



## FAMÍLIA SPINOSAURIDAE (DINOSAURIA: THEROPODA): TAXONOMIA, PALEOBIOGEOGRAFIA E PALEOECOLOGIA (UMA REVISÃO)

RAFAEL TERRAS<sup>1\*</sup>   
MIRIAN CARBONERA<sup>2,3</sup>   
GUILHERME BUDKE<sup>3</sup>   
KARLA JANAÍSA GONÇALVES LEITE<sup>4</sup> 

<sup>1</sup>Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia da Universidade Federal de Santa Maria (CAPPa UFSM), Rua Maximiliano Vizzoto 598, Centro, São João do Polêsine, RS, 97230-000  
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Prédio 17, sala 1140-D, Camobi, CEP 97105-900, Santa Maria, Brasil.

<sup>2</sup>Centro de Memória do Oeste de Santa Catarina (CEOM Unochapecó), Universidade Comunitária da Região de Chapecó (Unochapecó), Campus Chapecó, Bloco R, subsolo, Servidão Anjo da Guarda, 295 D, Efapi, CEP 89809-900, Chapecó, SC, Brasil.

<sup>3</sup>Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais, Universidade Comunitária da Região de Chapecó (Unochapecó), Campus Chapecó, Servidão Anjo da Guarda, 295 D, Efapi, CEP 89809-900, Chapecó, SC, Brasil.

<sup>4</sup>Museu do Ceará, Rua São Paulo, 51, Centro, CEP 60030-100, Fortaleza, CE, Brasil  
[rafael.terras@acad.ufsm.br](mailto:rafael.terras@acad.ufsm.br), [mirianc@unochapeco.edu.br](mailto:mirianc@unochapeco.edu.br), [guilherme.budke@unochapeco.edu.br](mailto:guilherme.budke@unochapeco.edu.br), [karlapaleo@gmail.com](mailto:karlapaleo@gmail.com)

\*Autor Correspondente: [rafael.terras@acad.ufsm.br](mailto:rafael.terras@acad.ufsm.br)

doi: 10.4072/paleodest.2022.37.77.02

Recebido em: 20 de setembro de 2022

Aceito em: 19 de abril de 2023



Terras et al., 2022. *Paleontologia em Destaque*, v. 37, n. 77, p. 19, Figura 1.

# FAMÍLIA SPINOSAURIDAE (DINOSAURIA: THEROPODA): TAXONOMIA, PALEOBIOGEOGRAFIA E PALEOECOLOGIA (UMA REVISÃO)

RAFAEL TERRAS<sup>1\*</sup> 

MIRIAN CARBONERA<sup>2,3</sup> 

GUILHERME BUDKE<sup>3</sup> 

KARLA JANAÍSA GONÇALVES LEITE<sup>4</sup> 

<sup>1</sup>Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia da Universidade Federal de Santa Maria (CAPPa UFSM), Rua Maximiliano Vizzoto 598, Centro, São João do Polêsine, RS, 97230-000  
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Prédio 17, sala 1140-D, Camobi, CEP 97105-900, Santa Maria, Brasil.

<sup>2</sup>Centro de Memória do Oeste de Santa Catarina (CEOM Unochapecó), Universidade Comunitária da Região de Chapecó (Unochapecó), Campus Chapecó, Bloco R, subsolo, Servidão Anjo da Guarda, 295 D, Efapi, CEP 89809-900, Chapecó, SC, Brasil.

<sup>3</sup>Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais, Universidade Comunitária da Região de Chapecó (Unochapecó), Campus Chapecó, Servidão Anjo da Guarda, 295 D, Efapi, CEP 89809-900, Chapecó, SC, Brasil.

<sup>4</sup>Museu do Ceará, Rua São Paulo, 51, Centro, CEP 60030-100, Fortaleza, CE, Brasil

rafael.terras@acad.ufsm.br, mirianc@unochapeco.edu.br, guilherme.budke@unochapeco.edu.br, karlapaleo@gmail.com

\*Autor Correspondente: rafa.terras@acad.ufsm.br

## RESUMO

Spinosauridae é uma família de dinossauros terópodes Tetanurae que foi amplamente distribuída durante o Cretáceo Inferior. Aqui revisamos o estado da arte da taxonomia, paleobiogeografia e paleoecologia da família. Compilamos diagnoses atualizadas dos holótipos dos 20 táxons atribuídos à família desde 1841, juntamente com as diferentes hipóteses relacionadas à paleobiogeografia e paleoecologia. Nós também compilamos diagnoses atualizadas de alguns elementos indeterminados relevantes em literatura. Concluímos que dos 20 táxons, seis podem ser considerados como *nomina dubia* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Spinosaurus maroccanus*, *Siamosaurus suteethorni*, *Sinopliosaurus fusuiensis*, *Suchosaurus cultridens*) devido à falta de elementos diagnósticos e/ou autapomorfias. Destes, três foram considerados como *incertae sedis* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Suchosaurus cultridens*), pelos mesmos motivos e pela possibilidade de representarem indivíduos de outros táxons já estabelecidos dentro de Spinosauridae e por um destes (*Ostafrikasaurus crassiserratus*) possivelmente ser um membro de Ceratosauria. Sobre a paleobiogeografia, as evidências fósseis sugerem que a família tenha surgido na Laurásia (Europa Ocidental), porém há um dente mais antigo que os táxons europeus, o qual pode indicar que ela tenha surgido no Gondwana (Brasil). Por fim, em relação à paleoecologia, a hipótese mais aceita é que eles foram predadores generalistas da margem de ambientes aquáticos (*i.e.* zona ripária), e vadeando em águas rasas como garças e cegonhas modernas, e se necessário também recorrendo a ambientes terrestres. Eles seriam capazes de alternar entre recursos e ambientes, além de compartilhar seus habitats com terópodes das famílias Abelisauridae e Carcharodontosauridae e até mesmo com outros espinossaurídeos, se as condições ambientais assim favorecessem.

**Palavras-chave:** Theropoda, Spinosauridae, Spinosaurinae, Baryonychinae, paleobiogeografia, paleoecologia.

## ABSTRACT

**Spinosauridae family (Dinosauria: Theropoda): taxonomy, paleobiogeography and paleoecology (a revision).** Spinosauridae is a family of Tetanuran theropod dinosaurs that was widely distributed during the Early Cretaceous. Here we revised the state of art of the family's taxonomy, paleobiogeography and paleoecology. We compiled updated diagnosis for the holotypes of the 20 species attributed to the family since 1841, alongside with the different hypotheses related to the family's paleobiogeography and paleoecology. We also compiled updated diagnosis for a series of indeterminate elements that are relevant in literature. We conclude that out of these 20 taxa six can be regarded as *nomina dubia* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Spinosaurus maroccanus*, *Siamosaurus suteethorni*, *Sinopliosaurus fusuiensis*, *Suchosaurus cultridens*) due to the lack of diagnostic material and autapomorphies. Out of these, three were regarded as *incertae sedis* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Suchosaurus cultridens*) for the same reasons and the possibility of belonging to previously already established taxa inside Spinosauridae and for one of these (*Ostafrikasaurus crassiserratus*) for possibly being a member of Ceratosauria. As for paleobiogeography, the fossil evidence suggests that the family might have originated in Laurasia (Western Europe), but the existence of a tooth older than the European taxa might indicate that the family might have originated in Gondwana (Brazil). Finally, regarding paleoecology, the most accepted hypothesis is that they were generalist predators of the margins of aquatic environments (*i.e.* riparian zone), and waders in shallow waters like modern herons and storks, and if necessary also resorting to terrestrial environments. They would be capable of alternating between resources and environments, in addition to sharing their habitats with theropods of the Abelisauridae and Carcharodontosauridae families and even with other spinosaurids, if the environmental conditions favored it.

**Keywords:** Theropoda, Spinosauridae, Spinosaurinae, Baryonychinae, paleobiogeography, paleoecology.

## INTRODUÇÃO

Foi em 1822 na pedreira da Floresta de Tilgate, atual Formação Grinstead Clay (Valanginiano), que o paleontólogo Gideon Mantell encontrou os primeiros fósseis de Spinosauridae, curiosamente perto de onde sua esposa paleontóloga Mary Ann Mantell descobriu os primeiros elementos de *Iguanodon bernissartensis* Boulenger, 1881 (Buffetaut, 2010; Barker *et al.*, 2021). Ele encontrou dentes, os quais acreditava pertencerem a um crocodilomorfo, o que levou o paleontólogo Richard Owen a nomear o subgênero *Crocodylus* (*Suchosaurus*) *cultridens* Owen, 1841. Estes dentes foram ilustrados pela primeira vez por Georges Cuvier em 1824 (Buffetaut, 2010; Hone & Holtz, 2017).

Somente em 1912 novos fósseis foram encontrados, dessa vez na Formação Bahariya, Cenomaniano, do Deserto de Bahariya, no oeste do Egito, pelo colecionador de fósseis Richard Markgraf e pelo paleontólogo Ernst Stromer (Smith, *et al.* 2006; Hone & Holtz, 2017). Essa descoberta levou Stromer (1915) à nomeação do gênero e espécie *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915 assim como a família Spinosauridae devido às características morfológicas do seu crânio e vértebras (Smith *et al.*, 2006; Hone & Holtz, 2017). Stromer (1915) menciona que antes desta descoberta, dentes encontrados durante a missão de colonização francesa Foureau-Lamy (entre 1898–1900) poderiam pertencer ao *S. aegyptiacus* (*apud* Buffetaut, 2010).

Infelizmente, o holótipo do *Spinosaurus* que se encontrava em Munique, Alemanha, foi destruído por um bombardeio durante a Segunda Guerra Mundial, o que restringiu o conhecimento e a pesquisa sobre a família recém descrita (Machado & Kellner, 2005; Smith *et al.*, 2006; Hone & Holtz, 2017). Apenas em 1986 um novo táxon, com material diagnóstico o suficiente, foi nomeado: *Baryonyx walkeri* Charig & Milner, 1986, dessa vez no Reino Unido, Formação Weald Clay (Barremiano) da Bacia Weald (Charig & Milner, 1986, 1997). Posteriormente, mais táxons e elementos indeterminados foram encontrados na África, América do Sul, Europa, Ásia e elementos que talvez pertençam a Spinosauridae na Austrália, Estados Unidos e Argentina (Kellner & Campos, 1996; Sereno *et al.*, 1998; Benton *et al.*, 2000; Buffetaut & Ouaja, 2002; Sues *et al.*, 2002; Yoshikazu *et al.*, 2003; Canudo *et al.*, 2004; Medeiros, 2006; Buffetaut, 2010, 2012; Buffetaut *et al.*, 2008; Bertin, 2010; Hone *et al.*, 2010; Barret *et al.*, 2011; Kellner *et al.*, 2011; Allain *et al.*, 2012; Medeiros *et al.*, 2014; Hendrickx *et al.*, 2016; Sales *et al.*, 2017; Candeiro *et al.*, 2017; Hone & Holtz, 2017, 2021).

Os Spinosauridae são caracterizados por possuírem crânios anteroposteriormente comprimidos e alongados, com narinas posicionadas posteriormente ou lateralmente; por apresentarem cristas craniais sagitais ou neurais; dentes com formato cônico ou subcônico, similar ao de crocodilomorfos, sendo que seis ou sete dos dentes pré-maxilares estão distribuídos em uma roseta terminal; mãos com garras grandes em formato de foice; vértebras dorsais, sacrais e caudais com espinhos neurais alongados que em algumas espécies formam uma apófise dorsal, vela ou corcova e tamanho corporal que varia de 7 a 15 metros (Bailey, 1997; Therrien & Henderson, 2007; Cuff & Rayfield, 2013; Candeiro *et al.*, 2018; Hone & Holtz, 2017; Lacerda *et al.*, 2022; Sereno *et al.*, 2022).

A última revisão bibliográfica foi feita por Candeiro *et al.* (2017) e, desde então, novos táxons foram nomeados, relações taxonômicas foram alteradas e novas discussões sobre a paleoecologia de Spinosauridae continuam surgindo (Ibrahim *et al.*, 2014, 2020; Malafaia *et al.*, 2019; Hone & Holtz, 2019; 2021; Barker *et al.*, 2021; Fabbri *et al.*, 2022; Sereno *et al.*, 2022).

Desse modo, nossos objetivos foram: sistematizar as informações sobre o estado da arte do grupo, do ponto de vista da taxonomia, paleobiogeografia e paleoecologia, assim como as revisões bibliográficas de Milner (2003), Machado & Kellner (2005), Bertin (2010), Hone & Holtz (2017) e Candeiro *et al.* (2017); compilar diagnoses atualizadas de todos os táxons atribuídos à família; revisar as hipóteses paleobiogeográficas; compilar diagnoses de alguns elementos indeterminados relevantes na literatura sobre o grupo e revisar as hipóteses paleoecológicas. Coincidentemente, desde o início dessa revisão houve um aumento de publicações acerca de Spinosauridae, três espécies novas e uma tribo foram nomeadas e novos elementos indeterminados foram descobertos ou revisados.

## MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo bibliográfico seguiu os pressupostos da Revisão Bibliográfica Narrativa de Literatura: temática aberta, pois era necessário incluir o máximo de artigos sobre Spinosauridae; busca de fontes não pré-determinadas e específicas, o relevante eram as informações e não a fonte e seleção abrangente e arbitrária de estudos, pois o objetivo era incluir o máximo possível de trabalhos (Cordeiro *et al.*, 2007).

Os tópicos taxonomia, considerações paleobiogeográficas e considerações paleoecológicas foram escolhidos por estarem presentes nas revisões de Milner (2003), Machado & Kellner (2005), Bertin (2010), Hone & Holtz (2017) e Candeiro *et al.* (2017). Nesse sentido, foram escolhidos arbitrariamente um total de 108 trabalhos sobre Theropoda que mencionaram Spinosauridae e/ou algum dos seus táxons. Estes trabalhos datam de 1897 a novembro de 2022 e podem ser apreciados no material suplementar. Após a coleta eles foram compilados em ambiente Zotero para gerar citações e referências.

Em relação a taxonomia, os termos anatômicos mencionados foram padronizados em língua portuguesa e a nomenclatura da morfologia dos dentes segue Hendrickx *et al.* (2015). Quanto às considerações paleobiogeográficas e paleoecológicas, buscou-se apresentar diferentes hipóteses que foram elaboradas ao longo dos anos, das mais antigas às mais contemporâneas até a um ponto de consenso entre os autores.

Além disso, compilamos diagnoses atualizadas para os 20 táxons atribuídos à família utilizando a descrição original do material e revisões posteriores. Compilamos também as diagnoses de alguns elementos indeterminados que são relevantes em literatura. Finalmente, também apresentamos para os três tópicos uma discussão baseada nos resultados dos diferentes estudos apresentados quando ela for relevante.

Os trabalhos científicos foram encontrados por meio de busca ativa, no Google Acadêmico, utilizando-se como termos de busca o nome de cada uma das espécies descritas até o início de nossa revisão em fevereiro de 2021, mais o nome da família e da superfamília: “*Angaturama limai*”, “*Baryonyx walkeri*”, “*Camarillasaurus cirgugedae*”, “*Cristatusaurus lapparenti*”, “*Ichthyovenator laosensis*”, “*Irritator challengeri*”, “*Megalosauroida*”, “*Oxalaia quilombensis*”, “*Siamosaurus suteethorni*”, “*Sigilmassasaurus brevicollis*”, “*Spinosauridae*”, “*Spinosauroida*”, “*Spinosaurus aegyptiacus*”, “*Spinosaurus maroccanus*”, “*Suchosaurus cultridens*”, “*Suchomimus tenerensis*”, “*Torvosauroida*” e “*Vallibonavenatrix cani*”.

#### Abreviações institucionais (ordem alfabética)

BSP – *Bavarian State Collection of Paleontology*, Munique, Alemanha;  
 BNHM R9951 – *Natural History Museum of London*, Londres, Reino Unido;  
 BYU – *Brigham Young University Museum of Paleontology*, Provo, E.U.A.;  
 CMN – *Canadian Museum of Nature*, Ottawa, Canadá;  
 CPHNAMA – Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão, São Luís, Brasil;  
 DMR – *Department of Mineral Resources*, Bangkok, Tailândia;  
 Endemas – *Ente para el Desarrollo de la Margen sur*, Río Negro, Argentina;  
 FSAC – *Faculté des Sciences Ain Chock*, Casablanca, Marrocos;  
 GINH – *Paleo-Vertebrate Collection of Gunma Museum of Natural History*, Tomioka, Japão;  
 IVPP – *Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology*, Beijing, China;  
 IWCMS – *Isle of Wight County Museum Service*, Ilha de Wight, Reino Unido;  
 KDC – *Paleo-Vertebrate Collection of Kanna Dinosaur Center*, Kanna, Tano, Gunma, Japão;  
 LPUFS – Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal do Sergipe, São Cristóvão, Brasil;  
 MB.R. – *Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität*, Berlin, Alemanha;  
 MDS – *Dinosaur Museum*, Savannakhet, Laos;  
 MG324 – *Museu Geológico*, Lisboa, Portugal;  
 ML – *Museum of Lourinhã*, Lourinhã, Portugal;  
 MN – *Museu Nacional*, Rio de Janeiro, Brasil;  
 MNHN – *Muséum National d’Histoire Naturelle*, Paris, França;  
 MNN – *Musée National du Niger*, Niamey, Níger;  
 MSNM – *Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, Milão, Itália;  
 MO – *Musée de l’île d’Oléron*, Saint-Pierre-d’Oléron, França;  
 MPG – *Museo Paleontológico de la Galve*, Teruel, Espanha;  
 MSMCa – *Museo Paleontológico Juan Cano Forner*, Sant Mateu, Espanha;  
 NHMUK – *Natural History Museum*, Londres, Inglaterra;  
 NMV – *Museum Victoria*, Melbourne, Austrália;  
 PM – *Phu Wiang fossil research center and Dinosaur Museum*, Phu Wiang, Tailândia;



ROM – *Royal Ontario Museum*, Toronto, Canadá;  
 SM – *Sirindhorn Museum, Department of Mineral Resources*, Kalasin, Tailândia;  
 SMNS – *Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart*, Stuttgart, Alemanha;  
 UFMA – Universidade Federal do Maranhão, São Luís, Brasil;  
 USP – Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil;  
 WDC – *Wyoming Dinosaur Center*, Thermopolis, E.UA.;  
 XMDFEC – *Xixia Museum of Dinosaur Fossil Eggs of China*, Xixia, China.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Sistemática Paleontológica

DINOSAURIA Owen, 1842  
 SAURISCHIA Seely, 1888  
 THEROPODA Marsh, 1881  
 TETANURAE Gauthier, 1986  
 CARNOSAURIA von Huene, 1920 *sensu* Rauhut & Pol, 2019  
 SPINOSAUROIDEA Sereno *et al.*, 1998 *sensu* Sereno *et al.*, 2022  
 MEGALOSAURIA Bonaparte, 1850 *sensu* Carrano *et al.*, 2012  
 SPINOSAURIDAE Stromer, 1915

Spinosauridae (Figura 1) pode ser definido como o clado mais inclusivo que contém o terópode *Spinosaurus aegyptiacus*, mas não os terópodes *Torvosaurus tanneri* Galton & Jensen, 1979, *Allosaurus fragilis* Marsh, 1877 e *Passer domesticus* Linnaeus, 1758 ou também como a família que inclui todos os terópodes que são mais filogeneticamente próximos do *Spinosaurus aegyptiacus* do que do *Megalosaurus bucklandii* Mantell, 1827 ou do *Allosaurus fragilis* (Sereno *et al.*, 1998; Holtz *et al.*, 2004; Rauhut & Pol, 2019; Mateus & Estraviz-López, 2022).

Em Theropoda, Spinosauridae pertence ao clado Tetanurae Gauthier, 1986, o mais diverso clado de terópodes, que compreende as aves modernas (dinossauros avianos) e todos os terópodes não-avianos que são mais próximos das aves do que dos dinossauros terópodes do clado Ceratosauria Marsh, 1884 (Gauthier, 1986; Carrano *et al.*, 2012). De acordo com as análises de Rauhut & Pol (2019), Tetanurae pode ser dividida em dois subclados: Coelurosauria von Huene, 1914 e Carnosauria Marsh, 1884, sendo a última composta por Megalosauroida Huxley, 1889 e Allosauroida Marsh, 1877.

Características como vértebras dorsais com espinhos neurais alongados, o formato do ramo jugal do pós-orbital e o processo hiposfeno nas vértebras dorsais tornam Spinosauridae o grupo irmão da família Megalosauridae Mantell, 1827 (Charig & Milner, 1986; Rauhut, 2003; Benson, 2010; Allain *et al.*, 2012; Carrano *et al.*, 2012; Hone & Holtz, 2017). Em várias análises, elas compõem a superfamília Megalosauroida, cujo sinônimo são Spinosauroidea Sereno *et al.*, 1998 e Torvosauroida Nopcsa, 1915 (Carrano *et al.*, 2012; Hone & Holtz, 2017; Rauhut & Pol, 2019; Barker *et al.*, 2021; Sereno *et al.* 2022). Ainda em Megalosauroida, Carrano *et al.* (2012) redefiniram o termo Megalosauria Bonaparte, 1850 *sensu* Carrano *et al.* como o nó que apresenta *Megalosaurus*, *Spinosaurus*, seu ancestral comum e todos seus descendentes.

