Alta diversidade na fauna de dinossauros saurópodes da Formação Kirkwood do Cretáceo Inferior da África do Sul: implicações para a transição Jurássica-Cretáceo.

Blair W. McPhee, a, b, c Philip D. Mannion,d William J. de Klerk,e Jonah N. Choinierea,b

umInstituto de Estudos Evolutivos, Universidade do Witwatersrand, Private Bag 3, Joanesburgo, Gauteng, 2050, África do Sul,

bDST/NRF Centre of Excellence in Palaeosciences, University of the Witwatersrand, Private Bag 3, Johannesburg, Gauteng, 2050, África do Sul

cEscola de Geociências, Universidade de Witwatersrand, Private Bag 3, Joanesburgo, Gauteng, 2050, África do Sul

dDepartamento de Ciência e Engenharia da Terra, Imperial College London, Londres, SW7 2AZ, United Kingdom

eAlbany Museum, Somerset Street, Grahamstown, Cabo Oriental, 6139, África do Sul

Autor correspondente: Blair McPhee (blair.mcphee@gmail.com)

abstrair

A Formação Kirkwood da África do Sul tem sido reconhecida há muito tempo como tendo o potencial de preencher uma lacuna importante no registro fóssil terrestre mesozoico. Como um dos poucos depósitos de rolamento fóssil do cretáceo mais baixo, a Formação Kirkwood fornece informações críticas sobre os ecossistemas terrestres no local, subcontinental (sul de Gondwana), e escala global durante este intervalo de tempo mal amostrado. No entanto, até recentemente, a fauna dinossauro da Formação Kirkwood, especialmente aquela pertencente a Sauropoda, permaneceu essencialmente desconhecida. Aqui apresentamos descrições abrangentes de várias vértebras saurópodes relativamente bem preservadas coletadas de exposições ao longo da formação. Identificamos pelo menos quatro grupos taxonomicamente distintos de saurópodes, compreendendo representantes de Diplodocidae, Dicraeosauridae, Braquiosauridae, e um eusauropod que não pertence nem diplodocoidea nem titanossauro. Isso representa a primeira evidência inequívoca desses grupos tendo sobrevivido ao primeiro Cretáceo da África. A composição taxonômica da Formação Kirkwood mostra fortes semelhanças com os depósitos jurássicos superiores, e levanta questões sobre o declínio taxonômico através da fronteira Jurássica/Cretáceo que foi previamente inferida para Sauropoda. A investigação do registro fóssil saurópode dos três primeiros estágios geológicos do Cretáceo sugere que a reconstrução de padrões macroevolucionários saurópodes é complicada por uma combinação de viés amostral, um registro rochoso desigual e mal datado, e disparidade espacial no desaparecimento global de certos grupos saurópodes. No entanto, a estreita relação ecológica consistentemente observada entre Braquiosauridae e Diplodocidae, bem como seu declínio aproximadamente síncrono, sugere alguma equivalência em resposta à mudança da dinâmica faunal do Cretáceo Primitivo.

1. *Introdução*

Olimite Jurássico/Cretáceo (J/K) (145 Ma) representa um importante período de transição na evolução dos dinossauros saurópodes. Após um período de aparente pico de diversidade e abundância de espécies no último Jurássico (como exemplificado pelos depósitos ricos em saurópodes da África Oriental e américa do Norte), o primeiro Cretáceo é visivelmente sub-representado em termos de taxa saurópode bem compreendida (por exemplo, Upchurch e Barrett, 2005; Barrett em al., 2009). Embora esse declínio tenha sido geralmente interpretado como resultado de processos genuínos bioticamente mediados (por exemplo, Mannion et al., 2011), é também um período caracterizado por uma escassez de localidades portadoras de saurópodes e uma falta geral de amostragem focada em todos os continentes do sul (Upchurch et al. 2015).

Em termos de unidades portadoras de dinossauros, a África do Sul é mais conhecida pelo Triássico Superior –Formação Elliot Jurássico Inferior e sua variedade de sauropodomorfos basais e ornithischians (por exemplo, Yates, 2003, 2007; Butler, 2005; Yates et al. 2010; McPhee et al., 2014, 2015). Embora geograficamente mais restrito e com afloramento de rochas consideravelmente menos acessível, a Formação Kirkwood Inferior do Cabo Oriental também produziu uma série de restos mortais isolados dinossauros ao longo do último século e meio, a maioria resultante dos esforços de coleta nos últimos vinte anos por WJdK e colegas. Entre este material está uma série de vértebras saurópodes relativamente bem preservadas coletadas de exposições ao longo da formação. Esses restos fornecem uma valiosa visão da composição faunal sauropodana das regiões sul de Gondwana no primeiro Cretáceo — uma fauna que até agora permaneceu amplamente desconhecida.

Aqui fornecemos uma breve soma da geologia e da faixa temporal hipotética da ordenação de Kirkwood F. Isso é seguido por uma breve revisão do trabalho paleontológico anterior realizado dentro da ormation f, com foco especial na literatura de saurópodes bastante escassa. Em seguida, apresentamos descrições morfológicas completas do novo material saurópode que veio à tona nos últimos anos. Com base nessas considerações anatômicas, tentamos atribuir uma posição taxonômica tão precisa a este material quanto possível. Este último objetivo é de particular pertinência às questões relacionadas com a biogeografia e os padrões de dispersão/extinção de Sauropoda através do limite J/K.

* 1. *Contexto Geológico e Paleontológico da Formação Kirkwood*

A Formação Kirkwood é uma das três principais formações constituintes que compõem o Grupo Uitenhage, uma massa sedimentar mesozoica média- superior que tece seu caminho intermitentemente através das pequenas bacias controladas por falhas que se estendem por aproximadamente 500 km ao longo das áreas costeiras das províncias do Cabo Oriental e do Cabo Ocidental, África do Sul (Reddering, 2010) . As exposições do Grupo Uitenhage são melhor representadas dentro da Bacia de Algoa, que de todas as bacias de Uitenhage preserva a mais diversificada e verticalmente extensa gama de sedimentos (ver Muir et al. [2015] para uma revisão recente) (Fig. 1). Os conglomerados grosseiros da Formação Enon representam os depósitos mais baixos/proximais dentro do Grupo Uitenhage. Os arenitos intercalados e pedras de lama da Formação Kirkwood parecem estar de acordo sobre a Formação Enon (McLachlan e McMillan, 1976; Reddering, 2010), embora Shone (1978, 2006) tenha advertido que as direções de fluxo palaeo entre as duas formações são demonstrativamente diferentes, e, portanto, uma inconformidade regional não pode ser descartada. Os siláteis, arenitos e pedras de lama da Formação do Rio Estuarino-marinho domingos ou deformamentalmente sobre a Formação kirkwood (Shone, 1978) ou representam facies temporalmente equivalentes de um evento transgressor marinho (Ross et al., 1999; McMillan, 2003), embora esses dois cenários não sejam mutuamente exclusivos (Rogers e Schwartz, 1901; McLachlan e McMillan, 1976) . Em ambos os cenários, não há evidência de qualquer inconformidade ou ruptura erosal entre a Formação do Rio Sundays e a Formação kirkwood (Shone, 1978, 2006; Reddering, 2010)Tomadaem conjunto, a sucessão geral de Uitenhage retrata um cenário deposição pelo qual uma série de fãs aluvial do piemonte (a Formação Enon) forneceu o sedimento de origem para as barras de ponto fluviais e acumulações de lama sobre margem da Formação Kirkwood, que por sua vez classificam distalmente de estuarino para os sedimentos mais marinhos do rio Sundays.­

Dois membros foram reconhecidos dentro da Formação Kirkwood (McLachlan e McMillan, 1976: figs 2, 3; Joubert e Johnson, 1998). O mais baixo, conhecido como Membro Swartkops, é reconhecido como uma unidade de arenito diretamente sobreolecando o Enon e geralmente apenas detectável em furos (Atherstone, 1857; Haughton, 1928; Inverno de 1973; Reddering, 2010). Estoumediatamente acima dos Swartkops, o Membro Colchester consiste em argilas marinhas com potencial de armazenamento de petróleo (Reddering, 2010). Nenhum fóssil vertebrado foi descoberto em nenhum desses membros inferiores, mas o Membro Colchester contém microfásis (Shone, 2006). Os sedimentos restantes e estratigraficamente maiores da Formação Kirkwood não foram formalmente nomeados, mas contêm todo o material fóssil vertebrado até agora descoberto. Tradicionalmente referidos como "camasde madeira", osy geralmente consistem em cinza-oliva para amarelo-buff, arenitos de grãos médios agrossos intercalados com pedras de lama vermelha, rosa, cinza e pálida e silte de até 30 metros de espessura (McLachlan e McMillan, 1976; Muir et al., 2015). Paleois fortemente bioturbatados que parecem ter sofrido exposição subaerial consistente durante a deposição também caracterizam muitas das exposições de Kirkwood.

Como o nome original sugere, pedaços de madeira fossilizada e troncos de árvores silicizadas são extremamente comuns em toda a Formação Kirkwood. Além disso, outros materiais vegetais são conhecidos (por exemplo, samambaias, bennettitaleans, cicads, coníferas), bem como várias espécies de biválvulas de água doce, gastropodes e crustáceos (ver McLachlan e McMillan [1976] para uma revisão abrangente). Os fósseis vertebrados são representados principalmente por peixes fragmentários, muitas vezes abrasados, tartaruga, crocodyliform, lepidosaur e restos de dinossauros (Rich et al. 1983; Ross et al., 1999; Forster et al. 2009), embora os últimos anos tenham testemunhado a descoberta de um local de aninhamento ornithopod de tamanho modesto e o esqueleto quase completo do terópode basal-mais ornitomosaura atualmente conhecido (*Nqwebasaurus thwazi*: de Klerk et al., 2000; Choiniere et al., 2012). A Formação Kirkwood também produziu um dos achados historicamente mais antigos do estegossauro:*Paranthodon africanus* (Galton e Coombs, 1981).

Namorar a Formação Kirkwood tem se mostrado problemático, especialmente dada a ausência de determinações cronométricas da idade. No entanto, a preponderância das evidências aponta para uma idade cretácea precoce. Com base em evidências biostratigráficas de invertebrates e, mais recentemente, Foraminifera, o consenso atual indica que a Formação do Rio Sundays é aproximadamente valanginiana a hauterivian na idade (~139-131mya; McLachlan e McMillan, 1976; Ross et al., 1999; Gomez et al., 2002; McMillan, 2003; Brilhou, 2006; Walker et al., 2012). Considerando que é possível que os Swartkops e colchester membros da Formação Kirkwood estejam por trás da Formação do Rio Sundays (Rogerse Schwartz, 1901; Rigassi, 1968; Stewart, 1973; McLachlan e McMillan, 1976), quase todos os autores concordam que o sedimento fóssil vertebrado da Formação Kirkwood ocupa uma posição estratigráfica relativamente alta,sendo lateralmente equivalênciaàs partes superiores da Formação do Rio Sundays. Parece, portanto, que as seções fossilíferas da Formação Kirkwood datam razoavelmente do início do Cretáceo.

* 1. *Trabalho anterior sobre Sauropoda na Formação Kirkwood*

Broom (1904) foi o primeiro (e, até agora, único) trabalhador a nomear um dinossauro saurópode da Formação Kirkwood. *Algoasaurus bauri*foi recuperado de uma pedreira de barro da Port Elizabeth Brick and Tile Company em Despatch, sudeste de Uitenhage, província do Cabo Oriental. Relatados como provenientes de "clayey rock" (Vassoura, 1904:445), uma série de ossos foram infelizmente processados como tijolos antes que Broom pudesse salvar as vértebras incompletas, escápula, fêmur e ?pedal ungual falange que compõem o material usado para nomear este taxon. Embora alguns trabalhadores tenham considerado '*Algoasaurus*' possuir titanossauro, diplodocoide (incluindo rebbachisaurid), ou afinidades camarasaurid (Huene, 1932; Romer, 1956; Jacobs et al., 1996; Canudo e Salgado 2003), os relatos mais recentes deste taxon mal conhecido o consideraram como um dubium nomen (McIntosh, 1990; Upchurch et al., 2004). Infelizmente, o material figurado por Broom (1904) foi perdido em algum momento durante oséculoXX, impedindo qualquer refinamento adicional de suas relações taxonômicas. No entanto, a recente redescoberta de elementos possivelmente relativos à montagem original (SAM-PK-K1500, uma vértebra caudal localizada dentro das coleções do Museu Iziko, Cidade do Cabo, e AMNH 5631, uma falange uníngue inexplicavelmente alojada no American Natural History Museum, Nova York), confirma a posição de '*Algoasaurus*' dentro de Eusauropoda com base no pedal ungual desviado lateralmente (inferido do fim proximal chanfrado, em relação ao longo eixo do elemento; ver Wilson e Upchurch 2009: p. 228). No entanto, nem os restos observáveis nem as figuras em Broom (1904) revelam características diagnósticas que podem permitir que ele seja atribuído a um agrupamento menos inclusivo, e, portanto, consideramos '*Algoasaurus*' como Eusauropoda indet.

Rich et al. (1983) relataram uma série de dentes saurópodes (SAM-PK-K-5229-5254, 6137, 6141) de uma série de locais próximos à cidade de Kirkwood que eles se referiam provisoriamente a 'Camarasauridae', '*Astrodon*' sp., e '*Pleurocoelus*'sp., uma tarefa que é amplamente aceita aqui na medida em que todos os dentes figurados naquele estudo parecem ser de origem titanossauro não-titanossauro (ou seja, "tipo braquiossauride"  *sensu* Barrett e Upchurch [2005]). No entanto, sem dados morfológicos adicionais, a atribuição taxonômica deste material a qualquer coisa inferior ao indet Titanosauriformes permanece difícil.

Além dos dois estudos acima, outro material saurópode putativo é conhecido informalmente a partir de achados por não paleontólogos. Por exemplo, McLachlan e McMillan (1976:202) mencionaram uma exibição no agora não operacional Port Elizabeth Museum que apresentava um "fêmur enorme e úmero de um "*Brontossauro*" encontrado no afloramento da ponte kirkwood... O femur termina 0,6 m no topo. Uma grande quantidade de osso foi encontrada neste afloramento, mas agora está dispersado em coleções privadas e de institutos em todo o país." Essa abordagem semi-formal ao registro paleontológico do Kirkwood não era incomum — aqueles com interesse geológico há muito tempo estão cientes da existência de "répteis gigantescos" dentro dos leitos de madeira da Bacia de Algoa, mas este material raramente era mais do que uma menção passageira em uma revista provincial ou relatório geológico (por exemplo, Atherstone, 1857; Rogers e Schwarz, 1901; Haughton, 1928).

