Rafael Delcourt de Seixas Ferreira

EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA DE CERATOSAURIA E TYRANNOSAUROIDEA (DINOSAURIA: THEROPODA)

São Paulo

2016

Rafael Delcourt de Seixas Ferreira

EVOLUÇÃO MORFOLÓGICA DE CERATOSAURIA E TYRANNOSAUROIDEA (DINOSAURIA: THEROPODA)

Tese (Doutorado) – Programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.

Orientador: Prof. Dr. Hussam Zaher

Coorientadora: Profa. Dra. Erika Hingst Zaher

São Paulo

2016

Não autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico.

I do not authorize the reproduction and dissemination of this work in part or entirely by any means eletronic or conventional.

FICHA CATALOGRÁFICA

Ferreira, Rafael Delcourt de Seixas

Evolução morfológica de Ceratosauria e Tyrannosauroidea (Dinosauria: theropoda) / Rafael Delcourt de Seixas Ferreira; orientador Hussam Zaher; coorientadora Erika Hingst-Zaher. – São Paulo: 2016.

227 fls.

Tese (Doutorado) – Programa de Pós-graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo.

1. Evolução - Theropoda. 2. Theropoda - morphology. 3. Theropoda - Evolução. I. Zaher, Hussam. II. Hingst-Zaher, Erika. III. Título.

Banca examinadora

Prof. Dr._____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr._____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr._____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr._____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. Hussam Zaher (Orientador)

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dra. Erika Hingst-Zaher (Coorientadora)

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Este trabalho é dedicado a todas as pessoas que buscam se guiar pelas evidências e encontrar a verdade. Também é dedicado a todas as crianças que com sua imaginação e criatividade fazem os dinossauros voltarem à vida.

Para Gabriel Henrique Ferreira Damasio (nascido em 07/05/2016)

Agradecimentos

Nesses próximos parágrafos gostaria de fazer os devidos agradecimentos a todos àqueles que contribuíram de alguma forma para o desenvolvimento desta tese. Muitos dos que serão citados não contribuíram de forma acadêmica, mas seu apoio foi essencial para que eu pudesse realizar essa pesquisa, pois me apoiaram de diversas formas e fizeram parte importante do desenvolvimento de um caráter questionador.

Primeiramente gostaria de agradecer aos meus orientadores Hussam El Dine Zaher e Erika Hingst-Zaher por me orientarem e ajudarem no desenvolvimento dessa tese. Seu apoio e orientação foram extremamente necessários, seja de forma moral, seja de forma acadêmica. Muito obrigado por me apoiarem e terem a paciência necessária para que eu pudesse escrever e realizar esta pesquisa. Um agradecimento especial ao meu orientador informal Fabio Machado que me norteou com as metodologias empregadas na tese. A Alberto Carvalho toda minha gratidão, pois sempre foi um companheiro e sempre fez comentários pertinentes à tese. Também sou muito grato ao meu amigo Paulo Nascimento (Pirula) por ter tirado fotos do *Daspletosaurus* no Tyrrell Museum e a Bruno Augusta por ter me ajudado com as metodologias empregadas. Ambos também fizeram comentários muito pertinentes à minha tese.

Gostaria de agradecer a toda minha família que sempre esteve ao meu lado pela realização dos meus sonhos e conquistas. Aos meus pais Maurílio Ferreira e Constança Ferreira toda minha gratidão e amor, pois foi graças a eles que pude almejar o caminho da Ciência. Eles me ajudaram a formar meu caráter como pessoa e como profissional. Sempre estiveram ao meu lado, mesmo quando os caminhos trilhados por mim eram ambíguos e duvidosos. Meu pai sempre me incentivou a seguir o caminho das Ciências Biológicas. Agradeço também a minha querida irmã Patricia Ferreira que também sempre me apoiou e foi minha amiga, e a seu marido Vitor Damasio que sempre demonstrou curiosidade pela minha pesquisa e gastávamos muito tempo conversando. A todos meus familiares... tios, primos, avós, todos sempre me incentivaram de alguma forma e sempre tive seu apoio.

Gostaria de fazer um agradecimento especial a meu grande querido amigo e parceiro Felipe Melo, que no período final dessa caminhada, em meio a tanta mudança em minha vida, foi um grande suporte e incentivo. Seu apoio moral e companheirismo foram essenciais para a conclusão dessa tese. Não posso deixar de agradecer também o apoio moral, também nessa fase, dos meus queridos amigos Pedro Busana e Alberto Carvalho. Eles gastaram muito tempo conversando e me orientando em meio à turbulência. Também lhes devo a conclusão da tese. Agradeço muito a

Larissa Ribeiro e Letícia Velasco por me incentivarem e cobrarem o andamento da tese. As duas foram como minhas irmãs mais novas que me apoiavam. O meu muito obrigado!

Agradeço a meus amigos e colegas do Museu de Zoologia da USP (MZUSP). À equipe de nosso Laboratório de Paleontologia sempre foi muito unida, seja academicamente, seja fraternalmente. Muito obrigado a todos, pelos comentários, sugestões, discussões e aprendizado. Obrigado Alberto Carvalho, Paulo Nascimento, Rosely Rodrigues, Melissa Padilha, Ana Bottallo, Bruno Augusta, Bruno Navarro, Natan Brilhante, Wellton Araújo, André Cattaruzzi, Lucas Piazentin. Às amigas Mariana Galera, Gabriela Sanches, Natália Rizzo e Paola Sanches e à equipe do MSZUP que sempre esteve disponível para ajudar e orientar: Felipe Elias, Dione Seripierri, Marta Zamana, Marta Grobel, Omair Tizzot, Sonia Araujo, Ageu Francisco, Valter Saraiva, Altair Casemiro, Eliseu Pereira, Sérgio Torres e Vanderlei dos Santos, muito obrigado.

Um agradecimento especial à minha querida amiga Liza Forancelli que sempre me apoiou e abriu caminhos para novas oportunidades. Nossa amizade se estende além da vida acadêmica. Os meus agradecimentos a ela.

Gostaria de agradecer também aos meus amigos do Museu Nacional que me incentivaram a iniciar o doutorado em outra instituição que não aquela onde realizei meu mestrado. A Sergio Alex, Luciana Carvalho, Orlando Grillo, Deise Henriques, Fernanda Oliveira, Natan Brilhante e Bárbara Maciel deixo meus sinceros agradecimentos.

Agradeço aos meus amigos e professores da Pontifícia Universidade Católica de São Paulo, onde me formei, com os quais até hoje mantenho uma relação de amizade e profissionalismo. O meu muito obrigado a Heitor Fischer e Vilma Palazetti que me iniciaram na vida acadêmica.

Quero agradecer aos meus amigos "leigos" na Ciência, mas que sempre me apoiaram e quiseram ver o desenvolvimento de minha pesquisa e meu crescimento pessoal. Muito obrigado a Vanessa Keese que me ajudou desde o tempo da graduação até o último ano do doutorado; a Elielson e Vanessa Lauriano que sempre foram meus grandes amigos para todas as horas; a Tiago e Malena Leister também meus queridos amigos do coração. Todos eles contribuíram com sua amizade e apoio. Deixo minha gratidão.

Passo agora a agradecer aos pesquisadores, curadores e gerentes das coleções que contribuíram para que eu pudesse examinar os materiais fósseis dentre as diversas instituições visitadas. Sua permissão e auxílio foram imprescindíveis para a obtenção dos dados para a tese. Os agradecimentos serão listados abaixo de acordo com as instituições visitadas:

- ✓ **Museu Nacional**: Sergio Alex, Luciana Carvalho e Deise Henriques.
- ✓ **Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia**: Alejandro Kramarz e Federico Agnolín.
- ✓ **Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional del Comahue**: Juan Porfiri, Domênica Santos e Flávia Coelho.
- ✓ **Museo de La Plata**: Marcelo Reguero.
- ✓ **Museo Municipal Carmen Fuñes**: Rodolfo Coria.
- ✓ **Museo Paleontológico Egídio Feruglio**: Eduardo Ruigómez.
- ✓ **Museo Provincial Carlos Ameghino**: Ruben Barbieri.
- ✓ **Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas (J.C. Moyano) de Mendoza**: Guillermo Campos e Clara Abal.
- ✓ **Museo Municipal Ernesto Bachmann**: Juan Canale.
- ✓ **Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco**: Rubén Martínez.
- ✓ **American Museum of Natural History**: Mark Norell e Carl Mehling.
- ✓ **Field Museum of Natural History**: Bill Simpson.
- ✓ **University of Chicago**: Paul Sereno e Bob Masek.
- ✓ **Burpee Museum of Natural History**: Scott Willians
- ✓ **National Museum of Natural History**: David Bohaska
- ✓ **Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology**: Xu Xing e Zheng Fang
- ✓ **Mongolian Paleontological Center**: Khishigjav Tsogtbaatar, Ulziitseren Sanjaadash e a simpática e prestativa secretária de Tsogtbaatar, que infelizmente não pude lembrar seu nome por claras dificuldades linguísticas.

Agradeço também a Thomas Carr pelos seus comentários a respeito do desenvolvimento ontogenético dos Tyrannosauridae e a Diego Pol pelos comentários e orientações acerca da morfologia de Abelisauridae.

Agradeço a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) por terem fomentado essa pesquisa.

Por fim, gostaria de desagradecer ao governador do estado de São Paulo, Geraldo Alckmin, por prestar um desfavor à educação e ao pensamento crítico dos alunos do estado a partir do fechamento de escolas, redução das merendas, críticas às pesquisas de base e opressão aos alunos por meio de força policial. O retrocesso educacional é a marca de sua gestão.

"Em um lugar escuro nos encontramos, e um pouco mais de conhecimento ilumina nosso caminho."

Mestre Yoda

Resumo

Theropoda foram os dinossauros mais bem sucedidos durante e Era Mesozoica e mantiveram-se bem diversos até os tempos presentes. Dentre eles, Tyrannosauroidea e Ceratosauria foram amplamente distribuídos entre os hemisférios norte e sul durante os Períodos Jurássico e Cretáceo, respectivamente. Ambos foram predadores de topo, com formas basais possuindo crânios pequenos, pescoços compridos, pernas e caudas alongadas; enquanto as formas mais derivadas eram caracterizadas com crânios maiores, pescoços curtos e membros anteriores e caudas reduzidas. Apesar de Tyrannosauroidea não ser próximo filogeneticamente de Ceratosauria, esse padrão evolutivo é encontrado em ambas as linhagens. Na presente tese a evolução de ambos os clados é testada utilizando morfometria geométrica nos elementos cranianos, além de medidas lineares e descrições qualitativas. Foram visitadas no total 17 coleções paleontológicas distribuídas no Brasil, Argentina, EUA, Mongólia e China a fim de coletar dados sobre terópodes. Os espécimes examinados foram fotografados, medidos e descritos. Os dados morfométricos foram tratados utilizando os softawares da série TPS e MorphoJ resultando em 54 *landmarks* nos caracteres cranianos. A fim de avaliar a relação entre os crânios e os *landmarks*, foram excluídos alguns *landmarks* do conjunto de dados original. Todos os conjuntos de dados resultantes mostraram poucas variações no morfoespaço, independente do número de *landmarks*. Foi concluído que a parte anterior do crânio desenvolve-se independentemente da região posterior, após a fenestra anterorbital, em ambos os clados. Ceratosauria é o clado com maior disparidade entre os terópodes carnívoros, especialmente *Carnotaurus sastrei*. Tyrannosauroidea apresentaram crânios mais conservativos. A disparidade morfológica está relacionada à antiguidade das linhagens e ampla distribuição geográfica. A análise de regressão linear demonstrou que *Tyrannosaurus rex* pode apresentar grande amplitude fenotípica durante o desenvolvimento ontogenético, e sugere que *"Nanotyrannus"* e *"Raptorex"* sejam sinônimos juniores de *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus baatar* respectivamente. O desenvolvimento ontogenético de Ceratosauria é difícil de avaliar, no entanto *Limusaurus inextricabilis* apresenta diversas mudanças cranianas durante a fase de crescimento, sugerindo perda de todos os dentes, migração posterior da fenestra pró-maxilar, aumento da órbita e rostro. Ceratosauria e Tyrannosauroidea aumentam de tamanho durante o desenvolvimento filogenético, mas apesar da estrutura corporal ser semelhante, não há convergência morfológica e funcional entre os dois clados. A única convergência entre Tyrannosauroidea e Ceratosauria parece ser ecológica. Tyrannosauridae gráceis como *Gorgosaurus libratus*, *Alioramus altai* e juvenis de *Tyrannosaurus* poderiam ter funções ecológicas semelhantes à Abelisauridae. Por outro lado, Tyrannosauridae mais robustos como *Tyrannosaurus*, *Tarbosaurus* e *Daspletosaurus torosus* poderiam

ter um nicho mais amplo. Acerca da distribuição e funções ecológicas de Abelisauridae, esse clado poderia ter empurrado Carcharodontosauridae para a extinção, uma vez que ambos apresentam similares convergências craniodentárias e mecânicas.

Palavras-chave: Evolução, Tyrannosauroidea, Ceratosauria, desenvolvimento, ontogenia, morfometria geométrica

Abstract

Theropods were the most successful dinosaurs during the Mesozoic Era, being still well diversied until recent times through the clade Aves. Among them, Tyrannosauroidea and Ceratosauria had a wide distribution, being commonly found on the Northern and Southern Hemispheres, respectively, in the Jurassic and Cretaceous Periods. Both were top predators, known in its basal form, to have small heads, long necks, long forelimbs and tails, whereas the most derived forms were characterized by a large head, short neck, short forelimb and tail. Although Tyrannosauroidea is not phylogenetically close to Ceratosauria, a similar developmental pattern is found in both lineages. In the present thesis, I assessed the evolutionary pattern of morphological shape in both clades using *landmark*-based geometric morphometric techniques on their skulls, along with some linear measurement and qualitative descriptions. Seventeen paleontological collections distributed in Brazil, Argentina, USA, Mongolia, and China were visited to collect data on these theropods. Specimens examined were photographed, measured and described. The morphometric data were treated using the software TPS series and MorphoJ resulting in 54 *landmarks* on skull characters. To assess different relationships among the *landmarks* and the skulls I excluded some *landmarks* in the original dataset. All datasets show few variations in morphospace, independent of the number of *landmarks*. Here, I conclude that the anterior part of the skull developed independently from the posterior part of the braincase (posterior to the antorbital fenestra) in both groups independently. Ceratosauria is the clade with more disparity among carnivorous theropods, especially when considering *Carnotaurus sastrei*. Tyrannosauroidea shows signs of having more conservative skulls. The development of morphological disparity is related to old lineages with long geographical distributions. The linear regression showed that *Tyrannosaurus rex* could have been more phenotypically spread during ontogenetic development, suggesting that "*Nanotyrannus*" and "*Raptorex*" are junior synonyms of *Tyrannosaurus* and *Tarbosaurus baatar*, respectively. Ontogenetic traits in Ceratosauria are difficult to assess, but *Limusaurus inextricabilis* showed high rates of change on its skull throughout its development, suggesting that they might loose all teeth, and have

posterior migration of the promaxillary fenestra, increasing the orbit and snout during the ontogenetic development. Ceratosauria and Tyrannosauroidea show a tendency to larger and heaver forms from basal to more derived forms in their phyogeny. Although main body plan is similar in both group, there are neither morphological nor functional convergences between Ceratosauria and Tyrannosauroidea. The only observed convergence between Tyrannosauridae and Ceratosauria appears to be ecological. Gracile Tyrannosauridae such as *Gorgosaurus libratus*, *Alioramus altai* and juvenile *Tyrannosaurus* may have had similar ecological roles with Abelisauridae. On the other hand, Tyrannosauridae such as *Tyrannosaurus*, *Tarbosaurus* and *Daspletosaurus torosus* may have had a broader niche. Concerning distribution and ecological functions of Abelisauridae, this clade may have pushed another southern clade, the Carcharodontosauridae, to extinction since both clades had similar craniodental and mechanical skullmorphologies.

Key words: Evolution, Tyrannosauroidea, Ceratosauria, development, ontogeny, geometric morphometric

Lista de figuras e tabelas

Tabela 1 22
Tabela 2 24
Tabela 3 28
Tabela 4 77
Tabela 5 124
Tabela 6 133
Figura 1 2
Figura 2 4
Figura 3 5
Figura 4 12
Figura 5 17
Figura 6 30
Figura 7 32
Figura 8 33
Figura 9 36
Figura 10 63
Figura 11 64
Figura 12 71
Figura 13 77
Figura 14 87
Figura 15 93
Figura 16 97
Figura 17 98
Figura 18 102
Figura 19 105
Figura 20 107
Figura 21 110
Figura 22 112
Figura 23 114
Figura 24 116
Figura 25 117
Figura 26 118
Figura 27 121
Figura 28 122
Figura 29 125
Figura 30 127
Figura 31 128
Figura 32 130
Figura 33 131
Figura 34 132
Figura 35 135
Figura 36 136
Figura 37 137
Figura 38 138
Figura 39 139
Figura 40 141
Figura 41 142
Figura 42 143
Figura 43 144
Figura 44 145
Figura 45 147
Figura 46 148
Figura 47 149
Figura 48 150
Figura 49 151
Figura 50 152
Figura 51 153
Figura 52 154
Figura 53 155
Figura 54 156
Figura 55 158
Figura 56 159
Figura 57 160
Figura 58 161
Figura 59 162
Figura 60 163
Figura 61 181
Figura 62 183
Figura 63 185

Abreviaturas dos termos anatômicos utilizados

a – contato com o angular

af – fenestra anterorbital

amp – processo anteromedial

aof – fossa anterorbital

ap – processo angular

apm – processo ascendente do maxilar

ar – ramo anterior

arc – contato com o articular

avl – lâmina anteroventral

bt – tubérculo basal

cor – processo cornulário

dc – contato com o dentário

dp – processo dentário

ecp – processo ectopterigoide

ECT – ectopiterigoide

EO – exocipital

fm – face de contato com o maxilar

fo – forame

fp – processo frontal

idp – placas interdentárias

J – jugal

jf – forame do jugal

jp – processo jugal

lac – contato com o lacrimal

LAC – lacrimal

lc – côndilo lateral

lp – processo lacrimal

ls – prateleira lateral

ltf – fenestra laterotemporal

mc – côndilo medial

mc – contato com o maxilar

mg – glenoide medial

mp –processo maxilar

MX – maxilar

mxf – fenestra maxilar

NA – nasal

nas – contato com nasal

no – abertura da narina

np –processo nasal

o –órbita ocular

oc – côndilo occipital

PAR – parietal

parc – contato com parietal

pmp – processo pré-maxilar

PMX – pré-maxilar

po – abertura pneumática

poc – contato com pós-orbital

pop – processo pós-orbital

pp – processo parietal

pqp – processo pós-quadrático do esquamosal

pre – contato com o pré-articular

PRF – pré-frontal

psp – processo posterior

ptp – processo pterigoide

ptr – ramo pterigoide

Q – Quadrado

QJ – Quadratojugal

qjp – processo quadratojugal

qr – ramo quadrado

retrofo – fossa retroarticular

sa – contato com o surangular

sap – processo surangular

sc – crista sagital

snf – forame subnarial

SOC – supraoccipital

sop – processo suborbital

sp – processo esquamosal

spl – contato com o esplenial

SQ – Esquamosal

sqc – contato com o esquamosal

vptp – processo vomeropterigoide

Acrônimos das instituições de pesquisas citadas/visitadas

AMNH - American Museum of Natural History, New York, EUA
BMR - Burpee Museum of Natural History, Rockford, EUA
BYU - Brigham Young University, Provo, EUA
CM - Carnegie Museum of Natural History, Pittsburg, EUA
CMN - Canadian Museum of Nature, Aylmer, Canada
CMNH - Cleveland Museum of Natural History, Cleveland, EUA
DGM - Departamento Nacional da Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brasil
ELDM - Erlianhaote Dinosaur Museum, Mongólia
FMNH - Field Museum of Natural History, Chicago, EUA
IGM - Institute of Geology, Ulaanbataar, Mongolia
LH - Long Hao Institute of Geology and Paleontology, Hohhot, China
MACN - Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Buenos Aires, Argentina
MCF - Museo Municipal 'Carmen Fuñes', Plaza Huincul, Argentina
MCNA - Museo de Ciencias Naturales Y Antropologicas (J.C. Moyano) de Mendoza, Mendoza, Argentina
MIWG - Museum of Isle of Wight Geology, Sandown, Inglaterra
MLP - Museo de La Plata, La Plata, Argentina
MMCH - Museo Minicipal Ernesto Bachman, Villa El Chocon, Argentina
MN- Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil
MNHN - Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, França
MNN - Musée National du Niger, Niamey, Nigéria
MPC, Mongolian Paleontological Center, Ulaanbaatar, Mongólia
MPCA - Museo Provincial 'Carlos Ameghino', Cipolletti, Argentina
MPEF - Museo Paleontológico 'Egidio Feruglio', Trelew, Argentina
MUCP -Museo de Geologia y Paleontologia, Lago Barreales, Argentina

NMMNH - New Mexico Museum of Natural History and Science, Albuquerque, EUA
SGM - Ministère de l'Énergie et des Mines, Rabat, Marrocos
UA - Département de Paléontologie, Université d'Antananarivo, Antananarivo, Madagascar
UCPC - Department of Organismal Biology and Anatomy, University of Chicago, Chicago, EUA
UNPSJB - Universidad Nacional de la Patagonia 'San Juan Bosco', Chubut, Argentina
USNM - National Museum of Natural History, Washington, EUA
ZPAL - Institute of Palaeobiology, Polish Academy of sciences, Polônia
MZSP - Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil
IVPP - Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijin, China
NHMUK - Natural History Museum of United Kingdom, Londres, Inglaterra
GIN - Palaeontological Centre of the Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbataar, Mongológia
PLV - Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina
MNN - Musée National du Niger, Niamey, Nigéria
ZCDM - Zhucheng Dinosaur Museum, Zhucheng, China
PIN - Palaeontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Rússia
TMP - Royal Tyrrell Museum of Palaeontology, Drumheller, Canadá
BHI - Black Hills Institute, Hill City, EUA
MWC - Museum of Western Colorado, Fruita, EUA
UUVP - Museum of Vertebrate Paleontology, Salt Lake, EUA
MOR - Museum of the Rockies, Bozeman, EUA
UMNH - Utah Museum of Natural History, Salt Lake, EUA
LACM - Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles, EUA
OLPH - Museo Geologico e Paleontologico "Gaetano Giorgio Gemmellaro", Palermo, Itália

Sumário

1	Introdução	1
1.1	Dinosauria	1
1.2	Theropoda	3
1.3	Tyrannosauroidea	4
1.4	Ceratosauria	11
1.5	Variedade morfológica entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea	15
1.6	Uso de Morfometria Geométrica	18
1.7	Objetivos	20
2	Materiais e Métodos	22
2.1	Morfometria Geométrica	32
2.2	Análises filogenéticas	35
3	Resultados	37
3.1	Sistemática dos táxons examinados	37
3.1.1	Ceratosauria	37
3.1.2	Abelisauroidea	39
3.1.3	Noasauridae	40
3.1.4	Abelisauridae	43
3.1.5	Brachyrostra	45
3.1.6	Majungasaurinae	49
3.1.7	Tyrannosauroidea	50
3.1.8	Proceratosauridae	52
3.1.9	Megaraptoridae	54
3.1.10	Tyrannosauridae	56
3.1.11	Alioramini	56
3.1.12	Albertosaurinae	57
3.1.13	Tyrannosaurinae	58
3.2	Revisão da anatomia craniofacial de Ceratosauria e Tyrannosauroidea	62
3.2.1	Ornamentações	62
3.2.2	Aberturas cranianas	66
3.2.3	Pré-maxilar	70
3.2.4	Maxilar	76
3.2.5	Nasal	86
3.2.6	Lacrimal	92
3.2.7	Pré-frontal	96
3.2.8	Pós-orbital	97
3.2.9	Jugal	101
3.2.10	Quadratojugal	104

3.2.11	Quadrado	106
3.2.12	Esquamosal	109
3.2.13	Frontal	111
3.2.14	Parietal	113
3.2.15	Basioccipital	115
3.2.16	Supraoccipital	117
3.2.17	Palatino	118
3.2.18	Pterigoide	120
3.2.19	Ectopterigoide	121
3.3	Mandíbula	123
3.3.1	Dentário	123
3.3.2	Esplenial	126
3.3.3	Surangular	128
3.3.4	Angular	129
3.3.5	Pré-articular	131
3.3.6	Articular	132
3.4	Análises Morfométricas	133
3.4.1	Análises cranianas (Cr)	133
3.4.1.1	Análise de Cr1	134
3.4.1.2	Análise de Cr2	139
3.4.1.3	Análise de Cr3	145
3.4.1.4	Análise de Cr4	151
3.4.2	Modularidade craniana	156
3.4.3	Análise morfométrica de Tyrannosauroidea	157
3.4.4	Análise de Cr5	162
4	Discussão	164
4.1	Quantificação do uso dos *landmarks*	164
4.2	Variedade craniana	165
4.3	Desenvolvimento ontogenético de Tyrannosauridae e validade taxonômica de *"Nanotyrannus"* e *"Raptorex"*	171
4.4	Variedade craniana de *Limusaurus inextricabilis*	180
4.5	Compensação entre os diferentes módulos	183
4.6	Quais os níveis de convergência entre Tyrannosauridae e Abelisauridae	186
4.7	Ocupação de nichos em Abelisauridae	187
5	Conclusões	190
6	Referências bibliográficas	194
Anexo 1		225

1. Introdução

1.1. Dinosauria

O termo “Dinosauria” foi inicialmente proposto por Sir Richard Owen (1842) para caracterizar alguns "répteis" gigantes terrestres fósseis descobertos na Inglaterra. Este grupo era composto inicialmente por *Megalosaurus bucklandi*, *Iguanodon mantelli* e *Hylaeosaurus armatus*. Certamente, a etimologia do termo (= lagartos terríveis) não representa uma definição adequada para o grupo, pois se sabe hoje que os dinossauros não eram, em sua maioria, "terríveis", nem tampouco eram lagartos, refletindo apenas uma interpretação equivocada, face à luz do conhecimento escasso sobre o grupo para a época. No entanto, o monofiletismo de Dinosauria está bem corroborado (Benton, 2004; Brusatte *et al.*, 2010a; Langer *et al.*, 2010), de modo que o termo taxonômico mantém-se para designar o grupo.

O clado Dinosauria, que inlcui também o grupo atual das Aves, faz parte de um grupo mais inclusivo de répteis denominado Archosauria, este abrangendo os crocodilos, os pterossauros e uma diversidade de formas basais extintas. O clado Archosauria se divide tradicionalmente em dois grandes grupos: Crurotarsi (= Pseudosuchia) e Avemetatarsalia (= Ornithodira, Ornithosuchia). A maior parte de sua diversidade está extinta, sendo representados hoje em dia apenas pelos grupos das aves e dos crocodilos (Benton, 2004; Brusatte *et al.*, 2010a) (**Figura 1**).

Inclusos em Avemetatarsalia estão os dinossauros, que por sua vez estão subdivididos em dois principais clados: Saurischia e Ornithischia (Benton, 2004; Brusatte *et al.*, 2010a; Langer *et al.*, 2010; Sereno, 1999). Esses dois clados foram definidos por Seeley (1887) com base nas divergências morfológicas dos elementos pélvicos. Os Saurischia possuem um padrão anatômico de "pelve de lagarto", comparável à encontrada em arcossauros mais basais, cujos púbis e ísquios estão direcionados anteriormente e posteriormente, respectivamente. Por outro lado, os Ornithischia ("pelve de ave") são caracterizados por púbis direcionados ventro-posteriormente, em paralelo com os ísquios, e possuindo uma expansão proximal (Romer, 1956). Em estudos posteriores, e principalmente a partir das

análises filogenéticas de Gauthier (1986), o monofiletismo de ambos os grupos Saurischia e Ornithischia foi estabelecido dentro do clado Dinosauria. De acordo com a definição filogenética *stem-based* (inclui todos os descendentes de um determinado clado a partir de um evento cladogenético; ver Benton, 2004), Saurischia é definido como todos os dinossauros mais próximos de *Tyrannosaurus rex* do que a *Triceratops horridus* (Holtz & Osmólka, 2004), ao passo que Ornithischia compreende todos os dinossauros mais próximos a *Triceratops* do que a *Tyrannosaurus* (Weishampel, 2004).

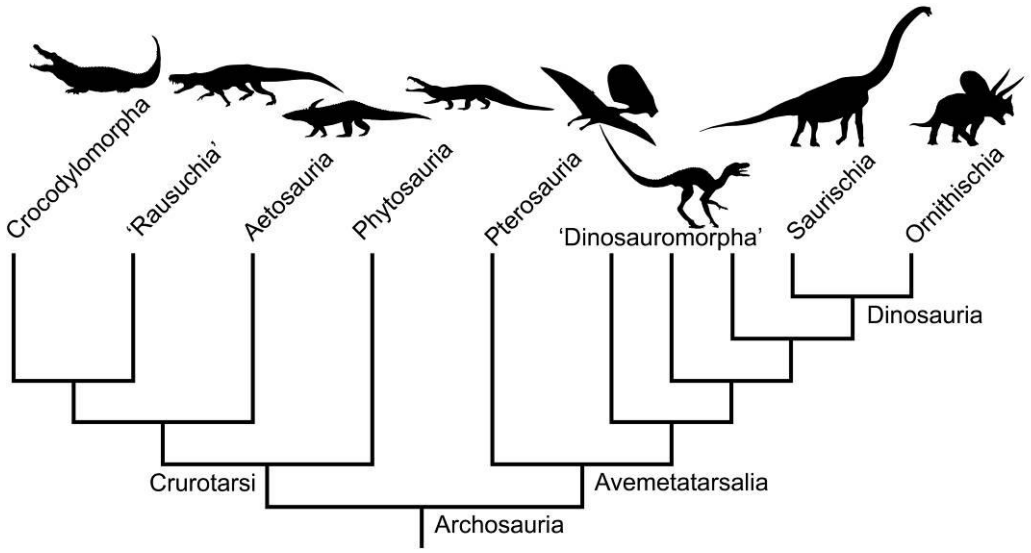


Figura 1. Cladograma simplificado mostrando as relações filogenéticas entre os principais clados de Archosauria. O clado Crurotarsi é representado por diversas formas e dentre elas os crocodilos atuais, enquanto que Avemetatarsalia é representado pelos táxons próximos a dinossauros, pterossauros, dinossauros e aves. As silhuetas não estão em escala. Redesenhado a partir de Brusatte *et al.* (2010a).

O clado Saurischia possui dois grandes grupos menos inclusivos, bem definidos do ponto de vista filogenético: Theropoda e Sauropodomorpha. O trabalho apresentado por Gauthier (1986) representa a primeira análise cladística de Saurischia que serviu de base para a imensa maioria dos trabalhos subsequentes. Como o interesse da presente pesquisa está direcionado para representantes do clado Theropoda e suas relações internas, este grupo será tratado mais detalhadamente a seguir.

1.2. Theropoda

Theropoda é o grupo mais diverso de dinossauros e compreende formas basais como *Eodromeus murphi* (Martinez *et al.*, 2011) e todas as aves viventes (Brusatte *et al.*, 2014), variando entre pequenos portes como *Ligabueino andesi* (aproximadamente 70 cm) (Bonaparte, 1996) até formas gigantescas como *Spinosaurus aegyptiacus* (aproximadamente 15 metros) (Therrien & Henderson, 2007), possuindo grande diversidade morfológica e alimentar, como carnivoria, herbivoria e onivoria (Brusatte *et al.*, 2012a). Atualmente é o clado de dinossauros mais estudado com cerca de 40% do total de espécies descritas formalmente para o clado Dinosauria (Carrano *et al.*, 2012; Weishampel *et al.*, 2004).

Os Theropoda são encontrados no registro geológico a partir do Período Triássico (Brusatte *et al.*, 2010a; Langer *et al.*, 2011; Nesbitt *et al.*, 2009; Sereno, 1999). Estes se diversificaram durante todo o mesozoico extinguindo-se, em grande parte, no final do Cretáceo Superior (Lloyd *et al.*, 2008; Sereno, 1999). Apenas o clado Aves ultrapassou o limite Cretáceo-Paleógeno e sobrevive até hoje, sendo bastante diversificado (Padian, 2004; Padian & Chiappe, 1998).

Theropoda, em definição *stem-based*, compreende todos os táxons mais próximos filogeneticamente de *Passer domesticus* do que a *Cetiosaurus oxoniensis* (Holtz & Osmólka, 2004). Dentre as características compartilhadas entre os diversos clados de Theropoda, podemos ressaltar as seguintes: o ectopterigóide possui uma fossa ventral, sendo uma simples depressão nas formas basais e uma estrutura pneumatizada mais elaborada nas formas derivadas; a junta intramandibular é formada pela sobreposição do dentário e os ossos mais posteriores da mandíbula; as epipófises das vértebras cervicais são alongadas e em forma de pinos; o esqueleto axial e ossos longos são pneumatizados; as pré-zigapófises das vértebras caudais são alongadas; membros anteriores distais com dígito V reduzido e dígito II mais desenvolvido; possuem presença de superfície articular entre os metacarpais; depressão extensora presentes nos metacarpais I-III; pé púbico para suporte do corpo durante repouso; processo ascendente do astrágalo unindo tíbia e fíbula (**Figura 2**; ver Holtz & Osmólska, 2004 e Sereno, 1999).

Até o presente momento são reconhecidos quatro grandes grupos de dinossauros

Theropoda: Coelophysoidea, que são representados por formas basais como *Coelophysis bauri* e *Dilophosaurus wetherilli*; Ceratosauria, representados por formas mais robustas e maiores como *Ceratosaurus nasicornis* e Abelisauridae (Carrano & Sampson, 2008); Tetanurae, por uma gama de táxons como *Allosaurus fragilis* e os bizarros Spinosauridae (Carrano *et al.*, 2012) e Coelurosauria, representados por grande dinossauros, como *Tyrannosaurus rex* e os menos robustos Maniraptora (Novas *et al.*, 2013).

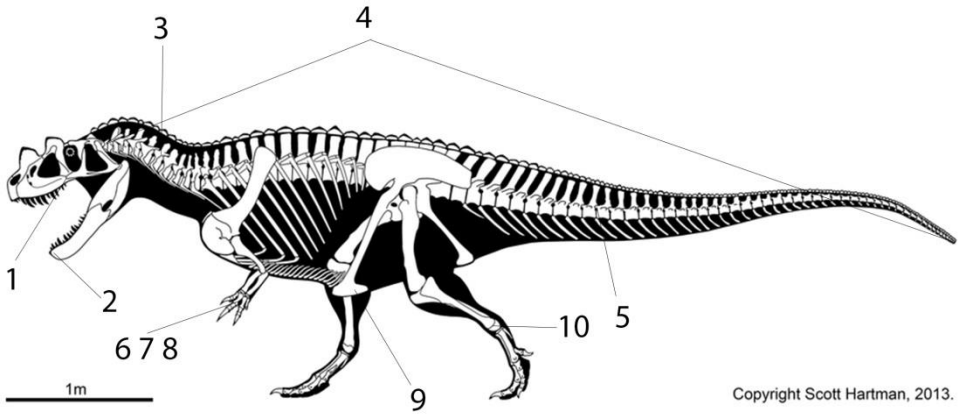


Figura 2. Esqueleto de *Ceratosaurus* em vista lateral mostrando as topografias das principais sinapomorfias de Theropoda. (1) ectopterigóide; (2) mandíbula; (3) epipófises das vértebras cervicais; (4) o esqueleto axial; (5) pré-zigapófises das vértebras caudais; (6,7,8) membros anteriores; (9) pé púbico; (10) processo ascendente do astrágalo. Ver texto para detalhes. Cortesia de Scott Hartman.

Devido ao grande número de dinossauros Theropoda e seu sucesso evolutivo desde o Período Triássico, uma ampla variedade morfológica é observada nos clados menos inclusivos (Weishampel *et al.*, 2004). Essa variedade morfológica permitiu que diversos clados explorassem nichos ecológicos e estratégias alimentares distintas entre si (Brusatte *et al.*, 2012a; Foth & Rauhut, 2013a), bem como desenvolver sacos aéreos que auxiliassem a respiração (Sereno *et al.*, 2008).

1.3. Tyrannosauroidea

Atualmente o grupo de Theropoda não avianos mais estudado pertence ao clado Tyrannosauroidea, constituído por grandes predadores como *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus*

bataar (Brusatte *et al.* 2010b; Holtz, 2004), além de espécies menores como *Guanlong wucaii* e *Dilong paradoxus* (Xu *et al.* 2004, 2006). Esse grupo contém mais de 20 espécies válidas e conta com diversos materiais referidos que têm aumentado recentemente o conhecimento evolutivo do clado (Brusatte *et al.*, 2010b; Benson *et al.*, 2010a; Novas *et al.* 2013; Porfiri *et al.*, 2014; Xu *et al.*, 2012; Brusatte & Carr, 2016).

Tyrannosauroidea, cuja origem remonta ao início do Jurássico Superior, é atualmente composto por três famílias: Proceratosauridae, Megaraptoridae e Tyrannosauridae, além de táxons que não são incluídos nesses dois clados (Brusatte *et al.*, 2010b; Novas *et al.* 2013; Porfiri *et al.*, 2014; Rauhut *et al.*, 2010). A primeira família é constituída de animais de tamanho reduzido, cristas craniais elaboradas e membros anteriores mais desenvolvidos (Rauhut *et al.*, 2010; Brusatte *et al.*, 2010b). A segunda família é composta por animais majoritariamente gonduânicos caracterizados pela presença de garras hipertrofiadas no primeiro dedo dos membros anteriores (Novas *et al.*, 2013). A terceira se caracteriza por possuir crânios bem desenvolvidos, isto é, com rostro e região posterior do crânio profundo dorsoventralmente, grandes dentes, região posterior da mandíbula profunda; e membros anteriores muito reduzidos (Holtz, 2004; Brusatte *et al.*, 2010b) (**Figura 3**). Algumas espécies basais de Tyrannosauroidea possuem o corpo coberto por penas (Xu *et al.*, 2006; Xu *et al.*, 2012), incluindo formas maiores como *Yutyrannus huali* (Xu *et al.*, 2012).

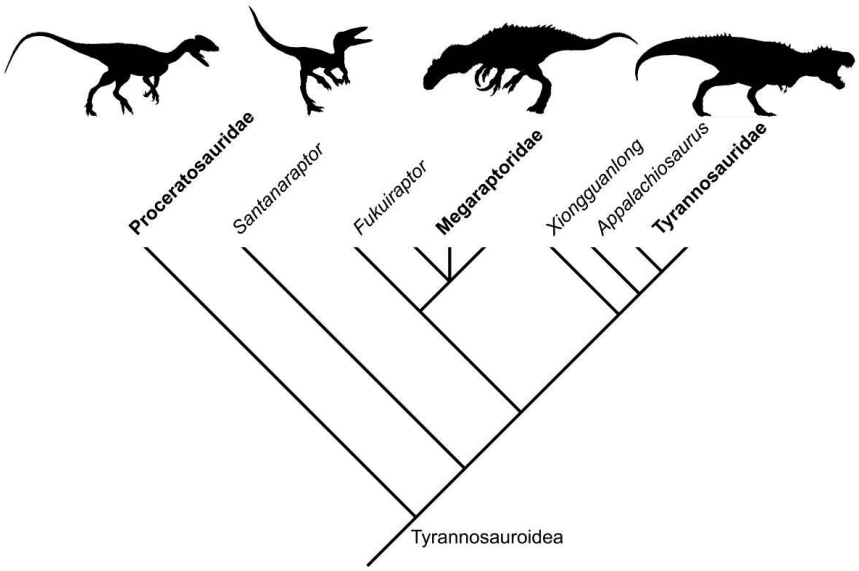


Figura 3. Cladograma exemplificando as relações filogenéticas entre Tyrannosauroidea conforme demonstrado em Novas *et al.* (2013). Os táxons em negrito representam as famílias reconhecidas dentro do clado. As silhuetas não estão em escala e representam da esquerda para direita: Proceratosauridae, *Santanaraptor*, Megaraptoridae e Tyrannosauridae.

A estrutura morfológica de Tyrannosauroidea sofreu uma série de modificações ao longo da filogenia, com animais mais gráceis e pequenos nos grupos mais basais, em sua maioria, e animais grandes e robustos nos grupos derivados (Brusatte *et al.*, 2010b). Essa modificação de tamanho, no entanto, não foi linear (Brusatte *et al.*, 2010b), e diversos táxons basais apresentaram tamanhos razoáveis alcançando 8-10 metros de comprimento, como por exemplo *Aerosteon riocoloradensis*, *Sinotyrannus kazuoensis* e *Yutyrannus* (Sereno *et al.*, 2008; Qiang *et al.*, 2009; Xu *et al.*, 2012). E táxons mais derivados e inclusos na família mais especializada (Tyrannosauridae) poderiam ter aproximadamente 3 metros de comprimento (*Nanuqsaurus hoglundi*; Fiorillo & Tykoski, 2014). O plano corporal alterou-se quando, ao longo da filogenia, animais menores com crânios proporcionalmente pequenos, pescoços e membros anteriores longos diversificaram-se em animais com crânios grandes, pescoços e membros anteriores curtos (Lockeley *et al.*, 2008).

Proceratosauridae é considerada a família mais basal inclusa em Tyrannosauroidea (Brusatte *et al.*, 2010b; Rauhut *et al.*, 2010; Porfiri *et al.*, 2014; Brusatte & Carr, 2016). Os táxons desse clado de maneira geral são de pequeno porte, apresentam ornamentações cranianas pneumatizadas a partir dos ossos nasais, presença de penas, membros anteriores bem desenvolvidos com mão capaz de agarrar e alguns táxons chegam a alcançar 8 metros de comprimento (Xu *et al.*, 2004, 2006, 2012; Brusatte & Carr, 2016). A presença de crista nasal pneumatizada é um caráter que é compartilhado entre os Proceratosauridae, mas também em *Monolophosaurus jiangi*; *Ceratosaurus* também possui crista nasal, mas não é pneumatizada (Rauhut *et al.*, 2010). Originalmente, o táxon tipo da família, *Proceratosaurus bradleyi*, foi assignado como relativo à *Ceratosaurus*, pela presença da crista nasal (Woodward, 1910; Rauhut *et al.*, 2010). Apesar de ser representado apenas por um crânio parcialmente preservado, Rauhut e colaboradores (2010) reescreveram o espécime e encontraram sua relação filogenética com *Guanlong* e outros

Tyrannosauroidea, cunhando a família Proceratosauridae. Em análises posteriores, outros táxons foram inclusos e apesar de não haver concordância quanto ao nível de parentesco entre os táxons inclusos, a monofilia de Proceratosauridae está bem embasada (Xu *et al.*, 2012; Porfiri *et al.*, 2014; Brusatte & Carr, 2016). A distribuição de Proceratosauridae está restrita, até o momento, a espécimes asiáticos (*Kileskus aristotocus*, *Guanlong*, *Yutyrannus*, *Sinotyrannus*) e europeu (*Proceratosaurus*) (Brusatte & Carr, 2016) a partir do Jurássico Médio (Bathoniano), sendo a provável origem do grupo na Ásia, com o táxon mais basal *Guanlong*. *Dilong*, apesar de apresentar crista formada pelos nasais, posiciona-se filogeneticamente mais derivado que Proceratosauridae (Brusatte & Carr, 2016). A presença de filamentos simples e rígidos considerados homólogos às penas (Xu & Guo, 2009), cobrindo a superfície do corpo foi confirmada no registro fóssil para *Yutyrannus* (Xu *et al.*, 2012) e *Dilong* (Xu *et al.*, 2004), e dessa forma sua presença foi inferida para Proceratosauridae como um todo (Xu *et al.*, 2012). *Yutyrannus* apresenta os filamentos preservados de maneira densa, não sendo possível afirmar a quais morfótipos esses filamentos pertencem (Xu *et al.*, 2012; Xu & Guo, 2009).

Acreditava-se que Tyrannosauroidea fosse restrito ao hemisfério norte, incluindo os táxons mais basais. Entretanto, novas análises filogenéticas e novos materiais mais completos de *Megaraptor namunhuaiqii* permitiram a Novas *et al.* (2013) e Porfiri *et al.*, (2014) incluir o clado Megaraptora em Tyrannosauroidea. Inicialmente dinossauros megarraptores foram interpretados como membros inclusos em Coelurosauria basais (Novas, 1998), Tetanurae basais (Calvo *et al.*, 2004a; Smith *et al.*, 2008) e Allosauroidea com afinidades relacionadas a Carcharodontosauridae (Smith *et al.*, 2007; Benson *et al.*, 2010b; Carrano *et al.*, 2012). Posteriormente Novas *et al.* (2013) incluíram Megaraptora em Coelurosauria com afinidades relacionadas a Tyrannosauroidea. Novos materiais de um indivíduo juvenil de *Megaraptor* permitiram Porfiri *et al.* (2014) realizarem novas interpretações acerca do posicionamento filogenético de Megaraptoridae (*sensu* Novas *et al.*, 2013) e encontrar mais suporte filogenético para a inclusão dessa família em Tyrannosauroidea. De acordo com os autores, Megaraptora compartilha seis apomorfias com Coelurosauria e 14 com Tyrannosaueoidea. Dessa forma os táxons *Fukuiraptor kitadaniensis*, *Aerosteon*, *Australovenator wintonensis*, *Eotyrannus lengi*, *Orkoraptor burkei* e

Megaraptor formam um clado monofilético incluso em Tyrannosauroidea, sendo que *Fukuiraptor* é táxon irmão de Megaraptoridae, mas incluso em Magaraptora e *Eotyrannus* precisa ser tratado com mais cuidado em relação ao seu posicionamento filogenético. O plano corporal de Megaraptoridae apresenta crânios longirrostrinos, pescoço alongado em "S", tórax amplo com costelas robustas, cintura escapular robusta com membros anteriores alongados terminando em mãos com garras manuais bem desenvolvidas e membros posteriores gráceis (Porfiri *et al.*, 2014). Além dessas características, Porfiri *et al.* (2014) demonstram que Megaraptora apresenta redução do terceiro dígito manual, tal como Tyrannosauridae. Apesar de demonstrado o monofiletismo de Megaraptora e Megaraptoridae, Zanno & Makovicky (2013) não reconhecem o clado Megaraptoridae incluso em Tyrannosauroidea; e na análise filogenética mais recente, Brusatte & Carr (2016) também não consideram Megaraptoridae como uma família inclusa em Tyrannosauroidea por não incluírem o clado em sua matriz. Segundo esses autores, deve ser realizada uma análise cladística mais ampla dentre Theropoda, mas existe a possibilidade de Megaraptoridae estar incluso em Tyrannosauroidea. Entretanto, apesar desta controvérsia, no presente trabalho opta-se por seguir a topologia de Novas *et al.* (2013) e Porfiri *et al.* (2014) por esta representar a hipótese com novos espécimes bem completos inclusos na matriz.

A distribuição geográfica de Megaraptora é mais ampla que Proceratosauridae, tendo os táxons distribuídos na Europa (*Eotyrannus*), Ásia (*Fukuiraptor*), América do Sul (*Aerosteon*, *Megaraptor* e *Orkoraptor*) e Austrália (*Australovenator*). Possivelmente a irradiação de Megaraptoridae ocorreu a partir do Aptiano até o Coiniciano (Cretáceo), segundo Novas *et al.*, 2013. O registro mais recente de Megaraptoridae (*Aerosteon*) é datado do Cretáceo Superior (Santoniano) da Formação Anacleto (Sereno *et al.*, 2008; e não do Campaniano como sugerem Novas *et al.*, 2013) que Novas *et al.* (2013) sugerem que seja da Formação Plottier do Coiniciano tardio. A proposta de Novas *et al.* (2013) é baseada em comunicação pessoal e não apresentam mais evidências para embasar a proposta. Adicionalmente, sugere-se que Megaraptora estendeu-se mais tardiamente pelo Cretáceo (Maastrichtiano) a partir da interpretação de um centro vertebral da Formação São José do Rio Preto, Brasil (Méndez *et al.*, 2012). Dessa forma, é claro o registro mais antigo do

grupo está claro, mas o mais recente ainda está aberto a debates. Os únicos registros de Megaraptoridae conhecido para o Brasil corresponde a um centro de vértebra caudal isolado da Formação São José do Rio Preto e outro da Formação Uberaba (Martinelli *et al.*, 2013), ambas pertencentes à Bacia Bauru (Méndez *et al.*, 2012).

Algumas análises filogenéticas sugerem que *Santanaraptor placidus*, da Formação Santana do Brasil, tenha afinidades com Tyrannosauroidea (Holtz, 2004). Segundo Novas *et al.* (2013) e Porfiri *et al.* (2014), *Santanaraptor* pertence a Tyrannosauroidea, estando enraizado dentro do clado como o grupo irmão dos demais membros do grupo em uma posição mais derivada que Procerosauridae.

O clado mais derivado em Tyrannosauroidea é Tyrannosauridae e atualmente o mais estudado e com mais literatura disponível dentre o grupo, que variam desde pesquisas de cunho filogenético, biomecânico, desenvolvimento ontogenético e fisiológico (Brusatte *et al.*, 2010b; Hone, 2016; Sheweitzer *et al.*, 2016). Esse grupo está distribuído pela América do Norte e Ásia originando-se no Campaniano e extinguindo-se no Maastrichtiano e é representado por espécimes, em sua maioria, de grande porte, como *Gorgosaurus libratus*, *Daspletosaurus torosus*, *Tarbosaurus* e *Tyrannosaurus* (Therrien & Henderson 2007), e menores, como *Nanuqsaurus* (Fiorillo & Tykoski, 2014). O plano corporal de Tyrannosauridae, de maneira geral, é desenvolvido em animais de crânios grandes e profundos, dentes maxilares grandes, membros anteriores reduzidos com os dois primeiros dígitos funcionais e redução do terceiro, membros posteriores robustos e alongamento dos metatarsais (Holtz, 2004). Tyrannosauridae é dividido em duas subfamílias bem embasadas filogeneticamente: Albertosaurinae e Tyrannosaurinae (Currie *et al.*, 2003; Loewen *et al.*, 2013; Lü *et al.*, 2014; Brusatte & Carr, 2016), mas que apresentam características bem distintas entre si.

A primeira é representada, até o momento, apenas por *Albertosaurus sarcophagus* e *Gorgosaurus*. Ambos os táxons estão distribuídos pela parte oeste da América do Norte (Laramidia) durante o Campaniano e início do Maastrichtiano (Brusatte & Carr, 2016). Apresentam esqueletos mais gráceis que a maioria dos Tyrannosaurinae, membros posteriores mais alongados e, possivelmente, ágeis (Currie *et al.*, 2003). Devido às

semelhanças morfológicas entre *Albertosaurus* e *Gorgosaurus*, o segundo foi considerado sinônimo do primeiro por alguns autores (Russell, 1970; Carr, 1999; Brochu, 2003), entretanto, outros autores, e em análises recentes, sugerem que ambos sejam táxons válidos (Currie, 2003; Loewen *et al.*, 2013; Lü *et al.*, 2014; Brusatte & Carr, 2016).

A segunda subfamília é mais bem representada em termos de número de espécies e distribuição geográfica, incluindo uma tribo majoritariamente asiática (Alioramini) e a maior parte dos outros táxons norte-americanos (Brusatte & Carr, 2016). A tribo Alioramini, é representada por táxons com crânios longirrostrinos e ornamentados com rugosidades nos nasais e corpo mais grácil que os demais Tyrannosauridae (Lü *et al.*, 2014). O registro fossilífero de Alioramini está distribuído pela Ásia, sendo considerado mais amplo que os demais Tyrannosaurinae (Lü *et al.*, 2014). Essa afirmação é corroborada por Brusatte & Carr (2016) ao considerarem *Dryptosaurus aquilunguis*, táxon encontrado no leste da América do Norte (Appalachia), pertencente a esse clado. Currie (2003) considerou a espécie tipo de Alioramini, *Alioramus remotus*, como possível *Tarbosaurus* juvenil. Posteriormente, Brusatte *et al.* (2009) descreveram *Alioramus altai* e clarificaram a relação do gênero *Alioramus* com os demais Tyrannosauridae. Dessa forma, Alioramini é composto por *Alioramus remotus*, *Alioramus altai*, *Qianzhousaurus sinensis* e *Dryptosaurus* (Brusatte & Carr, 2016).

Os táxons Tyrannosaurinae não Alioramini são representados por animais mais robustos dentre Tyrannosauridae com crânios profundos e massivos, dentes proporcionalmente maiores que os demais táxons do clado e tamanhos variáveis desde aproximadamente três até 12 metros de comprimento (Therrien & Henderson 2007; Fiorillo & Tykoski, 2014). A sistemática de Tyrannosaurinae, no entanto, sofreu variação nos últimos anos, e alguns autores divergem entre si quanto à topologia dos táxons inclusos em Tyrannosauridae e Tyrannosaurinae (Loewen *et al.*, 2013; Brusatte & Carr, 2016). Loewen *et al.* (2013) recuperam a tribo Alioramini como grupo irmão de Tyrannosauroidea, ao passo que Brusatte & Carr (2016) recuperaram como grupo interno a Tyrannosaurinae. No caso do Tyrannosauroidea *Bistahieversor sealeyi*, Loewen *et al.* (2013) recuperaram como táxon interno em Tyrannosaurinae e irmão de (*Lythronax argestes*(*Tyrannosaurus*(*Tarbosaurus*, *Zhuchengtyrannusmagnus*))), e Brusatte & Carr (2016)

encontraram *Bistahieversor* como táxon-irmão de Tyrannosauridae. Adicionalmente, Brusatte & Carr (2016) fazem uma extensa discussão acerca dos caracteres utilizados por Loewen *et al.* (2016). Loewen *et al.* (2013) e Brusatte & Carr (2016) também divergem entre si quanto às hipóteses biogeofráficas. Os primeiros autores sugerem que Tyrannosauridae originou-se em Laramidia após a migração de táxons asiáticos durante o fim do Campaniano, e dispersou-se de volta para Ásia, originando *Tarbosaurus* e *Zhuchengtyrannus*, após uma redução do nível do mar no Maastrichtiano. Já Brusatte & Carr (2016) sugerem que o intercâmbio entre as massas continentais de táxons inclusos em Tyrannosauridae foi muito mais frequente, pela presença de Alioramini em território asiático e americano durante o Campaniano. Esses autores também sugerem que a linhagem de *Tyrannosaurus rex* possa ter surgido na Ásia e migrado durante o Maastrichtiano para América do Norte, sendo uma espécie invasora e levando os demais táxons Tyrannosaurinae presentes no continente à extinção.

1.4. Ceratosauria

Ceratosauria é o clado, até o presente momento, mais diverso que Tyrannosauroidea, encontrado em todo globo, sendo os predadores majoritários do Gonduana, e, entretanto, menos estudados que Tyrannosauroidea (Tykosky & Rowe, 2004; Carrano & Sampson, 2008). O registro fóssil de Ceratosauria se estende a partir do Jurássico Inferior até o final do Cretáceo (Pol & Rauhut, 2012; Tortosa *et al.*, 2014). Inicialmente a sistemática de Ceratosauria incluía o clado Coelophysoidea que originou-se a partir do Triássico Superior (Novas, 1991; Holtz, 1994; Sereno, 1997, 1999; Holtz, 2000; Tykosky & Rowe, 2004). No entanto análises mais recentes recuperaram Ceratosauria como um clado menos inclusivo e mais derivado que Coelophysoidea (Rauhut, 2003; Carrano *et al.*, 2002; Wilson *et al.*, 2003; Carrano & Sampson, 2008). Assim Ceratosauria incluí táxons basais e Abelisauroidea, que por sua vez, é composto pelas famílias Noasauridae e Abelisauridae (Carrano & Sampson, 2008; Pol & Rauhut, 2012; Tortosa *et al.*, 2014). Embora Carrano & Sampson (2008) e Pol & Rauhut (2012) cheguem a citar a família Ceratosauridae, composta por *Ceratosaurus* e *Genyodectes serus*, em uma posição mais basal

que Abelisauroidea, esses autores não entram mais em detalhes acerca dessa família. Ceratosauridae foi cunhada por Marsh em 1884 para incluir *Ceratosaurus* e táxons irmão, mas ainda não foi formalmente descrita filogeneticamente (**Figura 4**)(Rauhut, 2004).

O registro mais antigo de Ceratosauria provém do Jurássic Inferior (Pliensbachiano-Toarciano), *Berberosaurus liassicus*, mas ainda tem posicionamento incerto, apesar de originalmente ter sido descrito como Abelisauroidea (Allain *et al.*, 2007), sendo mais aceito recentemente como Ceratosauria basal (Carrano & Sampson, 2008; Pol & Rauhut, 2012; Tortosa *et al.*, 2014). A relação entre os Ceratosauria basais ainda requer mais detalhamento e muitos táxons são incompletos como *Genyodectes*, *Spinostropheus gautieri* e *Berberosaurus* (Rauhut, 2004; Sereno *et al.*, 2004; Allain *et al.*, 2007). Outros, no entanto, como *Ceratosaurus* e *Limusaurus inextricabilis* apresentam boa quantidade de elementos ósseos preservados (Marsh, 1884; Xu *et al.*, 2009).

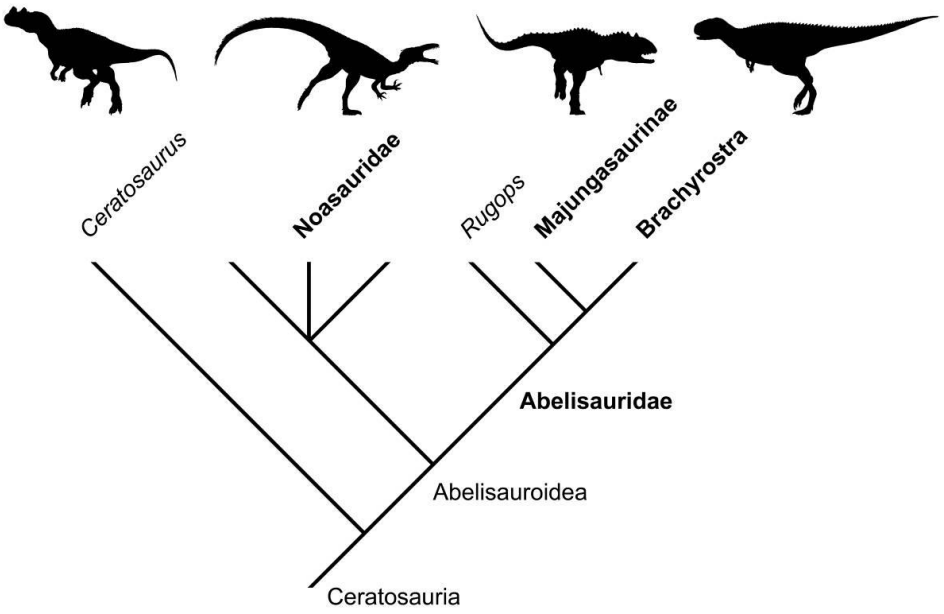


Figura 4. Cladograma exemplificando as relações filogenéticas entre Ceratosauria conforme demonstrado em Tortosa *et al.* (2014). Os táxons em negrito representam as famílias/sub-famílias reconhecidas dentro do clado. As silhuetas não estão em escala e representam da esquerda para direita: *Ceratosaurus* (forma basal), Noasauridae, Majungasaurinae e Brachyrostra.

Ceratosauria basais apresentam variedade morfológica díspar, e a maior delas é,

certamente, entre *Ceratosaurus* e *Limusaurus*. O primeiro podia alcançar aproximadamente seis metros de comprimento (Therrien & Henderson, 2007), possuía um chifre formado a partir dos nasais, membros anteriores bem desenvolvidos e carnivoria como hábito alimentar (Marsh, 1884). Ao passo que *Limusaurus* é um táxon pequeno com pescoço alongado, crânio pequeno e sem dentes (ao menos nos adultos) e possivelmente herbívoro (Xu *et al.*, 2009). A distribuição de Ceratosauria basais é ampla, ocorrendo táxons na América do Norte, Europa, norte da África e China (Carrano & Sampson, 2008; Xu *et al.*, 2009).

Abelisauroidea é composto por duas famílias distintas: Noasauridae e Abelisauridae. Apesar de ser reconhecida nas análises recentes (Carrano & Sampson, 2008; Canale *et al.*, 2009; Pol & Rauhut, 2012; Tortosa *et al.*, 2014), o monofiletismo de Noasauridae ainda não está claramente estabelecido (Novas *et al.*, 2013). Canale *et al.* (2009) recuperam o clado Brachyrostra composto pelos táxons sul-americanos, que é reconhecido em outras análises (Pol & Rauhut, 2012; Tortosa *et al.*, 2014); enquanto que Tortosa *et al.* (2014) recuperam em suas análises o clado Majungasaurinae incluindo diversos táxons do Velho Mundo, e ambos os clados inclusos em Abelisauridae. Atualmente são reconhecidas mais de 35 espécies de Ceratosauria através de centenas de elementos isolados referentes a esse clado (Carrano e Sampson, 2008; Canale *et al.*, 2009, Pol & Rauhut, 2012, Tortosa *et al.*, 2014), além de materiais ainda não descritos formalmente (Porfiri, comunicação pessoal; Zaher *et al.*, em preparação). A distribuição geográfica de Abelisauroidea é bem ampla, ocorrendo em diversos continentes, porém não sendo encontrados registros na América do Norte e Ásia (exceto Índia), sugerindo que esse táxon estava distribuído pelo hemisfério sul e Europa (Novas *et al.*, 2013; Tortosa *et al.*, 2014). De maneira interessante, apesar de Abelisauroidea estar distribuído majoritariamente no hemisfério sul, aparentemente seu registro na Austrália não é confirmado, e está virtualmente ausente desta massa de terra (Novas *et al.*, 2013).

O plano corporal de Abelisauroidea varia bastante e táxons Noasauridae tendem a ser menores e com crânios longirrostrinos e possivelmente com membros anteriores desenvolvidos; apresentam tamanhos pequenos e médios, pescoços alongados, membros posteriores gráceis com extremidades distais alongadas conferindo capacidade cursorial

mais avançada dentre Ceratosauria segundo Carrano *et al.* (2011). No entanto, o posicionamento filogenético de *Eoabelisaurus mefi*, um Abelisauroidea com membros anteriores curtos, tem sofrido variação desde sua publicação por Pol & Rauhut (2012). Esses autores posicionaram esse táxon como membro mais basal de Abelisauridae, puxando a origem do grupo para o Jurássico Médio (Aaleniano-Bajociano). Posteriormente, Novas *et al.*, (2013) questionaram a inclusão de *Eoabelisaurus* como membro basal de Abelisauridae e sugeriram que diversos caracteres supostamente compartilhados com os demais membros dessa família também eram compartilhados por Ceratosauria mais basais. Dessa forma, Novas *et al.* (2013) propõe que a sistemática de *Eoabelisaurus* seja revista com mais atenção. Farke & Sertich (2013) encontraram *Eoabelisaurus* como táxon irmão de Abelisauroidea, enquanto que Tortosa *et al.* (2014) o posicionaram como membro mais basal de Abelisauroidea em uma posição mais derivada que *Berberosaurus*. Por fim, em uma análise filogenética por ser publicada, Zaher *et al.* (em preparação) posicionaram *Eoabelisaurus* como membro mais basal de Abelisauroidea. Portanto a redução dos membros anteriores já estava presente na basa de Abelisauroidea, e possivelmente, também presente em Noasauridae. De acordo com Pol & Rauhut (2012) a redução dos membros anteriores em Abelisauroidea ocorreu em módulos, a partir dos elementos distais, considerando a evidência de *Eoabelisaurus* que possui o úmero sem redução, rádio e ulna reduzidos, mas não muito diferente morfologicamente de *Ceratosaurus* e mãos bastante reduzidas.

A família Abelisauridae possui um plano corporal bem mais especializado dentre Ceratosauria, sendo composta por táxons com crânios de rostro curto, membros anteriores bastante reduzidos com a perda da capacidade de agarrar e membros posteriores robustos e curtos (Novas *et al.*, 2013). A origem do grupo data do Cretáceo Inferior (Aptiano) a partir de novos materiais de Abelisauridae em descrição (MZSP-PV 833; Zaher *et al.*, em preparação), e é composta por dois clados principais inclusos: Brachyrostra (Canale *et al.*, 2009) e Majungasaurinae (Tortosa *et al.*, 2014). O primeiro está distribuído pela América do Sul e é representado por táxons bem especializados com presença de chifres, como *Carnotaurus satrei* (Bonaparte *et al.*, 1990), e táxons com tamanhos avantajados, como *Ekrixinatosaurus novasi* (Juárez Valieri *et al.*, 2010) e

Pycnonemosaurus nevesi (Grillo & Delcourt, em preparação). Já Majungasaurinae é representado por táxons da Europa, Índia e Madagascar, que apresentam tamanhos menores em relação aos Abelisauridae sul-americanos (Tortosa *et al.*, 2014). O monofiletismo de Abelisauridae está bem estabelecido (Carrano & Sampson, 2008; Pol & Rauhut, 2012; Tortosa *et al.*, 2014), porém grande parte dos táxons apresentam um alto grau de incompletude, dificultando o consenso sistemático filogenético, como por exemplo: *Quilmesaurus curriei*, *Xenotartosaurus bonapartei*, *Pycnonemosaurus* e *Abelisaurus comahuensis*. Os dois primeiros são representados por poucos elementos apendiculares do membro posterior (Coria, 2001; Martínez *et al.*, 1986; respectivamente), o terceiro também por poucos elementos apendiculares e vertebrais (Kellner & Campos, 2002) e o último por um crânio incompleto (Bonaparte & Novas, 1985).

No Brasil o registro de Ceratosauria é representado quase exclusivamente por táxons pertencentes a Abelisauroidea, incluindo dentes isolados (Candeiro, 2002; Candeiro *et al.*, 2004, 2006a,b), fragmentos de pré-maxila (Bertini, 1996), vértebra, fêmur, falange (Novas *et al.*, 2008), tíbia direita (Machado EB *et al.*, 2013), membro posterior direito quase completo (Silva & Zaher, 2011), ísquios fusionados, parte de um ílio, parte de um axis e uma fíbula direita (Méndez *et al.*, 2014), um ílio e fêmur parcialmente preservados (Brum *et al.*, 2016) e um esqueleto virtualmente completo ainda não descrito (Zaher *et al.*, em preparação). O único táxon formalmente nomeado até o presente momento é *Pycnonemosaurus* (Kellner & Campos, 2002), conhecido por um conjunto um pouco mais completo de elementos pós-cranianos. Todos esses registros provêm da Bacia Bauru, Cretáceo Superior (Novas *et al.*, 2008; Machado EB *et al.*, 2013) e da Bacia Sanfranciscana, Cretáceo Inferior (Silva & Zaher, 2011).

1.5. Variedade morfológica entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea

Especializações distintas são observadas ao longo da evolução de Tyrannosauroidea e Ceratosauria. Em ambos os grupos, as formas mais basais são menos robustas e apresentam membros anteriores mais longos e funcionais (Tykosky & Rowe, 2004; Holtz,

2004). Nos Tyrannosauroidea derivados, o crânio é grande e comprido, apresentando dentes bem desenvolvidos, além da redução dos membros anteriores e perda das falanges do terceiro dígito (Holtz, 2004). Já nos Ceratosauria derivados, o crânio se torna mais alto e curto, com dentes menos desenvolvidos, os membros anteriores são bastante reduzidos, mas apresentam ainda quatro metacarpais (Coria *et al.*, 2002; Tykosky & Rowe, 2004; Carrano & Sampson, 2008). Nessas formas, o crânio conta com uma crista nucal larga e um processo parietal projetado dorsalmente, permitindo a inserção de músculos do pescoço mais largos e poderosos do que em outros Theropoda. Esse caráter está possivelmente correlacionado com a redução da parte distal do membro anterior e com a redução no tamanho dos dentes (Tykosky & Rowe, 2004; Lockley *et al.*, 2008). Outro caráter interessante a ser observado ao longo da evolução de Ceratosauria é a presença de rugosidades desenvolvidas no nasal dos táxons mais derivadas (ex. *Rugops primus*, *Carnotaurus*, *Abelisaurus* e *Majungasaurus crenatissimus*). Esta característica parece estar correlacionada com a presença de estruturas neurovasculares e tecidos moles diferenciados (Carrano & Sampson, 2008; Sampson & Witmer, 2007). Esse caráter desenvolveu-se a partir de Noasauridae, nos quais são observadas poucas rugosidades, e nenhuma em *Ceratosaurus* (ou seja, na forma mais basal) (Carrano & Sampson, 2008).

Os crânios dos Proceratosauridae apresentam ornamentações assim como em *Ceratosaurus*. No entanto esses caracteres são perdidos ao longo da evolução da linhagem Tyrannosauroidea, pelo menos nos táxons conhecidos atualmente (Tykosky & Rowe, 2004; Brusatte *et al.*, 2010b).

Em Tetanurae, Tyrannosauroidea e Maniraptora os padrões morfológicos do crânio são mais semelhantes entre si que em Ceratosauria. No entanto a funcionalidade cranial parece manter-se ao longo de Theropoda, mesmo quando se trata de Ceratosauria derivados (Brusatte *et al.*, 2012a). Além desses aspectos, as características morfológicas nos Ceratosauria basais são bem semelhantes às de Tetanurae e Coelophysoidea (Tykoski & Rowe, 2004; Carrano & Sampson, 2008), razão esta que levou diversos autores a inferir que Coelophysoidea e Ceratosauria formassem um clado (Novas, 1991; Holtz, 1994; Sereno, 1997, 1999, Holtz, 2000; Tykosky & Rowe, 2004) (**Figura 5**).

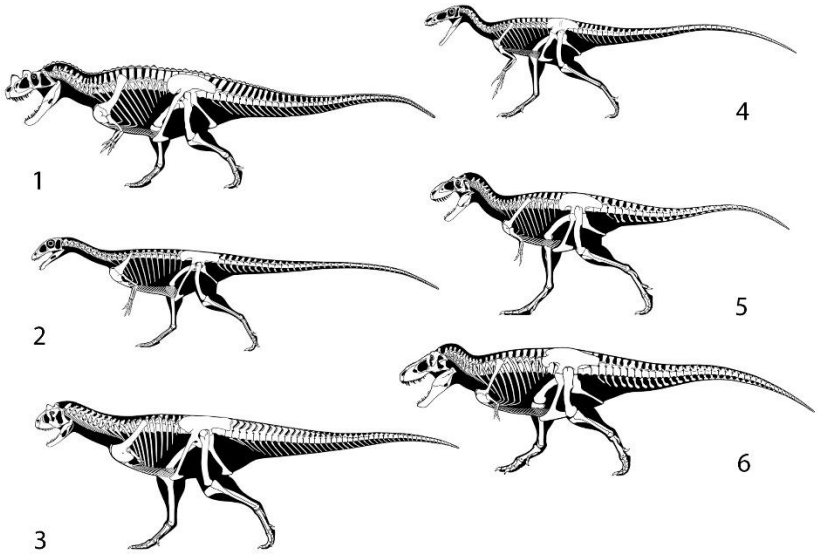


Figura 5. Reconstruções de esqueletos de táxons insclusos em Ceratosauria e Tyrannosauroidea. 1) *Ceratosaurus*; 2) *Masiakasaurus knopfleri*; 3) *Carnotaurus*; 4) *Stokesosaurus langhami*; 5) *Teratophoneus curriei* e 6) *Tyrannosaurus*. Cortesia de Scott Hartman.

No entanto, conforme mais espécimes vão sendo encontrados e descritos, adquire-se maior resolução em diversos campos de estudo, como sistemática filogenética (Pol & Rauhut, 2012; Brusatte & Carr, 2016), desenvolvimento modular (Lockley *et al.*, 2008; Guinard, 2014), biomecânica (Mazzetta *et al.*, 2009; Sakamoto, 2010; Hutchinson *et al.*, 2011) e descrições morfológicas (Weishampel *et al.*, 2004). Esses campos de estudo intersectam os clados Tyrannosauroidea e Ceratosauria, mas são mais explorados em Tyrannosauroidea (Brusatte *et al.*, 2010b; Hone, 2016). Parte do interesse e do número de estudos para com Tyrannosauroidea se deve ao fato de diversos espécimes estarem disponíveis, inclusive espécimes com filamentos homólogos às penas (Holtz, 2004; Larson, 2008; Xu *et al.*, 2004, 2012), além do grande interesse popular pelo grupo (Brochu, 2003; Brusatte *et al.*, 2010b; Hone, 2016). O número de espécimes preservados permitiu a descrição qualitativa dos caracteres ontogenéticos em Tyrannosauridae (Carr, 1999; Carr & Williamson, 2004); observação da variação sexual em *Tyrannosaurus* por meio de comparações morfológicas (Larson, P., 2008) e químicas (Schweitzer *et al.*, 2016), além do entendimento mais amplo dentre todos os grupos de Theropoda (Hone, 2016). Dessa forma, apesar de numeroso o registro e da variedade morfológica de Ceratosauria,

Tyrannosauroidea tem recebido mais atenção da comunidade científica e popular.

Acerca de Theropoda de maneira geral, a origem e a variedade morfológica das aves têm despertado grande interesse dentre os pesquisadores (Benson & Choiniere, 2013; Benson *et al.*, 2014; Brusatte *et al.*, 2014; Lee *et al.*, 2014; Puttick *et al.*, 2014). Sobre disparidade morfológica, menos atenção têm sido dada a Theropoda não-avianos além dos estudos filogenéticos. No entanto, estudos recentes têm explorado a evolução craniana utilizando ferramentas morfométricas a fim de avaliar a variabilidade morfológica e outras implicações evolutivas entre Theropoda não-avianos (Brusatte *et al.*, 2012a; Foth & Rauhut, 2013a), mas até o presente momento não foi avaliada a variedade morfológica craniana entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea especificamente, tampouco uma comparação acerca do desenvolvimento evolutivo e ontogenético desses dois clados, com exceção de poucos trabalhos sobre desenvolvimento modular (Lockley *et al.*, 2008; Guinard, 2014).

1.6. Uso de Morfometria Geométrica

A variedade morfológica dentro de Dinosauria tem sido estudada desde que foi reconhecido como um grupo que incluía diferentes tipos de "répteis" por Owen (1842), ainda que o monofiletismo do clado não tenha sido estabelecido até 1986 por Gauthier. Pelas décadas que se passaram, centenas de espécies novas foram descritas ampliando substancialmente o conhecimento morfológico do grupo (verificar Weishampel et al., 2004). Recentemente a utilização de morfometria geométrica tem auxiliado no entendimento da evolução da forma, além do desenvolvimento ontogenético de vários grupos de dinossauros (por exemplo: Brusatte et al., 2012a; Bhullar et al., 2012; Maiorino et al., 2013; Foth & Rauhut, 2013a; Foth et al., 2016).