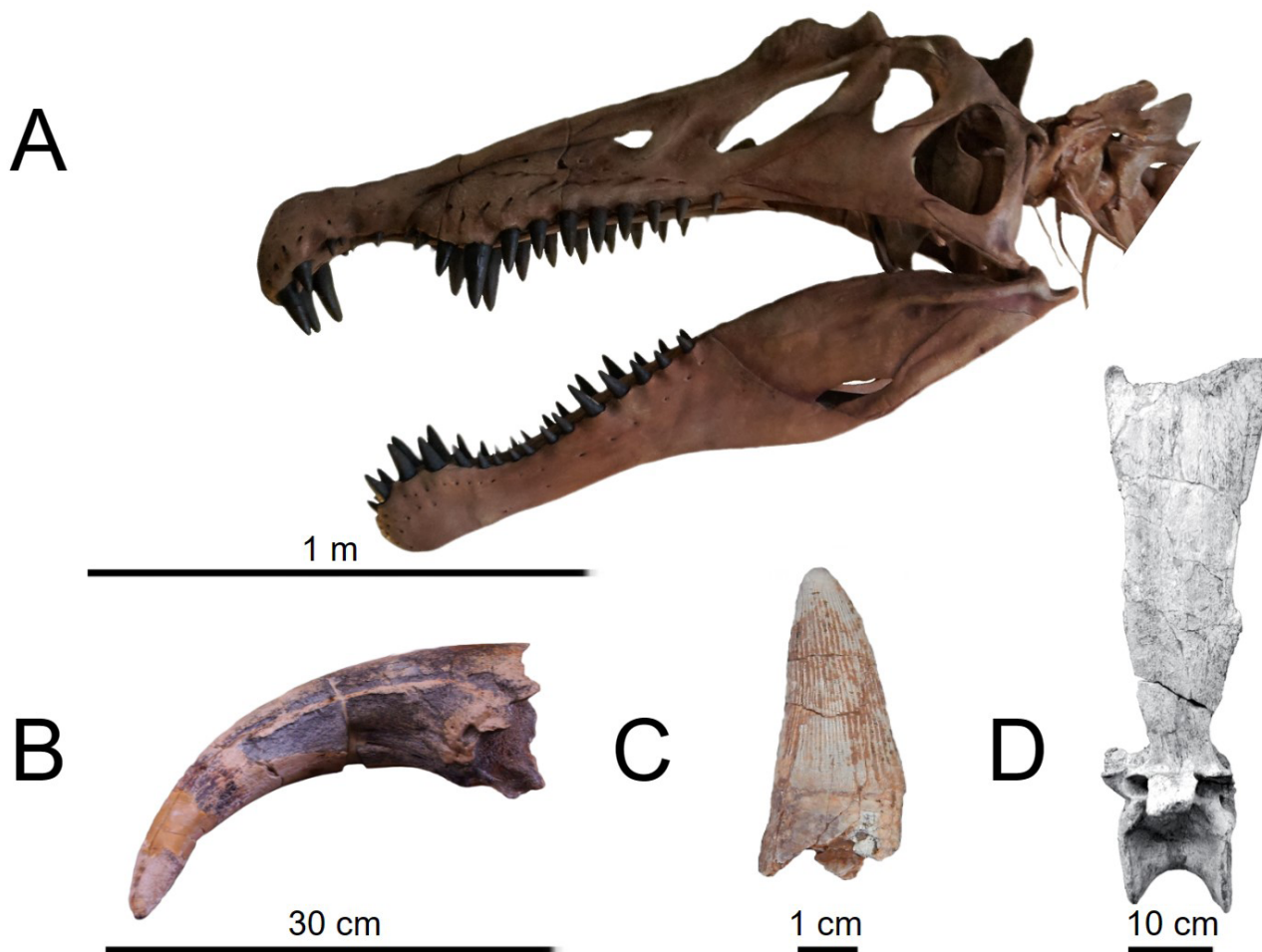
Assim sendo, a divergência evolutiva entre as duas famílias possivelmente deve ter ocorrido há aproximadamente 180 milhões de anos, no Jurássico Inferior, o que requer uma linhagem fantasma de pelo menos 36 milhões de anos antes da irradiação do Cretáceo Inferior dos espinossaurídeos (Hone & Holtz, 2017; Rauhut & Pol, 2019; Barker *et al.*, 2021). As análises de Rauhut & Pol (2019) concluem que Spinosauridae foram membros basais de Carnosauria.

A monofilia da família Spinosauridae é suportada pelas seguintes características (Figura 2) (*sensu* Holtz *et al.*, 2004; Benson, 2010; Carrano *et al.*, 2012; Evers *et al.* 2015, Hone & Holtz, 2017): maxilares alongados; presença de roseta pré-maxilar; narinas externas posicionadas posteriormente e lateralmente em relação a fileira de dentes pré-maxilares; estrias nas coroas dentárias em seção transversal; a carena anterior está posicionada na base da coroa dos dentes maxilares e dentários; os espinhos neurais das vértebras dorsais são alongadas com até o dobro de altura do centro vertebral; presença



**Figura 1.** Dinossauros espinosáuridos em escala com o paleontólogo Ernst Stromer (1,80 m). **A**, *Spinosaurus aegyptiacus*; **B**, *Oxalaia quilombensis*; **C**, *Iberospinus nataroi*; **D**, *Sigilmassaurus brevicolis*; **E**, *Vallibonavenatrix cani*; **F**, *Ichthyovenator laosensis*; **G**, *Baryonyx walkeri*; **H**, *Cristatusaurus lapparenti*; **I**, *Irritator challengeri*; **J**, *Siamosaurus suteethorni*; **K**, *Ceratosuchops inferodios*; **L**, *Riparovenator milnerae*. Ilustração por Alex Vieira modificada e utilizada sob a licença CC BY-SA 4.0.

**Figure 1.** Spinosaurid dinosaurs in scale with paleontologist Ernst Stromer (1,80 m). **A**, *Spinosaurus aegyptiacus*; **B**, *Oxalaia quilombensis*; **C**, *Iberospinus nataroi*; **D**, *Sigilmassaurus brevicolis*; **E**, *Vallibonavenatrix cani*; **F**, *Ichthyovenator laosensis*; **G**, *Baryonyx walkeri*; **H**, *Cristatusaurus lapparenti*; **I**, *Irritator challengeri*; **J**, *Siamosaurus suteethorni*; **K**, *Ceratosuchops inferodios*; **L**, *Riparovenator milnerae*. Illustration by Alex Vieira modified and utilized under the CC BY-SA 4.0 license.



**Figura 2.** As principais características de Spinosauridae: **A**, reconstrução do crânio de *Spinosaurus aegyptiacus* exemplificando as especializações da família: rostró alongado e lateralmente comprimido, roseta pré-maxilar, narinas posteriormente posicionadas e a crista neural; reconstrução baseada em Ibrahim *et al.* (2020), que considerou o dentário do holótipo, o rostró do espécime, aqui referido como Spinosaurinae indeterminado, MSNM V4047, e fragmentos do crânio do neótipo e do crânio parcial do holótipo de *Irritator challengeri*; **B**, primeiro dígito manual aumentado com forma de foice referido a *Cristatusaurus lapparenti*; **C**, dentição cônica, representada pelo morfotipo tailandês II de Spinosaurinae da Formação Khok Kruat; **D**, a vértebra dorsal D6 do holótipo do *Ichthyovenator laosensis* com espinho neural alongado. **A** fotografada por Mario Massone modificada e utilizada sob a licença CC BY 3.0, **B** fotografada por Funk Monk modificada e utilizada sob a licença CC BY 3.0, **C** e **D** extraídas e modificadas de Manikoon *et al.* (2022) e Hone & Holtz (2017). Escalas: **A** = 1 m; **B** = 30 cm; **C** = 1 cm; **D** = 10 cm.

**Figure 2.** The main characteristics of Spinosauridae: **A**, Skull reconstruction of *Spinosaurus aegyptiacus* exemplifying the family's specializations: elongate and laterally compressed rostrum, premaxillary rosette, posteriorly positioned external nares and the neural crest; reconstruction based on Ibrahim *et al.* (2020), which considered the holotype's dentary, the MSNM V4047 specimen rostrum, here referred as Spinosaurinae indet., fragments of the neotype's skull and the partial skull from the *Irritator challengeri* holotype; **B**, scythe-shaped enlarged first manual digit referred to *Cristatusaurus lapparenti*; **C**, conical dentition, represented by tai morphotype II of Spinosaurinae from Khok Kruat Formation; **D**, the D6 dorsal vertebra of the *Ichthyovenator laosensis* holotype, with an elongated neural spine. **A** was photographed by Mario Massone modified and utilized under the CC BY 3.0 license, **B** was photographed by Funk Monk modified and utilized under the CC BY 3.0 license, **C** and **D** were extracted and modified from Manikoon *et al.* (2022) and Hone & Holtz (2017). Scale bars: **A** = 1 m; **B** = 30 cm; **C** = 1 cm; **D** = 10 cm.

de quilha ventral nas vértebras cervicais posteriores e dorsais anteriores; e pneumaticidade na base dos espinhos neurais das vértebras dorsais mediais e posteriores.

A subordem Spinosauria Olshevsky 1991 foi a primeira tentativa de interpretar a filogenia do grupo (Olshevsky, 1991). Olshevsky (1991) a definiu como a subordem que abrigava as famílias Baryonychidae Charig & Milner, 1986, que abrigava *Baryonyx* o qual Charig & Milner não consideravam aparentado a *Spinosaurus*, e Spinosauridae com *Spinosaurus aegyptiacus*, *Siamosaurus suteethorni* Buffetaut & Ingavat, 1986 e material indeterminado que seria designado mais tarde



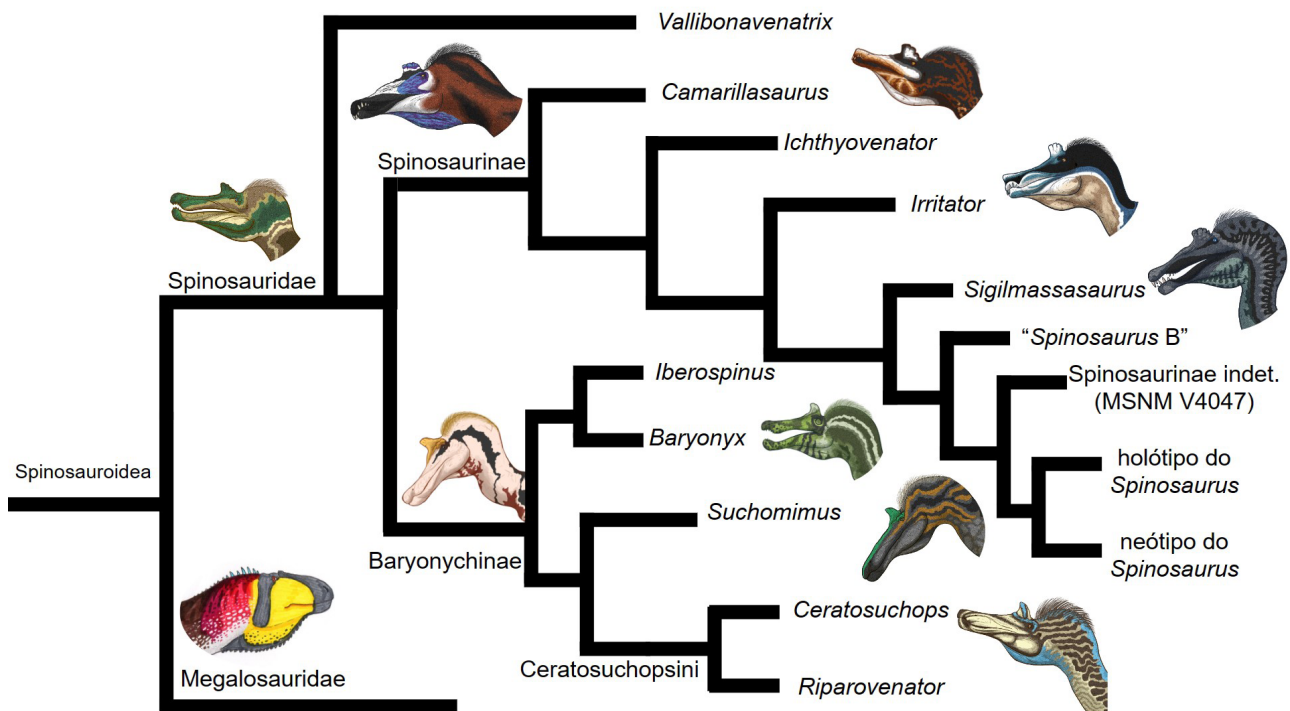
como *Spinosaurus marrocanus* Russel, 1996 e *Cristatusaurus lapparenti* Taquet & Russel, 1998. Não encontramos outra menção a Spinosauria fora de Olshevsky (1991).

Sereno et al. (1998) dividiram Spinosauridae em duas subfamílias: Spinosaurinae e Baryonychinae (Figura 3). Spinosaurinae pode ser definida como a subfamília que contém os espinossaurídeos mais próximos filogeneticamente do *Spinosaurus aegyptiacus* do que do *Baryonyx walkeri*. Seus membros possuem dentes sem serrilhas e com curvatura reduzida ou retos, o primeiro dente pré-maxilar é pequeno e há maior espaçamento entre os dentes maxilares e dentários do que os Baryonychinae e seu sulco parodontal é mais reto em comparação com o sulco mais sinusoidal/ondulado de Spinosaurinae e suas vértebras dorsais e sacrais, caudais em alguns casos, apresentam uma vela de tamanho variável (Sereno et al., 1998, 2022; Holtz et al., 2004; Benson, 2010; Hone & Holtz, 2017).

Arden et al. (2019) propuseram a criação da tribo Spinosaurini dentro de Spinosaurinae, a qual foi definida como a tribo que contém todos os espinossaurídeos mais próximos filogeneticamente de *Spinosaurus aegyptiacus* do que de *Irritator challengerii* Martill et al., 1996 e de *Oxalaia quilombensis* Kellner et al., 2011. Tal divisão não é mencionada desde 2019 e pode ser inválida, pois abriga *Spinosaurus aegyptiacus* e *Sigilmassasaurus brevicollis* Russel, 1996, que para alguns autores como Smyth et al. (2020) representam a mesma espécie.

Baryonychinae pode ser definida como a subfamília que contém todos os espinossaurídeos mais próximos filogeneticamente do *Baryonyx walkeri* do que do *Spinosaurus aegyptiacus*, seus membros apresentam dentes menores quando comparados aos de membros de Spinosaurinae e em maior quantidade posteriores à roseta terminal, sutura entre o nasal e o pré-maxilar com formato de “V”, as vértebras dorsais anteriores apresentam quilhas bem marcadas e os processos transversos das vértebras dorsais posteriores possuem uma lâmina centro-diapofiseal acessória (Sereno et al., 1998; Holtz et al., 2004; Benson, 2010; Hone & Holtz, 2017).

Barker et al. (2021), através de suas análises filogenéticas de larga escala, observaram que novos táxons do Barremiano da Bacia de Wessex são mais próximos do *Suchomimus tenerensis* Sereno et al., 1998 do Aptiano do Níger do que do



**Figura 3.** Cladograma simplificado de Spinosauridae, modificado de Barker et al. (2021). Ilustrações do *Vallibonavenatrix*, *Spinosaurus*, *Irritator*, *Sigilmassasaurus*, *Baryonyx*, *Iberospinus*, *Suchomimus* e *Riparovenator* por Alex Vieira modificadas e utilizadas sob a licença CC BY-SA 4.0. Ilustração do *Megalosaurus* por Federico Bezan modificada e utilizada sob a licença CC BY-SA 4.0. Ilustrações não estão em escala.

**Figure 3.** Simplified Spinosauridae cladogram, modified from Barker et al. (2021). *Vallibonavenatrix*, *Spinosaurus*, *Irritator*, *Sigilmassasaurus*, *Baryonyx*, *Iberospinus*, *Suchomimus* and *Riparovenator* illustrations by Alex Vieira modified and utilized under the CC BY-SA 4.0 license. *Megalosaurus* illustration by Federico Bezan modified and utilized under the CC BY-SA 4.0 license.



*Baryonyx*, portanto, nomearam a tribo Ceratosuchopsini Barker *et al.*, 2021, que foi definida como o grupo mais inclusivo baseado em ramos terminais de Spinosauridae, que contém *Ceratosuchops inferodios* Barker, *et al.*, 2021, mas não o *Baryonyx walkeri* e o *Spinosaurus aegyptiacus*. Esse clado inclui *Ceratosuchops*, *Riparovenator milnerae* Barker, *et al.*, 2021 e o *Suchomimus* (Barker *et al.*, 2021).

As características diagnósticas de Ceratosuchopsini são: a faceta pós-orbitária do osso frontal dorso-ventralmente espessa com altura maior que 40% do que seu comprimento; a mesma faceta é escavada por uma fenda longitudinal profunda; a fossa supratemporal possui margens anteriores bem definidas e fortemente curvas; a superfície occipital do basisfenóide apresenta cicatrizes ovais colaterais escavadas (Barker *et al.*, 2021). Barker *et al.* (2021) mencionam que, no momento, não se sabe o quanto essas características são influenciadas pela ontogenia e como características não incluídas na diagnose podem unir ainda mais este clado e, para isso, fósseis mais completos são necessários.

A dicotomia das subfamílias foi suportada por Barker *et al.* (2021), apesar dela não ser tão forte como se pensava. De fato, análises de Evers *et al.* (2015) recuperaram uma politomia e as de Sales & Schultz (2017) resultaram em Baryonychinae parafilética em relação a Spinosaurinae. Esses resultados podem ser explicados pelo fato de as amostras serem muito incompletas: há pouco material pós-craniano e pouca sobreposição de material craniano, o que não permite que as análises resolvam as relações internas da família (Evers *et al.*, 2015; Sales *et al.*, 2017; Sales & Schultz, 2017; Barker *et al.*, 2021).

Para Sales *et al.* (2017), é possível que as relações de Spinosaurinae e Baryonychinae talvez não possam ser resolvidas por dicotomia, pois os Baryonychinae poderiam ser grupos externos sucessivos de Spinosaurinae. Tal hipótese tem como base as politomias encontradas nas análises de Sales & Schultz (2017) e Evers *et al.* (2015) e a presença de um dente isolado de Spinosaurinae do Barrisiano no Brasil, mais antigo que qualquer Baryonychinae. Outro fator que poderia corroborá-la seria a distribuição de Baryonychinae, que é menor em comparação a Spinosaurinae, com a maioria das espécies limitadas ao Barremiano do Supergrupo Wealden (Barker *et al.*, 2021).

A seguir listamos todos os 20 táxons nomeados e atribuídos a Spinosauridae (Tabela 1), juntamente com descrições revisadas do material correspondente aos seus respectivos holótipos e discussões sobre sua posição taxonômica. Eles estão listados na seguinte ordem: espinossaurídeos com posição interna incerta em Spinosauridae, dependendo do tipo de análise filogenética; Spinosaurinae; Baryonychinae; Ceratosuchopsini, e *lapsus calami*.

Dos 20 táxons, seis podem ser consideradas como *nomina dubia* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Spinosaurus maroccanus*, *Siamosaurus suteethorni*, *Sinopliosaurus fusuiensis*, *Suchosaurus cultridens*) devido à falta de elementos diagnósticos e/ou autapomorfias. Destas, três foram consideradas como *incertae sedis* (*Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Suchosaurus cultridens*), pelos mesmos motivos e pela possibilidade de representarem indivíduos de outros táxons já estabelecidos dentro Spinosauridae e por um destes (*Ostafrikasaurus crassiserratus*) possivelmente ser um membro de Ceratosauria.

#### **Theropoda incertae sedis - *Ostafrikasaurus crassiserratus* Buffetaut, 2012**

Originário das expedições de 1909-1912 para a Formação Tendaguru Beds na Bacia de Mandawa do Titoniano do Jurássico na Tanzânia (Buffetaut, 2012). O seu holótipo MB.R.1084 consiste em dois dentes moderadamente comprimidos lábio-lingualmente, como visto em espinossaurídeos do Cretáceo; o esmalte é enrugado e apresenta estrias mais numerosas e pronunciadas na face lingual do que na face labial; as carenas anterior e posterior são serrilhadas, com denticulos relativamente grandes se comparadas com os espinossaurídeos do Cretáceo, possuem de 2 a 4 denticulos por milímetro (Buffetaut, 2012; Hone & Holtz, 2017).

Esses e outros dentes foram originalmente designados por Janensch (1920, 1925) ao gênero *Labrosaurus* Marsh, 1879 como uma nova espécie: *Labrosaurus stehowi* por causa da ornamentação do esmalte similar ao do *Labrosaurus sulcatus*, hoje um sinônimo de *Ceratosaurus* (Madsen & Welles, 2000; Buffetaut *et al.*, 2012). Autores posteriores consideraram o holótipo do *Ostafrikasaurus* como sendo morfologicamente similar aos dentes mesiais do gênero *Ceratosaurus* e dos morfotipos similares a *Ceratosaurus* encontrados na mesma formação (Rauhut, 2011; Hendrickx *et al.*, 2019; Soto *et al.*, 2020).

