vertebrates at the Permo-Triassic boundary in Russia. *Nature*, 432, 97-100. doi: 10.1038/nature02950.
- Benton, M. J., Twitchett, R. J. (2003). How to kill (almost) all life: The end-Permian extinction event. *Trends Ecol. Evol.*, 18, 358-365. doi: 10.1016/S0169-5347(03)00093-4.
- Benton, M. J. (1995). Diversification and Extinction in the History of Life. *Science*, 268, 52-58. doi: 10.1126/science.7701342.
- Benton, M. J. (2016). The Triassic. *Current Biology*, 26, R1214-R1218. doi: 10.1016/j.cub.2016.10.060.
- Bernardi, M., Klein H., Petti F. M., Ezcurra M. D. (2015). The Origin and Early Radiation of Archosauriforms: Integrating the Skeletal and Footprint Record. *PLoS ONE*, 10, e0128449. doi: 10.1371/journal.pone.0128449.
- Bittencourt, J. S. Kellner, A. W. A. (2009). The anatomy and phylogenetic position of the Triassic dinosaur *Staurikosaurus pricei* Colbert, 1970. *Zootaxa*, 2079, 1-56. doi: 10.5281/zenodo.187289.
- Bonaparte, J. F. (1981). Nota sobre una nueva fauna del Triásico Inferior del Sur de Mendoza, República Argentina, correspondiente a la zona de *Lystrosaurus* (Dicinodontia- Proterosuchia). *Congreso Latinoamericano de Paleontología*, 1, 277-288.
- Bonaparte, J. F. (1976). *Pisanosaurus mertii* Casimiquela and the origin of the Ornithischia. *Journal of Paleontology*, 50, 808-820.
- Bonaparte, J. F., Schultz C. L., & Soares M. B. (2010). Pterosauria from the Late Triassic of Southern Brazil. *Lecture Notes in Earth Sciences*, 132, 63-71. doi: 10.1007/978-3-642-10311-7_4.
- Bonaparte, J. F. (1984). Locomotion in rauisuchid thecodonts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 3, 210-218.
- Borsuk-Biaynicka, M., & Evans S. E. (2003). A basal archosauriform from the Early Triassic of Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48, 649-653.
- Botha-Brink, J., & Smith R. M. H. (2011). Osteohistology of the Triassic archosauromorphs *Prolacerta*, *Proterosuchus*, *Euparkeria*, and *Erythrosuchus* from the Karoo Basin of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31, 1238-1254. doi: 10.1080/02724634.2011.621797.
- Botha-Brink, J., & Smith R. M. H. (2006). Rapid vertebrate recuperation in the Karoo Basin of South Africa following the End-Permian extinction. *Journal of African Earth Sciences*, 45, 502-514. doi: 10.1016/j.jafrearsci.2006.04.006.
- Broom, R. (1925). On the South African Triassic rhynchocephaloid reptile, '*Eosuchus*' *colletti*, Watson. *Rec. Alb. Mus.* 3, 300-306.
- Brusatte, S. L., Benton M. J., Desojo J. B., Langer M. C. (2010). The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). *Journal of Systematic Palaeontology*, 8, 3-47. doi: 10.1080/14772010903537732.
- Brusatte, S. L., Benton M. J., Ruta M., Lloyd G. T. (2008). Superiority, competition, and opportunism in the evolutionary radiation of dinosaurs. *Science*, 321, 1485-1488. doi: 10.1126/science.1161833.
- Burgess, S. D., Muirhead, J. D., Bowring, S. A. (2017). Initial pulse of Siberian Traps sills as the trigger of the end-Permian mass extinction. *Nature Communications*, 8, 164. doi: 10.1038/s41467-017-00083-9.
- Burgess, S. D. (2014). High-precision timeline for Earth's most severe extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, 3316-3321. doi: 10.1073/pnas.1317692111.
- Burgess, S. D., Bowring S. A. (2015). High-precision geochronology confirms voluminous magmatism before, during, and after Earth's most severe extinction. *Science Advances*, 1, 7, e1500470. doi: 10.1126/sciadv.1500470.