A morfometria é um meio simples e quantitativo de demonstrar a variação de formas biológicas (Zelditch *et al.*, 2012). Essa disciplina sofreu alterações durante as décadas de 1980 e 1990, cuja modificação enfatizava os métodos de capturas e a incorporação dos conceitos geométricos em análises morfométricas de estruturas morfológicas (Monteiro

& Reis, 1999; Adams *et al.*, 2004). Assim, "forma" é definida, em morfometria geométrica, como toda informação geométrica que permanece após a retirada das variáveis orientação, posição e tamanho (Kendall, 1977). Para a captura de informações em morfometria geométrica são utilizados marcos anatômicos (*landmarks*), que se tratam de marcos (ou locais) anatômicos discretos que podem ser reconhecidos como presentes em todos os espécimes em estudos (Zelditch *et al.*, 2012). Basicamente são medidas cartesianas bi- ou tridimensionais de uma determinada coordenada local em uma estrutura biológica (Adam *et al.*, 2004). Os *landmarks* devem ser escolhidos de acordo com a finalidade do estudo (Zelditch *et al.*, 2012), uma vez que são pontos em que estão ligadas às explicações sobre os processos biológicos (Monteiro & Reis, 1999), ou seja, deve corresponder a um ponto onde se tenha uma hipótese de homologia (Zelditch *et al.*, 2012). Para a escolha dos *landmarks* Zelditch *et al.* (2012) sugerem que sejam: (1) marcos homólogos; (2) não alterem sua topologia em relação a outros *landmarks*; (3) possuam informação morfológica; (4) possam ser encontrados repetitivamente e (5) estejam em um mesmo plano.

Bookstein (1991) definiu três tipos distintos de *landmarks*: tipo 1 (justaposição de tecidos), tipo 2 (pontos de máxima curvatura ou processos morfogenéticos locais) e tipo 3 (pontos extremos). A preferência para a utilização dos tipos de *landmarks* deve ser, em princípio, para o tipo 1, seguido do tipo 2 e, por último, tipo 3. O primeiro tipo refere-se a regiões onde três estruturas se encontram como suturas ósseas e nervuras de folhas; o tipo 2 refere-se a extremidades de processos e invaginações, sendo nesse caso mais difícil de traçar a homologia; e o terceiro tipo refere-se a curvaturas extremas ou pontos ao longo das estruturas (Bookstein, 1991; Monteiro & Reis, 1999; Zelditch *et al.*, 2012). Dessa forma, é preciso conhecer as estruturas morfológicas dentre os táxons analisados (no caso de se utilizar morfometria geométrica em análises biológicas) e definir com cautela os *landmarks* a serem utilizados. Após a tomada de dados, é realizado o processo de remoção das variáveis de orientação, posição e tamanho por meio de uma superposição de marcos anatômicos, ou superposição Procrustes (para maiores detalhes ver Monteiro & Reis, 1999; Zelditch *et al.*, 2012).

No caso de análises da variedade entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea, a morfometria geométrica fornece meios para investigar a disparidade morfológica e os processos de desenvolvimento ontogenético, como já demonstrado anteriormente para crânios de Theropoda (Brusatte *et al.*, 2012a; Bhullar *et al.*, 2012; Foth & Rauhut, 2013a) e Ceratopsidae (Maiorino *et al.*, 2013; Maiorino *et al.*, 2015). A complexidade morfológica que advém de uma longa história evolutiva (Romer, 1956), faz com que os crânios sejam bons elementos a serem avaliados para o entendimento da variedade morfológica entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea, uma vez que em ambos os grupos esses elementos variam substancialmente quanto às estruturas morfológicas presentes (por exemplo, Bonaparte *et al.*, 1990) e vantagens mecânicas (Sakamoto, 2010).

1.7. Objetivos

Ao longo do Cretáceo, Ceratosauria e Tyrannosauroidea tornaram-se os predadores dominantes do hemisfério sul e norte respectivamente, tanto em termos ecológicos como em diversidade (Carrano & Sampson, 2008; Brusatte *et al.*, 2010b). Os padrões de evolução adaptativa e convergência evolutiva de ambos os grupos foi pouco explorado de forma quantitativa. Nesse contexto, a presente Tese tem como objetivo geral de avaliar e descrever de forma quantitativa e qualitativa as similaridade e divergências morfológicas em diferentes complexos morfofuncionais, com ênfase nos elementos cranianos de Ceratosauria e Tyrannosauroidea. Dentre os objetivos específicos, destacam-se:

- Descrever quantitativamente a variação de diferentes complexos morfológicos do crânio em Ceratosauria e Tyrannosauroidea através da morfometria geométrica;
- Descrever qualitativamente a variedade morfológica dos elementos cranianos de Ceratosauria e Tyrannosauroidea;
- Investigar a variação destes complexos morfológicos ao longo da filogenia de ambos os grupos através da estimativa de caracteres ancestrais;

- Investigar se existe evolução coordenada (correlacionada) dos diversos complexos morfológicos e se tal evolução é similar entre os grupos;
- Investigar os processos ontogenéticos de maneira quantitativa em Tyrannosauroidea, umas vez que esse clado apresenta grande quantidade de espécimes em termos de preservação fóssil.

2. Materiais e Métodos

Para a realização das diferentes análises morfométricas geométricas e lineares foram coletados dados de diferentes fontes, dentre periódicos científicos e tomada de dados em primeira mão, ou seja, fotografias, notas e medidas.

Os dados coletados de periódicos foram provenientes de diferentes fontes. Optou-se pelo uso de informação para a realização das análises morfométricas geométricas a partir de ilustrações de periódicos quando não foi possível fotografar os espécimes, uma vez que as ilustrações contêm informações precisas acerca do posicionamento das suturas entre os ossos. Trabalhos anteriores utilizando ilustrações científicas permitiram resultados interessantes acerca da biologia e desenvolvimento de Theropoda (e.g. Sakamoto, 2010; Bhullar *et al.*, 2012; Brusatte *et al.*, 2012a; Foth & Rauhut, 2013b). A partir destas mesmas publicações buscou-se as referências que exibem ilustrações de crânios em vista lateral para serem utilizados. A orientação lateral foi escolhida por apresentar mais informações acerca da quantidade de ossos cranianos e desenvolvimento do crânio como um todo, além de ser o tipo de vista mais abundante nas publicações. Foram selecionadas as ilustrações conforme a **Tabela 1** abaixo.

Tabela 1. Ilustrações de táxons utilizados nas análises morfométricas cranianas. As ilustrações foram obtidas a partir das respectivas referências da terceira coluna.

Táxon	Sistemática	Referência
Alioramus	Tyrannosauroidea	Brusatte *et al.*, 2009
Daspletosaurus	Tyrannosauroidea	Holtz, 2004
Dilong	Tyrannosauroidea	Xu *et al.*, 2004
Gorgosaurus	Tyrannosauroidea	Currie, 2003
Gorgosaurus	Tyrannosauroidea	https://archosaurmusings.wordpress.com/
Guanlong	Tyrannosauroidea	Xu *et al.*, 2006
Limusaurus	Ceratosauria	Xu *et al.*, 2009
Qianzhousaurus	Tyrannosauroidea	Lü *et al.*, 2014
Tarbosaurus ZPAL MgD−I/4	Tyrannosauroidea	Hurum & Sabath, 2003

Tyrannosaurus	Tyrannosauroidea	Rayfield, 2004
Yutyrannus	Tyrannosauroidea	Xu *et al.*, 2012
Acrocanthosaurus	Allosauroidea	Eddy & Clarke, 2011
Allosaurus	Allosauroidea	Rayfield *et al.*, 2011
Archaeopteryx	Avilae	Foth & Rauhut, 2013a
Bambiraptor	Deinonychosauria	Burnham, 2004
Carcharodontosaurus	Allosauroidea	Sereno *et al.*, 1996
Citipati	Oviraptosauria	Osmólka *et al.*, 2004
Coelophysis	Coelophysoidea	Colbert, 1989
Compsognathus	Coelurosauria	Peyer, 2006
Deinocheirus	Ornithomimosauria	Lee Y.N. *et al.*, 2014
Deinonychus	Deinonychosauria	Ostrom, 1969
Dilophosaurus	Coelophysoidea	Welles, 1984
Dromaeosaurus	Deinonychosauria	Currie, 1995
Eodromaeus	Theropoda basal	Martínez *et al.* 2011
Eoraptor	Sauropodomorpha	Sereno *et al.*, 2012
Erlikosaurus	Therizinosauroidea	Clark *et al.*, 2004
Gallimimus	Ornithomimosauria	Makovicky *et al.*, 2004
Garudimimus	Ornithomimosauria	Kobayashi & Barsbold, 2005
Juravenator	Coelurosauria	Göhlich & Chiappe, 2006
Monolophosaurus	Allosauroidea	Brusatte *et al.*, 2010c
Ornitholestes	Coelurosauria	Paul, 1988
Ornithomimus	Ornithomimosauria	Makovicky *et al.*, 2004
Saurornithoides	Deinonychosauria	Makovicky & Norell, 2004
Sinornithosaurus	Deinonychosauria	Xu &Wu, 2001
Sinraptor	Allosauroidea	Currie & Zhao, 1993
Spinosauridae	Megalosauroidea	Foth & Rauhut, 2013a
Syntarsus	Coelophysoidea	Colbert, 1989

Tawaw	Coelophysoidea	Nesbitt *et al.*, 2009
Velociraptor	Deinonychosauria	Barsbold & Osmólka, 1999
Zanabazar	Deinonychosauria	Norell *et al.*, 2009
Zupaysaurus	Coelophysoidea	Ezcurra, 2007

Para as análises de morfometria linear foram coletados dados de periódicos que forneceram medidas lineares dos membros anteriores (úmero, radio, metacarpo) e membros posteriores (fêmur, tíbia, metatarso). A maior parte dos dados lineares obtidos foi proveniente do trabalho de Benson & Choiniere (2013) os quais forneceram tabelas com medidas de 429 espécimes de Theropoda. Essas tabelas foram ampliadas resultando em uma tabela final de medidas de 525 espécimes. Cabe ressaltar que as medidas acrescentadas na tabela foram provenientes de outros periódicos e tomadas em primeira mão conforme descrição abaixo. A tabela com as medidas utilizadas para Ceratosauri e Tyrannosauroidea estão no **Anexo 1**.

Os materiais examinados em primeira estão depositados em diversas coleções paleontológicas em diferentes instituições científicas. Foram visitadas instituições de pesquisas e museus no Brasil, Argentina, Estados Unidos, Londres, China e Mongólia, nas quais diversos espécimes foram examinados, de acordo com a tabela abaixo:

Tabela 2. Espécimes estudados relacionando instituição visitada, país, táxon e sistemática. O (*) indica material emprestado para a instituição da primeira coluna.

Instituição	País	Táxon	Sistemática
MN	Brasil	**Pycnonemosaurus nevesi*	Abelisauridae
		Santanaraptor placidus	Tyrannosauroidea
MZSP	Brasil	Abelisauridae MZSP-PV 833	Abelisauridae

MMCH	Argentina	*Skorpiovenator bustingorryi*	Abelisauridae
MCF	Argentina	*Aucasaurus garridoi*	Abelisauridae
		Ilokelesia aguadagrandensis	Abelisauridae
		Megaraptor namunhuaiquii	Megaraptoridae
MUCP	Argentina	*Ekrixinatosaurus novasi*	Abelisauridae
		Velocisaurus unicus	Abelisauridae
		Megaraptor namunhuaiquii	Megaraptoridae
MPCA	Argentina	*Abelisaurus comahuensis*	Abelisauridae
		Quimelsaurus curriei	Abelisauridae
UNPSJB	Argentina	*Xenotarsosaurus bonapartei*	Abelisauridae
MPEF	Argentina	*Eoabelisaurus mefi*	Abelisauridae
MLP	Argentina	*Genyodectes serus*	Ceratosauria
MACN	Argentina	*Ligabueino andesi*	Noasauridae
		Carnotaurus sastrei	Abelisauridae
		Noasaurus leali	Noasauridae
MCNA	Argentina	*Aerosteon riocoloradensis*	Megaraptoridae

		Bistahieversor sealeyi	
		Daspletosaurus torosus	
FMNH	EUA	*Tyrannosaurus rex*	Tyrannosauroidea
		Gorgosaurus libratus	
		Majungasaurus crenatissimus (réplica)	
		**Raptorex kriegsteini*	
		**Aerosteon riocoloradensis*	
		**Rugops primus*	
UCPC	EUA	**Kryptops palaios*	Tyrannosauroidea
		**Deltadromeus agilis*	
		**Spinostropheus gautieri*	
		Masiakasaurus knopfleri (réplica)	
		Gorgosaurus libratus (réplica)	
		Tyrannosaurus rex	
BMR	EUA	*Eotyrannus lengi* (réplica)	Tyrannosauridae
		Eotyrannus lengi (réplica)	
		Ceratosaurus nasicornis (réplica)	
		Ceratosaurus nasicornis	
USNM	EUA	*Teratophoneus curriei*	Ceratosauria
		**Bistahierversor sealeyi*	
		Gorgosaurus libratus	
		Tyrannosaurus rex	
AMNH	EUA	**Alioramus altai*	Tyrannosauridae
		Alectrosaurus olseni	
		Daspeltosaurus torosus	

		Dilong paradoxus	Tyrannosauroidea
		Guanlong wucaii	Tyrannosauroidea
IVPP	China	*Yutyrannus huali* (réplica)	Tyrannosauroidea
		**Zhuchengtyrannus magnus*	Tyrannosauroidea
		Limusaurus inextricabilis	Ceratosauria
MPC	Mongólia	*Tarbosaurus baatar*	Tyrannosauridae
NHMUK	Inglaterra	*Tyrannosaurus rex*	Tyrannosauridae

Para realizar as análises morfométricas geométricas e descrições dos materiais já examinados foram fotografadas as vistas anatômicas tradicionais (lateral, medial, dorsal e ventral) e diferentes ângulos dos ossos procurando registrar o maior número possível de informações. Em todas as fotografias das vistas tradicionais foi utilizada uma escala no nível do material para permitir uma real mensuração a partir da fotografia. As vistas anatômicas tradicionais permitem a padronização das imagens para a escolha dos pontos homólogos, *landmarks*, em cada táxon. Dessa forma pôde-se comparar a forma de cada espécime estudado. As vistas diversas dos materiais permitiram a obtenção de dados que as vistas tradicionais não forneceram, como por exemplo, forames e cavidades internas. Essas informações permitiram comparações morfológicas entre os diferentes espécimes.

Além das fotografias, foram feitos vídeos em alta resolução (Full HD) dos exemplares examinados, que permitiram enxergar a profundidade e inclinação dos processos ósseos com mais clareza. Esse recurso complementa as informações obtidas por meio das fotografias e anotações, enriquecendo o banco de dados recuperados dos materiais

examinados.

Os materiais foram fotografados com uma câmera Canon SX 40 HS e uma câmera Canon EOS Rebel T3i utilizando um tripé, e quando possível, foi utilizada uma estativa. As filmagens deram-se de maneira livre, isto é, com a câmera percorrendo todo o espaço em volta do material. As fotografias e vídeos foram armazenados em formato JPG. e AVI..

Além das fotografias, foram tomadas notas com o maior número possível de informações a respeito das estruturas ósseas observadas. Para materiais compostos por mais de um osso (p. ex. crânio), as suturas foram marcadas na fotografia utilizando uma mesa digitalizadora Genius G-Pen F509. Esse recurso foi utilizado sempre que havia suturas de difícil visualização nas fotos. A dificuldade de observar as suturas ocorre pelo fato de não haver contraste entre elas e os ossos, seja por motivo tafonômico, seja por motivo de iluminação.

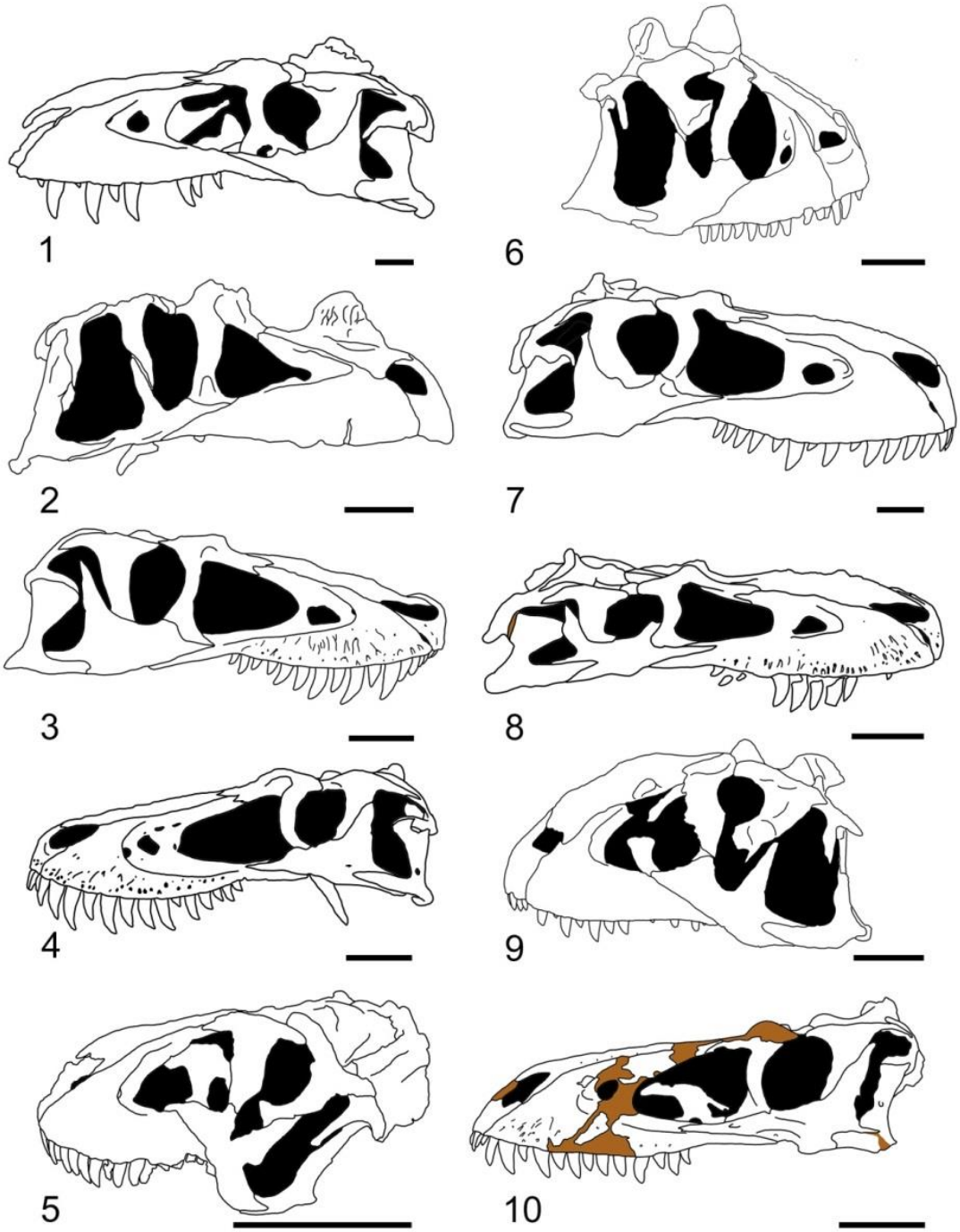
As fotografias de crânios tiradas das coleções foram tratadas no software Photoshop CS6 e a partir dessas, obtidos os contornos externos dos ossos para visualização das respectivas suturas. A relação dos espécimes fotografados está na **Tabela 3** e figurados na **Figura 6**.

Tabela 3. Fotografias de táxons inclusos em Ceratosauria e Tyrannosauroidea obtidas nas coleções de instituições científicas.

Táxon	Acrônimo
Abelisauridae	MZSP-PV 833
Bistahieversor sealeyi	NMMNH P-27469
Carnotaurus sastrei	MACN-CH 894
Ceratosaurus nasicornis	USNM 4735
Gorgosaurus libratus	AMNH 5336
Gorgosaurus libratus	AMNH 5664
Majungasaurus crenatissimus	FMNH PR 2100 (réplica)
Tarbosaurus baatar	LH PV 18
Skorpiovenator bustingorryi	MMCH-PV 48
Tarbosaurus baatar	GIN 100/65
Tarbosaurus baatar	MPC-D 100/60

Tarbosaurus baatar	MPC-D 107/7
Tarbosaurus baatar	MPC-D 107/66
Tyrannosaurus rex	BMR P2002.4.1
Tyrannosaurus rex	CMNH 7541 (réplica)
Tyrannosaurus rex	AMNH 5027
Tyrannosaurus rex	FMNH PR 2081

Para realizar as medições lineares nos exemplares examinados foi colocada uma escala no nível das estruturas que se deseja obter as medidas durante a tomada de fotografias. Esse procedimento foi escolhido pelo fato de alguns materiais serem difíceis de manipular, devido de sua fragilidade, e pela escassez de tempo em função do grande número de materiais a serem analisados em todas as coleções visitadas. Sabe-se que escalas erradas podem interferir no tamanho do objeto observado na ilustração (como por exemplo, em Kellner & Campos, 2002; fig. E), por isso a escala foi posicionada cuidadosamente para se evitar tais erros de medições. Em alguns casos, quando os materiais eram volumosos, foram posicionadas duas escalas para cada nível de profundidade (**Figura 7**), ou quando impossível de posicionar duas escalas, o material foi fotografado mais de uma vez com as escalas em diferentes posições. Quando possível, as medidas lineares foram tomadas a partir do uso de um antropômetro com alcance máximo de dois metros.


1
6
2
7
3
8
4
9
5
10

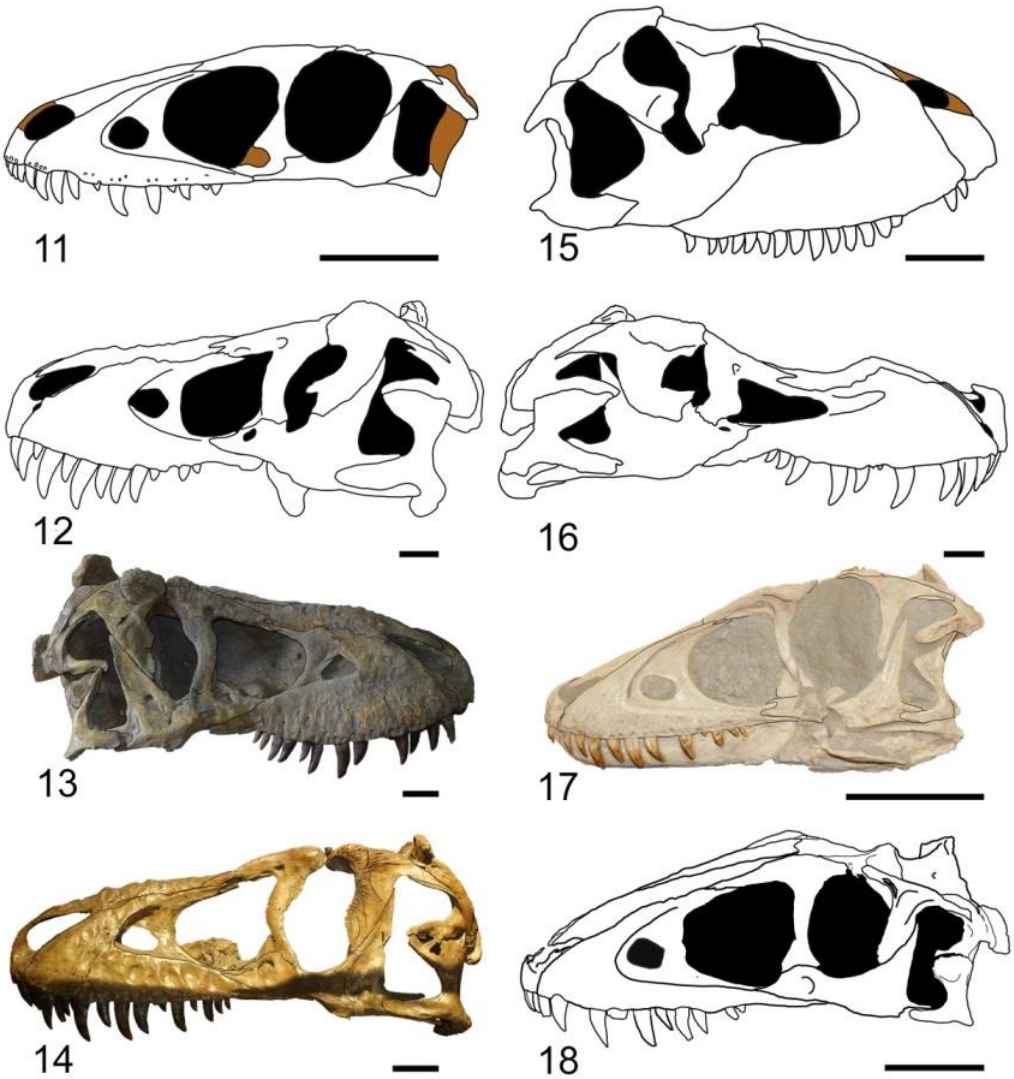


Figura 6. Crânios de Ceratosauria e Tyrannosauroidea fotografados e analisados em vista lateral. (1) *Bistahieversor sealeyi* NMMNH P-27469; (2) *Ceratosaurus nasicornis* USNM 4735; (3) *Gorgosaurus libratus* AMNH 5664; (4) *Tyrannosaurus rex* BMR P.2002.4.1; (5) Abelisauridae MZSP-PV 833; (6) *Carnotaurus sastrei* MACN-CH 894; (7) *Gorgosaurus* MNH 5336; (8) *Gorgosaurus* X; (9) *Majungasaurus cranatissimus* FMNH PR 2100; (10) *Tyrannosaurus* CMNH 7541; (11) *Tarbosaurus baatar* LH PV 18; (12); *Tyrannosaurus* AMNH 5027; (13) *Tarbosaurus* GIN 100/65; (14) *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; (15) *Skorpiovenator bustingorryi* MMCH-PV 48; (16) *Tyrannosaurus* FMNH 2081; (17) *Tarbosaurus* MPC-D 107/7; (18) *Tarbosaurus* MPC-D 107/66. Barra de escala: 10 cm.

Figura 7. Tíbia e fíbula articuladas de *Aucasaurus garridoi* em vista anterior. A seta amarela indica a escala posicionada sobre a crista cnemial da tíbia, enquanto que a seta vermelha indica a escala posicionada sobre o eixo principal dos ossos articulados. Reparar a falsa variação de tamanho gerada pela profundidade do objeto.

2.1. Morfometria Geométrica

As imagens obtidas das publicações para análises morfométricas e fotografias próprias foram convertidas em formato JPG e posteriormente importadas para o software TPSDig2 (Rohlf, 2008) onde os marcos anatômicos (*landmarks*) foram digitalizados, gerando um arquivo TPS contendo as coordenadas dos *landmarks*. Para a análise dos *landmarks* foi realizada uma Análise Generalizada de Procrustes (=*Generalized Procrustes Analysis*, GPA) sendo removidos os efeitos da posição, orientação e escala das formas analisadas (Rohlf & Slice, 1990) utilizando-se o software MorphoJ (Klingenberg, 2011). A partir desse software, foram realizadas as demais análises morfométricas. Para o teste de relação de proximidade morfológica entre Tyrannosauroidea foi realizada uma UPGMA utilizando os *landmarks* escolhidos a partir do software PAST (Hammer *et al.*, 2001)

Os trabalhos de Bhullar *et al.* (2012) e Brusatte *et al.* (2012a) serviram de base para escolha dos *landmarks* cranianos. Foram selecionados 54 *landmarks*, descritos abaixo e figurados na **Figura 8**.

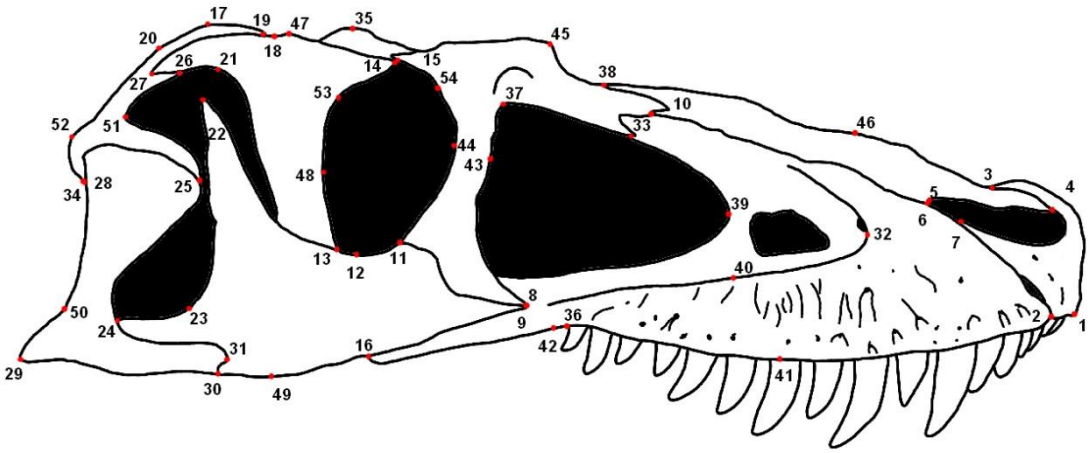


Figura 8. Crânio de *Gorgosaurus libratus* AMNH 5664 em vista lateral direita exemplificando os *landmarks* escolhidos.

1 – Final anterior na margem dentária do pré-maxilar

2 – Sutura do pré-maxilar /maxilar ao longo da margem dentária

3 – Sutura do pré-maxilar /nasal ao longo da margem dorsal

4 – Ponta do processo pré-maxilar do nasal

5 – Ponta do processo sub-narial do nasal

6 – Maior extremidade da concavidade da narina do nasal

7 – Ponta do processo posterodorsal da pré-maxila

8 – Ponta anterior do jugal

9 – Ponta anterior da base do lacrimal

10 – Final anterior do processo facial da maxila ao longo da sutura com o nasal

11 – Ponta posterior da base do lacrimal

12 – Ponto mais ventral da órbita ocular

13 – Ponto mais dorsal do jugal ao longo da órbita ocular

14 – Margem anterior do pós-orbital ao longo da órbita ocular

15 – Ponta posterior do complexo lacrimal/pré-frontal

16 – Ponta posterior do maxilar

17 – Ponta posterodorsal do parietal

18 – Maior curvatura da borda dorsal do pós-orbital

19 – Contato entre pós-orbital/esquamosal ao longo da margem acima da fenestra temporal

20 – Borda posterodorsal do esquamosal

21 – Borda anterodorsal da fenestra temporal lateral

22 – Ponta posterodorsal do jugal

23 – Borda anteroventral da fenestra temporal lateral

24 – Contato entre jugal/quadratojugal ao longo da margem da fenestra temporal lateral

25 – Ponta anterior do quadratojugal (exposição lateral)

26 – Contato entre pós-orbital/esquamosal ao longo da margem da fenestra temporal lateral

27 – Ponta posterior do pós-orbital

28 – Ponta posteroventral do esquamosal

29 – Ponta posteroventral do quadratojugal na região articular

30 – Contato entre jugal/quadratojugal ao longo da margem ventral do crânio

31 – Ponta anterior do quadratojugal entre a margem ventral do crânio e a margem inferior da fenestra temporal lateral

32 – Margem anterior da fossa antorbital

33 – Ponta dorsal do pré-maxilar ao longo fenestra antorbital

34 – Borda porterodorsal do quadratojugal

35 – Borda dorsal do frontal

36 – Borda posterior do último alvéolo dentário

37 – Extremidade dorsal do lacrimal dentro da fenestra antorbital

38 – Contato dorsal em vista lateral entre o nasal e lacrimal

39 – Ponto mais anterior da fenestra anterorbital

40 – Ponto médio da barra interfenestral do maxilar

41 – Maior curvatura ventral na margem alveolar do maxilar

42 – Maior concavidade do processo do maxilar pós alvéolo

43 – Maior curvatura anterior na borda fenestral do lacrimal

44 – Maior curvatura posterior na borda orbital do lacrimal

45 – Maior curvatura dorsal do lacrimal

46 – Maior curvatura dorsal do nasal

47 – Maior curvatura dorsal do pós-orbital

48 – Extremidade dorsal do processo orbital do pós-orbital

49 – Maior curvatura ventral do jugal

50 – Maior concavidade dorsal do quadratojugal

51 – Maior curvatura anterior da borda fenestral do esquamosal

52 – Maior curvatura posterior do esquamosal

53 – Maior concavidade anterior da borda orbital do pós-orbital

54 – Maior concavidade posterior da borda orbital do lacrimal

2.2. Análises filogenéticas

Para as análises de correlação entre morfologia e filogenia foi construída uma superárvore informal (*sensu* Butler & Goswami, 2008) utilizando-se o software Mesquite 2.75 (Maddison & Maddison, 2011). A superárvore foi baseada em análises filogenéticas recentes de Ceratosauria (Canale *et al.*, 2009; Pol & Rauhut, 2012; Tortosa *et al.*, 2014) e

Tyrannosauroidea (Brusatte *et al.*, 2010b; Xu *et al.*, 2012; Loewen *et al.*, 2013; Novas *et al.*, 2013; Lü *et al.*, 2014) (**Figura 9**).

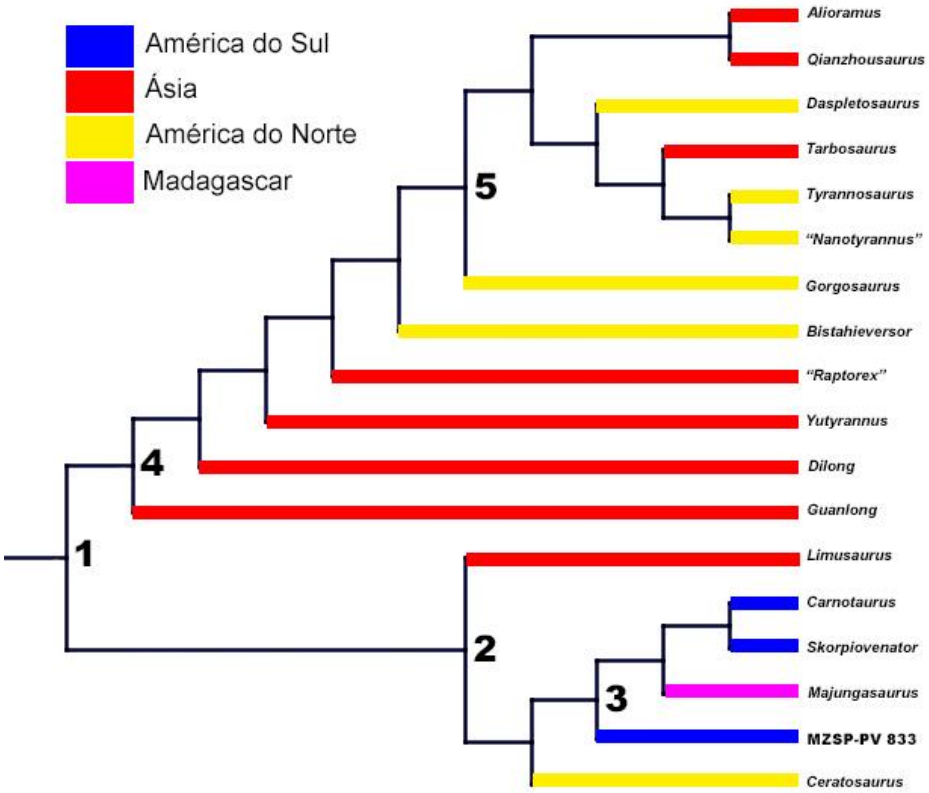


Figura 9. Superárvore informal demonstrando as relações filogenéticas entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea. As cores referem-se às massas de terra onde os táxons foram encontrados. Em (1) Theropoda; (2) Ceratosauria; (3) Abelisauridae; (4) Tyrannosauroidea; (5) Tyrannosauridae.

Apesar de Brusatte & Carr (2016) terem proposto novas análises filogenéticas para Tyrannosauroidea, as topologias desses autores não foram seguidas uma vez que o trabalho publicado veio posterior às análises da presente Tese. Embora a topologia de Brusatte & Carr (2016) esteja ligeiramente diferente dos trabalhos utilizados aqui, não resulta em modificações substanciais nos resultados, de modo especial nas análises comparativas entre os componentes principais.

3. Resultados

3.1. Sistemática dos táxons examinados

Dinosauria Owen, 1842

Theropoda Marsh, 1881

3.1.1. **Ceratosauria** Marsh, 1884

Limusaurus inextricabilis Xu *et al.*, 2009

Holótipo: IVPP V 15923. Esqueleto quase completo e articulado.

Materiais referidos: Esqueletos quase completos em sua maioria juvenis. IVPP V 15924; 15304; 20093; 20094; 20095; 20096; 20098 e 20099.

Diagnoses: (1) crânio curto com aproximadamente metade do tamanho do fêmur; (2) maxilar e dentário sem dentes na forma adulta (ver Discussão); (3) nasal com plataforma lateral; (4) pré-maxilar com borda bucal convexa; (5) nasal curto e largo com 1/3 do comprimento do teto craniano e duas vezes mais comprido que largo; (6) processo ventral do lacrimal fortemente inclinado anteriormente; (7) jugal delgado com ramos sub-orbital e sub-temporal retilíneos; (8) fenestra mandibular larga com aproximadamente 40% do comprimento da mandíbula; (9) borda anterior da lâmina escapular pronunciada; (10) rádio bem coeso com ulna e mais longo que esta; (11) processo olecrano da ulna ausente; (12) metacarpal II muito mais robusto que os demais; (13) metacarpal III com superfície articular proximal sub-triangular e semextremidade distal ginglimoidal; (14) metacarpal I muito reduzido e sem falanges articuladas; (15) falange II-1 com processo lateral na superfície proximodorsal; (16) púbis com crista na superfície lateral e pé posterior proeminente; (17) metatarsos formando um forte arco transversal; (18) metatarsal IV quase retilíneo com superfície prensada contra a superfície lateral do metatarsal III por quase todo seu comprimento; (19) dígito I curto com apenas 17% tão comprido quanto o metatarsal III (Xu *et al.*, 2009).

Ocorrência: Bacia Juggar, Formação Shishugou, China, Oxfordiano, Jurássico Superior (Xu *et al.*, 2009).

Ceratosaurus nasicornis Marsh, 1884

Holótipo: USNM 4735. Esqueleto quase completo com crânio e mandíbulas completos e diversos elementos pós-cranianos dos esqueletos axial e apendicular.

Diagnose: (1) chifre formado pela formação de processos fusionados dos nasais na região mediana dos ossos; (2) sulco na região mediana dos nasais posteriormente ao chifre; (3) púbis com entalhe ventral ao forame obturador; (4) presença de pequenos osteodermos epaxiais (Rauhut, 2003).

Ocorrência: Colorado, Wyoming, Utah Estados Unidos, Formação Morrison, Kimmeridgiano - Tithoniano, Jurássico Superior (Carrano & Sampson, 2008).

Comentários: *Ceratosaurus* é considerado um gênero bem distinto para a Formação Morrison (Rauhut, 2003). Em 2000 Madsen & Welles descreveram duas novas espécies para esse gênero: *C. magnicornis* e *C. dentisulcatus*. No entanto as diagnoses para esses táxons são majoritariamente proporções e robustez entre os espécimes, o que levou a Rauhut (2003) e Carrano & Sampson (2008) sinonimizarem *C. magnicornis* e *C. dentisulcatus* com *C. nasicornis*, inferindo que os dois primeiros são espécimes representados por diferentes estágios ontogenéticos do terceiro. Para a presente pesquisa, além do crânio e diversos elementos pós-cranianos de USNM 4735, foram examinados também o *cast* (réplica) do crânio de *C. magnicornis* disponível no Burpee Museum of Natural History.

Spinostropheus gautieri (Lapparent, 1960) Sereno *et al.*, 2004

Holótipo: MNHN 1961-28. Vértebra cervical mediana. Espécime referido: MNN TIG 6. Esqueleto axial articulado preservado a partir da terceira cervical até as sacrais anteriores e costelas e fragmentos de costelas.

Diagnoses: (1) vértebra cervical mediana com articulação anterior do centro fortemente oblíqua (30° em relação a articulação anterior); (2) pleurocelos anteriores particionados; (3) processo epipofiseário ventralmente achatado e (4) espinhos neurais amplos e sub-retangulares (Sereno *et al.*, 2004).

Ocorrência: In Tedreft e Fako, República do Níger, Formação Tiourarén, Neocomianiano, Cretáceo Inferior (Sereno *et al.*, 2004).

Comentários: Originalmente descrito como *Elephrosaurus gautieri* Lapparent, 1960 a partir de uma vértebra. Sereno e colaboradores (2004) descreveram novos materiais e erigiram novo gênero adicionando os materiais descritos ao táxon. Para a presente pesquisa, foram examinados o *cast* de MNN TIG6 depositado na coleção da University of Chicago.

Genyodectes serus Woodward, 1901

Holótipo: MLP 26-39. Ambos pré-maxilares completos, fragmentos do maxilar, ambos dentários, partes de ambos supra-dentários e fragmentos do esplenial esquerdo.

Diagnoses: (1) dentes pré-maxilares se sobrepõe em padrão *en-echelon*, (2) dentes maxilares com as coroas mais longas epicobasalmente que a profundidade mínima dorso-ventral da mandíbula. Difere de *Ceratosaurus* pela presença de quatro dentes no pré-maxilar, ao invés de três (Rauhut, 2004). Rauhut (2004) redescreveu esse táxon e o posiciona filogeneticamente como táxon irmão de *Ceratosaurus*, que foi corroborada pela análise de Tortosa *et al.* (2014).

Ocorrência: Cañadón Grande, Chubut, Argentina, Cerro Barcino Formation, Aptiano-Albiano, Cretáceo Inferior (Rauhut, 2004).

3.2.2. **Abelisauroidea** Bonaparte, 1991

Eoabelisaurus mefi Pol & Rauhut, 2012

Holótipo: MPEF-PV 3990. Esqueleto quase completo, com a metade posterior do crânio, algumas vértebras cervicais e caudais e falanges e ungueais dos membros posteriores faltantes.

Diagnoses: (1) quadrado com extremidade distal articular espessa e côndilos articulares subparalelos, (2) vértebras dorsais medianas com dupla lâmina em forma de V estendendo-se a partir das parapófises até a lâmina pré-zigodiapofiseária, (3) ulna com olécrano hipertrofiado com mais de 30% de seu comprimento total, (4) forame púbico duas vezes mais longo que alto e (5) processo do músculo ambiens bem desenvolvido direcionado ântero-lateralmente e expandido convexamente (Pol & Rauhut, 2012). De acordo com esses autores, *Eoabelisaurus* está posicionado como o táxon mais basal dentro de Abelisauridae, pelo suporte das seguintes sinapomorfias: 1) fossa anterorbital coberta lateralmente pelo lacrimal, 2) fossa pré-espinhal ampla, 3) espinhos neurais das vértebras caudais anteriores curtos ântero-posteriormente, 4) ausência de sulcos ventrais nas caudais anteriores, 5) lâminas centro-diapofiseárias rudimentares nas vértebras caudais medianas, 6) redução distal dos ginglymus nas falanges manuais e 7) depressão flexora nas ungueais dos membros posteriores. No entanto, Novas *et al.* (2013) questionam o posicionamento de *Eoabelisaurus* em Abelisauridae, uma vez que as sinapormofias 1,2,3 e 5 são prováveis apomorfias de Abelisauroidea ou Ceratosauria. Em uma nova análise filogenética, Tortosa *et al.* (*2014*) *Eoabelisaurus* é posicionado como Abelisauroidea basal, corroborando a hipótese proposta por Novas *et al.* (2013).

Ocorrência: Cerro Cóndor, Chubut, Argentina, Formação Asfalto, Aeleniano-Bajociano, Jurássico Médio (Pol & Rauhut, 2012).

3.2.3. **Noasauridae** Bonaparte & Powell 1980

Deltadromeus agilis Sereno *et al.*, 1996

Holótipo: SGM Din-2. Esqueleto pós-craniano incompleto, elementos das cinturas e membros, fragmentos das vértebras dorsais e caudais.

Diagnoses: (1) vértebras caudais anteriores com espinhos neurais amplos e quadrangulares; (2) coracóide com entalhe côncavo e raso na margem anterior; (3) compressão dorsoventral do eixo mediano do ísquio e (4) metatarsal IV com côndilos reduzidos (Carrano & Sampson, 2008).

Ocorrência: Região de Kem Kem, Marrocos, Formação Baharîje, Cenomaniano, Cretáceo Superior (Sereno *et al.*, 1996; Carrano & Sampson, 2008)

Comentários: Pela natureza fragmentária de *Deltadromeus*, esse táxon foi reconhecido em diferentes análises filogenéticas como Coelurosauria (Sereno *et al.* 1996; Rauhut, 2003), Ceratosauria (Carrano & Sampson, 2008; Pol & Rauhut, 2012; Zaher *et al.* m preparação) e Noasauridae (Wilson *et al.*, 2003; Sereno *et al.*, 2004; Tortosa *et al.*, 2014). Além dessas discordâncias sistemáticas, Carrano & Sampson (2008) sugerem que os elementos que foram originalmente referidos a *Bahariasaurus ingens* por Stromer (1934) e posteriormente alocados como *Deltadromeus* por Sereno *et al.* (1996) possam ser de fato do primeiro táxon. Mais materiais desses táxons devem ser encontrados para que tal questão seja resolvida (Carrano & Sampson, 2008).

Masiakasaurus knopfleri Sampson *et al.*, 2001

Holótipo: UA 8680. Dentário bem preservado com diversos dentes. Apesar de o holótipo ser apenas um dentário, diversos materiais de *Masiakasaurus* foram descritos fazendo com que o táxon seja representado por quase todos os elementos ósseos (Ver Sampson *et al.*, 2001 e Carrano *et al.*, 2011).

Diagnoses: (1) quarto primeiros alvéolos do dentário orientados ventralmente; (2) heterotodontia da dentição inferior cujos dentes anteriores (alongados, poucos serrilhados, apicalmente arredondados com carena posicionada labio-lingualmente) se modificam gradualmente para os posteriores (aumento da curvatura, comprimidos

transversalmente, carena posicionada mesodistalmente) (Carrano & Sampson, 2008).

Ocorrência: Próximo à vila de Berivotra, Província de Mahajanga, Madagascar, Membros Anembalemba e Masorobe, Formação Maevarano, Maatrichitiano, Cretáceo Superior (Carrano *et al.*, 2011).

Ligabueino andesi Bonaparte, 1996

Holótipo: MACN-N 42. Arco neural de vértebra cervical, centro de vértebra dorsal, dois arcos neurais de vértebras caudais, uma vértebra caudal, ílio direito, ísquios articulados sem as partes proximais, fêmur esquerdo, duas falanges e fragmentos indeterminados. Originalmente Bonaparte (1996) interpretou os arcos neurais das vértebras caudais com sendo pertencentes a duas dorsais, e os eixos articulados dos ísquios como sendo eixo dos púbis. No entanto ao examinar esses materiais, Novas (2009) reinterpreta a origem morfológica de tais elementos. A partir do exame de *Ligabueino*, chegou-se a conclusão de que as interpretações de Novas (2009) estão corretas.

Diagnoses: (1) arco neural das vértebras cervicais anteriores com superfície plana e triangular e depressão anterior a base do espinho neural, (2) processo pré-zigapofiseário longo com uma projeção definindo os planos laterais e dorsais das vértebras cervicais, (3) processos transversos das vértebras caudais em forma de asas e espinho neurais reduzidos, (4) fêmur com plataforma trocantérica pouco desenvolvida e trocânter menor bem delineado sobre a metade anterior da plataforma trocantérica, (5) 4° trocânter do fêmur baixo e delgado, (6) seção distal do fêmur com pequena crista ântero-medial e (7) ílio baixo, alongado com a ala pós-acetabular maior que a ala pré-acetabular (Bonaparte, 1996).

Ocorrência: La Amarga, Neuquén, Argentina, Formação La Amarga, Barremiano-Aptiano inferior, Cretáceo.

Noasaurus leali Bonaparte & Powell, 1980

Holótipo: PVL 4061. Quadrado, maxilar, arco neural de vértebra cervical, centro

vertebral, costela cervical, falanges e ungueais do membro anterior, metatarsal IV.

Diagnoses: (1) contagem dos dentes maxilares reduzida até no máximo 10 e (2) arco neural da vértebra cervical com pontas anteriores nas epipófises (Carrano & Sampson, 2008).

Ocorrência: El Brete, Salta, Argentina, Formação Lecho, Campaniano-Maastrichtiano, Cretáceo Superior (Carrano & Sampson, 2008).

Velocisaurus unicus Bonaparte, 1991

Holótipo: MUCPv-41. Membro posterior incompleto com tíbia, metatarsais, falanges e ungueais.

Diagnoses: (1) eixos dos metatarsais II e IV bastante reduzidos e menos da metade da amplitude dos eixos do metatarsal III e (2) metatarsal III com eixo reto e largura próximo do tamanho de seu comprimento (Rauhut, 2003). Tais diagnoses são questionadas por Carrano & Sampson (2008). Esses autores sugerem que *Velocisaurus* pode não ter preservado autapomorfias, mas que seria distinto dos demais táxons em função de sua proveniência.

Ocorrência: Campus da Universidad Nacional Del Comahue na cidade de Neuquén, Neuquén, Argentina, Formação Bajo de la Carpa, Coniaciano, Cretáceo Superior (Carrano & Sampson, 2008).

3.2.4. **Abelisauridae** Bonaparte & Novas, 1985

Rugops primus Sereno *et al.*, 2004

Holótipo: MNN IGU1. Esqueleto craniano incompleto sem a presença das porções postero-laterais do teto craniano e palato.

Diagnose: (1) Pequenas fenestras no teto craniano entre o pré-frontal, frontal, pós-orbital e lacrimal e (2) fileira de sete pequenas depressões invaginadas sobre a superfície dorsal de ambos nasais (Sereno *et al.*, 2004). Este último caráter não é mais autapomórfico para *Rugops* uma vez que MZUSP-PV 388 possui tal caráter conforme Zaher *et al.* (em preparação).

Ocorrência: Próximo a In Abangharit, República do Níger, Formação Echkar, Cenomaniano, Cretáceo Superior.

Kryptops palaios Sereno & Brusatte, 2008

Holótipo: MNN GAD1. Maxilar esquerdo (MNN GAD1-1), fragmentos vertebrais e costelas (MNN GAD 1-3 e MNN GAD 1-8) e pelve articulada com vértebras sacrais (MNN GAD 1-2).

Diagnoses: (1) lâmina óssea bem desenvolvida na borda ântero-ventral da fossa ântero-orbital e (2) textura externa na lateral do maxilar composta de pequenos sulcos lineares.

Ocorrência: Borda ocidental do deserto Ténéré, República do Níger, Formação Elrhaz, Aptiano-Albiano, Cretáceo Superior.

Xenotarsosaurus bonapartei Martínez *et al.*, 1986

Holótipo: UNPSJB-Pv 184 e 612. Fêmur direito, tíbia, fíbula, astrágalo, calcâneo direitos articulados e duas vértebras dorsais anteriores incompletas.

Diagnoses: Originalmente as diagnoses de *Xenotarsosaurus* suportavam a espécie. Seus elementos foram comparados apenas com *Carnotaurus*, *Ceratosaurus*, *Piatnizkysaurus* e *Tyrannosaurus* (Martínez *et al.*, 1986), uma vez que os demais táxons de Abelisauroidea não haviam sido descritos. No entanto apesar de possuir afinidades com os demais abelissauros (Carrano & Sampson, 2008), *Xenotarsosaurus* não possui diagnoses válidas (Novas, 2009). Tortosa *et al.* (2014) incluem esse táxon em suas análises e o posicionam

em uma politomia juntamente com os demais Abelisauridae basais, isto é, fora dos clados Brachyrostra e Majungasaurinae.

Ocorrência: San Bernardo, Chubut, Argentina, Formação Bajo Barreal, Cenonaniano-Turoniano, Cretáceo Superior (Martínez *et al.*, 1986; Novas, 2009).

3.2.5. **Brachyrostra** Canale *et al.*, 2009

Abelisaurus comahuensis Bonaparte & Novas, 1985

Holótipo: MPCA 11908. Crânio incompleto apresentando pré-maxilar, maxilar, nasal, lacrimal, pós-orbital, jugal, esquamosal, e quadradojugal incompletos. O crânio foi articulado com reconstruções dos demais ossos com a mesma coloração do fóssil. No entanto tal reconstrução não considerou a característica braquirostra de Abelisauridae, tornando o crânio de *Abelisaurus* mais comprido tal como em tetanuros e celurossauros.

Diagnoses: (1) quadradojugal ventralmente pronunciando com sobreposição ao quadrado e (2) proeminência dorsal na borda lateral do teto craniano formada a partir do pós-orbital, esquamosal e parietal (Bonaparte & Novas, 1985; Carrano & Sampson, 2008).

Ocorrência: Pedreira de Lago Pellegrini, Departamento de General Rocca, Rio Negro, Argentina, Formação Anacleto, Campaniano inferior/médio, Cretáceo Superior (Carrano & Sampson, 2008).

Aucasaurus garridoi Coria *et al.*, 2002

Holótipo: MCF-PVPH 236. Esqueleto bem preservado com partes do crânio e pós-crânio praticamente completos. Carrano & Sampson (2008) afirmam que estão preservados tecidos moles e impressão de pele (p.9), no entanto o holótipo possui apenas

informações osteológicas (Coria *et al.*, 2002; Coria *comunicação pessoal*).

Diagnoses: (1) rostro longo e baixo com a fenestra anterorbital exposta lateralmente apresentando margem ventral horizontal e (2) frontais desenvolvidos ao invés de chifres (Coria *et al.*, 2002; Carrano & Sampson, 2008).

Ocorrência: Auca Mahuevo, Neuquén, Argentina, Formação Rio Colorado, Membro Anacleto, Campaniano inferior/médio, Cretáceo Superior (Coria *et al.*, 2002).

Carnotaurus sastrei Bonaparte, 1985

Holótipo: MACN-CH 894. Esqueleto quase completo, não estando preservados os ossos distais dos membros posteriores e das vértebras caudais.

Diagnoses: (1) crânio mais curto ântero-posteriormente e alto que em outros abelissauros, (2) abertura pneumática acessória no processo ascendente do maxilar, (3) cifres bem desenvolvidos a partir do frontal e (4) rádio e ulna muito curtos, com a ulna apresentando um largo processo e ambos com as extremidades distais largas e convexas (Bonaparte *et al.*, 1990; Carrano & Sampson, 2008).

Ocorrência: Estância Pocho Sastre, próximo de Bajada Moreno, Chubut, Argentina, Formação La Colonia, Maastrichtiano, Cretáceo Superior (Bonaparte *et al.*, 1990; Carrano & Sampson, 2008).

Ekrixinatosaurus novasi Calvo *et al.*, 2004

Holótipo: MUCPv-294. Partes do crânio, esqueleto axial e apendicular.

Diagnoses: (1) protuberância posteriormente direcionada entre o parietal e processo do paraoccipital (Calvo *et al.*, 2004b; Carrano & Sampson, 2008). Além a diagnose já mencionada, Calvo *et al.* (2004b) incluem: (2) presença de fenestra entre o pós-orbital e a

borda anterior do frontal, (3) vértebra cervical com compressão ântero-posterior, (4) espinhos neurais das cervicais tão altos quanto as epipófises, (5) centro das cervicais médio-posteriores com superfície ventral plana, (6) dois forames amplos nas cervicais médio-posteriores, (7) pequena depressão pré-espinhal com cavidade pneumática conectando o canal neural nas cervicais médio-posteriores, (8) pequena lâmina pré-espinhal nas cervicais médio-posteriores e (9) tíbia com aumento no meio de seu eixo. De acordo com a revisão de Carrano & Sampson (2008), apenas a diagnose (1) é válida para esse táxon enquanto que as demais apresentadas por Calvo *et al.* (2004b) são compartilhadas entre Abelisauridae.

Ocorrência: Aproximadamente 34 Km a noroeste de Añelo, Neuquén, Argentina, Formação Candeleros, Cenomaniano Superior (?), Cretáceo Superior (Calvo *et al.*, 2004b; Carrano & Sampson, 2008).

Ilokelesia aguadagrandensis Coria & Salgado, 2000

Holótipo: MCF-PVPH 35. Dois pós-orbitais direitos e um esquerdo, quadrado direito, pterigóide esquerdo (?), côndilo occipital, processo paraoccipital, duas vértebras cervicais anteriores, uma vértebra dorsal posterior, cinco vértebras caudais medianas e mais fragmentos, três costelas, oito arcos hemais proximais, oito falanges não pertencente as ungueais, duas ungueais do membro posterior e outros fragmentos.

Diagnoses: (1) quadrado com côndilo lateral bastante reduzido e borda posterior da superfície articular formada a partir do côndilo medial, (2) vértebra cervical com formato quadrangular em vista dorsal, (3) vértebra dorsal posterior com concavidade ventral anterior a lâmina centro-paraposiseária e (4) borda distal dos processos transversos das vértebras caudais levemente côncava na porção mediana (Carrano & Sampson, 2008; Coria & Salgado, 2000).

Ocorrência: Aguada Grande, 15 Km ao sul de Plaza Huincul, Neuquém, Argentina, Formação Huincul, Turoniano-Santoniano, Cretáceo Superior (Carrano & Sampson, 2008; Coria & Salgado, 2000).

Pycnonemosaurus nevesi Kellner & Campos, 2002

Holótipo: DGM 859-R. Cinco dentes incompletos, duas vértebras caudais incompletas, quatro centros vertebrais caudais, um processo transverso, fragmentos de costelas, parte distal do púbis direito, tíbia direita, parte distal da fíbula direita e elementos não identificados.

Diagnoses: (1) crista cnemial da tíbia em formato de machado, (2) púbis com pé púbico relativamente pequeno e (3) vértebras caudais com expansão distal moderada dos processos transversos (Kellner & Campos, 2002).

Ocorrência: Fazenda Roncador, Querência, Mato Grosso, Brasil, Grupo Parecis, Campaniano-Maastrichtiano, Cretáceo Superior (Kellner & Campos, 2002; Bittencourt & Langer, 2011).

Comentários: Inicialmente esse táxon foi considerado Abelisauridae, mas sem nenhum posicionamento filogenético. Carrano & Sampson (2008) o consideraram fragmentário demais para incluí-lo em suas análises, e Coria *et al.* (2006) questionam as afinidades de *Pycnonemosaurus* com Abelisauridae. Em recentes análises Tortosa *et al.* (*2014*) incluem *Pycnonemosaurus* em Brachyrostra, juntamente com os demais abelissauros sul-americanos. Entretanto, em análise dos materiais do referido táxon, observa-se que os autores desta nova proposta filogenética codificaram erroneamente quatro de seus caracteres, possivelmente baseando-se nas ilustrações de Kellner & Campos (2002). Algumas dessas figuras apresentam escalas fora das proporções (fig.1 e 4) e vista anatômica incorreta (fig. 4 D).

Quilmesaurus currie Coria, 2001

Holótipo: MPCA-PV-100. Porção distal do fêmur direito e tíbia direita.

Diagnoses: (1) crista femoral robusta e bem desenvolvida, (2) crista cnemial da tíbia em

forma de gancho e (3) maléolo lateral duas vezes maior que o maléolo medial com porção distal assimétrica (Coria, 2001). Carrano & Sampson (2008) não consideraram *Quilmesaurus* em suas análises, no entanto sugerem que esse táxon esteja incluso em Abelisauridae devido ao seu tamanho, uma vez que possuí também caracteres de Abelisauroide. Tortosa *et al.* (*2014*) posicionam *Quilmesaurus* em um clado politômico dentro de Brachyrostra em suas análises.

Ocorrência: Salitral Ojo de Agua, Rio Negro, Argentina, Formação Allen, Campaniano-Maastrichtiano, Cretáceo Superior (Coria, 2001; Novas, 2009).

Skorpiovenator bustingorryi Canale *el al.*, 2009

Holótipo: MMCH-PV 48. Esqueleto quase completo, não estando preservados o membro direito distal e metade distal das vértebras caudais.

Diagnoses: (1) processo ascendente do maxilar homogeneamente amplo no eixo ântero-posterior, (2) ramo horizontal do maxilar profundo dorso-ventralmente com margens dorsais e ventrais subparalelas, (3) contato entre o maxilar e o jugal subvertical, (4) 19 dentes maxilares, (5) lacrimal projetado anteriormente com processo suborbital bem desenvolvido, (6) quadradojugal com um nó posterior pronunciado, (7) dentário com processo póstero-ventral bifurcado para o encaixe anterior do angular e (8) angular com profundidade anterior e dorso-ventral para ajuste entre o esplenial e pré-articular (Canale *et al.*, 2009).

Ocorrência: Vila El Chocón, Neuquén, Argentina, Formação Huincul, (Cenomaniano Superior-Turoniano Inferior, Cretáceo Superior (Canale *et al.*, 2009).

3.2.6. **Majungasaurinae** Tortosa *et al.*, 2014

Majungasaurus crenatissimus (Depéret, 1896) Lavocat, 1955

Holótipo: MNHM.MAJ 1. Dentário fragmentado de um indivíduo subadulto. Apesar de o holótipo ser representado por um único dentário (assim como *Masiakasaurus*), *Majungasaurus* possui virtualmente todos os elementos ósseos conhecidos.

Diagnoses: (1) nasais fusionados e dorsoventralmente profundos pneumatizados com grande forame lateral, (2) processos nasais esquerdo e direito do pré-maxilar separados por uma lâmina do nasal, (3) maxilar com 17 alvéolos dentários, (4) frontais arredondados anteriormente formando um chifre, (5) frontais com entalhes e processo corunal com pneumaticidade moderada em indivíduos adultos, (6) fossa mediana pronunciada na crista sagital, (7) dentário com 17 alvéolos sem extensão caudal do osso a partir do último alvéolo e sulco lateral do osso posicionado ventralmente, (8) dentes com sulcos interdenticulares pouco desenvolvidos, (9) epipofíses do atlas longos e falciformes, (10) centros vertebrais das dorsais anteriores com alongamentos dorsoventrais, (11) bordas anteriores e posteriores dos processos transversos das cervicais medianas paralelas em vista lateral, (12) espinhos neurais das dorsais e caudais expandidos transversalmente e anteroposteriormente, (13) costelas cervicais pneumatizadas com forames na superfície mediana do eixo e forames na superfície anterior e posterior da teia capitulotubercular (Krause *et al.*, 2007).

Ocorrência: Vila de Berivotra, Cidade de Mahajanga, Madagascar, Formação Maevarano, Maastrichitiano, Cretáceo Superior (Krause *et al.*, 2007).

Dinosauria Owen, 1842

Theropoda Marsh, 1881

3.2.7. **Tyrannosauroidea** Walker, 1964 (*sensu* Novas *et al.*, 2013)

Santanaraptor placidus Kellner, 1999

Holótipo: MN 4802-V. Ambos os ísquios, membros posteriores, três vértebras caudais e elementos não identificados. Originalmente, antes da descrição formal da espécie, os materiais de *Santanaraptor* estavam depositados no Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM) sob a numeração MCT 1502-R, os quais foram analisados a fim de se estudar os tecidos moles preservados (ver Kellner, 1996). Em sua descrição formal, o holótipo passou a adotar a numeração do Museu Nacional, MN 4802-V, enquanto que o número de tombo original passou a pertencer a uma réplica depositada no Museu de Ciências da Terra (ver Kellner, 1999).

Diagnoses: (1) nó obtirador do ísquio largo, ocupando entre 25-30% do comprimento deste, (2) presença de forame na base do trocânter menor do fêmur, (3) cabeça femoral com sulco bem desenvolvido, (4) tróclea fibular em formato triangular com constrição (Kellner, 1999).

Ocorrência: Possivelmente próximo a Santana do Cariri, Ceará, Brasil, Formação Santana, Albiano, Cretáceo Inferior (Bittencourt & Langer, 2011; Kellner, 1999). A localização exata do holótipo é desconhecida, e embora a espécie leve o nome da cidade onde possivelmente foi encontrado, há hipótese de que o material seja oriundo de Araripina, Pernambuco, uma vez que a feição da matriz é mais semelhante a dos materiais pernambucanos (Feitosa, comunicação pessoal). Devido ao intenso tráfico de fósseis que ocorre na Bacia do Araripe, é plausível que *Santanaraptor* não seja oriundo de Santana do Cariri.

Alectrosaurus olseni Gilmore, 1933

Lectótipo: AMNH 6554. Membro posterior direito quase completo, com exceção dos elementos distais dos tarsais, um pé púbico fragmentado e duas garras manuais tentativamente incluídas no lectótipo (Mader & Bradley, 1989).

Diagnoses: (1) dígito do pé III relativamente curto comparado ao comprimento do metatarsal III em relação aos demais tiranossauros, (2) orla que demarca a borda posterior do côndilo distal do metatarsal III fazendo com que a superfície de articulação não seja

medialmente contínua, (3) tubérculo flexor dos dígitos pedais III e IV relativamente maiores que em *Albertosaurus* e provavelmente *Tarbosaurus* entendendo-se posteriormente (Mader & Bradley, 1989).

Ocorrência: Erhlien (Iren Dabasu), Mongólia, Formação Iren Dabasu, Campaniano-Maastrichitiano, Cretáceo Superior (Mader & Bradley, 1989; Loewen *et al.*, 2013).

Yutyrannus huali Xu *et al.*, 2012

Holótipo: ZCDM V5000. Esqueleto semi articulado quase completo.

Materiais referidos: ZCDM V5001. Esqueleto articulado quase completo e ELDM V1001, esqueleto articulado perdendo as caudais.

Diagnoses: (1) presença de crista alta, pneumatizada e rugosa formada pelos pré-maxilares e nasais, (2) processo orbital projetado anteroventralmente na região entre o frontal e o processo jugal do pós-orbital, (3) larga concavidade na superfície lateral do eixo dorsoventral do pós-orbital e (4) fenestra mandibular ocupando principalmente o surangular.

Ocorrência: Batuyingzi, Beipiao, Província de Liaoning, China, Formação Yixian (?), Cretáceo inferior (Xu *et al.*, 2012).

3.2.8. **Proceratosauridae** Rauhut *et al.*, 2010

Dilong paradoxus Xu *et al.*, 2004

Holótipo: IVPP V 14243. Esqueleto semi articulado com crânio quase completo.

Materiais referidos: IVPP V 14242, crânio quase completo e vértebras pré-sacrais associadas. TNP 01109, parte de crânio. IVPP V 11579, esqueleto quase completo com

partes do crânio.

Diagnoses: (1) presença de dois recessos pneumáticos à fossa anterorbital; (2) crista em forma de Y formada pelos nasais e lacrimais; (3) processo descendente do esquamosal muito longo, estendendo-se próximo à articulação mandibular do quadrado; (4) presença de uma projeção lateral do basiesfenoide anterior ao tubérculo basal; (5) vértebras cervicais com ligamentos interespinhos sub-circulares e profundos; (6) escápula robusta com extremidade distal profunda dorsoventralmente; (7) coracoide hiperatrofiado.

Ocorrência: Lujiatun, Beipiao, oeste de Liaoning, Formação Yixian, entre Barremiano – Valanginiano, Cretáceo Inferior.

Guanlong wucaii Xu *et al.*, 2006

Holótipo: IVPP V 14531, esqueleto parcial com maior parte dos elementos preservados.

Material referido: IVPP V 14532, esqueleto quase completo bem menor que o holótipo.

Diagnoses: (1) presença de um sulco profundo e estreito ao longo da margem anterior do pré-maxilar; (2) abertura maxilar próxima ao contato entre maxilar/pré-maxilar; (3) crista formada pelo nasal altamente pnuematizada; (4) crista baixa e rugosa na linha mediana dos frontais; (5) projeções dorsais achatadas no parietal que formam duas cristas sagitais paralelas; (6) crista transversal dentro da fossa supratemporal; (7) vértebras cervicais posteriores com lâmina centropószigapofiseária com expansão dorsal e lateral; (8) vértebras caudais posteriores com sulcos profundos e longitudinais nas superfícies ventrais e dorsais; (9) parte ventral da lâmina escapular com seção sub-triangular e margem posterior robusta; (10) metacarpal II com processos proximais medioventral e laterodorsal; (11) falange manual II-2 com processo medioventral proximal pronunciado; (12) grande trocânter do fêmur mais estreito anteroposteriormente que o trocânter menor; (13) astrágalo e calcâneo com fossa na superfície pósterodistal; (14) falange pedal II-1 com processos ventrais pareados e pronunciados.

Ocorrência: Área de Wucaiwan, Xinjiang, Bacia de Junggar, Formação Shishugou,

Oxfordiano superior, Jurássico Superior.

3.2.9. **Megaraptoridae** Novas *et al.*, 2013

Eotyrannus lengi Hutt *et al.*, 2001

Holótipo: MIWG 1997.550. Pré-maxilar direito, porção anterior do maxilar direito, lacrimal direito, nasais fusionados, quadrado esquerdo, dentários, dentes isolados; arco neural do axis, vértebra cervical, dorsal, sacral e provavelmente caudal; escápulas, coracóide esquerdo, úmeros, possível rádio, parte da ulna direita, carpal, metacarpais, falanges com garras; fragmentos do ílio, parte proximal da tíbia esquerda, fíbula esquerda, metatarsais, falanges e garras (Hutt *et al.*, 2001).

Diagnoses: (1) dentes pré-maxilares com carena serrilhadas e seção em forma de D, (2) dentes maxilares e dentários com dentículos até o ápice, (3) carena anterior com dentículos menos da metade do comprimento da borda de dentículos da parte posterior, (4) tamanhos dos dentículos com índice de diferença de *c.* 1,5, (5) porção anterior do maxilar lateralmente achatada com borda da fossa anterorbital bem definida, (6) borda ventral do maxilar reta, (7) coracóide com profundidade médio-lateral pronunciada, (8) glegóie subcircular direcionada posteriormente, (9) úmero com cavidade dorsal (*anconally*) com diversas cavidades menores ventrais, (10) mãos proporcionalmente longas com três metacarpais bem desenvolvidos e (11) carpais não reduzidos como em tiranossaurídeos (Hutt *et al.*, 2001).

Ocorrência: Isle of Wight, Inglaterra, Formação Wessex, Barremiano (?), Cretáceo Inferior (Hutt *et al.*, 2001).

Aerosteon riocoloradensis Sereno *et al.*, 2008

Holótipo: MCNA-PV-3137. Um dente, pré-frontal esquerdo, pós-orbital direito,

quadrado esquerdo, parte posterior do pterigóide esquerdo, vértebras cervicais, dorsais e uma caudal, costelas cervicais e dorsais, gastrálias, fúrcula, escápula-coracóide esquerda, ílio esquerdo e ambos os púbis. De acordo com anotações de Oliver Rauhut deixadas com os materiais de *Aerosteon*, a vértebra cervical n°5 possivelmente possuía uma posição mais anterior e provavelmente era n°3; e o centro vertebral referido à vértebra cervical n°3 encaixa-se com o arco neural da cervical n°8, fazendo com que tal centro possuísse uma posição mais posterior. O exame deste material realizado na presente pesquisa corrobora com os posicionamentos anatômicos sugeridos por Oliver Rauhut.

Materiais referidos: MCNA-PV-3138, Metatarsal esquerdo II, MCNA-PV-3139, tíbia e fíbula esquerdas articuladas entre si e com astrágalo e calcâneo. A fíbula perde a porção proximal. De acordo com Sereno *et al.* (2008) esses materiais foram atribuídos a *Aerosteon* devido a correlação geológica entre os espécimes. No entanto MCNA-PV-3138 foi encontrado cerca dez metros da localidade do holótipo e MCNA-PV-3139 a alguns quilômetros desta. Uma vez que tratam-se de materiais morfologicamente distintos, torna-se impossível atribuir certeza a esta suposição com base nos materiais descritos no presente trabalho, sendo necessário outros exemplares mais completos da espécie para corroborar a hipótese sugerida por Sereno *et al.* (2008).

Diagnoses: (1) pré-frontal com processo ventral pouco desenvolvido, (2) quadrado com um forame largo, (3) divertículo timpânico grande no quadrado acima do côndilo articular, (4) vértebras dorsais anteriores com parapófises bem desenvolvidas, (5) espinhos neurais pneumatizados das vértebras dorsais, (6) vértebra dorsal mais posterior com espinho neural inclinado ântero-dorsalmente e canal pneumático nos processos transversos, (7) vértebra caudal anterior com pleurocelos largos, (8) elementos gástricos medianos coossificados com abas anteriores e posteriores e (9) fúrcula com pneumocelo mediano (Sereno *et al.*, 2008).

Ocorrência: Cañadon Amarillo, Mendoza, Argentina, Formação Anacleto, Santoniano, Cretáceo Superior (Sereno *et al.*, 2008).

Megaraptor namunhuaiquii Novas, 1998

Holótipo: MCF-PVPH 79. Ulna esquerda, falange esquerda 1.1, ungueal do dígito I do membro anterior e metade distal do metatarsal direito III.

Espécimes referidos: MUCPv 341. Membro anterior esquerdo, escápula-coracóide esquerdos, púbis direito, vértebra cervical, duas vértebras caudais articuladas com um arco hemal, dois arcos hemais isolados e metatarsal direito IV.

Diagnoses: (1) vértebras cervicais com pleurocelos elípticos, (2) olécrano da ulna em forma de lâmina, (3) parte distal da ulna robusta e triangular, (4) falange manual I sub-quadrangular em vista proximal com a porção distal transversaalmente mais ampla que a porção ventral, (5) membros anteriores distal alongados com ungueais comprimidas transversalmente, (6) metatarsal III com profunda e ampla fossa do ligamento extensor e (7) porção distal do metatarsal IV mais estreito que o eixo (Calvo *et al.*, 2004a).

Ocorrências: MCF-PVPH 79: Sierra del Portezuelo, Neuquén, Argentina, Formação Río Neuquén, Turoniano-Coniaciano, Cretáceo Superior (Novas, 1998). MUCPv 341: costa norte de Los Lagos Barreales, Neuquén, Argentina, Formação Portezuelo, Turoniano, Cretáceo Superior (Calvo *et al.*, 2004a). Além das espécies acima, foram examinados diferentes espécimes atribuídos a Ceratosauria e Tyrannosauroidea. Alguns materiais encontram-se em fase de descrição e outros sequer apresentam número de tombo. Esses últimos não são mencionados no presente trabalho, apenas os materiais tombados e formalmente descritos.

