

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA ANIMAL)

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

**NOVOS REGISTROS DE SAUROPODA PARA A FORMAÇÃO
ITAPECURU (CRETÁCEO INFERIOR), BACIA DO PARNAÍBA,
NORDESTE DO BRASIL**

LAYS STHEFFÂNNY DE OLIVEIRA SILVA

Prof^a. Dra. TAISSA RODRIGUES MARQUES DA SILVA

VITÓRIA

2023

LAYS STHEFFÂNNY DE OLIVEIRA SILVA

**NOVOS REGISTROS DE SAUROPODA PARA A FORMAÇÃO
ITAPECURU (CRETÁCEO INFERIOR), BACIA DO PARNAÍBA,
NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do título de Mestra em Biologia Animal.

Orientadora: Prof^a. Dra. Taissa Rodrigues Marques da Silva

Coorientador: Prof. Dr. Manuel Alfredo Araujo Medeiros

VITÓRIA

2023

D278n DE OLIVEIRA SILVA, LAYS STHEFFANNY, 1993-
Novos registros de Sauropoda para a Formação
Itapecuru (Cretáceo Inferior), Bacia do Parnaíba, nordeste
do Brasil / LAYS STHEFFANNY DE OLIVEIRA SILVA.
- 2023.
82 f. : il.

Orientadora: Taissa Rodrigues Marques da Silva.
Coorientador: Manuel Alfredo Araujo Medeiros.
Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Universidade
Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e
Naturais.

1. Dinossauro. 2. Cretáceo. 3. Bacia do Parnaíba. 4.
Paleontologia. I. Marques da Silva, Taissa Rodrigues. II. Araujo
Medeiros, Manuel Alfredo. III. Universidade Federal do Espírito
Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. IV. Título.

CDU: 57

LAYS STHEFFÂNNY DE OLIVEIRA SILVA

**NOVOS REGISTROS DE SAUROPODA PARA A FORMAÇÃO
ITAPECURU (CRETÁCEO INFERIOR), BACIA DO PARNAÍBA,
NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo como requisito parcial para a obtenção do título de Mestra em Biologia Animal.

BANCA EXAMINADORA

Prof^a. Dra. Taissa Rodrigues Marques da Silva
Orientadora
UFES

Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci
Titular Externo 1
UnB

Prof. Dr. Carlos Roberto dos Anjos Candeiro
Titular Externo 2
UFG

Dr. Richard Santos Buchmann de Oliveira
Suplente Interno
UFES

02 de Maio de 2023

AGRADECIMENTOS

Este estudo foi financiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES), sem o fomento possibilitado pela instituição, este trabalho não seria possível.

Gostaria de agradecer imensamente à prof^a. Dra. Taissa Rodrigues Marques da Silva, que me deu a oportunidade e me encorajou a realizar o trabalho. Obrigada pela paciência e a orientação. És um ser humano e profissional admirável!

Também sou grata ao meu coorientador, prof. Dr. Manuel Alfredo Medeiros, pela supervisão e amizade. Agradeço a disponibilidade de tempo e amabilidade.

Não poderia esquecer dos meus tutores, prof. Dr. Rafael Lindoso e prof^a. Dra. Leonora Pires Costa, que deram ótimas contribuições durante a realização do trabalho. Além do prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci, que de bom grado me auxiliou nas identificações.

Agradeço à Dona Agostinha Pereira por todo suporte oferecido durante as idas ao Centro de Pesquisa em História Natural e Arqueologia do Maranhão (CPHNAMA).

Também gostaria de agradecer à Secretaria de Meio Ambiente e Recursos Hídricos (SEMMARH) do município de Coroatá e à Agência Nacional de Mineração (ANM) pelo suporte legal e logístico dos exemplares ao CPHNAMA.

Queria deixar registrado os meus sinceros agradecimentos à Coordenação e Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas - Biologia Animal (PPGBAN) pelo auxílio, organização e eficiência durante o longo período de pandemia.

RESUMO

Os saurópodes são um grupo bastante diversificado, com vasta distribuição biogeográfica e geocronológica. Entretanto, apenas ocorrências pontuais foram registradas no Nordeste brasileiro e em depósitos do Aptiano-Cenomaniano (Cretáceo). O presente trabalho relata novas ocorrências de saurópodes no Povoado de Santo Izídio (município de Coroatá, Maranhão), em afloramentos da Formação Itapecuru da Bacia do Parnaíba, permitindo revisar a fauna presente no estado do Maranhão. Os materiais apresentam valor diagnóstico limitado e consistem em fragmentos dissociados de tíbia, fíbula e centros vertebrais isolados de Neosauropoda indeterminado, duas vértebras caudais relacionadas a Rebbachisauridae e uma vértebra caudal identificada como Titanosauria. A identificação é baseada, principalmente, em características comparáveis com outros espécimes descritos na literatura e não em sinapomorfias, por isso foram descritos anatomicamente os elementos da cauda e tíbia dos principais grupos de neosaurópodes presentes, principalmente, durante o final do Eocretáceo e início do Neocretáceo na América do Sul. Com exceção da vértebra caudal identificada como Titanosauria por se apresentar fortemente procélica e possuir tecido esponjoso desenvolvido, as demais apresentam uma combinação de características amplamente distribuídas por grande parte dos Neosauropoda, inclusive titanossaurídeos basais e rebaquissaurídeos, tais como: condição anficélica, posição do arco neural na porção anterior das caudais proximais e ausência de tecido esponjoso. As vértebras relacionadas a Rebbachisauridae exibem centros caudais com formato de ampulheta e, em apenas um único exemplar, tênues cristas laterais. Embora os elementos ósseos não permitam identificação em nível de espécie, a idade dos depósitos e as características morfológicas apontadas na revisão e no presente trabalho, são congruentes com a presença de titanossauros basais e rebaquissaurídeos no nordeste do Brasil, tornando os depósitos da Formação Itapecuru uma das poucas regiões onde ambos os grupos estão representados em todo o norte da América do Sul durante o Albiano-Aptiano.

Palavras-chave: Saurópodes; Formação Itapecuru; Cretáceo; Rebbachisauridae; Titanosauria.

ABSTRACT

Sauropods are a very diverse group, with a wide biogeographical and geochronological distribution. However, only punctual occurrences were registered in Aptian-Cenomanian (Cretaceous) Northeastern Brazilian deposits. The present work reports a new occurrence of sauropods in the Povoado de Santo Izídio (municipality of Coroatá, Maranhão), in outcrops of the Itapecuru Formation of the Parnaíba Basin, allowing a review of the fauna present in the State of Maranhão. The material has limited diagnostic value and consists of dissociated fragments of tibia, fibula and vertebral centra from indeterminate Neosauropoda, two isolated caudal vertebrae related to Rebbachisauridae and one caudal vertebra identified as Titanosauria. The identification is mainly based on characteristics comparable with other specimens described in the literature and not on synapomorphies, which is why the elements of the tail and tibia of the main groups of neosauropods present, mainly, during the end of the Early Cretaceous and the beginning of the Late Cretaceous in South America. With the exception of the caudal vertebra identified as Titanosauria because it is strongly procoelic and has developed spongy tissue, the others show a combination of characteristics widely distributed in most of Neosauropoda, including basal titanosaurids and rebbachisaurids, such as: amphi-cellular condition, position of the neural arch in the anterior portion of the proximal caudals, and absence of spongy tissue. Caudal vertebrae related to Rebbachisauridae exhibit hourglass shape centra, and in only a single specimen, faint lateral ridges. Although the bone elements do not allow identification at the species level, the age of the deposits and the morphological characteristics identified in the review and in the present work are congruent with the presence of basal titanosaurs and rebbachisaurids in northeastern Brazil, making the Itapecuru Formation deposits one of the few regions where both groups are represented in all of northern South America during the Albian-Aptian.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 – VÉRTEBRA CAUDAL POSTERIOR DE <i>DIPLODOCUS</i>	12
FIGURA 2 – REPRESENTAÇÃO DE UMA VÉRTEBRA CAUDAL PROCÉLICA (A), OPISTOCÉLICA (B), ANFICÉLICA (C) E ANFIPLÁTICA (D)	13
FIGURA 3 – REPRESENTAÇÃO ESQUEMÁTICA DA TÍBIA DE <i>LAPLATASAUROS</i> ...	14
FIGURA 4 – FILOGENIA RESUMIDA DE NEOSAUROPODA	17
FIGURA 5 – VÉRTEBRA CAUDAL ANTERIOR DE <i>DIPLODOCUS CARNEGII</i>	19
FIGURA 6 – VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE UM DIPLODOCÍDEO	20
FIGURA 7 – TÍBIA DE <i>APATOSAURUS</i> (A), <i>SUPERSAUROS</i> (B), E <i>GALEAMOPUS</i> (C)	21
FIGURA 8 – VÉRTEBRA CAUDAL ANTERIOR DE <i>LINGWULONG</i> (A), <i>AMARGASAUROS</i> (B), <i>AMARGATITANIS</i> (C), E <i>SUUWASSEA</i> (D)	23
FIGURA 9 – TÍBIA DE <i>AMARGASAUROS</i> (A), <i>AMARGATITANIS</i> (B) E <i>SUUWASSEA</i> (C)	24
FIGURA 10 – VÉRTEBRA CAUDAL ANTERIOR DE <i>DEMANDASAUROS</i> (A), <i>LAVOCATISAURUS</i> (B), <i>ZAPALASAUROS</i> (C), <i>LIMAYSAURUS</i> (D), <i>ITAPEUASAUROS</i> (E), <i>COMAHUESAUROS</i> (F), <i>AMAZONSAURUS</i> (G), E <i>CATHARTESAURA</i> (H).....	27
FIGURA 11 – VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE <i>ZAPALASAUROS</i> (A), <i>LIMAYSAURUS</i> (B), <i>HISTRIASAUROS</i> (C), <i>TATAOUINEA</i> (D), <i>COMAHUESAUROS</i> (E), <i>LAVOCATISAURUS</i> (F), <i>CATHARTESAURA</i> (G), E <i>ITAPEUASAUROS</i> (H).....	28
FIGURA 12 – REPRESENTAÇÃO DE VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE <i>DEMANDASAUROS</i>	28
FIGURA 13 – VÉRTEBRA CAUDAL POSTERIOR DE <i>ZAPALASAUROS</i> (A), <i>LIMAYSAURUS</i> (B), <i>LAVOCATISAURUS</i> (C), E <i>AMAZONSAURUS</i> (D)	29
FIGURA 14 – TÍBIA DE <i>ZAPALASAUROS</i> (A), <i>LAVOCATISAURUS</i> (B), <i>HISTRIASAUROS</i> (C) E <i>LIMAYSAURUS</i> (D).....	30
FIGURA 15 – CAUDA E TÍBIA DE <i>CAMARASAUROS</i>	32
FIGURA 16 – VÉRTEBRAS CAUDAIS DE <i>GIRAFFATITAN</i>	34
FIGURA 17 – VÉRTEBRAS CAUDAIS DE <i>VENENOSAURUS</i>	35
FIGURA 18 – VÉRTEBRAS CAUDAIS DE <i>SORIATITAN</i>	36
FIGURA 19 – TÍBIA DE <i>SONORASAUROS</i> (A), <i>VOUIVRIA</i> (B), <i>CEDAROSAURUS</i> (C), e <i>LUSOTITAN</i> (D).....	37
FIGURA 20 – VÉRTEBRAS CAUDAIS DE SOMPHOSPONDYLI	38
FIGURA 21 – TÍBIA DE <i>CHUBUTISAURUS</i> (A) E <i>TASTAVINSAURUS</i> (B).....	39
FIGURA 22 – ELEMENTOS CAUDAIS DE <i>ANDESAURUS</i>	41

FIGURA 23 – ELEMENTOS CAUDAIS DE <i>EPACHTHOSAURUS</i>	41
FIGURA 24 – TÍBIA DE <i>ARGENTINOSAURUS</i> (A) e <i>EPACHTHOSAURUS</i> (B)	42
FIGURA 25 – REGISTRO DE SAURÓPODES NO ESTADO DO MARANHÃO	53
FIGURA 26 – E6, VÉRTEBRA CAUDAL ANTERIOR DE NEOSAUROPODA INDET...60	
FIGURA 27 – E3, VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE NEOSAUROPODA INDET.....	61
FIGURA 28 – E7, VÉRTEBRA CAUDAL POSTERIOR DE NEOSAUROPODA INDET. 62	
FIGURA 29 – E9, TÍBIA ESQUERDA DE NEOSAUROPODA INDET.....	63
FIGURA 30 – E10, TÍBIA DIREITA DE NEOSAUROPODA INDET.	64
FIGURA 31 – E11, POSSÍVEL FÍBULA DE NEOSAUROPODA INDET.....	65
FIGURA 32 – E12, METATARSO DE NEOSAUROPODA INDET.	66
FIGURA 33 – E13, METATARSO DE NEOSAUROPODA INDET.	66
FIGURA 34 – E1, VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE REBBACHISAURIDAE INDET. .67	
FIGURA 35 – E2, VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE REBBACHISAURIDAE INDET. .68	
FIGURA 36 – E5, VÉRTEBRA CAUDAL ANTERIOR DE TITANOSAURIA INDET.....	69

LISTA DE QUADRO E TABELAS

QUADRO 1 – INTERPRETAÇÕES GEOLÓGICAS DISPONÍVEIS NA LITERATURA ACERCA DA BACIA SEDIMENTAR CORRESPONDENTE ÀS FORMAÇÕES ITAPECURU E ALCÂNTARA.....	56
TABELA 1 – MEDIDAS MORFOMÉTRICAS DE VÉRTEBRAS CAUDAIS DE SAURÓPODES PROVENIENTES DE COROATÁ, MA.	59
TABELA 2 – MEDIDAS MORFOMÉTRICAS DE TÍBIAS DE NEOSAURÓPODES PROVENIENTES DE COROATÁ, MA.	63
TABELA 3 – MEDIDAS MORFOMÉTRICAS DE METATARSOS DE NEOSAURÓPODES PROVENIENTES DE COROATÁ, MA.	65

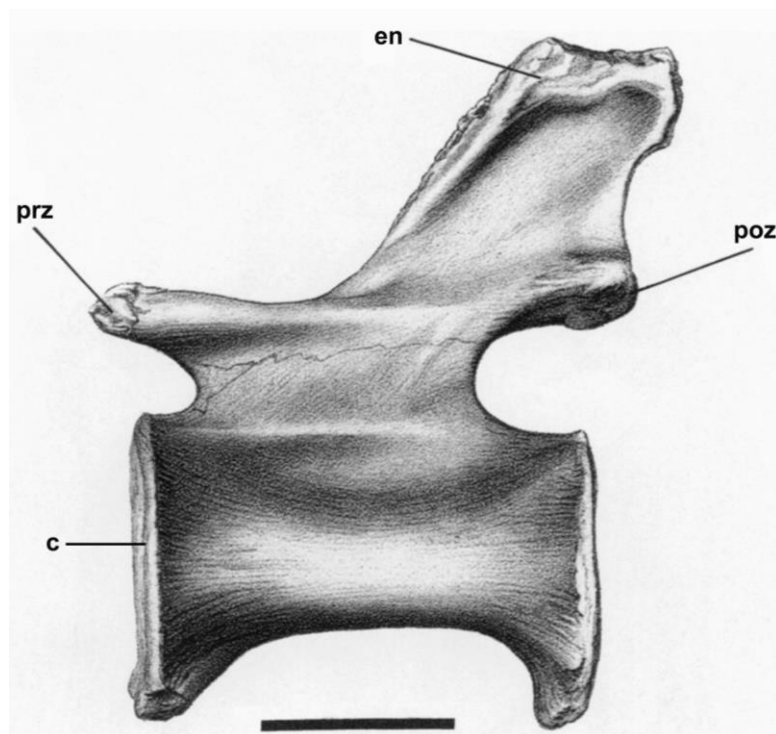
SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	12
REFERÊNCIAS.....	15
2. OBJETIVOS	16
3. CAPÍTULO I - REVISÃO OSTEOLÓGICA DOS ELEMENTOS DA CAUDA E TÍBIA DE NEOSAUROPODA	17
3.1 DIPLODOCOIDEA.....	18
3.1.1 Flagellicaudata	18
3.1.1.1 Diplodocidae.....	18
3.1.1.2 Dicraeosauridae	21
3.1.2 Rebbachisauridae	24
3.2 MACRONARIA	30
3.2.1 Camarasauomorpha	31
3.2.2 Titanosauriformes	33
3.2.2.1 Brachiosauridae	33
3.2.2.2 Somphospondyli	37
3.2.2.2.1 Titanosauria	40
3.3 CONCLUSÃO	43
REFERÊNCIAS.....	43
4. CAPÍTULO II - NOVOS REGISTROS DE SAUROPODA PARA A FORMAÇÃO ITAPECURU (CRETÁCEO INFERIOR), BACIA DO PARNAÍBA, NORDESTE DO BRASIL	52
4.1 INTRODUÇÃO	52
4.1.1 CONTEXTO GEOLÓGICO.....	55
4.2 MATERIAIS E MÉTODOS	58
4.3 RESULTADOS	59
4.3 DISCUSSÃO	70
4.3.1 REVISÃO DO REGISTRO DE SAURÓPODES DA BACIA DE SÃO LUÍS E PARNAÍBA	73
4.4 CONCLUSÃO	76
REFERÊNCIAS.....	76

1. INTRODUÇÃO GERAL

A cauda constitui o último segmento especializado da coluna vertebral na maioria dos vertebrados. Nos neosaurópodes, ela é formada por uma sequência de vértebras com características particulares que se modificam conforme o posicionamento na série caudal (MANNION *et al.*, 2013). Via de regra, a parte principal da vértebra ou corpo vertebral é denominada centro, enquanto a estrutura localizada dorsalmente ao centro é chamada de arco neural. O espaço que recebe a medula espinhal, localizado entre o centro e o arco neural denomina-se canal neural. O arco neural exhibe projeções que caracterizam as faces anterior, posterior e a região dorsal da vértebra nomeadas de pré-zigapófise, pós-zigapófise e espinho neural, respectivamente (Figura 1).

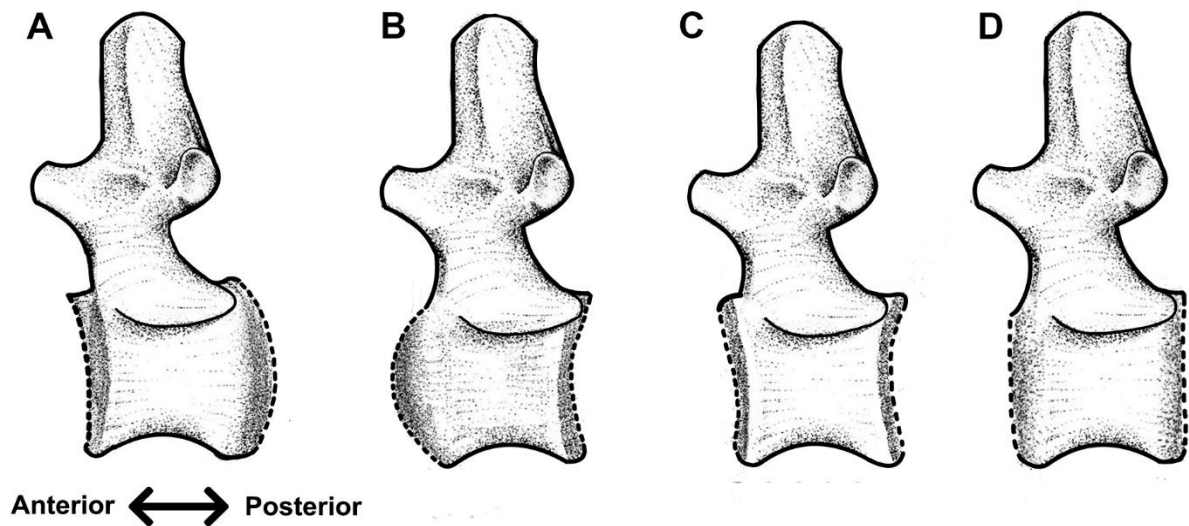
FIGURA 1 – VÉRTEBRA CAUDAL POSTERIOR DE *DIPLODOCUS* EM VISTA LATERAL ESQUERDA



Abreviaturas: en. espinho neural, prz. pré-zigapófise, poz. pós-zigapófise, c. centro. Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Wilson e Sereno, 1998.

As faces articulares dos centros vertebrais podem exhibir conformação plana, côncava ou convexa, correspondendo a uma série de morfologias. Assim, as vértebras da cauda podem ser procélicas, opistocélicas, anficélicas ou anfipláticas (Figura 2).

FIGURA 2 – REPRESENTAÇÃO DE UMA VÉRTEBRA CAUDAL PROCÉLICA (A), OPISTOCÉLICA (B), ANFICÉLICA (C) E ANFIPLÁTICA (D) EM VISTA LATERAL ESQUERDA



Fonte: adaptado de González-Riga, Previtera e Pirrone, 2009.

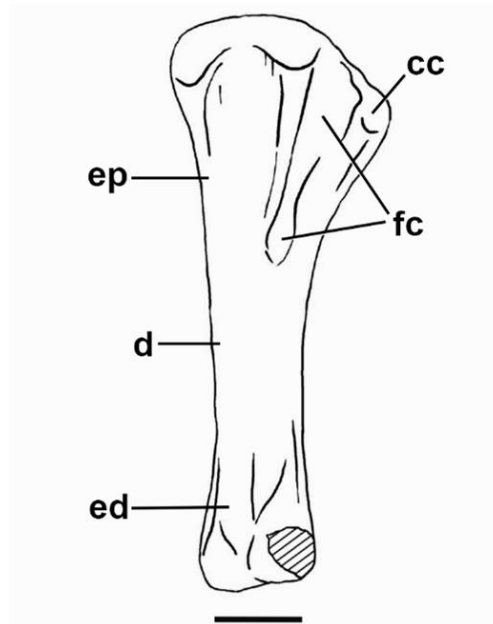
O centro é procélico quando a face anterior é côncava e a posterior convexa e opistocélico quando ocorre o oposto. De modo respectivo, quando ambas as faces forem côncavas ou planas, os centros são denominados anficélicos ou anfipláticos, respectivamente (ROMER, 1956). Posteriormente, termos foram adicionados com o intuito de representar diferentes variações observadas nas vértebras, por exemplo, o termo platicélico é utilizado para designar face anterior e posterior sutilmente côncavas, biconvexo quando ambas as faces são convexas, procélico-distoplático para centros com face anterior côncava e posterior plana, e opistocélico-distoplático, para centros com face anterior levemente convexa e posterior plana (TIDWELL; CARPENTER; MEYER, 2001).

As vértebras caudais anteriores da maioria dos neosaurópodes são anteroposteriormente curtas em relação à altura (UPCHURCH; BARRETT; DODSON, 2004), assim como são caracterizadas pela presença de um processo transversal (projeções laterais no centro) bem desenvolvido (MANNION *et al.*, 2013) e de pontos de articulação para os arcos hemais, ou hemapófises, nas mais distais (GILMORE, 1925; JANENSCH, 1950). A ausência do processo transversal caracteriza as vértebras caudais médias, enquanto as caudais posteriores apresentam pós-zigapófise rudimentar e, nas posteriores mais distais, todo o arco neural encontra-se reduzido (MANNION *et al.*, 2013).

Já a tíbia participa na estrutura dos membros inferiores do esqueleto apendicular, posicionada logo abaixo do fêmur, medialmente em relação à fíbula (HOLTZ; BRETT-

SURMAN, 1997). Ela é dividida anatomicamente em três segmentos (Figura 3): as extremidades, ou epífises, proximal e distal e a diáfise, porção medial de um osso longo (GALLINA; OTERO, 2015). Na região proximal, a tíbia dos neosaurópodes exibe uma projeção, a crista cnemial, orientada lateralmente ou anterolateralmente (WILSON, 2002), e que pode, em algumas espécies, estar separada do corpo tibial por uma concavidade, a fossa cnemial (Figura 3) (GALLINA; OTERO, 2015).

FIGURA 3 – REPRESENTAÇÃO ESQUEMÁTICA DE UMA TÍBIA DIREITA DE *LAPLATASAUROS* EM VISTA LATERAL DIREITA



Abreviaturas: cc. crista cnemial, fc. fossa cnemial, ep. extremidade proximal, d. diáfise, ed. extremidade distal.
Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Gallina e Otero, 2015.

Esta dissertação objetiva descrever e identificar um novo conjunto de elementos pertencentes aos neosaurópodes, recuperado em afloramentos da Formação Itapecuru (Bacia do Parnaíba), unidade litoestratigráfica com limite temporal do Aptiano ao Albiano no Cretáceo (PEDRÃO; CORRÊA-MARTINS, 1999), cujos afloramentos são localizados no nordeste do Brasil. Os materiais reúnem elementos da cauda, tíbia e metatarsos, com valor diagnóstico limitado. As vértebras caudais estão dissociadas e consistem apenas no centro e base do arco neural, a tíbia está representada pela extremidade proximal e parte da diáfise, enquanto os metatarsos estão desarticulados e representados por elementos sem identificação numérica. A fim de identificá-los taxonomicamente, no Capítulo I, os elementos da cauda e tíbia dos principais grupos de neosaurópodes presentes, principalmente, durante o final do Eocretáceo e início do Neocretáceo na América do Sul serão descritos anatomicamente. Essa extensa revisão fornecerá a base comparativa para que, no Capítulo II, sejam descritos e identificados os novos materiais

da Formação Itapecuru. Desse modo, nesta Introdução Geral, termos anatômicos relacionados aos elementos supracitados serão conceituados com o intuito de facilitar a compreensão das estruturas anatômicas mencionadas nos Capítulos I e II.

REFERÊNCIAS

- GALLINA, P. A.; OTERO, A. Reassessment of *Laplatasaurus araukanicus* (Sauropoda: titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. **Ameghiniana**, v. 52, n. 5, p. 487-501, 2015. DOI: [10.5710/AMGH.08.06.2015.2911](https://doi.org/10.5710/AMGH.08.06.2015.2911)
- GILMORE, C. W. Nearly complete articulated skeleton of *Camarasaurus*: A saurischian dinosaur from the Dinosaur National Monument, Utah. **Memoirs of the Carnegie Museum**, v. 10, n. 3, p. 347-384, 1925.
- GONZÁLEZ-RIGA, B. J.; PREVITERA, E.; PIRRONE, C. A. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. **Cretaceous Research**, v. 30, n. 1, p. 135-148, 2009. DOI: [10.1016/j.cretres.2008.06.006](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.06.006)
- HOLTZ, T. R.; BRETT-SURMAN, M. K. The osteology of the dinosaurs. In: FARLOW, J. O.; BRETT-SURMAN, M. K. (Eds.). **The complete dinosaur**, 2 ed., Indiana University Press, Bloomington. p. 78–91, 1997.
- JANENSCH, W. J. The vertebral column of *Brachiosaurus brancai*. **Palaeontographica**, v. 3, n. 7, p. 27-93, 1950.
- MANNION, P. D.; UPCHURCH, P.; BARNES, R. N.; MATEUS, O. Osteology of the Late Jurassic portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 168, n. 1, p. 98-206, 2013. DOI: [10.1111/zoj.12029](https://doi.org/10.1111/zoj.12029)
- PEDRÃO, E.; CORRÊA-MARTINS, F. J. Palinoestratigrafia de um afloramento da Formação Itapecuru (Bacia do Parnaíba) em Rosário, estado do Maranhão: correlações cronoestratigráficas. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 71, p. 767-776, 1999.
- ROMER, A. S. **Osteology of Reptiles**. University of Chicago Press, Chicago, 772 p., 1956.
- TIDWELL, V.; CARPENTER, K.; MEYER, S. New titanosauriform (Sauropoda) from the Poison Strip Member of the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), Utah. In: TANKE, D. H.; CARPENTER, K. (Eds.). **Mesozoic Vertebrate Life: new research inspired by the Paleontology of Philip J. Currie**. Indiana University Press, Bloomington, p. 139-165, 2001.
- UPCHURCH, P.; BARRETT, P. M.; DODSON, P. Sauropoda. In: WEISHAMPEL, D. B.; DODSON, P.; OSMOLSKA, H. (Eds.). **The Dinosauria**, 2 ed. University of California Press, California, p. 259-322, 2004.
- WILSON, J. A. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 136, n. 2, p. 215–275, 2002. DOI: [10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x](https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x)
- WILSON, J. A.; SERENO, P. C. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 18, n. 2, p. 1-79, 1998. DOI: [10.1080/02724634.1998.10011115](https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011115)

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Caracterizar os novos espécimes de saurópodes da Formação Itapecuru, Bacia do Parnaíba, provenientes do município de Coroatá (MA).

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Descrever osteologicamente e identificar taxonomicamente os novos espécimes por meio de um estudo morfológico comparativo com elementos equivalentes dos principais grupos de saurópodes presentes na América do Sul durante o Cretáceo ‘médio’;

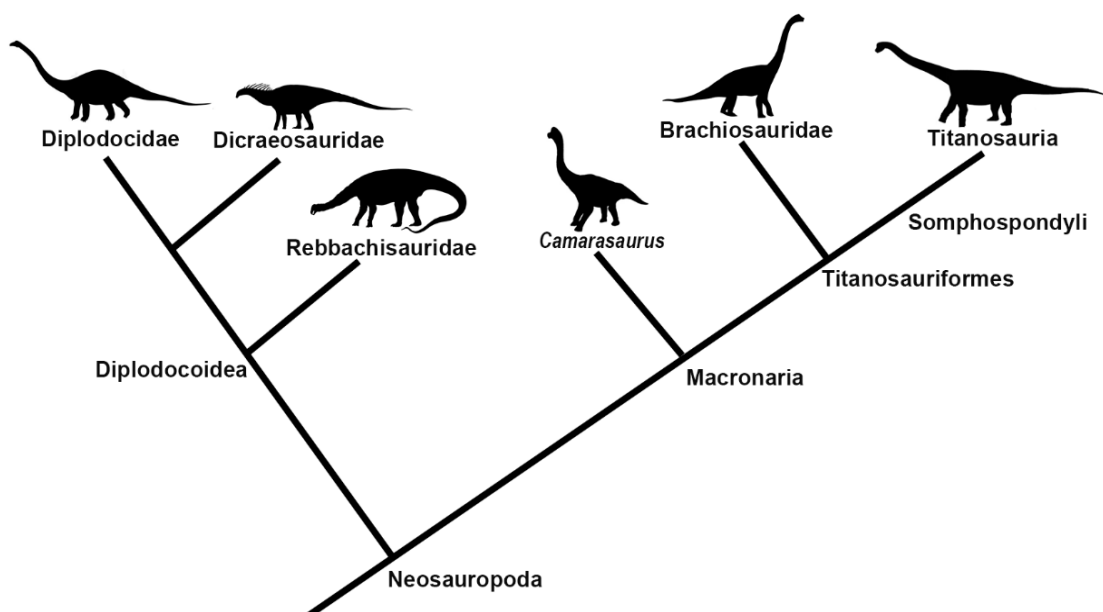
contextualizar os novos espécimes identificados com a fauna de saurópodes já documentada para o estado do Maranhão, e revisar os critérios utilizados na identificação dos mesmos.