- Butler, R. J., Sullivan, C., Ezcurra, M. D., Liu, J., Lecuona, A., & Sookias, R. B. (2014). New clade of enigmatic early archosaurs yields insights into early pseudosuchian phylogeny and the biogeography of the archosaur radiation. *BMC Evolutionary Biology* 14, 128. doi: 10.1186/1471-2148-14-128.
- Button, D., Lloyd G. T., Ezcurra M. D., & Butler R. J. (2017). Mass extinctions drove increased global faunal cosmopolitanism on the supercontinent Pangaea. *Nature Communications*, 8, 733. doi: 10.1038/s41467-017-00827-7.
- Cabreira, S. F., Kellner A. W. A., Dias-da-Silva S., Roberto-da-Silva L., Bronzati M., Marsola J. C. A., Müller R. T., & Bittencourt J. S. et al. (2016). A unique late triassic dinosauro-morph assemblage reveals dinosaur ancestral anatomy and diet. *Current biology*, 26, 22. doi: 10.1016/j.cub.2016.09.040.
- Charig, A. J. (1972). The evolution of the archosaur pelvis and hind limb: An explanation in functional terms. In: Joysey, K. A., & Kemp, T. S. (eds.). *Studies in Vertebrate Evolution*. 121-155. Edinburgh: Oliver & Boyd.
- Charig, A. J., & Sues, H-D. (1976). Proterosuchia. In: Kuhn O, editor. *Handbuch der Paläoherpertologie. Handbook of Palaeoherpertologie*. 11, 39.
- Chatterjee, S. (1974). A rhynchosaur from the Upper Triassic Maleri Formation of India. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, 267, 209-261.
- Chatterjee, S. (1980). The Evolution of rhynchosaurus. *Mém. Soc. Géol. France N. Sér.* 139, 57-65.
- Chatterjee, S. (1985). *Postosuchus*, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 309, 395-460. doi: 10.1098/rstb.1985.0092.
- Cruikshank, A. (1972). The proterosuchian thecodon-

- ts. In: Joysey KA, Kemp TS, editors. *Studies in Vertebrate Evolution*. Edinburgh, 89-119.
- Currie, B. S., Colombi C. E., Tabor N. J., Shipman T. C., & Montañez I. P. (2009). Stratigraphy and architecture of the Upper Triassic Ischigualasto Formation, Ischigualasto Provincial Park, San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 27, 74-87. doi: 10.1016/j.jsames.2008.10.004.
- Dalla Vecchia, F. M. (2003). New morphological observations on Triassic pterosaurs. In: Buffetaut E and Mazin J-M (Eds), *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*. *Geol. Soc. London, Spec. Publ.* 217, 23-43. doi: 10.1144/GSL.SP.2003.217.01.03.
- Dalla Vecchia, F. M. (2009). Anatomy and systematics of the pterosaur *Carniadactylus* gen. n. *rosenfeldi* (Dalla Vecchia, 1995). *Riv It Paleont Strat*, 115, 159-188. doi: 10.13130/2039-4942/6377.
- Dalla Vecchia, F. M. (2018). Comments on Triassic pterosaurs with a commentary on the “ontogenetic stages” of Kellner (2015) and the validity of *Bergamodactylus wildi*. *Riv. It. Paleontol. Strat.*, 124, 317-341. doi: 10.13130/2039-4942/10099.
- Da-Rosa, A. A. S., Piñeiro G., Dias-Da-Silva S., Cisneros J. C., Feltrin F. F., & Neto L. W. (2009). Bica São Tomé, um novo sítio fossilífero para o Triássico Inferior do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12, 67-76. doi: 10.4072/rbp.2009.1.06.
- Desojo, J. B. (2003). Redescription del aetosaurio *Chilenosuchus forttae* Casamiquela (Diapsida: Archosauria): presencia de Triassico continental en el norte de Chile. *Revista Geologica de Chile*, 30, 53-63. doi: 10.4067/S0716-02082003000100004.
- Desojo, J. B., Ezcurra M. D., Schultz C. L. (2011). An unusual new archosauriform from the Middle—Late Triassic of southern Brazil and the monophyly of Doswelliidae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161, 839-871. doi: 10.1111/j.1096-3642.2010.00655.x.