3.2.10. **Tyrannosauridae** Osborn, 1906

3.2.11. **Alioramini** Lü *et al.*, 2014

Alioramus altai Brusatte *et al.*, 2009

Holótipo: IGM 100/1844. Esqueleto craniano quase completo; nove vértebras cervicais com costelas, duas vértebras dorsais, três vértebras sacrais, três vértebras caudais,

membros posteriores quase completos.

Diagnoses: (1) fenestra localizada póstero-dorsalmente a fenestra pró-maxilar, (2) fenestra maxilar larga e alongada, (3) processo do lacrimal cônico e dorsalmente estendido; (4) processo ("chifre") do jugal projetado lateralmente, (5) crista robusta sobre a superfície dorsal do ectopterigóide, (6) vinte alvéolos dentários, (7) forame do esplenial alongado ântero-posteriormente, (8) epipófise delgada sobre a neurapofíse do atlas que termina em uma ponta afiada, (9) bolsa pneumática na superfície anterior dos processos transversos cervicais, (10) forame nas costelas dorsais, (11) margem posterior do processo pós-acetabular do ílio projetando-se póstero-dorsalmente (Brusatte *et al.*, 2012b).

Ocorrência: Tsagaan Khushuu, Mongólia, Formação Nemegt, Maastrichitiano, Cretáceo Superior.

3.2.12. **Albertosaurinae** Currie *et al.*, 2003

Albertosaurus sarcophagus Osborn, 1905

Holótipo: CMN 5600. Parte dos maxilares, jugais e quadrados; caixa craniana, palatos e ramos mandibulares incompletos (Carr, 2010).

Diagnoses: (1) barra interfenestral estreita, (2) abertura pneumático mediano no lacrimal, (3) palatino com abertura pneumática posterior grande que é mais profunda que a abertura anterior e tão profundo quanto a abertura presente no ramo maxilar e (4) processo coanal do palatino profundo (Carr, 2010).

Ocorrência: Alberta, Canadá, Formação Horseshoe Canyon, Maastrichitiano inferior, Cretáceo Superior (Holtz, 2004; Carr, 2010).

Gorgosaurus libratus Lambe, 1914

Holótipo: CMN 2120. Esqueleto craniano e pós-craniano (Currie, 2003).

Diagnoses: (1) primeiro dente do maxilar é incisiforme, (2) palatino com superfície articular com o maxilar em forma de entalhe e (3) superfície articular do maxilar não alcançando a margem dorsal do ramo maxilar do palatino (Holtz, 2004).

Ocorrência: Alberta, Canadá, Formação Dinosaur Park, Campaniano superior, Cretáceo Superior. Existem possíveis registros de *Gorgosaurus* nas formações Judith River e Two Medicine, Montana, EUA, mas que carecem de maiores avaliações taxonômicas (Currie, 2003; Holtz, 2004).

Comentários: *Gorgosaurus libratus* é considerada a espécie em Tyrannosauridae mais bem representada (Holtz, 2004) inclusive com série ontogenética (Carr, 1999). Em 1970 Russell sinonimizou *Gorgosaurus* com *Albertosaurus* baseando-se em tamanhos relativos entre os táxons e tempo geológico semelhante. Essa classificação foi seguida por diversos pesquisadores como Carr (1999), Brochu (2003), Carr (2010) e Carr & Williamson (2011). No entanto, conforme demonstrado por Holtz (2001) e Currie *et al.*, (2003) diversos caracteres discretos sugerem que ambos os táxons são válidos, e isso foi levado em consideração nas análises filogenéticas mais recentes (Loewen *et al.*, 2013; Lü *et al.*, 2014). Na presente tese optou-se por considerar *Gorgosaurus* como gênero válido, seguindo as referências filogenéticas recentes.

3.2.13. **Tyrannosaurinae** Osborn, 1906

Teratophoneus curriei Carr *et al.*, 2011

Holótipo: BYU 8120/9396. Lacrimal esquerdo, jugal direito, frontal direito, esquamosal direito, otocipital e próotico esquerdos, otocipital direito, basisfenóide direito, ambos quadrados, articular esquerdo, vértebra cervical, escápula e coracóide esquerdos; BYU

8120/9397 úmero e ulna esquerdos; BYU 8120/9402 maxilar esquerdo; BYU 9398 dentário esquerdo e BYU 13719 fêmur esquerdo (Carr *et al.*, 2011).

Diagnoses: (1) ponto médio da fenestra maxilar situada posteriormente ao ponto médio do espaço entre a borda anterior da fossa anterorbital e a borda anterior da fenestra anterorbital, (2) rugosidades elevadas no jugal na parte mais anterior da superfície de articulação com o quadratojugal (Loewen, *et al.*, 2013).

Ocorrência: Kane County, Utah, Estados Unidos, Formação Kaiparowits, Campaniano, Cretáceo Superior (Carr *et al.*, 2011; Loewen *et al.*, 2013).

Bistahieversor sealeyi Carr & Williamson, 2010

Holótipo: NMMNH P-27469. Esqueletos craniano e pós-craniano articulados (Carr & Williamson, 2010). Os elementos pós-cranianos não estavam preparados até a publicação do material e tampouco durante o desenvolvimento da tese.

Diagnoses: (1) processo palatal do pré-maxilar bifurcado, (2) diversos processos frontais do nasal, (3) processo mediano frontal do nasal lanceolado, (4) forame no ramo supraorbital do lacrimal, (5) crista sagital pontiaguda, (6) fossa dorso temporal estendendo-se em direção a superfície lateral do esquamosal, (7) pré-frontal curto, (8) forame isolado no palatino, (9) crista medial no angular para inserção do surangular, (10) quilha ventrolateral ao longo da margem posteroventral da mandíbula formada pelo angular e pré-articular e (11) lâmina alta estendendo-se a partir da margem ventral do foram milohióide do esplenial (Carr & Williamson, 2010).

Ocorrência: Bisti/De-na-zin Wilderness Area, Novo México, Estados Unidos, Formação Kirtland, Campaniano, Cretáceo Superior (Carr & Williamson, 2010).

Tyrannosaurus rex Osborn, 1905

Holótipo: CM 9380. Maxilar esquerdo, ambos lacrimais, esquamosal e ectopterigóide

esquerdos, ambos dentários, surangular esquerdo; uma vértebra cervical, sete dorsais e cinco sacrais; três gastrálias, escápula direita, úmero esquerdo; ambas as cinturas pélvicas; fêmur esquerdo e parte da tíbia direita e três metatarsais (Larson, 2008).

Diagnoses: (1) processo corunal do lacrimal ausente, (2) margem anterior do processo esquamosal do quadratojugal é entalhado, (3) processo dorsolateral do palatino inflado e (4) indivíduos adultos com menos que 15 alvéolos no dentário (Carr, 2005).

Ocorrência: Alberta, Estados Unidos, Formações Hell Creek, Lance, Scollard, Willow Creek, Mc Rae, Denver, Frenchman, North Horn, Maastrichitiano, Cretáceo Superior (Larson, 2008).

Daspletosaurus torosus Russell, 1970

Holótipo: CMN 8506. Esqueletos cranianos e pós-cranianos com exceção dos membros anteriores (Russell, 1970).

Diagnoses: (1) superfície lateral anterior à fossa anterorbital do maxilar áspera, (2) processo anteromedial do lacrimal alcança a margem dorsal da fossa anterorbital em vista lateral, (3) processo supraorbital presente na superfície lateral do lacrimal formando um chifre, (4) processo corunal do jugal amplo em vista ventral, (5) processo pós-orbital dorsal do esquamosal termina posteriormente ao nível da margem anterior da fenestra látero-temporal em vista lateral e margem orbital do pós-orbital é vertical (Carr, 2005).

Ocorrência: Alberta, Estados Unidos, Formações Oldaman, Dinosaur Park e Two Medicine, Campaniano, Cretáceo Superior (Currie, 2003; Loewen *et al.*, 2013).

Tarbosaurus baatar Maleev, 1955

Holótipo: PIN 551-1. Crânio e vértebras cervicais.

Diagnoses: *Tarbosaurus* é reconhecido pela seguinte combinação se sinapomorfias: (1)

fossa anterorbital do maxilar com diminuição de profundidade na porção posterior; (2) borda subcultânea margeando a fossa anterorbital lateralmente no final posterior do corpo maxilar, resultando em uma fossa entre a borda e o corpo principal do maxilar; (3) fossa anterorbital não cobrindo o processo dorsolateral; (4) textura externa da seção medial do nasal lisa a levemente rugosa; (5) presença de aberturas acessórias nos ramos anteriores do nasal; (6) jugal com recesso pneumático ventral ao ramo do lacrimal; (7) processo dorsal do quadratojugal com crista robusta que se estende a partir da margem anterior da superfície lateral estendendo-se até a margem dorsal; (8) processo ventral do pré-frontal largo estendendo-se pelo ramo do lacrimal participando da borda pré-orbital; (9) a margem da órbita do jugal em vista lateral é retilínea nos espécimes juvenis; (10) ausência do forame pneumático na superfície lateral do quadratojugal (Brusatte & Carr, 2016).

Ocorrência: Mongólia, Formação Nemegt, Campaniano-Maastrichitiano, Cretáceo Superior (Loewen *et al.*, 2013).

"Raptorex" kriegsteni" Sereno *et al.*, 2009

Holótipo: LH PV 18. Esqueleto craniano quase completo, esqueleto axial completo até a caudal 11, esqueleto apendicular quase completo e diversas costelas e gastrálias.

Diagnoses: (1) fossa pneumática estreita dentro da fossa anterorbital dorsal a fenestra maxilar, (2) ramo suborbital do jugal com profundidade estreita e (3) ausência da crista vertical na lâmina ilíaca dorsal ao acetábulo (Sereno *et al.*, 2009).

Ocorrência: Lujiatun, China, Formação Yixian, Barremiano-Aptiano, Cretáceo Inferior (?) (Sereno *et al.*, 2009).

Comentários: De acordo com Sereno *et al.* (2009) "*Raptorex"* apresenta características marcantes em tiranossaurídeos, como cabeça grande e braços curtos, que teriam surgido cedo no registro geológico para esse grupo. A datação do sedimento foi feita baseada na presença de um centro vertebral de *Lycoptera*, comum na fauna biota do Grupo Jehol

(Sereno *et al.*, 2009), uma vez que a localidade original é desconhecida, pois o material referido foi adquirido de maneira ilegal (Fowler *et al.*, 2011). Entretanto novas análises realizadas por Fowler *et al.* (2011) sugerem que o centro vertebral foi erroneamente atribuído a *Lycoptera*, sendo diagnosticado como provável Ellimmichthyforme ou Hiodontiforme, pertencendo ao final do Período Cretáceo. Adicionalmente novas interpretações das linhas de crescimento e outros caracteres ontogenéticos sugerem fortemente que *"Raptorex"* seria um estágio ontogenético de *Tarbosaurus baatar* (Fowler *et al.*, 2011). Por fim os autores propõem que o táxon seja considerado *nomen dubium* (Ver em Discussão: Desenvolvimento ontogenético em Tyrannosauridae e validade taxonômica de *"Nanotyrannus"* e *"Raptorex"*).

Zhuchengtyrannus magnus Hone *et al.*, 2011

Holótipo: ZCDM V0031. Maxilar direito quase completo e dentário esquerdo. Ambos os materiais com os dentes em seus respectivos alvéolos.

Diagnoses: (1) prateleira horizontal na superfície lateral do maxilar na base do processo ascendente; (2) entalhe arredondado na margem anterior da fenestra maxilar.

Ocorrência: Zangjiazhuang, China, Formação Xingezhuang, Campaniano, Creatáceo Superior (Hone *et al.*, 2011.

3.2. **Revisão da anatomia craniofacial de Ceratosauria e Tyrannosauroidea**

A presente seção destina-se à descrição dos elementos cranianos dos táxons examinados até o presente momento (**Figura 10**).

3.2.1. Ornamentações:

Os crânios de Theropoda geralmente apresentam poucas ornamentações comparados a outros táxons, como Ceratopsidea por exemplo, entretanto o hiper-desenvolvimento do nasal, lacrimal e frontal (p. ex em *Ceratosaurus*, *Allosaurus* e

Carnotaurus respectivamente) pode gerar estruturas robustas semelhantes a chifres que poderiam apresentar funções ecológicas como, por exemplo, combate (em *Carnotaurus*; Mazzeta *et al.*, 1998) (**Figura 11**).

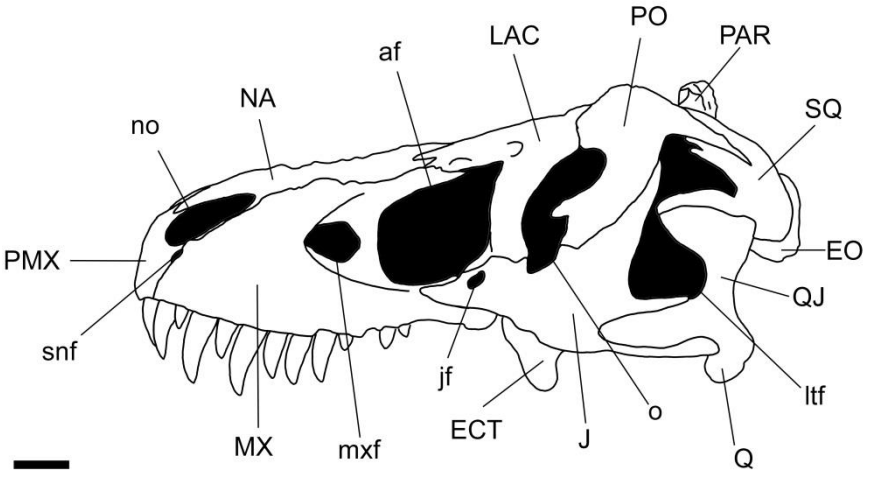


Figura 10. Crânio de *Tyrannosaurus* AMNH 5027 em vista lateral esquerda mostrando os principais ossos e aberturas cranianas. Barra de escala: 10 cm.

Rugosidades em ossos cranianos são característicos em Abelisauridae e Carcharodontosauridae, mais acentuadas no primeiro clado que no segundo. Táxons mais basais inclusos em Ceratosauria não possuem excesso de rugosidades, como por exemplo, *Ceratosaurus* e *Masiakasaurus* (Carrano *et al.*, 2011). Tortosa *et al.* (2014) consideram a rugosidade superficial do osso (= *external sculpting*) como um caráter com três estados de transformação ordenados: ausente ou quase liso (0); parcialmente presente no lacrimal, pós-orbital e nasal (1) e presença de pequenos ou grandes tubérculos cobrindo lateralmente o maxilar, nasal, lacrimal, pós-orbital, jugal e frontal (2). Ceratosauria, portanto, apresentariam os estados 1 e 2, de acordo com os autores.

As rugosidades presentes em *Ceratosaurus* destacam-se na região dorsal dos chifres formados pelo nasal e lacrimal, e na região dorsal do pós-orbital, mas, aparentemente, não está associada à condição apomórfica de Abelisauridae (ver abaixo). *Noasaurus* (PVL-4061) não apresenta rugosidades no maxilar, sendo este liso, entretanto Tortosa *et al.*

(2014) consideram com estados de caráter 0 e 1. O maxilar de *Masiakasaurus* (FMNH PR 2124) apresenta rugosidades leves, apresentando uma condição intermediária entre *Ceratosaurus* e Abelisauridae (Carrano *et al*, 2011), embora Carrano & Sampson (2008), em sua matriz codifique esses táxons com ausência de rugosidades. Apesar das relações filogenéticas de Noasauridae não estarem completamente resolvidas (Pol & Rauhut, 2012; Tortosa *et al*., 2014), pode-se supor que *Masiakasaurus* apresenta condições mais derivadas que *Noasaurus*, ao menos no que diz respeito as rugosidades cranianas.

Figura 11. Crânios de Ceratosauria e Tyrannosauroidea em vista lateral exemplificando as ornamentações (setas pretas) e rugosidades setas azuis. (1) *Ceratosaurus* USNM 4735; (2) *Majungasaurus* FMNH PR 2100; (3) *Dilong* IVPP V 14243; (4) *Gorgosaurus* AMNH 5336.

Em Abelisauridae as rugosidades são bem marcadas assim como em Carcharodontosauridae (p. ex *Mapusaurus* e *Giganotosaurus*). De acordo com Sampson & Witmer (2007), tais rugosidades são oriundas do processo de mineralização do osso associado à especialização da derme, de modo que o tecido mineralizado (textura rugosa) compreende a mineralização do periósteo sobrepondo-se as fibras dérmicas. A superfície rugosa sugere que o espaço potencial entre a derme e o osso era reduzido e que esse

tegumento foi fusionado aos ossos do crânio nas áreas de mineralização (Sampsom & Witmer, 2007). As rugosidades observadas em *Ceratosaurus*, bem como no nasal de *Yutyrannus* e na crista de *Dilophosaurus*, aparentam ser de origem vascular, ou seja, pelo excesso de vascularização ao invés de mineralização. O número de forames e as estrias parecem corroborar com essa hipótese. Neste caso, o caráter descrito por Tortosa *et al.* (2014) não deveria apresentar três estados, mas apenas dois: com ou sem rugosidades, como já proposto outrora por Carrano & Sampson (2008).

Tyrannosauroidea não apresenta rugosidades a partir de mineralização óssea como em Abelisauridae, no entanto a textura da superfície do osso pode variar de acordo com a quantidade de forames presentes, como por exemplo, em *Tyrannosaurus* (FMNH PR2081) que apresenta diversos forames na superfície antero-ventral do processo alveolar do maxilar (Brochu, 2003). Em Tyrannosauridae a superfície rugosa do maxilar varia de acordo com o estágio ontogenético, sendo que nos indivíduos mais velhos há um aumento substancial de forames e sulcos (Carr, 1999) e em *Tyrannosaurus*, *Tarbosaurus* e *Daspletosaurus* essa superfície é mais rugosa que nos demais Tyrannosauroidea. Em Tyrannosauridae e Alioramini são observadas duas fileiras de forames na margem alveolar do maxilar, sendo que a mais ventral possui os forames maiores, tornando-se mais evidentes.

As rugosidades dos nasais variam entre Tyrannosauroidea. Em *Alioramus* e Tyrannosauridae adultos os nasais são bem rugosos. Carr & Williamson (2004) demonstraram que tanto em *Gorgosaurus* juvenis como em adultos os nasais são rugosos, ao passo que em *Tyrannosaurus* as rugosidades aparecem em estágios ontogenéticos mais avançados. No entanto tais rugosidades parecem variar entre *Tyrannosaurus*. Em AMNH 5027, por exemplo, as rugosidades são mais pronunciadas que FMNH PR 2081, assemelhando-se a condição de *Alioramus altai*.

Tyrannosauroidea basais podem apresentar ornamentações cranianas mais elaboradas. *Guanlong* apresenta uma crista formada a partir dos nasais fusionados altamente pneumatizada que alcança quase todo o comprimento do osso (Xu *et al.*, 2006). *Dilong* também possui os nasais fusionados bem desenvolvidos, formando uma

convexidade (Xu *et al.*, 2004), mas não no mesmo grau de desenvolvimento que *Guanlong*, ocupando apenas a primeira metade dos nasais. *Proceratosaurus* possui uma crista formada a partir dos nasais, que não foi completamente preservada, mas a presença de câmaras internas, reveladas por tomografia computadorizada, sugerem que esse táxon poderia ter a crista nasal pneumatizada como em *Guanlong* (Rauhut *et al.*, 2010). *Yutyrannus* apresenta a crista nasal cuja porção posterior do pré-maxilar também contribui para sua formação, apresentando um alto grau de pneumatização como em *Guanlong* (Xu *et al.*, 2012).

O lacrimal apresenta o processo corunal bem desenvolvido em alguns táxons basais e derivados de Tyrannosauroidea. *Yutyrannus* apresenta esse processo direcionado dorsalmente, ao passo que *Gorgosaurus*, *Albertosaurus* e juvenis *Daspletosaurus* apresentam esse processo direcionado antero-dorsalmente (Carr, 1999; Currie, 2003). O chifre formado pelo desenvolvimento desse processo não é semelhante a *Ceratosaurus* (vide acima). Em Albertosaurinae os chifres tornam-se mais robustos em indivíduos mais maduros, passando de uma condição antero-dorsal para ereta (Carr, 1999). Segundo Carr (1999) *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus* perderiam esses chifres, entretanto Currie (2003) sugere que a aparente perda é devido à inflação dorsal do lacrimal.

3.2.2. Aberturas cranianas

As aberturas cranianas variam em tamanho consideravelmente de acordo com a morfologia geral do crânio (**Figuras 6 e 10**). Por exemplo, crânios mais curtos (p. ex *Carnotaurus*), naturalmente terão as aberturas anterorbitais mais curtas ântero-posteriormente que animais com crânios mais longos (p. ex. *Dilong*). O formato das aberturas também varia de acordo com os táxons, mas de forma geral são os mesmos ossos cranianos que formam o conjunto de aberturas, podendo variar discretamente.

A abertura da narina é composta ventralmente pelo pré-maxilar, dorsalmente pelo nasal e em alguns táxons posteriormente pelo maxilar. *Ceratosaurus*, *Majungasaurus*, possivelmente *Abelisaurus* e *Skorpiovenator*, *Albertosaurus* (AMNH 5222), *Tyrannosaurus* (AMNH 5027; BHI 3033; TMP 81.6.1) possuem a parte posterior da abertura da narina

composta pelo maxilar. Ao passo que *Masiakasaurus*, *Carnotaurus*, *Aucasaurus*, *Rugops*, *Proceratosaurus*, *Dilong*, *Guanlong*, *"Raptorex"*, *Yutyrannus*, *Tyrannosaurus* (FMNH PR2081), *"Nanotyrannus"*, *Gorgosaurus* (TMP 91.36.500), *Daspletosaurus* (TMP 94.143.1), *Tarbosaurus* (MPC-D 107/7; ZPAL MgD−I/4) e *Bistahiversor* não possuem o maxilar fazendo parte da narina. Possivelmente MZSP - PV 833 também não possuía o maxilar como parte posterior da narina.

O formato dessa abertura é variável, mas de maneira geral é alongado anteroposteriormente oblíqua lateralmente, sendo que a parte dorsal da narina é mais posterior e a parte ventral mais anterior. A variação entre os táxons ocorre de acordo com o formato da fossa narinal do pré-maxilar e da margem ântero-ventral do nasal. Em Ceratosauria, o pré-maxilar não apresenta a fossa narinal muito acentuada em forma de "U", tal como ocorre em Tyrannosauroidea, fazendo com que a narina seja mais reduzida, e apresente um aspecto mais quadrangular, como observado em *Carnotaurus*, *Aucasaurus*, *Majungasaurus* e *Rugops*. Em Tyrannosauroidea, a fossa narinal é mais acentuada e marcadamente côncava. A margem ântero-ventral do nasal apresenta formato de "U" invertido, com dois processos anteriores que se articulam aos processos dorsais do pré-maxilar (ver descrição em Nasal). Em Tyrannosauroidea esses processos do nasal são mais próximos entre si ântero-posteriormente que em Ceratosauria (de modo especial em Abelisauridae), fazendo com que a narina no primeiro táxon fosse mais estreita. Uma vez que não se possui crânios de Noasauridae completos, torna-se impossível, até o momento, observar essa variação em Abelisauroidea basais.

As fenestras anterorbitais, ou seja, fenestra pró-maxilar (Brochu, 2003; "primeira fenestra anterorbital" em Osborn, 1912), fenestra maxilar (Brochu, 2003; "segunda fenestra anterorbital" em Osborn, 1912) e fenestra anterorbital, estão situadas na fossa anterorbital e presentes em grande parte dos Tyrannosauridae, mas não em Ceratosauria. A fenestra pró-maxilar é uma pequena abertura circular localizada na borda anterior de uma cavidade da fossa anterorbital, não sendo observada em vista lateral. Essa fenestra está presente em Tyrannosauroidea e Ceratosauria. Em *Dilong* o nasal não margeia dorsalmente a fenestra anterorbital (Xu *et al.*, 2004).

A fenestra maxilar está localizada na região mais posterior do maxilar e é observada em Tyrannosauroidea, sendo alongada ântero-posteriormente, variando o grau de alongamento, podendo apresentar-se mais arredondada (p. ex *Bistahieversor* e *Guanlong*). Em *Tyrannosaurus* (BHI 3033) e *Tarbosaurus* (ZPAL MgD−I/4) ocorre uma abertura póstero-ventral à fenestra maxilar. Larson P. (2008) descreveu tal abertura como resultado de fratura óssea antes do processo de diagênese, devido a fragilidades da fossa anterorbital.

A fenestra maxilar não ocorre em Ceratosauria, embora *Carnotaurus* tenha uma abertura pneumática sobre a fossa anterorbital (Bonaparte *et al.*, 1990; Sampson & Witmer, 2007; observação pessoal) assemelhando-se à referida fenestra. Apesar de tal condição, Sampson & Witmer (2007) consideram isso como uma autapomorfia de *Carnotaurus*, pois não possuí correlação morfológica e tampouco filogenética com a fenestra maxilar, presente em Tetanurae e táxons mais derivados. Apesar da fenestra maxilar ser ausente em Ceratosauria, *Limusaurus* possui uma fenestra sub-circular na superfície anterior da fossa anterorbital, assemelhando à condição de Tetanura e outros clados mais derivados (Xu *et al.*, 2009; figura S1). No entanto Xu *et al.*, 2009 não descreveram essa fenestra, apenas figuraram. É possível que não se trate de uma fenestra maxilar, mas sim da fenestra pró-maxilar (ver mais detalhes em descrição do maxilar).

A órbita ocular é formada dorso-anteriormente pelo lacrimal, dorso-posteriormente pelo pós-orbital e ventralmente pelo jugal. Em alguns casos o pré-frontal/frontal pode margear dorsalmente a órbita, tal como ocorre em *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus*, *Dilong* e *"Raptorex"*. Em Abelisauridae o lacrimal contata posteriormente o pós-orbital, não sendo visível a sutura com o pré-frontal/frontal. Em Tyrannosauridae, apesar da ausência desses ossos na margem órbita ocular, uma estreita lacuna entre o lacrimal e pós-orbital permite expor lateralmente o pré-frontal, de acordo com o desenvolvimento ontogenético e/ou sistemático (Brochu, 2003).

É interessante notar que grande parte dos táxons mais basais em Ceratosauria e Tyrannosauroidea, a órbita não é dividida pelo processo suborbital do pós-orbital, sendo alongada dorso-ventralmente podendo variar quanto ao grau de alongamento. Em

Ceratosauria o processo suborbital do pós-orbital é mais acentuado em Abelisauridae. *Arcovenator escotae*, apesar de estar incluso em Majungasaurinae, não possui tal processo desenvolvido como em *Majungasaurus* e Brachyrostra, fazendo com que a órbita desse táxon tenha uma divisão menos marcada. A órbita em Abelisauridae é marcada também com o processo suborbital do lacrimal que divide a abertura posteriormente, sendo que esse processo do lacrimal é menos desenvolvido em *Carnotaurus* que nos demais táxons. Tyrannosauroidea apresenta o processo suborbital do pós-orbital mais desenvolvido em Tyrannosauridae, no entanto, *Albertosaurus*, *Daspletosaurus*, *"Nanotyrannus"* e *Alioramus* carecem de tal processo, ao passo que em *Yutyrannus*, Tyrannosauroidea mais basal, o processo mais desenvolvido que as quatro espécies mencionadas. Em *Tyrannosaurus* o formato da órbita varia de acordo com a ontogenia, uma vez que durante o crescimento o processo suborbital do pós-orbital desenvolve-se ao longo da maturidade (Chure, 2000; Tsuihiji *et al.*, 2011). O processo suborbital do lacrimal é praticamente ausente em quase todos os táxons de Tyrannosauroidea, com exceção de *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus*, no entanto são bem menos desenvolvidos que em Abelisauridae.

A fenestra infratemporal é formada anteriormente pelo pós-orbital e jugal, e posteriormente pelo esquamosal e quadradojugal podendo apresentar diferentes formatos de acordo com a sistemática dos táxons.

Em Ceratosauria o formato dessa fenestra varia entre subtriangular (em *Ceratosaurus*, *Eoabelisaurus*, *Abelisaurus* e *Skorpiovenator*) e subretangular (em MZSP - PV 833 e *Carnotaurus*). Já Tyrannosauroidea, em táxons basais (*Proceratosaurus*, *Dilong*, *Guanlong*, *Yutyrannus*) a fenestra infratemporal apresenta um formato oval ântero-posteriormente com constrição na porção medial, enquanto que em táxons mais derivados (*Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Albertosaurus*, *Daspletosaurus*, *Gorgosaurus*, *Alioramus*, *Bistahieversor* e *"Nanotyrannus"*) a fenestra apresenta formato de buraco de fechadura (*keyhole-shaped*; Brochu, 2003).

A variação entre os contornos da fenestra infratemporal dá-se pelos formatos curvos do esquamosal e quadradojugal, de maneira especial em Tyrannosauroidea derivados, sendo considerada uma sinapomorfia de Tyrannosauridae (Brochu, 2003). Enquanto que

em Ceratosauria esses ossos tendem a ser mais retos, ou seja, sem apresentarem curvaturas acentuadas. Ambos os ossos contatam ântero-lateralmente na margem da fenestra, dando-lhe os formatos devidos. O contato entre o pós-orbital e o jugal na margem da fenestra pode variar quanto ser mais anterior ou posterior. No caso de Ceratosauria, tal contato é mais anterior e em Tyrannosauroidea mais basais é mais posterior, ao passo que nos mais derivados esse contato possui um eixo subvertical.

Em *Rugops*, MZSP-PV 833 e *Ekrixinatosaurus* existe uma pequena fenestra no teto craniano que é margeada anteriormente pelo pré-frontal, medialmente pelo frontal, latero-posteriormente pelo pós-orbital e latero-anteriormente pelo lacrimal. Essa fenestra não é compartilhada por nenhum outro táxon além dos mencionados.

A fenestra supratemporal é margeada anteriormente pelo frontal e pós-orbital; lateralmente pelo pós-orbital e esquamosal; posteriormente pelo esquamosal e parietal e medialmente pelo parietal. Tal fenestra está inclusa na fossa supratemporal, que pode ser mais evidente como em Abelisauroidea, e Tyrannosauroidea basais.

Em Ceratosauria a fenestra supratemporal apresenta formato subquadrangular e é proporcionalmente menor que em Tyrannosauroidea mais derivados. Em Tyrannosauroidea basais tal fenestra apresenta formato suboval e são mais estreitas lateralmente que nos táxons derivados. Nestes últimos, a fenestra é comumente em formato subretangular e mais larga lateralmente, sendo bem maior proporcionalmente que nos táxons supramencionados.

3.2.3. Pré-maxilar:

O pré-maxilar é o osso mais anterior do rostro e contata dorsalmente o nasal, o maxilar posteriormente e medialmente o vômer; possui um corpo mais robusto que está ventral a narina e dois processos dorsais, geralmente subparalelos, chamados de processos maxilar (mais posterior) e nasal (mais anterior) do pré-maxilar (**Figura 12**). O pré-maxilar em Theropoda apresenta formatos variados em diferentes grupos, podendo ser mais alongados que altos ou mais altos que alongados, mas são levemente convexos

lateralmente. Em formas mais massivas, como Ceratosauria avançados, alguns Tetanurae e Tyrannosauridae o pré-maxilar é curto anteroposteriormente e alto. *Ceratosaurus* e *Torvosaurus* apresentam a condição incomum entre Theropoda de possuir apenas três dentes pré-maxilares, enquanto que *Allosaurus* e *Neovenator* apresentam cinco e *Baryonyx* apresentam sete; a condição plesiomórfica é possuir quatro dentes pré-maxilares (Sampson & Witmer, 2007).

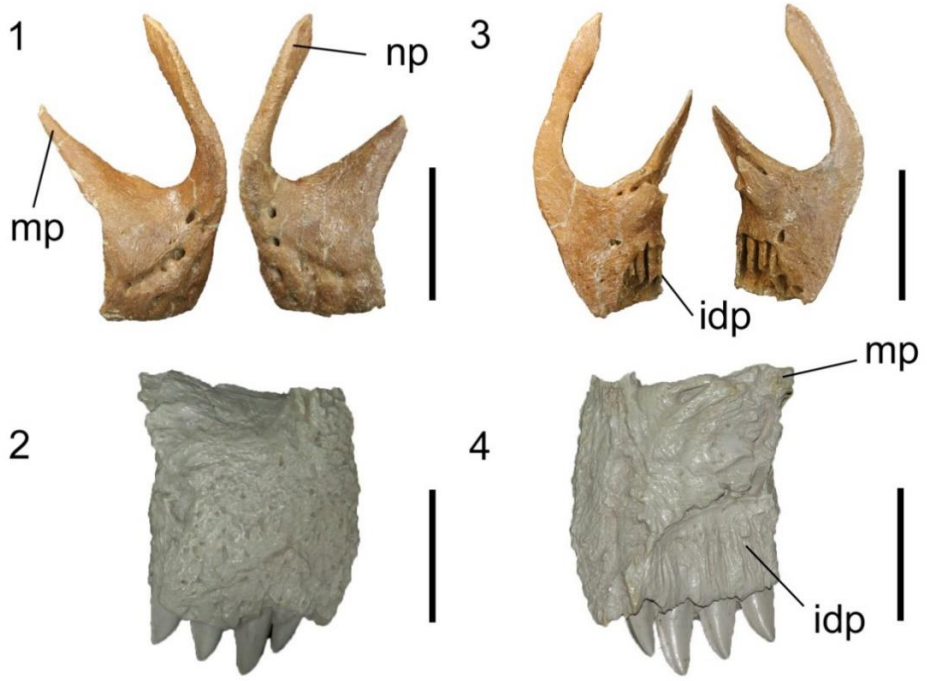


Figura 12. Pré-maxilares esquerdo e direito de *Tyrannosaurus* BMR P 2002.4.1 em (1) vista lateral e (3) medial. Pré-maxilar direito de *Majungasaurus* FMNH PR 2100 em vista (2) lateral e (4) medial. Barra de escala: 5 cm.

O pré-maxilar em Ceratosauria possui formato subquadrangular em táxons basais (p. ex. *Ceratosaurus* e *Masiakasaurus*) e derivados (p. ex. *Carnotaurus* e *Majungasaurus*), ao passo que em Tyrannosauroidea o formato é trapezoidal, mas em ambos os grupos a margem ventral do pré-maxilar é mais estreita ântero-posteriormente que a margem dorsal, na borda da narina. Em Ceratosauria o corpo do pré-maxilar é mais alto que largo, tanto em táxons basais, como *Ceratosaurus* e em táxons mais derivados como *Carnotaurus*. Em Tyrannosauroidea esse padrão é observado, de modo especial em táxons mais derivados

como *Tyrannosaurus* e *Daspletosaurus*, ao passo que em animais mais basais, a proporção entre largura e altura é menor. A margem anterior do pré-maxilar é sub-vertical, enquanto que a margem posterior é mais oblíqua. Essa característica é bem evidenciada em Abelisauridae, cujo rostro é bastante reduzido em comparação a outros Theropoda.

Em vista lateral, a superfície do pré-maxilar é levemente convexa e apresenta variações quanto à quantidade de forames e rugosidades entre Abelisauridae, Ceratosauria mais basais e Tyrannosauroidea. Nesta primeira família os táxons apresentam diversos forames bem distribuídos ao longo da superfície, além das rugosidades observadas também no maxilar em outros ossos cranianos. Este aspecto permite visualizar com mais clareza a fossa narinal em Abelisauridae, uma vez que essa fossa é lisa. Essa região está relacionada às inserções da membrana mucosa do vestíbulo nasal e de pele respectivamente (Sampson & Witmer, 2007). Em *Carnotaurus* estende-se mais ventralmente que nos demais Abelisauridae, ocupando quase 50% do comprimento dorso-ventral do corpo de pré-maxilar, sendo também bem marcada em *Majungasaurus*, *Abelisaurus* e *Rugops*, enquanto que *Aucasaurus* e *Skorpiovenator* apresenta difícil visualização em função da abrasão do material. Em táxon basais em Ceratosauria e Tyrannosauroidea a superfície lateral do pré-maxilar é mais lisa e sem rugosidades como em Abelisauridae, no entanto também apresentam forames que estão distribuídos na parte mais anterior do osso, no sentido dorsoventral, e na margem alveolar (ventral), no sentido ântero-posterior. Podem ocorrer forames além desses espaços, mas neste caso são menores (como em *Tyrannosaurus*, *Tarbosaurus* e *Gorgosaurus*, por exemplo). Esses forames são responsáveis por transmitir ramos sensoriais do nervo cranial V1 (nervo oftálmico) bem como os ramos dos vasos pré-maxilar dorsal, nasal medial e sub-narial (Sampson & Witmer, 2007).

Em Ceratosauria o processo maxilar do pré-maxilar é claramente menos desenvolvido e robusto que o processo nasal, tal como em *Ceratosaurus* e em Abelisauridae sendo considerado vestigial em *Majungasaurus*, *Carnotaurus* e *Ceratosaurus* não fazendo contato dorsal com o nasal (Sampson & Carrano, 2007). Em *Aucasaurus*, apesar da brevidade do processo maxilar, aparentemente este contata o nasal dorsalmente, uma vez que o processo pré-maxilar do nasal é bem desenvolvido. O contato entre pré-

maxilar/nasal não é possível de ser observado em outros Abelisauridae, como *Rugops* e MZSP-PV 833, pois não possuem os processos do maxilar preservados, apesar do processo pré-maxilar do nasal ser desenvolvido. Esta condição é indescritível para Noasauridae até o momento por ausência de materiais preservados, apena o pré-maxilar incompleto de *Masiakasaurus* está disponível. Em Tyrannosauroidea os processos são mais alongados dorsalmente que em Ceratosauria, de modo especial nos táxons mais basais como *Dilong*, *Guanlong, Proceratosaurus*, *Kileskus*, *Yutyrannus* e *Megaraptor*. No caso de *Kileskus* o processo maxilar estende-se aproximadamente duas vezes mais que o processo nasal do pré-maxilar (Arianov *et al.*, 2010). Em táxons juvenis de Tyrannosauridae como *Tyrannosaurus* (BMR P2002.4.1) e *Tarbosaurus* (MPC-D 107/7) o processo maxilar é mais alongado que em adultos, assemelhando-se a condição basal de Tyrannosauroidea. Aparentemente o pré-maxilar contata o nasal dorsalmente por meio do processo nasal em todos os Tyrannosauroidea. Entretanto, como esse processo é grácil e, eventualmente, não é preservado (como em *Megaraptor*), torna-se difícil verificar essa característica. Geralmente o formato da extremidade distal desse processo é subtriangular. De acordo com Sampsom & Witmer (2007) seu comprimento está relacionado com o comprimento anteroposterior do crânio, o que justificaria a redução drástica em Abelisauridae como *Majungasaurus*, *Carnotaurus* e *Skorpiovenator*.

O processo nasal do pré-maxilar apresenta a superfície lateral côncava e a extremidade distal achatada, ao passo que a superfície medial é completamente achatada. Isso ocorre em função da articulação dorsal com o nasal. A superfície distal do processo é geralmente subtriangular, podendo ser bem evidenciado em pré-maxilares desarticulados. Conforme observado acima, esse processo é bem mais desenvolvido que o processo maxilar do pré-maxilar, de modo especial em Tyrannosauroidea. No caso de *Megaraptor* o processo nasal é demasiadamente alongado ântero-posteiormente, representando aproximadamente 300% do comprimento do corpo do osso (Porfiri *et al.*, 2014). Em *Proceratosaurus*, a extremidade distal do processo nasal é diferente dos demais Tyrannosauroidea, uma vez que é ligeiramente côncava, articulando com o processo pré-maxilar do nasal em um encaixe em forma de V (evidenciado em Figura 2D de Rauhut *et al.*, 2010). Apesar de margem anterior do pré-maxilar ser subvertical, em

Tyrannosauroidea, o processo nasal inclina-se posteriormente em aproximadamente 45° em relação ao eixo horizontal. Essa medida é claramente maior em Ceratosauria, sobretudo em Abelisauridae, ou seja, o processo tende a ser mais vertical. No caso de *Limusaurus* a extremidade distal do processo nasal é mais robusta que o seu eixo mediano, condição diferente dos demais Ceratosauria, cuja espessura mantém-se ao longo do comprimento dorsal.

O contato interpremaxilar é observado em táxons cujos pré-maxilares não estão articulados entre si. Trata-se de uma superfície achatada que contata medialmente o pré-maxilar oposto, apresentando forames e uma rugosidade ventral ao processo nasal que varia ao longo do eixo ventral-dorsal de acordo com o táxon. De maneira geral, o contato interpremaxilar apresenta superfície lisa, como visto em *Ceratosaurus*, *Tyrannosaurus* e *Gorgosaurus*. No entanto em *Majungasaurus* essa superfície é bastante rugosa e apresenta um grande forame na borda posterior do contato. Aparentemente *Rugops* também segue o padrão de *Majungasaurus*, mas não é possível afirmar, pois o pré-maxilar deste táxon encontra-se demasiadamente fragmentado. No caso de *Tyrannosaurus*, existe uma rugosidade ventral ao processo nasal e é claramente mais desenvolvida proporcionalmente em indivíduos adultos (BHI 3033) que em juvenis (BMR P2001.4.1), e o mesmo parece ocorrer em *Gorgosaurus*, já que o espécime juvenil FMNH PR 2211 também possuí essa rugosidade bastante reduzida. Tal rugosidade é observada também em *Bisthaieversor* (NMMNH 27469).

A sutura com o maxilar é subparalela a margem anterior em todos os táxons. Conforme observado tanto em Ceratosauria quanto em Tyrannosauroidea, em vista lateral, a sutura pré-maxilar/maxilar faz uma ligeira curva anterior ventral à fossa narinal. No entanto *Majungasaurus* possui o contato com o pré-maxilar bem mais complexo que os demais táxons, e possivelmente compartilhada entre os demais Abelisauridae (Sampson & Witmer, 2007). Uma série de forames e rugosidades com diversos encaixes é observada, que está relacionada à firme adesão entre pré-maxilar e maxilar. No caso dos demais táxons não Abelisauridae, são observados apenas forames e apenas certo grau de rugosidades, que aumentam de acordo com o estágio ontogenético, como observado em *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1 e BHI 3033. O forame subnarial não é observado apenas

em Abelisauridae, estando presente nos demais táxons (ver em mais detalhes na descrição do maxilar).

Em vista medial o pré-maxilar de Ceratosauria e Tyrannosauroidea varia bastante entre si. As placas interdentárias de Ceratosauria são fusionadas, formando uma placa única ao longo do comprimento ântero-posterior, sendo lisas em Ceratosauria mais basais, como *Ceratosaurus* e *Genyodectes*, e em Noasauridae. No caso de Abelisauridae, as placas interdentárias possuem cristas, como visto em *Majungasaurus* e *Rugops*. No primeiro, as cristas dispõem-se no sentido dorso-ventral, enquanto que no segundo são mais difusas, ocorrendo também no sentido dorso-ventral. Tyrannosauroidea não possui as placas interdentárias fusionadas sendo visível com mais clareza os alvéolos dentários. Dorsal à placa intedentária observa-se uma linha oblíqua que separa dorsalmente a superfície dorsal da parte interna do pré-maxilar. Essa região dorsal possui, na região mais posterior, o processo palatal, que é pouco desenvolvido em Ceratosauria e praticamente vestigial em Abelisauridae, mas bem desenvolvido em Tyrannosauroidea. Neste último, o processo palatal consiste em uma projeção póstero-dorsal de formato triangular (BMR P2002.4.1, por exemplo) ou mais retangular (BHI 3033, por exemplo). Dorsal ao processo palatal ocorre um grande forame que margeia a borda ventral da narina em Theropoda, possivelmente comunicando-se com os demais forames expostos na superfície lateral do osso (Sampson & Witmer, 2007). Esse forame não é bem evidenciado em *Ceratosaurus* (MWC1) e nem em *Aucasaurus* e *Rugops*, possivelmente em função da precária preservação dos pré-maxilares. Ao passo que em *Majungasaurus*, *Tyrannosaurus*, *Gorgosaurus*, *"Raptorex"* e *Bisthaieversor* (NMMNH 27469) o forame é claramente visto. Curiosamente em *Gorgosaurus* FMNH PR 2211 (espécime juvenil), além desse grande forame dorsal ao processo palatal, existem mais dois forames posteriores separados entre si por uma crista óssea. Em posição mais ventral e mais posterior ao forame observado nos outros táxons existe um forame maior, dorsal à margem aoveolar do pré-maxilar. Esse forame é maior que os três dorsais descritos. Possivelmente esses forames são características exclusivas desse espécime juvenil de *Gorgosaurus*, devendo ser variações intraespecíficas nessa espécie.

3.2.4. Maxilar:

O maxilar é o osso com maior superfície do rostro em Theropoda e apresenta formatos variados em Ceratosauria e Tyrannosauroidea (**Figura 13**). Contata o pré-maxilar anteriormente, o nasal ântero-dorsalmente, o jugal posteriormente, o palatino medialmente e o lacrimal póstero-dorsalmente. O contato com o lacrimal não é observado lateralmente nos Abelisauridae *Majungasaurus* e *Carnotaurus*. No primeiro, o ramo anterior do lacrimal contata medialmente o maxilar e possivelmente o mesmo ocorre em *Carnotaurus*. Diferentemente de *Majungasaurus* e *Carnotaurus*, os Abelisauridae MZSP-PV 833 e *Skorpiovenator* possuem contato lateral entre o maxilar e o lacrimal, uma vez que o lacrimal possui um ramo anterior lateral, conferindo ao osso o formato de "L" invertido (verificar descrições do lacrimal), contatando com o processo ascendene do maxilar.

O formato do osso pode variar nos diferentes táxons examinados, sendo geralmente triangular e com a margem ventral convexa. Esse padrão é obsevrado em *Ceratosaurus*, Abelisauridae, Alioramini e Tyrannosauridae. No Noasauridae *Masiakasaurus* a borda ventral é levemente convexa, enquanto que em *Noasaurus* e provavelmente em *Limusaurus* a mesma borda é côncava. No caso de Tyrannosauroidea mais basais como *Megaraptor*, *Guanlong*, *Kileskus*, *Proceratosaurus*, *Dilong* e *Appalachiosaurus montgomeriensis* a borda ventral tende a ser sutilmente convexa e quase reta em vista lateral. Em Abelisauroidea a margem anterior do maxilar é alta e menos inclinada posteriormente que em Ceratosauria mais basais. O mesmo ocorre em Tyrannosauridae, mas em menor grau que Abelisauroidea. Tyrannosauroidea mais basais possuem a borda anterior e processo ascendente do maxilar bem inclinados posteriormente, conferindo ao crânio um formato mais longirostrino que em táxons mais avançados. No caso de Abelisauroidea, Abelisauridae possuem claramente o maxilar mais alto que Noasauridae. Esse caráter associado ao contato alto com o jugal conferem ao crânio um formato braquirostro, fazendo com que os Abelisauridae possuam crânios altos e curtos (por exemplo, *Carnotaurus* e *Skorpiovenator*).

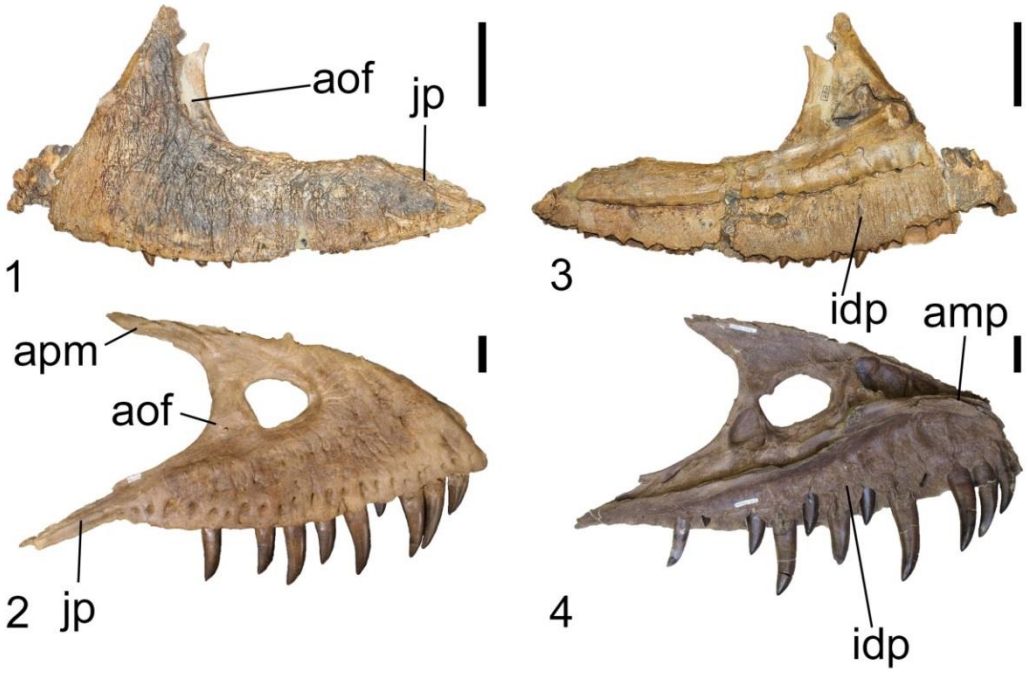


Figura 13. Maxilar esquerdo de *Rugops* MNN IGU1 em (1) vista lateral e (3) vista medial. Maxilar de *Daspletosaurus* TMP 2001.36.01 diretito em (2) vista lateral e esquerdo em (4) vista medial. Barra de escala: 5 cm.

O número de dentes maxilares também varia entre os táxons examinados. Em Ceratosauria quanto Tyrannosauroidea os números de dentes maxilares podem variar entre 0-19 dentes e 11 a 22 respectivamente. Os números de dentes maxilares por espécie estão contabilizados na Tabela 4. Os táxons com maxilares incompletos não foram acrescentados na tabela, pois não permitem a contagem dos dentes maxilares.

Tabela 4: Relação entre gêneros e números de dentes presentes nos maxilares. Os números seguidos de "?" sugerem os possíveis números de dentes maxilares baseados na contagem de dentes das ilustrações dos artigos de descrições dos espécimes examinados.

Gênero	Clado	Número de dentes	Referência
Ceratosaurus	Ceratosauria	15	Gilmore, 1920
Limusaurus	Ceratosauria	0 (em adutos)	Xu *et al.*, 2009
Noasaurus	Noasauridae	10?	Bonaparte, 1996
MZSP-PV 833	Abelisauridae	19	Observação própria
UNPSJB-PV 247	Abelisauridae	15	Observação própria
AMNH 1955	Abelisauridae	14	Chatterjee, 1978
Rugops	Abelisauridae	18	Sereno *et al.*, 2004

Majungasaurus	Majungasaurinae	17	Sampson & Witmer, 2007
Ekrixinatosaurus	Brachyrostra	16	Calvo *et al.*, 2004b
Skorpiovenator	Brachyrostra	19	Canale *et al.*, 2009
Carnotaurus	Carnotaurini	14	Sampson & Witmer, 2007
Proceratosaurus	Proceratosauridae	22	Rauhut *et al.*, 2010
Kileskus	Proceratosauridae	17	Averianov *et al.*, 2010
Guanlong	Proceratosauridae	13?	Xu *et al.*, 2006
Yutyrannus	Tyrannosauroidea	11?	Xu *et al.*, 2012
"Raptorex"	Tyrannosauroidea	13	Observação própria
Dilong	Tyrannosauroidea	11?	Xu *et al.*, 2004
Xiongguanlong	Tyrannosauroidea	15	Li *et al.*, 2009
Appalachiosaurus	Tyrannosauroidea	15	Carr *et al.*, 2005
Megaraptor	Megaraptoridae	17	Porfiri *et al.*, 2014
Alioramus	Alioramini	17	Brusatte *et al.*, 2012b
Qianzhousaurus	Alioramini	15	Lü *et al.*, 2014
Gorgosaurus	Tyrannosauridae	13-15	Currie, 2003
Albertosaurus	Tyrannosauridae	13-15	Currie, 2003
Tyrannosaurus	Tyrannosaurinae	11-12	Currie, 2003
Tarbosaurus	Tyrannosaurinae	12-13	Currie, 2003
Daspletosaurus	Tyrannosaurinae	13-17	Currie, 2003
Zhuchengtyrannus	Tyrannosaurinae	12	Hone *et al.*, 2011
Teratophoneus	Tyrannosaurinae	12	Carr *et al.*, 2011
Bistahieversor	Tyrannosaurinae	11	Loewen *et al.*, 2013
Lythronax	Tyrannosaurinae	11	Loewen *et al.*, 2013

A curvatura posterior do maxilar margeia a fenestra anterorbital por meio da fossa anterorbital. Essa fossa corresponde a uma redução da espessura óssea do maxilar e acompanha posteriormente o processo ascendente e a região dorsal à margem alveolar nos Ceratosauria *Ceratosaurus*, *Limusaurus*, *Noasaurus* e *Masiakasaurus* e em Tyrannosauroidea. Ao passo que em Abelisauridae ocorre apenas posterior ao processo ascendente. Essa fossa em Abelisauridae é bastante reduzida como observado em *Rugops*, MZSP-PV 833, *Kryptops*, *Majungasaurus*, *Ekrixinatosaurus* e *Carnotaurus*. As fenestras maxilares, pró-maxilar e maxilar, ocorrem sobre a superfície da fossa anterorbital (ver seção "Aberturas cranianas"). Essa superfície geralmente é lisa, entretanto em *Carnotaurus* e *Ceratosaurus* ocorrem fossas sinusais. Embora não sejam consideradas homólogas às fenestras maxilares no caso de *Carnotaurus* (Sampson & Witmer, 2007), muito provavelmente não o é em *Ceratosaurus*. Em *Carnotaurus* ocorrem duas fossas sinusais, no sentido dorso-ventral, alongadas dorso-ventralmente, sendo que a dorsal é menor e menos profunda. No maxilar direito estão posicionadas mais posteriormente que no maxilar esquerdo (nesse último, muito próximo da borda da fossa anterorbital). No caso

de *Ceratosaurus* MWC 1 essa fossa sinusal apresenta um formato alongado dorso-ventralmente, com a extremidade ventral mais estreita e alongando-se ântero-posteriormente no sentido dorsal, formando uma gota invertida. Ao passo que em *Ceratosaurus* USNM 4735 a fossa sinusal acompanha o formato da fossa anterorbital, distorcendo o formato de gota. No espécime *Ceratosaurus* UUVP 674 a fossa sinusal lembra do espécime MWC 1, mas apresenta outras pequenas três fossas alongadas dorso-ventralmente ventrais à fossa maior. Essas variações em *Ceratosaurus* demonstram que deveria haver variação intraespecífica, ou mesmo ontogenética. Apesar de ter sido descrita a fenestra maxilar na seção "Aberturas cranianas", cabe detalhar mais a variação das fenestras em Tyrannosauroidea.

Em alguns táxons a fenestra maxilar encosta à borda anterior da fossa anterorbital em vista lateral (*Dilong*, *Megaraptor*, *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus*) enquanto que nos outros táxons a fenestra é separada por uma lâmina óssea podendo ocupar o espaço mediano da fossa (ou seja, entre as bordas anterior e posterior da fossa). Em *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus* a posição da fenestra altera-se durante o desenvolvimento ontogenético, passando de uma posição posterior a anterior. Essa condição, no entanto, não é observada na série ontogenética de *Gorgosaurus*, cuja fenestra mantém-se afastada da borda anterior da fossa. Carr (1999) descreveu esse caráter para o desenvolvimento ontogenético de *Tyrannosaurus*, enquanto que Larson (2013) sugere que a fenestra não muda de posição durante o crescimento e usa como argumento o espécime juvenil de *Tarbosaurus* MPC 107/5, cuja fenestra está encostada na borda anterior da fossa. No entanto, conforme observado em *Tarbosaurus* MPC 107/7 (espécime mais jovem que MPC 107/05) a fenestra maxilar não encosta na borda anterior da fossa (Tsuihiji *et al.*, 2011). Dessa forma a migração da fenestra maxilar de uma posição posterior a anterior na fossa de *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus* deve ser considerado um caráter válido. O formato da fenestra maxilar também varia entre Tyrannosauroidea, sendo geralmente mais alongada ântero-posteriormente que profunda dorso-vantralmente. No entanto, em *Bistahieversor* NMMNH 27469; *Daspletosaurus* FMNH PR 308 e AMNH FARB 5477; *Gorgosaurus* AMNH 5458, AMNH 5336, AMNH 5432 e ROM 1247; *Guanlong* IVPP V 14532 (indivíduo juvenil); *"Raptorex"*; *Tyrannosaurus* MOR 6625, AMNH 5027 e

Teratophoneus UMNH VP 16690 a fenestra maxilar apresenta forma subcircular, sendo sutil a razão altura/largura.

As rugosidades do maxilar possuem origens diferentes conforme descrito na seção "Ornamentações", e apresentam grandes variações entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea. No primeiro clado, *Ceratosaurus* e Noasauridae possuem apenas forames na superfície lateral do osso. Esses forames estão dispostos em linha ântero-posterior dorsal à margem alveolar do maxilar e ventral à fossa anterorbital, não sendo observados forames além dessa região. Em Abelisauridae, o nível de rugosidade aumenta em função da mineralização óssea e do número de forames. A mineralização ocorre em todos os Abelisauridae conferindo diferentes padrões de rugosidades. Por exemplo, em *Majungasaurus*, *Carnotaurus*, *Skorpiovenator*, *Aucasaurus*, MZSP-PV 833 e possivelmente *Ekrixinatosaurus* apresentam sulcos dorso-ventrais na superfície lateral dos maxilares e diversos forames distribuídos pelo osso. A superfície lateral de *Ekrixinatosaurus* está bem abrasada, mas é possível observar os sulcos. MZSP-PV 833 apresenta a superfície posterior do maxilar mais lisa e quase sem rugosidades, diferindo dos demais táxons. Em *Kryptops* os sulcos são mais curtos e com direções diversas (Sereno & Brusatte, 2008). Em *Rugops* e UNPSJB-PV 247 os sulcos são mais longos como nos demais Abelisauridae, mas na região posterior do maxilar são inclinados anteriormente. Sereno *et al.*, (2004) sugerem que exista alguma relação filogenética entre esses dois espécimes em função desse caráter compartilhado. Em Tyrannosauroidea as rugosidades laterais do maxilar são de origens vasculares, semelhantes à Ceratosauria basais. Em *Megaraptor* juvenil são observados forames de modo especial dorsal à margem alveolar e nenhuma outra rugosidade (Porfiri *et al.*, 2014). Em *Alioramus*, *Qianzhousaurus*, *Proceratosaurus*, *Yutyrannus*, *Dilong*, *Guanlong* e possivelmente em outros Tyrannosauroidea basais a superfície lateral do maxilar apresenta forames dorsais à margem alveolar e leves rugosidades, sobretudo na porção anterior do osso, anterior à fossa anterorbital. Carr (1999) descreveu o desenvolvimento ontogenético de diversos caracteres cranianos em Tyrannosauridae, dentre eles a rugosidade do maxilar que apresenta aumento ao longo das diferentes idades, sendo maior para os indivíduos mais velhos. Esse padrão possivelmente se repete em Tyrannosauroidea mais basais. As séries ontogenéticas de *Tyrannosaurus* (MOR 6625;

CMN 7541; BMR-P2002.4.1; FMNH PR 2081) e *Gorgosaurus* (AMNH 5664; TMP 2009.012.0014; AMNH 5458 e AMNH 5336) revelam com clareza o desenvolvimento das rugosidades e forames no maxilar, sobretudo na superfície anterior. O mesmo ocorre com o espécime sub-adulto de *Daspletosaurus* AMNH FARB 5477 e o espécime adulto FMNH PR 308. Todos os Tyrannosauridae possuem duas fileiras de forames dorsais à margem alveolar e forames e rugosidades em maior número da parte anterior do maxilar, no entanto em *Tyrannosaurus* e *Daspletosaurus* as rugosidades são mais pronunciadas que nos demais táxons.

O processo ascendente do maxilar contata ântero-dorsalmente o nasal e difere em Ceratosauria e Tyrannosauroidea. No primeiro clado o maxilar articula-se com o nasal por meio de um entalhe anterior na base do processo ascendente. Esse entalhe é observado em *Ceratosaurus* MWC 1 e em Abelisauroidea. Embora Sampson & Witmer (2007) tenham assumido que esse caráter seja condição presente em Abelisauroidea derivados, é possível observar em *Ceratosaurus*, mas não no espécime USNM 4735, uma vez que se encontra com o crânio todo articulado. O contato entre maxilar e nasal em Tyrannosauroidea não é tão marcado como em Ceratosauria com exceção dos Tyrannosauridae *Lytronax argestes*, *Tyrannosaurus*, *Tarbosaurus* e *Zuchengtyrannus* (Loewen *et al.*, 2013) cuja articulação entre os ossos formam um entalhe entre si. Conforme mencionado anteriormente a inclinação do processo ascendente é mais acentuada posteriomente em *Ceratosaurus*, *Limusaurus* e Tyrannosauroidea que em Abelisauroidea. Nesse último clado, os processos ascendentes ajudam a conferir um rostro curto. Em Tyrannosauroidea mais basais como Proceratosauridae, *Megaraptor*, *Dilong*, *Appalachiosaurus* e Alioramini o processo ascendente é bem inclinado, atribuindo ao crânio uma feição curta dorsoventralmente. Ao passo que em Tyrannosauridae sua inclinação não é tão marcada. No entanto em espécimes juvenis de *Tyrannosaurus* e *Gorgosaurus* observa-se que a inclinação do processo ascendente é levemente maior que nos indivíduos adultos, relembrando a condição dos táxons mais basais.

O contato maxilar com o pré-maxilar é uma concavidade anterior do maxilar e claramente mais desenvolvido em Abelisauridae que em outros clados, sendo mais largo lateralmente e apresentando bastante rugosidades, como observado em *Majungasaurus*,

Kryptops, *Rugops*, *Ekrixinatosaurus* e UNPSJB-PV 247. Em *Noasaurus* e Tyrannosauroidea essa articulação é proporcionalmente menor que em Abelisauridae. Anterior a esse contato, em vista lateral, ocorre um pequeno entalhe no maxilar formando o forame subnarial. Esse forame é considerado sinapomorfia em Saurischia por Gauthier (1986) sendo provavelmente um grande forame neurovascular (Carrano & Sampson, 2008). Apesar de estar presentem em Theropoda, Abelisauroidea perde essa condição, entretanto Ceratosauria (exceto Abelisauroidea) e Tyrannosauroidea retém essa condição.

Na superfície medial do maxilar e ventral ao processo ascendente do maxilar está localizado o processo palatal (em Sampson & Witmer, 2007; plataforma palatal em Hurum & Sabath, 2003 e processo rostromedial em Lamanna *et al.*, 2002) e estende-se anteriormente além da borda anterior do maxilar. Em Ceratosauria o processo palatal difere substancialmente de Tyrannosauroidea, sobretudo nos táxons mais avançados de ambos os clados. Em *Ceratosaurus* e *Noasarus* esse processo é mais estreito dorso-ventralmente e mais curto anteriormente que em Abelisauridae, mas em todos os táxons a superfície é lisa e não possui rugosidades. Em *Ekrixinatosaurus* o processo palatal é mais desenvolvido que nos demais Abelisauridae possuindo um formato retangular anteriormente. Em UNPSJB-PV 247 o processo apresenta um formato triangular. Uma vez que o processo palatal se estende anteriormente além da borda anterior do maxilar e é estreito dorsoventralmente, é comum não ficar preservado por completo em Abelisauridae, tais como *Majungasaurus* (FMNH PR 2100), *Rugops*, *Kryptops* e *Aucasaurus*. Em Tyrannosauroidea o processo palatal contém sulcos em sua superfície e não se estende demasiadamente anteriormente como em Abelisauridae. Os sulcos são observados em *Megaraptor* (MUCPv 595; figura 4 e 5, Porfiri *et al.*, 2014), *Alioramus* e outros Tyrannosauridae. O número de sulcos parece variar entre os táxons, sendo que *Megaraptor* e *Alioramus* apresentam dois, *Gorgosaurus* e *Tyrannosaurus* apresentam três. Nos demais táxons a contagem é dificultada pela abrasão dos materiais. Em Tyrannosauridae o processo é mais robusto que nos táxons mais basais de Tyrannosauroidea. De maneira interessante, em *Tyrannosaurus*, *Gorgosaurus*, *Daspletosaurus*, *Tarbosaurus* e *Zhuchengtyrannus* o processo palatal possui formato sigmoide, ao passo que no espécime juvenil de

Tyrannosaurus (BMR-P 2002.4.1) o processo é quase reto, assemelhando-se às condições de táxons mais basais como *Megaraptor*, mas também em *Alioramus*.

Dorsal ao processo palatal, na base do processo ascendente, encontra-se a antro maxilar que é uma fossa na superfície medial e se comunica com a fenestra maxilar e anteriormente a esse antro encontra-se a cavidade pró-maxilar que se comunica com a fenestra pró-maxilar (ver Witmer, 1997). Conforme já descrito acima Ceratosauria não apresenta fenestra maxilar. Sampson & Witmer (2007) propuseram que esta fenestra e o antro maxilar estão ausentes em *Majungasaurus* e *Carnotaurus*, sendo um caráter presente em Tetanurae. Sereno & Brusatte (2008), no entanto, descreveram o antro maxilar para *Kryptops* e assumem que o mesmo está presente em *Rugops*, *Ekrixinatosaurus*, *Abelisaurus*, *Majungasaurus* e *Carnotaurus*. De fato, em observações pessoais, é possível notar nesses táxons uma fossa; e mesmo em *Noasaurus* uma cavidade mais rasa está na mesma localização que dos outros táxons e em UNPSJB-PV 247 a cavidade foi coberta de gesso durante a preparação. No entanto, a fossa que Sereno & Brusatte (2008) assumiram como homóloga ao antro maxilar de Tetanurae deve ser interpretada como a cavidade pró-maxilar, uma vez que está topologicamente correlacionada com a fenestra pró-maxilar e Ceratosauria não apresenta fenestra maxilar externa. No caso de *Limusaurus* a fenestra pró-maxilar deve ter migrado posteriormente na fossa anterorbital assumindo a posição da fenestra maxilar.

A cavidade pró-maxilar possui forames é mais desenvolvida em Abelisauridae que em *Ceratosaurus* e *Noasaurus*, de modo especial em *Rugops*, *Kryptops*, *Majungasaurus*, *Ekrixinatosaurus* e UNPSJB-PV 247 os quais possuem os maxilares desarticulados e exibem com clareza tal cavidade. Nesses táxons a cavidade apresenta um formato subcircular. Em Tyrannosauroidea a cavidade pró-maxilar possui um formato alongado e direcionado caudoposteriormente, tal como observado em *"Raptorex"*, *Gorgosaurus* e *Tyrannosaurus*.

O antro maxilar é mais alongado em *Alioramus* em função do alongamento da fenestra anterorbital (Brusatte *et al.*, 2012b) e em *Megaraptor* (MUCPv 595; figura 4 e 5, Porfiri *et al.*, 2014), ao passo que em *"Raptorex"*, *Tyrannosaurus* e *Gorgosaurus*, o antro possui o

formato subtriangular. O formato geral do antro maxilar parece estar relacionado com o alongamento do rostro, além do formato da fenestra maxilar como proposto por Brusatte *et al.* (2012b), mas aparentemente apenas nos táxons mais basais. Póstero-dorsal ao antro maxilar existe uma segunda cavidade em Tyrannosauroidea, a cavidade epiantral (Witmer, 1997; Brusatte *et al.*, 2012b). Essa estrutura não é observada em Ceratosauria.

Ventral ao processo palatal encontra-se a cavidade oral. Essa cavidade foi descrita para *Majungasaurus* (Sampson & Witmer, 2007) e está presente em Abelisauridae possuindo formato subcircular, enquanto que em Ceratosauria mais basais e Tyrannosauroidea, a cavidade oral é mais rasa e menos acentuada.

O processo ascendente do maxilar em vista medial abriga uma fossa dorsal ao processo palatal que corresponde a cavidade nasal, posterior ao vestíbulo nasal (Sampson & Witmer, 2007). Essa fossa é profunda ao longo do comprimento do processo ascendente. Outra fossa ocorre dorsal ao contato com o maxilar e anterior a cavidade nasal do maxilar. Trata-se da cavidade que abriga glândula nasal e se comunica com a cavidade nasal na extremidade posterior do vestíbulo nasal (Sampson & Witmer, 2007). A cavidade da glândula nasal é mais desenvolvida em Tyrannosauridae que nos demais táxons, mas em todos eles apresenta um formato alongado.

As placas interdentárias do maxilar variam entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea. No primeiro clado as placas interdentárias são completamente fusionadas formando uma lâmina óssea única ao longo com comprimento ântero-posterior do maxilar, ao passo que no segundo a fusão não ocorre em todos os táxons. No caso de *Ceratosaurus* e *Noasaurus* as placas interdentárias ocorrem sem rugosidades. Em *Noasaurus* as placas são mais estreitas dorso-ventralmente em relação aos demais Ceratosauria. Abelisauridae apresenta rugosidades e sulcos verticais na superfície das placas. Os sulcos são mais abundantes na porção anterior, diminuindo gradativamente ao longo do comprimento posterior e desaparecendo no terço posterior do maxilar. Esse padrão é observado em *Majungasaurus* (Sampson & Witmer, 2007) e nos demais Abelisauridae. Em Tyrannosauroidea as placas não são fusionadas e possuem formatos subtriangulares. No entanto em *Tyrannosaurus* BHI 3033 parece haver um certo grau de fusionamento nas placas anteriores a partir do

terceiro alvéolo. Embora Sampson & Witmer (2007) afirmaram que o fusionamento ocorra em Tyrannosauridae, o único caso parace ser para *Tyrannosaurus* e talvez essa condição esteja associada ao desenvolvimento ontogenético, já que BMR-P 2002.4.1 não apresenta as placas interdentárias fusionadas.

O contato com o palatino ocorre na porção posterior da superfície medial do maxilar, dorsal às placas interdentárias e trata-se de uma superfície ligeiramente côncava e rugosa. Tyrannosauroidea difere de Ceratosauria por apresentar o contato com o palatino a partir da continuação da plataforma maxilar medial, que se trata de uma crista projetada na superfície medial, dorsal às placas interdentárias e que se origina na porção porterior do processo palatal.

O contato com o jugal difere entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea substancialmente. Em *Ceratosaurus* o contato dobra-se lateralmente e forma uma cavidade que abriga o jugal e lacrimal (Sampson & Witmer, 2007). Em Abelisauroidea o jugal é exposto lateralmente e a superfície de articulação é ampla e inclinada dorsalmente, sendo mais extensa em Abelisauridae. *Carnotaurus* e *Skorpiovenator* apresentam a superfície articular com o jugal mais obliqua que nos demais Abelisauridae, sendo que em *Skorpiovenator* a inclinação do contato alcança aproximadamente 45°. Em MZSP-PV 833 o contato entre jugal e maxilar parece ser inclinado como em *Skorpioventaor*, no entanto o maxilar esquerdo está deformado ao passo que o direito se encontra morfologicamente sem torção, ao menos na região posterior do osso. A região posterior do maxilar, ventral ao contato com o jugal, em MZSP-PV 833, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator* e *Carnotaurus* é levemente côncava, sendo mais acentuado no primeiro táxon. Em Tyrannosauridae o contato com o jugal é menos extenso que em Abelisauroidea. O contato com o jugal possui dois processos posteriores, um dorsal e um ventral, sendo que o último é mais alongado e fino que o primeiro. O comprimento do processo dorsal parece variar entre os táxons, porém é visivelmente mais desenvolvido em *Tyrannosaurus* e *Gorgosaurus*. Nos indivíduos juvenis dessas espécies o processo dorsal do jugal é mais alongado que nos adultos, conforme observado em BMR-P 2002.4.1 e CMNH 7541 (*Tyrannosaurus*), AMNH 5664 e TMP 2009.012.0014 (*Gorgosaurus*). Possivelmente o processo dorsal diminui ao longo do desenvolvimento ontogenético. *Tyrannosaurus* AMNH 5027 possui

a borda ventral do processo dorsal com uma concavidade, diferindo dos demais espécimes de *Tyrannosaurus*. No caso de *Proceratosaurus* e *Alioramus* o processo dorsal é uma lâmina sem projeção posterior, sendo projetada dorsalmente. *Zuchengtyrannus* difere dos demais Tyrannosauroidea no contato com o jugal, pois perde o process dorsal e o processo ventral é direcionado ventralmente com a borda ventral côncava. Nos demais táxons a borda ventral é semi-reta.

3.2.5.Nasal:

O nasal contata anteriormente com o pré-maxilar, grande parte do comprimento ântero-posterior com o maxilar, posteriormente com o lacrimal e dorso-posteriormente com o frontal (**Figura 14**). O nasal não margeia a fenestra anterorbital. Alguns espécimes apresentam a parte dorso-posterior do maxilar quebrada, dando a impressão que o nasal margeia dorsalmente a referida fenestra, como é o caso de *Majungasaurus* (FMNH PR 2100) e *Carnotaurus*. Apesar de não margear a fenestra, o nasal de *Dilong* participa lateralmente da fossa anterorbital, condição única entre Tyrannosauroidea (Xu *et al.*, 2004)

O grau de fusionamento entre os nasais de Ceratosauria e Tyrannosauroidea varia. No primeiro clado, *Ceratosaurus*, *Limusaurus* e *Carnotaurus* apresentam os nasais não fusionados, ao passo que em MZSP-PV 833 e em *Rugops* os nasais são fusionados anteriormente e *Majungasaurus* e *Abelisaurus* os nasais são completamente fusionados. Nesses dois últimos as suturas entre os nasais sequer aparecem e ambos os ossos formam um conjunto maciço. Essa característica é interessante, pois mesmo em *Carnotaurus*, o qual apresenta semelhante grau de rugosidades nos nasais, a sutura mediana é visível. Em Tyrannosauroidea o fusionamento entre os nasais também varia. De maneira geral os nasais de Tyrannosauroidea são fusionados (Snively *et al.*, 2006, apresentando as extremidades anteriores e posteriores com suturas abertas (Lü *et al.*, 2014), havendo maior grau de fusionamento ao longo do desenvolvimento ontogenético (Carr, 1999). *Megaraptor* (MUCPv 595) não apresenta os nasais fusionados, mas provavelmente isso deve-se a condição juvenil do espécime (Porfiri *et al.*, 2014).