3. CAPÍTULO I

REVISÃO OSTEOLÓGICA DOS ELEMENTOS DA CAUDA E TÍBIA DE NEOSAUROPODA

Os neosaurópodes (Neosauropoda) constituem um grupo monofilético de dinossauros herbívoros com membros colunares, postura quadrúpede, pescoço e cauda alongados, narinas externas retraídas e ossos carpais e tarsais numericamente reduzidos (WILSON, 2005). O grupo inclui o ancestral comum imediato de *Diplodocus* e *Saltasaurus* e todos os seus descendentes (WILSON; SERENO, 1998), e dominou os ecossistemas terrestres por aproximadamente 120 milhões de anos, do Jurássico Médio até o final do Cretáceo (REMES *et al.*, 2009), diversificando-se em dois grandes grupos: Diplodocoidea e Macronaria (Figura 4) (UPCHURCH, 1998; WILSON; SERENO, 1998; WILSON, 2005). Os diplodocóides são divididos em dois subgrupos: Flagellicaudata e Rebbachisauridae (HARRIS; DODSON, 2004). Flagellicaudata, por sua vez, inclui as famílias: Dicraeosauridae e Diplodocidae (HARRIS; DODSON, 2004). Macronaria, grupo-irmão de Diplodocoidea, também consiste em duas linhagens principais: Camarasauromorpha e Titanosauriformes (SALGADO; CORIA; CALVO, 1997). Os Titanosauriformes compreendem Brachiosauridae e Somphospondyli (WILSON; SERENO, 1998). Este último inclui Titanosauria, grupo com maior diversidade taxonômica (CARBALLIDO; BERLLARDINI; SALGADO, 2022).

FIGURA 4 – FILOGENIA RESUMIDA DE NEOSAUROPODA



Fonte: adaptado de Faria *et al.*, 2015.

3.1 DIPLODOCOIDEA

Os diplodocóides são definidos filogeneticamente como saurópodes mais aparentados a *Diplodocus* que a *Saltasaurus* (WILSON; SERENO, 1998). O clado é sustentado por treze sinapomorfias inequívocas relacionadas ao crânio (TSCHOPP; MATEUS; BENSON, 2015). De modo geral, apresentam face alongada ocasionada pelo prolongamento do pré-maxilar e maxilar e rostró voltado para baixo quando a cabeça e pescoço estão em posição neutra (SERENO *et al.*, 2007). As narinas externas são posicionadas dorsalmente ou dorsolateralmente às órbitas e os dentes têm formato cilíndrico e superfície plana, sendo restritos à parte anterior da mandíbula e da maxila superior (TSCHOPP; MATEUS; BENSON, 2015).

3.1.1 Flagellicaudata

Clado definido como o ancestral comum mais recente de *Dicraeosaurus* e *Diplodocus* e todos os seus descendentes (HARRIS; DODSON, 2004) exibindo, entre outras características, dentes inclinados anteriormente em relação à mandíbula, presença da fenestra pré-antorbital e espinhos neurais das vértebras cervicais posteriores e dorsais anteriores bifurcados (TSCHOPP; MATEUS; BENSON, 2015).

3.1.1.1 Diplodocidae

Os diplodocídeos compreendem todos os saurópodes mais próximos a *Diplodocus* que a *Dicraeosaurus* (SERENO, 1998). O grupo tem distribuição temporal e espacial predominantemente durante o final do Jurássico na América do Norte com as espécies *Apatosaurus louisae* (GILMORE, 1936), *Supersaurus vivianae* (LOVELACE; HARTMAN; WAHL, 2007), *Galeamopus pabsti* (TSCHOPP; MATEUS, 2017), *Diplodocus carnegii* (HATCHER, 1901; TSCHOPP; MATEUS, 2016) e o gênero *Barosaurus* (HANIK; LAMANNA; WHITLOCK, 2017), além de registros na Europa, com *Dinheirosaurus lourinhanensis* (BONAPARTE; MATEUS, 1999), e África, com *Tornieria africana* (REMES, 2006), e na América do Sul no início do Cretáceo (Berriasiano-Valanginiano) com a presença de *Leinkupal laticauda* (GALLINA *et al.*, 2014). A presença de *Leinkupal* refuta a hipótese de extinção global do grupo durante a passagem do Jurássico para o Cretáceo (GALLINA *et al.*, 2014; MCPHEE *et al.*, 2016).

As sinapomorfias de Diplodocidae encontram-se localizadas, majoritariamente, na região do crânio. No entanto, também há caracteres sinapomórficos associados às vértebras caudais, como a presença de uma lâmina centrodiafiseal anterior bifurcada nas caudais anteriores

(Figura 5) e de uma crista ventrolateral nas caudais anteriores e médias (Figura 6), porém, nenhuma sinapomorfia é observada na região da tíbia (TSCHOFF; MATEUS; BENSON, 2015). As demais características comumente observadas são o contato das lâminas espino-prezigapofiseal e espino-poszigapofiseal no ponto médio do espinho neural nas caudais anteriores (WHITLOCK, 2011), margem ventral notoriamente côncava no centro das caudais anteriores e médias (Figura 5) (MCPHEE *et al.*, 2016), além da presença de, no mínimo, 30 caudais posteriores biconvexas (WHITLOCK, 2011).

FIGURA 5 – VÉRTEBRA CAUDAL ANTERIOR DE *DIPLODOCUS CARNEGII* EM VISTA LATERAL ESQUERDA



Observe as características comumente observadas nas vértebras caudais anteriores dos diplodocídeos: lâmina centrodiafiseal anterior bifurcada (1), fossa pneumática lateral (2), contato das lâminas espino-prezigapofiseal e espino-poszigapofiseal no ponto médio do espinho neural (3), e margem ventral notoriamente côncava (4).

Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Tschopp, Mateus e Benson, 2015.

FIGURA 6 – VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE UM DIPLODOCÍDEO EM VISTA LATERAL DIREITA



Observe a crista lateral (5) e a crista ventrolateral (6). Imagem sem escala. Fonte: adaptado de Tschopp, Mateus e Benson, 2015.

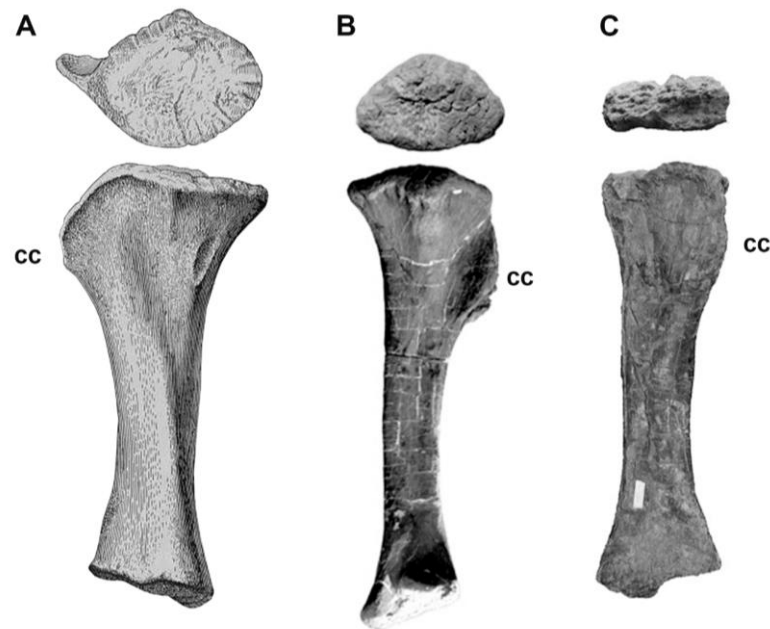
A osteologia de *Apatosaurus louisae* (GILMORE, 1936) permite descrever anatomicamente a série caudal e tibia com características observadas nos demais diplodocídeos. As vértebras caudais apresentam contorno circular, são curtas anteroposteriormente em relação à altura e são constrictas medialmente (resultando no formato de ampulheta) (GILMORE, 1936). Os centros anteriores são procélicos, com a convexidade diminuindo progressivamente até a 16^a vértebra. Posteriormente, estes centros tornam-se anficélicos e, a partir da 35^a caudal, a porção distal lembra o aspecto de chicote, no qual as vértebras apresentam condição biconvexa, fortemente comprimidas dorsoventralmente (GILMORE, 1936). *Diplodocus* também exhibe a porção distal da cauda em formato de chicote, porém as caudais médias são mais alongadas em relação à altura, quando comparadas a *Apatosaurus* (TSCHOPP; MATEUS; BENSON, 2015).

As caudais anteriores também podem apresentar condição anficélica como em *Tornieria* (REMES, 2006) ou procélica-distoplática como observado em *Supersaurus* (LOVELACE; HARTMAN; WAHL, 2007). Em *Supersaurus*, *Diplodocus* e *Leinkupal* nota-se a presença de fossa pneumática lateral abaixo do processo transversal e de uma cavidade ventral desenvolvida (REMES, 2006; WEDEL; TAYLOR, 2013; GALLINA *et al.*, 2014; TSCHOPP; MATEUS, 2016). Possivelmente, a extensão desses elementos pneumáticos até as caudais médias são características restritas apenas aos diplodocídeos (GALLINA *et al.*, 2014).

Em *A. louisae*, a extremidade proximal da tibia é transversalmente mais expandida que a extremidade distal, com superfície articular proximal plana e contorno arredondado, enquanto a

crista cnemial encontra-se bastante pronunciada, projetada anterolateralmente e com margem levemente angulada (GILMORE, 1936) (Figura 7). Outros táxons podem exibir contorno da superfície proximal com formatos diferentes, como é o caso de *Supersaurus*, com formato subtriangular (LOVELACE; HARTMAN; WAHL, 2007), e *Galeamopus*, com aparência retangular (TSCHOPP; MATEUS, 2017).

FIGURA 7 – TÍBIA DE *APATOSAURUS* (A), *SUPERSAURUS* (B), E *GALEAMOPUS* (C)



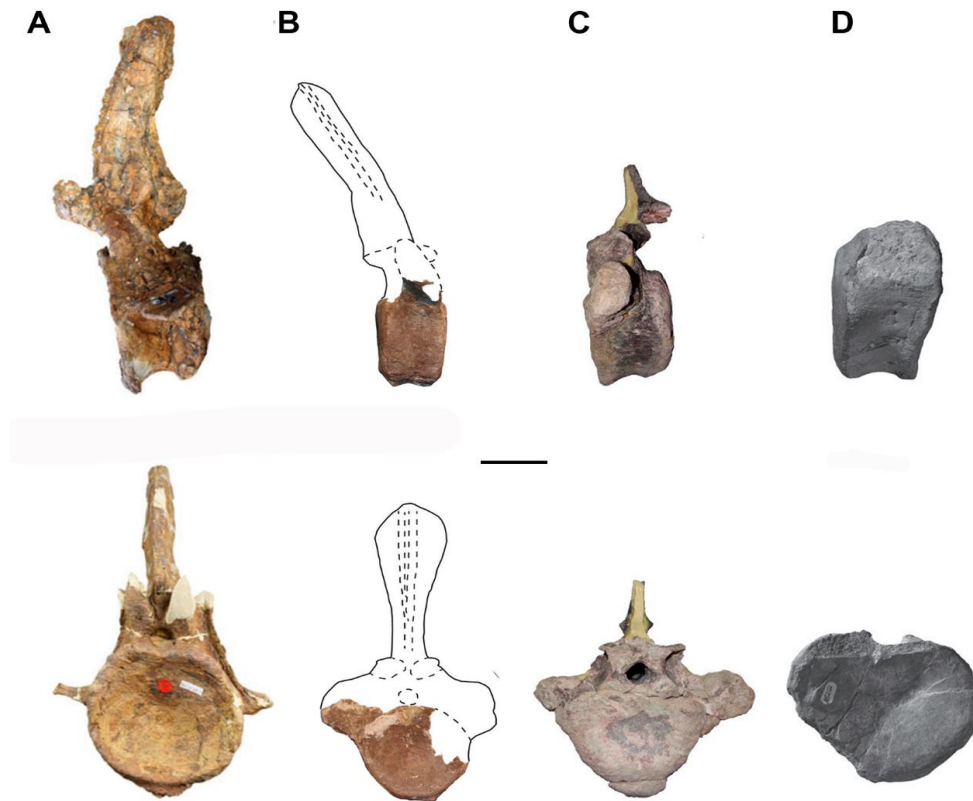
A figura apresenta o contorno da superfície articular proximal (acima) e a tíbia em vista lateral (abaixo) dos respectivos gêneros de diplodocídeos. Abreviatura: cc. crista cnemial. Imagem sem escala. Fonte: adaptado de Lovelace, Hartman e Wahl, 2007; Tschopp e Mateus, 2017.

3.1.1.2 Dicraeosauridae

Grupo-irmão dos diplodocídeos, os dicraeosaurídeos são diplodocídeos mais próximos a *Dicraeosaurus* que a *Diplodocus* (SERENO, 1998). Atualmente, é composto por dez espécies, encontrados em depósitos do Jurássico Médio na Ásia com *Lingwulong shenqi* (XU *et al.*, 2018), Jurássico Superior na África com o gênero *Dicraeosaurus* (JANENSCH, 1925), América do Norte com *Suuwassea emilieae* (HARRIS, 2006; 2007), *Kaatedocus siberi* (TSCHOPP; MATEUS, 2013) e *Smitanosaurus agilis* (WHITLOCK; MANTILLA, 2020), na América do Sul com *Brachyrachelopan mesai* (RAUHUT *et al.*, 2005), *Pilmatueia faundezi* (CORIA *et al.*, 2019), *Bajadasaurus pronuspinax* (GALLINA *et al.*, 2019), *Amargasaurus cazau* (SALGADO; BONAPARTE, 1991) e *Amargatitanis macni* (GALLINA, 2016).

Os elementos da cauda estão representados por um número escasso de vértebras dissociadas (Figura 8). As caudais anteriores são encurtadas anteroposteriormente em relação à altura, com faces articulares de formato elíptico e fossas pneumáticas laterais ausentes (SALGADO; BONAPARTE, 1991; HARRIS, 2006; GALLINA, 2016; XU *et al.*, 2018). O centro pode exibir condição anficélica presente em *L. shenqi* (XU *et al.*, 2018), ser levemente procélico como em *A. cazau*i (SALGADO; BONAPARTE, 1991) ou procélico-distoplático como em *A. macni* (GALLINA, 2016) e *S. emilieae* (HARRIS, 2006). A presença de quilhas paralelas situadas na margem anterior da face ventral pode ser verificada em *A. cazau*i, *A. macni* e *S. emilieae* (HARRIS, 2006; WINDHOLZ, 2020). Já, a morfologia das caudais médias de *A. cazau*i, *A. macni* e *S. emilieae* inclui centros anficélicos mais alongados com relação à altura, faces laterais convexas dorsoventralmente sem fossas pneumáticas e superfície ventral levemente plana em vista lateral (HARRIS, 2006; GALLINA, 2016; WINDHOLZ, 2020). Enquanto as caudais posteriores em *A. cazau*i e *S. emilieae*, exibem arco neural pouco desenvolvido e localizado no meio do corpo vertebral. Os centros são anficélicos, mais alongados anteroposteriormente, com superfície laterais convexas dorsoventralmente e face ventral levemente côncava anteroposteriormente (HARRIS, 2006; WINDHOLZ, 2020). Os centros distais de *Suuwassea* são fortemente comprimidos dorsoventralmente, lembrando o aspecto de chicote (HARRIS, 2006).

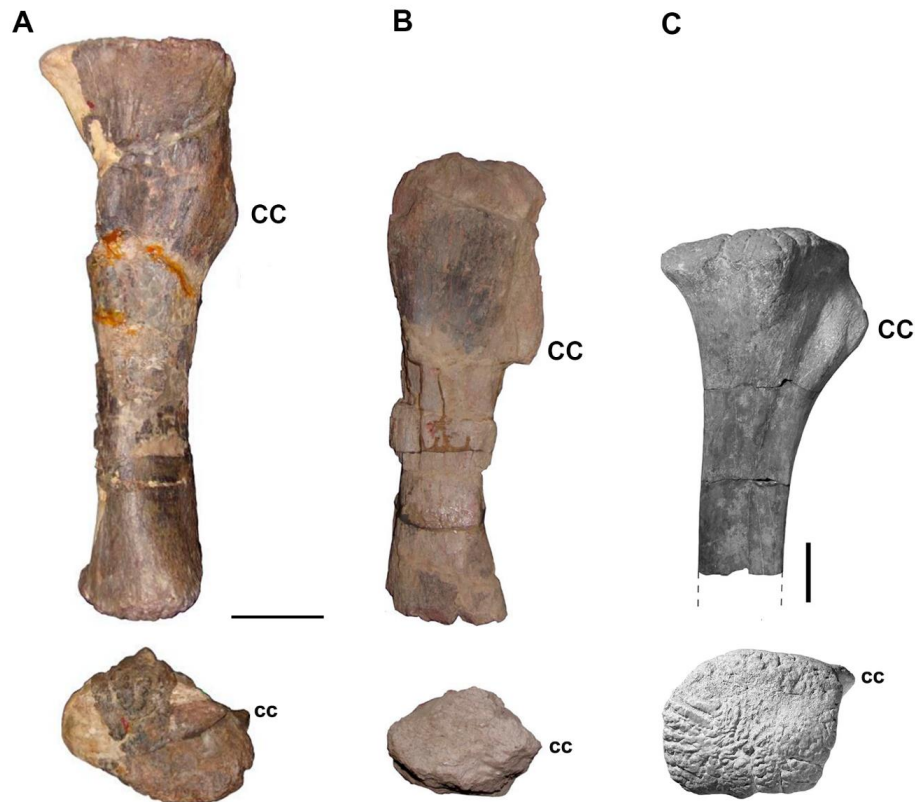
FIGURA 8 – VÉRTEBRA CAUDAL ANTERIOR DE *LINGWULONG* (A), *AMARGASAURUS* (B), *AMARGATITANIS* (C), E *SUUWASSEA* (D)



A e C indicam vista lateral esquerda, B e D vista lateral direita. As figuras abaixo indicam a vista anterior das respectivas vértebras. Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Harris, 2006; Windholz, 2020.

A tíbia de *A. cazau*, *A. macni* e *S. emilieae* (Figura 9) apresenta crista cnemial posicionada aparentemente em um nível abaixo da superfície articular. Em *Amargasaurus* e *Amargatitanis*, a crista cnemial tem contorno subtriangular e é projetada lateralmente (SALGADO; BONAPARTE, 1991; GALLINA, 2016). O formato da superfície proximal é elíptico em *Amargasaurus* e *Amargatitanis*, e retangular em *Suuwassea* (SALGADO; BONAPARTE, 1991; HARRIS, 2007; GALLINA, 2016; WINDHOLZ, 2020).

FIGURA 9 – TÍBIA DE *AMARGASAURUS* (A), *AMARGATITANIS* (B) E *SUUWASSEA* (C)



A figura apresenta a tibia em vista lateral (acima) e contorno da superfície articular proximal (abaixo) dos respectivos gêneros. Abreviatura: cc. crista cnemial. Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Harris, 2007; Windholz, 2020.

3.1.2 Rebbachisauridae

Grupo-irmão de Flagellicaudata, Rebbachisauridae compreende aproximadamente 17 espécies (SALGADO *et al.*, 2022) das quais apenas 13 foram incluídas nas análises filogenéticas mais recentes (CANUDO *et al.*, 2018; LINDOSO *et al.*, 2019). Os rebaquissaurídeos são diplodocóides mais próximos filogeneticamente de *Rebbachisaurus* do que de *Diplodocus* (SALGADO *et al.*, 2004) e são caracterizados pela presença de lâmina espino-diapofiseal, ausência do hipósforo nas caudais anteriores e pelo formato cilíndrico dos centros médios (WILSON; ALLAIN, 2015). De forma geral, são dinossauros relativamente pequenos, de crânio grácil e orientado para baixo, com pescoço proporcionalmente curto, e exibindo um espinho neural não bifurcado em cada vértebra cervical e dorsal (SERENO *et al.*, 2007).

O grupo é registrado no final do Jurássico na América do Norte com a presença de *Maraapunisaurus fragillimus* (CARPENTER, 2018), mas sobretudo durante o Cretáceo, do Barremiano ao Turoniano, com *Histriasaurus boscarollii* (DALLA VECCHIA, 1998), *Demandasaurus darwini* (SUBERBIOLA *et al.*, 2003; FERNÁNDEZ-BALDOR *et al.*, 2011) e *Xenoposeidon proneneukos* (TAYLOR, 2018) na Europa; *Nigersaurus taqueti* (SERENO *et al.*, 1999), *Tataouinea hannibalis* (FANTI *et al.*, 2015) e *Rebbachisaurus garasbae* (WILSON; ALLAIN, 2015) na África e *Amazonsaurus maranhensis* (CARVALHO; AVILLA; SALGADO, 2003), *Cathartesaura anaerobica* (GALLINA; APESTEGUÍA, 2005), *Comahuesaurus windhausenii* (CARBALLIDO *et al.*, 2012), *Itapeuasaurus cajapioensis* (LINDOSO *et al.*, 2019), *Katepensaurus goicoecheai* (IBIRICU *et al.*, 2013), *Lavocatisaurus agrioensis* (CANUDO *et al.*, 2018), *Limaysaurus tessonei* (CALVO; SALGADO, 1995), *Rayososaurus agrioensis* (CARBALLIDO *et al.*, 2010), *Zapalasaurus bonapartei* (SALGADO; CARVALHO; GARRIDO, 2006) e *Nopcsaspondylus alarconensis* (APESTEGUÍA, 2007) na América do Sul, continente com maior diversidade do grupo. O registro de Rebbachisauridae torna-se abundante no final do Cretáceo Inferior (Aptiano), integrando juntamente com os dicraeossaurídeos, a fauna de diplodocóides da América do Sul (CARBALLIDO; BELLARDINI; SALGADO, 2022). Posteriormente, os rebaquissaurídeos tornam-se a última linhagem remanescente do grupo, extinguindo-se globalmente no Turoniano (GALLINA *et al.*, 2014).

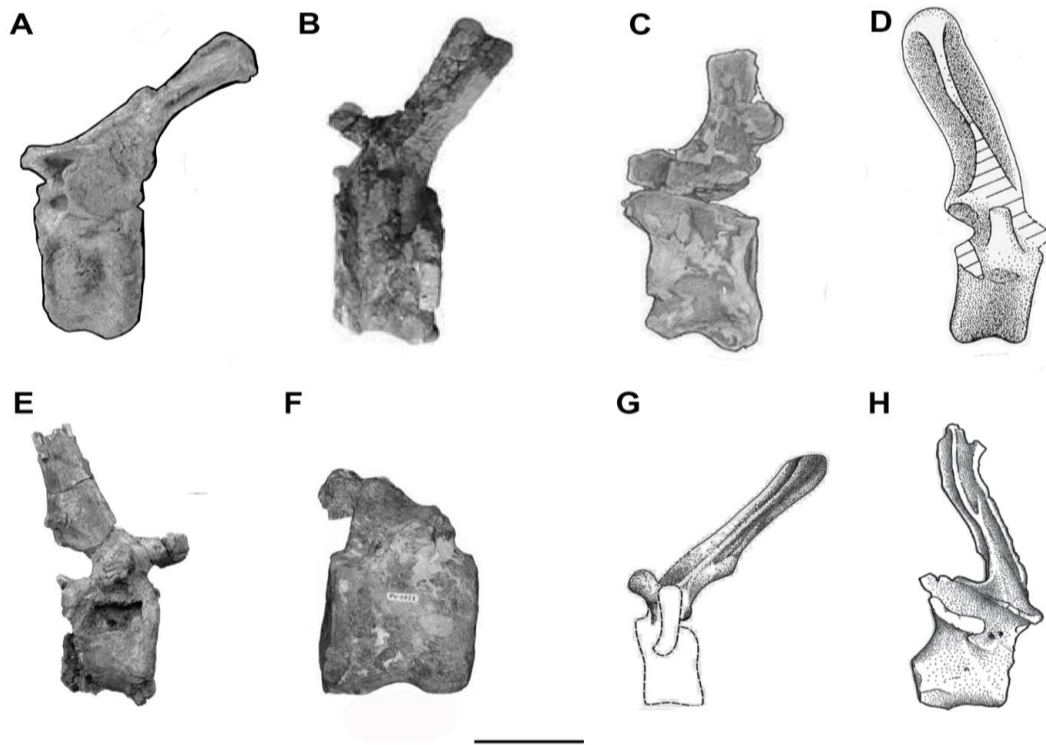
Nopcsaspondylus alarconensis, *Maraapunisaurus fragillimus* e *Xenoposeidon proneneukos* são táxons criados com base em fósseis bastante fragmentários (APESTEGUÍA, 2007; CARPENTER, 2018; TAYLOR, 2018). Contudo, se tais gêneros forem confirmados em trabalhos futuros como pertencentes a Rebbachisauridae, *M. fragillimus* amplia sua distribuição temporal e espacial até o final do Jurássico na América do Norte (CARPENTER, 2018), *X. proneneukos* torna-se o terceiro registro na Europa (TAYLOR, 2018) e a presença de *N. alarconensis* aumenta a diversidade do grupo durante o Cenomaniano-Turoniano na América do Sul (APESTEGUÍA, 2007).

Dos 17 táxons descritos, oito exibem características diagnósticas localizadas no arco neural das caudais anteriores (*A. maranhensis*, *C. anaerobica*, *C. windhausenii*, *D. darwini*, *I. cajapioensis*, *L. agrioensis*, *L. tessonei* e *T. hannibalis*), dois gêneros (*D. darwini* e *Z. bonapartei*) apresentam autapomorfias situadas nas caudais médias-posteriores (CARVALHO; AVILLA; SALGADO, 2003; SALGADO *et al.*, 2004; SUBERBIOLA *et al.*, 2003; GALLINA; APESTEGUÍA, 2005; CARBALLIDO *et al.*, 2012; FANTI *et al.*, 2015; CANUDO *et al.*, 2018; LINDOSO *et al.*, 2019) e somente *D. darwini* apresenta uma autapomorfia situada nas caudais médias. Apenas *A. maranhensis*, *C. windhausenii*, *Z. bonapartei*, *L. tessonei* e *L. agrioensis*

possuem elementos que representam todas as principais subdivisões de uma série caudal (anterior, média e posterior) (CARVALHO; AVILLA; SALGADO, 2003; SALGADO *et al.*, 2004; SALGADO; CARVALHO; GARRIDO, 2006; CARBALLIDO *et al.*, 2012; CANUDO *et al.*, 2018).

A morfologia das caudais anteriores de Rebbachisauridae (Figura 10) inclui centros da primeira vértebra da cauda levemente opistocélicos em *C. windhauseni* e *D. darwini* (FERNÁNDEZ-BALDOR *et al.*, 2011; CARBALLIDO *et al.*, 2012) e levemente anficélicos em *T. hannibalis* e *Z. bonapartei* (SALGADO; CARVALHO; GARRIDO, 2006; FANTI *et al.*, 2015). As demais vértebras anteriores são, geralmente, encurtadas anteroposteriormente e alongadas dorsoventralmente, com faces articulares de formato subcircular e faces laterais levemente côncavas, sem sinais de fossas pneumáticas. O centro pode ter formato anficélico (*Z. bonapartei*, *D. darwini*, *I. cajapioensis* e *L. agrioensis*), anfiplático (*A. maranhensis*, *C. anaerobica*) ou platicélico (*C. windhauseni* e *L. tessonei*) (CALVO; SALGADO, 1995; CARVALHO; AVILLA; SALGADO, 2003; GALLINA; APESTEGUIA, 2005; SALGADO; CARVALHO; GARRIDO, 2006; FERNÁNDEZ-BALDOR *et al.*, 2011; CARBALLIDO *et al.*, 2012; CANUDO *et al.*, 2018; LINDOSO *et al.*, 2019). O arco neural pode estar posicionado na metade anterior (*I. cajapioensis*, *Z. bonapartei*, *C. anaeróbica* e *L. tessonei*) ou no ponto médio do centro vertebral (*L. agrioensis*, *D. darwini* e *A. maranhensis*) (CALVO; SALGADO, 1995; CARVALHO; AVILLA; SALGADO, 2003; GALLINA; APESTEGUIA, 2005; SALGADO; CARVALHO; GARRIDO, 2006; FERNÁNDEZ-BALDOR *et al.*, 2011; CANUDO *et al.*, 2018; LINDOSO *et al.*, 2019). A maioria das caudais anteriores apresenta face ventral côncava, mas, em alguns casos, pode ser convexa (*C. windhauseni*) ou plana (*L. tessonei*) (CALVO; SALGADO, 1995; CARBALLIDO *et al.*, 2012).