- Desojo, J. B., Ezcurra, M. D., Kischlat, E. E. (2012). A new aetosaur genus (Archosauria: Pseudosuchia) from the early Late Triassic of southern Brazil. *Zootaxa*, 3166, 1-33. doi: 10.11646/zootaxa.3166.1.1.
- Desojo, J. B., Heckert A. B., Martz J. W., Parker W. G., Schoch R. R., Small B. J., & Sulej T. (2013). Aetosauria: a clade of armoured pseudosuchians from the Upper Triassic continental beds. In: Nesbitt S. J., Desojo J. B., Irmis R. B., eds. *Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin*. London: *Geological Society*, 379, 203-239. doi: 10.1144/SP379.17.
- Desojo, J. B., M. D. Ezcurra. (2011). A reappraisal of the taxonomic status of *Aetosauroides* (Archosauria, Aetosauria) specimens from the Late Triassic of South America and their proposed synonymy with *Stagonolepis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31, 596-609. doi: 10.1080/02724634.2011.572936.
- Dias-Da-Silva, S. (1998). Novos achados de vertebrados fósseis na Formação Sanga do Cabral cotriasico da Bacia do Paraná. *Acta Geológica Leopoldensis*, 46-47, 101-108.
- Dias-Da-Silva, S., Da-Rosa A. A. S. (2011). Granja Palmeiras, a new fossiliferous site for the Lower Triassic of southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14, 157-168. doi: 10.4072/rbp.2011.2.04.
- Dilkes, D. W. (1998). The Early Triassic rhynchosaur *Mesosuchus browni* and the inter relationships of basal archosauromorph reptiles. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B*, 353, 501-541. doi: 10.1098/rstb.1998.0225.
- Dutuit, J. M. (1972). Decouverte d'un dinosaure ornithischien dans le Trias superieur de l'Atlas occidental marocain. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*. 275, 2841-2844.
- Ernst, R. E., Youbi, N. (2017). How Large Igneous Provinces affect global climate, sometimes cause mass extinctions, and represent natural markers in the geological record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 478, 30-52. doi: 10.1016/j.palaeo.2017.03.014.
- Erwin, D. H. (1994). The Perm-Triassic Extinction. *Nature*, 367. doi: 10.1038/367231a0.
- Ezcurra, M. D., Butler R. J., Gower D. J. (2013). “Proterosuchia”: the origin and early history of Archosauriformes. In: Nesbitt S. J., Desojo J. B., Irmis R. B., eds. *Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin*. London: *Geological Society*, 379, 9-33. doi: 10.1144/SP379.11.
- Ezcurra, M. D., Desojo J. B., Rauhut O. W. M. (2015). Redescription and phylogenetic relationships of the proterochampsid *Rhadinosuchus gracilis* (Diapsida: Archosauriformes) from the early Late Triassic of southern Brazil. *Ameghiniana*, 52, 391-417. doi: 10.5710/AMGH.28.04.2015.2867.
- Ezcurra, M. D., Montefeltro F., Butler R. J. (2016). The Early Evolution of Rhynchosaur. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3, 142. doi: 10.3389/fevo.2015.00142.
- Ezcurra, M. D. (2016). Can social and sexual selection explain the bizarre snout of proterosuchid archosauriforms? *Historical Biology*, 29, 348-358. doi: 10.1080/08912963.2016.1161033.
- Ezcurra, M. D. (2016). The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematic of proterosuchian archosauriforms. *PeerJ* 4, e1778. doi: 10.7717/peerj.1778.
- Ezcurra, M. D., Butler R. J. (2015). Taxonomy of the proterosuchid archosauriforms (Diapsida: Archosauromorpha) from the earliest Triassic of South Africa, and implications for the early archosauriform radiation. *Palaeontology*, 58, 141-170. doi: 10.1111/pala.12130.
- Ezcurra, M. D., Desojo J. B. (2016). Non-archosaurian archosauromorphs from Argentina. *Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de*

América del Sur. XXX *Jornadas Argentinas de Paleontología de vertebrados*, 6.