Soto *et al.* (2020) sugerem que as diferenças entre eles são resultado de variação entre indivíduos e as rugas e estrias do esmalte são análogas com a do Noasauridae Bonaparte & Powell, 1980 *Masiakasaurus knopfleri* Sampson *et al.*, 2001

**Tabela 1.** Contexto taxonômico e geológico dos holótipos de Spinosauridae mencionados em nossa revisão, apresentados na mesma ordem em que se encontram no texto.**Table 1.** Taxonomic and geological context of the Spinosauridae holotypes mentioned in our review, presented in the same order as they are shown in the text.

Táxon	Filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referência
<i>Ostafrikasaurus crassiserratus</i>	Theropoda <i>incertae sedis</i>	Bacia Mandawa	Tendaguru Beds	Titoniano	Tanzânia	Buffetaut et al., 2012
<i>Vallibonavenatrix cani</i>	Spinosauridae	Bacia Maestrazgo	Arcillas de Morella	Barremiano	Espanha	Malafaia et al., 2019; Mateus & Estraviz-Lopes, 2022
<i>Iberospinus natarioi</i>	Spinosauridae	Bacia Lusitana	Papo Seco	Barremiano	Portugal	Mateus & Estraviz-López, 2022
<i>Suchosaurus girardi</i>	<i>nomen dubium</i> e Spinosauridae <i>incertae sedis</i> pode ou não ser a mesma espécie que <i>Iberospinus natarioi</i>	Bacia Lusitana	Papo Seco	Barremiano	Portugal	Sauvage, 1897; Mateus et al., 2011; Mateus & Estraviz-Lopes, 2022
<i>Cristatusaurus lapparenti</i>	Spinosauridae	Grupo Tegama	Elrhaz	Aptiano	Níger	Taquet & Russel, 1998; Hendrickx et al., 2016; Lacerda et al., 2022
<i>Spinosaurus aegyptiacus</i> (holótipo)	Spinosaurinae	Bacia Abu Gharadig	Bahariya	Cenomaniano	Egito	Stromer, 1915
“ <i>Spinosaurus</i> B”	Spinosaurinae possivelmente uma composição de indivíduos	Bacia Abu Gharadig	Bahariya	Cenomaniano	Egito	Stromer, 1915; Evers et al., 2015; Smyth et al., 2020
<i>Spinosaurus aegyptiacus</i> (neótipo)	Spinosaurinae	Supergrupo Hamadiano	Grupo Kem Kem	Cenomaniano	Marrocos	Ibrahim et al., 2014, 2020
<i>Spinosaurus maroccanus</i>	<i>nomen dubium</i> sinônimo de <i>Sigilmassasaurus</i>	Supergrupo Hamadiano	Grupo Kem Kem	Albiano	Marrocos	Russel, 1996; Evers et al., 2015

Tabela 1. Cont.

Táxon	Filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referência
<i>Sigilmassasaurus brevicollis</i>	Spinosaurinae, um possível sinônimo de <i>Spinosaurus aegyptiacus</i> para alguns autores	Supergrupo Hamadiano	Grupo Kem Kem	Cenomaniano	Marrocos	Russel, 1996; Evers <i>et al.</i> , 2015; Arden <i>et al.</i> , 2019 Smyth <i>et al.</i> , 2020
<i>Oxalaia quilombensis</i>	Spinosaurinae	Bacia de São Luís	Alcântara	Cenomaniano	Brasil	Kellner <i>et al.</i> , 2011; Smyth <i>et al.</i> , 2020; Isasmendi <i>et al.</i> , 2022; Lacerda <i>et al.</i> , 2022;
<i>Irritator challengeri</i>	Spinosaurinae	Bacia do Araripe	Romualdo	Albiano	Brasil	Kellner & Campos, 1996; Sales & Schultz. 2017
<i>Angaturama limai</i>	Spinosaurinae	Bacia do Araripe	Romualdo	Albiano	Brasil	Kellner & Campos, 1996; Sales & Schultz. 2017
<i>Ichthyovenator laosensis</i>	Spinosaurinae	Bacia de Savannakhet	Grès supérieurs	Aptiano	Laos	Allain <i>et al.</i> , 2012
<i>Camarillasaurus cirugidae</i>	Spinosaurinae	Bacia de Galve	Camarillas	Barremiano	Espanha	Sánchez-Hernandez & Benton, 2014; Barker <i>et al.</i> , 2021
<i>Siamosaurus suteethorni</i>	<i>nomen dubium</i> atribuível a Spinosaurinae	Grupo Khorat	Sao Khua	Barremiano a Aptiano	Tailândia	Buffetaut & Ingavat, 1986
<i>Sinopliosaurus fusuiensis</i>	<i>nomen dubium</i> atribuível a Spinosaurinae	Bacia de Napai	Xinlong	Hauteriviano a Barremiano	China	Buffetaut <i>et al.</i> , 2008
<i>Baryonyx walkeri</i>	Baryonychinae	Supergrupo de Welden	Welden Clay	Barremiano	Inglaterra	Charig & Milner, 1986

Tabela 1. Cont.

Táxon	Filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referência
<i>Suchosaurus cultridens</i>	<i>nomen dubium</i> e Baryonychinae <i>incertae sedis</i>	Grupo Wealden	Grinstead Clay Formation	Valanginiano	Inglaterra	Mateus et al., 2011; Barker et al., 2021
<i>Suchomimus tenerensis</i>	Ceratosuchopsini	Grupo Tegama	Elrhaz	Aptiano	Níger	Sereno et al., 1998; Barker et al., 2021
<i>Ceratosuchops inferodios</i>	Ceratosuchopsini	Supergrupo de Wealden	Wessex	Barremiano	Inglaterra	Barker et al., 2021
<i>Riparovenator milnerae</i>	Ceratosuchopsini	Supergrupo de Wealden	Wessex	Barremiano	Inglaterra	Barker et al., 2021

e menciona o fato do *Ostafrikasaurus* estar próximo estratigraficamente dos dentes similares aos de *Ceratosaurus*, ou seja, *Ostafrikasaurus* pode ser considerado um membro de Ceratosauria. Além disso, os dentes do *Ostafrikasaurus* e de outro suposto espinossaurídeo do Níger não possuem estrias que se dobram junto com a carena, característica exclusiva de Spinosauridae (Hendrickx et al., 2019; Soto et al., 2020).

Nós concordamos com Soto et al. (2020) e Smyth et al. (2020), ao considerar o *Ostafrikasaurus* como *nomen dubium* e um possível membro de Ceratosauria ao invés de Spinosauridae e sugerimos que até que mais material diagnóstico seja descoberto, ele é melhor referido como Therapoda *incertae sedis*.

#### ***Vallibonavenatrix cani* Malafaia et al., 2019**

Este táxon da Península Ibérica, desta vez encontrado na Formação Arcillas de Morella, Barremiano Superior da Bacia de Maestrazgo em Vallibona, Espanha. Seu esqueleto parcial, é composto por elementos com as seguintes identificações MSMCa-12; MSMCa-10-11, 18, 20, 24, 53; MSMCa-6; MSMCa-9, 13-15, 22-23; MSMCa-4; MSMCa-5; MSMCa-1; MSMCa-3 e MSMCa-55. Ele foi diagnosticado como um espinossaurídeo de tamanho médio conforme as seguintes autapomorfias: espinhos neurais das vértebras dorsais de altura moderada em relação à altura do centro; a presença de fossas do pleurocelo profundas e forames pneumáticos nas vértebras sacrais; um ílio fortemente pneumático com grandes câmaras internas; presença de uma plataforma larga e plana na superfície ventromedial da lâmina pós-acetabular do ílio, que é limitada dorsalmente por um sulco profundo; e forte torção ventral da diáfise do ísquio (Malafaia et al., 2019).

A sua posição dentro de Spinosauridae é incerta, *Vallibonavenatrix* foi originalmente recuperado como um Spinosaurinae em Malafaia et al. (2019), enquanto em análises de Barker et al. (2021), ele foi recuperado como um espinossaurídeo basal fora das duas subfamílias, e também como um Baryonychinae basal, dependendo do tipo de análise. Já em Mateus & Estraviz-López (2022) e Barker et al. (2022) a sua presença nas análises gera uma politomia, enquanto em Sereno et al. (2022) ele é recuperado como um Spinosaurinae novamente.

#### ***Iberospinus natarioi* Mateus & Estraviz-López, 2022**

Este novo gênero foi descrito com base em elementos originalmente atribuídos ao gênero *Baryonyx* e novos elementos do mesmo indivíduo que foram encontrados na Formação Papo Seco em Portugal (Mateus & Estraviz-López, 2022). O holótipo foi descoberto nos mesmos níveis estratigráficos nos quais o holótipo do *Suchosaurus girardi* Sauvage, 1897 foi descoberto em 1897 (Sauvage, 1897). Seu holótipo ML 1190 consiste em um dentário, dentes isolados, escápula,



costelas, vértebras dorsais, arcos neurais, diáfise púbica, 15 vértebras caudais, calcâneo e um ungueal do pé (Mateus & Estraviz-López, 2022).

Ele pode ser diagnosticado como um espinossaurídeo por causa do dentário com apenas um forame no sulco meckeliano; a borda ventral do dentário é reta e não voltada para cima; há presença de lâminas na depressão pleurocélica das vértebras caudais mediais para distais; a borda anterior da escápula é reta com o processo acrómio não saliente; escápula com crista acromial reduzida; na escápula o contato com o coracóide ocupa toda a sua superfície ventral; o avental púbico é espesso em quase todo o comprimento da diáfise do púbis; e a presença de uma eminência em forma de montículo na parte proximal da lateral do púbis (Mateus & Estraviz-López, 2022).

A posição de *Iberospinus* ainda é incerta dentro Spinosauridae, pois dependendo da quantia de táxons utilizados na análise ele pode resultar como irmão do ramo formado por *Baryonyx* e *Suchomimus*, ficar agrupado com Spinosaurinae ou resultar em uma politomia de Spinosauridae, mais elementos são necessários para esclarecer sua posição, apesar de seu holótipo ser mais completo do que o de outros espinossaurídeos (Arden *et al.*, 2019; Barker *et al.*, 2021, 2022; Mateus & Estraviz-López, 2022).

#### ***Incertae sedis - Suchosaurus girardi* Sauvage, 1897**

O holótipo do *Suchosaurus girardi* consiste em dois fragmentos maxilares com dentes e um dente isolado, espécime MG324, que foram recuperados da Formação Boca do Chapim da Bacia Lusitana (Malafaia *et al.*, 2013). Sauvage (1897) descreveu as seguintes características para os dentes: lateralmente comprimidos; serrilhas com cerca de sete denticulos, os quais variam de tamanho, por milímetro; raízes dentais longas, pelo menos 1,5 vezes mais longas que o comprimento da coroa; esmalte micro-enrugado com oito estrias no lado lingual e quatro estrias fracas no lado labial; a seção transversal é sub-circular (Mateus *et al.*, 2011). Essas características são sinapomórficas e diagnósticas de Baryonychinae, o que confirmam que *Suchosaurus girardi* pertence a este clado (Buffetaut *et al.*, 2008; Mateus *et al.*, 2011; Malafaia *et al.*, 2013).

Este holótipo difere dos dentes do *Baryonyx* por causa da presença de estrias nos dois lados da coroa, enquanto o *Baryonyx* tem superfícies labiais lisas (Charig & Milner, 1986; Buffetaut, 2007; Mateus *et al.*, 2011). Tal característica juntamente com as rugas ao longo do esmalte tornam este holótipo similar a *Ostafrikasaurus*, apesar do último ter rugas menos desenvolvidas, o que pode indicar uma homoplasia entre Spinosauridae e Ceratosauria e não necessariamente parentesco (Rauhut, 2011; Malafaia *et al.*, 2013).

*Suchosaurus girardi* é um *nomen dubium* devido à falta de autapomorfias que o distingam de outros espinossaurídeos e a falta de elementos que não sejam dentes (Mateus *et al.*, 2011; Smyth *et al.*, 2020). Considerando que *Suchosaurus girardi* e *Iberospinus* foram encontrados nos mesmos níveis estratigráficos da mesma formação geológica é possível que os seus holótipos representem diferentes indivíduos da mesma espécie: *Iberospinus natarioi*, espécie válida por possuir autapomorfias e elementos fósseis corporais diagnósticos o suficiente ou representem dois gêneros diferentes, como ocorre em outras formações (Sauvage, 1897; Evers *et al.*, 2015; Aureliano *et al.*, 2018; Barker *et al.*, 2021; Samathi *et al.*, 2021; Mateus & Estraviz-López, 2022). Como ambas as possibilidades existem e não há autapomorfias que o distingam de outros espinossaurídeos, sugerimos que o *Suchosaurus girardi* é melhor referido como Spinosauridae *incertae sedis*.

#### ***Cristatusaurus lapparenti* Taquet & Russell, 1998**

O *Cristatusaurus* é proveniente da Formação Elrhaz do Aptiano, na mesma unidade estratigráfica do *Suchomimus* (Taquet & Russell, 1998; Sereno *et al.*, 1998; Carrano *et al.*, 2012). O seu holótipo MNHN GDF 366 foi originalmente comparado com o rosto atribuído a *Spinosaurus marrocanus* e foi readiagnosticado como: espinossaurídeo com um palato secundário muito convexo que se estende para baixo da linha dos dentes pré-maxilares, o que o difere de *Baryonyx* e *Suchomimus*; o alvéolo dental pré-maxilar é posicionado mais anteriormente no rosto; o quarto alvéolo dental é levemente maior e mais espaçado do terceiro alvéolo pré-maxilar; a borda do terceiro alvéolo dental pré-maxilar é um pouco mais ventralmente posicionada do que a do *Suchomimus*; a região posterodorsal da pré-maxila do *Cristatusaurus* é um pouco menos expandida, com uma crista sagital menos proeminente (Sales & Schultz, 2017; Lacerda *et al.*, 2022). Porém é possível que as diferenças observadas entre *Suchomimus* e *Cristatusaurus* podem ser resultado de variação ontogenética ou intraespecífica (Hendrickx *et al.* 2016; Lacerda *et al.*, 2022).

Considerando que o *Cristatusaurus* e o *Suchomimus* provêm da mesma formação geológica e do mesmo nível estratigráfico é possível inferir que eles representam o mesmo táxon, o que levou o primeiro a ser considerado como *nomen dubium* e até como um sinônimo júnior de *Baryonyx*, o que não faz sentido considerando que *Suchomimus* está mais perto geograficamente de *Cristatusaurus* (Serenó et al., 1998).

Contudo, em nenhuma das análises de Sales & Schultz (2017) estes ficaram agrupados em ramos irmãos e as análises de Lacerda et al. (2022) recuperaram *Cristatusaurus* como um membro basal de Spinosauridae fora das duas subfamílias. Se este for o caso, temos um caso de simpatria de Spinosauridae assim como no Supergrupo Wealden e a Península Ibérica (Hendrickx et al., 2016; Barker et al., 2021; Mateus & Estraviz-López, 2022).

Como não há amostras suficientes de ambos os crânios, não é possível saber até onde as diferenças observadas seriam variação individual, por isso concordamos que *Cristatusaurus* e *Suchomimus* são espinossaurídeos diferentes (Sales & Schultz, 2017; Lacerda et al., 2021). Se novos elementos comprovarem que eles representam o mesmo táxon, o nome *Cristatusaurus* teria prioridade por ter sido publicado primeiro ou seria considerado um sinônimo sênior de *Suchomimus* (Hendrickx et al., 2016).

### Spinosaurinae

DINOSAURIA Owen, 1842  
SAURISCHIA Seely, 1888  
THEROPODA Marsh, 1881  
TETANURAE Gauthier, 1986  
CARNOSAURIA von Huene, 1920 *sensu* Rauhut & Pol, 2019  
SPINOSAUROIDEA Sereno et al., 1998 *sensu* Sereno et al., 2022  
MEGALOSAURIA Bonaparte, 1850 *sensu* Carrano et al.  
SPINOSAURIDAE Stromer, 1915  
SPINOSAURINAE Sereno et al., 1998

### *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915

Originário da Formação Bahariya na Bacia de Abu Gharadig no Egito, o holótipo que sem dúvida pertence a *Spinosaurus aegyptiacus*, espécime BSP 1912 VIII 19, descrito por Stromer (1915) e destruído na 2ª Guerra mundial, é composto por uma pequena porção do maxilar, parte da mandíbula, 19 dentes, duas vértebras cervicais, sete vértebras dorsais, três vértebras sacrais, uma vértebra caudal, algumas costelas e elementos da gastralia (Smith et al., 2006; Machado & Kellner, 2007; Candeiro et al., 2017; Chiarenza & Cau, 2016).

Ele foi diagnosticado pela mudança de dentes anteriores muito grandes para dentes médios diminutos, para novamente dentes posteriores grandes no osso dentário; um forame milo-hióideo anterior extremamente aumentado e aberto ântero-ventralmente no osso esplenial; forte expansão arredondada na base dos processos espinhosos das vértebras (Stromer, 1915; Evers et al., 2015; Hone & Holtz, 2017).

Stromer (1915) nomeou informalmente um segundo conjunto de ossos de “*Spinosaurus B*”, sendo que ele não tinha certeza se suas características morfológicas representavam: dimorfismo sexual em *Spinosaurus aegyptiacus*; variação individual em *Spinosaurus aegyptiacus*; uma composição de indivíduos dessa espécie ou outra espécie do mesmo gênero. Este espécime possuía uma portal distal do fêmur direito, ambas as tíbias, quatro falanges incluindo uma ungueal e algumas vértebras que podem não ser do mesmo indivíduo (Stromer, 1915; Machado & Keller, 2005; Evers et al., 2015; Smyth et al., 2020). Para Russel (1996) “*Spinosaurus B*” é uma espécie de *Sigilmassasaurus*, enquanto para Smyth et al. (2020) as diferenças observadas por Stromer (1915) podem ser resultado de variação individual ou variação ontogenética (Smyth et al., 2020).

Ibrahim et al. (2014, 2020) propuseram um neótipo para *S. aegyptiacus*, o espécime FSAC-KK 11888 recuperado do Grupo Kem Kem, Supergrupo Hamadiano, Cenomaniano, no Marrocos. O espécime representa um indivíduo semi-adulto, de modo que as novas características diagnósticas para o táxon são: narinas externas e fossa nasal pequenas; pré-maxilares excluídos da borda das narinas externas; o centro das vértebras dorsais é alongado em sentido dorsoventral e tem forma de ampulheta; a altura dos espinhos neurais das vértebras dorsais é até dez vezes maior que a altura do

seu centro; os espinhos neurais são mais largos logo abaixo do seu ápice em sentido anteroposterior; 1/3 da região proximal dos espinhos neurais das vértebras dorsais é texturizada externamente por estrias verticais; os fêmures não têm cavidade medular aberta; o comprimento do ílio é maior que o comprimento do fêmur; o fêmur é fortemente arqueado anteriormente com o quarto trocânter hipertrofiado, estendendo-se ao longo de aproximadamente 25% da diáfise femoral; o primeiro osso pedal é longo, dígito I-1 corresponde a falange não ungueal mais longa nos pés; as falanges ungueais dos autopódios posteriores são mais largas que profundas com comprimento quase quatro vezes a profundidade proximal e sua superfície ventral é plana; os espinhos neurais das vértebras caudais proximais são cerca de três vezes mais altos do que seu centro e possuem formato de cruz na seção transversal de sua base até a altura média; nas vértebras caudais mediais, os espinhos neurais tornam-se longos; nas vértebras caudais distais os espinhos neurais são achatados e em torno de sete vezes mais altos que seu centro; ao longo da cauda os arcos hemais variam pouco em tamanho, exceto por uma pequena redução gradual do canal hemal; os processos transversais não variam muito em tamanho, sendo similar à de outros espinosaurídeos menos especializados; os arcos hemais distais são tão longos quanto os arcos hemais proximais, mas se tornam mais finos acompanhando a redução do tamanho dos centros vertebrais caudais; o resultado dos espinhos neurais e arcos hemais caudais alongados é uma cauda verticalmente expandida com uma área de superfície lateral extensa formando uma vela que provavelmente tinha função de sinalização socio-sexual ou exibicionismo (Ibrahim *et al.*, 2014, 2020; Hone & Holtz, 2017, 2021; Sereno *et al.*, 2022).

Nem todos os autores aceitaram o neótipo devido às seguintes razões: ele não representa um indivíduo adulto; todos, ou pelo menos parte, dos elementos utilizados em sua reconstrução pertencem ao *Sigilmassasaurus brevicollis*; o neótipo pode não representar um único indivíduo (Evers *et al.*, 2015; Hendrickx *et al.*, 2016; Arden *et al.*, 2019; Hone & Holtz, 2021).

Já foram recuperados do Supergrupo Kem Kem, até agora: três morfotipos de vértebras, dois morfotipos de ossos quadráticos, dois morfotipos de rostre, dois morfotipos de ossos frontais e um morfotipo de dentário (Milner, 2003; Dal Sasso *et al.*, 2005; Cuff & Rayfield, 2013; Evers *et al.*, 2015; Hendrickx *et al.*, 2016; Arden *et al.*, 2019; Smyth *et al.*, 2020; McFeeters, 2021; Samathi *et al.*, 2021).

