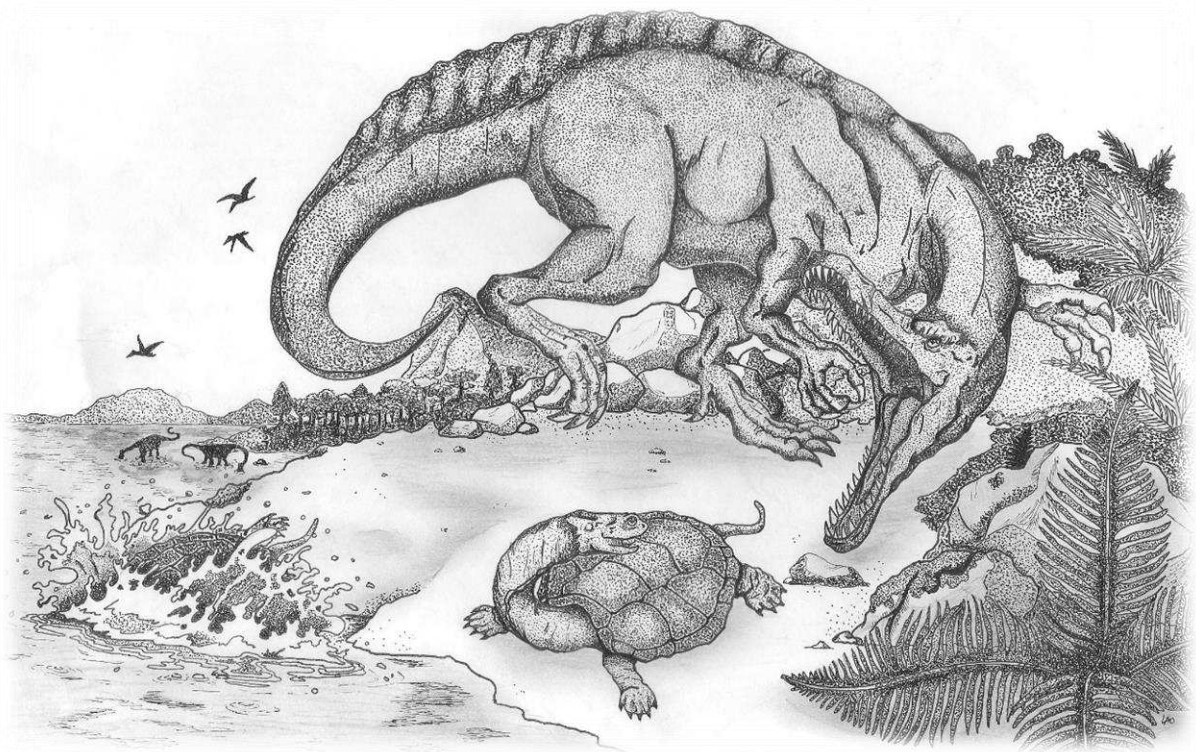


MAURO BRUNO DA SILVA LACERDA

**EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA DO ROSTRO DE SPINOSAURIDAE
STROMER, 1915 (THEROPODA, MEGALOSAUROIDEA)**



VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2019

MAURO BRUNO DA SILVA LACERDA

**EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA DO ROSTRO DE SPINOSAURIDAE
STROMER, 1915 (THEROPODA, MEGALOSAUROIDEA)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2019

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

L131e
2019 Lacerda, Mauro Bruno da Silva, 1989-
Evolução morfológica do rosto de Spinosauridae Stromer,
1915 (Theropoda, Megalosauroidea) / Mauro Bruno da Silva
Lacerda. – Viçosa, MG, 2019.
xv, 110 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui anexo.

Inclui apêndices.

Orientador: Pedro Seyferth Ribeiro Romano.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f. 83-94.

1. Dinossauros. 2. Macroevolução. 3. Morfologia.
I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia
Animal. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal.
II. Título.

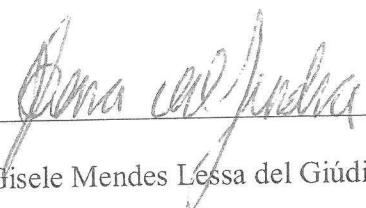
CDD 22. ed. 567.91

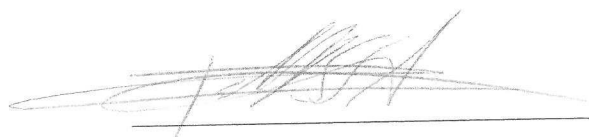
MAURO BRUNO DA SILVA LACERDA

**EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA DO ROSTRO DE SPINOSAURIDAE
STROMER, 1915 (THEROPODA, MEGALOSAUROIDEA)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 22 de fevereiro de 2019.


Gisele Mendes Lessa del Giúdice


Rafael Delcourt de Seixas Ferreira



Pedro Seyferth Ribeiro Romano

(Orientador)

*“Feliz por saber que só sei que não sei
Que quem sabe não fala, não diz
Vida, alguma coisa acontece
Morte, alguma coisa pode acontecer
Que o mel é doce é coisa de que me nego
afirmar, mas que parece doce, isso eu afirmo
plenamente”*

Raul Santos Seixas (1945-1989)

“RUN AWAY!!!”

Arthur, King of the Britons – Monty Python and The Holy Grail (1975)

AGRADECIMENTOS

- Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da UFV que me possibilitou a realização do mestrado e ao financiamento concedido pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de nível Superior (CAPES);
- À minha família e minha namorada por todo o apoio e incentivo despendido ao longo do tempo;
- Ao Pedro Romano, pela orientação e pela confiança;
- Ao Orlando Grillo pela coorientação neste trabalho, mas também por compartilhar diversos manuscritos e fotos de exemplares; agradeço ainda por permitir e se responsabilizar pelo acesso aos exemplares da coleção de paleovertebrados do Museu Nacional;
- Aos paleontólogos Gisele Lessa e Rafael Delcourt que aceitaram participar da minha banca; e pela contribuição na minha formação exercida por eles, tanto em aulas (Gisele) como em campo (Rafael);
- Ao antigos e atuais colegas do LAPOC pelas diversas discussões e inúmeros cafés;
- À Ângela Milner por me enviar fotos de um exemplar de Spinosaurus;
- À Lucy Gomes de Souza, pela amizade e pelas fotos cedidas do Irritator, além de diversos artigos e discussões que muito contribuíram neste trabalho;
- Ao Rodrigo Pêgas pelas fotos compartilhadas do Irritator e Suchomimus;
- Ao Samuel (Grilo) pelo incentivo constante;
- Ao Dr. Marco Antonio, pelo incentivo no meio acadêmico e pela sua amizade;
- Ao Leandro Avelar por recriar o paleoambiente do norte da África de cerca de 125 m.a, dando “vida” ao Suchomimus tenerensis que ilustra a capa desta dissertação.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE TABELAS.....	x
LISTA DE ANEXOS.....	xi
RESUMO.....	xii
ABSTRACT.....	xiv
1 INTRODUÇÃO	1
1.1 Os “lagartos terríveis”.....	1
1.2 O clado Theropoda.....	4
1.3 Spinosauridae: Histórico taxonômico e paleobiogeografia.....	6
1.4 Especializações da morfologia e aspectos paleoecológicos.....	15
1.5 Extinção e perda de material biológico.....	17
1.6 Morfometria geométrica: Quantificando formas biológicas.....	19
2 OBJETIVOS	24
2.1 Objetivo geral.....	24
2.2 Objetivos específicos.....	24
3 MATERIAIS E MÉTODOS	25
3.1 Nomenclatura anatômica.....	25
3.2 Exemplos analisados.....	25
3.3 Aquisição das imagens.....	27
3.4 Definição dos marcos anatômicos.....	28
3.4.1 Vista ventral.....	28
3.4.2 Vista lateral.....	30
3.5 Análise dos dados.....	32
4 RESULTADOS	34
4.1 Sistemática Paleontológica.....	34
4.2 Estatística exploratória.....	45
4.2.1 Vista ventral (CD-ventral-1).....	45
4.2.2 Vista ventral (CD-ventral-2).....	50
4.2.3 Vista lateral.....	53
4.3 Análises de Deformações.....	57
4.3.1 Vista ventral (CD-ventral-1).....	57
4.3.2 Vista ventral (CD-ventral-2).....	59
4.3.3 Vista lateral.....	61
4.4 Análise de agrupamento.....	63
4.4.1 Vista ventral (CD-ventral-1).....	63
4.4.2 Vista ventral (CD-ventral-2).....	64
4.4.3 Vista lateral.....	65
4.5 Regressões multivariadas.....	66
4.5.1 Vista ventral (CD-ventral-1).....	66
4.5.2 Vista ventral (CD-ventral-2).....	67
4.5.3 Vista lateral.....	68
5 DISCUSSÃO	70
5.1 Padrões na variação morfológica dos pré-maxilares.....	70
5.2 Aspectos taxonômicos.....	71
5.2.1 “Baryonychinae”.....	71
5.2.1.1 <i>Cristatusaurus</i> vs <i>Suchomimus</i>	71
5.2.1.2 <i>Suchomimus</i> vs <i>Baryonyx</i>	73
5.2.1.3 <i>Spinosauridae</i> indet. FSAC-KK-7281.....	74

5.2.2 <i>Spinosaurinae</i>	75
5.2.2.1 <i>Spinosaurus</i>	75
5.2.2.2 <i>Spinosaurus maroccanus</i>	76
5.2.2.3 <i>Angaturama</i>	77
5.2.2.4 <i>Oxalaia</i>	78
5.3 Inferências sobre alometria evolutiva	79
5.3.1 Alometria ontogenética em <i>Cristatusaurus lapparenti</i>	80
6 CONCLUSÕES	81
7 REFERÊNCIAS	83
APÊNDICES	102

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Relações filogenéticas de Archosauria, resumando as interações evolutivas de Dinosauria e sua cronoestatigrafia.....	2
Figura 2 - Filogenia indicando as relações evolutivas de Theropoda e sua cronoestratigrafia.....	5
Figura 3 - Filogenia de Theropoda, com destaque para o monofileticismo de Spinosauridae.....	7
Figura 4 - Representação de parte dos elementos ósseos conhecidos de três espécies de Spinosauridae.....	12
Figura 5 - Representação “em vida” de dois Spinosauridae em um paleoecossistema lacustre.....	17
Figura 6 - Marcos anatômicos utilizados nas análises de morfometria geométrica em vista ventral.....	28
Figura 7 - Marcos anatômicos e <i>semilandmarks</i> utilizados nas análises de morfometria geométrica em vista lateral.....	31
Figura 8 – FSAC-KK-7281, Spinosauridae Indet.....	35
Figura 9 – GP-2T/5, <i>Angaturama limai</i> (holótipo).....	36
Figura 10 – MN 6117-V, <i>Oxalaia quilombensis</i> (holótipo).....	37
Figura 11 – MSNM V4047 e NHMUK PV R. 16420, <i>Spinosaurus</i> cf. <i>Sp. aegyptiacus</i>	39
Figura 12 - MNHN SAM 124, <i>Spinosaurus maroccanus</i>	40
Figura 13 - NHMUK PV R. 9951, <i>Baryonyx walkeri</i> (holótipo).....	42
Figura 14 - MNHN GDF 366 e MNHN GDF 365, <i>Cristatusaurus lapparenti</i>	43
Figura 15 - MN 6675 – V, réplica do espécime MNN GDF501, <i>Suchomimus tenerensis</i>	44
Figura 16 - Configurações hipotéticas dos três primeiros componentes principais da vista ventral (CD-ventral-1) resumando as principais variações da morfologia em cada eixo contra a média.....	46
Figura 17 - Projeção dos indivíduos no morfoespaço representado pelos componentes principais CP1 e CP2 (72,59 %).....	47
Figura 18 - Projeção dos indivíduos no morfoespaço representado pelos componentes principais CP1 e CP3 (69,13%).....	49

Figura 19 - Configurações hipotéticas dos três primeiros componentes principais da vista ventral (CD-ventral-2) resumizando as principais variações da morfologia em cada eixo contra a média.....	50
Figura 20 - Projeção dos indivíduos no morfoespaço representado pelos componentes principais CP1 e CP2 (66,34%).....	51
Figura 21 - Projeção dos indivíduos no morfoespaço representado pelos componentes principais CP1 e CP3 (64,74%).....	53
Figura 22 - Projeção dos indivíduos no morfoespaço representado pelos componentes principais CP1 e CP2 (72,17%).....	55
Figura 23 - Projeção dos indivíduos no morfoespaço representado pelos componentes principais CP1 e CP3 (66,13%).....	56
Figura 24 - Grades de deformações comparando a configuração da média geométrica da amostra (CD-ventral-1), com a configuração de cada indivíduo.....	58
Figura 25 - Grades de deformações comparando a menor (AxB; dP=0,06690) e maior (CxD; dP=0,31860) dP entre indivíduos na análise CD-ventral-1.....	59
Figura 26 - Grades de deformações comparando a configuração da média geométrica da amostra (CD-ventral-2), com a configuração de cada indivíduo.....	60
Figura 27 - Grades de deformações comparando a menor (AxB; dP=0,09179) e maior (CxD; dP=0,20358) dP entre indivíduos na análise CD-ventral-2.....	61
Figura 28 - Grades de deformações comparando a configuração da média geométrica da amostra em vista lateral, com a configuração de cada indivíduo.....	62
Figura 29 - Grades de deformações comparando a menor (AxB; dP= dP=0,09125) e maior (CxD; dP= dP=0,31187) dP entre indivíduos na análise CD-ventral-2.....	63
Figura 30 - Análise de agrupamento, realizado através de <i>Neighbour joining (bootstrap = 10.000)</i> do conjunto de dados em vista ventral (CD-ventra-1).....	64
Figura 31 - Análise de agrupamento, realizado através de <i>Neighbour joining (bootstrap = 10.000)</i> do conjunto de dados em vista ventral (CD-ventral-2).....	65
Figura 32 - Análise de agrupamento, realizado através de <i>Neighbour joining (bootstrap = 10.000)</i> do conjunto de dados em vista lateral.....	66
Figura 33 - <i>Wireframes</i> e grades de deformações das configurações com menor tamanho de centroide (A), valor médio de tamanho de centroide (B) e valor máximo de tamanho de centroide (C), com base na regressão multivariada realizada com os dados CD-ventral-1.....	67

Figura 34 - *Wireframes* e grades de deformações das configurações com menor tamanho de centroide (A), valor médio de tamanho de centroide (B) e valor máximo de tamanho de centroide (C), com base na regressão multivariada realizada com os dados CD-ventral-2.....68

Figura 35 - *Wireframes* e grades de deformações das configurações com menor tamanho de centroide (A), valor médio de tamanho de centroide (B) e valor máximo de tamanho de centroide (C), com base na regressão multivariada realizada com os dados em vista lateral.....69

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Informações dos exemplares utilizados nas análises.....	25
Tabela 2 - Descrição dos marcos anatômicos utilizados na análise da vista ventral com todos os espécimes analisados (CD-ventral-1).....	28
Tabela 3 - Descrição dos marcos anatômicos utilizados na análise da vista ventral com o número de táxons reduzidos (CD-ventral-2).....	29
Tabela 4 - Descrição dos marcos anatômicos utilizados na análise da vista lateral.....	31

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1 – Compilado de ocorrências de Spinosauridae.....	95
---	----

RESUMO

LACERDA, Mauro Bruno da Silva, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2019. **Evolução morfológica do rostro de Spinosauridae Stromer, 1915 (Theropoda, Megalosauroida)**. Orientador: Pedro Seyferth Ribeiro Romano. Coorientador: Orlando Nelson Grillo.

Fósseis do clado Spinosauridae são reconhecidos dos paleoncontinentes Gondwana e Laurásia desde o Jurássico Superior (Thitoniano) até o Cretáceo Superior (Cenomaniano), com ampla distribuição paleobiogeográfica. Até a atualidade, 12 espécies foram descritas: (1) *Spinosaurus aegyptiacus*; (2) *Siamosaurus suteethorni*; (3) *Baryonyx walkeri*; (4) *Spinosaurus maroccanus*; (5) *Sigilmassasaurus brevicollis*; (6) *Irritator challengeri*; (7) *Angaturama limai*; (8) *Cristatusaurus lapparenti*; (9) *Suchomimus tenerensis*; (10) *Oxalaia quilombensis*; (11) *Ichthyovenator laosensis*; e (12) *Ostafrikasaurus crassiserratus*. Além destes, diversos outros materiais são referidos na literatura sem uma identificação específica ou genérica precisa ou a níveis taxonômicos mais abrangentes. Pelo menos dez pré-maxilares foram descritos compondo 6 dos 11 gêneros da família: *Angaturama*, *Baryonyx*, *Cristatusaurus*, *Oxalaia*, *Spinosaurus* e *Suchomimus*. Através de morfometria geométrica analisou-se a variação morfológica nos pré-maxilares para verificar se a variabilidade observada pode ser explicada por fatores causais em um contexto macroevolutivo. Na projeção dos indivíduos no morfoespaço (PCA) em ambas as vistas, ventral e lateral, a forma dos pré-maxilares se estrutura de maneira compatível com a filogenia, sendo evidente uma diferenciação quanto à geometria do focinho entre as sub-famílias “Baryonychinae” e Spinosaurinae, sendo mais evidente quando observada a geometria das configurações em vista ventral. A congruência entre a forma e a filogenia pôde ser observada nas análises fenéticas de agrupamentos, bem como na análise das distâncias de *Procrustes* e energia de deformação das grades de deformação. A morfologia dos pré-maxilares em Spinosauridae apresenta variação bastante relevante e permitem diagnosticar alguns clados. Pela primeira vez esta porção da anatomia destes animais foi explorada quantitativamente por meio de morfometria geométrica, os resultados alcançados permitiram quantificar e descrever de maneira mais clara a variação observada. Constatou-se que algumas diferenças observadas entre as duas sub-famílias são devidas à alometria. Embora as relações internas de Spinosauridae permaneçam com algumas lacunas, o monofileticismo de Spinosaurinae foi corroborado em todas as análises quantitativas da forma aqui realizadas. Já Baryonychinae pode não constituir um

grupo natural, embora as novas evidências apresentadas aqui não sejam conclusivas a esse respeito.

ABSTRACT

LACERDA, Mauro Bruno da Silva, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2019. **Morphological evolution of the Spinosauridae Stromer, 1915 (Theropoda, Megalosauroidea) rostrum.** Adviser: Pedro Seyferth Ribeiro Romano. Co-adviser: Orlando Nelson Grillo.

Fossils of Spinosauridae are recognized from the paleocontinents Gondwana and Laurasia from the Upper Jurassic (Thitonian) to the Upper Cretaceous (Cenomanian), with a wide paleobiogeographic distribution. To date, 12 species have been described: (1) *Spinosaurus aegyptiacus*; (2) *Siamosaurus suteethorni*; (3) *Baryonyx walkeri*; (4) *Spinosaurus maroccanus*; (5) *Sigilmassasaurus brevicollis*; (6) *Irritator challengeri*; (7) *Angaturama limai*; (8) *Cristatusaurus lapparenti*; (9) *Suchomimus tenerensis*; (10) *Oxalaia quilombensis*; (11) *Ichthyovenator laosensis*; and (12) *Ostafrikasaurus crassiserratus*. In addition, several other materials are reported in the literature without specific or generic identification or at the broader taxonomic levels. At least 10 premaxillae were described composing 6 of the 11 genera of the family: *Angaturama*, *Baryonyx*, *Cristatusaurus*, *Oxalaia*, *Spinosaurus* and *Suchomimus*. Through geometric morphometry the morphological variation in the premaxilla was analyzed to verify if the observed variability can be explained by causal factors in a macroevolutionary context. In the projection of individuals in the morphospace (PCA) in both ventral and lateral views, the premaxilla shape is structured in a manner compatible with the phylogeny, being evident a differentiation in the geometry of the snout between the subfamilies "Baryonychinae" and Spinosaurinae, being more evident when observing the geometry of the configurations in ventral view. The congruence between shape and phylogeny could be observed in the cluster analysis, as well as in the analysis of the distances of Procrustes and bending energy of the deformation grids. The morphology of the premaxillaries in Spinosauridae presents a very relevant variation and allows to diagnose some clades. For the first time this portion of the anatomy of these animals was explored quantitatively by geometric morphometrics, the obtained results allowed to quantify and to describe more clearly the observed variation. It was found that some observed differences between the two subfamilies are due to allometry. Although the internal relations of Spinosauridae remains with some gaps, the monophyleticism of Spinosaurinae has been corroborated in all quantitative analyzes of the form performed

here. Baryonychinae may not constitute a natural group, although the new evidence presented here is not conclusive in this regard.

1 INTRODUÇÃO

1.1 Os “lagartos terríveis”

O grupo Dinosauria (do grego antigo, “*deinós*”, terrível, impressionante, poderoso; “*saûros*”, lagarto, réptil) foi originalmente proposto pelo anatomista Sir Richard Owen (1804-1892), no ano de 1842, com o intuito de agrupar fósseis de distintos “répteis” de grande porte, terrestres, que possuíam características estruturais e anatômicas completamente diferente da anatomia dos típicos “répteis” ou de qualquer forma fóssil ou vivente já conhecida até então (Owen, 1842; Huxley, 1870; Bakker, 1986; Weishampel *et al.*, 2004b; Langer *et al.*, 2009; Benson, 2018). O reconhecimento inicial de Dinosauria como um grupo taxonômico distinto por Owen ocorreu a partir do estudo da morfologia comparativa de três gêneros previamente descritos: *Megalosaurus* Buckland, 1824; *Iguanodon* Mantell, 1825; e *Hylaeosaurus* Mantell, 1833 (Owen, 1842; Benton, 2005; Brusatte, 2012). A partir da publicação de Owen (1842) e da consolidação do termo taxonômico Dinosauria (popularmente, dinossauros), oficializa-se um novo campo de estudo na ainda recente paleontologia do século XIX (Bakker, 1986), voltado ao estudo dos aspectos evolutivos, paleobiológicos e do papel paleoecológico desse enigmático grupo na economia da natureza (Benson, 2018).

A definição filogenética de Dinosauria abrange “todos os membros do clado menos inclusivo contendo *Triceratops horridus* Marsh, 1889 e o pardal vivente *Passer domesticus* (Linnaeus, 1758)” (Brusatte, 2012, p. 8). Atualmente, o monofileticismo de Dinosauria é consensual na literatura (e.g., Bakker & Galton 1974; Carpenter & Currie, 1990; Novas, 1996; Sereno, 1997; Benton, 2004; Weishampel *et al.*, 2004b; Langer & Benton, 2006; Langer *et al.*, 2009, 2017; Brusatte, 2012; Baron *et al.*, 2017a; Benson, 2018), exemplificado na figura 1 com a visão de Benson (2018).

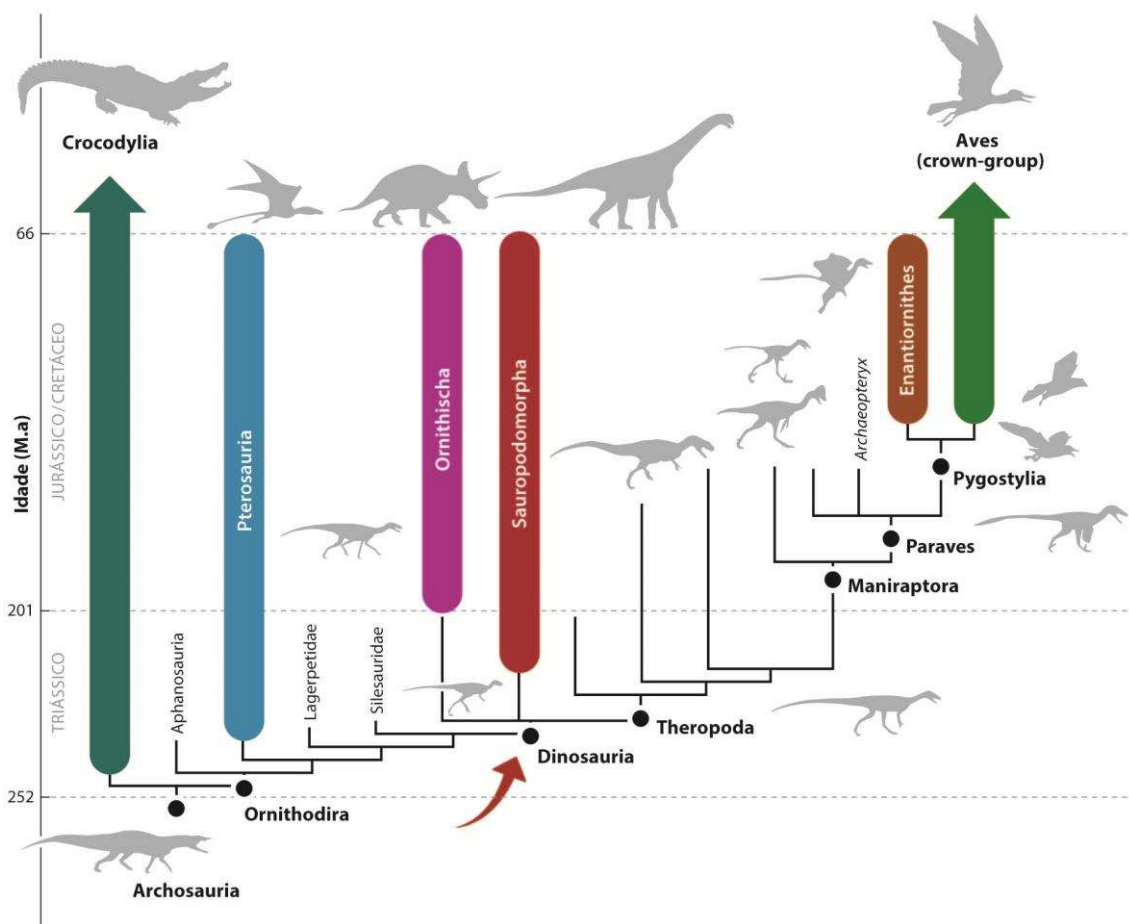


Figura 1 - Relações filogenéticas de Archosauria, resumindo as interações evolutivas do clado Dinosauria e sua cronoestratigrafia. A seta vermelha indica o nó de origem de Dinosauria. Imagem extraída e modificada de Benson (2018).

Dinosauria pode ser diagnosticado a partir de um conjunto de características morfológicas como, por exemplo: acetábulo aberto, redução da articulação fibular, presença de mais de duas vértebras sacrais, margem dorsal do ílio côncava, ausência dos pós-frontais, entre outras (veja Benton, 2004; Langer *et al.*, 2009). Dois maiores grupos taxonômicos foram reconhecidos tradicionalmente como linhagens irmãs em Dinosauria, e denominados como Ornithischia e Saurischia (Bonaparte, 1969; Bakker & Galton 1974; Carpenter & Currie, 1990; Sereno, 1997). Algumas características diagnósticas de Ornithischia são: presença de pré-dentário na região anterior do crânio, dentes com assimetria, púbis se direciona posteriormente na pelve, trocânter do fêmur alargado e separado do “corpo” do fêmur (veja Irmis *et al.*, 2007 para diagnoses completas de Ornithischia). Saurischia por sua vez, pode ser diagnosticado por: jugais que se sobrepõe aos lacrimais, face articular proximal do calcâneo côncava, forâmem subnarial (veja Benton, 2004; Holtz & Osmólska, 2004 e Langer, 2004 para diagnoses de Saurischia).

Recentemente, esta taxonomia tradicional e consolidada de Dinosauria, que reconhece estas duas grandes linhagens – Ornithischia e Saurischia – foi questionada por Baron *et al.* (2017a), que oferecem uma nova perspectiva sobre as relações evolutivas das grandes linhagens de Dinosauria. Baron *et al.* (2017a) recuperou o grupo Ornithoscelida (Theropoda + Ornithischia) e Saurischia (Sauropodomorpha + Herrerasauridae) como uma nova hipótese evolutiva, que permite explicar algumas características até então vistas como produto de convergência evolutiva, observadas tanto em espécies de Ornithischia, quanto em membros da linhagem Theropoda. Diversas variações na morfologia poderiam agora ser interpretadas como derivadas de ancestralidade comum de acordo com Baron *et al.* (2017a). A hipótese evolutiva apresentada por Baron *et al.* (2017a) foi imediatamente questionada por Langer *et al.* (2017), onde os autores reinterpretam o estado dos caracteres morfológicos, bem como, as análises filogenéticas realizadas por Baron *et al.* (2017a). Langer *et al.* (2017) recuperam a divisão clássica dos maiores grupos de Dinosauria (Ornithischia e Saurischia) e afirmam não existir evidências plausíveis que suportem a proposta de Ornithoscelida como monofilético. Em um novo trabalho, Baron *et al.* (2017b) questionam algumas das interpretações morfológicas de Langer *et al.* (2017), indicando que ainda existem discussões concernentes aos aspectos evolutivos gerais de Dinosauria na atualidade.

O grupo Dinosauria se irradiou, ocupando diversos ecossistemas durante o Mesozoico, alcançando distribuição cosmopolita (Benson, 2018), além de grande biodiversidade, grande disparidade de formas e tamanhos a partir do Noriano, no Triássico Superior (Serenó, 1997; Langer *et al.*, 2009; Brusatte, 2012; Benson, 2018). A provável origem do grupo remonta ao início/meio do Triássico (Langer *et al.*, 2009), sendo os registros mais antigos, procedentes de rochas da Formação Santa Maria (Carniano), região Sul do Brasil e da Formação Ischigualasto, noroeste da Argentina (Serenó, 1997; Langer *et al.*, 2009; Marsola *et al.*, 2019). O clado mais inclusivo da linhagem Dinosauria, e provavelmente mais biodiverso dentre os demais grupos de Tetrapoda é Avialae, compondo toda a ornitofauna conhecida atualmente (Pandian, 2004; Bhullar *et al.*, 2012) e sendo a única linhagem de Dinosauria que sobreviveu ao declínio de biodiversidade que ocorreu ao longo dos sete milhões de anos precedentes ao fim do Cretáceo (Sloan *et al.*, 1986) e ao limite Cretáceo-Paleógeno [K-Pg], demarcando um grande evento de extinção em massa da biota do Cretáceo (Benson, 2018).

1.2 O clado Theropoda

Theropoda Marsh, 1881 representa um grupo morfológicamente distinto de Dinosauria, incluindo espécies bípedes e predominantemente carnívoras (Rauhut, 2003; Langer *et al.*, 2009; Brusatte *et al.*, 2011; Hendrickx *et al.*, 2015a). No entanto, existem algumas espécies do clado que são especializadas a herbivoria, como *Caudipteryx* (Kobayashi *et al.*, 1999); *Gallimimus*, *Ornithomimus* (Barret, 2005); e *Therizinosaurus* (Lautenschlager, 2014). Demais linhagens, incluindo Avialae são altamente especializados na morfologia craniana (Bhullar *et al.*, 2012) com uma ampla variedade de dietas e diversidade ecológica (Pandian, 2004; Benson, 2018).

Espécies de Theropoda variam desde formas diminutas, como a ave vivente *Mellisuga helenae* (Lembeye, 1850), até espécies extintas de grande porte como o *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905 ou o *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915, sendo estes, carnívoros e predadores de topo (Rayfield, 2004, 2011; Carrano *et al.*, 2012). O surgimento da linhagem Theropoda remonta ao Triássico (Hendrickx *et al.*, 2015a), sendo este o grupo mais biodiverso e díspare (Benson, 2018), além de apresentar ampla diversidade ecológica e dietas variadas, quando comparados com demais grupo de Dinosauria (Charig & Milner, 1997; Sereno, 1997; Sereno *et al.*, 1998; Rauhut, 2003; Bufettaut *et al.*, 2004; Brusatte *et al.*, 2011; Foth & Rauhut, 2013).

Ao longo dos 160 milhões de anos da evolução de Theropoda durante o Mesozoico, diversos grupos se irradiaram em linhagens parafiléticas reconhecidas como “basais”, consideradas linhagens não-avianas, que se extinguíram totalmente ao fim do Cretáceo (Benson, 2018). Um dos clados menos inclusivos de Theropoda, representando um dos primeiros nós de divergência na filogenia do grupo (figura 2) foi denominado como Tetanurae (Gauthier, 1986), no qual é composto por grupos como Megalosauroidea e Allosauroidea, além de diversos outros táxons (veja Carrano *et al.*, 2012). Megalosauroidea é reconhecidamente monofilético e consiste no grupo-irmão de Avetheropoda, de acordo com Carrano *et al.* (2012) e Hendrickx *et al.* (2015a); ambas as linhagens consistem no primeiro nó de divergência em Tetanurae (figura 2).

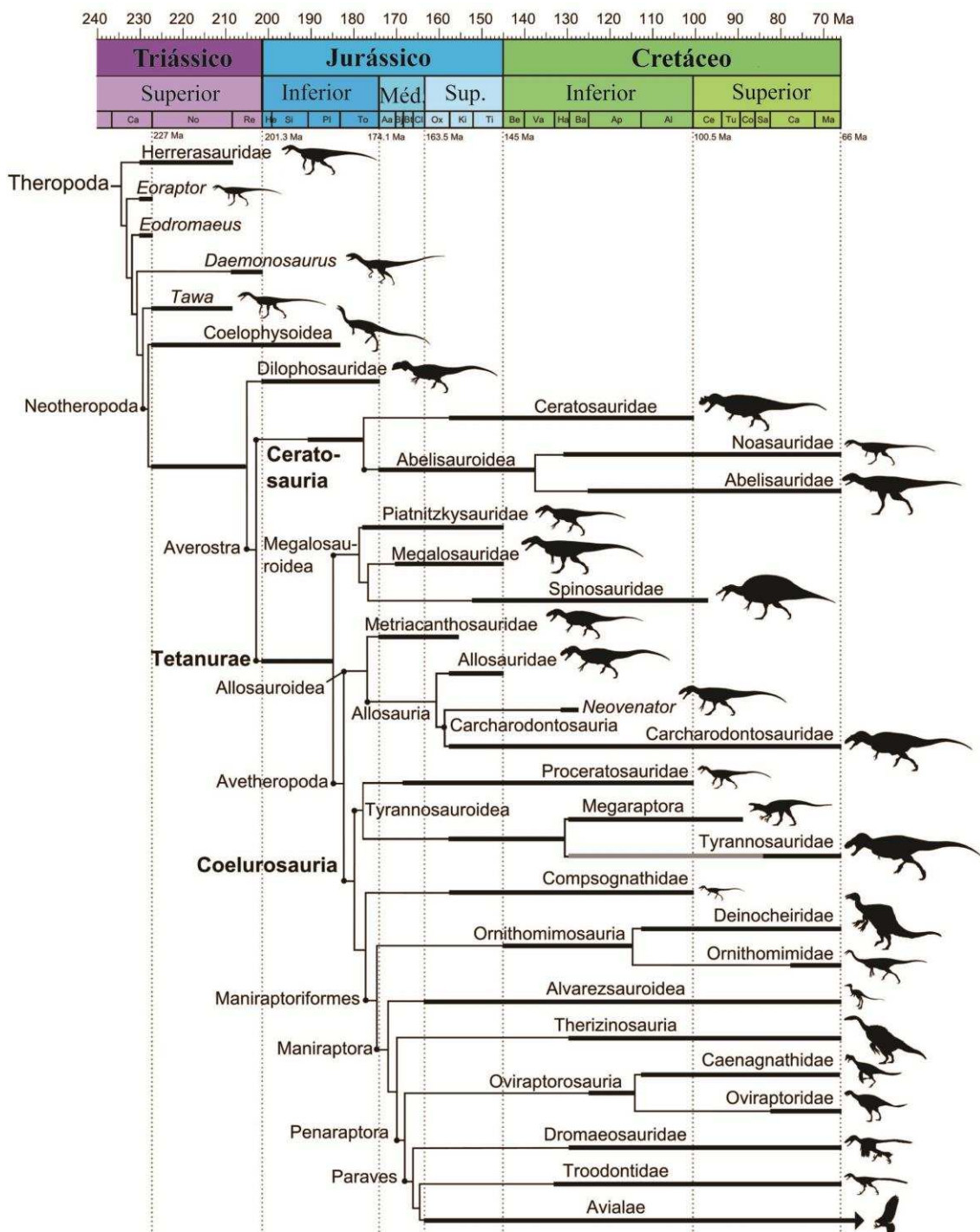


Figura 2 - Filogenia indicando as relações evolutivas de Theropoda e sua cronoestratigrafia. Imagem extraída e modificada de Hendrickx *et al.* (2015a).

Algumas características morfológicas cranianas, como: crânio alongado; presença de fenestra maxilar, e pós-cranianas, como: membros anteriores robustos; trocânter do fêmur em forma de lâmina (Sereno *et al.*, 1994), bem como, diversos caracteres morfológicos sinapomórficos (caracteres número: 12, 26, 31, 37, 54, 138, 231, 232, 234, 254, 255, 256, 296 e 341 da matriz de caracteres filogenéticos de Carrano *et al.*, 2012

adotada neste trabalho), sustentam Tetanurae como um grupo monofilético (Serenó *et al.*, 1994; Carrano *et al.*, 2012). Representantes dessa linhagem se distribuíram pelo paleocontinente Pangea durante parte do Mesozoico, antes do início de sua fragmentação em Gondwana e Laurásia (Serenó *et al.*, 1994) e compõem a maioria das espécies de carnívoros de grande porte que surgem a partir do Jurássico Inferior (Carrano *et al.*, 2012). Megalosauroida é composto por três famílias: Megalosauridae, Piatnitzkysauridae, e Spinosauridae *sensu* Carrano *et al.* (2012) (figura 2), sendo Spinosauridae, o grupo aparentemente mais especializado em sua morfologia (Hone & Holtz, 2017).

1.3 Spinosauridae: Histórico taxonômico e paleobiogeografia

Spinosauridae representa uma família de carnívoros de grande porte, incluso na super-família Megalosauroida (figura 2) (Carrano *et al.*, 2012). Este grupo é conhecido com base em registros fósseis dos paleocontinentes Gondwana e Laurásia, em um intervalo temporal com cerca de 59 milhões de anos, desde o Jurássico (Tithoniano) ao Cretáceo (Cenomaniano) (Kellner *et al.*, 2011; Bertin, 2010; Buffetaut, 2013). Representantes de Spinosauridae consistem em espécies altamente especializadas em sua morfologia e habitat, sendo considerado um dos grupos mais enigmáticos de Dinosauria (Bertin, 2010; Hone & Holtz, 2017).

O título de enigmático se justifica principalmente pela morfologia bizarra e incomum, com o alongamento do crânio (longirostre) e sua compressão lateromedial, além de especializações nos dentes e a presença de espinhos neurais hipertrofiados nas vértebras dorsais e sacrais, suportando um tipo de “vela” no dorso de algumas espécies (Stromer, 1915; Gimsa *et al.*, 2016; Hone & Holtz, 2017). Outro fator que contribui para o fato do grupo ser considerado enigmático corresponde à escassez de registros de Spinosauridae, quando comparados com outros Theropoda (e.g. Tyrannosauroida), além da natureza deveras fragmentada dos espécimes conhecidos (Bertin, 2010). Apesar disto, o alcance temporal relativamente longo da família confirma que se trata de um grupo que perdurou por bastante tempo e ocupou nichos especializados, provavelmente diferente dos demais grupos de Theropoda “não-avianos” (Ibrahim *et al.*, 2014; Hone & Holtz, 2017). No entanto, o monofileticismo de Spinosauridae é bem suportado e fora corroborado por diversos autores (e.g., Sereno *et al.*, 1998; Allain *et al.*, 2012; Carrano *et al.*, 2012; Evers *et al.*, 2015; Sales & Schultz, 2017; Arden *et al.*, 2019). A figura 3 denota a politomia encontrada por Sales & Schultz (2017) ao conduzir uma análise filogenética

incluindo todas as espécies que possuem fragmentos cranianos preservados, após revisarem o mapeamento dos caracteres e incluírem novos táxons de Spinosauridae na matriz de caracteres morfológicos de Carrano *et al.* (2012).