- Ezcurra, M. D., Scheyer T. M., Butler R. J. (2014). The origin and early evolution of Sauria: reassessing the Permian saurian fossil record and the timing of the crocodile-lizard divergence. *Plos One*, 9, e89165. doi: 10.1371/journal.pone.0089165.
- Ezcurra, M. D., Velozo P., Meneghel M., Piñeiro, G. (2015). Early archosauromorph remains from the Permo-Triassic Buena Vista Formation of north-eastern Uruguay. *PeerJ*, 3, e776. <https://doi.org/10.7717/peerj.776>.
- Flynn, J. J., Nesbitt S. J., Parrish J. M., Ranivoharimanana L., Wyss A. R. (2010). A new species of *Azendohsaurus* (Diapsida: Archosauromorpha) from the Triassic Isalo Group of southwestern Madagascar: cranium and mandible. *Palaeontology*, 53, 669-688. doi: 10.1111/j.1475-4983.2010.00954.x.
- Foth, C., Ezcurra M. D., Sookias R., Brusatte S. L., Butler R. J. (2016). Unappreciated diversification of stem archosaurs during the Middle Triassic predated the dominance of dinosaurs. *BMC Evol. Biol.* 16, 188. doi: 10.1186/s12862-016-0761-6.
- França, M. A. G., Ferigolo J., Langer M. C. (2011). Associated skeletons of a new middle Triassic "Rauisuchia" from Brazil. *The Science of Nature*, 98, 389-95. doi: 10.1007/s00114-011-0782-3.
- Gauthier, J. A., Padian K. (1985). Phylogenetic, functional, and aerodynamic analyses of the origin of birds and their flight. In *The Beginnings of Birds* (eds. M. K. Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl, P. Wellnhofer), 185-97.
- Gauthier, J. A., Kluge A. G., Rowe T. B. (1988). Amniote Phylogeny and the Importance of Fossils. *Cladistics*, 4, 105. doi: 10.1111/j.1096-0031.1988.tb00514.x.
- Gauthier, J. A. (1986). Saurischian monophyly and the origin of birds. *Mem. Calif. Acad. Sci.* 8, 1-55.
- Gould, S. J. (1994). The Evolution Life on Earth. *Scientific American*, 10.
- Gower, D. J. (2003). Osteology of the early archosau- rian reptile *Erythrosuchus africanus* Broom, 1905. *Annals of the South African Museum*, 110, 1-84.
- Gower, D. J., Sennikov A. G. (2000). Early archosaurs from Russia. In: Benton, M. J., Kurochkin, E. N., Shishkin, M. A. e Unwin, D. M. (eds) *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, 140-159.
- Gower, D. J., Sennikov A. G. (1997). *Sarmatosuchus* and the early history of the archosauria. *J. Vert. Paleontol.* 17, 60-73. doi: 10.1080/02724634.1997.10010954.
- Gower, D. J., Hancox P. J., Botha-Brink J., Sennikov A. G., & Butler R. J. (2014). A new species of *Garrainia* Ochev, 1958 (Diapsida: Archosauriformes: Erythrosuchidae) from the Early Triassic of South Africa. *PLoS ONE*, 9, e111154. doi: 10.1371/journal.pone.0111154.
- Heckert, A. B., Fraser N. C., Schneider V. P. (2017). A new species of *Coahomasuchus* (Archosauria, Actosauria) from the Upper Triassic Pekin Formation, Deep River Basin, North Carolina. *Journal of Paleontology*, 91, 162. doi: 10.1017/jpa.2016.130.
- Heckert, A. B., Lucas S. G. (2000). Taxonomy, phylogeny, biostratigraphy, biochronology, paleobio- geography, and evolution of the Late Triassic Actosauria (Archosauria: Crurotarsi). *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, 11-12, 1539-1587.
- Horn, B. L. D., Melo T. P., Schultz C. L., Philipp R. P., Kloss H. P., & Goldberg K. (2014). A new third-order sequence stratigraphic framework applied to the Triassic of the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil, based on structural, stratigraphic and paleontological data. *Journal of South American Earth Sciences*, 55, 123-132. doi: 10.1016/j.jsames.2014.07.007.