Este dentário, espécime NHMUKR 16421, é o único elemento que se sobrepõe ao holótipo, sendo que ele é comprido e mais robusto e apresenta 17 alvéolos dentais contra 15 alvéolos do dentário de Stromer (1915). Tal diferença pode ser explicada por variação ontogenética ou variação individual (Milner, 2003; Dal Sasso *et al.*, 2005; Smyth *et al.*, 2020).

As afinidades com *Spinosaurus* e *Spinosaurinae* do neótipo são reconhecidas, porém não há sobreposição suficiente de elementos para elucidar definitivamente, se o material africano e marroquino são da mesma espécie como proposto por Ibrahim *et al.* (2014, 2020) e Smyth *et al.* (2020). Concordamos com Chiarenza & Cau (2016) que sugerem que todo material que não pode ser definitivamente distinguido de *Spinosaurus* e *Sigilmassasaurus sensu Evers et al.* 2015 é melhor referido como *Spinosaurinae* indeterminado e que há pelo menos um *Spinosaurinae* no Marrocos que é diferente do *Spinosaurus* do Egito.

#### ***Spinosaurus maroccanus* Russel, 1996 e *Sigilmassasaurus brevicollis* Russel, 1996 *sensu Evers et al.* (2015)**

O *Spinosaurus maroccanus*, espécime CMN 50791, e o *Sigilmassasaurus*, espécime CMN 41857, foram descritos no mesmo artigo, com base em vértebras cervicais isoladas da mesma unidade estratigráfica, também no Grupo Kem Kem Beds e foram sinonimizados em 2015, com o último nome sendo considerado válido (Russel, 1996; Evers *et al.*, 2015).

Ele foi diagnosticado como: espinosaurídeo com vértebras cervicais médias com plataforma triangular deslocada, transversalmente convexa e fortemente rugosa na extremidade posterior do lado ventral que é confluenta com uma quilha ventral anteriormente; fossa centro pré-zigapofisária anterior ampla já nas vértebras cervicais médias anteriores; laminação do arco neural reduzida com nenhuma ou incompleta distinção entre as lâminas centro-diafisárias anteriores e posteriores nas vértebras cervicais e na primeira vértebra dorsal; pequena fossa alongada em cada lado da base da espinha neural da última vértebra cervical e na primeira dorsal (Russel, 1996; Evers *et al.*, 2015; Hone & Holtz, 2017).

Ibrahim *et al.* (2014, 2020) e Smyth *et al.* (2020) consideram o *Spinosaurus maroccanus* e *Sigilmassasaurus* como sinônimos juniores de *Spinosaurus aegyptiacus*. Smyth *et al.* (2020) concluem que: as variações entre essas vértebras está de acordo com a intraespecífica vista ao longo do pescoço de outros terópodes de porte grande, como em Carpenter (1990, 2010); as variações observadas seriam mudanças morfológicas ao longo da coluna axial de um único táxon; as

variações observadas podem ser resultado da preservação dos fósseis; a fauna de outros grupos de terópodes é similar em ambas as localidades, o que não tornaria a presença de *Spinosaurus aegyptiacus* no Marrocos duvidosa; o pequeno número amostral com sutis variações não é o suficiente para erigir novos táxons e por fim há a possibilidade das variações representarem mudanças ontogenéticas.

Carpenter (1990, 2010) apresentaram as variações individuais vistas nas populações dos terópodes *Allosaurus fragilis* e *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905. Porém para estas espécies há uma grande quantidade de elementos disponíveis que se sobrepõem, portanto, enquanto não houver uma maior sobreposição de elementos marroquinos e egípcios de Spinosaurinae não faz sentido compará-las a variação vista nas espécies mencionadas anteriormente.

Enfim, Smyth et al. (2020) partem do pressuposto de que essas variações ocorrem porque todos os elementos africanos de Spinosaurinae pertencem a *Spinosaurus aegyptiacus* ao invés de concluir que elas ocorrem porque estes elementos são de *Spinosaurus aegyptiacus*, por isso as comparações das variações no material africano de Spinosaurinae com as variações vistas em *Allosaurus* e *Tyrannosaurus* são limitadas e não ajudam a elucidar os problemas taxonômicos de Spinosaurinae.

McFeeters (2021) descreveu o espécime ROM 65537, uma vértebra cervical medial atribuível a Spinosauridae que difere das vértebras cervicais atribuídas tanto a *Spinosaurus* quanto a *Sigilmassasaurus* (ver McFeeters, 2021 para mais detalhes). O valor desse espécime é ambíguo, pois pode ser usado tanto para ilustrar que há mais de um espinossaurídeo no Grupo Kem Kem Beds como para ilustrar a variação individual ou ontogenética da espécie *Spinosaurus aegyptiacus* (McFeeters, 2021). Se a primeira hipótese for válida há também o problema de como designar cada fóssil descoberto a um destes gêneros ou a um novo gênero dentre de Spinosauridae, por isso novos elementos mais completos e elementos que se sobreponham são necessários para elucidar a questão (Chiarenza & Cau, 2016; McFeeters, 2021).

Enquanto isso não ocorre, concordamos com que *Spinosaurus* e *Sigilmassasaurus* representam gêneros distintos com formas similares, similar ao que ocorre com os Baryonychinae do Supergrupo Wealden (Evers et al., 2015; Arden et al., 2019; Barker et al., 2021, 2022; Hone & Holtz, 2021). Se este for o caso, talvez o clado Spinosaurini sugerido por Arden et al. (2019), possa ser relevante novamente e propriamente utilizado. Este poderia ser um caso de simpatria de Spinosauridae, similar ao observado na Península Ibérica, Supergrupo Wealden, Tailândia, e possivelmente Níger e nordeste Brasileiro, pois se é possível simpatria em áreas pequenas ela é possível em áreas maiores como o Norte da África (Sales & Schultz, 2017; Barker et al., 2021; Samathi et al., 2022; Lacerda et al., 2022; Mateus & Estraviz-López, 2022).

### ***Oxalaia quilombensis* Kellner et al., 2011**

Este espinossaurídeo foi recuperado da Laje do Coringa, Formação Alcântara, da Bacia de São Luís no estado brasileiro do Maranhão (Kellner et al., 2011). O terceiro táxon brasileiro revisado por Sales & Schultz (2017), seu holótipo MN 6119-V é atualmente diagnosticado como: espinossaurídeo que difere do *Baryonyx*, *Suchomimus* e *Cristatusaurus* por apresentar dentes não serrilhados e primeiro dente pré-maxilar relativamente pequeno; a ausência de uma crista ou saliência sagital pré-maxilar o que o difere do *Angaturama* que é filogeneticamente próximo; difere dos espécimes africanos MNHN SAM 124 e MSNM V4047, atribuídos a *Spinosaurus* cf. *Spinosaurus aegyptiacus* e a *Spinosaurus marrocanus* respectivamente (melhor referidos como Spinosaurinae indeterminados considerando que foram encontrados isolados) pelo formato oval da sutura dos pré-maxilares em vista dorsal devido a uma compressão lateral mais fraco do rostrum justaposterior ao terceiro alvéolo dental maxilar, enquanto em ambos espécimes mencionados os pré-maxilares são fundidos e tem forma de cogumelo; os processos ântero-mediais das maxilas entram em contato medialmente; presença de dois dentes de reposição associados com o alvéolo dental pré-maxilar três funcional e a condição esculpida da porção palatal das pré-maxilas (Kellner et al., 2011; Chiarenza & Cau, 2016; Sales & Schultz, 2017; Smyth et al., 2020; Lacerda et al., 2022; Isasmendi et al., 2022).

Smyth et al. (2020) também consideraram o *Oxalaia* como um sinônimo júnior de *Spinosaurus aegyptiacus*, contudo o *Oxalaia* possui algumas características intermediárias entre os Baryonychinae e os Spinosaurinae como: a presença de um palato secundário convexo localizado ventralmente a borda da fileira de dentes pré-maxilares em visão lateral presente nos pré-maxilares do *Baryonyx* e do *Cristatusaurus*; a ponta dos pré-maxilares é mais arredondada do que a dos espécimes africanos indeterminados de Spinosaurinae; a porção anterior dos pré-maxilares é similar à do *Baryonyx* e a posição das narinas externas é similar à do *Irritator*, está última é mais importante, pois ela indica que o *Oxalaia* poderia ser uma forma de Spinosauridae mais próxima do *Irritator* do que do *Spinosaurus* (Sales & Schultz, 2017; Isasmendi et al., 2022).



As análises de Arden *et al.* (2019) o posicionaram mais próximo do *Irritator* do que dos espécimes africanos indeterminados, enquanto as de Lacerda *et al.* (2022) o posicionaram mais perto do *Angaturama* do que dos espécimes africanos indeterminados e do *Irritator*. Portanto concordamos com a validade de *Oxalaia* como um Spinosaurinae, pois a anatomia do seu pré-maxilar pode ser distinguida da de outros espinosaurídeos que tenham essa parte preservada, mesmo assim mais elementos são necessários para esclarecer sua posição dentro de Spinosauridae.

#### ***Irritator challengerii* Martill *et al.*, 1996**

Seu holótipo SMNS 58022 foi encontrado na Formação Romualdo, datando do Albiano da Bacia do Araripe no mesmo nível estratigráfico do *Angaturama* e originalmente foi confundido com um pterossauro e logo atribuído a Maniraptora Gauthier, 1986 por Martill *et al.* (1996) até ser redescrito como um membro de Spinosauridae por Sues *et al.* (2002).

Assim como outros espinosaurídeos *Irritator* é representado por um único espécime, que também foi revisado por Sales & Schultz (2017) e diagnosticado como: espinosaurídeo que difere de *Baryonyx*, *Suchomimus* e *Cristatusaurus* pela ausência de denticulos nas carenas e por possuir quase metade do número de alvéolos maxilares destes Baryonychinae; difere dos espécimes MSNM V4047 e MNHN SAM 124 pela presença de narinas externas relativamente maiores e posicionadas mais anteriormente no crânio; participação das pré-maxilas na sutura anterior das narinas externas e a presença de uma crista sagital formada pela sutura dos ossos nasais que termina em uma projeção saliente sobre os ossos frontais. Outras características diagnósticas propostas por Sues *et al.* (2002) foram desconsideradas por serem sinapomórficas em Spinosauridae espinosaurídeos ou por não terem sido bem justificadas por eles (Sales & Schultz, 2017).

Curiosamente os holótipos de *Angaturama* e *Irritator* parecem se complementar, apesar de representarem indivíduos de diferentes tamanhos, e possuem uma leve sobreposição na região do dente pré-maxilar 3 (Serenio *et al.*, 1998; Sales & Schultz, 2017). Elementos indeterminados de Spinosauridae que representam indivíduos de diferentes tamanhos já foram encontrados nesta mesma formação, porém como não há sobreposição não é possível afirmar com certeza se eles pertencem a um destes gêneros, a outro gênero desconhecido ou se são todos indivíduos da mesma espécie, porém em estágios ontogenéticos diferentes ou resultado de dimorfismo sexual ou variação individual (Aureliano *et al.*, 2018; França *et al.*, 2021).

Se *Angaturama* e *Irritator* realmente forem táxons diferentes eles teriam vivido em simpatria, assim como em outras formações com espinosaurídeos. Aureliano *et al.* (2018) comenta que a ausência de outros terópodes de grande porte na Formação Romualdo pode ter beneficiado os espinosaurídeos, contudo mais fósseis são necessários para elucidar tal questão (Sales & Schultz, 2017; Barker *et al.*, 2021; Samathi *et al.*, 2021; Mateus & Estraviz-López, 2022).

Considerando que a posição das narinas externas do *Irritator* é mais parecida com a do *Baryonyx* e o *Suchomimus*, apesar de algumas exceções craniodentais, Sales & Schultz (2017) sugerem que os espinosaurídeos brasileiros representam condições intermediárias entre Spinosaurinae e Baryonychinae, e que a última pode ser parafilética, assim como foi sugerido mais tarde por Barker *et al.* (2021). Conforme Holtz *et al.* (2004), Carrano *et al.* (2012), Sales & Schultz (2017) e Lacerda *et al.* (2022) concordamos que *Irritator* é um gênero válido, pois ele pode ser distinguido de todos os espinosaurídeos que possuem a caixa craniana preservada.

#### ***Angaturama limai* Kellner & Campos, 1996**

Este espinosaurídeo também é proveniente da Formação Romualdo, seu holótipo é o espécime USP GP/2T-5 (Kellner & Campos, 1996; Machado & Kellner, 2007). A diagnose revisada por Sales & Schultz (2017) é a seguinte: espinosaurídeo que difere de *Baryonyx*, *Suchomimus* e *Cristatusaurus* pela ausência de denticulos nas carenas; o primeiro dente pré-maxilar é relativamente menor se comparado aos táxons mencionados anteriormente; ele apresenta uma crista pré-maxilar que se estende até quase o fim do crânio que provavelmente começava mais anteriormente do que no *Baryonyx*, *Suchomimus* e *Cristatusaurus* e a presença de uma projeção ântero-dorsal arredondada na sutura dos pré-maxilares.

Apesar da presença de *Irritator* na mesma formação geológica, o *Angaturama* pode ser distinguido de todos os espinosaurídeos que possuem pré-maxilares preservados. Caso mais elementos comprovem que *Angaturama* e *Irritator* sejam diferentes indivíduos da mesma espécie, o último nome teria prioridade (Kellner & Campos, 1996; Sales & Schultz,

2017). Enquanto isso não ocorre, concordamos com Holtz *et al.* (2004), Carrano *et al.* (2012), Sales & Schultz (2017) e Lacerda *et al.* (2022) e consideramos o *Angaturama* como um gênero válido e distinto de *Irritator*.

#### ***Ichthyovenator laosensis* Allain *et al.*, 2012**

Este foi o primeiro Spinosauridae asiático definitivo, o qual pertence a Formação Grès supérieurs na Bacia de Savannakhet, Laos, e seu holótipo MDS BKS 10-01 15 possui as seguintes autapomorfias: uma vela sinusoidal dorso-sacral; o penúltimo processo espinhoso é três vezes mais alto que o centro vertebral e possui um processo ântero-distal com forma de dedo; os processos espinhosos sacrais 3 e 4 têm forma de leque; processos transversos da primeira vértebra caudal com perfil sigmóide em vista dorsal; fossas pré-zigoapofisárias centro-diapofisárias profundas na primeira vértebra caudal; lâmina ilíaca longa com razão de comprimento ilíaco-púbiano mais alta do que em quaisquer outros terópodes; costelas posteriores dorsais articuladas com complexo esternal; placa púbica proximal com forame isquiático e diáfise isquiática achatada médio-lateralmente (Allain *et al.*, 2012; Hone & Holtz 2017).

Originalmente, o *Ichthyovenator* foi classificado como Baryonychinae, mas em análises cladísticas posteriores, foi reclassificado como um Spinosaurinae (Allain *et al.*, 2012; Arden *et al.*, 2019; Barker *et al.*, 2021; Sereno *et al.*, 2022). Este holótipo possui elementos adicionais que ainda não foram descritos formalmente (McFeeters, 2021). As regiões da vela e do ísquio são levemente similares às do carcarodontossaurídeo *Concavenator corcovatus* Ortega *et al.*, 2010 (Cuesta *et al.*, 2018).

#### ***Camarillasaurus cirugidae* Sánchez-Hernández & Benton, 2014**

Este Spinosaurinae foi encontrado na Formação Camarillas do Barremiano inferior da Bacia Galve na Província de Teruel, Espanha (Sánchez-Hernández & Benton, 2014). Os elementos que constituem seu holótipo MPG-KPC1-46 foram descritos em 2014 por Sánchez-Hernández & Benton (2014) como sendo de um membro basal de Ceratosauria até que Rauhut *et al.* (2019) escavaram mais elementos do mesmo espécime e levantaram a hipótese dele pertencer a Tetanurae e consequentemente Spinosauridae, o que foi confirmado por Samathi *et al.* (2021) que comparou as vértebras caudais de *Camarillasaurus* às de um espinossaurídeo indeterminado da Tailândia.

A diagnose original é a seguinte: espinossaurídeo com a razão de comprimento e largura proximal da tíbia maior do que a de outros terópodes; tíbia com um sulco central longitudinal profundo e estreito alocado ântero-lateralmente à crista fibular na superfície medial, o que resulta em uma seção transversal em forma de G em relação à diáfise tibial (Sánchez-Hernández & Benton, 2014).

Rauhut *et al.* (2019) consideraram as características diagnósticas como consequências da preservação do fóssil e Samathi *et al.* (2021) menciona a similaridade do sulco com o presente na tíbia do neótipo do *Spinosaurus* e as similaridades das vértebras caudais de *Camarillasaurus* com a de seu espinossaurídeo indeterminado e outros Spinosauridae. Por fim, as análises de Barker *et al.* (2021) colocam o *Camarillasaurus* como um membro basal de Spinosaurinae. Uma das análises de Sereno *et al.* (2022) o recuperou como membro basal de Spinosauridae fora das subfamílias.

#### ***Nomen dubium* - *Siamosaurus suteethorni* Buffetaut & Ingavat, 1986**

O *Siamosaurus suteethorni* foi diagnosticado a partir de dentes isolados encontrados na Formação Sao Khua do Grupo Khorat do Barremiano, sendo o espécime DMR TF 2043a escolhido como holótipo (Buffetaut & Ingavat, 1986). Eles apresentam coroas altas e ligeiramente comprimidas com esmalte estriado e denticulos muito desgastados ou inexistentes (Buffetaut & Ingavat, 1986; Wongko *et al.*, 2019). Tais características são típicas de Spinosaurinae, porém são insuficientes para considerar o *Siamosaurus* como um táxon válido além do nível de subfamília e por isso ele é um *nomen dubium* (Carrano *et al.*, 2012; Fanti *et al.*, 2014; Smyth *et al.*, 2020).

Para Buffetaut (2012) é válido erigir um novo táxon de Spinosauridae com base nos dentes considerando o qual distinta é sua morfologia se comparada com atenção suficiente a outros terópodes. Próximo de onde este holótipo foi encontrado também foram recuperados elementos indeterminados de Spinosauridae que podem sugerir que o *Siamosaurus* seja válido, o espécime “espinossaurídeo de Phuwiang B”, porém infelizmente não foram encontrados dentes associados

(Samathi, *et al.*, 2021). Outro esqueleto parcial que possivelmente representa *Siamosaurus* é o espécime SM-KK 14, descrito em Milner *et al.* (2007), porém este trabalho não está mais disponível online e o espécime em questão não foi descrito em trabalhos posteriores.

Sales & Schultz (2017) sugeriram que estes dentes talvez pertençam a um espinossaurídeo similar ao *Ichthyovenator*. Arden *et al.* (2019) o incluíram em suas análises e ele foi recuperado como Spinosaurinae, porém novamente ele é um *nomen dubium*, pendente de descoberta de elementos mais diagnósticos (Carrano *et al.*, 2012; Fanti *et al.*, 2014; Sales & Schultz, 2017; Smyth *et al.*, 2020).

#### ***Nomen dubium* - *Sinopliosaurus fusuiensis* Hou, Ye, Zhao, 1975**

O táxon *Sinopliosaurus fusuiensis* também foi nomeado com base em dentes isolados encontrados na Formação Xinlong da Bacia de Napai, Aptiano da China, que foram atribuídos a um Pliosauridae Seeley, 1874, porém em 2008 eles foram redescritos por Buffetaut *et al.* (2008) como sendo de um indivíduo de *Siamosaurus suteethorni* ou a outro gênero desconhecido de um animal similar (Buffetaut *et al.*, 2008). A Formação Xinlong pode ser relacionada com as assembléias fossilíferas das Formações Sao Khua e Khok Kruat da Tailândia, o que deixaria sua idade como Aptiano, Barremiano ou até Hauteriviano (Buffetaut *et al.*, 2008).

As características dos dentes de *Sinopliosaurus*, dentre os quais o espécime IVPP V 4793 representa o holótipo, são coroas altas, esguias e curvas comprimidas lateralmente ao invés de circularmente em seção transversal; as carenas distintas estão presentes mesialmente e distalmente, estendendo-se da base da coroa ao ápice e estão no plano da curvatura do dente, de modo que a carina mesial é convexa e a carina distal côncava; o esmalte possui uma ornamentação de estrias longitudinais bem marcadas, das quais há aproximadamente doze em cada face, e essas estrias são um tanto irregulares e nem todas se estendem por todo o comprimento da coroa; além das estrias, o esmalte mostra uma ornamentação mais fina de rugas sinuosas que se desenvolvem entre as estrias e são particularmente marcadas perto do ápice; as rugas estendem-se sobre a carina, onde formam serrilhas mal definidas, mas são completamente obliteradas pelo desgaste ao longo da maior parte do comprimento da carina (Hou *et al.*, 1975; Buffetaut *et al.*, 2008).

Assim como *Siamosaurus*, *Sinopliosaurus* é um *nomen dubium* devido à falta de material diagnóstico o suficiente a nível de gênero. Apesar disso é possível, com base nas características mencionadas e na similaridade com o *Siamosaurus*, dizer que o *Sinopliosaurus* provavelmente pertence a Spinosaurinae. Independente de *Siamosaurus* e *Sinopliosaurus* serem ou não o mesmo animal, esses elementos são importantes para entender melhor a distribuição da família (Buffetaut *et al.*, 2008).