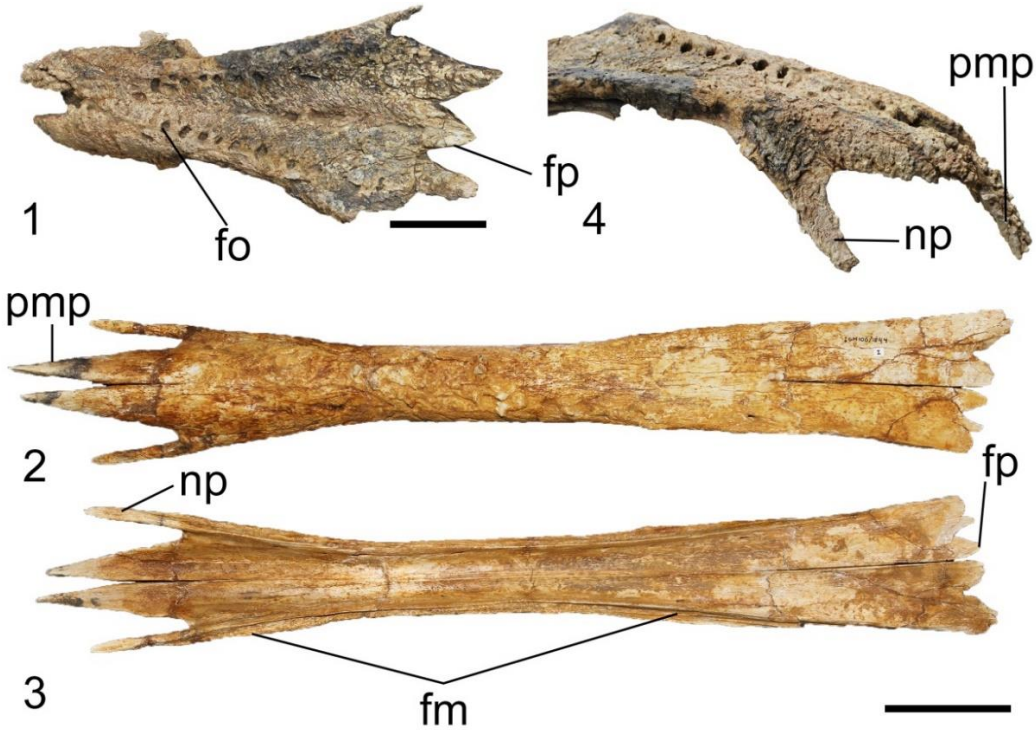


Figura 14. Nasais de *Rugops* MNN IGU1 em (1) vista dorsal e (4) laterodorsal. Nasais de *Alioramus* IGM 100/1844 em (2) vista lateral e (3) vista ventral. Barra de escala: 5 cm.

O formato dos nasais articulados em vista dorsal apresenta as extremidades anteriores e posteriores expandidas lateralmente e a região mediana com constrição medial tal como em *Ceratosaurus*, *Carnotaurus*, *Majungasaurus*, *Alioramus*, *Quianzhousaurus sinensis* (Lü *et al.*, 2014; Figura S1A2), *Megaraptor* (Porfiri *et al.*, 2014; Figura 6F), *Appalachiosaurus* (Carr *et al.*, 2005; Figura 4A) e possivelmente em *"Raptorex"*. No caso de MZSP-PV 833 e *Rugops* os nasais não apresentam constrição medial, possuindo um formato mais triangular, ou seja, os nasais expandem-se lateralmente ao longo do comprimento ântero-posterior. Em Tyrannosauridae os nasais apresentam a constrição mediana no contato com os lacrimais e uma pequena expansão no contato com os frontais. Em vista lateral o nasal é ligeiramente convexo em Ceratosauria e Tyrannosauroidea. *Majungasaurus* apresenta uma convexidade na metade posterior do nasal, formando uma corcova em vista lateral. Essa corcova inicia-se concomitantemente ao ínicio do forame lateral (ver abaixo) e finaliza-se opós a porção posterior do forame e anterior a articulação com o frontal. No caso de

Tyrannosauroidea a convexidade do nasal é bem menos acentuada que em Ceratosauria, e *Alioramus*, *Quianzhousaurus* (Lü *et al.*, 2014; Figura 1), *Megaraptor* (Porfiri *et al.*, 2014; Figura 6F) e *Tyrannosaurus* BMR-P 2002.4.1, espécies de rostros alongados, o nasal é quase retilílio. A convexidade do nasal deve estar relacionada com o comprimento ântero-posterior do rostro, ou seja, animais longirostrinos devem possuir nasais menos convexos que braquirostros. Isso se evidencia ao comparar Tyrannosauridae a Abelisauridae, mesmo que *Appalachiosaurus*, um Tyrannosauroidea longirostrino, tenha certo grau de convexidade maior que os animais longirostrinos citados anteriormente (Carr *et al.*, 2005; Figura 5).

A rugosidade e ornamentações variam substancialmente entre os táxons examinados conforme já descrito anteriormente (ver Ornamentações). Tanto em Ceratosauria quanto em Tyrannosauroidea apresentam ornamentações, rugosidades e forames nos nasais de táxons basais e derivados. Os nasais de *Ceratosaurus* são expandidos dorsalmente na porção anterior formando um chifre. Ao menos nessa região parece haver um grau de fusionamento, enquanto que no restante do osso não há. O chifre de USMN 4735 é mais alto e pronunciado que MWC 1, apresentando um formato subtriangular, no entanto ambos os espécimes possuem sulcos dorso-ventrais na porção dorsal dos chifres. Os sulcos sugerem que o chifre de *Ceratosaurus* era coberto com uma epiderme bem vascularizada. Posterior ao chifre os nasais expandem-se lateralmente formando um grande forame alongado ântero-posteriormente em forma de gota em USMN 4735, mas não em MWC 1. Possivelmente esses dois espécimes sejam ontogeneticamente diferentes (Rauhut 2003; Carrano & Sampson, 2008), sendo MWC 1 um indivíduo mais velho. A ausência do forame no nasal sugere que este deveria ser fechado ao longo do desenvolvimento ontogenético. Em Abelisauridae as rugosidades oriundas da mineralização dos ossos ocorrem mesmo em táxons mais basais como *Rugops* e MZSP-PV 833. Ambos os táxons apresentam a margem externa do nasal mais robusta e rugosa com perfurações (sete em *Rugops* e pelo menos quatro em MZSP-PV 833, as demais não são observadas em função da abrasão do material) imediatamente mediais a margem em vista dorsal. A superfície dorsal é menos rugosa que a margem externa. Em *Rugops* a sutura entre os nasais é vista a partir da quinta perfuração, enquanto que em MZSP-PV

833 não é possível observar os limites da sutura. Nos demais Abelisauridae os nasais apresentam mais rugosidades que os demais elementos ósseos cranianos. *Majungasaurus* apresenta uma peculiaridade em relação aos demais Abelisauridae. A partir da segunda metade do comprimento anteroposterior do nasal há um grande forame alongado ântero-posteriormente na superfície lateral de cada nasal.

Em Tyrannosauroidea os táxons mais basais também possuem ornamentações a partir dos nasais, de modo especial em Proceratosauridae. *Dilong* apresenta uma crista em forma de V formada pelos nasais e lacrimais a partir da região da fenestra anterorbital. *Guanlong* possui uma crista sagital mais desenvolvida que *Dilong*, cobrindo a maior parte do teto craniano e oblíqua anteroposteriormente. Essa crista é dividida lateralmente por uma lâmina oblíqua anteroposteriormente que divide três fenestras, sendo duas posteriores e uma anterior (Xu *et al.*, 2006; Figura 2a). Na região anteroventral a fenestra anterior encontra-se uma fossa e na região posterior da crista, na região ântero-ventral a fenestra maior, encontram-se mais três fossas ântero-posterioremente alongadas (Xu *et al.*, 2006; Figura 2a). Na margem póstero-ventral da crista existe outra lâmina que margeia essa ornamentação do nasal. *Proceratosaurus* não apresenta o nasal completo, entretanto a porção mais anterior do osso claramente projeta-se ântero-dorsalmente formando ums crista (Rauhut *et al.*, 2010), razão pela qual foi considerado um táxon relacionado a *Ceratosaurus* (Woodward, 1910; Huene, 1926). Mesmo sendo considerado mais derivado que Proceratosauridae, *Yutyrannus* possui uma crista formada a partir de projeções dorsais do pré-maxilar e do nasal. No entanto difere de *Dilong* pela alta pneumatização e tamanho. Possui uma lâmina ântero-posterior na superfície lateral da crista formada pelo nasal. A inclinação dessa lâmina é a mesma que da fenestra anterorbital. Dorsal a essa lâmina estão presentes quatro forames, enquanto que na superfície ventral estão presente dez, sendo que o mais posterior é o maior. Os nasais dos demais Tyrannosauroidea são menos pneumatizados no que se refere a fossas e fenestras que dos táxons descritos acima, no entanto apresentam maior texturização. As rugosidades não ocorrem em toda superfície dorsal do nasal como em Abelisauridae, estando limitadas entre as suturas anteriores e posteriores dos nasais. As rugosidades em *Alioramus altai* estão mais concentradas na porção anterior do nasal, ao passo que nos demais Tyrannosauridae na região mais

posterior (Brusatte *et al.*, 2012b). De acordo com Brusatte *et al.* (2012b) as rugosidades tendem a avançar mais para a região anterior em Tyrannosauridae ao longo do desenvolvimento ontogenético, enquanto que em *Alioramus altai* o padrão é inverso. As rugosidades em *Tyrannosaurus* aumentam durante o desenvolvimento ontogenético, ao passo que em *Gorgosaurus* os indivíduos juvenis já apresentam os nasais rugosos. De maneira geral as rugosidades em Tyrannosauroidea são semelhantes, apresentando padrões pontiagudos (*Alioramus*) ou em formato de ondas (demais espécies). Os forames dos nasais em Tyrannosauroidea distribuem-se de maneira semelhante em *Appalachiosaurus* e Tyrannosauridae e possivelmente nos demais táxons: uma fileira ântero-posterior de forames na borda dorsal do nasal, podendo variar quanto ao número. Embora estejam distribuídos majoritariamente nesta posição, eventualmente alguns forames encontram-se mais mediais como em *Tyrannosaurus* BMR-P 2002.4.1 e AMNH 5027.

As articulações anteriores com o pré-maxilar e maxilar do nasai são realizadas por meio dos processos pré-maxilar e narial respectivamente. A narina encontra-se entre esses dois processos dorsalmente e ventralmente pelo pré-maxilar. De maneira geral o processo pré-maxilar do nasal é mais desenvolvido que o processo narial. O comprimento desses processos parece estar relacionado com o formato geral da narina, ou seja, narinas mais alongadas (como em Tyrannosauroidea) possuem os processos mais alinhados que em narinas menos alongadas (Ceratosauria em especial Abelisauridae). *Rugops* e MZSP-PV 833 parecem ser uma exceção em Ceratosauria, pois possuem ambos os processos desenvolvidos. Esses dois táxons compartilham com *Majungasaurus*, mas não com *Ceratosaurus* e *Carnotaurus*, um processo pré-maxilar mediano que ocorre na linha mediana do nasal. Esse pequeno processo é uma extensão anterior da borda medial do nasal. Entre os dois processos pré-maxilares do nasal encaixa-se o processo nasal do pré-maxilar. Os processos do nasal em Tyrannosauroidea formam entre si ângulo mais agudo que em Ceratosauria, com exceção de *Rugops* e MZSP-PV 833.

As articulações com o lacrimal e frontal é bastante variável em Ceratosauria e Tyrannosauroidea. A articulação com o lacrimal estreita medialmente a borda lateral do nasal e forma o processo lacrimal do nasal que é uma projeção ventro-lateral do nasal

que contata lateralmente o lacrimal. Está presente em Ceratosauria, sendo um processo mais desenvolvido em *Ceratosaurus*, *Rugops* e MZSP-PV 833 que em *Majungasaurus* e *Carnotaurus*. Neste último táxon o processo lacrimal encaixa-se no lacrimal por meio de uma fenda anterior neste osso (ver Lacrimal), diferentemente dos outros Abelisauridae. Tyrannosauroidea varia quanto a presença desse processo em diversos táxons. Está ausente em *Alioramus altai*, *Megaraptor* (Porfiri *et al.*, 2014; Figura 6 F), *Tarbosaurus*, *Lythronax* (Loewen *et al.*, 2013; Figura 2) e presente nos demais táxons. A articulação com o frontal são dois processos posteriores frontais do nasal que formam um V, e quando os nasais estão articulados os processos apresentam formato de zigue-zague. O processo lateral geralmente é mais desenvolvido que o medial. Em *Ceratosaurus* o processo medial é bem menor que o lateral, ao passo que em *Majungasaurus* e *Abelisaurus* o processo lateral é quase inexistente possivelmente devido a ossificação do nasal. No entanto em *Carnotaurus* o processo lateral é bem distinguido. *Rugops* e MZSP-PV 833 possuem os processos frontais dos nasais mais desenvolvidos e em proporções mais semelhantes entre si. Tyrannosauroidea não apresentam tantas variações quanto em Ceratosauria, no entanto em Alioramini os processos mediais são visivelmente mais desenvolvidos que em Tyrannosauridae. Aparentemente *Megaraptor* perde o processo medial (Porfiri *et al.*, 2014, Figura 6F), porém a perda desse processo deve ser em função da abrasão do nasal, e não uma característica morfológica.

A superfície ventral do nasal é mais lisa que a superfície dorsal e ligeiramente côncava. A concavidade ventral está relacionada com a convexidade dorsal. Sendo assim táxons com o nasal mais convexos possuem a superfície ventral mais côncava. A borda lateral ventral apresenta um sulco que se entende a partir do processo maxilar até o processo lacrimal. Próximo a borda lateral ventral ocorrem forames distribuídos no sentido ântero-posterior. A sutura entre os nasais pode ser observada em *Ceratosaurus* e Tyrannosauroidea. Em *Rugops* e *Majungasaurus* no lugar da sutura entre esses dois ossos há uma crista medial levemente rugosa, possivelmente em função do fusionamento associado a ossificação dorsal dos nasais. Essa crista deve estar presente em todos Abelisauridae, no entanto não é possível observar em outros espécimes.

3.2.6. Lacrimal

O lacrimal é o osso que margeia anteriormente a órbita orcular, posteriormente a fenestra anterorbital e contata o maxilar ântero-dorsalmente, o nasal ântero-dorsalmente e dorso-medialmente, o pós-orbirtal póstero-dorsalmente, o frontal caudal e dorso-medialmente e o jugal ventralmente (**Figura 15**). O contato com o pós-orbital é observado em Abelisauridae e Tyrannosauridae, no entanto essa característica não é homóloga (Sampson & Witmer, 2007), e o contato entre os ossos é fraco e não forma uma sutura. De maneira geral apresenta um formato em "L" pela presença do ramo anterior, mas em alguns Abelisaurida (*Majungasaurus*, *Carnotaurus*, *Abelisaurus* e *Rugops*) o ramo anterior não está exposto lateralmente e não confere ao lacrimal este formato. A superfície lateral apresenta rugosidades, sobretudo na porção dorsal. Em Abelisauridae as rugosidades são mais abundantes que nos outros táxons, inclusive no ramo ventral como em *Carnotaurus* e *Majungasaurus*. MZSP-PV 833 parece ter uma condição intermediária entre *Masiakasaurus* e Abelisauridae mais derivados, pois o ramo ventral apresenta texturização semelhante a *Masiakasaurus* enquanto que a parte dorsal é rugosa como os demais Abelisauridae.

O ramo anterior do lacrimal é exposto lateralmente em *Ceratosaurus*, *Limusaurus*, *Skorpiovenator*, MZSP-PV 833 e em Tyrannosauroidea, sendo que nos táxons inclusos em Ceratosauria esse processo é mais curto que em Tyrannosauroidea. *Skorpiovenator* e MZSP-PV 833 apresentam a condição incomum entre Abelisauridae, pois o ramo anterior é exposto lateralmente.

Na superfície lateral na região dorso-lateral do lacrimal, posterior ao ramo anterior existe um forame bem desenvolvido, presente em Theropoda (Witmer, 1997). Em Abelisauridae o forame é obscurecido pelo desenvolvimento da ornamentação dermal. Em *Tyrannosaurus* e *Gorgosaurus*, e possivelmente em outros Tyrannosauridae, o forame diminui ao longo do desenvolvimento ontogenético em função do desenvolvimento da

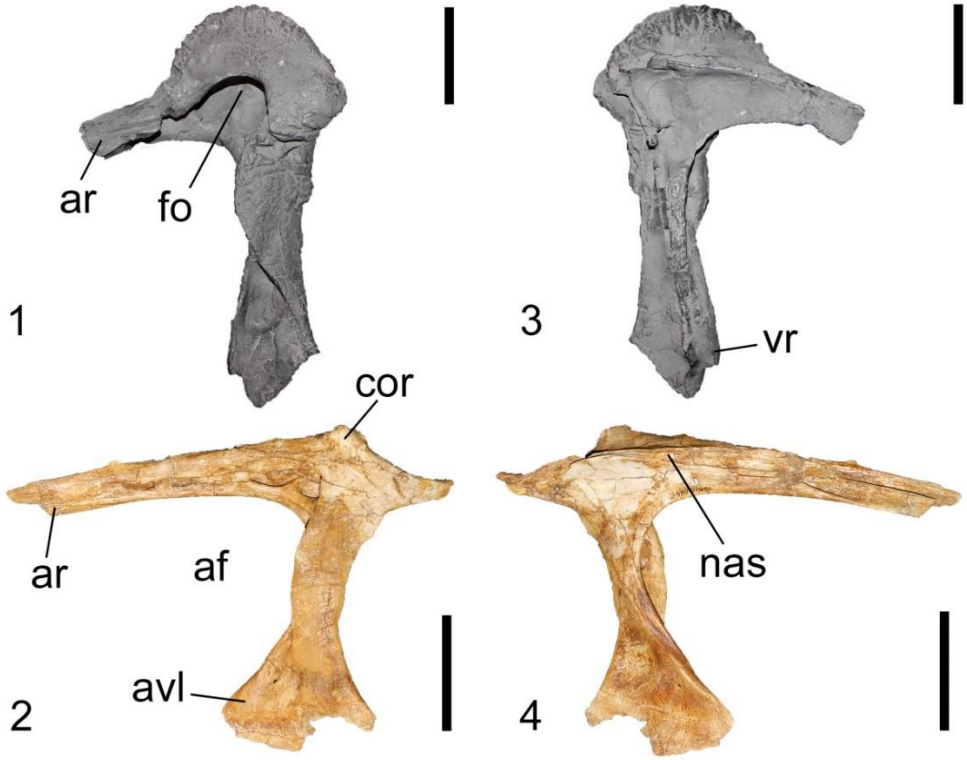


Figura 15. Lacrimal esquerdo de *Ceratosaurus* MWC 1 (réplica) em (1) vista lateral e (3) vista medial. Lacrimal de *Alioramus* IGM 100/1844 em (2) vista lateral e (4) vista medial. Barra de escala: 5 cm.

superfície dorsal do lacrimal. Na superfície anterior a esse forame bem desenvolvido, ventral ao ramo anterior ocorrem outros forames acessórios menores. A superfície lateral do lacrimal varia em formato dentre os táxons examinados. Conforme descrito acima, de maneira geral o lacrimal apresenta formato em "L", entretanto pode apresentar formato em "T" de acordo com o desenvolvimento do processo supraorbital, que é caracterizado como uma projeção posterior do lacrimal diametralmente oposto ao ramo anterior. Esse processo é mais desenvolvido posteriormente em Abelisauridae que nos demais Ceratosauria. *Ceratosaurus* apresenta apenas uma projeção curta. Em Abelisauridae o processo supraorbital é mais robusto e expandido dorso-ventralmente em *Majungasaurus*, *Abelisaurus* e *Eoabelisaurus* que nos demais táxons. Em MZSP-PV 833, *Eoabelisaurus* e *Skorpiovenator* a superfície ventral é ligeiramente côncava em vista lateral. No caso de Tyrannosauroidea a morfologia do processo supraorbital varia e tende a ser mais delgado

em táxons basais que nos mais derivados, no entanto *Yutyrannus* apresenta esse processo mais robusto que *Dilong* e *Guanlong*. A robustez do processo supraorbital parece estar relacionada ao desenvolvimento ontogenético em, ao menos, Tyrannosauridae. Os indivíduos mais jovens (*Tyrannosaurus* BMR-P 2002.4.1 e *Tarbosaurus* MPC 170-7) possuem esse processo mais delgado que indíviduos mais velhos (*Tyrannosaurus* AMNH 5027 e *Tarbosaurus* ZPAL MgD−I/4). *Bistahieversor* possui uma condição única entre os demais Tyrannosauridae, pois possui um forâme na parte anterior do processo supraorbital, que é considerada uma autapomorfia para o táxon (Carr & Williamson, 2010).

O processo cornulário é uma projeção dorsal do lacrimal que pode ser projetada anteriormente ou apenas dorsalmente e é desenvolvido em diversos táxons. Em *Ceratosaurus* esse processo é convexo e direcionado dorsalmente, sendo mais desenvolvido que nos demais Ceratosauria, formando um chifre lacrimal. Esse chifre possui sulcos dorso-ventrais que são mais profundos na porção mais distal, indicando que o tecido presente era altamente irrigado. Dentre Abelisauridae apenas *Carnotaurus* possui o processo cornulário, mas não forma chifre. Em *Skorpiovenator* a superfície dorsal do lacrimal é claramente côncava, diferindo dos demais Abelisauridae. Em Tyrannosauroidea o processo cornulário é bem desenvolvido em *Yutyrannus*, *Alioramini*, *Daspletosaurus* e em *Gorgosaurus*. Nesses táxons esse processo forma um chifre com a porção distal mais aguda que em *Ceratosaurus*. Em *Qianzhousaurus* o chifre do lacrimal é mais desenvolvido dorsalmente que *Alioramus*. Em *Gorgosaurus* o chifre é direcionado anteriormente em indivíduos juvenis enquanto que em indivíduos adultos é direcionado dorsalmente (Carr, 1999). *Daspletosaurus* MOR 509 e FMNH PR 308 apresentam os chifres direcionados anteriormente, ao passo que o indivíduo mais jovem TMP 94.143.1 apresenta o chifre direcionado dorsalmente. *Teratophoneus* apresenta o processo cornulário mais delgado que em *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1, *Bistahieversor*, *Tarbosaurus* e *Appalachiosaurus*, mas sem apresentar chifre. Nesses quatro últimos, esse processo é massivo e robusto. Em *Tyrannosaurus* o processo cornulário perde-se e a superfície dorsal do lacrimal torna-se retilínea ao longo do desenvolvimento ontogenético, apesar do espécime juvenil LACM 23845 (Carr & Williamson, 2004) apresentar essa superfície sem

o processo cronulário. Nos espécimes AMNH 5027, USNM 4811033, FMNH PR 2081 e BHI 3033 o processo cornulário está ausente, sendo visível em BMR P2002.4.1.

O ramo ventral do lacrimal é expandido ântero e posteriormente ao longo do comprimento dorsoventral. Essa expansão varia entre os táxons. Ceratosauria possui uma expansão anterior na metade proximal do ramo ventral, que não ocorre em Tyrannosauroidea. A expansão posterior na metade proximal ocorre em Abelisauridae e possivelmente em Noasauridae, enquanto que em Tyrannosauroidea essa estrutura não é observada. Em Abelisauridae essa expansão posterior invade a órbita ocular e pode ser interpretada como limite ventral do globo ocular (Sampson & Witmer, 2007), sendo bem desenvolvida em *Majungasaurus*, *Rugops*, MZSP-PV 833 e *Abelisaurus*; e bem discreta em *Carnotaurus*, *Skorpiovenator*, *Eoabelisaurus*. No caso de *Majungasaurus* e *Rugops* a expansão posterior é mais aguda que nos demais táxons. O ramo ventral expande-se também na porção anterior, no contato com o jugal formando a lâmina ântero-ventral. *Ceratosaurus* USMN 4735 possui essa lâmina maior que MWC1. A lâmina ântero-ventral é bem discreta em Abelisauridae em relação aos outros táxons, ao passo que em Ceratosauria basais e Tyrannosauroidea é mais evidenciada. *Eoabelisaurus* possui essa lâmina mais marcada dentre Abelisauridae semelhantemente a *Ceratosaurus* e *Masiakasaurus*. Em *Tyrannosaurus* a lâmina ântero-ventral é reduzida ao longo do desenvolvimento ontogenético, diferentemente dos demais Tyrannosauridae. A sutura entre lacrimal e jugal é mais marcada na superfície medial de ambos os ossos.

O contato com o nasal e maxilar é mais simples em *Ceratosaurus*, *Limusaurus*, *Eoabelisaurus* e MZSP-PV 933 que em *Carnotaurus*, *Skorpiovenator* e *Majungasaurus*. Nos quatro primeiros o ramo anterior do lacrimal contata o nasal, ao passo que nos três últimos a articulação no ramo anterior é em formato de zigue-zague. Em *Majungasaurus* e provavelmente em *Carnotaurus* (Sampson & Witmer, 2007) e *Skorpiovenator* esse contato não apresentava mobilidade, como outrora proposto por Mazzetta *et al.* (1998). Em Tyrannosauroidea esse contato também varia entre os diferentes táxons e também forma zigue-zague em Tyrannosauridae enquanto que em *Guanlong* e *Yutyrannus* o contato entre os ossos é simples.

Em vista medial o lacrimal é liso e apresenta forames. No sentido dorso-ventral, ao longo do eixo do ramo ventral, ocorre uma crista orbitonasal que separa anteriormente a cavidade anterorbital e posteriormente a cavidade orbital. Essa crista é mais larga ântero-posteriormente e côncava distalmente e torna-se mais estreita e convexa ventralmente. Anterior a crista orbitonasal, entre a crista e a superfície medial do ramo ventral ocorre um grande forame tanto em Ceratosauria quanto em Tyrannosauroidea, sendo que *Ceratosaurus* MWC1 apresenta dois forames e o mais distal é maior que o ventral. O ramo anterior do lacrimal em vista medial de *"Raptorex"*, *Tyrannosaurus* BHI 3033 e BMR P2002.4.1, *Gorgosaurus* e *Alioramus altai* é côncavo na extremidade mais anterior e em *Tyrannosaurus* forma uma cavidade pneumática. Essa cavidade não está presente em *Alioramus*, no entanto nesse táxon essa cavidade é profunda e dividida por uma crista ântero-posterior.

3.2.7. Pré-frontal

O pré-frontal é um osso que é interposto entre o lacrimal, frontal e nasal. Em Ceratosauria o pré-frontal é vestigial e alongado ântero-posteriormente (**Figura 16**). Em *Ceratosaurus*, *Limusaurus*, *Masiakasaurus* e *Eoabelisaurus* o pré-frontal não é fusionado com o lacrimal, ao passo que em *Rugops*, *Abelisaurus*, *Indosaurus*, *Carnotaurus*, *Majungasaurus* (Pol & Rauhut, 2012) e MZSP-PV 833 (Zaher *et al.*, em preparação) o fusionamento ocorre. Em *Rugops* e MZSP-PV 833 esse fuisonamento é parcial (Sereno *et al.*, 2004; Zaher *et al.*, em preparação) enquanto que nos demais Abelisauridae a sutura não é visível e o fusionamento é total em função da ossificação dérmica (Sampson & Witmer, 2007; Carabajal, 2011). Em Tyrannosauroidea o pré-frontal é pequeno, subtriangular e exposto lateralmente na órbita ocular em *Dilong* e *Guanlong*, enquanto que nos demais táxons a exposição não ocorre (Loewen *et al.*, 2013) pois é encoberto pelo lacrimal. Em Tyrannosauridae a articulação entre frontal/pré-frontal é mais estreita em indivíduos

juvenis e amplia-se ao longo do desenvolvimento ontogenético (Carr, 1999).

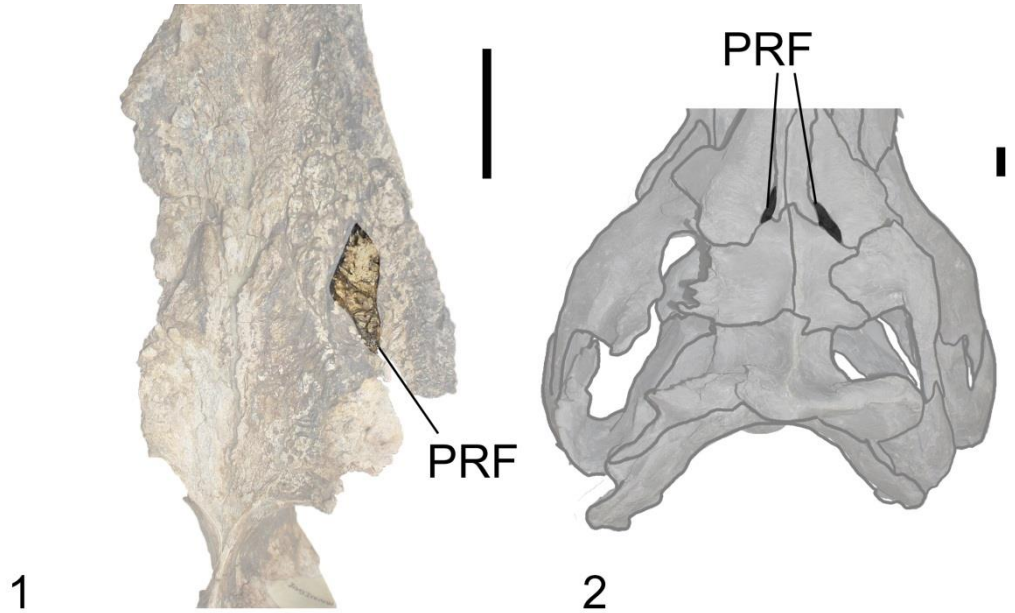


Figura 16. Pré-frontais em vista dorsal de (1) *Rugops* MNN IGUI1 e (2) *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081 (réplica). Barra de escala: 5 cm.

3.2.8.Pós-orbital

O pós-orbital contata o lacrimal ântero-dorsalmente, o frontal e o lateroesfenóide dorso-medialmente, o esquamosal dorso-posteriormente e o jugal ventalmente (**Figura 17**). O formato geral do osso é trirradiado, apresentando os ramos anterior (frontal), posterior (esquamosal) e ventral (jugal). No entanto os Abelisauridae *Carnotaurus*, *Majungasaurus* e *Skorpiovenator* apresentam o formato do pós-orbital assemelhando-se a

um "C", já que o processo posterior é curto e robusto. O pós-orbital margeia anteriormente a fenestra infratemporal e posteriormente a órbita ocular. Em *Rugops*, MZSP-PV 833 e *Ekrixinatosaurus* o pós-orbital margeia também dorso-anteriormente uma pequena fenestra no teto craniano.

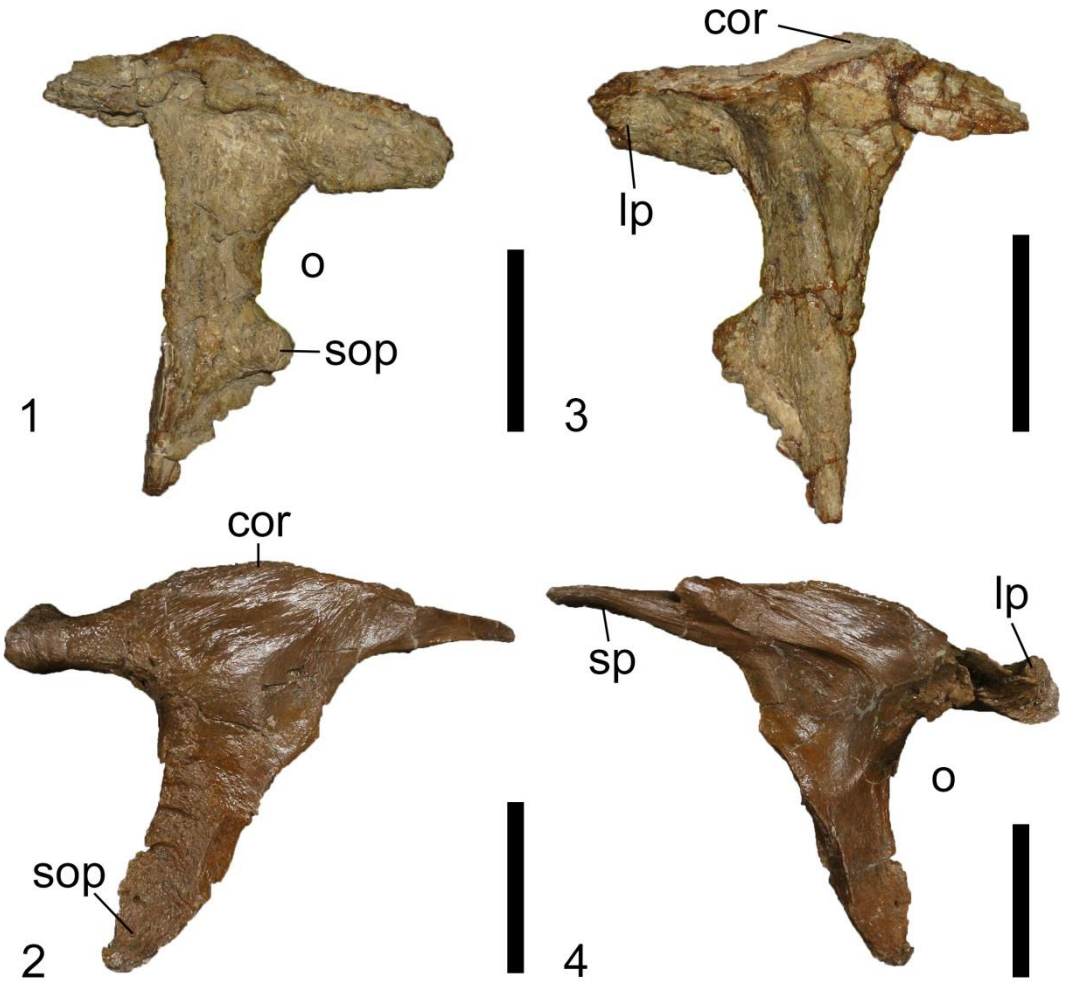


Figura 17. Pós-orbital direito de *Ilokelesia* MCF-PVPH 35 em (1) vista lateral e (3) vista medial. Pós-orbital esquerdo de *Tyrannosaurus* BMR P 2002.4.1 em (2) vista lateral e (4) vista medial. Barra de escala: 5 cm.

A superfície externa do pós-orbital é lisa na maioria dos táxons, entretanto Abelisauridae possue a superfície bastante rugosa como nos demais elemantos faciais. As rugosidades do pós-orbital de MZSP-PV 833 seguem o mesmo padrão que observadas no lacrimal, concentrando-se na parte dorsal do osso. Nos táxons não Abelisauridae, incluindo Tyrannosaurouroidea, cuja mineralização óssea não ocorre, o ramo ventral apresenta rugosidades e forames na superfície anterior que margeia a órbita ocular. Em MZSP-PV 833, *Skorpiovenator*, *Ekrixinatosaurus*, *Arcovenator* e *Ilokelesia* a superfície dorsal

do pós-orbital é inchada e forma uma "sombrancelha", sendo mais desenvolvida em *Skorpiovenator*, *Arcovenator*, *Ekrixinatosaurus* que nos outros dois táxons. *Eoabelisaurus* não possui ornamentações como os demais Abelisauridae, mas a superfície dorsolateral do ramo ventral possui uma concavidade assemelhando-se a *Ceratoraurus* MWC 1. A superfície anterior do pós-orbital de *Masiakasaurus* é ligeiramente côncava, de modo especial na superfície ventral do ramo anterior e na superfície anterior do ramo ventral.

A superfície dorsal do pós-orbital varia quanto ao desenvolvimento do processo cornulário em Ceratosauria e Tyrannosauroidea. Esse processo caracteriza-se por rugosidades, no caso de táxons com pouco desenvolvimento do processo, e protuberância, no caso dos táxons com processo mais desenvolvido. Nos Ceratosauria *Ceratosaurus*, *Masiakasaurus* e *Eoabelisaurus* o processo cornulário é baixo e pouco desenvolvido assemelhando-se aos processos de Tyrannosauroidea não Tyrannosauridea. Esse processo está ausente em *Majungasaurus* (Sampson & Witmer, 2007) e também nos demais Abelisauridae possivelmente em função da mineralização óssea. *Carnotaurus* apresenta a parte ântero-dorsal do pós-orbital bem desenvolvida e projetada dorsalmente, mas essa projeção não deve ser interpretada como homóloga ao processo cornulário observado em Tyrannosauroidea. Em Tyrannosauroidea o processo cornulário é bem desenvolvido em Tyrannosauridae e torna-se mais pronunciado ao longo do desenvolvimento ontogenético (Carr, 1999). Esse processo em Tyrannosauridae é caracterizado como rugosidades nos espécimes juvenis e em indivíduos adultos trata-se de protuberante e bastante rugoso (por exemplo, em *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1 e AMNH 5027).

O ramo ventral que contata o jugal é mais estreito transversalmente que a parte dorsal do pós-orbital. Nos Ceratosauria Abelisauridae (com exceção de *Eoabelisaurus*) o ramo ventral do pós-orbital é direcionado anteriormente formando um processo suborbital. Esse processo suborbital também ocorre em alguns Tyrannosauridae em uma convergência. O processo suborbital é menos acentuado em *Arcovenator*, *Ilokelesia*, *Abelisaurus* e *Aucasaurus*. No caso deste último, o ramo ventral do pós-orbital está incompleto, mas é possível observar a curvatura anterior. A extremidade anteroventral do ramo é expandida em Abelisauridae, de modo especial em *Carnotaurus*, *Ilokelesia* e

MZSP-PV 833. Nos dois primeiros a porção ântero-ventral é expandida e com um "degrau", formando uma fossa rasa na extremidade mais distal do ramo, ao passo que no último existem dois forames na superfície lateral da expansão. Em *Ceratosaurus* e *Masiakasaurus* o ramo ventral não é anteriormente direcionado, no entanto a borda ântero-ventral do ramo é expandida anteriormente. Em *Eoabelisaurus* essa expansão é mais dorsal que nos outros dois táxons e está localizada na região mediana do eixo do ramo ventral. Em *Limusaurus* não ocorre nenhuma expansão. Tyrannosauroidea não Tyrannosauridae não apresentam o ramo ventral do pós-orbital formando um processo suborbital. O eixo do ramo ventral do pós-orbital é ligeiramente curvado anteriormente em *Dilong*, *Guanlong*, *Alioramus* e *Qianzhousaurus*. Em *Aerosteon* e *Proceratosaurus* o ramo ventral é mais verticalizado que nos demais táxons. No caso de Tyrannosauridae o ramo ventral forma o processo suborbital, assim como observado em Abelisauridae, sendo mais pronunciado em *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus*. Esse processo desenvolve-se durante o estágio ontogenético tornando-se mais robusto e curvo anteriormente nos espécimes mais avançados em *Tyrannosaurus* (Carr, 1999; Carr & Willianson, 2004) e em *Tarbosaurus*. A robustez e curvatura também são observadas em menor grau que nos dois táxons anteriores em *Bistahieversor* (FMNH PR 2382, juvenil e NMMNH P-27469, adulto) durante seu desenvolvimento ontogenético. Em *Gorgosaurus* e *Daspletosaurus* o processo suborbital do pós-orbital mantem-se robusto ao longo do desenvolvimento ontogenético (Carr, 1999).

O ramo anterior (processo lacrimal) do pós-orbital em Ceratosauria é mais curto em *Limusaurus*, *Ceratosaurus* e *Eoabelisaurus* que nos demais táxons. Em *Masiakasaurus* e MZSP-PV 833 o ramo anterior é alongado e delgado, com a superfície dorsal levemente rugosa com presença de diversos forames, sendo mais delgado em *Masiakasaurus*. Nos demais Abelisauridae o ramo anterior do é mais curto que nos dois táxons anteriores, no entanto é mais robusto e expandido dorso-ventralmente apresentando rugosidades. Em *Carnotaurus* esse ramo possui um formato triangular. Em Tyrannosauroidea o ramo anterior é mais curto em *Areosteon* e nos demais Tyrannosauroidea não Tyrannosauridae esse ramo é mais delgado e longo. A extremidade anterior do ramo em *Alioramus* e *Qianzhousaurus* é levemente mais expandida dorso-ventralmente que o eixo ântero-

posterior, fazendo com que a forma em vista lateral seja subcircular. No caso de Tyrannosauridae, *Tarbosaurus* e *Tyrannosaurus* adultos apresentam o ramo anterior mais robusto nas formas adultas, enquanto que indivíduos jovens possuem tal ramo mais delgado (por exemplo, *Tarbosaurus* MPC-D 107/7 e MPC-D 107/66). Nos demais Tyrannosauridae o processo é mais robusto que em táxons mais basais, porém menos robustos que *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus*.

O ramo posterior (processo esquamosal) varia em relação a proporção do ramo anterior em Ceratosauria. Em *Eoabelisaurus* esse ramo é aproximadamente duas vezes maior que o ramo anterior. Em *Limusaurus*, *Ceratosaurus* e MZSP-PV 833 o ramo posterior apresenta tamanho semelhante ao ramo anterior, ao passo que nos demais táxons o ramo posterior é menos que o anterior. Em Tyrannosauroidea o ramo posterior é bem reduzido em *Areosteon* e *Yutyrannus*, enquanto que nos demais táxons este processo é bem alongado. Em *Gorgosaurus* o processo posterior é mais arqueado ventralmente que nos demais Tyrannosauroidea.

Em vista medial o pós-orbital é dividido por uma crista que acompanha a curvatura do eixo principal do osso, dividindo a câmara adutora (região posterior) da cavidade orbital (região anterior) (Sampson & Witmer, 2007). Em ambas as regiões diversos forames são observados. Dorsalmente a crista termina em uma forma de cálice, onde abrigava tecidos sinoviais (Sampson & Witmer, 2007).

3.2.9. Jugal

O jugal é o osso da região posterior do crânio, pentarradiado que apresenta variedades morfológicas entre os diversos táxons estudados, sendo mais retilínio nas espécies mais basais e mais curvado lateralmente nas espécies mais derivadas como (*Carnotaurus*, *Majungasaurus*, *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus*) conferindo a essas útimas uma expansão lateral da parte posterior do crânio (**Figura 18**). O jugal contata anteriormente com o maxilar, ântero-dorsalmente com o lacrimal, póstero-dorsalmente com o pós-orbital, póstero-ventralmente com o quadratojugal e medialmente com o ectopiterigoide.

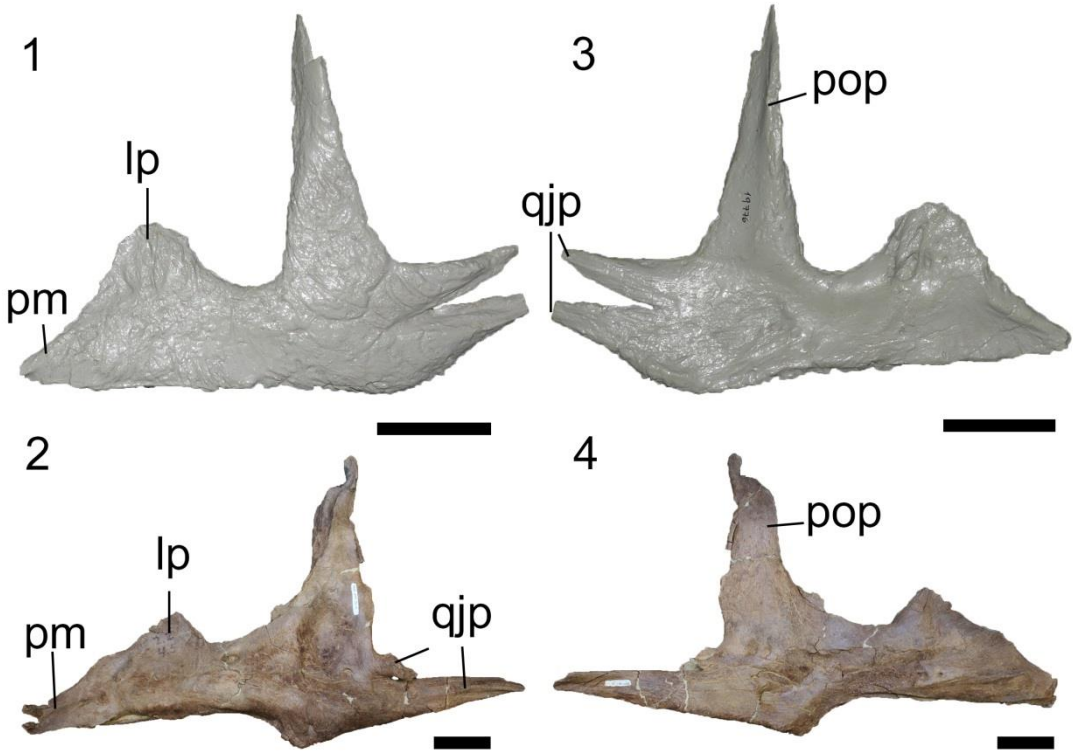


Figura 18. Jugal esquerdo de *Majungasaurus* FMNH PR 2100 (réplica) em (1) vista lateral e (3) vista medial. Jugal esquerdo de *Daspletosaurus* TMP 2001.36.01 em (2) vista lateral e (4) vista medial. Barra de escala: 5 cm.

As rugosidades laterais do jugal são menos pronunciadas que dos demais ossos dorsais nos táxons cujas rugosidades são mais marcadas. As rugosidades em *Carnotaurus* são mais pronunciadas que em *Majungasaurus* e MZSP-PV 833. Aparentemente *Skorpiovenator* também possui um nível de desenvolvimento de rugosidades semelhante a *Carnotaurus*, mas devido à abrasão do crânio do holótipo, não é possível determinar. *Majungasaurus* possui as rugosidades mais evidenciadas nas regiões posteriores do crânio, como os ramos jugal e pós-orbital, enquanto que a superfície ventral é mais lisa. Em Tyrannosauroidea, de maneira geral a superfície lateral do jugal é mais lisa e as rugosidades não são homólogas a Abelisauridae, no entanto assim como o maxilar, o jugal torna-se mais ornamentado com rugosidades e forames ao longo do desnvolvimento ontogenético. Na superfície lateral, ventral ao ramo lacrimal é obsevrado um forame em Tyrannosauroidea, mas não em Ceratosauria. Esse forame desenvolve-se ao longo da ontogenia, tornando-se mais amplo em espécimes mais velhos.

O contato com o maxilar varia substancialmente entre os diversos táxons estudados. A inclinação de contato entre maxilar/jugal varia bastante e é bem acentuada em Abelisauridae. A projeção anterior do jugal (ramo maxilar) é mais alongada em táxons mais longirrostrinos (por exemplo, *Alioramus* e *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1) enquanto que táxons braquirrostros essa projeção é menos acentuada (*Carnotaurus* e *Tyrannosaurus* AMNH 5027). Em Tyrannosauridae o ramo maxilar é "abraçado" pelos processos jugais do maxilar, enquanto que em Tyranossauroidea mais basais a porção póstero-dorsal do processo jugal do maxilar contata levemente o jugal. Em Ceratosauria o contato com o maxilar é amplo em Abelisauridae e *Carnotaurus* difere dos demais táxons do clado por possuir o processo maxilar relativamente curto. O jugal separa o maxilar e o lacrimal por meio do ramo maxilar em Abelisauridae e Tyrannosauridae, ao passo que em táxons mais basais de Ceratosauria e Tyrannosauroidea ocorre o contato entre esses dois ossos.

O ramo ventral do lacrimal contata o ramo lacrimal do jugal que pode ter a superfície de contato lateral variando entre os táxons. Em *Ceratosaurus* e Tyrannosauroidea basais esse contato é simples e a superfície de contato do ramo lacrimal do jugal é subreta, não possuindo tantas invaginações como nos táxons mais derivados. Essas invaginações, bem desenvolvidas especialmente em Abelisauridae, permitem maior superfície de contato entre o lacrimal e o jugal. Em espécimes mais braquirrostras o ramo lacrimal é ligeiramente mais desenvolvido dorsalmente que em espécimes longirrostras, tal como o ramo maxilar. No entanto, *Limusaurus* difere dos demais Ceratosauria por possuir um crânio relativamente alto, mas com os ramos maxilar e lacrimal mais curto proporcionalmente. De acordo com o desenvolvimento dorsal do ramo lacrimal do jugal nos táxons mais braquirrostros (por exemplo: *Carnotaurus*, *Majungasaurus*, MZSP-PV 833, *Skorpiovenator* e *Tyrannosaurus*), a base da órbita ocular tende a ficar em formato de "U", uma vez que essa base é margeada anteriormente pelo ramo lacrimal e pelo ramo pós-orbital do jugal.

O ramo pós-orbital do jugal contata anteriormente o pós-orbital geralmente tendo a borda anterodrosal coberta por esse osso e possue formato triangular. Em Ceratosauria esse processo é mais delgado e alto que em Tyrannosauroidea, enquanto que nesse último é mais largo e curto. Em Proceratosauridae, *Ceratosaurus* e *Limusaurus* o ramo pós-orbital

é mais inclinado posteriormente ajudando a conferir formato circular a orbita. Em Tyrannosauridae a superfície lateral do ramo pós-orbital apresenta uma concavidade rasa, podendo ter forames na base do processo. Possivelmente a presença de forames na base do ramo pós-orbital está relacionada ao desenvolvimento ontogenético.

Os ramos quadradojugais do jugal são subparalelos entre si e articulam-se posteriormente com o ramo jugal do quadratojugal, de modo que este último se encaixa entre as porções dorsal e ventral dos ramos. Em Ceratosauria ambos os processos dorsal e ventral apresentam comprimentos similares e são mais robustos em Abelisauridae que nos táxons mais basais. Em Tyrannosauroidea a porção dorsal é mais curta e mais delgada que a ventral, sendo que ambos os processos são mais robustos em *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus* que nos demais táxons.

Apenas poucos espécimes possuem o jugal desarticulado, de modo que a vista medial não fica de fácil acesso. Medialmente o jugal articula-se com o maxilar, com o lacrimal e com o ectopterigoide. O contato com o maxilar é uma borda ventral rugosa que em *Majungasaurus* possui forames. Essa borda de articulação estende-se aproximadamente na altura da órbita ocular até a parte mais anterior do osso. O contato medial com o lacrimal é subcircular e com bastante rugosidades. Novamente em *Majungasaurus* esse contato é bem foramizado. *Tyrannosaurus* BHI 3033 possue o contato medial com o lacrimal semelhante a *Majungasaurus* e mais robusto que os demais Tyrannosauroidea, como *Alioramus*, *Gorgosaurus* e *"Raptorex"*. O contato com o ectopterigoide é marcado pelas rugosidades na região ventral do ramo pós-orbital aprsentando forames em *Tyrannosaurus* BHI 3033, BMR P2002.4.1, *Alioramus* e *Majungasaurus*.

3.2.10. Quadratojugal

O quadratojugal é em formato de "L" em vista lateral articulando-se anteriormente com o jugal, dorsalmente com o esquamosal e dorso-ventralmente com o quadrado (**Figura 19**). O formato geral do osso modifica-se substancialmente entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea, sendo que em Tyrannosauroidea mais basais, o formato assemelha-se

ao de Ceratosauria. A superfície lateral do quadratojugal apresenta rugosidades em Abelisauridae assim como nos demais ossos faciais desse clado, ao passo que em Tyrannosauroidea a superfície tende a ser mais lisa.

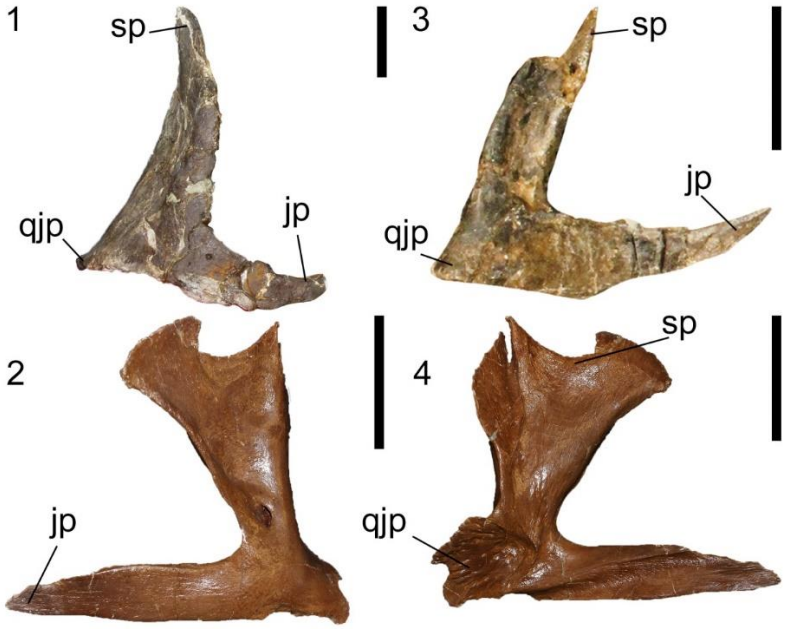


Figura 19. Quadratojugal direito de (1) *Carnotaurus* MACN-CH 894 e (2) *Ceratosaurus* USNM 4735 em vista lateral. Quadratojugal esquerdo de *Tyrannosaurus* BMR P 2002.4.1 em (2) vista lateral e (4) vista medial. Barra de escala: 5 cm.

O ramo anterior (ramo jugal do quadratojugal) é alongado e contata com os dois ramos do jugal. Em *Ceratosaurus* e Tyrannosauroidea não Tyrannosauridae esse ramo é delgado com a extrememidade anterior geralmente pontiaguga. Em Abelisauridae e Tyrannosauridae o ramo jugal é espesso e bem desenvolvido, sendo mais profundo dorsoventralmente na região posterior do ramo.

O ramo dorsal (ramo esquamosal do quadratojugal) margeia posteriormente a fenestra laterotemporal. Em Ceratosauria e Tyrannosauroidea não Tyrannosauridae a margem anterior é levemente curvada, enquanto que em Tyrannosauridae a extremidade dorsal do ramo esquamosal expande-se ântero-posteriormente, tornando-a subtriangular. Essa expansão dorsal é côncava e faz com que a fenestra laterotemporal seja subdividida

nesse clado. Em *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1 e CMNH 7541 apresentam um forame ventral a concavidade da expansão dorsal, característica não observada nos demais táxons do clado.

O ramo quadrado do quadratojugal é uma projeção curta e robusta posterior do quadratojugal que se articula dorso-ventralmente com o quadrado. Esse processo projeta-se ventralmente e medialmente, de modo que é visível na parte posterior do crânio. Na superfície interna é bastante rugoso e com forames. Póstero-ventralmente o quadratojugal articula-se com o quadrado e em Ceratosauria o contato posterior entre esses ossos forma uma fossa, ao passo que em Tyrannosauridae esse contato não ocorre totalmente, formando um forame alongado dorso-ventralmente.

3.2.11. Quadrado

O quadrado é o osso localizado póstero-ventralmente no crânio e que se articula com a mandíbula. Esse osso contata o esquamosal dorsalmente, com o quadratojugal lateralmente, com o pterigoide ântero-medialmente e com a glenoide da mandíbula póstero-ventralmente (**Figura 20**). O formato do quadrado em vista lateral e medial geralmente é subtriangular, mas apresenta variações entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea. Sampson & Witmer (2007) dividem o quadrado morfologicamente em três regiões distintas: 1) o eixo robusto do quadrado que percorre dorso-ventralmente a partir da cabeça até os côndilos mandibulares; 2) projeção lateral do ramo quadratojugal e 3) ramo pterigoide localizado anteriormente.

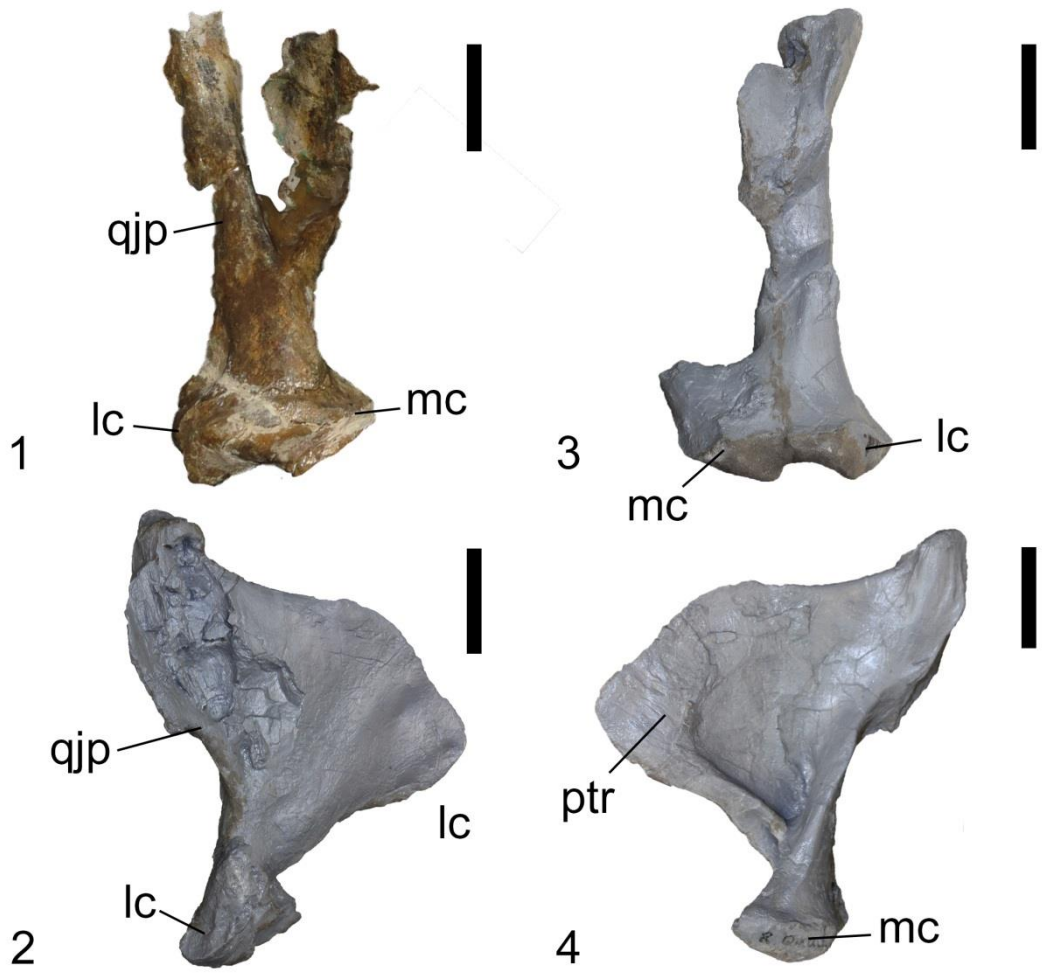


Figura 20. Quadrado esquerdo de *Abelisaurus* MPCA 11908 em (1) vista posterior. Quadrado de *Gorgosaurus* em (2) vista lateral, (3) vista posterior e (4) vista medial. Barra de escala: 5 com.

Dorsal ao eixo principal do quadrado, a cabeça quadrática contata-se com o esquamosal, e é mais robusta que o restante do eixo principal. Apenas em espécimes preservados sem o esquamosal é possível observar com clareza a cabeça quadrática, mesmo que essa não apresente sutura com o esquamosal, como já sugerido anteriormente (Brochu, 2003). O eixo principal varia em relação a curvatura entre os diversos táxons. Abelisauroidea de maneira geral apresenta em vista lateral a borda posterior do eixo do quadrado bem curva, como em *Noasaurus*, *Aucasaurus*, *Majungasaurus*. Em MZSP-PV 833 essa curvatura não é muito pronunciada, no entanto isso pode ser devido a distorções tafonômicas. Embora Sampson & Witmer (2007) sugiram que o quadrado de *Ceratosaurus*

seja curvo como em Abelisauroidea, os espécimes USNM 4735 e MWC 1 demonstram que o eixo nessa espécie é bem mais retilíneo que em Abelisauroidea. Já em Tyrannosauroidea a variação da curvatura é bem maior que em Ceratosauria. Em *Alioramus*, possivelmente em *Qianzhousaurus*, *Daspletosaurus*, *Tarbosaurus* e *Tyrannosaurus* a curvatura do eixo é bem mais acentuada que nos demais táxons. Os côndilos quadráticos articulam-se com a glenoide da mandíbula e apresentam diferentes tamanhos entre si, sendo que o côndilo medial tende a ser eventualmente mais robusto que o côndilo lateral, de modo que o primeiro apresenta uma inclinação mais ventral que o segundo. *Eoabelisaurus* apresenta a condição oposta, mas também aqui é interpretado como uma distorção tafonômica. Dorsal ao côndilo lateral ocorre em Tyrannosauroidea, com exceção de *Guanlong*, *Proceratosaurus* e *Xiongguanlong*, uma abertura peneumática denominada pneumatocelo, não presente em Ceratosauria.

Os ramos quadartojugal e pterigoide apresentam uma disposição subperpendicular em relação um ao outro em todos os clados. Em vista posterior observa-se que o quadratojugal e quadrado formam entre si um grande forame alongado dorso-ventralmente, presente em Tyrannosauroidea, mas ausente em Ceratosauria. De maneira interessante esse forame está presente em diversos táxons basais como *Herrerasaurus*, *Liliensternus* e *Dilophosaurus*, sugerindo que a perda do forame é secundária em Ceratosauria (Sampson & Witmer, 2007). Dessa forma o ramo quadratojugal é mais extenso dorso-ventralmente em Ceratosauria que em Tyrannosauroidea. O quadrado do Megaraptoridae *Aerosteon* apresenta uma particularidade dentre os Tyrannosauroidea, pois dorsal ao pnematocelo, e lateral ao ramo quadratojugal, ocorre um forame quadrático subcircular e levemente alongado dorsoventralmente (Sereno *et al.*, 2008).

O ramo pterigoide é triangular e é projetado anteriormente a partir da margem interna do quadrado. Em vista lateral o formato do quadrado assemelha-se a uma vela de barco. A superfície lateral do quadrado é mais lisa que a medial ao passo que a superfície medial possui uma concavidade margeada ventralmente por uma borda mais espessa. A inclinação da margem ântero-dorsal do ramo pterigoide é aproximadamente 45º em relação ao eixo horizontal. *Alioramus*, *Daspletosaurus Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus* (possivelmente todos os demais Tyrannosauridae) apresentam a extremidade distal do

ramo pterigoide mais larga dorso-ventralmente que os demais táxons. Nesse aspecto, em Ceratosauria, *Ceratosaurus* apresenta uma condição semelhante aos Tyrannosauridae, enquanto que em Abelisauroidea a extremidade é mais aguda.

3.2.12. Esquamosal

O esquamosal é um elemento complexo que se localiza na região póstero-lateral do crânio, articulando-se com o pós-orbital anteriormente, o parietal medialmente, com o quadrado ventralmente, o processo paraociptal posteriormente e com o quadratojugal lateralmente (**Figura 21**). Este último contato não ocorre em Abelisauridae, embora Bonaparte & Novas (1985) tivesse descrito essa condição para *Abelisaurus*; no entanto neste táxon a porção dorsal do quadratojugal não está preservada (Sampson & Witmer, 2007). Em Ceratosauria o esquamosal é trirradiado, ao passo que em Tyrannosauroidea esse osso é tetrarradiado. Essa diferença ocorre porque o contato de articulação entre o pós-orbital e o parietal são claramente separados por dois ramos em Tyrannosauroidea, enquanto que em Ceratosauria o contato do esquamosal com esses dois ossos é feito por apenas um ramo largo lateralmente.

A porção do esquamosal que contata com o parietal em Abelisauridae faz parte da crista nucal, que é bem desenvolvida nessa família (com exceção de *Eoabelisaurus*, cuja crista nucal é mais baixa que dos demais mebros do clado), ao passo que em Ceratosauria basais e Tyrannosauroidea o esquamosal não faz parte dessa crista. A crista nucal nesses dois grupos, portanto, é formada apenas pelo parietal. O contato do

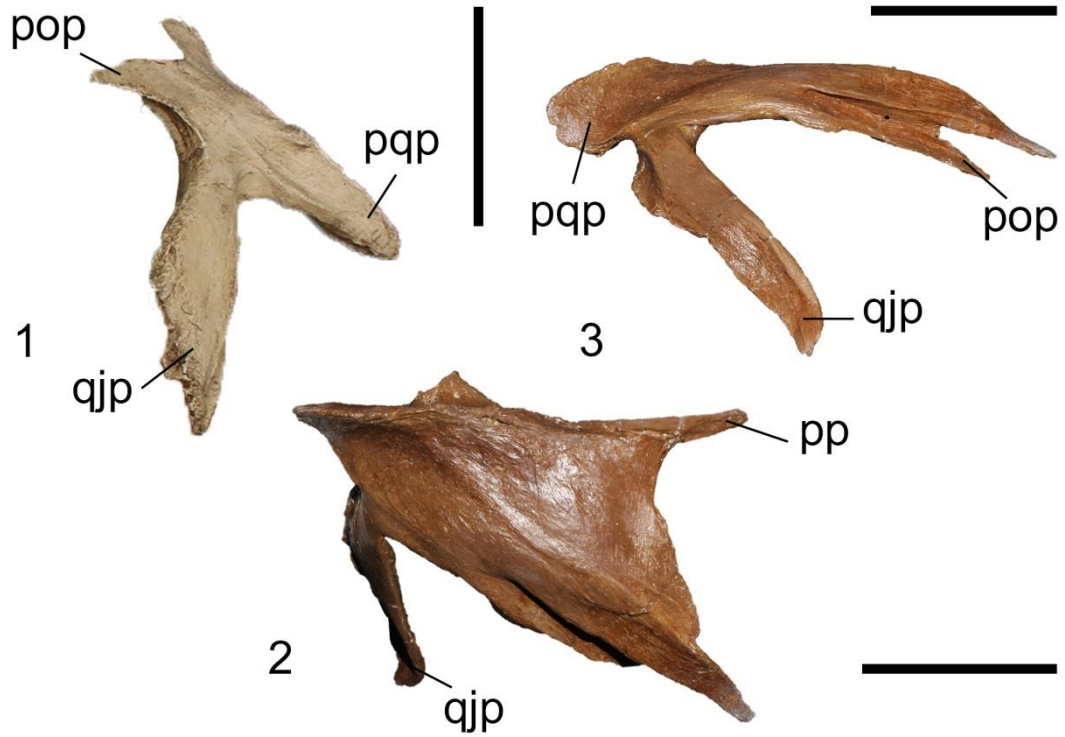


Figura 21. Esquamosal esquerdo de *Majungasaurus* FMNH PR 2100 (réplica) em (1) vista lateral. Esquamosal direito de *Tyrannosaurus* BMR P 2002.4.1 em (2) vista dorsal e (3) vista lateral. Barra de escala: 5 cm.

esquamosal e o parietal em Abelisauridae é amplo e o osso estende-se dorsalmente, enquanto que nos demais táxons esse contato é feito por um processo pontiagudo.

O contato com o pós-orbital é alongado e inclinado dorsalmente, sendo um processo único em Ceratosauria e Tyrannosauroidea não Tyrannosauridae, enquanto que em Tyrannosauridae esse processo é subdividido e separado por uma fossa, de modo que "abraça" o processo posterior do pós-orbital. A parte dorsal desse processo é mais larga dorso-ventralmente que a parte ventral. No caso dos demais táxons, o contato com o pós-orbital ocorre na superfície ventral do ramo esquamosal do pós-orbital.

O ramo lateral (processo quadratojugal) estende-se ventralmente e é visível em vista lateral. Em Ceratosauria e Proceratosauridae esse ramo é retilíneo e possue contato com o quadratojugal em *Ceratosaurus*, *Limusaurus* e Proceratosauridae, enquanto que em Abelisauridae esse contato não ocorre. Em Ceratosauria o ramo quadratojugal é mais

estreito que em Proceratosauridae, sendo que neste último a base do ramo é mais larga para o contato com o quadratojugal. Em *Yutyrannus* e Tyrannosauridae o ramo quadratojugal é direcionado anteriormente, fazendo com que toda a superfície ventral contate o quadratojugal, dividindo a fenestra laterotemporal em partes dorsais e ventrais.

O ramo (processo pós-quadrático do esquamosal) que estende-se posteriormente, está dorsal ao contato com o quadrado. Esse ramo é curto, sendo mais evidenciado em Ceratosauria, Proceratosauridae que em *Yutyrannus* e Tyrannosauridae. Em *Ceratosaurus* e Proceratosauridae o ramo é inclinado ventralmente e possui uma configuração mais retilínea nos demais táxons. Nos casos de *Carnotaurus* e *Abelisaurus* esse ramo é mais profundo na extremidade posterior que nos demais Abelisauridae. O contato com o quadrado é curto e ocorre ventralmente a esse ramo.

3.2.13. Frontal

O frontal está posicionado na região dorsal do crânio e faz parte do teto craniano, articulando-se anteriormente com o nasal, ântero-lateralmente com o lacrimal e frontal, lateralmente com o pós-orbital, posteriormente com o parietal, ventralmente esfenotemóide e póstero-ventralmente com o lateroesfenoide (**Figura 22**). Os contatos entre esses ossos geralmente são bem visíveis, mesmo entre os frontais, sendo que esses últimos se articulam parcialmente entre si. No entanto os frontais de Abelisauridae são muito espessos, rugosos e dificilmente observa-se a sutura entre eles como em *Carnotaurus*, *Majungasaurus* e *Aucasaurus*. O formato entre os frontais varia bastante em relação aos táxons estudados podendo ser subtriangulares ou subretangulares. Com exceção de Abelisauridae, em nenhum outro táxon são observadas ornamentações bem desenvolvidas nos frontais. *Carnotaurus* possui duas projeções laterais nos frontais com inclinação de aproximadamente 45° formando dois chifres ósseos, podendo ter sido coberto com uma estrutura córnea que aumentaria seus tamanhos (Bonaparte *et al.*, 1990). *Majungasaurus* possui uma única projeção dorsal formada por ambos os frontais, menos pronunciada que em *Carnotaurus*. Essa projeção é horizontal e pneumatizada internamente sendo que a superfície externa é bastante rugosa e ultrapassa em tamanho

vertical a crista nucal. Diferentemente desses dois táxons, *Rajasaurus* possui a projeção dorsal formada pelos frontais e nasais (Wilson *et al.*, 2003). Os demais táxons de Abelisauridae não possuem projeções, no entanto os frontais são mais espessos que os demais terópodes.

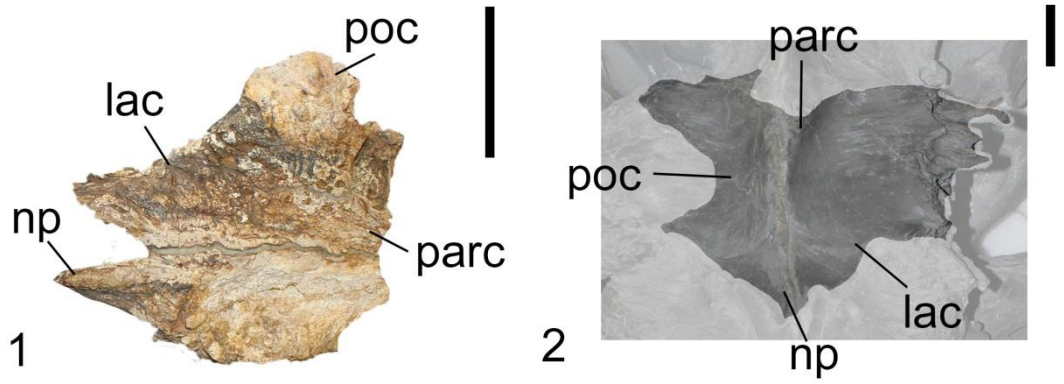


Figura 22. Frontais em vistas dorsais de (1) *Rugops* MNN IGUI1 e (2) *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081 (réplica). Barra de escala: 5 cm.

O contato com o nasal dá-se por meio do processo nasal do frontal. Essa projeção anterior do nasal varia em relação a distância da linha sagital entre os táxons. Em Ceratosauria o processo mantém-se distante lateralmente da linha sagital enquanto que em Tyrannosauroidea este mantém-se mais próximo. *Ceratosaurus* possui o processo nasal curto e com a extremidade anterior subreta; já Abelisauridae apresenta o processo mais longo e pontiagudo. Em Tyrannosauroidea a extremidade anterior é pontiaguda, mas não tão acentuada como em Abelisauridae. O contato entre o frontal e o nasal é mais simples em terópodes não Abelisauridae, uma vez que nesses o contato é estreito e com bastante rugosidades entre os ossos, com exceção de *Eoabelisaurus*, *Rugops* e MZSP-PV 833. Entretanto, nesses três últimos, o contato entre esses ossos é mais estreito e com rugosidades que em terópodes não Abelisauridae.

O contato do frontal com o pré-frontal é anterior ao contato com o lacrimal. Em *Ceratosaurus* o contato entre frontal e lacrimal não ocorre, uma vez que o pré-frontal é alongado ântero-posteriormente e ocupa toda a superfície ântero-lateral, anterior ao contato com o pós-orbital. A superfícia de contato com o lacrimal inclina-se lateralmente

acompanhando a superfície posterior do lacrimal. Já o contato com o pós-orbital é em formato de "U" externamente e varia de acordo com o tamanho da porção dorsal do desse osso. Por exemplo, em *Ceratosaurus* e Proceratosauridae o contato pós-orbital/frontal é mais estreito que nos demais táxons, pois a superfície dorsal do pós-orbital é mais estreita ântero-posteriormente que nos outros táxons. No entanto, o contato interno entre esses dois ossos, a superfície de articulação é mais retilínea e com bastante invaginações entre os ossos. Posterior a esse contato, o frontal margeia a fenestra supratemporal em todos os táxons, com uma inclinação ventral do frontal, formando a fossa supratemporal que abriga o músculo adutor mandibular. Entretanto, medial a fossa supratemporal, o frontal inclina-se dorsalmente e articulam-se entre si por meio de uma crista sagital, presente em Abelisaurida (exceto *Eoabelisaurus*, *Rugops* e MZSP-PV 833) e Tyrannosauridae. A sutura com o parietal ocorre posteriormente e segue ventralmente pela fossa supratemporal, sendo visivelmente mais estreita em Ceratosauria que em Tyrannosauroidea. Isso ocorre porque a porção posterior do frontal em Tyrannosauroidea é mais larga que em Ceratosauria, de modo especial em Tyrannosauridae cuja porção posterior do frontal é mais larga. *Tyrannosaurus* possui o frontal particularmente mais largo em função da amplitude lateral da parte posterior do crânio. Em Ceratosauria a sutura entre o frontal e o parietal ocorre posterior a uma constrição entre os frontais, na região posterior dos ossos, mesmo em táxons sem crista sagital. Essa conformação está presente no clado e possivelmente é uma apomorfia do grupo (Sampson & Witmer, 2007).