- Hsiou, A. S., Abdala F., Arcucci A. (2002). Novo Registro de Proterocampsídeo (Reptilia, Archosauriformes) do Triássico Medio-Superior do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 3, 48-55.
- Hungerbühler, A. (2000). Heterodonty in the European phytosaur *Nicrosaurus kapffi* and its implications for the taxonomic utility and functional morphology of phytosaur dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20, 31-48. doi: 10.1671/0272-4634(2000)020[0031:HITEPN]2.0.CO;2.
- Jaquier, V. P., Scheier T. M. (2017). Bone Histology of The Middle Triassic Long-Necked Reptiles *Tanystrpheus* and *Macrocnemus* (Archosauromorpha, Protorosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37, e1296456. doi: 10.1080/02724634.2017.1296456.
- Kammerer, C. F., Butler R. J., Bandyopadhyay S., Stocker M. R. (2015). Relationships of the Indian phytosaur *Parasuchus hislopi* Lydekker, 1885. *Papers in Palaeontology*, 2, 1-23. doi: 10.1002/spp2.1022.
- Kellner, A. W. A. (2015). Comments on Triassic pterosaurs with discussion about ontogeny and description of new taxa. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87, 669-689. doi: 10.1590/0001-3765201520150307.
- Kischlat, E. E. (2000). Tecodoncios: A Aurora dos Arcossaurios no Triássico. In: Holz, M, De Ros, L F. (Eds) *Paleontologia do Rio Grande do Sul*, Porto Alegre, Editora Ufrgs.
- Kubo, T., Benton M. J. (2009). Tetrapod postural shift estimated from Permian and Triassic trackways. *Palaeontology*, 52, 1029-1037. doi: 10.1111/j.1475-4983.2009.00897.x.
- Lacerda, M. B. (2012). Descrição e Estudo de Novos Espécimes de *Prestosuchus quiniquensis* (Archosauria, Rauisuchia) do Afloramento "Sanga Da Árvore", Município de São Pedro do Sul, Região de Xiniqua, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós Gra-

- duação em Geociências.
- Lacerda, M. B., França M. A. G., Schultz C. L. (2018). A new erpetosuchid (Pseudosuchia, Archosauria) from the Middle-Late Triassic of Southern Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1, 21.
- Langer, M. C. (2005). Studies on continental Late Triassic tetrapod biochronology. II. The Ischigualastian and a Carnian global correlation. *Journal of South American Earth Sciences*, 19, 219-239. doi: 10.1016/j.jsames.2005.04.002.
- Langer, M. C. (2003). The pelvic and hind limb anatomy of the stem sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Late Triassic, Brazil). *PaleoBios*, 23, 1-40.
- Langer, M. C., França M. A. G., Gabriel S. (2007). The pectoral girdle and forelimb anatomy of the stem-sauropodomorph *Saturnalia tupiniquim* (Upper Triassic, Brazil). *Special Papers in Palaeontology*, 77, 113-137.
- Langer, M. C., Lavina E. L. (2000). Os amniotas do Neopermiano e Eotriássico da Bacia do Paraná e “répteis mamaliformes”. In: Holz M, de Ros LF, eds. *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. Porto Alegre, 210-235.
- Langer, M. C., Schultz C. L. (2000). A new species of the Late Triassic rhynchosaur *Hyperodapedon* from the Santa Maria Formation of South Brazil. *Palaeontology*, 43, 633-652. doi: 10.1111/1475-4983.00143.
- Langer, M. C., Schultz, C. L. (1997). Further comments on the BrAzilian protorosaurs. In: Jornadas Argentinas de paleontologia de vertebrados, XIII, La Rioja, 1997, Resúmenes. Universidade Nacional de La Rioja.
- Liparini, A. (2011). Aspectos biomecânicos e morfofuncionais do esqueleto apendicular de *pestosuchus chiniquensis* (archosauria: Pseudosuchia) e suas implicações para a locomoção. Tese de doutorado Pós graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre.
- Lucas, S. G., Heckert A. B., Huber P. (1998). *Aetosaur* (archosauromorpha) from the upper triassic of the newark supergroup, eastern United states, and its biochronological significance. *Palaeontology*, 41, 1215-1230.