#### **Baryonychinae**

DINOSAURIA Owen, 1842  
THEROPODA Marsh, 1881  
SAURISCHIA Seely, 1888  
TETANURAE Gauthier, 1986  
CARNOSAURIA von Huene, 1920 *sensu* Rauhut & Pol, 2019  
SPINOSAUROIDEA Sereno *et al.*, 1998 *sensu* Sereno *et al.*, 2022  
MEGALOSAURIA Bonaparte, 1850 *sensu* Carrano *et al.*  
SPINOSAURIDAE Stromer, 1915  
BARYONYCHINAE Sereno *et al.*, 1998

#### ***Baryonyx walkeri* Charig & Milner, 1986**

Este Baryonychinae viveu durante o Barremiano, seu holótipo BNHM R9951 foi encontrado na Formação Welden Clay que pertence ao Supergrupo de Wealden na Inglaterra (Charig & Milner, 1986). Foi diagnosticado como espinossaurídeo com pequena saliência mediana na porção posterior da sutura dos ossos nasais, cruciforme em vista dorsal com as partes anteriores da cruz projetadas para frente, formando uma baixa e fina crista medial parecida com a do *Irritator*; a borda labial do terceiro alvéolo dental pré-maxilar é mais posicionada distalmente do que a do *Suchomimus*; o contado do palato secundário é levemente medial-posterior; a expansão mais lateral do palato secundário é anteriormente

posicionada; a borda anterodorsal da pré-maxila é mais elevada do que a do *Suchomimus*; a borda dorsal da pré-maxila do *Baryonyx* não apresenta uma expansão dorsoventral gradual em direção a região posterior do crânio que forme uma crista sagital como em *Suchomimus* e *Cristatusaurus*; a borda ventral da pré-maxila é continuamente côncava com uma leve curvatura ao contrário da curvatura abrupta e da constrição posterior perto do terceiro alvéolo dental vista em *Suchomimus* e *Cristatusaurus*; seu terceiro e quarto alvéolo dental pré-maxilar são posicionados um pouco mais posteriormente no rosto do que os do *Suchomimus* e *Cristatusaurus*; o osso occipital é profundo, com processos paraoccipitais direcionados horizontalmente para fora; os processos basipterigóides descem muito abaixo do basioccipital, divergindo levemente lateralmente; apresenta áxis pequeno com hifosfeno bem desenvolvido; vértebras cervicais com zigapófises planas e epipófises bem desenvolvidas; os espinhos neurais das vértebras, com exceção daqueles presentes nas vértebras caudais proximais, são geralmente curtos; costelas cervicais curtas, similar às de crocódilomorfos e levemente sobrepostas; raio menor que a metade do comprimento do úmero; ísquio com flange obturadora proximalmente contínua com a sua margem anterior (Charig & Milner, 1986, 1997; Hone & Holtz, 2017; Lacerda *et al.*, 2022).

#### **Baryonychinae incertae sedis - *Suchosaurus cultridens* Owen, 1841**

O holótipo do *Suchosaurus cultridens* consiste em um dente, espécime NHM R36536, recuperado da Formação Grinstead Clay do Valanginiano, que também pertence ao Supergrupo de Welden, com características similares aos dentes do *Baryonyx* (espécime NHM R9951) incluindo curvatura suave; seção transversal arredondada e a presença e o tamanho de suas estrias, porém, essas são maiores e predominantes no lado lingual, não possuindo serrilhas (Mateus *et al.*, 2011; Barker *et al.*, 2021).

As últimas características não podem ser consideradas diagnósticas o suficiente ou automórficas (Mateus *et al.*, 2011). A ausência de serrilhas pode ser o resultado de desgaste *in vivo* ou *post mortem*, sendo que os autores não têm certeza sobre isso e, portanto, *Suchosaurus cultridens* pode ser considerado como *nomen dubium*, e considerando a presença de pelo menos três Baryonychinae válidos no Supergrupo de Welden sugerimos que ele é melhor referido como Baryonychinae incertae sedis (Buffetaut, 2007; Mateus *et al.*, 2011; Carrano *et al.*, 2012; Smyth *et al.*, 2020; Barker *et al.*, 2021).

#### **Ceratosuchopsini**

DINOSAURIA Owen, 1842  
SAURISCHIA Seely, 1888  
THEROPODA Marsh, 1881  
TETANURAE Gauthier, 1986  
SPINOSAURIDAE Stromer, 1915  
CARNOSAURIA von Huene, 1920 *sensu* Rauhut & Pol, 2019  
SPINOSAUROIDEA Sereno *et al.*, 1998 *sensu* Sereno *et al.*, 2022  
MEGALOSAURIA Bonaparte, 1850 *sensu* Carrano *et al.*  
BARYONYCHINAE Sereno *et al.*, 1998  
CERATOSUCHOPSINI Barker *et al.*, 2021

#### ***Suchomimus tenerensis* Sereno *et al.*, 1998**

Seu holótipo MNN GDF500 foi encontrado na Formação Elrhaz do Aptiano, na localidade de Gadoufaoua, que pertence ao Grupo Tegama no Deserto de Ténéré no Níger (Sereno *et al.*, 1998). Sua diagnose é a seguinte: espinossaurídeo com processo pré-maxilar alongado póstero-lateralmente que quase exclui o maxilar das narinas externas, essa característica pode estar presente no *Baryonyx*; a borda do terceiro alvéolo dental pré-maxilar é mais distal e lingualmente posicionada do que no *Baryonyx*; os espinhos neurais das vértebras dorsais posteriores, sacrais e caudais anteriores são alargados e mais altos, no *Baryonyx* apenas os espinhos neurais das vértebras caudais proximais têm essas características; as tuberosidades umerais são robustas, o que pode estar presente também no *Baryonyx* e o epicôndilo radial em forma de gancho (Sereno *et al.*, 1998; Hone & Holtz, 2017; Lacerda *et al.*, 2022).



Machado & Kellner (2005) mencionam que o holótipo do *Suchomimus* é formado por pelo menos três indivíduos, sendo que as vértebras caudais são de dois indivíduos em diferentes estágios ontogenéticos: um com o centro e o arco neural fundidos enquanto o outro possui a sutura bem marcada. Segundo a comunicação pessoal de Kellner com Sereno (1997) os ossos de um Tetanurae basal também foram encontrados junto a ele, logo seria necessário uma reavaliação desse material. Curiosamente esta informação é confirmada em Sereno *et al.* (2022) que mostra uma reconstrução por composição do *Suchomimus*, porém detalhes adicionais não foram fornecidos.

#### ***Ceratosuchops inferodios* Barker *et al.*, 2021**

Seu holótipo foi recuperado da Formação Wessex da Bacia Wessex, possivelmente Barreminao, possui corpos pré-maxilares associados IWCMS 2014.95.5, um fragmento pré-maxilar posterior IWCMS 2021.30 e uma caixa craniana quase completa, mas desarticulada IWCMS 2014.95.1-3 (Barker *et al.*, 2021). Foi diagnosticado como Baryonychinae pelas seguintes características: pré-maxilares exibindo um par de tuberosidades antenarianas localizadas bilateralmente; o recesso do basioccipital é estreito e ventralmente restrito (reversão da condição ancestral de Megalosauroidea); cicatrizes ovais do basisfenóide escavadas por sulcos profundos e alongados; teia interbasipterigoidal espessa antero-posteriormente e pelo processo dorsal supraoccipital possuindo uma superfície postero-ventral suavemente curvada na seção coronal (Barker *et al.*, 2021).

Por fim, ele pode ser diferenciado de outros Baryonychinae pela presença de fossas nasais no pré-maxilar, como no *Suchomimus*, mas não no *Baryonyx*; processo maxilar subnarial curto do pré-maxilar, como no *Baryonyx*, mas não no *Suchomimus*; falta de crista sagital pré-maxilar, como no *Baryonyx*, mas não no *Suchomimus*; margem anterior curvada da faceta dorsal do processo paroccipital, angular no *Baryonyx* e provavelmente também no *Riparovenator*; processos paraoccipitais direcionados póstero-lateralmente dos occipitais, direcionados mais lateralmente no *Baryonyx*; componentes exoccipitais do côndilo occipital bem espaçados, como no *Riparovenator* e no *Suchomimus*, mas não *Baryonyx*; recesso subcondilar sem cristas laterais espessas médio-lateralmente, como no *Suchomimus*, mas não no *Baryonyx* ou no *Riparovenator*; processo dorsal supraoccipital relativamente robusto, como no *Baryonyx*, mas não no *Suchomimus*; falta de uma extensão dorsal do recesso basisfenóide sob o avental basioccipital, recesso se estende dorsalmente no *Baryonyx* e no *Riparovenator* (Barker *et al.*, 2021).

#### ***Riparovenator milnerae* Barker *et al.*, 2021**

Seu holótipo, também recuperado Formação Wessex da Bacia Wessex, possui corpos pré-maxilares associados IWCMS 2014.95.6, uma caixa craniana desarticulada IWCMS 2014.96.1, 2; 2020.448.1, 2, um fragmento “pré-orbital” esquerdo lacrimal parcial e pré-frontal IWCMS 2014.96.3, um fragmento nasal posterior IWCMS 2014.95.7 e uma extensa série axial caudal IWCMS 2020.447.1-39 (Barker *et al.*, 2021). Diagnosticado como Baryonychinae devido às seguintes características: margem orbital dorsal entalhada entre o processo pré-frontal e pós-orbital do osso frontal; forame do nervo facial profundamente inserido (NC VII), que é amplamente obscurecido em vista lateral; recesso subcondilar profundo, a sua profundidade é maior que 1/3 de sua largura médio-lateral enquanto em outros Baryonychinae ela é 1/5 menor e pela exposição reduzida da superfície ventral dos processos basipterigóidais em vista lateral (Barker *et al.*, 2021).

Ele também pode ser distinguido de outros Baryonychinae considerando-se as seguintes características: a margem dorsal do processo frontal nasal é curva em vista lateral enquanto é efetivamente reta no *Baryonyx*; a margem dorsal do dorso da sela é reta, enquanto que no *Baryonyx* e no *Ceratosuchops* ela tem forma de V; os componentes exoccipitais do côndilo occipital são bem espaçados, como no *Ceratosuchops* e no *Suchomimus*, mas não no *Baryonyx*; cristas espessas médio-lateralmente que limitam o recesso subcondilar, como no *Baryonyx*, mas não no *Ceratosuchops* ou no *Suchomimus* e por fim as margens laterais dos processos basipterigóidais são côncavos em vista ventral (Barker *et al.*, 2021).

Para Sereno *et al.* (2022) as diferenças entre o *Ceratosuchops* e o *Riparovenator* podem ser o resultado de variação individual por estarem presentes em um lado ou no outro da caixa craniana do *Suchomimus* e por serem similares a variação individual estudada por Chure & Madsen (1996) em *Allosaurus fragilis* (ver Sereno *et al.*, 2022). Concordamos com Barker *et al.* (2021) quando a validade de ambos Baryonychinae.

### *Lapsus calami*

Em nossa revisão identificamos dois casos de *lapsus calami*: *Suchosaurus laevidens* e *Oxalaia quilimboensis* (Buffetaut, 2010; Arden et al., 2019). O primeiro apareceu em uma ilustração de Owen na revisão *History of British Fossil Reptiles* e foi considerado como sinônimo de *Suchosaurus cultridens* já que Owen não o mencionou em mais nenhum lugar (Buffetaut, 2010). O segundo caso ocorreu em Arden et al. (2019) e foi provavelmente um erro de digitação que passou despercebido.

### Considerações Paleobiogeográficas

Os Spinosauridae foram amplamente distribuídos geograficamente e temporalmente, originando-se provavelmente no Jurássico, considerando sua relação de grupo irmão de Megalosauridae, e persistindo possivelmente até o Santoniano do Cretáceo (Hone et al., 2010; Hone & Holtz, 2017). Até o momento, fósseis de Spinosauridae foram encontrados na África (Argélia, Egito, Marrocos, Sudão, Tunísia, Tanzânia e Níger), na América do Sul (Argentina e Brasil), na Ásia (China, Laos, Japão e Tailândia), na Europa (Inglaterra, Portugal e Espanha), Austrália e Estados Unidos (Figura 4) (Kellner & Campos, 1996; Sereno et al., 1998; Benton et al., 2000; Buffetaut & Ouaja, 2002; Sues et al., 2002; Yoshikazu et al., 2003; Canudo et al., 2004; Medeiros, 2006; Buffetaut, 2008, 2010, 2012; Bertin, 2010; Hone et al., 2010; Barret et al., 2011; Kellner et al., 2011; Allain et al., 2012; Medeiros et al., 2014; Hendrickx et al., 2016; Sales et al., 2017; Candeiro et al., 2017; Hone & Holtz, 2017).

Apesar disso, os holótipos e elementos atribuídos são geralmente fragmentados e incompletos (Hone et al., 2010). Os dentes podem ser facilmente identificados à nível de família e abundantes provavelmente porque eram rapidamente substituídos, estima-se que eles eram trocados a cada 59 ou 68 dias enquanto os elementos corporais são geralmente fragmentados e/ou incompletos (Hone & Holtz, 2017; Heckeberg & Rauhut, 2020).

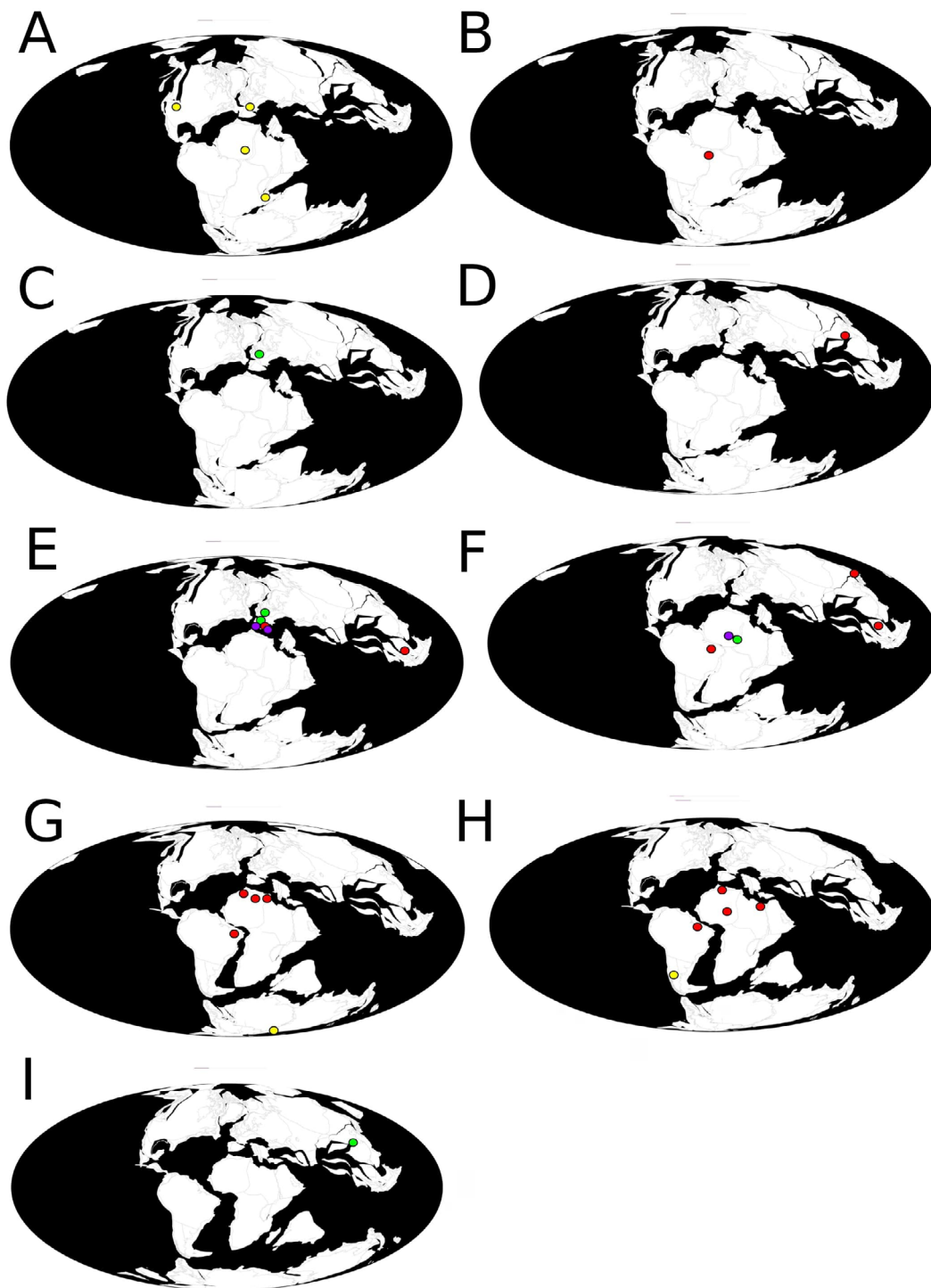
Para Hone et al. (2010), a raridade de fósseis de Spinosauridae é surpreendente considerando sua distribuição e seu estilo de vida possivelmente semiaquático. Porém ela pode estar mascarada pelo fato do pico de diversidade de Spinosauridae ter ocorrido no Cretáceo Inferior que foi mal preservado no registro fóssil ou eles simplesmente foram animais raros (Fara & Benton, 2000; Hone et al., 2010).

Em relação a origem e distribuição de Spinosauridae, acreditava-se que Spinosaurinae e Baryonychinae eram dominantes em tempo e locais diferentes (Sereno et al., 1998; Bertin, 2010; Barret et al., 2011). Foi sugerido que os ancestrais de Spinosauridae teriam uma distribuição cosmopolita e devido a uma divergência causada por vicariância os Spinosaurinae migraram e evoluíram no Gondwana seguidos por *Suchomimus*, enquanto os outros Baryonychinae migraram e evoluíram na Laurásia (Sereno et al., 1998; Bertin, 2010; Barret et al., 2011).

Atualmente o modelo de Milner (2003) é favorecido e o mais aceito devido a nomeação de novos táxons e a descoberta de novos elementos indeterminados europeus e por *Camarillasaurus* ser recuperado como um táxon basal em diferentes análises (Barker et al., 2021, 2022; Mateus & Estraviz-López, 2022; Sereno et al., 2022). Milner (2003) sugeriu que os espinossaurídeos surgiram na Laurásia, mais especificamente na Europa Ocidental, e logo se distribuíram por regionalização seguida de vicariância a nível de gênero (Barker et al., 2021). Para Barker et al. (2021) pelo menos dois eventos de migração ocorreram em direção a África, o que explicaria a presença de *Suchomimus* e de Spinosaurinae lá.

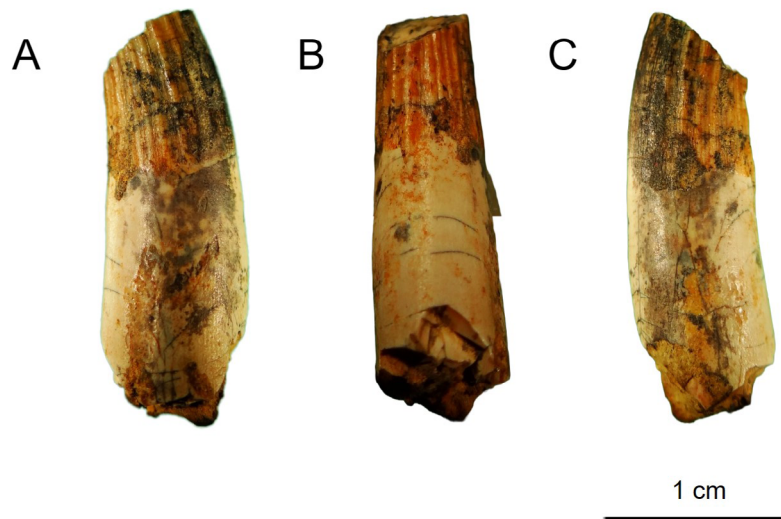
Contudo, o espécime mais antigo, o dente LPUFS 5737 (Figura 5) vem do Barriasiano ou Valanginiano da Formação Feliz Deserto da Bacia Sergipe-Alagoas no Brasil e se seu contexto for interpretado literalmente, pode sugerir que o ponto de origem de Spinosauridae foi o Gondwana ou os Spinosauridae podem ter se originado e separado antes do imaginado (Sales et al., 2017). O LPUFS 5737 foi atribuído a Spinosauridae com base na raiz que é tão larga quanto a coroa, com a cavidade da polpa grande; estrias retas e mais regularmente espaçadas na coroa, que são formadas pelo esmalte e a dentina e a carena é desprovida de serrilhas em suas margens medial e distal coincidindo com a principal curvatura da coroa, o que levou a sua atribuição a Spinosaurinae (Sales et al., 2017).