3.2.14. Parietal

O parietal é o osso mais posterior da região dorsal do crânio, e articula-se entre si medialmente, com o frontal anteriormente, com o supraoccipital posteriormente e ventralmente, com o lateroesfenoide ventrolateralmente, com o esquamosal póstero-lateralmente e com o processo paraocipital posteriormente (**Figura 23**).

O parietal projeta-se dorsalmente e expande-se lateralmente articulando-se com o esquamosal. A expansão dorsal do osso forma uma crista nucal transversal e abriga o músculo adutor mandibular; essa expansão é mais pronunciada em Abelisauridae (ver

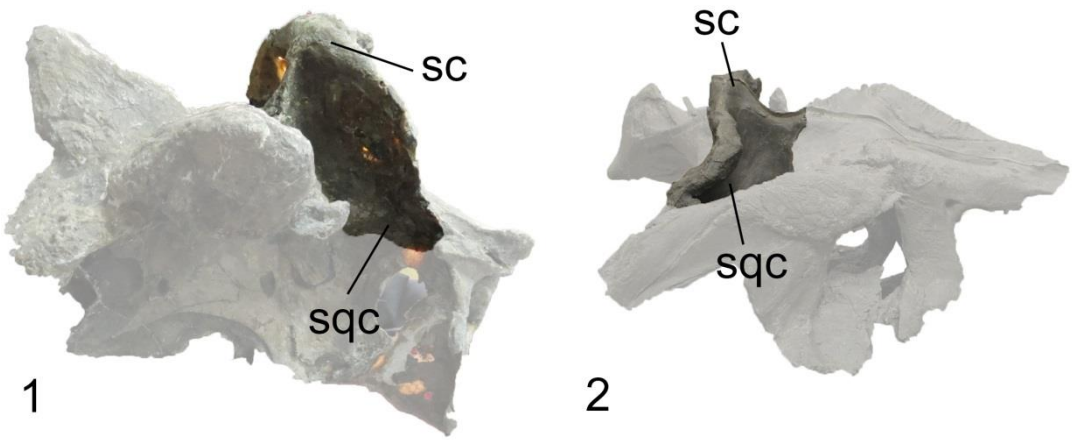


Figura 23. Parietal de (1) *Carnotaurus* MACN-CH 84 e (2) *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081 (réplica) em vista dorsolateral.

abaixo) e Tyrannosauridae. Em *Ceratosaurus* e outros táxons mais basais como Proceratosauridae e *Yutyrannus* a crista nucal formada pelo parietal é mais baixa, porém em Tyrannosauroidea é mais larga lateralmente que em Ceratosauria. Durante o desenvolvimento ontogenético de Tyrannosauridae a crista nucal tende a ficar mais alta que larga lateralmente (Carr, 1999); esse desenvolvimento possivelmente também ocorre em Ceratosauria. No caso de Abelisauridae, alguns táxons não apresentam o parietal pronunciado dorsalmente: *Rugops*, MZSP-PV 833, *Eoabelisaurus*, *Abelisaurus*; enquanto que os demais Abelisauridae possuem esse osso bem desenvolvido dorsalmente. Em *Aucasaurus* e *Skorpiovenator* a visualização da crista nucal é prejudicada pela falta de preservação e falta de preparação do material até o presente momento, respectivamente. *Aucasaurus*, apesar de não ter a extremidade posterior do parietal preservada, apresenta inclinação na base do osso que sugere que esse táxon também tinha a crista nucal bem desenvolvida. Embora Sampson & Witmer (2007) não reconheçam a condição do caráter de desenvolvimento dorsal da crista nucal em Abelisauridae, possivelmente esta está relacionada com o tamanho da musculatura adutora mandibular e a braquirrostria

presente nesses táxons. Tyrannosauridae possue a crista nucal alta e larga com as bordas dorsais dos parietais ligeiramente inclinadas anteriormente. Essa inclinação do parietal também é observada em Abelisauridae, no entanto nesse clado a inclinação dá-se na região mediana do osso, próxima a sutura.

A articulação entre os parietais, em plano sagital, forma uma crista sagital que pode originar-se no frontal e separa a fenestra supratemporal. Em vista anterior, o parietal apresenta a superfície anterior ligeiramente reta ou convexa, enquanto que a superfície posterior é mais côncava. Essa característica é mais bem observada em Tyrannosauroidea que em Ceratosauria. Posteriormente o parietal articula-se com o supraoccipital. Essa articulação é mais ventral em Tyrannosauroidea que Ceratosauria. Dentre Ceratosauria, Abelisauridae apresenta o contato dorsal entre esses dois ossos de forma robusta, com o supraoccipital encobrindo a superfície dorsal do parietal. Ainda em vista posterior, o parietal forma com o esquamosal e o otoccipital uma fenestra alongada dorso-ventralmente em Tyrannosauroidea e possivelmente em *Ceratosaurus*. Em Abelisauridae essa fenestra é menor e forma um forame (Sampson & Witmer, 2007), uma vez que o esquamosal participa dorsalmente da crista nucal, reduzindo então o tamanho da fenestra.

Ventralmente, o parietal apresenta bastante forames e forma o teto craniano da parte posterior do cérebro. Brochu (2003) interpreta essa condição em *Tyrannosaurus* como parte do sistema venoso cefálico dorsal. Essa premissa é corroborada para *Majungasaurus* por Sampson & Witmer (2007).

3.2.15. Basioccipital

O basioccipital localiza-se posteriormente no crânio, articulando-se com o otoccipital dorsalmente e lateralmente, com o basiesfenoide anteriormente e com o atlas posteriormente (**Figura 24**). Juntamente com o otoccipital, faz parte do côndilo occipital, no entanto ocupa a maior superfície do côndilo. O formato geral do osso é subtriangular ou subquadrangular nos diferentes táxons de Ceratosauria e Tyrannosauroidea, sendo que a parte ventral não é reta e possui as bordas ventrolaterias (tubérculos basais do

basioccipital) abauladas, enquanto que a borda ventral é côncava para abrigar a musculatura craniocervical (rectus capitis dorsalis e/ou ventralis, de acordo com Sampson & Witmer, 2007). Na superfície posterior do osso, dorsal ao tubérculo, a supercície torna-se côncava. De maneira geral o basioccipital é bem parecido entre Therpoda (Sampson & Witmer, 2007), mas possui algumas variações entre os clados estudados.

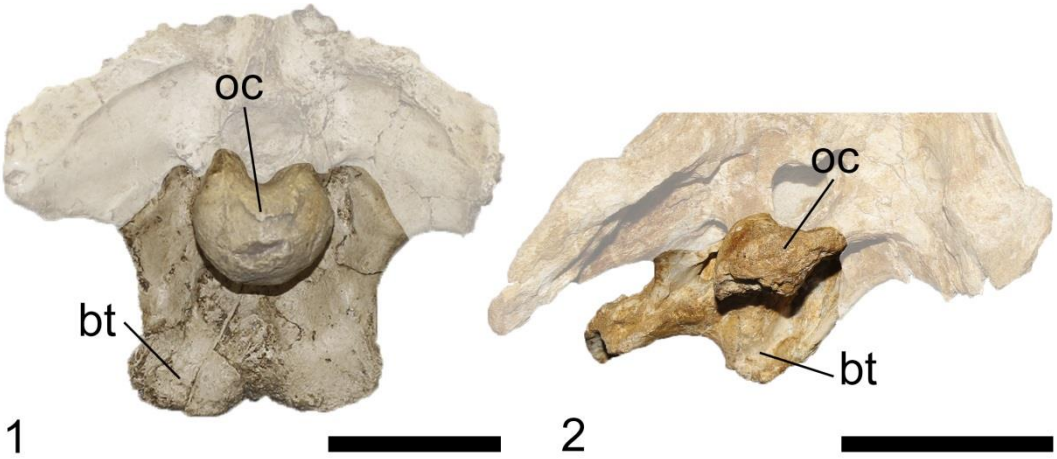


Figura 24. Basioccipitais em vista posterior de (1) *Majungasaurus* FMNH PR 2100 (réplica) e (2) *Alioramus* IGM 100/1844. Barra de escala: 5 cm.

Em Ceratosauria os tubérculos basais são constituídos pelo basioccipital, enquanto que em Tyrannosauroidea, ao menos Tyrannosauridae, esses turbérculos são formados dorsalmente pelo otoccipital e ventralmente pelo basioccipital. Ceratosauria apresenta os tubérculos dispostos mais ventralmente e mais robustos que Tyrannosauroidea. Neste útimo, os tubérculos são mais lateralizados e afilados que em Ceratosauria. Uma vez que os tubérculos são mais estreitos em Tyrannosauroidea que Ceratosauria, as concavidades de musculatura nas superfícies dorsais tornam-se mais estreitas e alongadas dorsalmente, em Ceratosauria essas concavidades são mais arredondadas. *Ceratosaurus*, *Carnotaurus* e *Majungasaurus* apresentam os tubérculos mais robustos que os demais táxons, de modo que as concavidades musculares se tornam mais distais.

A borda ventral entre os tubérculos basais é mais côncava em *Ceratosaurus* e Tyrannosauroidea que em Abelisauridae. Entre as concavidades musculares forma-se

uma pequena crista que segue da região mediana da borda ventral e segue dorsalmente quase alcançando o côndilo occipital. Essa crista é mais pronunciada em Ceratosauria que Tyrannosauroidea. Com relação ao côndilo occipital, este apresenta um aspecto subesférico com um leve alongamento lateral em todos os táxons estudados, nunca ultrapassando os tubérculos basais lateralmente.

3.2.16. Supraoccipital

O supraoccipital é o osso localizado na região posterior do crânio que contata dorso-lateralmente o parietal e ventro-lateralmente o exoccipital (**Figura 25**). Esse osso faz parte da crista nucal em *Ceratosaurus*, Abelisauridae, mas não em Tyrannosauroidea, embora faça parte em Carcharodontosauridae (Coria & Currie, 2003). O formato do osso varia entre os táxons, sendo mais alongado dorso-ventralmente em Ceratosauria que em Tyrannosauroidea, uma vez que no primeiro grupo este faz parte da crista nucal. O supraoccipital possui a base margeando o forame magno, e estreita seu eixo lateralmente, expandindo-se em sua porção mais dorsal, apresentando forma de ampulheta. Essa forma é mais pronunciada em Ceratosauria que em Tyrannosauroidea.

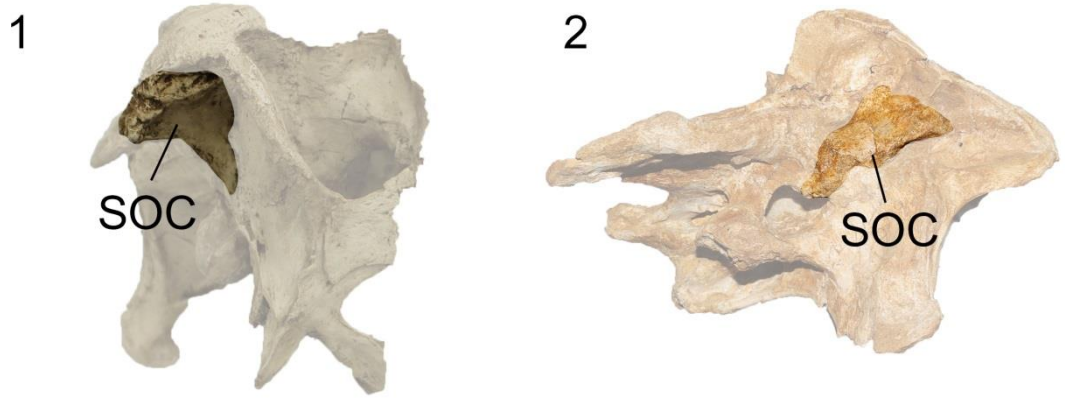


Figura 25. Supraoccipital de (1) *Majungasaurus* FMNH PR 2100 (réplica) em vista lateroposterior e (2) *Alioramus* IGM 100/1844 em vista posterior.

A porção dorsal o supraoccipital é mais robusta em todos os táxons, e em Ceratosauria apresenta uma projeção posterior na extremidade dorsal, que, ao menos em

Abelisauridae, ultrapassa posteriormente o limite do côndilo occipital. Essa projeção possui a superfície dorsal ligeiramente convexa com a extremidade mais posterior inclinada ventralmente. Ao longo do eixo dorsoventral do supraoccipital forma-se uma crista mediana presente em Ceratosauria, mas não em Tyrannosauroidea. Essa crista torna-se gradualmente mais pronunciada dorsalmente, até finalizar com a extremidade mais posterior da crista nucal.

3.2.17. Palatino

O palatino é um osso que se localiza na região interna do crânio, medial ao maxilar, contatando lateralmente o maxilar e o jugal e medialmente o vômer e o pterigoide. Pela posição anatômica do palatino (interna) torna-se difícil de estudar esse osso em espécimes articulados, de maneira especial nos espécimes grandes, cuja mobilidade do fóssil é dificultada pela massa e, muitas vezes, pela fragilidade (**Figura 26**). Em espécimes desarticulados, o estudo do palatino, assim como dos demais ossos internos, torna-se mais fácil.

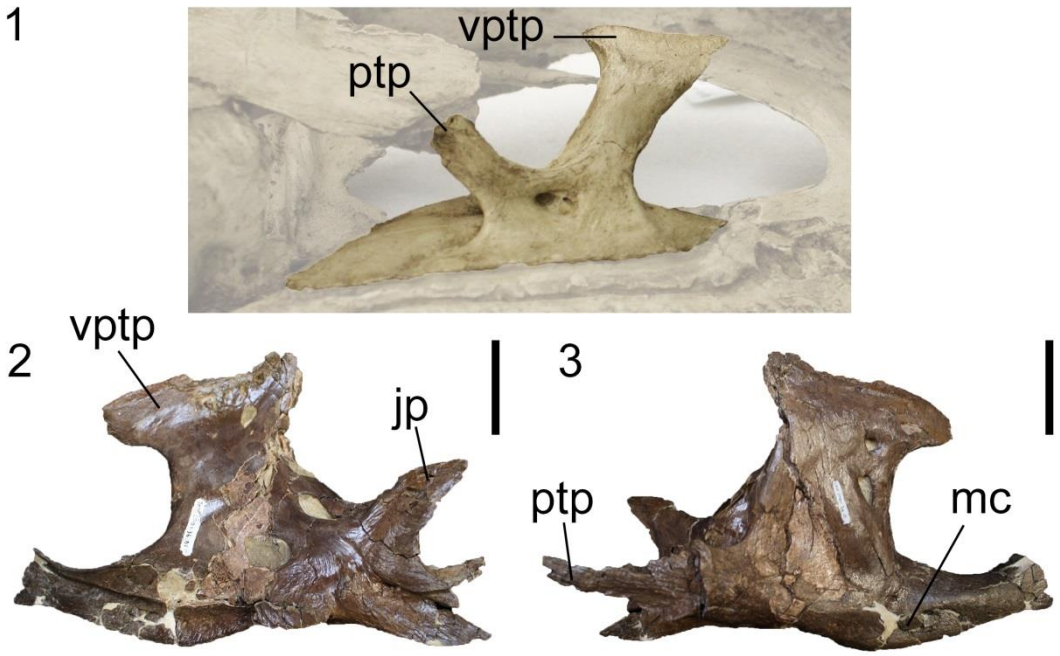


Figura 26. Palatino esquerdo de (1) *Majungasaurus* FMNH PR 2100 (réplica) em vista ventral. Palatino esquerdo de *Daspletosaurus* TMP 2001.36.1 em (2) vista lateral e (3) vista medial. Barra de escala: 5 cm.

O palatino é um osso tetrarradiado apresentando quatro projeções, sendo que as projeções ventrais (anterior e posterior) que compreendem o corpo do palatino, articulam-se com o maxilar; a projeção dorso-posterior articula-se com o pterigoide e a projeção dorsal articula-se com o vômer. Os processos anteriores e posteriores contribuem para a formação de três aberturas palatais: a coana, anterior ao processo vomeropterigoide; fenestra pterogopalatina, entre os processos vomeropterigoide e pterigoide e, por fim, a fenestra suborbital que está posterior ao processo pterigoide.

O processo jugal é claramente mais robusto em Tyrannosauroidea que em Abelisauridae. No primeiro, a região posterior do processo apresente forma de leque, ao passo que no segundo o processo jugal é mais retilíneo e subretangular.

O corpo do palatino é mais profundo dorso-ventralmente na região posterior, posterior ao processo vomeropterigoide. Essa profundidade é mais acentuada em Abelisauridae e Tyrannosauridae, os quais apresentam o processo posterior do palatino mais robusto que nos demais táxons. O processo anterior do palatino é mais curto em Abelisauridae que Tyrannosauroidea, sendo que neste último, esse processo é bem alongado e afilado, apresentando uma leve inclinação dorsal, com a superfície lateral côncava e o contato com o maxilar (na região ventral do processo) bem marcado.

Entre os processos anterior, posterior e vomeropterigoide, existe uma cavidade (recesso) subcircular. Esse recesso é bem desenvolvido em Tyrannosauroidea que em Abelisauridae. Em Tyrannosauroidea, existe uma outra abertura anterior a esse recesso, chamada de fossa anterorbital interna, não presente em Abelisauridae. Essa fossa é alongada ântero-posteriormente e está localizada mais dorsalmente em *Daspletosaurus* TMP 2001.36.01 e em *Bistahieversor* NMMNH 27469. Em *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1 e *Alioramus* a fossa anterorbital interna é mais ventral e mais alongada que nos espécimes enteriores.

O processo vomeropterigoide é dorsalmente alongado e mais pronunciado em Abelisauridae que Tyrannosauroidea. No primeiro clado, esse processo é significativamente longo e possui cerca de duas vezes o comprimento do pterigoide. Nos

dois clados estudados o processo vomeropterigoide é inclinado anteriormente e é expandido ântero-posteriormente na sua extremidade dista. A inclinação é mais evidente em Abelisauridae, ao passo que a expansão distal é mais característica em Tyrannosauroidea. A expansão distal em Tyrannosauroidea apresenta uma projeção anterior subtriangular que não está presente em Abelisauridae. O processo vomeropterigoide é ligeiramente convexo na superfície lateral e côncavo na superfície medial; e em Abelisauridae essa característica é mais evidenciada que Tyrannosauroidea.

3.2.18. Pterigoide

O pterigoide é um osso alongado ântero-posteriormente que se articula lateralmente com o ectopterigoide, anteriormente com o palatino e com o vômer, posteriormente com o quadrado, com o basiesfenoide na região central, com o epipterigoide dorsalmente e com o outro pterigoide medialmente (exceto em Tyrannosauroidea) (**Figura 27**). Esse osso varia entre os clados Ceratosauria e Tyrannosauroidea, sendo que no primeiro é mais curto ântero-posteriormente com o ramo quadrado bem expandido lateralmente. Em *Ceratosaurus* o ramo quadrado apresenta um formato quadrangular com a extremidade distal afilada. Em *Majungasaurus* essa extremidade não apresenta o mesmo grau de afilamento. No caso de Tyrannosauroidea, ao menos em *Tyrannosaurus* e *Daspletosaurus*, o ramo quadrado é subtriangular.

A articulação com o ectopterigoide ocorre após uma constrição dorsoventral do corpo do pterigoide e essa articulação é delgada projetando-se póstero-ventralmente. Essa constrição é mais pronunciada em *Ceratosaurus* e *Majungasaurus* que em *Tyrannosaurus* e *Daspletosaurus*. Em *Majungasaurus* e *Ceratosaurus* a articulação com o ectopterigoide é curvada posteriormente acompanhando o processo do ectopterigoide, e no caso de *Majungasaurus* essa curvatura é mais pronunciada que em *Ceratosaurus*. *Daspletosaurus* e *Tyrannosaurus* apresentam a articulação com o ectopterigoide menor que em Ceratosauria, sendo que a inclinação desse processo é quase horizontal em relação ao eixo principal do corpo do pterigoide.

O contato com o palatino e com o vômer ocorre na porção anterior do pterigoide, que apresenta uma torção na extremidade distal. Em *Tyrannosaurus* e *Daspletosaurus* a extremidade mais distal é mais delgada quem em *Ceratosaurus* e *Majungasaurus*, e nessa extremidade, no lado medial, ocorre o contato com o vômer. O contato com o palatino ocorre lateralmente e existe um processo posterior que é pronunciado

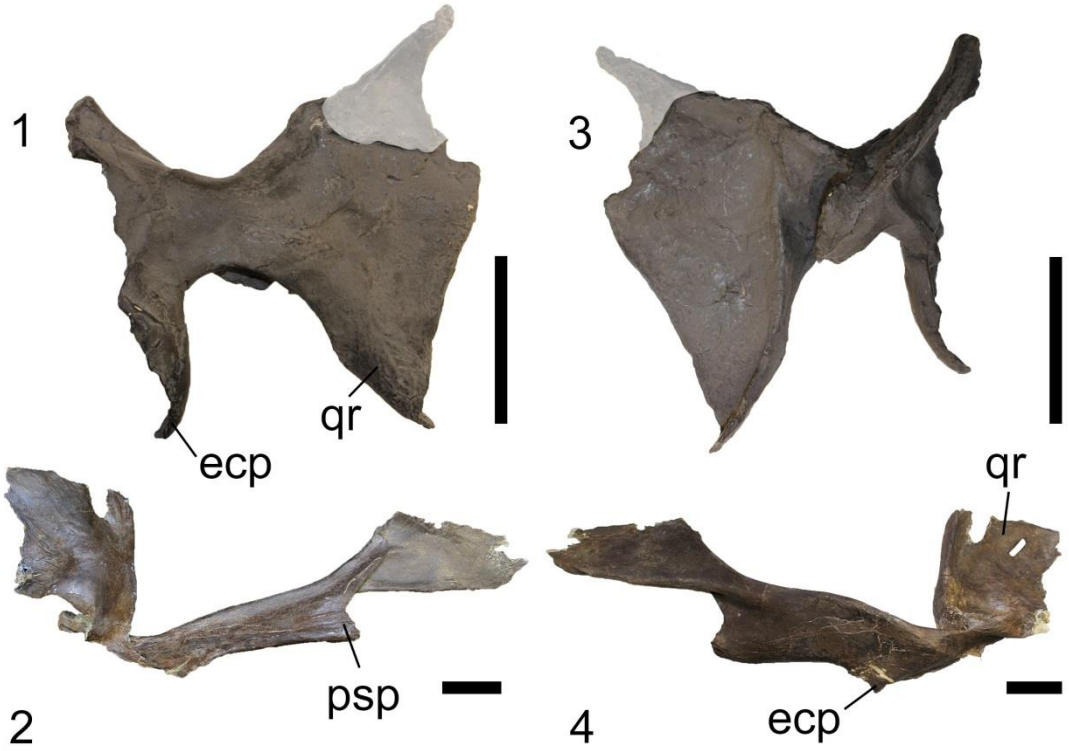


Figura 27. Pterigoide esquerdo de *Ceratosaurus* MWC 1(réplica) em (1) vista lateral e (2) medial. Pterigoide direito de *Daspletosaurus* TMP 2001.36.1 em (2) vista dorsal e (4) vista ventral. Barra de escala: 5 cm.

ântero-lateralmente apenas em *Tyrannosaurus* e *Daspletosaurus*. No caso de *Ceratosaurus* e *Majungasaurus* esse processo é inexistente, sendo que a articulação porterior com o palatino ocorre por meio de uma curvatura leteral da porção anterior do osso.

3.2.19. Ectopterigoide

O ectopterigoide faz contato interno na região palatal com o jugal lateralmente e o pterigoide medialmente. De forma geral é um osso que apresenta três partes, sendo composto pelo corpo principal anteriormente, o processo jugal lateralmente e o processo pterigoide (ramo pterigoide) medialmente (**Figura 28**).

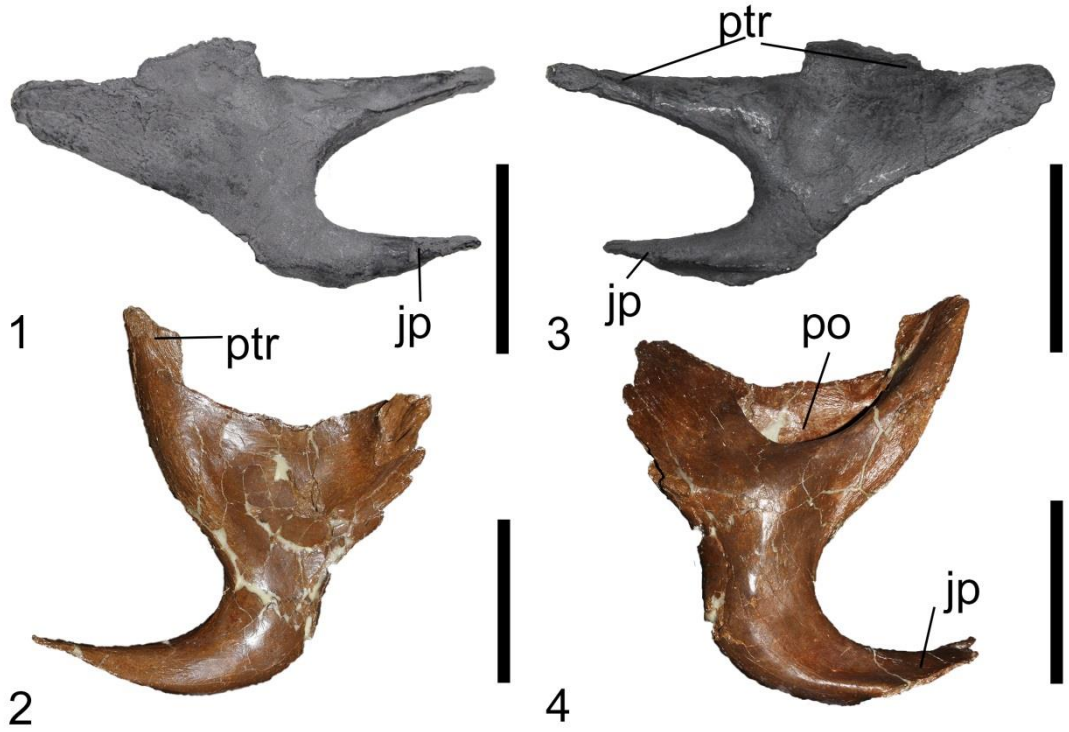


Figura 28. Ectopterigoide esquerdo de *Ceratosaurus* MWC 1 (réplica) em (1) vista dorsal e (3) vista ventral. Ectopterigoide direito de *Tyrannosaurus* BMR P 2002.4.1 em (2) vista dorsal e (4) vista ventral. Barra de escala: 5 cm.

Ocorre uma variação substancial nesse elemento entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea, apesar de em ambos os clados o ectopterigoide apresentar um formato geral de "U". No primeiro clado esse elemento apresenta os processos subparalelos entre sim. No Caso de *Ceratosaurus* a parte anterior do corpo é subtriangular, ao passo que *Majungasaurus* essa região é retangular. Em Tyrannosauroidea (ao menos em *Alioramus*, *Tyrannosaurus* e *Gorgosaurus*, os quais apresentam esse elemento isolado e de

fácil visualização) o corpo é curto e subtriangular, mas em ambos os clados a seção transversal do corpo é relativamente estreito em relação aos dois processos.

O processo jugal possui a seção transversal subcircular e em *Ceratosaurus* apresenta quase o mesmo tamanho que o processo pterigoide e em *Majungasaurus* esse processo é visivelmente menor. Em Tyrannosauroidea o processo jugal também apresenta o tamanho semelhante ao processo pterigoide, entretanto a base do primeiro é mais robusta com a extremidade distal afilando-se substancialmente e achatando-se lateralmente para articular-se com o jugal. Esse achatamento ocorre em todos os clados. No caso de *Tyrannosaurus* a extremidade distal parece encurtar-se ao longo do desenvolvimento ontogenético conforme observado nos espécimes BMR P.2002.4.1 (mais alongado) e BHI 3033 (mais curto).

O processo pterigoide possui a borda externa reta em *Ceratosaurus* e *Majungasaurus* e no primeiro táxon é mais grácil que no segundo. Em Tyrannosauroidea a borda externa é arqueada lateralmente de modo que em vista ventral é convexa. Em vista ventral a superfície entre o processo pterigoide e o corpo principal é lisa em Ceratosauria, mas em Tyrannosauroidea ocorre um recesso bem marcado. Esse recesso é alongado anteroposteriormente em *Alioramus*, *Daspletosaurus* e *Tarbosaurus* (Figura 14; Hurum & Sabath, 2003), e lateromedialmente em *Tyrannosaurus*. No caso de *Daspletosaurus* o recesso do ectopterigoide está localizado mais medialmente, de forma que em vista ventral fica pouco visível.

3.3. Mandíbula

3.3.1. Dentário

O dentário é o osso mais anterior da mandíbula contendo dentes na maioria dos Theropoda. Esse osso varia substancialmente entre os diferentes táxons analisados, de modo especial entre os táxons basais de Tyrannosauroidea (ex. *Guanlong* e *Dilong*) e os táxons mais derivados (ex. *Tyrannosaurus* e *Bistahieversor*) (**Figura 29**). Dentre Ceratosauria a variedade é mais conservativa que Tyrannosauroidea. O dentário contata o esplenial

medialmente, o angular ventralmente, o surangular dorso-ventralmente e o outro dentário ântero-medialmente. Quando articulados entre si, em vista ventral apresentam formato de "V" na grande maioria dos táxons, no entanto em Abelisauridae apresentam formato de "U", o que é característico desse clado (Sampson & Witmer, 2007). É um osso em formato subretangular e alongado, contendo a extremidade posterior mais profunda dorso-ventralmente, de modo especial em Tyrannosauroidea que Ceratosauria. A borda dorsal do dentário é levemente côncava, mas em Abelisauridae tende a ser quase reta. Em Tyrannosauridae existe uma constrição na região mediana do dentário, sendo mais pronunciada em *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus*.

O número de dentes varia também entre os táxons, sendo expressos na tabela abaixo.

Tabela 5: Relação entre gêneros e números de dentes presentes nos dentários. Os números seguidos de "?" sugerem os possíveis números de dentes maxilares baseados na contagem de dentes das ilustrações dos artigos de descrições dos espécimes examinados.

Gênero	Clado	Número de dentes	Referência
Ceratosaurus	Ceratosauria	15	Gilmore, 1920
Limusaurus	Ceratosauria	0	Xu *et al.*, 2009
MZSP-PV 833	Abelisauridae	18	Observação própria
Majungasaurus	Majungasaurinae	17	Sampson & Witmer, 2007
Ekrixinatosaurus	Brachyrostra	17	Observação própria
Skorpiovenator	Brachyrostra	-	Canale *et al.*, 2009
Carnotaurus	Carnotaurini	13	Bonaparte *et al.*, 1990
Proceratosaurus	Proceratosauridae	20	Rauhut *et al.*, 2010
"Raptorex"	Tyrannosauroidea	11	Sereno *et al.*, 2009
Dilong	Tyrannosauroidea	12?	Xu *et al.*, 2004
Alioramus	Alioramini	20	Brusatte *et al.*, 2012b
Qianzhousaurus	Alioramini	18	Lü *et al.*, 2014
Gorgosaurus	Tyrannosauridae	15-17	Larson, 2013
Albertosaurus	Tyrannosauridae	13-15	Larson, 2013
Tyrannosaurus	Tyrannosaurinae	12-17	Larson, 2013
Tarbosaurus	Tyrannosaurinae	14-15	Larson, 2013
Daspletosaurus	Tyrannosaurinae	16-17	Larson, 2013
Zhuchengtyrannus	Tyrannosaurinae	15	Hone *et al.*, 2011
Teratophoneus	Tyrannosaurinae	14	Carr *et al.*, 2011
Bistahieversor	Tyrannosaurinae	13	Observação própria
Lythronax	Tyrannosaurinae	14?	Loewen *et al.*, 2013

Em vista lateral apresenta diversos forames abaixo da margem alveolar que acompanham o comprimento ântero-posterior do dentário. O número de forames varia

e tendem a diminuir de número posteriormente. Uma linha ventral de forames acorre também em diversos Tyrannosauridae, como *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus*. No caso de Abelisauridae, além dos forames, a superfície lateral apresenta diversas rugosidades, tal como nos elementos rostrais. Os sulcos e rugosidades em espécimes de Tyrannosauridae mais desenvolvidos ontogeneticamente não possuí natureza dermal como em Abelisauridae (ver Ornamentações).

O contato com o surangular ocorre posteriormente por meio de uma articulação de encaixe dorsalmente, posterior ao último alvéolo dentário. Essa articulação é imediatamente posterior ao último alvéolo em Abelisauridae, enquanto que nos demais

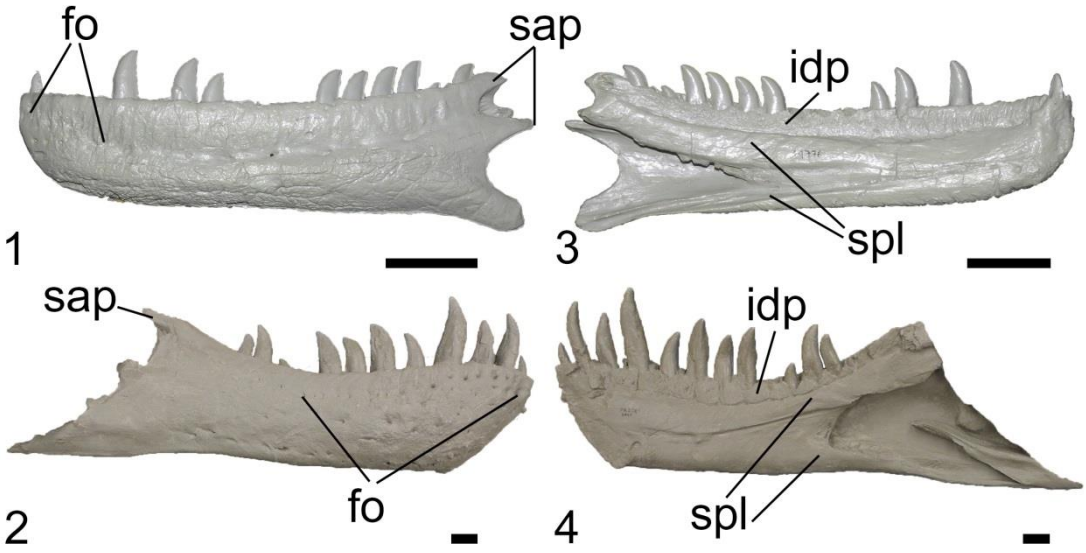


Figura 29. Dentário esquerdo de Majungasaurus FMNH PR 2100 (réplica) em (1) vista lateral e (3) vista medial. Dentário direito de Tyrannosaurus FMNH PR 2081 (réplica) em (2) vista lateral e (4) vista medial. Barra de escala: 5 cm.

táxons o dentário estende-se em um processo porterior mais alongado. A superfície de contato ventral com o surangular não ocorre em Abelisauridae, de modo que a fenestra mandibular externa torna-se mais extensa nesse clado que nos demais, alongando-se ântero-posteriormente. Ventral ao contato com o surangular o dentário é côncavo, e essa concavidade é inclinada posteriormente em Tyrannosauroidea, fazendo com que ocorra o contato entre os dois ossos. Já em Abelisauridae, a concavidade não possui inclinação.

O contato com o angular se dá por meio de uma articulação simples na região mais ventral do dentário, ventral a fenestra maxilar externa, sendo caracterizada por um processo simples em táxons não Tyrannosauridae. Nesse clado o encaixe é mais amplo dorso-ventralmente que a articulação com o surangular. O processo mais venral de articulação estende-se posteriormente no dentário.

Em vista medial o esplenial contata o dentário até pelo menos metade do comprimento a partir da superfície posterior. Esse contato ocorre por meio de um sulco medial e de uma cavidade em forma de "V" horizontal que se estende da região posterior do dentário até a sínfise mandibular. A cavidade em "V" é côncava e a superfície óssea torna-se mais fina nessa região, a qual volta a espessar-se na extremidade dista da cavidade, ou seja, na base do "V".

Anterior ao sulco medial ocorre a sínfise mandibular, que é uma articulação entre os dois dentário e uma superfície mais achatada. Em *Masiakasaurus* essa sínfise é mais alongada, de modo que o dente anterior do dentário torna-se prognata. Na superfície da sífise ocorrem diversas rugosidades e forames, em função da articulação intramandibular. Essas rugosidades são mais pronunciadas em Tyrannosauridae que nos demais táxons. Imediatamente posterior à sínfise ocorre um grande forame presente em diversos táxons, que é confluente com o sulco medial.

As placas interdentárias do dentário são fusionadas em Abelisauridae, assim como no maxilar. Nos demais táxons essas placas apresentam formato subtriangular.

3.3.2. Esplenial

O esplenial é o osso que localiza-se internamente na mandíbula e articula-se com o dentário lateralmente, o supradentário dorso-lateralmente, o angular póstero-ventralmente e o pré-articular posteriormente (**Figura 30**). De maneira geral esse osso apresenta formato triangular e uma seção estreita.

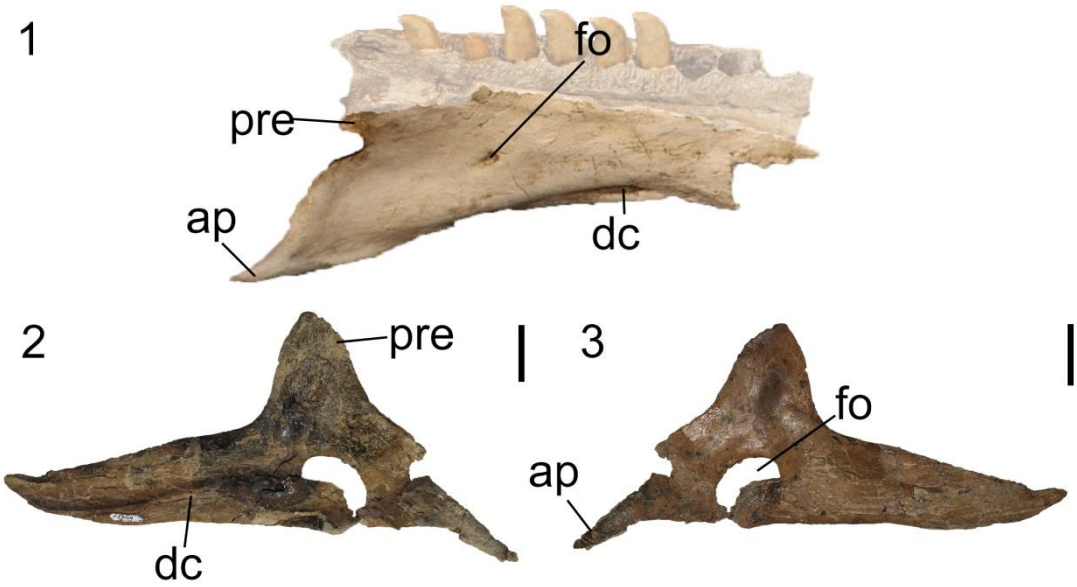


Figura 30. Esplenial esquerdo de *Majungasaurus* FMNH PR 2100(réplica) em (1) vista dorsolateral. Esplenial direito de *Bistahieversor* NMMNH 27469 em (2) vista lateral e (3) vistal medial. Barra de escala: 5 cm.

A extremidade anterior do esplenial é mais afilada e forma uma bifurcação, com dois processos, sendo um dorsal e outro ventral. Em Abelisauridae o processo dorsal é mais robusto e alongado que o ventral, exceto em *Carnotaurus*, possui os dois processos de tamanhos semelhantes. Já em Tyrannosauridae o ventral é mais robusto e alongado. Posterior ao processo ventral dessa extremidade anterior ocorre um forame que é alongado anteroposteriormente. Em Abelisauridae esse forame é reduzido e posiciona-se na superfície ventral do esplenial, ao passo que em Tyrannosauridae, esse forame é extenso ocupando a partir da superfície ventral e estendendo-se pela superfície dorsal.

A seção transversal torna-se mais robusta posteriormente, de modo especial no processo póstero-ventral, o qual se articula com o esplenial, fazendo com que a superfície medial torne-se levemente convexa. Em vista lateral essa mesma superfície possui uma fossa alongada ântero-posteriormente que finaliza posterior ao forame do esplenial. Em Abelisauridae essa fossa não é tão marcada como em Tyrannosauridae.

A margem posterior do esplenial possui diferentes formatos entre os clados estudados, sendo retilínea e oblíqua posteriormente, enquanto que em Tyrannosauridae

essa margem é côncava. O processo dorsal do esplenial articula-se com o pré-articular e é bem marcado em Tyrannosauridae, apresentando um formato triangular. Em Abelisauridae esse processo é mais baixo proporcionalmente por ser continuação direta da margem posterior do esplenial.

3.3.3. Surangular

O surangular é o osso posterior da mandíbula que contata o dentário anteriormente, o articular póstero-dorsalmente, o articular e o pré-articular póstero-medialmente (**Figura 31**). Em Ceratosauria e Tyrannosauroidea basais difere substancialmente de Tyrannosauridae, quanto a profundidade dorsoventral. Nos dois primeiros clados o surangular é mais estreito, tendo um aspecto alongado, ao passo que no terceiro, esse osso é bem profundo.

Figura 31. Surangular esquerdo de *Carnotaurus* MACN-CH 84 em (1) vista lateral e (3) vista medial. Surangular direito de *Bistahieversor* NMMNH 27469 em (2) vista lateral e (4) vista medial. Barra de escala: 5 cm.

Em vista lateral sua superfície é ligeiramente convexa, fazendo com que a superfície medial torne-se côncava. A borda dorsal do surangular é arqueada, sendo mais retilínia

em *Ceratosaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator* e *Yutyrannus*. A porção anterior do surangular que se articula com o dentário é uma projeção subtriangular e relativamente robusta. No que diz respeito a margem anterior do surangular, em *Majungasaurus* e *Skorpiovenator* é relativamente retilínea e côncava nos demais táxons. Em *Carnotaurus* essa margem é côncava, mas diferentemente dos Tyrannosauroidea, a margem é recuada posteriormente de modo que a fenestra mandibular externa é mais extensa proporcionalmente.

Na superfície póstero-dorsal ocorre uma projeção lateral comprida ântero-posteriormente (prateleira) que se estende a partir da porção posterior do surangular até aproximadamente a metade do comprimento ósseo. Ventral a essa prateleira, ocorre o forame posterior do surangular que é bem reduzido em Ceratosauria e Tyrannosauroidea não Tyrannosauridae. Nesse último o forame é bem amplo e subcircular.

A projeção posterior do surangular que se articula com o articular é arqueada dorsalmente e forma uma glenoide que, junto com o articular, abrigam a porção póstero-ventral do quadratojugal. Já a borda ventral do surangular que margeia a fenestra mandibular externa é côncava na maioria dos táxons estudados, apenas em *Majungasaurus* essa borda é convexa. Posterior a margem da fenestra ocorre um processo que se articula com o angular. Esse processo é mais pronunciado em Abelisauridae, de modo especial em *Majungasaurus*, que nos demais táxons.

Em vista medial a superfície do surangular é côncava, conforme descrito acima, e apresenta um espessamento da borda dorsal, que acompanha o comprimento anteroposterior do osso.

3.3.4. Angular

O angular é o osso da mandíbula que localiza-se em sua região ventral, alongado ântero-posteriormente e margeia a fenestra mandibular externa ântero-ventralmente (**Figura 32**). Possui a seção transversal estreita tornando-se mais robusta ântero-ventralmente. Contata com o esplenial ântero-medialmente, com o dentário ântero-

lateralmente, o pré-articular dorso-medialmente e com o surangular póstero-dorsalmente. No caso de *Majungasaurus*, e possivelmente em *Carnotaurus*, o contato com o dentário não ocorre em função da redução do processo do dentário (Sampson & Witmer, 2007). Essa condição não é compartilhada por outros Abelisauridae, pois o contato entre dentário e angular é claramente observado em MZSP-PV 833. A superfície lateral do osso é lisa na maioria dos táxons, com exceção de Abelisauridae, os quais possuem rugosidades semelhantes aos demais elementos faciais.

O processo anterior é delgado e mais alongado em Ceratosauria que Tyrannosauroidea, tornando-se ligeiramente inclinado dorsalmente e apresenta formato de gancho. A borda ventral geralmente é retilínea, podendo ser ligeiramente convexa na extremidade anterior, no processo que articula-se com o dentário e esplenial. Essa curvatura é mais pronunciada em *Carnotaurus* e Tyrannosauridae que nos demais táxons.

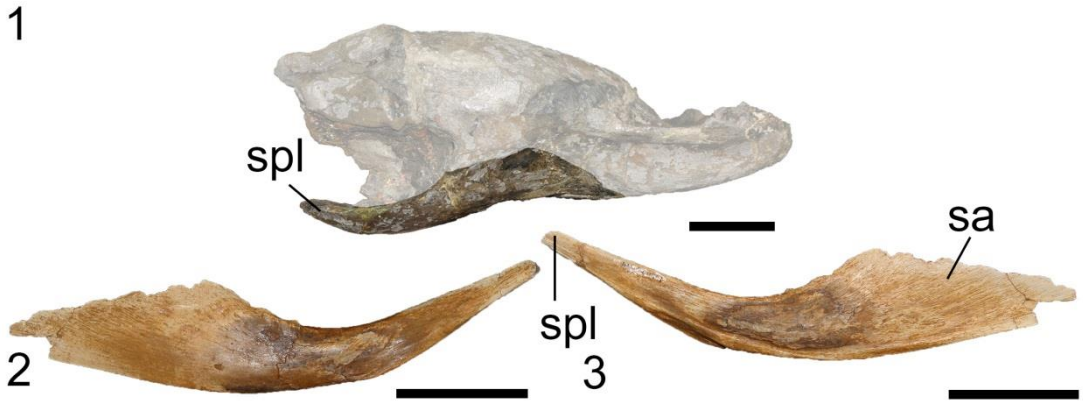


Figura 32. Angular esquerdo de *Carnotaurus* MACN-CH 84 em (1) vista lateral. Angular diretito de *Alioramus* IGM 100/1844 em (2) vista lateral e (3) vista medial. Barra de escal: 5 cm.

A borda póstero-dorsal que contata com o surangular é convexa, mais pronunciada em *Carnotaurus*, *Majungasaurus* e *Tarbosaurus* cuja borda forma um "pico". A extremidade posterior é também afilada como a enterior, mas não tão alongada. Abelisauridae possui essa extremidade menos alongada qua nos demais táxons.

O estudo da vista medial é dificultado pela articulação com outros elementos mandibulares.

3.3.5.Pré-articular

O pré-articular é um osso longo e delgado, em formato de bumerangue, que está alocado na região medial da mandíbula, articulando-se com o esplenial anteriormente, o angular ventralmente, o articular e o surangular posteriormente e com o coronoide ântero-dorsalmente (**Figura 33**). De maneira geral esse osso possui as extremidades mais expandidas, enquanto que a região mediana é mais constrita. A seção transversal do pré-articular é lateralmente achatada na região mais anterior, tornando-se subtriangular posteriormente a partir da região mediana. Nessa região mediana ocorre uma leve torção lateral do osso, de modo que este apresente uma leve inclinação lateralmente. A curvatura do pré-articular acompanha a borda ventral do surangular e da póstero-dorsal do esplenial, de modo que em Tyrannosauridae a curvatura desse osso é mais pronunciada que nos demais táxons.

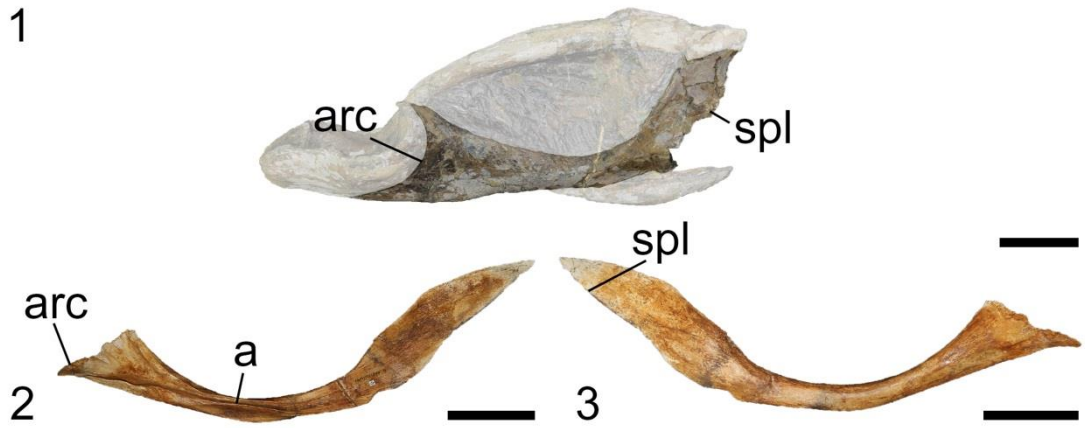


Figura 33. Pré-articular esquerdo de *Carnotaurus* MACN-CH 84 em (1) vista medial. Pré-articular direito de *Alioramus* IGM 100/1844 em (2) vista lateral e (3) vista medial. Barra de escala: 5 cm.

A extremidade anterior é subtriangular em vista lateral enquanto que a posterior é bifurcada, tendo dois processos que se articulam com o surangular dorsalmente e com o articular ventralmente. O processo ventral é mais pronunciado, pois se articula ventralmente com o articular, que está localizado na região mais posterior da mandíbula. Apesar de serem observados dois processos na maioria dos táxons, em *"Raptorex"* não

ocorre ess bifurcação, apenas uma projeção posterior do processo que se articula com o articular.

3.3.6. Articular

O articular é o osso mais posterior da mandíbula e se articula com o pré-articular ventralmente e com o surangular lateralmente (**Figura 34**). Apresenta formato de "8" em vista dorsal, sendo que a extremidade mais distal é mais alongada em Abelisauridae que nos demais táxons. Na região mediana ocorre uma crista dorsal (interglenoide) que separa as fossas glenoide medial (mais anterior) e a fossa retroarticular (mais posterior). Diferentemente de Abelisauridae, Tyrannosauroidea apresenta uma projeção medial do processo retroarticular, observada em *Alioramus* e nos demais Tyrannosauridae. A superfície dorsal do articular apresenta diversas rugosidades e forames.

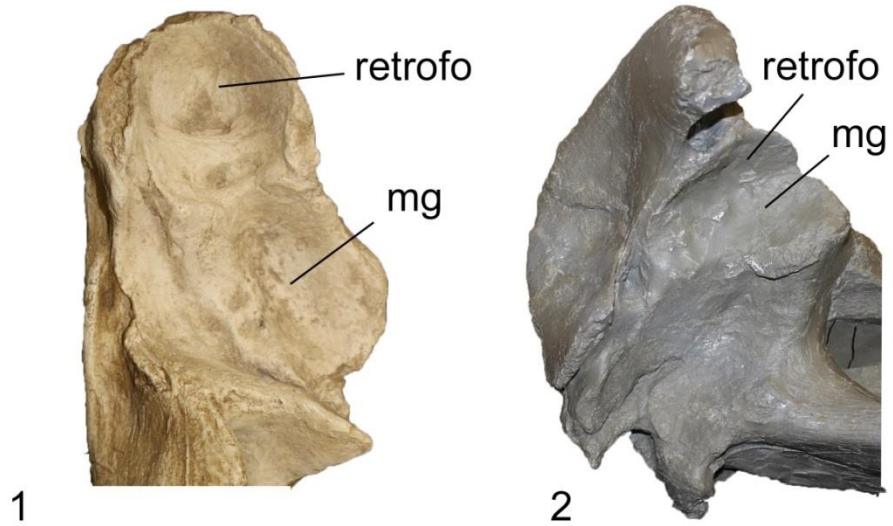


Figura 34. Articular esquerdo de (1) *Majungasaurus* FMNH PR 2100 (réplica) e articular direito de (2) *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081 (réplica) em vista dorsal.

3.4. Análises Morfométricas

Para fins didáticos, cada análise recebeu um acrônimo e um número, correspondendo ao grupo de elementos ósseos examinados seguidos do número de análises realizadas. Assim análises cranianas, por exemplo, aparecerão como Cr1, Cr2, etc., e as descrições dos acrônimos estão presentes na tabela abaixo:

Tabela 6: Descrição dos acrônimos e análises de morfometria geométrica realizadas em crânio de Ceratosauria e Tyrannosauroidea

Cr1	Análise craniana de todos os espécimes de Ceratosauria e Tyrannosauroidea com 54 *landmarks*
Cr2	Análise craniana de todos os espécimes de Ceratosauria e Tyrannosauroidea com 39 landmaks
Cr3	Análise craniana de todos os espécimes de Ceratosauria e Tyrannosauroidea com 40 landmaks
Cr4	Análise craniana de todos os espécimes de Ceratosauria e Tyrannosauroidea com 26 landmaks
Cr5	Análise craniana de todos os Theropoda da **Tabela 1**

3.4.1. Análises cranianas (Cr)

Nesta etapa foram analisados vinte e nove (29) espécimes de crânios de Theropoda Ceratosauria e Tyrannosauroidea em vista lateral. O primeiro conjunto de dados contém 54 *landmarks* (Cr1), o segundo (Cr2) com 39 *landmarks* (foram excluídos os *landmarks* 1, 3, 4, 5, 6, 7, 14, 17, 21, 25, 30, 31, 34, 35 e 54), o terceiro (Cr3) com 40 *landmarks* (foram excluídos os *landmarks* 40, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54), o quarto e o quinto (Cr4, Cr5) com 26 *landmarks* (foram excluídos os *landmarks* 1, 3,4, 5, 6, 7, 14, 17, 21, 25, 30, 31, 34, 35, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54). Em Cr1 e Cr3, em função de alguns táxons não apresentarem partes do crânio completamente preservadas impedindo a localização exata de alguns *landmarks*, foi estimada a localização destes comparando-se morfologicamente com outros táxons mais completos e próximos filogeneticamente. Cr2 e Cr4 possuem todos os 39 e 26 *landmarks* em comum entre todos os táxons respectivamente. Para todas as análises foram gerados 28 eixos de Componentes Principais (=Principal Components, PC), e a maior variação entre os crânios foi capturada pelos três primeiros, resultando mais de 60% da variação morfológica.

3.4.1.1. Análise de Cr1

Para Cr1 (54 *landmarks*) o total de variação entre os três primeiros PCs foi de 60,894 %, dos quais: 36,396% para PC1; 14,065% para PC2 e 10,433% para PC3. A análise da árvore indica que as formas dos crânios estão significativamente correlacionadas com a filogenia, sendo que o comprimento da árvore é 0,22528036 ($p<0,0001$).

O PC1 descreve a redução ântero-posterior do rostro; a ampliação dorso-ventral do crânio; a redução ântero-posterior da fenestra anterorbital e da órbita ocular e a ampliação ântero-posterior da fenestra laterotemporal. O PC2 descreve a redução ântero-posterior de todas as aberturas laterais; a redução dorso-ventral do rostro; a ampliação ântero-posterior da parte dorsal do lacrimal, pós-orbital, do jugal, esquamosal e quadrado; e a ampliação dorso-ventral da região posterior do crânio. O PC3 descreve a redução ântero-posterior do pré-maxilar; a inclinação ventral do rostro; a ampliação ântero-posterior da fenestra anterorbital, do esquamosal e do quadrado; a redução ântero-posterior da órbita e da fenestra laterotemporal; e a ampliação dorso-ventral do lacrimal, jugal e parietal (**Figura 35**). Apesar de PC4 recuperar apenas 7,789% do total de variação entre os crânios, convém citar que esse componente principal descreve de melhor forma a ampliação dorso-ventral do nasal, uma vez que alguns táxons (por exemplo, *Guanlong* e *Ceratosaurus*) apresentam essa região bem desenvolvida.

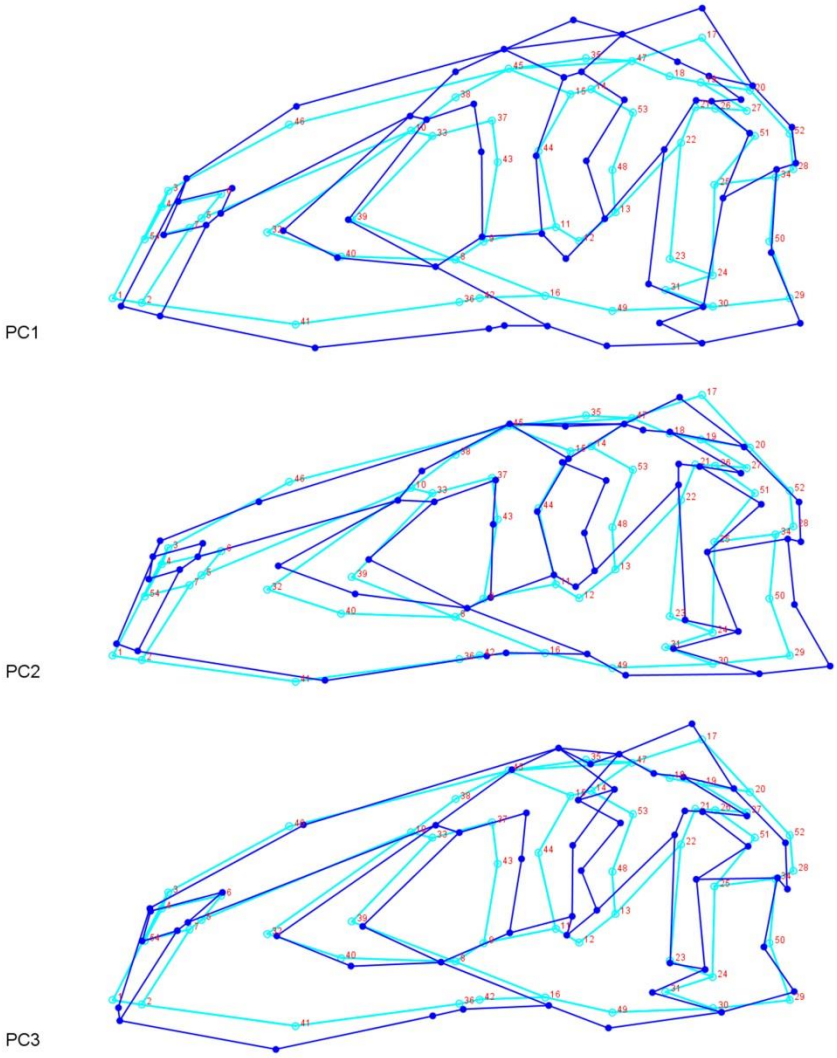


Figura 35. Variações encontradas nos três primeiros Componentes Principais (PC) de Cr1. Os pontos representam os *landmarks* utilizados, enquanto que as linhas azuis claras representam os valores médios de PC e as linhas azuis escuras representam os valores positivos.

Na análise comparativa entre PC1 e PC2 (**Figura 36**) observou-se que a maioria dos Tyrannosauroidea apresentou valores negativos de PC1, com exceção de *Tarbosaurus* ZPAL MgD−I/4 e GIN 100/65, *Tyrannosaurus* BHI 3033 e AMNH 5027 e *Yutyrannus* ELDM V1001. Dentre os Tyrannosauroidea que apresentaram valores negativos de PC2 estão *Alioramus*, *Dilong*, *Guanlong*, *Yutyrannus*, *Qianzhousaurus*, *Tyrannosaurus* CMNH 7541, *"Raptorex"*, *Tarbosaurus* GIN 100/65, MPC-D 107/66 e MPC-D 107/7. Todos os

Ceratosauria apresentaram valores positivos de PC1, enquanto que *Ceratosaurus* USNM 4735, *Carnotaurus* e *Skorpiovenator* apresentaram valores positivos de PC2, e os demais, valores negativos desse componente principal.

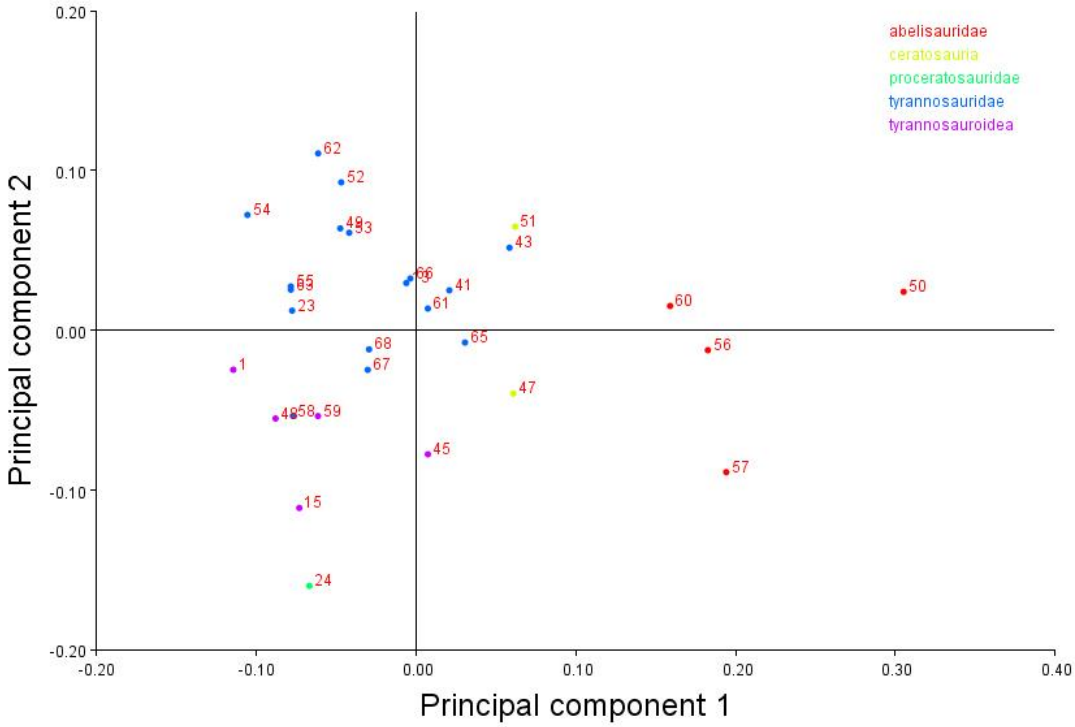


Figura 36. Gráfico demonstrando relação entre PC1 e PC2 dos diversos táxons de Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr1. 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; 47 *Limusaurus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 50 *Carnotaurus*; 51 *Ceratosaurus* USNM 4735; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 56 *Majungasaurus*; 57 MZSP-PV 833; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 60 *Skorpiovenator*; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

Na análise comparativa entre PC2 e PC3 (**Figura 37**) os resultados do segundo componente principal (PC2) foi semelhante ao da análise comparativa PC1 X PC2. No que diz respeito ao PC3, a grande maioria dos táxons ficou com valores positivos. Dentre Ceratosauria, *Limusaurus*, *Ceratosaurus* USNM 4735 e *Skorpiovenator* tiveram valores negativos de PC3; enquanto que dentre Tyrannosauroidea os táxons que apresentaram

valores negativos foram: *Dilong*, *Qianzhousaurus*, *Gorgosaurus* TMP 2009.012.0014, AMNH 5664, *"Raptorex"* e *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

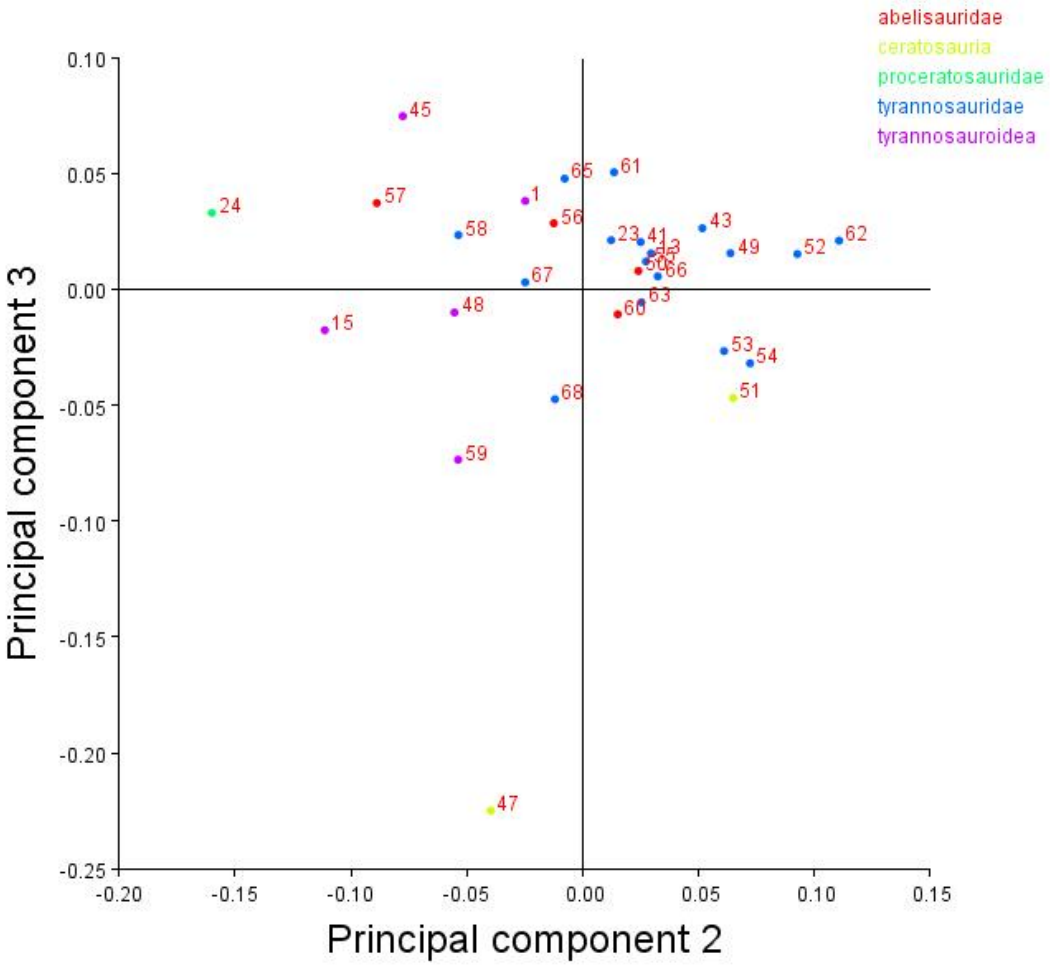


Figura 37. Gráfico demonstrando relação entre PC2 e PC3 dos diversos táxons de Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr1. 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; 47 *Limusaurus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 50 *Carnotaurus*; 51 *Ceratosaurus* USNM4735; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 56 *Majungasaurus*; 57 MZSP-PV 833; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 60 *Skorpiovenator*; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

A análise do filomorfoespaço entre os dois primeiros componentes principais (**Figura 38**) claramente separou os clados Ceratosauria e Tyrannosauroidea. O primeiro, apesar de possuir ramos longos deixando os táxons terminais mais dispersos, apresentou valores positivos de PC1, enquanto que *Limusaurus*, *Majungasaurus* e MZSP-PV 833 apresentaram valores negativos de PC2. Em Tyrannosauroidea, os táxons terminais apareceram mais próximos entre si, especialmente Tyrannosauridae e táxons irmãos. Dentro de Tyrannosauroidea, *Yutyrannus* e *Tyrannosaurus* apresentaram valores positivos de PC1, sendo que *Tyrannosaurus* apresentou valores baixos desse componente aproximando-se de *Tarbosaurus* (que possui valores negativos de PC1). *Gorgosaurus*, *Bistahieversor*, *Daspletosaurus*, *Tarbosaurus* e *Tyrannosaurus* apresentaram valores positivos de PC2.

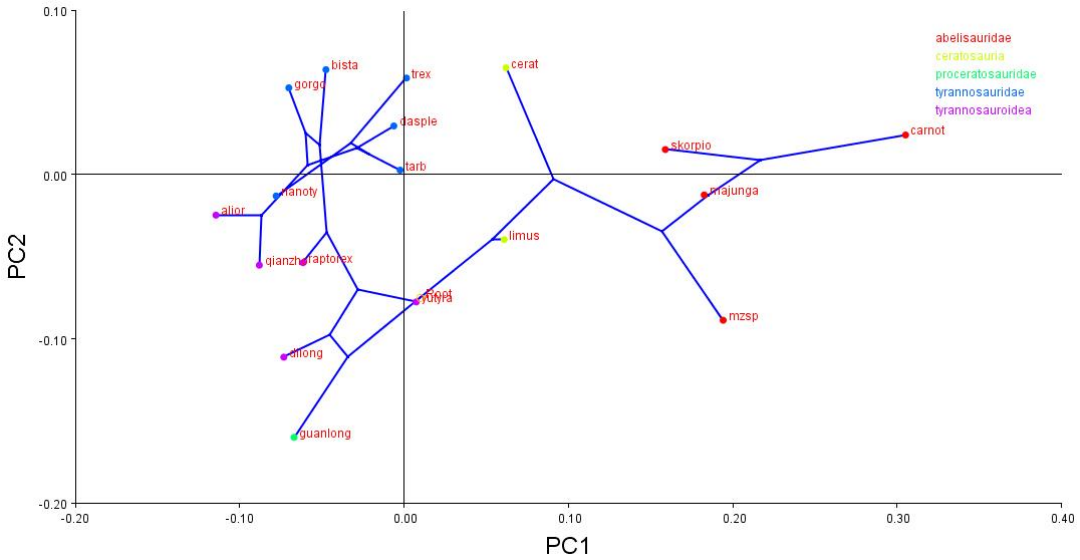


Figura 38. Filomorfoespaço demonstrando relação entre PC1 e PC2 dos táxons inclusos em Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr1.

A análise do filomorfoespaço entre PC2 X PC3 agrupou Abelisauridae junto à Tyrannosauridae, ocupando morfoespaço muito próximo, com exceção de MZSP-PV833 que ocupou morfoespaço próximo a *Yutyrannus* (**Figura 39**). Os valores positivos de PC2 foram apresentados por *Tyrannosaurus*, *Tarbosaurus*, *Daspletosaurus*, *Gorgosaurus*, *Bistahieversor*, *Carnotaurus*, *Skorpiovenator* e *Ceratosaurus*. Dentre os táxons terminais que

apresentaram valores negativos de PC3 estão: *Dilong*, *Qianzhousaurus*, *"Raptorex"*, *Limusaurus*, *Skorpiovenator*, *Gorgosaurus* e *Ceratosaurus*.

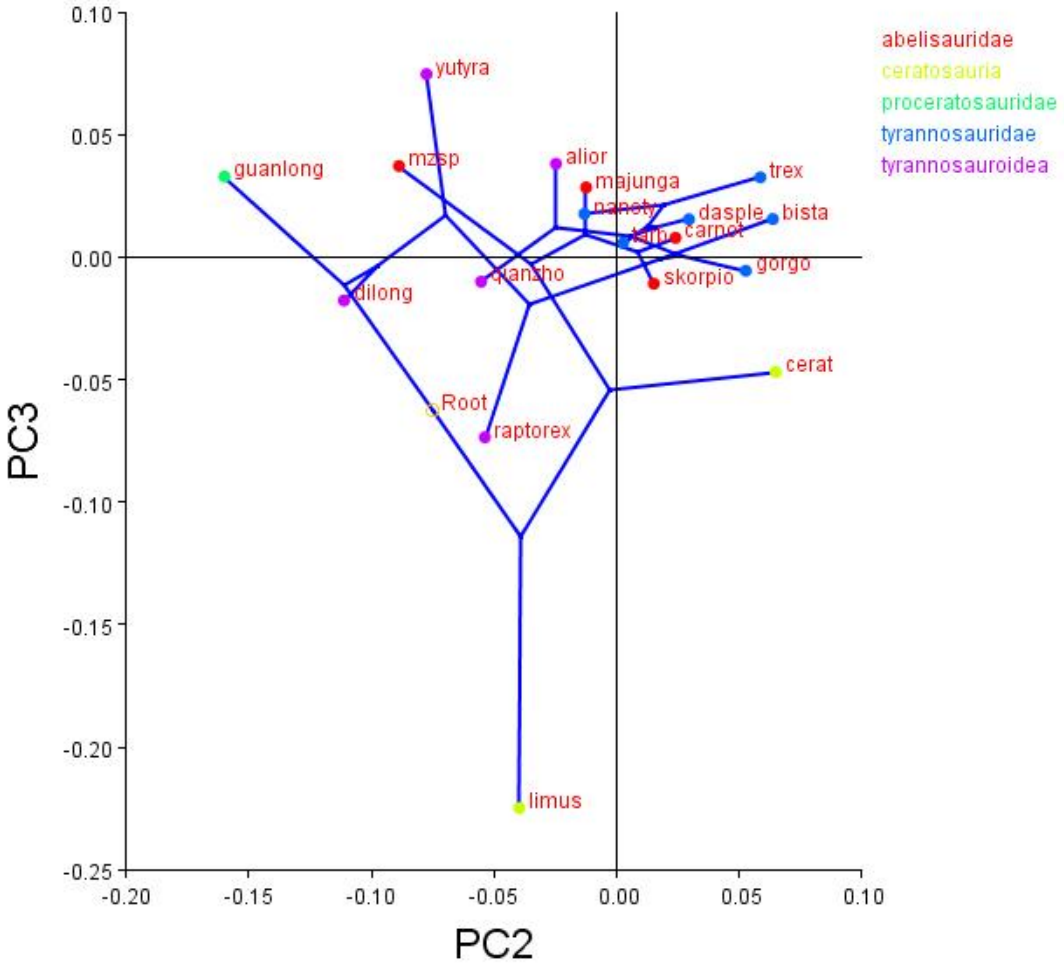


Figura 39. Filomorfoespaço demonstrando relação entre PC 2 e PC3 dos táxons inclusos em Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr1.

3.4.1.2. Análise de Cr2

Para Cr2 (39 *landmarks*) o total de variação entre os três primeiros PCs foi de 60,165 %, dos quais: 33,015% para PC1; 15,327% para PC2 e 11.824% para PC3. A análise da árvore indica que as formas dos crânios estão significativamente correlacionadas com a filogenia, sendo que o comprimento da árvore é 0,30083418 ($p<0,0001$).