FIGURA 10 – VÉRTEBRA CAUDAL ANTERIOR DE *DEMANDASAURUS* (A), *LAVOCATISAURUS* (B), *ZAPALASAUURUS* (C), *LIMAYSAURUS* (D), *ITAPEUASAURUS* (E), *COMAHUESAUURUS* (F), *AMAZONSAURUS* (G), E *CATHARTESAURA* (H)

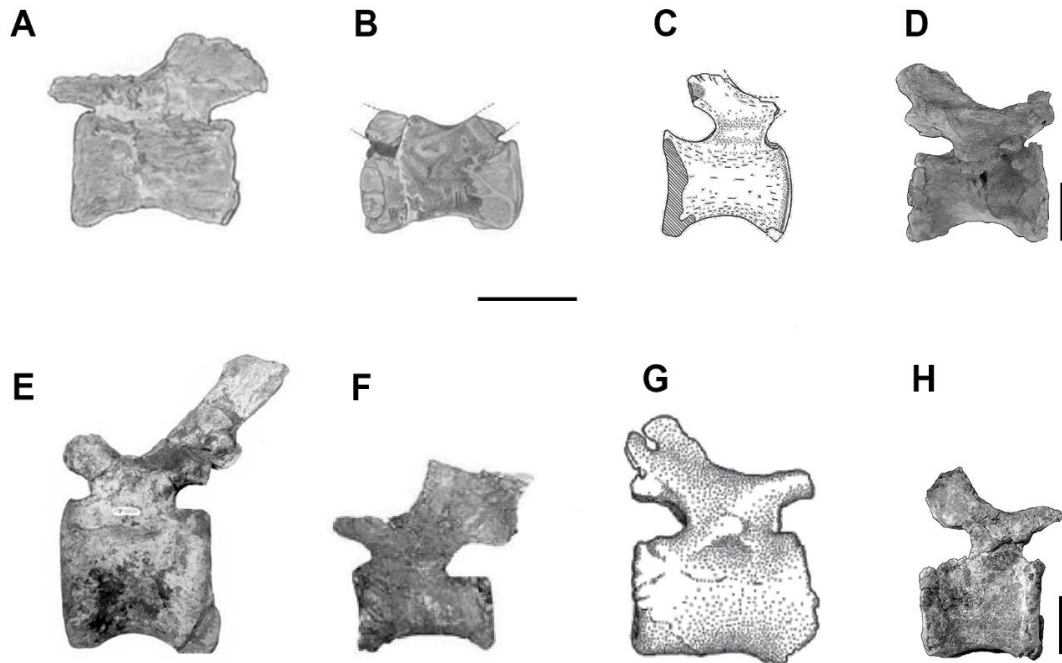


A, B, C, F e G exibem vista lateral esquerda, e D, E, H vista lateral direita. Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Calvo e Salgado, 1995; Carvalho, Avilla e Salgado, 2003; Gallina e Apestegua, 2005; Salgado, Carvalho e Garrido, 2006; Fernández-Baldor *et al.*, 2011; Carballido *et al.*, 2012; Canudo *et al.*, 2018; Lindoso *et al.*, 2019.

As caudais médias (Figura 11) exibem majoritariamente centros anficélicos ou anfipláticos, notavelmente mais alongados que altos, com formato sub-retangular (*C. anaerobica*) ou de ampulheta (*H. boscarollii*, *T. hannibalis*) (DALLA VECCHIA, 1998; GALLINA; APESTEGUIA, 2005; FANTI *et al.*, 2015). Em vista lateral, as vértebras são levemente côncavas (*I. cajapioensis*, *H. boscarollii*, *T. hannibalis* e *C. anaerobica*) ou planas (*K. goicoecheai*) sem fossas pneumáticas, mas em *D. darwini* observa-se a presença de cristas entre as zigapófises e na face lateral (Figura 12) (DALLA VECCHIA, 1998; GALLINA; APESTEGUIA, 2005; FERNÁNDEZ-BALDOR *et al.*, 2011; IBIRICU *et al.*, 2013; FANTI *et al.*, 2015; LINDOSO *et al.*, 2019). O arco neural é localizado anteriormente (*H. boscarollii*, *I. cajapioensis*, *C. windhauseni* e *L. agrioensis*) ou no meio do corpo vertebral (*L. tessonei*, *C. anaerobica* e *D. darwini*) e a face ventral pode ser levemente côncava (*H. boscarollii*, *I. cajapioensis*, *Z. bonapartei* e *L. agrioensis*) ou plana (*C. anaerobica*). Em *T. hannibalis*, a face ventral exhibe fossas pneumáticas (DALLA VECCHIA, 1998; SUBERBIOLA *et al.*, 2003;

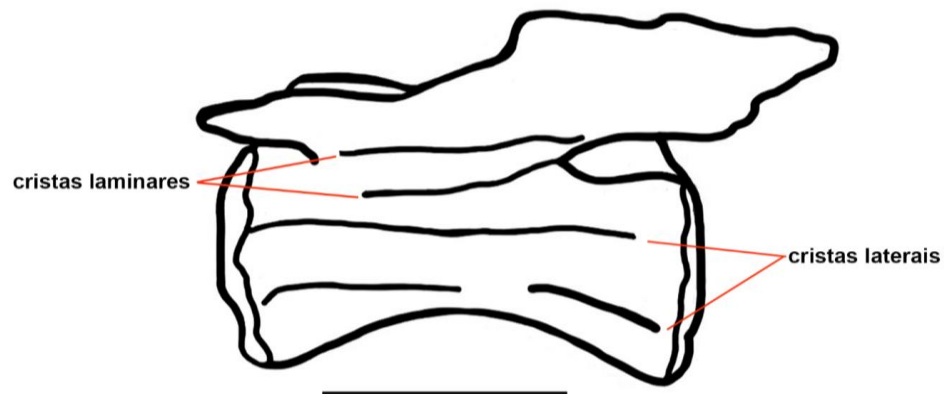
SALGADO *et al.*, 2004; GALLINA; APESTEGUIA, 2005; SALGADO; CARVALHO; GARRIDO, 2006; CARBALLIDO *et al.*, 2012; FANTI *et al.*, 2015; CANUDO *et al.*, 2018; LINDOSO *et al.*, 2019).

FIGURA 11 – VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE *ZAPALASAURUS* (A), *LIMAYSAURUS* (B), *HISTRIASAURUS* (C), *TATAOUINEA* (D), *COMAHUESAURUS* (E), *LAVOCATISAURUS* (F), *CATHARTESAURA* (G), E *ITAPEUASAURUS* (H)



A, E, F exibem vista lateral esquerda, e B, C, D, G, H vista lateral direita. Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Dalla Vecchia, 1998; Salgado *et al.*, 2004; Gallina e Apestegui, 2005; Salgado, Carvalho e Garrido, 2006; Fanti *et al.*, 2015; Carballido *et al.*, 2012; Canudo *et al.*, 2018; Lindoso *et al.*, 2019.

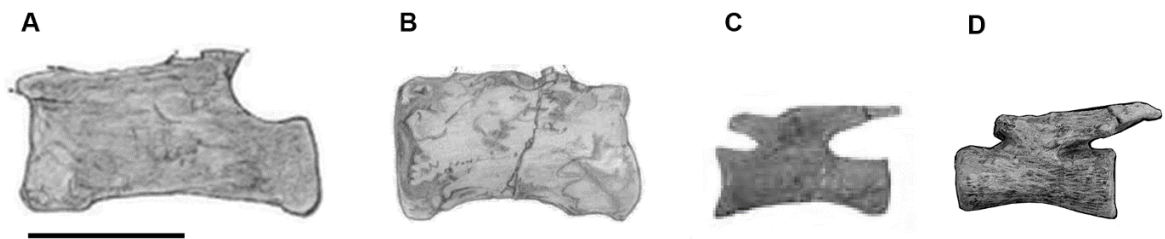
FIGURA 12 – REPRESENTAÇÃO DE VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE *DEMANDASAURUS*



Vista lateral esquerda. Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Suberbiola *et al.*, 2003.

As espécies *A. maranhensis*, *L. agrioensis*, *L. tessonei* e *Z. bonapartei* têm as caudais posteriores conhecidas (Figura 13), mas apenas *L. agrioensis* e *L. tessonei* têm a representação das posteriores mais distais. As caudais posteriores da maioria dos gêneros são anficélicas e de formato subcilíndrico, bastante alongadas anteroposteriormente e comprimidas dorsoventralmente em relação às demais vértebras da série caudal (CARVALHO; AVILLA; SALGADO, 2003; SALGADO *et al.*, 2004; SALGADO; CARVALHO; GARRIDO, 2006; CANUDO *et al.*, 2018). Em *C. windhausenii*, a razão entre o comprimento anteroposterior do centro e o valor médio da altura e largura da face posterior é igual ou maior que 2, característica convergente com os diplodocídeos (CARBALLIDO *et al.*, 2012). As caudais posteriores distais também são bastante alongadas, exibindo arco neural pouco desenvolvido e faces articulares convexas, lembrando o formato de chicote, pelo menos em *L. agrioensis* e *L. tessonei* (SALGADO *et al.*, 2004; CANUDO *et al.*, 2018).

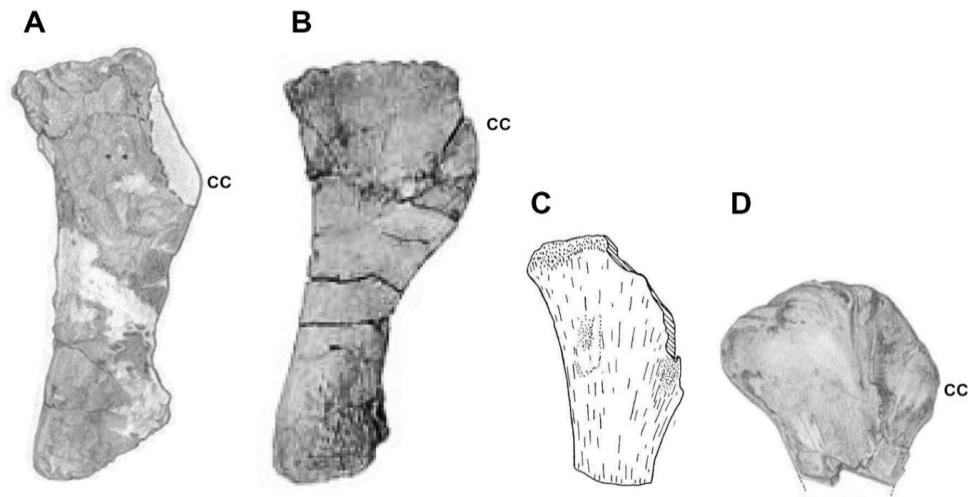
FIGURA 13 – VÉRTEBRA CAUDAL POSTERIOR DE *ZAPALASAURUS* (A), *LIMAYSAURUS* (B), *LAVOCATISAURUS* (C), E *AMAZONSAURUS* (D)



Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Carvalho, Avilla e Salgado, 2003; Salgado *et al.*, 2004; Salgado, Carvalho e Garrido, 2006; Canudo *et al.*, 2018.

A tíbia é descrita em *H. boscarollii*, *Z. bonapartei*, *L. agrioensis* e *L. tessonei* (Figura 14). Nestes, a extremidade proximal é expandida anteroposteriormente, com superfície articular plana exibindo contorno oval (DALLA VECCHIA, 1998; SALGADO *et al.*, 2004; SALGADO; CARVALHO; GARRIDO, 2006; CANUDO *et al.*, 2018). A crista cnemial tem formato arredondado lateralmente e, diferente dos demais táxons, *Z. bonapartei* e *L. tessonei* apresentam a crista cnemial localizada em um nível mais abaixo comparado à superfície de articulação proximal, diferindo de *L. agrioensis* (SALGADO *et al.*, 2004; SALGADO; CARVALHO; GARRIDO, 2006; CANUDO *et al.*, 2018). Em *H. boscarollii*, a diáfise é mais delgada em comparação aos demais saurópodes (DALLA VECCHIA, 1998).

FIGURA 14 – TÍBIA DE *ZAPALASAURUS* (A), *LAVOCATISAURUS* (B), *HISTRIASAURUS* (C) E *LIMAYSAURUS* (D)



Abreviatura: cc. crista cnemial. Imagem sem escala. Fonte: adaptado de Dalla Vecchia, 1998; Salgado *et al.*, 2004; Salgado, Carvalho e Garrido, 2006; Canudo *et al.*, 2018.

3.2 MACRONARIA

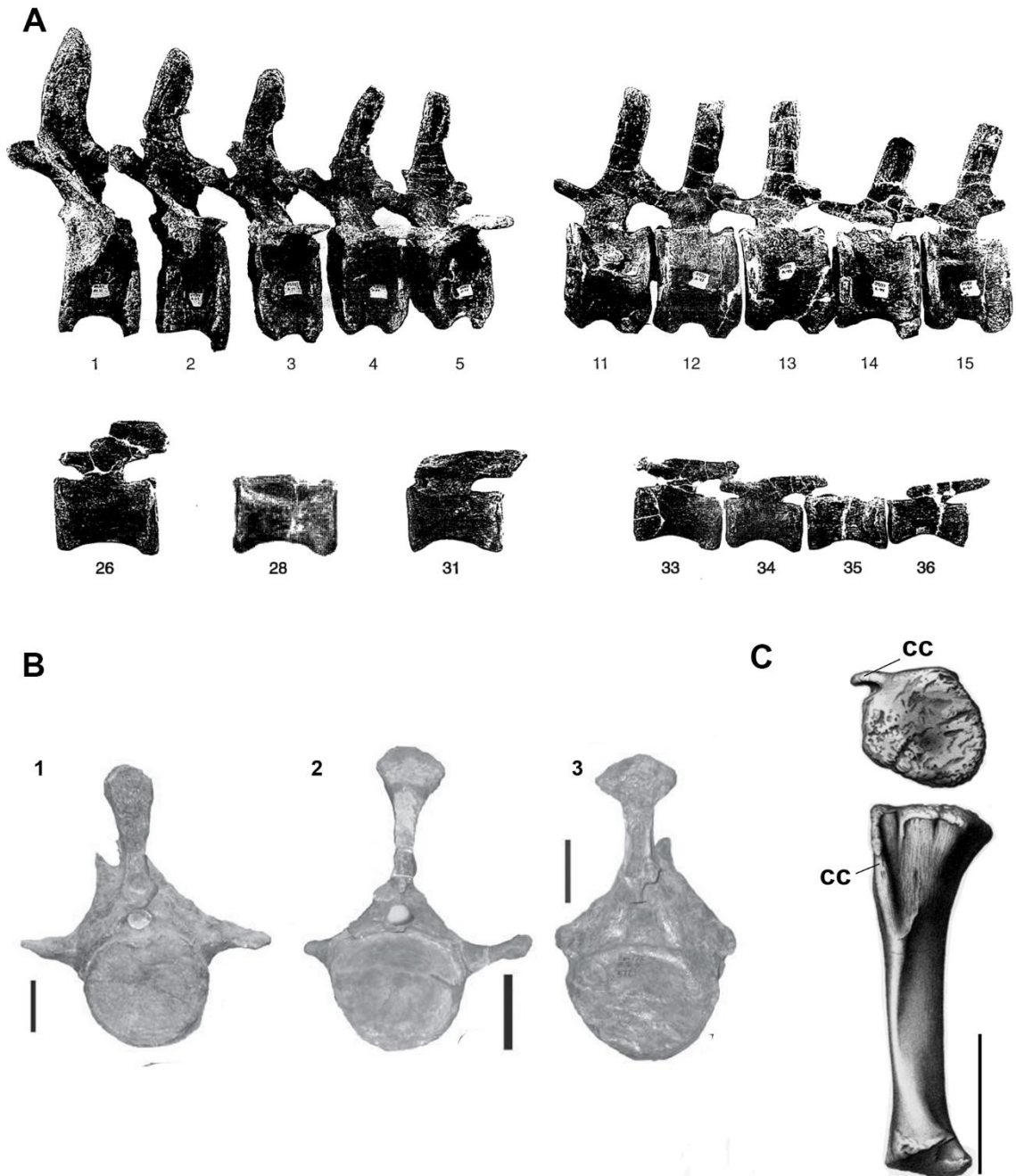
Juntamente com os diplodocóides, os macronários formam o clado dos neosaurópodes (Figura 4) mais proximamente relacionados a *Saltasaurus* que a *Diplodocus* (WILSON; SERENO, 1998) e que apresentam, entre outras características morfológicas, vértebras dorsais posteriores opistocélicas, metacarpos alongados com pelo menos 45% do comprimento do rádio e diapófise das vértebras dorsais projetada horizontalmente (WILSON, 2002; D'EMIC, 2012).

No final do Jurássico, os macronários estavam representados por Brachiosauridae e Somphospondyli (CARBALLIDO *et al.*, 2019; CARBALLIDO; BELLARDINI; SALGADO, 2022). Posteriormente, grande parte dos táxons relacionados a Brachiosauridae extinguiram-se no final do Jurássico no Gondwana, com espécies remanescentes em depósitos do Cretáceo Inferior principalmente na Europa e América do Norte (UPCHURCH; MANNION; TAYLOR, 2015). Entre os macronários não-Titanosauria registrados na América Sul estão *Tehuelchesaurus* (Camarasauromorpha) do final do Jurássico (CARBALLIDO *et al.*, 2011b) e *Padillasaurus* (Brachiosauridae), *Chubutisaurus*, *Ligabuesaurus* e *Malarguesaurus* (Somphospondyli não-Titanosauria) com registros do Barremiano-Coniaciano no Cretáceo (BONAPARTE; RIGA; APESTEGUÍA, 2006; GONZÁLEZ-RIGA; PREVITERA; PIRRONE, 2009; CARBALLIDO *et al.*, 2011a; CARBALLIDO *et al.*, 2015). A partir do Coniaciano até o Maastrichtiano, os titanossauros tornam-se a única linhagem presente no registro fóssil mundial (CARBALLIDO; BELLARDINI; SALGADO, 2022).

3.2.1 Camarasauridae

Os camarassaurídeos contam com registros durante o final do Jurássico na Europa (CARBALLIDO *et al.*, 2019), América do Sul (CARBALLIDO *et al.*, 2011b) e, principalmente, na América do Norte, com a presença do gênero *Camarasaurus* (IKEJIRI, 2004). O gênero é representado por quatro espécies, *C. supremus* (COPE, 1877a), *C. grandis* (MARSH, 1877), *C. lentus* (MARSH, 1889) e *C. lewisi* (JENSEN, 1988), caracterizadas pela região anterorbital do crânio arqueada, dentes com a coroa larga e formato de espátula, e cauda relativamente curta quando comparada a *Diplodocus* (GILMORE, 1925; WOODRUFF; FOSTER, 2017).

A série caudal de *Camarasaurus* compreende vértebras mais alongadas dorsoventralmente que anteroposteriormente na metade proximal, enquanto que na região distal, as vértebras tornam-se levemente alongadas (Figura 15A) (MCINTOSH *et al.*, 1996). Os centros das caudais anteriores (Figura 15 A e B) são anficélicos, constrictos medialmente, sem fossas pneumáticas laterais, com arco neural inserido anteriormente e faces articulares com margens bastante nítidas e contorno circular (GILMORE, 1925; MCINTOSH *et al.*, 1996; IKEJIRI, 2004; IBIRICU, 2010). Os centros das caudais médias e posteriores exibem formato de ampulheta em vista ventral. Em *Camarasaurus lewisi*, as vértebras médias e posteriores exibem similaridade em relação à morfologia e dimensões morfométricas, o que dificulta a diferenciação quanto à posição relativa (IKEJIRI, 2004; IBIRICU, 2010). A tíbia de *Camarasaurus grandis* (Figura 15C) apresenta extremidade proximal sutilmente expandida transversalmente e contorno elíptico. A crista cnemial é projetada lateralmente (GILMORE, 1925; WILSON; SERENO, 1998).

FIGURA 15 – CAUDA E TÍBIA DE *CAMARASAUROS*

Seções da série caudal de *Camarasaurus lewisi*: vértebras 1-5, 11-15, 26, 28 e 31 dissociadas, e 33-36 articuladas (A), vértebras anteriores de: (1) *C. lentus*, (2) *C. grandis* e (3) *C. supremus* (B), e tíbia esquerda de *C. grandis*: vista proximal (acima) e vista lateral (abaixo) (C). Abreviatura: cc. crista cnemial. Escalas: 10 cm (B) e 30 cm (C). Fonte: adaptado de McIntosh *et al.*, 1996, Wilson e Sereno, 1998; Ikejiri, 2005.

3.2.2 Titanosauriformes

Clado filogeneticamente definido como o ancestral comum imediato de *Brachiosaurus* e *Saltasaurus* e todos os seus descendentes (SALGADO; CORIA; CALVO, 1997; WILSON; SERENO, 1998). Os Titanosauriformes são caracterizados pela presença de vértebras cervicais médias com comprimento anteroposterior três vezes maior que a altura da face posterior, elementos pneumáticos nas vértebras pré-sacrais e costelas dorsais, arco neural com posicionamento na metade anterior das caudais anteriores e médias e processo transversal das caudais médias orientado posteriormente (SALGADO; CORIA; CALVO, 1997; WILSON; SERENO, 1998; WILSON, 2002; D'EMIC, 2012). O grupo é subdividido em Brachiosauridae e Somphospondyli (CARBALLIDO; BELLARDINI; SALGADO, 2022).

3.2.2.1 Brachiosauridae

Os braquiosaurídeos compreendem todos os titanosauriformes mais proximamente relacionados a *Brachiosaurus* do que a *Saltasaurus* (WILSON; SERENO, 1998). O grupo atingiu ampla distribuição no final do Jurássico, com a presença de *Brachiosaurus altithorax* na América do Norte (TAYLOR, 2009), *Giraffatitan brancai* na África (JANENSCH, 1950), *Lusotitan atalaiensis* (MANNION *et al.*, 2013), *Europasaurus holgeri* (CARBALLIDO; SANDER, 2014) e *Vouivria damparisensis* (MANNION; ALLAIN; MOINE, 2017) na Europa, até o Albiano-Cenomaniano do Cretáceo, principalmente com os registros de *Cedarosaurus weiskopfae* (TIDWELL; CARPENTER; BROOKS, 1999), *Abydosaurus mcintoshi* (CHURE *et al.*, 2010), *Venosaurus dicrocei* (TIDWELL; CARPENTER; MEYER, 2001), *Sonorasaurus thompsoni* (D'EMIC; FOREMAN; JUD, 2016) na América do Norte, *Soriatitan golmayensis* (ROYO-TORRES *et al.*, 2017) na Europa, além de *Padillasaurus leivaensis* na América do Sul (CARBALLIDO *et al.*, 2015).

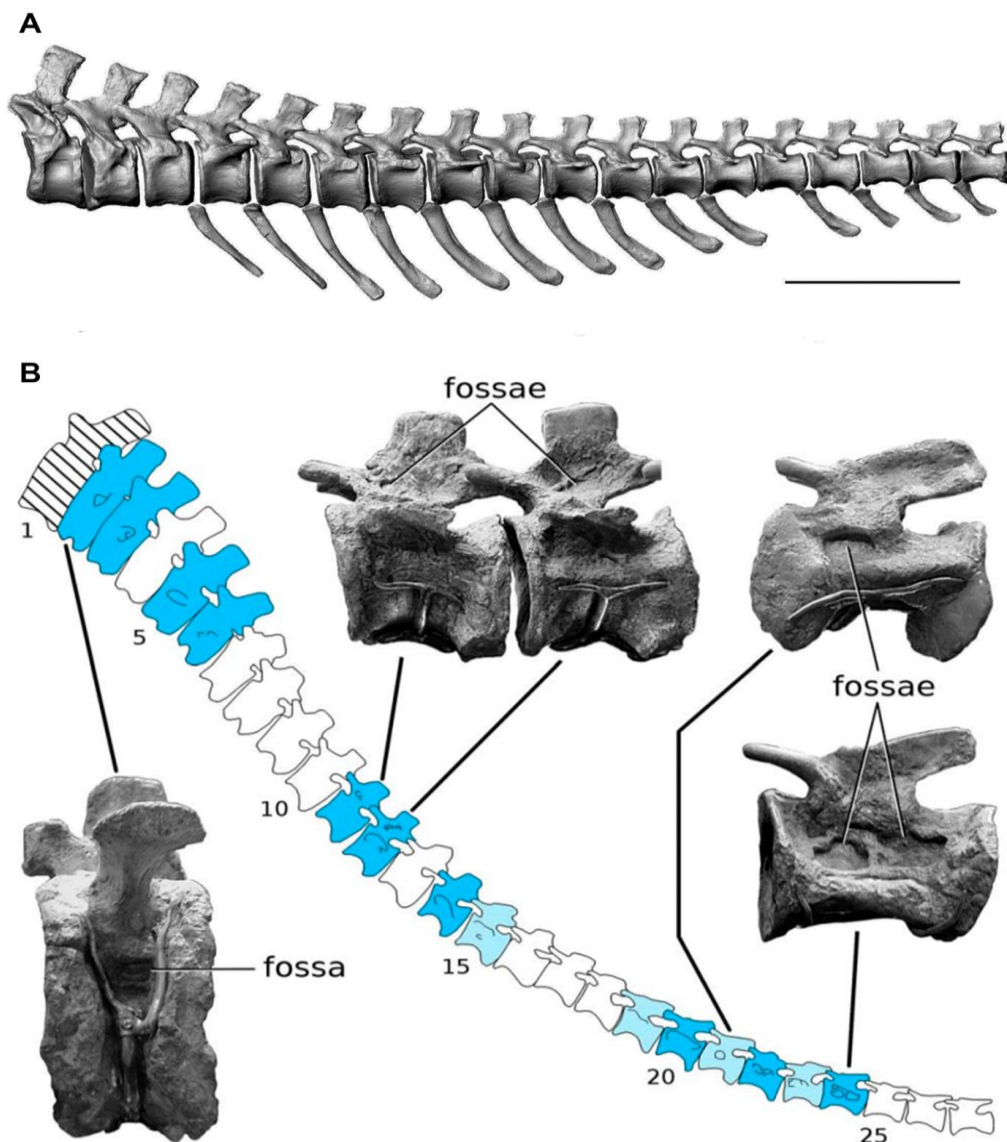
Embora *C. weiskopfae*, *E. holgeri*, *P. leivaensis*, *S. thompsoni* e *V. dicrocei* tenham classificação dúbia como braquiosaurídeos, a identificação de *A. mcintoshi*, *B. altithorax* e *G. brancai* foi corroborada por diversos estudos (D'EMIC, 2012; MANNION *et al.*, 2013; D'EMIC; FOREMAN; JUD, 2016; ROYO-TORRES *et al.*, 2017; MANNION; ALLAIN; MOINE, 2017). As características diagnósticas do grupo incluem a presença de dentes maxilares curvados apicalmente em torno de 30 a 45 graus, extensão do úmero equivalente ou maior que o comprimento do fêmur, além do ísquio encurtado em relação aos demais ossos da bacia (LIAO *et al.*, 2021).

Nos braquiosaurídeos, a sequência de vértebras da cauda mais bem preservada é observada em *Giraffatitan brancai* (TAYLOR, 2009; JANENSCH, 1950), embora, vértebras

dissociadas correspondentes às caudais anteriores, médias e posteriores estejam presentes em *S. golmayensis* e *V. dicrocei* (TIDWELL; CARPENTER; MEYER, 2001; ROYO-TORRES *et al.*, 2017).

A altura das caudais anteriores, médias e posteriores de *G. brancai* (Figura 16) diminui progressivamente no sentido caudal, porém o comprimento anteroposterior se mantém relativamente similar ao longo da série (JANENSCH, 1950; DÍEZ-DÍAZ *et al.*, 2020). As caudais anteriores exibem centros anficélicos com fossas pneumáticas e processo transverso curto e simples (JANENSCH, 1950; TAYLOR, 2009; WEDEL; TAYLOR, 2013).

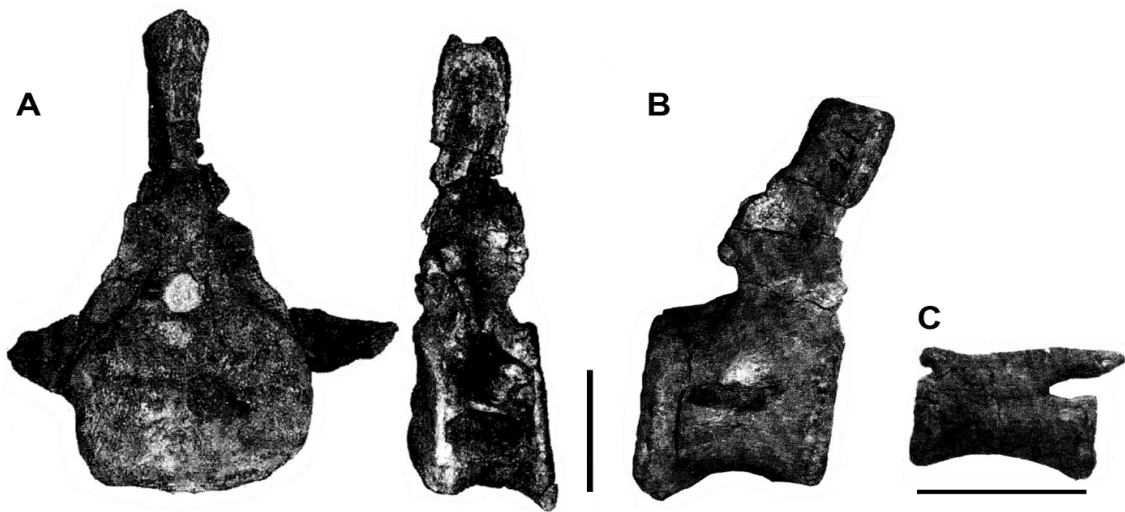
FIGURA 16 – VÉRTEBRAS CAUDAIS DE *GIRAFFATITAN*



Reconstrução da série caudal de *Giraffatitan brancai* em vista lateral esquerda (A), presença de fossas pneumáticas ao longo da série caudal de *G. brancai* em vista lateral esquerda (B). Escala: 50 cm. Fonte: adaptado de Wedel e Taylor, 2013 e Díez-Díaz *et al.*, 2020.

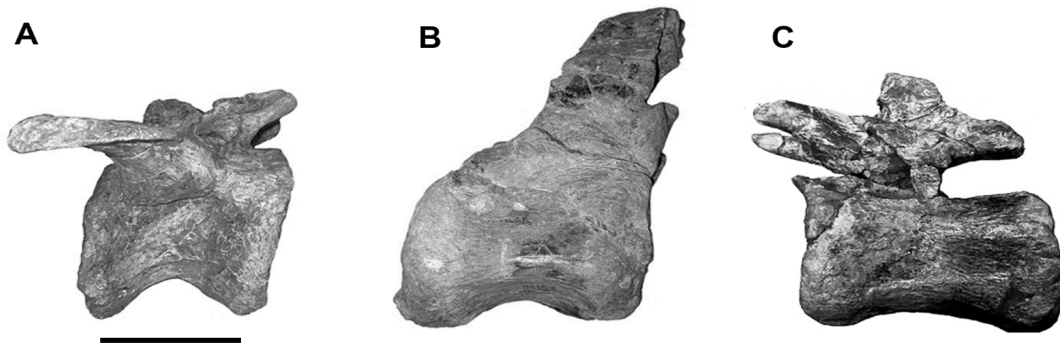
Em *V. dicrocei*, as caudais anteriores proximais exibem centros opistocélico-distopláticos, enquanto as anteriores distais apresentam condição anfiplática (Figura 17). As caudais médias e posteriores também são anfipláticas, curtas anteroposteriormente e sem cristas laterais, contudo nota-se a presença de uma concavidade lateral rasa abaixo do processo transversal (TIDWELL; CARPENTER; MEYER, 2001). Em todas as vértebras caudais, o arco neural é localizado anteriormente e as faces articulares apresentam contorno circular, sem cristas laterais ou quilhas ventrais (TIDWELL; CARPENTER; MEYER, 2001).