- Lucas, S. G. (2000). Pathological aetosaur armor from the Upper Triassic of Germany: Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B. *Geologie und Paläontologie*, 281, 1-6.
- Lucas, S. G. (2010). The Triassic timescale based on non-marine tetrapod biostratigraphy and biochronology. In: Lucas SG, ed. The Triassic Timescale. London: Special Publication. *Geological Society*, 334, 447-500. doi: 10.1144/SP334.15.
- Lucas, S. G., Spielmann J. A., Hunt A. P. (2013). A New Doswelliid Archosauromorph from the Upper Triassic of West Texas. The Triassic System. *New Mexico Museum of Natural History and Science*, 61.
- Martínez, R. N., Sereno P. C., Alcober O. A., Colombi C. E., Renne P. R., Montañez I. P., & Currie B. S. (2011). A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangea. *Science*, 331, 206-210. doi: 10.1126/science.1198467.
- Massare, J. A. (1987). Tooth morphology and prey preferences of Mesozoic marine reptiles. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7, 121-137. doi: 10.1080/02724634.1987.10011647.
- Mastrantonio, M. B. (2010). Descrição osteológica de materiais cranianos e pós-cranianos de *Prestosuchus chiniquensis* (Archosauria, Rauisuchia) do Mesotriássico do RS (Biozona de *Dinodontosaurus*, Formação Santa Maria) e considerações filogenéticas sobre os rauissúquios. Dissertação (Doutorado em Ciências), Porto Alegre, UFRGS.
- Montefeltro, F. C., Bittencourt J. S., Langer M. C., Schultz C. L. (2013). Postcranial anatomy of the hyperodapedontine rhynchosaur *Teyumbaita sulcognathus* (Azevedo & Schultz, 1987) from the Late Triassic of Southern Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33, 1:67-84. doi: 10.1080/02724634.2012.710285.
- Montefeltro, F. C., Langer M. C., Schultz C. L. (2010). Cranial anatomy of a new genus of Hyperodapedontine rhynchosaur (Diapsida, Archosauromorpha) from the Upper Triassic of Southern Brazil. *Earth and Environmental Sciences Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 101, 27-52. doi: 10.1017/S1755691010009060.
- Müller, R. T., Langer M. C., Dias-da-Silva S. (2018). An exceptionally preserved association of complete dinosaur skeletons reveals the oldest long-necked sauropodomorphs. *Biology Letters*, 14, 20180633. doi: 10.1098/rsbl.2018.0633.
- Müller, R. T., Baczko M. B., Desojo J. B., Nesbitt S. J. (2020). The first ornithosuchid from Brazil and its macroevolutionary and phylogenetic implications for Late Triassic faunas in Gondwana. *Acta Palaeontologica Polonica*, 65, 1. doi: 10.4202/app.00652.2019.
- Nesbitt, S. J., Butler R. J. (2012). Redescription of the archosaur *Parringtonia gracilis* from the Middle Triassic Manda beds of Tanzania, and the antiquity of Erpetosuchidae. *Geological Magazine*, 150, 225-238. doi: 10.1017/S0016756812000362.
- Nesbitt, S., Flynn J. J., Pritchard A. C., Michael J. (2015). Postcranial Osteology of *Azendohsaurus madagaskarensis* (Middle to Upper Triassic, Isalo Group, Madagascar) and its Systematic Position among stem Archosaur Reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 1-126. doi: 10.1206/amnb-899-00-1-126.1.
- Nesbitt, S. J. (2011). The Early Evolution of Archosaurs: Relationships and the Origin of Major Clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 352, 1-292. doi: 10.1206/352.1.
- Nesbitt, S. J., Brusatte S. L., Desojo J. B., Liparini A.,

- França M. A. G., Weinbaum J. C., & Gower D. J. 2013. Rauisuchia. In: Nesbitt S.J., Desojo J.B., Irmis R.B., eds. Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin. *London: Geological Society, Special Publication*, 379, 241-274. doi: 10.1144/SP379.1.
- Nesbitt, S. J., Irmis R. B. Parker W. G., Smith N. D., Turner A. H., Rowe T. (2009). Hindlimb osteology and distribution of basal dinosauiromorphs from the Late Triassic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 2. doi: 10.1671/039.029.0218.