O primeiro componente principal (PC1) descreve a redução ântero-posterior do rostro; a ampliação dorso-ventral do crânio; a redução ântero-posterior da fenestra anterorbital e da órbita ocular e a ampliação ântero-posterior da fenestra laterotemporal. O PC2 descreve a ampliação dorso-ventral do rostro; a ampliação ântero-posterior da fenestra anterorbital; a redução ântero-posterior da fenestra laterotemporal e a redução dorso-ventral da parte posterior do crânio. O PC3 descreve a redução ântero-posterior do rostro e do pós-orbital; a ampliação ântero-posterior da órbita ocular e a redução dorso-ventral da região mediana do crânio, na altura da órbita. Assim como em Cr1, o componente principal 4 corresponde menos que 10% do total de variação entre os crânios (8,351%) (**Figura 40**). No entanto, como em Cr1, o PC4 também descreve ampliação dorsoventral do nasal, em função dos táxons que apresentam esse osso bem desenvolvido.

Na análise comparativa entre PC1 e PC2 (**Figura 41**) todos os Ceratosauria apresentam valores positivos de PC1 e apenas *Majungasaurus* e MZSP-PV833 apresentam valores positivos de PC2. Dentre Tyrannosauroidea os táxons que apresentaram valores positivos de PC1 foram: *Daspletosaurus*, *Tarbosaurus* ZPAL MgD−I/4 e GIN 100/65, *Tyrannosaurus* BHI 3033 e AMNH 5027 e *Yutyrannus* ELDM V1001. Os valores positivos de PC2 foram recuperados por *Alioramus*, *Dilong*, *Guanlong*, *Yutyrannus*, *Qianzhousaurus*, *Tyrannosaurus* CMNH 7541 e AMNH 5027, *"Raptorex"*, *Tarbosaurus* GIN 100/65 e MPC-D 107/66, enquanto que os demais táxons apresentam valores negativos do segundo componente.

Na análise comparativa entre PC2 e PC3 (**Figura 42**) os Ceratosauria apresentaram-se mais distantes entre si no morfoespaço. *Carnotaurus*, *Limusaurus* e *Ceratosaurus* apresentaram valores negativos de PC2 e *Ceratosaurus*, *Limusaurus* e *Skorpiovenator* apresentaram valores positivos de PC3. Já dentre Tyrannosauroidea os táxons que apresentaram valores positivos de PC2 foram os mesmos da análise PC1 X PC2. Os táxons que apresentaram valores positivos de PC3 foram *Dilong*, *Guanlong*, *Qianzhousaurus*, *Gorgosaurus* AMNH 5664 e X, *"Raptorex"*, *Tarbosaurus* MPC-D 107/66 e MPC-D 107/7.

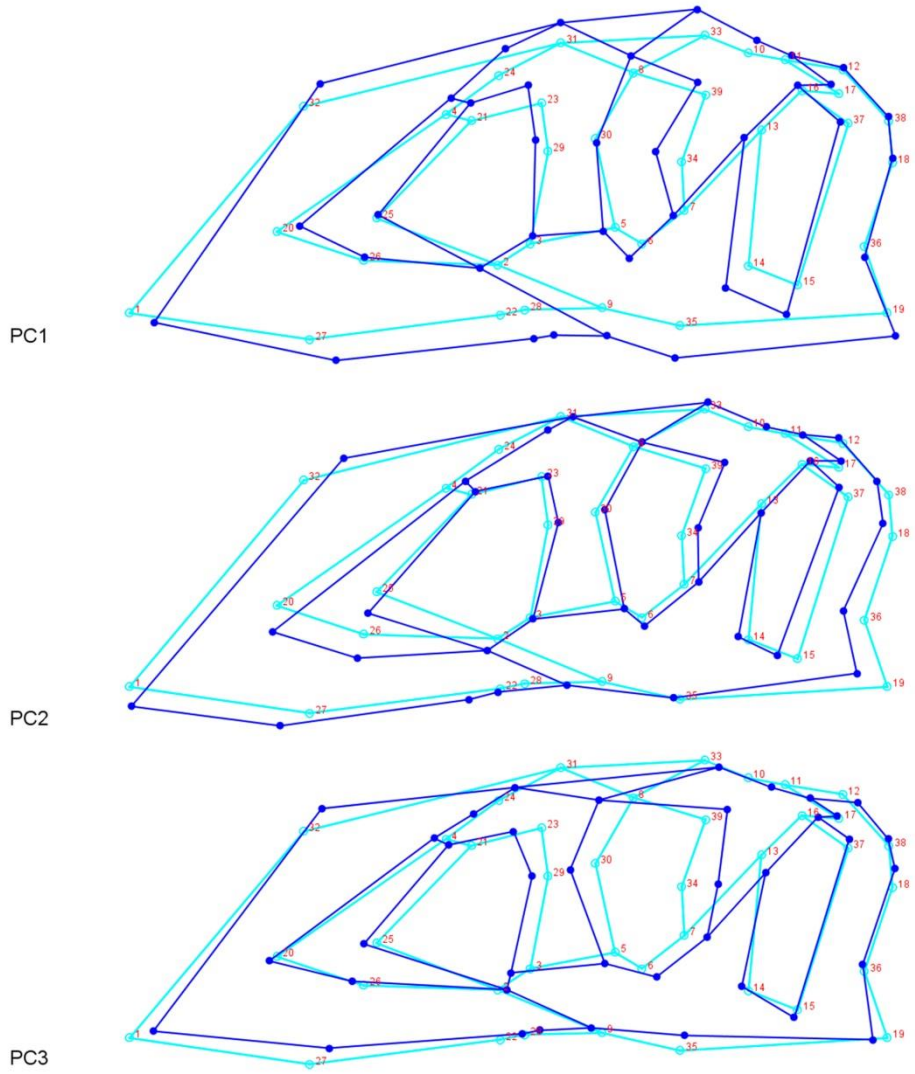


Figura 40. Variações encontradas nos três primeiros Componentes Principais (PC) de Cr2. Os pontos representam os *landmarks* utilizados, enquanto que as linhas azuis claras representam os valores médios de PC e as linhas azuis escuras representam os valores positivos.

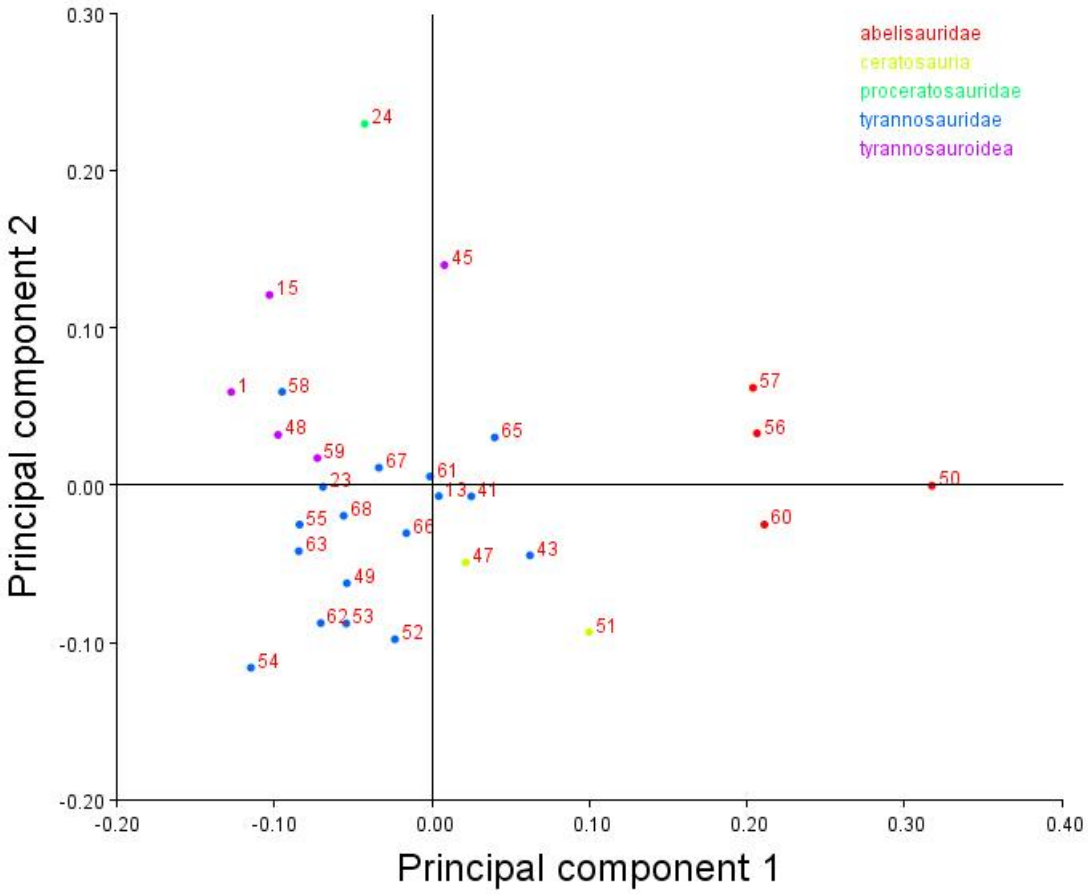


Figura 41. Gráfico demonstrando relação entre PC1 e PC2 dos diversos táxons de Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr2. 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; 47 *Limusaurus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 50 *Carnotaurus*; 51 *Ceratosaurus* USNM 4735; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 56 *Majungasaurus*; 57 MZSP-PV 833; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 60 *Skorpiovenator*; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

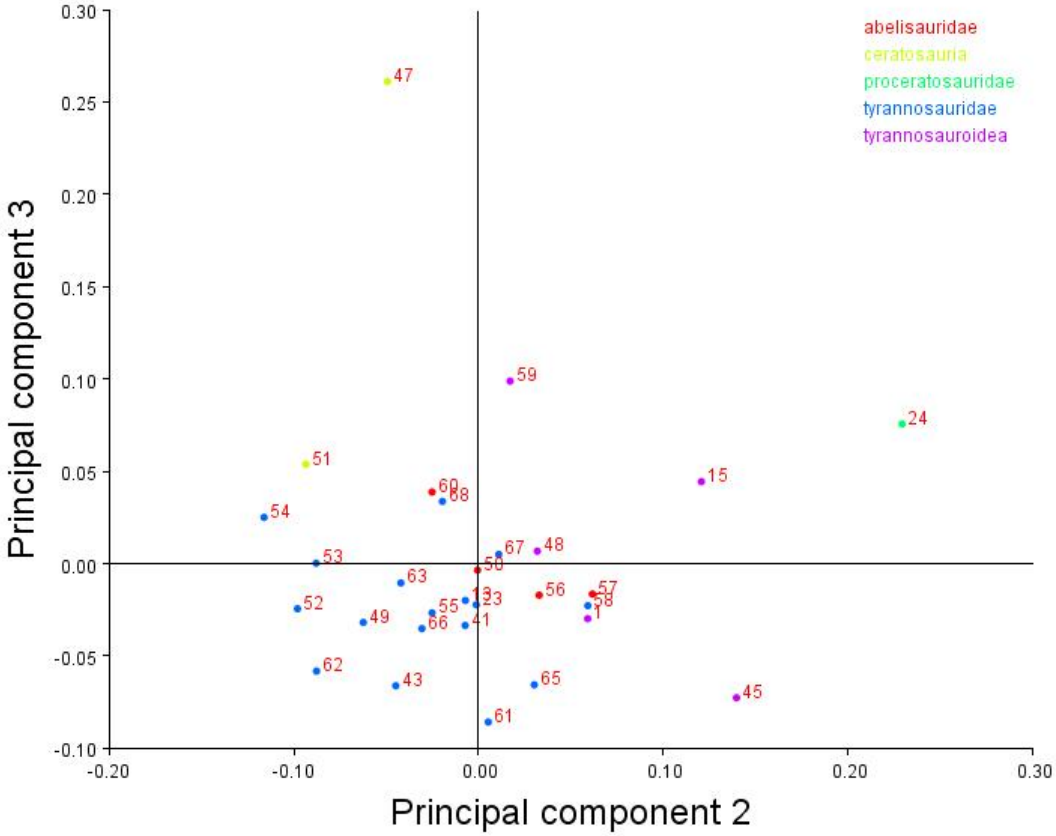


Figura 42. Gráfico demonstrando relação entre PC2 e PC3 dos diversos táxons de Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr2. 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; 47 *Limusaurus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 50 *Carnotaurus*; 51 *Ceratosaurus* USNM4735; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 56 *Majungasaurus*; 57 MZSP-PV 833; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 60 *Skorpiovenator*; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

Na análise do filomorfoespaço entre PC1 e PC2, Ceratosauria, com exceção de *Limusaurus*, ocupa o morfoespaço bem distinto de Tyrannosauroidea, e assim como em Cr1, estão dispersos entre si (**Figura 43**). Todos os Ceratosauria apresentam valores positivos de PC1 e apenas *Majungasaurus* e MZSP-PV 833 apresentam valores positivos de PC2. Dentre Tyrannosauroidea, *Yutyrannus* e *Daspletosaurus* apresentam valores positivos de PC1 e *Gorgosaurus*, *Bistahieversor*, *Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus* e *Daspletosaurus*. Apresentam valores negativos de PC2.

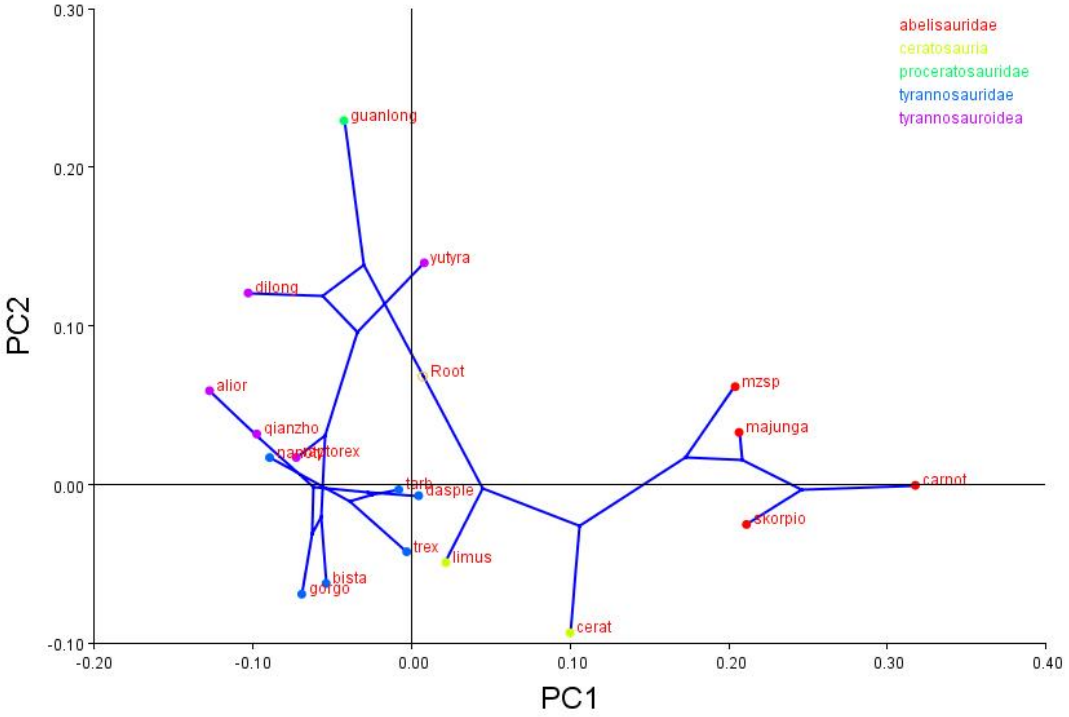


Figura 43. Filomorfoespaço demonstrando relação entre PC1 e PC2 dos táxons inclusos em Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr2.

O filomorfoespaço entre PC2 e PC3 agrupou Abelisauridae junto à Tyrannosauroidea, enquanto que *Ceratosaurus* e *Limusaurus* distanciam-se desse clado (**Figura 44**). Apenas *Skorpiovenator*, *Limusaurus* e *Ceratosaurus* apresentaram valores negativos de PC2 e valores positivos de PC3. Dentre Tyrannosauroidea *Gorgosaurus*, *Bistahieversor*, *Tyrannosaurus*, *Daspletosaurus* e *Tarbosaurus* apresentam valores negativos de PC2; e *Gualong*, *"Raptorex"*, *Dilong* e *Qianzhousaurus* apresentam valores positivos de PC3.

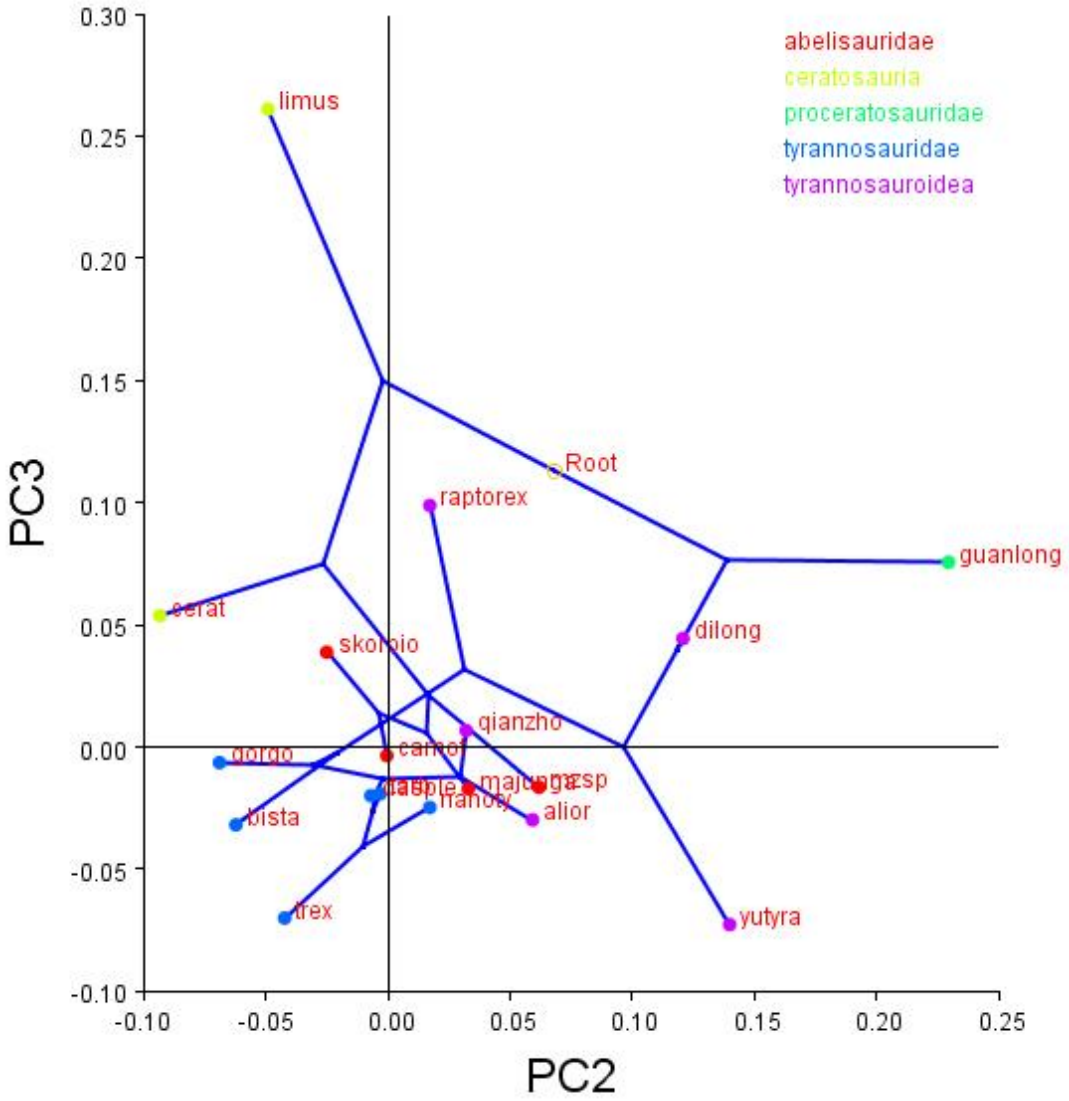


Figura 44. Filomorfoespaço demonstrando relação entre PC 2 e PC3 dos táxons inclusos em Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr2.

3.4.1.3. Análise de Cr3

Em Cr3 (40 *landmarks*) o total de variação entre os três primeiros PCs foi de 62,105 %, dos quais: 36,585 % para PC1; 14,946 % para PC2 e 10,574 % para PC3. A análise da

árvore indica que as formas dos crânios estão significativamente correlacionadas com a filogenia, sendo que o comprimento da árvore é 0,21819928 ($p<0,0001$).

O PC1 descreve a redução ântero-posterior do rostro e a profundidade dorso-ventral do crânio. O PC2 descreve a ampliação dorsal do nasal; a ampliação da fenestra anterorbital e da órbita ocular; a redução dorso-ventral e ântero-posterior da região posterior do crânio. O terceiro componente principal (PC3) descreve a redução ântero-posterior do pré-maxilar; a ampliação dorso-ventral do rostro; a ampliação ântero-posterior da fenestra anterorbital; a redução da órbita; a inclinação dorsal do parietal e a ampliação posterior do quadrado (**Figura 45**).

Na análise comparativa entre os dois primeiros componentes principais Ceratosauria apresentou valores positivos de PC1 e apenas *Ceratosaurus*, *Carnotaurus* e *Skorpiovenator* apresentaram valores negativos de PC2 (**Figura 46**). Dentre Tyrannosauroidea, os que apresentaram valores positivos de PC1 foram *Tarbosaurus* ZPAL MgD−I/4 e GIN 100/65, *Tyrannosaurus* BHI 3033 e AMNH 5027 e *Yutyrannus*. Os táxons *Alioramus*, *Dilong*, *Guanlong*, *Yutyrannus*, *Qianzhousaurus*, *Tyrannosaurus* CMNH 7541, *"Raptorex"*, *Tarbosaurus* GIN 100/65 e MPC-D 107/66 apresentaram valores positivos de PC2, ao passo que os demais Tyrannosauroidea apresentaram valores negativos desse componente principal.

Já na análise comparativa entre PC2 X PC3, dentre os Ceratosauria, *Majungasaurus*, MZSP-PV 833 e *Limusaurus* apresentaram valores positivos de PC2, enquanto que os demais apresentaram valores negativos desse componente principal (**Figura 47**). *Limusaurus*, *Ceratosaurus* e MZSP-PV 833 apresentaram valores negativos de PC3. Os táxons de Tyrannosauroidea que apresentaram valores positivos de PC2 foram os mesmos da análise comparativa entre PC1 X PC2. Mas no que tange ao terceiro componente principal, apresentaram valores negativos de PC3 os Tyrannosauroidea *Dilong*, *Qianzhousaurus*, *Gorgosaurus* AMNH 5664 e TMP 2009.012.0014, *Tyrannosaurus* CMNH 7541 e AMNH 5027, *"Raptorex"*, *Tarbosaurus* MPC-D 100/60 e MPC-D 107/7.

Na análise de filomorfoespaço entre os dois primeiros componentes principais Ceratosauria permaneceram distantes de Tyrannosauroidea, apresentando valores positivos de PC1 e mantendo-se dispersos entre si. *Ceratosaurus*, *Carnotaurus* e

Skorpiovenator apresentaram valores negativos de PC2 (**Figura 48**). Os táxons inclusos em Tyrannosauroidea permaneceram mais agrupados entre si, com exceção de *Guanlong*.

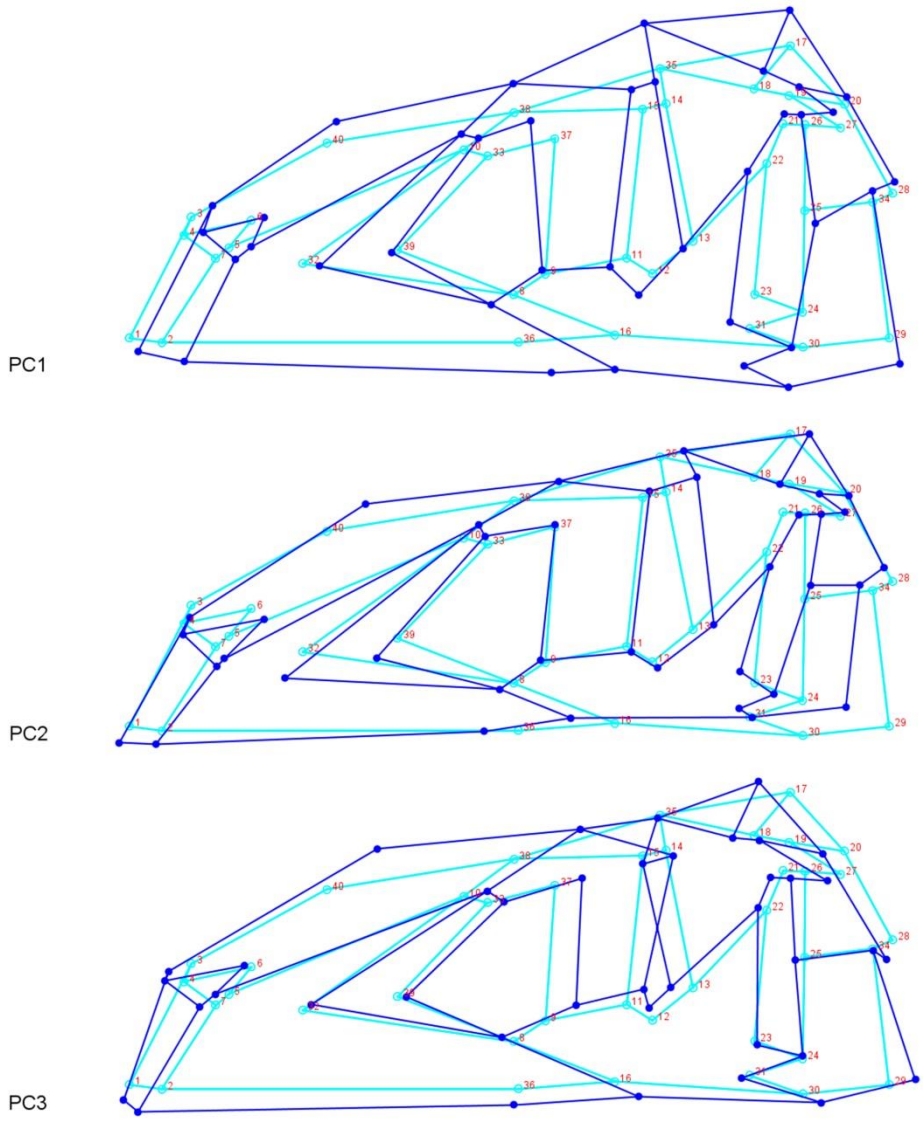


Figura 45. Variações encontradas nos três primeiros Componentes Principais (PC) de Cr3. Os pontos representam os *landmarks* utilizados, enquanto que as linhas azuis claras representam os valores médios de PC e as linhas azuis escuras representam os valores positivos.

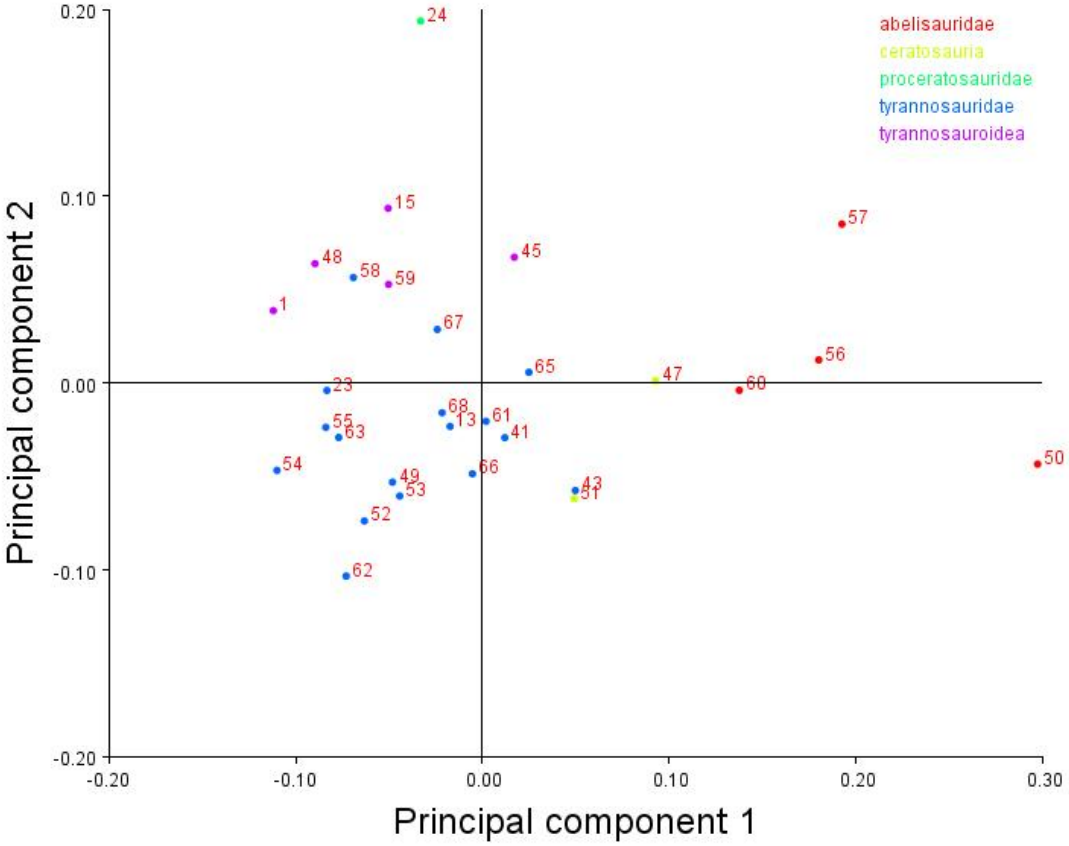


Figura 46. Gráfico demonstrando relação entre PC1 e PC2 dos diversos táxons de Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr3. 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; 47 *Limusaurus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 50 *Carnotaurus*; 51 *Ceratosaurus* USNM 4735; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 56 *Majungasaurus*; 57 MZSP-PV 833; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 60 *Skorpiovenator*; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

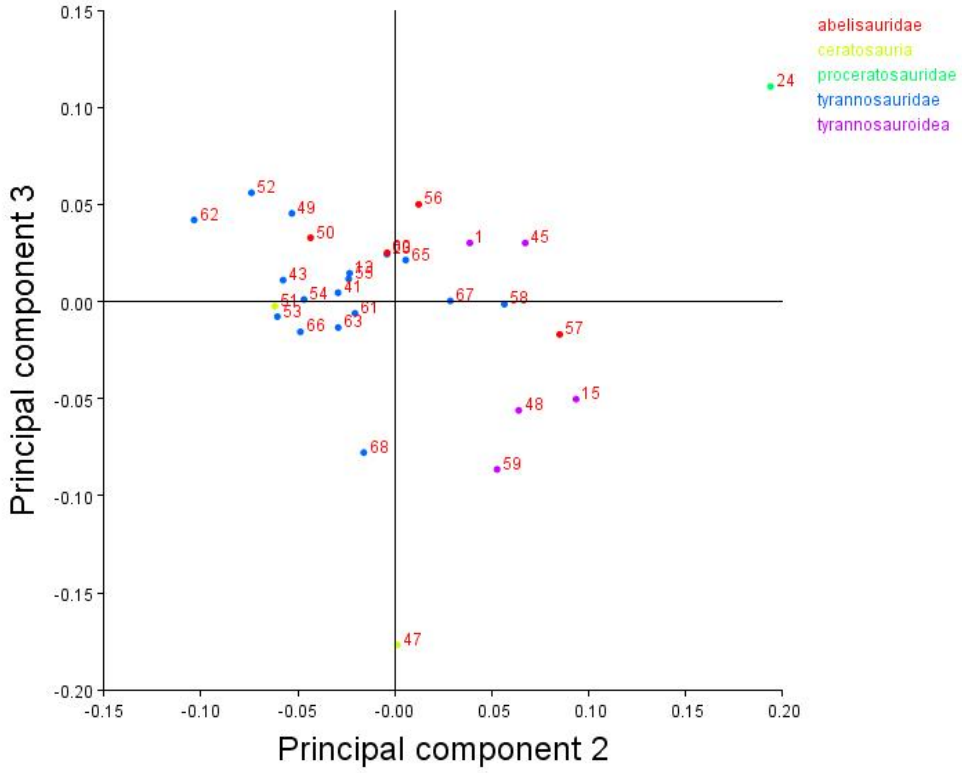


Figura 47. Gráfico demonstrando relação entre PC2 e PC3 dos diversos táxons de Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr3. 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; 47 *Limusaurus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 50 *Carnotaurus*; 51 *Ceratosaurus* USNM 4735; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 56 *Majungasaurus*; 57 MZSP-PV 833; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 60 *Skorpiovenator*; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

Apenas *Yutyrannus* apresentou valores positivos de PC1. *Gorgosaurus*, *Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Daspletosaurus* e *Bistahieversor* permaneceram agrupados entre si, e todos apresentaram valore negativos de PC2.

Na análise comparativa entre os filomorfoespaços de PC2 X PC3 Ceratosauria, com exceção de *Limusaurus*, ocuparam o morfoespaço entre a Tyrannosauroidea

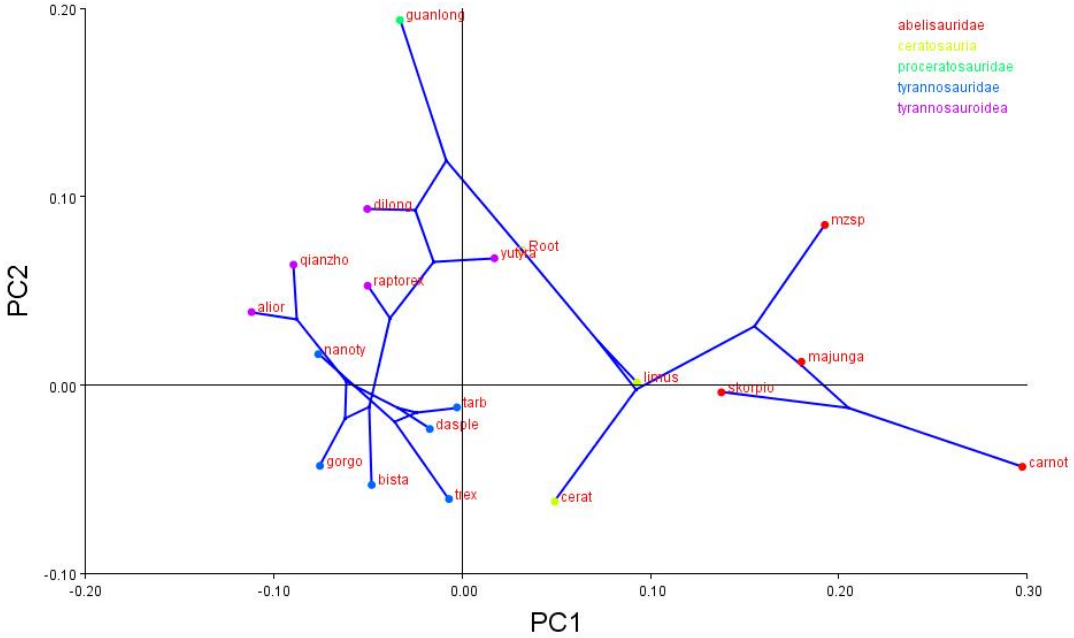


Figura 48. Filomorfoespaço demonstrando relação entre PC 1 e PC2 dos táxons inclusos em Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr3.

(**Figura 49**). Os únicos táxons cujos valores de PC2 foram positivos foram MZSP-PV-833, *Majungasaurus* e *Limusaurus*. Tiveram valores negativos de PC3 os Ceratosauria *Ceratosaurus*, *Limusaurus* e MZSP-PV 833. Dentre Tyrannosauroidea *Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Daspletosaurus*, *Bistahieversor* e *Gorgosaurus* tiveram valores negativos de PC2, enquanto que valores negativos de PC3 foram recuperados por *Dilong*, *"Raptorex"*, *Qianzhousaurus* e *Tarbosaurus*.

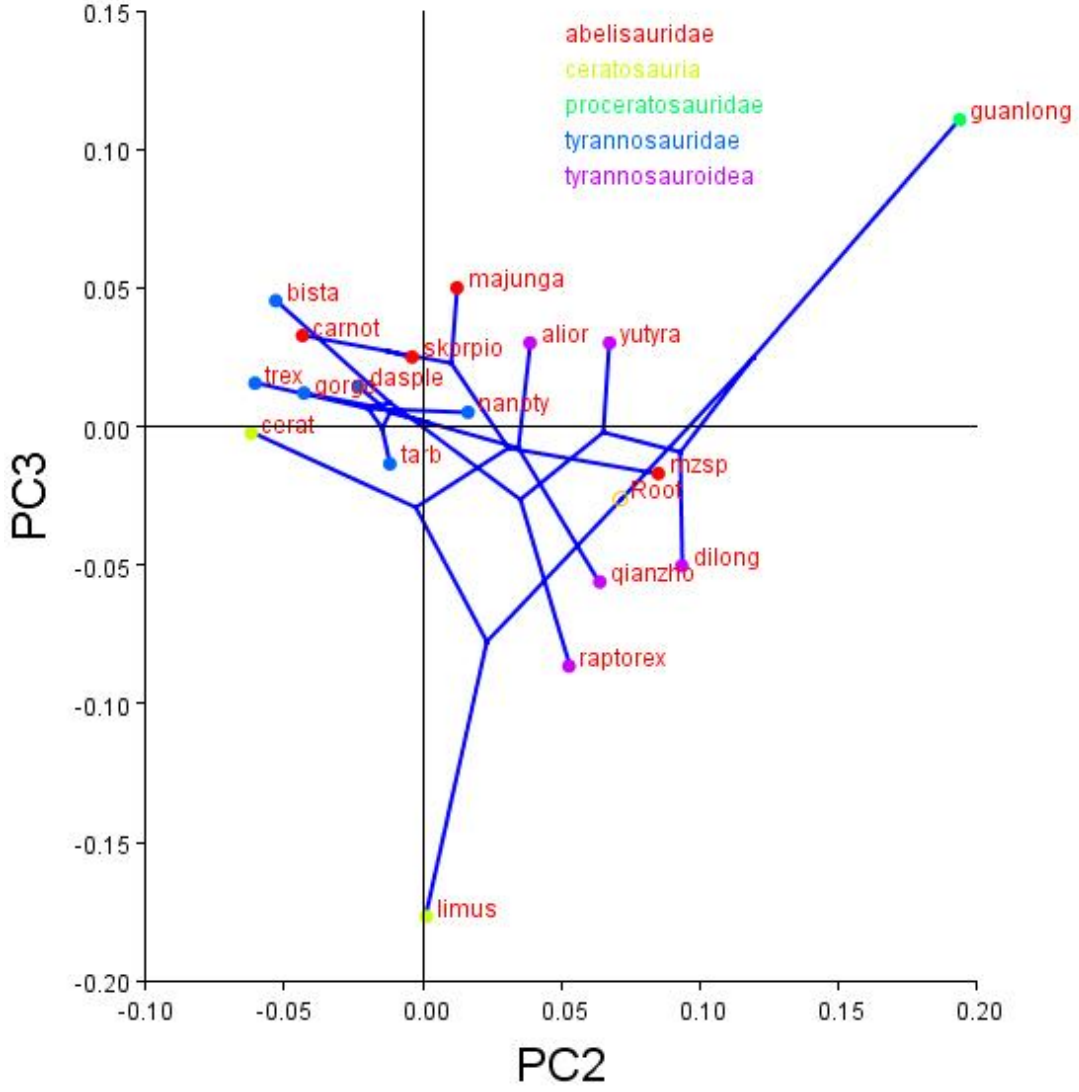


Figura 49. Filomorfoespaço demonstrando relação entre PC2 e PC3 dos táxons inclusos em Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr3.

3.4.1.4. Análise de Cr4

Para Cr4 (26 *landmarks*) o total de variação entre os três primeiros PCs foi de 60,607 %, dos quais: 32,571% para PC1; 16,791% para PC2 e 11,245% para PC3. A análise da árvore indica que as formas dos crânios estão significativamente correlacionadas com a filogenia, sendo que o comprimento da árvore é 0,29408521 ($p<0,0001$).

O primeiro componente principal descreve a redução ântero-posterior do rostro e a ampliação dorso-ventral do crânio. O PC2 descreve a ampliação dorsal do rostro; a ampliação da fenestra anterorbital; a redução da base da fenestra laterotemporal e a redução dorso-ventral e ântero-posterior da região posterior do crânio. O PC3 descreve a ampliação dorso-ventral e ântero-posterior do rostro; a ampliação ântero-posterior da fenestra anterorbital; a redução da órbita; a redução ântero-posterior da parte póstero-dorsal do crânio e a ampliação ântero-posterior da parte póstero-ventral do crânio (**Figura 50**).

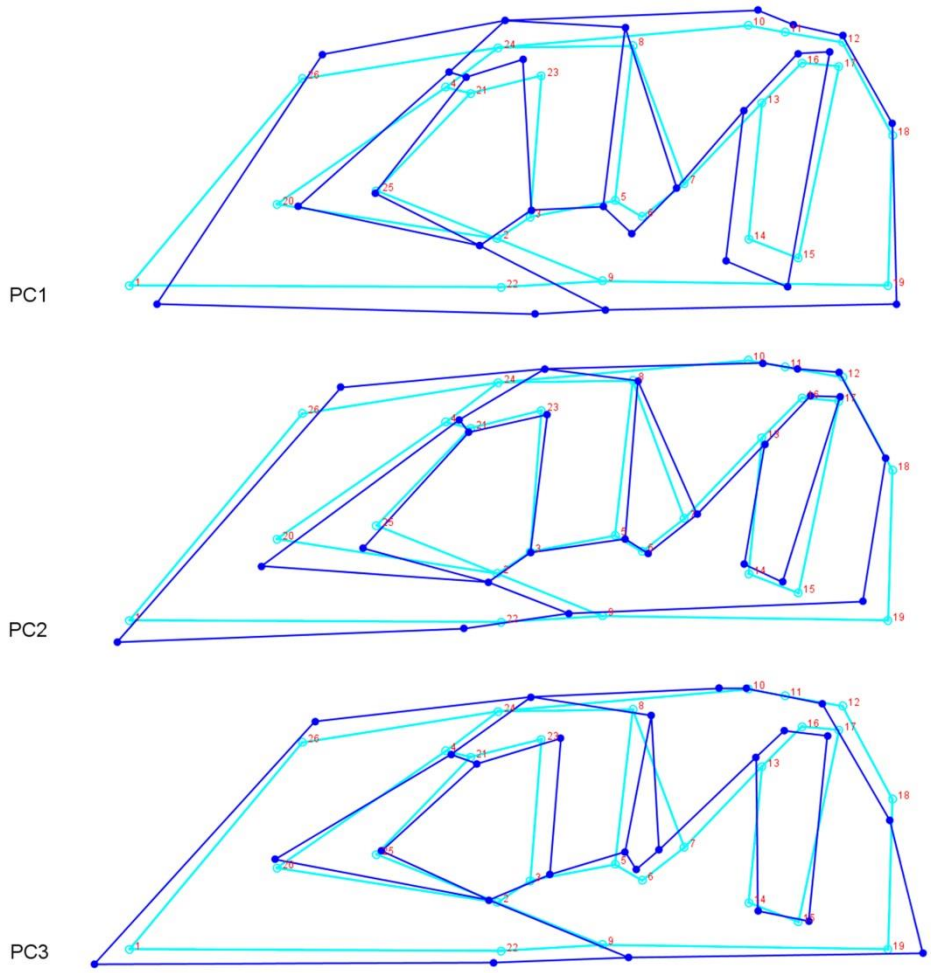


Figura 50. Variações encontradas nos três primeiros Componentes Principais (PC) de Cr4. Os pontos representam os *landmarks* utilizados, enquanto que as linhas azuis claras representam os valores médios de PC e as linhas azuis escuras representam os valores positivos.

Na análise comparativa entre PC1 X PC2, todos os Ceratosaria apresentaram valores positivos de PC1, enquanto que apenas *Majungasaurus* e MZSP-PV 833 apresentaram valores positivos de PC2 (**Figura 51**). Entre Tyrannosauroidea os táxons *Guanlong*, *Tarbosaurus* ZPAL MgD−I/4 e GIN 100/65, *Tyrannosaurus* BHI 3033 e *Yutyrannus* apresentaram valores positivos de PC1 e apresentaram valores positivos de PC2 os táxons *Alioramus*, *Dilong*, *Guanlong*, *Yutyrannus*, *Qianzhousaurus*, *Tyrannosaurus* CMNH 7541, *"Raptorex"*, *Tarbosaurus* GIN 100/65 e MPC-D 107/66, *Daspletosaurus* e *Gorgosaurus* TMP91.36.500.

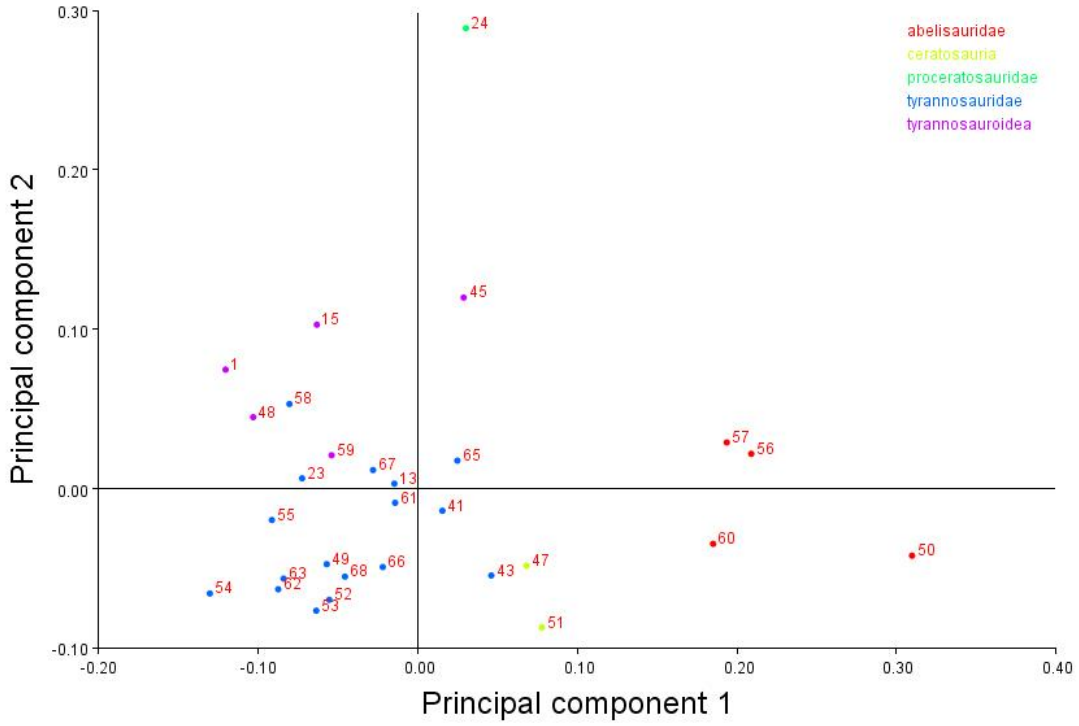


Figura 51. Gráfico demonstrando relação entre PC1 e PC2 dos diversos táxons de Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr4. 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; 47 *Limusaurus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 50 *Carnotaurus*; 51 *Ceratosaurus* USNM 4735; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 56 *Majungasaurus*; 57 MZSP-PV 833; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 60 *Skorpiovenator*; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

A análise comparativa entre PC2 X PC3, dentre Ceratosauria, *Majungasaurus* e MZSP-PV 833 apresentaram valores positivos de PC2; e apresentaram valores negativos de PC3 *Limusaurus*, *Skorpiovenator* e MZSP-PV 833 (**Figura 52**). Os Tyrannosauroidea que apresentaram valores positivos de PC2 foram os mesmos que na relação PC1 X PC2, e apresentaram valores negativos de PC3 os Tyrannosauroidea *Dilong*, *Qianzhousaurus*, *Tyrannosaurus* CMNH 754 e AMNH 5027, *"Raptorex"*, *Gorgosaurus* TMP 2009.012.0014, Tarbosaurus MPC-D 107/66 e MPC-D 107/7.

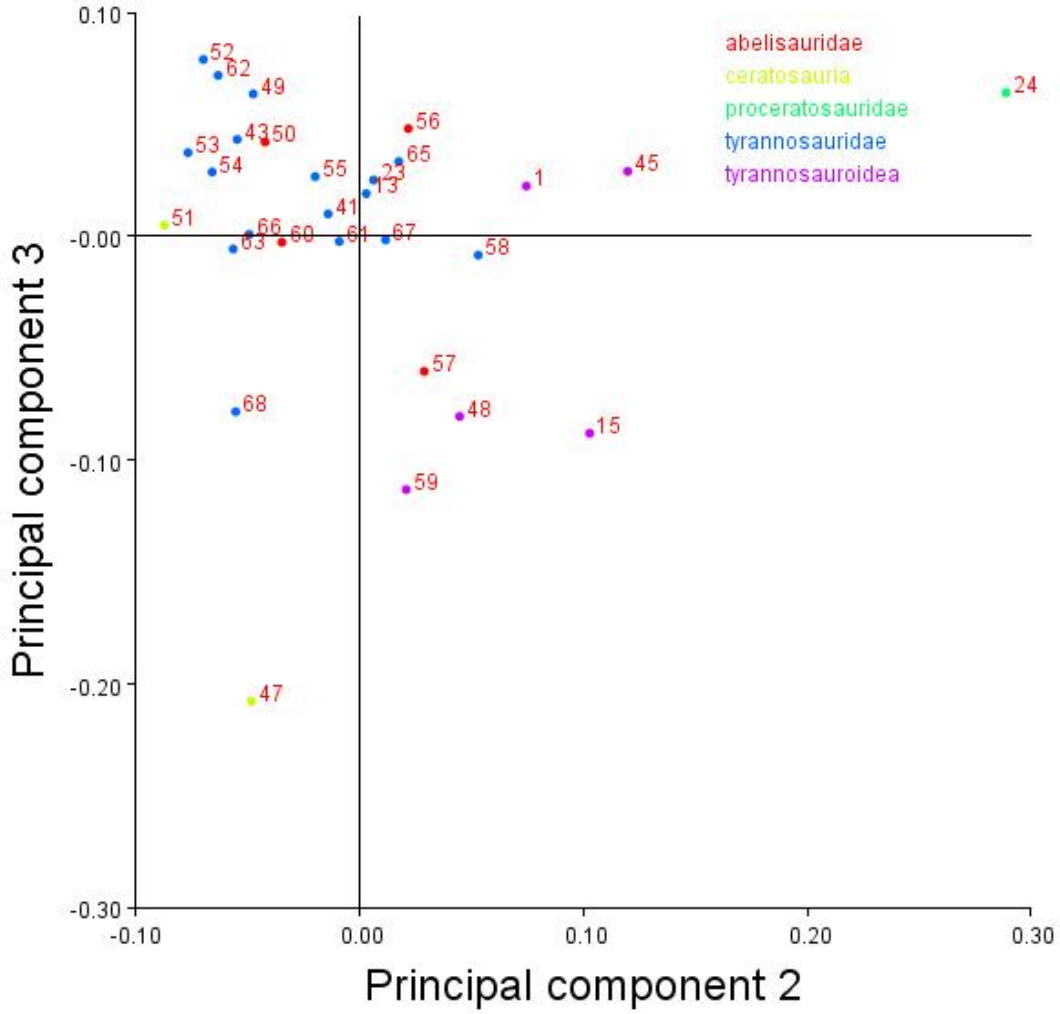


Figura 52. Gráfico demonstrando relação entre PC2 e PC3 dos diversos táxons de Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr4. 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; 47 *Limusaurus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 50 *Carnotaurus*; 51 *Ceratosaurus* USNM 4735; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR

P2002.4.1; 56 *Majungasaurus*; 57 MZSP-PV 833; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 60 *Skorpiovenator*; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

A análise do filomorfoespaço entre PC1 e PC2 separou Ceratosauria de Tyrannosauroidea, e todos Ceratosauria apresentaram valores positivos de PC1 e apenas *Majungasaurus* e MZSP-PV 833 apresentaram valores positivos de PC2 (**Figura 53**). Inclusos em Tyrannosauroidea, *Guanlong* ocupou morfoespaço bem distante dos demais táxons desse clado, e foi o único táxon, junto à *Yutyrannus* a apresentar valores positivos de PC1. Tyrannosauridae permaneceram próximos no morfoespaço, e apenas *Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Gorgosaurus* e *Bistahieversor* apresentaram valores negativos de PC2.

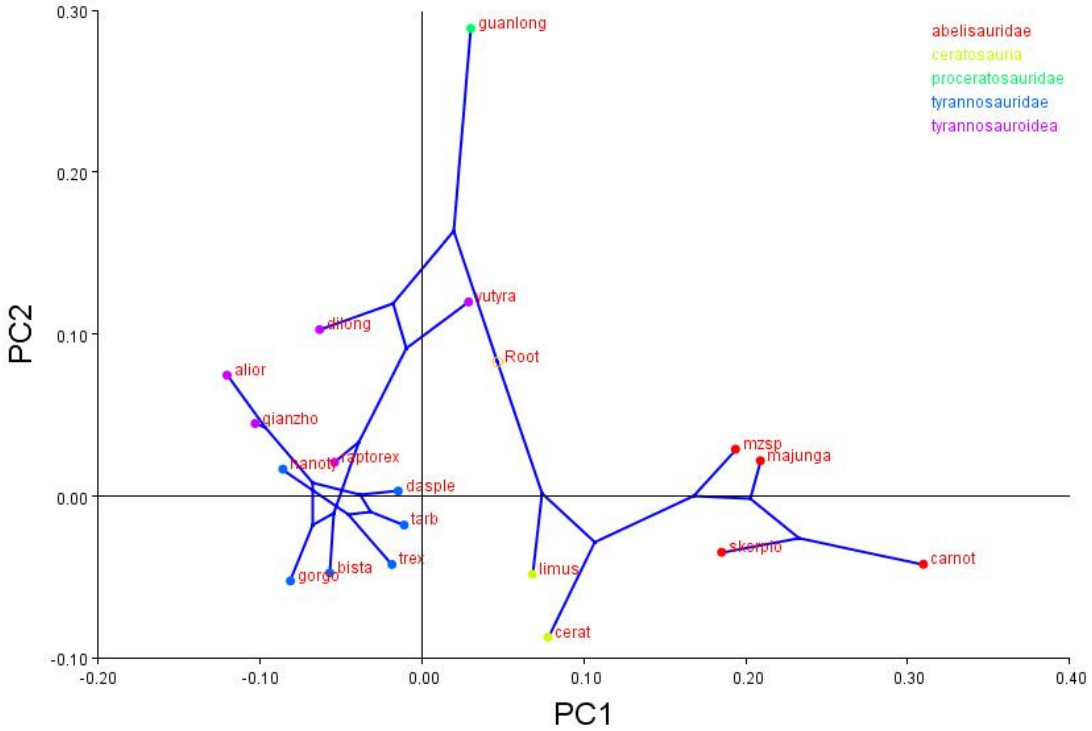


Figura 53. Filomorfoespaço demonstrando relação entre PC1 e PC2 dos táxons inclusos em Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr4.

Na relação de filomorfoespaço entre PC2 e PC3, Ceratosauria ocupou morfoespaço próximo aos Tyrannosauroidea, com exceção de *Limusaurus*; e *Ceratosaurus*, *Carnotaurus*,

Skorpiovenator apresentaram valores negativos de PC2 (**Figura 54**). *Skorpiovenator* e *Limusaurus* foram os únicos táxons que apresentaram valores negativos de PC3. Em Tyrannosauroidea, *Guanlong* distanciou-se do morfoespaço dos demais táxons; e *Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Gorgosaurus* e *Bistahieversor* apresentaram valores negativos de PC2. Os táxons inclusos em Tyrannosauroidea que apresentaram valores negativos de PC3 foram *Tarbosaurus*, *"Raptorex"*, *Qianzhousaurus* e *Dilong*.

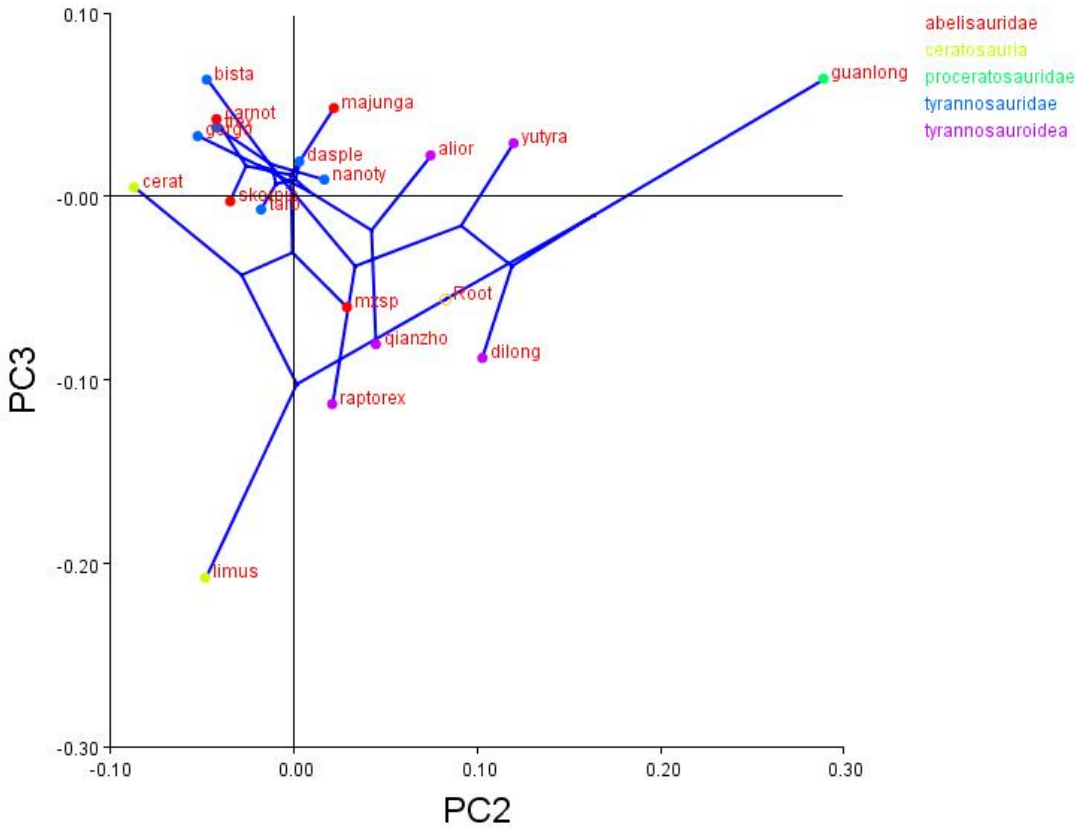


Figura 54. Filomorfoespaço demonstrando relação entre PC2 e PC3 dos táxons inclusos em Ceratosauria e Tyrannosauroidea em Cr4.

3.4.2. Modularidade craniana

Para as análises de modularidade a hipótese primária é que o rostro desenvolve-se independentemente, ou com baixa covariação, em relação à parte posterior do crânio. Essa hipótese foi sugerida em função dos morfoespaços próximos entre si ocupados

pelos táxons mais longirrostros e braquirrostros. De acordo com Kilgenberg (2009), módulos estão firmemente correlacionados entre si, mas são relativamente independentes. As análises foram realizadas para os quatro conjuntos de dados (Cr1... Cr4) e todas elas sugerem que o rostro desenvolve-se com pouca independência da parte posterior do crânio.

Os *landmarks* que fazem parte do rostro na análise de modularidade em Cr1 são 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 32, 33, 36, 39, 40, 41, 42, 45, 46 e 54; o coeficiente RV foi de 0,803414. Para análise de modularidade em Cr2 os *landmarks* do rostro foram 1, 2, 4, 9, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 31 e 32 e o coeficiente RV foi 0,702916. Na análise de modularidade em Cr3 os *landmarks* do rostro foram 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 16, 32, 33, 36, 38, 39 e 40; o coeficiente RV em Cr3 foi 0,723590. Já na análise de modularidade em Cr4, os *landmarks* do rostro foram 1, 2, 4, 9, 20, 21, 22, 24, 25 e 26, e o coeficiente RV foi 0,635550.

3.4.3. Análise morfométrica craniana de Tyrannosauroidea

Para testar a hipótese que os espécimes de "*Nanotyrannus*" sejam inclusos em um gênero e espécies válidos, o invés de espécimes juvenis de *Tyrannosaurus rex*, tomou-se como base os conjuntos de dados Cr3 e Cr4 e foram excluídos todos os táxons não Tyrannosauroidea (para fins didáticos, os espécimes de *Tyrannosaurus* CMNH 7541 e BMR P2002.4.1 serão tratados aqui como "*Nanotyrannus*"). Os procedimentos realizados foram os mesmos repetidos em cada conjunto de dados (Cr1, Cr2, etc), e também foram realizadas análise de regressão entre forma e tamanho, além de uma UPGMA.

Os resultados da comparação entre os dois componentes principais de Cr3 com Tyrannosauroidea demonstram que *"Nanotyrannus"* ocupa o morfoespaço entre *Gorgosaurus* juvenis (BMR P2002.4.1) e *"Raptorex"* (o espécime CMNH 7541). O espécime BMR P2002.4.1 apresenta valores negativos de PC1, enquanto que CMNH 7541 apresenta valores positivos, no entanto, ambos os espécimes possuem valores negativos de PC2 (**Figura 55**). Já na análise de PC1 X PC2 de Cr4, BMR P2002.4.1 ocupa o morfoespaço entre *Gorgosaurus* e *Tarbosaurus* juvenis/sub-adultos, possuindo valores

negativos de PC1 e PC2 (**Figura 56**). Ao passo que CMNH 7541 ocupa o morfoespaço mais próximo a *Alioramus* nessa análise e valores positivos de PC1 e negativos de PC2.

As análises de regressão linear demonstram que ambos os espécimes ocupam morfoespaços próximos aos morfoespaços de desenvolvimento ontogenético de *Gorgosaurus* e *Tarbosaurus*; e em ambos os conjuntos de dados (Cr3 e Cr4) o espécime

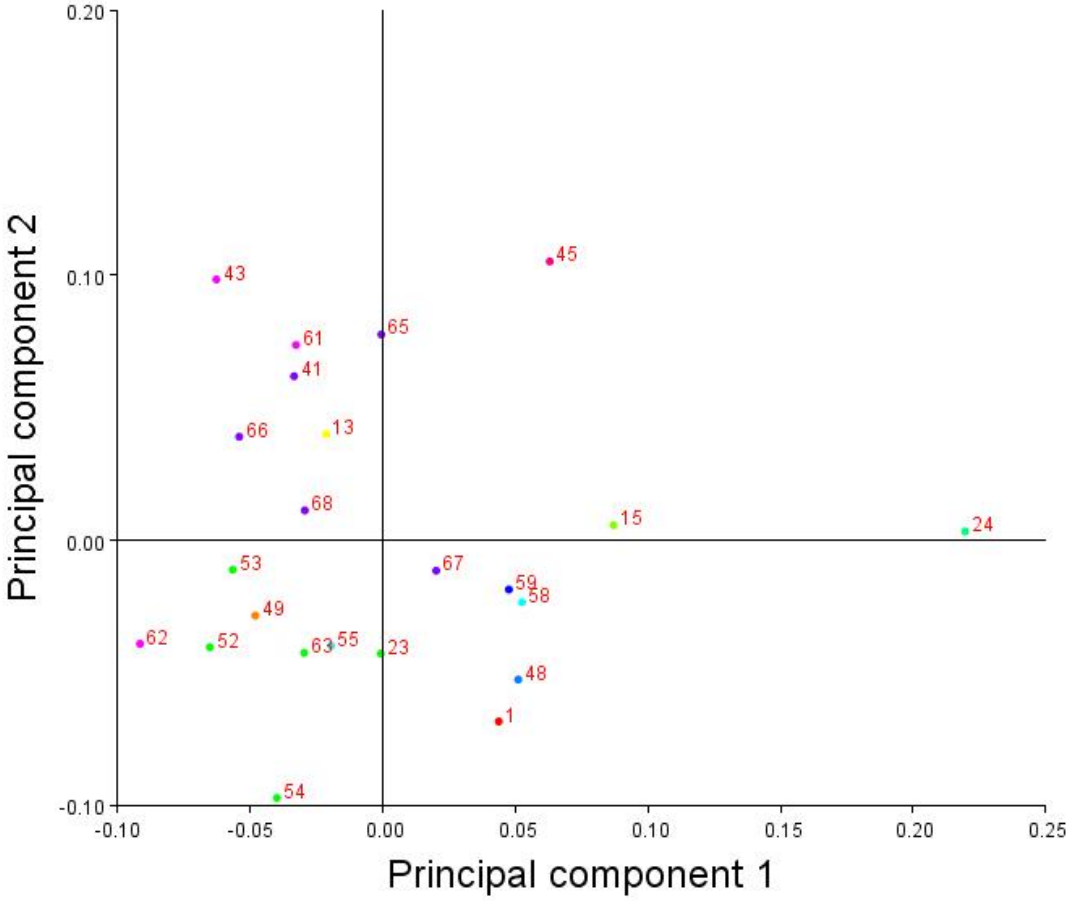


Figura 55. Gráfico demonstrando relação entre PC1 e PC2 dos diversos táxons de Tyrannosauroidea em Cr3. 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

BMR P2002.4.1 intersecta diretamente o morfoespaço de *Gorgosaurus* e *Tarbosaurus* (**Figura 57**). Em ambas as análises o morfoespaço de *Tyrannosaurus* é mais inclinado que *Gorgosaurus* e *Tarbosaurus*, possuindo uma amplitude lateral semelhante a este último, no entanto, o morfoespaço de *Tarbosaurus* é mais horizontal que *Tyrannosaurus* e *Gorgosaurus*, de modo especial em Cr3.

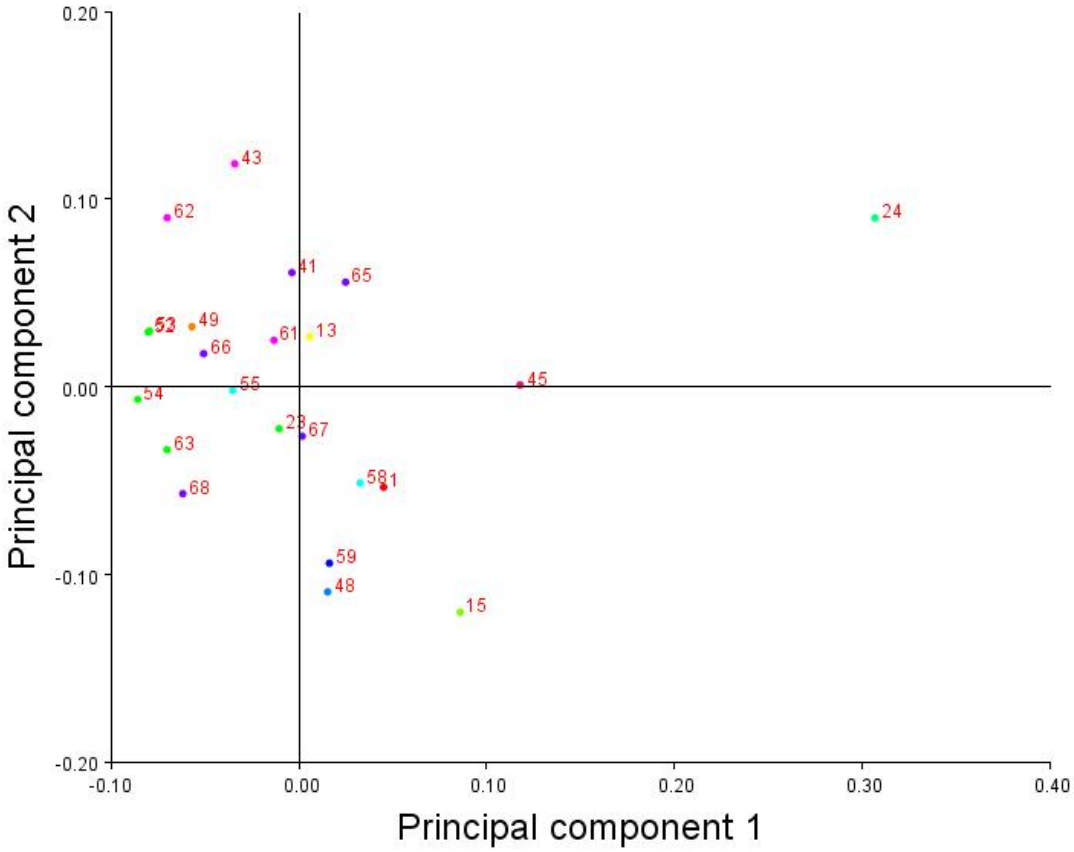


Figura 56. Gráfico demonstrando relação entre PC1 e PC2 dos diversos táxons de Tyrannosauroidea em Cr4. 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

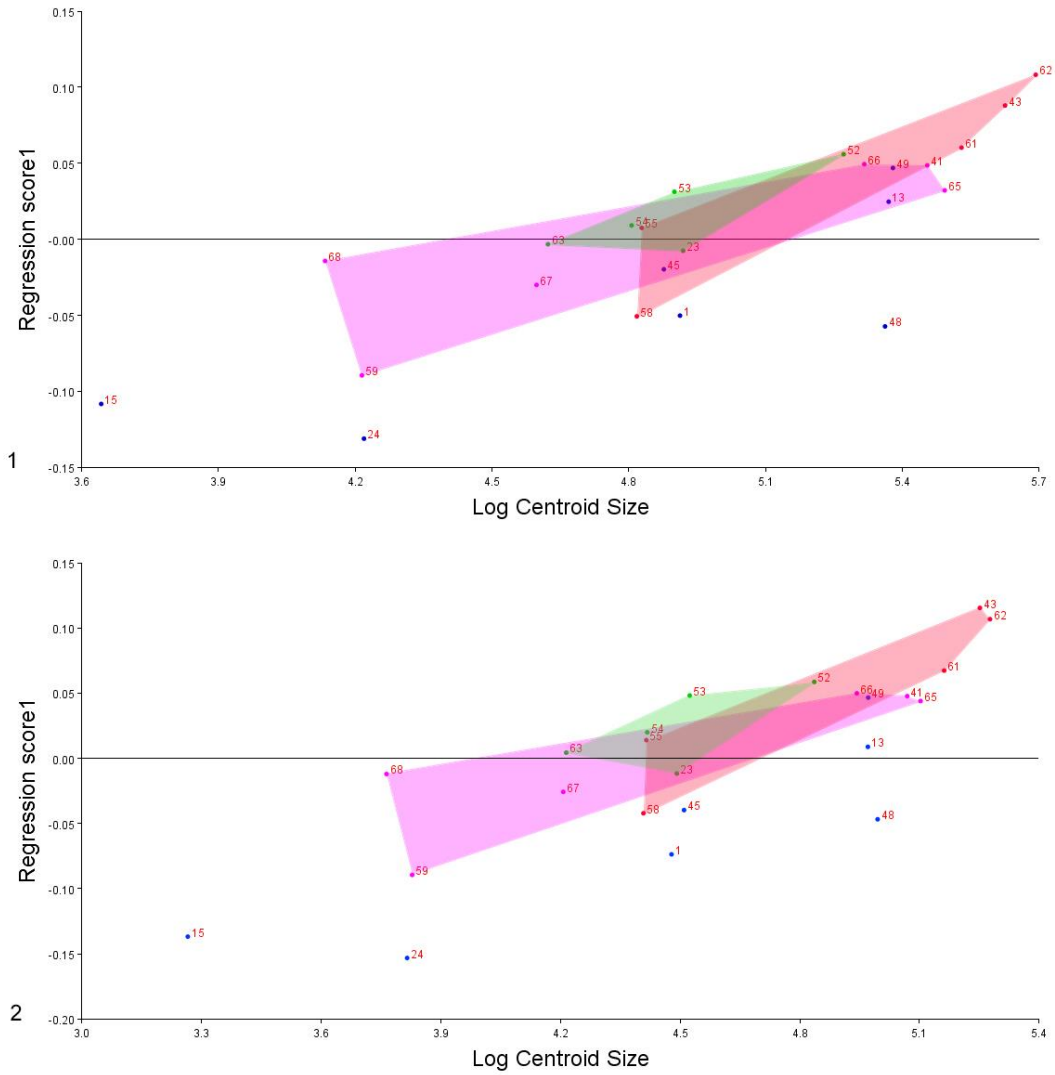


Figura 57. Análises de regressão de forma e tamanho entre os diferentes táxons inclusos em Tyrannosauroidea. Em (1) Cr3 e (2) Cr4. Amplitude de morfoespações de *Tarbosaurus* (roxo), *Gorgosaurus* (verde) e *Tyrannosaurus* (vermelho). 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

A UPGMA de ambos os conjuntos de dados recuperou o mesmo *cluster* de proximidade morfológica entre os diferentes espécimes de Tyrannosauroidea, e cada grupo interno permaneceu o mesmo. No entanto, em Cr3 o *cluster* formado por FMNH

2081 e GIN 100/65 permaneceu como o mais externo, ao passo que em Cr4 o *cluster* mais externo foi representado por ((((*Daspletosaurus*(AMNH 5027, BHI 3033)(MPC-D 100/60(*Qianzhousaurus*(Bistahieversor, ZPAL MgD−I/4)))). No caso do *cluster* de *"Nanotyrannus"*, os espécimes foram alocados próximos a *Gorgosaurus* e *Tarbosaurus* subadultos e *Alioramus*, permanecendo o mesmo *cluster* mais inclusivo para esses espécimes: (((TMP 2009.012.0014, MPC-D 107/66)(*Alioramus* (TMP 91.36.500(BMR P2002.4.1 , CMNH 7541)))(**Figura 58**).