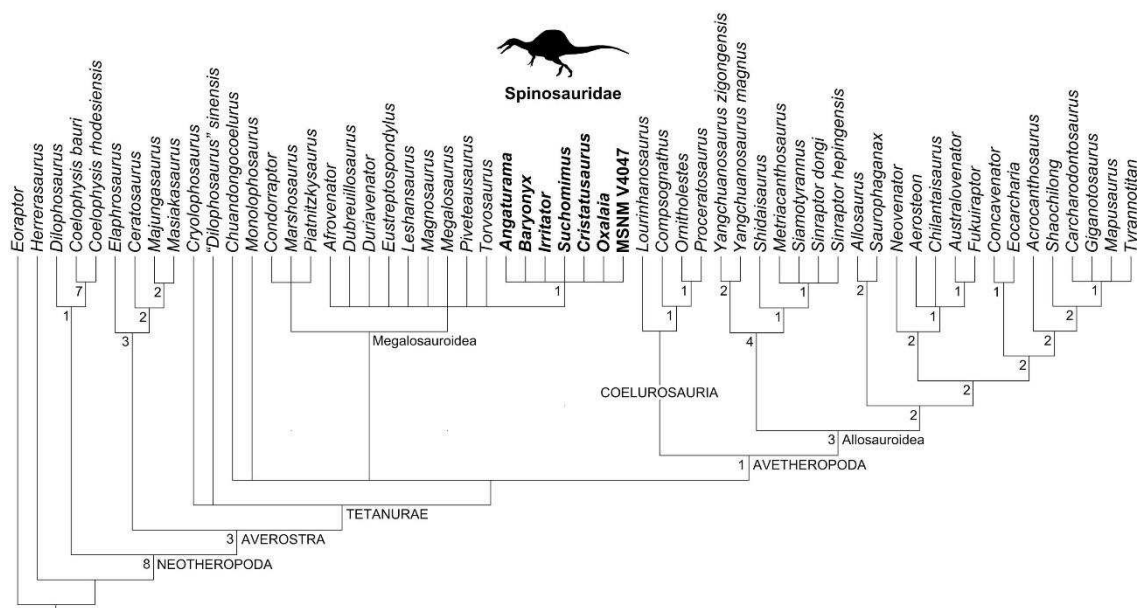


Figura 3 – Filogenia de Theropoda, com destaque para o monofileticismo de Spinosauridae. Os números ao lado esquerdo dos nós representam o suporte de Bremer. Imagem extraída de Sales & Schultz (2017).

O primeiro registro fóssil do grupo foi encontrado em Baharija Oasis, parte ocidental do Egito, pelo coletor Richard Markgraf e consistia em um esqueleto parcial, além de um conjunto de dentes isolados (Stromer, 1915; Smith *et al.*, 2006). A descrição formal deste exemplar foi realizada pelo paleontólogo Ernst Stromer Von Reichenbach (Stromer, 1915), nomeando este “gigante bizarro” como *Spinosaurus aegyptiacus*, etimologia genérica em alusão à hipertrofia dos espinhos neurais (alcançando 1,65 m de altura) (Bertin, 2010), característicos desta espécie (figura 4), no entanto, similar com os espinhos neurais do Spinosauridae asiático *Ichthyovenator laosensis* Allain, Xaisanavong, Richir & Khentavong, 2012. O holótipo de *Spinosaurus aegyptiacus* era composto por dois ramos mandibulares anteriores, um angular esquerdo, fragmentos de maxila, dentes isolados, duas vértebras cervicais, sete vértebras dorsais, duas vértebras sacrais completas e uma fragmentada, uma vértebra caudal mais anterior, além de fragmentos de costelas e da gastrália lateral (Stromer, 1915; Smith *et al.*, 2006) e procedem de afloramentos datados como Cretáceo Superior (Cenomaniano) (Stromer, 1915; Smith *et al.*, 2006; Hone & Holtz, 2017).

Rauhut (2003) comenta sobre a possibilidade de que o holótipo de *Spinosaurus aegyptiacus* tenha sido constituído, na realidade, por uma quimera de indivíduos distintos, colocando em dúvida a descrição original apresentada por Stromer (1915). No entanto, tragicamente, o holótipo de *Spinosaurus aegyptiacus*, bem como outros exemplares relacionados à *Spinosaurus* (Stromer, 1934), foram destruídos em abril de 1944, no período da II Guerra Mundial em um bombardeio ao *Paläontologische Staatssammlung München*, situado em Munique, Baviera, Alemanha. Perduram apenas ilustrações e a descrição original do exemplar (veja Smith *et al.*, 2006 para uma reinterpretação das imagens do holótipo).

Recentemente, Ibrahim *et al.* (2014) reportam um esqueleto parcial de um indivíduo sub-adulto procedente de arenitos fluviais da Bacia de Kem Kem (África), no qual os autores designam este novo exemplar como neótipo de *Spinosaurus aegyptiacus*. No entanto, esta designação foi questionada por Evers *et al.* (2015) que indaga sobre a origem do material e o fato do neótipo proposto não ter sido figurado, além de outros fatores observados como duvidosos (ver Evers *et al.*, 2015 para mais detalhes). Porém, a validade sobre a atribuição de um neótipo à *Spinosaurus aegyptiacus* é defendido por Hendrickx *et al.*, (2016) e Hendersen (2018) em trabalhos recentes. Além do neótipo proposto por Ibrahim *et al.* (2014), novos materiais já haviam sido descritos e identificados previamente como *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* do Cenomaniano do Marrocos. Milner (2003) descreve a região rostral de um crânio e um ramo mandibular e Dal Sasso *et al.* (2005) também reportam a parte anterior do crânio, além de parietais de um indivíduo de grande porte, referidos a *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* (demais ocorrências do clado Spinosauridae descritas no anexo1).

Outros materiais identificados como pertencentes a Spinosauridae, também procedentes da África, viriam a ser reportados por Taquet (1984), que reporta duas “extremidades anteriores da mandíbula” (Taquet, 1984, p.217), coletados no nível estratigráfico Gadoufaoua, Formação d’El Rhaz, Tegama, Níger. Os fósseis descritos por Taquet (1984) foram reexaminados por Charig & Milner (1986, 1990) e Kellner & Campos (1996), que constataram representar duas extremidades anteriores do rosto de indivíduos distintos, composto pelos pré-maxilares. Posteriormente, Taquet & Russel (1998) referem os pré-maxilares reportados previamente, além de um fragmento de maxila e de dentário direito e um conjunto de vértebras dorsais, como *Cristatusaurus lapparenti* Taquet & Russel, 1998, na ocasião, propondo um novo gênero e espécie de Spinosauridae.

O primeiro Spinosauridae de fora da África é procedente da Europa (Charig & Milner, 1986, 1997). Este exemplar foi descrito com base em um esqueleto parcialmente completo, procedente dos depósitos de Wealden (Barremiano), Surrey, Inglaterra (Charig & Milner, 1986) e nominado *Baryonyx walkeri* Charig & Milner, 1986 (figura 4). O achado representa a espécie mais antiga deste clado, com base em um esqueleto parcial. Novos exemplares de *Baryonyx walkeri* foram reportados posteriormente por Vieira & Torres (1995) - um fragmento de mandíbula esquerda de La Rioja, Espanha; Buffetaut (2007) - um fragmento de mandíbula de Boca do Chapim, Lisboa, Portugal; e Mateus *et al.* (2011) - um fragmento de dentário esquerdo e diversos elementos ósseos pós-cranianos procedentes da Formação Papo Seco, Portugal.

Na descrição original de *Baryonyx*, Charig & Milner (1986) propuseram uma nova família - Baryonychidae. Posteriormente Charig & Milner (1990, 1997) e Rauhut (2003) defenderam a validade desta família em suas contribuições. No entanto, Buffetaut (1989, 1992) foi o primeiro a argumentar sobre a proximidade evolutiva entre *Spinosaurus aegyptiacus* e *Baryonyx walkeri*, propondo que, provavelmente, pertencem à mesma família (i.e., Spinosauridae). Atualmente, a família cunhada por Stromer (1915) é amplamente aceita por diversos especialistas no grupo, sendo que Baryonychidae, têm sido considerada como inválida (Taquet, 1984; Buffetaut, 1989, 1992; Kellner & Campos, 1996; Sereno *et al.*, 1998; Taquet & Russel, 1998; Sues *et al.*, 2002; Dal Sasso *et al.*, 2005; Bertin, 2010; Kellner *et al.*, 2011; Carrano *et al.*, 2012; Allain *et al.*, 2012; Ibrahim *et al.*, 2014; Evers *et al.*, 2015; Hendrickx *et al.*, 2016; Hone & Holtz, 2017; Sales & Schultz, 2017; Arden *et al.*, 2019).

Outros registros, descobertos ainda na década de 1980, foram apresentados por Buffetaut & Ingavat (1986) e consistem em um conjunto de dentes isolados, procedentes da Formação São Khua, Tailândia. Este novo exemplar, denominado *Siamosaurus suteethorni* Buffetaut & Ingavat, 1986 representa a primeira espécie do clado proveniente da Ásia (Buffetaut & Ingavat, 1986). No entanto, *Siamosaurus* não representa um táxon que permita mapear o estado dos caracteres, por ser constituído apenas por dentes isolados, sendo que a descrição do novo gênero e espécie de acordo com Buffetaut & Ouaja (2002) e Machado & Kellner (2005) pode ser considerado como uma hipótese impossível de ser confirmada por hora.

Na década de 1990, novos materiais foram descritos por Russel (1996) a partir de fósseis de afloramentos do Marrocos, datados como Albiano. O novo material descrito foi denominado *Spinosaurus maroccanus* Russel, 1996 e seu holótipo é composto por

uma vértebra cervical, além de fragmentos de dentário, vértebra cervical isolada e arco neural de vértebra dorsal isolada (Russel, 1996). Este táxon congênico de *Spinosaurus*, de acordo com Russel (1996), representa uma espécie com o pescoço “relativamente longo”, com diagnose baseada na razão do centro vertebral e da faceta articular nas vértebras cervicais. Posteriormente novos materiais foram referidos a *Spinosaurus maroccanus* em Taquet & Russel (1998), com a descrição de um rostro parcial, contendo os pré-maxilares e os maxilares fragmentados, além de um fragmento isolado de pré-maxila, centro vertebral de duas vértebras cervicais isoladas e um arco neural de uma vértebra dorsal isolado, que procedem de afloramentos albianos de Gara Samani, Argélia, norte da África (Taquet & Russel, 1998).

Russel (1996) também descreveu um novo gênero e espécie, *Sigilmassasaurus brevicollis* Russel, 1996. Este novo táxon foi descrito com base em uma vértebra cervical isolada, e um conjunto de vértebras cervicais e caudais. Originalmente, Russel (1996) propôs a Família Sigilmassosauridae, onde o autor alocou *Sigilmassasaurus brevicollis*. Posteriormente, diversos autores discutem sobre a incerteza desta família (Serenó *et al.*, 1998; Carrano *et al.*, 2012; McFeeters *et al.*, 2013; Ibrahim *et al.*, 2014) demonstrando se tratar de um táxon problemático (McFeeters *et al.*, 2013). Uma reavaliação de *Sigilmassasaurus*, incluindo uma análise filogenética foi conduzida por Evers *et al.* (2015), onde a inclusão de *Sigilmassasaurus* gera uma politomia em Spinosauridae (veja Evers *et al.*, 2015 para uma revisão). Demais materiais relacionados à *Sigilmassasaurus* foram reportados por alguns autores (e.g., Medeiros & Schultz, 2002; McFeeters *et al.*, 2013; Evers *et al.*, 2015; Hendrickx *et al.*, 2016; Lakin & Longrich, 2019).

O primeiro registro de Spinosauridae das Américas, foi descrito por Martill *et al.* (1996), a partir de materiais da Formação Romualdo (Albiano), Bacia do Araripe, Brasil. O novo táxon descrito é composto pela região posterior de um crânio e fora denominado *Irritator challengeri* Martill, Cruickshank, Frey, Small & Clarke, 1996. Na descrição desta nova espécie, Martill *et al.* (1996) alocaram *Irritator challengeri* na nova família Irritatoridae, no qual foi considerado como pertencente a linhagem dos Maniraptora por Martill *et al.* (1996). Em uma revisão, Sues *et al.* (2002) relatam que *Irritator challengeri* na realidade representa um membro de Spinosauridae, sendo esse o exemplar com o basecrânio mais completo já descoberto (Sales & Schultz, 2017).

Embora descrito algum tempo após a publicação de *Irritator* por Martill *et al.* (1996), outro táxon procedente dos mesmos afloramentos, porém sem registro exato da localidade (Sales & Schultz, 2017), foi reportado por Kellner & Campos (1996). O novo

registro, denominado *Angaturama limai* Kellner & Campos, 1996, representou, na ocasião, o primeiro Spinosauridae do Brasil (Kellner & Campos, 1996; Sales & Schultz, 2017) e seu holótipo é composto pela região rostral do crânio com ambos os pré-maxilares (Kellner & Campos, 1996). Alguns autores (e.g., Sereno *et al.*, 1998; Sues *et al.*, 2002) questionam a validade taxonômica de *Angaturama limai*, indicando que este táxon consiste em um sinônimo júnior de *Irritator challengeri*. Sereno *et al.* (1998, p.1301) ainda argumentam que, na realidade, os holótipos de *Angaturama limai* e *Irritator challengeri* possivelmente representam estruturas cranianas complementares de um mesmo indivíduo. Este argumento fora inicialmente questionado por Kellner *et al.* (2011) e descartado por Sales & Schultz (2017), que fornecem informações morfológicas e comparativas suficientes, como por exemplo, presença do 4º alvéolo maxilar preservado em ambos os exemplares, permitindo que Sales & Schultz (2017) concluíssem que ambos os holótipos representam exemplares/indivíduos distintos.

Ainda na década de 1990, novos materiais foram descobertos na África e descritos por Sereno *et al.* (1998), que propôs uma nova espécie denominada *Suchomimus tenerensis* Sereno, Beck, Dutheil, Gado, Larsson, Lyon, Marcot, Rauhut, Sadleir, Sidor, Varricchio, Wilson & Wilson, 1998 (figura 4). O holótipo consiste em um esqueleto parcial, composto por diversas estruturas do crânio e pós-cranio, procedente do deserto de Ténéré, na região central do Níger, de afloramentos que datam Aptiano (Sereno *et al.*, 1998). No entanto, Machado & Kellner (2005) comentam que o holótipo de *Suchomimus tenerensis* na realidade é composto por, pelo menos, três indivíduos distintos, inclusive em estágios ontogenéticos diferentes, cabendo uma revisão taxonômica dos materiais relacionados a esta espécie.

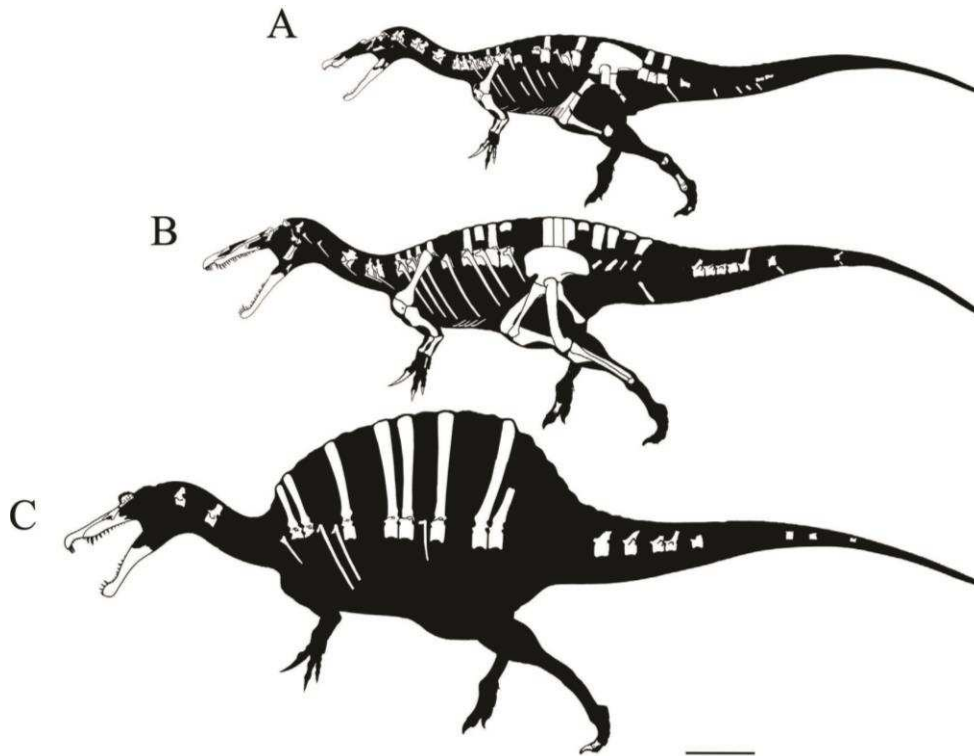


Figura 4 - Representação de parte dos elementos ósseos conhecidos de três espécies de Spinosauridae. (A) *Baryonyx walkeri*; B) *Suchomimus tenerensis*; e C) *Spinosaurus aegyptiacus*. Barra de escala de 100 cm. Imagem de Scott Hartman, extraída e modificada de Bertin (2010).

Novos materiais de estratos do Cenomaniano do Brasil foram reportados por Kellner *et al.* (2011) e descritos como um novo gênero e espécie denominado *Oxalaia quilombensis* Kellner, Azevedo, Machado, Carvalho & Henriques, 2011. O holótipo é composto pela parte anterior do rostro, com os pré-maxilares fusionados, além de um fragmento de maxila e procede da Laje do Coringa, na Ilha do Cajual, Maranhão, Brasil (Kellner *et al.*, 2011). Sales & Schultz (2017) recuperam as relações filogenéticas de *Oxalaia quilombensis* como um membro da subfamília Spinosaurinae.

O primeiro registro de Spinosauridae da Ásia, com elementos pós-cranianos preservados foi reportado por Allain *et al.* (2012), este exemplar é procedente de sedimentos datados como Aptiano, situados na província de Savannakhet, Laos. O exemplar consiste em diversos elementos articulados de um animal com as vértebras dorsais e sacrais morfologicamente especializadas, dando forma a uma “vela” dorsal sinusoidal (Allain *et al.*, 2012). Este novo táxon foi denominado *Ichthyovenator laosensis*, de acordo com a filogenia de Allain *et al.* (2012), representa um membro da subfamília Baryonychinae, no entanto, Arden *et al.*, (2019) consideram *Ichthyovenator laosensis* como um membro de Spinosaurinae.

A espécie de Spinosauridae descrita mais recentemente foi proposta por Buffetaut (2013). *Ostafrikasaurus crassiserratus* Buffetaut, 2013 procede da Formação Tendaguru, sudeste da Tanzânia, África, sendo baseado em dois dentes isolados que provêm de afloramentos do Jurássico Superior (Buffetaut, 2013). De acordo com Buffetaut (2013), apenas será possível elucidar o posicionamento filogenético de *Ostafrikasaurus crassiserratus* a partir de registros mais completos.

Sendo assim, as 12 espécies formalmente descritas que pertencem a família Spinosauridae, até o presente, são: (1) *Spinosaurus aegyptiacus*; (2) *Siamosaurus suteethorni*; (3) *Baryonyx walkeri*; (4) *Spinosaurus maroccanus*; (5) *Sigilmassasaurus brevicollis*; (6) *Irritator challengerii*; (7) *Angaturama limai*; (8) *Cristatusaurus lapparenti*; (9) *Suchomimus tenerensis*; (10) *Oxalaia quilombensis*; (11) *Ichthyovenator laosensis*; e (12) *Ostafrikasaurus crassiserratus*. Além destes, diversos outros materiais são referidos na literatura sem uma identificação específica ou genérica mais precisa, ou ainda reconhecidos apenas em níveis taxonômicos mais abrangentes. Alguns exemplos: Spinosauridae indet. foram reportados com base em diferentes materiais por Bittencourt & Kellner (2004), Machado & Kellner (2005), Malafaia *et al.* (2018); Lakin & Longrich (2019); Spinosaurinae indet. foi reportado em Aureliano *et al.* (2018). Outros registros apresentam espécimes com diferentes *status* taxonômicos, como por exemplo, *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus*, reportados na literatura por Buffetaut (1989), Milner (2003), Buffetaut & Ouaja (2002), Dal Sasso *et al.* (2005), e Arden *et al.* (2019); cf. *Spinosaurus aegyptiacus* foram reportados por Maganuco & Dal Sasso (2018), Arden *et al.* (2019), e Lakin & Longrich (2019); Aff. *Baryonyx* sp. foi apresentado por Gasca *et al.* (2018); e ?*Sigilmassasaurus brevicollis* foram descritos por Hendrickx *et al.* (2016) e Arden *et al.* (2019). Parte massiva dos registros fósseis relacionadas à Spinosauridae, referem-se a dentes isolados (veja anexo 1 para demais ocorrências do clado).

Candeiro *et al.* (2004) relacionam a ocorrência de Spinosauridae em estratos do Santoniano da Formação Adamantina (Bacia Bauru), São Paulo, Brasil, com base em dois dentes isolados. Posteriormente, Candeiro *et al.* (2006) relacionam estes dentes como Theropoda indet. com base na falta de caracteres diagnósticos nos exemplares que possibilitem uma identificação mais acurada. Kellner *et al.* (2011), apontam que os dentes pertencem provavelmente a crocodylomorfos. Em outros casos, dentes isolados reconhecidos como Spinosauridae por Buffetaut *et al.* (2008) haviam sido previamente descritos como pertencentes a Plesiosauria por Hou *et al.* (1975). Outros casos similares

de identificação taxonômica inacurada de dentes ao longo do histórico de pesquisas com Spinosauridae são apontados por Buffetaut (2010).

Duas espécies europeias foram originalmente descritas como crocodylomorfos - *Suchosaurus cultridens* (Owen, 1840-45), procedente da Inglaterra, e *Suchosaurus girardi* Sauvage, 1896-97, procedente de Portugal. Estas descrições são baseadas, respectivamente, em fósseis de dentes isolados e um fragmento de mandíbula com dentes implantados. A descrição de ambas as espécies de *Suchosaurus* ocorreu antes do reconhecimento original de Spinosauridae (Mateus *et al.*, 2011). Apenas com a descoberta de *Baryonyx* que alguns autores perceberam a afinidade da morfologia existente entre os dentes de *Suchosaurus girardi* e *Baryonyx walkeri* (Buffetaut, 2007). De acordo com Buffetaut (2007), o holótipo de *Suchosaurus girardi* na realidade consiste em *Baryonyx* sp., enquanto Mateus *et al.* (2011), apesar de afirmar que os materiais provavelmente deveriam ser referidos à *Baryonyx*, consideram *Suchosaurus cultridens* e *Suchosaurus girardi* como *nomina dúbia*. Toda a problemática envolvendo a taxonomia de Spinosauridae indica a necessidade de uma revisão sistemática de fósseis do grupo, sobretudo, registros de dentes isolados (veja uma breve revisão em Hone & Holtz, 2017).

Sabe-se, na atualidade, que os membros de Spinosauridae habitaram os paleocontinentes Gondwana e Laurásia, desde o Jurássico Superior (Thitoniano, 152,1-145 m.a) até o Cretáceo Superior (Cenomaniano, 100,5-93,9 m.a) (Bertin, 2010; Hone & Holtz, 2017). Espécies do grupo já foram registradas em quase todos os continentes do planeta, distribuídos em diversos países da África (Argélia, Camarões, Egito, Marrocos, Níger, Tanzânia, Tunísia), Europa (Inglaterra, Espanha, Portugal), Ásia (Laos, China, Japão, Tailândia), Oceania (Austrália) e América do Sul (Brasil) (Stromer, 1915; Taquet, 1984; Charig & Milner, 1986; Bouaziz *et al.*, 1988; Bufettaut, 1989; Vieira & Torres, 1995; Kellner & Campos, 1996; Martill *et al.*, 1996; Russel, 1996; Sereno *et al.*, 1998; Bufettaut & Ouaja, 2002; Milner, 2003; Bittencourt & Kellner, 2004; Dal Sasso *et al.*, 2005; Machado & Kellner, 2005; Bufettaut, 2007; Bufettaut *et al.*, 2008; Canudo *et al.*, 2008; Bertin, 2010; Hone *et al.*, 2010; Barret *et al.*, 2011; Kellner *et al.*, 2011; Mateus *et al.*, 2011; Allain *et al.*, 2012; Bufettaut, 2013; Ibrahim *et al.*, 2014; Evers *et al.*, 2015; Sales *et al.*, 2017; Kubota *et al.*, 2017; Aureliano *et al.*, 2018; Gasca *et al.*, 2018; Lakin & Longrich, 2019; Maganuco & Dal Sasso, 2018). Portanto, a ampla distribuição paleobiogeográfica do grupo é evidente, não havendo registro confirmado para o clado apenas na América do Norte e na Antártida até o presente. Milner (2003) comenta que a distribuição do grupo provavelmente se originou na Laurásia, embora o aumento da

biodiversidade tenha ocorrido no Gondwana. A expansão paleobiogeográfica do grupo provavelmente ocorreu por vicariância com o surgimento do paleooceno Tethys segregando duas linhagens que se isolaram em massas continentais distintas. Baryonychinae se origina no Laurásia, enquanto Spinosaurinae no Gondwana (Serenó *et al.*, 1998; Bertin, 2010). O apogeu de biodiversidade ocorreu durante o Aptiano/Cenomaniaco, com diversos registros na literatura, sobretudo, procedente de países da África e do Brasil (Bittencourt & Langer, 2012), no entanto, um viés amostral preservacional das ocorrências não pode ser descartado.

1.4 Especializações da morfologia e aspectos paleoecológicos

Spinosauridae pode ser diagnosticado pela morfologia craniana, como: (1) crânio alongado, principalmente na região rostral (maxilar e pré-maxilar, anterior às órbitas); (2) rostró comprimido lateralmente; (3) narinas posicionadas mais posteriormente no crânio e lateralizadas; (4) denticão conidonte; (5) seis ou sete dentes pré-maxilares; além de especializações pós-cranianas, como: (6) hipertrofia dos espinhos neurais nas vértebras dorsais e sacrais; (7) membros anteriores robustos; e (8) hipertrofia dos ungueais (Serenó *et al.*, 1998; Bertin, 2010; Kellner *et al.*, 2011; Hendrickx *et al.*, 2016; Hone & Holtz, 2017). A morfologia craniana observada em Spinosauridae se difere excepcionalmente de outros grupos de dinossauros, sobretudo, do clado Theropoda. Contudo, a presença de um crânio longirostre neste clado foi interpretada como uma convergência morfológica com linhagens viventes de Crocodylia (e.g., *Crocodylus*), sendo possivelmente estrutura análoga em sua função devido questões diretamente relacionadas a dieta e a aquisição de presas (Charig & Milner, 1997; Holtz, 1998; Sereno *et al.*, 1998; Rayfield, 2007; Hone & Holtz, 2017).

Estudos focados em paleobiologia sugerem que Spinosauridae tenha desenvolvido adaptações ecológicas excepcionais ao longo de sua história evolutiva, culminando em uma mudança para o hábito de vida semiaquático em ecossistemas aquáticos (fluviais/lacustres), desenvolvendo uma dieta parcialmente piscívora (Charig & Milner, 1997; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2005), ou mesmo exclusivamente piscívora (Benyoucef *et al.*, 2015). No entanto, evidências diretas indicam que a dieta de Spinosauridae também era constituída por grupos não-aquáticos, de Archosauria (e.g., *Iguanodon* Charig & Milner, 1986, 1997 e Pterosauria Buffetaut *et al.*, 2004), sendo provavelmente animais oportunistas que frequentemente consumiam carcaças (Buffetaut *et al.*, 2004; Amiot *et*

al., 2010; Gasca *et al.*, 2018), e/ou caçavam ativamente (Kellner, 2004), sendo algumas espécies, portanto, mais generalistas (Charig & Milner, 1997; Ibrahim *et al.*, 2014). De todo modo, é plausível afirmar que forrageavam em ambientes lacustres consumindo peixes, como o evidenciado pelas escamas fossilizadas na cavidade estomacal de *Baryonyx walkeri* (Charig & Milner, 1986, 1997) e pela vértebra de peixe fóssil, preservada inserida no alvéolo pré-maxilar de *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* (Dal Sasso *et al.*, 2005). Desta forma, teriam competido com linhagens de crocodylomorfos semiaquáticos, compartilhando similaridades em sua dieta (Amiot *et al.*, 2010). As evidências diretas de ictiofagia observadas em *Baryonyx walkeri* permitem reconstruir, de maneira plausível, o paleocomportamento aquático em Spinosauridae com base em diversas evidências (Hone & Falkes, 2014).

Além disso, através da comparação de isótopos de oxigênio presentes em materiais de Spinosauridae, demais Theropoda, tartarugas e crocodylomorfos semiaquáticos, levaram Amiot *et al.*, (2010) a concluir que espécies de Spinosauridae gastavam boa parte de seu tempo em ambientes lacustres (figura 5). Outra base de dados, baseado em paleohistologia (Ibrahim *et al.*, 2014; Aureliano *et al.*, 2018), confirmam a afinidade a ambientes costeiros ou continentais aquáticos (Sales *et al.*, 2016). Outros fatores como as especializações na morfologia dos frontais e pré-frontais de alguns exemplares (Arden *et al.*, 2019), somado ao posicionamento mais posterior e dorsal das narinas (Charig & Milner, 1997; Dal Sasso *et al.*, 2005), redução dos membros posteriores e na posição do centro de massa em *Spinosaurus aegyptiacus* (Ibrahim *et al.*, 2014), bem como, outras especializações que sugerem o hábito aquático como: (1) o mecanismo mandibular (Hendrickx *et al.*, 2016), (2) a presença de receptores de pressão na região anterior do rostro (Dal Sasso *et al.*, 2005) e (3) aspectos biomecânicos de resistência do rostro (Rayfield *et al.*, 2007; Rayfield, 2011) confirmam a proposta do hábito semi-aquático em Spinosaurinae, sendo que provavelmente demais formas relacionadas (e.g., *Suchomimus*) possuíam hábitos mais terrestres do que semiaquáticos (Ibrahim *et al.*, 2014).

O particionamento de nicho ecológico apresentado por alguns Spinosauridae pode ter representado uma vantagem ecológica, tendo em vista a coexistência de Spinosauridae com outros grupos de Theropoda terrestres (e.g., carcharodontossaurídeos), diminuindo não apenas a competição por território, mas também por recursos (Amiot *et al.*, 2010). O cenário paleoecológico de Spinosauridae se especializando em ambientes semiaquáticos, tem sido amplamente aceito pelos especialistas no grupo (Charig & Milner, 1986; Holtz,

1998; Sereno *et al.*, 1998; Milner, 2003; Dal Sasso *et al.*, 2005; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2005; Allain *et al.*, 2012; Ibrahim *et al.*, 2014; Hendrickx *et al.*, 2016; Aureliano *et al.*, 2018; Arden *et al.*, 2019), no entanto, não é uma proposta universalmente aceita (veja Hone & Holtz, 2017). Recentemente, Hendersen (2018), através de testes de flutuabilidade comparando Spinosauridae e demais Theropoda, sugere que espécies de Spinosauridae não apresentavam quaisquer vantagens em relação a flutuabilidade ou dinâmica aquática, se comparados com demais Theropoda e crocodylomorfos (Hendersen, 2018). Porém Hendersen (2018) desconsidera diferenças na densidade e compactação óssea de Spinosaurinae, que conforme apresentado por Ibrahim *et al.* (2014) e Aureliano *et al.* (2018) que indicaram com base em cortes paleohistológicos de exemplares distintos de Spinosaurinae, que o tecido ósseo é paquiostótico, apresentando alta densidade e compactação. Esta condição difere radicalmente dos esqueletos pneumáticos da maioria dos Theropoda e deveria ter sido considerada por Hendersen (2018) como uma variável distinta em suas análises/inferências sobre flutuabilidade, considerando que tecido ósseo paquiostótico é uma característica em Plesiosauria, relacionada ao controle de flutuabilidade (Fostowicz-Frelik & Gazdzicki, 2001).

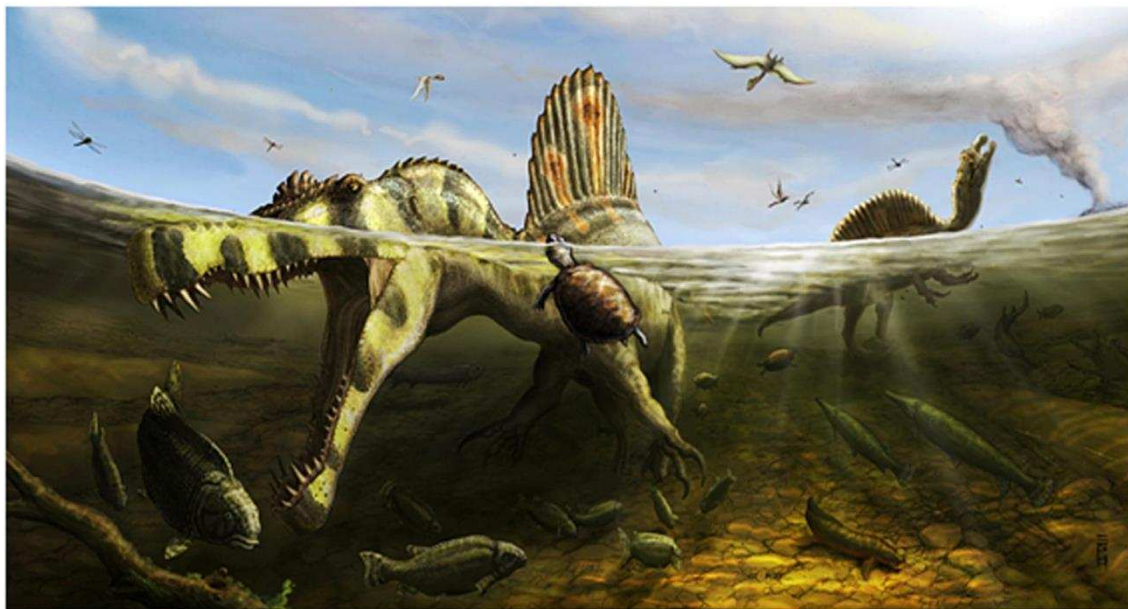


Figura 5 - Representação “em vida” de dois Spinosauridae em um paleoecossistema lacustre. Ilustração com base em registros fósseis da Bacia de Kem Kem, Marrocos e Argélia, norte da África. Imagem extraída de Bertin, 2010.

1.5 Extinções e perda de material biológico

Os registros fósseis mais recentes de Spinosauridae procedentes da África e Europa marcam os últimos registros do grupo entre o Aptiano e Cenomaniano (Candeiro *et al.*, 2017). Além destes, os registros do Brasil são do mesmo cronoestratigráfico, sendo *Oxalaia* o táxon mais recente, do qual o registro provém de estratos datados como Cenomaniano do Brasil (Kellner *et al.*, 2011), bem como, outras formas provém do Cenomaniano da África (e.g., *Spinosaurus*). Assim, as linhagens de Spinosauridae desaparecem do registro fóssil ao término do Cenomaniano, durante o Cretáceo Superior, marcando a provável extinção do clado antes da extinção em massa do final do Cretáceo (Candeiro *et al.*, 2017) que dizimou linhagens inteiras de Dinosauria, aniquilando milhares de espécies do clado que perduraram ao longo da era Mesozoica (Benson, 2018).

Desde a descoberta de *Spinosaurus aegyptiacus*, a mais de um século (ano de 1912), algumas perdas de exemplares ocorreram ao longo da história. Além do holótipo descrito por Stromer (1915), outros exemplares reportados como *Spinosaurus* “B” por Stromer (1934) foram destruídos em 1945 no bombardeio ao *Paläontologische Staatssammlung München* na Alemanha (Smith *et al.*, 2006). Diversos outros registros fósseis, relacionados à ‘*Suchosaurus*’ (possível Spinosauridae indet.), foram registrados por Royo & Gomez (1927) *apud* (Buffetaut, 2010) procedentes da Província de Castellón, Espanha. No entanto, tais registros se perderam durante a guerra civil da Espanha que ocorreu entre 1936-1939 (veja Buffetaut, 2010 para o contexto histórico).

Recentemente, ocorreu o desastroso incêndio no Museu Nacional na noite de 02 de setembro de 2018, no qual milhões de peças, compondo diversas coleções científicas foram potencialmente destruídos. Dentre as coleções atingidas inclui-se a coleção de paleontologia de vertebrados, depositada no Setor de Paleovertebrados do Departamento de Geologia e Paleontologia. Dentre os exemplares desta numerosa coleção, haviam espécimes de Spinosauridae, sendo eles o holótipo de *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V e o holótipo de *Angaturama limai* GP/2T-5; este segundo que, embora seja material tombado no Museu de Zoologia da USP, encontrava-se no Museu Nacional na ocasião. Outros materiais referidos à Spinosauridae indet. também foram atingidos, são eles: MN 4743-V, descrito por Bittencourt & Kellner (2004) e MN 4819-V, exemplar este citado por Machado & Kellner (2005). Cabe destacar que o exemplar MN 4819-V é um dos registros mais completos do grupo (ver Machado & Kellner, 2005) e teve sua morfologia descrita em Machado (2010). No momento, não há informações confirmadas a respeito

dos materiais supracitados, tendo em vista que o trabalho de resgate do acervo permanece em curso e ocorrendo em sigilo e se demanda tempo no dispendioso resgate do acervo. Entretanto, é provável que os exemplares tenham sido severamente danificados ou completamente perdidos, em um pior cenário, devido as dimensões catastróficas do ocorrido. Independente disso, ao longo das últimas nove décadas, pelo menos três instituições que salvaguardam registros de extrema importância anatômica/taxonômica, geográfica, mas também cultural e histórica de Spinosauridae, experienciaram circunstâncias que ocasionaram a perda e/ou o dano a exemplares, causando a perda de imensurável informação biológica e de patrimônio geopaleontológico. Fortuitamente, alguns dos exemplares alocados no Museu Nacional foram estudados, mesmo que preliminarmente, e fotografados antes do incêndio para a presente contribuição.

1.6 Morfometria geométrica: Quantificando formas biológicas

Morfometria geométrica representa um método quantitativo utilizado na captura e descrição da forma em estruturas biológicas (Bookstein, 1991; Cooke & Terhune, 2015). Este método utiliza operações matemáticas e, comumente, testes estatísticos, que possibilitam realizar análises de variância e co-variância morfológica (ou de outros conjuntos de variáveis, p. ex., sonogramas, veja MacLeod *et al.* 2013). De acordo com Slice (2007), morfometria geométrica representa um conjunto de metodologias que permitem a aquisição, o processamento e a análise de variáveis da forma através da informação da geometria fiel as variações morfológicas contidas nos dados originais. Mensurar a diversidade morfológica representa a área de interesse de diversas ciências, como a medicina, ecologia, entomologia, botânica, genética, zoologia e paleontologia (Rohlf, 1990; Hammer & Harper, 2006; Viscosi & Cardini, 2011; Zelditch *et al.*, 2012).

O conceito 'forma', embora não possua uma definição restrita, de acordo com Perez-Neto (1995), pode ser considerada como uma variável que independe do tamanho. Utilizamos neste trabalho a palavra forma como tradução do termo *shape*, em inglês. De acordo com Kendall (1977), *shape*, por sua vez, refere-se a toda informação da geometria de um objeto, invariável quanto à posição, orientação e tamanho. A palavra formato, neste trabalho, foi utilizada como tradução de *form*, em inglês, para designar a forma (*shape*) de um objeto acrescido de seu tamanho.