- Novas, F. E. (1993). New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 400-423. doi: 10.1080/02724634.1994.10011523.
- Padian, K., Li C., Pchelnikova J. (2010). The trackmaker of *Apatopus*: early diversification of archosaurs stance and gait. *Palaentology*, 53, 175-189. doi: 10.1111/j.1475-4983.2009.00924.x.
- Parker, W. G. (2018). Redescription of *Calyptosuchus* (Stagonolepis) *wellesi* (Archosauria: Pseudosuchia: Actosauria) from the Late Triassic of the Southwestern United States with a discussion of genera in vertebrate paleontology. *PeerJ*, 6, e4291. doi: 10.7717/peerj.4291.
- Parrish, M. J. (1992). Phylogeny of the Erythrosuchiidae (Reptilia: Archosauriformes). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12, 93-102. doi: 10.1080/02724634.1992.10011434.
- Pinheiro, F. L., França M. A. G., Lacerda M. B., Butler R. J., Schultz C. L. (2016). An exceptional fossil skull from South America and the origins of the archosauriform radiation. *Scientific Reports*, 6, 22817. doi: 10.1038/srep22817.
- Ponce, D. A., Cerda I. A., Desojo J. B., Nesbitt S. (2017). The osteoderm microstructure in doswelliids and proterochampsids and its implications for palaeobiology of stem archosaurs. *Acta Palaeontol. Pol.* 62, 819-831. doi: 10.4202/app.00381.2017.
- Preto, F. A., Schultz C. L., Langer M. C. (2015). New dinosaur remains from the Late Triassic of southern Brazil (Candelária Sequence, *Hyperodapedon* Assemblage Zone). *Alcheringa: Na Australasian Journal of Palaeontology*, 39, 1-10. doi: 10.1080/03115518.2015.994114.
- Pritchard, A. C., Turner A. H., Nesbitt S. J., Irmis R. B., Smith N. D. (2015). Late Triassic Tanystropheids (Reptilia, Archosauriormorpha) From Northern New Mexico (Petrified Forest Member, Chinle Formation) and the Biogeography, Functional Morphology, and Evolution of Tanystropheidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35, e911186. doi: 10.1080/02724634.2014.911186.
- Raugust, T., Lacerda M., Schultz C. L. (2013). The first occurrence of *Chanaresuchus bonapartei* Romer 1971 (Archosauriformes, Proterochampsia) of the Middle Triassic of Brazil from the *Santacruzodon* Assemblage Zone, Santa Maria Formation (Paraná Basin). In: Nesbitt S.J., Desojo J.B., Irmis R.B., eds. Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin. *London: Geological Society, Special Publications*, 379, 303-318. doi: 10.1144/SP379.22.
- Rieppel, O. (1989). The hind limb of *Macrocnemus basani* (Nopcsa) (Reptilia Diapsida): Development and Functional Anatomy. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 9, 373-387. doi: 10.1080/02724634.1989.10011771.
- Roberto-Da-Silva, L., Desojo J. B., Cabreira S. F., Aires A. S. S., Müller R. T., Pacheco C. P., & Dias-Da-Silva S. (2014). A new actosaur from the Upper Triassic of the Santa Maria Formation, southern Brazil. *Zootaxa*, 3764, 240-278. http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3764.3.1.
- Roberto-Da-Silva, L., Franca, M. A. G., Cabreira S. (2016). On the presence of the subnarial foramen in *Prestosuchus chiniquensis* (Pseudosuchia: Loricata) with remarks on its phylogenetic distribution - *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 88, 1309-1323. doi: 10.1590/0001-3765201620150456.
- Romer, A. S. (1971). The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI: two new long-snouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. *Breviora*, 379, 1-22.
- Sahney, S., Benton M. J. (2008). Recovery from the most profound mass extinction of all time. *Proc Biol Sci*, 275, 759-765. doi: 10.1098/rspb.2007.1370.
- Sengupta, S., Ezcurra M. D., Bandyopadhyay S. (2017). A new horned and long necked herbivorous stem-archosaur from the Middle Triassic of India. *Scientific Reports*, 7, 8366. doi: 10.1038/s41598-017-08658-8.