FIGURA 17 – VÉRTEBRAS CAUDAIS DE *VENENOSAURUS*



Vista anterior e lateral esquerda de uma vértebra caudal anterior (A), vista lateral direita de uma caudal média (B), e vista lateral esquerda de uma caudal posterior (C). Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Tidwell, Carpenter e Meyer, 2001.

Já em *Soriatitan golmayensis*, os centros apresentam condição anfiplática e posição anterior do arco neural, porém as vértebras médias e posteriores tornam-se progressivamente mais alongadas comparadas às anteriores (Figura 18) (ROYO-TORRES *et al.*, 2017). As caudais anteriores e médias também apresentam uma concavidade lateral rasa abaixo do processo transversal. A face ventral das caudais anteriores exibe um sulco orientado anteroposteriormente, diminuindo progressivamente nas médias e posteriores (ROYO-TORRES *et al.*, 2017).

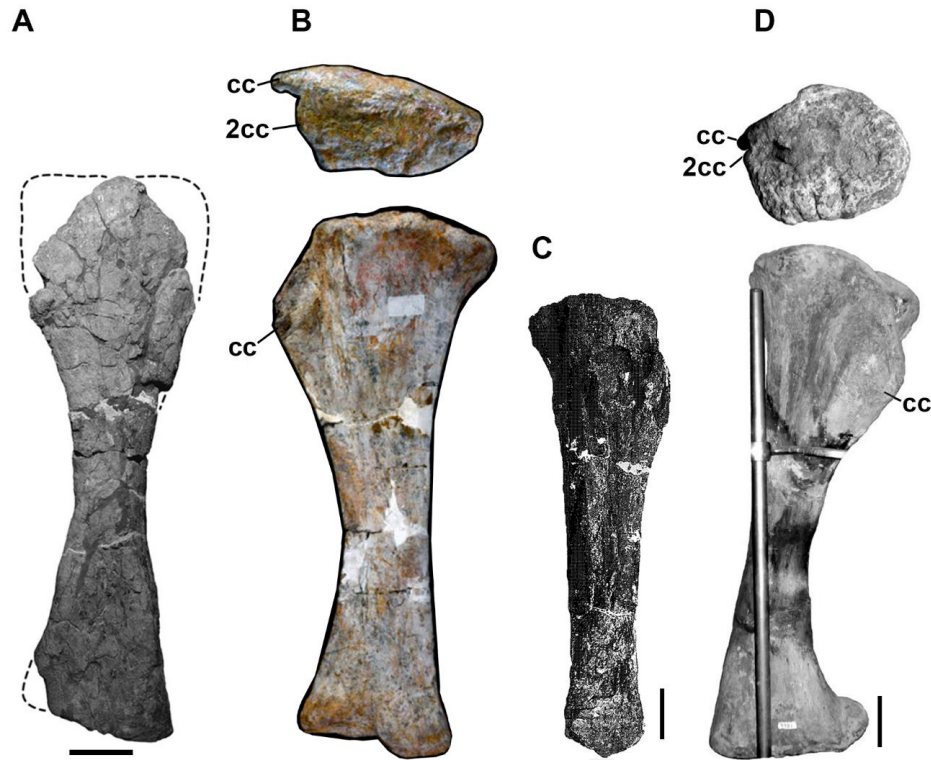
FIGURA 18 – VÉRTEBRAS CAUDAIS DE *SORIATITAN*

Vértebra caudal anterior (A), anterior-média (B) e posterior (C) em vista lateral. Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Royo-Torres *et al.*, 2017.

Em relação às caudais anteriores das demais espécies, estas podem apresentar condição anficélica, como observado em *C. weiskopfae* (TIDWELL; CARPENTER; BROOKS, 1999) e *E. holgeri* (CARBALLIDO; SANDER, 2014), ou procélico-distoplático como em *L. atalaiensis* (MANNION *et al.*, 2013), *V. damparisensis* (MANNION; ALLAIN; MOINE, 2017), *P. leivaensis* (CARBALLIDO *et al.*, 2015) e *S. thompsoni* (D’EMIC; FOREMAN; JUD, 2016). A presença de uma concavidade lateral rasa pode ser observada em *C. weiskopfae* e *P. leivaensis* (TIDWELL; CARPENTER; BROOKS, 1999; CARBALLIDO *et al.*, 2015).

A tíbia encontra-se quase completa em *Lusotitan atalaiensis* e *Vouivria damparisensis*, e fragmentada em *Cedarosaurus weiskopfae* e *Sonorosaurus thompsoni* (Figura 19). Em todos os táxons, a extremidade proximal é transversalmente alongada, embora em *Cedarosaurus* seja menos alongada em comparação com as demais (TIDWELL; CARPENTER; BROOKS, 1999; MANNION *et al.*, 2013; D’EMIC; FOREMAN; JUD, 2016; MANNION; ALLAIN; MOINE, 2017). O contorno da extremidade proximal é arredondado em *L. atalaiensis* e elíptico em *V. damparisensis*. Em ambos os táxons, a crista cnemial é direcionada lateralmente com a presença de uma segunda crista cnemial (MANNION *et al.*, 2013; MANNION; ALLAIN; MOINE, 2017).

FIGURA 19 – TÍBIA DE *SONORASAURUS* (A), *VOUIVRIA* (B), *CEDAROSAURUS* (C), e *LUSOTITAN* (D)



A figura apresenta tíbias em vista lateral (abaixo) e contorno da superfície articular proximal (acima). Abreviaturas: cc: crista cnemial e 2cc: segunda crista cnemial. Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Tidwell, Carpenter e Brooks, 1999; Mannion *et al.*, 2013; D’emic, Foreman, Jud, 2016; Mannion, Allain, Moine, 2017.

3.2.2.2 Somphospondyli

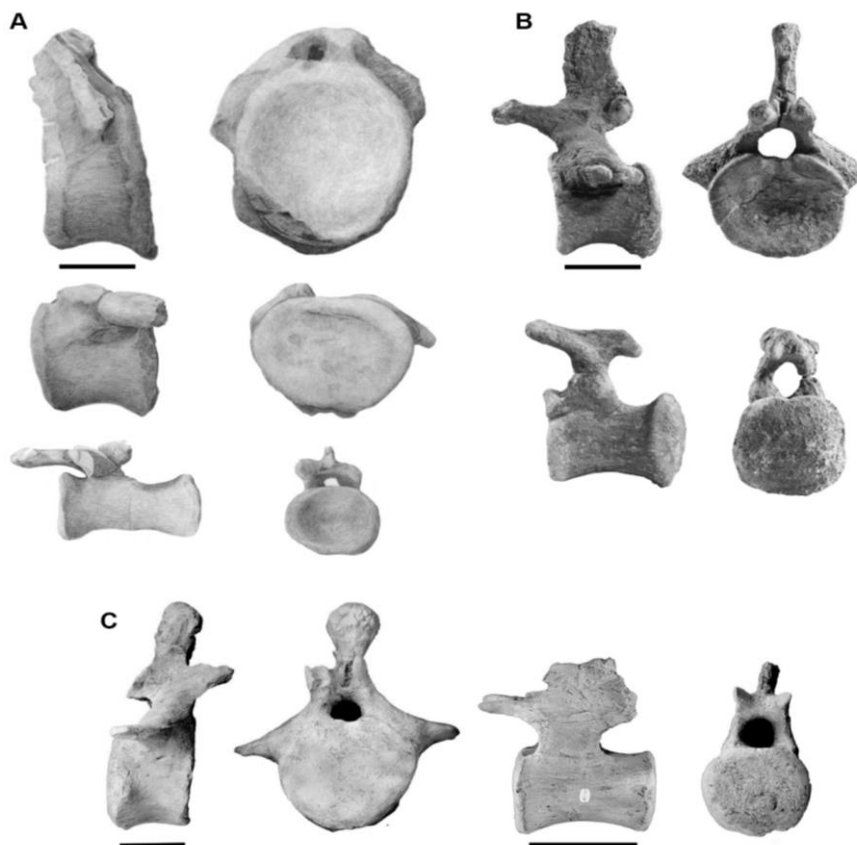
O grupo é filogeneticamente definido como os titanosauriformes mais proximamente relacionados a *Saltasaurus* que a *Brachiosaurus* (WILSON; SERENO, 1998). Embora os táxons e suas relações de parentesco variem de acordo com o estudo realizado (WILSON, 2002; D’EMIC, 2012; MANNION *et al.*, 2013; FERNÁNDEZ-BALDOR *et al.*, 2017; CARBALLIDO *et al.*, 2019), seus representantes compartilham características observadas do esqueleto axial, como a pneumaticidade nas vértebras pré-sacrais, arco neural das vértebras cervicais com laminação rudimentar e espinho neural das vértebras dorsais anteriores e médias inclinado posteriormente (WILSON; SERENO, 1998). O clado abrange as linhagens Euhelopodidae e Titanosauria, encontradas exclusivamente na Ásia (MANNION *et al.*, 2019) e majoritariamente na América do Sul, respectivamente (CARBALLIDO; BELLARDINI; SALGADO, 2022).

O registro de Somphospondyli não-Titanosauria na América do Sul encontra-se delimitado do Berriasiano ao Coniaciano, com a descrição de *Chubutisaurus insignis* (CARBALLIDO *et al.*, 2011a), *Ligabuesaurus leanzai* (BONAPARTE; RIGA; APESTEGUÍA, 2006) e *Malarguesaurus florenciae* (GONZÁLEZ-RIGA; PREVITERA; PIRRONE, 2009) na

Argentina (CARBALLIDO; BELLARDINI; SALGADO, 2022), e *Triunfosaurus leonardii* (CARVALHO *et al.*, 2017; POROPAT *et al.*, 2017) no Brasil.

Os elementos caudais de *C. insignis* (Figura 20 A) variam de centros procélicos-distopláticos, curtos anteroposteriormente em relação à largura da face posterior nas caudais anteriores, tornando-se progressivamente mais alongados nas médias e posteriores. Nas caudais posteriores, o centro tem condição platicélica e face ventral plana, enquanto a superfície ventral das vértebras anteriores e médias tem formato convexo (CARBALLIDO *et al.*, 2011a). A condição procélica-distoplática das caudais anteriores e médias também está presente em *M. florenciae* (Figura 20 B), entretanto suas caudais posteriores apresentam condição fortemente procélica (GONZÁLEZ-RIGA; PREVITERA; PIRRONE, 2009). As vértebras caudais de ambos os gêneros não exibem qualquer elemento pneumático (CARBALLIDO *et al.*, 2011a; GONZÁLEZ-RIGA; PREVITERA; PIRRONE, 2009).

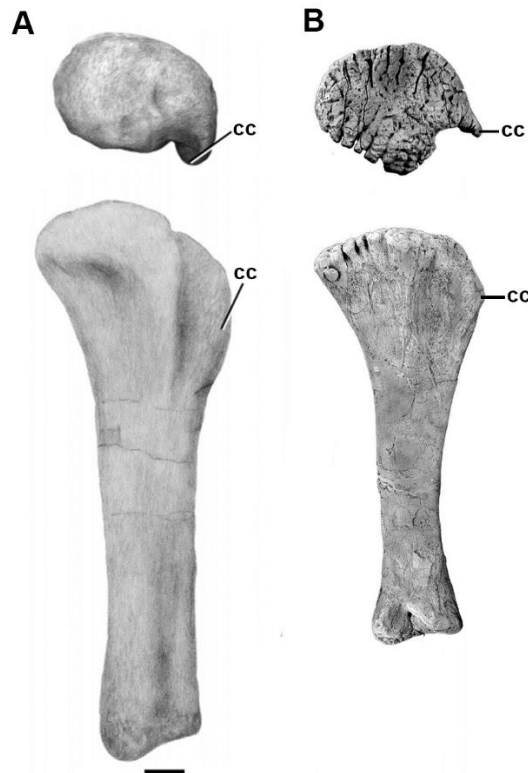
FIGURA 20 – VÉRTEBRAS CAUDAIS DE SOMPHOSPONDYLI



Vista lateral esquerda e anterior das caudais anterior, média e posterior (de cima para baixo) de *Chubutisaurus insignis* (A), vista lateral esquerda e vista anterior da caudal anterior (acima) e vista lateral esquerda e posterior da caudal posterior (abaixo) de *Malarguesaurus florenciae* (B), vista lateral direita e anterior da caudal anterior e vista lateral esquerda e posterior da caudal posterior (da esquerda para direita) de *Tastavinsaurus sanzi* (C). Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Carballido *et al.*, 2011a; González-Riga, Previtera e Pirrone, 2009; Canudo, Royo-Torres, Cuenca-Bescós, 2008.

As tíbias de *C. insignis* (Figura 21A) e *L. leanzai* são relativamente delgadas e suas respectivas cristas cnemiais curvadas anterolateralmente, com contorno da extremidade proximal e subcircular (BONAPARTE, RIGA; APESTEGUÍA, 2006; GONZÁLEZ-RIGA; PREVITERA; PIRRONE, 2009).

FIGURA 21 – TÍBIAS DE *CHUBUTISAURUS* (A) E *TASTAVINSAURUS* (B)



Vista proximal da extremidade proximal (acima) e vista lateral de uma tíbia direita (abaixo). Abreviatura: cc. crista cnemial. Fonte: adaptado de Carballido *et al.*, 2011a e Canudo, Royo-Torres e Cuenca-Bescós, 2008.

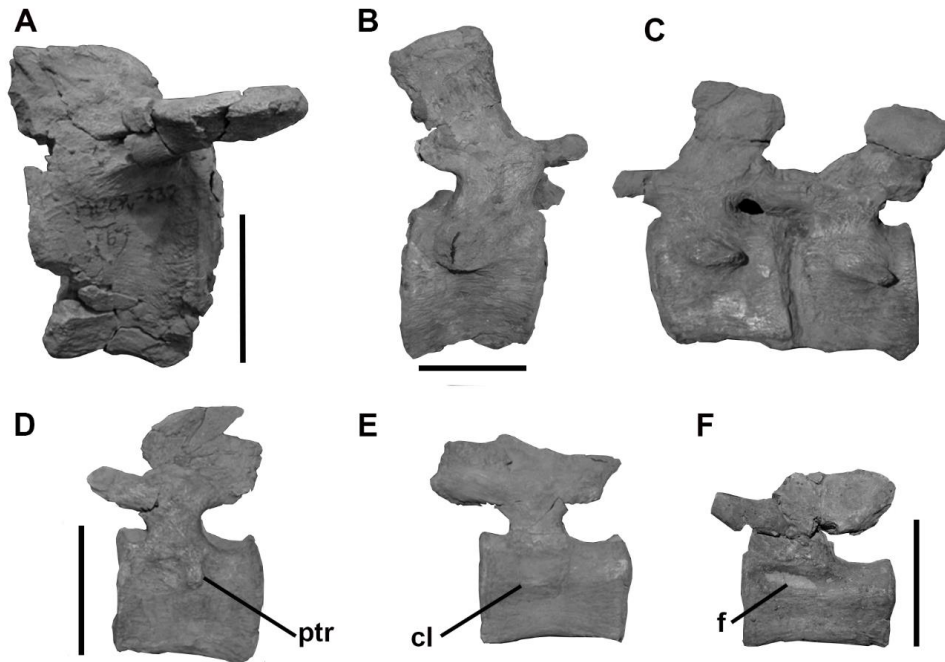
Classificado como Somphospondyli não-Titanosauria, com registro no Albiano da Espanha, *Tastavinsaurus sanzi* exibe caudais anteriores procélicas com contorno articular levemente subcircular nas proximais, alterando para hexagonal nas mais distais (Figura 20C) (CANUDO; ROYO-TORRES; CUENCA-BESCÓS, 2008). As caudais médias são levemente anficélicas e progressivamente mais alongadas anteroposteriormente no sentido caudal. A partir da 22^a vértebra, os centros tornam-se procélicos. Assim como *Chubutisaurus insignis* e *Malarguesaurus florenciae*, as vértebras caudais não exibem elementos pneumáticos (CANUDO; ROYO-TORRES; CUENCA-BESCÓS, 2008; GONZÁLEZ-RIGA; PREVITERA; PIRRONE, 2009; CARBALLIDO *et al.*, 2011a). Já a tíbia exibe contorno da extremidade proximal elíptico com uma leve concavidade no ponto médio. A crista cnemial é orientada

anterolateralmente e apresenta contorno triangular em vista lateral (Figura 21 B) (CANUDO; ROYO-TORRES; CUENCA-BESCÓS, 2008).

3.2.2.2.1 Titanosauria

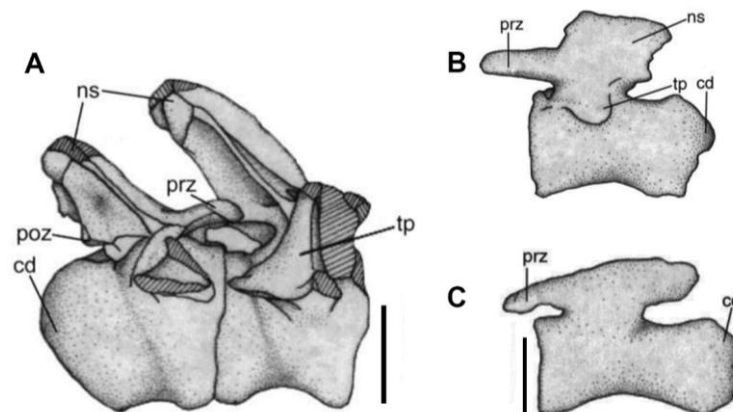
Grupo mais diverso taxonomicamente, Titanosauria compreende o ancestral comum de *Andesaurus delgadoi* (CALVO; BONAPARTE, 1991), *Saltasaurus loricatus* (BONAPARTE; POWELL, 1980) e todos os seus descendentes (SALGADO; CORIA; CALVO, 1997). Do Berriasiano ao Cenomaniano (GALLINA; GONZÁLEZ-RIGA; DAVID, 2022), os registros de titanossauros na América do Sul abrangem *Andesaurus delgadoi* (CALVO; BONAPARTE, 1991; MANNION; CALVO, 2011), *Ninjatitan zapatai* (GALLINA, CANALE; CARBALLIDO, 2021), *Choconsaurus baileywillisi* (SIMÓN; SALGADO; CALVO, 2017), representantes de Lithostrotia como *Epachthosaurus sciuttoi* (MARTÍNEZ *et al.*, 2004), *Tapuiasaurus macedoi* (ZAHER *et al.*, 2011) e *Sarmientosaurus musacchioi* (MARTÍNEZ *et al.*, 2016), assim como *Argentinosaurus huinculensis* (BONAPARTE; CORIA, 1993), *Drusilasaura deseadensis* (NAVARRETE; CASAL; MARTINÉZ, 2011) e *Patagotitan mayorum* (CARBALLIDO *et al.*, 2017) pertencentes a Lognkosauria (GALLINA; GONZÁLEZ-RIGA; DAVID, 2022).

Apenas *Andesaurus delgadoi* e *Epachthosaurus sciuttoi* apresentam uma sequência caudal parcialmente recuperada, com 25 vértebras em *A. delgadoi* (MANNION; CALVO, 2011) e 29 em *E. sciuttoi* (MARTÍNEZ *et al.*, 2004). Em *A. delgadoi* (Figura 22), as caudais anteriores são levemente procélicas e a partir da sétima posição, os centros são levemente anficélicos. Da 4^o a 18^o posição, as vértebras anteriores e médias exibem comprimento anteroposterior e dorsoventral similares, conferindo um aspecto quadrado em vista lateral, enquanto as caudais subsequentes são mais alongadas anteroposteriormente (MANNION; CALVO, 2011). Forames vasculares estão presentes nas faces laterais da segunda à sétima vértebra. Nas caudais posteriores observa-se a presença de crista e/ou fossa lateral alongadas anteroposteriormente (MANNION; CALVO, 2011). As faces ventrais apresentam uma concavidade anteroposterior delimitada por cristas até a 21^o vértebra, tornando-se transversalmente plana nas mais distais (MANNION; CALVO, 2011).

FIGURA 22 – ELEMENTOS CAUDAIS DE *ANDESAURUS*

Vértebra caudal anterior proximal em vista lateral esquerda (A), vista lateral direita de uma caudal anterior distal (B), duas vértebras anterior-médias articuladas (C), duas vértebras médias (D) e (E) e uma vértebra média-posterior (F) em vista lateral esquerda. Abreviaturas: ptr. processo transversus rudimentar; cl. crista lateral e f. fossa lateral. Escala: 10 cm. Fonte: adaptado de Mannion e Calvo, 2011.

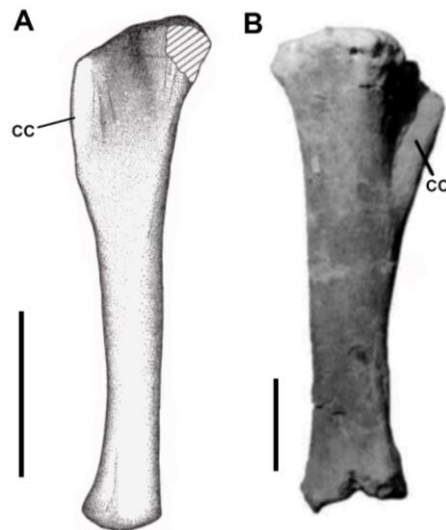
Diferente de *A. delgadoi*, todas as vértebras caudais de *E. sciuttoi* (Figura 23) são procélicas com arco neural situado na região anterior do centro. A partir da 10^a caudal, o côneo é menos desenvolvido, com cristas ventrais longitudinais. Todas as vértebras da sequência caudal apresentam comprimento anteroposterior similar (MARTÍNEZ *et al.*, 2004).

FIGURA 23 – ELEMENTOS CAUDAIS DE *EPACHTHOSAURUS*

Primeira e segunda vértebra em vista lateral direita (A), caudal média (B) e posterior (C) em vista lateral esquerda. Abreviaturas: cd. côneo, poz. pós-zigapófise, ns. espinho neural, prz. pré-zigapófise, tp. processo transversus. Escala: 10 cm (A) e 5 cm (B e C). Fonte: adaptado de Martínez *et al.*, 2004.

A tíbia de *Argentinosaurus huinculensis* (Figura 24) exibe crista cnemial moderadamente desenvolvida e a fossa cnemial pouco extensa transversalmente (BONAPARTE; CORIA, 1993). Em *Epachthosaurus sciuttoi*, a crista cnemial é estreita transversalmente, alongada proximo-distalmente e projetada anterolateralmente. A superfície da extremidade proximal é relativamente plana (MARTÍNEZ *et al.*, 2004).

FIGURA 24 – TÍBIA DE ARGENTINOSAURUS (A) e EPACHTHOSAURUS (B)



Abreviatura: cc. crista cnemial. Escala: 50 cm (A) e 20 cm (B). Fonte: adaptado de Bonaparte e Coria, 1993 e Martínez *et al.*, 2004.

3.3 CONCLUSÃO

Em síntese, os elementos caudais dos principais grupos de neosaurópodes encontram-se, em sua maioria, bem representados por séries caudais. Os centros caudais anteriores são anteroposteriormente curtos em relação à altura e são morfologicamente mais diversos quando comparadas as caudais médias e posteriores. A maioria dos centros caudais médios pode exibir condição anficélica ou anfiplática. Nos diplodocídeos e rebaquissaurídeos, as caudais médias são notavelmente mais alongadas anteroposteriormente que dorsoventralmente. Em alguns gêneros (*Apatosaurus*, *Diplodocus*, *Suuwassea*, *Lavocatisaurus* e *Limaysaurus*) a porção distal da cauda lembra o formato de chicote, uma vez que, os centros caudais desta região são fortemente comprimidos dorsoventralmente. Em grande parte dos neosaurópodes, a condição morfológica dos centros caudais varia ao longo da série caudal. Contudo, apenas em Titanosauria pode-se observar vértebras caudais procélicas em toda a sequência caudal. Já a extremidade proximal da tíbia da maioria dos neosaurópodes é transversalmente mais expandida que a extremidade distal, enquanto a crista cnemial pode estar projetada lateralmente ou anterolateralmente.

REFERÊNCIAS

- APESTEGUÍA, S. The sauropod diversity of the la Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). **Gondwana Research**, v. 12, n. 4, p. 533-546, 2007. DOI: [10.1016/j.gr.2007.04.007](https://doi.org/10.1016/j.gr.2007.04.007)
- BONAPARTE, J. F.; CORIA, R. A. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. **Ameghiniana**, v. 30, n. 3, p. 271-282, 1993.
- BONAPARTE, J. F.; MATEUS, O. A new diplodocid, *Dinheirosaurus lourinhanensis* gen. et sp. nov., from the Late Jurassic beds of Portugal. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, v. 5, n. 2, p. 13-29, 1999.
- BONAPARTE, J. F.; POWELL, J. E. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, Northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria Carnosauria-Aves). **Mèm. Soc. gèol.** v. 139, p. 19-28, 1980.
- BONAPARTE, J. F.; RIGA, B. J. G.; APESTEGUÍA, S. *Ligabuesaurus leanzai* gen. et sp. nov. (Dinosauria, Sauropoda), a new titanosaur from the Lohan Cura Formation (Aptian, Lower Cretaceous) of Neuquén, Patagonia, Argentina. **Cretaceous Research**, v. 27, n. 3, p. 364-376, 2006. DOI: [10.1016/j.cretres.2005.07.004](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2005.07.004)
- CALVO, J. O.; BONAPARTE, J. F. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formacion Rio Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. **Ameghiniana**, v. 28, p. 303-310, 1991.
- CALVO, J. O.; SALGADO, L. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina: new evidence on the origin of the Diplodocidae. **Gaia**, v. 11, p. 13-33, 1995.
- CANUDO, J. I.; CARBALLIDO, J. L.; GARRIDO, A.; SALGADO, L. A new rebbachisaurid sauropod from the Aptian–Albian, Lower Cretaceous Rayoso Formation, Neuquén, Argentina. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 63, n. 4, p. 679-691, 2018. DOI: [10.4202/app.00524.2018](https://doi.org/10.4202/app.00524.2018)

- CANUDO, J. I.; ROYO-TORRES, R.; CUENCA-BESCÓS, G. A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et sp. nov. from the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 3, p. 712-731, 2008. DOI: [10.1671/0272-4634\(2008\)28\[712:ANSTSG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2008)28[712:ANSTSG]2.0.CO;2)
- CARBALLIDO, J. L.; BELLARDINI, F.; SALGADO, L. The Rise of Non-Titanosaur Macronarians in South America. In: OTERO, A.; CARBALLIDO, J. L.; POL, D. (Eds.). **South American Sauropodomorph Dinosaurs**. Springer International Publishing, Cham, p. 237-268, 2022.
- CARBALLIDO, J. L.; GARRIDO, A. C.; CANUDO, J. I.; SALGADO, L. Redescription of *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte (Sauropoda, Diplodocoidea), a rebbachisaurid from the early Late Cretaceous of Neuquén. **Geobios**, v. 43, n. 5, p. 493-502, 2010. DOI: [10.1016/j.geobios.2010.01.004](https://doi.org/10.1016/j.geobios.2010.01.004)
- CARBALLIDO, J. L.; POL, D.; CERDA, I.; SALGADO, L. The osteology of *Chubutisaurus insignis* del Corro, 1975 (Dinosauria: Neosauropoda) from the 'middle' Cretaceous of central Patagonia, Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. 1, p. 93-110, 2011a. DOI: [10.1080/02724634.2011.539651](https://doi.org/10.1080/02724634.2011.539651)
- CARBALLIDO, J. L.; POL, D.; OTERO, A.; CERDA, I. A.; SALGADO, L.; GARRIDO, A. C.; RAMEZANI, J.; CÚNEO, N. R.; KRAUSE, J. M. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 284, n. 1860, p. 201–219, 2017. DOI: [10.1098/rspb.2017.1219](https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1219)
- CARBALLIDO, J. L.; POL, D.; RUGE, M. L. P.; BERNA, S. P.; PÁRAMO-FONSECAC, M. E.; ETAYO-SERNA, F. A new early Cretaceous Brachiosaurid (Dinosauria, Neosauropoda) from northwestern Gondwana (Villa de Leiva, Colombia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 35, n. 5, e980505-11, 2015. DOI: [10.1080/02724634.2015.980505](https://doi.org/10.1080/02724634.2015.980505)
- CARBALLIDO, J. L.; RAUHUT, O. W. M.; POL, D.; SALGADO, L. Osteology and phylogenetic relationships of *Tehuelchesaurus benitezii* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Patagonia. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 163, n. 2, p. 605-662, 2011b. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00723.x>
- CARBALLIDO, J. L.; SALGADO, L.; POL, D.; CANUDO, J. I.; GARRIDO, A. A new basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin: evolution and biogeography of the group. **Historical Biology**, v. 24, n. 6, p. 631-654, 2012. DOI: [10.1080/08912963.2012.672416](https://doi.org/10.1080/08912963.2012.672416)
- CARBALLIDO, J. L.; SANDER, P. M. Postcranial axial skeleton of *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Germany: implications for sauropod ontogeny and phylogenetic relationships of basal Macronaria. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 12, n. 3, p. 335-387, 2014. DOI: [10.1080/14772019.2013.764935](https://doi.org/10.1080/14772019.2013.764935)
- CARBALLIDO, J. L.; SCHEIL, M.; KNOTSCHKE, N.; SANDER, P. M. The appendicular skeleton of the dwarf macronarian sauropod *Europasaurus holgeri* from the Late Jurassic of Germany and a re-evaluation of its systematic affinities. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 18, n. 9, p. 739-781, 2019. DOI: [10.1080/14772019.2019.1683770](https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1683770)
- CARPENTER, K. *Maraapunisaurus fragillimus*, ng (formerly *Amphicoelias fragillimus*), a basal rebbachisaurid from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Colorado. **Geology of the Intermountain West**, Utah, v. 5, p. 227-244, 2018. DOI: [10.31711/giw.v5i0.28](https://doi.org/10.31711/giw.v5i0.28)