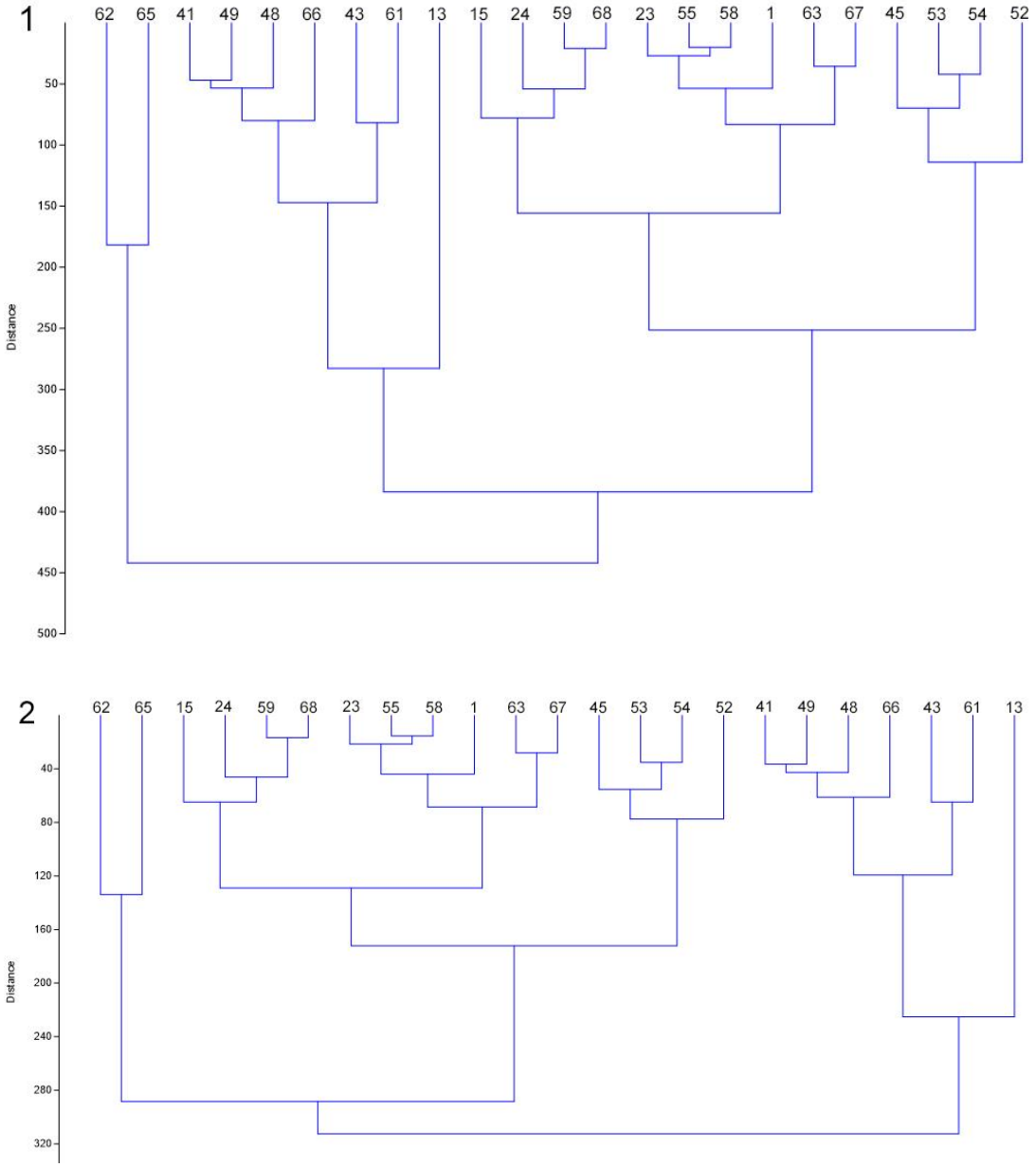


Figura 58. UPGMA entre os diversos táxons inclusos em Tyrannosauroidea. Em (1) Cr3 e (2) Cr4. 1 *Alioramus*; 13 *Daspletosaurus*; 15 *Dilong*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 45 *Yutyrannus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

3.4.4. Análise de Cr5

A análise de Cr5 foi de cunho comparativo entre os espécimes de Ceratosauria e Tyrannosauroidea com os demais táxons inclusos em Theropoda (60 espécimes, Ver **Tabela 1**). Os morfoespaços ocupados por Ceratosauria e Tyrannosauroidea na comparação entre os dois primeiros componentes principais (**Figura 59**) e na comparação do filomorfoespaço (**Figura 60**), sugerem que Tyrannosauroidea possui a morfologia craniana mais conservativa que Ceratosauria, uma vez que ocupa morfoespaços muito próximos dos demais clados de Theropoda. Ao passo que Ceratosauria apresenta crânios com maiores disparidades, tal como os táxons inclusos em Oviraptosauria.

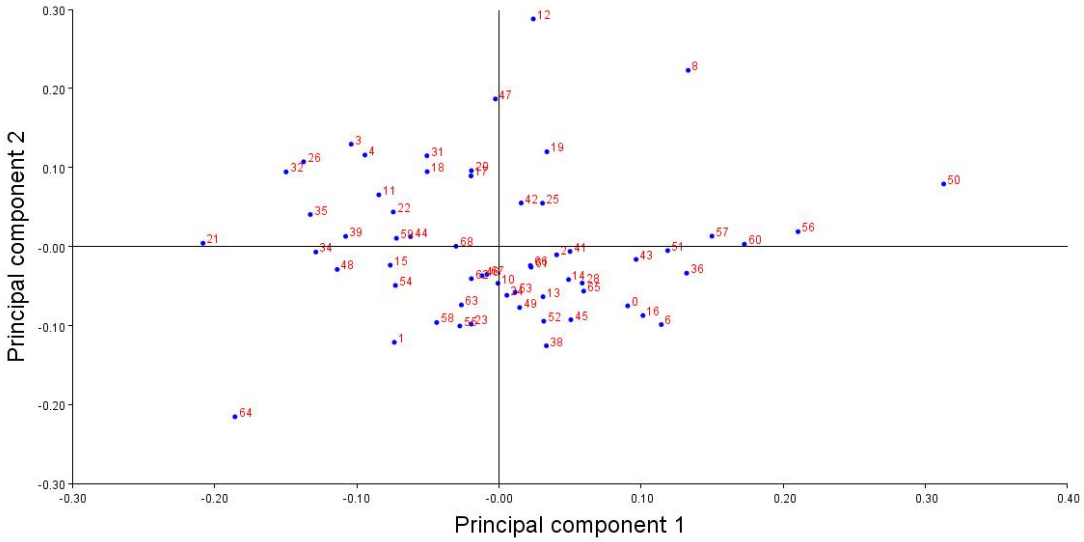


Figura 59. Gráfico demonstrando relação entre PC1 e PC2 dos diversos táxons de Theropoda em Cr5. 1 *Alioramus*; 2 *Allosaurus*; 3 *Archaeopteryx*; 4 *Bambiraptor*; 6 *Carcharodontosaurus*; 8 *Citipati*; 10 *Coelophysis*; 11 *Compsognathus*; 12 *Conchoraptor*; 13 *Daspletosaurus*; 14 *Deinonychus*; 15 *Dilong*; 16

Dilophosaurus; 17 *Dromaeosaurus*; 18 *Eodromeus*; 19 *Eoraptor*; 20 *Erlikosaurus*; 21 *Gallimimus*; 22 *Garudimimus*; 23 *Gorgosaurus* TMP 91.36.500; 24 *Guanlong*; 25 *Herrerasaurus*; 26 *Juravenator*; 28 *Monolophosaurus*; 31 *Ornitholestes*; 32 *Ornithomimus*; 34 *Saurornithoides*; 35 *Sinornithosaurus*; 36 *Sinraptor*; 38 Spinosauridae; 39 *Syntarsus*; 41 *Tarbosaurus* ZPAL mgd-I/4; 42 *Tawa*; 43 *Tyrannosaurus* BHI 3033; 44 *Velociraptor;* 45 *Yutyrannus*; 46 *Zupaysaurus*; 47 *Limusaurus*; 48 *Qianzhousaurus*; 49 *Bistahieversor*; 50 *Carnotaurus*; 51 *Ceratosaurus*; 52 *Gorgosaurus* AMNH 5336; 53 *Gorgosaurus* AMNH 5664; 54 *Gorgosaurus* X; 55 *Tyrannosaurus* BMR P2002.4.1; 56 *Majungasaurus*; 57 MZSP-PV 833; 58 *Tyrannosaurus* CMNH 7541; 59 *Tarbosaurus* LH PV 18; 60 *Skorpiovenator*; 61 *Tyrannosaurus* AMNH 5027; 62 *Tyrannosaurus* FMNH PR 2081; 63 *Gorgosaurus* TMP2009.012.0014; 64 *Deinocheirus*; 65 *Tarbosaurus* GIN 100/65; 66 *Tarbosaurus* MPC-D 100/60; 67 *Tarbosaurus* MPC-D 107/66; 68 *Tarbosaurus* MPC-D 107/7.

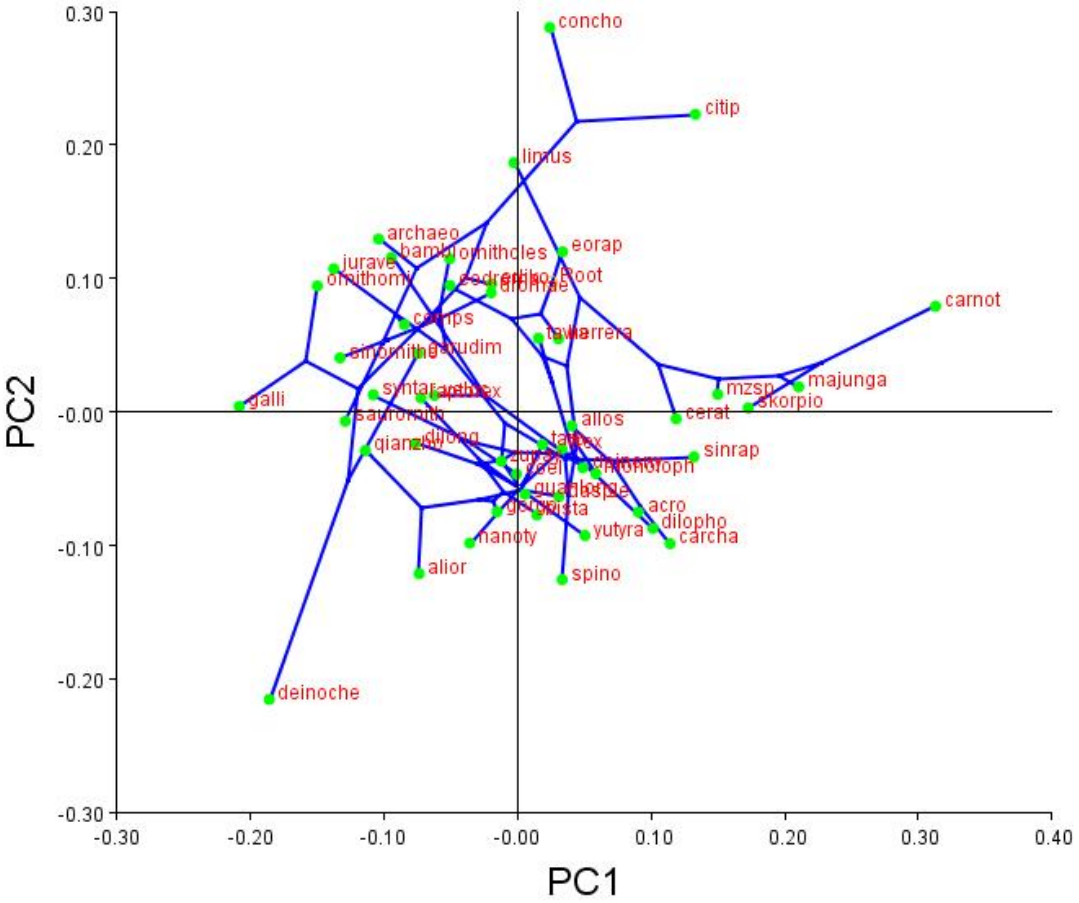


Figura 60. Filomorfoespaço demonstrando relação entre PC1 e PC2 dos táxons inclusos em Theropoda em Cr5.

4. Discussão

4.1. Quantificação do uso dos *landmarks*

Foram realizadas cinco análises com diferentes números de *landmarks*: Cr1, com 54 *landmarks*; Cr2, com 39; Cr3 com 40 e Cr4 com 26. As demais análises foram uma variação de Cr4, ou seja, as análises utilizando somente os espécimes de Tyrannosauroidea e com todos os 60 espécimes de Theropoda disponíveis para a Tese, mas com 26 *landmarks* em Cr5.

Apesar da variação do número de *landmarks* nas diferentes análises, os resultados obtidos recuperaram os morfoespaços semelhantes dos diferentes táxons. As análises de Cr1 e Cr3 foram rodadas a partir da reconstrução de *landmarks* ausentes nos espécimes cujos elementos ósseos estavam ausentes. Por exemplo, a porção anterior do rostro de *Alioramus* e *Bistahieversor* foi reconstruída posicionando os *landmarks* do pré-maxilar, de modo que esses espécimes possuíssem o mesmo número de variáveis que os espécimes mais completos. Reconstruções de espécimes para esse fim já foram utilizadas anteriormente (Brusatte *et al.*, 2012a; Foth & Rauhut, 2013a,b) e sabe-se que o talento dos artistas que desenharam as estruturas faltantes bem como a idealização de partes não preservadas, destruídas ou tafonomicamente distorcidas, podem influenciar os resultados (Foth & Rauhut, 2013b). Em casos de espécimes únicos das espécies com reconstruções únicas (por exemplo: *Alioramus*, *Bistahieversor* e "*Raptorex*") os resultados podem ser seriamente influenciados pelo grau de incompletude e distorções tafonômicas, e nesses casos recomenda-se que o pesquisador possa verificar no próprio material as informações morfológicas (Foth & Rauhut, 2013b). No caso de *Alioramus*, *Bistahieversor*, *Skorpiovenator*, "*Raptorex*" e *Tyrannosaurus* CMNH 7541, embora haja reconstruções em periódicos, todos os espécimes foram analisados em primeira mão e foram feitas reconstruções próprias para as análises morfométricas. No entanto *Alioramus*, apesar de ter sido analisado em primeira mão, não foi feita reconstrução, pois os materiais cranianos estão desarticulados e optou-se por utilizar a reconstrução presente no periódico de descrição (Brusatte *et al.*, 2009). Essas reconstruções permitiram a utilização de um número maior de *landmarks* (Cr1 e Cr3). No caso de espécimes claramente deformados tafonomicamente (MZSP-PV 833, *Gorgosaurus* Juvenil X e *Tyranosaurus* FMNH 2081) as ilustrações foram feitas em

primeira mão e as distorções tafonômicas não foram corrigidas. Mesmo nesses casos, os espécimes ocuparam os morfoespaços próximos aos seus pares, ou seja, os espécimes mantiveram-se próximos dos táxons mais próximos filogeneticamente, não alterando os resultados substancialmente. Para *Dilong* e *Guanlong*, optou-se por utilizar as reconstruções presentes nos periódicos (Xu *et al.*, 2004 e Xu *et al.*, 2006; respectivamente) pois os espécimes estão muito deformados tafonomicamente, sendo preferível utilizar a ilustração e minimizar a influência das distorções nos resultados. Nesses dois casos, ambos os espécimes foram analisados em primeira mão, de modo a poder confirmar as estruturas morfológicas propostas nas reconstruções.

A utilização de mais *landmarks* em Cr1, Cr2 reflete a capacidade que os materiais cranianos permitem para encontrar um número maior de variáveis. Os conjuntos Cr3 e Cr4 apresentam menos *landmarks*, mas que abrangem toda a morfologia craniana em vista lateral. Em Cr2 e Cr4 os *landmarks* ausentes são aqueles que não estão presentes em todos os espécimes (como no caso do rostro de *Alioramus* e *Bistahieversor*, por exemplo), a partir do conjunto de *landmarks* de Cr1 e Cr3 respectivamente. Foram escolhidos esses quarto conjuntos com diferentes *landmarks* (Cr1-Cr4) a fim de se observar a possível variação entre os morfoespaços, no entanto, não foi observada nenhuma variação substancial, uma vez que os resultados descrevem os espécimes de maneira muito semelhante, recuperando as diferentes morfologias nos mesmos espécimes em diferentes conjuntos. Em outras palavras, os espécimes nas análises de Cr1 até Cr4 comportaram-se muito semelhantemente em relação às análises dos diferentes componentes principais.

4.2. Variedade craniana

As análises realizadas no presente trabalho quantificam a diversidade de variação morfológica dos crânios entre Ceratosauria e Tyrannosauroidea por meio de morfometria geométrica. Os resultados das análises demonstram que a profundidade dorso-ventral do rostro está inversamente relacionada com a largura da órbita nas análises de Cr1 e Cr2, mas não em Cr3 e Cr4. Essa diferença ocorre em função do *landmark* da extremidade dorsal do processo orbital do pós-orbital presente nos dois primeiros conjuntos de

análises, mas não em Cr3 e Cr4. Esse processo varia bastante entre os táxons basais e derivados de Ceratosauria e Tyrannosauroidea. Nos táxons mais basais de ambos os clados o processo descendente do pós-orbital não é projetado para dentro da órbita. Em espécies como *Daspletosaurus* e *Gorgosaurus*, essa característica não é tão acentuada quanto em *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus*, e conforme já descrito, a projeção interna na órbita torna-se mais marcada conforme o desenvolvimento ontogenético, ao menos em Tyrannosauridae (ver descrição do pós-orbital e Carr, 1999). A relação entre o comprimento rostro e o comprimento da órbita foi descrita como fraca por Foth & Rauhut (2013a) e não foi citada por Brusatte *et al.* (2012a), possivelmente pela ausência de um *landmark* que descrevesse essa região orbital.

A profundidade dorso-ventral do rostro está fracamente relacionada com a profundidade dorso-ventral da região pós fenestra anterorbital, conforme observado nos dois componentes principais. A dissociação dessas profundidades foi descrita por Brusatte *et al.* (2012a), Foth & Rauhut (2013a) e Marugán-Lobón & Buscalioni (2004), nas análises de modularidade dos diferentes conjuntos (Cr1-Cr4), evidenciam que essas regiões desenvolvem-se de maneira independente, ou seja, como módulos reais (Kingenberg, 2008). Essa dissociação é mais clara quando se examina os crânios de *Dilong*, *Guanlong*, e *Ceratosaurus* cuja profundidade do rostro é bem semelhante a profundidade da região posterior do crânio, e os diferentes estágios de *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus*, cujos espécimes tornam-se mais longirrostrinos de acordo com o desenvolvimento ontogenético, mas sem alterar substancialmente a profundidade da região posterior do crânio. Dentre Ceratosauria, observa-se essa dissociação em *Limusaurus* e Abelisauridae. O primeiro apresenta o rostro proporcionalmente menos profundo que Abelisauridae, enquanto que a região posterior do crânio é semelhante entre os dois táxons.

O comprimento do rostro é inversamente proporcional ao comprimento da região posterior do crânio (Foth & Rauhut, 2013a) conforme observado nos dois primeiros componentes principais. Táxons com o rostro mais curtos apresentam a base da região posterior do crânio mais alongada, isto é, a base do quadratojugal, fazendo com que a articulação com a mandíbula se localize mais posteriormente. Essa característica é bem observada em *Ceratosaurus*, *Abelisaurus*, *Majungasaurus* e *Carnotaurus*, mas não em

Limusaurus. Em MZSP-PV 833 não é observada essa característica em função da distorção tafonômica que direcionou ventralmente a região posterior do crânio. Mesmo que *Ceratosaurus* apresente o rostro mais alongado que Abelisauridae, a base do quadratojugal é levemente posterior. Em táxons Coelophysoidea, o rostro é bem alongado com a região posterior do crânio mais curta (por exemplo, *Coelophysis*, *Dilophosaurus* e *Syntarsus*). Em Tyrannosauroidea os táxons mais longirrostrinos apresentam a base do quadratojugal mais curta, como em *Guanlong*, *Qianzhousaurus* e *Dilong*. O comprimento da região posterior do crânio também está diretamente relacionado à sua profundidade, conforme observado por Foth & Rauhut (2013a). Táxons com crânios mais profundos possuem a base do quadratojugal mais alongadas que táxons com crânios mais baixos (bem evidenciado no segundo componente principal).

O comprimento da base da órbita está diretamente relacionado com o comprimento do jugal (componentes principais 1 e 2). Em táxons com órbitas mais circulares e amplas os processos lacrimal e pós-orbital tendem a ser mais distantes entre si e inclinados anterior e posteriormente, respectivamente. Já em táxons cuja órbita é mais curta, e, consequentemente com o jugal mais curto, esses processos tendem a serem subparalelos. Dentre os táxons que apresentam a órbita mais curtas estão *Majungasaurus*, *Carnotaurus*, MZSP-PV 833, *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus* por exemplo.

Os filomorfoespaços ocupados por Tyrannosauroidea e Ceratosauria não se sobrepõe em nenhuma das análises entre os componentes principais 1 e 2, ao contrário, ficam bem distintos entre si. Essa distância é acentuada de maneira especial em Cr4 (conjunto com menos *landmarks*). Em todas as análises de PC1 X PC2, Tyrannosauridae ocupam morfoespaços próximos, enquanto que os táxons inclusos em Ceratosauria estão mais distantes entre si. *Ceratosaurus* e *Limusaurus* aproximam-se mais de Tyrannosauroidea que Abelisauridae, e isso já era esperado, uma vez que PC1 descreve principalmente a profundidade dorso-ventral do crânio, característica bem marcada em Abelisauridae. O agrupamento de Tyrannosauroidea também é observado em Cr5, bem como a disparidade de Ceratosauria, especialmente em Abelisauridae. Nesse conjunto de análise, Tyrannosauroidea ocupa o morfoespaço muito próximo a outros táxons mais basais,

como por exemplo, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Coelophysis* e *Zupaysaurus*, sugerindo que Tyrannosauroidea apresente morfologia mais conservativa dentre Theropoda que Abelisauridae. Brusatte *et al.* (2012a) reconhecem um maior grau de disparidade em táxons não-carnívoros de Theropoda, como Oviraptosauria, que táxons carnívoros. E isso fica evidente na análise Cr5 na qual Oviraptosauria e *Deinocheirus* afastam-se consideravelmente do morfoespaço dos demais Theropoda. No que se refere à Ceratosauria, esse clado também se torna distinto dos demais Theropoda, e esse distinção é mais marcada nas análises Cr1-Cr4, nas quais ocupam o morfoespaço distante de Tyrannosauroidea.

Os morfoespaços ocupados por Tyrannosauroidea nas diferentes análises sugerem que Tyrannosauridae mantiveram uma morfologia craniana mais conservativa após a cladogênese que originou a família. Tyrannosauridae ocupam o morfoespaço mais denso que os demais táxons inclusos em Tyrannosauroidea, de modo especial *Tyrannosaurus*, *Daspletosaurus*, *Tarbosaurus*, *Gorgosaurus* e *Bistahieversor*. Esse conservadorismo morfológico pode ser explicado pelo curto período de tempo da origem de Tyrannosauridae que surgiu durante o Campaniano (Cretáceo Superior) apresentando uma alta diversidade de táxons nesse período (Brusatte & Carr, 2016), e estando em sua maioria localizados no continente Laramidia (oeste da América do Norte). Essa massa de terra é caracterizada por ser uma faixa continental estreita longitudinalmente, e menos ampla que outros continentes, como o leste da Ásia. Apesar de conservativa a morfologia craniana de Tyrannosauridae, o clado Alioramini apresenta uma longirrostria mais desenvolvida que os demais táxons e que não está presente nos táxons mais derivados. No entanto esse clado está mais bem representado na Ásia (*Alioramus altai*, *Alioramus remotus* e *Qianzhousaurus*), enquanto que *Dryptosaurus* é representado em Appalachia (leste da América do Norte, considerando que *Dryptosaurus* esteja incluso em Alioramini segundo Brusatte & Carr, 2016). No caso dos táxons mais basais de Tyrannosauroidea, como Proceratosauridae e Megaraptoridae, sua disparidade morfológica em relação à Tyrannosauridae pode ser explicada pela amplitude temporal de surgimento do clado (Bathoniano, Jurassico Médio; Brusatte *et al.*, 2010b; Rauhut, 2010) e pela amplitude biogeográfica representados por táxons europeus, asiáticos e sul-americanos (Novas *et*

al., 2013; Porfiri *et al.*, 2014; Brusatte & Carr, 2016). Essa disparidade é patente em táxons com cristas bem desenvolvidas (Xu *et al.*, 2006; Rauhut, 2010; Xu *et al.*, 2012) e rostros alongados (Porfiri *et al.*, 2014).

Por sua vez, Ceratosauria expandiu-se ao longo do morfoespaço, especialmente a partir da cladogênese de Abelisauridae, fazendo com que *Carnotaurus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator* e MZSP-PV 833 ocupassem morfoespaços bem distintos entre si. Diferentemente de Tyrannosauridae, Abelisauridae teve sua origem numa época anterior, no Aptiano (Cretáceo Inferior, Zaher *et al.*, em preparação), ocupando um espaço geográfico maior: América do Sul, África, Madagascar e Europa (Tortosa *et al.*, 2014). O clado mais inclusivo, Abelisauroidea, que compreende Noasauridae e Abelisauridae, teve sua origem durante o Jurássico Médio (Aaleniano – Bajociano) na América do Sul (Pol & Rauhut, 2012) permitindo que esse clado tivesse uma ampla variedade morfológica, como observado em *Masiakasaurus* e *Carnotaurus*, por exemplo. De maneira interessante, a amplitude biogeográfica de Abelisauridae justifica sua disparidade morfológica craniana em relação à Tyrannosauridae, uma vez que Tyrannosauridae estava restrito à Laramidia e na parte leste da Ásia. Após o surgimento do clado durante o Aptiano (Zaher *et al.*, em preparação), os Abelisauridae puderam irradiar-se ao leste do Gonduana até a separação da América do Sul e África que ocorreu durante o Albiano (Ezcurra & Agnolín, 2012; Tortosa *et al.*, 2014). Após esse evento, Abelisauridae diversificou-se em clados diferentes na América do Sul, representados por Brachirostra, e Índia, Madagascar e Europa, representados pelos táxons Majungasaurinae (Tortosa *et al.*, 2014). Os morfoespaços próximos ocupados por MZSP-PV 833 (Aptiano, América do Sul), *Skorpiovenator* (Cenomaniano-Turoniano, América do Sul) e *Majungasaurus* (Maastrichtiano, Madagascar), sobretudo em Cr2-Cr5, sugerem que *Majungasaurus* conservou características plesiomórficas de Abelisauridae como o comprimento mais alongado do rostro, da fenestra anterorbital e do jugal em relação à *Carnotaurus* (Maastichtiano, América do Sul) que apresenta esses elementos mais curtos anteroposteriormente que os demais táxons. Mesmo em táxons com crânios incompletos para esse tipo de análise morfométrica, como *Rugops*, *Abelisaurus* e *Ekrixinatosaurus*, é possível observar que tais características estão presentes em Abelisauridae, enquanto que *Carnotaurus* apresenta um

alto grau de braquirrostria, tornando-se mais especializado que os outros táxons do clado Abelisauridae. Portanto as maiores amplitudes temporais e biogeográficas de Abelisauridae em relação à Tyrannosauridae explicam o alto grau de disparidade morfológica do primeiro em relação ao segundo.

O desenvolvimento de Ceratosauria é claramente diferente de Tyrannosauroidea apesar de ambos os clados serem os principais predadores do hemisfério sul e norte em suas formas mais derivadas, respectivamente (Carrano & Sampson, 2008; Brusatte *et al.*, 2010b). No caso de *Carnotaurus* e *Tyrannosaurus*, os dois táxons mais derivados de seus respectivos clados, o primeiro possui o membro anterior vestigial, ao passo que o segundo não (Guinard, 2014). Mesmo com essa diferença de proporção entre os membros anteriores, ambos possuem o crânio mais desenvolvido em relação aos membros que as formas basais (Lockley *et al.*, 2008). A análise atual revela que o crânio em Ceratosauria alongou-se dorso-ventralmente ao longo da filogenia, ao passo que em Tyrannosauroidea o desenvolvimento deu-se ântero-posteriormente, gerando diferentes aparatos biomecânicos (Sakamoto, 2010). Esse desenvolvimento deu-se não apenas em termos de comprimento, mas também em termos de estruturas como chifres e rugosidades (em Abelisauridae) e dentes grandes e rostros robustos e pneumatizados (em Tyrannosauridae)

Um olhar mais cuidadoso para as análises de Cr5, que incluem 60 espécimes de Theropoda, dentre diversos clados, incluindo Coelophysoidea, Ceratosauria, Tetanurae e Coelurossauros, permite visualizar que alguns táxons apresentam maior disparidade dentre a maioria como Oviraptosauria (Brusatte *et al.*, 2012a; Foth & Rauhut, 2013a), *Carnotaurus* e *Gallimimus* (Foth & Rauhut, 2013a) e *Deinocheirus* (na presente análise). De fato esses táxons distanciam-se em seu morfoespaço dos demais Theropoda, e no caso de Ceratosauria, essa disparidade é mais evidente quando se considera *Limusaurus*, um pequeno táxon sem dentes, com largas órbitas oculares e tamanho reduzido, assemelhando-se a Ornithomimosauria e ao Shuvosauridae *Effigia* (Xu *et al.*, 2009). Esses táxons, que se distanciam do morfoespaço mais conservativo em Theropoda, são representados por animais sem dentes e não-carnívoros, com exceção de *Carnotaurus*. É interessante notar que não há um *cluster* de animais não-carnívoros, uma vez que esses

táxons estão distribuídos ao longo do morfoespaço. Esse fato, já notado por Brusatte *et al.* (2012a), demonstra que a não-carnivoria permitiu a Theropoda de explorar diferentes variedades morfológicas cranianas. Dentre os táxons carnívoros, a maior variedade craniana pertence à Abelisauridae, que ocupa um morfoespaço mais abrangente e díspar que os demais Theropoda.

4.3. Desenvolvimento ontogético de Tyrannosauridae e validade taxonômica de *"Nanotytannus"* e *"Raptorex"*

Tyrannosauroidea é um clado incluso em Theropoda muito estudado e certamente um dos que mais atrai atenção para diversas pesquisas, seja pelo número de espécimes preservados, seja pelo apelo popular (Brusatte *et al.*, 2010b; Hone, 2016). "Quando nós fazemos Ciência com *Tyrannosaurus*, nós a fazemos com a uma audiência maior que quando fazemos com quase qualquer o outro animal" (tradução livre; Brochu, 2003, página 1). Por esse motivo, diversos trabalhos são apresentados, mas nem todos os autores concordam entre si quanto aos mais variados assuntos. Diversas controvérsias acerca de filogenia (Loewen *et al.*, 2013; Brusatte & Carr, 2016), taxonomia (Carr, 1999; Larson, 2013), hábitos alimentares (Holtz, 2008) dentre outros são feitas sobre Tyrannosauroidea, aumentando o número de pesquisas realizadas sobre o grupo (Hone, 2016). Nesse tópico de Discussão da Tese, é discutida a validade taxonômica de dois táxons inclusos em Tyrannosauroidea: *"Nanotyrannus"* e *"Raptorex"*, bem como o desenvolvimento ontogenético de Tyrannosauridae.

"Nanotytannus" lancensis foi um táxon erigido em 1988 por Bakker e colaboradores sobre o holótipo de *Gorgosaurus lancensis*, Gilmore 1946 (CMNH 7541) da formação Hell Creek, Montana, EUA. O material consiste em um crânio completo de Tyrannosauridae com as mandíbulas articuladas medindo 57,2 centímetros de comprimento. De acordo com Bakker *et al.,* (1988) *"Nanotytannus"* estaria mais próximo filogeneticamente a *Tyrannosaurus* que *Gorgosaurus*. No entanto Carpenter (1992) sugere que *"Nanotytannus"* fosse um espécime juvenil de *Tyrannosaurus* uma vez que as suturas em Dinosauria são variáveis e o formato circular da órbita sugere que fosse um indivíduo juvenil. Posteriormente Carr (1999), ao descrever a série ontogenética de *Gorgosaurus libratus*

também considerou *"Nanotytannus"* como sinônimo júnior de *Tyrannosaurus* em função da morfologia geral do crânio, diversos caracteres compartilhados com *Tyrannosaurus* e textura dos ossos. No entanto Currie (2003) sugere que 13 caracteres que Carr (1999) propõe como sendo comuns a *"Nanotytannus"* e *Tyrannosaurus* também são compartilhados por *Tarbosaurus* e *Daspletosaurus*, e que as características consideradas juvenis, como comprimento da fenestra anterorbital e altura do dentário, apenas estão presentes pelo fato do espécime ser pequeno e não necessariamente indicam estágio ontogenético. Desta forma Currie (2003) considera *"Nanotytannus"* como um táxon válido. Posteriormente Carr & Willianson (2004) descrevem a série ontogenética de *Tyrannosaurus* com espécimes mais jovens que *"Nanotytannus"* incluindo esse espécime na referida série. Mais recentemente Larson (2013) descreve caracteres de um espécime de Tyrannosauridae não descrito formalmente depositado na coleção paleontológica do Burpee Museum of Rockford, Illionois, EUA (BMR P2002.4.1, informalmente conhecida como Jane), originário da Formação Hell Creek (Henderson & Harrison, 2008). De acordo com o autor esse espécime é claramente referido a *"Nanotytannus"*, e o mesmo descreve diversos caracteres em sua maioria cranianos, justificando que *"Nanotytannus"* trata-se de um táxon válido. Larson (2013) também sugere que o menor espécime da série ontogenética de *Tyrannosaurus* (LACM 28471), proposta por Carr & Willianson (2004), é um estágio ontogenético mais juvenil de *"Nanotytannus"*. Mais recentemente Schmerge & Rothschild (2016) apresentam a presença do sulco dentário como uma nova chave para interpretação da validade de *"Nanotytannus"*. De acordo com esses autores, a presença do sulco dentário em *"Nanotytannus"* e *Gorgosaurus* adultos e jovens, e sua ausência em *Tyrannosaurus* adultos e supostamente em juvenis, sugere que esse caráter pode diferenciar os táxons. No entanto Schmerge & Rothschild (2016) basearam-se em poucos espécimes e em figuras de artigos científicos. Brusatte *et al.* (2016, *No prelo*) responderam a esse artigo demonstrando que as evidências propostas por Schmerge & Rothschild (2016) não justificam a validade de *"Nanotytannus"* porque o sulco dentário está presente em diversos espécimes de diferentes estágios ontogenéticos de Tyrannosauroidea, inclusive em *Tyrannosaurus*. Além disso, esse sulco também aparece em diferentes profundidades, podendo ser raso ou mais profundo, dificultando o exame por fotografias de artigos. Adicionalmente, Brusatte *et al.* (2016, *No prelo*) examinaram

mais espécimes que Schmerge & Rothschild (2016), aumentando consideravelmente a amostra dos táxons examinados. No caso do espécime BMR P2002.4.1 (Jane), sua completa monografia ainda está em preparação (Carr, comunicação pessoal), e a questão taxonômica de *"Nanotytannus"* permanece suspensa.

No caso de *"Raptorex"* a problemática é semelhante à discutida acima, pois assim como *"Nanotyrannus"*, esse táxon também possivelmente trata-se de um espécime juvenil de um táxon descrito anteriormente (Fowler *et al.*, 2011). *"Raptorex kriegsteini"* foi descrito em 2009 por Sereno e colaboradores baseado em um esqueleto quase completo perdendo as vértebras caudais posteriores e a extremidade de alguns ossos (ílio, púbis, ísquio e metatarsais e quase toda a fíbula esquerda). A grande novidade evolutiva que *"Raptorex"* trazia era o fato de ser um Tyrannosauroidea com desenvolvimento de crânio grande e membros anteriores curtos, tal como Tyrannosauridae (Clark, 2009). No entanto o espécime (LH PV18) não possui a localidade estratigráfica precisa, uma vez que foi alvo de comércio ilegal (Clark, 2009; Sereno *et al.*, 2009; Fowler *et al.*, 2011), sendo tentativamente alocado para a Formação Yixian do Grupo Jehol com datação do Cretáceo Inferior (Barremiano-Aptiano) com base em uma vértebra de peixe (*Lycoptera*) que ocorreria nessa seção estratigráfica (Sereno *et al.*, 2009). Além disso, o espécime tipo de *"Raptorex"* é claramente um indivíduo em desenvolvimento (Sereno *et al.*, 2009).

Posteriormente Fowler *et al.* (2011) levantaram diversas evidências contrárias a validade taxonômica de *"Raptorex"*. A primeira delas é que a vértebra de peixe, tentativamente associada à *Lycoptera*, pertencia a outro grupo (Ellimmichthyiformes) que ocorreu entre os Períodos Cretáceo e Eoceno, e, portanto, não poderia ser usada para datação. No entanto, a respeito da taxonomia dessa vértebra, Newbrey *et al.* (2013) reinterpretam suas características morfológicas, em uma análise mais minuciosa, assignando esse espécime à família de peixes Hiodontidae, da Formação Nemegt (mesma que de *Tarbosaurus*), Mongólia. Adicionalmente Fowler *et al.* (2011) sugerem, a partir de diversas testemunhas, que o espécime LH PV18 não foi comprado de um traficante de fósseis da China, mas sim da Mongólia e que este foi tratado como juvenil de *Tarbosaurus*. Outra evidência contrária a validade de *"Raptorex"* apresentada por Fowler *et al.* (2011) é a consideração morfológica que Tsuihiji *et al.* (2011) fizeram acerca do espécime descrito

em seu artigo (MPC-D 107/7, juvenil de *Tarbosaurus*). Segundo esses autores, em uma análise cladística, tanto MPC-D 107/7 quanto *"Raptorex"* foram recuperados como grupo-irmão de Tyrannosauridea, tal como a análise cladística apresentada por Sereno *et al.* (2009) para *"Raptorex"*. Assim, Fowler *et al.* (2011) sugerem que indivíduos com estágio ontogenético em desenvolvimento tendem a aparecer como grupo-irmão de indivíduos adultos, uma vez que compartilham caracteres com táxons mais basais. De acordo com Fowler *et al.* (2011), outro argumento contra a validade de *"Raptorex"* é que o espécime não seria um sub-adulto, como proposto por Sereno *et al.* (2009). Esse tipo de argumento, do segundo grupo de autores, não é consistente pelo fato das suturas ósseas parcialmente fechadas não serem um bom indicativo de maturidade em Tyrannosauroidea, já que em *Tyrannosaurus* adulto, juvenil de *Tarbosaurus* e *Alioramus altai* as suturas são variáveis (Fowler *et al.*, 2011). Outro argumento utilizado por Fowler *et al.* (2011) contra a proposta de maturidade de *"Raptorex"* é que coroas dentárias estreitas também não seriam indicativas para atestar maturidade, já que está presente em indivíduos juvenis e basais. Sereno *et al.* (2009) interpretaram as linhas de crescimento (LAGs) do fêmur em seção histológica atribuindo uma faixa de idade para a morte de *"Raptorex"* entre 5-6 anos de idade. No entanto, Fowler *et al.* (2011) propuseram que as LAGs pertencem a um indivíduo mais jovem, entre 2-3 anos de idade, uma vez que as primeiras linhas de crescimento não teriam sido absorvidas, como propuseram Sereno *et al.* (2009). Por fim, Fowler *et al.* (2011) demonstram que os caracteres morfológicos de *"Raptorex"* não são suficientes para erigir uma espécie diferente de *Tarbosaurus*, e, assim, evocam a dificuldade que Tsuihiji *et al.* (2011) tiveram ao assignar MPC-D 107/7 a um *Tarbosaurus* juvenil, baseando-se em apenas três caracteres morfológicos compartilhados entre os indivíduos adultos e juvenis. Dessa forma, Fowler *et al.* (2011) e Newbrey *et al.* (2013) demonstram que *"Raptorex kriegsteini"* não é de uma formação geológica do Cretáceo Inferior e os primeiros autores sugerem que o táxon seja considerado *nomen dubium* e provavelmente trata-se de um juvenil de *Tarbosaurus baatar*. Recentemente em uma nova análise cladística de Tyrannosauroidea, Brusatte & Carr (2016) concordam com Fowler *et al.* (2011) que *"Raptorex"* é um espécime do Cretáceo Superior, mas não citam sua validade taxonômica e suas topologias recuperadas sugerem que esse táxon é irmão de *Appalachiosaurus*, e não mais de Tyrannosauridae.

A hipótese de que *"Nanotytannus"* e *"Raptorex"* são estágios juvenis de *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus* respectivamente ou táxons válidos pode ser falseada a partir da exploração do morfoespaço alométrico recuperados das análises morfométricas. Caso tenham trajetórias diferentes de *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus*, não é possível considerar o desenvolvimento ontogenético ou heterocrônico, entretanto se as trajetórias se sobrepuserem, a ontogenia é uma afirmativa válida (Mitteroecker *et al.*, 2005; e conforme demonstrado em *Torosaurus* e *Triceratops* por Maiorino *et al.*, 2013). De fato a regressão entre forma e tamanho é um teste recomendável para avaliar desenvolvimento ontogenético (Mitteroecker *et al.*, 2005).

Tanto as análises comparativas entre os componentes principais de Cr3 e Cr4 bem como as análises de regressão revelaram que os espécimes de *"Nanotytannus"* seguem a mesma trajetória ontogenética de *Gorgosaurus* e *Tarbosaurus*. Isso é bem evidenciado pela análise de regressão, a qual demonstra que esses espécimes ocupam o mesmo morfoespaço. Já *"Raptorex"* ocupa o morfoespaço próximo de *"Nanotyrannus"* CMNH 7541, *Tarbosaurus* MPC-D 107/66 e *Qianzhousaurus* em Cr3, e em Cr4 ocupa o morfoespaço próximo de *Qianzhousaurus*, *Alioramus* e CMNH 7541. Nas análises de regressão, *"Raptorex"* localiza-se mais abaixo de *Tarbosaurus* MPC-D 107/7, e na mesma direção horizontal de *"Nanotyrannus"* e *Tarbosaurus* MPC-D 107/66. *"Nanotytannus"* e *"Raptorex"*, assim como os espécimes de *Gorgosaurus* e *Tarbosaurus* juvenis possuem caracteres ontogenéticos em desenvolvimento, como pré-maxilar mais alongado anteroventralmente, órbita ocular proporcionalmente maior em relação aos adultos e parte posterior do crânio menos profunda dorsoventralmente. Curiosamente observou-se nas análises de regressão que *Daspletosaurus* afasta-se dos demais Tyrannosauroidea em relação ao tamanho, como se este táxon fosse consideravelmente maior que os demais. No entanto verificou-se que foi um erro de escala da ilustração utilizada de Holtz (2004) cuja escala marca 50 cm, sendo na realidade é uma escala de 10 cm. Surpreendentemente esse fato não foi notificado por outros autores que utilizaram a mesma ilustração em suas análises morfométricas (Brusatte *et al.*, 2012a; Foth & Rauhut, 2013a).

A regressão linear demonstra que *"Raptorex"* e CMNH 7541 afastam-se mais do morfoespaço de *Gorgosaurus* e *Tarbosaurus*, fazendo com que as trajetórias de *Tarbosaurus*

e *Tyrannosaurus* respectivamente, na regressão linear, tornem-se mais amplas no eixo da forma (*Regression score 1*). Essa amplitude também é observada em *Gorgosaurus* e *Tarbosaurus*, quando se considera a distância morfológica entre os espécimes AMNH 5664 e TMP 91.36.500 (*Gorgosaurus*) e MPC-D 107/66 dos demais espécimes de *Tarbosaurus*. É interessante notar que essa amplitude morfológica é maior entre os espécimes juvenis de cada espécie que os adultos, ou seja, os indivíduos mais jovens apresentam uma plasticidade morfológica maior em relação aos indivíduos adultos. A inclinação da variedade morfológica (valores positivos) em *Tyrannosaurus* é mais acentuada que *Tarbosaurus* e *Gorgosaurus*. No entanto, quando se considera *"Raptorex"* na trajetória ontogenética de *Tarbosaurus* a variedade morfológica desse táxon é ampla em relação à *Tyrannosaurus* demonstrando uma plasticidade fenotípica maior dentre Tyrannosauridae, ao menos nos indivíduos mais jovens. Interessantemente, *Tyrannosaurus* apresenta uma taxa de crescimento mais acelerada dentre *Daspletosaurus*, *Gorgosaurus* e *Albertosaurus* e, aparentemente, alcançam idades mais avançada (Erickson *et al.*, 2004; Brusatte *et al.*, 2010b), entretanto essa taxa de crescimento não foi avaliada para *Tarbosaurus*.

Além da regressão linear, os resultados das UPGMAs demonstram que os dois espécimes de *"Nanotyrannus"* formam um *cluster* com *Gorgosaurus* e *Tarbosaurus* subadultos, incluindo *Alioramus*; e que *"Raptorex"* forma um *cluster* com o espécime juvenil de *Tarbosaurus* MPC-D 107/7, *Guanlong* e *Dilong*. Ou seja, *"Nanotyrannus"* e *"Raptorex"* compartilham caracteres morfológicos de estágio ontogenético em desenvolvimento com outros Tyrannosauridae em crescimento. O *cluster* formado pelos espécimes juvenis de Tyrannosauroidea (((TMP 2009.012.0014, MPC-D 107/66)(*Alioramus* (TMP 91.36.500(BMR P2002.4.1 , CMNH 7541))) é irmão do *cluster* formado por (((*Dilong*(*Guanlong*(*Raptorex*, MPC-D 107/7))), ou seja, táxons basais de Tyrannosauroidea e um espécime juvenil de *Tarbosaurus* (MPC-D 107/7). Cabe notar que o espécime tipo de *Alioramus altai*, único espécime do táxon, também não é um indivíduo adulto, com idade aproximada de nove anos (Brusatte *et al.*, 2012b). Dos caracteres compartilhados entre os espécimes juvenis em vista lateral estão: rostro alongado, fenestra anterorbital mais alongada, fenestra maxilar posicionada mais posteriormente na fossa anterobital, órbita ocular circular e proporcionalmente grande em relação aos adultos, processo

lacrimal do pós-orbital alongado, ausência do processo sub-orbital, região posterior do crânio menos profunda dorso-ventralmente e crista nucal relativamente baixa. Esses caracteres aproximam os espécimes fenotipicamente em *clusters* nos quais os semaforontes são semelhantes, reforçando a proposta de que indivíduos juvenis tendem a se parecer com táxons mais basais (Fowler *et al.* 2011). Dessa forma, essa análise sugere evidências contra o fato de "*Nanotyrannus*" ser uma espécie diferente de *Tyrannosaurus*, uma vez que assim como a análise de regressão, inclui "*Nanotyrannus*" junto com os demais espécimes juvenis de Tyrannosauroidea. De acordo com Carr (1999), *"Nanotyrannus"* e *Tyrannosaurus* compartilham pelo menos 13 caracteres cranianos em comum, justificando a sinonímia do primeiro com o segundo. No caso de *"Raptorex"*, aliados às evidências acerca da idade cronoestratigráfica, histológia, cladística e morfológia propostas por Fowler *et al.* (2011), e a aproximação do *cluster* e do morfoespaço com outro espécime juvenil de *Tarbosaurus* (MPC-D 107/7), além da mesma trajetória na análise de regressão dos espécimes juvenis de Tyrannosauridae, implicam que o primeiro é um espécime juvenil do segundo; e que *Tarbosaurus* apresenta uma grande variedade morfológica nos espécimes juvenis.

Sobre a variedade morfológica ao longo do desenvolvimento ontogenético, é possível observar que, aparentemente, *Tyrannosaurus* possui uma amplitude fenotípica proporcionalmente maior que *Tarbosaurus*. Essa inferência pode ser feita ao observar a diferença morfológica entre os espécimes CMNH 7541 e BMR.P 2002.4.1 e a mesma região do eixo y do gráfico de regressão para a trajetória de *Tarbosaurus*, de modo especial em CR4. Ou seja, mesmo que não haja espécimes de *Tyrannosaurus* com a mesma idade que os espécimes de *Tarbosaurus*, observa-se que o primeiro possui uma variedade morfológica maior que o segundo, ao menos quando os espécimes de ambos os táxons possuem idades semelhantes de CMNH 7541 e BMR.P 2002.4.1. Essa inferência necessita de comprovação a partir de espécimes mais juvenis de *Tyrannosaurus*.

De acordo com Russell (1970) a morfologia robusta de *Daspletosaurus* e a mais grácil de *Gorgosaurus* e *Albertosaurus* sugerem que esses táxons possuíam hábitos alimentares diferentes, e consequentemente, nichos ecológicos distintos. O autor propõe que *Daspletosaurus* predasse presas mais perigosas como Ceratopsidae, em função de sua

estrutura mais robusta, ao passo que *Gorgosaurus* e *Albertosaurus* predassem animais menos perigosos como hadrossauros. De fato, pela literatura diversos modelos de alimentação foram registrados em Tyrannosauridae, tais como predação de *Daspletosaurus* para com *Brachylophosaurus* (Murphy *et al.*, 2013), *Tyrannosaurus* para com cf. *Edmontosaurus* (DePalma *et al.*, 2013), *Tyrannosaurus* para com *Triceratops* (Happ, 2008); detritivoria de *Tarbosaurus* para com *Saurolophus* (Hone & Watabe, 2010), *Tarbosaurus* para com *Deinocheirus* (Bell *et al.*, 2012); ou mesmo ambos os modelos para os Tyrannosauridae (Holtz, 2008), e canibalismo entre *Tyrannosaurus* (Longrich *et al.*, 2010) e possivelmente entre *Daspletosaurus* (Hone & Tanke, 2015). Naturalmente, face ao número de evidências a hipótese de Russell (1970) não deve ser considerada exclusiva, ou seja, animais com crânios mais robustos não deveriam se alimentar apenas de presas perigosas e animais mais gráceis não deveriam se alimentar de presas menos perigosas. No entanto, a morfologia do predador, seja robusta ou mais grácil, poderia facilitar o tipo de animal a ser predado. A variedade morfológica ao longo do desenvolvimento ontogenético em Tyrannosauridae sugere que os táxons podem modificar seus hábitos alimentares ao longo do crescimento (Carr, 1999, Brusatte *et al.*, 2010b), podendo variar o tipo de presas, e isso é mais evidente em *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus* que apresentam uma variedade morfológica maior, de modo especial nos indivíduos mais jovens. No caso da hipótese de Russell (1970) estar correta, *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus* mais jovens tenderiam a predar animais mais gráceis e que apresentassem menos perigo, ou seja, sem chifres e ornamentações de defesas. Ao passo que indivíduos adultos poderiam predar tanto animais gráceis quanto os mais robustos e com mecanismos de defesa direta. As análises de regressão linear sugere fortemente que esse modelo de variedade morfológica/alimentar é possível entre Tyrannosauridae.

Brusatte & Carr (2016) levantam a hipótese de que Tyrannosaurinae pudesse ter intercambiado entre Ásia e América do Norte pelo menos duas vezes durante o Campaniano e Maastrichtiano e que talvez *Tyrannosaurus rex* tenha sido uma espécie invasora durante o Maastrichtiano na América do Norte. Essa hipótese é igualmente parcimoniosa com a hipótese de que as linhagens de Alioramini e *Tarbosaurus* e *Zhuchengtyrannus* tenham migrado para Ásia a partir da América do Norte; no entanto a ausência de outros Tyrannosaurinae na América do Norte além de *Tyrannosaurus* reforça

a primeira hipótese (Brusatte & Carr, 2016). As análises de regressão sugerem que *Tyrannosaurus* possui uma plasticidade fenotípica ao longo do crescimento maior que *Gorgosaurus* (mais basal) e *Tarbosaurus* (mais derivado). Dessa forma é mais parcimonioso propor que a plasticidade fenotípica tenha ocorrido uma vez ao longo da filogenia, de modo que a linhagem ((*Zhuchengtyrannus*(*Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus*)) tenha surgido na Ásia e então migrado para América do Norte. A alta plasticidade morfológica/alimentar ao longo do desenvolvimento ontogenético, aliadas a rápida taxa de crescimento (Erickson *et al.*, 2004) de *Tyrannosaurus* conferiram-lhe maior vantagem adaptativa sobre os outros táxons levando-lhes a extinção e tornando-os a única espécie de Tyrannosaurinae na América do Norte na época final do Cretáceo.

Larson (2013) argumenta a favor da validade taxonômica de *"Nanotyrannus"* utilizando diversos caracteres morfológicos, comparando os crânios dos espécimes CMNH 7541 e BMP R2002.4.1 e o pós-crânio de BMP R2002.4.1 com os demais Tyrannosauroidea (por exemplo *Gorgosaurus*, *Tarbosaurus*, *Appalachiosaurus*, *Daspletosaurus* e *Albertosaurus*). Os caracteres comparados e que justificariam uma espécie diferente de *Tyrannosaurus* também estão presentes em sua maioria em *Gorgosaurus* e em menor número em *Daspletosaurus* e *Albertosaurus*, conforme demonstrado pelo próprio Larson (2013). Além desses caracteres compartilhados entre outros Tyrannosauridae, Larson (2013) também sugere que o número de dentes maxilares em *"Nanotyrannus"* deveria ser mais conservativo, variando entre 15 e 16 ao invés de 11 a 16 como advoga Carr (1999), e que no caso da hipótese de Carr (1999) estar correta, a média de número de dentes de *Tyrannosaurus* apresenta um desvio padrão alto em relação aos outros Tyrannosauridae, *Alligator mississippiensis*, *Coelophysis* e *Allosaurus*. De acordo com o mesmo autor, *"Nanotyrannus"* e *Tyrannosaurus* poderiam ser táxons irmãos e que um crânio e esqueleto juvenil de *Tyrannosaurus* ainda estão para ser descobertos. Nesse caso, considerando as evidências apresentadas na presente Tese, é mais parcimonioso propor que *"Nanotyrannus"* não seja um táxon válido e que seus caracteres compartilhados com outros Tyrannosauridae mais basais, apenas sugerem um desenvolvimento heterocrônico no qual os espécimes juvenis de *Tyrannosaurus* (táxon mais derivado) possuem caracteres comuns com táxons mais basais (como *Gorgosaurus*, por exemplo); e que a variedade do

número de dentes maxilares pode ser explicada pela alta plasticidade fenotípica de *Tyrannosaurus*, demonstrada nos gráficos de regressão linear, podendo ser considerada uma autapomorfia deste táxon.

4.4. Variedade craniana de *Limusaurus inextricabilis*

Limusaurus inextricabilis é reconhecido como um Ceratosauria basal do Jurássico Superior da China (Xu *et al.*, 2009; Pol & Rauhut, 2012; Tortosa *et al.*, 2014) por originalmente dois esqueletos articulados e quase completos (Xu *et al.*, 2009). No entanto, outros esqueletos quase completos e com espécimes juvenis foram encontrados em localidade aproximada do holótipo e estão sendo referidos como *Limusaurus* por Xu (comunicação pessoal): IVPP V 15924 (Xu *et al.*, 2009), 15304 (Xu *et al.*, 2009), 20093, 20094, 20095, 20096, 20098 e 20099. O exame desses materiais foi difícil devido ao fato que estavam depositados em um galpão com pouca luminosidade natural externa e sem nenhuma interna, de modo que diversos caracteres não puderam ser avaliados. Entretanto os espécimes listados aqui são claramente diferentes estágios ontogenéticos de *Limusaurus*, pela presença dos caracteres diagnósticos (ver em Resultados e Xu *et al.*, 2009).

O que caracteriza *Limusaurus* como um Ceratosauria excêntrico e claramente diferente dos demais é sua estrutura esquelética grácil com pescoço e pernas compridos, braços curtos e crânio sem dentes, além de órbita ocular bem desenvolvida (Xu *et al.*, 2009). A ausência de dentes e a presença de gastrólitos na região estomacal do holótipo sugerem fortemente uma dieta herbívora para esse táxon. A não carnivoria em Theropoda já é conhecida em táxons como *Limusaurus*, Oviraptosauria, Ornithomimosauria e Alvarezsauridae (Brusatte *et al.*, 2012a). Em alguns casos como o ornitomimossauro *Deinocheirus*, a presença de peixes e gastrólitos associados ao esqueleto sugerem uma dieta onívora para esse táxon (Lee Y.N. *et al.*, 2014).

No entanto, *Limusaurus* apresenta uma característica mais peculiar dentre Archosauria, que é a perda de todos os dentes ao longo do desenvolvimento

ontogenético. É sabido que a perda de dentes ao longo do desenvolvimento ontogenético ocorre em arcossauros como *Tyrannosaurus* e *Gorgosaurus* (Carr, 1999), *Crocodilus americanos*, *Crocodilius porosus* e *Tomistoma schlegelii* (Mook, 1921). No caso de *Limusaurus* a perda de todos os dentes durante o crescimento constitui uma novidade em Archosauria com implicações ecológicas, como mudança de nicho por exemplo. Os espécimes IVPP V 20093, 20094 e 20095 são providos de dentes maxilares e dentários, ao passo que o holótipo, e maior espécime, IVPP V 15923 não possui dentes. IVPP V 20094 e 20095 são os menores espécimes com crânios alcançando aproximadamente 3,85 cm e 3,9 cm respectivamente, e IVPP V 20093 alcança cerca de 4,7 cm (**Figura 61**). Curiosamente os dentes pré-maxilares e maxilares em IVPP V 20094 e 20095 são menores que em 20093, sugerindo que há um aumento dos alvéolos dentários antes da perda de dentes. No entanto não é possível observar a taxa de perda dos dentes ao longo do crescimento; ou seja, não é possível examinar a partir de que região os dentes são perdidos e nem em quais estágios ontogenéticos.

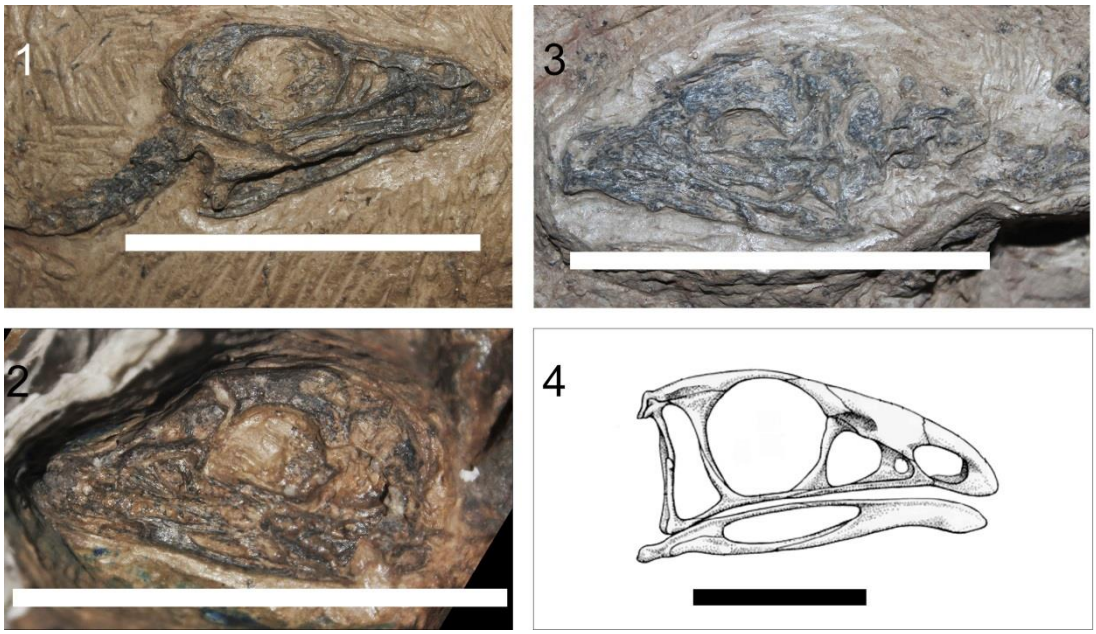


Figura 61. Crânios de *Limusaurus* em vista lateral. (1) IVPP V 20093; (2) IVPP V 20094; (3) IVPP V 20095; (4) IVPP P 15923, modificado de Xu *et al.*, 2009. Barra de escala: 5 cm.

A fenestra na superfície lateral da fossa anterorbital do maxilar observada no holótipo da espécie, foi citada como fenestra maxilar por Xu *et al.* (2009). Porém, os espécimes referidos a *Limusaurus* não possuem essa fenestra e no espécime IVPP V 20093 ocorre uma cavidade rasa na região anterior da fossa anterorbital, próxima à borda desta. Conforme descrito anteriormente, a fenestra maxilar não está presente em Ceratosauria, ocorrendo a partir de Tetanurae (Rauhut, 2003). Coria *et al.* (2002) diagnosticam *Aucasaurus* com uma fenestra maxilar totalmente exposta lateralmente, porém, conforme observado pessoalmente neste táxon a fenestra maxilar está ausente, sendo que a borda anterior da fossa anterorbital apresenta uma leve cavidade, e nos demais Ceratosauria essa fenestra também está ausente. No caso de *Limusaurus* possivelmente durante o desenvolvimento ontogenético a fenestra pró-maxilar tenha migrado posteriormente, ocupando uma região mediana na fossa anterorbital.

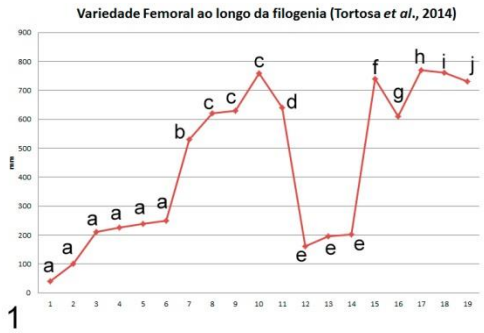
Durante o desenvolvimento ontogenético em *Limusaurus* observa-se que o crânio se alonga e torna-se mais longirrostro, fazendo com que a borda dorsal do nasal torne-se mais convexa, conforme observado nos espécimes IVPP V 15923 e 20093. Nos espécimes mais jovens (IVPP V 20094 e 20095) a borda dorsal do nasal é levemente côncava, fazendo com que haja um "degrau" entre a região anterior do rostro e do teto craniano. Observa-se, ainda em vista lateral, que durante o crescimento a região supraorbital, composta pelo pré-frontal e frontal, torna-se menos profunda dorso-ventralmente fazendo com que a órbita ocular torne-se maior em indivíduos mais desenvolvidos.

As modificações cranianas em *Limusaurus* sugerem que esse táxon poderia mudar de dieta e nicho ecológico durante o crescimento ontogenético. Embora os espécimes analisados não estejam completamente preparados, os dentes observados nos indivíduos mais jovens são pontiagudos e ligeiramente curvados posteriormente. No entanto não é possível inferir uma mudança de dieta carnívora para herbívora, uma vez que seria necessário analisar em uma perspectiva mais microscópica a morfologia dentária durante o desenvolvimento. Além disso, diversas modificações no trato digestivo deveriam ser necessárias para uma modificação na dieta. Por isso, é mais parcimonioso sugerir que

Limusaurus tivesse uma dieta onívora, como visto no ornitomimossauro sem dentes *Deinocheirus* (Lee Y.N. *et al.*, 2014) ou mesmo insetívora.

4.5. Compensação entre diferentes módulos

Assim como os demais clados inclusos em Dinosauria, Tyrannosauroidea e Ceratosauria aumentam de massa ao longo da sua trajetória filogenética, caracterizando a Regra de Cope (*Cope's Rule*) (Hone *et al.*, 2005). Essa regra sugere que os táxons tendem a aumentar de tamanho e massa enquanto tornam-se mais derivados filogeneticamente (Stanley, 1973). Naturalmente essa regra não pode ser expressa linearmente, porquanto há variedades de massa ao longo da filogenia, como por exemplo, *Ceratosaurus* em Ceratosauria e *Yutyrannus* em Tyrannosauroidea. Nesses dois casos ambos os táxons alcançam aproximadamente sete e nove metros de comprimento respectivamente (Therrian & Henderson, 2007; Xu *et al.*, 2012), enquanto formas mais derivadas como *Masiakasaurus* (Ceratosauria) e *Nanuqsaurus* (Tyrannosauroidea) podem alcançar aproximadamente três metros e cinco metros respectivamente (Carrano *et al.*, 2011; Fiorillo & Tykosky, 2014). Fica evidente nos gráficos da **Figura 62** a variação de tamanho ao longo da filogenia, considerando que o fêmur apresenta uma boa correlação com o tamanho do corpo em Theropoda (Christiansen & Fariña, 2004). Mesmo com valores oscilantes, a tendência filogenética é que o clado mais inclusivo aumente de tamanho. Esse tipo de padrão, no entanto, não é observado em Maniraptora, cujos táxons mais derivados originaram as aves (Deccechi & Larsson, 2013).



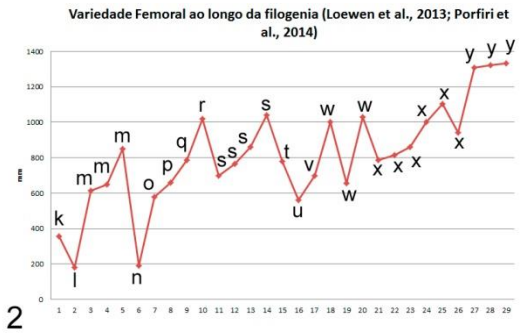


Figura 62. Relação entre filogenia (eixo X) e tamanho de fêmur (eixo Y) em (1) Ceratosauria e (2) Tyrannosauroidea. a *Limusaurus*, b *Elaphrosaurus*, c *Ceratosaurus*, d *Eoabelisaurus*, e *Masiakasaurus*, f *Deltadromeus*, g *Xenotarsosaurus*, h *Ekrixinatosaurus*, i *Skorpiovenator*, j *Aucasaurus*, k *Guanlong*, l *Dilong*, m *Yutyrannus*, n *Santanaraptor*, o *Australovenator*, p *Alectrosaurus*, q *Appalachiosaurus*, r *Albertosaurus*, s *Gorgosaurus*, t *Dryptosaurus*, u *Alioramus*, v *Qianzhousaurus*, w *Daspletosaurus*, x *Tarbosaurus*, y *Tyrannosaurus*.

Apesar do aumento do tamanho e de massa em Tyrannosauroidea e Ceratosauria, diferentes partes do corpo não sofreram aumento, mas sim redução em função do crescimento de outros complexos morfológicos. Lockley *et al.* (2008) observaram que durante o desenvolvimento de certos complexos morfológicos outros tendem a reduzir de tamanho. Por exemplo, em Tyrannosauroidea, formas mais basais como *Dilong* e *Guanlong* possuem crânios menores, pescoços e membros anteriores mais compridos em relação a táxons mais derivados, como *Daspletosaurus* e *Tarbosaurus* que apresentam crânios grandes, pescoços e membros anteriores reduzidos. Esse padrão de desenvolvimento morfológico ao longo da filogenia está presente em outros táxons de dinossauros Saurischia, mesmo em Sauropoda, e possivelmente sofre ação do gene *Hoxc6*, ou um complexo de outros genes *Hox* (Lockeley *et al.*, 2008).

A observação da atuação dos genes *Hox* para esse tipo de desenvolvimento em Theropoda não avianos iniciou-se com Lockeley *et al.* (2008) e Guinard (2014). Este último propõe que os membros anteriores de Tyrannosauridae e Abelisauridae, são frutos de desenvolvimento teratológico, possivelmente ligados a expressão dos genes *Hoxa-10*, *Hoxa-11*, *Hoxd-11*, *Hoxd-12*, *Hoxa-13* e *Hoxd-13*. Guinard (2014) observou que os membros anteriores desses dois grupos, além de *Acrocanthosaurus atokensis* (Allosauroidea, Carcharodontosauridae, Carrano *et al.*, 2012), sofreram uma redução micromelia, ou seja, quando o membro anterior possui tamanho igual ou menor que 2/3 do tamanho do fêmur. Guinard (2014) também propõe que os membros anteriores de Abelisauridae seguem o seguinte esquema modular: as alterações começam pelos elementos distais seguida das alterações dos elementos proximais; e que em Tyrannosauridae esse padrão é oposto. Considerando que em *Tarbosaurus* os elementos apendiculares proximais (úmero e fêmur) possuem taxas de crescimento maior em relação aos elementos distais (rádio, metacarpal, tíbia e metatarsal) nos indivíduos mais desenvolvidos

ontogeneticamente (**Figura 63**), essa afirmação pode ser considerada válida ao menos para Tyrannosauridae. No caso de Abelisauridae, até o presente momento, não é possível fazer o mesmo tipo de avaliação feita para *Tarbosaurus* em função da ausência de uma série ontogenética de qualquer um dos táxons já descritos. Ceratosauria basais como *Ceratosaurus* e *Limusaurus*, e o Noasauridae *Masiakasaurus* possuem o tamanho do úmero, cerca de 50% do tamanho do fêmur, enquanto que nos Abelisauridae mais derivados como *Carnotaurus* e *Aucasaurus*, essa proporção é cerca de 1/3 (**Anexo 1**). Pela ausência de espécimes preservados, ainda não é possível afirmar se a proporção da região distal do membro anterior em Noasauridae é a mesmo para Abelisauridae.

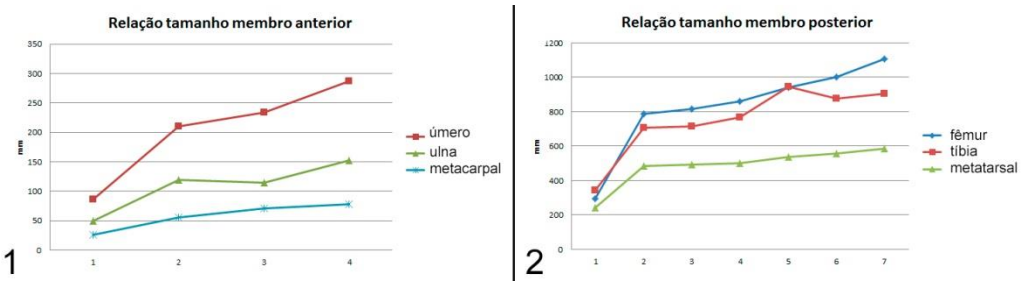


Figura 63. Relação de tamanho entre os diferentes elementos apendiculares de *Tarbosaurus* em (1) membro anterior e (2) membro posterior.

O desenvolvimento do crânio ocorre de maneira modular, conforme descrito na seção "Variedade craniana", e assim como os membros anteriores, também apresentam divisões quanto ao desenvolvimento dos módulos anterior e posterior. Em Tyrannosauridae o módulo anterior, composto da região rostral do crânio, encurta-se ao longo do desenvolvimento ontogenético, ao passo que a região posterior torna-se mais profunda. Pelo princípio da compensação observado no desenvolvimento dos membros anteriores, cervicais e crânio, observa-se que os táxons com membros anteriores reduzidos possuem crânios grandes (Lockeley *et al.*, 2008). No caso de Abelisauridae a amplitude do crânio não adveio do comprimento ântero-posterior, como em Tyrannosauridae, mas sim na profundidade dorso-ventral da região posterior, isto é, da região pós-fenestra anterorbital. Uma vez que possivelmente a região distal dos membros anteriores de Abelisauridae tenha se desenvolvido com uma taxa maior que a região proximal (Guinard, 2014), e que os mesmos conjuntos de genes *Hox* podem influenciar

o desenvolvimento de diferentes elementos mutuamente (Lockeley *et al.*, 2008), é possível postular que os rostros de táxons Abelisauridae tenham sofrido uma taxa de encurtamento maior que a taxa de aprofundamento da região posterior dos crânios. Em outras palavras, o módulo anterior do crânio obteve sua forma peromórfica mais rapidamente que a região posterior.

4.6. Quais níveis de convergência entre Tyrannosauridae e Abelisauirdae?

O esqueleto apendicular em Theropoda varia substancialmente entre os diferentes táxons, de modo especial nos táxons basais e derivados nos clados estudados na presente Tese. Por exemplo, a relação tíbia/fêmur é maior em táxons mais basais e em juvenis de formas mais derivadas, assim como a relação úmero/fêmur (**Anexo 1**). Além dessa proporção alterar-se ao longo da filogenia e ontogenia, os elementos apendiculares tornam-se mais robustos para inserção de músculos mais massivos a fim de suportar a massa do animal. Apesar de haver essa relação compartilhada entre Tyrannosauroidea e Ceratosauria, além de outras já citadas na seção acima, outras convergências entre os dois clados tornam-se limitadas.

De acordo com Lockeley *et al.* (2008) existe convergência entre *Carnotaurus* e *Tyrannosaurus* em nível de compensação entre o desenvolvimento do membro anterior e crânio. No entanto, conforme observado aqui, essa convergência não atua em termos morfológicos, ou seja, os membros anteriores (também demonstrado por Guinard, 2014), crânio, membros posteriores e elementos axiais não possuem convergência morfológica. Mesmo em termos funcionais, os crânios de *Tyrannosaurus* e *Carnotaurus* divergem, pois, o primeiro apresenta uma vantagem mecânica e força proporcional bem superior ao segundo (Mazzetta *et al.*, 2009; Sakamoto, 2010). No que tange aos membros anteriores, *Tyrannosaurus* possuía a musculatura robusta e com capacidade de segurar, mas possivelmente não os utilizava durante a predação (Lipkin & Carpenter, 2008). Enquanto que *Carnotaurus* possuía mobilidade possivelmente apenas na região proximal do úmero, e a região distal era pouco inervada e sem mobilidade (Senter & Parrish, 2006). As diferenças entre modelos funcionais entre *Tyrannosaurus* e *Carnotaurus* também são

aplicadas à locomoção. O primeiro possuía uma relativa diminuição do músculo *caudofemoralis* durante o desenvolvimento ontogenético, fazendo com que o animal diminuísse o desempenho locomotor (Hutchinson *et al.*, 2011) tornando-se mais lento (Hutchinson & Garcia, 2002). Enquanto que o segundo possuía esse músculo bem desenvolvido e uma grande capacidade cursorial e com possibilidades de corridas rápidas (Persons IV & Currie, 2011).

Apesar dessas diferenças, Tyrannosauridae e Abelisauridae foram os principais grupos de predados do hemisfério norte e sul, respectivamente (Carrano & Sampson, 2008; Brusatte *et al.*, 2010b), no entanto devido às divergências morfológicas, já descritas aqui (ver Resultados), e funcionais, possivelmente a distribuição de nichos deveria ser bem diferente entre esses clados. Por exemplo, Sakamoto (2010) demonstra que *Gorgosaurus* e *Carnotaurus* possuíam vantagens mecânicas dos músculos cranianos bem semelhantes entre si, e ambos os táxons possuíam massas próximas (Therrien & Henderson, 2007), de modo que é possível propor que possuíssem funções ecológicas como predadores parecidas. Ao passo que animais mais robustos e com vantagens mecânicas cranianas mais altas (*Daspletosaurus* e *Tyrannosaurus*; por exemplo; Sakamoto, 2010) predassem uma variedade maior de presas, que apresentassem mais perigo ou não, como proposto por Russell (1970). A virtual ausência de Ceratopsidae e Ankylosauria no hemisfério sul (Weishampel *et al.*, 2004) corrobora com essa hipótese, já que os maiores predadores do hemisfério sul (Abelisauridae e Carcharodontosauridae) possuíam convergências funcionais (Sakamoto, 2010; Chiarenza & Cau, 2016; ver abaixo) que não eram equiparadas a *Tyrannosaurus* e *Daspletosaurus* (Sakamoto, 2010).