- Sereno, P. C. (1991). Basal Archosaurs: Phylogenetic Relationships and Functional Implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11, 1-53. doi: 10.1080/02724634.1991.10011426.
- Sereno, P. C. (1993). The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 425-450. doi: 10.1080/02724634.1994.10011524.
- Sereno, P. C., Novas F. E. (1993). The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13, 451-476. doi: 10.1080/02724634.1994.10011525.
- Sereno, P. C., Arcucci A. (1990). The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 180, 21-52.
- Sidor, C. A., Vilhena D., Angielczyk K. D. (2013). Provincialization of terrestrial faunas following the end-Permian mass extinction. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 110, 8129-33. doi: 10.1073/pnas.1302323110.

- Sookias, R. B., Butler R. J. (2013). Euparkeriidae *Geological Society, London, Special Publications*, 379, 1. doi: 10.1144/SP379.6.
- Spielmann, J. A., Lucas S. G., Heckert A. B., Rinehart L. F., Hunt A. P. (2007). Taxonomy and biostratigraphy of the Late Triassic archosauromorph *Triophosaurus*. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 40, 231-240.
- Stocker, M. R., Butler R. J. (2013). Phytosauria. *Geological Society, London, Special Publications*, 379, 1. doi: 10.1144/SP379.5.
- Stocker, M. R., Zhao Li-Jun, Nesbitt S. (2017). A Short-Snouted, Middle Triassic Phytosaur and its Implications for the Morphological Evolution and Biogeography of Phytosauria. *Scientific Reports*, 7, 46028. doi: 10.1038/srep46028.
- Sues, H-D, Desojo J. B., Ezcurra M. D. (2013). Doswelliidae: a clade of unusual armoured archosauriforms from the Middle and Late Triassic. In: Nesbitt SJ, Desojo JB, Irmis RB, eds. Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin. *London: Geological Society*, 379, 49-58. <http://dx.doi.org/10.1144/SP379.13>.
- Taborda, J. R. A., Heckert A. B., Desojo J. B. (2015). Intraspecific variation in *Aetosauroides scagliai* Casamiquela (Archosauria: Aetosauria) from the Upper Triassic of Argentina and Brazil: an example of sexual dimorphism? *Ameghiniana*, 52, 173-187. doi: 10.5710/AMGH.05.01.2015.2824.
- Thulborn, R. A. (1973). Teeth of ornithischian dinosaurs from the Upper Jurassic of Portugal, with description of a hypsilophodontid (Phyllodon henkeli gen. et sp. nov.) from the Guimarota Lignite. *Memórias dos Serviços geológicos de Portugal*, 22, 89-134.
- Thulborn, R. A. (1974). A new heterodontosaurid dinosaur (Reptilia: Ornithischia) from the Upper Triassic Red Beds of Lesotho. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 55, 151-175.
- Trotteyn, M. J., Arcucci A. B., Raugust T. (2013). Proterochampsia: an endemic archosauriform clade from South America. In: Nesbitt SJ, Desojo JB, Irmis RB, eds. Anatomy, phylogeny and palaeobiology of early archosaurs and their kin. *London: Geological Society*, 379, 59-90. <http://dx.doi.org/10.1144/SP379.21>.
- Trotteyn, M. J., Haro J. A. (2011). The braincase of a specimen of Proterochampsia Reig (Archosauriformes: Proterochampsidae) from the Late Triassic of Argentina. *Palaontologische Zeitschrift*, 85, 1-17. doi: 10.1007/s12542-010-0068-7.
- Watson, D. M. S. (1912). *Eosuchuscolletti*, gen. et spec. nov. *Rec. Alb. Mus.* 2, 298-299.
- Weems, R. E. (1980). An unusual newly discovered archosaurs from the Upper Triassic of Virginia, USA. *Transactions of the American Philosophical Society*, 70, 1-53.
- Zerfass, H., Lavina E. L., Schultz C. L., Garcia A. J. V., Faccini U. F., Chemale F. (2003). Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, 161, 85-105. doi: 10.1016/S0037-0738(02)000397-4.