- CARVALHO, I. S.; AVILLA, S.; SALGADO, L. *Amazonsaurus maranhensis* gen. et sp. nov. (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian–Albian) of Brazil. **Cretaceous Research**, v. 24, n. 6, p. 697-713, 2003. DOI: [10.1016/j.cretres.2003.07.005](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2003.07.005)
- CARVALHO, I. S.; SALGADO, L.; LINDOSO, R. M.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; NOGUEIRA, F. C. C.; SOARES, J. A. A new basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 75, p. 74-84, 2017. DOI: [10.1016/j.jsames.2017.01.010](https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.01.010)
- CHURE, D.; BRITT, B. B.; WHITLOCK, J. A.; WILSON, J. A. First complete sauropod dinosaur skull from the Cretaceous of the Americas and the evolution of sauropod dentition. **Naturwissenschaften**, v. 97, n. 4, p. 379-391, 2010. DOI: [10.1007/s00114-010-0650-6](https://doi.org/10.1007/s00114-010-0650-6)
- COPE, E. D. On a gigantic saurian from the Dakota Epoch of Colorado. **Paleontological Bulletin**, v. 25, p. 5-10. 1877a.
- CORIA, R. A.; WINDHOLZ, G. J.; ORTEGA, F.; CURRIE, P. J. A new Dicraeosaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Mulichinco formation, Valanginian, Neuquén Basin) of Argentina. **Cretaceous Research**, v. 93, p. 33-48, 2019. DOI: [10.1016/j.cretres.2018.08.019](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.08.019)
- DALLA VECCHIA, F. M. Remains of Sauropoda (Reptilia, Saurischia) in the Lower Cretaceous (Upper Hauterivian/Lower Barremian) limestones of SW Istria (Croatia). **Geologia Croatica**, v. 51, n. 2, p. 105-134, 1998. DOI: [10.4154/GC.1998.11](https://doi.org/10.4154/GC.1998.11)
- D'EMIC, M. D. The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 166, n. 3, p. 624-671, 2012. DOI: [10.1111/j.1096-3642.2012.00853.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00853.x)
- D'EMIC, M. D.; FOREMAN, B. Z.; JUD, N. A. Anatomy, systematics, paleoenvironment, growth, and age of the sauropod dinosaur *Sonorasaurus thompsoni* from the Cretaceous of Arizona, USA. **Journal of Paleontology**, v. 90, n. 1, p. 102-132, 2016. DOI: [10.1017/jpa.2015.67](https://doi.org/10.1017/jpa.2015.67)
- DÍEZ-DÍAZ, V.; DEMUTH, O. E.; SCHWARZ, D.; MALLISON, H. The tail of the Late Jurassic sauropod *Giraffatitan brancai*: Digital reconstruction of its epaxial and hypaxial musculature, and implications for tail biomechanics. **Frontiers in Earth Science**, v. 8, p. 1-18, 2020. DOI: [10.3389/feart.2020.00160](https://doi.org/10.3389/feart.2020.00160)
- FANTI, F.; CAU, A.; CANTELLI, L.; HASSINE, M.; AUDITORE, M. New information on *Tataouinea hannibal* from the Early Cretaceous of Tunisia and implications for the tempo and mode of rebbachisaurid sauropod evolution. **PloS One**, v. 10, n. 4, e0123475, 2015. DOI: [10.1371/journal.pone.0123475](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123475)
- FARIA, C. C. J.; RIGA, B. G.; CANDEIRO, C. R. A.; MARINHO, T. S.; DAVID, L. O.; SIMBRAS, F. M.; CASTANHO, R. B.; MUNIZ, F. P.; PEREIRA, P. V. L. G. C. Cretaceous sauropod diversity and taxonomic succession in South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 61, p. 154-163, 2015. DOI: [10.1016/j.jsames.2014.11.008](https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.11.008)
- FERNÁNDEZ-BALDOR, F. T.; CANUDO, J. I.; HUERTA, P.; MORENO-AZANZA, M.; MONTERO, D. *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 56, n. 3, p. 535-552, 2011. DOI: [10.4202/app.2010.0003](https://doi.org/10.4202/app.2010.0003)
- FERNÁNDEZ-BALDOR, F. T.; CANUDO, J. I.; HUERTA, P.; MORENO-AZANZA, M.; MONTERO, D. *Europatitan eastwoodi*, a new sauropod from the Lower Cretaceous of Iberia in the initial radiation of somphospondylans in Laurasia. **PeerJ**, v. 5, p. e3409, 2017. DOI: [10.7717/peerj.3409](https://doi.org/10.7717/peerj.3409)

- GALLINA, P. A. Reappraisal of the Early Cretaceous sauropod dinosaur *Amargatitanis macni* (Apesteguía, 2007), from northwestern Patagonia, Argentina. **Cretaceous Research**, v. 64, p. 79-87, 2016. DOI: [10.1016/j.cretres.2016.04.002](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2016.04.002)
- GALLINA, P. A.; APESTEGUÍA, S.; CANALE, J. I.; HALUZA, A. A new long-spined dinosaur from Patagonia sheds light on sauropod defense system. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 1-10, 2019. DOI: [10.1038/s41598-018-37943-3](https://doi.org/10.1038/s41598-018-37943-3)
- GALLINA, P. A.; APESTEGUÍA, S.; CARBALLIDO, J. L.; GARDERES, J. P. Southernmost Spiny Backs and Whiplash Tails: flagellicaudatans from South America. In: OTERO, A.; CARBALLIDO, J. L.; POL, D. (Eds.). **South American Sauropodomorph Dinosaurs**. Springer International Publishing, Cham, p. 209-236, 2022.
- GALLINA, P. A.; APESTEGUÍA, S.; HALUZA, A.; CANALE, J. I. A diplodocid sauropod survivor from the Early Cretaceous of South America. **PLoS One**, v. 9, n. 5, e97128, 2014. DOI: [10.1371/journal.pone.0097128](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097128)
- GALLINA, P. A.; CANALE, J. I.; CARBALLIDO, J. L. The earliest known titanosaur sauropod dinosaur. **Ameghiniana**, v. 58, n. 1, p. 35-51, 2021. DOI: [10.5710/AMGH.20.08.2020.3376](https://doi.org/10.5710/AMGH.20.08.2020.3376)
- GALLINA, P. A.; GONZÁLEZ-RIGA, B. J.; DAVID, L. D. O. Time for giants: titanosaurs from the Berriasian–Santonian age. In: OTERO, A.; CARBALLIDO, J. L.; POL, D. (Eds.). **South American Sauropodomorph Dinosaurs**. Springer, Cham, p. 299-340, 2022.
- GALLINA, P.; APESTEGUÍA, S. *Cathartesaura anaerobica* gen. et sp. nov., a new rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous), Río Negro, Argentina. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Nueva Serie**, Buenos Aires, v. 7, n. 2, p. 153-166, 2005. DOI: [10.22179/REVMACN.7.332](https://doi.org/10.22179/REVMACN.7.332)
- GILMORE, C. W. Nearly complete articulated skeleton of *Camarasaurus*: A saurischian dinosaur from the Dinosaur National Monument, Utah. **Memoirs of the Carnegie Museum**, v. 10, n. 3, p. 347-384, 1925.
- GILMORE, C. W. Osteology of *Apatosaurus*, with species reference to specimens in the Carnegie Museum. **Memoirs of the Carnegie Museum**, v. 11, n. 4, p. 177-269, 1936.
- GONZÁLEZ-RIGA, B. J.; PREVITERA, E.; PIRRONE, C. A. *Malarguesaurus florenciae* gen. et sp. nov., a new Titanosauriform (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Mendoza, Argentina. **Cretaceous Research**, v. 30, n. 1, p. 135-148, 2009. DOI: [10.1016/j.cretres.2008.06.006](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.06.006)
- HANIK, G. M.; LAMANNA, M. C.; WHITLOCK, J. A. A juvenile specimen of *Barosaurus* Marsh, 1890 (Sauropoda: Diplodocidae) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Dinosaur National Monument, Utah, USA. **Annals of Carnegie Museum**, v. 84, n. 3, p. 253-263, 2017. DOI: [10.2992/007.084.0301](https://doi.org/10.2992/007.084.0301)
- HARRIS, J. D. The appendicular skeleton of *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana (USA). **Geobios**, v. 40, n. 4, p. 501-522, 2007. DOI: [10.1016/j.geobios.2006.02.002](https://doi.org/10.1016/j.geobios.2006.02.002)
- HARRIS, J. D. The axial skeleton of the dinosaur *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. **Palaeontology**, v. 49, n. 5, p. 1091-1121, 2006. DOI: [10.1111/j.1475-4983.2006.00577.x](https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00577.x)
- HARRIS, J. D.; DODSON, P. A new diplodocid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 49, n. 2, p. 197-210, 2004.

- HATCHER, J. B. *Diplodocus* (Marsh): its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. **Memoirs of the Carnegie Museum**, v.14, p. 531-532, 1901. DOI: [10.1126/science.14.353.531](https://doi.org/10.1126/science.14.353.531)
- IBIRICU, L. M. Evolution of the caudal vertebral series in macronarian sauropod dinosaurs: morphofunctional and phylogenetic implications. **Thesis**. Drexel University, 2010.
- IBIRICU, L. M.; CASAL, G. A.; LAMANNA, M. C.; MARTÍNEZ, R. D.; HARRIS, J. D.; LACOVARA, K. J. *Katpensaurus goicoecheai*, gen. et sp. nov., a Late Cretaceous rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from central Patagonia, Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, n. 6, p. 1351–1366, 2013. DOI: [10.1080/02724634.2013.776562](https://doi.org/10.1080/02724634.2013.776562)
- IKEJIRI, T. Anatomy of *Camarasaurus lentus* (Dinosauria: Sauropoda) from the Morrison Formation (Late Jurassic), Thermopolis, central Wyoming, with determination and interpretation of ontogenetic, sexual dimorphic and individual variation in the genus. **Thesis**. Fort Hays State University, 2004.
- IKEJIRI, T. Distribution and biochronology of *Camarasaurus* (Dinosauria, Sauropoda) from the Jurassic Morrison Formation of the Rocky Mountain Region. In: LUCAS, S. G.; ZEIGLER, K.; LUETH, V.; OWEN, D. E. (Eds.). 56th Field Conference Guidebook, Geology of the Chama Basin, **New Mexico Geological Survey**, p. 367-379, 2005.
- JANENSCH, W. J. The vertebral column of *Brachiosaurus brancai*. **Palaeontographica**, v. 3, n. 7, p. 27-93, 1950.
- JANENSCH, Werner. Die Wirbelsäule der Gattung *Dicraeosaurus*. **Palaeontographica**, v. 3, n. 2, p. 37-133, 1925.
- JENSEN, J. A. A fourth new sauropod dinosaur from the Upper Jurassic of the Colorado Plateau and sauropod bipedalism. **The Great Basin Naturalist**, v. 48, p. 121-145, 1988.
- LIAO, C. C.; MOORE, A.; JIN, C.; YANG, T. R.; SHIBATA, M.; JIN, F.; WANG, B.; JIN, D.; GUO, Y.; XU, X. A possible brachiosaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the mid-Cretaceous of northeastern China. **PeerJ**, v. 9, e11957, 2021. DOI: [10.7717/peerj.11957](https://doi.org/10.7717/peerj.11957)
- LINDOSO, R. M.; MEDEIROS, M. A. A.; CARVALHO, I. S.; PEREIRA, A. A.; MENDES, I. D.; IORI, F. V.; SOUSA, E. P.; ARCANJO, S. H. S.; SILVA, T. C. M. A new rebbachisaurid (Sauropoda: Diplodocoidea) from the middle Cretaceous of northern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 104, e104191, 2019. DOI: [10.1016/j.cretres.2019.104191](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104191)
- LOVELACE, D. M.; HARTMAN, S. A.; WAHL, W. R. Morphology of a specimen of *Supersaurus* (Dinosauria, Sauropoda) from the Morrison Formation of Wyoming, and a reevaluation of diplodocid phylogeny. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 65, n.4, p. 527-544, 2007.
- MANNION, P. D.; UPCHURCH, P.; JIN, X.; ZHENG, W. New information on the Cretaceous sauropod dinosaurs of Zhejiang Province, China: impact on Laurasian titanosauriform phylogeny and biogeography. **Royal Society Open Science**, v. 6, n. 8, e191057, 2019. DOI: [10.1098/rsos.191057](https://doi.org/10.1098/rsos.191057)
- MANNION, P. D.; ALLAIN, R.; MOINE, O. The earliest known titanosauriform sauropod dinosaur and the evolution of Brachiosauridae. **PeerJ**, v. 5, e3217, 2017. DOI: [10.7717/peerj.3217](https://doi.org/10.7717/peerj.3217)

- MANNION, P. D.; CALVO, J. O. Anatomy of the basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) *Andesaurus delgadoi* from the mid-Cretaceous (Albian–early Cenomanian) Río Limay Formation, Neuquén Province, Argentina: implications for titanosaur systematics. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 163, n. 1, p. 155-181, 2011. DOI: [10.1111/j.1096-3642.2011.00699.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00699.x)
- MANNION, P. D.; UPCHURCH, P.; BARNES, R. N.; MATEUS, O. Osteology of the Late Jurassic portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 168, n. 1, p. 98-206, 2013. DOI: [10.1111/zoj.12029](https://doi.org/10.1111/zoj.12029)
- MARSH, O. C. Notice of a new and gigantic dinosaur. **American Journal of Science and Arts** (1820-1879), v. 14, p. 87-88, 1877.
- MARSH, O. C. Notice of a new and gigantic dinosaur. **American Journal of Science**, v. 37, p. 331-336, 1889.
- MARTÍNEZ, R. D. F.; LAMANNA, M. C.; NOVAS, F. E.; RIDGELY, R. C.; CASAL, G. A.; MARTÍNEZ, J. E.; VITA, J. R.; WITMER, L. M. A basal lithostrotian titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) with a complete skull: implications for the evolution and paleobiology of Titanosauria. **PloS One**, v. 11, n. 4, e0151661, 2016. DOI: [10.1371/journal.pone.0151661](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151661)
- MARTÍNEZ, R. D.; GIMÉNEZ, O.; RODRÍGUEZ, J.; LUNA, M.; LAMANNA, M. An articulated specimen of the basal titanosaurian (Dinosauria: Sauropoda) *Epachthosaurus sciuttoi* from the early Late Cretaceous Bajo Barreal Formation of Chubut Province, Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 1, p. 107-120, 2004. DOI: [10.1671/9.1](https://doi.org/10.1671/9.1)
- MCINTOSH, J. S.; MILLER, W. E.; STADTMAN, K. L.; GILLETTE, D. D. The osteology of *Camarasaurus lewisi* (Jensen, 1988). **Brigham Young University Geology Studies**, v. 41, p. 73-95, 1996.
- MCPHEE, B. W.; MANNION, P. D.; KLERK, W. J.; CHOINIERE, J. N. High diversity in the sauropod dinosaur fauna of the Lower Cretaceous Kirkwood Formation of South Africa: implications for the Jurassic–Cretaceous transition. **Cretaceous Research**, v. 59, p. 228-248, 2016. DOI: [10.1016/j.cretres.2015.11.006](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.11.006)
- NAVARRETE, C.; CASAL, G.; MARTINEZ, R. *Drusilasaura deseadensis* gen. et sp. nov., un nuevo titanosaurio (Dinosauria-Sauropoda), de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior del norte de Santa Cruz, Argentina. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 14, n. 1, p. 1-14, 2011. DOI: [10.4072/rbp.2011.1.01](https://doi.org/10.4072/rbp.2011.1.01)
- POROPAT, S. F.; NAIR, J. P.; SYME, C. E.; MANNION, P. D.; UPCHURCH, P.; HOCKNULL, S. A.; COOK, A. G.; TISCHLER, T. R.; HOLLAND, T. Reappraisal of *Austrosaurus mckillopi* Longman, 1933 from the Allaru Mudstone of Queensland, Australia's first named Cretaceous Sauropod Dinosaur. **Alcheringa**, vol. 41, n. 4, p. 543–580, 2017. DOI: [10.1080/03115518.2017.1334826](https://doi.org/10.1080/03115518.2017.1334826)
- RAUHUT, O. W. M.; REMES, K.; FECHNER, R.; CLADERA, G.; PUERTA, P. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. **Nature**, v. 435, n. 7042, p. 670-672, 2005. DOI: [10.1038/nature03623](https://doi.org/10.1038/nature03623)
- REMES, K. Revision of the Tendaguru sauropod dinosaur *Tornieria africana* (Fraas) and its relevance for sauropod paleobiogeography. **Journal of vertebrate Paleontology**, v. 26, n. 3, p. 651-669, 2006. DOI: [10.1671/0272-4634\(2006\)26\[651:ROTTSD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26[651:ROTTSD]2.0.CO;2)

- REMES, K.; ORTEGA, F.; FIERRO, I.; JOGER, U.; KOSMA, R.; FERRER, J. M. M.; PALDES; SNHM; IDE, O. A.; MAGA, A. A new basal sauropod dinosaur from the Middle Jurassic of Niger and the early evolution of Sauropoda. **PLoS One**, v. 4, n. 9, e6924, 2009. DOI: [10.1371/journal.pone.0006924](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0006924)
- ROYO-TORRES, R.; FUENTES, C.; MEIJIDE, M.; MEIJIDE-FUENTES, F.; MEIJIDE-FUENTES, M. A new Brachiosauridae sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Europe (Soria Province, Spain). **Cretaceous Research**, v. 80, p. 38-55, 2017. DOI: [10.1016/j.cretres.2017.08.012](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.08.012)
- SALGADO, L.; BONAPARTE, J. F. A new dicraeosaurid sauropod, *Amargasaurus cazau* gen. et. sp. nov., from the La Amarga Formation, Neocomian of Neuquen Province, Argentina. **Ameghiniana**, v. 28, p. 333-346, 1991.
- SALGADO, L.; CARVALHO, I. S.; GARRIDO, A. C. *Zapalasaurus bonapartei*, un nuevo dinosaurio saurópodo de la Formación La Amarga (Cretácico Inferior), noroeste de Patagonia, Provincia de Neuquén, Argentina. **Geobios**, v. 39, n. 5, p. 695-707, 2006. DOI: [10.1016/j.geobios.2005.06.001](https://doi.org/10.1016/j.geobios.2005.06.001)
- SALGADO, L.; CORIA, R. A.; CALVO, J. O. Evolution of titanosaurid sauropods: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. **Ameghiniana**, v. 34, n. 1, p. 3-32, 1997.
- SALGADO, L.; GALLINA, P. A.; LERZO, L. N.; CANUDO, J. I. Highly Specialized Diplodocoids: The Rebbachisauridae. In: SALGADO, L.; GALLINA, P. A.; LERZO, L. N.; CANUDO, J.I. **South American Sauropodomorph Dinosaurs**. Springer, p. 165-208, 2022. DOI: [10.1007/978-3-030-95959-3_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-95959-3_5)
- SALGADO, L.; GARRIDO, A.; COCCA, S. E.; COCCA, J. R. Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada del León (Lohan Cura Formation), Neuquén Province, northwestern Patagonia, Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 4, p. 903-912, 2004. DOI: [10.1080/08912963.2012.672416](https://doi.org/10.1080/08912963.2012.672416)
- SERENO, P. C. A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen**, p. 41-83, 1998. DOI: [10.1127/njgpa/210/1998/41](https://doi.org/10.1127/njgpa/210/1998/41)
- SERENO, P. C.; BECK, A. L.; DUTHEIL, D. B.; LARSSON, H. C. E.; LYON, G. H.; MOUSSA, B.; SADLEIR, R. W.; SIDOR, C. A.; VARRICCHIO, D. J.; WILSON, G. P.; WILSON, J. A. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. **Science**, v. 286, n. 5443, p. 1342-1347, 1999. DOI: [10.1126/science.286.5443.134](https://doi.org/10.1126/science.286.5443.134)
- SERENO, P.C.; WILSON, J. A.; WITMER, L. M.; WHITLOCK, J. A.; MAGA, A.; IDE, O.; ROWE, T. A. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. **PloS One**, v. 2, n. 11, e1230, 2007. DOI: [10.1371/journal.pone.0001230](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001230)
- SIMÓN, E.; SALGADO, L.; CALVO, J. O. A new titanosaur sauropod from the Upper Cretaceous of Patagonia, Neuquén Province, Argentina. **Ameghiniana**, v. 55, n. 1, p. 1-29, 2017. DOI: [10.5710/AMGH.01.08.2017.3051](https://doi.org/10.5710/AMGH.01.08.2017.3051)
- SUBERBIOLA, X. P.; TORCIDA, F.; IZQUIERDO, L. A.; HUERTA, D. M.; PÉREZ, G. First rebbachisaurid dinosaur (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Cretaceous of Spain: palaeobiogeographical implications. **Bulletin de la Société Géologique de France**, v. 174, n. 5, p. 471-479, 2003. DOI: [10.2113/174.5.471](https://doi.org/10.2113/174.5.471)

- TAYLOR, M. P. A re-evaluation of *Brachiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) and its generic separation from *Giraffatitan brancai* (Janensch 1914). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 3, p. 787-806, 2009. DOI: [10.1671/039.029.0309](https://doi.org/10.1671/039.029.0309)
- TAYLOR, M. P. *Xenoposeidon* is the earliest known rebbachisaurid sauropod dinosaur. **PeerJ**, v. 6, e5212, 2018. DOI: [10.7717/peerj.5212](https://doi.org/10.7717/peerj.5212)
- TIDWELL, V.; CARPENTER, K.; BROOKS, W. New sauropod from the Lower Cretaceous of Utah, USA. **Oryctos**, v. 2, n. 21, p. 21-37, 1999. DOI: [10.4202/app.2010.0073](https://doi.org/10.4202/app.2010.0073)
- TIDWELL, V.; CARPENTER, K.; MEYER, S. New titanosauriform (Sauropoda) from the Poison Strip Member of the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), Utah. In: TANKE, D. H.; and CARPENTER, K. (Eds.), **Mesozoic Vertebrate Life: new research inspired by the Paleontology of Philip J. Currie**. Indiana University Press, Bloomington, p. 139-165, 2001.
- TSCHOPP, E.; MATEUS, O. Case 3700 *Diplodocus* Marsh, 1878 (Dinosauria, Sauropoda): proposed designation of *D. carnegii* Hatcher, 1901 as the type species. **The Bulletin of Zoological Nomenclature**, v. 73, n. 1, p. 17-24, 2016. DOI: [10.21805/bzn.v73i1.a22](https://doi.org/10.21805/bzn.v73i1.a22)
- TSCHOPP, E.; MATEUS, O. Osteology of *Galeamopus pabsti* sp. nov. (Sauropoda: Diplodocidae), with implications for neurocentral closure timing, and the cervico-dorsal transition in diplodocids. **PeerJ**, v. 5, e3179, 2017. DOI: [10.7717/peerj.3179](https://doi.org/10.7717/peerj.3179)
- TSCHOPP, E.; MATEUS, O. The skull and neck of a new flagellicaudatan sauropod from the Morrison Formation and its implication for the evolution and ontogeny of diplodocid dinosaurs. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 11, n. 7, p. 853-888, 2013. DOI: [10.1080/14772019.2012.746589](https://doi.org/10.1080/14772019.2012.746589)
- TSCHOPP, E.; MATEUS, O.; BENSON, R. B. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). **PeerJ**, v. 3, e857, 2015. DOI: [10.7717/peerj.857](https://doi.org/10.7717/peerj.857)
- UPCHURCH, P. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. **Zoological journal of the Linnean Society**, v. 124, n. 1, p. 43-103, 1998. DOI: [10.1111/j.1096-3642.1998.tb00569.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1998.tb00569.x)
- UPCHURCH, P.; MANNION, P. D.; TAYLOR, M. P. The anatomy and phylogenetic relationships of “*Pelorosaurus becklesii*” (Neosauropoda, Macronaria) from the Early Cretaceous of England. **PLoS One**, v. 10, n. 6, e0125819, 2015. DOI: [10.1371/journal.pone.0125819](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125819)
- WEDEL, M. J.; TAYLOR, M. P. Caudal pneumaticity and pneumatic hiatuses in the sauropod dinosaurs *Giraffatitan* and *Apatosaurus*. **PLoS One**, v. 8, n. 10, e78213, 2013. DOI: [10.1371/journal.pone.0078213](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078213)
- WHITLOCK, J. A. A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 161, n. 4, p. 872-915, 2011. DOI: [10.1111/j.1096-3642.2010.00665.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00665.x)
- WHITLOCK, J. A.; MANTILLA, J. A. W. The Late Jurassic sauropod dinosaur ‘*Morosaurus*’ *agilis* Marsh, 1889 reexamined and reinterpreted as a Dicraeosaurid. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 40, n. 6, e1780600, 2020. DOI: <https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1780600>
- WILSON, J. A. Overview of Sauropod Phylogeny and Evolution. In: CURRY, K. A.; WILSON, J. A. (Eds.). **The sauropods: evolution and paleobiology**. University of California Press, Berkeley, California, p. 15-60, 2005. DOI: <https://doi.org/10.1525/california/9780520246232.003.0002>

- WILSON, J. A. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 136, n. 2, p. 215–275, 2002. DOI: [10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x](https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x)
- WILSON, J. A.; ALLAIN, R. Osteology of *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954, a diplodocoid (Dinosauria, Sauropoda) from the early Late Cretaceous-aged Kem Kem beds of southeastern Morocco. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 35, n. 4, e1000701, 2015. DOI: [10.1080/02724634.2014.1000701](https://doi.org/10.1080/02724634.2014.1000701)
- WILSON, J. A.; SERENO, P. C. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 18, n. 2, p. 1-79, 1998. DOI: [10.1080/02724634.1998.10011115](https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011115)
- WINDHOLZ, G. J. Osteología, diversidad y evolución de los dinosaurios Dicraeosauridae (Sauropoda, Diplodocoidea) de la Patagonia. **Tese de Doutorado**, Universidad Nacional del Comahue, 2020.
- WOODRUFF, D. C.; FOSTER, J. R. The first specimen of *Camarasaurus* (Dinosauria: Sauropoda) from Montana: the northernmost occurrence of the genus. **PLoS One**, v. 12, n. 5, e0177423, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0177423>
- XU, X.; UPCHURCH, P.; MANNION, P. D.; BARRETT, P. M.; REGALADO-FERNANDEZ; MO, J.; MA, J.; LIU, H. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. **Nature Communications**, v. 9, n. 1, p. 1-9, 2018. DOI: [10.1038/s41467-018-05128-1](https://doi.org/10.1038/s41467-018-05128-1)
- ZAHER, H.; POL, D.; CARVALHO, A. B.; NASCIMENTO, P. M.; RICCOMINI, C.; LARSON, P.; JUAREZ-VALIERI, R.; PIRES-DOMINGUES, R.; SILVA JUNIOR, N. J.; CAMPOS, D. A. A complete skull of an Early Cretaceous sauropod and the evolution of advanced titanosaurs. **PLoS One**, v. 6, n. 2, e16663, 2011. DOI: [10.1371/journal.pone.0016663](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016663)

4. CAPÍTULO II

NOVOS REGISTROS DE SAUROPODA PARA A FORMAÇÃO ITAPECURU (CRETÁCEO INFERIOR), BACIA DO PARNAÍBA, NORDESTE DO BRASIL

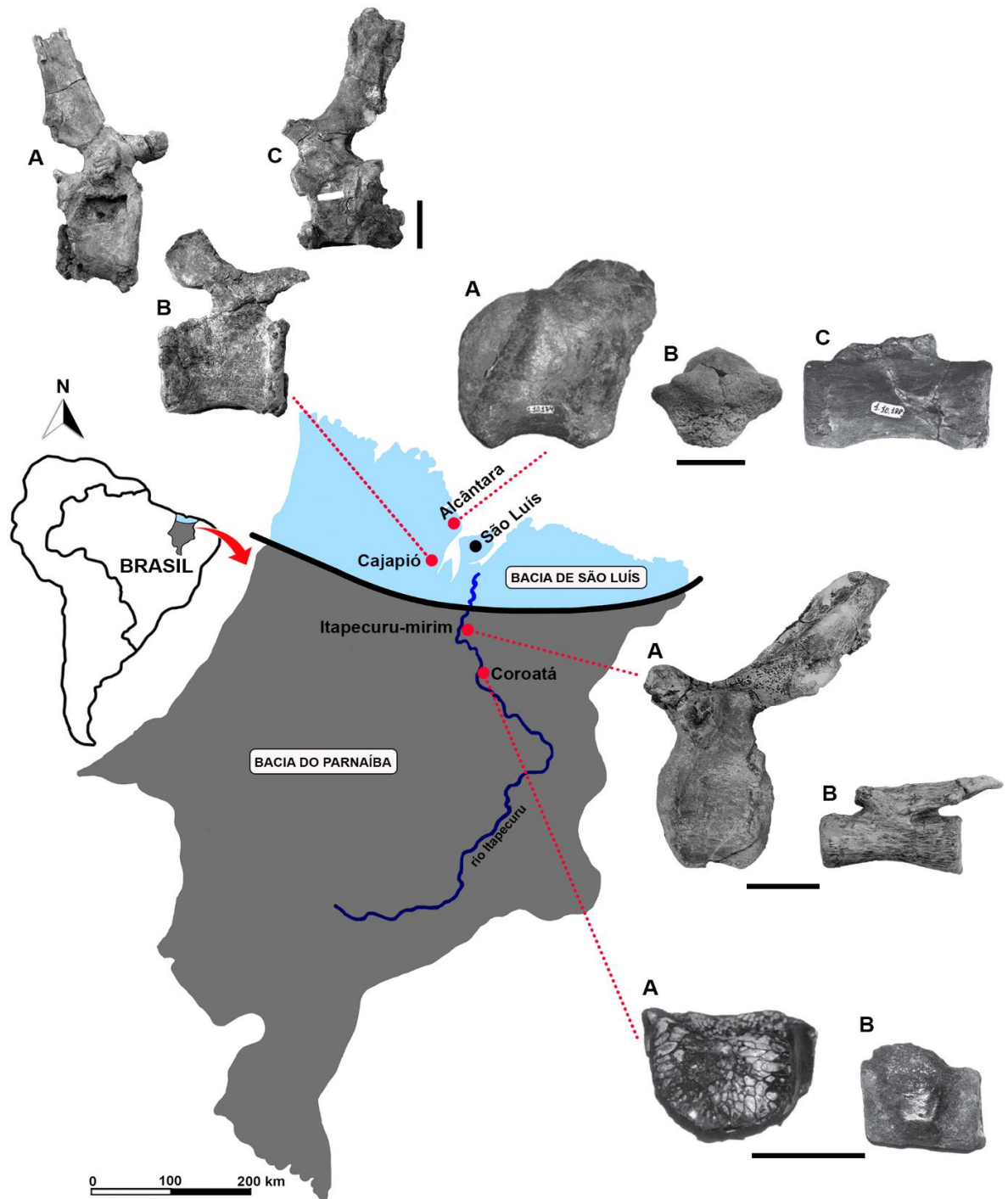
4.1 INTRODUÇÃO

Os saurópodes são um grupo amplamente diversificado com vasta distribuição biogeográfica e geocronológica (XU *et al.*, 2018). No Brasil, o registro mais expressivo pertence a Titanosauria, encontrado principalmente em rochas do Cretáceo Superior (Campaniano-Maastrichtiano) da Bacia Bauru (SANTUCCI; BERTINI, 2001; 2006; SALGADO; CARVALHO, 2008; MACHADO *et al.*, 2013; GIL; CANDEIRO, 2014; FIORELLI *et al.*, 2022; SILVA JUNIOR *et al.*, 2022; NAVARRO *et al.*, 2022).