A presença desse dente no Brasil sugere que o evento cladogenético que separou Baryonychinae e Spinosaurinae deve ter ocorrido antes do Barremiano, como sugerido anteriormente (Sánchez-Hernández et al., 2007; Carrano et al., 2012; Le Loeuff et al., 2012; Sales et al., 2017; Barker et al., 2021). Para Sales et al. (2017), isso implica que Gondwana deveria ser o centro de origem e dispersão de Spinosaurinae entre o Barriasiano e o Valanginiano e que eventos de dispersão dessa subfamília devem ter ocorrido ao longo do Gondwana antes da separação entre África e América do Sul durante o Aptiano.



**Figura 4.** Distribuição generalizada dos holótipos e elementos indeterminados de Spinosauridae mencionados em nossa revisão. **A**, Titoniano; **B**, Berriasiano; **C**, Valanginiano; **D**, Hauteriviano; **E**, Barremiano; **F**, Aptiano; **G**, Albiano; **H**, Cenomaniano; **I**, Santoniano. **Círculos vermelhos**, Spinosaurinae; **círculos verdes**, Baryonychinae; **círculos roxos**, espinossaurídeos com posição interna conflitante em Spinosauridae dependendo do tipo de análise filogenética; **círculos amarelos**, elementos referidos que podem não pertencer a Spinosauridae. Mapas elaborados com os dados do *Paleobiology Database* disponíveis em <https://paleobiodb.org/navigator/>.

**Figure 4.** Generalized distribution of the Spinosauridae holotypes and indeterminate elements mentioned in our review. **A**, Tithonian; **B**, Berriasian; **C**, Valanginian; **D**, Hauterivian; **E**, Barremian; **F**, Aptian; **G**, Albian; **H**, Cenomanian; **I**, Santonian. **Red circles**, Spinosaurinae; **green circles**, Baryonychinae; **purple circles**, spinosaurids with conflicting position within Spinosauridae depending on the type of the phylogenetic analysis; **yellow circles**, referred elements that might not belong to Spinosauridae. Maps elaborated based upon the data from the *Paleobiology Database*, available at: <https://paleobiodb.org/navigator/>.



**Figura 5.** Espécime LPUFS 5737: **A**, visão labial; **B**, visão distal; **C**, visão lingual. Escala = 1 cm. Imagens cortesia da Dra. Fabiana Vieira (Universidade Federal do Sergipe) e do Dr. Alexandre Liparini Escala (Universidade Federal de Minas Gerais).

**Figure 5.** Specimen LPUFS 5737: **A**, labial view; **B**, distal view; **C**, lingual view. Scale bar = 1 cm. Images courtesy of Dr. Fabiana Vieira (Universidade Federal do Sergipe) and Dr. Alexandre Liparini Escala (Universidade Federal de Minas Gerais).

Sales *et al.* (2017) concluem que a presença de Spinosaurinae na América do Sul no Barriasiano pode indicar que Baryonychinae é um grupo parafilético, se considerar a trajetória proposta para a evolução da condição dos dentes (dentes grosseiramente serrilhados para dentes finamente serrilhados até dentes não serrilhados), é possível que no futuro os Baryonychinae sejam considerados apenas grupos sucessivos de Spinosaurinae (Buffetaut, 2011; Serrano-Martínez *et al.*, 2016; Sales & Schultz, 2017).

É possível também que dentes não serrilhados tenham evoluído duas vezes separadamente dentro de Spinosauridae (Sales *et al.*, 2017). Sales *et al.* (2017) ressaltam que o dente em questão é similar aos do holótipo do *Angaturama* e que ele pode indicar que Spinosaurinae já havia evoluído e estava presente no Gondwana antes do imaginado, novamente novos elementos mais completos são necessários para elucidar a origem e distribuição de Spinosauridae.

Em relação a extinção da família, já foi proposto que ela foi causada por mudanças climáticas como aumento do nível do mar que desencadearam mudanças faunísticas que afetaram junto com outros clados de Theropoda entre o Aptiano e o Cenomaniano (Russell & Paesler, 2003; Canudo *et al.*, 2009; Candeiro *et al.*, 2017). O problema é que há poucos dados sobre mudanças climáticas e o aumento máximo do nível do mar na África que ocorreu durante o Cenomaniano, quando Spinosauridae poderia ser encontrada tanto no Brasil como no Norte da África, quando esta estava na etapa final de separação da América do Sul (Eaton *et al.*, 1997; Benton *et al.*, 2000; Russell & Paesler, 2003; Candeiro *et al.*, 2017).

Outra hipótese é que os Abelisauridae poderiam ter substituído a fauna de Spinosauridae após sua extinção (Novas *et al.*, 2013; Candeiro *et al.*, 2017). O problema para a última, seria o dente de Baryonychinae indeterminado do Santoniano na China que pode indicar que a família tenha persistido até o Cretáceo Superior e pelo fato de Spinosauridae e Abelisauridae serem comumente encontrados em simpatria. Elementos mais recentes são necessários para melhor compreender sua extinção (Hone *et al.*, 2010; Mateus *et al.*, 2011; Candeiro *et al.*, 2017). A seguir listamos diagnoses atualizadas de alguns elementos indeterminados associados a Spinosauridae relevantes em literatura que ajudam a ilustrar o seu alcance geográfico (Tabela 2).

### Argentina

O espécime Endemas PV 6 (Figura 6) é o único fóssil atribuído a Spinosauridae na América do Sul encontrado fora do Brasil, ele foi escavado na Argentina, na Formação Cerro Lisandro que pertence ao Supergrupo do Rio Limay e data de entre o final do Cenomaniano e o início do Turoniano (Canudo *et al.*, 2004; Salgado *et al.*, 2009).

**Tabela 2.** Contexto taxonômico e geológico dos elementos indeterminados referidos a Spinosauridae mencionados em nossa revisão.

**Table 2.** Taxonomic and geological context of the indeterminate elements referred to Spinosauridae mentioned in our review.

Identificação do espécime	Elementos e filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referências
MNHN SAM 124	um rosto de um Spinosaurinae indeterminado	não informada	Gara Samani	Albiano	Argélia	Taquet & Russel, 1998; Sales & Schultz, 2017
Endemas PV-61	um possível dente de Noosauridae	Supergrupo do Rio Limay	Cerro Lisandro	Cenomaniano a Turuviano	Argentina	Canudo <i>et al.</i> , 2004; Salgado <i>et al.</i> , 2009
NMV P186076	uma ulna de Neovetoridae	Bacia de Otway	Eumeralla	Albiano	Austrália	Benson <i>et al.</i> , 2010; Barret <i>et al.</i> , 2011
NMV P221081	uma vértebra de Tetanurae <i>incertae sedis</i>	Bacia de Otway	Eumeralla	Albiano	Austrália	Barret <i>et al.</i> , 2011; Arden <i>et al.</i> , 2019
LPP-PV-0042	uma tíbia com diáfise e metáfise	Bacia do Araripe	Romualdo	Aptiano a Albiano	Brasil	Aureliano <i>et al.</i> , 2018; França <i>et al.</i> , 2021
MN 4819-V	Vértebras sacrais e caudais, ílio, púbis, ísquio, carpo, metacarpo, falanges, ungueal manual, ulna, fêmur, tíbia e fíbula	Bacia do Araripe	Romualdo	Aptiano a Albiano	Brasil	Aureliano <i>et al.</i> , 2018; França <i>et al.</i> , 2021
LPUFS 5737	um dente isolado de Spinosaurinae	Bacia Sergipe-Alagoas	Feliz Deserto	Berriasiano a Valanginiano	Brasil	Sales <i>et al.</i> , 2016
UFMA 1.10.240	um centro vertebral caudal similar a <i>Sigilmassasaurus</i>	Bacia de São Luís	Alcântara	Cenomaniano	Brasil	Medeiros & Schultz, 2002; Medeiros <i>et al.</i> , 2014; França <i>et al.</i> , 2021
não informada	um centro vertebral dorsal parcial similar aos vistos em <i>Spinosaurus</i> , <i>sensu</i> Stromer, 1915	Bacia de São Luís	Alcântara	Cenomaniano	Brasil	Medeiros & Schultz, 2002; Medeiros <i>et al.</i> , 2014; França <i>et al.</i> , 2021

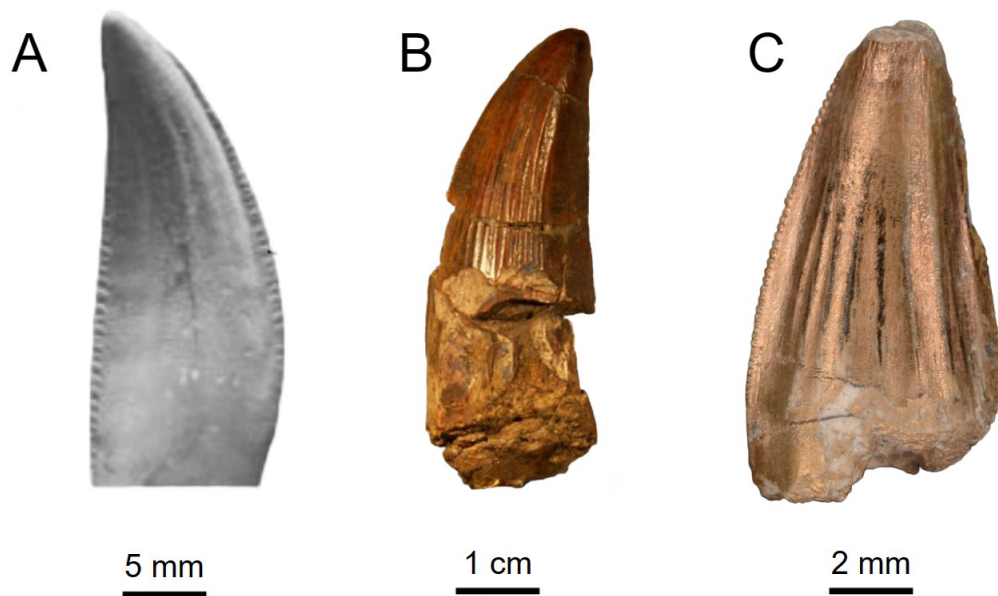


Tabela 2. Cont.

Identificação do espécime	Elementos e filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referências
UFMA 1.20.070, UFMA 1.20.443, UFMA 1.20.444	275 dentes isolados de Spinosaurinae (2 morfotipos)	Bacia de São Luís	Alcântara	Cenomaniano	Brasil	Medeiros, 2006
MN 4743-V	três vértebras sacrais posteriores e seis vértebras caudais anteriores, similares as presentes em <i>Baryonyx</i> e <i>Suchomimus</i>	Bacia do Araripe	Romualdo	Aptiano a Albiano	Brasil	Bittencourt & Kellner, 2004
CPHNAMA VT-1446-A	uma falange ungueal do autopódio posterior de um Spinosaurinae indeterminado	Bacia da Parnaíba	Itapecuru	Aptiano a Albiano	Brasil	França <i>et al.</i> , 2021
XMDFEC V0010	um dente isolado de um Baryonychinae indeterminado	Bacia de Xixia	Majiacun	Santoniano	China	Hone <i>et al.</i> , 2010
BYU 612/45004	uma falange ungueal do primeiro dígito manual aumentada de <i>Torvosaurus tanneri</i>	Bacia Morrison	Morrison (Pedreira Chalico Gulch)	Caloviano a Titoniano	E.U.A	Allain <i>et al.</i> , 2012; Hanson & Makovicky, 2014
não informada	13 dentes isolados de Baryonychinae indeterminados	Sistema Ibérico	La Cantera	Barremiano	Espanha	Alonso <i>et al.</i> , 2015; Smyth <i>et al.</i> , 2020
não informada	quatro dentes isolados de Spinosaurinae indeterminados	Sistema Ibérico	La Cantera	Barremiano	Espanha	Alonso <i>et al.</i> , 2015; Smyth <i>et al.</i> , 2020
MO-CHA-41	um possível dente de Noasauridae	não informada	não informada	Titoniano	França	Vullo <i>et al.</i> , 2014
GINH-PV-999	um dente de um Spinosaurinae indeterminado	Grupo Sunchu	Sebayashi	Barremiano a Aptiano	Japão	Hasegawa <i>et al.</i> , 2003

Tabela 2. Cont.

Identificação do espécime	Elementos e filiação	Bacia ou grupo	Formação	Idade	País	Referências
KDC-PV-0003	um dente de um Spinosaurinae indeterminado	Grupo Sunchu	Sebayashi	Barremiano a Aptiano	Japão	Kubota <i>et al.</i> , 2017
MSNM V4047	um rosto de um Spinosaurinae indeterminado	Supergrupo Hamadiano	Grupo Kem KeM	Cenomaniano	Marrocos	Dal Sasso <i>et al.</i> , 2005; Sales & Schultz, 2017
IWCMS 2018.30	uma vértebra dorsal anterior fragmentada, um par de centros sacrais fundidos, uma vértebra caudal anterior parcial, um fragmento do centro sacrocaudal, fragmentos de costela, pedaços de ílio e porções do fêmur	Supergrupo Wealden	Wessex	Barremiano	Reino Unido	Barker <i>et al.</i> , 2022
PM2016-1-003	dente de um Spinosaurinae indeterminado (morfortipo I)	Sistema Phu Phan	Khok Kruat	Aptiano	Tailândia	Wongo <i>et al.</i> , 2019; Manitkoon <i>et al.</i> , 2022
PM2016-1-006	dente de um Spinosaurinae indeterminado (morfortipo II)	Sistema Phu Phan	Khok Kruat	Aptiano	Tailândia	Wongo <i>et al.</i> , 2019; Manitkoon <i>et al.</i> , 2022
SM-PW9B-11-17	8 vértebras caudais de um Spinosaurinae indeterminado, possivelmente <i>Siamosaurus</i>	Bacia Khorat	Sao Khua	Barremiano	Tailândia	Samathi <i>et al.</i> , 2021
SM-KK 14	esqueleto parcial de um Spinosaurinae indeterminado, possivelmente <i>Siamosaurus</i>	não informada	não informada	não informada	Tailândia	Milner <i>et al.</i> , 2007



**Figura 6.** Comparação entre **A**, dente do dentário de *Masiakasaurus*; **B**, holótipo do *Ostafrikasaurus*; **C**, espécime Endemas PV-6. Todos em visão lingual. **A** e **B** foram extraídos e modificados de Sampson *et al.* (2001) e Buffetaut (2012). Imagem do Endemas PV-6 cortesia do Dr. José Ignacio Canudo (*Zaragoza University*). Escalas: **A** = 5 mm; **B** = 1 cm; **C** = 2 mm.

**Figure 6.** Comparison between **A**, *Masiakasaurus* dentary tooth; **B**, *Ostafrikasaurus* holotype; **C**, specimen Endemas PV-6. **A** and **B** extracted and modified from Sampson *et al.* (2001) and Buffetaut (2012). All in a lingual view. Endemas PV-6's image courtesy of Dr. José Ignacio Canudo (*Zaragoza University*). Scale bars: **A** = 5 mm; **B** = 1 cm; **C** = 2 mm.

Ele foi descrito como um dente praticamente completo contendo a maior parte da sua cavidade pulpar; seu formato é cônico com ligeira inclinação distal; possui formato subcircular em seção transversal com leve compressão lateral; apresenta serrilhas com dentículos pequenos que variam de tamanho ao longo das bordas mesial e distal da carena e, por fim, ele apresenta estrias longitudinais nas superfícies lados labial e lingual separadas por sulcos largos.

O espécime MO-CHA-41 descrito por Vullo *et al.* (2014) do Titoniano da região de *Pointe de Chassiron*, França, é similar em forma e ornamentação ao Endemas PV-6 e também foi atribuído a Spinosauridae. Contudo, para ambos os dentes os dentículos são muito grandes e espaçosos, as estrias são pouco numerosas e os sulcos entre elas são largos demais se comparados aos dentes de outros espinossaurídeos (Salgado *et al.*, 2009). Conforme notado por Gianecchini *et al.* (2010) este dente, assim como o holótipo do *Ostafrikasaurus*, é similar em forma e ornamentação aos dentes presente no dentário do noassaurídeo *Masiakasaurus*, conclusão com a qual concordamos.

### Austrália

Até o momento, dois fósseis foram atribuídos a Spinosauridae na Austrália: uma ulna isolada da Formação Eumeralla da Bacia de Otway, espécime NMV P186076, e uma vértebra cervical localizada no Museu Victoria Melbourne, espécime NMV P221081, que foi datado como entre o final da idade Aptiano e início do Albiano do Cretáceo Inferior (Barret *et al.*, 2011; Hone & Holtz, 2017). A ulna foi reclassificada como pertencendo a um Neovotoridae Benson, Carrano & Brusatte, 2010 indeterminado (Benson *et al.*, 2010; Barret *et al.*, 2011).

Barrett *et al.* (2011) julgaram a vértebra cervical NMV P221081 “idêntica à de *Baryonyx*” com base no centro vertebral alongado e a presença de um único forame pneumático situado anteriormente, também conhecido como pleurocele, que é dividido internamente por uma fina lâmina subvertical. Conforme a revisão de Novas *et al.* (2013), a morfologia da pleurocele dessa vértebra cervical é baixa e alongada, dividida por uma lâmina com inclinação posterodorsal, diferindo do *Baryonyx*, em que o pleurocele é arredondada e sua lâmina interna é ântero-dorsalmente inclinada. Além disso, ela possui uma superfície articular craniana moderadamente convexa corpo vertebral, diferindo da superfície em forma de bola característica dos espinossaurídeos como o *Spinosaurus* (Stromer, 1915; Russel, 1996; Novas *et al.*, 2013).

Novas *et al.* (2013) concluem que não há evidências firmes para associá-la a Spinosauridae e que ela seria melhor classificada como pertencente a um Tetanurae indeterminado. Surpreendentemente quando incluída nas análises taxonômicas de Arden *et al.* (2019) ela ficou agrupada com Spinosaurinae. Arden *et al.* (2019) mencionam que as pré-zigapófises do NMV P221081 são longas e estreitas como as do *Sigilmassaurus* e a falta de uma articulação com superfície em forma de bola pode ser uma característica basal, eles ressaltam que estes resultados são preliminares. Devido a sua ambiguidade, concordamos que esse material é melhor referido com Tetanurae *incertae sedis*.

### Brasil

Na Bacia de São Luís, dentro da Formação Alcântara, está localizada a Laje do Coringa, um afloramento rochoso que apresenta paleofauna de peixes, gêneros *Mawsonia* Woodward, 1907 e *Onchopristis* Stromer, 1915, e dinossauros Carcharodontosauridae, Spinosauridae e Noosauridae correlacionada ou pelo menos similar ao visto no Grupo Kem Kem do Marrocos e da Formação Bahariya no Egito (Lapparent, 1960; Cavin *et al.*, 2010; Medeiros *et al.*, 2014; Smyth *et al.*, 2020).

Em relação a Spinosauridae, foram encontrados dois centros vertebrais caudais similares aos descritos por Russell (1996), os quais foram atribuídos a *Sigilmassasaurus* por Medeiros & Schultz (2002), espécimes UFMA 1.10.240 e UFMA 1.10.229, e um fragmento de vértebra similar ao centro das vértebras dorsais do holótipo do *Spinosaurus*, cujo número de identificação de espécime não foi informado (Medeiros *et al.*, 2014; França *et al.*, 2021).

O centro vertebral caudal distal UFMA 1.10.240 (Medeiros *et al.*, 2014 Fig. 3), apesar de não estar completo, é similar aos centros vertebrais caudais distais do neótipo do *Spinosaurus* (Ibrahim *et al.* 2020 Fig. 4) e aos centros vertebrais caudais proximal e medial do espécime “*Spinosaurus B*” (Stromer, 1915 Fig. 5a e Fig. 6c) o que pode sugerir que este espinossaurídeo brasileiro também apresentava uma vela na cauda. Estes três centros vertebrais são melhor referidos como Spinosauridae indeterminados sendo que foram encontrados isolados, porém considerando o contexto geográfico e geológico sugerimos que talvez eles sejam atribuíveis a *Oxalaia* ao invés de *Sigilmassaurus* e *Spinosaurus*.

Em relação a dentes isolados há dois morfotipos, o primeiro com coroa reta e seção basal arredondada, com carena não serrilhada em ambas as faces com estrias longitudinais e segundo morfotipo que não apresenta estrias, o que para Medeiros (2006) pode indicar a presença de mais de um espinossaurídeo na região (Medeiros & Schultz, 2002; Medeiros, 2006; Medeiros *et al.*, 2014).

Os diferentes morfotipos de dentes podem indicar heterodontia, condição presente no material africano de Spinosauridae e em outros terópodes, em que ao longo da pré-maxila, maxila e dentário os dentes apresentam diferentes morfologias que podem variar de acordo com a ontogenia ou alternativamente eles indicam a presença de mais de um espinossaurídeo nessa área (Medeiros, 2006; Hendrickx *et al.*, 2016; Smyth *et al.*, 2020). Medeiros *et al.* (2014) sugere que a fauna de vertebrados da Laje do Coringa pode ser o resultado de pequenas mudanças evolucionárias depois da separação do continente Gondwana no Albiano ou Aptiano Superior ou também da ocorrência de uma ponte de terra que permitiu fluxo gênico e atrasou a disparidade morfológica dos componentes faunísticos.