Este estudo tem como objetivo expandir o trabalho de Rich et al. (1983) na tentativa de estabelecer uma compreensão mais aprofundada da diversidade e composição da fauna saurópode que ocupa o sul da África no início do Cretáceo. Esta análise se baseará principalmente em um conjunto de material vertebral saurópode que foi adicionado às coleções do Museu albany, Grahamstown nas últimas duas décadas.

A nomenclatura para laminais vertebrais empregadas neste estudo é retirada de Wilson (1999), juntamente com as modificações sugeridas por Carballido e Sander (2012). Também usamos a nomenclatura para fossae vertebral proposta por Wilson et al. (2011).

**Abreviaturas institucionais**: **AM**:Albany Museum, Grahamstown, África do Sul; **AMNH**: Museu Americano de História Natural, NY, EUA; **CM**: Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh, PA, USA; **SAM-K**, Museu Iziko-África do Sul, Cidade do Cabo, África do Sul; **SNGM**: Sernageomin, Santiago, Chile.

**Abreviaturas anatômicas: acl**: lamina acessório; **ACDL**: lamina centrodiapofiseal anterior; **afp**: processo aliform; **aSPDL**: lamina spinodiapophyseal anterior; **CDF**: fossa centrodiapophyseal; **CPOL**: centropostzygapophyseal lamina; **CPRF**: centroprezygapophyseal fossa; **CPRL**: centroprezygapophyseal lamina; **dof**: fossa dorsal; **dp**: diafísica; **laf**: fossa lateral; **mdCPRL**: divisão medial da lamina centroprezygapophyseal; **mtp**: metapophyse; **nc**: canal neural; **ns**: coluna neural; **PCDL**: lamina centrodiapofiseal posterior; **PCPL**: posterior centroparapofia lamina; **pnp**: pitting pneumático; **POCDF**: fossa centrodiapofiseal pós-zimofiseal; **PODL**: lamina pós-zigodiapophyseal; **POSL**: lamina pós-pina; **poz**: pós-gaafofia; **pp**: parafofise; **PPDL**: lamina paradiapofiseal; **PRCDF**: pré-zigapophyseal centrodiapophyseal fossa **PRDL**: lamina prezigodiapophyseal; **PRSL**: lamina pré-pinal; **pse**: eminência pré-píspcional; **prz**: prezygapophysis; **pSPDL**: lamina spinodiapophyseal posterior; **SPOL**: spinopostzygapophyseal lamina; **SPRL**: spinoprezygapophyseal lamina; **SPDL**: lamina spinodiapophyseal; **sTPOL**: lamina interpostzygapophyseal única; **sTPRL**: lamina interprezygapophyseal única; **TPOL**: lamina interpostzygapophyseal; **TPRL**: lamina interprezygapophyseal; **vex**: escavação ventral; **vk**: quilha ventral

1. PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

*2.1.* SAURISCHIA Seeley, 1887

SAUROPODOMORPHA por Huene, 1932

SAUROPODA Marsh, 1878

EUSAUROPODA Upchurch, 1995

Tonalidade eusauropod.

*Material*: AM 6125, vértebra dorsal anterior (Fig. 2, Fig. 3).

*Localidade e Horizonte*: Formação kirkwood (menor Cretáceo,? Berriasian–Hauterivian) na Umlilo Game Farm, Cabo Oriental, África do Sul. Encontrado dentro de um arenito de canal de grãos médios a grosseiro.

*Descrição:* A vértebra está faltando o termini distal das prezygapophyses, as pós-zigasfias, as diafofíses, a maioria da coluna neural, e a maioria do lado esquerdo do arco neural. É provavelmente um D2 ou D3, baseado na posição da parafofise no canto anterodorsal da superfície lateral do centrum.

Embora a superfície cortical da faceta articular anterior tenha sido principalmente erodida, a faceta, no entanto, preserva sua forma hemisférica original, anteriormente convexa. A evidência disso está na presença de osso trabecular em todo o hemisfério, como está presente nas superfícies internas das vértebras em geral. É, portanto, provável que esta vértebra tenha sido opisthoceolous, como na vértebra dorsal anteriore de todos os eusauropods (Wilson e Sereno, 1998; Upchurch et al., 2004). A faceta articular posterior foi, infelizmente, totalmente erodida, impedindo a avaliação das relações comprimento-altura do centrum. Uma fossa pneumática lateral profunda ('pleurocoel') está presente na metade posterior da superfície lateral do centrum. É possível que a fossa lateral possa ter sido mais extensa, potencialmente expandindo-se como uma fossa mais ampla em direção à borda anterior do centrum (com base no aparecimento semi-deprimido desta parte do centrum), mas isso não pode ser confirmado por causa da má preservação. Embora a margem posterior da abertura seja parcialmente obscurecida devido à preservação incompleta (lado direito) e ao esmagamento (lado esquerdo), é claro que foi mais arredondado do que a margem anterior comparativamente aguda. A seção transversal da extremidade posterior ausente sugere uma estrutura interna relativamente sólida para esta região do centrum, embora o sedimento no enchimento obscureça uma avaliação mais detalhada de sua morfologia interna. No entanto, áreas do centrum mostram escavações 'pocket'-like que provavelmente indicam a presença de câmeras pneumáticas, como na maioria dos eusauropods (Wedel 2003). As parapofofísicas estão presentes no canto anterodorsal do centrum como elevadas, rugose áreas de osso diretamente anterodorsal para a fossa lateral. A abertura lateral é coberta dorsalmente por um cume mal desenvolvido que corre posteriormente da parapopohysis – aqui interpretada como uma lamina centroparapofiseal posterior incipiente (PCPL). A superfície ventral do centrum é fortemente convexa transversalmente, mas relativamente plana anteroposteriorly; Este último é uma condição atípica para Sauropoda e é possivelmente devido a processos diagenéticos (embora ver *Tehuelchesaurus* [Carballido et al., 2011a: fig 3]).

O arco neural é recuado da borda anterior do centrum, embora as prezygapophyses se estendam além do condíle. As proporções gerais do arco neural provavelmente foram semelhantes às de *Tehuelchesaurus* (Carballido et al., 2011a), sendo subequal-to-lower do que a altura dorsoventral do centrum quando medido a partir da sutura neurocentral à margem dorsal hipótese do processo transversal.

As prezygapophyses são fortemente estendidas anterodoramente e parecem ter sido amplamente separadas mediolateralmente. Esta morfologia, embora típica das vértebras dorsais anteriores na maioria dos saurópodes derivados, parece ter sido especialmente marcada em neosaurópodes basais (ou taxa próxima de Neosauropoda) como *Haplocanthosaurus* (CM 572) e *Tehuelchesaurus* (Carballido et al., 2011a). A lamina centroprezygapophyseal (CPRL) é um suporte robusto que se estende do canto anterolateral do centrum (onde abuts o canto ventral da laminae centrodiapophyseal anterior [ACDL]) antes de se transformar em uma ampla, dorsalmente orientada, lavoura de folha laminar de ambos os lados pelas preceuras. Embora as margens dorsais das prezigapophyses não sejam preservadas, é improvável que a CPRL tenha se dividido dorsalmente em componentes laterais e medial que ambos entrem em contato com a prezigafia, como ocorre em todos os diplodocidas (Upchurch, 1998; Tschopp et al. 2015; embora essa característica seja geralmente característica das vértebras dorsais médias-posteriores).

O pequeno canal neural circular é apoiado em ambos os lados por estruturas laminar pronunciadas que se estendem dorsomely da base da CPRL. Estes são interpretados como a divisão medial da CPRL (= mdCPRL *sensu* Carballido e Sander, 2014), característica geralmente presente apenas nas vértebras cervicais de um número de saurópodes (por exemplo, *Camarasaurus*; *Europasaurus*). Parece ter havido uma distinta, dorsoventrally alongar, elíptica centroprezygapophyseal fossa (CPRF) localizada entre o mdCPRL e o CPRL, embora a preservação incompleta e o enchimento matricial obscureçam todo o desenvolvimento desta fossa. Um pequeno e delicado acessório lamina se ramifica fora da CPRL e estende-se posteroventrally para a fossa centrodiapophyseal pré-zigapophyseal (RPC), delimitada pela CPRL e pela ACDL. A ausência de osso dorsal preservado ao canal neural impede a determinação de se uma lâmina vertical (a única lamina interprezygapophyseal [sTPRL] de Carballido e Sander, 2014) estendido entre a lamina interprezygapophyseal (TPRL) e a abertura do canal neural anterior, como a observada nas vértebras dorsais anteriores de *Europasaurus* e *Camarasaurus* (Carballido e Sander 2014).

O ACDL é fino e mais finamente desenvolvido do que a lamina centrodiapofiseal posterior relativamente robusta (PCDL). O PCDL é angulado em cerca de 45 graus (estendendo-se anterodoralmente para posteroventrally), enquanto o ACDL é angular apenas ligeiramente anteriormente da vertical. A fossa centrodiapophyseal (CDF) delimitada por essas lâminas parece ter sido de profundidade considerável, impactando profundamente no arco neural. A única porção preservada das diapofísicas é a base do lado direito. Isso está presente como um curso sinuoso de osso cortical que é lateralmente corroído de modo a expor o osso trabecular e a matriz preservada dentro. Esta geometria se estende do ápice ACDL–PCDL a pouco menos da prezigapse, com a porção anterior preservada como uma cavidade erodida dentro da superfície lateral da lamina pré-zigodiapolíase (PRDL). Embora incompleto, parece que as diafofísicas projetadas principalmente lateralmente.

As pós-zigafífises estão faltando da superfície posterior do arco neural, embora uma crista lateralmente expandida na base da porção preservada da coluna neural possivelmente represente os remanescentes da lamina interpostzygapophyseal (TPOL). Abaixo deste cume, o osso periosteal dá lugar a um sulco amorfo (aproximadamente 2cm de altura) contendo numerosos poços e divots de possível origem pneumática (veja abaixo). Embora a extensão anterior deste sulco preserve algum osso cortical, não pode ser determinado se esta é uma superfície natural ou colapsada. Imediatamente ventral para este sulco na superfície posterior do arco é um cume mediolateralmente estreito, em forma de Y que parece ter se estendido à margem dorsal do canal neural. Os braços dorsolateralmente forking deste 'Y' são interpretados como a continuação ventral do TPOL, que o suporte mediano abaixo deles é provavelmente o sTPOL (*sensu* Carballido e Sander, 2014), que está presente nas vértebras dorsais anteriores de uma ampla gama de eusauropods (por exemplo, *Apatosaurus*, *Camarasaurus*e *Rapetosaurus* [Curry Rogers, 2005; Carballido e Sander, 2014]). Este processo é colocado centralmente dentro de um pilar estreito do osso que se separa ventrally de modo a se calar em ambos os lados do canal neural. Esses cumes laterais são provavelmente homólogos do centropostzygapophyseal laminae (CPOLs), embora não sejam tão acentuadamente delineados como na maioria dos saurópodes.

O componente pré-zigapophyseal da lamina spinoprezygapophyseal (SPRL) é bem preservado e se estende anterolateralmente como um suporte de osso fortemente desenvolvido e semi-côncavo da base da coluna neural até a borda posterior da pré-zigapophysis. Infelizmente, a má preservação da coluna neural significa que a morfologia do componente espinhal do SPRL é desconhecida. Logo após o SPRL, a base de uma grande lâmina diapófise está presente como um cume preservado irregularmente que corre paralelamente ao SPRL antes de possivelmente se juntar ao SPRL na base da coluna neural. Como o termo dorsal desta lamina não está preservado, não pode ser determinado se representa a lamina pós-zigodiapophyseal (PODL: nesse caso, a spinodiapophyseal [SPDL] representaria a lamina menor, anteriormente ramificada, por exemplo, *Apatosaurus*; *Diplodocus*) ou a lamina spinodiapophyseal (SPDL: nesse caso a situação é invertida, por exemplo, *Camarasaurus*, *Europasaurus*). A colocação relativamente anterior desta lâmina diafísica tão próxima ao SPRL resulta em uma grande extensão de osso relativamente sem características na face posterior do arco neural que se classifica acentuadamente da lâmina até a borda posterodorsal do centrum. No entanto, beirar a borda medial desta extensão (onde teria se fundido com a coluna neural dentro do espaço infrapostzygapophyseal) é um elaborado, pneumático(?) complexo fossa-subfossae que é composto principalmente de uma fossa centrodiapofiseal pós-zifísica rasa (POCDF) dividida por duas laminas finas que se juntam à margem anterior da fossa de modo a se assemelhar amplamente a um osso do desejo no aspecto dorsal. Este complexo pneumático, que parece ter sido natural, pode ter se comunicado com a série irregular de poços e depressões que penetram no cume dorsal do CPOL, como descrito acima.

*2.1.1. Possíveis afinidades taxonômicas de AM 6125*:

A coluna neural incompletamente preservada e as facetas pophyseais de AM 6125 dificultam a avaliação de suas afinidades taxonômicas. Essa dúvida é exacerbada por uma escassez de material vertebral representativo da série anterior-mais dorsal de taxa que faz fronteira com o eusauropod–neosaurópode e macronário– transiçãotitanosauriforme . Essas preocupações à parte, discute-se aqui a possível posição taxonômica do AM 6125.

Além do condíle anterior proeminentemente desenvolvido, a presença de uma abertura pneumática profunda na superfície lateral do centrum indica que o AM 6125 é um eusauropod perto da radiação neosaurópode (Upchurch 1998), mas sugere que é improvável representar um dicraeossaurídeo, que tende a ter apenas escavações muito rasas (Whitlock 2011a). Diplodocidas, em contraste, tendem a exibir aberturas laterais que ocupam uma proporção muito maior do centrum do que a observada na AM 6125 (Tschopp et al., 2015). A incomum superfície ventral anteroposteriorly plana do centrum mostra algumas semelhanças com as vértebras dorsais do macronário basal *Tehuelchesaurus* (Carballido et al. 2011a), mas em ambos osimpostos as vértebras experimentaram esmagamento que poderia ter contribuído para essa morfologia. Uma posição mais derivada do que a Macronaria basal (ou seja, Titanosauriformes) para a AM 6125 é considerada improvável dada a ausência de espaços aéreos inequivocamente camelados dentro do centrum, embora nossa identificação de tais estruturas internas possa ser obscurecida por enchimento matricial e má preservação.