No Nordeste, ocorrências pontuais de saurópodes têm sido reportadas (GHILARDI *et al.*, 2016; CARVALHO *et al.*, 2017; PEREIRA *et al.*, 2020). Destas, os registros das formações Itapecuru (Aptiano-Albiano) e Alcântara (Cenomaniano) no estado do Maranhão (Figura 25) (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; 2002; 2004; CARVALHO; AVILLA; SALGADO, 2003; CASTRO *et al.*, 2007; LINDOSO *et al.*, 2013; 2019) são importantes por caracterizar a fauna presente no Norte da América do Sul durante o final do Eocretáceo e início do Neocretáceo, período informalmente conhecido como Cretáceo ‘médio’ (MEDEIROS; LINDOSO, 2022).

A Formação Itapecuru (Aptiano-Albiano) pertence à Bacia do Parnaíba e inclui o registro do rebaquissaurídeo mais basal do grupo, *Amazonsaurus maranhensis* (CARVALHO; AVILLA; SALGADO, 2003), recuperado no município de Itapecuru-Mirim, e fragmentos associados a Rebbachisauridae e Titanosauria encontrados casualmente no município de Coroatá (Figura 25) (CASTRO *et al.*, 2007). O holótipo de *A. maranhensis* é constituído majoritariamente por espinhos neurais, vértebras caudais e hemapófises, e os centros caudais preservados são anfipláticos, com arco neural localizado aproximadamente no meio do centro, faces laterais côncavas e superfície ventral plana (CARVALHO; AVILLA; SALGADO, 2003). A presença de Titanosauria foi caracterizada por duas vértebras dorsais com tecido esponjoso desenvolvido e uma vértebra caudal média anficélica, enquanto fragmentos de espinho neural foram associados a Rebbachisauridae com base na altura e configuração tetrarradiada (CASTRO *et al.*, 2007).

FIGURA 25 – REGISTRO DE SAURÓPODES NO ESTADO DO MARANHÃO



1. Vista lateral esquerda de uma vértebra caudal média (A) e posterior (B) de *Amazonsaurus maranhensis*;
2. Vista anterior de uma vértebra dorsal fragmentada (A) e vista lateral direita de uma caudal média de Titanosauria (B);
3. Vista lateral direita de vértebra caudal anterior (A) e vista lateral de um osteoderme (B) de Titanosauria, e vértebra caudal média de um Rebbachisauridae em vista lateral esquerda (C)
4. Vista lateral direita de uma vértebra caudal anterior (A) e duas vértebras caudais médias de *Itapeuasaurus cajapiensis* em vista lateral direita (B) e esquerda (C). Escala: 5 cm. Fonte: adaptado de Carvalho, Avilla e Salgado, 2003; Medeiros e Schultz, 2004; Castro *et al.*, 2007; Medeiros *et al.*, 2019; Lindoso *et al.*, 2019.

Já a Formação Alcântara (Cenomaniano) pertence à Bacia de São Luís e compreende elementos fragmentados de Titanosauria e Rebbachisauridae (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; 2002; 2004; LINDOSO *et al.*, 2013; 2019). A ocorrência de Titanosauria envolve a presença de uma vértebra caudal anterior procélica, com base do arco neural anterodorsalmente inclinada e contorno articular de formato sub-retangular (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; 2002) e um osteoderme (LINDOSO *et al.*, 2013), enquanto o registro de Rebbachisauridae inclui o holótipo de *Itapeuasaurus cajapioensis* (LINDOSO *et al.*, 2019) e fragmentos de vértebras caudais (MEDEIROS; SCHULTZ, 2004). O holótipo de *I. cajapioensis* é constituído majoritariamente por vértebras dorsais posteriores e caudais anteriores e médias; as vértebras dorsais e caudais anteriores possuem arco neural relativamente alongado e tetrarradiado transversalmente, ao passo que as vértebras caudais médias são anficélicas, com arco neural posicionado anteriormente, faces laterais e ventral côncavas, sem sinais de cavidades pneumáticas e cristas na superfície ventral (LINDOSO *et al.*, 2019). Os fragmentos de vértebras caudais exibem centros anficélicos, alongados anteroposteriormente e achatados dorsoventralmente, com arco neural inserido anteriormente (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; 2002; 2004). Os fósseis associados a Titanosauria, assim como as vértebras caudais relacionadas a Rebbachisauridae, foram recuperados na Ilha do Cajual, município de Alcântara (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; 2002; 2004), enquanto o holótipo de *I. cajapioensis* foi localizado no município de Cajapió (Figura 25) (LINDOSO *et al.*, 2019).

Posteriormente, novos materiais foram encontrados em afloramentos correspondentes à Formação Itapecuru, no município de Coroatá, e embora os elementos não permitam identificação em nível de espécie, a comparação das características morfológicas descritas neste estudo com outras espécies, ainda que muitas delas tenham caráter plesiomórfico, torna-se necessária na tentativa de classificá-los em grupos menos inclusivos, aumentando o registro de saurópodes durante o Cretáceo ‘médio’ no Brasil, possibilitando revisar a fauna presente no estado do Maranhão.

4.1.1 CONTEXTO GEOLÓGICO

Existem diferentes interpretações geológicas ao denominar a bacia sedimentar correspondente às formações Itapecuru e Alcântara. Em diversos trabalhos, os depósitos da Formação Itapecuru, situados no baixo curso do vale Itapecuru, pertencem à Bacia do Parnaíba, enquanto os afloramentos associados à Formação Alcântara são correspondentes à Bacia de São Luís (PEDRÃO; BARRILARI; LIMA, 1992; GÓES; FEIJÓ, 1994; CÔRREA-MARTINS, 2019). Dessa forma, as bacias do Parnaíba e de São Luís encontram-se individualizadas e delimitadas estruturalmente por meio do Arco Ferrer-Urbano Santos (PEDRÃO; BARRILARI; LIMA, 1992). No entanto, alguns autores subdividem a coluna estratigráfica da Bacia do Parnaíba com base nas características distintivas relacionadas à gênese, preenchimento e idade em diferentes bacias sedimentares. Assim, as sequências cretáceas da parte Norte da Bacia do Parnaíba, formadas ao sul do Arco Ferrer-Urbano Santos, foram atribuídas à Bacia do Grajaú (GÓES; ROSSETTI; COIMBRA, 1999; SOÁRES-JUNIOR; COSTA; HASUI, 2008).

Por fim, Rossetti (2001) considerou o arcabouço estrutural e gênese das bacias São Luís e Grajaú intimamente relacionadas, propondo a sua unificação e designando de São Luís-Grajaú. Nessa perspectiva, o termo Itapecuru foi elevado à categoria de grupo estratigráfico e a Formação Itapecuru foi redesignada para “Unidade Indiferenciada”. Assim, a Formação Alcântara e Unidade Indiferenciada foram categorizadas como formações geológicas do Grupo Itapecuru (ROSSETTI, 2001). Os depósitos da Formação Alcântara representam uma sucessão marinha marginal depositada acima dos depósitos fluviais continentais da Unidade Indiferenciada (ROSSETTI, 2001; MEDEIROS *et al.*, 2014; MEDEIROS; LINDOSO, 2022) (Quadro 1).

QUADRO 1 – INTERPRETAÇÕES GEOLÓGICAS DISPONÍVEIS NA LITERATURA ACERCA DA BACIA SEDIMENTAR CORRESPONDENTE ÀS FORMAÇÕES ITAPECURU E ALCÂNTARA

<p>bacias São Luís e Parnaíba (PEDRÃO; BARRILARI; LIMA, 1992; GÓES; FEIJÓ, 1994; CÔRREA-MARTINS, 2019)</p>	<ul style="list-style-type: none"> • As duas bacias sedimentares encontram-se individualizadas e delimitadas estruturalmente por meio do Arco Ferrer-Urbano Santos; • Os depósitos da Formação Itapecuru, situados no baixo curso do vale Itapecuru, são pertencentes à Bacia do Parnaíba, enquanto os afloramentos associados à Formação Alcântara são correspondentes à Bacia de São Luís.
<p>bacias São Luís e Grajaú (GÓES; ROSSETTI; COIMBRA, 1999; SOÁRES-JUNIOR; COSTA; HASUI, 2008)</p>	<ul style="list-style-type: none"> • A Bacia de São Luís encontra-se individualizada; • A Bacia do Parnaíba é dividida em sub-bacias com propriedades deposicionais distintas; • As sequências cretáceas do Norte da Bacia do Parnaíba (Formação Itapecuru) foram atribuídas à Bacia do Grajaú, enquanto a Formação Alcântara pertence à Bacia de São Luís.
<p>Bacia São Luís-Grajaú (ROSSETTI, 2001)</p>	<ul style="list-style-type: none"> • As bacias de São Luís e Grajaú formam uma entidade geológica única, Bacia São Luís-Grajaú; • A Formação Itapecuru foi redesignada como “Unidade Indiferenciada”; • A Formação Alcântara encontra-se sobreposta à “Unidade Indiferenciada”. As duas formações pertencem ao Grupo Itapecuru.

Neste presente trabalho, as formações Itapecuru e Alcântara pertencem às bacias do Parnaíba e São Luís, respectivamente (PEDRÃO; BARRILARI; LIMA, 1992; GÓES; FEIJÓ, 1994; CÔRREA-MARTINS, 2019), pois leva em consideração a interpretação utilizada nos trabalhos mais recentes (LINDOSO *et al.*, 2019; MEDEIROS *et al.*, 2019; FRANÇA *et al.*, 2021). Ainda assim, a revisão da fauna de saurópodes presente nas duas formações torna-se importante pois, embora tenham fácies deposicionais e configurações paleoambientais diferentes, ambas reúnem uma continuidade temporal que registra parte da diversidade presente durante o Aptiano ao Cenomaniano.

A litologia da Formação Itapecuru é composta predominantemente por argilitos siltosos e siltitos argilosos com espessura máxima de 750 metros em sub-superfície (FERREIRA; FERREIRA; CARVALHO, 2013). Os depósitos são provenientes do retrabalhamento de formações sotopostas, cujos sedimentos foram retrabalhados principalmente em ambiente de

planície fluvial, e acumulados durante o Albiano Inferior e Albiano Médio, em um regime climático semi-árido quente com sazonalidade marcada e nível de umidade mais elevado, em virtude da abertura do Atlântico Equatorial (PEDRÃO; CORRÊA-MARTINS, 1999; CORRÊA-MARTINS *et al.*, 2018; CORRÊA-MARTINS, 2019).

4.2 MATERIAIS E MÉTODOS

Os novos materiais foram recuperados de forma casual por agricultores em uma ravina próxima a um afluente do rio Itapecuru, no povoado Santo Izídio, zona rural do município de Coroatá, estado do Maranhão (FIGURA 25). Estes espécimes estavam inseridos em uma camada sedimentar de aproximadamente 30 centímetros, visível quando o volume de água do rio Itapecuru se encontra abaixo do nível de inundação. A camada é constituída principalmente por argilitos de coloração bege, sobreposta por camadas afossilíferas com intensa atividade biológica, devido a extensa aglomeração de *Orbignya phalerata* Mart. (babaçu).

O material foi entregue para Secretaria de Meio Ambiente e Recursos Hídricos (SEMMARH) e encaminhado, com autorização da Agência Nacional de Mineração (ANM), para o Centro de Pesquisa em História Natural e Arqueologia do Maranhão (CPHNAMA). Os fósseis foram identificados pela letra 'E', abreviatura da palavra 'espécime', seguido por um número de chamada correspondente, uma vez que retornarão ao município de Coroatá e, por isso, não receberam número de tombamento.

A identificação taxonômica foi realizada por meio de comparações com espécimes descritos na literatura. A descrição utilizou a terminologia anatômica estabelecida por Wilson (1999) para as lâminas vertebrais e Wedel, Cifelli e Sanders (2000) para estruturas pneumáticas. As medidas morfométricas foram aferidas por meio de uma fita métrica.

4.3 RESULTADOS

SAUROPODA Marsh, 1878

NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986

Neosauropoda indet.

E6 – Vértebra caudal anterior

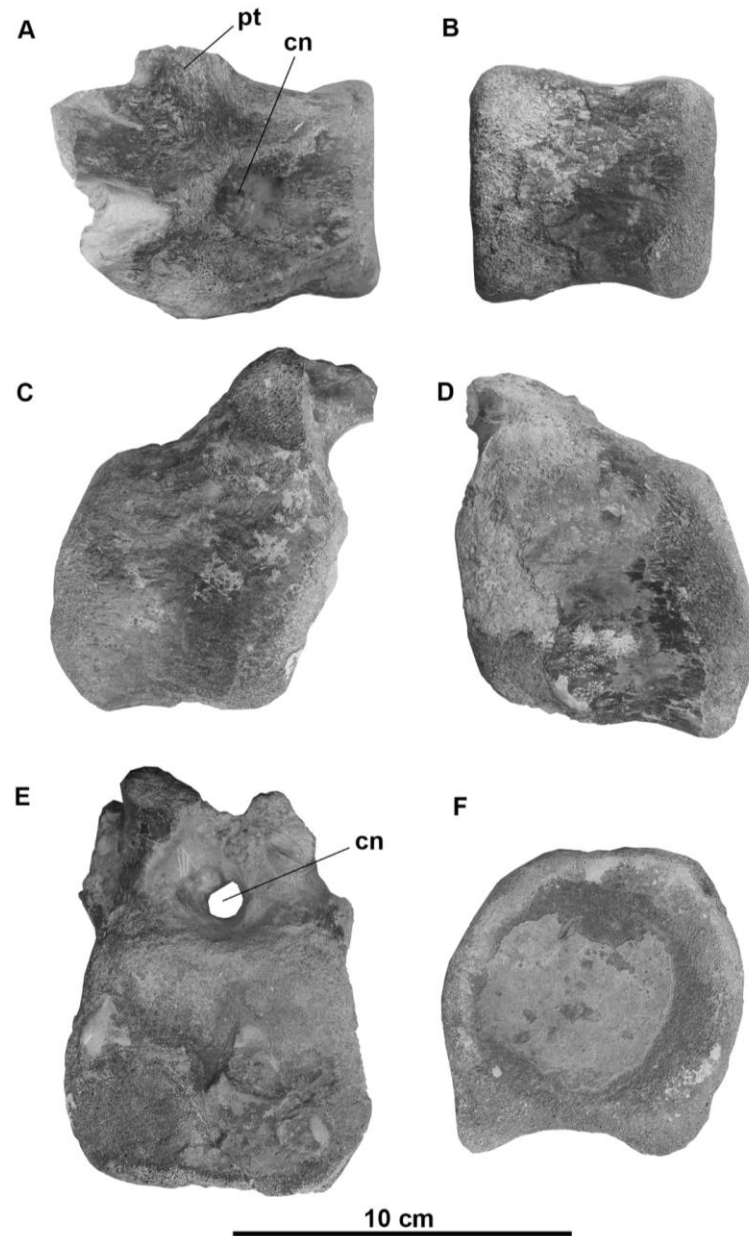
Representada por fragmentos do centro e arco neural. Centro aparentemente anficélico, sutilmente mais alongado que alto dando à vértebra formato retangular. Complexo neural situado na região anterior, com canal neural íntegro e parte da pré-zigapófise, que provavelmente estendia-se além da margem anterior da vértebra. As superfícies laterais são levemente côncavas anteroposteriormente, sem indícios de cristas ou pneumatização. Face articular anterior bastante desgastada, dificultando a definição morfológica do centro. Face posterior sutilmente côncava e de contorno circular. Superfície ventral plana com a presença de pontos de articulação para hemapófise localizados posteriormente, porém desgastados (Tabela 1) (Figura 26).

TABELA 1 – MEDIDAS MORFOMÉTRICAS DE VÉRTEBRAS CAUDAIS DE SAURÓPODES PROVENIENTES DE COROATÁ, MA.

ESPÉCIME	CT	AC	AA	LA	AP	LP	X
E1 (Rebbachisauridae indet.)	13.3	7.6	7.5	11.4	7.8	11.2	1.4
E2 (Rebbachisauridae indet.)	15.6	8.7	9.8	13.7	7.6	12.1	1.5
E3 (Neosauropoda indet.)	11.1	8.6	8.6	10.6	8.6	10.5	1.1
E5 (Titanosauria indet.)	10.0	11.6	11.0	9.2	12.3	14.0	0.7
E6 (Neosauropoda indet.)	9.7*	7.9	7.1*	9.3*	8.7	9.6	1.0
E7 (Neosauropoda indet.)	5.8	3.2	3.3	3.5	3.1	3.4	1.7

Valores indicados em centímetros (cm). Abreviaturas: CT, comprimento total do centro; AC, altura do centro obtido pelo valor médio de AA e AP; AA, altura da face anterior; LA, largura da face anterior; AP, altura da face posterior; LP, largura da face posterior; X, razão entre CT e o valor médio de AP e LP. Asterisco (*) indica tamanho estimado.

FIGURA 26 – E6, VÉRTEBRA CAUDAL ANTERIOR DE NEOSAUROPODA INDET.



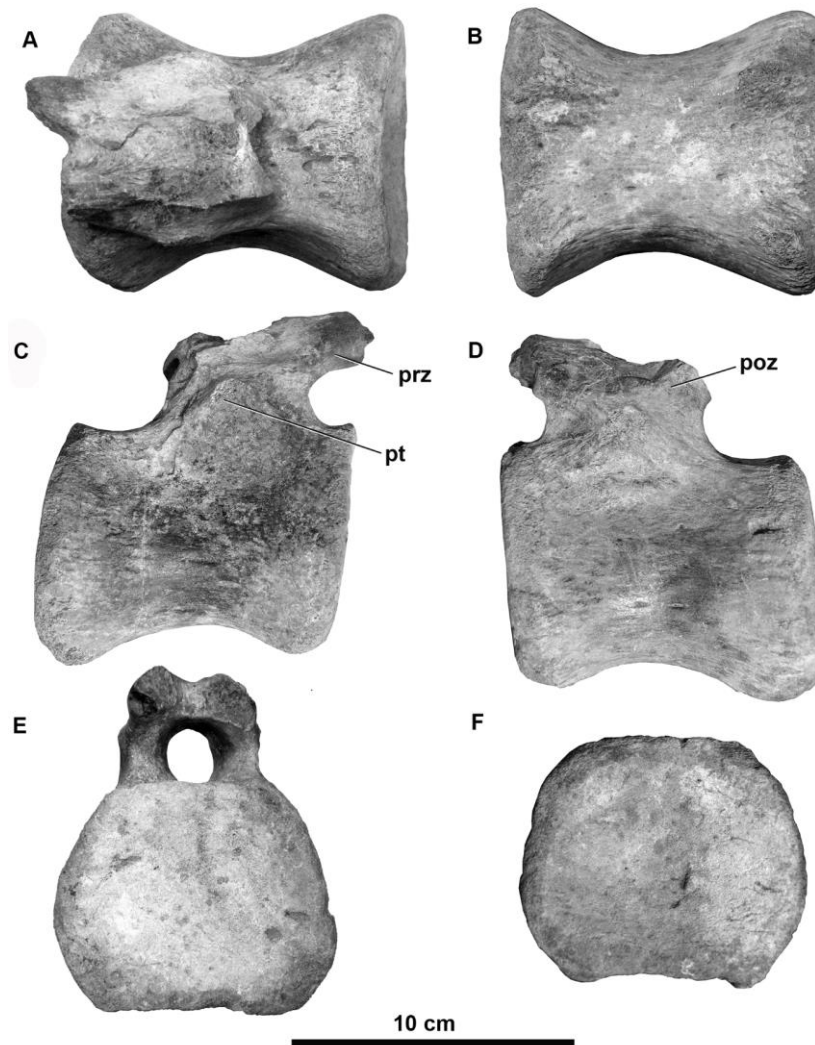
A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral direita; D, vista lateral esquerda; E, vista anterior; F, vista posterior.
 Abreviaturas: cn, canal neural; pt, processo transversal.

E3 – Vértebra caudal média

Corpo vertebral anficélico encurtado anteroposteriormente e constricto transversalmente na região média. Devido ao desgaste, o espécime apresenta apenas partes da pré-zigapófise, pós-zigapófise. Aparentemente, a lâmina espino-prezigapofiseal encontra-se naturalmente ausente. Arco neural posicionado anteriormente, com aparência ovalada e comprimento consideravelmente maior que a largura. A pré-zigapófise possui eixo orientado levemente para cima, com formato quadrangular na base, tornando-se mais arredondada dorsolateralmente. O

processo transversal é pouco desenvolvido, localizado na base do arco neural e de aspecto aproximadamente triangular. As superfícies laterais são côncavas longitudinalmente, lisas e sem sinais de cristas. Em vista lateral e abaixo do processo transversal, nota-se a presença de uma tênue fossa lateral. Faces articulares anterior e posterior com largura maior que altura e com contornos elípticos, porém a face articular posterior é mais côncava que a anterior. Superfície ventral levemente côncava, lisa, e sem articulações para as hemapófises na porção posterior, possivelmente perdidas devido ao desgaste superficial (Tabela 1) (Figura 27).

FIGURA 27 – E3, VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE NEOSAUROPODA INDET.

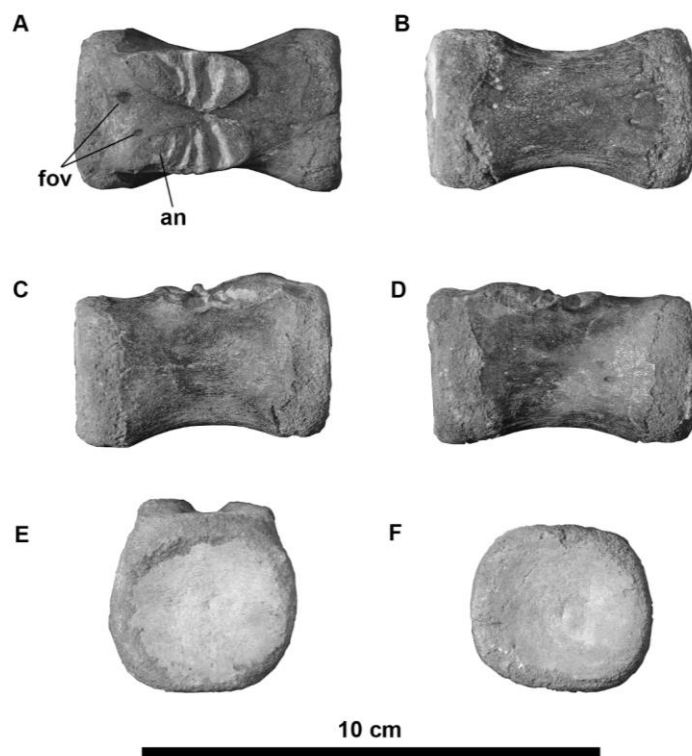


A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral direita; D, vista lateral esquerda; E, vista anterior; F, vista posterior. Abreviaturas: prz, pré-zigapófise; poz, pós-zigapófise; pt, processo transversal.

E7 – Vértebra caudal posterior

Centro vertebral ligeiramente anficélico. Em vista dorsal, estão visíveis suturas que indicariam o posicionamento anterior do arco neural, além de apontar estágio ontogenético juvenil (CORIA, 1994; SCHWARZ *et al.*, 2007). As suturas apresentam formato ovalado, constrictas na porção anterior. Estão presentes dois forames vasculares próximos às suturas. Faces articulares subcirculares. Superfícies lateral e ventral côncavas anteroposteriormente (Tabela 1) (Figura 28).

FIGURA 28 – E7, VÉRTEBRA CAUDAL POSTERIOR DE NEOSAUROPODA INDET.



A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral direita; D, vista lateral esquerda; E, vista anterior; F, vista posterior. Abreviaturas: an, arco neural; fov, forame vascular.

E9 – Tíbia esquerda

Consiste na epífise proximal e parte da diáfise de uma tíbia esquerda. Extremidade proximal fortemente expandida anteroposteriormente em relação à largura da diáfise (LD). Superfície de articulação proximal plana, suavemente deprimida no ponto médio e de formato ligeiramente ovalado com comprimento anteroposterior (LAP) maior que o transversal (AEP). Crista cnemial desenvolvida com contorno arredondado em vista lateral, projetada anterolateralmente, alongada próximo-distalmente e mais espessa distalmente comparada à região proximal. Segunda crista cnemial (*sensu* BONAPARTE; HEINRICH; WILD, 2000)

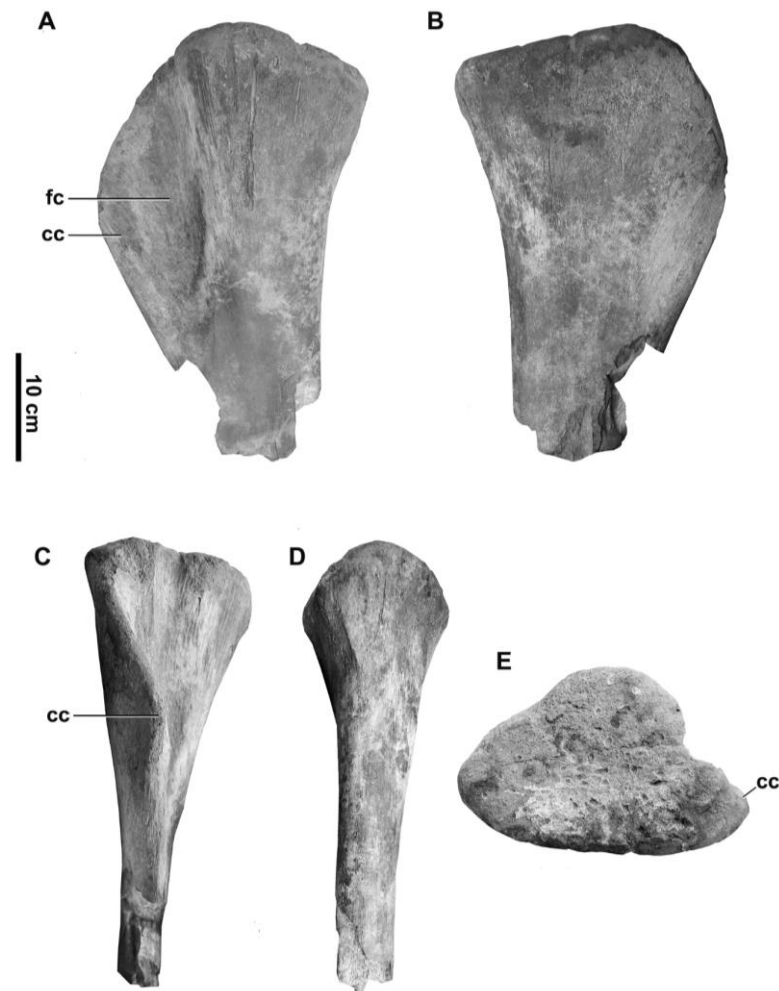
ausente. Presença de fossa cnemial bastante desenvolvida longitudinalmente, separando a crista cnemial do corpo tibial. Preservação incompleta da diáfise impossibilita a descrição dos contornos das margens laterais, mas provavelmente apresentava contorno elíptico, no qual a largura mediolateral é maior que a anteroposterior (Tabela 2) (Figura 29).

TABELA 2 – MEDIDAS MORFOMÉTRICAS DE TÍBIAS DE NEOSAURÓPODES PROVENIENTES DE COROATÁ, MA.

ESPÉCIME	CT	LAP	LAPc	AAP	Acc	DAD	DTX
E9 (Neosauropoda indet.)	40.1	9.0	26.4	15.0	24.0	-	4.89
E10 (Neosauropoda indet.)	19.7	15.5	28.0	4.7	-	-	-

Valores em centímetros (cm). Abreviaturas: CT, comprimento total; LAP, Largura anteroposterior da expansão proximal sem a crista cnemial; LAPc, Largura anteroposterior da expansão proximal com a crista cnemial; AAP, altura transversal da expansão proximal; Acc, altura da crista cnemial; DAD, diâmetro anteroposterior da diáfise; DTD, diâmetro transversal da diáfise. Traço (-) indica medidas que não puderam ser aferidas.

FIGURA 29 – E9, TÍBIA ESQUERDA DE NEOSAUROPODA INDET.