Já na Formação Romualdo, Bittencourt & Kellner (2004) descreveram uma série de vértebras sacrais e caudais que são similares às vistas em *Baryonyx* e *Suchomimus*. O espécime MN 4743-V, apresenta nove vértebras preservadas, das quais três são vértebras sacrais posteriores e seis são vértebras caudais (Bittencourt & Kellner, 2004). O MN 4743-V apresenta duas lâminas robustas sobre o processo transversal, delimitando o processo transversal, como o visto em *Torvosaurus* e *Baryonyx*, o que permite a sua atribuição a Spinosauridae (Bittencourt & Kellner, 2004).

Os arcos hemais não possuem processos pareados em sua parte proximal, assim como em *Baryonyx* e *Suchomimus*, por isso a sua atribuição a Spinosauridae (Bittencourt & Kellner, 2004). A presença de processos pareados na parte proximal dos arcos hemais é uma sinapomorfia de Tetanurae que está ausente em Spinosauridae (Serenó, 1999; Bittencourt & Kellner, 2004). Apesar da semelhança com Baryonychinae, Bittencourt & Kellner (2004) não o associaram a uma das subfamílias de Spinosauridae. Considerando a presença de *Irritator* e *Angaturama* na mesma formação sugerimos que este espécime pertença a um Spinosaurinae, porém mais elementos são necessários para esclarecer sua posição dentro de Spinosauridae.

Outro elemento brasileiro que merece destaque é o CPHNAMA VT-1446-A da Formação Itapecuru da Bacia da Parnaíba, que data de entre o Aptiano e o Albiano (França *et al.*, 2021). Ele consiste em uma falange ungueal do autopódio

posterior de um provável Spinosaurinae indeterminado com uma superfície ventral chata que é proporcionalmente quase duas vezes mais larga do que é profunda em vista proximal. Ele é similar a morfologia das falanges ungueais do neótipo do *Spinosaurus sensu* Ibrahim *et al.*, 2014 e do espécime juvenil de Spinosaurinae marroquino descrito por Maganuco & Dal Sasso (2018). Tal morfologia provavelmente auxiliaria na sustentação de peso, considerando que as pernas de alguns Spinosaurinae eram relativamente curtas e/ou na locomoção em substratos macios (Ibrahim *et al.*, 2014; Hone & Holtz, 2021; França *et al.*, 2021).

### China

O espécime XMDFEC V0010 que foi recuperado da Formação Majiacun da Bacia de Xixia na Província de Henan, China consiste em um dente isolado do Santoniano sem a ponta e com algumas rachaduras (Hone *et al.*, 2010). A sua raiz não foi preservada e ele não apresenta sinais de transporte ou tombamento, portanto, os autores sugerem que ele tenha caído da mandíbula quando o animal estava vivo (Hone *et al.*, 2010). Este dente aumenta significativamente o alcance geográfico e temporal da família até o Cretáceo Superior, o que pode sugerir que a extinção da família não ocorreu ainda no Cretáceo Inferior como já foi sugerido por (Canudo *et al.* 2009; Hone *et al.* 2010; Candeiro *et al.*, 2017).

Foi sugerido que este dente pertence a Baryonychinae por causa das seguintes características: formato cônico, longo e levemente recurvado ao longo do seu comprimento; seção transversal sub-circular; carena serrilhada definida nas faces posterior e anterior com denticulos um pouco desgastados; quantidade de denticulos por milímetro, no caso do XMDFEC V0010 cinco por milímetro e no de Baryonychinae de seis a doze denticulos por milímetro contra dois a três por milímetro em Spinosaurinae; estrias ântero-posteriores excepcionalmente fracas nas superfícies laterais do dente que são amplamente espaçadas e rasas e a superfície do seu esmalte é amplamente lisa sem a forte ornamentação dorso-ventral vista em vários dentes de Spinosauridae (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2005; Buffetaut, 2008; Hone *et al.*, 2010).

### Espanha

Os registros Ibéricos da família vão do Hauteriviano Superior, até o Aptiano Inferior das Bacias de Cameros e Maestrazgo na Espanha, e o Barremiano Inferior na Bacia Lusitaniana em Portugal, a maioria desses registros consistem em dentes e em alguns elementos cranianos e pós-craniais fragmentados (Malafaia *et al.*, 2019). Alonso *et al.* (2015) coletaram 17 dentes de terópodes da Formação Blesa, localizada em uma bacia intracratônica do Sistema Ibérico, Espanha, o qual possui a maior paleodiversidade ibérica do início do Barremiano (Alonso *et al.*, 2015, fig. 2).

Através de uma análise de componentes principais, Alonso *et al.* (2015) concluíram que 13 pertencem a um morfotipo de Baryonychinae mais próximo do *Baryonyx* do que do *Suchomimus* e quatro a um morfotipo de Spinosaurinae próximo do *Spinosaurus*, apesar de pequenos. Smyth *et al.* (2020) mencionam que este morfotipo de Spinosaurinae não apresenta a base marginal lateral da coroa levemente convexa, quase estreita e o ápice da coroa não é centralizado, padrões comuns em dentes de Spinosaurinae. Apesar disso, a análise de Alonso *et al.* (2015) ainda assim o reagrupou mais perto de *Spinosaurus* do que de *Baryonyx*.

Neste sítio não foram encontradas evidências da presença de peixes e os dentes de outros dinossauros e crocodilomorfos são relativamente pequenos o que levou Alonso *et al.* (2015) a sugerir que este local abrigou um ecossistema que não conseguia sustentar organismos de grande porte e que os espinossaurídeos desse sítio poderiam não estar se alimentando de peixes. Considerando a presença de *Iberospinus*, *Vallibonavenatrix*, *Camarillasaurus* e espinossaurídeos indeterminados a Península Ibérica aparenta ter sido um *hotspot* de diversidade da família (Mateus & Estraviz-Lopes, 2022).

### Estados Unidos da América

Allain *et al.* (2012) mencionam espécime BYU 2020 como o único elemento de Spinosauridae na América do Norte e também o mais antigo, sendo da Formação Morrison, Jurássico Superior, entre o Caloviano e Titoniano. Ele consiste em uma falange ungueal grande do primeiro dígito da mão que foi atribuída ao holótipo de *Torvosaurus tanneri*, porém foi na realidade encontrado isolado na Pedreira Chalico Gulch, a 195 km da Pedreira Dry Mesa, onde o holótipo do *T. tanneri* foi descoberto (Britt, 1991; Allain *et al.*, 2012). A atribuição foi feita baseada no fato de espinossaurídeos como *Baryonyx* e *Suchomimus* também apresentarem falanges ungueais grandes no primeiro dígito da mão.

Com base nessa mesma característica, Allain *et al.* (2012) sugeriu que o *Chilintaisaurus tashuikouensis* Hu, 1964 fosse considerado um espinossaurídeo. A falange ungueal do primeiro dígito aumentada foi usada no passado para diagnosticar





**Figura 7.** Espécime BYU 612/45004. Falange Ungueal do primeiro dígito de um *Torvosaurus tanneri* erroneamente referido como Spinosauridae indet. por Allain *et al.* (2012). Imagem cortesia de Rod Scheetz Curador do *Brigham Young University Museum of Paleontology*. Escala = 25 cm.

**Figura 7.** Especimen BYU 612/45004. Ungueal phalanx from the first digit of a *Torvosaurus tanneri* erroneous referred as Spinosauridae indet. by Allain *et al.* (2012). Image courtesy of Rod Scheetz Curator of the Brigham Young University Museum of Paleontology. Scale bar = 25 cm.

a superfamília Spinosauroida (Serenó *et al.*, 1998; Allain *et al.*, 2012). Contudo ela está presente, no clado Megaraptora Benson, Carrano & Brusatte, 2010 e Allosauroida (Smith *et al.*, 2008).

Nós entramos em contato com o Museu da Universidade Brigham Young e o único espécime que bate com essa descrição é o BYU 612/45004 (Figura 7) que foi reconstituído e possivelmente está mais longo do que deveria ser. Como não há outros elementos corporais, cranianos ou dentais, não há como justificar a sua atribuição a Spinosauridae (Allain *et al.*, 2012; Hanson & Makovicky, 2014). Para Hanson & Makovicky (2014) a ungueal aumentada por ser uma sinapomorfia de Spinosauroida e como *Torvosaurus* é o único terópode grande conhecido na região não haveria problema em atribuí-la ao gênero.

Para Bertin (2010), ainda é possível que espinossaurídeos sejam encontrados na América do Norte, se considerar a congeneridade da fauna jurássica da Formação Tendaguru na África, onde *Ostafrikasaurus* foi descoberto, e a Formação Morrison, na América do Norte, e a presença *Torvosaurus* como um membro basal de Megalosauroida. Bertin (2010) sugere que dentes de espinossaurídeos já possam ter sido encontrados, porém identificados erroneamente como dentes de crocodilomorfos. Porém, como visto anteriormente, é possível que *Ostafrikasaurus* não seja um espinossaurídeo (Soto *et al.*, 2020).

### Japão

Até o presente momento, dois dentes foram atribuídos a Spinosauridae no Japão (Hasegawa *et al.*, 2003; Kubota *et al.*, 2017). O espécime GINH-PV-999, coletado na Formação Sebayashi do Grupo Sunchu em 2003, consiste em uma coroa isolada, cônica e levemente comprimida lábio-lingualmente com seção transversal quase oval; a carena é distinta anterior e posteriormente, não sendo possível determinar se a coroa pertence ao maxilar ou ao dentário; a carena também apresenta estrias em todo o seu comprimento, o que a torna distinguível de crocodilomorfos e répteis marinhos (Hasegawa *et al.*, 2003).

O GINH-PV-999 é quase idêntico ao holótipo de *Siamosaurus*, devido ao formato e ornamentação, também possui serrilhas desgastadas e denticulos não aparentes e também tem idade similar, Barremiano Superior (Buffetaut & Ingavat, 1986; Hasegawa *et al.*, 2003). Portanto, o GINH-PV-999 foi classificado como Spinosauridae indeterminado e possivelmente um representante do gênero duvidoso *Siamosaurus* ou um animal similar (Hasegawa *et al.*, 2003).

O segundo dente KDC-PV-0003 foi recuperado em 2015 da mesma formação por duas crianças, Taisei Kanei e Hirohito Kanai (Kubota *et al.*, 2017). Ele consiste em uma coroa fragmentada, delgada e levemente recurvada; a seção transversal é quase arredondada e distinguível de terópodes como *Allosaurus*, *Tyrannosaurus* e *Bambiraptor*; a carena mesial é distinguível com dois a três denticulos por milímetro de tamanhos irregulares como em Baryonychinae.

As estrias do KDC-PV-0003 são similares às do GINH-PV-999 e entre elas há uma estrutura granular fina que sugere que este dente completo seria mais curto que o GINH-PV-999 e por fim o ângulo do esmalte entre os denticulos de ambos os dentes é de 45° (Kubota *et al.*, 2017). As características compartilhadas entre os três espécimes podem ser únicas dos espinossaurídeos asiáticos e as diferenças entre eles podem ser explicadas pelo fato de serem dentes que ocuparam diferentes posições, o que poderia ser visto se material craniano fosse preservado (Kubota *et al.*, 2017).

### Reino Unido

Recentemente Barker *et al.* (2022) descreveram elementos de um espinossaurídeo indeterminado, nomeado como o “espinossaurídeo de White Rock”, espécime IWCMS 2018.30 da Formação Vectis do Barremiano Superior, Supergrupo Wealden, Ilha de Wight. Este espécime consiste em vértebras cervicais, sacrais e caudais e fragmentos de costelas, ílio e de um fêmur, entre outros fragmentos (ver Barker *et al.*, 2022). Características, tais como a presença de membrana espinodiapofisária em uma vértebra caudal anterior, sugerem que este é um membro de Spinosauridae, apesar da falta de autapomorfias para nomear um novo táxon (Barker *et al.*, 2022).

As análises taxonômicas de Barker *et al.* (2022) resultaram em uma politomia e três cladogramas nos quais este espécime é uma ramificação anterior de Spinosaurinae. Apesar disso, as sinapomorfias de Spinosaurinae, mais precisamente a posição correta das suas vértebras não é completamente compreendida e por isso não são suficientes para classificar o “espinossaurídeo de White Rock” como um Spinosaurinae. Apesar disso, este é o material mais recente de Spinosauridae do Reino Unido e talvez o primeiro material de Spinosaurinae. (Barker *et al.*, 2022).

### Tailândia

O Departamento de Recursos Minerais da Tailândia havia coletado até 2018, quase 60 dentes de espinossaurídeos de três locais diferentes dentro da Formação Khok Kruat, da idade Aptiano, que pertence ao Sistema Phu Phan: Sítio Sam Ran, Sítio Khok Pa Suam e a Província Khon Kaen (Wongko *et al.*, 2019). Eles foram classificados como Spinosauridae com base na sua seção transversal sub-oval a oval no formato da coroa e sua carena bem pronunciada (Wongko *et al.*, 2019; Manitkoon *et al.*, 2022).

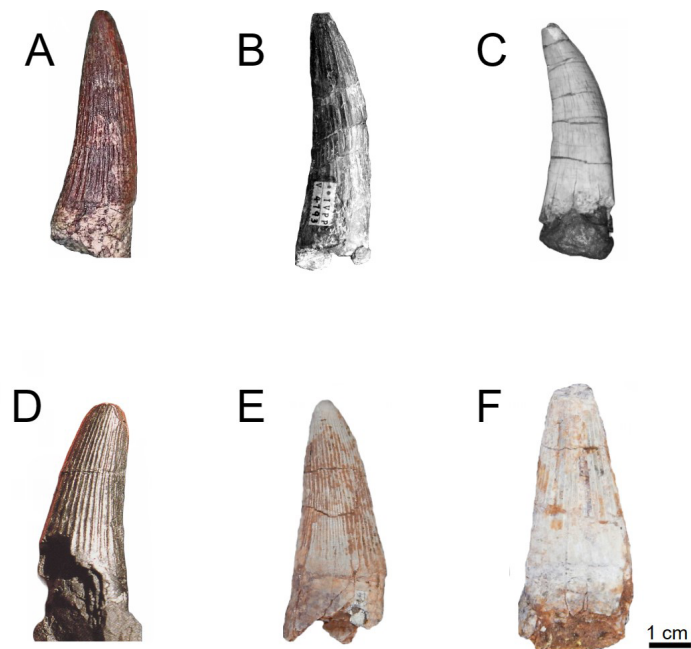
Destes 8 dentes foram escolhidos e comparados com os de outros Spinosauridae (Wongko *et al.*, 2019; Manitkoon *et al.*, 2022). Eles foram categorizados em dois morfotipos: o morfotipo I ou morfotipo Khok Kruat representado pelo espécime PM2016–1–003, que apresenta esmalte de superfície lisa na coroa e possui mais de 20 estrias finas de cada lado, e o morfotipo II ou morfotipo *Siamosaurus* representado pelo espécime PM2016–1–006, que mostra uma coroa com a superfície do esmalte enrugada e não mais do que 16 estrias grossas de cada lado, sendo que ambos morfotipos foram associados a Spinosaurinae (Figura 8) (Wongko *et al.*, 2019).

O morfotipo II é similar aos dentes do *Siamosaurus* da Formação Sao Khua da Província de Khon Kaen e ao *Siamosaurus* sp. da Formação Xinlong da Bacia de Napai (Wongko *et al.*, 2019). Ele é bem distribuído pelas Formações Sao Khua e Khok Kruat enquanto o morfotipo I só pode ser encontrado na Formação Khok Kruat (Wongko *et al.*, 2019). A primeira formação pertence ao Barremiano e a segunda ao Aptiano o que levou os autores a sugerirem que eles não pertencem ao mesmo táxon, apesar do morfotipo II estar presente em ambas as formações (Wongko *et al.*, 2019).

Um morfotipo de “transição” não pode ser encontrado e para Wongko *et al.* (2019) as diferentes morfologias dentárias sugerem dietas ou preferências alimentares diferentes. Contudo, isso pode indicar também um caso de heterodontia, assim como observado nos Spinosaurinae africanos, por isso, é necessário material craniano associado a dentes para esclarecer melhor a questão da diversidade de táxons tailandeses (Fanti *et al.*, 2014; Hendrickx *et al.*, 2016; Wongko *et al.*, 2019; Smyth *et al.*, 2020).

Samathi *et al.* (2021) reportaram a descoberta de vértebras caudais de Spinosauridae também da Formação Sao Khua, desta vez na montanha Phu Wiang que são parecidas as vértebras de *Iberospinus* e *Camarillasaurus*. Elas podem validar *Siamosaurus* como um Spinosauridae, porém para evitar confusão com o gênero incerto até que mais materiais sejam descobertos este espécime foi nomeado como “espinossaurídeo de Phuwiang B”, espécime SM-PW9B-11-17 (Samathi *et al.*, 2021).

Samathi *et al.* (2021) acreditam que elas pertencem a um animal adulto em virtude da fusão dos centros vertebrais com os arcos neurais. Estes centros são anficóelos e tem formato de ampulheta em vista ventral; não possuem pleurocele ou foramens; há um sulco ventral na superfície ventral de cada centro; as facetas dos arcos hemais são visíveis em todos



**Figura 8.** Comparação entre os dentes asiáticos de espinossaurídeos: **A**, holótipo do *Siamosaurus* (TF 2043a), visão labial; **B**, holótipo do *Sinopliosaurus* (IVPP V 4793), visão labial; **C**, Baryonychinae chinês indeterminado (XMDFEC V0010), visão labial; **D**, Spinosaurinae japonês indeterminado (KDC-PV-0003), visão lingual; **E**, morfotipo tailandês I (Khok Kruat) (PM 2016-1-003), visão anterior; **F**, morfotipo tailandês II (*Siamosaurus*) (PM 2016-1-006), visão anterior. Escala = 1 cm. Imagens extraídas e modificadas de Hasegawa *et al.* (2003), Buffetaut *et al.* (2008), Bertin (2010), Hone *et al.* (2010), Buffetaut (2012) e Manitkoon *et al.* (2022).

**Figure 8.** Comparison between asian spinosaurid teeth: **A**, *Siamosaurus* holotype (TF 2043a), labial view; **B**, *Sinopliosaurus* holotype (IVPP V 4793), labial view; **C**, indeterminate chinese Baryonychinae (XMDFEC V0010), labial view; **D**, indeterminate japanese Spinosaurinae (KDC-PV-0003), lingual view; **E**, tai morphotype I (Khok Kruat) (PM 2016-1-003), anterior view; **F**, tai morphotype II (*Siamosaurus*) (PM2016-1-006), anterior view. Images extracted and modified from Hasegawa *et al.* (2003), Buffetaut *et al.* (2008), Bertin (2010), Hone *et al.* (2010), Buffetaut (2012) e Manitkoon *et al.* (2022).

os centros e não representam uma sequência contínua. Por fim, como mencionado anteriormente não localizamos uma descrição do espécime SM-KK-14 que também possivelmente representa *Siamosaurus*.

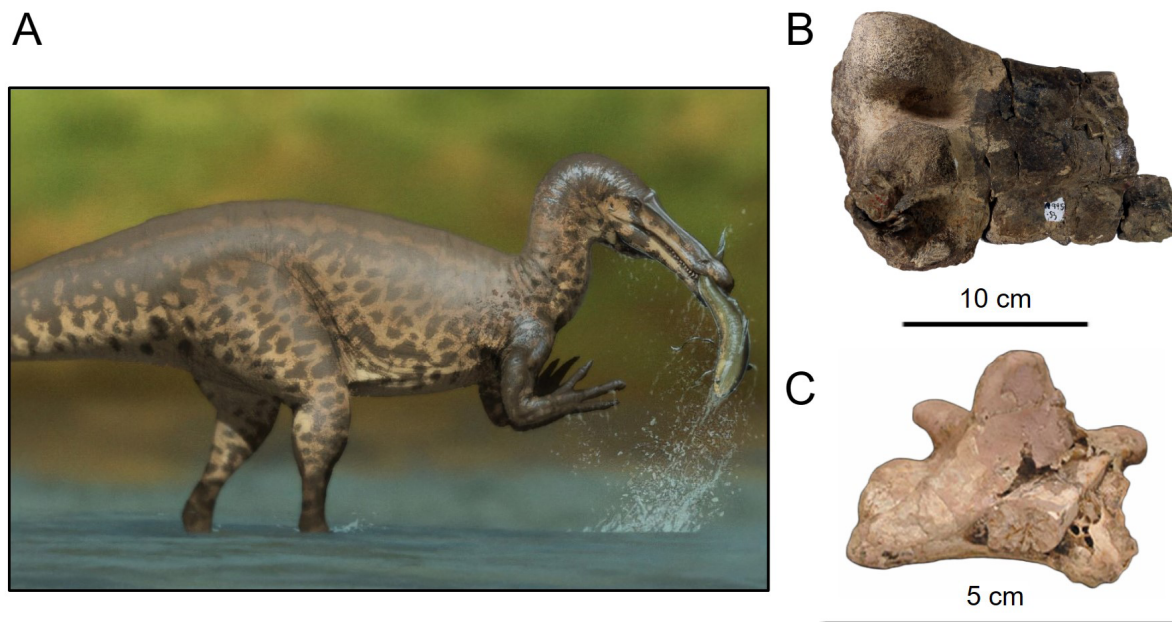
### Considerações paleoecológicas

Os fósseis de Spinosauridae são geralmente encontrados associados a paleoambientes semi-áridos, costeiros, fluviais, deltas de rios, lagos, pântanos, planícies alagadas e manguezais (Stromer, 1915; Charig & Milner, 1997; Milner, 2003; Ijouiher, 2016; Ibrahim *et al.*, 2014; Medeiros *et al.*, 2014; Aureliano *et al.*, 2018). Tais paleoambientes eram geralmente compartilhados com terópodes das famílias Abelisauridae e Carcharodontosauridae e até mesmo outros espinossaurídeos (Evers *et al.*, 2015; Candeiro *et al.*, 2017; Barker *et al.*, 2021; Samathi *et al.*, 2021).