Uma posição diplodocóida para AM 6125 pode ser ainda mais descartada principalmente no que diz respeito à configuração laminar de sua superfície posterior, bem como sua posse de um SPRL claramente definido e lateralmente flamejante. Esta última lamina é apenas minimamente desenvolvida nas vértebras dorsais anteriores da maioria dos diplodocoides ou situada muito mais perto da linha média anterior (geralmente em combinação com um distinto ventral-dip imediatamente posterior às prezigapofias), por exemplo, *Apatasaurus* (AMNH 550). O CPOL e o TPOL de ambos diplodocoides e *Haplocanthosaurus*  são geralmente processos posteriormente expansivos e finamente delineados que são anteroposteriorly profundos e mediolateralmente comprimidos. Em contraste acentuado com esses impostos, os CPOLs baixos, semelhantes a colunas de AM 6125 são essencialmente não-laminar, enquanto o sTPOL é apenas fracamente desenvolvido. Além do laminado posterior, o AM 6125 pode ser distinguido ainda do  *Haplocanthosaurus* em relação ao seu bem desenvolvido ACDL.

O CPOL fracamente desenvolvido (ou seja, a porção posteroventral do arco neural acima do canal neural) de AM 6125 é uma reminiscência das vértebras dorsais anteriores de taxas macronarianas basais como *Camarasaurus* e *Europasaurus* (Carballido e Sander, 2014), bem como uma série de macronarianos mais derivados (por exemplo,  *Sauroposeidon* e *Malawisaurus*), que também exibem CPOL nãodesenvolvidas similarmente. No entanto, *Camarasaurus* é distinguível da AM 6125 em relação à ampla e mediolateral área do osso que delimita o canal neural, bem como a ausência de um sTPOL claramente definido. Em comparação, esta mesma região em  *Europasaurus* é relativamente mediolateralmente constritiva (embora não até o grau observável em AM 6125), ao mesmo tempo em que apresenta uma baixa sTPOL semelhante em desenvolvimento à AM 6125 – característica incomum na vértebra dorsal anterior de um número de saurópodes (D'Emic e Foreman, 2012). Vale ressaltar também que uma série de derivados não-neosaurópodes eusauropod taxa (por exemplo, *Mamenchisaurus* [Ouyang e Ye, 2002]; *Bellusaurus* [Mo, 2013]) tem CPOLs que, embora talvez mais finamente laminados do que a condição de AM 6125, não são tão amplamente separados como observado na maioria dos neosaurópodes (por exemplo, *Camarasaurus*; Diplodocidae).

Embora a ausência de camelálula inequívoca dentro da vértebra sugere uma posiçãonão-titanossauro para AM 6125, a retenção de um mdCPRL além da série cervical é atualmente reconhecida apenas dentro das vértebras dorsais anteriores do somphospondylan  *Chubutisaurus* – uma autapomorfia putativa desse taxon (Carballido et al. 2011b; ver Carballido e Sander, 2014). No entanto, o CDF profundo é característico de neosauropods mais basais, com somphospondylans derivados exibindo CDFs relativamente rasos (por exemplo, *Malawisaurus*: Gomani, 2005). Além disso, embora a orientação lateral das diapofísicas em AM 6125 seja característica das vértebras dorsais anteriores da maioria dos eusauropodes (Upchurch 1998; Mannion et al. 2013), é claramente distinguível dos processos dorsalmente desviados de numerosos neosaurópodes relativamente derivados, incluindo dicraeosaurídeos, rebbachisaurids (Whitlock 2011a), e uma sériede titanossauros, por exemplo, *Euhelopus*, *Giraffatitan* e *Malawisaurus* (Mannion et al. 2013). A altura dorsoventral relativamente grande dos processos transversais também indica afinidades não-braquiossauróides para AM 6125 (ver Taylor 2009; D'Emic 2012).

Embora uma posição sobre a haste macronariana próxima aos Titanosauriformes pareça, portanto, uma sugestão razoável para o AM 6125, a combinação de uma região de CPOL mediolateralmente restrita e um CDF profundamente escavado também poderia ser tomada como evidência de uma posição ligeiramente mais basal fora de Neosauropoda. Além disso, o complexo de poços e cumes ?pneumatizados na conjuntura arco-coluna também corresponde intimamente a pelo menos uma representação figurada de uma vértebra dorsal anterior de *Omeisaurus* (He et al., 1988: fig. 25; c.f. Tang et al., 2001). No entanto, Upchurch et al. (2004) apontaram que tais características podem simplesmente relacionar-se com a extensa musculatura necessária para ancorar os ossos da cinta do ombro à coluna axial, e, portanto, não são estritamente indicativos de filogenia. Além disso, as baixas proporções do arco entre a diapofise e o centrum (especialmente quando comparadas com a altura relativa do centrum), embora ostensivamente semelhantes a taxas 'basais' como *Tehuelchesaurus,* *Bellusaurus* e *Omeisaurus,*também é altamente variável em toda aSauropoda, com formas igualmente basais (por exemplo, *Shunosaurus* [Zhang, 1988], *Haplocanthosaurus* [Hatcher, 1903]) apresentando arcos neurais dorsais anteriores relativamente altos, enquanto os sauroposeidon relativamente derivados (D'Emic e Foreman, 2012) e *Malawisaurus* (Gomani, 2005) têm proporções mais próximas de AM 6125.

Embora não tenha sido possível determinar as afinidades taxonômicas precisas da AM 6125 dentro de Eusauropoda, somos capazes de excluí-lo de Diplodocoidea, bem como (mais provisoriamente) Titanosauriformes. Como tal, o AM 6125 ou representa um eusauropod fora da radiação neosaurópode, ou um macronário basal (provável não-titanossauro).

* 1. NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986

MACRONARIA Wilson e Sereno, 1998

TITANOSAURIFORMES Salgado et al., 1997

BRACHIOSAURIDAE Riggs, 1904

Brachiosauridae colorido.

*Material*: AM 6128, um arco neural dorsal médio-posterior parcial (Fig. 4).

*Localidade*: Kirkwood Formation (menor Cretáceo,? Berriasian–Hauterivian) na Umlilo Game Farm, Cabo Oriental, África do Sul.

*Descrição*: O elemento é do meio–extremidade posterior dasérie dorsal, provavelmente por volta de D8–D10. Preserva quase a totalidade da coluna neural, a porção posterior da prezygapophysis direita, as bases (mas nãoas facetas articular) das pós-nitias, a maioria do processo transverso direito e parte do processo transversal esquerdo.

A coluna neural é dorsoventrally maior do que anteroposteriorly longo, sugerindo uma posição mais próxima do meio da metade posterior da série vertebral dorsal. Na visão lateral, a coluna neural é principalmente orientada verticalmente, sem a distinta inclinação posterior da taxa somphospondylan (Wilson, 2002; Mannion et al., 2013). Embora a superfície posterior seja imperfeitamente preservada, o perfil lateral parece ter sido relativamente constante na profundidade anteroposterior, diferindo da morfologia mais dorsal que caracteriza as espinhas neurais dorsais de muitos titanossauros (Mannion et al. 2013), incluindo *Brachiosaurus*. A condição em AM6128 é, portanto, mais semelhante à observada em *Giraffatitan* (Taylor, 2009). A superfície anterior da coluna neural é dominada pelas SPRLs emparelhadas. Estes laminas são estreitamente separados e correm paralelos uns aos outros ao longo da linha média espinhal. Dentro da metade dorsal da coluna neural a mudançade SPRL abruptamente de cumes bem delineados, convergindo e expandindo para formar uma eminência pré-pinal que se assemelha a um triângulo invertido no contorno. Uma área de rugose, sub-triangular no cume anterior da coluna neural é comum em uma série de taxas derivadas do eusauropod (por exemplo, *Haplocanthosaurus* [Hatcher, 1903]; *Camarasaurus* [Osborn e Mook, 1921]); no entanto, um processo triangular bem definido, projetando restrito ao terço dorsal da coluna neural e suportado a partir de baixo por SPRLs robustamente desenvolvidoé mais facilmente observável no *Girafeatitano* braquiossauro (Janensch, 1950).

Existem ramos anteriores e posteriores de cada SPDL, uma característica geralmente restrita a titanossauros derivados (Salgado e Powell, 2010). O SPDL anterior (aSPDL) se funde com o SPRL a uma curta distância acima da base da coluna neural. O SPDL posterior (=primário) (pSPDL) é quase vertical e funciona sub-paralelo ao aSPDL-SPRL na visão lateral. Aproximadamente no ponto médio dorsoventral da coluna neural, o pSPDL se funde com o SPOL, como ocorre na maioria dos eusauropodes (Upchurch e Martin, 2003; Upchurch et al., 2004; Carballido et al. 2012). Taylor (2009) sugeriu SPDLs que continuam até o ápice da coluna vertebral, em nenhum momento se fundindo com os SPOLs,como uma das características que distinguem *Giraffatitano* do *Braquiossauro* (este último exibindo a condição típica). No entanto, o exame das vértebras dorsais figurado em Janensch (1950) sugere que este não é o caso para todos os elementos dorsais.

Imediatamente dorsal à convergência do pSPDL e do SPOL, a coluna neural sofre uma proeminente expansão lateral, adotando a impressionante morfologia 'aliforme' típica dos macronários não-somphospondylan, ou seja, *Camarasaurus* e braquiossauros, pelo qual as pontas laterais desses processos se estendem mais lateralmente do que as pós-zimofias (Upchurch 1998; Wilson 2002; Mannion et al. 2013). Embora as pós-nitofias não estejam totalmente preservadas na AM 6128, basta ser preservado do processo esquerdo para indicar que a forte expansão lateral da coluna neural teria claramente excedido o terminus lateral da pós-zigafísica. Como em *Giraffatitan,*a expansão lateral ocorre exclusivamente dentro da metade superior da coluna neural, diferindo da expansão mais gradual observada no *Braquiossauro* (Taylor, 2009).

A margem lateral da metade dorsal da coluna neural é anteroposteriorly expansiva e como prateleira, com uma textura de superfície altamente rugosa e irregular. Devido à natureza expandida do ápice da coluna vertebral, as superfícies anterior e posterior da coluna neural são claramente côncavas transversalmente.

Os SPOLs são ligeiramente inclinados anteriormente e muito mais fortemente desenvolvidos do que os SPDLs. Os SPOLs parecem ter sido assimétricos na medida em que a base da lamina esquerda mostra um estojo adicional na direção da lamina postpinal mal preservada. A presença de SPOLs divididos em ramos laterais e medial foi recuperada como uma potencial sinapomorfia local de Braquiosauridae por Mannion et al. (2013), embora esta morfologia também esteja presente em uma série de outros saurópodes (Wilson 2002).

A lamina pós-pina pós-pênala (POSL) é imperfeitamente preservada e presente como uma massa ossesa irregular que se estende dorsoventrally ao longo da superfície posterior da coluna neural, com um viés sinistrol, quase certamente causado pelo deslocamento tafonômico. Uma borda afiada, quase fenestral, pode ser vista dentro da massa pós-pinal ao redor do ponto médio dorsoventral, sugerindo a presença de uma fossa dentro do POSL, embora isso possa ser apenas o resultado da deformação acima mencionada desta lâmina.

Os processos transversais exibem uma orientação posteriores distinta, como em *Giraffatitano,*mas contrastando com os processos sub-horizontais do *Braquiossauro* (Taylor, 2009). A diafísica do processo transverso mais bem preservado (à direita) parece estar principalmente completa, embora seja possível que a superfície articular esteja ligeiramente erodida. O processo transversal adere à condição braquiossauróide de ser dormente estreito (D'Emic, 2012), embora não consideravelmente mais do que a taxa como *Camarasaurus* (Osborn e Mook, 1921). Uma série de pequenos divots ou depressões estendem-se mediolateralmente ao longo da duração do processo transversal, começando no espaço entrelaçado pelas origens ventral de ambas as SPDLs. Como resultado, a margem dorsal do processo transversal é suavemente côncava, enquanto a ampla área anterior é plana para convexa. O PCDL é um forte buttress de osso que prepara o processo transversal ao longo de toda a sua extensão ao longo da superfície ventral. Na superfície ventral da ponta lateral preservada do processo transversal, selada entre o PCDL e a lamina paradiapofiseal (PPDL), três pequenos fossas podem ser observados formando uma linha anteroposteriorly dirigida. Essas características estão potencialmente relacionadas com o diverticula pneumático conhecido por invadir as costelas dorsais dos titanossauros (Wilson e Sereno 1998)

A parapofise está localizada na margem anteroventral do processo transversal ligeiramente medial até o comprimento médio. Portanto, a lâmina que se estende da parapofise até a ponta lateral do processo transversal é a PPDL, enquanto o suporte curto do osso que liga a parafofise à prezamofia representa a lamina pré-zigoparapohyseal (PRPL). Uma lâmina fina, semelhante a uma folha, estende-se ventrally sob a parafófise, interpretada aqui como o PCPL. Infelizmente, a incompletude ventral desta lamina impede a avaliação se bifurcada ou não, como no PCPL da maioria dos outros titanossauros (D'Emic, 2012; Mannion et al., 2013). O cupino dorsal da CPRL bem desenvolvida suporta a porção preservada da prezygapophysis a partir de baixo.

Em resumo, as semelhanças morfológicas globais com *o Giraffatitano* indicam afinidades braquiossauróides para AM 6128. No entanto, nenhuma das autapomorphies propostas de *Giraffatitan* (ver Wilson 2002; Upchurch et al., 2004; Taylor 2009; D'Emic 2012) são identificáveis no material limitado que compreende o AM 6128. Embora seja possível que a AM 6128 seja referenciada ao *Giraffatitan*, a falta de autapomorphies compartilhadas, aliada a pequenas diferenças na morfologia (ver acima), adverte contra tal encaminhamento, e, portanto, consideramos a AM 6128 como um representante indeterminado do Braquiosauridae.

* 1. TITANOSAURIFORMES Salgado et al., 1997

? BRACHIOSAURIDAE Riggs, 1904

*Material:* AM 6130, um centrum dorsal parcial (Fig. 5).

*Localidade*: Kirkwood Formation (menor Cretáceo,? Berriasian–Hauterivian) na Umlilo Game Farm, Cabo Oriental, África do Sul.