Dessa forma, pode-se propor que Tyrannosauridae mais gráceis, como *Gorgosaurus*, *Alioramus*, *Qianzhousaurus*, juvenis de *Tyrannosaurus* e Abelisauridae, possuíssem funções ecológicas semelhantes, enquanto que Tyrannosauridae mais robustos, como adultos de *Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus* e *Daspletosaurus* ocupassem um nicho mais amplo alimentando-se de uma variedade maior de presas.

4.7. Ocupação de nichos em Abelisauridae

No registro geológico observa-se que durante o Cretáceo Inferior (Valanginiano, Csika-Sava *et al.*, 2016) o surgimento do clado incluso em Allosauroidea, Carcharodontosauridae, foi crono-correlato com Abelisauridae (Sereno *et al.*, 1996; Novas *et al.*, 2004; Coria & Currie, 2006; Carrano *et al.*, 2012; Novas *et al.*, 2013), no entanto sendo predadores bem maiores, rivalizando em tamanho com *Tyrannosaurus rex* (Novas *et al.*, 2013), e podendo predar saurópodes gigantes como *Argentinosaurus* e *Paralititan* (Holtz & Rey, 2007). Após a extinção do Cenomaniano, Carcharodontosauridae tornaram-se ausentes do registro geológico, apesar de alguns autores proporem que o grupo sobreviveu até o fim do Cretáceo (Martinelli & Forasiepi, 2004; Candeiro *et al.*, 2006a; De Azevedo *et al.*, 2013). A grande maioria de registro de Carcharodontosauridae provém de registro dentário, e são considerados dúbios devido à semelhança morfológica entre dentes de Carcharodontosauridae e Abelisauridae (Canale *et al.*, 2009). O único registro ósseo não-dentário do Cenomaniano-Maastrichtiano, até o momento, é um pequeno fragmento de maxilar com um dente no alvéolo proveniente da Formação Presidente Prudente, Brasil (De Azevedo *et al.*, 2013), mas que deve ser tratado com cautela, devido a ausência do grupo em outras formações geológicas da mesma idade (Novas *et al.*, 2013).

Os registros de grandes Abelisauridae no meio do Cretáceo (*Ekrixinatosaurus*, Calvo *et al.*, 2004b; OLPH 025, Chiarenza & Cau, 2016) e no final do mesmo período (*Carnotaurus*, Bonaparte *et al.*, 1990; *Pycnonemosaurus*, Grillo & Delcourt, em preparação) e a ausência de Carcharodontosauridae no fim do Cretáceo (Novas *et al.*, 2013) sugerem que Abelisauridae possa ter empurrado Carcharodontosauridae para a extinção por substituição de nichos devido a diversas convergências craniodentárias entre os dois grupos (Chiarenza & Cau, 2016) e vantagem mecânica nos músculos cranianos muito semelhantes (Sakamoto, 2010). No entanto a presença de Abelisauridae não ocorreu em todo o hemisfério sul. No caso da Austrália a abundância de registro de Megaraptoridae em detrimento da virtual ausência de Abelisauridae (Novas *et al.*, 2013) e Carcharodontosauridae (Hocknull *et al.*, 2009; Csiki-Sava *et al.*, 2016), sugere que o primeiro clado não permitiu o desenvolvimento dos outros dois ou os levou a extinção.

De qualquer forma, a fauna de Theropoda da Austrália parece ser bem mais provinciana que nas demais massas do Gonduana (Novas *et al.*, 2013).

Outro grupo representado por grandes Theropoda, inclusos no clado Megalosauroidea, foi Spinosauridae, que floresceu durante o Cretáceo Inferior (Barremiano) e apresenta registros fósseis até o início do Cretáceo Superior (Cenomaniano) (Carrano *et al.*, 2012). Esse grupo foi morfologicamente diverso (Charing & Milner, 1997; Allain *et al.*, 2012; Ibrahim *et al.*, 2014) alcançando os maiores tamanhos métricos dentre Theropoda (Therrien & Henderson, 2007) e ocupando principalmente o hemisfério sul, mas também ocorrendo na Europa e Ásia (Allain *et al.*, 2012; Carrano *et al.*, 2012). Apesar de alcançarem grandes dimensões, as adaptações de Spinosauridae diferiam substancialmente dos demais grupos de Theropoda, podendo possuir adaptações aquáticas (Ibrahim *et al.*, 2014), com rostros semelhantes a crocodilos, com uma dieta parcialmente baseada em peixes (Rayfield *et al.*, 2007; Cuff & Rayfield, 2013) e eventualmente em pterossauros (Buffetaut *et al.*, 2004) e hadrossaurídeos (Charing & Milner, 1997). Possivelmente poderia se alimentar de outros animais em eventualidades.

A estrutura morfológica de Abelisauridae e Spinosauridae divergia consideravelmente, sendo o primeiro com crânios braquirrostros e obrigatoriamente bípedes, enquanto que o segundo com crânios longirrostros semelhantes a crocodilos e membros anteriores bem desenvolvidos, podendo ter táxons bípedes facultativos (Ibrahim *et al.*, 2014). Além disso, a vantagem mecânica de ambos os clados eram divergente também com Spinosauridae possuindo vantagens para mordidas mais rápidas e fracas e Abelisauridae com mordidas mais fortes e eficientes (Sakamoto, 2010), bem como a dentição que em Spinosauridae assemelhava-se a crocodilos, sem o achatamento lábio-lingual típico de Theropoda e com redução/ausência de serrilhas (Rayfield *et al.*, 2007). Dessa forma é improvável que os nichos de Abelisauridae e Spinosauridae se sobrepusessem.

5. Conclusões

Quantificação do uso de *landmarks*

- ✓ As diferentes análises de morfometria geométrica dos crânios de Theropoda (Cr1-Cr5) demonstraram que houve pouca variação nos morfoespaços recuperados para cada táxon examinado independente do número de *landmarks* (Cr1: 56; Cr2: 39; Cr3: 40; Cr4 e Cr5: 26). Mesmo a variação dos espécimes deformados tafonomicamente os posicionou perto de seus pares filogenéticos.

Variedade craniana

- ✓ Existem ao menos dois módulos reais no crânio que se desenvolvem independentemente: a região anterior do crânio (rostro) e a região posterior à fenestra anterorbital. Esses módulos são observados nas análises de modularidade craniana e intuitivamente em crânios de Ceratosauria e Tyrannosauroidea, de modo especial em uma série ontogenética.
- ✓ Táxons de Ceratosauria e Tyrannosauroidea mais longirrostrinos apresentam a base da região posterior do crânio mais curta e vice e versa, de modo que táxons braquirrostros apresentam a articulação com a mandíbula localizada mais posteriormente.
- ✓ Quanto maior o tempo de surgimento de um clado e maior sua distribuição geográfica, maior será a disparidade morfológica.
- ✓ De maneira geral Tyrannosauroidea apresenta a morfologia craniana mais conservativa dentre Theropoda que Ceratosauria. Os táxons mais basais inclusos em Proceratosauridae e Megaraptoridae apresentam disparidade morfológica craniana maior que Tyrannosauridae em função da amplitude temporal do surgimento dos clados e de sua distribuição geográfica. Tyrannosauridae apresenta menor disparidade morfológica pela brevidade temporal do surgimento e pela restrição geográfica.
- ✓ Ceratosauria apresenta a maior disparidade morfológica craniana dentre Theropoda carnívoros (incluindo *Limusaurus*). Abelisauroidea possui ampla variedade fenotípica com táxons longirrostrinos (*Masiakasaurus*) e braquirrostros

(*Carnotaurus*). A ampla distribuição geográfica e tempo de origem desse clado permitiu uma disparidade morfológica maior que Tyrannosauroidea.

- ✓ *Majungasaurus crenatissimus* conservou características mais plesiomórficas (comprimentos mais alongados do rostro, da fenestra anterorbital e do jugal) em relação à *Carnotaurus sastrei*.
- ✓ *Carnotaurus sastrei* é o táxon mais especializado dentre Abelisauridae e o mais díspar dentre os Theropoda sabidamente carnívoros.
- ✓ O desenvolvimento morfológico de Ceratosauria ao longo da filogenia fez o crânio tornar-se mais desenvolvido dorso-ventralmente com estruturas como chifres e alto nível de rugosidades nos ossos, enquanto que em Tyrannosauroidea o desenvolvimento se deu ântero-posterioemente com desenvolvimento de grandes dentes e rostros robustos e pneumatizados.
- ✓ Táxons de Theropoda não-carnívoros (Oviraptosauria, *Gallimimus* e *Deinocheirus*) apresentam um alto grau de disparidade dentre o grupo, mas não formam um *cluster*, sugerindo que a estratégia alimentar além da carnivoria permitiu a exploração de diferentes variedades morfológicas.

Desenvolvimento ontogético de Tyrannosauridae e validade taxonômica de *"Nanotytannus"* e *"Raptorex"*

- ✓ *"Nanotyrannus"* e *"Raptorex"* são sinônimos juniores de *Tyrannosaurus* e *Tarbosaurus* respectivamente. Esses espécimes compartilham diversas características entre os demais espécimes juvenis inclusos em Tyrannosauroidea, como: rostro alongado, fenestra anterorbital mais alongada, fenestra maxilar posicionada mais posteriormente na fossa anterobital, órbita ocular circular e proporcionalmente grande em relação aos adultos, processo lacrimal do pós-orbital alongado, ausência do processo suborbital, região posterior do crânio menos profunda dorso-ventralmente e crista nucal relativamente baixa. As análises de regressão linear, comparação entre os diferentes componentes principais e análise de *cluster* sustentam a hipótese de sinonímia.

- ✓ Táxons juvenis derivados tendem a ser parecidos morfologicamente com táxons mais basais adultos em Tyrannosauroidea, como observado em *"Nanotyrannus"* e *"Raptorex"*.
- ✓ Tyrannosauridae apresenta uma grande amplitude fenotípica ao longo do desenvolvimento ontogenético e essa amplitude parece ser maior em *Tyrannosaurus* que em *Gorgosaurus* e *Tarbosaurus*. A variedade morfológica durante o desenvolvimento ontogenético permite que os táxons possam predar diferentes tipos de presas ao longo do crescimento.
- ✓ Possivelmente a linhagem de *Tyrannosaurus rex* originou-se na Ásia e migrou para a América no final do Cretáceo levando os demais Tyrannosauridae nesse continente à extinção (Brusatte & Carr, 2016). Essa hipótese é corroborada pela alta plasticidade fenotípica/alimentar observada nesse táxon aliadas a rápida taxa de crescimento (Erickson *et al.*, 2004).

Variedade craniana de *Limusaurus inextricabilis*

- ✓ *Limusaurus inextricabilis* perde todos os dentes pré-maxilares e maxilares ao longo do desenvolvimento ontogenético, sendo considerado, até o presente momento, o único táxon incluso em Archosauria a ter essa característica. Há um aumento de tamanho dos alvéolos dentários antes da perda dos dentes.
- ✓ Em *Limusaurus* a fenestra pró-maxilar, presente em Ceratosauria, parece ter migrado posteriormente sobre a fossa anterorbital durante o desenvolvimento ontogenético.
- ✓ As modificações cranianas em *Limusaurus* (perda de dentes, migração de fenestra, longirrostria e aumento da órbita ocular) durante o desenvolvimento ontogenético, sugerem que esse táxon pudesse mudar de nicho ecológico ou dieta. No entanto, dificilmente passaria de uma dieta carnívora para herbívora, já que seria necessária toda uma modificação no trato digestivo. Portanto é possível que *Limussaurus* tivesse uma dieta onívora ou insetívora.
- ✓ *Aucasaurus garridoi* não possui fenestra maxilar como proposto por Coria *et al.*, 2002. Ao invés disso, ocorre uma leve cavidade na borda anterior da fossa anterorbital.

Compensação entre diferentes módulos

- ✓ Táxons inclusos em Ceratosauria e Tyrannosauroidea tentem a aumentar de tamanho durante o desenvolvimento filogenético, ou seja, táxons mais derivados são maiores que táxons mais basais.
- ✓ Em Tyrannosauridae os elementos apendiculares proximais possuem uma taxa de crescimento maior que os elementos distais durante o desenvolvimento ontogenético.
- ✓ Durante o desenvolvimento ontogenético os crânios de Tyrannosauridae sofrem encurtamento do rostro enquanto que a parte posterior torna-se mais profunda.
- ✓ Possivelmente o desenvolvimento do rostro de Abelisauridae alcançava sua forma peromórfica mais rapidamente que a região posterior durante o desenvolvimento ontogenético.

Quais são os níveis de convergência entre Tyrannosauridae e Abelisauridae?

- ✓ Ceratosauria e Tyrannosauroidea não apresentam convergências morfológicas e funcionais substanciais. No entanto, parece haver uma aproximação de funções ecológicas entre Tyrannosauroidea mais gráceis como *Gorgosaurus*, *Alioramus*, *Qianzhousaurus* e juvenis de *Tyrannosaurus* com os abelissaurídeos. Por outro lado, Tyrannosauridae mais robustos, como adultos de *Tarbosaurus*, *Tyrannosaurus* e *Daspletosaurus* ocupavam um nicho mais amplo alimentando-se de uma variedade maior de presas.

Ocupação de Nichos em Abelisauridae

- ✓ Abelisauridae possuía convergência craniodentária e vantagens mecânicas com Carcharodontosauridae, de modo que pode ter empurrado ou auxiliado na sua extinção por ocupação de nichos semelhantes.

6. Referências Bibliográficas

Adams, D.C.; Rohlf, F.J. & Slice, D. E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. **Italian Journal of Zoology,** 71(1): 5-16.

Allain, R.; Tykoski, R.; Aquesbi, N.; Jalil, N. E.; Monbaron, M.; Russell, D. & Taquet, P. 2007. An abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of the High Atlas Mountains, Morocco, and the radiation of ceratosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 27(3): 610-624.

Allain, R.; Xaisanavong, T.; Richir, P. & Khentavong, B. 2012. The first definitive Asian spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the early cretaceous of Laos. **Naturwissenschaften,** 99(5): 369-377.

Averianov, A.O.; Krasnolutskii, S.A. & Ivantsov, S.V. 2010. A new basal coelurosaur (Dinosauria: Theropoda) from the Middle Jurassic of Siberia. **Proceedings of the Zoological Institute RAS,** 314(1): 42-57.

Bakker, R.T.; Williams, M. & Currie, P.J. 1988. *Nanotyrannus*, a new genus of pygmy tyrannosaur, from the latest Cretaceousof Montana. **Hunteria,** 1**:** 1–30.

Barsbold, R. & Osmdlska, H. 1999. The skull of *Velociraptor* (Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia. **Acta Palaeontologica Polonica,** 44(2): 189-219.

Bell, P.R.; Currie, P.J. & Lee, Y.N. 2012. Tyrannosaur feeding traces on Deinocheirus (Theropoda:? Ornithomimosauria) remains from the Nemegt Formation (Late Cretaceous), Mongolia. **Cretaceous Research,** 37: 186-190.

Benson, R.B.J.; Barret, P.M.; Rich, T.H. & Vickers-Rich, P. 2010a. A Southern tyrant reptile. **Science**, 327: 1613.

Benson, R.B.; Carrano, M.T. & Brusatte, S.L. 2010b. A new clade of archaic large-bodied predatory dinosaurs (Theropoda: Allosauroidea) that survived to the latest Mesozoic. **Naturwissenschaften,** 97(1): 71-78.

Benson, R. B. & Choiniere, J. N. 2013. Rates of dinosaur limb evolution provide evidence for exceptional radiation in Mesozoic birds. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences,** 280(1768): 1-7.

Benson, R.B.; Frigot, R.A.; Goswami, A.; Andres, B. & Butler, R. J. 2014. Competition and constraint drove Cope's rule in the evolution of giant flying reptiles. **Nature communications,** April: 1-8.

Benton, M.J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. *In*: Weishampel, D.B.; Dodson, P.& Osmólska, H. (Eds) **The Dinosauria,** 2.ed.. Berkeley, University of California Press. p. 7-19.

Bertini, R.J. 1996. Evidências de Abelisauridae (Carnosauria: Saurischia) do Neocretáceo da Bacia do Paraná. *In*: Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, 4º. **Boletim**. Rio Claro, UNESP. p. 267-271.

Bhullar, B.A.S.; Marugán-Lobón, J.; Racimo, F.; Bever, G.S.; Rowe, T.B.; Norell, M.A. & Abzhanov, A. 2012. Birds have paedomorphic dinosaur skulls. **Nature,** 487(7406): 223-226.

Bittencourt, J.S. & Langer, M.C. 2011. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic implications. **Anais da Academia Brasileira de Ciências,** Rio de Janeiro, 83(1): 23-60.

Bonaparte, J.F. 1985. A horned Cretaceous carnosaur from Patagonia. **National Geographic Research,** 1: 149–151.

Bonaparte, J.F. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la Ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia' e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Paleontología,** 4: 17–123.

Bonaparte, J.F. 1996. Createaceous tetrapods of Argentina. **Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (A),** 30: 73-130.

Bonaparte J.F. & Novas, F.E. 1985. *Abelisaurus comahuensis*, n. g., n. sp., Carnosauria del Crétacico Tardio de Patagonia. **Ameghiniana,** 21: 259–265.

Bonaparte, J.F.; Novas, F.E. & Coria, R.A. 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the Middle Cretaceous of Patagonia. **Contributions in Science Natural History Museum of Los Angeles County,** 416: 1-42.

Bonaparte, J.F. & Powell, J.E. 1980. A Continental Assemblage of Tetrapods from the Upper Cretaceous Beds of El Brete, Northwestern Argentina (Sauropoda,Coelurosauria,Carnosauria,Aves). **Memoires de la Societe Geologique de France, Nouvelle Serie,** 139:19–28.

Bookstein, F.L. 1991. **Morphometric Tools for *Landmark* Data: geometry and biology**. Cambridge, Cambridge University Press. 456p.

Brochu, C.A. 2003. Osteology of *Tyrannosaurus rex*: insights from a nearly complete skeleton and high-resolution computed tomographic analysis of the skull. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 22(sup4): 1-138.

Brum, A.S.; Machado, E.B.; Campos, D.A. & Kellner, A.W.A. 2016. Morphology and internal structure of two new abelisaurid remains (Theropoda, Dinosauria) from the

Adamantina Formation (Turonian–Maastrichtian), Bauru Group, Paraná Basin, Brazil. **Cretaceous Research,** 60: 287-296.

Brusatte, S.L. & Carr, T.D. 2016. The phylogeny and evolutionary history of tyrannosauroid dinosaurs. **Nature, Scientific reports,** 6 (20252):1-8.

Brusatte, S.L.; Carr, T.D.; Erickson, G.M.; Bever, G.S. & Norell, M.A. 2009. A long-snouted, multihorned tyrannosaurid from the Late Cretaceous of Mongolia. **Proceedings of the National Academy of Sciences,** 106(41): 17261-17266.

Brusatte, S.L.; Carr, T.D.; Williamson, T.E.; Holtz, T.R.; Hone, D.W. & Williams, S.A. 2016. Dentary groove morphology does not distinguish 'Nanotyrannus' as a valid taxon of tyrannosauroid dinosaur. Comment on: "Distribution of the dentary groove of theropod dinosaurs: Implications for theropod phylogeny and the validity of the genus Nanotyrannus Bakker *et al.*, 1988". **Cretaceous Research**. [No prelo].

Brusatte, S.L.; Nesbitt, S.J.; Irmis, R.B.; Butler, R.J.; Benton, M.J. & Norell, M.A. 2010a. The origin and early radiation of dinosaurs. **Earth-Sciences Reviews,** 101: 68-100.

Brusatte, S.L.; Norell, M.A.; Carr, T.D.; Erickson, G.M.; Hutchinson, J.R.; Balanoff, A.M.; Bever, G. S.; Choiniere, J.N.; Makovicky, P.J. & Xu, X. 2010b. Tyrannosaur paleobiology: new research on ancient exemplar organism. **Science,** 329: 1481-1485.

Brusatte, S.L.; Benson, R.B.; Currie, P.J. & Xijin, Z. 2010c. The skull of *Monolophosaurus jiangi* (Dinosauria: Theropoda) and its implications for early theropod phylogeny and evolution. **Zoological Journal of the Linnean Society,** 158(3): 573-607.

Brusatte, S.L.; Sakamoto, M.; Montanari, S. & Smith, W.E. H.H. 2012a. The evolution of cranial and function in theropod dinosaurs: insights from geometric morphometrics. **Journal of Evolutionary Biology,** 1-13. doi: 10.1111/j.1420-9101.2011.02427.x

Brusatte, S.L.; Carr, T.D. & Norell, M.A. 2012b. The osteology of *Alioramus*, a gracile and long-snouted tyrannosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Mongolia. **Bulletin of the American Museum of Natural History,** 366: 1-197.

Brusatte, S.L.; Lloyd, G.T.; Wang, S.C. & Norell, M.A. 2014. Gradual assembly of avian body plan culminated in rapid rates of evolution across the dinosaur-bird transition. **Current Biology,** 24(20): 2386-2392.

Buffetaut, E.; Martill, D.; & Escuillié, F. 2004. Pterosaurs as part of a spinosaur diet. **Nature,** 430(6995): 33-33.

Burnham, D.A. 2004. New information on *Bambiraptor feinbergi* (Theropoda: Dromaeosauridae) from the Late Cretaceous of Montana. *In*: Currie, P.J.; Koppelhus, E.B.; Shugar, M.A. & Wright, J.L. (Eds.). **Feathered dragons**. Bloomington ,Indiana University Press. p. 67-111.

Butler, R.J. & Goswami, A. 2008. Body size evolution in Mesozoic birds: little evidence for Cope's rule. **Journal of Evolutionary Biology,** 21: 1673–1682.

Calvo, J.O.; Porfiri, J.D.; Veralli, C.; Novas, F.E. & Poblete, F. 2004a. Phylogenetic status of *Megaraptor namunhuaiquii* Novas based on a new specimen from Neuquén, Patagonia, Argentina. **Ameghiniana,** 41: 565-575.

Calvo, J.O.; Rubilar-Rogers, D. & Moreno, K. 2004b. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. **Ameghiniana,** 41: 555–563.

Canale, J.I.; Scanferla, C.A.; Agnolin, F. & Novas, F.E. 2009. New carnivorous dinosaur from the Late Cretaceous of NW Patagonia and the evolution of abelisaurid theropods. **Naturwissenschaften,** 96 (3): 409–414.

Candeiro, C.R.A. 2002. **Dentes de Theropoda da Formação Marília (Santoniano e Maastrichtiano), Bacia Bauru, Região de Peirópolis, Uberaba, Minas Gerais, Brasil**. Dissertação (Mestrado) Universidade Federal do Rio de Janeiro.136 p.

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. Dinosaur remains from Western São Paulo State, Brazil (Bauru Basin, Adamantina Formation, Upper Cretaceous). **Journal of South American Earth Science,** 18: 1-10.

Candeiro, C.R.A.; Martinelli, A.G.; Avilla, L.S. & Rich, T.H. 2006a. Tetrapods from the Upper Cretaceous (TuronianeMaastrichtian) Bauru Group of Brazil: a reapraisal. **Cretaceous Research,** 27: 923-946.

Candeiro, C.R.A.; Santos, A.R.; Rich, T.H.; Marinho, T.S. & Oliveira, E.C. 2006b. Vertebrate fossils from the Adamantina Formation (Late Cretaceous), Prata paleontological district, Minas Gerais State, Brazil. **Geobios,** 39: 319-327.

Carabajal, A.P. 2011. The braincase anatomy of Carnotaurus sastrei (Theropoda: Abelisauridae) from the Upper Cretaceous of Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 31(2): 378-386.

Carpenter, K. 1992. Tyrannosaurids (Dinosauria) of Asia and North America. *In:* Niall, J.M. & Chen, Pei-ji (Eds.) **Aspects of Nonmarine Cretaceous Geology.** Beijing, China Ocean Press. p. 250-268.

Carr, T.D. 1999. Craniofacial ontogeny in tyrannosauridae (Dinosauria, Coelurosauria). **Journal of Vertebrate Paleontology,** 19(3): 497-520.

Carr, T.D. 2005. **Phylogeny of Tyrannosauroidea (Dinosauria: Coelurosauria) with special reference to North American forms**. Unpublished Thesis. University of Toronto.

Carr, T.D. 2010. A taxonomic assessment of the type series of *Albertosaurus sarcophagus* and the identity of Tyrannosauridae (Dinosauria, Coelurosauria) in the *Albertosaurus* bonebed from the Horseshoe Canyon Formation (Campanian-Maastrichtian, Late Cretaceous). **Canadian Journal of Earth Sciences,** 47(9): 1213-1226.

Carr, T.D. & Williamson, T.E. 2004. Diversity of late Maastrichtian Tyrannosauridae (Dinosauria: Theropoda) from western North America. **Zoological Journal of the Linnean Society,** 142(4): 479-523.

Carr, T.D. & Williamson, T.E. 2010. *Bistahieversor sealeyi*, gen. et sp. nov., a new tyrannosauroid from New Mexico and the origin of deep snouts in Tyrannosauroidea. **Journal of vertebrate Paleontology,** 30(1): 1-16.

Carr, T.D.; Williamson, T.E. & Schwimmer, D.R. 2005. A new genus and species of tyrannosauroid from the Late Cretaceous (middle Campanian) Demopolis Formation of Alabama. **Journal of vertebrate Paleontology,** 25(1): 119-143.

Carr, T.D.; Williamson, T.E.; Britt, B.B. & Stadtman, K. 2011. Evidence for high taxonomic and morphologic tyrannosauroid diversity in the Late Cretaceous (Late Campanian) of the American Southwest and a new short-skulled tyrannosaurid from the Kaiparowits formation of Utah.**Naturwissenschaften,** 98(3): 241-246.

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

Carrano, M.T.; Loewen, M.A.; & Sertich, J.J. 2011. New materials of *Masiakasaurus knopfleri* Sampson, Carrano, and Forster, 2001, and implications for the morphology of the Noasauridae (Theropoda: Ceratosauria). **Smithsonian Contributions to Paleobiology,** 95: 1–53.

Carrano, M.T. & Sampson, S.D. 2008. The phylogeny of Caratosauria (Dinosauria: Theropoda). **Journal of Systematic Palaeontology,** 6: 183–236.

Carrano, M.T.; Sampson, S.D. & Forster, C.A. 2002. The osteology of Masiakasaurus knopfleri, a small abelisauroid (Dinosauria: Theropoda) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 22(3): 510-534.

Chatterjee, S. 1978. *Indosuchus* and *Indosaurus*, Cretaceous carnosaurs from India. **Journal of Paleontology,** 570-580.

Charig, A.J. & Milner, A.C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish-eating dinosaur from the Wealden of Surrey. **Bulletin. Natural History Museum Geology Series,** 53: 11-70.

Chiarenza, A.A. & Cau, A. 2016. A large abelisaurid (Dinosauria, Theropoda) from Morocco and comments on the Cenomanian theropods from North Africa. **PeerJ**. (peer review) 4: e1754.

Christiansen, P. & Fariña, R.A. 2004. Mass prediction in theropod dinosaurs. **Historical Biology,** 16(2-4): 85-92.

Chure, D.J. 2000. On the orbit of theropod dinosaurs. **Gaia,** 15: 233-240.

Clark, J.M. 2009. Becoming T. rex. **Science,** 326(5951): 373-374.

Clark, J.M.; Maryanska, T. & Barsbold, R. 2004. Therizinosauroidea. *In*: Weishampel,

D. B.; Dodson P. & Osmólska, H. (Eds). **The Dinosauria.** 2.ed. Berkeley, University of California Press. p.151-164.

Colbert, E.H. 1989. The triassic dinosaur Coelophysis**. Bulletin Museum of Northern Arizona**, 57:1-160.

Coria, R.A. 2001. New theropod from the Late Cretaceous of Patagonia. I*n:* Tanke, D. H. & Carpenter, K. (Eds). **Mesozoic Vertebrate Life**. Bloomington, Indiana University Press.

Coria, R.A.; Chiappe, L.M. & Dingus, L. 2002. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* Bonaparte 1985 (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 22 (2): 460-465.

Coria, R.A., & Currie, P.J. 2003. The braincase of *Giganotosaurus carolinii* (Dinosauria: Theropoda) from the upper cretaceous of Argentina**. Journal of Vertebrate Paleontology,** 22(4): 802-811.

Coria, R.A. & Currie, P.J. 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. **Geodiversitas***,* 28(1): 71-118.

Coria, R.A.; Currie, P.J. & Paulina Carabajal, A. 2006. A new abelisauroid theropod from northwestern Patagonia. **Canadian Journal on Earth Sciences,** 43: 1283-1289.

Coria, R.A. & Salgado, L. 2000. A basal Abelisauria Novas 1992 (Theropoda–Ceratosauria) from the Cretaceous of Patagonia, Argentina. **Gaia,** 15: 89–102.

Csiki-Sava, Z.; Brusatte, S.L. & Vasile, Ş. 2016. "*Megalosaurus* cf. *superbus*" from southeastern Romania: The oldest known Cretaceous carcharodontosaurid

(Dinosauria: Theropoda) and its implications for earliest Cretaceous Europe-Gondwana connections. **Cretaceous Research,** 60: 221-238.

Cuff, A.R. & Rayfield, E.J. 2013. Feeding mechanics in spinosaurid theropods and extant crocodilians. **PloS one,** 8(5): e65295.

Currie, P.J. 1995. New information on the anatomy and relationships of *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria: Theropoda). **Journal of vertebrate Paleontology,** 15(3): 576-591.

Currie, P.J. 2003. Cranial anatomy of tyrannosaurid dinosaurs from the Late Cretaceous of Alberta, Canada. **Acta Palaeontologica Polonica,** 48(2): 191-226.

Currie, P.J.; Hurum, J.H. & Sabath, K. 2003. Skull structure and evolution in tyrannosaurid dinosaurs. **Acta Palaeontologica Polonica,** 48(2): 227-234.

Currie, P.J. & Zhao, X.J. 1993. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. **Canadian Journal of Earth Sciences,** 30(10): 2037-2081.

De Azevedo, R.P.F.; Simbras, F.M.; Furtado, M.R.; Candeiro, C.R.A. & Bergqvist, L.P. 2013. First Brazilian carcharodontosaurid and other new theropod dinosaur fossils from the Campanian–Maastrichtian Presidente Prudente Formation, São Paulo State, southeastern Brazil. **Cretaceous Research,** 40: 131-142.

Dececchi, T.A. & Larsson, H.C. 2013. Body and limb size dissociation at the origin of birds: uncoupling allometric constraints across a macroevolutionary transition. **Evolution,** 67(9): 2741-2752.

DePalma, R.A.; Burnham, D.A.; Martin, L.D.; Rothschild, B.M. & Larson, P.L. 2013. Physical evidence of predatory behavior in *Tyrannosaurus rex*. **Proceedings of the National Academy of Sciences,** 110(31): 12560-12564.

Eddy, D.R. & Clarke, J A. 2011. New information on the cranial anatomy of *Acrocanthosaurus atokensis* and its implications for the phylogeny of Allosauroidea (Dinosauria: Theropoda). **PLoS One,** 6(3): e17932.

Erickson, G.M.; Makovicky, P.J.; Currie, P.J.; Norell, M.A.; Yerby, S.A. & Brochu, C.A. 2004. Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs. **Nature,** 430(7001): 772-775.

Ezcurra, M.D. 2007. The cranial anatomy of the coelophysoid theropod *Zupaysaurus rougieri* from the Upper Triassic of Argentina. **Historical Biology,** 19(2): 185-202.

Ezcurra, M.D. & Agnolín, F.L. 2012. A new global palaeobiogeographical model for the Late Mesozoic and Early Tertiary. **Systematic Biology,** 61(4): 553-566.

Farke, A.A. & Sertich, J.J. 2013. An abelisauroid theropod dinosaur from the Turonian of Madagascar. **PloS one,** 8(4): e62047.

Fiorillo, A.R. & Tykoski, R.S. 2014. A diminutive new tyrannosaur from the top of the world. **PloS one,** 9(3): e91287.

Foth, C.; Hedrick, B.P. & Ezcurra, M.D. 2016. Cranial ontogenetic variation in early saurischians and the role of heterochrony in the diversification of predatory dinosaurs. **PeerJ,** (Peer Review)**, 4:** e1589.

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

Foth, C. & Rauhut, O.W. 2013b. The Good, the Bad, and the Ugly: The Influence of Skull Reconstructions and Intraspecific Variability in Studies of Cranial Morphometrics in Theropods and Basal Saurischians. **PloS one,** 8(8): e72007.

Fowler, D.W.; Woodward, H.N.; Freedman, E.A.; Larson, P.L. & Horner, J.R. 2011. Reanalysis of "*Raptorex kriegsteini*": a juvenile tyrannosaurid dinosaur from Mongolia. **PloS one,** 6(6): e21376.

Gauthier, J.1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *In*: Padian, K. (Ed). The origin of Birds and the Evolution of Flight. **Memoir of the California Academy of Science**, 8 1–55.

Gilmore, C.W. 1920. **Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United State National museum: with special reference to the genera *Antrodemus* (*Allosaurus*) and *Ceratosaurus* (No. 110)**. Govt. print. off.

Gilmore, C.W. 1933. On the dinosaurian fauna of the Iren Dabasu Formation. **American Museum of Natural History,** 67:23-95.

Gilmore, C.W. 1946. A new carnivorous dinosaur from the Lance Formation of Montana. **Smithsonian Miscellaneous Collections,** 106:1-19.

Göhlich, U.B. & Chiappe, L.M. 2006. A new carnivorous dinosaur from the Late Jurassic Solnhofen archipelago. **Nature,** 440(7082): 329-332.

Guinard, G. 2014. Introduction to Evolutionary Teratology, with an Application to the Forelimbs of Tyrannosauridae and Carnotaurinae (Dinosauria: Theropoda). **Evolutionary Biology,** 1-22.

Hammer, Ø.; Harper, D. A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST-PAlaeontological STatistics, ver. 1.89. **Palaeontologia electronica,** 4(1): 1-9.

Happ, J. 2008. An analysis of predator-prey behavior in a head-to-head encounter between *Tyrannosaurus rex* and *Triceratops*. *In*: Larson, P. & Carpenter, K. (Eds) **Tyrannosaurus rex: the Tyrant King**. Bloomington, Indiana Press. p.355-370.

Henderson, M.D. & Harrison, W.H. 2008. Taphonomy and environment of deposition of juvenile tyrannosaurid skeleton from the Hell Creek Formation (latest Maastrichtian) of southeastern Montana. *In* Larson, P. & Carpenter, K. (Eds). **Tyrannosaurus rex: the Tyrant King**. Bloomington, Indiana Press. p. 82-90.

Hocknull, S.A.; White, M.A.; Tischler, T.R.; Cook, A.G.; Calleja, N.D.; Sloan, T. & Elliott, D. A. 2009. New mid-Cretaceous (latest Albian) dinosaurs from Winton, Queensland, Australia. **PLoS One,** 4(7): e6190.

Holtz, T.R., Jr. 1994. The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. **Journal of Paleontology,** 68: 1100–1117.

Holtz, T.R., Jr. 2000. A new phylogeny of the carnivorous dinosaurs. **Gaia,** 15: 5–61.

Holtz, T.R., Jr. 2001. The phylogeny and taxonomy of the Tyrannosauridae. *In*: Carpenter, K. & Tanke, D. (Eds). **Mesozoic vertebrate life**. Indiana University Press. p. 64-83.

Holtz, T.R., Jr. 2004. Tyrannosauroidea. *In*: Weishampel, D. B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds) **The Dinosauria.**, 2.ed. Berkeley, University of California Press. p.111-136.

Holtz, T.R., Jr. & Osmólska, H. 2004. Saurischia. *In*: Weishampel, D. B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds). **The Dinosauria.** 2nd. Berkeley, University of California Press. p.21-24.

Holtz T.R., Jr. & Rey, L.V. 2007. **Dinosaurs. The most complete, up-to-date encyclopedia**
for dinosaur lovers of all ages. New York, Random House. 427p.

Holtz T.R., Jr. 2008. A critical reappraisal of the obligate scavenging hypothesis for Tyrannosaurus rex and other tyrant dinosaurs. *In* Larson, P. and Carpenter, K. (Eds). **Tyrannosaurus rex, the Tyrant King**. Bloomington, Indiana University Press. p. 371-396.

Hone, D.W.E. 2016. **The Tyrannosaur Chronicles: The Biology of the Tyrant Dinosaurs**. New York, Bloomsbury Publishing. 304p.

Hone, D.W.E.; Keesey, T.M.; Pisani, D. & Purvis, A. 2005. Macroevolutionary trends in the Dinosauria: Cope's rule. **Journal of evolutionary biology,** 18(3): 587-595.

Hone, D.W.E. & Tanke, D.H. 2015. Pre-and postmortem tyrannosaurid bite marks on the remains of *Daspletosaurus* (Tyrannosaurinae: Theropoda) from Dinosaur Provincial Park, Alberta, Canada. **PeerJ**. (Peer review), 3: e885.

Hone, D.W.; Wang, K.; Sullivan, C.; Zhao, X.; Chen, S.; Li, D.; Ji, S.; Ji, Q. & Xu, X. 2011. A new large tyrannosaurine theropod from the Upper Cretaceous of China. **Cretaceous Research,** 32(4): 495-503.

Hone, D.W.E. & Watabe, M. 2010. New information on scavenging and selective feeding behaviour of tyrannosaurids**. Acta Palaeontologica Polonica,** 55 (4): 627–634.

Huene, B.F. 1926. LX.—On several known and unknown reptiles of the order Saurischia from England and France. **Journal of Natural History,** 17(101): 473-489.

Hurum, J.H. & Sabath, K. 2003. Giant theropod dinosaurs from Asia and North

America: skulls of *Tarbosaurus baatar* and *Tyrannosaurus rex* compared. **Acta Palaeontologica Polonica,** 48 (2): 161-190.

Hutchinson, J.R.; Bates, K.T.; Molnar, J.; Allen, V. & Makovicky, P.J. 2011. A computational analysis of limb and body dimensions in *Tyrannosaurus rex* with implications for locomotion, ontogeny, and growth.**PLoS One,** 6(10): e26037.

Hutchinson, J.R. & Garcia, M. 2002. *Tyrannosaurus* was not a fast runner. **Nature,** 415(6875): 1018-1021.

Hutt, S.; Naish, D.; Martill, D.M.; Barker, M.J. & Newbery, P. 2001. A preliminary account of a new tyrannosauroid theropod from the Wessex Formation (Early Cretaceous) of southern England. **Cretaceous Research,** 22(2): 227-242.

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

Juárez Valieri, R.D.; Porfiri, J.D. & Calvo, J.O 2010. New information on *Ekrixinatosaurus novasi* Calvo *et al* 2004, a giant and massively-constructed Abelisauroid from the "Middle Cretaceous"of Patagonia. **Paleontologıa y Dinosaurios desde América Latina.** Cuyo, Editorial da Universidad de Cuyo. p. 161-169.

Kellner, A.W.A. 1996. Fossilized theropod soft tissue. **Nature,** 379: 32–32.

Kellner, A.W.A. 1999. Short note on a new dinosaur (Theropoda, Coelurosauria) from the Santana Formation (Romualdo Member, Albian), Northeastern Brasil. **Boletim do Museu Nacional, Geologia**, Rio de Janeiro, 49: 1-8.

Kellner, A.W.A. & Campos, D.A. 2002. On a theropod dinosaur (Abelisauria) from the continental Cretaceous of Brazil. **Arquivos do Museu Nacional,** Rio de Janeiro, 60: 163-170.

Kendall, D. 1977. The diffusion of shape. **Advances in Applied Probability,** 9: 428–430.

Klingenberg, C.P. 2008. Morphological integration and developmental modularity. **Annual review of ecology, evolution, and systematics,** 115-132.

Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular Ecology Resources,** 11(2): 353-357.

Kobayashi, Y. & Barsbold, R. 2005. Reexamination of a primitive ornithomimosaur, *Garudimimus brevipes* Barsbold, 1981 (Dinosauria: Theropoda), from the Late Cretaceous of Mongolia. **Canadian Journal of Earth Sciences,** 42(9): 1501-1521.

Krause, D.W.; Sampson, S.D.; Carrano, M.T. & O'Connor, P.M. 2007. Overview of the history of discovery, taxonomy, phylogeny, and biogeography of Majungasaurus crenatissimus (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 27(S2): 1-20.

Lamanna, M.C.; Martínez, R.D. & Smith, J.B. 2002. A definitive abelisaurid theropod dinosaur from the early Late Cretaceous of Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 22(1): 58-69.

Lambe, L.M. 1914. On a new genus and species of carnivorous dinosaur from the Belly River Formation of Alberta, with a description of the skull of *Stephanosaurus marginatus* from the same horizon. **Ottawa Naturalist,** 28: 13–20.

Langer, M.C.; Bittencourt, J.S. & Schultz, C.L. 2011. A reassessment of the basal dinosaur Guaibasaurus candelariensis, from the Late Triassic Caturrita Formation of south Brazil. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh,** 101: 301-332.

Langer, M.C.; Ezcurra, M.D.; Bittencourt, J.S. & Novas, F.E. 2010. The origin and early evolution of dinosaurus. **Biological Reviews,** 85: 55-110.

Larson, N.L. 2008. One hundred years of Tyrannosaurus rex: the skeletons. *In*: Larson, P. and Carpenter, K (Eds). **Tyrannosaurus rex, the Tyrant King**. Bloomington, Indiana University Press. p.1-55.

Larson, P. 2008. Variation and sexual dimorphism in Tyrannosaurus rex. *In*: Larson, P. & Carpenter, K. (Eds). **Tyrannosaurus rex, the Tyrant King**. Bloomington, Indiana University Press. p.102-128.

Larson, P. 2013. The case for *Nanotyrannus*. *In*: Parrish, J. M.; Molnar, R. E.; Currie, P. J. & Koppelhus, E. B. (Eds). **Tyrannosaurid Paleobiology.** Indiana University Press. p. 14-53.

Lavocat, R. 1955. Sur une portion de mandibule de Théropode provenant du Crétacé supérieur de Madagascar. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle,** 27:256–259.

Lee, M.S.; Cau, A.; Naish, D. & Dyke, G. J. 2014. Sustained miniaturization and anatomical innovation in the dinosaurian ancestors of birds. **Science,** 345(6196): 562-566.

Lee, Y.N.; Barsbold, R.; Currie, P.J.; Kobayashi, Y.; Lee, H.J.; Godefroit, P.; Escuillié, F. & Chinzorig, T. 2014. Resolving the long-standing enigmas of a giant ornithomimosaur *Deinocheirus mirificus*. **Nature,** 515(7526): 257-260.

Li, D.; Norell, M.A.; Gao, K.Q.; Smith, N.D. & Makovicky, P.J. 2009. A longirostrine tyrannosauroid from the Early Cretaceous of China. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,** 277(1679): 183-190.

Lipkin, C. & Carpenter, K. 2008. Looking again at the forelimb of *Tyrannosaurus rex*. *In*: Larson, P. & Carpenter, K. (Eds). **Tyrannosaurus rex, the Tyrant King**. Bloomington, Indiana University Press. p.166-190.

Lloyd, G.T.; Davis, K.E.; Pisani, D.; Tarver, J.E.; Ruta, M.; Sakamoto, M.; Hone, D.W.E.; Jennings, R. & Benton, M.J. 2008. Dinosaurs and the Cretaceous Terrestrial Revolution. **Proceedings of the Royal Society B,** 275: 2483-2490.

Lockley, M.; Kukihara, R. & Mitchell, L. 2008. Why *Tyrannosaurus rex* had puny arms: an integral morphodynamic solution to a simple puzzle in theropod paleobiology. *In:* Larson, P. & Carpenter, K. (Eds). **Tyrannosaurus rex, the Tyrant King**. Bloomington, Indiana University Press. p.130-164.

Loewen, M.A.; Irmis, R.B.; Sertich, J.J.; Currie, P.J. & Sampson, S.D. 2013. Tyrant dinosaur evolution tracks the rise and fall of Late Cretaceous oceans. **PloS one,** 8(11): e79420.

Longrich, N.R.; Horner, J.R.; Erickson, G.M. & Currie, P.J. 2010. Cannibalism in *Tyrannosaurus rex*. **PloS one,** 5(10): e13419.

Lü, J.; Yi, L.; Brusatte, S.L.; Yang, L.; Li, H.; & Chen, L. 2014. A new clade of Asian Late Cretaceous long-snouted tyrannosaurids. **Nature communications,** 5(3788):1-10.

Machado, E.B.; Campos, D.A.; Calvo, J.O. & Kellner, A.W.A. 2013. A new Abelisauroid from the Upper Cretaceous of Brazil. **Revista Mexicana de Ciencias Geológicas,** 30 (2): 446-452.

Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2011. **Mesquite 2.75: a modular system for evolutionary analysis**.

Mader, B.J. & Bradley, R.L. 1989. A redescription and revised diagnosis of the syntypes of the Mongolian tyrannosaur *Alectrosaurus olseni*. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 9(1): 41-55.

Madsen, J. H. & Welles S. P. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda), a revised osteology. **Utah Geological Survey. Miscellaneous Publications**, 00-2:1-80

Mahler, L. 2005. Record of abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Cenomanian of Morocco. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 25(1): 236-239.

Maiorino, L.; Farke, A.A.; Kotsakis, T. & Piras, P. 2013. Is *Torosaurus Triceratops*? Geometric Morphometric Evidence of Late Maastrichtian Ceratopsid Dinosaurs. **PloS one,** 8(11): e81608.

Maiorino, L.; Farke, A.A.; Kotsakis, T. & Piras, P. 2015. Males resemble females: re-evaluating sexual dimorphism in *Protoceratops andrewsi* (Neoceratopsia, Protoceratopsidae). **PloS one,** 10(5): e0126464.

Makovicky, P.J.; Kobayashi, Y. & Currie, P.J. 2004. Ornithomimosauria. *In*: Weishampel, D. B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds) **The Dinosauria.** 2.ed. Berkeley, University of California Press. p.137-150.

Makovicky, P.J. & Norell, M.A. 2004. Troodontidae. *In*: D. B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska (Eds) **The Dinosauria.** 2.ed. Berkeley, University of California Press. p.184-195.

Maleev, E.A. 1955. Gigantic carnivorous dinosaurs from Mongolia [in Russian]. **Doklady AN SSSR**., 104 (4): 634–637.

Marsh, O.C. (1881). Principal characters of American Jurassic dinosaurs, part V. **The American Journal of Science,** (125): 417-423.

Marsh, O.C. 1884. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part VIII. The order Theropoda. **The American Journal of Science, series 3,** 27: 329–340.

Martinelli, A.G. & Forasiepi, A.M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from the Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Rio Negro, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur Titanosauridae). **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales,** 6: 257-305.

Martinelli, A.G.; Ribeiro, L.C.B.; Méndez, A.H.; Neto, F.M.; Cavellani, C.L.; Felix, E.; Ferraz, M.L. F. & Teixeira, V.P.A. 2013. Insight on the theropod fauna from the Uberaba Formation (Bauru Group), Minas Gerais State: new megaraptoran specimen from the Late Cretaceous of Brazil. **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia,** 119 (2): 205-214.

Martínez, R.D.; Giménez, O.; Rodríguez, J. & Bochatey, G. 1986. *Xenotarsosaurus bonapartei* nov. gen. et sp. (Carnosauria, Abelisauridae), un nuevo Theropoda de la Formación Bajo Barreal, Chubut, Argentina. *In*: Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 4º **Actas.** Buenos Aires. v.2, p. 23–31.

Martinez, R.N.; Sereno, P.C.; Alcober, O. A.; Colombi, C. E.; Renne, P. R.; Montañez, I. P. & Currie, B. S. 2011. A basal dinosaur from the dawn of the dinosaur era in southwestern Pangaea. **Science,** 331(6014): 206-210.

Marugán-Lobón, J. & Buscalioni, Á.D. 2004. Geometric morphometrics in macroevolution: morphological diversity of the skull in modern avian forms in

contrast to some theropod dinosaurs. *In*: Elewa, A.M.T. (Ed). **Morphometrics**. Berlin, Spring. p. 157-173.

Mazzetta, G.V.; Cisilino, A.P.; Blanco, R.E. & Calvo, N. 2009. Cranial mechanics and functional interpretation of the horned carnivorous dinosaur *Carnotaurus sastrei*. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 29(3): 822-830.

Mazzetta, G.V.; Fariña, R.A. & Vizcaíno, S. F.1998. On the palaeobiology of the South American horned theropod *Carnotaurus sastrei* Bonaparte. **Gaia,** 15: 185-192.

Méndez, A.H.; Novas, F.E. & Iori, F.V. 2012. First record of Megaraptora (Theropoda, Neovenatoridae) from Brazil. **Comptes Rendus Palevolution,** 11: 251-256.

Méndez, A.H.; Novas, F.E. & Iori, F.V. 2014. New record of abelisauroid theropods from the Bauru Group (Upper Cretaceous), São Paulo State, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia,** 17(1): 23-32.

Mitteroecker, P.; Gunz, P. & Bookstein, F.L. 2005. Heterochrony and geometric morphometrics: a comparison of cranial growth in *Pan paniscus* versus *Pan troglodytes*. **Evolution & Development,** 7(3): 244-258.

Monteiro, L.R. & Reis, S.F.D. 1999. **Princípios de morfometria geométrica**. Ribeirão Preto, SP, Holos. 198p.

Mook, C.C. 1921. Individual and age variation in the skulls of recent Crocodilia. **Bulletin of the American Museum of Natural History,** 64:51-66.

Murphy, N. L.; Carpenter, K. & Trexler, D. 2013. New evidence for predation by a large tyrannosaurid. *In*: Parrish, J. M.; Molnar, R. E.; Currie, P. J. & Koppelhus, E. B. (Eds). **Tyrannosaurid Paleobiology.** Indiana University Press. p. 278-285.

Nesbitt, S.J.; Smith, N.D.; Irmis, R.B.; Turner, A.H.; Downs, A. & Norell, M.A. 2009. A complete skeleton of the Late Triassic saurischian and the early evolution of dinosaurs. **Science,** 326: 1530-1533.

Newbrey, M.G.; Brinkman, D.B.; Winkler, D.A.; Freedman, E.A.; Neuman, A.G.; Fowler, D.W. & Woodward, H.N. 2013. Teleost centrum and jaw elements from the Upper Cretaceous Nemegt Formation (Campanian-Maastrichtian) of Mongolia and a re-identification of the fish centrum found with the theropod *Raptorex kreigsteini*. *In:* Arratia, G.; Schultz, H.-P. & Wilson, M.V.H. (Eds). **Global diversity and evolution**. Munchen, Verlag Friedrich Pfeil. p. 291-303. (Mesozoic Fishes)

Norell, M.A.; Makovicky, P.J.; Bever, G.S.; Balanoff, A.M.; Clark, J.M.; Barsbold, R. & Rowe, T. 2009. A review of the Mongolian Cretaceous dinosaur Saurornithoides (Troodontidae: Theropoda). **American Museum Novitates,** 3654: 1-63.

Novas, F.E. 1991. Relaciones filogeneticas de los dinosaurios terópodos ceratosaurios. **Ameghiniana,** 28: 401.

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

Novas, F.E. 2009. **The age of dinosaurs in South America**. Bloomington, Indiana University Press. 480 p.

Novas, F.E.; Agnolín, F.L.; Ezcurra, M.D.; Porfiri, J. & Canale, J.I. 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: the evidence from Patagonia. **Cretaceous Research,** 45: 174–215.

Novas, F.E.; Carvalho, I.D.; Ribeiro, L.C.B. & Mendez, A.H. 2008. First abelisaurid bone remains from the Maastrichtian Marília Formation, Bauru Basin, Brazil. **Cretaceous Research,** 29: 625–635.

Novas, F.E.; Valais, S.; Vickers-Rich, P. & Rich, T. 2005. A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids**. Naturwissenschaften,** 92(5): 226-230.

Osborn, H.F. 1905. *Tyrannosaurus* and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. **Bulletin of the American Museum of Natural History,** 21: 259-265.

Osborn, H.F. 1906. *Tyrannosaurus,* Upper Cretaceous Carnivorous Dinosaur:(second Communication). **Bulletin of the American Museum of Natural History,** 22: 281-296.

Osborn, H.F. 1912. Crania of *Tyrannosaurus* and *Allosaurus*; and integument of the iguanodont dinosaur *Trachodon*. **Memoirs of the American Museum of Natural History,** 1–54.

Osmólska, H.; Currie, P.J. & Barsbold, R. 2004. Oviraptorosauria. *In*: Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds). **The Dinosauria.** 2.ed. Berkeley, University of California Press. p. 165-183.

Ostrom, J.H. 1969. Osteology of *Deinonychus antirrhopus*, an unusual theropod from the Lower Cretaceous of Montana. **Peabody Museum of Natural History,** 30: 1-165.

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

Padian, K. 2004. Basal Avialae. *In*: Weishampel, D.B.; Dodson, P. & Osmólska, H.

(Eds). **The Dinosauria.** 2.ed. Berkeley, University of California Press. p. 210-231.

Padian, K. & Chiappe, L.M. 1998. The origin and early evolution of birds. **Biological Reviews,** 73 (1): 1-42.

Paul, G.S. 1988. **Predatory dinosaurs of the world: a complete illustrated guide**. New York, Simon & Schuster. 464p.

Persons IV, W.S. & Currie, P.J. 2011. Dinosaur speed demon: the caudal musculature of *Carnotaurus sastrei* and implications for the evolution of South American abelisaurids. **PloS one,** 6(10): e25763.

Peyer, K. 2006. A reconsideration of Compsognathus from the Upper Tithonian of Canjuers, southeastern France. **Journal of vertebrate Paleontology,** 26(4): 879-896.

Pol, D. & Rauhut, O.W.M. 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversificatin of theropod dinosaurs. **Proceedings of the Royal Society B**., 279(1741): 3170-3175.

Porfiri, J.D.; Novas, F.E.; Calvo, J.O.; Agnolín, F.L.; Ezcurra, M.D. & Cerda, I.A. 2014. Juvenile specimen of *Megaraptor* (Dinosauria, Theropoda) sheds light about tyrannosauroid radiation. **Cretaceous Research,** 51: 35-55.

Puttick, M.N.; Thomas, G.H. & Benton, M.J. 2014. High rates of evolution preceded the origin of birds. **Evolution,** 68(5): 1497-1510.

Qiang, J.I.; Shu-an, J.I. & Zhang, Lijun,. 2009. First large tyrannosauroid theropod from the Early Cretaceous Jehol Biota in northeastern China. **Geological Bulletin of China,** 28(10): 1369-1374.

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

Rauhut, O.W.M. 2004. Provenance and anatomy of *Genyodectes serus*, a large-toothed ceratosaur (Dinosauria: Theropoda) from Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 24(4): 894-902.

Rauhut, O.W.M.; Milner, A.C. & Moore-Fay, S. 2010. Cranial osteology and phylogenetic position of the theropod dinosaur *Proceratosaurus bradleyi* (Woodward, 1910) from the Middle Jurassic of England. **Zoological Journal of the Linnean Society,** 158: 155-195.

Rayfield, E. J. 2004. Cranial mechanics and feeding in *Tyrannosaurus rex*. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences,** 271(1547): 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.; Norman, D.B.; Horner, C.C.; Horner, J.R.; Smith, P.M.; Thomason, J.J. & Upchurch, P. 2001. Cranial design and function in a large theropod dinosaur. **Nature,** 409(6823): 1033-1037.

Rohlf, F.J. 2008. **TPS Dig 2. Version 2.12**.

Rohlf, F.J. & Slice, D.E. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of *landmarks*. **Sytematic Zoology,** 39: 40-59.

Romer, A.S. 1956. **Osteology of the reptiles**. Chicago, University of Chicago Press. 800p.

Russell, D.A. 1970. Tyrannosaurs from the Late Cretaceous of western Canada. **National Museum of Natural Science, Publications in Paleontology**. 1: 1–34.

Sakamoto, M. 2010. Jaw biomechanics and the evolution of biting performance in theropod dinosaurs. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences,** 277(1698): 3327-3333.

Sampson, S.D.; Carrano, M.T. & Forster, C.A. 2001. A bizarre predatory dinosaur from the Late Cretaceous of Madagascar. **Nature,** 409(6819): 504-506.

Sampson, S.D. & Witmer, L.M. 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 27(S2): 32-104.

Schmerge, J.D. & Rothschild, B.M. 2016. Distribution of the dentary groove of theropod dinosaurs: Implications for theropod phylogeny and the validity of the genus *Nanotyrannus* Bakker *et al.*, 1988. **Cretaceous Research,** 61: 26-33.

Schweitzer, M.H.; Zheng, W.; Zanno, L.; Werning, S. & Sugiyama, T. 2016. Chemistry supports the identification of gender-specific reproductive tissue in *Tyrannosaurus rex*. Nature, **Scientific reports,** 6(23099):1-10.

Seeley, H.G. 1887. On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria**. Proceedings of the Royal Society of London,** 43: 165–171.

Senter, P. & Parrish, J. M. 2006. Forelimb function in the theropod dinosaur *Carnotaurus sastrei*, and its behavioral implications**. PaleoBios,** 26(3): 7–17.

Sereno, P.C. 1997. The origin and evolution of dinosaurs. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences,** 25: 435–489.

Sereno, P.C. 1999. The evolution of dinosaurs. **Science,** 284: 2137–2147.

Sereno, P.C. & Brusatte, S.L. 2008. Basal abelisaurid and carcharodontosaurid theropods from the Lower Cretaceous Elrhaz Formation of Niger. **Acta Palaeontologica Polonica,** 53(1): 15-46.

Sereno, P.C.; Dutheil, D.B.; Iarochene, M.; Larsson, H.C.; Lyon, G.H. Magwene, P.M.; Sidor, C.A.; Varricchio, C.J. & Wilson, J.A. 1996. Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. **Science,** 272(5264): 986-991.

Sereno, P.C.; Martínez, R.N. & Alcober, O.A. 2012. Osteology of Eoraptor lunensis (Dinosauria, Sauropodomorpha). **Journal of Vertebrate Paleontology,** 32(sup1): 83-179.

Sereno, P.C.; Martinez, R.N.; Wilson, J.A.; Varricchio, D.J.; Alcober, O.A. & Larsson, H.C. 2008. Evidence for avian intrathoracic air sacs in a new predatory dinosaur from Argentina**. PLoS one**. 3(9): e3303.

Sereno, P. C. & Novas, F. E. 1994. The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 13(4): 451-476.

Sereno, P.C.; Tan, L.; Brusatte, S.L.; Kriegstein, H.J.; Zhao, X. & Cloward, K. 2009. Tyrannosaurid skeletal design first evolved at small body size. **Science,** 326(5951): 418-422.

Sereno, P.C.; Wilson, J.A. & Conrad, J.L. 2004. New dinosaurs link southern landmasses in the Mid–Cretaceous. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences,** 271(1546): 1325-1330.

Silva, R.R. & Zaher, H. 2011. A new theropod record from the Lower Cretaceous of the Sanfranciscana Basin (state of Minas Gerais, B). Ameghiniana, 48(4)Suplemento, p. R121-R122. (Resumos da Reunión Annual de Comunicaciones de la Asociación Paleontologica Argentina)

Smith, N.D.; Makovicky, P.J.; Agnolín, F.L.; Ezcurra, M.D.; Pais, D.F. & Salisbury, S.W. 2008. A Megaraptor-like theropod (Dinosauria: Tetanurae) in Australia: support for faunal exchange across eastern and western Gondwana in the Mid-Cretaceous. **Proceedings of the Royal Society of London,** 275: 2085-2090.

Smith, N.D.; Makovicky, P.J.; Hammer, W.R. & Currie, P.J. 2007. Osteology of *Cryolophosaurus elliotti* (Dinosauria: Theropoda) from the Early Jurassic of Antarctica and implications for early theropod evolution. **Zoological Journal ofthe Linnean Society**. 151: 377-421.

Snively, E.; Henderson, D.M. & Phillips, D.S. 2006. Fused and vaulted nasals of tyrannosaurid dinosaurs: implications for cranial strength and feeding mechanics. **Acta Palaeontologica Polonica,** 51(3): 435-454.

Stanley, S.M. 1973. An explanation for Cope's rule. **Evolution,** 1-26.

Stromer, E**.** 1934. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in denWu¨sten A¨ gyptens. II.Wirbeltierreste der Bahariije-Stufe (unterstes Cenoman). 13. Dinosauria. **Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung, Neue Folge,** 22: 1–79.

Therrien, F. & Henderson, D.M. 2007. My Theropod is Bigger Than Yours ... or Not: Estimating Body Size from Skull Length in Theropods. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 27(1):108-115.

Tortosa, T.; Buffetaut, E.; Vialle, N.; Dutour, Y.; Turini, E. & Cheylan, G. 2014. A new abelisaurid dinosaur from the Late Cretaceous of southern France: Palaeobiogeographical implications. In **Annales de Paléontologie,** 100: 63-86

Tsuihiji, T.; Watabe, M.; Tsogtbaatar, K.; Tsubamoto, T.; Barsbold, R.; Suzuki, S.;

Lee, A.H.; Ridgely, R. C.; Kawahara, Y. & Witmer, L. M. 2011. Cranial osteology of a juvenile specimen of *Tarbosaurus bataar* (Theropoda, Tyrannosauridae) from the Nemegt Formation (Upper Cretaceous) of Bugin Tsav, Mongolia. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 31(3): 497-517.

Tykoski, R. S. & Rowe, T. 2004. Ceratosauria. *In*: Weishampel, D. B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds) **The Dinosauria.** 2.ed. Berkeley, University of California Press. p. 47-70.

Walker, A.D. 1964. Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of carnosaurs. **Philosophical Transaction of the Royal Society of London, B,** 248: 53–134.

Weishampel, D.B. 2004. Ornithischia. *In*: Weishampel, D. B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds). **The Dinosauria.** 2.ed. Berkeley, University of California Press. p. 323-324.

Weishampel, D. B.; Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds) **The Dinosauria.** 2.ed. Berkeley, University of California Press. 861p.

Welles, S. P. 1984. *Dilophosaurus wetherill* (Dinosauria, Theropoda). Osteology and comparisons. **Palaeontographica Abteilung A,** 85-180.

Wilson, J.A.; Sereno, P.C.; Srivastava, S.; Bhatt, D.K.; Khosla, A. & Sahni, A. 2003. A new abelisaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Lameta Formation (Cretaceous,Maastrichtian) of India. **Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan,** 31: 1–42.

Witmer, L.M. 1997. The evolution of the antorbital cavity of archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. **Journal of Vertebrate Paleontology,** 17(S1): 1-76.

Woodward, A.S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia, of the genera *Miolania*, *Dinilysia*, and *Genyodectes*. **Proceedings of the Zoological Society of London,** 1901: 169–184.

Woodward, A.S. 1910. On a skull of *Megalosaurus* from the Great Oolite of Minchinhampton (Gloucestershire). **Quarterly Journal of the Geological Society,** 66(1-4): 111-115.

Xu, X.; Clark, J.M.; Forster, C.A.; Norell, M.A.; Erickson, G.M.; Eberth, D.A.; Jia, C. & Zhao, Q. 2006. A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. **Nature,** 439(7077): 715-718.

Xu, X.; Clark, J.M.; Mo, J.; Choiniere, J.; Forster, C.A.; Erickson, G.M.; Hone, D.W.E.; Sulivan, C.; Eberth, D.A.; Nesbitt, S.; Zhao, Q.; Hernandez, R.; Jia, C.; Han, F. & Guo, Y. 2009. A Jurassic ceratosaur from China helps clarify avian digital homologies. **Nature,** 459(7249): 940-944.

Xu, X. & Guo, Y. 2009. The origin and early evolution of feathers: insights from recent paleontological and neontological data. **Vertebrata PalAsiatica,** 47(4): 311-329.

Xu, X.; Norell, M.A.; Kuang, X.; Wang, X.; Zhao, Q. & Jia, C. 2004. Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in tyrannosauroids.**Nature,** 431(7009): 680-684.

Xu, X.; Wang, K.; Zhang, K.; Ma, Q.; Xing, L.; Sullivan, C.; Hu, D.; Cheng, S. & Wang, S. 2012. A gigantic feathered dinosaur from the Lower Cretaceous of China. **Nature,** 484(7392): 92-95.

Xu, X. & Wu, X.C. 2001. Cranial morphology of *Sinornithosaurus millenii* Xu *et al.* 1999

(Dinosauria: Theropoda: Dromaeosauridae) from the Yixian formation of Liaoning, China. **Canadian Journal of Earth Sciences,** 38(12): 1739-1752.

Zanno, L.E. & Makovicky, P.J. 2013. Neovenatorid theropods are apex predators in the Late Cretaceous of North America. **Nature communications,** 4: 2827.

Zelditch, M.L.; Swiderski, D.L. & Sheets, H.D. 2012. **Geometric morphometrics for biologists: a primer**. Amsterdan, Elsevier Academic Press. 478p.

Anexo 1

Tabela de medidas em milímetros dos ossos longos dos membros anteriores e posteriores de Ceratosauria e Tyrannosauroidea. Onde,

fl – comprimento do fêmur;
tl – comprimento da tíbia;
fil – comprimento da fíbula;
mtl – comprimento do metatarsal;
hl – comprimento do úmero;
ul – comprimento da ulna;
rl – comprimento do rádio;
mcl – comprimento do metacarpal

Taxon	Clado	fl	tl	fil	mtl	hl	ul	rl	mcl
Aucasaurus_garridoi	Ceratosauria	730	620		340	265		82	35
Berberosaurus	Ceratosauria	505		447					78
Carnotaurus_sastrei	Ceratosauria	1035				284	78	76	36
Ceratosaurus (MWC 1)	Ceratosauria	630	520		234	292			
Ceratosaurus (UMNH 5278/UVPP)	Ceratosauria	759	594	564		330			
Ceratosaurus (USMN 4735)	Ceratosauria	620	557	502	254		177	149	69
Deltadromeus_agilis	Ceratosauria	740	700		450	328			
Ekrixinatosaurus_novasi	Ceratosauria	770	694						
Elaphrosaurus_bambergi	Ceratosauria	529	608		391				
Eoabelisaurus_mefi	Ceratosauria	640	528		317	335	215	165	74
Genusaurus_sisteronis	Ceratosauria	390							
Ligabueino_andesi	Ceratosauria	64							
Limusaurus_inextricabilis (IVPP-V 15923)	Ceratosauria	211.3	251	242	152.3	83.1	45	43.1	13
Limusaurus_inextricabilis (IVPP-V 15924)	Ceratosauria	101.2	125	123.1					
Limusaurus_inextricabilis (X)	Ceratosauria	226	277	265		127	101		
Limusaurus_inextricabilis (IVPP-V 20093)	Ceratosauria	39.5							
Limusaurus_inextricabilis (IVPP-V 20096)	Ceratosauria	239	287	280	170				
Limusaurus_inextricabilis (IVPP-V 20099)	Ceratosauria	250	284	277	183				
Masiakasaurus (FMNH 2481)	Ceratosauria	196.3	195.8	189.6	112	94.3			
Masiakasaurus (FMNH 2485)	Ceratosauria	160.7	173.7		96.4	80.8			
Masiakasaurus_knopfleri	Ceratosauria	202	205						

Taxon	Clado	fl	tl	fil	mtl	hl	ul	rl	mcl
Skorpiovenator_bustingorryi	Ceratosauria	760	680						
Xenotarsosaurus_bonapartei	Ceratosauria	611	533						
Albertosaurus (TMP 1981.10.1)	Tyrannosauroidea	940							
Albertosaurus (TMP 1985.98.1)	Tyrannosauroidea	750							
Albertosaurus (RTMP 81.10.1)	Tyrannosauroidea	895							
Albertosaurus (AMNH 5432)	Tyrannosauroidea	993							
Albertosaurus (AMNH 5428)	Tyrannosauroidea	860							
Albertosaurus (RTMP 86.64.01)	Tyrannosauroidea	782							
Albertosaurus (RTMP 2002.45.46)	Tyrannosauroidea	316							
Albertosaurus_sarcophagus	Tyrannosauroidea	1020	1026			305		134	83
Alectrosaurus_olseni	Tyrannosauroidea	661	722		486				
Alioramus_altai	Tyrannosauroidea	560							
Appalachiosaurus_montgomeriensis	Tyrannosauroidea	786	763.5	664.3	482.2				
Australovenator_wintonensis	Tyrannosauroidea	578	567	538	322	305	267.22	213	138.4
Daspletosaurus (AMNH 5438)	Tyrannosauroidea	1000	870		460				
Daspletosaurus (FMNH PR 308)	Tyrannosauroidea	940							
Daspletosaurus (MOR 590)	Tyrannosauroidea	865							
Daspletosaurus (NMC 11315)	Tyrannosauroidea	655	707		448	225	120	96	58
Daspletosaurus (TMP 94.143.1)	Tyrannosauroidea	626							
Daspletosaurus_torosus	Tyrannosauroidea	1030	897		490				
Daspletosaurus_torosus	Tyrannosauroidea	1000							
Dilong paradoxus (IVPP-V 14243)	Tyrannosauroidea	181	205.1	197.5	117	94.1			
Dryptosaurus_aquilunguis	Tyrannosauroidea	781	759			300			
Fukuiraptor_kitadaniensis	Tyrannosauroidea	507			298	230		152	
Gorgosaurus (AMNH 5458)	Tyrannosauroidea	1025			625				
Gorgosaurus (AMNH 5664)	Tyrannosauroidea	700	620		480	205	125	100	60
Gorgosaurus (MOR 1153)	Tyrannosauroidea	460							
Gorgosaurus (NMC 2120)	Tyrannosauroidea	1040			594	324	180	156	98
Gorgosaurus (NMC 11593)	Tyrannosauroidea	940		795	580				
Gorgosaurus (ROM 1247)	Tyrannosauroidea	765	790.7	740	540				
Gorgosaurus (RTMP 94.12.602)	Tyrannosauroidea	916							
Gorgosaurus (RTMP 73.30.1)	Tyrannosauroidea	804							
Gorgosaurus (RTMP 99.33.1)	Tyrannosauroidea	750							
Gorgosaurus (RTMP 86.144.1)	Tyrannosauroidea	542							
Gorgosaurus (FMNH PR 2211)	Tyrannosauroidea	445							
Gorgosaurus (TMP 91.36.500)	Tyrannosauroidea	645							
Gorgosaurus (TMP 94.12.602)	Tyrannosauroidea	920							
Gorgosaurus (TMP 99.33.1)	Tyrannosauroidea	765							
Gorgosaurus (USNM 12814)	Tyrannosauroidea	860	780		530	254	150		

Taxon	Clado	fl	tl	fil	mtl	hl	ul	rl	mcl
Gorgosaurus_libratus	Tyrannosauroidea	1040	1000		594	324		156	98
Guanlong_wucaii (IVPP-V 14531)	Tyrannosauroidea	357	392	366	213.3	210.5	173.2	155	91.5
Qianzhousaurus_sinensis	Tyrannosauroidea	700	760		75				
Raptorex_kriegsteini	Tyrannosauroidea	338	397			99	57	52	
Santanaraptor_placidus	Tyrannosauroidea	189.524							
Stokesosaurus_langhami	Tyrannosauroidea	667	680						
Tarbosaurus (CMMD1)	Tyrannosauroidea	786	706	666	484	210.3	119.2	99.8	55.7
Tarbosaurus (GIN 100/61)	Tyrannosauroidea	816	715	669	492				
Tarbosaurus (GIN 107/2)	Tyrannosauroidea	860	766	713	500	234	115	105	71
Tarbosaurus (IVPP V4878)	Tyrannosauroidea	279				88.8			
Tarbosaurus (MPC-D 107/7)	Tyrannosauroidea	294	342	304	239	86	50	49	26
Tarbosaurus (MPC-D 552/1)	Tyrannosauroidea	1000	877	813	554				
Tarbosaurus (MPC-D 552-2)	Tyrannosauroidea	560							
Tarbosaurus (MPC-D107/02)	Tyrannosauroidea	1105	902	837	586	287	152	128	78
Tarbosaurus (MPC-D107/03)	Tyrannosauroidea	990							
Tarbosaurus (PIN 551-3)	Tyrannosauroidea	970							
Tarbosaurus (ZPAL MgD-1/3)	Tyrannosauroidea	700							
Tarbosaurus_bataar	Tyrannosauroidea	940	945		535				
Tarbosaurus_bataar	Tyrannosauroidea	1120				285		123	75
Tarbosaurus_bataar	Tyrannosauroidea	1200							
Teratophoneus_curriei	Tyrannosauroidea	757				242		120.2	
Timimus_hermani	Tyrannosauroidea	435							
Tyrannosaurus (AMNH 30564)	Tyrannosauroidea	980							
Tyrannosaurus (BHI 3033)	Tyrannosauroidea	1350							
Tyrannosaurus (FMNH 2081)	Tyrannosauroidea	1308	1143	1035	671	385	214	173	104
Tyrannosaurus (ICM 2001.90.1)	Tyrannosauroidea	1168							
Tyrannosaurus (LACM 23845)	Tyrannosauroidea	989							
Tyrannosaurus (LACM 28471)	Tyrannosauroidea	252							
Tyrannosaurus (MOR 555)	Tyrannosauroidea	1280							
Tyrannosaurus (RTMP 81.12.1)	Tyrannosauroidea	1284							
Tyrannosaurus (RTMP 81.6.1)	Tyrannosauroidea	1210							
Tyrannosaurus_rex	Tyrannosauroidea	1321	1185		610	385		175	113
Tyrannosaurus_rex	Tyrannosauroidea	1333	1140						
Xiongguanlong_baimoensis	Tyrannosauroidea	510							
Yutyrannus_huali (ZCDM V5000)	Tyrannosauroidea	850	725		350			273	150
Yutyrannus (ZCDM V5001)	Tyrannosauroidea	650	655		350			220	130
Yutyrannus (ELDM V1001)	Tyrannosauroidea	613	623		312				
Zuolong_salleei	Tyrannosauroidea	336	273.2		224.3	155.4	118.6	137	