As diferenças que podem ser observadas na forma de um conjunto de dados podem ser descritas e comparadas utilizando-se de um conjunto de pontos discretos denominados

marcos anatômicos (do inglês, *landmarks*) (Rohlf, 1990; Webster & Sheets, 2010; Zelditch *et al.*, 2012). Os marcos anatômicos representam pontos em uma estrutura biológica (e.g., extremidade dos nasais, centro de um foramen), que podem ser lidos através de um conjunto de coordenadas cartesianas (2D (x,y) ou 3D (x,y,z)) (veja Rohlf, 1990). Cada marco anatômico, em um determinado conjunto de dados, necessita ser posicionado na mesma posição anatômica em todos os indivíduos da amostra, ou seja, deve representar pontos homólogos (Zelditch *et al.*, 2012). Embora o termo homologia também não possua definição concensual em diferentes campos teóricos (ver discussões sobre homologia filogenética em Nixon & Carpenter, 2012; Brower & DePinna, 2012), em morfometria geométrica o conceito de homologia é estabelecido essencialmente através de um critério topológico (Klingenberg, 2008). Uma delimitação sobre os níveis de homologia topológica de marcos anatômicos em um conjunto de dados fora definido por Bookstein (1991), que estabeleceu três principais tipos de marcos anatômicos em relação a seu grau de homologia: homologia do tipo 1 (justaposição discreta de tecidos; e.g., contato entre dois ossos), homologia do tipo 2 (curvatura máxima/processos morfogenéticos; e.g., extremidade de processos ósseos) e homologia do tipo 3 (pontos extremos/externos; e.g., extremidade visível de uma estrutura). De acordo com Bookstein (1991) os marcos anatômicos do tipo 1 representam o maior grau de homologia, sendo respectivamente os tipos 2 e 3, com menor grau de homologia.

Uma abordagem complementar, quando não é possível coletar marcos anatômicos de maneira confiável em uma determinada estrutura anatômica, faz uso da delimitação de contornos (e.g., abertura da narina externa). Neste caso, são estabelecidas linhas nas quais são coletados uma sequência de pontos (normalmente equidistantes entre si). A estes pontos dá-se o nome de *semi* marcos anatômicos (*semilandmarks*) (Bookstein, 1991; Zelditch *et al.*, 2012). Ambos, *semilandmarks* e marcos anatômicos, consistem, quantitativamente, em coordenadas cartesianas. A diferença fundamental entre os dois tipos de dados é conceitual: marcos anatômicos consistem em pontos assumidamente homólogos enquanto que *semilandmarks* não. Toda uma curva na qual um conjunto de *semilandmarks* fora coletado que apresenta a homologia comparável (Monteiro *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2012). De acordo com Gunz & Mitteroecker (2013), *semilandmarks* representam uma boa ferramenta na captura de contornos. Monteiro *et al.* (2004) comenta que a junção entre marcos anatômicos e *semilandmarks* representa uma poderosa estratégia na captura e análise das variações de formas orgânicas (veja Rohlf, 1990 para uma visão diferente sobre o uso de *semilandmarks*).

Um conjunto de marcos anatômicos, de um determinado indivíduo representa uma configuração (Zelditch *et al.*, 2012). Algumas etapas são necessárias para remover variáveis indesejáveis e tornar o conjunto de configurações de diferentes indivíduos comparáveis entre si (Zelditch *et al.*, 2012). O método mais comumente utilizado é a Superimposição de *Procrustes* (em inglês, *Generalized Procrustes Analysis - GPA*), que busca minimizar diferenças existentes entre as configurações de marcos anatômicos através de três operações: translação (remoção das diferenças quanto à posição das configurações), escalonamento (remoção das diferenças de tamanho entre as configurações) e rotação (remoção das diferenças quanto à orientação das configurações) de cada indivíduo no morfoespaço (Rohlf & Slice, 1990; Viscosi & Cardini, 2011; Fornel & Estrela, 2012; Zelditch *et al.*, 2012; Bookstein, 2015). A *GPA* é realizada calculando-se o centroide (coordenada média de todos os marcos anatômicos de uma configuração), posicionando-os na mesma coordenada (comumente na origem; 0,0 ou 0,0,0) através de translação, removendo diferenças quanto às posições dos objetos. O escalonamento dos indivíduos é realizado através da transformação do tamanho de centroide para um mesmo valor (normalmente 1) em todas as configurações, removendo as diferenças de tamanho entre os objetos. Finalmente, o conjunto de marcos anatômicos (configuração) são rotacionados para minimizar a distância relativa de cada marco anatômico (Hammer & Harper, 2006; Zelditch *et al.*, 2012). Após as três operações da *GPA*, um novo conjunto de coordenadas das configurações é estabelecido, chamado de matriz de resíduos de *Procrustes* (Hammer & Harper, 2006; Zelditch *et al.*, 2012). A matriz de resíduos de *Procrustes* retém exatamente a mesma forma original das configurações e, por se tratar de um conjunto de dados sem as variáveis indesejáveis – diferenças de posição, tamanho e orientação – é comparável (Zelditch *et al.*, 2012). Portanto, os resíduos das coordenadas dos marcos anatômicos da amostra, após as etapas de *GPA*, podem ser utilizados para analisar as diferenças da forma com base em distribuição de dados e análises multivariadas (Rohlf, 1990), permitindo analisar variáveis em um amplo espectro de questões biológicas (Klingenberg, 2011; Zelditch *et al.*, 2012).

Uma maneira usual de explorar dados multivariados é através de Análise de Componentes Principais (do inglês, *Principal Components Analysis - PCA*). Este método de estruturação dos dados é ortogonal, ou seja, extrai novas variáveis lineares das variáveis originais da amostra (Hammer & Harper, 2006). A *PCA* decompõe as informações contidas em um conjunto de dados multivariados em um menor número de dimensões que são obtidas através de coordenadas cartesianas em um sistema de eixos de

variância denominados componentes principais (CP) (Perez-Neto, 1995; Hammer & Harper, 2006; Zelditch *et al.*, 2012). A projeção dos escores (CPs) dos indivíduos nos eixos de maior variação permitem, mais facilmente, a detecção de estrutura nos dados, possibilitando a identificação de padrões na variação morfológica.

Também é possível visualizar deformações em configurações de marcos anatômicos comparando-se indivíduos par-a-par ou um eixo de variação a partir de grades de deformações (do inglês, *thin-plate spline*). A utilização de grades de deformação foi introduzida na obra de Thompson (1917) *On Growth and Form*, sem na ocasião, acompanhar um formalismo matemático para determinação destas grades. Todas as variações da morfologia captada em uma configuração podem ser comparadas entre dois exemplares ou entre formas hipotéticas (Hammer & Harper, 2006; Zelditch *et al.*, 2012). Uma grade de deformação consiste em uma metáfora geométrica, onde uma fina grade de metal hipotética pode ser deformada de modo a se ajustar a outra configuração de referência. A visualização destas deformações permite interpretar as mudanças de uma configuração para a outra, bem como quantificar as deformações (Monteiro, 1999). A medida desta deformação é chamada de energia de deformação, e pode ser calculada e usada para quantificar a diferença geométrica entre pares de configurações, que também pode ser obtida através da métrica da distância de *Procrustes* (dP) (Monteiro, 1999; Hammer & Harper, 2006; Zelditch *et al.*, 2012). Além disto, as coordenadas dos marcos anatômicos se prestam a análises de agrupamentos, no qual mede-se a dissimilaridade morfológica entre indivíduos e agrupam-nos em um fenograma (Viscosi & Cardini, 2011; Fornel & Estrela, 2012).

O campo da morfometria geométrica teve um considerável incremento empírico e teórico durante as décadas de 1980 e 1990, principalmente, a partir de contribuições como as de Rohlf & Bookstein (1988), Bookstein (1991), Marcus *et al.* (1993) e Zelditch *et al.* (2012), por exemplo. Este período de avanços no campo foi autoproclamado, por seus proponentes, como '*A Revolution in Morphometrics*' (veja Rohlf & Marcus, 1993). Outros avanços na área computacional e desenvolvimento de programas em morfometria geométrica, como a série TPS (*Thin-Plate Spline*) (Rohlf, 2015), *MorphoJ* (Klingenberg, 2011), e estatística, *Palaeontological Statistics – PAST* (Hammer *et al.*, 2001) propiciaram a aplicação empírica da morfometria geométrica em seus diversos ramos que envolvem estudos nas áreas de taxonomia (e.g., Viscosi & Cardini, 2011; Foth *et al.*, 2017; Rej & Mead, 2017), ontogenia (e.g., Monteiro, 1999), evolução morfológica (e.g., Foth & Rauhut, 2013), modularidade (e.g., Bhullar *et al.*, 2012), funcionalidade morfológica

(e.g., Bookstein, 2015), reconstrução de morfótipos ancestrais (e.g., Polly, 2017) ou mesmo na reconstrução das relações evolutivas com base no critério de parcimônia (e.g., Catalano *et al.*, 2010; Goloboff & Catalano, 2011; Catalano *et al.*, 2014).

Nesta dissertação, o estudo da variação morfológica da região anterior do rosto (pré-maxilares) de Spinosauridae foi realizado através de morfometria geométrica, todas as análises foram carreadas e discutidas em um contexto macroevolutivo e sistemático/taxonômico entre as espécies avaliadas, buscando gerar uma contribuição com o atual estado do conhecimento deste grupo enigmático.

Acrônimos das Instituições: **BSP** – *Paläontologische Staatssammlung München*, Alemanha; **FSAC** - *Faculté des Sciences Ain Chock - Casa Blanca*, Marrocos; **GA** – *Sección de Geología de la Sociedad de Ciencias Aranzadi*, Espanha; **MG** – Museu Geológico, Lisboa, Portugal; **ML** – Museu da Lourinhã, Lourinhã, Portugal; **MN** - Museu Nacional - Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ) - Rio de Janeiro, Brasil; **MNN** - *Musée National du Níger*, Níger; **MNHN** - *Muséum National d'Historie Naturelle*, França; **MSNM** - *Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, Itália; **NHMUK** - *Natural History Museum*, Londres, Reino Unido; **NMC** - *Canadian Museum of Nature*, Canadá; **USP** - Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Analisar a variação morfológica dos pré-maxilares de Spinosauridae para verificar se a variabilidade observada pode ser explicada por fatores causais em um contexto macroevolutivo. Desta forma, objetiva-se determinar se existem convergências adaptativas na forma dos pré-maxilares que podem ser explicadas por pressões seletivas ou se a variabilidade observada se deve a outros fatores causais.

2.2 Objetivos específicos

- i) Quantificar e descrever a variação da forma dos pré-maxilares através de análises exploratórias;
- ii) Revisar as diagnoses propostas para as espécies nominais que possuem os pré-maxilares preservados.
- iii) Analisar os possíveis efeitos causais que podem explicar variação da forma, com especial ênfase ao efeito alométrico.

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 Nomenclatura anatômica

A terminologia anatômica de estruturas cranianas segue Kellner & Campos (1996) e Carrano *et al.* (2012). Os termos anatômicos relacionados aos alvéolos e dentes seguem Smith & Dodson (2003) e as modificações propostas por Hendrickx *et al.* (2015b).

3.2 Exemplos analisados

Foram analisados todos os espécimes de Spinosauridae que apresentem a região anterior do rosto (pré-maxilares), formalmente descritos na literatura especializada (n=10; tabela 1).

Tabela 1 – Informações dos exemplares utilizados nas análises.

Sistemática	Subfamília	Localidade	Datação	Espécime
<i>Angaturama limai</i>	Spinosaurinae	Brasil	Albiano	GP/2T-5
<i>Baryonyx walkeri</i>	Baryonychinae	Inglaterra	Barremiano	NHMUK PV R. 9951
<i>Cristatusaurus lapparenti</i>	Baryonychinae	Níger	Aptiano	MNHN GDF 365; MNHN GDF 366
<i>Oxalaia quilombensis</i>	Spinosaurinae	Brasil	Cenomaniano	MN 6117-V
Spinosauridae indet.	<i>Incertae sedis</i>	Marrocos	?	FSAC-KK-7281
<i>Spinosaurus</i> cf. <i>Sp. aegyptiacus</i>	Spinosaurinae	Marrocos	Cenomaniano	NHMUK PV R. 16420; MSNM V4047
<i>Spinosaurus maroccanus</i>	Spinosaurinae	Algéria	Albiano	MNHN SAM 124

<i>Suchomimus tenerensis</i>	Baryonychinae	Níger	Aptiano	MN 6675-V, réplica do espécime MNN GDF501
------------------------------	---------------	-------	---------	---

Oito dos dez pré-maxilares foram analisados em sua vista lateral esquerda, com exceção de *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V e Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281, no qual foi necessário espelhar os pré-maxilares direito para incluí-los nas análises. Os exemplares apresentados na tabela 1 foram divididos em três conjuntos de dados (CD): dois conjuntos em vista ventral indicados como CD-ventral-1 e CD-ventral-2, e o terceiro conjunto de dados da vista lateral. O conjunto de dados com o maior número de táxons, contendo todos os espécimes indicados na tabela 1 (N=10), foi o CD-ventral-1; o segundo conjunto de dados (N=7) - CD-ventral-2, não contém os seguintes espécimes: *Angaturama limai* GP/2T-5, Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281, e *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* NHMUK PV R. 16420. A decisão em remover o GP/2T-5 e o NHMUK PV R. 16420 se deve ao alto grau de alteração fossildiagnética da superfície óssea destes exemplares, principalmente da borda ventral dos pré-maxilares (veja Kellner & Campos, 1996 para comentários sobre *Angaturama limai* GP/2T-5). O exemplar Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281 foi removido por representar um indivíduo juvenil, e, por consequências que podem ser de cunho ontogenético ou mesmo taxonômico, não apresenta estruturas encontradas nos demais indivíduos de Spinosauridae. Além disso, este exemplar (FSAC-KK-7281) apresenta feições morfológicas distintas, que impossibilitam a aquisição de alguns marcos anatômicos, sendo: ausência do alvéolo pré-maxilar 6 e do processo maxilar. Desta forma, os dois conjuntos de dados em vista ventral não contém os mesmos espécimes e marcos anatômicos. O CD-ventral-1 consiste no conjunto completo de exemplares, mas com menos marcos anatômicos. O mesmo ajuste, e devido ao mesmo motivo, foi realizado para as análises em vista lateral (N=9), que estão inclusos os exemplares apresentados na tabela 1, com exceção de *Angaturama limai* GP/2T-5.

3.3 Aquisição das imagens

As imagens de *Angaturama limai* GP/2T-5, *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V e *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V foram obtidas *in loco*, na coleção de paleontologia de vertebrados do Setor de Paleovertebrados do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional (UFRJ). O protocolo para digitalização dos exemplares seguiu Zelditch *et al.* (2012), que indicam: (1) manter o exemplar em um plano horizontal; (2) espécimes com escala em um nível padronizado; e (3) posicionados o máximo possível no centro da câmera com uma distância fixa, visando diminuir ou padronizar qualquer distorção.

As fotografias foram obtidas a partir de uma câmera digital Cannon Rebel XS fixa em um tripé em uma distância de 66 cm entre a lente e o exemplar. Os três exemplares foram posicionados a partir do nivelamento da superfície ventral dos pré-maxilares com a lente em paralelo (CD-ventral-1 e CD-ventral-2) e em perpendicular na vista lateral.

Imagens do exemplar *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* NHMUK PV R. 16420, foram cedidas pela Dra. Ângela C. Milner. Para os demais exemplares, no qual o acesso *in loco* não foi possível, foram utilizadas imagens extraídas da literatura: *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V4047 de Dal Sasso *et al.* (2005); *Spinosaurus marrocanus* MNHN SAM 124 de Taquet & Russel (1998), imagem complementar de Hendrickx *et al.* (2016); *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R. 9951 de Charig & Milner (1997); *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365 e MNHN GDF 366, de Kellner & Campos (1996) e imagens adicionais de Taquet (1984) e Hendrickx *et al.* (2016); e Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281) de Lakin & Longrich (2019). O posicionamento dos exemplares nas fotografias extraídas da literatura foi considerado como equivalente ao adotado nos exemplares fotografados *in loco*, tendo em vista que o protocolo adotado consiste em um padrão universal para fotografia paleontológica, pois segue os planos anatômicos que normalmente são apresentados em descrições paleozoológicas. Ademais, o ajuste da escala é feito digitalmente no programa *tpsDig2* (Rohlf, 2015), permitindo a remoção de diferenças de escala nos dados quantificados nas etapas subsequentes de análise dos dados (veja detalhes no tópico 3.5).

3.4 Definição dos marcos anatômicos

3.4.1 Vista ventral

No conjunto de dados com mais espécimes (CD-ventral-1) foram definidos sete marcos anatômicos que capturam a geometria geral da vista ventral dos pré-maxilares. Cada marco anatômico utilizado é exemplificado na figura 6A e descrito na tabela 2.

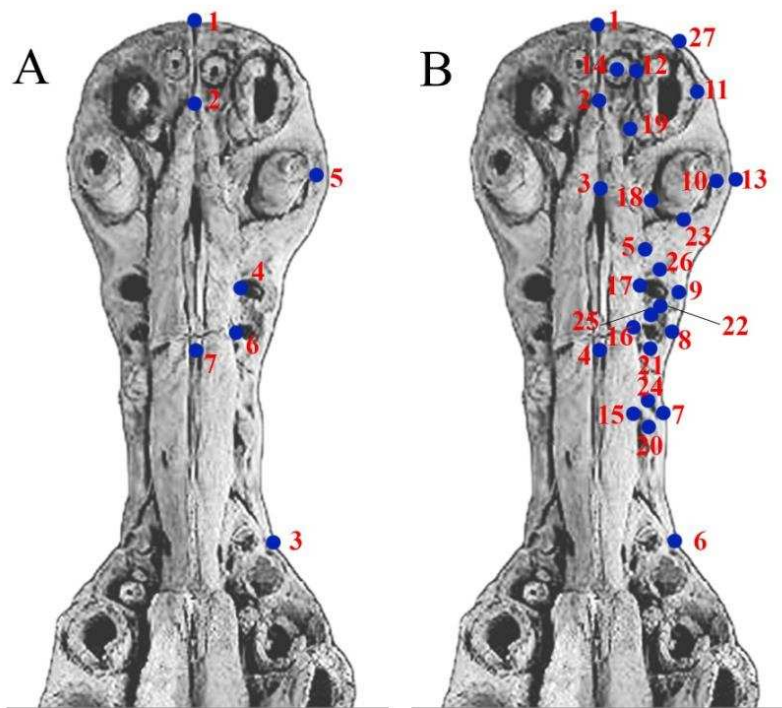


Figura 6 - Marcos anatômicos utilizados nas análises de morfometria geométrica em vista ventral. Exemplificado nos diferentes conjuntos de dados: (A) CD-ventral-1; e (B) CD-ventral-2. Marcos anatômicos exemplificados em *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V 4047. Imagem extraída e modificada de Dal Sasso *et al.* (2005).

Tabela 2 - Descrição dos marcos anatômicos utilizados na análise da vista ventral com todos os espécimes analisados (CD-ventral-1).

Marco anatômico	Descrição	Tipologia Bookstein (1991)
1	Extremidade distal da sutura intra pré-maxilares	1
2	Extremidade médio-distal do palato secundário no 1 contato intra pré-maxilares	1

3	Contato entre maxilar e pré-maxilar na margem externa do rosto	1
4	Extremidade lingual na borda do alvéolo pré-maxilar 4	2
5	Extremidade labial na borda do alvéolo pré-maxilar 3	2
6	Extremidade lingual na borda do alvéolo pré-maxilar 5	2
7	Ponto na região medial do palato secundário sobre a sutura intra pré-maxilares que forma um ângulo de 90° com a borda distal do alvéolo pré-maxilar 5	3

No subconjunto de dados com sete exemplares (CD-ventral-2) foi possível explorar a configuração dos pré-maxilares com um maior número de marcos anatômicos, sendo que além dos 7 marcos anatômicos apresentados na tabela 2, foram adicionados mais 20 pontos, que são exemplificados na figura 6B e descritos na tabela 3, totalizando 27 marcos anatômicos.

Tabela 3 - Descrição dos marcos anatômicos utilizados na análise da vista ventral com o número de táxons reduzidos (CD-ventral-2).

Marco anatômico	Descrição	Tipologia
1	Extremidade distal da sutura intra pré-maxilares	1
2	Extremidade médio-distal do palato secundário no contato intra pré-maxilares	1
3	Ponto de contato medial na abertura distal interna do palato secundário	1
4	Ponto na região medial do palato secundário sobre a sutura intra pré-maxilares que forma um ângulo de 90° com a borda distal do alvéolo pré-maxilar 5	3
5	Ponto de maior expansão lateral do palato secundário	2
6	Contato entre maxilar e pré-maxilar na margem externa do rosto	1
7	Extremidade labial na borda do alvéolo pré-maxilar 6	2
8	Extremidade labial na borda do alvéolo pré-maxilar 5	2

9	Extremidade labial na borda do alvéolo pré-maxilar 4	2
10	Extremidade labial na borda do alvéolo pré-maxilar 3	2
11	Extremidade labial na borda do alvéolo pré-maxilar 2	2
12	Extremidade labial na borda do alvéolo pré-maxilar 1	2
13	Ponto de maior expansão lateral do pré-maxilar na borda externa do rosto	2
14	Ponto central do alvéolo pré-maxilar 1	2
15	Extremidade lingual na borda do alvéolo pré-maxilar 6	2
16	Extremidade lingual na borda do alvéolo pré-maxilar 5	2
17	Extremidade lingual na borda do alvéolo pré-maxilar 4	2
18	Extremidade lingual na borda do alvéolo pré-maxilar 3	2
19	Extremidade lingual na borda do alvéolo pré-maxilar 2	2
20	Extremidade distal na borda do alvéolo pré-maxilar 6	2
21	Extremidade distal na borda do alvéolo pré-maxilar 5	2
22	Extremidade distal na borda do alvéolo pré-maxilar 4	2
23	Extremidade distal na borda do alvéolo pré-maxilar 3	2
24	Extremidade mesial na borda do alvéolo pré-maxilar 6	2
25	Extremidade mesial na borda do alvéolo pré-maxilar 5	2
26	Extremidade mesial na borda do alvéolo pré-maxilar 4	2
27	Ponto mais mesial na borda anterior do rosto relacionada à borda mesial do alvéolo pré-maxilar 2	3

3.4.2 Vista Lateral

Em vista lateral, foram utilizados cinco marcos anatômicos que são descritos na tabela 4. Adicionalmente, foi estabelecido um conjunto de *semilandmarks*, que representam uma “curva” hipotética, originada a partir de pontos que foram dispostos na superfície ventral, anterior e dorsal dos pré-maxilares (figura 7). A “curva de pontos” foi composta por 66 *semilandmarks*, digitalizados nas superfícies da borda ventral, contornando os alvéolos mais mesiais, parte anterior e dorsal do rosto, superfície anterior e dorsal. A escolha de 66 *semilandmarks* se deu após avaliar outros números e constatar que 66 sumarizavam de forma geral o contorno do rosto. Cada *semilandmark* foi disposto

de maneira equidistante (segundo Zelditch *et al.*, 2012) entre os marcos anatômicos 2 e 5 que serviram de referência na constituição da curva de pontos (figura 7).

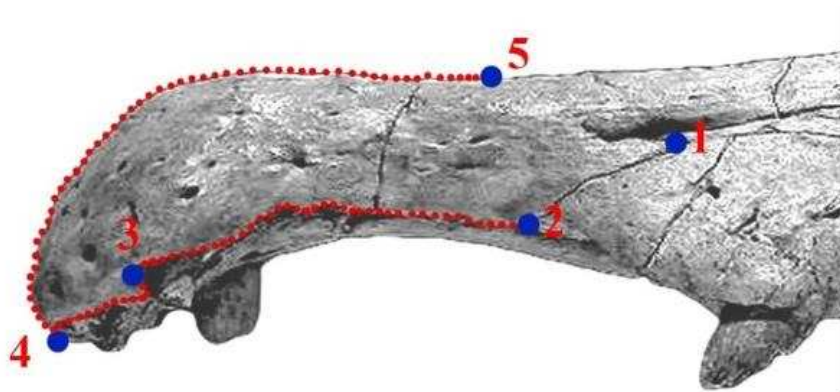


Figura 7 - Marcos anatômicos e *semilandmarks* utilizados nas análises de morfometria geométrica em vista lateral. Exemplificados em *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V 4047. Imagem extraída e modificada de Dal Sasso *et al.* (2005).

Tabela 4 - Descrição dos marcos anatômicos utilizados na análise da vista lateral.

Marco anatômico	Descrição	Tipologia Bookstein (1991)
1	Ponto de contato mais anterior da sutura entre maxilar e pré-maxilar	1
2	Ponto de contato mais ventral da sutura entre maxilar e pré-maxilar	1
3	Ponto mais mesial da borda do alvéolo pré-maxilar	2
4	Ponto mais anteroventral dos pré-maxilares	3
5	Ponto na região dorsal do pré-maxilar que forma um ângulo de 90° com o marco anatômico 2, em relação ao marco anatômico 4	3

3.5 Análise dos dados

Após a aquisição das imagens de cada exemplar, os arquivos de extensão JPEG foram alocados em pastas de acordo com cada conjunto de dados (i.e., CD-ventral-1, CD-ventral-2 e vista lateral). A partir desses diretórios organizados, o programa *tpsUtil* versão 1.76 (Rohlf, 2015) foi utilizado para gerar arquivos *Thin-Plate Spline* (TPS), posteriormente utilizados na digitalização dos marcos anatômicos e dos *semilandmarks* através do programa *tpsDig2* versão 2.31 (Rohlf, 2015). Após a digitalização dos marcos anatômicos da vista palatal, o *tpsUtil* (Rohlf, 2015) foi novamente utilizado para criação de arquivo de *links*, que possibilitam melhor visualização das configurações dos pré-maxilares. O arquivo com o tamanho de centroide foi obtido através do programa *tpsRelw* versão 1.69 (Rohlf, 2015), ainda no *tpsRelw*, foi realizada a Superimposição de *Procrustes*. A matriz com os resíduos de *Procrustes* e configuração *consensus* foram salvas através do programa *tpsRelw* (Rohlf, 2015). Posteriormente, a matriz de resíduos de *Procrustes* foi utilizada nas análises de Componentes Principais (CPs) através do programa *Paleontological Statistics* (PAST) versão 3.20 (Hammer *et al.*, 2001). Através do programa *tpsSplin* versão 1.20 (Rohlf, 2015) foram utilizados o arquivo de *consensus* e a matriz de resíduos de *Procrustes* para visualizar as grades de deformação das configurações analisadas. No programa *tpsRegr* versão 1.45 (Rohlf, 2015) a matriz de resíduos de *Procrustes* e o tamanho de centroide foram utilizados nas análises de regressão multivariada, tratando os tamanhos de centroides como a variável independente e extraíndo os escores das deformações parciais (extraídas a partir da matriz de resíduos de *Procrustes*), que representam a variação na forma, como as variáveis dependentes. A regressão multivariada visa, portanto, estudar a variação devida ao tamanho, isto é, a alometria nos dados (veja Monteiro, 1999 para mais detalhes).

O arquivo TPS foi utilizado para a realização de dois procedimentos conduzidos no *tpsUtil* (Rohlf, 2015) e antes de se realizar a superimposição de *Procrustes*, seguindo o passos descritos em Zelditch *et al.* (2012) para tratamento dos *semilandmarks* de forma adequada: (1) "*append tps curve to landmark*", visando estabelecer uma curva a um conjunto de marcos anatômicos e (2) "*make sliders file*", que visa estabelecer quais pontos são *semilandmarks* de uma determinada curva (e portanto, deslizam sobre a curva na etapa de rotação das operações de *Procrustes*, tratando assim uma curva inteira como homóloga e não os pontos – *semilandmarks* – isoladamente; Perez *et al.*, 2006; Zelditch *et al.*, 2012). No *tpsRelw* (Rohlf, 2015) foi obtido o arquivo com o tamanho de centroide

e realizada a superimposição generalizada de *Procrustes* junto ao método de *Sliding* dos *semilandmarks*. Durante o procedimento de deslizamento dos *semilandmarks*, a métrica utilizada foi considerar a menor energia de deformação para realizar a rotação da curva na *GPA*, opção padrão no *tpsRelw* (Rohlf, 2015). A matriz com os resíduos de *Procrustes* e *consensus* foram obtidas também no *tpsRelw* (Rohlf, 2015). Posteriormente, a matriz de resíduos de *Procrustes* foi utilizada para realizar a análise de CPs no *PAST* (Hammer *et al.*, 2001) e *MorphoJ* (Klingenberg, 2011). O *MorphoJ* (Klingenberg, 2011) também foi utilizado para visualizar as principais variações da configuração média dos pré-maxilares nos eixos de CPs.

Análises de agrupamentos foram realizados para cada conjunto de dado através do *PAST* (Hammer *et al.*, 2001) utilizando a distância euclidiana como critério através do método de *Neighbor joining* (veja Zelditch *et al.*, 2012) que representa uma alternativa ao método de UPGMA e representa um agrupamento que não enraíza o dendograma (Saitou & Nei, 1987). Através do programa *tpsSplin* (Rohlf, 2015), foram calculadas as grades de deformações dos espécimes em comparações pareadas e também contra a configuração média de cada amostra. As comparações pareadas foram realizadas com base na distância de *Procrustes* (dP) e na *Bending energy* (BE) entre as médias geométrica de cada espécie/espécime.

4 RESULTADOS

4.1 Sistemática Paleontológica

Dinosauria Owen, 1842
Saurischia Seeley, 1888
Theropoda Marsh, 1881
Tetanurae Gauthier, 1986
Megalosauroidae Fitzinger, 1843
Spinosauridae Stromer, 1915
Spinosauridae gen. et. sp. indet.

Material referido: FSAC-KK-7281, pré-maxilar direito isolado (figura 8).

Diagnose: Pré-maxilar com dentes dispostos em uma roseta. Rostro curvo ventralmente, com alvéolos pareados. Alvéolo pré-maxilar 1 é o menor em diâmetro, sendo o segundo alvéolo pré-maxilar maior, seguido pelo terceiro alvéolo, menor do que o segundo. Presença de carena nos dentes e serrilhas finas. Região lateral e distal do pré-maxilar com diversos foramêns neurovasculares (extraído de Lakin & Longrich, 2019).

Ocorrência: Formação Aoufous, Membro Superior da Bacia de Kem Kem, região de Drâa-Tafilalet, Marrocos, África (Lakin & Longrich, 2019).

Datação: ?Cenomaniano (Lakin & Longrich, 2019).

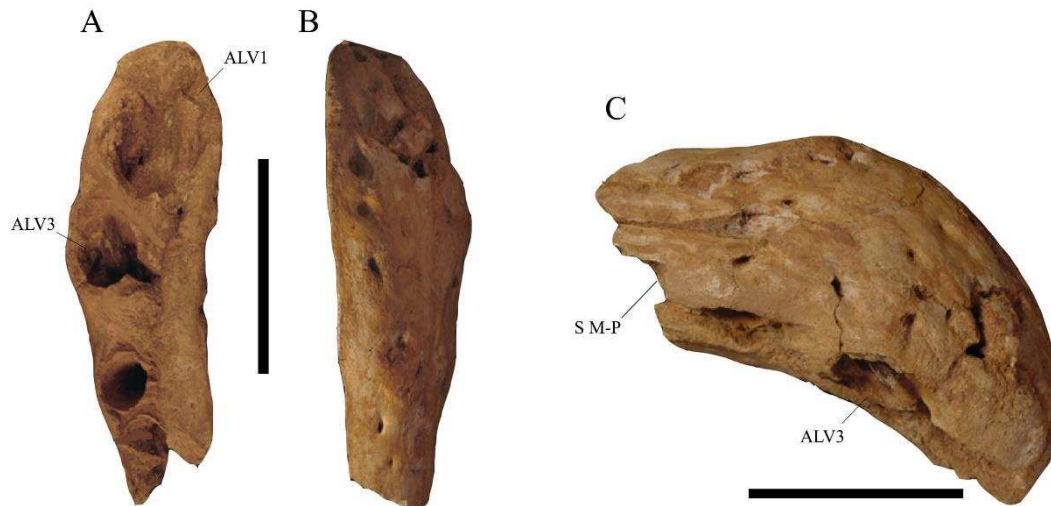


Figura 8 – FSAC-KK-7281, Spinosauridae Indet. Pré-maxilar direito em vista (A) ventral, (B) dorsal, e (C) lateral direita. Abreviação anatômica: ALV – alvéolo dentário; S M-P – sutura maxilar/pré-maxilar. Barra de escala = 5 cm. Fotos em vistas individuais extraídas de Lakin & Longrich (2019).

Spinosauridae Stromer, 1915

Spinosaurinae Stromer, 1915 (*sensu* Sereno *et al.*, 1998)

Angaturama Kellner & Campos, 1996

Angaturama limai Kellner & Campos, 1996

Holótipo: Parte anterior do rostro composta dos pré-maxilares fusionados e parte da região distal dos maxilares direito e esquerdo (GP/2T-5) (figura 9).

Diagnose: Pré-maxilares comprimidos lateralmente, constrição máxima da região anterior do crânio próxima ao sexto alvéolo do pré-maxilar (Kellner & Campos, 1996). Sete dentes conidontes no pré-maxilar, ausência de serrilhas (Kellner & Campos, 1996) que difere *Angaturama* de *Baryonyx*, *Suchomimus* e *Cristatusaurus* (Sales & Schultz, 2017). O tamanho dos dentes pré-maxilares aumenta gradualmente do primeiro ao terceiro alvéolo. Já do terceiro ao sétimo alvéolo, os dentes decrescem de tamanho (Kellner & Campos, 1996). Presença de crista sagital pré-maxilar bem desenvolvida (Kellner & Campos, 1996) posicionada mais anteriormente no rostro, se comparado com *Baryonyx*, *Suchomimus* e *Cristatusaurus* (Sales & Schultz, 2017). Presença de uma projeção circular anterodorsal na sutura intra pré-maxilares (Sales & Schultz, 2017).

Ocorrência: Membro Romualdo, Formação Santana, Bacia do Araripe, Sul do Estado do Ceará, nordeste do Brasil (Kellner & Campos, 1996).

Datação: Albiano (Kellner & Campos, 1996).

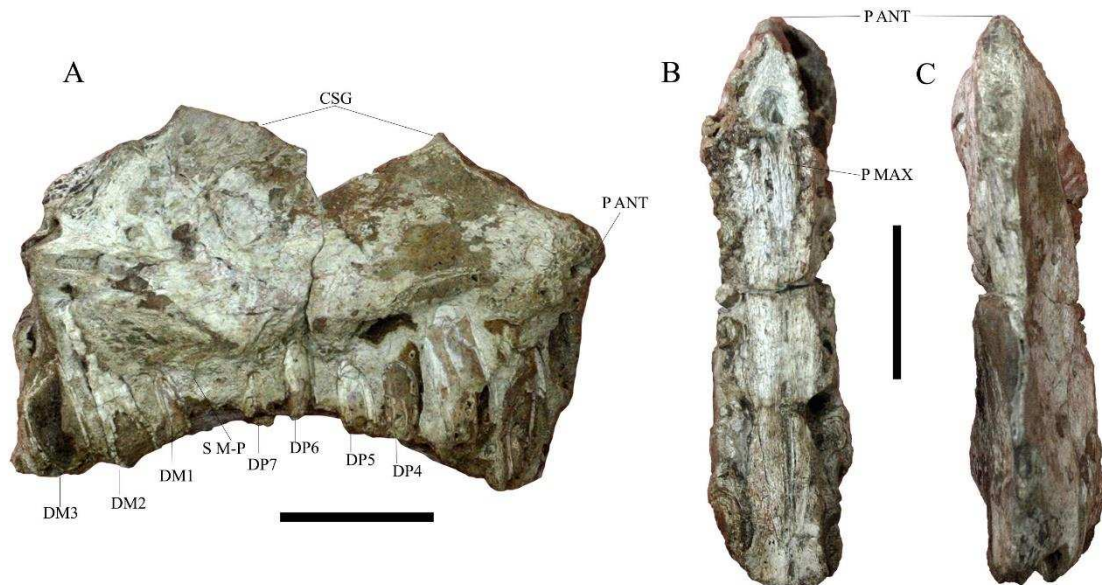


Figura 9 - GP-2T/5, *Angaturama limai* (holótipo). Pré-maxilares em vista (A) lateral direita; (B) palatal; e (C) dorsal. Abreviações anatômicas: CSG - crista sagital; DM - dente maxilar; DP - dente pré-maxilar; S M-P - sutura maxilar/pré-maxilar; P ANT - projeção anterior; P MAX - processo maxilar. Barra de escala = 5 cm.

Spinosauridae Stromer, 1915

Spinosaurinae Stromer, 1915 (*sensu* Sereno *et al.*, 1998)

Oxalaia Kellner *et al.*, 2011

Oxalaia quilombensis Kellner *et al.*, 2011

Holótipo: Parte anterior do rostró com ambos os pré-maxilares fusionados (MN 6117-V) (figura 10).

Material referido: Fragmento de maxila esquerda (MN 6119-V) (Kellner *et al.*, 2011)

Diagnose: Pré-maxilar com sete alvéolos e expansão máxima entre o terceiro e quarto alvéolo. Diastema entre os alvéolos 5 e 6, dente de reposição associado ao terceiro alvéolo. Parte ventral do pré-maxilar com diversas esculturas (Kellner *et al.*, 2011) e borda ventral do palato secundário convexa (Sales & Schultz, 2017).

Ocorrência: Sítio Laje do Coringa, Formação Alcântara, Ilha do Cajual, Maranhão, norte do Brasil (Kellner *et al.*, 2011).

Datação: Cenomaniano (Kellner *et al.*, 2011).

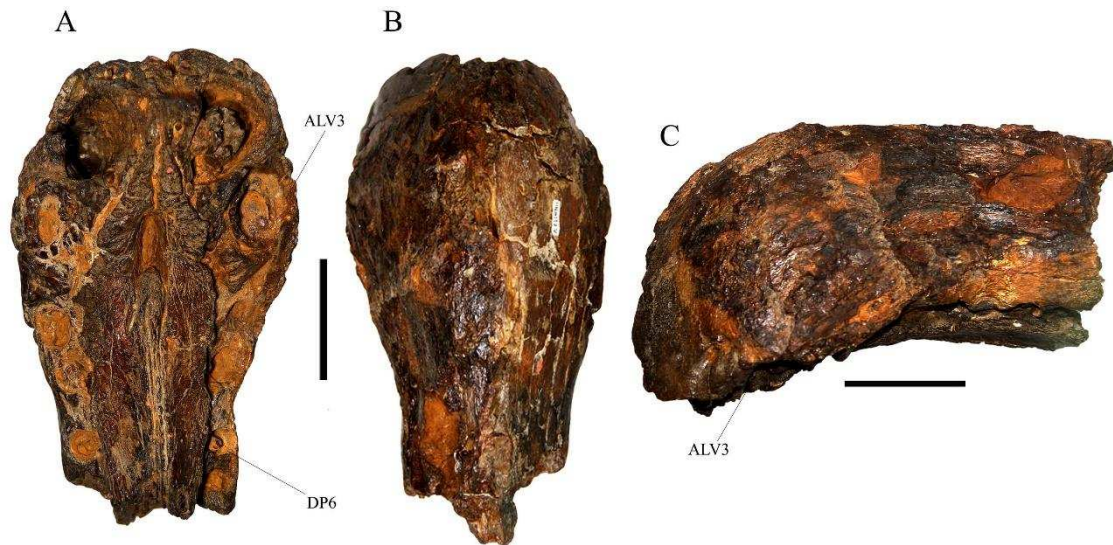


Figura 10 – MN 6117-V, *Oxalaia quilombensis* (holótipo). Pré-maxilares em vista (A) ventral; (B) dorsal; e (C) lateral. Abreviações anatômicas: ALV – alvéolo dentário; DP – dente pré-maxilar. Barra de escala = 5 cm. Fotos em vistas individuais extraídas de Kellner *et al.* (2011).