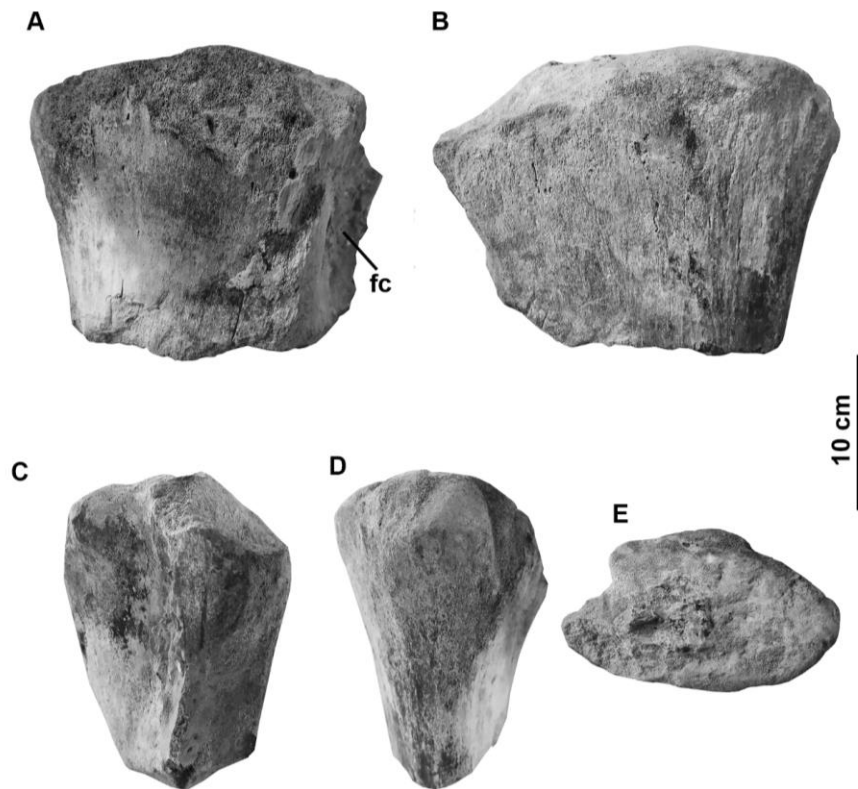


A, vista lateral; B, vista medial; C, vista anterior; D, vista posterior; E, vista proximal. Abreviaturas: fc, fossa cnemial; cc, crista cnemial.

E10 – Tíbia direita

Trata-se da extremidade proximal de uma tíbia direita, expandida anteroposteriormente com superfície articular plana e formato ovalado. Devido ao estado fragmentário do espécime, perceptível principalmente em vista lateral, a crista cnemial não pode ser observada, contudo, nota-se parte da fossa cnemial expandida longitudinalmente (Tabela 3) (Figura 30).

FIGURA 30 – E10, TÍBIA DIREITA DE NEOSAUROPODA INDET.



A, vista lateral; B, vista medial; C, vista anterior; D, vista posterior; E, vista proximal. Abreviatura: fc, fossa cnemial.

E11 – Possível fíbula

Epífise de osso longo deteriorado. Apresenta superfície de contato bem definida, podendo ser classificado como osso do zeugopódio. A forma geral lembra a extremidade proximal de uma fíbula por exibir eixo longitudinal alongado e eixo transversal achatado (WILSON; SERENO, 1998), entretanto o grau de deterioração não permite definição conclusiva (Figura 31).

FIGURA 31 – E11, POSSÍVEL FÍBULA DE NEOSAUROPODA INDET.



A, vista posterior; B, vista anterior; C, vista medial.

E12 e E13 – Metatarsos

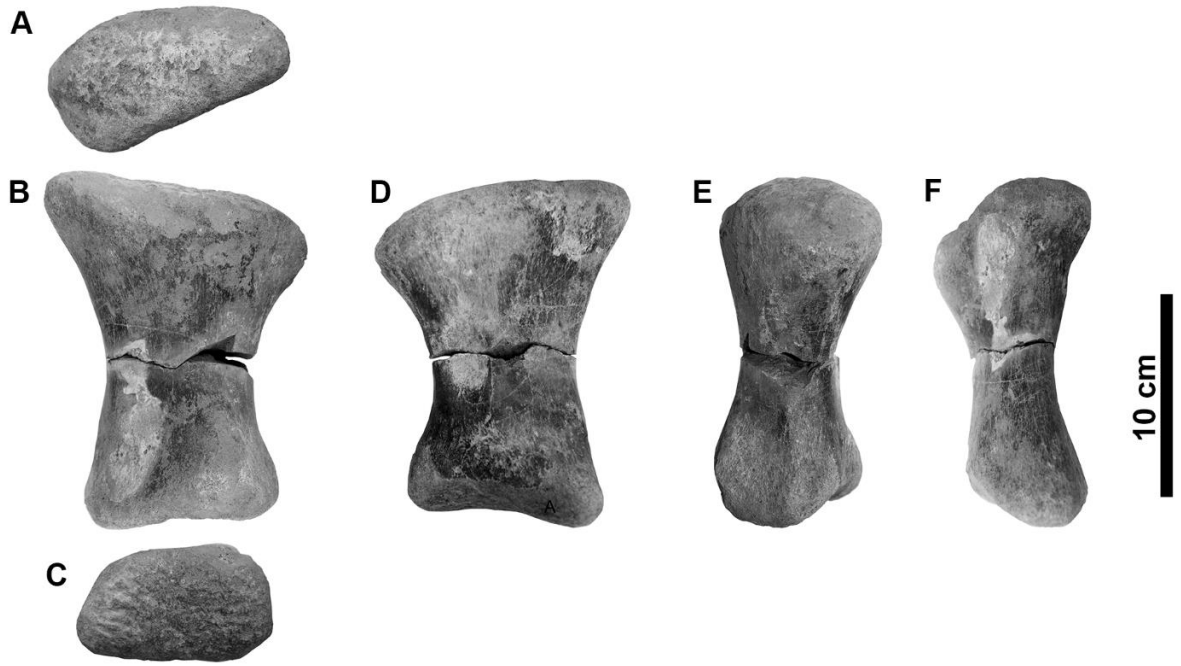
Os exemplares encontram-se dissociados. São assimétricos com as extremidades expandidas, região proximal mais larga que a distal e porção mediana constricta. Apresentam torção em torno dos seus eixos, de modo que a face articular proximal tem projeção oblíqua em relação à face distal. Nos dois espécimes, a extremidade proximal possui formato em ‘D’. Extremidade distal com contorno subretangular em E13 e subcircular em E12. E12 é mais robusto e menor comparado a E13. A numeração dos elementos não pode ser definida. A morfologia geral difere da estrutura colunar observada nos metacarpos dos neosaurópodes, mas é consistente com metatarsos do mesmo clado (WILSON; SERENO, 1998) (Tabela 3) (Figuras 32 e 33).

TABELA 3 – MEDIDAS MORFOMÉTRICAS DE METATARSOS DE NEOSAURÓPODES PROVENIENTES DE COROATÁ, MA.

ESPÉCIME	CT	CDVp	CTp	LD	CDVd	CTd
s/n (Neosauropoda indet.)	13.7	3.5	9.1	5.9	3.8	7.5
s/n (Neosauropoda indet.)	18.1	6.9	13.2	7.5	5.4	9.5

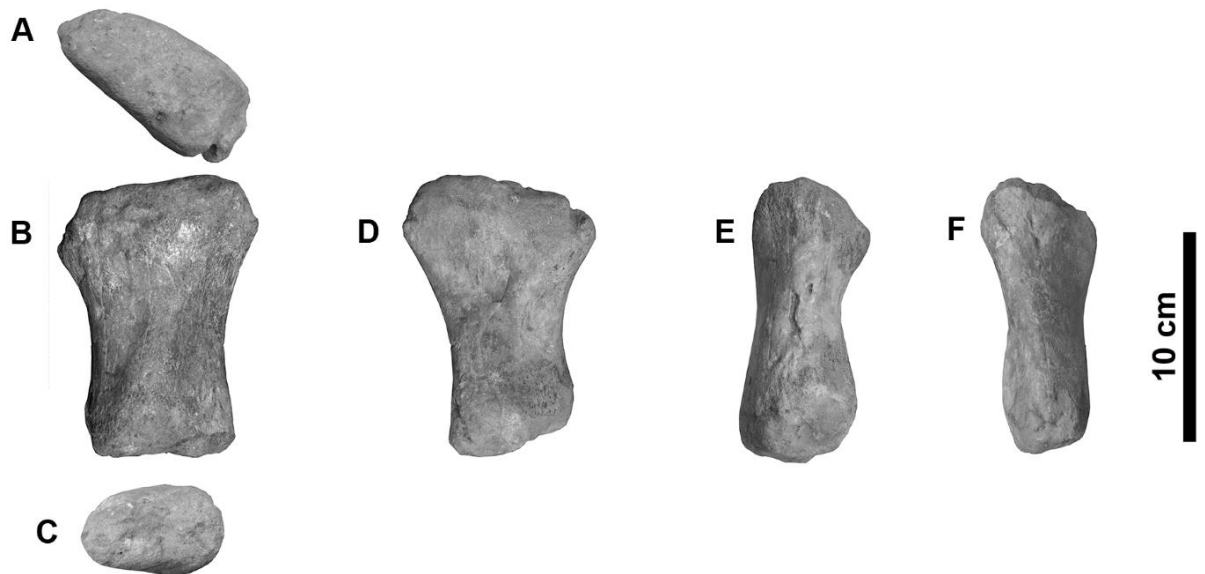
Valores em centímetros (cm). Abreviaturas: s/n, sem número; CT, comprimento total; CDVp, comprimento dorsoventral da extremidade proximal; CTp, comprimento transversal da extremidade proximal; LD, largura da diáfise; CDVd, comprimento dorsoventral da extremidade distal; CTd, comprimento transversal da extremidade distal.

FIGURA 32 – E12, METATARSO DE NEOSAUROPODA INDET.



A, vista proximal; B, vista anterior; C, vista distal; D, vista posterior; E, vista medial; F, vista lateral.

FIGURA 33 – E13, METATARSO DE NEOSAUROPODA INDET.



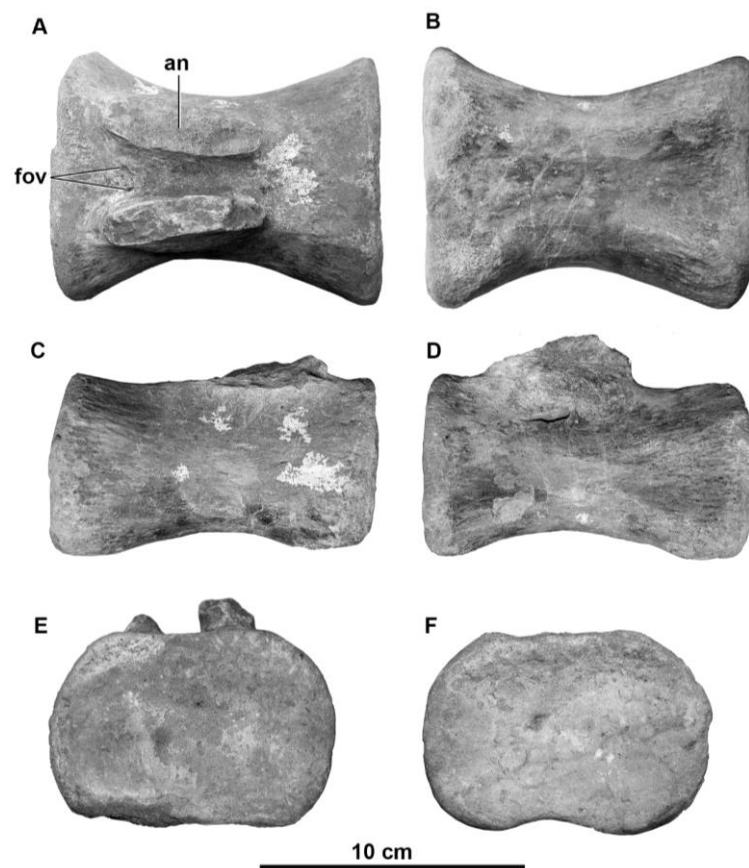
A, vista proximal; B, vista anterior; C, vista distal; D, vista posterior; E, vista medial; F, vista lateral.

DIPLODOCOIDEA Marsh, 1884 (*sensu* Upchurch, 1995)
 REBBACHISAURIDAE Bonaparte, 1997
Rebbachisauridae indet.

E1 e E2 – Vértébras caudais médias

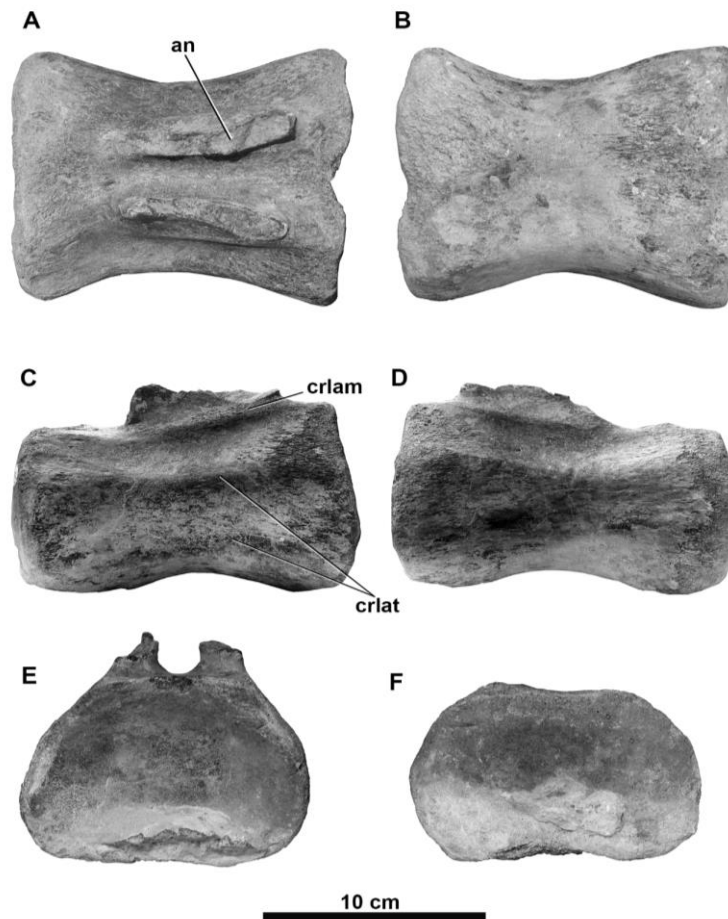
Consistem em dois centros vertebrais anficélicos dissociados, comprimidos dorsoventralmente e alongados anteroposteriormente. Uma leve constrição no ponto médio da face lateral dá às vértebras formato de ampulheta em vista ventral. Arcos neurais situados anteriormente, com apenas a base preservada. Em vista dorsal e próximo ao arco neural notam-se forames vasculares. As superfícies laterais são côncavas longitudinalmente, sem evidências de processo transverso e fossa pneumática. Em E2, são perceptíveis três cristas longitudinais: uma crista laminar na base do arco neural (*sensu* FERNÁNDEZ-BALDOR, 2011) e duas cristas paralelas nas faces laterais, além de uma concavidade longitudinal abaixo da crista laminar. Na face ventral, os dois exemplares apresentam uma leve concavidade orientada longitudinalmente, sem sinais de cristas ou pontos de articulação para a hemapófise, provavelmente devido ao desgaste dos espécimes (Tabela 2) (Figuras 34 e 35).

FIGURA 34 – E1, VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE REBBACHISAURIDAE INDET.



A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral direita; D, vista lateral esquerda; E, vista anterior; F, vista posterior. Abreviaturas: an, arco neural; fov, forame vascular.

FIGURA 35 – E2, VÉRTEBRA CAUDAL MÉDIA DE REBBACHISAURIDAE INDET.



A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral direita; D, vista lateral esquerda; E, vista anterior; F, vista posterior. Abreviaturas: an, arco neural; crlam, crista laminar; crlat, crista lateral.

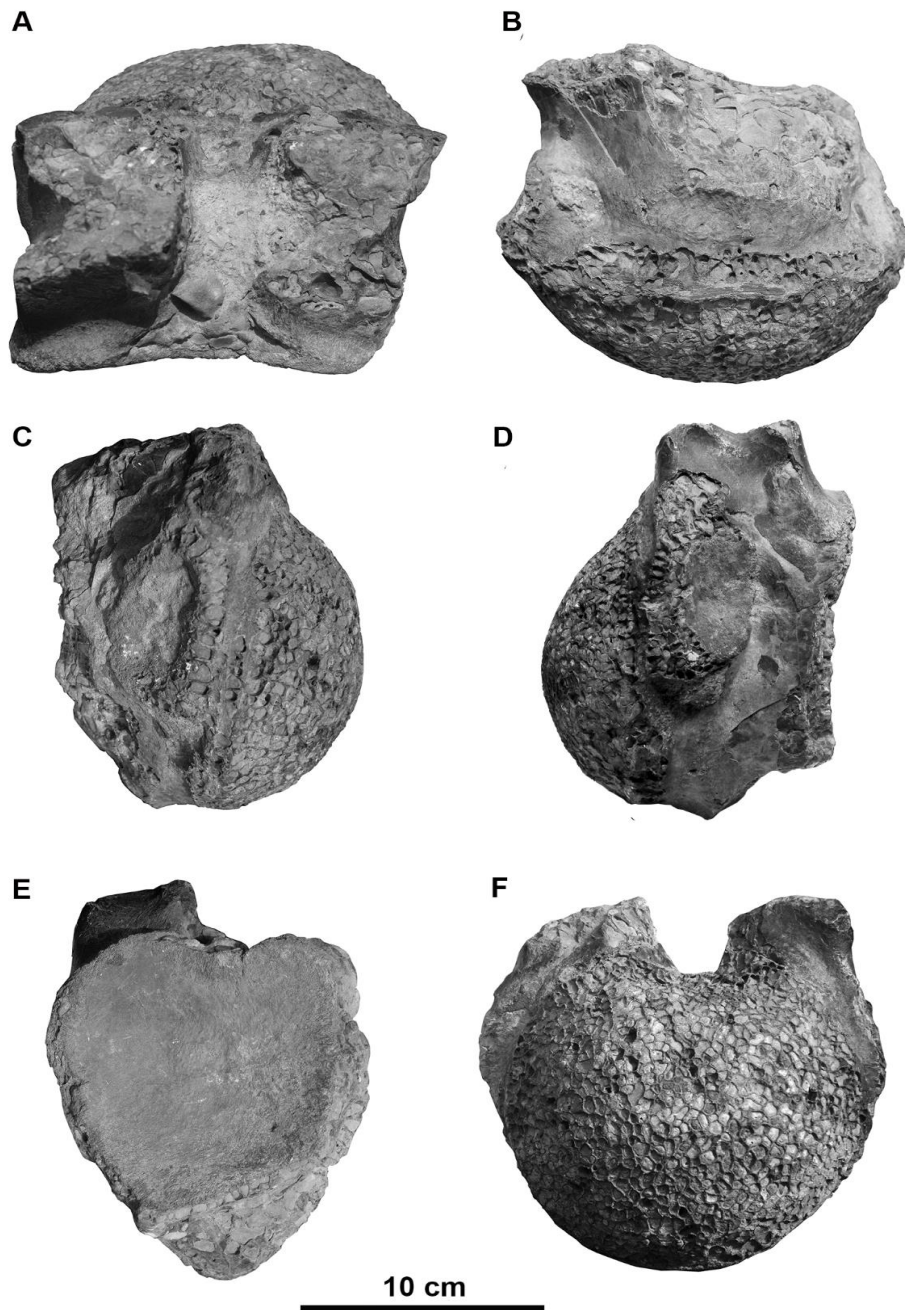
TITANOSAURIA Bonaparte e Coria, 1993

Titanosauria indet.

E5 – Vértebra caudal anterior

Consiste na parte interna de um centro vertebral fortemente procélico. Arco neural incompleto, representado apenas pela base, distribuído por praticamente toda extensão dorsal do centro em razão de forte compressão anteroposterior. Interior da vértebra, visível na face posterior (côndilo), formado por tecido esponjoso com várias camelas de padrão irregular, com paredes anguladas e dimensões milimétricas, separadas por septos bem demarcados de dimensão milimétrica (WEDEL; CIFELLI; SANDERS, 2000). Superfícies laterais convexas dorsoventralmente, sendo possível observar a área de articulação com o processo transversal em vista lateral esquerda. Faces articulares subcirculares, com a anterior côncava e a posterior convexa, formando um bojo. Superfície articular anterior e face ventral deterioradas (Tabela 2) (Figura 36).

FIGURA 36 – E5, VÉRTEBRA CAUDAL ANTERIOR DE TITANOSAURIA INDET.



A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral direita; D, vista lateral esquerda; E, vista anterior; F, vista posterior.

4.3 DISCUSSÃO

Os novos materiais descritos consistem em elementos dissociados. Devido ao seu estado fragmentário, sua identificação taxonômica é baseada principalmente em um conjunto de características comparadas com outros táxons e não em sinapomorfias. Além disso, ela levou em consideração aspectos biogeográficos e cronoestatigráficos: (1) durante o final do Eocretáceo e início do Neocretáceo, no território que compreende atualmente a América do Sul, a fauna de saurópodes consistia em neosaurópodes diplodocóides (Rebbachisauridae, Dicraeosauridae) e macronários (Titanosauriformes) (SALGADO *et al.*, 2022); (2) até o presente momento, o registro de saurópodes para o Estado do Maranhão compreende os grupos Rebbachisauridae e Titanosauria presente durante o Aptiano ao Cenomaniano (MEDEIROS; SCHULTZ, 2001; 2002; 2004; CARVALHO; AVILLA; SALGADO, 2003; CASTRO, 2007; LINDOSO *et al.*, 2019). Logo, os espécimes cuja afinidade taxonômica não pode ser determinada com maior precisão foram identificados como pertencentes a Neosauropoda.

As vértebras recuperadas desta nova ocorrência preservam apenas o centro e fragmentos da base do arco neural. Dessa forma, apenas as características relacionadas ao centro foram comparadas, como por exemplo, a morfologia das faces articulares, lateral e ventral, posicionamento do arco neural, presença ou ausência de elementos pneumáticos e medidas morfométricas (altura, largura e comprimento) considerando a posição relativa da vértebra. Já as características taxonômicas da tíbia envolvem o formato da crista cnemial e da extremidade proximal.

Apesar de não ser possível determinar a posição exata ao longo da série caudal, os centros caudais anteriores da maioria dos neosaurópodes são anteroposteriormente mais curtos em relação à altura (UPCHURCH; BARRETT; DODSON, 2004). Lâminas, processo transversal e fossas reduzidas ou ausentes são atributos observáveis nas caudais médias e posteriores dos neosaurópodes (WILSON *et al.*, 2011; MANNION *et al.*, 2013). Assim, das seis vértebras caudais estudadas, duas (E5 e E6) foram classificadas como anteriores (UPCHURCH; BARRETT; DODSON, 2004), três como caudais médias (E1, E2 e E3) devido à ausência natural do processo transversal (MANNION *et al.*, 2013) e uma vértebra categorizada como posterior distal (E7), pois provavelmente apresentaria o arco neural rudimentar dadas as proporções gerais do espécime (MANNION *et al.*, 2013).

As vértebras caudais anteriores com articulação do tipo bola-soquete (fortemente procélicas) são tipicamente relacionadas a Titanosauria (SALGADO; CORIA; CALVO, 1997; MANNION; CALVO, 2011), embora não seja um atributo uniforme dentro deste clado (CARVALHO *et al.*, 2017). Por exemplo, a condição opistocélica é observável em

Opisthocoelicaudia, enquanto a condição anficélica das caudais anteriores e médias é verificada no titanossauro basal *Andesaurus* (MANNION; CALVO, 2011). Já a ocorrência de tecido camelado é mais abrangente, por ser observada nos Titanosauriformes (WEDEL, 2003; MANNION; CALVO, 2011). Embora a presença de camelas possa variar em diferentes partes do esqueleto axial (WEDEL; CIFELLI; SANDERS, 2000), nenhum táxon fora de Macronaria apresenta textura camelada em qualquer parte da coluna vertebral (WHITLOCK; D'EMIC; WILSON, 2011). Assim, caudais anteriores com côndilo e cótilo bastante definidos e textura esponjosa, observadas em E5, podem ser atribuídas a Titanosauria por serem características amplamente distribuídas no grupo (SALGADO; CORIA; CALVO, 1997; WILSON; SERENO, 1998; WILSON, 2002; MANNION *et al.*, 2013).

A vértebra E6 foi classificada como vértebra anterior, porém estaria localizada mais distalmente na série caudal pela presença dos pontos de articulação para as hemapófises, conforme verificado em algumas séries articuladas (GILMORE, 1925; JANENSCH, 1950). A vértebra apresenta condição anficélica, com medidas de altura e comprimento do centro levemente similares (Tabela 2) dando formato sutilmente quadrangular em vista lateral, sem evidências de fossas pneumáticas laterais ou qualquer característica localizada na face ventral (cavidade, cristas ou quilhas). Dessa forma, apenas a condição anficélica do centro não permite atribuí-la a nenhum grupo mais restrito, uma vez que as articulações anficélicas ou anfipláticas estão presentes em grande parte dos diplodocóides e macronários basais (UPCHURCH; BARRETT; DODSON, 2004; MANNION; CALVO 2011). Devido ao desgaste da superfície anterior e a falta de caracteres mais restritivos, convém atribuí-la a um Neosauropoda indeterminado.

Saurópodes são identificados majoritariamente por caracteres sinapomórficos localizados nas vértebras pré-sacrais, sacrais e/ou caudais anteriores (GONZÁLEZ-RIGA *et al.*, 2019). Esta última pode apresentar caracteres diagnósticos a nível de gênero, especialmente em Macronaria (SALGADO; CORIA; CALVO, 1997; TIDWELL *et al.*, 2001). Assim, a análise das caudais médias e posteriores isoladas e, sobretudo, sem a presença do arco neural, torna a identificação em níveis taxonômicos menos inclusivos bastante limitada.

Vértebras caudais médias anficélicas com arco neural posicionado anteriormente, formato de ampulheta, face ventral levemente côncava e comprimento anteroposterior notoriamente maior que a altura dorsoventral, são características observadas nos espécimes E1 e E2, e amplamente distribuídas em diversos rebaquissaurídeos (CALVO; SALGADO, 1995; DALLA VECCHIA, 1998; SALGADO *et al.*, 2004; SALGADO; CARVALHO; GARRIDO, 2006; FERNÁNDEZ-BALDOR, 2011; CARBALLIDO *et al.*, 2012; CANUDO *et al.*, 2018). Essas

características também foram utilizadas por Pereira e colaboradores (2020) na identificação dos exemplares recuperados em afloramentos da Formação Açu (Albiano), Bacia Potiguar, como pertencentes a Rebbachisauridae (PEREIRA *et al.*, 2020). Sobretudo, a afinidade de E1 e E2 com os rebaquissaurídeos se dá pela semelhança morfológica com os exemplares da coleção paleontológica da Universidade Federal do Maranhão (UFMA), na cidade de São Luís, Brasil, UFMA 1.10.168, UFMA 1.10.188 e UFMA 1.10.806, recuperados em depósitos da Formação Alcântara (Cenomaniano) da Bacia de São Luís (MEDEIROS; SCHULTZ, 2004).

Vértebras médias alongadas com arco neural localizado anteriormente, superfície ventral e faces articulares ligeiramente côncavas, estão presentes em *Zapalasaurus* (SALGADO; CARVALHO; GARRIDO, 2006), *Lavocatisaurus* (CANUDO *et al.*, 2018), *Limaysaurus* (CALVO; SALGADO, 1995; SALGADO *et al.*, 2004), *Histriasaurus* (DALLA VECCHIA, 1998), *Demandasaurus* (FERNÁNDEZ-BALDOR, 2011) e *Comahuesaurus* (CARBALLIDO *et al.*, 2012). Em *Comahuesaurus*, as caudais médias apresentam razão matemática entre o comprimento anteroposterior do centro e o valor médio da altura e largura da face posterior entre 1 e 2 (CARBALLIDO *et al.*, 2012), valor encontrado em E1 e E2 (1.4 e 1.5, respectivamente), representado por 'X' na tabela 1. Embora caudais médias alongadas anteroposteriormente em relação à altura também sejam observadas em alguns diplodocídeos (*Tornieria*, *Leinkupal*), a face ventral do centro é fortemente côncava neles (REMES, 2006; GALLINA *et al.*, 2014; MCPHEE *et al.*, 2016), distinguindo-se morfológicamente de E1 e E2, que apresentam uma sutil concavidade na mesma região. Cristas laterais, observadas em E2, também se assemelham à condição de *Demandasaurus* (FERNÁNDEZ-BALDOR, 2011).

Caudais médias anficélicas com medidas de altura e comprimento do centro levemente similares e a presença de um processo transversal rudimentar são características observadas em E3 e indicam uma posição anteromediana (JANENSCH, 1950; MANNION; CALVO, 2011). Contudo, na falta de características mais restritivas, convém associá-lo a um Neosauropoda indeterminado.

Ausência de características diagnósticas também é observada em E7, embora o exemplar pudesse diferir das vértebras distais bastante alongadas e biconvexas presentes nos rebaquissaurídeos *Limaysaurus* (CALVO; SALGADO, 1995), *Nigersaurus* (SERENO *et al.*, 1999) e *Lavocatisaurus* (CANUDO *et al.*, 2018), como também nos diplodocídeos *Apatosaurus* (GILMORE, 1936) e *Diplodocus* (JANENSCH, 1929). Em *Diplodocus*, a relação comprimento-altura é dobro nas mais distais (TSCHOPP; MATEUS; BENSON, 2015). Por isso, E7 foi identificado como Neosauropoda indeterminado.

Da mesma forma, as características descritas nas tíbias em E9 e E10 não fornecem embasamento suficiente para atribuí-las a clados menos abrangentes, possivelmente devido ao estado de fragmentação. Por exemplo, a ausência da extremidade distal e de uma diáfise completa impossibilita o cálculo do índice de robustez, métrica importante utilizada na classificação de grupos dentro de Neosauropoda (WILSON; UPCHURCH, 2003). Adicionado a isso, o formato ovalado da extremidade proximal em vista articular e a crista cnemial projetada anterolateralmente são caracteres considerados plesiomórficos para Neosauropoda (WILSON, 2002; UPCHURCH; BARRETT; DODSON, 2004; TSCHOPP; MATEUS; BENSON, 2015). O próprio formato sub-ovalado difere de alguns grupos de Flagellicaudata, como Apatosaurinae, que apresenta contorno subretangular, e de Diplodocinae, de formato subtriangular (LOVELACE; HARTMAN; WAHL, 2007). A “segunda crista cnemial” ausente é atributo compartilhado por grande parte dos Somphospondyli e Diplodocoidea (MANNION *et al.*, 2013). Além disso, a robustez da tíbia (*i.e.* robusta, grácil ou condição intermediária) e a extensão da fossa cnemial são altamente variáveis entre titanossauros sul-americanos (GALLINA; OTERO, 2015; GONZÁLEZ-RIGA *et al.*, 2019), embora a presença de uma crista cnemial desenvolvida, sutilmente projetada anterolateralmente, e de fossa cnemial extensa sejam características observadas em alguns titanossauros (AZEVEDO; CANDEIRO; BERGQVIST, 2007).