*Descrição*: AM 6130 é um grande centrum dorsal faltando a maior parte de sua metade dorsal. Ambas as facetas articular estão mal preservadas, embora os restos parciais da convexidade anterior bem desenvolvida e da borda ventral do cotyle posterior ainda possam ser observados. Dado o comprimento anteroposterior moderado do centrum, além da ausência de qualquer parapofíase claramente perceptível, é provável que este elemento venha de algum lugar dentro daporção anterior–média dasérie vertebral dorsal, excluindo as vértebras dorsais anteriores. A característica mais notável do elemento é a quilha mediana pronunciada que se estende ao longo dos dois terços posteriores da superfície ventral. Uma quilha ventral é conhecida nas vértebras dorsais de alguns eusauropodes basais e vários diplodocidas, mas também caracteriza *Brachiosaurus* e *Giraffatitan,*bem como um pequeno número de titanossauros, por exemplo, *Opisthocoelicaudia* (Upchurch et al. 2004). A base de um robusto suporte de osso (provavelmente um ACDL), estendendo-se posterodorsalmente de dentro da metade anterior do centrum, parece telhado a margem anterior de uma grande abertura pneumática lateral. Infelizmente, o estado incompleto de preservação impede a determinação de estruturas de camellate dentro do centrum. A retenção de proeminentes opisthocoely além das vértebras dorsais anteriores, juntamente com a presença de uma quilha ventral, sugere afinidades titanossauroiformes (Wilson, 2002; Upchurch et al., 2004; Mannion et al., 2013), e é possível que o AM 6130 represente um braquiossauro.

* 1. NEOSAUROPODA Bonaparte, 1986

DIPLODOCOIDEA Marsh, 1884

FLAGELLICAUDATA Harris e Dodson, 2004

DICRAEOSAURIDAE Janensch, 1929

Dicraeosauridae tint.

*Material*: AM 4755, um arco neural médio parcial (Fig. 6).

*Localidade e Horizonte*: Formação kirkwood (menor Cretáceo,? Berriasian–Hauterivian), nos arredores do município de KwaNobuhle, 3,3 km ao sul de Uitenhage.

*Descrição*: Uma vértebra dorsal de tamanho médio que falta o centrum, facetas zygapophyseal e processo transversal esquerdo. Devido principalmente à coluna neural marcadamente alta e verticalmente bifída, podemos estar razoavelmente confiantes da atribuição deste arco neural ao de um diplodocoide dicraeosauride. Na verdade, na aparência geral é quase idêntico ao D6–7 de *Dicraeosaurus hansemanni*  (Janensch, 1929: pl. Eu, figs 17-18).

A coluna neural é dorsalmente bifurcada por aproximadamente 0,4 vezes sua alturatotal. Embora a metapófia esquerda esteja incompleta na ponta, parece que a direita está essencialmente intacta (com, no máximo, uma quantidade muito pequena de material faltando), tornando as proporções da coluna neural geralmente equivalentes a D6-7 de *Dicraeosaurus hansemanni*. Ambas as metapófias são apenas minimamente deslocadas lateralmente do plano sagital, uma morfologia consistente com as espinhas neurais estritamente bifurcadas de dicraessauróides, mas diferindo das metapófias mais amplamente divergentes que caracterizam outros saurópodes com espinhas neurais pré-filosofadas bifurcadas, incluindo *Diplodocus* e *Apatosaurus* (Rauhut et al. 2005; Whitlock 2011a). A persistência da bifurcação bem desenvolvida além da sexta vértebra dorsal também distingue dicraeossauróides da maioria dos impostos diplodocidas (Whitlock 2011a).

O SPRL é uma folha de osso bem desenvolvida que se estende com uma curvatura lateralmente sigmoide de um ponto dorsal para as prezygapophyses (nãopreservadas), antes de achatar vários centímetros ventral ta ponta da colunaneural. Em comparação, o SPOL parece ter sido um processo muito mais mediolateralmente estreito, sem qualquer curvatura pronunciada, ao mesmo tempo que contribuiu menos para a morfologia estrutural bruta da coluna neural do que o SPRL. A lamina pré-pinal (PRSL) é um processo dorsoventrally alongar, mediolateralmente fino que está situado centralmente na folha profundamente inset de osso, apoiado por ambas as SPRLs. Embora relativamente alto, o PRSL não projeta tão anteriormente quanto o SPRL, e classifica suavemente na coluna neural vários centímetros ventral para a base do garfo. Em *Dicraeosaurus hansemanni,* o sétimo e oitavo arcos neurais dorsais são os únicos elementos a possuir um PRSL dorsoventrally extenso enquanto ainda exibe uma coluna neural claramente bifída (Janensch, 1929). Como essa morfologia está claramente presente na AM 4755, isso reforça nossa interpretação de que esta ocupava uma posição semelhante dentro da série dorsal. O POSL é ligeiramente mais desenvolvido do que o PRSL, e se funde com as bordas emarginadas da coluna neural na base da metapofise. O efeito é que a metade ventral da superfície posterior da coluna neural é profundamente côncava nos espaços delimitados pelo POSL e pelo SPOL.

O processo transverso direito é parcialmente preservado, faltando sua extensão lateral – e, portanto, a superfície articular diafísica. É direcionado dorsolateramente a aproximadamente 30° à horizontal, como é o caso das vértebras dorsais de outros dicraessauróides (assim como vários outros saurópodes), mas contrastando com os processos transversais sub-horizontais de quase todos os diplodocidas (Upchurch 1998; Whitlock 2011a; Mannion et al. 2012, 2013). Uma fina ponte de osso se estende anteriormente da margem dorsal do processo transversal. Isso parece representar os restos basais da folha de osso da qual tanto o PPDL quanto o PRDL teriam se originado. A flange do osso observada diretamente sob o processo transverso é, portanto, interpretada como um pedaço desta folha que se desalojau e ventrally deslocado. O PODL é preservado como uma vara robusta e arredondada de osso que abana posteriormente o processo transversal. A região pós-zigapophyseal parece ter sido corroída em sua totalidade, expondo o corpo interno e acamerate da coluna neural.

* 1. FLAGELLICAUDATA Harris e Dodson, 2004

DIPLODOCIDAE Marsh, 1884

DIPLODOCINAE Marsh, 1884 (*sensu* Taylor e Naish, 2005)

Diplodocinae tint.

*Material*: AM 6000, uma vértebra caudal média anterior (Fig. 7).

*Horizonte e Localidade*: Kirkwood Cliffs 'Lookout', localidade stratotype da Formação Kirkwood (menor Cretáceo,? Berriasian,Hauterivian. Encontrado dentro de silte cinza acima do arenito proeminente do canal e os paleosols rosas sobrelada.

*Descrição*: O centrum é aproximadamente 1,5 vezes maior do que o comprimento, sugerindo que este elemento vem de algum lugar dentro da parte anterior da série caudal média. Isso é corroborado pela ausência de processos transversais distintos, que geralmente estão ausentes aproximadamente das 14–15 vértebras caudais dentro da maioria dos neosaurópodes (Upchurch, 1998; Wilson, 2002), em conjunto com a retenção de aberturas pneumáticas laterais relativamente profundas (veja abaixo). Tschopp et al. (2015) recuperaram centra caudal média em que o comprimento do anteroposterior é mais de 1,7 vezes a altura dorsoventral como uma potencial sinapomorfia de Diplodocinae, o que pode indicar uma posição mais basal para AM 6000. No entanto, este personagem usa o maior valor para vértebras caudais médias, e, portanto, é geralmente pontuado para vértebras caudais de uma posição mais posterior do que a ocupada por AM 6000.

A superfície articular anterior do centrum exibe uma concavidade mais pronunciada do que a superfície articular posterior relativamente plana. Essa concavidade é expressa principalmente por um sulco moderadamente profundo e transversalmente alongado que escava o centro do centrum, apenas dorsal a midheight. Vértebras caudal procoelos-para-destoplatagia são comuns em toda Flagellicaudata (Tschopp et al., 2015). Ambos os rostos articular são aproximadamente tão altos quanto largos e, embora ligeiramente corroídos nas margens direitas, parecem ter sido mais circulares em contorno geral do que trapezoidal (ver Tschopp et al., 2015: fig. 82).

A superfície ventral é profundamente côncava tanto anteroposteriorly quanto transversalmente, resultando em uma escavação ventral expansiva. Esta fossa é delimitada lateralmente por paredes emarginadas de osso que se estendem ventrally das superfícies laterais do centrum. Assim, excluindo as facetas articulares anteriores e posteriores expandidas mediolateralmente, a superfície ventral do centrum é aproximadamente retangular no aspecto ventral, como em outras taxas diplodocidas (por exemplo, *Diplodocus longus* YPM 1920). Embora Tschopp et al. (2015) questionem a validade de um oco longitudinal ventral como uma dispomorfia diplodocina, estando incipientemente presente em alguns espécimes de apatossaurina e rebbachisaurid, bem como alguns não-neosaurópodes e muitos somphospondylans (Upchurch 1998; Wilson, 2002; Mannion e Barrett, 2013), escavações profundas e finamente muradas que se estendem até a série caudal média são, no entanto, observadas apenas em taxa diplodocina (por exemplo, *Barosaurus*, *Diplodocus*,  *Tornieria*). As faces articular são menos extensivas do que as observadas em vários taxas de diplodocina (ou seja, *Tornieria;* *Barosaurus;* *Diplodocus*), resultando em uma margem ventral relativamente curva na visão lateral. Um arco ventral igualmente raso é observado em uma vértebra caudal média da diplodocina argentina *Leinkupal* (Gallina et al., 2014: fig. 3). Os restos de uma faceta chevron podem ser observados no canto posteroventral do lado esquerdo do centrum.

Como mencionado acima, há uma fossa pneumática lateral profunda localizada na metade dorsal da superfície lateral do centrum. Esta fossa é dorsoventrally estreita e em forma de fenda, aumentando em profundidade em seu centro (aproximadamente 3-4cm). Considerando que vários taxas diplodocóidas (e algumas outras) têm aberturas pneumáticas laterais em suas vértebras caudais anteriores (Upchurch 1998; Whitlock et al. 2011; Mannion e Barrett 2013), apenas diplodocinas as mantêm em suas vértebras caudais médias (Gallina et al. 2014). Nas vértebras caudais da maioria da taxa diplodocina, o desaparecimento do fossae lateral tende a coincidir com a redução gradual dos processos transversais, com apenas *Diplodocus* retendo escavações além da vértebra caudal 16, e processos transversais até pelo menos caudal 18 (Tschopp et al., 2015). No entanto, uma fossa lateral está presente em um espécime diplodocida da Formação Tendaguru que parece ter perdido em grande parte sua costela caudal (Remes, 2009: fig.3d), e uma fossa relativamente rasa está presente em um centrum médio sem costela de *Tornieria* (MB). R.2956,13 [dd 119]). Uma vértebra caudal médiarecentemente descrita no Final doJurássico do Chile (SNGM-1979) também parece ter retido uma fossa lateral rasa o desaparecimento dos processos transversais (Salgado et al., 2015). No entanto, a retenção de uma fossa lateral além da clara presença de um processo transverso em AM 6000 sugere uma posição posterior à vértebra caudal 16, ou a perda atípicamente anterior de costelas caudais. A abertura pneumática lateral é dorsalmente coberta por uma cordilheira anteroposteriorly alongada, que está situada na junção arco-centrum. Não há cumes na superfície lateral do centrum, contrastando com os diplodocidas *Apatosaurus*, *Diplodocus* e *Supersaurus,*bem como vários outroseusauropod taxa (Upchurch e Martin 2002; Mannion et al. 2012), embora tais cumes também estejam ausentes na centra caudal média dos diplodocinas gondwananos *Leinkupal* e *Tornieria* (Remes 2006; Gallina et al. 2014).

As prezygapophyses são ligeiramente dorsalmente levantadas (como é típico de vértebras caudal mais anteriores) e projetam bem além da borda anterior do centrum por quase toda a sua extensão. A proximidade das prezygapophyses à margem anterior do centrum, em associação com sua projeção anterior marcada, é mais semelhante à condição observada em *Diplodocus hallorum* (AMNH 223) do que a qualquer outro espécime diplodocida conhecido (com a possível exceção do espécime chileno SNGM-1979). No entanto, as prezygapophyses de *Diplodocus hallorum* são proporcionalmente esbeltas em comparação com os processos relativamente robustos de AM 6000. As facetas articular pré-zigapophyseal de AM 6000 são definidas em um ângulo de aproximadamente 40 graus da horizontal e exibem um lábio afiado de osso que se estende ventromediticamente além do processo prezigapofisário principal.

As autópsias são grandes e amplamente espaçadas, separadas umas das outras por uma incisão profunda que é quase nivelada com a margem anterior da coluna neural (embora seja possível que uma fina ponte de osso possa ter diminuído a extensão anteropostera dessa lacuna na vida). Dada a compressão dorsoventral da coluna neural, os SPOLs são reduzidos a suportes curtos e grossos que exibem uma expansão lateralmente oblíqua que suporta a coluna neural mediolateralmente larga de baixo.

As SPRLs estão presentes, bem desenvolvidas, cumes horizontais que se estendem ao longo do comprimento da coluna neural, contribuindo para a morfologia lateralmente expandida, semelhante à mesa deste último. Uma fossa rasa está situada na base da coluna neural, delimitada lateralmente pelo SPRL, e pisoteada pelo TPRL. Curiosamente, a presença de uma "fossa triangular" formada pelo SPRL e uma crista transversal posteriormente interligando as prezygapophyses foi sugerida como uma possível autapomorfia da problemática espécie D do tipo *Diplodocus.* *longus* de Tschopp et al. (2015: personagem 338). Esta crista posterior só está fracamente presente em AM 6000.

A característica mais notável da vértebra é a coluna neural, que é dorsoventrally achatada e mediolateralmente ampliada de modo a parecer quase em forma quadrada na visão dorsal. A margem posterior 'dentutada' da coluna neural só excede marginalmente a do centrum e é posteriormente confluente com as pós-zigapofias. Esta última característica foi descrita por Tschopp et al. (2015: personagem 343) como sendo única para as vértebras caudais médias de *Diplodocus hallorum* dentro de Diplodocinae, mas também parece caracterizar as vértebras caudal média posteriores de *Tornieria* (Remes, 2006). Diplodocidas apresentam uma variedade de morfologias da coluna neural dentro dasérie anterior–caudal média, que vão desde as espinhas neurais altas e posteriormente inclinadas de *Apatosaurus* (Gilmore, 1936), até a orientação vertical de *D. hallorum* (AMNH 223). No entanto, dentro de Diplodocidae, apenas *Leinkupal* parece ter possuído espinhas neurais semelhantes dorsoventrally curtas dentro das vértebras caudais médias, embora estas não tenham a expansão mediolateral marcada evidente na AM 6000. As espinhas neurais caudal média anterior de toda taxa diplodocida aderem à condição de dinossauro plesiomórfico de serem transversamente comprimidos em relação ao eixo sagito. É apenas nas vértebras caudais anteriores (para anterior a anterior-média) de certa taxa diplodocida (por exemplo, *Supersaurus*, *Tornieria*) que o cume dorsal da coluna neural seexpande relativamente mediolateralmente, embora nunca na medida vista em AM 6000.