Spinosauridae Stromer, 1915

Spinosaurinae Stromer, 1915 (*sensu* Sereno *et al.*, 1998)

Spinosaurus Stromer, 1915

Spinosaurus aegyptiacus Stromer, 1915

Spinosaurus cf. *Sp. aegyptiacus*

Holótipo: Dois ramos mandibulares anteriores, um angular esquerdo, fragmentos de maxila, dentes isolados, duas vértebras cervicais, sete vértebras dorsais, duas vértebras sacrais completas e uma fragmentada, uma vértebra caudal mais anterior, fragmentos de costelas e da gastrália (BSP 1912 VIII 19) (Stromer, 1915; Smith *et al.*, 2006).

Neótipo: Esqueleto parcial de um indivíduo sub-adulto (FSAC-KK 11888), composto pelos nasais, pré-frontais, esquamosal, quadradojugal, quadrados, fragmento de dentário, dentes isolados e possível lacrimal. Além dos elementos pós cranianos: fragmentos de vértebras cervicais, dorsais, sacrais e caudais, fragmentos de costelas cervicais e dorsais e fragmentos de chêvrans. Ambos os ílios, ísquios, púbis, fêmurs, tíbias, fíbulas estão preservados, além de metacarpais e falanges (Ibrahim *et al.*, 2014).

Material craniano referido: Dois fragmentos de rostro (NHMUK PV R. 16420 e MSNM V4047) (Milner, 2003; Dal Sasso *et al.*, 2005) (figura 11).

Diagnose: Ambos os exemplares NHMUK PV R. 16420 e MSNM V4047 representam animais de grande porte, com a região do rostro extremamente alongada no sentido antero-dorsal, sobretudo a região prenarial. As narinas externas em ambos os espécimes são posteriormente localizadas no crânio e relativamente menores quando comparados com os Baryonychinae *Baryonyx* (Milner, 2003) e *Suchomimus*. Em vista ventral os pré-maxilares de NHMUK PV R. 16420 formam uma região terminal expandida, tipo de “espátula” (Milner, 2003 p.134) com sete alvéolos dentários em cada pré-maxilar.

Ocorrência: Formação Bahariya, Egito (Stromer, 1915); Zrigat, Bacia de Kem Kem, Marrocos (Ibrahim *et al.*, 2014); Taouz, Bacia de Kem Kem, Marrocos (Milner, 2003; Dal Sasso *et al.*, 2005).

Datação: Cenomaniano (Dal Sasso *et al.*, 2005).

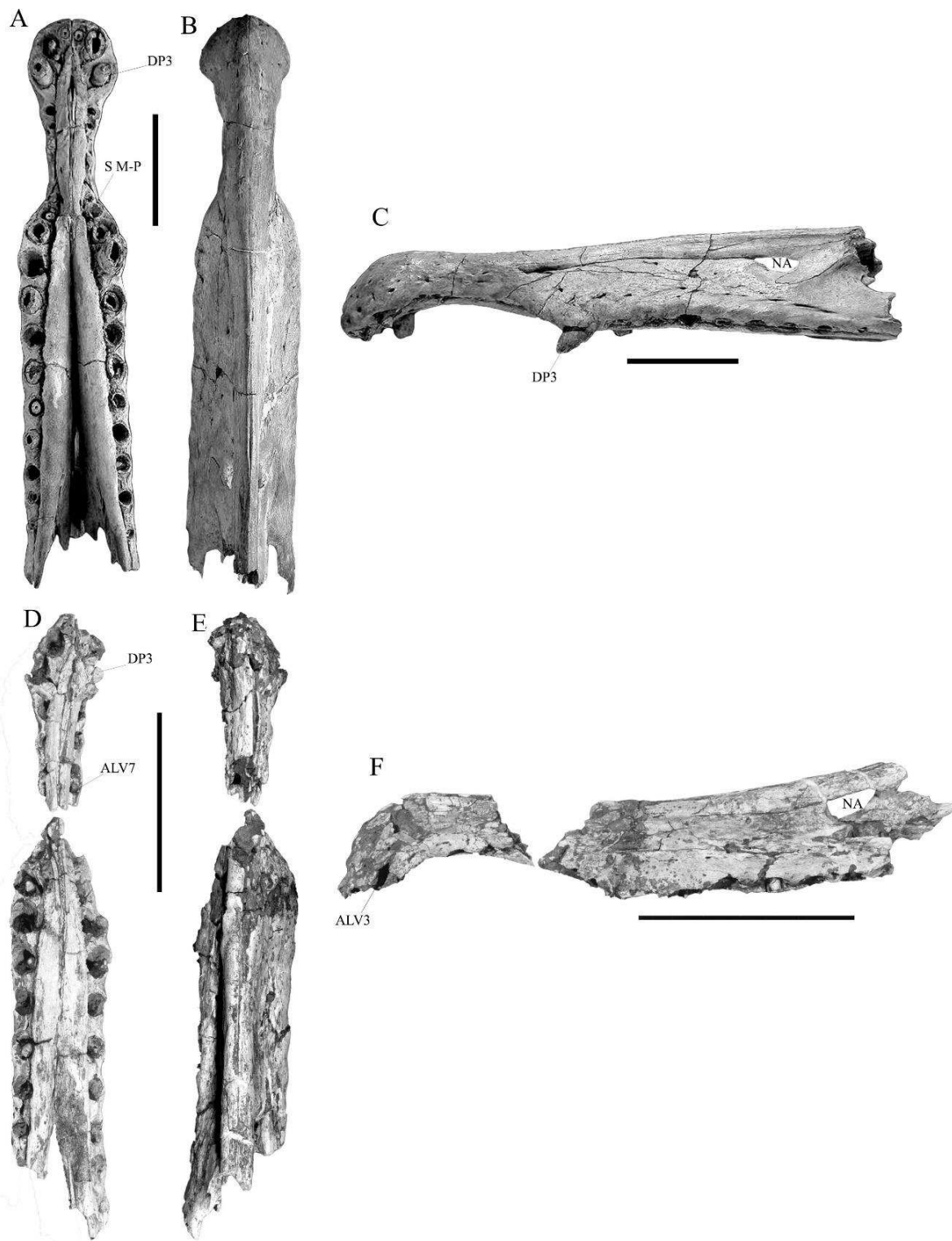


Figura 11 – MSNM V4047 e NHMUK PV R. 16420, *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus*. MSNM V4047 (A) ventral; (B) dorsal; e (C) lateral. NHMUK PV R 16420 (D) ventral; (E) dorsal; (F) lateral. Abreviações Anatômicas: ALV – alvéolo dentário, DP – dente pré-maxilar, NA – narina externa. Barra de escala = 20 cm. Imagens A, B e C extraídas de Dal Sasso *et al.* (2005); imagens D, E e F cedidas por Dr^a Ângela C. Milner.

Spinosauridae Stromer, 1915

Spinosaurinae Stromer, 1915 (*sensu* Sereno *et al.*, 1998)

Spinosaurus Stromer, 1915

Spinosaurus maroccanus Russel, 1996

Holótipo: Vértebra cervical (NMC 50791) (Russel, 1996).

Materiais referidos: Fragmento de dentário (NMC 50832; 50833; MNHN SAM 125), vértebra cervical (NMC 41768; 50790; MNHN SAM 126; 127), arco neural (NMC 50813; MNHN SAM 128), rostro contendo os pré-maxilares, maxilares e fragmento de dentário (MNHN SAM 124) (Russel, 1996; Taquet & Russel, 1998).

Diagnose: Pré-maxilar de forma “bulbosa” (Taquet & Russel, 1998), ligeiramente convexo em vista lateral, que diminui em altura posteriormente. Sete dentes pré-maxilares. Dentes com carena lisa; alvéolo pré-maxilar mais mesial, relativamente menor, alvéolos labiais agrupados em pares (Taquet & Russel, 1998) (figura 12).

Ocorrência: Tafilalt, Marrocos (Russel, 1996) e Gara Samani, Algéria (Taquet & Russel, 1998).

Datação: Albiano (Russel, 1996; Taquet & Russel, 1998).

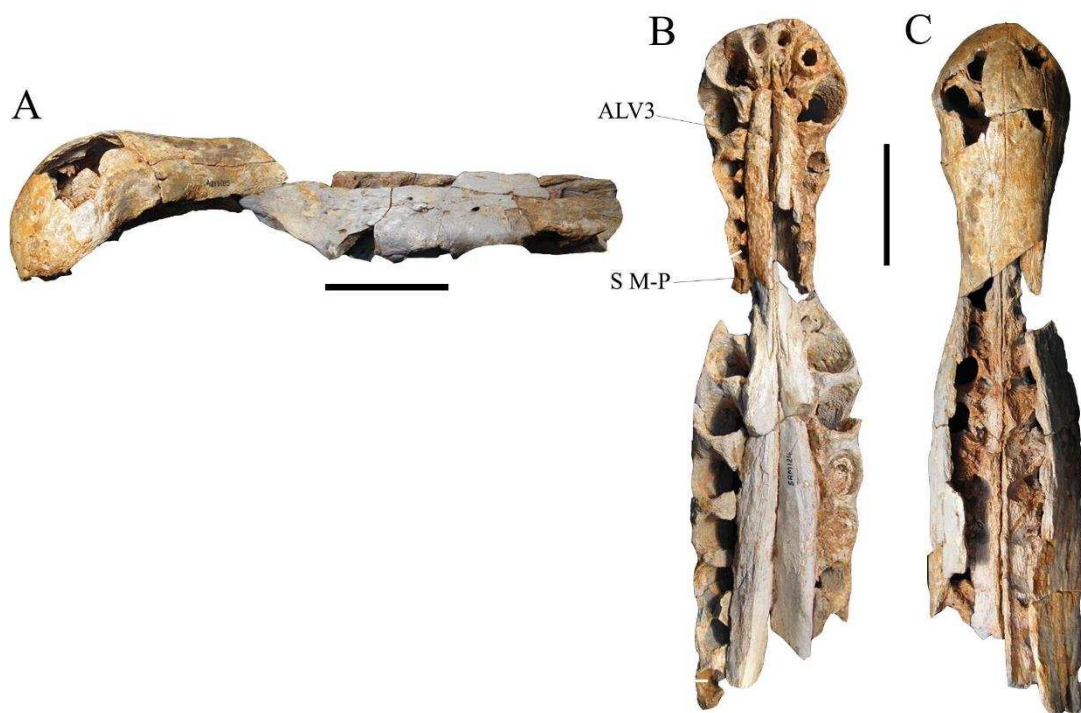


Figura 12 – MNHN SAM 124, *Spinosaurus maroccanus*. Rostro (A) lateral esquerda; (B) ventral; e (C) dorsal. Abreviações anatômicas: AVL – alvéolo dentário, S M-P – sutura maxilar/pré-maxilar. Barra de escala = 10 cm. Imagens individuais extraídas e modificadas de Hendrickx *et al.*, 2016.

Spinosauridae Stromer, 1915

Baryonychinae Charig & Milner, 1986 (*sensu* Sereno *et al.*, 1998)*Baryonyx* Charig & Milner, 1986*Baryonyx walkeri* Charig & Milner, 1986

Holótipo: Pré-maxilares articulados, região anterior da maxila esquerda, nasais articulados, lacrimal e parte de ossos adjacentes, frontais, parte da caixa craniana, occipital, dentário esquerdo, fragmentos da parte posterior da mandíbula, dentes associados à mandíbula inferior e superior e dentes isolados, axis, outras vértebras cervicais, algumas vértebras dorsais, uma vértebra caudal, costelas dorsais e cervicais, gastralia, chêvrans, ambas escápulas e coracóides, possível clavícula, ambos úmeros, falanges da mão incluindo ungueais, fragmentos do ílio, ísquio e púbis, fragmento proximal do fêmur esquerdo e extremidade distal do fêmur direito, fíbula, calcâneo direito, metatarsais, falanges e ungueais (NHMUK PV R. 9951) (Charig & Milner, 1986, 1997).

Materiais referidos: Fragmento de maxilar esquerdo (GA-2065) (Vieira & Torres, 1995); fragmento de dentário (MG324) (Buffetaut, 2007); indivíduo parcialmente preservado (ML1190) contendo: fragmento de dentário, dentes isolados, arcos neurais de vértebras dorsais, centro de vértebras caudais, fragmentos da série chevron, costelas dorsais, escápula direita e fragmentos do púbis e ílio, dois calcâneos e falanges (Mateus *et al.*, 2011).

Diagnose: Pré-maxilares expandidos, com forma de “espátula” levemente côncavo em vista lateral, sete dentes no pré-maxilar, sendo o terceiro alvéolo pré-maxilar o mais expandido, dentes com finas serrilhas (Charig & Milner, 1986, 1997) (figura 13).

Ocorrência: Weald Clay, Surrey, Inglaterra (Charig & Milner, 1986); Grupo Enciso, Província de La Rioja, Espanha (Vieira & Torres, 1995); Boca do Chapim, Portugal (Buffetaut, 2007); Praia das Aguncheiras, município de Sesimbra, Formação Papo Seco, Portugal (Mateus *et al.*, 2011).

Datação: Barremiano (Charig & Milner, 1986; Mateus *et al.*, 2011).

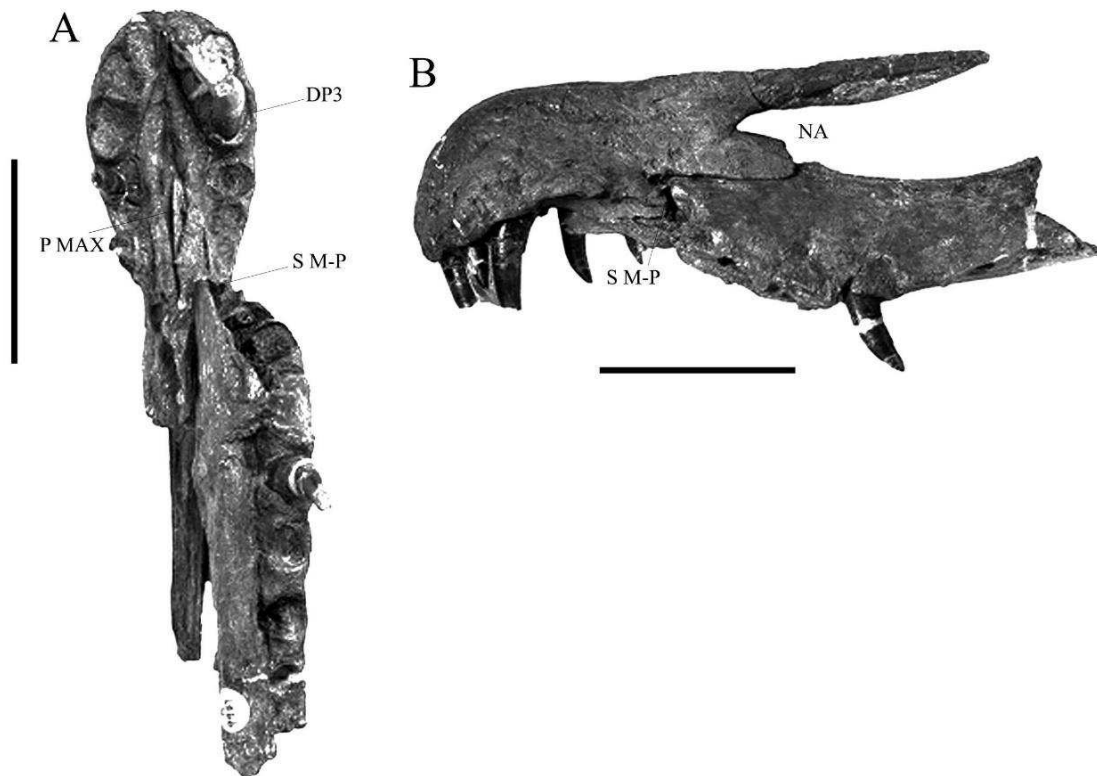


Figura 13 – NHMUK PV R. 9951, *Baryonyx walkeri* (holótipo). Rostro (A) vista ventral e (B) vista lateral. Abreviações anatômicas: DP – dente pré-maxilar, NA – narina externa, P MAX – processo maxilar, S M-P – sutura maxilar/pré-maxilar. Barra de escala = 10 cm. Imagens individuais extraídas e modificadas de Charig & Milner, 1986.

Spinosauridae Stromer, 1915

Baryonychinae Charig & Milner, 1986 (*sensu* Sereno *et al.*, 1998)

Cristatusaurus Taquet & Russel, 1998

Cristatusaurus lapparenti Taquet & Russel, 1998

Holótipo: Pré-maxilares direito e esquerdo, fragmento da maxila direita e do dentário direito (MNHN GDF 366) (Taquet & Russel, 1998) (figura 14).

Material referido: Pré-maxilares direito e esquerdo fusionados (MNHN GDF 365) (figura 14), vértebras dorsais (MNHN GDF 357-359, 361) (Taquet & Russel, 1998).

Diagnose: Pré-maxilares brevirostres, aumento da altura máxima na região posterior. Sete alvéolos nos pré-maxilares espaçados de maneira uniforme (Taquet & Russel, 1998). Expansão máxima do pré-maxilar na região do terceiro alvéolo e mínima expansão na região do sétimo alvéolo, dentes serrilhados, entre 5-6 serrilhas por milímetro (Kellner & Campos, 1996).

Ocorrência: Air Massif, Formação Elrhaz, Níger (Taquet & Russel, 1998).

Datação: Aptiano (Taquet & Russel, 1998).

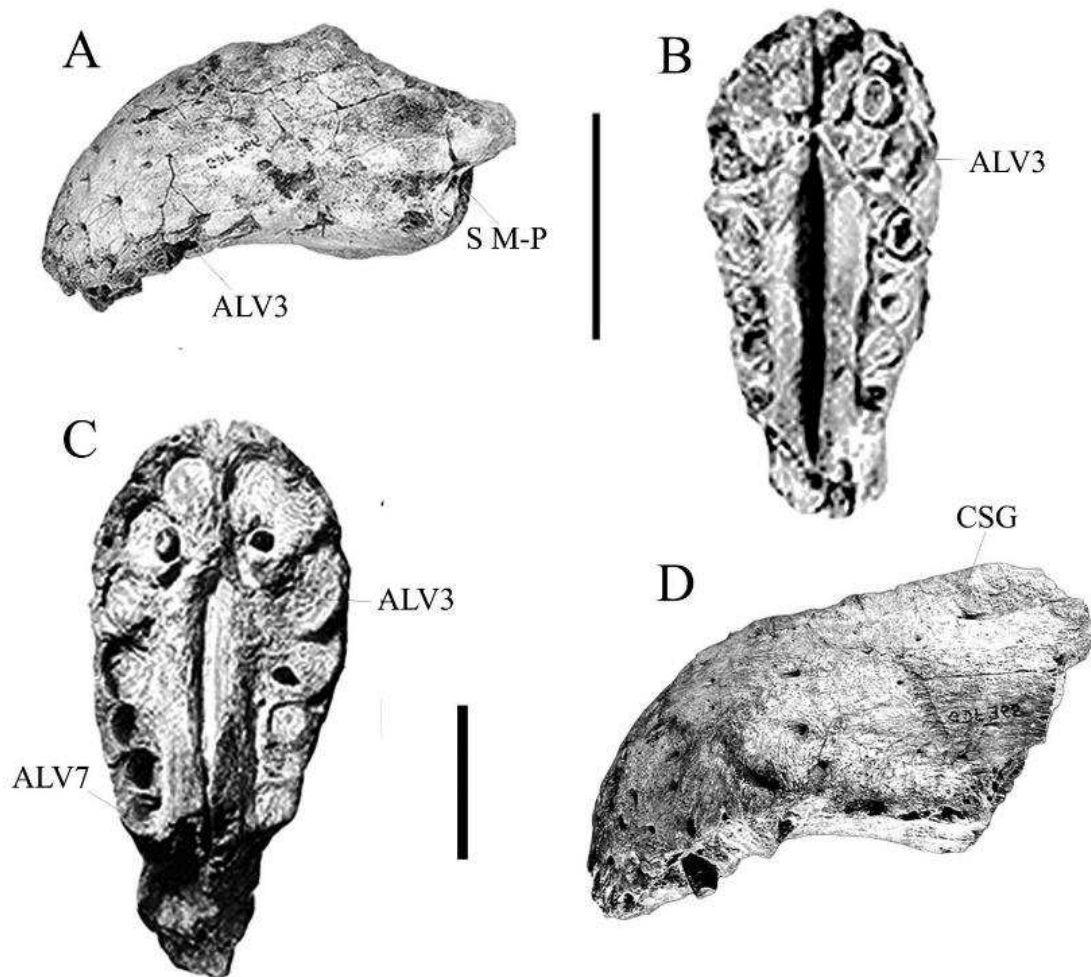


Figura 14 – MNHN GDF 366 e MNHN GDF 365, *Cristatusaurus lapparenti*. MNHN GDF366 (holótipo) (A) vista ventral e (B) vista lateral. MNHN GDF 365, *Cristatusaurus lapparenti* (C) vista ventral e (D) vista lateral. Abreviações anatômicas: ALV – alvéolo dentário, CSG – crista sagital, S M-P – sutura maxilar/pré-maxilar. Barra de escala = 5 cm. Imagens individuais extraídas e modificadas de Kellner & Campos (1996) e Hendrickx *et al.* (2016).

Spinosauridae Stromer, 1915

Baryonychinae Charig & Milner, 1986 (*sensu* Sereno *et al.*, 1998)

Suchomimus Sereno *et al.*, 1998

Suchomimus tenerensis Sereno *et al.*, 1998

Holótipo: Esqueleto parcial desarticulado (MNN GDF500).

Material referido: Rostro articulado (MNN GDF501), quadrado direito (MNN GDF502), fragmentos de dentário (MNN GDF503, 504, 505), vértebras cervicais (MNN

GDF506, 507), dorsal (MNN GDF508) e caudais (MNN GDF510, 511), além de dentes e ossos adicionais desarticulados (Sereno *et al.*, 1998). Vértex pré-sacrais, fúrcula, gastrália, costelas, cinturas e membros (MNN GDF513) (Lipkin *et al.*, 2007).

Diagnose: Pré-maxilares contendo sete alvéolos dentários, narinas externas posicionadas posteriormente ao pré-maxilar, coroa dos dentes conidontes, processo antero-medial da maxila que culmina anteriormente na sutura intra-pré-maxilares (Sereno *et al.*, 1998) (figura 15).

Ocorrência: Deserto de Ténéré, Formação Elrhaz, Níger (Sereno *et al.*, 1998).

Datação: Aptiano (Sereno *et al.*, 1998).

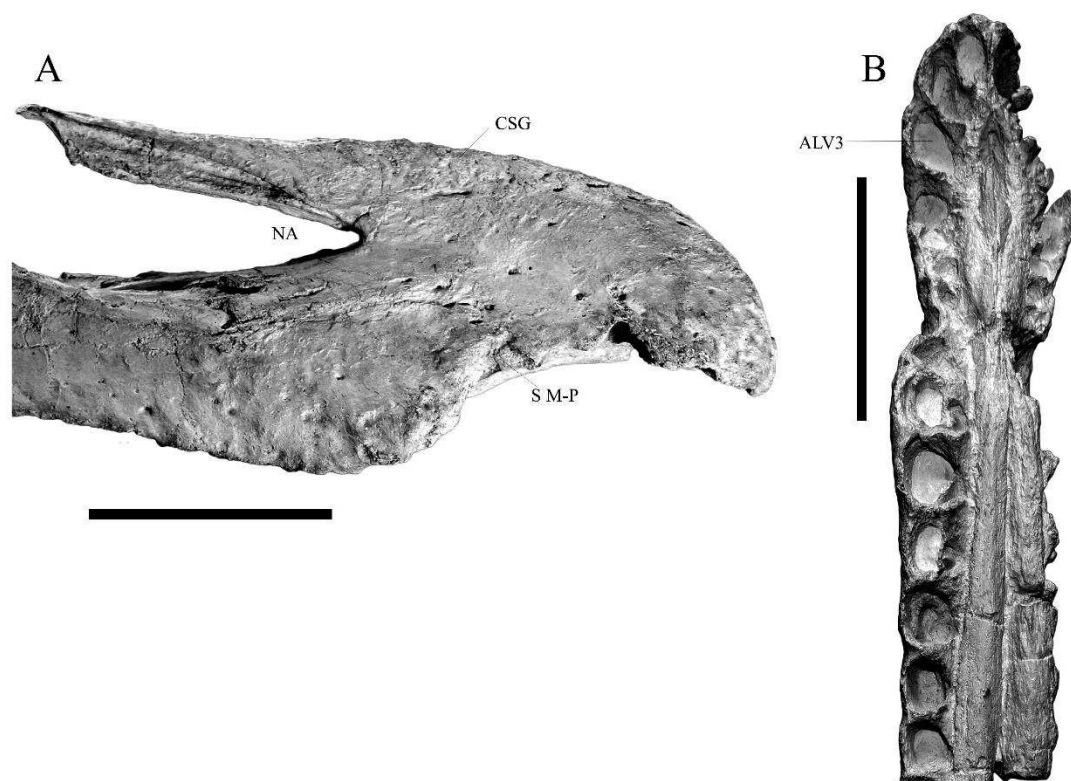


Figura 15 – MN 6675 – V, réplica do espécime MNN GDF501, *Suchomimus tenerensis*. Rostro (A) vista lateral e (B) vista ventral. Abreviações anatômicas: ALV – alvéolo dentário, CSG – crista sagital, NA – narina externa, S M-P – sutura maxilar/pré-maxilar. Barra de escala = 10 cm.

4.2 Estatística exploratória

4.2.1 Vista ventral (CD-ventral-1)

A análise de componentes principais do primeiro conjunto de dados (CD-ventral-1) reteve 89,67% da variância nos três maiores CPs. Os demais CPs foram desconsiderados, estando muito abaixo do previsto pelo modelo de *broken stick* (apêndice 1). Os escores de cada indivíduo nos três primeiros CPs são apresentados no apêndice 2.

O CP1 (51,62%, figura 16) descreve principalmente variações da morfologia dos pré-maxilares relacionadas: (1) à sutura entre maxilar e pré-maxilar na borda externa do rosto; (2) ao posicionamento da extremidade labial do alvéolo pré-maxilar 3; e (3) à posição dos alvéolos pré-maxilares 4 e 5. As variações morfológicas sumarizadas pelo CP2 (20,97%, figura 16) refletem alterações: (1) no posicionamento da extremidade distal da sutura intra pré-maxilares; (2) extremidade médio-distal do palato secundário na região do contato intra pré-maxilares; (3) posição e forma do palato secundário, sobretudo em relação à região anterior desta estrutura; e (4) posicionamento dos alvéolos 4 e 5 e na extremidade labial do alvéolo pré-maxilar 3. O CP3 (17,08%, figura 16), sumariza alterações morfológicas concentradas: (1) na extremidade médio-distal do palato secundário no contato intra pré-maxilares, (2) na extremidade labial do alvéolo pré-maxilar 3 e também (3) no posicionamento do alvéolo pré-maxilar 5.

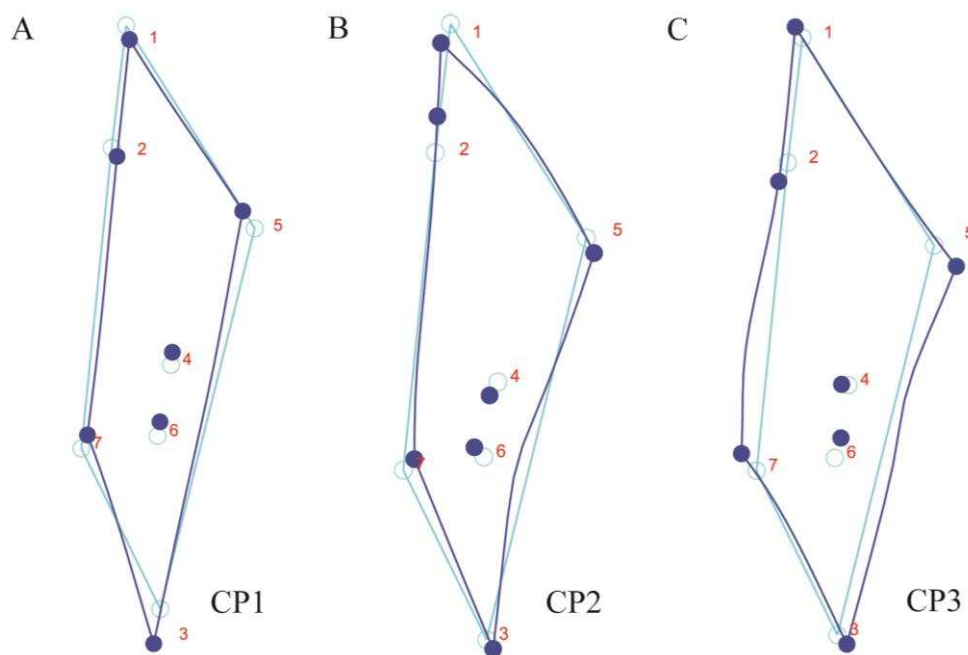


Figura 16 – Configurações hipotéticas dos três primeiros componentes principais da vista ventral (CD-ventral-1) resumindo as principais variações da morfologia em cada eixo contra a média. Linhas escuras representam as variações ao longo de cada eixo e as linhas claras à configuração média da amostra: (A) CP1 (51,62%); (B) CP2 (20,97%); e (C) CP3 (17,08%).

Na projeção dos indivíduos no morfoespaço de maior variância (CP1 vs. CP2 = 73,6%, figura 17), espécies de Spinosaurinae, incluindo os gêneros *Angaturama*, *Spinosaurus* e *Oxalaia*, são projetados nos valores de escores negativos para o CP1. As espécies de Baryonychinae, incluindo os gêneros *Baryonyx*, *Cristatusaurus* e *Suchomimus*, são projetadas nos escores positivos do CP1. Tanto Spinosaurinae como Baryonychinae apresentam escores negativos e positivos no CP2 (figura 17).

A projeção dos indivíduos no morfoespaço reflete as principais características morfológicas usadas para diferir os morfótipos básicos dos pré-maxilares de cada subgrupo: Spinosaurinae e Baryonychinae. A configuração geral dos pré-maxilares na vista ventral, em membros de Spinosaurinae, é mais afilada na região posterior, com o posicionamento do contato entre maxilar e pré-maxilar na porção mais posterior do crânio, e mais comprimido latero-medialmente na altura dos alvéolos pré-maxilares 4 e 5. Os três exemplares com pré-maxilares mais alongados são *Angaturama limai* GP-2T/5, *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V 4047 e *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124. Os demais Spinosaurinae, *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* NMHUK PV R. 16420 e *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V retêm escores negativos baixos no CP1, apresentando, portanto, uma configuração parecida com à média (figura 17). Nestes dois espécimes, os pré-maxilares são menos expandidos posteriormente do que nos demais Spinosaurinae,

no entanto, mais alongados do que a condição observada na configuração dos pré-maxilares de Baryonychinae.

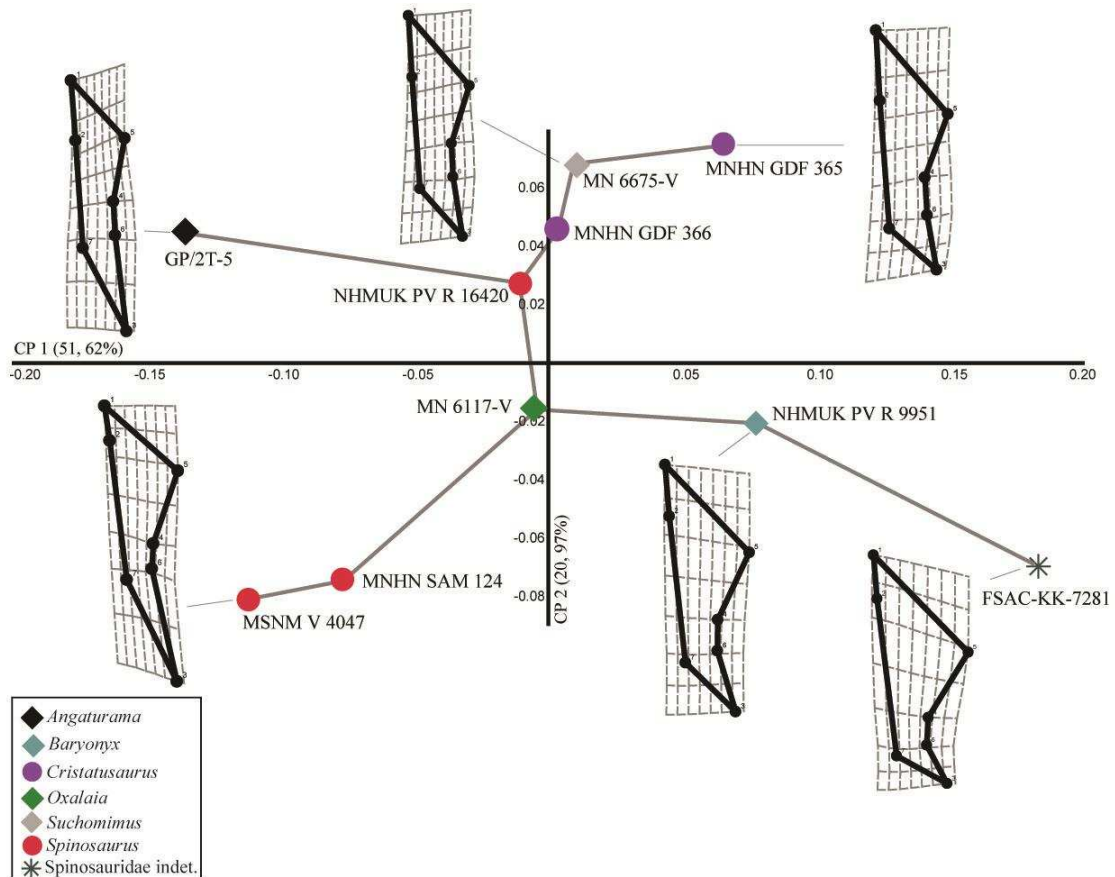


Figura 17 - Projeção dos indivíduos no morfoespaço representado pelos componentes principais CP1 e CP2 (72,59 %). Grades de deformações com a configuração dos pré-maxilares dos indivíduos são indicados. Sub-famílias: Spinosaurinae – *Angaturama*, *Oxalaia* e *Spinosaurus*; e Baryonychinae – *Baryonyx*, *Cristatusaurus* e *Suchomimus*.

As espécies de Baryonychinae, de maneira geral, apresentam escores positivos de CP1 que estão associados à pré-maxilares mais expandidos no eixo médio-lateral, porém, menos expandidos no eixo antero-posterior. A extremidade labial do alvéolo pré-maxilar 3 posiciona-se mais lateral, bem como a posição da sutura entre o maxilar e pré-maxilar encontra-se situada em uma posição mais anterior no rosto. O ponto de maior expansão do pré-maxilar é percebido na borda distal do alvéolo pré-maxilar 3, sendo que esta expansão reflete na forma e expansão da estrutura interna do palato secundário. O indivíduo juvenil de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366 e *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V, possuem valores de escores de CP1 muito próximos, sendo estes dois exemplares distribuídos mais próximos entre si do que entre quaisquer indivíduos no

morfoespaço de CD-Ventral-1 (figura 17). *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366 e *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V possuem a extremidade labial do alvéolo do pré-maxilar 3 menos expandida lateralmente se comparado com a forma “adulta” de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365 e *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R. 9951.

O único exemplar incluso na amostra CD-Ventral-1 que não possui sua identidade taxonômica e, portanto, suas relações filogenéticas estabelecidas, é o Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281. Este indivíduo, descrito recentemente (veja Lakin & Longrich, 2019), apresenta valores de escores extremamente positivos no CP1 (figura 17), sendo que tais valores refletem principalmente no posicionamento da extremidade labial do alvéolo pré-maxilar 3, o qual em Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281, além de ser posicionado mais lateralmente do que em demais indivíduos, é sutilmente posicionado mais posteriormente no pré-maxilar. No exemplar de Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281, a região de sutura entre maxilar e pré-maxilar encontra-se em uma posição mais anterior do rosto, sendo a configuração geral do exemplar mais relacionada aos Baryonychinae do que aos Spinosaurinae.

Em relação ao CP2 (21,08%), os principais espécimes que apresentaram valores negativos neste eixo foram: Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281, *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R 9951, *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V, *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V 4047 e *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 (figura 17). A configuração geral que pode ser atribuída aos escores negativos de CP2 é de pré-maxilares mais expandidos no sentido antero-posterior, apresentando a região anterior do palato secundário mais expandida e variações na posição do alvéolo pré-maxilar 5, que migra para uma posição mais medial ao longo do eixo, bem como, a extremidade médio-distal do palato secundário no contato intra pré-maxilares, que se torna mais anterior no rosto. Os espécimes que se posicionam positivamente no eixo de CP2 são: *Angaturama limai* GP-2T/5, *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* NHMUK PV R 16420, *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365 e MNHN GDF 366, e *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V (figura 17), sendo que todos estes indivíduos refletem variações morfológicas contrárias ao extremo negativo do eixo CP2, mas também explica alterações do posicionamento do alvéolo pré-maxilar 4.

Quando confrontado CP1 vs. CP3 (69,13%) (figura 18), se mantém a distinção entre espécies de Spinosaurinae e Baryonychinae, sem ocorrer sobreposição dos subgrupos ou entre indivíduos, indicado pelo CP1. De fato, o que se observa é uma estruturação dos indivíduos mais coerente com sua filogenia. As principais variações da

morfologia que podem ser observadas ao longo do eixo CP3 (16,75%) são relacionadas com a largura máxima da região distal do pré-maxilar e com o posicionamento do alvéolo pré-maxilar 4 (figura 18).

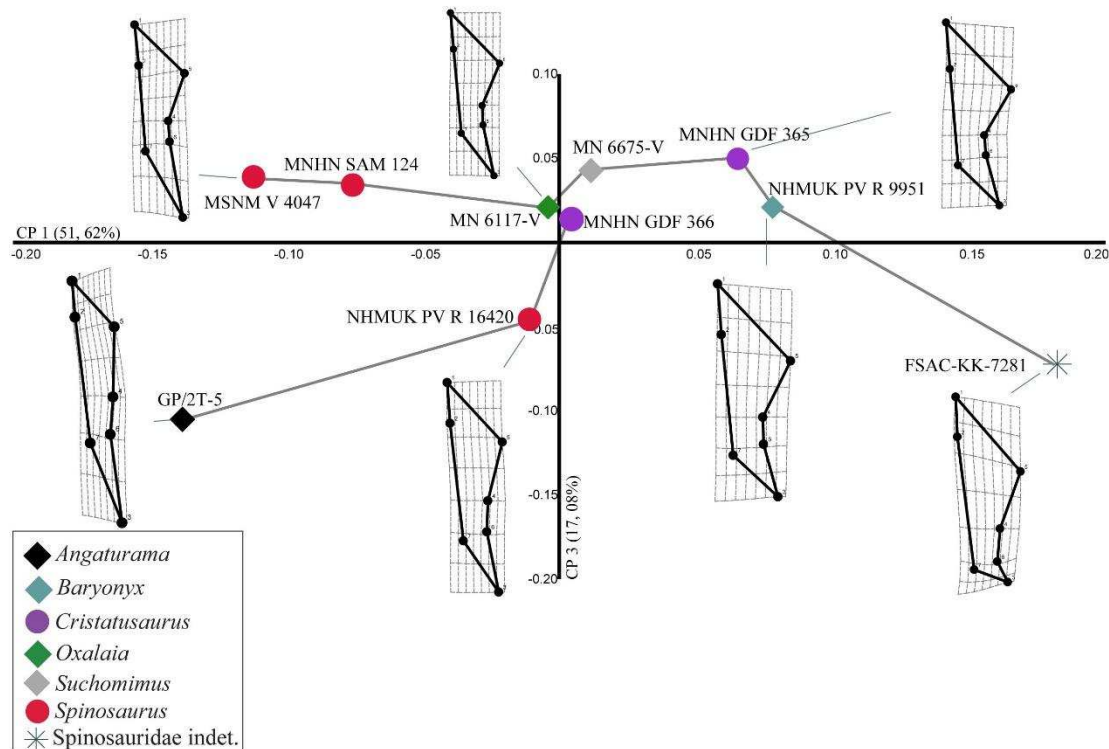


Figura 18 - Projeção dos indivíduos no morfoespaço representado pelos componentes principais CP1 e CP3 (69,13%). Grades de deformações com a configuração dos pré-maxilares dos indivíduos são indicados. Sub-famílias: Spinosaurinae – *Angaturama*, *Oxalaia* e *Spinosaurus*; e Baryonychinae – *Baryonyx*, *Cristatusaurus* e *Suchomimus*.