Problema taxonômico similar ocorre em relação aos metatarsos E12 e E13, uma vez que metatarsos assimétricos com extremidades expandidas, especialmente na região proximal, e com porção mediana constrita são amplamente distribuídos em Neosauropoda (BONNAN, 2005; GONZÁLEZ-RIGA *et al.*, 2019). Além disso, nos metatarsos, grande parte dos caracteres utilizados nas matrizes filogenéticas são comparativos com outros metatarsos do mesmo autopódio (WILSON, 2002), impossibilitando sua aplicação em material dissociado.

4.3.1 REVISÃO DO REGISTRO DE SAURÓPODES DA BACIA DE SÃO LUÍS E PARNAÍBA

Com exceção das vértebras descritas nos holótipos atribuídos a *Amazonsaurus maranhensis* (CARVALHO; AVILLA; SALGADO, 2003) e *Itapeuasaurus cajapioensis* (LINDOSO *et al.*, 2019), as demais vértebras recuperadas nos depósitos do Grupo Itapecuru são fragmentadas e desprovidas de arco neural (MEDEIROS *et al.*, 2007; 2014). Dessa forma, os exemplares UFMA 1.10.168, UFMA 1.10.188, UFMA 1.10.806, UFMA 1.10.246, provenientes da Bacia de São Luís, e os exemplares da Casa de Cultura do Município de Coroatá (CCC), Brasil, CCC 10, CCC 53, CCC 74, encontrados nos depósitos da Bacia do Parnaíba, também

foram identificados com base na comparação de características gerais do centro com outras espécies registradas durante o Cretáceo ‘médio’.

Vértebras caudais médias anficélicas, alongadas anteroposteriormente e sem elementos pneumáticos foram observadas nos espécimes relacionados a Rebbachisauridae, UFMA 1.10.168, UFMA 1.10.188, UFMA 1.10.806 (MEDEIROS; SCHULTZ, 2004; MEDEIROS *et al.*, 2007; 2014), e nos exemplares E1 e E2 (presente estudo), o que ressalta a presença dos rebaquissaurídeos ao menos durante o Aptiano ao Cenomaniano no Nordeste do Brasil. Assim como em E1 e E2, as características descritas nos exemplares UFMA 1.10.168, UFMA 1.10.188, UFMA 1.10.806 apresentam ampla distribuição entre os rebaquissaurídeos (DALLA VECCHIA, 1998; SUBERBIOLA *et al.*, 2003; FERNÁNDEZ-BALDOR, 2011; CARBALLIDO *et al.*, 2012; CANUDO *et al.*, 2018).

A condição anfiplática associada a faces laterais levemente côncavas e arco neural inserido anteriormente nas caudais médias CCC 010 e UFMA 1.10.246, foram critérios utilizados para sua identificação como Titanosauria e Andesauridae, respectivamente (MEDEIROS; SCHULTZ, 2002; CASTRO *et al.*, 2007). Entretanto, a localização anterior do arco neural nas vértebras caudais e a presença de centros caudais médios anficélicos-anfipláticos são consideradas plesiomorfias entre os titanosauriformes (TIDWELL; CARPENTER; MEYER, 2001; FANTI; CAU; HASSINE, 2014). Assim, torna-se adequado reclassificar ambos exemplares como pertencentes a um clado mais abrangente, Titanosauriformes, conforme proposto anteriormente por Mannion e Calvo (2011) e Candeiro e colaboradores (2011).

A pneumaticidade interna das vértebras dorsais CCC 053 e CCC 074 e da caudal anterior E5 apresenta estrutura morfológica semelhante, embora o tecido pneumático presente em CCC 053 e CCC 074 tenha sido identificado como “camerado” ou “policamerado” por Castro e colaboradores (2007) e “camelado” em E5 no presente estudo. Câmaras são cavidades arredondadas de 5-150 mm, separadas por septos com espessura de 2-10 mm (WEDEL; CIFELLI; SANDERS, 2000). Elas podem formar um padrão regular, no qual câmaras de maior tamanho conectam-se com uma quantidade maior de câmaras de menor tamanho (WEDEL; CIFELLI; SANDERS, 2000; WEDEL, 2003). Castro e colaboradores (2007) definiram o tecido pneumático com base na presença de cavidades com tamanhos variados. Contudo, interpretamos aqui os mesmos elementos observados em CCC 053 e CCC 074 como “camelas” por apresentarem inúmeras cavidades com formato angular, demarcadas por septos de espessura delgada e padrão de ramificação ausente (WEDEL; CIFELLI; SANDERS, 2000; WEDEL, 2003).

A presença de tecido “camelado” foi o único critério utilizado por Castro e colaboradores (2007) na classificação das vértebras dorsais CCC 053 e CCC 074 como pertencentes a Titanosauria. Contudo, a ocorrência de tecido “camelado” pode ser observada em diferentes linhagens de titanosauriformes, o que torna a característica amplamente distribuída entre os titanosauriformes (WEDEL, 2003; MANNION; CALVO, 2011) e não apenas em Titanosauria.

4.4 CONCLUSÃO

O presente estudo permitiu identificar osteologicamente vértebras caudais, tíbias, elementos do metatarso e uma possível fíbula. Os centros caudais E1 e E2 foram associados a Rebbachisauridae, enquanto E5 foi relacionado a Titanosauria, com base em um conjunto de características observadas no grupo, e não em sinapomorfias. O novo material torna-se o terceiro registro de saurópodes para a Formação Itapecuru, com destaque para o potencial fossilífero do povoado de Santo Izídio para o estudo da fauna presente durante o Cretáceo “médio”, uma vez que Castro e colaboradores (2007) também descreveram material do mesmo povoado.

Com base na nova revisão, o registro saurópodes para os depósitos da Bacia de São Luís inclui osteoderme relacionada a Titanosauria, vértebras caudais pertencentes a Titanosauriformes (UFMA 1.10.246), Titanosauria (UFMA 1.10.174) e Rebbachisauridae (UFMA 1.10.188 e a espécie *Itapeuasaurus cajapioensis*). Os mesmos grupos são documentados para os depósitos da Bacia do Parnaíba com a ocorrência de vértebras dorsais relacionadas aos Titanosauriformes (CCC 053 e CCC 074), vértebras caudais atribuídas a Titanosauria (E5) e Rebbachisauridae (E1, E2 e a ocorrência da espécie *Amazonsaurus maranhensis*). Dessa forma, apesar do estado fragmentário e dissociados dos espécimes, o novo conjunto permitiu corroborar os registros previamente reconhecidos para a Bacia de São Luís e Parnaíba pois, embora tenham fácies deposicionais e configurações paleoambientais diferentes, os depósitos fossilíferos nas duas bacias sedimentares reforçam a presença conjunta de titanossauros e rebaquissaurídeos durante o Aptiano ao Cenomaniano na porção norte da América do Sul.

REFERÊNCIAS

- AZEVEDO, R. P. F.; CANDEIRO, C. R. A.; BERGQVIST, L. P. Primeiro registro de ossos pós-cranianos de Titanosauria (Sauropoda) no município de Alfredo Marcondes (estado de São Paulo), Formação Adamantina (Turoniano-Santoniano), Bacia Bauru. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 30, n. 1, p. 116-122, 2007. DOI: [10.11137/2007_1_116-122](https://doi.org/10.11137/2007_1_116-122)
- BONAPARTE, J. F.; HEINRICH, W. D.; WILD, R. Review of *Janenschia* Wild, with the description of a new sauropod from the Tendaguru beds of Tanzania and a discussion on the systematic value of procoleous caudal vertebrae in the sauropoda. **Palaeontographica Abteilung A**, v. 256, p. 25-76, 2000.
- BONNAN, M. F. Pes anatomy in sauropod dinosaurs: implications for functional morphology, evolution, and phylogeny. In: TIDWELL, V.; CARPENTER, K (Eds.). **Thunder-lizards: the sauropodomorph dinosaurs**, Indiana University Press, Bloomington, p. 346-380, 2005.
- CALVO, J. O.; SALGADO, L. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina: new evidence on the origin of the Diplodocidae. **Gaia**, v. 11, p. 13-33, 1995.

- CANDEIRO, C. R. A.; FANTI, F.; THERRIEN, F.; LAMANNA, M. C. Continental fossil vertebrates from the mid-Cretaceous (Albian–Cenomanian) Alcântara Formation, Brazil, and their relationship with contemporaneous faunas from North Africa. **Journal of African Earth Sciences**, v. 60, n. 3, p. 79-92, 2011. DOI: [10.1016/j.jafrearsci.2011.02.004](https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2011.02.004)
- CANUDO, J. I.; CARBALLIDO, J. L.; GARRIDO, A.; SALGADO, L. A new rebbachisaurid sauropod from the Aptian–Albian, Lower Cretaceous Rayoso Formation, Neuquén, Argentina. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 63, n. 4, p. 679-691, 2018. DOI: [10.4202/app.00524.2018](https://doi.org/10.4202/app.00524.2018)
- CARBALLIDO, J. L.; SALGADO, L.; POL, D.; CANUDO, J. I.; GARRIDO, A. A new basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin: evolution and biogeography of the group. **Historical Biology**, v. 24, n. 6, p. 631-654, 2012. DOI: [10.1080/08912963.2012.672416](https://doi.org/10.1080/08912963.2012.672416)
- CARVALHO, I. S.; AVILLA, S.; SALGADO, L. *Amazonsaurus maranhensis* gen. et sp. nov. (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian–Albian) of Brazil. **Cretaceous Research**, v. 24, n. 6, p. 697-713, 2003. DOI: [10.1016/j.cretres.2003.07.005](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2003.07.005)
- CARVALHO, I. S.; SALGADO, L.; LINDOSO, R. M.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; NOGUEIRA, F. C. C.; SOARES, J. A. A new basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 75, p. 74-84, 2017. DOI: [10.1016/j.jsames.2017.01.010](https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.01.010)
- CARVALHO, I. S.; SALGADO, L.; LINDOSO, R. M.; ARAÚJO-JÚNIOR, H. I.; NOGUEIRA, F. C. C.; SOARES, J. A. A new basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 75, p. 74-84, 2017. DOI: [10.1016/j.jsames.2017.01.010](https://doi.org/10.1016/j.jsames.2017.01.010)
- CASTRO, D. F.; BERTINI, R. J.; SANTUCCI, R. M.; MEDEIROS, M. A. M. Sauropods of the Itapecuru Group (Lower/Middle albian), São Luís-Grajaú Basin, Maranhão State, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 10, n. 3, p. 195-200, 2007. DOI: [10.4072/rbp.2007.3.06](https://doi.org/10.4072/rbp.2007.3.06)
- CORIA, R. A. On a monospecific assemblage of sauropod dinosaurs from Patagonia: implications for gregarious behavior. **GAIA: revista de geociências**, n. 10, p. 209-213, 1994.
- CORRÊA-MARTINS, F. J. The neostratotype of Itapecuru Formation (Lower-Middle Albian) and its impact for Mesozoic stratigraphy of Parnaíba Basin. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 91, e20180730, 2019. DOI: [10.1590/0001-3765201920180730](https://doi.org/10.1590/0001-3765201920180730)
- CORRÊA-MARTINS, F. J.; MENDES, J. C.; BERTOLINO, L. C.; MENDONÇA, J. O. Petrografia, Diagênese e considerações sobre proveniência da Formação Itapecuru no Norte do Maranhão (Cretáceo Inferior, Bacia do Parnaíba, NE Brasil). **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 41, n. 3, p. 514-530, 2018. DOI: [10.11137/2018_3_514_530](https://doi.org/10.11137/2018_3_514_530)
- DALLA VECCHIA, F. M. Remains of Sauropoda (Reptilia, Saurischia) in the Lower Cretaceous (Upper Hauterivian/Lower Barremian) limestones of SW Istria (Croatia). **Geologia Croatica**, v. 51, n. 2, p. 105-134, 1998. DOI: [10.4154/GC.1998.11](https://doi.org/10.4154/GC.1998.11)
- FANTI, F.; CAU, A.; HASSINE, M. Evidence of titanosauriforms and rebbachisaurids (Dinosauria: Sauropoda) from the Early Cretaceous of Tunisia. **Journal of African Earth Sciences**, v. 90, p. 1-8, 2014. DOI: [10.1016/j.jafrearsci.2013.10.010](https://doi.org/10.1016/j.jafrearsci.2013.10.010)
- FERNÁNDEZ-BALDOR, F. T.; CANUDO, J. I.; HUERTA, P.; MORENO-AZANZA, M.; MONTERO, D. *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 56, n. 3, p. 535-552, 2011. DOI: [10.4202/app.2010.0003](https://doi.org/10.4202/app.2010.0003)

- FERREIRA, N; N.; FERREIRA, E. P.; CARVALHO, I. S. Registro de cutículas com estômatos em associação palinológica da Formação Itapecuru (Albiano), Bacia do Parnaíba, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 36, n. 2, p. 16-24, 2013. DOI: [10.11137/2013_2_16_24](https://doi.org/10.11137/2013_2_16_24)
- FIORELLI, L. E.; MARTINELLI, A. G.; SILVA, J. I.; HECHENLEITNER, E. M.; SOARES, M. V. T.; SILVA JUNIOR, J. C. G.; SILVA, J. C.; BORGES, E. M. R.; RIBEIRO, L. C. B.; MARCONATO, A.; BASILICI, G.; MARINHO, T. S. First titanosaur dinosaur nesting site from the Late Cretaceous of Brazil. **Scientific Reports**, v. 12, n. 1, p. 5091, 2022. DOI: [10.1038/s41598-022-09125-9](https://doi.org/10.1038/s41598-022-09125-9)
- FRANÇA, T. C.; BRILHANTE, N. S.; NOBRE, Y. O. M.; MEDEIROS, M. A. M.; LINDOSO, R. M.; COSTA, F. R. The first record of a spinosaurid pedal ungual from Brazil (Boca do Forno Ravine, Itapecuru Formation, Parnaíba Basin). **Historical Biology**, v. 34, n. 9, p. 1817-1826, 2022. DOI: [10.1080/08912963.2021.1981890](https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1981890)
- GALLINA, P. A.; OTERO, A. Reassessment of *Laplatasaurus araukanicus* (Sauropoda: titanosauria) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. **Ameghiniana**, v. 52, n. 5, p. 487-501, 2015. DOI: [10.5710/AMGH.08.06.2015.2911](https://doi.org/10.5710/AMGH.08.06.2015.2911)
- GHILARDI, A. M; AURELIANO, T.; DUQUE, R. R. C.; FERNANDES, M. A.; BARRETO, A. M. F.; CHINSAMY, A. A new titanosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. **Cretaceous Research**, v. 67, p. 16-24, 2016. DOI: [10.1016/j.cretres.2016.07.001](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2016.07.001)
- GIL, L. M.; CANDEIRO, C. R. A. Os titanossaurídeos (Dinosauria, Sauropoda, Titanosauria) do Neocretáceo do Triângulo Mineiro: registro fóssil, distribuição e história natural. **Biota Amazônia**, v. 4, n. 4, p. 80-90, 2014. DOI: [10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v4n4p80-90](https://doi.org/10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v4n4p80-90)
- GILMORE, C. W. Nearly complete articulated skeleton of *Camarasaurus*: A saurischian dinosaur from the Dinosaur National Monument, Utah. **Memoirs of the Carnegie Museum**, v. 10, n. 3, p. 347-384, 1925.
- GÓES, A. M. O; FEIJÓ, F. J. A Bacia do Parnaíba. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 8, p. 57-67, 1994.
- GÓES, A. M.; ROSSETTI, D. F.; COIMBRA, A. M. A Bacia do Grajaú, Estado do Maranhão, Brasil. **Boletim do 5º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, Rio Claro, p. 255-259, 1999.
- GÓES, A. MO; FEIJÓ, F. J. Bacia do Parnaíba. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, Rio de Janeiro, v. 8, n.1, p. 57-68, 1994.
- GONZÁLEZ-RIGA, B. J.; LAMANNA, M. C.; OTERO, A.; DAVID, L. D. O.; KELLNER, A. W. A.; IBIRICU, L. M. An overview of the appendicular skeletal anatomy of South American titanosaurian sauropods, with definition of a newly recognized clade. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 91, e20180374, 2019. DOI: <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920180374>.
- JANENSCH, W. J. The vertebral column of *Brachiosaurus brancai*. **Palaeontographica**, v. 3, n. 7, p. 27-93, 1950.
- LINDOSO, R. M.; MARINHO, T. S.; SANTUCCI, R. M.; MEDEIROS, M. A. A.; CARVALHO, I. S. A titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm from the Alcântara Formation (Cenomanian), São Luís Basin, Northeastern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 45, p. 43-48, 2013. DOI: [10.1016/j.cretres.2013.07.005](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2013.07.005)

- LINDOSO, R. M.; MEDEIROS, M. A. A.; CARVALHO, I. S.; PEREIRA, A. A.; MENDES, I. D.; IORI, F. V.; SOUSA, E. P.; ARCANJO, S. H. S.; SILVA, T. C. M. A new rebbachisaurid (Sauropoda: Diplodocoidea) from the middle Cretaceous of northern Brazil. **Cretaceous Research**, v. 104, e104191, 2019. DOI: [10.1016/j.cretres.2019.104191](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.104191)
- LOVELACE, D. M.; HARTMAN, S. A.; WAHL, W. R. Morphology of a specimen of Supersaurus (Dinosauria, Sauropoda) from the Morrison Formation of Wyoming, and a reevaluation of diplodocid phylogeny. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 65, n.4, p. 527-544, 2007.
- MACHADO, E. B.; AVILLA, L. S.; NAVA, W. R.; CAMPOS, D. A.; KELLNER, A. W. A. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Brazil. **Zootaxa**, v. 3701, n. 3, p. 301-321, 2013. DOI: [10.11646/zootaxa.3701.3.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3701.3.1)
- MANNION, P. D.; CALVO, J. O. Anatomy of the basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) *Andesaurus delgadoi* from the mid-Cretaceous (Albian–early Cenomanian) Río Limay Formation, Neuquén Province, Argentina: implications for titanosaur systematics. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 163, n. 1, p. 155-181, 2011. DOI: [10.1111/j.1096-3642.2011.00699.x](https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00699.x)
- MANNION, P. D.; UPCHURCH, P.; BARNES, R. N.; MATEUS, O. Osteology of the Late Jurassic portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 168, n. 1, p. 98-206, 2013. DOI: [10.1111/zoj.12029](https://doi.org/10.1111/zoj.12029)
- MEDEIROS, M. A.; ARCANJO, S. H. S.; LINDOSO, R. M.; CARVALHO, I. S.; PEREIRA, A. A.; SOUSA, E. P.; MENDES, I. D.; MENDES, D. C. S. Cenomanian vertebrates of the São Luís Basin. In: TEIXEIRA, S. G.; CHAVES, C. L. (Org.). **Contribuições à Geologia da Amazônia**. Sociedade Brasileira de Geologia, Núcleo Norte, Belém, v. 11, p. 179-187, 2019.
- MEDEIROS, M. A.; LINDOSO, R. M. Fauna continental do Cretáceo médio do Norte-Nordeste do Brasil. In: CORECCO, L. (Ed.). **Paleontologia do Brasil: paleoecologia e paleoambientes**. Rio de Janeiro: Interciência. p. 231-258, 2022.
- MEDEIROS, M. A.; LINDOSO, R. M.; MENDES, I. D.; CARVALHO, I. S. The Cretaceous (Cenomanian) continental record of the Laje do Coringa flagstone (Alcântara formation), northeastern South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 53, p. 50-58, 2014. DOI: [10.1016/j.jsames.2014.04.002](https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.04.002)
- MEDEIROS, M. A.; LINDOSO, R. M.; MENDES, I. D.; CARVALHO, I. S. The Cretaceous (Cenomanian) continental record of the laje do coringa flagstone (Alcântara formation), northeastern South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 53, p. 50-58, 2014. DOI: [10.1016/j.jsames.2014.04.002](https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.04.002)
- MEDEIROS, M. A.; SCHULTZ, C. L. A fauna dinossauriana da “Laje do Coringa” Cretáceo médio do Nordeste do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 60, n. 3, p. 155-162, 2002. ISSN 0365-4508.
- MEDEIROS, M. A.; SCHULTZ, C. L. *Rayososaurus* (Sauropoda, Diplodocoidea) no meso-Cretáceo do norte-nordeste brasileiro. **Revista brasileira de Paleontologia**. Rio de Janeiro, v. 7, n. 2, p. 275-279, 2004. DOI: [10.4072/rbp.2004.2.22](https://doi.org/10.4072/rbp.2004.2.22)
- MEDEIROS, M. A.; SCHULTZ, C. L. Uma paleocomunidade de vertebrados do Cretáceo médio, Bacia de São Luís. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (Eds.). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi. p. 209-221, 2001.

NAVARRO, B. A.; GHILARDI, A. M.; AURELIANO, T.; DÍAZ, V. D.; BANDEIRA, K. L. N.; CATTARUZZI, A. G. S.; IORI, F. V.; MARTINE, A. M.; CARVALHO, A. B.; ANELLI, L. E.; FERNANDES, M. A.; ZAHER, H. A new nanoid Titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Ameghiniana*, v. 59, n. 5, p. 317-354, 2022. DOI: [10.5710/AMGH.25.08.2022.3477](https://doi.org/10.5710/AMGH.25.08.2022.3477)

PEDRÃO, E.; BARRILARI, I.; LIMA, H. Revisão bioestratigráfica dos rifts da região norte do Brasil: Bragança-Viseu, São Luís e Ilha Nova. In: 37 CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 1992, São Paulo. **Boletim de resumos expandidos**, 1992. v. 2. p. 462-462.

PEDRÃO, E.; CORRÊA-MARTINS, F. J. Palinoestratigrafia de um afloramento da Formação Itapecuru (Bacia do Parnaíba) em Rosário, Estado do Maranhão: correlações cronoestratigráficas. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 71, p. 767-776, 1999.

PEREIRA, P. L. G. C.; VEIGA, I. M. G.; RIBEIRO, T.; CARDOZO, R. H. B.; CANDEIRO, C. R. A.; BERGQVIST, L. P. The path of giants: a new occurrence of Rebbachisauridae (Dinosauria, Diplodocoidea) in the Açú Formation, NE Brazil, and its paleobiogeographic implications. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 100, e102515, 2020. DOI: [10.1016/j.jsames.2020.102515](https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102515)

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

SALGADO, L.; CARVALHO, I. S. *Uberabatitan ribeiroi*, a new titanosaur from the Marília Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Paleontology*, v. 51, n. 4, p. 881-901, 2008. DOI: [10.1111/j.1475-4983.2008.00781.x](https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2008.00781.x)

SALGADO, L.; CARVALHO, I. S.; GARRIDO, A. C. *Zapalasaurus bonapartei*, un nuevo dinosaurio saurópodo de la Formación La Amarga (Cretácico Inferior), noroeste de Patagonia, Provincia de Neuquén, Argentina. *Geobios*, v. 39, n. 5, p. 695-707, 2006. DOI: [10.1016/j.geobios.2005.06.001](https://doi.org/10.1016/j.geobios.2005.06.001)

SALGADO, L.; CORIA, R. A.; CALVO, J. O. Evolution of titanosaurid sauropods: phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, v. 34, n. 1, p. 3-32, 1997.

SALGADO, L.; GALLINA, P. A.; LERZO, L. N.; CANUDO, J. I. Highly Specialized Diplodocoids: The Rebbachisauridae. In: SALGADO, L.; GALLINA, P. A.; LERZO, L. N.; CANUDO, J.I. **South American Sauropodomorph Dinosaurs**. Springer, p. 165-208, 2022. DOI: [10.1007/978-3-030-95959-3_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-95959-3_5)

SALGADO, L.; GARRIDO, A.; COCCA, S. E.; COCCA, J. R. Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada del León (Lohan Cura Formation), Neuquén Province, northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 24, n. 4, p. 903-912, 2004. DOI: [10.1080/08912963.2012.672416](https://doi.org/10.1080/08912963.2012.672416)

SANTUCCI, R. M.; BERTINI, R. J. A new titanosaur from western São Paulo state, upper Cretaceous Bauru Group, south-east Brazil. *Paleontology*, v. 49, n. 1, p. 59-66, 2006. DOI: [10.1111/j.1475-4983.2005.00527.x](https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2005.00527.x)

SANTUCCI, R. M.; BERTINI, R. J. Distribuição paleogeográfica e biocronológica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do sudeste brasileiro. *Brazilian Journal of Geology*, v. 31, n. 3, p. 307-314, 2001. DOI: [10.25249/0375-7536.2001313307314](https://doi.org/10.25249/0375-7536.2001313307314)

- SCHWARZ, D.; IKEJIRI, T.; BREITHAUPT, B.; SANDER, P. M.; KLEIN, N. A nearly complete skeleton of an early juvenile diplodocid (Dinosauria: Sauropoda) from the Lower Morrison Formation (Late Jurassic) of north central Wyoming and its implications for early ontogeny and pneumaticity in sauropods. **Historical Biology**, v. 19, n. 3, p. 225-253, 2007. DOI: [10.1080/08912960601118651](https://doi.org/10.1080/08912960601118651)
- SERENO, P. C.; BECK, A. L.; DUTHEIL, D. B.; LARSSON, H. C. E.; LYON, G. H.; MOUSSA, B.; SADLEIR, R. W.; SIDOR, C. A.; VARRICCHIO, D. J.; WILSON, G. P.; WILSON, J. A. Cretaceous sauropods from the Sahara and the uneven rate of skeletal evolution among dinosaurs. **Science**, v. 286, n. 5443, p. 1342-1347, 1999. DOI: [10.1126/science.286.5443.134](https://doi.org/10.1126/science.286.5443.134)
- SILVA JUNIOR, J. C. G.; MARTINELLI, A. G.; MARINHO, T. S.; SILVA, J. I.; LANGER, M. C. New specimens of *Baurutitan britoi* and a taxonomic reassessment of the titanosaur dinosaur fauna (Sauropoda) from the Serra da Galga Formation (Late Cretaceous) of Brazil. **PeerJ**, v. 10, e14333, 2022. DOI: [10.7717/peerj.14333](https://doi.org/10.7717/peerj.14333)
- SOARES-JÚNIOR, A. V.; COSTA, J. B. S.; HASUI, Y. Evolução da margem atlântica equatorial do Brasil: três fases distensivas. **Geociências**, v. 27, n. 4, p. 427-437, 2008.
- SUBERBIOLA, X. P.; TORCIDA, F.; IZQUIERDO, L. A.; HUERTA, D. M.; PÉREZ, G. First rebbachisaurid dinosaur (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Cretaceous of Spain: palaeobiogeographical implications. **Bulletin de la Société Géologique de France**, v. 174, n. 5, p. 471-479, 2003. DOI: [10.2113/174.5.471](https://doi.org/10.2113/174.5.471)
- TIDWELL, V.; CARPENTER, K.; MEYER, S. New titanosauriform (Sauropoda) from the Poison Strip Member of the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), Utah. In: TANKE, D. H.; and CARPENTER, K. (Eds.), **Mesozoic Vertebrate Life: new research inspired by the Paleontology of Philip J. Currie**. Indiana University Press, Bloomington, p. 139-165, 2001.
- TIDWELL, V.; CARPENTER, K.; MEYER, S. New titanosauriform (Sauropoda) from the Poison Strip Member of the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous), Utah. In: TANKE, D. H.; and CARPENTER, K. (Eds.), **Mesozoic Vertebrate Life: new research inspired by the Paleontology of Philip J. Currie**. Indiana University Press, Bloomington, p. 139-165, 2001
- TSCHOPP, E.; MATEUS, O.; BENSON, R. B. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). **PeerJ**, v. 3, e857, 2015. DOI: [10.7717/peerj.857](https://doi.org/10.7717/peerj.857)
- UPCHURCH, P.; BARRETT, P. M.; DODSON, P. Sauropoda. In: WEISHAMPEL, D. B.; DODSON, P.; OSMOLSKA, H. (Eds.). **The Dinosauria**, 2 ed. University of California Press, Berkeley, California, p. 259-322, 2004.
- WEDEL, M. J. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, n. 2, p. 344-357, 2003. DOI: [10.1671/0272-4634\(2003\)023%5B0344:TEOVPI%5D2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2003)023%5B0344:TEOVPI%5D2.0.CO;2)
- WEDEL, M. J. Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs. **Paleobiology**, v. 29, n. 2, p. 243-255, 2003. DOI: [10.1666/0094-8373\(2003\)029<0243:VPASAT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2003)029<0243:VPASAT>2.0.CO;2)
- WEDEL, M. J.; CIFELLI, R. L.; SANDERS, K. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 45, n. 4, p. 343-388, 2000.

- WHITLOCK, J. A.; D'EMIC, M. D.; WILSON, J. A. Cretaceous diplodocids in Asia? Re-evaluating the phylogenetic affinities of a fragmentary specimen. **Palaeontology**, v. 54, n. 2, p. 351-364, 2011. DOI: [10.1111/j.1475-4983.2010.01029.x](https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2010.01029.x)
- WILSON, J. A. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 19, n. 4, p. 639-653, 1999. DOI: [10.1080/02724634.1999.10011178](https://doi.org/10.1080/02724634.1999.10011178)
- WILSON, J. A. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 136, n. 2, p. 215–275, 2002. DOI: [10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x](https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2002.00029.x)
- WILSON, J. A.; D'EMIC, M. D.; IKEJIRI, T.; MOACDIEH, E. M.; WHITLOCK, J. A. A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs. **Plos One**, v. 6, n. 2, e17114, 2011. DOI: [10.1371/journal.pone.0017114](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017114)
- WILSON, J. A.; SERENO, P. C. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 18, n. 2, p. 1-79, 1998. DOI: [10.1080/02724634.1998.10011115](https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011115)
- WILSON, J. A.; UPCHURCH, P. A revision of *Titanosaurus* Lydekker (Dinosauria-Sauropoda), the first dinosaur genus with a 'Gondwanan' distribution. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 1, n. 3, p. 125-160, 2003. DOI: [10.1017/S1477201903001044](https://doi.org/10.1017/S1477201903001044)
- XU, X.; UPCHURCH, P.; MANNION, P. D.; BARRETT, P. M.; REGALADO-FERNANDEZ; MO, J.; MA, J.; LIU, H. A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. **Nature Communications**, v. 9, n. 1, p. 1-9, 2018. DOI: [10.1038/s41467-018-05128-1](https://doi.org/10.1038/s41467-018-05128-1)