A morfologia da coluna neural expressa pela AM 6000 é, portanto, altamente distinta, sendo única dentro de Diplodocidae, e contrastando com a maioria dos outros saurópodes também. Embora seja possível que essa morfologia tenha sido acentuada por influências tafonômicas ou patológicas, as estrias finas e ligamentos que correm longitudinalmente ao longo da superfície dorsal da coluna vertebral, bem como a forma uniforme e simétrica de preservação, argumenta contra ambas essas influências. Embora a morfologia da coluna neural de AM 6000 seja potencialmente autapoórfica, nos abstivemos de nomear um novo taxon devido à variação seriada na morfologia vertebral e à incompletude do material.

* 1. DIPLODOCINAE

Diplodocinae tint.

*Material*: AM 6004, vértebra caudal posterior (Fig. 8).

*Localidade*: Os Penhascos kirkwood ('vigia'), Kirkwood Formation, cretáceo mais baixo, ? Berriasian,Hauterivian.

O elemento foi encontrado dentro de arenito de grãos grossres e é relativamente bem preservado, embora ambas as prezygapophyses estejam faltando.

O centrum é aproximadamente o dobro do tempo, com facetas articularas em forma subsquacular (embora as margens estejam imperfeitamente preservadas). Como nas vértebras caudais de muitos diplodocidas, o centrum é anfílico/distoplatyan, com a faceta articular anterior mais profundamente côncava do que a faceta posterior relativamente plana. A margem interna da faceta articular posterior é em relevo com um anel circular de osso que se projeta ao longo de sua margem ventral além da extensão posterior da faceta articular em si.

A superfície ventral do centrum é côncava ao longo de seus eixos transversais e sagitos, uma indicação de provável afinidade com a dipolodocina. Ao contrário da condição em AM 6000, a superfície ventral é reta (à vista lateral) por mais da metade de seu comprimento antes de expandir ventricamente em direção às facetas articular. No entanto, essa diferença pode simplesmente refletir sua posição mais posterior na série caudal. Nenhuma faceta chevron óbvia pode ser observada e é provável que este elemento seja posterior às vértebras portadores de chevron.

A coluna neural é preservada como um processo dorsoventrally baixo, acentuadamente pontiagudo que se estende tão posteriormente quanto a superfície articular posterior do centrum, uma morfologia comum às vértebras caudais posteriores em dinossauros diplodocidas (por exemplo, Gilmore, 1936).

1. discussão

*3.1. Diversidade saurópode através do limite Jurássico/Cretáceo*

O material fóssil descrito acima demonstra que a Formação Kirkwood preserva pelo menos quatro formas morfologicamente distintas de dinossauro saurópode: um diplodocino, um dicraeossauróide, um braquiossauroide, e um eusauropod que não é nem forma diplodocóida nem titanossauro (Fig. 9). O material adicional de diplodocina e provável titanossauro apresentado aqui, bem como dentes descritos por outros pesquisadores (Rich et al. 1983), atesta ainda mais a diversidade da fauna sauropodana que habitava o sudeste da África do Sul no Cretáceo Primitivo. Estes permanecem: (1) a primeira evidência inequívoca para esses grupos no Cretáceo da África; (2) evidências adicionais para a sobrevivência do Braquiosauridae no Cretáceo fora da América do Norte; e (3) evidências provisórias para a sobrevivência de um neosaurópode basal (ou mesmo não-neosaurópode) no Cretáceo. A relevância de cada imposto para a biogeografia e diversidade de Gondwanan Sauropoda no início do Cretáceo é discutida abaixo.

A sobrevivência cretácea de Diplodocidae foi recentemente confirmada pela descoberta da diplodocina  *Leinkupal*  da formação bajada colorada mais baixa da Argentina (Gallina et al., 2014). Este taxon, além de representar a primeira evidência inequívoca de Diplodocidae fora do Jurássico, também estendeu a distribuição geográfica observada do grupo para incluir a América do Sul (antes só era conhecida da Europa, América do Norte e África Oriental). Essa observação foi recentemente aumentada por material diplodocine do Tifhoniano do Chile (Salgado et al., 2015), bem como material diplodocida do Kimmeridgian da Argentina (Rauhut et al., 2015). A confirmação de material adicional diplodocine do sul de Gondwana (AM 6000 e AM 6004) sugere que *Leinkupal*, em vez de representar uma população relicual, fazia parte de uma matriz potencialmente diversificada de diplodocina diplodocidaocupando os continentes do sul no início do Cretáceo. Juntamente com *Tornieria* (Remes, 2006) do Jurássico Tardio da Tanzânia, a presença de até quatro formas distintas de diplodoci ne gondwanandestaca questões relativas à regionalização e diferenciação biogeográfica de Diplodocidae dentro do contexto pangaeniano mais amplo.

A paleobiogeografia dos dinossauros diplodocóides tem sido amplamente discutida recentemente (por exemplo, Harris, 2006; Remes, 2006; Upchurch e Mannion, 2009; Whitlock, 2011a; Carballido et al. , 2012; Mannion et al., 2012; Gallina et al., 2014; Fanti et al. , 2015; Rauhut et al., 2015). Embora a maioria dos autores favoreça um modelo de dispersão para o grupo (pelo qual os principais grupos diplodocóides originados pelo jurássico médio tardio ou pelo início do Jurássico Tardio, estabelecendo-se em seus respectivos territórios pangaeanos antes da transgressão global que viu o solo oceânico se espalhando rapidamente pelas Américas [Golonka et al., 1996]), há atualmente pouco apoio filogenético para o endemismo inequívoco em Gondwana ou no oeste da Laurasia. Gallina et al. (2014) aludiram a um possível cladoço gondwanano de diplodocidas com base na relação próxima que recuperaram entre *Tornieria*  e *Leinkupal*; noentanto, a análise mais abrangente de Tschopp et al. (2015: fig. 120) não conseguiu recuperar uma relação irmã-taxon entre esses dois impostos, com ambos os impostos distribuídos entre um grau parafítico de diplodocinas norte-americanas (embora isso possa ter sido afetado pela exclusão dos últimos autores de elementos não holítipicos de seu *Leinkupal* OTU).

A confirmação de material diplodocida na Formação Kirkwood do Cretáceo Inferior convida a comparação com esses espécimes gondwananos previamente conhecidos. Como ilustrado na descrição acima, AM 6000 está mais próximo em morfologia geral para *Leinkupal* e o diplodoci chilenone SNGM-1979 do que para *Tornieria* (baseado na retenção da fossa pneumática lateral além das costelas caudais, e do arco neural baixo emvértebras caudais médias). Embora seja tentador interpretar essa semelhança como evidência de uma relação taxonômica próxima, especialmente dada a suposta contemporaneidade temporal de AM 6000 e *Leinkupal,*a incompletude tanto da AM 6000 quanto da SNGM-1979 impede uma avaliação mais detalhada da possível inter-relação filogenética desses materiais. Além disso, a coluna neural distinta de AM 6000, juntamente com os pedículos comparativamente altosdo arco neural de *Leinkupal,*adverte contra o agrupamento prematuro dosdois espécimesse. Embora seja provável que o aumento da amostragem demonstre ainda mais a influência da geografia palaeona filogenia diplodocida, as relações espaciais do grupo permanecem enigmáticas.

Além de ressaltar a diversidade gondwanana do Diplodocidae, a Formação Kirkwood também confirma a sobrevivência africana de seu flagellicaudatan irmã-taxon, Dicraeosauridae. Após um período de relativa amplitude geográfica no Jurássico Tardio (sendo conhecido da África Oriental, e da América do Norte e do Sul [Whitlock, 2011a]), dicraeosauridae parece ter sofrido uma retração de alcance concertada no Cretáceo, ondepor eles estavam aparentemente restritos à América do Sul (Salgado e Bonaparte, 1991; Apesteguía,2007; Gallina et al., 2014). Embora a presença de dicraeosauróides tenha sido sugerida em meados do Cretáceo do norte do Sudão (Rauhut, 1999), é mais provável que esses restos isolados e fragmentários representem somphospondylans (Mannion e Barrett, 2013). Am 4755 demonstra, portanto, que essa redução da faixa geográfica foi menos acentuada do que se pensava, com Dicraeosauridae também sobrevivendo ao Cretáceo na África do Sul.

O registro cretáceo inicial de Braquiosauridae se assemelha ao de Dicraeosauridae, com uma faixa geográfica jurássica relativamente ampla seguida de uma retirada hipotética a um refúgio exclusivamente norte-americano (D'Emic, 2012; veja também abaixo). Além disso, uma longa linhagem fantasma obscurece a história evolutiva do Braquiosauridae dentro do Cretáceo Primitivo, sem restos de braquiossauro inequívocos antes do Barremiano/Aptian da América do Norte (Chure et al., 2010; Microfone D'E,2012; Mannion et al., 2013). Embora a recente descoberta de Padillasaurus leivaensis do Barremiano da Colômbia coloque possíveis representantes do Braquiossauro dentro do Cretáceo Inferior da América do Sul (Carballido et al., 2015), a sobrevivência africana dos braquiossauros foi anteriormente aludida apenas pela presença de braquiossaurosemelhante aoiddo Baixo Cretáceo do Líbano (então parte da placa afro-árabe [Buffetaut et al., 2006]), sendo o material esquelético diagnóstico desconhecido antes do presente estudo. Tanto dicraeosaurídeos quanto braquiossauros são agora reconhecidas com confiança como parte da assembleia de Kirkwood, e, portanto, como contribuindo para a diversidade faunal africana no primeiro Cretáceo. No entanto, uma ampla amostragem em todo o resto do continente sugere a presença exclusiva de titanossauros somphospondylan e diplodocoides reaxilatrais a partir do meio do Cretáceo (Mannion e Barrett, 2013: fig 3). Com relação ao último grupo, vale a pena notar a ausência de qualquer material referente a Rebbachisauridae dentro da Formação Kirkwood. Embora autores anteriores tenham sugerido que '*Algoasaurus*' pode representar um rebbachisaurid (por exemplo, Canudo e Salgado 2003), nenhum membro deste clado enigmático pode ser confirmado dentro das rochas do sul da África, o que significa que seu registro fantasma de ~30 milhões de anos permanece inalterado.

Finalmente, a identificação provisória do AM 6125 como nem um diplodocoide nem um titanossauroiforme sugere a sobrevivência de macronarianos não-titanossauros e/ou não-neosaurópodes eusauropod taxa no primeiro Cretáceo de Gondwana. Recentemente, Upchurch et al. (2015) apontaram para a ausência desses formulários de todos os depósitos cretáceos conhecidos fora da Europa (até a idade exata da Formação Villar del Arzobispo espanhola ; ver Royo-Torres et al. 2014) e América do Norte (ver D'Emic e Foster, 2015). Considerando que foi sugerido que a fronteira J/K coincidiu, assim, com o desaparecimento de macronarianos basais e eusauropods não-neosaurópodes de Gondwana e Ásia, Upchurch et al. (2015) reiteraram que a quase ausência de amostragem do sul de Gondwana tornou essa hipótese um tanto provisória. Embora a incompletude do AM 6125 provavelmente impeça a determinação confiante de suas relações taxonômicas, nossa identificação atual sugere que a sobrevivência do Cretáceo Precoce de taxa não-titanossauro/não diplodocóida foi globalmente mais difundida do que se pensava anteriormente, ao mesmo tempo em que destacava a natureza escalonada e gradual do declínio em muitos grupos saurópodes através da fronteira J/K (ver abaixo).

* 1. *Amostragem de registros fósseis através do limite J/K*

Em geral, o conjunto de faunal saurópode da Formação Kirkwood se assemelha mais aos de formações jurássicas superiores como o Morrison (América do Norte), Tendaguru (África Oriental) e Lourinhã (sudoeste da Europa), que no agregado preservam uma variedade diversificada de diplodocoides, dinossauros eusauropodes basais macronários e titanossauro, e dinossauros eusauropodes não neosaurópodes (ver por exemplo, Weimpshapel et al., 2004; Remes, 2009; Whitlock 2011a; Mannion et al., 2012, 2013; Mocho et al., 2014; Mateus et al., 2014). Pesquisas iniciais sugeriram que os depósitos basais mais da Formação kirkwood eram talvez jurássicos tardios em idade (McLachlan e McMillan, 1976,1979), o que teria explicado claramente a composição taxonômica da fauna saurópode. No entanto, mais recentemente, a Formação do Rio Sundays foi firmemente avaliada até o início do ic de Cretac(McMillan, 2003) baseado emfósseis deoraminifera e invertebrados f. Dada a aparente equivalência lateral entre as formações do rio Kirkwood e sundays, outra explicação é, portanto, necessária para explicar a diversidade presente dentro da Formação Kirkwood, que por sua vez tem implicações para nossa compreensão da diversidade saurópode através da fronteira J/K.

Estudos recentes sobre a diversidade de saurópodes identificam consistentemente o fim do Jurássico como um período de declínio global na riqueza de espécies. Isso é mais facilmente atestado por um exame superficial dos filogenias mais recentes calibrados pelo tempo de tributação que abrangem a transição Jurássica–Cretáceo (por exemplo, Whitlock, 2011a; D'Emic, 2012; Mannion et al., 2013). Estes estudos são topologicamente consistentes em sua representação do final-Jurássico como um evento fortemente demarcado no qual um número de grupos saurópodes, representados principalmente por bandeiras diplodocidas e eusauropodes não-titanossauro, são considerados desaparecidos, com um declínio taxonômico de talvez 60-80% (Upchurch e Barrett, 2005). Embora este sinal pareça relativamente robusto em relação às análises sucessivas (veja abaixo), as linhas fantasmas substanciais registradas para Rebbachisauridae e Somphospondyli (veja também acima sobre a lacuna no registro fóssil de Braquiossauroida) obscurecem uma compreensão mais completa da diversidade taxonômica saurópode e declínio através da fronteira J/K (Mannion et al., 2011).