Indivíduos de Baryonychinae se posicionaram positivamente no eixo de CP3. Os Spinosaurinae, *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V404, *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124, e *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V apresentam escores positivos para este eixo, enquanto, os indivíduos de *Angaturama limai* GP-2T/5 e *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* NHMUK PV R16420 retêm valores negativos que refletem a morfologia dos pré-maxilares consideravelmente mais afilados latero-medialmente. O espécime de Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281 também apresenta valores de escores negativos para CP3 (figura 18). Enquanto *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V e *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366 retêm escores similares no eixo do CP3, grande parte devido a parte médio-distal do palato secundário posicionado em ambos exemplares em uma região mais proximal no rosto, quando comparado com exemplares de *Spinosaurus* (MSNM V4047; MNHN SAM 124 e NHMUK PV R. 16420).

4.2.2 Vista ventral (CD-ventral-2)

A análise de componentes principais do segundo conjunto de dados (CD-ventral-2) reteve 81,13% da variância nos três maiores CPs. Os demais CPs foram desconsiderados, estando muito abaixo do previsto pelo modelo de *broken stick* (apêndice 3). Os escores de cada indivíduo nos três primeiros CPs são apresentados no apêndice 4.

O CP1 (49,94%, figura 19) descreve principalmente variações da morfologia dos pré-maxilares relacionadas: (1) à sutura entre maxilar e pré-maxilar na borda do rostró; (2) largura máxima do pré-maxilar; (3) variações no tamanho e posicionamento dos alvéolos pré-maxilares 3, 4, 5 e 6; e (4) contato medial na abertura distal interna do palato secundário. As variações morfológicas sumarizadas pelo CP2 (16,40%, figura 19) refletem alterações: (1) nos alvéolos 2, 3 e 4; e (2) expansão máxima lateral do pré-maxilar, na borda externa do rostró e na extremidade médio-distal do palato secundário no contato intra pré-maxilares. O CP3 (14,80%, figura 19), sumariza alterações morfológicas concentradas: (1) na sutura pré-maxilar/maxilar; (2) expansão máxima lateral do palato secundário na superfície interna do rostró; (3) posição do alvéolo pré-maxilar 1, 2 e 4;

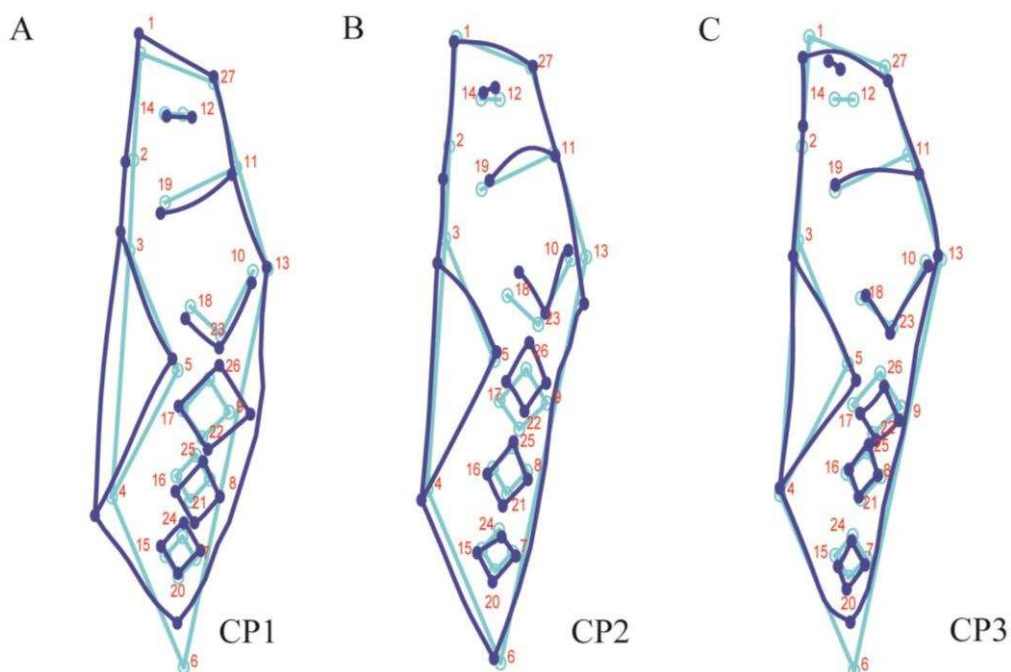


Figura 19 - Configurações hipotéticas dos três primeiros componentes principais da vista ventral (CD-ventral-2) sumarizando as principais variações da morfologia em cada eixo contra a média. Linhas escuras representam as variações ao longo de cada eixo e as linhas claras à configuração média da amostra: (A) CP1 (49,94%); (B) CP2 (16,40%); e (C) CP3 (14,79%).

Na projeção de maior variância de CD-ventral-2 (CP1 vs. CP2 = 66,34%, figura 20), a distribuição dos indivíduos no morfoespaço não ocorre sobreposição de indivíduos, ou mesmo dos subgrupos taxonômicos. Na realidade, o que pode ser observado nesse morfoespaço é que a distribuição é mais congruente com as sub-famílias do que o observado na análise com o primeiro conjunto de dados em vista ventral (CD-ventral-1). De forma geral, no morfoespaço, indivíduos do clado Baryonychinae retêm escores de CP1 negativos, enquanto as espécies de Spinosaurinae retêm escores positivos para o mesmo componente (figura 20). No eixo de CP2, o Baryonychinae *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366 e o Spinosaurinae *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V posicionam positivamente. Demais indivíduos retêm escores negativos de CP2.

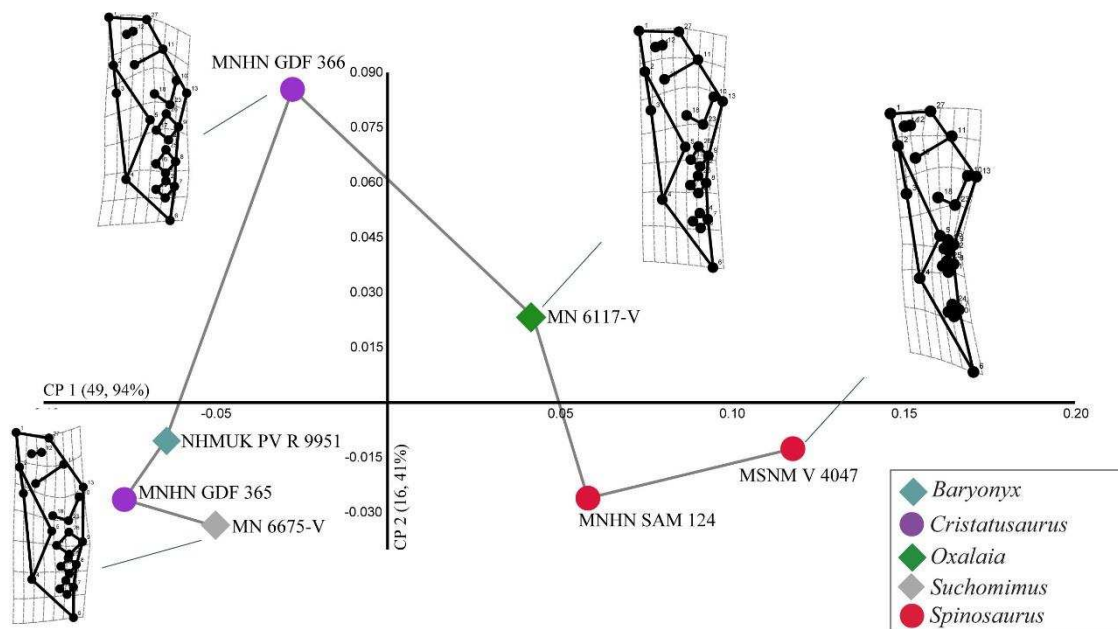


Figura 20 - Projeção dos indivíduos no morfoespaço representado pelos componentes principais CP1 e CP2 (66,34%). Grades de deformações com a configuração dos pré-maxilares dos indivíduos são indicados. Sub-famílias: Spinosaurinae – *Oxalaia* e *Spinosaurus*; e Baryonychinae – *Baryonyx*, *Cristatusaurus* e *Suchomimus*.

A configuração dos pré-maxilares na vista ventral em Spinosaurinae consiste em pré-maxilares afilados posteriormente, com a posição da sutura pré-maxilar/maxilar posicionada mais posteriormente no rostró (sumarizado de forma geral nas análises do CD-ventral-1). Os exemplares de *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V 4047, *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 e também *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V refletem esta condição. Indivíduos com escores mais positivos de CP1 possuem os

alvéolos pré-maxilares 1, 4, 5 e 6 relativamente menores quando comparados aos alvéolos de indivíduos que retêm escores negativos. Destaca-se os diastemas presentes entre os dentes pré-maxilares 3 e 4, e entre os dentes pré-maxilares 5 e 6 em indivíduos com escores positivos. Ainda pode ser observado que a constrição máxima do pré-maxilar em indivíduos que retêm escores positivos é concentrada na mesma posição do alvéolo pré-maxilar 4. O exemplar *Spinosaurus* cf. *Sp aegyptiacus* MSNM V 4047 retém escores mais positivos para o CP1, sendo o pré-maxilar que reflete melhor as condições supracitadas de diastemas bem espaçadas e de alvéolos pré-maxilares 1, 4, 5 e 6 relativamente menores. O indivíduo de *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 é o segundo mais positivamente posicionado no CP1, seguido de *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V (figura 20).

Baryonychinae apresentam escores negativos de CP1, *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365 é o exemplar que apresenta os escores mais negativos. As principais variações da morfologia que podem ser observadas são de pré-maxilares que possuem seu comprimento antero-posterior reduzido, com a região de sutura pré-maxilar/maxilar, posicionado mais anteriormente no rosto, quando comparado com espécies de Spinosaurinae. Os diastemas presentes entre os alvéolos pré-maxilares 3 e 4 e entre os alvéolos 5 e 6 em Spinosaurinae não estão presentes em Baryonychinae, o que se observa na realidade é que alvéolos pré-maxilares 1, 3 e 4 possuem seu tamanho relativo maior em Baryonychinae espaçados uniformemente no rosto. O palato secundário é uma estrutura mais expandida lateralmente, característica visível principalmente nos exemplares *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R 9951, *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365 e MNHN GDF 366, e *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V.

No eixo do CP2 (16,43%), grande parte da variação morfológica pode ser explicada por alterações presentes no ponto de maior expansão lateral do pré-maxilar e da região anterior do palato secundário. Valores negativos de CP2 podem ser associados à pré-maxilares que apresentam seu ponto de maior expansão lateral posicionado mais anteriormente no rosto. Grande parte dos exemplares retém escores negativos no eixo de CP2, e são eles: *Spinosaurus* cf. *Sp aegyptiacus* MSNM V 4047, *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124, *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V, *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R 9951, e *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365. Os indivíduos que retêm valores positivos para o CP2 são *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V e *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366, sendo que a morfologia em escores positivos

do eixo CP2 refletem também variações na expansão mesial e distal dos alvéolos pré-maxilares 3, 4 e 5.

Na projeção dos indivíduos no morfoespaço, quando confrontado o CP1 vs. CP3 (64,73%) (figura 21), a distinção entre Spinosaurinae e Baryonychinae se mantém. Os exemplares que retêm escores positivos de CP3 são: *Spinosaurus* cf. *Sp aegyptiacus* MSNM V 4047, *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365 e MNHN GDF 366, e *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V e refletem pré-maxilares em que o alvéolo 1 se posiciona mais posteriormente no rosto, bem como o alvéolo pré-maxilar 6 mais anteriormente posicionado. Escores positivos de CP3 são retidos por: *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124, *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V e *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R 9951, refletindo o posicionamento do alvéolo pré-maxilar 1 em uma região mais anterior do rosto, bem como uma maior aproximação entre a sutura do maxilar/pré-maxilar com a posição do alvéolo pré-maxilar 6 (figura 21).

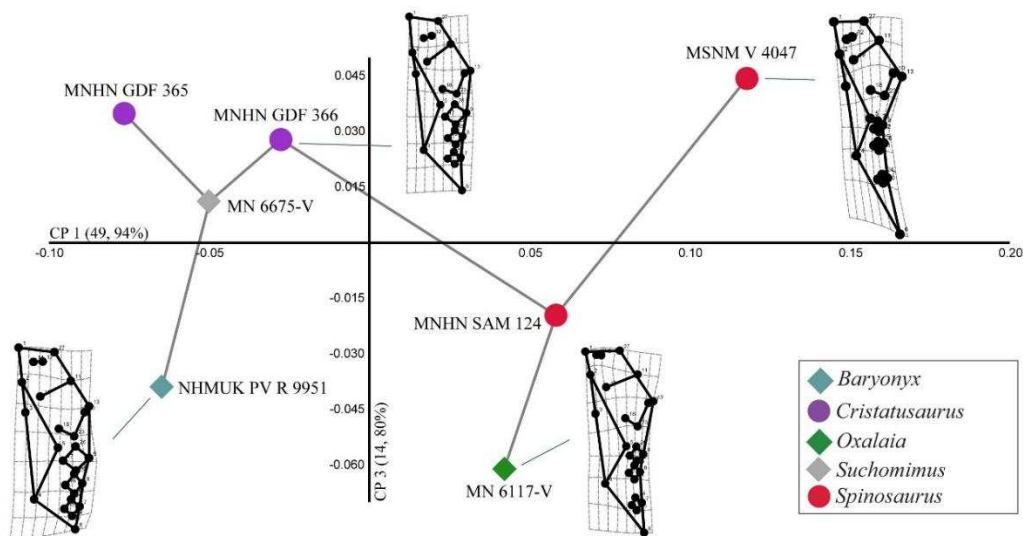


Figura 21 - Projeção dos indivíduos no morfoespaço representado pelos componentes principais CP1 e CP3 (64,74%). Grades de deformações com a configuração dos pré-maxilares dos indivíduos são indicados. Sub-famílias: Spinosaurinae – *Oxalaia* e *Spinosaurus*; e Baryonychinae – *Baryonyx*, *Cristatusaurus* e *Suchomimus*.

4.2.3 Vista lateral

A análise de componentes principais em vista lateral reteve 82,39% da variância nos três maiores CPs. Os demais CPs foram desconsiderados, estando muito abaixo do previsto pelo modelo de *broken stick* (apêndice 5). Os escores de cada indivíduo nos três primeiros CPs são apresentados no apêndice 6.

O CP1 (55,59 %) explica variações na morfologia relacionadas: (1) à altura máxima do rosto; (2) ao contato posterior entre pré-maxilar e maxilar; e (3) à posição da borda ventral do rosto. O CP2 (16,26%) explica alterações: (1) na região antero-ventral do rosto; (2) no posicionamento da borda ventral; e (3) na posição da região mesial do alvéolo pré-maxilar 3. O CP3 (10,54%) sumariza variações presentes na região mais anterior do rosto e também na forma da borda ventral.

Na projeção dos indivíduos no morfoespaço de maior variância (CP1 vs. CP2 = 72,85%, figura 22), os indivíduos de *Spinosaurus* NHMUK PV R 16420, MSNM V 4047 e MNHN SAM 124 posicionam-se negativamente no eixo do CP1, refletindo o morfótipo dos pré-maxilares de Spinosaurinae mais alongados antero-dorsalmente, com a região de sutura médio-posterior do pré-maxilar/maxilar posicionada posteriormente, rosto relativamente mais achatado dorso-ventralmente e região anterior do rosto em uma posição mais ventral. O indivíduo de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366 foi o único indivíduo do clado Baryonychinae a reter escores negativos de CP1. O Spinosaurinae *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V apresenta escores negativos, no entanto, próximos a média geral da amostra no CP1. A distribuição de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366 e *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V refletem a posição do contato posterior do pré-maxilar/maxilar, que nestes exemplares situa-se em uma região médio-posterior. Em *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366, esta característica pode representar um reflexo da ontogenia do indivíduo, considerando representar um animal imaturo, já em *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V, o local exato de sutura maxilar/pré-maxilar neste exemplar pode ser interpretado de forma ambígua. Demais Baryonychinae *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365, *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R 9951, *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V e o indivíduo de Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281, retêm escores positivos de CP1, refletindo configurações de pré-maxilares com a condição mais “brevirostre” e mais alongados dorso-ventralmente, consequência da crista sagital presente em membros de Baryonychinae, que também apresentam a região mais distal do rosto posicionada mais dorsalmente, se comparado com *Spinosaurus* NHMUK PV R 16420, MSNM V 4047 e MNHN SAM 124. Os únicos indivíduos que apresentaram escores positivos de CP2 (22,42%) foram *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366, *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R 9951 e *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V, sendo que escores positivos de CP2 estão associados a pré-maxilares com o contato posterior do pré-maxilar com o maxilar mais medialmente localizado, bem como, a superfície do alvéolo do pré-maxilar 3 mais ventralmente localizado. Além de refletir configurações de pré-

maxilares mais longirostres, com a posição anterior do rostró em uma posição mais ventral, além de pré-maxilares mais achatados dorso-ventralmente, quando comparados com Baryonychinae, que retêm escores positivos de CP1.

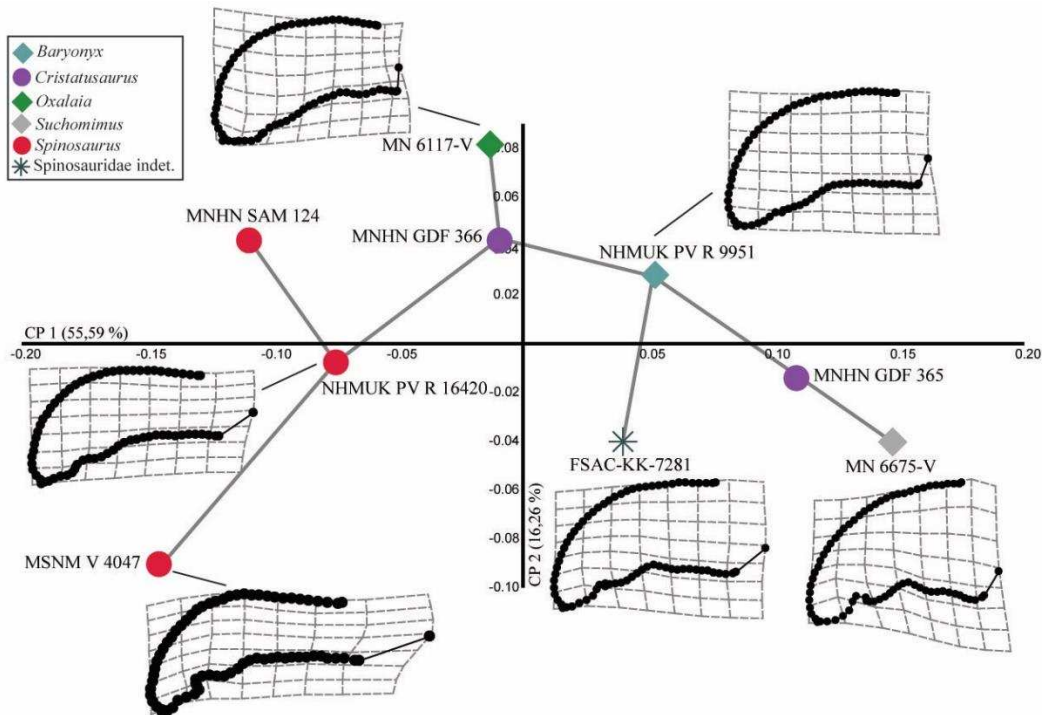


Figura 22 - Projeção dos indivíduos no morfoespaço representado pelos componentes principais CP1 e CP2 (72,17%). Grades de deformações com a configuração dos pré-maxilares dos indivíduos são indicados. Sub-famílias: Spinosaurinae – *Oxalaia* e *Spinosaurus*; e Baryonychinae – *Baryonyx*, *Cristatusaurus* e *Suchomimus*.

Os exemplares de *Spinosaurus* MNHN SAM 124, MSNM V4047 e NHMUK PV R 16420 ocupam maior área no morfoespaço nesta análise (figura 22), isto se dá principalmente devido a configuração da superfície dorsal e anterior dos pré-maxilares mais achatadas dorso-ventralmente em *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V4047, tornando-se gradualmente menos constrita em *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* NHMUK PV R 16420 e *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124. Novamente os exemplares de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366 e *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V se posicionaram mais próximos à média geral da amostra; e com a geometria geral individual mais próximas entre si do que com quaisquer indivíduos da análise em vista lateral (figura 22).

Valores positivos extremos de CP1 são retidos por *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V seguido de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366, sendo que estes dois exemplares refletem configurações de pré-maxilares mais brevírostrés, mais expandidos

Sub-famílias: Spinosaurinae – *Oxalaia* e *Spinosaurus*; e Baryonychinae – *Baryonyx*, *Cristatusaurus* e *Suchomimus*.

4.3 Análises de deformações

4.3.1 Vista ventral (CD-ventral-1)

Comparações pareadas entre as diferentes configurações de cada exemplar do conjunto de dados em vista ventral CD-ventral-1 foram realizadas, obtendo-se a distância de *Procrustes* (dP) e Energia de Deformação (ED) de cada exemplar contra uma configuração de referência. As comparações se baseiam nas duas métricas (dP e ED), sendo que quanto menor a dP e ED, mais próxima é geometria do par de configurações comparadas. As dPs de cada indivíduo são apresentadas no apêndice 7 e as ED no apêndice 8. Além da comparação par a par entre indivíduos, foram efetuadas comparações de cada configuração contra a configuração média. Neste caso, os maiores valores de dP e ED representam indivíduos mais diferentes da configuração média.

Nas comparações par-a-par, o indivíduo com a configuração mais próxima à média geral da amostra (figura 24 A) é de *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V [dP=0,03874] (figura 24 B) seguido de *Cristatusaurus laparentti* MNHN GDF 366 [dP=0,05844] (figura 24 C) e, portanto, apresentam menores distorções na grade. No extremo oposto, o exemplar com a maior dP da média geométrica foi Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281 [dP=0,21038] (figura 24 K) seguido de *Angaturama limai* GP-2T/5 [dP=0,18151] (figura 24 J), conseqüentemente sendo as configurações que mais distorcem as grades. As configurações de cada um dos demais espécimes estudados em comparação com a média geométrica são apresentados na figura 24.

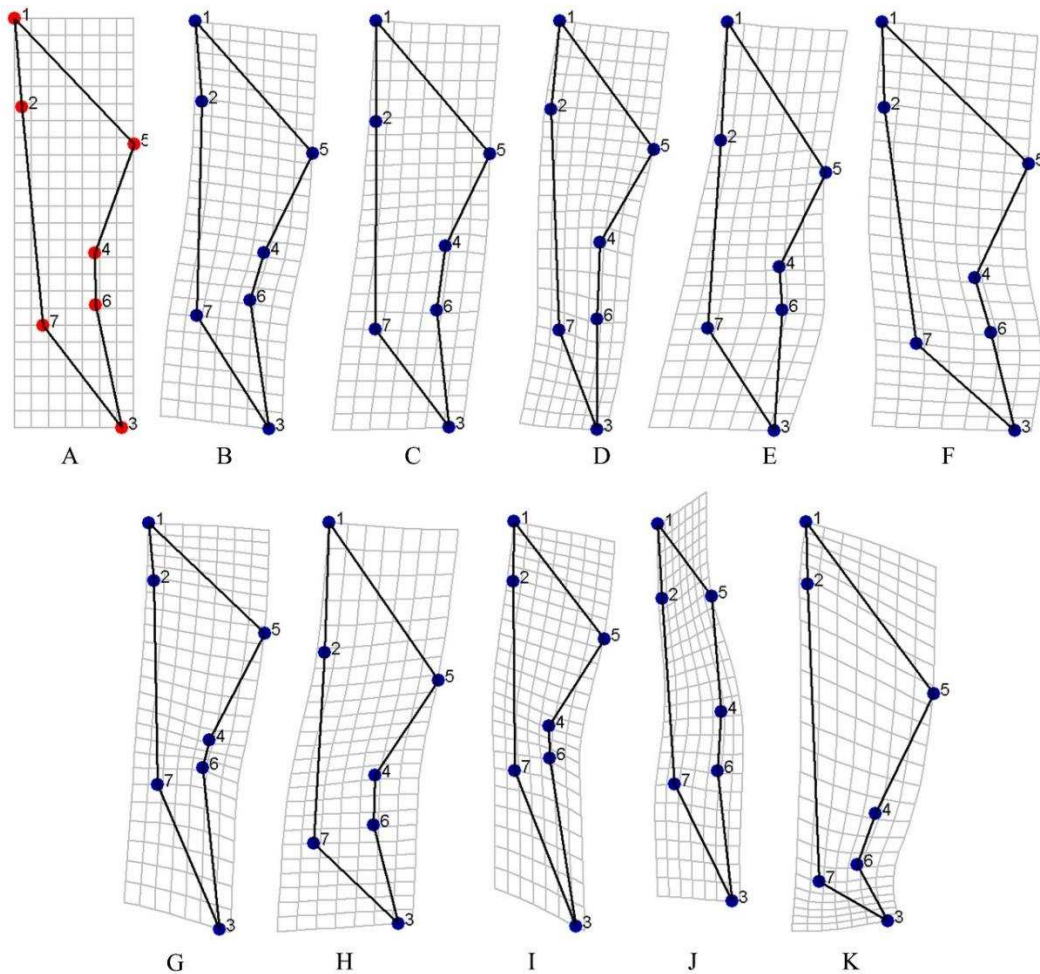


Figura 24 – Grades de deformações comparando a configuração da média geométrica da amostra (CD-ventral-1), com a configuração de cada indivíduo. (A) configuração média; (B) *O. quilombensis* (MN 6117-V) [dP=0,03874]; (C) *C. lapparenti* (MNHN GDF 366) [dP=0,05844]; (D) *Sp. cf. Sp. aegyptiacus* (NHMUK PV R 16420) [dP=0,08240]; (E) *Su. tenerensis* (MN 6675-V) [dP=0,08935]; (F) *B. walkeri* (NHMUK PV R 9951) [dP=0,09534]; (G) *Sp. cf. Sp. aegyptiacus* (MSNM V4047) [dP=0,11650]; (H) *C. lapparenti* (MNHN GDF 365) [dP=0,12071]; (I) *Sp. maroccanus* (MNHN SAM 124) [dP=0,14918]; (J) *A. limai* (GP-2T/5) [dP=0,18151]; e (K) Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281) [dP=0,21038].

Nas comparações pareadas entre indivíduos, a menor dP obtida foi entre os exemplares de *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V (figura 25 A) e *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366 (figura 25 B) [dP=0,06690], seguidos de *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V e *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366 [dP=0,07088]. A terceira menor dP da amostra foi obtida entre os exemplares congêneros *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 e *Spinosaurus cf. Sp. aegyptiacus* MSNM V4047 [dP=0,07733].

Já os maiores valores de dP foram observados entre *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 (figura 25 C) e Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281 (figura 25 D) [dP=0,31860], seguidos de *Spinosaurus cf. Sp. aegyptiacus* MSNM V4047 e

Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281 [dP=0,28347], indicando o distanciamento da geometria dos pré-maxilares de *Spinosaurus* e o indivíduo juvenil de Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281. A terceira maior dP da amostra foi obtida entre *Angaturama limai* GP-2T/5 e *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R. 9951 [dP=0,26189].

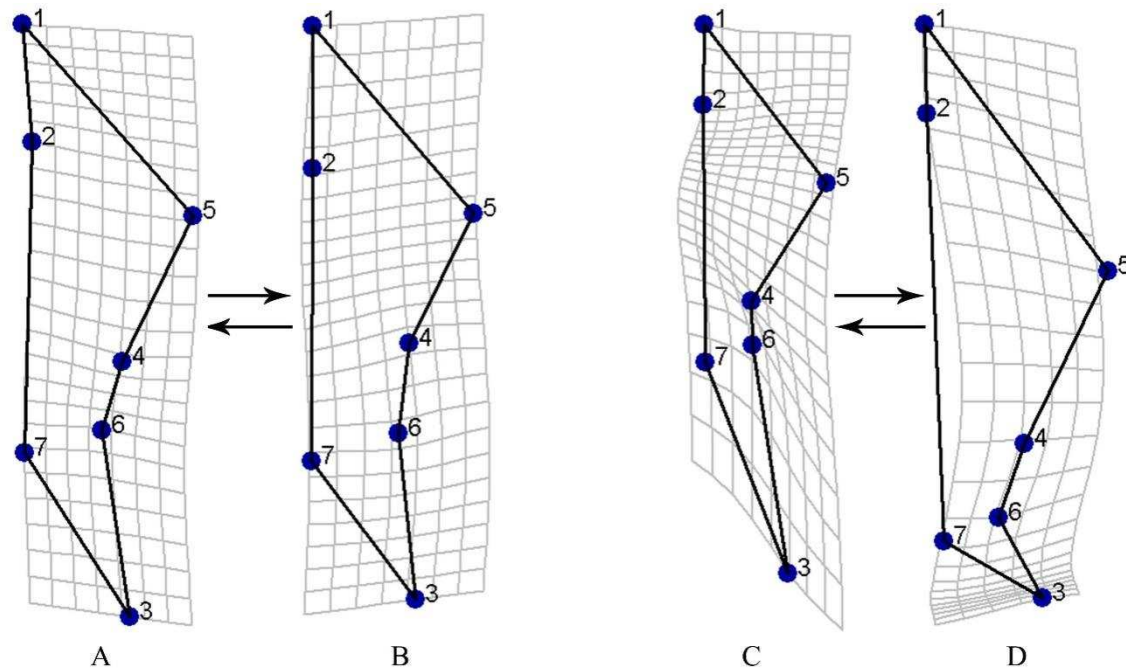


Figura 25 - Grades de deformações comparando a menor (AxB; dP=0,06690) e maior (CxD; dP=0,31860) dP entre indivíduos na análise CD-ventral-1. (A) *O. quilombensis* (MN 6117-V), (B) *C. lapparenti* (MNHN GDF 366), (C) *Sp. maroccanus* (MNHN SAM 124) e (D) Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281).

4.3.2 Vista ventral (CD-ventral-2)

Os valores de dP das espécies do conjunto de dados CD-ventral-2, são apresentadas no apêndice 9 e as ED no apêndice 10. Nesta segunda análise com um maior número de marcos anatômicos, o indivíduo que apresentou a menor dP da configuração média (figura 26 A) foi *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V [dP=0,07874] (figura 26 B), seguido de *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V4047 [dP=0,08450] (figura 26 C) e *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V [dP=0,08464] (figura 26 D). O indivíduo mais distante da média, e, portanto, que mais deforma a grade hipotética foi *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 [dP=0,13133] (figura 26 H), seguido de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF365 [dP=0,09798] (figura 26 G). Demais configurações são apresentadas na figura 27.

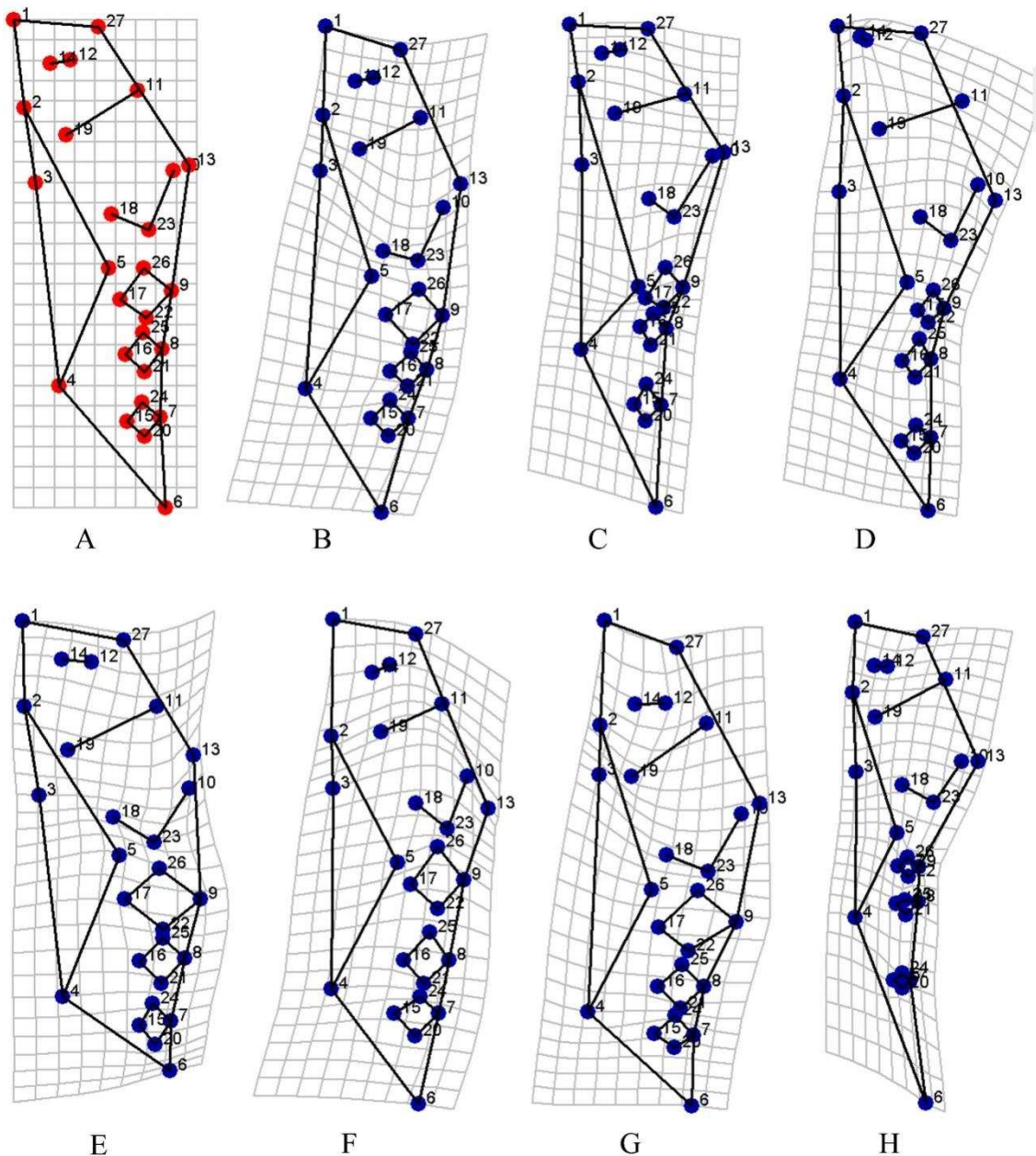


Figura 26 - Grades de deformações comparando a configuração da média geométrica da amostra (CD-ventral-2), com a configuração de cada indivíduo. (A) configuração média; (B) *Su. tenerensis* (MN 6675-V) [dP=0,07874]; (C) *Sp. cf. Sp. aegyptiacus* (MSNM V4047) [dP=0,08450]; (D) *O. quilombensis* (MN 6117-V) [dP=0,08464]; (E) *B. walkeri* (NHMUK PV R 9951) [dP=0,09217]; (F) *C. lapparenti* (MNHN GDF 366) [dP=0,09557]; (G) *C. lapparenti* (MNHN GDF 365) [dP=0,09798]; (H) *Sp. maroccanus* (MNHN SAM 124) [dP=0,13133].

Nas comparações pareadas, os indivíduos que apresentaram as menores dP entre si, foram, novamente foram *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V (figura 27 A) e *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365 (figura 27 B) [dP=0,9179], seguidos de *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V e *Spinosaurus cf. Sp. aegyptiacus* MSNM V4047 [dP=0,09864]. As maiores dPs foram obtidas entre *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 (figura 27 C) e *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365 (figura 27 D)

[dP=0,20358] e também entre *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 e *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R 9951 [dP=0,20243].

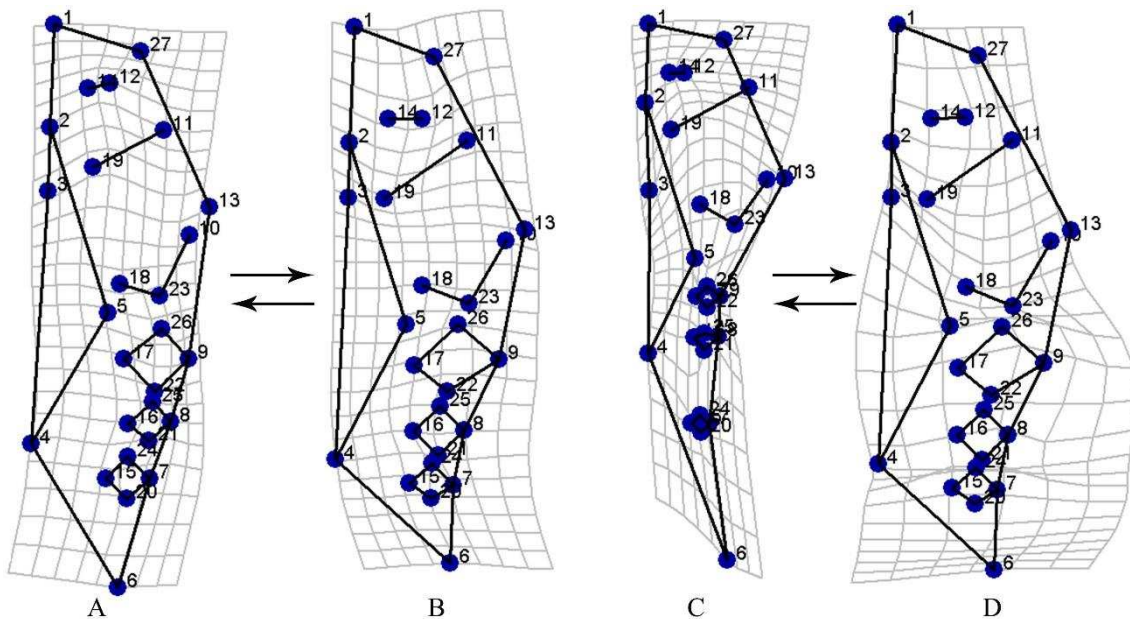


Figura 27 - Grades de deformações comparando a menor (AxB; dP=0,09179) e maior (CxD; dP=0,20358) dP entre indivíduos na análise CD-ventral-2. (A) *Su. tenerensis* (MN 6675-V), (B) *C. lapparenti* (MNHN GDF 365), (C) *Sp. maroccanus* (MNHN SAM 124) e (D) *C. lapparenti* (MNHN GDF 365).

4.3.3 Vista lateral

No conjunto de dados em vista lateral, foram obtidas as dPs individuais que são apresentadas no apêndice 11 e as ED são indicadas no apêndice 12. Nas comparações individuais contra a média geométrica (figura 28 A), os valores de dP mais próximos a configuração média foram *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366 (figura 28 B) [dP=0,06869] seguido por Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281 (figura 28 C) [dP=0,07947]. Já os exemplares com a geometria mais distante da média geométrica geral foram *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V (figura 28 J) [dP=0,17956] e *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V4047 (figura 28 I) [dP=0,17114]. As demais configurações dos indivíduos são apresentadas na figura 28.

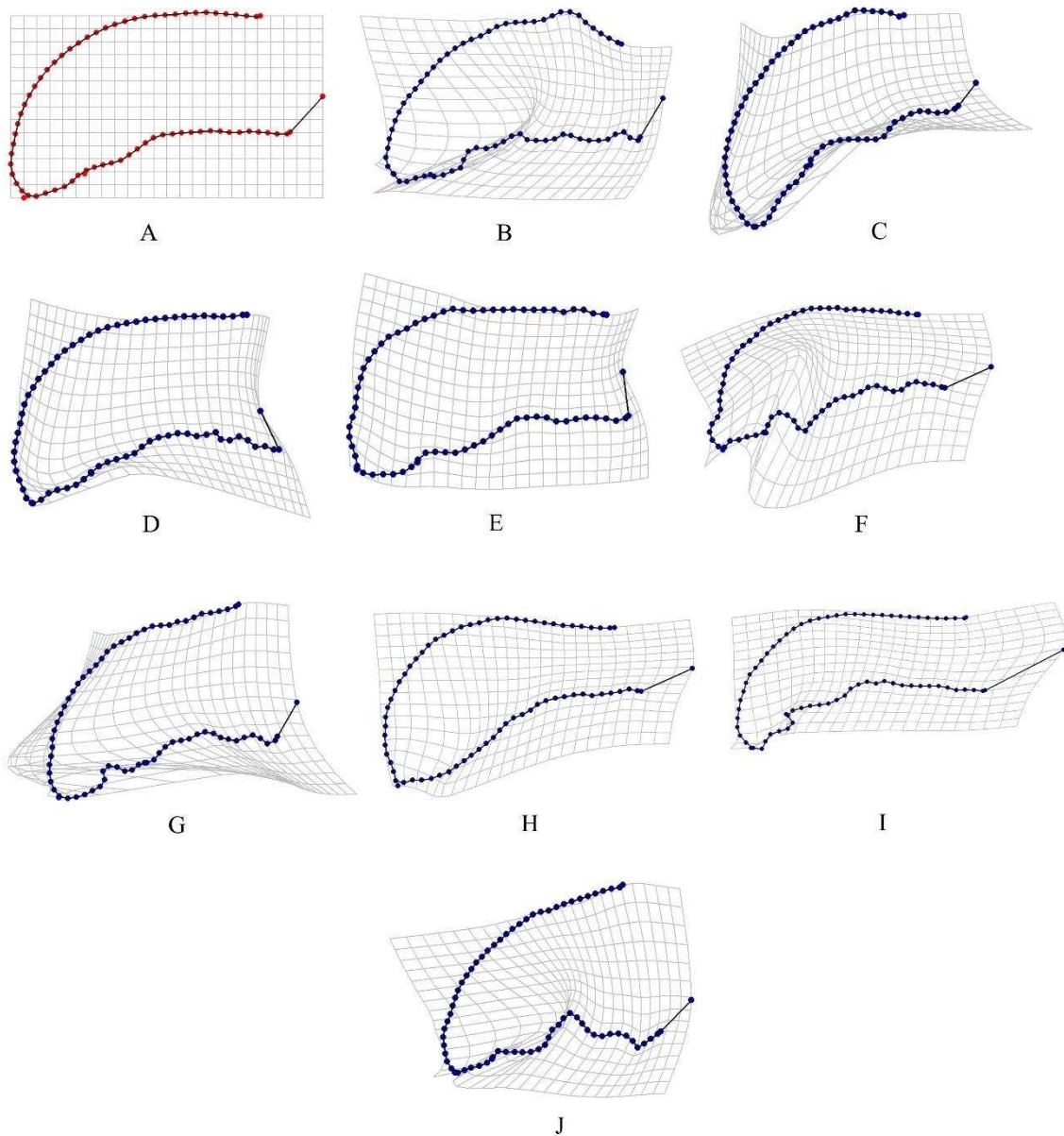


Figura 28 - Grades de deformações comparando a configuração da média geométrica da amostra em vista lateral, com a configuração de cada indivíduo. (A) configuração média; (B) *C. lapparenti* (MNHN GDF 366) [dP=0,06869]; (C) Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281) [dP=0,07947]; (D) *B. walkeri* (NHMUK PV R 9951) [dP=0,08015]; (E) *O. quilombensis* (MN 6117-V) [dP=0,09155]; (F) *Sp. cf. Sp. aegyptiacus* (NHMUK PV R 16420) [dP=0,10496]; (G) *C. lapparenti* (MNHN GDF 365) [dP=0,10865]; (H) *Sp. maroccanus* (MNHN SAM 124) [dP=0,12968]; (I) *Sp. cf. Sp. aegyptiacus* (MSNM V4047) [dP=0,17114]; (J) *Su. tenerensis* (MN 6675-V) [dP=0,17956].

Nas comparações dos indivíduos par a par, observa-se que a menor dP da amostra é entre os indivíduos de *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R. 9951 (figura 29 A) e Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281 (figura 29 B) [dP=0,09125]. Já os indivíduos com a configuração mais distante entre si são *Spinosaurus cf. Sp. aegyptiacus* MSNM V4047 (figura 29 C) e *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V (figura 29 D) [dP=0,31187].

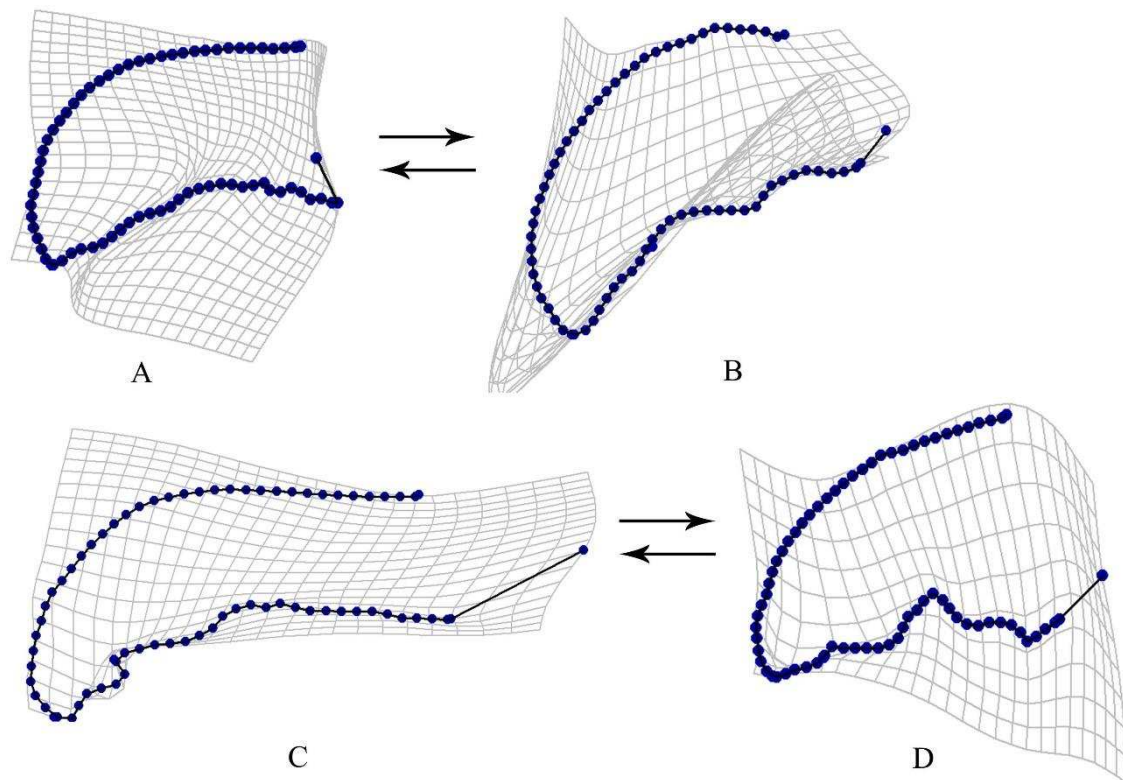


Figura 29 - Grades de deformações comparando a menor (AxB; $dP = dP=0,09125$) e maior (CxD; $dP = dP=0,31187$) dP entre indivíduos na análise CD-ventral-2. (A) *B. walkeri* (NHMUK PV R 9951), (B) Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281), (C) *Sp. cf. Sp. aegyptiacus* (MSNM V4047) e (D) *Su. tenerensis* (MN 6675-V).

4.4 Análise de agrupamento

4.4.1 Vista ventral (CD-ventral-1)

Na análise de agrupamento do conjunto de dados CD-ventral-1, realizada através do método *Neigbohur joining*, foi recuperado um fenograma cuja topologia é compatível com a subdivisão nas sub-famílias Baryonychinae e Spinosaurinae como grupo irmão (*bootstrap* de 100%, figura 30). A análise de agrupamento recuperou o exemplar Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281 em Baryonychinae, representando táxon irmão de *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R. 9951 em 83% das réplicas. Em 54% das réplicas, *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365 é recuperado como grupo-irmão de *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V. O exemplar mais distinto em Baryonychinae foi o juvenil *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365, com baixo suporte (26% de *bootstrap*). Em Spinosaurinae, a espécie mais díspar foi *Oxalaia quilombensis* MN 6117-

V, posteriormente *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* NHMUK PV R 16420 e *Angaturama limai* GP-2T/5 formam grupos-irmão. Em 95% das réplicas, *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V4047 e *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124, são recuperados como espécies irmãs (figura 30).

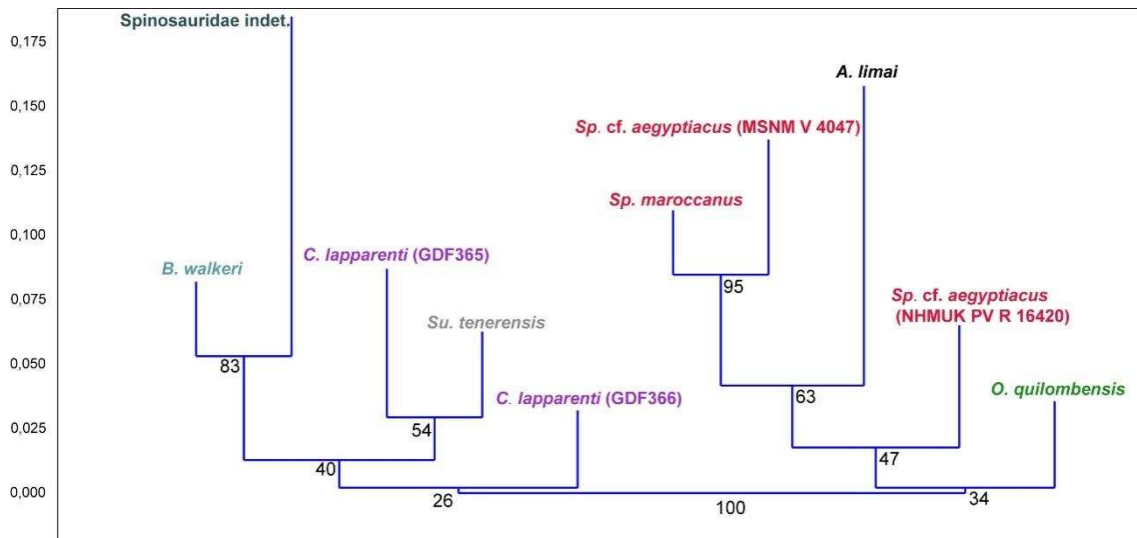


Figura 30 – Análise de agrupamento, realizado através de *Neighbour joining* (*bootstrap* = 10.000) do conjunto de dados em vista ventral (CD-ventral-1). Valores de *bootstrap* indicados nos respectivos nós do dendograma. Sub-famílias: Spinosaurinae – *Angaturama*, *Oxalaia* e *Spinosaurus*; e Baryonychinae – *Baryonyx*, *Cristatusaurus* e *Suchomimus*.

4.4.2 Vista ventral (CD-ventral-2)

Na segunda análise em vista lateral, apenas o clado Spinosaurinae foi recuperado como monofilético em 80% das réplicas (figura 31). Em relação aos Baryonychinae, em 100% das réplicas *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365 e *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V são recuperados como grupos irmãos (figura 31).

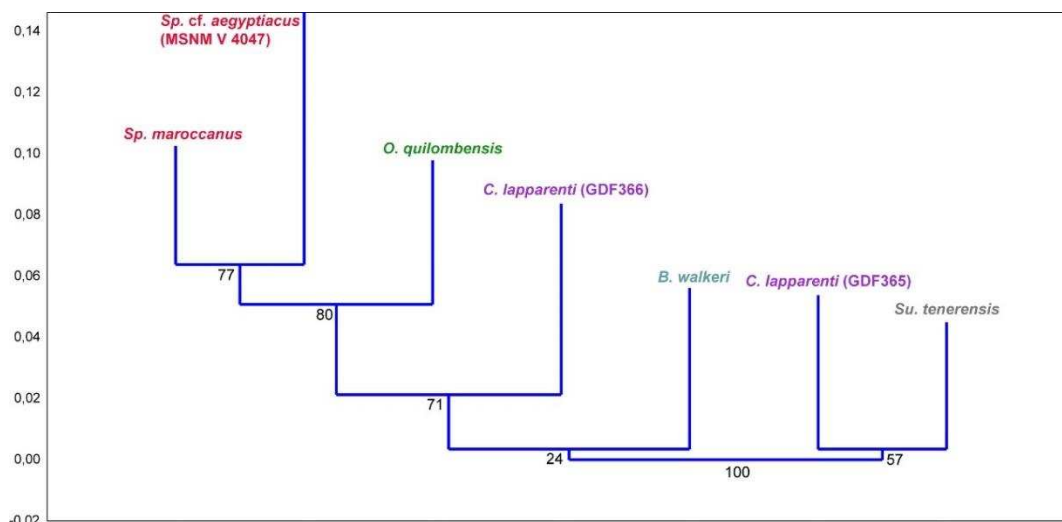


Figura 31 - Análise de agrupamento, realizado através de *Neighbour joining* (*bootstrap* = 10.000) do conjunto de dados em vista ventral (CD-ventral-2). Valores de *bootstrap* indicados nos respectivos nós do dendograma. Sub-famílias: Spinosaurinae – *Oxalaia* e *Spinosaurus*; e Baryonychinae – *Baryonyx*, *Cristatusaurus* e *Suchomimus*.

4.4.3 Vista lateral

Na análise da vista lateral, observa-se a divisão de dois maiores grupos em 100% das réplicas (figura 32). Um dos grupos apresenta os indivíduos de Baryonychinae: *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365, *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V, *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R. 9951 e também o exemplar de Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281, com exceção do indivíduo juvenil de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366. Neste grupo, em 99% das réplicas as espécies *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 365 e *Suchomimus tenerensis* MN 6675-V posicionaram-se como espécies irmãs. No entanto, exemplares de *Cristatusaurus lapparenti* nesta análise se agrupam cada um em um dos dois sub-grupos. O outro grupo (figura 32) obtido apresenta os indivíduos de Spinosaurinae: *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* NHMUK PV R.16420 e MSNM V4047, *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 e *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V, no entanto, o grupo também retêm como espécie mais externa o Baryonychinae *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF 366. Neste grupo, os indivíduos de *Spinosaurus* MNHN SAM 124, MSNM V4047 e NHMUK PV R.16420 mantiveram-se em um grupo exclusivo em 70% das réplicas, sendo que *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* MSNM V4047 e *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 representaram espécies irmãs em 44% das réplicas.

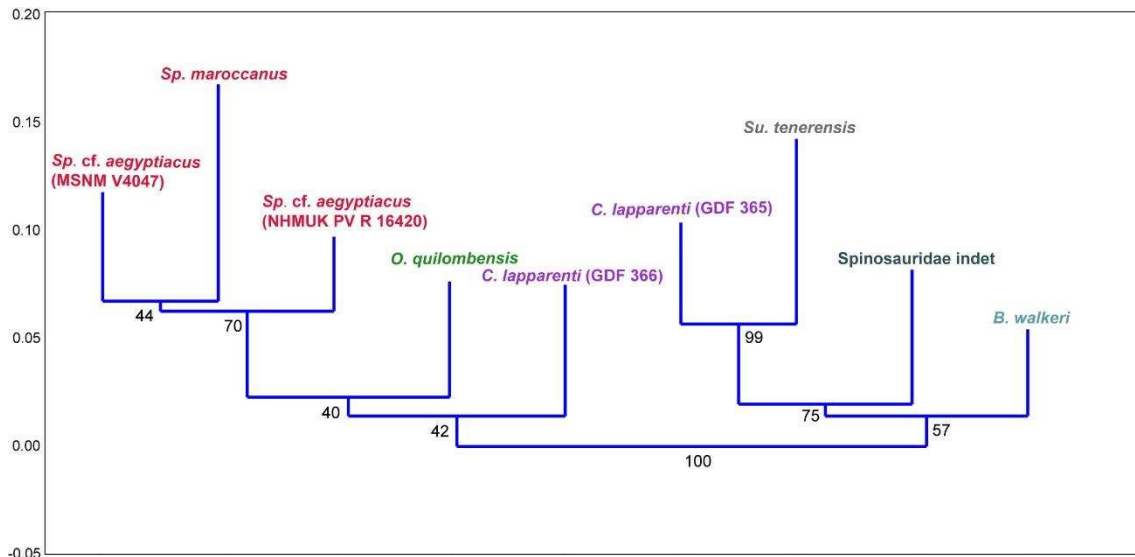


Figura 32 - Análise de agrupamento, realizado através de *Neighbour joining* (*bootstrap* = 10.000) do conjunto de dados em vista lateral. Valores de *bootstrap* indicados nos respectivos nós do dendograma. Sub-famílias: Spinosaurinae – *Oxalaia* e *Spinosaurus*; e Baryonychinae – *Baryonyx*, *Cristatusaurus* e *Suchomimus*.

4.5 Regressões multivariadas

4.5.1 Vista ventral (*CD-ventral-1*)

Através da regressão multivariada, do primeiro conjunto de dados em vista ventral (*CD-ventral-1*), foi obtida uma configuração média da amostra de tamanho de centroide (= 14,7121) sem deformações na grade (figura 33 B). Nota-se que o aumento do tamanho está relacionado ao progressivo posicionamento mais medial e próximo dos alvéolos dos dentes pré-maxilares 5 e 6. Outras alterações na forma que parecem estar relacionadas ao aumento do tamanho são: (1) posicionamento mais lateral da borda labial do alvéolo pré-maxilar 3, e (2) posicionamento mais posterior da região de contato entre maxilar e pré-maxilar, ou seja, um alongamento antero-posterior do pré-maxilar. Esta morfologia pode ser observada na configuração de maior tamanho de centroide (= 27,3414; figura 33 C). Já a alometria relacionada ao menor tamanho pode ser observada na configuração menor tamanho de centroide (= 7,9116, figura 33 D).

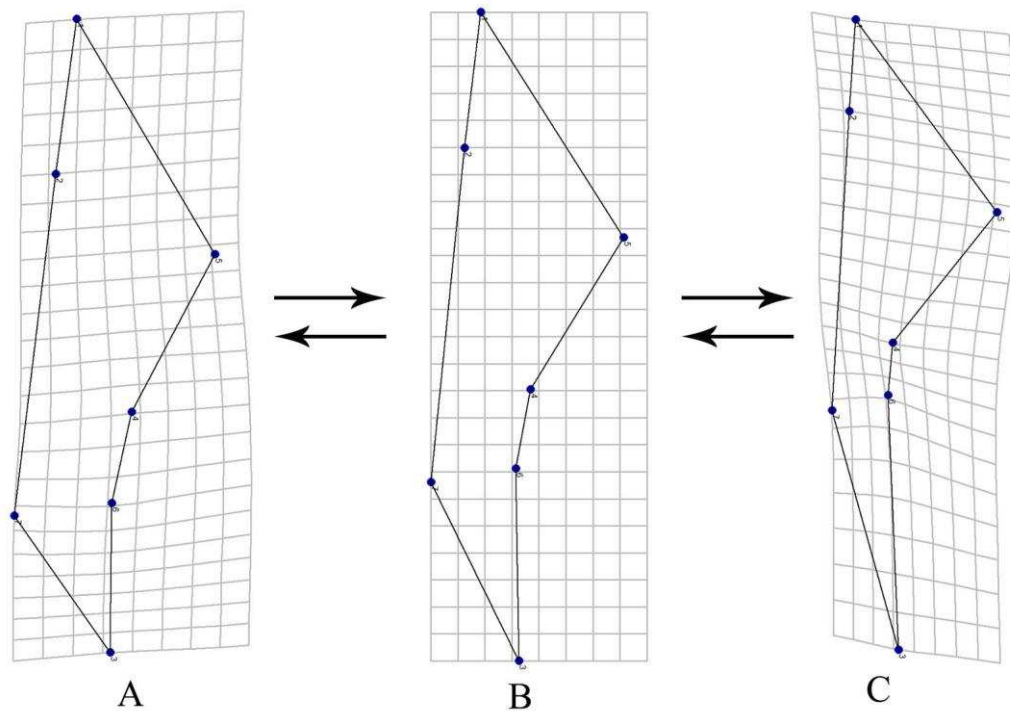


Figura 33 - Wireframes e grades de deformações das configurações com menor tamanho de centroide (A), valor médio de tamanho de centroide (B) e valor máximo de tamanho de centroide (C), com base na regressão multivariada realizada com os dados CD-ventral-1. Os tamanhos de centroide são 7,9116 (A), 14,7121 (B) e 27,3414 (C).

4.5.2 Vista ventral (CD-ventral-2)

A configuração média da amostra (CD-ventral-2) de tamanho de centroide (= 13,5076) sem deformações na grade é apresentada na (figura 34 B). Com o aumento do tamanho, alterações morfológicas relacionadas ao: (1) posicionamento dos alvéolos dos dentes pré-maxilares 5 e 6, que se posicionam medialmente no rosto e mais próximos entre si, (2) sexto alvéolo migra posteriormente e a borda labial do alvéolo pré-maxilar 3 migra lateralmente, (3) aumento da expansão anterior do rosto, (4) a região de contato entre maxilar e pré-maxilar migra para uma região mais posterior no crânio, (5) redução dos alvéolos 4, 5 e 6, e (6) abrupta constrição lateral do pré-maxilar. Estas variações morfológicas podem ser vistas na configuração de maior tamanho de centroide (= 44,0074; figura 34 C), o efeito alométrico do menor tamanho de centroide pode ser visto na menor configuração (= 13,5076; figura 34 A). Os resultados observados na regressão multivariada do CD-ventral-1 e CD-ventral-2 apresentam uma estruturação similar das variações morfológicas.

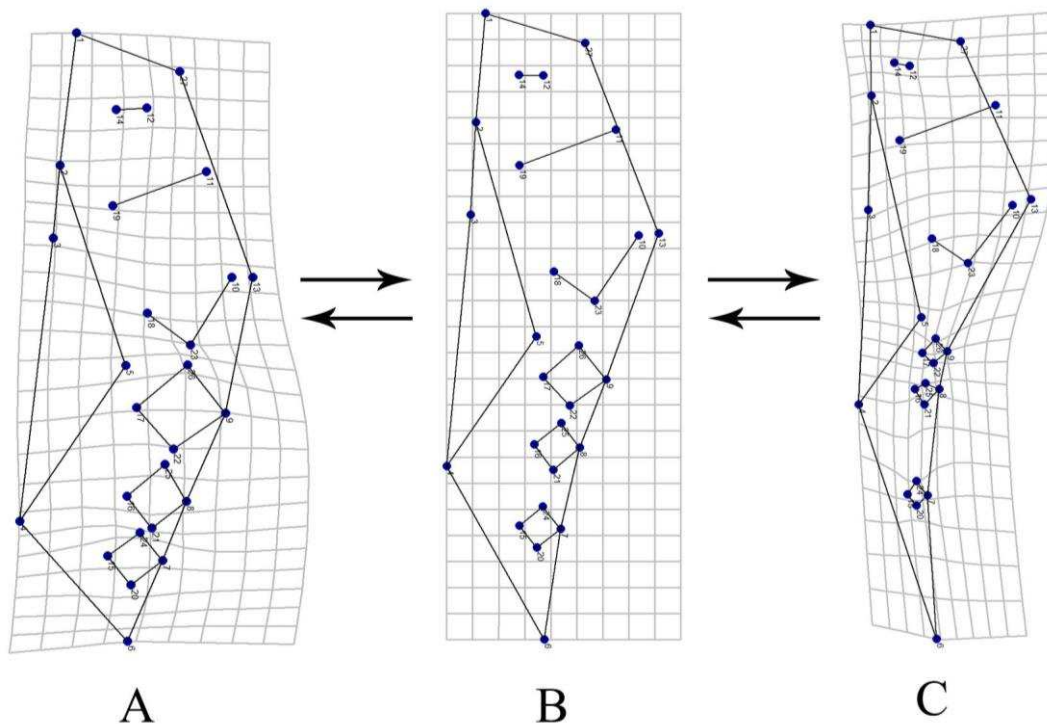


Figura 34 - Wireframes e grades de deformações das configurações com menor tamanho de centroide (A), valor médio de tamanho de centroide (B) e valor máximo de tamanho de centroide (C), com base na regressão multivariada realizada com os dados CD-ventral-2. Os tamanhos de centroide são 13,5076 (A), 26,0125 (B) e 44,0074 (C).

4.5.3 Vista lateral

A configuração média da amostra em vista lateral apresenta tamanho de centroide (= 52,0190) sem deformações na grade é apresentada na (figura 35 B). Com o incremento do tamanho, variações na morfologia, como: (1) achatamento dorso-ventral dos pré-maxilares, principalmente na região médio-posterior, (2) posicionamento mais posterior do contato entre maxilar e pré-maxilar, (3) borda do alvéolo pré-maxilar 3 migra dorsalmente, e (4) borda antero-ventral do pré-maxilar migra ventralmente. Esta morfologia é retida na configuração com o maior tamanho de centroide (= 90,0435; figura 35 C). As características alométricas com a redução do tamanho pode ser vista na configuração com o menor tamanho de centroide (= 30,6302; figura 35 A).

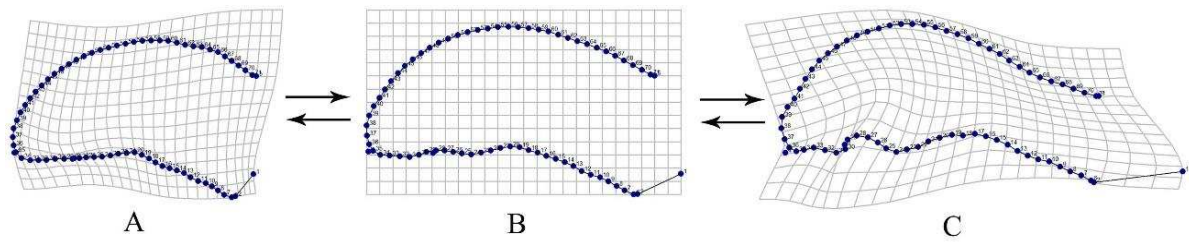


Figura 35 - Wireframes e grades de deformações das configurações com menor tamanho de centroide (A), valor médio de tamanho de centroide (B) e valor máximo de tamanho de centroide (C), com base na regressão multivariada realizada com os dados em vista lateral. Os tamanhos de centroide são 30,6302 (A), 52,0190 (B) e 90,0435 (C).

5 DISCUSSÃO

5.1 Padrões na variação morfológica dos pré-maxilares

A variação na morfologia dos pré-maxilares em Spinosauridae vem sendo de grande importância para a compreensão da taxonomia desse grupo. Ainda que o clado possua um registro fóssil escasso (Bertin, 2010), dez exemplares foram formalmente descritos, havendo preservado os ossos pré-maxilares em 6 dos 11 gêneros da família: *Angaturama*, *Baryonyx*, *Cristatusaurus*, *Oxalaia*, *Spinosaurus* e *Suchomimus*. O sinal filogenético dos pré-maxilares tem sido explorado em abordagens evolutivas. Na análise mais recente, realizada por Sales & Schultz (2017), quatro dos 354 caracteres morfológicos utilizados nas análises cladísticas, correspondem à variação observada nos ossos pré-maxilares (caracteres 139, 352, 353, 354), demonstrando que a região anterior do crânio em Spinosauridae carrega informações sobre a evolução do grupo. No entanto, a forma destas estruturas nunca fora analisada de maneira quantitativa como no presente estudo.

Dois maiores grupos de Spinosauridae foram inicialmente recuperados por Sereno *et al.* (1998) com base, entre outros, em caracteres mapeados nos pré-maxilares que remetem, entre outras características, aos diastemas dos alvéolos pré-maxilares e ao tamanho do alvéolo pré-maxilar 1. Recentemente, Sales & Schultz (2017) revisaram diversos caracteres crânicos e dentários e comentam que, provavelmente, a sub-família “Baryonychinae”, proposta por Sereno *et al.* (1998) representa um grupo parafilético. Sendo, portanto, “Baryonychinae” um grupo não natural que abarca sucessivas linhagens relacionadas ao clado Spinosaurinae (Sales & Schultz, 2017).

Nos resultados das análises de componentes principais, o que pode se observar em relação aos grupos de Spinosauridae em vista ventral (CD-ventral-1) é que os morfótipos de “Baryonychinae” se distribuem no morfoespaço retendo escores positivos e Spinosaurinae escores negativos. Este padrão de distinção dos sub-grupos é mantido no conjunto de dados com maior número de marcos anatômicos (CD-ventral-2), mantendo “Baryonychinae” com escores negativos do componente de maior variância e Spinosaurinae nos escores positivos. Na distribuição dos indivíduos no morfoespaço da vista lateral o padrão é similar ao observado na vista ventral, com exceção de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF366, que se retém escores mais próximo aos de Spinosaurinae. No entanto, *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF366 consiste em um

exemplar juvenil, e tal similaridade da configuração dos pré-maxilares em vista lateral pode representar algum efeito alométrico representando sinais de heterocronia. Na projeção dos indivíduos no morfoespaço, em ambas as vistas, ventral e lateral, a forma dos pré-maxilares se estrutura de maneira compatível com a filogenia (por exemplo, topologia de Sereno *et al.*, 1998 e Sales & Schultz, 2017), sendo evidente uma diferenciação quanto à geometria da região anterior do rostro entre “Baryonychinae” e Spinosaurinae. Esta diferenciação é mais evidente quando observada a geometria das configurações em vista ventral. Entretanto, por estes diagramas (min span trees) não serem enraizados, é impossível confirmar ou refutar a hipótese de “Baryonychinae” constituir um grupo merofilético, pelo menos com base nestas análises exploratórias. Esta congruência entre forma e filogenia pôde ser observada nas análises fenéticas de agrupamentos, bem como na análise das distâncias de *Procrustes* e energia de deformação das grades de deformação, quando comparadas as configurações dos indivíduos par a par e contra a média.

5.2 Aspectos taxonômicos

5.2.1 “Baryonychinae”

5.2.1.1 *Cristatusaurus* vs. *Suchomimus*

Sereno *et al.* (1998) sugere que o holótipo de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF366 não possui características diagnósticas suficientes para suportar uma espécie e, portanto, deveria ser considerado *nomem dubium* ou sinônimo júnior de *Baryonyx walkeri*. Buffetaut & Ouaja (2002), Sues *et al.* (2002), Rauhut, (2003), Dal Sasso *et al.* (2005), Ruiz-Omeñaca *et al.* (2005), Bertin (2010), Carrano *et al.* (2012), Ibrahim *et al.* (2014) e Hendrickx *et al.* (2016) consideram que não há autapomorfias para diagnosticar a espécie *Cristatusaurus lapparenti* ou diferenciá-la, e portanto, consideram *Cristatusaurus lapparenti* como sinônimo júnior de *Baryonyx walkeri*.

A validade de *Cristatusaurus lapparenti* foi defendida por Kellner & Campos (1996), Kellner *et al.* (2011) e Sales & Schultz, (2017) que apontam características autapomórficas de *Cristatusaurus lapparenti* e arguem sobre a validade desta espécie. Nas análises quantitativas da forma aqui realizadas, o indivíduo adulto de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF365 apresentou proximidade, quanto à geometria dos pré-

maxilares de *Suchomimus tenerensis* MN 6117-V, tanto nas análises de componentes principais (figuras 17, 18, 20, 21, 22 e 23), quanto nas análises de deformação das grades em vista ventral (figura 27), no qual a menor distância de *Procrustes* [dP=0,09179] foi obtida entre estes dois indivíduos. Além disso, em todas as análises de agrupamento nas duas vistas (CD-ventral-1, CD-ventral-2, lateral) *Suchomimus tenerensis* MN 6117-V e *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF365 são recuperados como grupos-irmãos.

Kellner *et al.* (2011) comentam que *Cristatusaurus lapparenti* e *Suchomimus tenerensis* possuem a morfologia similar, podendo ser espécies congêneras ou mesmo coespecíficas. Hendrickx *et al.* (2016) também comentam que *Suchomimus* e *Cristatusaurus*, devido a mesma distribuição estratigráfica e devido ao fato de serem quase indênticos na morfologia do pré-maxilar, deveriam ser considerados sinônimos. Estes autores apontam a prioridade de *Cristatusaurus*, que deveria ser mantido como sinônimo sênior. No entanto, Hendrickx *et al.* (2016) argumentam que *Cristatusaurus lapparenti* não possui autapomorfias e preferem tratar o gênero e espécie como *nomina dubia*. Sales & Schultz (2017) comentam que *Cristatusaurus lapparenti* possui o palato secundário bem convexo e que aparece abaixo da linha dos dentes pré-maxilares, condição que o difere de *Suchomimus tenerensis*.

Os novos resultados aqui obtidos, somados àqueles previamente descritos na literatura (e.g., Sales & Schultz, 2017) permitem afirmar que embora haja afinidade entre *Cristatusaurus lapparenti* e *Suchomimus tenerensis* algumas diferenças podem ser notadas. Portanto, nossos dados sustentam a proposta de Sales & Schultz (2017) em relação a validade específica de *Cristatusaurus lapparenti*. Além das características que diferenciam este táxon de *Suchomimus*, descritas por Sales & Schultz (2017), acrescentamos que (1) o alvéolo pré-maxilar 1 de *Suchomimus tenerensis* posiciona-se mais anteriormente no rosto, se comparado com *Cristatusaurus lapparenti*; além disso, (2) o quarto alvéolo de *Cristatusaurus lapparenti* é levemente maior do que o de *Suchomimus tenerensis* e (3) mais espaçado do terceiro alvéolo do pré-maxilar. Em vista lateral, percebe-se que (4) a borda do alvéolo pré-maxilar 3 em *Suchomimus tenerensis*, é levemente mais dorsal do que em *Cristatusaurus lapparenti*; também, (5) *Suchomimus tenerensis* possui a região postero-dorsal do pré-maxilar levemente mais expandida. No entanto, considerações que as variações morfológicas observadas possam ser intra-específicas não podem ser descartadas.

5.2.1.2 *Suchomimus* vs. *Baryonyx*

Suchomimus tenerensis constantemente é relacionado como congênico com *Baryonyx walkeri* na literatura (e.g., Buffetaut & Ouaja, 2002, Sues *et al.*, 2002, Milner, 2003, Candeiro *et al.*, 2015). Hendrickx *et al.* (2016) notam algumas diferenças entre *Suchomimus tenerensis* e *Baryonyx walkeri* relacionadas, principalmente ao tamanho dos alvéolos dos pré-maxilares.

Nas análises em vista ventral (CD-ventral-1 e CD-ventral-2), *Baryonyx walkeri* apresentou similaridades quanto à geometria do pré-maxilar com os *Cristatusaurus lapparenti* e *Suchomimus tenerensis* nas PCAs (figuras 18, 20, 21, 22 e 23). Nas comparações das grades de deformações, na vista ventral (CD-ventral-2). Variações na morfologia puderam ser notadas entre *Baryonyx walkeri* e demais “Baryonychinae” estão relacionadas a (1) sutura entre pré-maxilar/maxilar, que se posiciona em uma região mais anterior no rostro de *Baryonyx walkeri*, quando comparado com *Suchomimus tenerensis*, (2) região de maior expansão do palato secundário em *Baryonyx walkeri* posiciona-se mais posteriormente quando comparado com *Suchomimus tenerensis*, e (3) posicionamento do alvéolo pré-maxilar 6, levemente mais labial em *Baryonyx walkeri* quando comparado com *Suchomimus tenerensis*.

Nos PCAs da vista lateral, *Baryonyx walkeri* é projetado próximo à *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF365 e Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281 (figuras 17, 18, 20, 21, 22 e 23). Quando comparamos a borda antero-dorsal do rostro de *Baryonyx walkeri* com *Suchomimus tenerensis*, percebemos que a superfície dorsal do pré-maxilar em *Baryonyx walkeri* é mais horizontal, diferente da condição em *Cristatusaurus lapparenti*, que possui gradual expansão do rostro no sentido posterior. Estas diferenças ocorrem devido ao maior desenvolvimento da crista sagital de *Suchomimus tenerensis*. A superfície dorsal do pré-maxilar de *Baryonyx walkeri* se parece mais com a de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF365, no entanto, *Cristatusaurus lapparenti* apresenta uma condição da crista sagital que seria intermediária entre *Baryonyx walkeri* e *Suchomimus tenerensis*, sendo em *Baryonyx walkeri*, a superfície da crista dorsal mais horizontal (figura 14) e gradualmente mais expandida dorso-ventralmente em *Cristatusaurus lapparenti* (figura 15) e *Suchomimus tenerensis* (figura 16). Em relação a borda ventral do pré-maxilar, *Baryonyx walkeri* e *Cristatusaurus lapparenti* apresentam maior similaridade, sendo a borda ventral nestes gêneros côncava, com uma suave

curvatura, enquanto a mesma região em *Suchomimus tenerensis* apresenta uma curvatura abrupta, com uma “constrição” posterior ao alvéolo pré-maxilar 3 (Figuras 28 e 29).

5.2.1.3 *Spinosauridae* indet.

Recentemente, Lakin & Longrich (2019) descreveram o pré-maxilar direito de um exemplar juvenil de *Spinosauridae* indet. Embora os autores matenham o novo exemplar com uma identificação pouco precisa (*Spinosauridae* indet.), comparam este novo exemplar FSAC-KK-7281 com os *Spinosaurinae* *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus* NHMUK PV R 16420 e MSNM V4047 e comentam que a morfologia rostral de *Spinosauridae* indet. FSAC-KK-7281 estaria mais relacionada ao morfótipo do exemplar MSNM V4047. A comparação entre a configuração de *Spinosauridae* indet. FSAC-KK-7281 e outros *Spinosauridae* nos permitem questionar as afinidades apontadas por Lakin & Longrich (2019) para este exemplar. Nos PCAs da vista ventral (CD-ventral-1) *Spinosauridae* indet. (FSAC-KK-7281) é projetado nos escores extremamente positivos do CP1, junto com *Baryonyx walkeri* (figura 17 e 18). A distância de *Procrustes* entre estes dois táxons [dP=0,16018] é pequena (apêndice 7). No PCA em vista lateral, o exemplar *Spinosauridae* indet. FSAC-KK-7281 também é projetado junto de *Baryonyx walkeri*. Neste mesmo conjunto de dados observa-se a menor distância de *Procrustes* desse indivíduo [dP=0,09125] em relação a *Baryonyx walkeri* (figura 29), e nenhum outro exemplar apresenta uma configuração tão similar à *Spinosauridae* indet. FSAC-KK-7281. Esta similaridade de forma pôde ser observada nas análises de agrupamento, em todos os fenogramas gerados, o exemplar juvenil FSAC-KK-7281 apresentou-se como grupo-irmão de *Baryonyx walkeri* (figura 30 e 32). Por se tratar de um indivíduo juvenil, as afinidades do espécime FSAC-KK-7281 permanecem obscuras, já que as diferenças supracitadas podem refletir mudanças de cunho alométrico e/ou ontogenético, refletindo potenciais diferenças devido à heterocronia. Entretanto, parece seguro afirmar que a afinidade deste espécime como apontada por Lakin & Longrich (2019), alocando-o tentativamente em *Spinosaurinae* pode não estar correta. Provavelmente o espécime FSAC-KK-7281, tratado na literatura como *Spinosauridae* indet. (Lakin & Longrich, 2019) não deve pertencer a sub-família *Spinosaurinae*.