Pesquisas recentes sobre a relação entre o registro de rochas e padrões de amostragem fóssil para o Mesozoico sugerem que essa queda na diversidade não é uma função de um registro fóssil ruim (ver, por exemplo, Upchurch e Barrett, 2005; Barrett et al., 2009; Mannion et al., 2011; Upchurch et al., 2011a). Esta visão é apoiada pela área relativamente alta do afloramento de rocha disponível relatada para o primeiro Cretáceo (Berriasian-Hauterivian) em comparação com outras eras do Jurássico e Cretáceo (Mannion et al., 2011), em associação com a ausência de um declínio semelhante tanto em Theropoda quanto em Ornithischia (Barrett et al., 2009; embora veja Upchurch et al. [2011a] para um padrão maiscomplexo). Embora este padrão sugira que o declínio observado em Sauropoda nafronteira the J/K foi potencialmente umffected por processos bióticos genuínos (ver também Benson e Mannion, 2012), há indícios crescentes de que o registro de rocha terrestre para o primeiro Cretáceo não é tão bem representado como se pensava anteriormente. Embora eles documentem uma riqueza semelhante de unidades fósseis-portadores de unidades para o Cretáceo mais baixo da maioria das regiões, excluindo a América do Norte, Benson et al. (2013) chamou a atenção para a notável falta de amostragem fóssil fora das regiões geográficas restritas da Europa Ocidental, Marrocos e Japão. Este aparente conflito entre um "bom" registro de rocha, mas um registro de saurópode pobre para o primeiro Cretáceo foi explorado em maior detalhe por Upchurch et al. (2015), que descobriram que os depósitos gondwananos eram especialmente sub-representados, com apenas as formações Bajada Colorada (Argentina) e Kirkwood localizadas ao sul da placa afro-árabe (a Formação Tiouaren, Níger, da qual *Jobaria* [Sereno et al., 1999] foi recuperada, é provável que seja Jurássico Médio, em vez de Cretáceo, na idade [Rauhut e López-Arbarello, 2009]).

Waquicomo o registro terrestre do primeiro Cretáceo está concentrado em apenas um pequeno punhado de depósitos geograficamente díspares (Upchurch et al., 2015), a amostragem ao longo desses depósitos é, no entanto, sugestiva de uma maior diversidade de taxas de saurópodes do que a implícita pelas filogenias calibradas mais recentes (ver também Carballido et al., 2015). Além dos materiais recém-descritos do presente estudo, bem como da diplodocina argentina *Leinkupal* (Gallina et al., 2014),o registro saurópode das três primeiras etapas estratigráficas (Berriasian-Hauterivian) do Cretáceo é representado por uma série de formas de completeness variável e certezataxonômica. Nomeado,a taxaválida inclui os altamente incompletos macronarianos *Haestasaurus* e  *Pelorosaurus* from o GrupoWealden do Reino Unido (Upchurch et al., 2011b,2015), bem como o aragosaurus macronário basal da Formação Villar del Arzobispo espanhola (Royo-Torres et al. 2014). Vários impostos adicionais são conhecidos a partir desta formação (compreendendo o provável *galveosaurus* basal macronarian [Mannion et al. 2013], assim como os turiasauros *Losillasaurus* e *Turiasaurus* [Royo-Torres et al. 2006]), mas suas idades estratigráficas são incertas, com sua faixa proposta abrangendo o falecido tifhoniano até o berriasiano médio (Royo-Torres et al. 2006,2014). Um diplodocida sem nome também é conhecido desta unidade (Royo-Torres et al., 2009). Além disso, nossa compreensão dos primeiros saurópodes cretáceos é aumentada por um pequeno número de ocorrências de material genericamente indeterminado, como um provável macronário basal da América do Norte (D'Emic e Foster 2015). No entanto, como as afinidades filogenéticas e/ou idades estratigráficas de grande parte desse material são incertas, sua contribuição para as estimativas de diversidade cretáceas precoces permanece um pouco limitada por enquanto (Fig. 10).

Esse crescimento nas pesquisas sobre o primeiro Cretáceo está começando a mostrar um grau de diversidade de saurópodes anteriormente não apreciado, mesmo que as relações de muitos espécimes permaneçam uncertain. No entanto, o grau de diversidade saurópode atualmente observado dentro da Formação Kirkwood é sem paralelo em comparação com depósitos amostrados contemporaneamente. A este respeito, o Cretáceo Inicial de Gondwana (ou uma sub-região dele) pode ter sido ambientalmente e/ou ecologicamente adequado à sobrevivência de clados saurópodes específicos em relação a outras regiões, refletindo a variação regional no declínio global escalonado de vários grupos saurópodes (ver Muir et al. [2015] para uma reconstrução paleo-ambiental da Formação Kirkwood). Essa possibilidade lembra a sugestão de Mannion et al.(2011) de que a ausência de certos grupos saurópodes do primeiro Cretáceo pode simplesmente refletir a falta de preservação de ambientes favoráveis à habitação saurópode e/ou fossilização. No entanto, em relação à discussão anterior, esta investigação também representa um exemplo de como o trabalho de campo cuidadoso e a anatomia comparativa conduzida em larga escala dentro de nossa compreensão muito melhorada da diversidade saurópode podem informar e alterar hipóteses de macroevolução saurópode no limite J/K.

Finalmente, the Kirkwood Formation também reforça avaliações anteriores do limite J/K não como um discreto "evento de extinção", mas como um período de mudança ecológica gradualmente instantânea em que as formas que dominaram o Mesozoico no fechamento do Jurássico foram lentamente substituídas por titanossauros somphospondylan de coroa estreita e diplodocoides rebbachisaurid(Chure et al., 2010; Upchurch et al., 2015). A possibilidade de uma mudança gradual na composição faunal também é atestada por depósitos cretáceos inferiores superiores dentro de Gondwana que preservam uma mistura de faunas do tipo 'Jurássico'e 'derivadas do Cretáceo'. Por exemplo, a Formação Barremiana La Amarga do sudoeste da Argentina rendeu o dicraeosaurídeo *Amargasaurus* (Salgado e Bonaparte 1991),bem como os restos somphospondylan e rebbachisau saurópode (Apesteguía 2007). Esses e outros exemplos sugerem a presença de múltiplas linhagens fantasmas que se estendem através do limite J/K, bem como prováveis linhagens de zumbis (ver Lane et al., 2005) de clados 'extintos' no Cretáceo Primitivo, que aguardam a substanciação através de descobertas fósseis. Isso também ressalta a cautela necessária na extrapolação de grandes tendências macroevolucionárias a partir de um registro rochoso claramente incompleto e desigual, com qualquer estimativa de área rochosa incapaz de considerar as inter-relações matematicamente intrincadas de exposição diferencial, riqueza fóssil, extensividade geográfica e uma série de outras variáveis que torna um depósito muito mais adequado para a recuperação de fósseis do que outro. Portanto, provavelmente não é coincidência que a altura aparente da diversidade saurópode deve ocorrer no último Jurássico, um intervalo de tempo representado pelas famosas rochas fossilíferas das formações Tendaguru e Morrison.

* 1. *Implicações paleoecológicas dos saurópodes da Formação Kirkwood*

A suíte de saurópodes da Formação Kirkwood reforça a estreita associação ecológica e/ou espacial entre flagellicaudatanos e titanossauros basais. Esses dois grupos são agora conhecidos por terem co-ocorrido dentro de cinco ou mais depósitos jurássicos tardios–primeiros depósitos cretáceos em Gondwana (África e América do Sul) e no oeste da Laurasia. Essa relação espacial e temporal se manifesta principalmente pela presença sinforma dos fósseis de Diplodocidae e Braquiosauridae, sugerindo um grau de informação mútua em relação às histórias biográficas palaeoecológicas e palaeode ambosos grupos.

A distinção funcional de diplodocidas e braquiossauros tem sido amplamente discutida (por exemplo, Stevens e Parrish, 1999; Christian e Dzemski, 2011; Whitlock, 2011b; Button et al., 2014), com o consenso geral favorecendo uma estratégia de altura de navegação de baixa a média para diplodocidas, contrastando com o regime habitual de alta navegação inferido para braquiossauros. Aevidência de divisão de nicho entre os dois grupos é, portanto, dado mais apoio em suas faixas geográficas quase idênticas, estendendo-se do sul de Gondwana (África do Sul) para a Europa Ocidental e para o oeste dos Estados Unidos. Como tem sido discutido em outros lugares (ver Button et al. [2014] e referências nela), as preferências alimentares divergentes exibidas por qualquer imposto significavam que os biomas mesozoicos favorecidos por diplodocidas e braquiossauros (além de vários outros saurópodes coevalos) poderiam apoiar uma diversidade mais ampla de mega-herbívoros de alimentação a granel através da partição eficaz de recursos.

Whitlock (2011b) sugeriu um cenário ecológico específico no qual a Formação Morrison (América do Norte) pode ter sido capaz de suportar uma maior diversidade de diplodocidas do que a formação contemporânea tendaguru (África Oriental) devido à presença generalizada de flora herbácea (ou seja, samambaias) que provavelmente foram alvo de um alimentador de navegação mais baixa e não-seletiva. Em contraste, acredita-se que a Formação Tendaguru dominada por coníferas tenha sustentado uma maior diversidade de alimentadores seletivos de maior navegação (por exemplo, Macronaria basal, Titanosauriformes) que preferia um ambiente mais arborizado (embora essa inferência repousa em parte nas afinidades taxonômicas do gênero problemático *Australodocus* [ver Remes 2007; Whitlock 2011c; Mannion et al., 2013; Tschopp et al. 2015]). Dado o ambiente amplamente mosaico recentemente elucidado para a Formação Kirkwood (Muir et al., 2015), com tanto floresta abundante como um componente diversificado de samambaia e bennettitalean presente, parece que ambos os tipos de navegador poderiam ter sido facilmente acomodados dentro dos ambientes palaeoenronments da Formação Kirkwood. Esta observação encontra suporte provisório na equivalência numérica relativa dos restos titosauriformes e diplodocidas encontrados ao longo da formação.

A repetida co-ocorrência de braquiossaurose diplodocids introduz assim um conjunto testável de suposições preditivas como os depósitos de rolamento saurópode do Jurássico Superior e (especialmente) o Cretáceo Inferior são ainda maisamplos e explorados – especialmente nos casos em que apenas uma forma é conhecida atualmente. No entanto,em algum momento antes do meio do Cretáceo, essa "parceria" ecológica terminou, com os braquiossauros ficando restritos a uma faixa estreita na América do Norte e diplodocidas aparentemente se extinguindo completamente. Embora a dinâmica ecológica precisa em jogo na radiação/declínio de qualquer grupo paleontológico seja extremamente difícil de extrapolar do registro fóssil, vale ressaltar que a extinção e/ou restrição geográfica do Diplodocidae e braquiosauridae é amplamente coincidente com a radiação global de titanossauros somphospondylan (ver D'Emic, 2012; Mannion et al., 2013).

1. Conclusões

Nossa revisão do material saurópode coletado da formação mais baixa de Kirkwood Cretáceo (? Berriasian-Hauterivian) da África do Sul malustrato a presença de Dicraeosauridae, Diplodocidae e Brachiosauridae no Cretáceo Inicial da África, três clados que se pensava ter sido extintos na fronteira J/K neste continente.

Embora representada por material fragmentário e isolado, a diversidade saurópode aqui apresentada sugere que a reavaliação do declínio anteriormente observado na diversidade de saurópodes no limite J/K é justificada. Especificamente, sugerimos que o aparente "cocho da diversidade" seja explicado através de uma combinação de viés amostral, um registro de rocha desigual e disparidade espacial no desaparecimento global de certos grupos saurópodes. A este respeito, o desaparecimento de diplodocidas e eusauropods 'coroados'/macronários basais no Cretáceo Primitivo pode ser caracterizado como um processo espâvio e gradual. O exame das tendências paleobiogeográficas dentro de Sauropoda no Cretáceo Inicial sugere que o declínio desses grupos, bem como a restrição geográfica síncrona do Braquiosauridae, está potencialmente relacionado à rápida radiação global de Somphospondyli. No entanto, a escassez de localidades bem datadas de rolamento saurópode dentro do primeiro Cretáceo continua a obscurecer uma reconstrução mais fina da biogeografia saurópode palaeoe da ecologia palaeoneste momento importante de sua história evolutiva.

Agradecimentos: Gostaríamos de agradecer a Matt Lamanna e Carl Mehling pelo acesso aos espécimes sob seus cuidados. Financiamento para b.W.M. foi fornecido por uma bolsa da NRF African Origins Platform para Bruce Rubidge e um Centro de Excelência em Paleãociências da NRF. O financiamento para j.N.C foi fornecido pela Plataforma de Origens Africanas da NRF, pela Fundação Jurássica, pelo Prêmio Friedel Sellschop e pelo Palaeontologic Scientific Trust e seus Programas de Dispersão da África. Matt Lamanna também é grato por sua ajuda em pegar o autor sênior em todas as coisas Neosauropoda. Críticas de José Caraballido e John Whitlock melhoraram o manuscrito.

Referências

Apesteguía, S., 2007. A diversidade saurópode da Formação La Amarga (Barremian), Neuquén (Argentina). Gondwana Res 12, 533-546.

Atherstone, W.G., 1857. Geologia de Uitenhage. Revista Mensal da Província Oriental 1.518-532.

Barrett, P.M., McGowan, A.J., Page, V., 2009. Diversidade de dinossauros e o disco de rock. Processo da Sociedade Real de Londres B: Ciências Biológicas, rspb. 2009.0352.

Barrett, P.M., Upchurch, P., 2005. Sauropodomorph Diversidade através do tempo: implicações paleoecológicas e macroevolucionárias, Em: Curry Rogers, K.A., Wilson, J.A. (Eds.), The Sauropods: evolution and paleobiology. University of California Press, Berkeley, pp. 125-126.

Benson, R.B., Mannion, P.D., 2011. Modelos multivariou são essenciais para entender a diversificação de vertebrados em tempo profundo. Biol Lett, rsbl20110460.

Benson, R.B., Mannion, P.D., Butler, R.J., Upchurch, P., Goswami, A., Evans, S.E., 2013. Registro de registro de tetrápode cretáceo e rotatividade de fauna: implicações para a biogeografia e o surgimento de clados modernos. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 372, 88-107.