5.2.2 *Spinosaurinae*

5.2.2.1 *Spinosaurus*

Dois fragmentos de crânio NHMUK PVR. 16420 e MSNM V4047, referidos como *Spinosaurus* cf. *Sp. aegyptiacus*, foram descritos respectivamente por Milner (2003) e Dal Sasso *et al.* (2005), com base na região rostral do crânio. Estes dois exemplares apresentam uma “roseta” pré-maxilar diagnóstica (Charig & Milner, 1997), sendo um estado de caráter reconhecido previamente em Spinosauridae (Serenó *et al.*, 1998). No entanto, algumas diferenças são perceptíveis entre os exemplares e se relacionam com o número de dentes no pré-maxilar. Kellner *et al.* (2011) comentam que o conjunto de seis dentes, observado em MSNM V4047, contra os sete de NHMUK PV R 16420 poderia ser devido à diferentes estágios ontogenéticos, no entanto, esse caráter é desconhecido em *Spinosaurus aegyptiacus*. Hendrickx *et al.* (2016) comentam que a diferença no número de dentes nestes exemplares pode variar, não apenas devido aos diferentes estágios ao longo da ontogenia, mas também podem variar intra-especificamente ou ainda no mesmo indivíduo, considerando que *Baryonyx walkeri* possui seis alvéolos dentários no pré-maxilar direito e sete no pré-maxilar esquerdo (Charig & Milner, 1997). Lakin & Longrich (2019) comentam ser difícil confirmar que os exemplares NHMUKPV R. 16420 e MSNM V4047 pertençam a *Spinosaurus aegyptiacus*, devido a falta de estruturas homólogas para comparar estes exemplares com o holótipo descrito por Stromer (1915) ou mesmo o neótipo proposto por Ibrahim *et al.* (2014). No entanto, Lakin & Longrich (2019) comentam sobre diferenças na região dorsal do rosto destes indivíduos, sendo o dorso rostral de MSNM V4047 “mais reto” quando comparado com a concavidade dorsal perceptível em NHMUK PV R. 16420. Além disso, a forma e posição da narina externa é substancialmente distinta nos indivíduos, sendo em MSNMV 4047 mais afilada anteriormente e menor quando comparado com NHMUK PV R. 16420 que possui a narina externa maior e constricta posteriormente (Lakin & Longrich, 2019 p.139). Para Lakin & Longrich (2019), as diferenças observadas podem representar dimorfismo sexual, ou mesmo variações de cunho intra-específico ou ontogenético.

Nas análises em vista ventral (CD-ventral-1), que inclui ambos os exemplares (NHMUK PV R. 16420 e MSNM V4047), observa-se que na projeção dos indivíduos no morfoespaço, o exemplar de *Spinosaurus* NHMUK PV R 16420 se distribui mais proximamente às formas de *Angaturama limai* GP-2T/5 e *Oxalaia quilombensis* MN

6117-V (figura 17 e 18). Os três indivíduos compartilham configurações de pré-maxilares com o posicionamento dos alvéolos 4 e 5 em uma região semelhante e com a largura máxima da estrutura muito próxima entre si. No entanto, em vista lateral, o exemplar NHMUK PV R 16420 é projetado proximamente ao MSNM V4047 (figura 22 e 23). Nas análises de agrupamento (figura 30 e 32) e nas medidas de distâncias de *Procrustes* (apêndices 7 e 11), a proximidade morfológica entre estes dois táxons fica evidente. Comparando os exemplares de *Spinosaurus* NHMUK PV R. 16420 e MSNM V4047, percebe-se que as principais alterações estão presentes na morfologia posterior do pré-maxilar, sendo em NHMUK PV R. 16420, a região dorsal posterior levemente mais expandido dorso-ventralmente quando comparado com MSNM V4047. Em MSNM V4047, o ponto de sutura entre pré-maxilar/maxilar é mais posteriormente localizado, bem como, o ponto mais antero-ventral posiciona-se mais ventralmente quando comparado com NHMUK PV R. 16420. Com base nas análises realizadas e propostas prévias, consideramos que ambos os exemplares MSNM V4047 e NHMUK PV R 16420 possam representar táxons diferentes. No entanto, não existem materiais comparativos suficientes para confirmar tal proposta e providenciar estados de caráter diagnósticos, bem como, não existem materiais cranianos que permitam concluir a afinidade destes exemplares com a espécie *Spinosaurus aegyptiacus*. Desta forma, consideramos que ambos os exemplares NHMUK PV R. 16420 e MSNM V4047 deveriam ser considerados como cf. *Spinosaurus*.

5.2.2.2 *Spinosaurus maroccanus*

Sereno *et al.* (1998) consideram a espécie *Spinosaurus maroccanus* como *nomen dubium*, por não possuir a uma diagnose satisfatória (Sereno *et al.*, 1998 p.1301). A proposta de Sereno *et al.* (1998) é aceita por Buffetaut & Ouaja (2002), Milner, (2003), Rauhut (2003), Dal Sasso *et al.* (2005), Bertin (2010), Ibrahim *et al.* (2014) e Hendrickx *et al.* (2016), que sugerem que *Spinosaurus aegyptiacus* seja considerada a única espécie válida para o gênero. Hendrickx *et al.* (2016) comenta sobre a falta de uma abrangente dos materiais relacionados à *Spinosaurus maroccanus*. Sales & Schultz (2017) comentam que MNHN SAM 124 e MSNM V4047 provavelmente referem-se ao mesmo táxon, portanto, diversos autores questionam a validade específica de *Spinosaurus maroccanus*, bem como a descrição morfológica de exemplares relacionados.

Nas PCAs em vista ventral (CD-ventral-1 e CD-ventral-2) e também em vista lateral, *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 foi projetado proximamente ao cf. *Spinosaurus* MSNM V4047 (figuras 17, 18, 20 e 21) e também em vista lateral (figura 23). Nas análises de agrupamento ambos foram resgatados como grupos irmãos (figuras 30, 31 e 32). Quando comparada a configuração lateral de *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 (figura 12), é notável que a região posterior do pré-maxilar deste exemplar é mais achatada dorso-ventralmente do que em MSNM V4047 (figura 11). Além disso, a região dorsal mais anterior do rostro em MNHN SAM 124 é mais expandida e robusta do que em MSNM V4047 (figura 11, 12 e 28). Finalmente, outra diferença entre os dois exemplares está na região mais antero-ventral, posicionada mais dorsalmente em MNHN SAM 124 do que em MSNM V4047. Embora algumas diferenças sutís possam ser notadas entre MNHN SAM 124 e MSNM V4047, a similaridade entre estes exemplares é evidente. Tendo em vista que o holótipo de *Spinosaurus maroccanus* refere-se à um conjunto de vértebras, sem crânio conhecido, é impossível chegar a qualquer conclusão satisfatória a respeito da identificação específica destes materiais. Ressalta-se, entretanto, que o rostro MNHN SAM 124 é um material referido a *Spinosaurus maroccanus* (Taquet & Russel, 1998) sem base comparativa com o holótipo de *Spinosaurus maroccanus* ou com o neótipo de *Spinosaurus aegyptiacus* e, portanto, deveria ser considerado como um cf. *Spinosaurus*.

5.2.2.3 *Angaturama*

Dois táxons brasileiros apresentam os pré-maxilares preservados, um deles é *Angaturama limai* GP/2T-5. No entanto, *Angaturama limai* GP/2T-5 representa um exemplar com alto grau de desgaste da borda ventral do rostro (ver Kellner & Campos, 1996). Devido a isso, as análises que incluem *Angaturama limai* foram restritas a vista ventral e com um menor número de marcos anatômicos (CD-ventral-1). Na PCA realizada que incluem *Angaturama limai* (CD-ventral-1), este táxon, bem como os demais Spinosaurinae, retêm escores negativos de CP1. A projeção de *Angaturama limai* no PCA apresenta escores próximos aos exemplares cf. *Spinosaurus* NHMUK PV R. 16420, MNHN SAM 124 e MSNM V4047 (figura 17 e 18). *Angaturama limai* GP/2T-5 possui os pré-maxilares mais achatados latero-medialmente que as demais espécies de Spinosauridae, possuem ainda a posição dos alvéolos pré-maxilares 4 e 5 compatíveis com os demais Spinosaurinae. A análise de agrupamento dos dados CD-ventral-1 (figura

30) resgatou ambos *Angaturama limai* GP/2T-5 em um clado composto por cf. *Spinosaurus* MSNM V4047 e MNHN SAM 124, como grupos-irmãos.

Destaca-se que artefatos tafonômicos do holótipo de *Angaturama limai* podem enviesar os resultados (Grillo, O. pers. com.). No entanto, a morfologia de pré-maxilares achatados com a presença de uma crista sagital proeminente representam autapomorfias deste táxon (Kellner & Campos, 1996; Sales & Schultz, 2017). Desta forma, é seguro, apesar do desgaste tafonômico, afirmar que os pré-maxilares de *A. limai* são de fato mais achatados do que em demais espécies de Spinosauridae, sendo este táxon, mais próximo a morfologia de Spinosaurinae.

5.2.2.4 *Oxalaia*

Kellner *et al.* (2011) comentam que *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V, apresenta um diastema entre os alvéolos 3 e 4 do pré-maxilar e também entre os alvéolos 5 e 6, sendo que a presença de diastemas entre os alvéolos 5 e 6 diferenciam *Oxalaia quilombensis* de *Baryonyx walkeri*, *Suchomimus tenerensis* e *Cristatusaurus lapparenti* em que este é ausente. Em cf. *Spinosaurus* MSNM V4047 o diastema entre os alvéolos 5 e 6 são muito mais espessos do que em *Oxalaia quilombensis* (Kellner *et al.*, 2011), porém similares com os de cf. *Spinosaurus* MHNM SAM 124 (Sales & Schultz, 2017), sendo que *Oxalaia quilombensis* retêm outras características diagnósticas de Spinosaurinae (veja Sales & Schultz, 2017), no entanto, possui a constricção do pré-maxilar posterior ao alvéolo 3 mais sutil do que o observado em demais Spinosaurinae (Sales & Schultz, 2017).

Na PCA em vista ventral (CD-ventral-1 e CD-ventral-2), *Oxalaia quilombensis* MN 6117-V, é projetado próximo de cf. *Spinosaurus* MNHN SAM 124 e NHMUK PV R 16420 (figura 17 e 18). Na PCA da vista lateral, *Oxalaia quilombensis* se é projetado mais próximo de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF366 e de *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R. 9951, do que dos demais Spinosaurinae (figura 22 e 23). Nas análises de agrupamento da vista ventral (CD-ventral-1), *Oxalaia quilombensis* foi recuperado como espécie irmã de cf. *Spinosaurus* NHMUK PV R 16420 (figura 29), já na segunda análise da vista ventral (CD-ventral-2) e na vista lateral (figura 30 e 31), *Oxalaia quilombensis* é recuperado com espécie irmã de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF366 e também do grupo composto pelos indivíduos de cf. *Spinosaurus* MSNM V4047, MNHN SAM 124 e NHMUK PV R. 16420.

Sales & Schultz (2017) comentaram que *Oxalaia quilombensis*, possui a morfologia dos pré-maxilares similar ao observado em espécies de “Baryonychinae”, sendo *Oxalaia quilombensis* a espécie que retém características morfológicas intermediárias entre os sub-clados “Baryonychinae” e Spinosaurinae. O que pode se afirmar sobre a configuração de *Oxalaia quilombensis* em vista lateral é que a superfície dorsal, nesta espécie, é bem horizontalizada e dorso-ventralmente mais expandida do que o observado em cf. *Spinosaurus* MSNM V4047, MNHN SAM 124 e NHMUK PV R. 16420, no entanto, menos expandida do que em *Baryonyx walkeri*, *Suchomimus tenerensis* e *Cristatusaurus lapparenti*, e mais similar a morfologia do indivíduo juvenil de *Cristatusaurus lapparenti* MNHN GDF366, no qual a crista sagital é ausente. A similaridade entre e *Oxalaia quilombensis* é evidente sobretudo na vista lateral.

5.3 Inferência sobre alometria evolutiva

Espécies de Spinosauridae representam predadores de médio a grande porte, sendo que o maior exemplar conhecido o cf. *Spinosaurus* MSNM V4047, que de acordo com a estimativa de Dal Sasso *et al.* (2005), teria comprimento total do crânio de 175 cm, rivalizando em tamanho com outros Theropoda de grande porte como *Tyrannosaurus*. Quando considerado o tamanho dos exemplares, algumas alterações no formato dos pré-maxilares, tanto em vista ventral, como em vista lateral, parecem se relacionar. A regressão multivariada possibilitou visualizar as deformações das configurações dos pré-maxilares devidas ao aumento ou redução do tamanho. O efeito alométrico observado com o incremento do tamanho é: (1) diminuição relativa da área dos alvéolos 4, 5 e 6, (2) expansão antero-posterior do pré-maxilar, (3) aumento gradativo dos diastemas entre os alvéolos 3 e 4, e entre o alvéolo 5 e 6, e (4) aumento da constrição medial dos pré-maxilares (figura 33, 34 e 35). Essas características podem ser observadas principalmente em cf. *Spinosaurus* MSNM V4047 (figura 11). O efeito alométrico com a redução do tamanho como o aumento relativo dos alvéolos e redução dos diastemas, podem ser observados em *Baryonyx walkeri* NHMUK PV R 9951 (figura 13) e *Cristatusaurus lapparenti* (figura 14). As diversas características que diferem os pré-maxilares de “Baryonychinae” e Spinosaurinae (e.g., diastemas, constrição do pré-maxilar, área dos alvéolos, expansão lateral posterior dos pré-maxilares) possuem uma explicação causal relacionada à alometria, especificamente, ao aumento do tamanho. Considerando que

membros de Spinosaurinae são relativamente maiores, constatamos que as diferenças de tamanho entre as sub-famílias explicam boa parte das diferenças da forma observada.

5.3.1 Alometria ontogenética em *Cristatusaurus lapparenti*

Kellner & Campos (1996) comentam que os dois indivíduos de *Cristatusaurus lapparenti* (MNHN GDF 365 e 366) possuem a morfologia dos pré-maxilares bastante similar entre si, sendo as maiores diferenças perceptíveis relacionadas a ornamentação da superfície óssea “mais suave” no exemplar juvenil (MNHN GDF366), bem como diferenças no tamanho dos alvéolos dentários. Kellner & Campos (1996) relacionam essas diferenças ao estágio ontogenético de cada indivíduo, tendo sugerido que o espécime MNHN GDF366 trata-se de um jovem devido ao não fusão dos pré-maxilares. As diferenças em relação a borda lingual e distal do alvéolo pré-maxilar 3 e alvéolo 4 são perceptíveis entre os dois exemplares no PCA da vista ventral (CD-ventral-2). No espécime adulto MNHN GDF365 é perceptível a disposição dos alvéolos de forma mais uniforme (figura 14) quando comparado com a forma juvenil MNHN GDF366, que possui um diastema sutil entre os alvéolos do pré-maxilar 4 e 5 (figura 14). O ponto de maior expansão do pré-maxilar é posterior a extremidade labial da borda do alvéolo pré-maxilar 3 na forma adulta MNHN GDF365, enquanto no indivíduo juvenil MNHN GDF366 situa-se em uma posição anterior ao ponto mais labial do alvéolo 3. Em vista lateral a região mais antero-ventral do pré-maxilar de MNHN GDF366 é levemente mais dorsal se comparado ao indivíduo adulto MNHN GDF365, no qual a região posterior do pré-maxilar é mais expandida dorso-ventralmente. Interpretamos estes resultados como alometria ontogenética. Sugerimos que ao longo do crescimento de *Cristatusaurus lapparenti* ocorrem: (1) redução do espaçamento do diastema entre os alvéolos 4 e 5, (2) as bordas linguais dos alvéolos 2 e 3 migram para uma posição mais medial, extremidade antero-ventral do pré-maxilar migra para uma posição mais ventral. Na lateral do pré-maxilar ocorre: (1) uma sutil constrição na região mesial do alvéolo pré-maxilar 3, e (2) desenvolvimento da crista sagital que se expande dorso-ventralmente na região posterior dos pré-maxilares.

6 CONCLUSÕES

A morfologia dos pré-maxilares em Spinosauridae apresenta variação bastante relevante e permitem diagnosticar alguns clados. Pela primeira vez esta porção da anatomia destes animais foi explorada quantitativamente por meio de morfometria geométrica. Os resultados alcançados permitiram quantificar e descrever de maneira mais clara a variação observada. Pontualmente, concluímos que:

1) A identificação dos espécimes de *Suchomimus tenerensis* e *Cristatusaurus lapparenti* puderam ser verificadas e refinadas, permitindo a seguinte reinterpretação: (i) o alvéolo pré-maxilar 1 de *Suchomimus tenerensis* posiciona-se mais anteriormente no rosto, se comparado com *Cristatusaurus lapparenti*; além disso, (ii) o quarto alvéolo de *Cristatusaurus lapparenti* é levemente maior do que o quarto alvéolo de *Suchomimus tenerensis*, (iii) mais espaçamento dos diastema entre o terceiro e quarto alvéolo do pré-maxilar em *Suchomimus*, (iv) a borda do alvéolo pré-maxilar 3 em *Suchomimus tenerensis*, é levemente mais dorsal do que em *Cristatusaurus lapparenti*; e (v) *Suchomimus tenerensis* possui a região postero-dorsal do pré-maxilar mais expandida.

2) O exemplar de Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281 pôde ser melhor diagnosticado, comparando-o com demais Spinosauridae. Em todas as análises, a forma de Spinosauridae indet. FSAC-KK-7281 demonstrou mais similaridade com *Baryonyx walkeri* do que com Spinosaurinae. Entretanto, parece seguro afirmar que a afinidade deste espécime como apontada por Lakin & Longrich (2019), alocando-o tentativamente em Spinosaurinae pode não estar correta. Provavelmente o espécime FSAC-KK-7281 não deve pertencer a sub-família Spinosaurinae.

3) Constatou-se através da comparação entre os exemplares cf. *Spinosaurus* NHMUK PV R. 16420 e MSNM V4047, que as principais diferenças estão presentes na morfologia posterior do pré-maxilar, sendo em NHMUK PV R. 16420, a região dorsal posterior levemente mais expandido dorso-ventralmente quando comparado com MSNM V4047. Em MSNM V4047, o ponto de sutura entre pré-maxilar/maxilar é mais posteriormente localizado, bem como, o ponto mais antero-ventral posiciona-se mais ventralmente quando comparado com NHMUK PV R. 16420. Com base nas análises realizadas e propostas prévias, consideramos que ambos os exemplares MSNM V4047 e NHMUK PV R 16420 possam representar táxons diferentes. Desta forma, consideramos que ambos os exemplares NHMUK PV R. 16420 e MSNM V4047 deveriam ser considerados como cf. *Spinosaurus*.

4) Quando comparada à configuração de *Spinosaurus maroccanus* MNHN SAM 124 com cf. *Spinosaurus* MSNM V4047, é notável que a região posterior do pré-maxilar deste exemplar é mais achatada dorso-ventralmente do que em MSNM V4047. Além disso, a região dorsal mais anterior do rostro em MNHN SAM 124 é mais expandida e robusta do que em MSNM V4047 e outra diferença está situada na região mais antero-ventral, posicionada mais dorsalmente em MNHN SAM 124 do que em MSNM V4047. Embora existam tais diferenças entre MNHN SAM 124 e MSNM V4047, a similaridade entre estes exemplares é evidente. Tendo em vista que o holótipo de *Spinosaurus maroccanus* refere-se à um conjunto de vértebras, sem crânio conhecido, é impossível chegar a qualquer conclusão satisfatória a respeito da identificação específica destes materiais. Ressalta-se que o rostro MNHN SAM 124 é um material referido a *Spinosaurus maroccanus* (Taquet & Russel, 1998) sem base comparativa com o holótipo de *Spinosaurus maroccanus* ou com o neótipo de *Spinosaurus aegyptiacus* e, portanto, deveria ser considerado como um cf. *Spinosaurus*.

5) Observa-se efeito alométrico na forma dos pré-maxilares, em que as menores espécies possuem alvéolos relativamente maiores e espaçados de maneira uniforme, dispostos em um pré-maxilar com uma suave constrição posterior ao alvéolo 3; as maiores espécies, por sua vez, apresentam a diminuição relativa da área dos alvéolos 4, 5 e 6, a expansão antero-posterior do pré-maxilar, o aumento gradativo dos distemas entre os alvéolos 3 e 4, e entre o alvéolo 5 e 6, e o aumento da constrição medial dos pré-maxilares, constatou-se que algumas diferenças observadas entre as duas sub-famílias são devidas à alometria.

6) Sugerimos que ao longo do crescimento de *Cristatusaurus lapparenti*, ocorrem: (i) redução do diastema entre os alvéolos 4 e 5, (ii) as bordas liguais dos alvéolos 2 e 3 migram para uma posição mais medial, extremidade antero-ventral do pré-maxilar migra para uma posição mais ventral, (iii) ocorre uma sutil constrição na região mesial do alvéolo pré-maxilar 3, e (iv) a crista sagital se expande dorso-ventralmente na região posterior dos pré-maxilares.

7) Embora as relações internas de Spinosauridae permaneçam com algumas lacunas, o monofileticismo de Spinosaurinae foi corroborado em todas as análises quantitativas da forma aqui realizadas. Já “Baryonychinae” pode não constituir um grupo natural, embora as novas evidências apresentadas aqui não sejam conclusivas a esse respeito.

7 REFERÊNCIAS

- Allain, R., Xaisanavong, T., Richir, P., Khentavong, B. 2012. The first definitive Asian spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the early Cretaceous of Laos. *Naturwissenschaften*, 99 (3): 1-10.
- Alonso, A., Canudo, J. I. 2015. On the spinosaurid theropod teeth from the early Barremian (Early Cretaceous) Blesa Formation (Spain). *Historical Biology*, 28 (6): 1-12.
- Alonso, A., Gasca, J. M., Navarro-Lorbés, P., Rubio, C., Canudo, J. I. 2018. A new contribution to our knowledge of the large-bodied theropods from the Barremian of the Iberian Peninsula: the “Barranco del Hocino” site (Spain). *Journal of Iberian Geology*, 44 (6): 1-17.
- Alonso, A., Navarro-Lorbés, P., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G. 2016. Morfometría geométrica aplicada al estudio de dientes aislados de dinosaurios terópodos. *Current Trends in Paleontology and Evolution*. Actas de XIII EJIP Conference Proceedings, 19-21.
- Amiot, R., Buffetaut, E., Lécuyer, C., Wang, X., Boudad, L., Ding, Z., Fourel, F., Hutt, S., Martineau, F., Medeiros, M. A., Mo, J., Simon, L., Suteethorn, V., Sweetman, S., Tong, H., Zhang, F., Zhou, Z. 2010. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology*, 38 (2): 139-142.
- Arden, T. M. S., Klein, C. G., Zouhri, S., Longrich, N. R. 2019. Aquatic adaptation in the skull of carnivorous dinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) and the evolution of aquatic habits in spinosaurus. *Cretaceous Research*, 93: 275-284.
- Aureliano, T., Ghilardi, A. M., Buck, P. V., Fabbri, M., Samathi, A., Delcourt, R., Fernandes, M. A., Sander, M. 2018. Semi-aquatic adaptations in a spinosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 90: 283-295.
- Bakker, R. T., Galton, P. M. 1974. Dinosaur Monophyly and a New Class of Vertebrates. *Nature*, 248: 168-172.
- Bakker, R. T. 1986. *The Dinosaur Heresies: New Theories Unlocking the Mystery of the Dinosaurs and Their Extinction*. William Morrow and Company INC: New York.
- Baron, M. G., Norman, D. B., Barret, P. M. 2017a. A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution. *Nature*, 543:501-506.
- Baron, M. G., Norman, D. B., Barret, P. M. 2017b. Baron *et al.* reply. *Nature*, 551: 4-5.
- Barret, P. M. 2005. The diet of Ostrich dinosaurs (Theropoda: Ornithomimosauria). *Palaeontology*, 48: 347-358.

Barret, P. M., Benson, R. B. J., Rich, T. H., Vickers-Rich, P. 2011. First spinosaurid dinosaur from Australia and the cosmopolitanism of Cretaceous dinosaur faunas. *Biol. Lett.* 7: 933-936.

Benson, R. B. J. 2018. Dinosaur Macroevolution and Macroecology. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 49: 379-408.

Benton, M. J. 2004. Origin and Relationships of Dinosauria. In: Weishampel, D. B., Dodson, P., Osmólska, H. (eds). *The Dinosauria*. 2^a ed. University of California Press: Berkeley/Los Angeles/London, 7-19.

Benton, M. J. 2005 *Vertebrate Paleontology*. 3^a ed. Blackwell publishing.

Benyoucef, M., Läng, E., Cavin, L., Mebarki, K., Adaci, M., Bensalah, M. 2015. Overabundance of piscivorous dinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) in the mid-Cretaceous of North Africa: The Algerian dilemma. *Cretaceous Research*, 55: 44-55.

Bertin, T. 2010. A catalogue of material and review of the Spinosauridae. *Palarch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 7 (4): 1-39.

Bhullar, B-A. S., Marugán-Lobón, J., Racimo, F., Bever, G. S., Rowe, T. B., Norell, M. A., Abzhanov, A. 2012. Birds have pedomorphic dinosaur skulls. *Nature*, 487: 223-226.

Bittencourt, J. S., Kellner, A. W. A. 2004. On a sequence of sacrocaudal theropod dinosaur vertebrae from the Lower Cretaceous Santana formation, northeastern Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 62 (3): 309-320.

Bittencourt, J. S., Langer, M. C. 2012. Os dinossauros do Mesozoico brasileiro e as relações biogeográficas entre África e America do Sul. In: Gallo, V., Silva, H. M. A., Brito, P. M., Figueiredo, F. J. (eds) *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África*, 301 - 336.

Bonaparte, J. F. 1969. Comments on early saurischians. *Zool. J. Linn. Soc.*, 48: 471-480.

Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge Univ. Press: New York. 435 pp.

Bookstein, F. L. 2015. The Relation Between Geometric Morphometrics and Functional Morphology, as Explored by Procrustes Interpretation of Individual Shape Measures Pertinent to Function. *The Anatomical Record*, 298: 314-327.

Bouaziz, S., Buffetaut, E., Ghanmi, M., Jaeger, J-J., Martin, M., Mazin, J-M., Tong, H. 1988. Nouvelles découvertes de vertébrés fossiles dans l'Albien du Sud tunisien. *Bull. Soc. géol. France.*, 8 (2): 335-339.

Brower, A. V. Z., DePinna, M. C. C. 2012. Homology and errors, *Cladistics*, (28): 529-538.

Brusatte, S. L. 2012. *Dinosaur paleobiology*. Wiley-Blackwell.

Brusatte, S. L., Sakamoto, M., Montanari, S., Harcourt Smith, W. E. H. 2011. The evolution of cranial form and function in theropod dinosaurs: insights from geometric morphometrics. *Journal of Evolutionary Biology*, 25: 365-377.

Buffetaut, E. 1989. New remains of the enigmatic dinosaur *Spinosaurus* from the Cretaceous of Morocco and the affinities between *Spinosaurus* and *Baryonyx*. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 2: 79-87.

Buffetaut, E. 1992. Remarks on the Cretaceous theropod dinosaurs *Spinosaurus* and *Baryonyx*. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 2: 88-96.

Buffetaut, E. 2007. The spinosaurid dinosaur *Baryonyx* (Saurischia, Theropoda) in the Early Cretaceous of Portugal. *Geol. Mag.*, 1-5. DOI: 10.1017/S0016756807003883

Buffetaut, E. 2008. Spinosaurid teeth from the late Jurassic of Tendaguru, Tanzania, with remarks on the evolutionary and biogeographical history of the Spinosauridae. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, 164: 26-28.

Buffetaut, E. 2010. Spinosaur before Stromer: early finds of spinosaurid dinosaurs and their interpretations. In: Moody, R. T. J., Buffetaut, E., Naish, D., Martill, D. M. (eds.) *Dinosaurs and Other Extinct Saurians: A historical perspective*. Geological Society, London, Special publications, 343: 175-188.

Buffetaut, E. 2013. An early spinosaurid dinosaur from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania) and the evolution of the spinosaurid dentition. *Oryctos*, 10: 1-8.

Buffetaut, E., Ingavat, R. 1986. Unusual theropod dinosaur teeth from the Upper Jurassic of Phu Wiang, northeastern Thailand. *Revue de Paléobiologie*, 5 (2): 217-220.

Buffetaut, E., Martill, D., Escuillié, F. 2004. Pterosaurs as part of a spinosaur diet: A rare fossilized action snapshot captures a mortal tussle with a hungry predator. *Nature*, 430 (1): 33-33.

Buffetaut, E., Ouaja, M. 2002. A new specimen of *Spinosaurus* (Dinosauria, Theropoda) from the Lower Cretaceous of Tunisia, with remarks on the evolutionary history of the Spinosauridae. *Bull. Soc. géol. France*, 173 (5): 415-421.

Buffetaut, E., Suteethorn, S., Suteethorn, V., Tong, H., Wongko, K. 2019. Spinosaurid teeth from the Lower Cretaceous of Ko Kut, eastern Thailand. *Annales de Paléontologie*, <https://doi.org/10.1016/j.anmpal.2019.03.006>.

Buffetaut, E., Suteethorn, V., Tong, H., Amiot, R. 2008. An Early Cretaceous spinosaurid theropod from southern China. *Geol. Mag.*, 145 (5): 745-748.

Candeiro, C. R. A., Abranches, C. T., Abrantes, E. A., Avilla, L. S., Martins, V. C., Moreira, A. L., Torres, S. R., Bergqvist, L. P. 2004. Dinosaurs remains from western São Paulo state, Brazil (Bauru Basin, Adamantina Formation, Upper Cretaceous). *Journal of South American Earth Sciences*, 18: 1-10.

Candeiro, C. R. A., Brusatte, S. L., Souza, A. L. 2017. Spinosaurid Dinosaurs from the Early Cretaceous of North Africa and Europe: Fossil Record, Biogeography and Extinction. *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, 40 (3): 294-302.

Candeiro, C. R. A., Martinelli, A. G., Avilla, L. S., Rich, T. H. 2006. Tetrapods from the Upper Cretaceous (Turonian-Maastrichtian) Bauru group of Brazil: a reappraisal. *Cretaceous Research*, 27: 923-946.

Canudo, J. I., Gasulla, J. M., Gómez-Fernández, D., Ortega, F., Sanz, J. L., Yagüe, P. 2008. Primera evidencia de dientes aislados atribuidos a Spinosauridae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Europa: Formación Arcillas de Morella (España). *Ameghiniana*, 45 (4): 649-662.

Carpenter, K., Currie, P. J. 1990. *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*. Cambridge University Press.

Carrano, M. T., Benson, R. B. J., Sampson, S. D. 2012. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, 10 (2): 211-300.

Catalano, S. A., Ercoli, M. D., Prevosti, F. P. 2014. The More, The Better: The Use of Multiple Landmark Configurations to Solve the Phylogenetic Relationships in Musteloids. *Syst. Biol.* 0 (0): 1-13.

Catalano, S. A.; Goloboff, P. A.; Giannini, N. P. 2010. Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework. *Cladistics*, 26(1): 539-549.

Charig, A. J., Milner, A. C. 1986. *Baryonyx*, a remarkable new theropod dinosaur. *Nature*, 324 (27): 359-361.

Charig, A. J., Milner, A. C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bull. nat. Hist. Mus. Lond.*, 53 (1): 11-70.

Charig, A. J., Milner, A. C. 1990. The systematic position of *Baryonyx walkeri*, in the light of Gauthier's reclassification of the Theropoda. In: Carpenter, K., Currie, P. J. (eds). *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*. Cambridge University Press, 127-140.

Cooke, S. B., Terhune, C. E. 2015. Form, Function, and Geometric Morphometrics. *The Anatomical Record*, 298: 5-28.

Dal Sasso, C., Maganuco, S., Buffetaut, E., Mendez, M. A. 2005. New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25 (4): 888-896.

Evers, S. W., Rauhut, O. W. M., Milner, A. C., McFeeters, B., Allain, R. 2015. A reappraisal of the morphology and systematic position of the theropod dinosaur *Sigilmassasaurus* from the "middle" Cretaceous of Morocco. *PeerJ*, 3: 1-101.

Fornel, R., Estrela, P. C. 2012. Morfometria geométrica e a quantificação da forma dos organismos. In: Marinho, J. P., Hepp, L. U., Fornel, R. (eds.) Temas em biologia: Edição comemorativa aos 20 anos do Curso de Ciências Biológicas e aos 5 anos do PPG-Ecologia da URI Campus Erechim. Erechim, Edifapes, 101-120.

Fostowicz-Frelik, L., Gazdzicki, A. 2001. Anatomy and histology of Plesiosaur bones from the Late Cretaceous of Seymour Island, Antarctic Peninsula. In: Gazdzicki (eds.) Palaeontological Results of the Polish Antarctic Expeditions. Part III – *Palaeontological Polonica*, 60, 7-32.

Foth, C., Blanco, M. V. F., Bona, P., Scheyer, T. M. 2017. Cranial shape variation in jacarean caimanines (Crocodylia, Alligatoroidea) and its implications in the taxonomic status of extinct species: The case of *Melanosuchus fisheri*. *Journal of Morphology*, 279 (2): 1-15.

Foth, C., Rauhut, O. W. M. 2013. Macroevolutionary and morphofunctional patterns in theropod skulls: A morphometric approach. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58 (1): 1-16.

Gasca, J. M., Díaz-Martínez, I., Moreno-Azanza, M., Canudo, J. I., Alonso, A. 2018. A hypertrophied ungual phalanx from the lower Barremian of Spain: Implications for the diversity and palaeoecology of Spinosauridae (Theropoda) in Iberia. *Cretaceous Research*, 84: 141-152.

Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the Californian Academy of Sciences*, 8: 1-55.

Gimsa, J., Sleigh, R., Gimsa, U. 2016. The riddle of *Spinosaurus aegyptiacus*' dorsal tail. *Geol. Mag.*, 153 (3): 544-547.

Goloboff, P. A.; Catalano, S. A. 2011. Phylogenetic morphometrics (II): algorithms for landmark optimization. *Cladistics*, 27 (1): 42-51.

Gunz, P., Mitteroecker, P. 2013. Semilandmarks: a method for quantifying curves and surfaces. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24 (1): 103-109.

Hammer, O., Harper, D. A. T. 2006. Paleontological data analysis, Blackwell, 351 pp.

Hammer, O., Harper, D. A. T.; Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 (1): 1-9.

Hasegawa, Y., Buffetaut, E., Manabe, M., Takakua, Y. 2003. A possible spinosaurid tooth from the Sebayashi Formation (Lower Cretaceous), Gunma, Japan. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History*, 7: 1-5.

Hasegawa, Y., Tanaka, G., Takakua, Y., Koike, S. 2010. Fine sculptures on a tooth of *Spinosaurus* (Dinosauria, Theropoda) from Morocco. *Bull. Gunma Mus. Natu. Hist.*, 14: 11-20.

Henderson, D. M. 2018. A buoyancy, balance and stability challenge to the hypothesis of semi-aquatic *Spinosaurus* Stromer, 1915 (Dinosauria: Theropoda). *PeerJ*, 6: 1-29.

Hendrickx, C., Hartman, S. A., Mateus, O. 2015a. An overview of non-avian theropod discoveries and classification. *Palarch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 12 (1): 1-73.

Hendrickx, C., Mateus, O., Araújo, R. 2015b. A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35: 1-18.

Hendrickx, C., Mateus, O., Buffetaut, E. 2016. Morphofunctional Analysis of the Quadrate of Spinosauridae (Dinosauria: Theropoda) and the Presence of *Spinosaurus* and a Second Spinosaurine Taxon in the Cenomanian of North Africa. *Plos One*, 11 (1): 1-49.

Holtz Jr, T. R., Osmólska, H. 2004. Saurischia. In: Weishampel, D. B., Dodson, P., Osmólska, H. (eds). *The Dinosauria*. 2^a ed. University of California Press: Berkeley/Los Angeles/London, 21-24.

Holtz, T. R. 1998. Spinosaurus as Crocodile Mimics. *Science*, 282 (5392): 1276-1277.

Hone, D. W. E., Faulkes, C. G. 2014. A proposed framework for establishing and evaluating hypotheses about the behavior of extinct organisms. *Journal of Zoology*, 292: 260-267.

Hone, D. W. E., Holtz, T. R. 2017. A century of Spinosaurus - A Review and Revision of the Spinosauridae with Comments on Their Ecology. *Acta Geologica Sinica*, 91 (3): 1120-1132.

Hone, D. W. E., Xu, X., Wang, D-Y. 2010. A probable baryonychine (Theropoda: Spinosauridae) tooth from the upper Cretaceous of Henan Province, China. *Vertebrata Palasiatica*, 48 (1): 19-26.

Hou, L., Yeh, H., Zhao, X. 1975. Fossil reptiles from Fusui, Kwangshi. *Vertebrata Palasiatica*, 13: 23-33.

Huxley, T. M. 1870. On the classification of the Dinosauria, with observations on the Dinosauria of the Trias. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 26: 32-51.

Ibrahim, N., Sereno, P. C., Dal Sasso, C., Maganuco, S., Fabbri, M., Martill, D. M., Zouhri, S., Myhrvold, N., Iurono, D. A. 2014. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science*, 345 (6204): 1613-1616.

Irmis, R. B., Parker, W. G., Nesbitt, S. J., Liu, J. 2007. Early ornithischian dinosaurs: The Triassic record. *Historical Biology*, 19 (1): 3-22.

- Kellner, A. W. A. 2004. On a pterosaur neck with a dinosaur tooth: scavenging or predation?, *Natura Nascota*, 29: 37-39.
- Kellner, A. W. A., Azevedo, S. A. K., Machado, E. B., Carvalho, L. B., Henriques, D. D. R. 2011. A new dinosaur (Theropoda, Spinosauridae) from the Cretaceous (Cenomanian) Alcântara Formation, Cajual Island, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83 (1): 99-108.
- Kellner, A. W. A., Campos, D. A. 1996. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 199 (2): 151-166.
- Kellner, A. W. A., Mader, B. J. 1997. Archosaur teeth from the Cretaceous of Morocco. *J. Paleont.*, 71 (3): 525-527.
- Kendall, D. G. 1977. Diffusion of shape, *Advances in Applied Probability*, 9 (3): 428-430.
- Klingenberg, C. P. 2008. Morphological Integration and Developmental Modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 115-132.
- Klingenberg, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11: 353-357.
- Kobayashi, Y., Lu, J-C., Dong, Z-M., Barsbold, R., Azuma, Y., Tomida, Y. 1999. Herbivorous diet in an ornithomimid dinosaur. *Nature*, 402: 480-481.
- Kubota, K., Takakura, Y., Hasegawa, Y. 2017. Second discovery of a spinosaurid tooth from the Sebayashi Formation (Lower Cretaceous), Kanna Town, Gunma Prefecture, Japan. *Bull. Gunma. Mus. Natu. Hist.*, 21: 1-6.
- Lakin, R. J., Longrich, N. R. 2019. Juvenile spinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) from the middle Cretaceous of Morocco and implications for spinosaur ecology. *Cretaceous Research*, 93: 129-142.
- Langer, M. C. 2004. Basal Saurischia. In: Weishampel, D. B., Dodson, P., Osmólska, H. (eds). *The Dinosauria*. 2^a ed. University of California Press: Berkeley/Los Angeles/London, 25-46.
- Langer, M. C., Benton, M. J. 2006. Early Dinosaurs: A Phylogenetic Study. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4 (4): 309-358.
- Langer, M. C., Ezcurra, M. D., Bittencourt, J. S., Novas, F. E. 2009. The origin and early evolution of dinosaurs. *Biol. Rev.*, 84: 1-56.
- Langer, M. C., Ezcurra, M. D., Rauhut, O. W. M., Benton, M. J., Knoll, F., McPhee, B. W., Novas, F. E., Pol, D., Brusatte, S. L. 2017. Untangling the dinosaur family tree. *Nature*, 551: 1-3.

Lautenschlager, S. 2014. Morphological and functional diversity in therizinosaur claws and the implications for theropod claw evolution. *Proc. R. Soc. B.*, 281: 1-7.

Lawing, A. M., Polly, P. D. 2010. Geometric morphometrics: recent applications to the study of evolution and development. *Journal of Zoology*, 280: 1-7.

Loy, A., Slice, D. E. Image data banks and geometric morphometrics. 2010. In: Nimis, P. L., Vignes Lebbe, R. (eds). Tools for Identifying Biodiversity: *Progress and Problems*, EUT, 243-248 pp.

McFeeters, B., Ryan, M. J., Hinic-Frlog, S., Schröder-Adams, C. 2013. A reevaluation of *Sigilmassasaurus brevicollis* (Dinosauria) from the Cretaceous of Morocco. *Can. J. Earth Sci.*, 50: 1-14.

Machado, E. B. 2010. Descrição de um novo exemplar de Spinosauridae (Dinosauria, Theropoda) da Formação Romualdo (Bacia do Araripe), Nordeste do Brasil. *Dissertação de mestrado* – UFRJ/Museu Nacional/Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), 76 p.

Machado, E. B., Kellner, A. W. A. 2005. Notas sobre Spinosauridae (Theropoda, Dinosauria). *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, 28 (1): 158-173.

Maganuco, S., Dal Sasso, C. 2018. The smallest biggest theropod dinosaur: a tiny pedal ungual of a juvenile *Spinosaurus* from the Cretaceous of Morocco, *PeerJ*, 6: 1-10.

MacLeod, N., Krieger, J., Jones, K. E. 2013. Geometric Morphometric Approaches to Acoustic Signal Analysis in Mammalian Biology, *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 24 (1): 110-125.

Malafaia, E., Gasulla, J. M., Escaso, F., Narváez, I., Sanz, J. L., Ortega, F. 2018. New spinosaurid (Theropoda, Megalosauroida) remains from the Arcillas de Morella Formation (upper Barremian) of Morella, Spain. *Cretaceous Research*, 92: 174-183.

Marcus, L. F., Bello, E., García-Valdecasas, A. 1993. Contributions to morphometrics, *Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid*, 265 pp.

Marsh, O. C. 1881. Classification of the Dinosauria. *American Journal of Science Series*, 3: 241-244.

Marsola, J. C. A., Bittencourt, J. S., Butler, R. J., Da Rosa, A. A. S., Sayão, J. M., Langer, M. C. 2019. A new dinosaur with theropod affinities from the late Triassic Santa Maria Formation, South Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e1531878. DOI: 10.1080/02724634.2018.1531878

Martill, D. M., Cruickshank, A. R. I., Frey, E., Small, P. G., Clarke, M. 1996. A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. *Journal of the Geological Society*, 153: 5-8.

Martill, D. M., Hutt, S. 1996. Possible baryonychid dinosaur teeth from the Wessex Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of the Isle of Wight, England. *Proceedings of the Geologists' Association*, 107: 81-84.

Mateus, O., Araújo, R., Natário, C., Castaninha, R. 2011. A new specimen of the theropod dinosaur *Baryonyx* from the early Cretaceous of Portugal and taxonomic validity of *Suchosaurus*. *Zootaxa*, 2827: 54-68.

Medeiros, M. A. 2006. Large theropod teeth from the Eocenomanian of Northeastern Brazil and the occurrence of Spinosauridae. *Revista bras. paleont.*, 9 (3): 333-338.

Medeiros, M. A., Schultz, C. L. 2002. A fauna Dinossauriana da “Laje do Coringa”, Cretáceo Médio do Nordeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, 60 (3): 155-162.

Milner, A. C. 2003. Fish-eating theropods: a short review of the systematics, biology and palaeobiology of spinosaurs. *Journadas Internacionales sobre paleontologic de Dinosaurios y su Entoro*, 2: 129–138.

Monteiro, L. R. 1999. Multivariate Regression Models and Geometric Morphometrics: The Search for Causal Factors in the Analysis of Shape. *System. Biol.* 48 (1): 192-199.

Monteiro, L. R., Guillermo, L. H., Rivera, L. A., Beneditto, A. P. M. 2004. Geometric methods combining contour and landmark information in the statistical analysis of biological shape. In: Mondaini, R. (eds.) Proceedings of the Third Brazilian Symposium on Mathematical and Computational Biology. E-Papers, Rio de Janeiro, 336-355.

Niedzwiedzki, G., Gierlinski, G. 2002. Isolated theropod teeth from the Cretaceous strata of Khouribga, Morocco. *Geological Quaterly*, 46 (1): 97-100.

Nixon, K. C., Carpenter, J. M. 2012. On homology, *Cladistics*, 28: 160-169.

Novas, F. E. 1996. Dinosaur Monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16 (4): 723-741.

Owen, R. 1840-45. Odontography; or, a treatise on the comparative anatomy of the teeth; their physiological relations, mode of development, and microscopic structure, in the vertebrate animals. *H. Baillière*, Londres, 655 pp.

Owen, R. Report on British fossil reptiles. Part II. 1842. *Reports of the British Association for the Advancement of Science*, 11: 60-204.

Pandian, K. 2004. Basal Avialae. In: Weishampel, D. B., Dodson, P., Osmólska, H. (eds). *The Dinosauria*. 2^a ed. University of California Press: Berkeley/Los Angeles/London, 210-231.

Perez-Neto, P. R. 1995. Introdução a análises morfométricas. In: Peres-Neto, P. R., Valentin, J. L., Fernandez, F. A. S. (eds.). Volume II: Tópicos em tratamento de Dados Biológicos. Programa de Pós-Graduação em Ecologia – Instituto de Biologia – UFRJ, Rio de Janeiro, p. 57-89.

Perez, S. I., Bernal, V., Gonzalez, P. N. 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *J. Anat.*, 208: 769-784.

Polly, P. D. 2017. Morphometrics and evolution: the challenge of crossing rugged phenotypic landscapes with straight paths. *Journal of Genetics and Breeding*, 21 (4): 452-461.

Rauhut, O. W. M. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology*, 69: 1-213.

Rayfield, E. J. 2004. Cranial mechanics and feeding in *Tyrannosaurus rex*. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 271: 1451-1459.

Rayfield, E. J. Milner, A. C., Xuan, V. B., Young, P. G. 2007. Functional morphology of spinosaur ‘crocodile-mimic’ dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 27 (4): 892-901.

Rayfield, E. J. 2011. Structural performance of tetanuran theropod skulls, with emphasis on the Megalosauridae, Spinosauridae and Carcharodontosauridae. *Special Papers in Palaeontology*, 86: 241-253.

Rej, J. E., Mead, J. I. 2017. Geometric Morphometric Differentiation of Two Western USA Lizards (Phrynosomatidae: Squamata): *Uta stansburiana* and *Urosaurus ornatus*, with Implications for Fossil Identification. *Bull. Southern California Acad. Sci.*, 116 (3): 153-161.

Rohlf, F. J. 1990. Morphometrics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 299-316.

Rohlf, F. J. 2015. The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammology*, 26 (1): 9-12.

Rohlf, F. J., Bookstein, F. L. 1988. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop, 396 pp.

Rohlf, F. J., Marcus, L. F. A Revolution in Morphometrics. *Tree*, 8 (4): 129-132.

Rohlf, F. J., Slice, D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.*, 39 (1): 40-59.

Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I., Cruzado-Caballero, P., Infante, P., Moreno-Azanza, M. 2005. Baryonychine teeth (Theropoda: Spinosauridae) from the Lower Cretaceous of La Cantalera (Josa, NE Spain). *Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, 14: 59-62.

Russel, D. A. 1996. Isolated Dinosaur bones from the Middle Cretaceous of the Tafilalt, Morocco. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 18: 349-402.

Saitou, N., Nei, N. 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic tree. *Molecular Biology and Evolution*, 4: 406-425.

Sales, M. A. F., Lacerda, M. B., Horn, B. L. D., Oliveira, I. A. P., Schultz, C. L. 2016. The “X” of the Matter: Testing the Relationship between Paleoenvironments and Three Theropod Clades. *PlosOne*, 11 (2): 1-25.

Sales, M. A. F., Liparini, A., Andrade, M. B., Aragão, P. R. L., Schultz, C. L. 2017. The oldest South American occurrence of Spinosauridae (Dinosauria, Theropoda). *Journal of South American Earth Sciences*, 74: 83-88.

Sales, M. A. F., Schultz, C. L. 2017. Spinosaur taxonomy and evolution of craniodental features: Evidence from Brazil. *PlosOne*, 12 (11): 1-30.

Sauvage, H. E. 1897–98. Vertébrés fossiles du Portugal. Contribution à l'étude des poissons et des reptiles du Jurassique et Du Crétacé. *Direction Travaux. Géologique. Portugal*, 1–47.

Sereno, P. C., Beck, A. L., Dutheil, D. B., Gado, B., Larsson, H. C. E., Lyon, G. H., Marcot, J. D., Rauhut, O. W. M., Sadleir, R. W., Sidor, C. A., Varricchio, D. D., Wilson, G. P., Wilson, J. A. 1998. A long-Snouted Predatory Dinosaur from Africa and the Evolution of Spinosaurids. *Science*, 282: 1298-1302.

Sereno, P. C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 25: 435-489.

Sereno, P. C., Wilson, J. A., Larsson, H. C. E., Dutheil, D. B., Sues, H-D. 1994. Early Cretaceous Dinosaurs from the Sahara. *Science*, 266: 267-271.

Serrano-Martínez, A., Vidal, D., Sciscio, L., Ortega, F., Knoll, F. 2016. Isolated theropod teeth from the Middle Jurassic of Níger and the early dental evolution of Spinosauridae. *Acta Palaeontol. Pol.*, 61 (2): 403-415.

Sloan, R. E., Rigby, J. K., Van Halen, L. M., Gabriel, D. 1986. Gradual Dinosaur Extinction and Simultaneous Ungulate Radiation in the Hell Creek Formation. *Science*, 232: 629-633.

Slice, D. E. 2007. Geometric Morphometrics. *Annu. Rev. Anthropol.* 36: 261-281.

Smith, J. B., Dodson, P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 1–12.

Smith, J. B., Lamanna, M. C., Mayr, H., Lacovara, K. J. 2006. New information regarding the holotype of *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915. *J. Paleont.* 80 (2): 400-4006.

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

Stromer, E. 1934. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). XIII. Dinosauria. *Abhandlungen der Königlichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-physikalische Klasse*, 22: 1-79.

Sues, H-D., Frey, E., Martill, D. M., Scott, D. M. 2002. *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22 (3): 535-547.

Taquet, P. 1984. Une curieuse spécialisation ducranê de certains Dinosaures carnivores du Crétacé: le museau long et étroit des Spinosauridés. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 299 (2): 217-222.

Taquet, P., Russel, D. A. 1998. New data on spinosaurid dinosaurs from the Early Cretaceous of the Sahara. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 327: 347-353.

Vieira, L. I., Torres, J. A. 1995. Presencia de *Baryonyx walkeri* (Saurischia, Theropoda) en el Weald de La Rioja (España). Nota previa. *Munibe (Ciencias Naturales-NaturZientziak)*, 47: 57-61.

Viscosi, V., Cardini, A. 2011. Leaf Morphology, Taxonomy and Geometric Morphometrics: A Simplified Protocol for Beginners. *Plos One*, 6 (10): 1-20.

Webster, M., Sheets, H. D. 2010. A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. In: Alroy, J., Hunt, G. (eds). *Quantitative Methods in Paleobiology*. The Paleontological Society Papers, 16: 163-188.

Weishampel, D. B., Dodson, P., Osmólska, H. 2004b. *The Dinosauria*. 2^a ed. University of California Press: Berkeley/Los Angeles/London, 861 p.

Wongko, K., Buffetaut, E., Khama, S., Lauprasert, K. 2019. Spinosaurid theropod teeth from the Red Beds of the Khok Kruat Formation (Early Cretaceous) in Northeastern Thailand. *Tropical Natural History*, 19 (1): 8-20.

Zelditch, M. A; Swiderski, D. L; Sheets, H. D. 2012. *Geometric morphometrics for biologists: A primer*. 2^a Edition. USA: Elsevier. 478 pp.

ANEXOS

Anexo 1 – Compilado de ocorrências de Spinosauridae.

Identificação Taxonômica	Estruturas preservadas	Procedência	Datação	Referência
<i>Angaturama limai</i>	Rostro, composto pelos pré-maxilares e parte dos maxilares	Brasil	Albiano	Kellner & Campos, 1996
Baryonychidae indet.	Sete dentes isolados	Inglaterra	Barremiano	Martill & Hutt, 1996
Baryonychinae indet.	Dezenove dentes isolados e diversos fragmentos de dentes	Espanha	Hauteriviano/Barremiano	Ruiz-Omeñaca <i>et al.</i> , 2005
Baryonychinae indet.	Dente isolado	China	Cretáceo Superior	Hone <i>et al.</i> , 2010
Baryonychinae indet.	Treze dentes isolados	Espanha	Barremiano	Alonso & Canudo, 2015
Baryonychinae indet.	Vértebra cervical posterior	Espanha	Aptiano	Gasulla <i>et al.</i> , 2009 <i>apud</i> Bertin, 2010
<i>Baryonyx walkeri</i>	Esqueleto parcial, composto por pré-maxilares, fragmento de maxila esquerda, nasais, lacrimais, frontais, occipitais, dentário esquerdo, ossos pós-dentário, dentes implantados e dentes isolados, áxis, vértebras cervicais, vértebras dorsais, uma vértebra caudal, costela cervical, costelas dorsais, gastrália, chêvrans, escápula, coracóide e possível clavícula, úmeros, falanges, fragmentos do ílio e ísquio, púbis, fragmento do fêmur direito e esquerdo, fragmento de fíbula esquerda, calcâneo direito, fragmentos de metatarsais, falanges incluindo ungueais	Inglaterra	Barremiano	Charig & Milner, 1986, 1997
<i>Baryonyx walkeri</i>	Fragmento de maxila esquerda	Espanha	Barremiano	Vieira & Torres, 1995

<i>Baryonyx walkeri</i>	Esqueleto parcial composto por um fragmento de dentário esquerdo, dois dentes, quatro espinhos neurais de vértebras dorsais, cinco centros vertebrais caudais, fragmentos de chevrons, fragmentos de costelas dorsais, escápula direita, púbis direito, fragmento de ílio, dois calcâneos, uma falange ungueal	Portugal	Barremiano	Mateus <i>et al.</i> , 2011
<i>Baryonyx</i> sp.	Dente isolado	Espanha	Barremiano	Torcida <i>et al.</i> , 1997 <i>apud</i> Milner, 2003
<i>Baryonyx</i> sp.	Fragmento de dentário direito	Portugal	Barremiano	Buffetaut, 2007
<i>Baryonyx</i> sp.	Pós-orbital esquerdo, esquelomossal esquerdo, vértebra cervical, três costelas cervicais, fragmento de duas vértebras sacrais, vértebra caudal, chevron, metacarpais I, II e II esquerdo, falange I esquerda	Espanha	Hauteriviano/Barremiano	Fuentes Vidarte <i>et al.</i> , 2001 <i>apud</i> Bertin, 2010
Aff. <i>Baryonyx</i> sp.	Ungueal esquerdo do dígito I	Espanha	Barremiano	Gasca <i>et al.</i> , 2018
<i>Cristatusaurus lapparenti</i>	Pré-maxilares não fusionados, fragmento de maxila direita, fragmento de dentário, vértebra dorsal e pré-maxilares fusionados	Níger	Aptiano	Taquet & Russel, 1998
<i>Ichthyovenator laosensis</i>	Esqueleto parcial articulado incluindo uma vértebra dorsal, espinho neural de vértebra dorsal, duas vértebras caudais, cinco vértebras sacrais incompletas, ílio, ísquio, púbis direito e costela dorsal posterior	Laos	Aptiano	Allain <i>et al.</i> , 2012
<i>Irritator challengerii</i>	Basecrânio	Brasil	Aptiano/Albiano	Martill <i>et al.</i> , 1996; Sues <i>et al.</i> , 2002
<i>Ostafrikasaurus crassiserratus</i>	Dois dentes isolados	Tanzânia	Kimmeridgiano	Buffetaut, 2008, 2013
<i>Oxalaia quilombensis</i>	Pré-maxilares fusionados e fragmento de maxila	Brasil	Cenomaniano	Kellner <i>et al.</i> , 2011

<i>Siamosaurus suteethorni</i>	Conjunto de dentes isolados	Tailândia	Jurássico Superior	Buffetaut & Ingavat, 1986
? <i>Siamosaurus</i>	Dente isolado	Japão	Barremiano/Aptiano	Hasegawa <i>et al.</i> , 2003
<i>Sigilmassasaurus brevicollis</i>	Cinco vértebras cervicais, nove vértebras dorsais e quatro vértebras caudais	Marrocos	Albiano	Russel, 1996
<i>Sigilmassasaurus brevicollis</i>	Vértebra dorsal	Marrocos	?Cenomaniano	Lakin & Longrich, 2019
<i>Sigilmassasaurus</i>	Dois centros vertebrais de vértebras caudais	Brasil	Cretáceo Médio	Medeiros & Schultz, 2002
? <i>Sigilmassasaurus brevicollis</i>	Quadrado direito isolado	Marrocos	Cenomaniano	Hendrickx <i>et al.</i> , 2016
? <i>Sigilmassasaurus brevicollis</i>	Frontais direito e esquerdo fusionados	Marrocos	Cenomaniano	Arden <i>et al.</i> , 2019
<i>Spinosaurus aegyptiacus</i>	Dois ramos mandibulares, ?angular esquerdo, fragmento de maxila, cerca de doze dentes, fragmentos de costelas, fragmentos da gastrália lateral, duas vértebras cervicais, sete vértebras dorsais, duas vértebras sacrais completas e uma fragmentada e uma vértebra caudal anterior	Egito	Cenomaniano	Stromer, 1915 tradução de Zanon, 1989
<i>Spinosaurus aegyptiacus</i>	Esqueleto parcial composto pelos nasais, pré-frontais, esquamosal, quadradojugal, quadrados, fragmento de dentário, dentes isolados e possível lacrimal. Além dos elementos pós cranianos: fragmentos de vértebras cervicais, dorsais, sacrais e caudais, fragmentos de costelas cervicais e dorsais e fragmentos de chêvrans, ambos os ílios, ísquios, púbis, fêmurs, tíbias, fíbulas, além de metacarpais e falanges	Marrocos	Cenomaniano	Ibrahim <i>et al.</i> , 2014
<i>Spinosaurus aegyptiacus</i>	Fragmento de dentário, vértebra caudal medial, três vértebras caudais distais, falange do dígito I esquerdo do membro anterior,	---	---	Ibrahim <i>et al.</i> , 2014 (material suplementar)

	falange do dígito III do membro posterior, quatro vértebras dorsais, duas vértebras cervico-dorsais, falange manual e duas falanges pedais, quadrado esquerdo, metacarpal direito III, parte distal de metatarsais, ílio esquerdo			
<i>Spinosaurus aegyptiacus</i>	Oitenta e um dentes isolados	Algéria	Cenomaniano	Benyoucef <i>et al.</i> , 2015
<i>Spinosaurus aegyptiacus</i>	Seis quadrados	Marrocos	Cenomaniano	Hendrickx <i>et al.</i> , 2016
<i>Spinosaurus</i> cf. <i>Sp. aegyptiacus</i>	Fragmento de maxila direita	Marrocos	Cenomaniano	Buffetaut, 1989
<i>Spinosaurus</i> cf. <i>Sp. aegyptiacus</i>	Fragmento de dentário esquerdo	Tunísia	Albiano	Buffetaut & Ouaja, 2002
<i>Spinosaurus</i> cf. <i>Sp. aegyptiacus</i>	Fragmento de maxila, rostro e dentário	Marrocos	Cenomaniano	Milner, 2003
<i>Spinosaurus</i> cf. <i>Sp. aegyptiacus</i>	Rostro completo e nasais fusionados	Marrocos	Cenomaniano	Dal Sasso <i>et al.</i> , 2005
cf. <i>Spinosaurus aegyptiacus</i>	Falange ungueal	Marrocos	Cenomaniano	Maganuco & Dal Sasso, 2018
cf. <i>Spinosaurus aegyptiacus</i>	Frontal esquerdo e fragmento do frontal direito, frontais e parietais fusionados	Marrocos	Cenomaniano	Arden <i>et al.</i> , 2019
cf. <i>Spinosaurus aegyptiacus</i>	Duas vértebras cervicais e duas vértebras dorsais	Marrocos	?Cenomaniano	Lakin & Longrich, 2019
<i>Spinosaurus maroccanus</i>	Duas vértebras cervicais, fragmento de dentário e espinho neural de vértebra dorsal	Marrocos	Albiano	Russel, 1996
<i>Spinosaurus maroccanus</i>	Rostro, fragmento de pré-maxila, centro vertebral de duas vértebras cervicais e espinho neural de vértebra dorsal	Algéria	Albiano	Taquet & Russel, 1998
<i>Spinosaurus</i>	Doze dentes isolados	Brasil	Cretáceo Médio	Medeiros & Schultz, 2002
<i>Spinosaurus</i> sp.	Cinco dentes isolados	Tunísia	Albiano	Bouaziz <i>et al.</i> , 1988

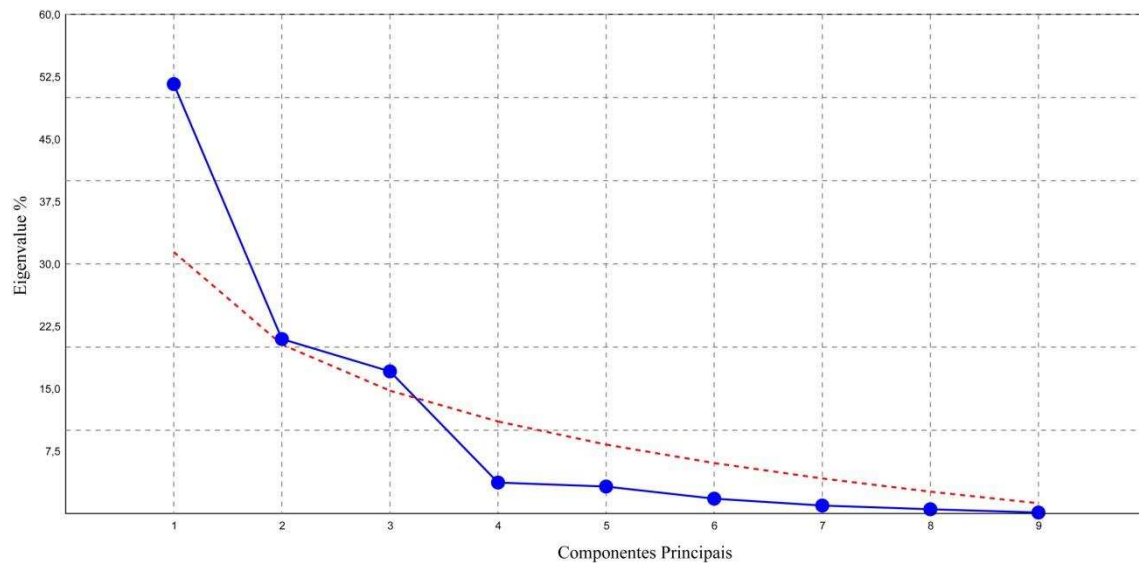
<i>Spinosaurus</i> sp.	Dente isolado	Camarões	Barremiano/Aptiano	Congleton, 1990 <i>apud</i> Milner, 2003
<i>Spinosaurus</i> sp.	Dente isolado	Camarões	Barremiano/Aptiano	Congleton <i>et al.</i> , 1992 <i>apud</i> Milner, 2003
<i>Spinosaurus</i> sp.	Dente isolado	Camarões	Barremiano/Aptiano	Colin <i>et al.</i> , 1992 <i>apud</i> Milner, 2003
<i>Spinosaurus</i> sp.	Dois dentes isolados	Marrocos	Albiano/Cenomaniano	Niedzwiedzki & Gierlinski, 2002
<i>Spinosaurus</i> sp.	Dente isolado	Marrocos	---	Hasegawa <i>et al.</i> , 2010
<i>Spinosaurus</i> sp.	Frgamento de úmero, ulna e garras isoladas	---	---	Ibrahim <i>et al.</i> , 2014 (material suplementar)
<i>Spinosaurus</i> “B”	Esqueleto isolado	Egito	Cenomaniano	Stromer, 1934 <i>apud</i> Milner, 2003
<i>Suchomimus tenerensis</i>	Esqueleto parcial desarticulado e registros adicionais de rostró articulado, quadrado direito, fragmento de dentário, áxis e vértebra cervical posterior, vértebra dorsal posterior, duas vértebras caudais, dentes e ossos adicionais	Níger	Aptiano	Sereno <i>et al.</i> , 1998
<i>Suchomimus tenerensis</i>	Vértebras pré-sacrais, fúrcula, gastrália, costelas, cinturas e membros	Níger	Aptiano	Lipkin <i>et al.</i> , 2007
Spinosauridae indet.	Dentes isolados	Níger	Aptiano	Lapparent, 1960 <i>apud</i> Milner, 2003
Spinosauridae indet.	Dente isolado	Quênia	Turoniano/Santoniano	Weishampel, 1990 <i>apud</i> Milner, 2003

Spinosauridae indet.	Dente isolado	Quênia	Turoniano/Santoniano	Wescott <i>et al.</i> , 1993 <i>apud</i> Milner, 2003
Spinosauridae indet.	Dois dentes isolados	Marrocos	Albiano/Cenomaniano	Kellner & Mader, 1997
Spinosauridae indet.	Nove vértebras articuladas, sendo três sacrais e seis caudais, três chevrons	Brasil	Aptiano/Albiano	Bittencourt & Kellner, 2004
Spinosauridae indet.	Dente isolado embebido em uma vértebra de pterossauro	Brasil	Cretáceo Inferior	Buffetaut <i>et al.</i> , 2004
Spinosauridae indet.	Pelve, fragmento de membros anteriores e posteriores, vértebras sacrais e vértebras caudais	Brasil	Albiano	Machado & Kellner, 2005; Machado, 2010
Spinosauridae indet.	Três dentes isolados e mais fragmentos de dentes	Brasil	Cenomaniano	Medeiros, 2006
Spinosauridae indet.	Dente isolado	China	Cretáceo Inferior	Buffetaut <i>et al.</i> , 2008
Spinosauridae indet.	Vinte dentes isolados	Espanha	Aptiano	Canudo <i>et al.</i> , 2008
Spinosauridae indet.	Vértebra cervical isolada	Austrália	Cretáceo Inferior	Barret <i>et al.</i> , 2011
Spinosauridae indet.	Dente isolados	Níger	Jurássico Médio	Serrano-Martínez <i>et al.</i> , 2016
Spinosauridae indet.	Dente isolado	Brasil	Berriasiano/Valanginia no	Sales <i>et al.</i> , 2017
Spinosauridae indet.	Fragmento de dente isolado	Japão	Cretáceo Inferior	Kubota <i>et al.</i> , 2017
Spinosauridae indet.	Vértebra cervical, fêmur direito quase completo, fragmento de fêmur direito e tíbia esquerda quase completa	Espanha	Barremiano	Malafaia <i>et al.</i> , 2018
Spinosauridae indet.	Pré-maxilar direito, quadrado direito, vértebra cervical fragmentada, vértebra dorsal anterior	Marrocos	?Cenomaniano	Lakin & Longrich, 2019
Spinosauridae indet.	Dois dentes isolados	Tailândia	Cretáceo Inferior	Buffetaut <i>et al.</i> , 2019
Spinosaurinae? indet.	Quatro dentes isolados	Espanha	Barremiano	Alonso & Canudo, 2015
Spinosaurinae indet.	Dois dentes isolados	Espanha	Barremiano	Alonso <i>et al.</i> , 2018

Spinosaurinae indet.	Fragmento de tibia	Brasil	Aptiano/Albiano	Aureliano <i>et al.</i> , 2018
Spinosaurinae indet.	Seis dentes isolados	Tailândia	Aptiano	Wongko <i>et al.</i> , 2019

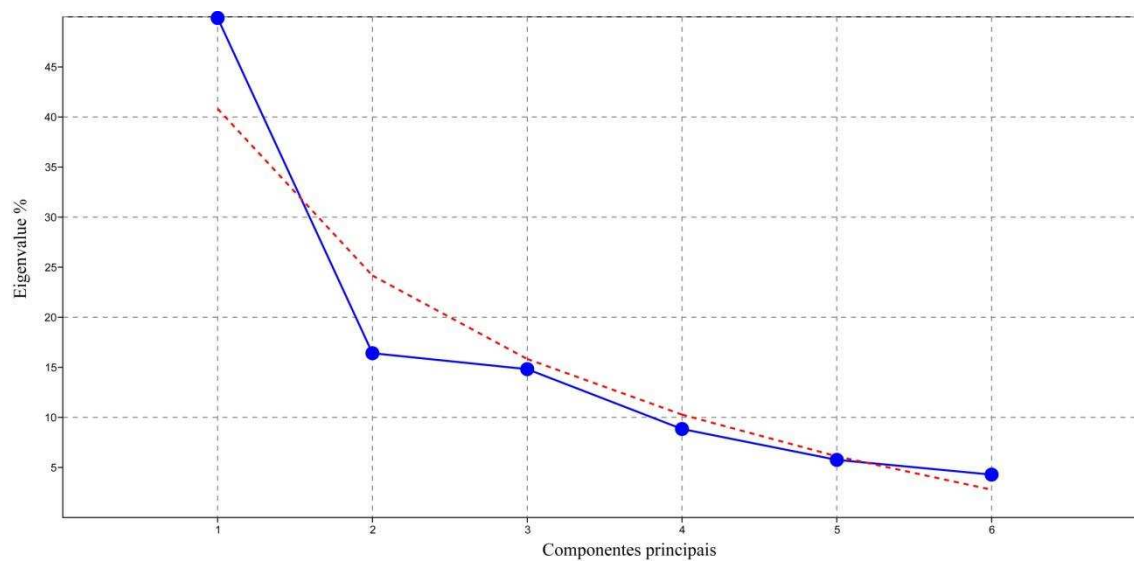
APÊNDICES

Apêndice 1 - Broken stick dos componentes principais da análise em vista ventral (CD-ventral-1).

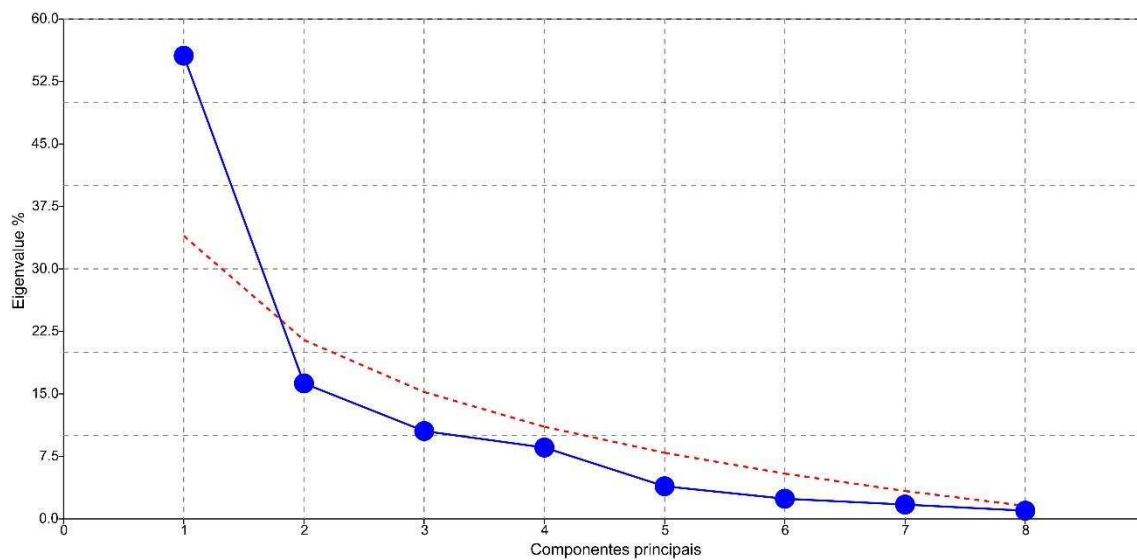


Apêndice 2 - Escores dos indivíduos em vista ventral (CD-ventral-1) nos três primeiros componentes principais.

Identificação	CP1	CP2	CP3
<i>A. limai</i> (GP/2T-5)	-0,13584	0,044653	-0,10448
<i>B. walkeri</i> (NHMUK PV R. 9951)	0,078177	-0,020623	0,021751
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	0,06574	0,074688	0,050304
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	0,0036777	0,045587	0,015168
<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	-	-0,015877	0,020484
	0,0041846		
Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281)	0,1813	-0,068941	-
			0,072663
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (NHMUK PV R. 16420)	-0,010682	0,027504	-
			0,046615
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V4047)	-0,07628	-0,074538	0,035054
<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)	-0,11135	-0,080796	0,037947
<i>Su. Tenerensis</i> (MN 6675-V)	0,0094325	0,068343	0,043046

Apêndice 3 - Broken stick dos componentes principais da análise em vista ventral (CD-ventral-2).**Apêndice 4** - Escores dos indivíduos em vista ventral (CD-ventral-2) nos dois primeiros componentes principais.

	CP1	CP2
<i>B. walkeri</i> (NHMUK PV R. 9951)	-0.064529	-0.010162
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	-0.076548	-0.026408
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	-0.027614	0.085444
<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	0.042324	0.023523
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V4047)	0.058303	-0.026042
<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)	0.11792	-0.012555
<i>Su. tenerensis</i> (MN 6675-V)	-0.049868	-0.0338

Apêndice 5 - Broken stick dos componentes principais da análise em vista lateral.**Apêndice 6** - Escores dos indivíduos em vista lateral nos dois primeiros componentes principais.

	CP1	CP2
<i>B. walkeri</i> (NHMUK PV R. 9951)	0,051831	0,027607
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	0,10979	-0,013404
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	-0,0093562	0,043022
<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	-0,013298	0,080265
Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281)	0,040032	-0,038878
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (NHMUK PV R. 16420)	-0,074663	-0,007674
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V4047)	-0,14459	-0,091099
<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)	-0,10802	0,04156
<i>Su. tenerensis</i> (MN 6675-V)	0,14888	-0,0414

Apêndice 7 – Distância de *Procrustes* (dP) dos exemplares do conjunto de dados CD-ventral-1.

	<i>A. limai</i> (GP/2T-5)	<i>B. walkeri</i> (NHMUK PV R. 9951)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281)	<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (NHMUK PV R 16420)	<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)
<i>B. walkeri</i> (NHMUK PV R. 9951)	0,26189	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	0,26152	0,12704	---	---	---	---	---	---	---
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	0,19247	0,11666	0,10486	---	---	---	---	---	---
<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	0,19632	0,10220	0,13513	0,06690	---	---	---	---	---
Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281)	0,34452	0,16018	0,22602	0,23377	0,21739	---	---	---	---
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (NHMUK PV R 16420)	0,16686	0,14635	0,15549	0,08919	0,10877	0,22958	---	---	---
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	0,19851	0,17399	0,21612	0,15028	0,09880	0,28347	0,16276	---	---
<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)	0,19931	0,21054	0,23859	0,18412	0,14242	0,31860	0,18356	0,07733	---
<i>Su. tenerensis</i> (MN 6675-V)	0,21199	0,12669	0,09046	0,07088	0,10199	0,25185	0,13234	0,17163	0,20139

Apêndice 8 – Energia de deformação (ED) dos exemplares do conjunto de dados CD-ventral-1.

	<i>A. limai</i> (GP/2T-5)	<i>B. walkeri</i> (NHMUK PV R. 9951)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281)	<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (NHMUK PV R 16420)	<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)
<i>B. walkeri</i> (NHMUK PV R. 9951)	0,46187	---	---	---	---	---	---	---	---
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	0,11538	0,01813	---	---	---	---	---	---	---
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	0,03345	0,00585	0,01019	---	---	---	---	---	---
<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	0,15838	0,02479	0,09631	0,12635	---	---	---	---	---
Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281)	0,22264	0,02426	0,17598	0,33910	0,05359	---	---	---	---
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (NHMUK PV R 16420)	0,23225	0,02924	0,12021	0,11744	0,09966	0,67752	---	---	---
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	0,35841	0,12215	0,50656	0,93064	0,9130	1,63199	0,23274	---	---
<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)	0,59982	0,22366	0,77608	1,41789	0,14109	3,25408	0,37904	0,03372	---
<i>Su. tenerensis</i> (MN 6675-V)	0,03454	0,00732	0,01449	0,03501	0,01779	0,30084	0,02307	0,04055	0,01753

Apêndice 9 - Distância de *Procrustes* (dP) dos exemplares do conjunto de dados CD-ventral-2.

	<i>B. walkeri</i> (NHMUK PV R. 9951)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	0,10798	---	---	---	---	---
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	0,13564	0,13329	---	---	---	---
<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	0,13691	0,16397	0,13675	---	---	---
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	0,15417	0,16020	0,15344	0,09864	---	---
<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)	0,20243	0,20358	0,18230	0,14274	0,12120	---
<i>Su. tenerensis</i> (MN 6675-V)	0,10300	0,09179	0,13019	0,14301	0,13166	0,18546

Apêndice 10 – Energia de deformação (ED) dos exemplares do conjunto de dados CD-ventral-2.

	<i>B. walkeri</i> (NHMUK PV R. 9951)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	0,89426	---	---	---	---	---
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	0,78555	0,51989	---	---	---	---
<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	3,46255	8,33847	8,48383	---	---	---
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	4,22335	7,41929	7,88738	1,59136	---	---
<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)	19,80849	37,01024	44,96333	3,61021	3,44661	---
<i>Su. tenerensis</i> (MN 6675-V)	0,33311	0,35154	1,08218	0,57071	0,25836	0,27942

Apêndice 11 - Distância de *Procrustes* (dP) dos exemplares do conjunto de dados em vista lateral.

	<i>B. walkeri</i> (NHMUK PV R. 9951)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281)	<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (NHMUK PV R. 16420)	<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	0,09857	---						
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	0,10260	0,13953	---					
<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	0,10182	0,15839	0,10571	---				
Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281)	0,09125	0,10342	0,09648	0,13276	---			
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (NHMUK PV R. 16420)	0,17101	0,18503	0,14036	0,14954	0,16487	---		
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	0,18099	0,22669	0,14787	0,12286	0,17347	0,12653	---	
<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)	0,23669	0,25646	0,19892	0,21360	0,21574	0,12769	0,15028	---
<i>Su. tenerensis</i> (MN 6675-V)	0,16599	0,12737	0,19400	0,23377	0,18376	0,24595	0,31187	0,29597

Apêndice 12 – Energia de deformação (DE) dos exemplares do conjunto de dados em vista lateral.

	<i>B. walkeri</i> (NHMUK PV R. 9951)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	Spinosauridae indet. (FSAC- KK-7281)	<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (NHMUK PV R. 16420)	<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 365)	89,18622	---	---	---	---	---	---	---
<i>C. lapparenti</i> (MNHN GDF 366)	51,40031	67,42069	---	---	---	---	---	---
<i>O. quilombensis</i> (MN 6117-V)	22,30074	113,04907	109,66500	---	---	---	---	---
Spinosauridae indet. (FSAC-KK-7281)	15,79098	4,88377	70,26558	5,60280	---	---	---	---
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (NHMUK PV R. 16420)	237,04283	159,96367	19,06404	19,33595	185,80327	---	---	---
<i>Sp. cf. Sp. aegyptiacus</i> (MSNM V 4047)	16,85001	56,91586	41,20076	0,73104	23,18024	2,53374	---	---
<i>Sp. maroccanus</i> (MNHN SAM 124)	212,21803	368,27469	47,19487	11,44696	290,27350	10,20450	1,22973	---
<i>Su. tenerensis</i> (MN 6675-V)	83,31170	96,28325	6,50202	6,13959	74,60061	0,68653	1,54980	84,18339