Broom, R., 1904. Sobre a Ocorrência de um Dinossauro Optatotœliano (*Algoasaurus Bauri*) nos Leitos Cretáceos da África do Sul. Revista Geológica, Série 5 1, 445-447.

Buffetaut, E., Azar, D., Nel, A., Ziadé, K., Acra, A., 2006. Primeiro dinossauro nonaviano do Líbano: um saurópode braquiossauro do Cretáceo Inferior do Distrito de Jezzine. Naturwissenschaften 93, 440-443.

Butler, R.J., 2005. Os dinossauros ornithischianos "fabrosaurid" da Formação Do Alto Elliot (Jurássico Inferior) da África do Sul e Lesoto. Zool J Linn Soc 145, 175-218.

Button, D.J., Rayfield, E.J., Barrett, P.M., 2014. A biomecânica craniana sustenta a alta diversidade de saurópodes em ambientes pobres em recursos. Processo da Royal Society of London B: Biological Sciences 281, 20142114.

Canudo, J., Salgado, L., Pérez-Lorente, F., 2003. Os dinossauros do Neocomiense (Baixo Cretáceo) da Península Ibérica e do oeste de Gondwana: implicações biogeográficas, Em: Pérez-Lorente, F. (Ed.), Dinossauros e Outros Répteis Mesozoicos da Espanha. Instituto de Estudos Riojan, Logroño, pp. 251-268.

Carballido, J.L., Rauhut, O.W., Pol, D., Salgado, L., 2011a. Asteologia e relações filogenéticas de *Tehuelchesaurus benitezii*  (Dinosauria, Sauropoda) do Alto Jurássico da Patagônia. Zool J Linn Soc 163, 605-662.

Carballido, J.L., Pol, D., Cerda, I., Salgado, L., 2011b. A osteologia de *Chubutisaurus insignis* del Corro, 1975 (Dinosauria: Neosauropoda) do 'meio'Cretáceo da Patagônia Central, Argentina. J Vertebr Paleontol 31, 93-110.

Carballido, J.L., Salgado, L., Pol, D., Canudo, J.I., Garrido, A., 2012. Um novo rebbachisúrido basal (Sauropoda, Diplodocoidea) do Cretáceo Inicial da Bacia de Neuquén; evolução e biogeografia do grupo. Hist Biol 24, 631-654.

Carballido, J.L., Sander, P.M., 2014. Esqueleto axial pós-craniano de *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) do Alto Jurássico da Alemanha: implicações para as relações saurópodes e filogenéticas da Macronaria basal. J Syst Palaeontol 12, 335-387.

Carballido, J.L., Pol, D., Parra Ruge, M.L., Padilla Bernal, S., Páramo-Fonseca, M.E., Etayo-Serna, F., 2015. Um novo braquiossauro cretáceo primitivo (Dinosauria, Neosauropoda) do noroeste de Gondwana (Villa de Leiva, Colômbia). J Vertebr Paleontol 35, e980505.

Choiniere, J.N., Forster, C.A., de Klerk, W.J., 2012. Novas informações sobre *Nqwebasaurus thwazi*, um terópode coelurosauriano da Formação Kirkwood Cretáceo Primitiva na África do Sul. J Afr Earth Sci 71, 1-17.

Christian, A., Dzemski, G., 2011. Postura do pescoço em Saurópodes, In: Klein, N., Remes, K., Gee, C.T., Sander, P.M. (Eds.), Sauropod Dinosaurs: entendendo a vida dos gigantes Indiana University Press, Bloomington, IN, pp. 251-260.

Chure, D., Britt, B.B., Whitlock, J.A., Wilson, J.A., 2010. Primeiro crânio completo de dinossauro saurópode do Cretáceo das Américas e a evolução da dentição saurópode. Naturwissenschaften 97, 379-391.

Curry Rogers, K.A., 2005. Titanossacia: uma visão geral filogenética, Em: Curry Rogers, K.A., Wilson, J.A. (Eds.), The Sauropods: Evolution and Paleobiology. University of California Press, Berkeley, pp. 50-103.

D'Emic, M.D., 2012. A evolução inicial dos dinossauros saurópodes titanossauros. Zool J Linn Soc 166, 624-671.

D'Emic, M.D., Foster, J., 2015. O mais antigo dinossauro saurópode sul-americano cretáceo. Hist Biol.

D'Emic, M.D., Foreman, B.Z., 2012. O início do hiato dos dinossauros saurópodes na América do Norte: insights da Formação Cloverly lower cretáceo de Wyoming. J Vertebr Paleontol 32, 883-902.

De Klerk, W., Forster, C., Ross, C., Sampson, S., Chinsamy, A., 1998. Uma revisão de descobertas recentes de dinossauros e outros vertebrados na Formação Kirkwood Cretácea Primitiva na Bacia de Algoa, Cabo Oriental, África do Sul. J Afr Earth Sci 27, 55.

De Klerk, W.J., Forster, C.A., Sampson, S.D., Chinsamy, A., Ross, C.F., 2000. Um novo dinossauro coelurosauriano do Cretáceo Primitivo da África do Sul. J Vertebr Paleontol 20, 324-332.

Fanti, F., Cau, A., Cantelli, L., Hassine, M., Auditore, M., 2015. Novas informações sobre *Tataouinea hannibalis* do Cretáceo Inicial da Tunísia e Implicações para o Tempo e Modo de Evolução Saurópode Rebbachisaurid. PLoS ONE 10, e0123475.

Forster, C.A., Farke, A.A., McCartney, J.A., De Klerk, W.J., Ross, C.F., 2009. Um tétano "basal" da Formação Kirkwood inferior da África do Sul. J Vertebr Paleontol 29, 283-285.

Gallina, P.A., Apesteguía, S., Haluza, A., Canale, J.I., 2014. Um sobrevivente diplodocid saurópode do Cretáceo Primitivo da América do Sul.

Galton, P.M., Coombs, W.P., 1981. *Paranthodon africanus* (Vassoura) um dinossauro estegossauro do Cretáceo Inferior da África do Sul. Geobios 14, 299-309.

Gilmore, C., 1936. Osteologia do *Apatosaurus*: com referência especial aos espécimes do Museu Carnegie. Memórias do Museu Carnegie 11, 175-300.

Golonka, J., Edrich, M., Ford, D., Pauken, R., Bocharova, N., Scotese, C., 1996. Mapas paleogeográficos jurássicos do mundo, Em: Morales, M. (Ed.), O Jurássico Continental. Museu do Norte do Arizona, Flagstaff, pp. 1-5.

Gomani, E.M., 2005. Dinossauros saurópodes do início do Cretáceo do Malawi, África. Paleontólogo Elétron 8, 27A.

Gomez, B., Martínez-Delclòs, X., Bamford, M., Philippe, M., 2002. Tafonomia e paleoecologia de restos de plantas da mais antiga localidade de âmbar cretáceo africano. Lethaia 35, 300-308.

Harris, J.D., 2006. A importância de *Suuwassea emilieae* (Dinosauria: Sauropoda) para as intra-relações e evolução de Flagellicaudatan. J Syst Palaeontol 4, 185-198.

Hatcher, J.B., 1903. Ostetologia do *Haplocanthosaurus*, com descrição de uma nova espécie e observações sobre os prováveis hábitos da Sauropoda e a idade e origem dos leitos *atlantosaurus:* observações adicionais sobre *Diplodocus*. Museu Carnegie.

Haughton, S., 1928. A geologia do país entre Grahamstown e Port Elizabeth, Expl. Capa 9, 729-740.

Ele, X.-L., Kui, L., Cai, K., 1988. A fauna de dinossauros jurássicos médios de Dashanpu, Zigong, Sichuan. IV. Dinossauros saurópodes (2) *Omeisaurus tianfuensis*. Editora Sichuan de Ciência e Tecnologia, Chengdu.

Huene, F.V., 1932. A ordem dos répteis fósseis Saurischia, seu desenvolvimento e história. Monografias sobre Geologia e Paleontologia 4, 1-361.

Jacobs, L., Winkler, D., Gomani, E., 1996. Dinossauros cretáceos da África: exemplos de Camarões e Malawi. Memórias-Museu queensland 39, 595-610.

Janensch, W., 1929. A coluna vertebral do gênero *Dicraeosaurus.* Palaeontographica (Suplemento 7) 2, 37-133.

Janensch, W., 1950. A coluna vertebral de *Braquiosaurus brancai.* Palaeontographica (Suplemento 7) 3, 27-93.

Joubert, P. e Johnson, M.R., 1998. Léxico abreviado da estratigrafia sul-africana. Comitê Sul-Africano de Estratigrafia, Conselho de Geociências, Pretória.

Lane, A., Janis, C.M., Sepkoski Jr, J.J., 2005. Estimando as paleodiversidades: um teste dos métodos tributários e filogenéticos. Paleobiologia 31, 21-34.

Mannion, P.D., Barrett, P.M., 2013. Adições à fauna de dinossauros saurópodes do Cenomaniano (início do Cretáceo Tardio) kem kem camas de Marrocos: implicações paleobiogeográficas do registro fóssil sul-africano de meados do Cretáceo. Cretáceo Res 45, 49-59.

Mannion, P.D., Upchurch, P., Barnes, R.N., Mateus, O., 2013. A osteologia do dinossauro saurópode português *lusotitan atalaiensis* (Macronaria) e a história evolutiva dos titanossauros basais. Zool J Linn Soc 168, 98-206.

Mannion, P.D., Upchurch, P., Carrano, M.T., Barrett, P.M., 2011. Testando o efeito do registro rochoso sobre a diversidade: uma abordagem multidisciplinar para elucidar a riqueza genérica dos dinossauros sauropodomorfos através do tempo. Revisões Biológicas 86, 157-181.

Mannion, P.D., Upchurch, P., Mateus, O., Barnes, R.N., Jones, M.E., 2012. Novas informações sobre a anatomia e a posição sistemática de *Dinheirosaurus lourinhanensis* (Sauropoda: Diplodocoidea) do Jurássico tardio de Portugal, com revisão dos diplodocoides europeus. J Syst Palaeontol 10, 521-551.

Mateus, O., Mannion, P.D., Upchurch, P., 2014. *Zby atlanticus*, um novo saurópode turiasauriano (Dinosauria, Eusauropoda) do Jurássico Tardio de Portugal. J Vertebr Paleontol 34, 618-634.

McIntosh, J.S., 1990. Sauropoda, In: Weishampel, D., Dodson, P., Osmólska, H. (Eds.), The Dinosauria. Universidade da Califórnia Press, Berkeley, pp. 345-401.

McLachlan, I.R., McMillan, I.K., 1976. Revisão e significância estratigráfica da paleontologia sul do Cabo Mesozoico. Trans Geol Soc S Afr 79, 197-212.

McLachlan, I.R., McMillan, I.K., 1979. Bioestratigrafia microfaunal, cronostratigrafia e história dos depósitos mesozoicos e cenozoicos na margem costeira da África do Sul,In; A.M. Anderson e W. J. Van Biljon (Eds.), Geokongres '77: Alguns depósitos de minério sedimentar na África do Sul. Sociedade Geológica da África do Sul, Publicação Especial 6, pp. 161-181

McMillan, eu., 2003. A Foraminifera do Valanginiano Tardio para Hauterivian (Cretáceo Precoce) domingos formação fluvial da Bacia de Algoa, província do Cabo oriental, África do Sul. Ann S Afr Mus 106, 1-274.

McPhee, B.W., Yates, A.M., Choiniere, J.N., Abdala, F., 2014. A anatomia completa e as relações filogenéticas dos *antítonitas ingenipes* (Sauropodiformes, Dinosauria): implicações para as origens de Sauropoda. Zool J Linn Soc 171, 151-205.

McPhee, B.W., Choiniere, J.N., Yates, A.M., Viglietti, P.A., 2015. Uma segunda espécie de Eucnemesaurus Van Hoepen, 1920 (Dinosauria, Sauropodomorpha): novas informações sobre a diversidade e evolução da fauna sauropodomorf da formação elliot da África do Sul (mais recente Triássico). J Vertebr Paleontol 35, e980504.

Mo, J., 2013. Tópicos em Paleontologia de*Dinossauros Chineses- Bellusaurus sui*. Henan Science and Technology Press, Zhengzhou, China, p. 231.

Mocho, P., Royo‐Torres, R., Ortega, F., 2014. Reavaliação filogenética de *Lourinhasaurus alenquerensis*, uma Macronaria basal (Sauropoda) do Alto Jurássico de Portugal. Zool J Linn Soc 170, 875-916.

Muir, R.A., Bordy, E.M., Prevec, R., 2015. O depósito do Cretáceo Inferior revela as primeiras evidências de um fluxo de detritos pós-incêndio na Formação Kirkwood, Bacia de Algoa, Cabo Oriental, África do Sul. Cretáceo Res 56, 161-179.

Osborn, H.F., Mook, C.C., 1921. *Camarasaurus*, *Anficélias,*e outros saurópodes de Cope. Memórias do Museu Americano de História Natural 3, 247-287.

Ouyang, H., Ye, Y., 2002. O primeiro esqueleto mamenquisuriano com crânio completo: *Mamenchisaurus youngi*. Sichuan Scientific and Technology Publications, Sichuan.

Pereda-Suberbiola, X., Galton, P.M., Mallison, H., Novas, F., 2013. Um dinossauro banhado (Ornithischia, Stegosauria) do Cretáceo Primitivo da Argentina, América do Sul: uma avaliação. Alcheringa 37, 65-78.

Rauhut, O.W.M., 1999. Uma fauna de dinossauros do Cretáceo Tardio (Cenomaniano) do norte do Sudão. Palaeontologia Africana 35, 61-84.

Rauhut, O.W., López-Arbarello, A., 2009. Considerações sobre a idade da Formação Tiouaren (Bacia de Iullemmeden, Níger, África): implicações para as faunas de vertebrados terrestres mesozoicos gondwananos. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 271, 259-267.

Rauhut, O.W.M., Carballido, J.L., Pol, D., 2015. Um dinossauro saurópode diplodocid da Formação Jurássica Cañadón Calcáreo de Chubut, Argentina. J Vertebr Paleontol 35, e982798.

Reddering, J.S.V., 2010. A formação de Kirkwood (Uitenhage Group), incluindo os Membros Swartkops e Colchester. Catálogo de Unidades Lithostratigráficas sul-africanas. South Um Comitê frican para estratigrafia, Conselho de Geociências, Pretória.

Remes, K., 2006. Revisão do dinossauro saurópode Tendaguru *Tornieria africana* (Fraas) e sua relevância para a paleobiogeografia saurópode. J Vertebr Paleontol 26, 651-669.

Remes, K., 2007. Um segundo dinossauro diplodocida gondwanano dos leitos Tendaguru do Alto Jurássico da Tanzânia, África Oriental. Paleontologia 50, 653-667.

Remes, K., 2009. Taxonomia dos saurópodes diplodocid jurássicos tardios de Tendaguru (Tanzânia). Foss Rec 12, 23-46.

Rich, T.H.V., Molnar, R.E., Rich, P.V., 1983. Vertebrados fósseis do Final do Jurássico ou Da Formação de Kirkwood Cretáceo Inicial, Bacia de Algoa, África Austral. Trans Geol Soc S Afr 86, 281-291.

Rigassi, D.A., 1968. Relatório preliminar sobre a geologia e as perspectivas de petróleo da bacia do rio Sundays (Unpublished),Petroconsultants S.A., Genebra, Suíça.

Rogers, A., Schwarz, E., 1901. Relatório sobre o Levantamento de partes das Divisões Uitenhage e Port Elizabeth: Annu. Representante geol. Comm. CGH.

Romer, A.S., 1956. Osteologia dos Répteis. Universidade de Chicago Press, Chicago.

Ross, C.F., Sues, H.-D., De Klerk, W.J., 1999. Lepidosaurian permanece da Formação Kirkwood inferior da África do Sul. J Vertebr Paleontol 19, 21-27.

Royo-Torres, R., Cobos, A., Luque, L., Aberasturi, A., Espílez, E., Fierro, I., González, A., Mampel, L., Alcalá, L., 2009. Alta diversidade de dinossauros saurópodes europeus durante a transição Jurássica-Cretáceo em Riodeva (Teruel, Espanha). Paleontologia 52, 1009-1027.

Royo‐Torres, R., Upchurch, P., Mannion, P.D., Mas, R., Cobos, A., Gascó, F., Alcalá, L., Sanz, J.L., 2014. A anatomia, as relações filogenéticas e a posição estratigráfica do dinossauro saurópode espanhol *tifônica-berriasiano Aragosaurus ischiaticus*. Zool J Linn Soc 171, 623-655.

Salgado, L., Bonaparte, J.F., 1991. Um novo dicraeosauridae saurópode, *Amargasurus cazaui* gen. et sp. nov., da Formação La Amarga, Neocomiano da província de Neuquén, Argentina. Ameghiniana 28, 333-346.

Salgado, L., Novas, F.E., Suarez, M., de la Cruz, R., Isasi, M., Rubilar-Rogers, D., Vargas, A., 2015. Saurópodes jurássicos tardios na Patagônia chilena. Ameghiniana 52, 418-429.

Salgado, L., Powell, J.E., 2010. Reavaliação da lamina vertebral em alguns saurópodes titanossauros sul-americanos. J Vertebr Paleontol 30, 1760-1772.

Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Larsson, H.C., Lyon, G.H., Moussa, B., Sadleir, R.W., Sidor, C.A., Varricchio, D.J., Wilson, G.P., 1999. Saurópodes cretáceos do Saara e a taxa desigual de evolução esquelética entre os dinossauros. Ciência 286, 1342-1347.

Sereno, P.C., Wilson, J.A., Witmer, L.M., Whitlock, J.A., Maga, A., Ide, O., Rowe, T.A., 2007. Extremos estruturais em um dinossauro cretáceo. PLoS ONE 2, e1230.

Shone, R., 1978. Um caso de gradação lateral entre as formações do rio Kirkwood e Sundays, Bacia de Algoa. Transações da Sociedade Geológica da África do Sul 81, 319-326.

Shone, R.W., 2006. Depósitos pós-Karoo Mesozoicos onshore, Em: Johnson, M.R., Anhaeusser, C.R., Thomas, R.J. (Eds.), A geologia da África do Sul. Sociedade Geológica da África do Sul, Marshalltown, pp. 541-552.

Stewart, A.G., 1973. Petrologia e petrografia de amostras de dois núcleos da Bacia de Algoa. M. Sc. tese (Unpublished),Univ. Cidade do Cabo.

Stevens, K.A., Parrish, J.M., 1999. Postura do pescoço e hábitos alimentares de dois dinossauros saurópodes jurássicos. Ciência 284, 798-800.

Tang, F., Jin, X.-S., Kang, X.-M., Zhang, G.-J., 2001. *Omeisaurus maoianus.* Um Sauropoda completo de Jingyan, Sichuan China Ocean Press, Pequim.

Taylor, M.P., 2009. Uma reavaliação do *Braquiosaurus altithorax* Riggs 1903 (Dinosauria, Sauropoda) e sua separação genérica de Giraffatitan brancai (Janensch 1914). J Vertebr Paleontol 29, 787-806.

Tschopp, E., Mateus, O., Benson, R.B., 2015. Uma análise filogenética de nível de espécime e revisão taxonômica de Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). PeerJ 3, e857.

Upchurch, P., 1998. As relações filogenéticas dos dinossauros saurópodes. Zool J Linn Soc 124, 43-103.

Upchurch, P., Barrett, P.M., 2005. Uma perspectiva filogenética sobre a diversidade saurópode, Em: Curry Rogers, K.A., Wilson, J.A. (Eds.), The Sauropods: evolution and paleobiology. Universidade da Califórnia Press, Berkeley, pp. 104-124.

Upchurch, P., Barrett, P.M., Dodson, P., 2004. Sauropoda, In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmolska, H. (Eds.), The Dinosauria, Second ed. University of California Press, Berkeley, CA, pp. 259-322.

Upchurch, P., Mannion, P., Benson, R., Butler, R., Carrano, M., 2011a. Controles geológicos e antropogênicos na amostragem do registro fóssil terrestre: um estudo de caso da Dinosauria. Sociedade Geológica, Londres, Publicações Especiais 358, 209-240.

Upchurch, P., Mannion, P.D., Barrett, P.M., 2011b. Dinossauros saurópodes, Em: Batten, D. (Ed.), Fósseis ingleses de Wealden. Associação Paleontológica de Londres, pp. 476-525.

Upchurch, P., Mannion, P.D., Taylor, M.P., 2015. As Relações Anatomia e Filogenética de "*Pelorosaurus*  "*acenam*  (Neosauropoda, Macronaria) do Cretáceo Inicial da Inglaterra. PLoS ONE 10, e0125819.

Walker, J.D., Geissman, J.W., Bowring, S.A., Babcock, L.E., 2012. Escala de Tempo Geológico v. 4.0: Sociedade Geológica da América, doi: 10.1130/2012.CTS004R3C.

Weishampel, D.B., Barrett, P.M., Coria, R., Le Loeuff, J., Xu, X., Zhao, X., Sahni, A., Gomani, E., Noto, C., Weishampel, D., 2004. Distribuição de dinossauros, In: Weishampel, D.B., Dodson, P., Osmolska, H. (Eds.), The Dinosauria, Second ed. University of California Press, Berkeley, CA pp. 517-606.

Whitlock, J.A., 2011a. Uma análise filogenética de Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). Zool J Linn Soc 161, 872-915.

Whitlock, J.A., 2011b. Inferências de diplodocoide (Sauropoda: Dinosauria) alimentando o comportamento da forma de focinho e análises de micromass. PLoS ONE 6, e18304.

Whitlock, J.A., 2011c. Reavaliação do *Australodocus bohetii*, um saurópode diplodocoide putativo da Formação Tendaguru da Tanzânia, com comentários sobre a diversidade faunal e a paleoecologia jurássica tardia. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 309, 333-341.

Whitlock, J.A., D'Emic, M.D., Wilson, J.A., 2011. Diplodocidas cretáceos na Ásia? Reavaliando as afinidades filogenéticas de um espécime fragmentário. Paleontologia 54, 351-364.

Wilson, J.A., 1999. Uma nomenclatura para laminais vertebrais em saurópodes e outros dinossauros saurischianos. J Vertebr Paleontol 19, 639-653.

Wilson, J.A., 2002. Filogenia de dinossauro saurópode: crítica e análise cladística. Zool J Linn Soc 136, 215-275.

Wilson, J.A., D'emic, M.D., Ikejiri, T., Moacdieh, E.M., Whitlock, J.A., 2011. Uma nomenclatura para fossas vertebrais em saurópodes e outros dinossauros saurischianos. PLoS ONE 6, e17114.

Wilson, J.A., Sereno, P.C., 1998. Evolução Precoce e Filogenia de Alto Nível de Dinossauros Saurópodes. Memórias (Sociedade de Paleontologia de Vertebrados) 5, 1-68.

Wilson, J.A., Upchurch, P., 2009. Redecrição e reavaliação das afinidades filogenéticas de *Euhelopus zdanskyi* (Dinosauria: Sauropoda) do Cretáceo Inicial da China. J Syst Palaeontol 7, 199-239.

Inverno, H. de la R., 1973. Geologia abacia de Algoa, África do Sul, In: Blant, G. (Ed.), bacias sedimentares das costas africanas, 2ª parte: South e CostaLeste. Associação de PesquisaGeológica African, Paris pp. 17-48.

Yates, A.M., 2003. Um dinossauro prosauropode definitivo da formação elliot inferior (Norian: Upper Triássic) da África do Sul. Palaeontol Afr 39, 63-68.

Yates, A.M., 2007. O primeiro crânio completo do disnosauro Triássico *Melanorosaurus*  Haughton (Sauropodomorpha: Anchisauria). Trabalhos Especiais em Palumaeontologia 77, 9-55.

Yates, A.M., Bonnan, M.F., Neveling, J., Chinsamy, A., Blackbeard, M.G., 2010. Um novo dinossauro sauropodomorfo transicional do Jurássico Primitivo da África do Sul e a evolução da alimentação saurópode e quadrúpede. Proc R Soc Biol Sci Ser B 277, 787-794.

Zhang, Y.H., 1988. A Fauna de Dinossauros Jurássicos Médios de Dashanpu, Zigong, Sichuan: Dinossauros Saurópodes (1). Shunosaurus [em chinês com resumo em inglês].

|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- | --- |
| Mesa 1. Dimensões dos espécimes do Museu albany preservados. Todas as medidas em cm. | | | | | | | | |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| AM 6125 |  |  |  |  |  |  |  |  |
| comprimento anteroposterior de centrum | | | |  |  | 18 |  |  |
| altura dorsoventral anterior face de centrum | | | | |  | 12.5 |  |  |
| dorsoventral altura posterior face de centrum | | | | |  | 11 |  |  |
| largura transversal de centrum | | |  |  |  | 10.5 |  |  |
| comprimento máximo de CPRL | | |  |  |  | 13.5 |  |  |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| AM 6128 |  |  |  |  |  |  |  |  |
| altura do arco neural | |  |  |  |  | 47 |  |  |
| largura transversal máxima espinha nueral largura | | | |  |  | 23 |  |  |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| AM 6130 |  |  |  |  |  |  |  |  |
| comprimento anteroposterior de centrum | | | |  |  | 29 |  |  |
| altura dorsoventral máxima | | |  |  |  | 22 |  |  |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| EM 4755 |  |  |  |  |  |  |  |  |
| coluna neural de altura dorsoventral (da base do PRSL) | | | | |  | 31 |  |  |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| AM 6000 |  |  |  |  |  |  |  |  |
| comprimento anteroposterior de centrum | | | |  |  | 27 |  |  |
| altura dorsoventral de facetas articular | | | |  |  | 18.5 |  |  |
| largura transversa rosto anterior do centrum | | | |  |  | 22 |  |  |
| altura dorsoventral máxima de vértebra | | | |  |  | 30 |  |  |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| AM 6004 |  |  |  |  |  |  |  |  |
| comprimento anteroposterior de centrum | | | |  |  | 15 |  |  |
| dorsoventral altura posterior face de centrum | | | | |  | 8 |  |  |
| centrum facial posterior largura transversal | | | |  |  | 8.5 |  |  |
|  |  |  |  |  |  |  |  |  |

Figura 1. Geologia do Grupo Uitenhage, Bacia de Algoa, Cabo Oriental, África do Sul. Os números indicam localidades dos espécimes aqui descritos. 1, Umlilo Game Park (AM 6125, AM 6128, AM 6130); 2, Kirkwood Cliffs (AM 6000, AM 6004); 3, Município de KwaNobuhle (AM 4755). Figura modificada de Muir et al. (2015)

Figura 2. AM 6125 em **a**, anterior e **b**, visualizações posteriores. Consulte texto para abreviaturas. A barra de escala é igual a 5 cm.

Figura 3. AM 6125 em **um**lateral direito; **b**, lateral esquerdo; e **c**, pontos devista dorsolaterais. Consulte texto para abreviaturas. Barras de escala iguais a 5 cm.

Figura 4. AM 6128 em **a**, anterior; **b**, lateral direito; e **c**, posterior. Consulte texto para abreviaturas. Barra de escala igual a 5cm.

Figura 5. AM 6130 em **a,**ventral e **b**,vistas laterais direitas. Consulte texto para abreviaturas. A barra de escala é igual a 5cm.

Figura 6. AM 4755 em **a**, anterior e **b**, visualizações posteriores. Consulte texto para abreviaturas. A barra de escala é igual a 5 cm.

Figura 7. AM 6000 em **um**, anterior; **b**, posterior; **c**, lateral esquerdo; **d**, dorsal; **e,**ventral. Consulte texto para abreviaturas. A barra de escala é igual a 5 cm.

Figura 8. AM 6004 em **um**lateral direito; **b**, anterior; **c**, ventral; e **d**,vistas posteriores. Consulte texto para abreviaturas. A barra de escala é igual a 5 cm.

Figura 9. Diversidade saurópode presente dentro da Formação Kirkwood. **a**, AM 6128 (depois de *Giraffatitan*); **b**, AM 6125 (depois *camarasaurus*); **c**, AM 6000 (depois de *Diplodoco*); e **d**,AM 4755 (depois *de Amargasaurus*). Barras de escala iguais a 1 m. Imagens cortesia de Scott Hartman.

Figura 10. Cladograma composto ilustrando adiversidade deauropodes através da fronteira Jurássica-Cretácea, com posições hipotéticas de espécimes do Museu de Albany. Reconstrução filogenética baseada nas análises de Whitlock (2011), Mannion et al. (2013), Carballido e Sander (2014), Royo-Torres et al. (2014) e Tschopp et al. (2015).