A sua dieta (Figura 9) era mais abrangente do que a de outros terópodes e consistia em peixes, dinossauros, pterossauros e carcaças, sendo que era possível alternância entre os recursos disponíveis (Paul, 1988; Charig & Milner, 1986, 1997; Buffetaut *et al.*, 2004; Hone *et al.*, 2004; Bertin, 2010; Cuff & Rayfield, 2013; Ibrahim *et al.*, 2014, 2020; Alonso *et al.*, 2015; Aureliano *et al.*, 2018; Hone & Holtz, 2017, 2019, 2021; Fabbri *et al.*, 2022; Sereno *et al.*, 2022).

A piscivoria era possivelmente primária ou, pelo menos, parcial e é evidenciada pela presença de escamas do peixe *Lepidotes mantelli* Agassiz, 1833 danificadas por ácidos estomacais, encontradas associadas a caixa torácica do holótipo do *Baryonyx* e pela vértebra de peixe presa no segundo dente pré-maxilar direito do espécime MSNM V4047 (Charig & Milner, 1997; Dal Sasso *et al.*, 2005).

Além disso, há uma série de características morfológicas que a favorecem como: o formato dos crânios comparáveis de crocodilomorfos piscívoros modernos resistentes à torção, como o dos gaviais, e à rápidos movimentos para baixo como o de aves pescadoras; dentes capazes de empalar e segurar presas escorregadias; as narinas e órbitas posicionadas anteriormente como as das cegonhas e garças para evitar o contato com a água; a biomecânica dos ossos quadráticos permite a passagem de itens grandes rumo ao sistema digestivo, assim como em pelicanos e pterossauros; a pré-maxila possivelmente sensível ao toque ou movimento na água como a de crocodilos modernos e as garras aumentadas que



**Figura 9.** Dieta de Spinosauridae: **A**, *Suchomimus* com um peixe pulmonado; **B**, Fêmur distal parcial de um *Iguanodon* jovem (NHMUK PV R 16517) encontrado associado a caixa torácica do holótipo do *Baryonyx*, escala = 10 cm; **C**, terceira vértebra cervical de um pterossauro Ornithocheiridae indeterminado (WDC-SFB-001 C) com um dente embebido de Spinosaurinae, possivelmente *Irritator* em visão dorso-lateral, escala = 5 cm. Ilustração do *Suchomimus* por Fred Wierum modificada e utilizada sob a licença CC BY-SA 4.0. NHMUK PV R 16517 foi fotografado pela equipe do *Natural History Museum, London* modificada e utilizada sob a licença CC BY-SA 4.0. Imagem do WDC-SFB-001 C extraída e modificada de Buffetaut et al. (2004).

**Figure 9.** Spinosauridae diet: **A**, *Suchomimus* with a lungfish; **B**, partial distal femur from a young *Iguanodon* (NHMUK PV R 16517), found associated with the *Baryonyx* holotype rib cage, scale bar = 10 cm; **C**, third cervical vertebrae from an indeterminate Ornithocheiridae pterosaur (WDC-SFB-001 C) embedded with a Spinosaurinae tooth, possibly *Irritator* in dorso-lateral view, scale bar = 5 cm. *Suchomimus* illustration by Fred Wierum modified and utilized under the CC BY-SA 4.0 license. NHMUK PV R 16517 was photographed by the Natural History Museum team, London modified and utilized under the CC BY-SA 4.0 license. WDC-SFB-001 image was extracted and modified from Buffetaut et al. (2004).

poderiam ser utilizadas para escavar presas escondidas, como peixes pulmonados sob a lama; já foi sugerido que a densidade dos ossos ajudaria alguns táxons a mergulhar atrás de presas, porém este não é um ponto de consenso entre diferentes autores (Rayfield et al., 2007; Hendrickx et al., 2008, 2016; Bertin, 2010; Cuff & Rayfield, 2013; Ibrahim et al., 2014, 2020; Sales & Schultz, 2017; Hone & Holtz, 2019, 2021; Fabbri et al., 2020; Schade et al., 2020; Myhrvold et al., 2022; Sereno et al., 2022).

Contudo eles não eram piscívoros obrigatórios, o holótipo do *Baryonyx* apresenta em sua caixa torácica alguns ossos de um *Iguanodon* jovem, o que exemplifica a alternância entre recursos disponíveis e abrangência da sua dieta (Charig & Milner, 1986, 1997; Bertin, 2010 Hone & Holtz, 2021). Além disso, dentes de *Siamosaurus* foram encontrados associados a vértebras do saurópode *Phuwiangosaurus sirindhornae* Martin, Buffetaut & Suteethorn, 1994 o que pode indicar predação ou necrofagia oportunística (Buffetaut & Suteethorn., 1999).

Já no Brasil, um dente que possivelmente pertence ao gênero *Irritator* foi encontrado embebido na terceira vértebra cervical de um pterossauro da família Ornithocheiridae Seeley, 1870 (Buffetaut et al., 2004). Caso similar à vértebra de hadrossauro descrita por dePalma et al. (2013) que apresenta um dente de *Tyrannosaurus rex* embebido. O tecido ósseo do pterossauro em questão estava fresco na hora da mordida, o que pode indicar que ele foi caçado por um *Irritator* ou foi mordido pouco tempo após sua morte, o que mais uma vez indica que Spinosauridae não eram piscívoros obrigatórios (Buffetaut et al., 2004; Cuff & Rayfield, 2013; Hone & Holtz, 2019, 2021).

Já foi sugerido que alguns táxons de Spinosauridae, especialmente o *Spinosaurus sensu* Ibrahim et al., 2014, seriam animais aquáticos altamente adaptados à natação e mergulho, sendo capazes de perseguir ativamente suas presas na coluna da água e realizar forrageamento subaquático (Ibrahim et al., 2014, 2020; Arden et al., 2019; Beevor et al., 2020; Fabbri et al., 2022). Tais sugestões e experimentos foram questionados e refutados em trabalhos posteriores (Henderson, 2018; Hone & Holtz, 2019, 2021; Myhrvold et al., 2022; Sereno et al., 2022).



Hone & Holtz (2021) propuseram o modelo de ecologia de vadeagem (*wading model*) devido a uma série de experimentos e observações sobre a anatomia do *Spinosaurus* (ver detalhes Hone & Holtz, 2021). Suas conclusões foram similares às de Sereno *et al.* (2022) que também testaram hipóteses de ecologia com base na anatomia do *Spinosaurus* (ver detalhes em Sereno *et al.*, 2022).

Em suma, a sua anatomia e a de outros espinossaurídeos no geral, favorece primariamente a exploração e predação em margens de ambientes aquáticos, como zonas ripárias, onde peixes e outras presas seriam emboscados e/ou capturados em águas rasas através de vadeagem, como fazem aves pescadoras modernas como garças e cegonhas, de modo que tal comportamento torna possível designá-los como predadores semi-aquáticos (Hone & Holtz, 2017, 2019, 2022; Henderson, 2018; Sereno *et al.*, 2022).

Concomitantemente, eles também poderiam explorar ambientes terrestres em busca de outras presas e carcaças quando possível ou necessário, haja visto que nenhum predador moderno de grande porte sobrevive apenas de peixes (Paul, 1988; Holtz, 1998; Holtz *et al.*, 2004; Bertin, 2010; Alonso *et al.*, 2015; Hone & Holtz, 2017, 2019, 2021; Sereno *et al.*, 2022).

Além de repartição de nicho, a alternância entre presas e locais de alimentação, sugere que os espinossaurídeos estavam aproveitando recursos escassos de uma maneira que outros terópodes e outros répteis não conseguiam, ou então de uma maneira intermediária entre eles, para evitar a competição (Holtz *et al.*, 2004; Hone *et al.*, 2010; Hassler *et al.*, 2018; Hone & Holtz, 2017). Hone *et al.* (2010) sugeriram que talvez eles podem ter sido oportunistas especializados, apresentando um nicho ecológico estreito.

Isso pode ser evidenciado nas análises isotópicas de Hassler *et al.* (2018). Elas sugerem que espinossaurídeos nas formações Gadoufafaoua e Kem Kem Beds estavam obtendo cálcio tanto de peixes como de dinossauros herbívoros. Já Hone & Holtz (2021), com base nas análises isotópicas de Amiot *et al.* (2010), sugeriram que os espinossaurídeos poderiam alternar entre períodos em ecossistemas aquáticos e períodos em ecossistemas terrestres, se deslocando por terra ou até mesmo nadando. Outra evidência favorável é a presença de espinossaurídeos na Formação Blesa, Península Ibérica, que não apresenta fósseis de peixes em seu contexto, o que levou a Alonso *et al.* (2015) a concluir que os Baryonychinae e Spinosaurine indeterminados presentes buscavam outros tipos de presa.

Outro possível padrão ecológico para Spinosauridae é a simpatria, pois em, pelo menos, cinco áreas: Península Ibérica, Marrocos, Brasil, Tailândia e Inglaterra mais de uma espécie ou morfotipo pode ser encontrado na mesma formação geológica (Medeiros *et al.*, 2014; Evers *et al.*, 2015; Hendrickx *et al.*, 2016; Aureliano *et al.*, 2018; Arden *et al.*, 2019; Barker *et al.*, 2021; de França *et al.*, 2021; Samathi *et al.*, 2021; Mateus & Estraviz-López, 2022).

Isso pode indicar que os Spinosauridae foram abundantes quando as circunstâncias ambientais beneficiavam o seu nicho ecológico, o que pode ter impulsionado a sua diversidade (Hone *et al.*, 2010; Hone & Holtz, 2017; Barker *et al.*, 2021). Presentes na mesma área os Spinosauridae estariam sujeitos a interações interespecíficas e sua separação de nichos pode ter sido espacial, ocupando diferentes habitats dentro de um ecossistema temporal alternando entre dias ou estações e até mesmo condicional (Barker *et al.*, 2021).

O mesmo pode ser dito em relação ao compartilhamento de habitat com terópodes das famílias Abelisauridae e Carcharodontosauridae que pode ser observado nas Formações Alcântara, Bahariya e Grupo Kem Kem, sendo que Spinosauridae foi a família mais abundante nesses locais (Novas *et al.*, 2013; Medeiros *et al.*, 2014; Ijouiher, 2016; Candeiro *et al.*, 2018; Barker *et al.*, 2021). Casos parecidos de simpatria de terópodes de grande porte da mesma família ou de outros grupos são comuns em outras formações, apesar das demandas ecológicas exigirem que predadores grandes ocorram a uma baixa diversidade taxonômica (Molnar, 1990; Van Valkenburgh & Molnar, 2002; Hone *et al.*, 2011; Isasmendi *et al.*, 2020; Barker *et al.*, 2021).

Alternativamente há a hipótese de que as três famílias mencionadas foram ambientalmente e ecologicamente segregadas devido ao contexto estratigráfico que pode não estar completamente resolvido (Hone *et al.*, 2010; Chiarenza & Cau, 2016). Já em relação a mais de um espinossaurídeo no mesmo local, alguns autores alternativamente sugerem que os diferentes elementos presentes representam a mesma espécie (Ibrahim *et al.*, 2014, 2020; Candeiro *et al.*, 2018; Smyth *et al.*, 2020; Sereno *et al.*, 2022). Há também a possibilidade de que se os diferentes espinossaurídeos presentes na mesma formação estejam separados por tempo geológico, o que sugerimos que pode indicar anagenesis (Barker *et al.*, 2021).

A vela dorsal ou caudal e as cristas cranianas sagitais ou nasais, podem ser interpretadas como estruturas de sinalização ou exibicionismo social-sexual, o mesmo pode ser dito para a vela presente na cauda do *Spinosaurus* que é similar à do macho da salamandra *Triturus cristatus* Laurenti, 1768 que também possui esta função (Charig & Milner, 1986; Sues



et al., 2002; Ibrahim et al., 2014; Hone & Holtz, 2017, 2021; Sereno et al., 2022). As cristas craniais em Baryonychinae são baixas e cruzadas enquanto suas arcadas supraciliares são inchadas, o que pode sugerir uso para comportamentos agonísticos, enquanto as cristas de Spinosaurinae são elevadas e posicionadas mais anteriormente no crânio, sendo que seu tamanho pequeno permite que a sinalização ou exibicionismo seja feito sem alertar sua presa, (Sues et al., 2002; Hone et al., 2012; Hone & Holtz, 2017; Sereno et al., 2022).

Já foi sugerido que a vela dorsal teria uma função similar a corcova de camelídeos ou de bisões, porém ela é melhor comparável a velas de outros dinossauros e de répteis como os dos gêneros *Dimetrodon* Cope, 1878 e *Edaphosaurus* Cope, 1882 (Bailey, 1997; Bertin, 2010; Hone & Holtz, 2017). Outros sugerem seu uso para a termorregulação, apesar de que os ambientes aquáticos onde eles caçavam poderiam realizar essa função, por isso até que análises biomecânicas mais completas sejam realizadas ela é melhor interpretada como produto de seleção sexual e como objeto de sinalização e exibicionismo social-sexual (Amiot et al., 2010; Bertin, 2010; Hone & Holtz, 2017). Tanto a vela quanto a crista cranial seriam visíveis quando o animal estivesse nadando e pescando sinalizando para outros animais a sua presença (Ibrahim et al., 2014; Hone & Holtz, 2017).

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os espinossaurídeos foram terópodes amplamente distribuídos e diversificados, sendo provavelmente predadores generalistas das margens de ambientes aquáticos, apesar de alguns autores defenderem que alguns membros eram extremamente especializados e capazes de perseguir presas ativamente na coluna de água, hipótese com a qual discordamos (Bertin, 2010; Ibrahim et al., 2014, 2020; Hone & Holtz, 2017, 2019, 2021; Candeiro et al., 2017; Barker et al., 2021; Fabbri et al., 2022; Sereno et al., 2022).

Aqui compilamos diagnoses atualizadas para os 20 táxons atribuídos à família na seguinte ordem: espinossaurídeos com posição interna incerta - *Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Vallibonavenatrix cani*, *Iberospinus natarioi*, *Suchosaurus girardi*, *Cristatusaurus lapparenti*; Spinosaurinae - *Spinosaurus aegyptiacus*, *Spinosaurus maroccanus*, *Sigilmassasaurus brevicollis*, *Oxalaia quilombensis*, *Irritator challengerii*, *Angaturama limai*, *Ichthyovenator laosensis*, *Camarillasaurus chirurgidae*, *Siamosaurus suteethorni*, *Sinopliosaurus fusuiensis*; Baryonychinae - *Baryonyx walkeri*, *Suchosaurus cultridens*; Ceratosuchopsini - *Suchomimus tenerensis*, *Ceratosuchops inferodios* e *Riparovenator milnerae*.

Destes, foram considerados como válidos: *Spinosaurus aegyptiacus*, *Baryonyx walkeri*, *Irritator challengerii*, *Angaturama limai*, *Sigilmassasaurus brevicollis sensu Evers et al. (2015)*, *Cristatusaurus lapparenti*, *Suchomimus tenerensis*, *Oxalaia quilombensis*, *Ichthyovenator laosensis*, *Camarillasaurus chirurgidae*, *Vallibonavenatrix cani*, *Ceratosuchops inferodios*, *Riparovenator milnerae* e *Iberospinus natarioi (sensu Holtz et al., 2004; Carrano et al., 2012; Evers et al., 2015; Hone & Holtz, 2017; Sales & Schultz, 2017; Lacerda et al., 2022)*.

Os seis táxons restantes foram considerados como *nomina dubia*: *Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Spinosaurus maroccanus*, *Siamosaurus suteethorni*, *Sinopliosaurus fusuiensis*, *Suchosaurus cultridens* devido à falta de elementos diagnósticos e/ou autapomorfias (Evers et al., 2015; Mateus et al., 2011; Smyth et al., 2020). Destes, três foram considerados como *incertae sedis*: *Ostafrikasaurus crassiserratus*, *Suchosaurus girardi*, *Suchosaurus cultridens*, pelos mesmos motivos e pela possibilidade de representarem indivíduos de outros táxons já estabelecidos dentro Spinosauridae ou de *Ostafrikasaurus crassiserratus* possivelmente ser um membro de Ceratosauria, Noosauridae mais especificamente (Soto et al., 2020; Smyth et al., 2020; Barker et al., 2021).

Em relação aos problemas de taxonomia e filogenia interna da família que abordamos, eles ocorrem pela falta de elementos que sejam diagnósticos o suficiente, a falta de sobreposição de diferentes elementos e a aparente raridade de Spinosauridae e só podem ser solucionados com a descoberta de mais materiais e, talvez, a realização de revisões mais detalhadas de elementos já descobertos (Hone et al., 2010; Evers et al., 2015; Sales & Schultz, 2017; Smyth et al., 2020; Barker et al., 2021; Mateus & Estraviz-López, 2022; Isasmendi et al., 2022).

A origem, distribuição e extinção de Spinosauridae ainda não estão bem elucidadas considerando que: não há elementos que, sem dúvida, sejam de Spinosauridae e que datem do período Jurássico; o pico de diversidade de Spinosauridae ocorre no Cretáceo Inferior, em idades que não foram bem preservadas no registro fóssil; o elemento mais recente, espécime chinês XMDFEC V0010, foi encontrado em uma formação geológica do Santoniano, o que sugere que a família não se extinguiu no Cenomaniano; o elemento mais antigo, espécime sergipano LPUFS 5737, data possivelmente do Berriasiano o que o tornaria tão ou mais antigo que os táxons europeus, pode sugerir que o evento

cladogenético que separou as subfamílias ocorreu antes do imaginado e/ou ocorreu na Gondwana ao invés da Laurásia (Milner, 2003; Hone *et al.*, 2010; Sales *et al.*, 2017; Candeiro *et al.*, 2017; Barker *et al.*, 2021, 2022).

Enquanto estes problemas não são elucidados, deixamos algumas sugestões de pesquisa para outros trabalhadores que tenham interesse em Spinosauridae: verificar a possível parafília de Baryonychinae; verificar se há mais elementos de Spinosauridae na Formação Feliz Deserto e a sua idade; verificar se a vela apresentava alguma função biomecânica, além de exibicionismo e sinalização social-sexual; estudar o desenvolvimento ontogenético da família em formações onde há morfotipos de diferentes tamanhos; verificar se dentes atribuídos a crocodilos em coleções norte-americanas do Jurássico podem ser na realidade de espinossaurídeos como sugerido por Bertin *et al.* (2010); analisar se em formações que apresentam mais de um morfotipo se eles realmente representam duas espécies e investigar nas formações em que os holótipos de Spinosauridae foram encontrados se há outros elementos mais completos.

Essas são algumas sugestões que elencamos e que podem auxiliar a melhor compreender estes intrigantes terópodes, detalhadamente estudados em nossa revisão, os quais merecem mais atenção e pesquisas.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos a arqueóloga Dra. Giulia Marciani pela ajuda com a coleta dos artigos; ao Curador Rod Scheetz pela imagem e discussão sobre o espécime BYU 612/45004; aos paleontólogos Dra. Fabianna Vieira e Dr. Alexandre Liparini pelas imagens do espécime LPUFS 5737; ao paleontólogo Dr. José Ignácio Canudo pela imagem do espécime Endemas PV 6; às biólogas, biólogo, paleontólogo e palinóloga Dra. Maria Assunta, Dra. Eliara Solange Müller, Dr. Junir Lutinski, doutorando Ruben Alexandre Boelter e Dra. Gisele Leite de Lima Primam pelas sugestões nas primeiras versões deste manuscrito; aos paleontólogos Dr. Octávio Mateus, Dr. Dave Hone, Dr. Marcos Sales e Dr. Rodrigo Temp Müller pelas discussões que tivemos sobre a taxonomia de Spinosauridae e aos revisores anônimos da Paleodest por suas contribuições a este manuscrito.

## REFERÊNCIAS

- Allain, R.; Xaisanavong, T.; Richir, P. & Khentavong, B. 2012. The first definitive Asian spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the early Cretaceous of Laos. *Naturwissenschaften*, **99**:369–377. doi:10.1007/s00114-012-0911-7
- Alonso, A.; Navarro-Lorbés, P.; Núñez-Lahuerta, C. & Canudo, J. I. 2015. Small-sized spinosaurids from the Lower Barremian (Lower Cretaceous) of Spain. In: Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists, 13, 2015. *Abstracts, Opole*, p. 137.
- Amiot, R.; Buffetaut, E.; Lécuyer, C.; Wang, X.; Boudad, L.; Ding, Z.; Fourel, F.; Hutt, S.; Martineau, F.; Medeiros, M.A.; Mo, J.; Simon, L.; Suteethorn, V.; Sweetman, S.; Tong, H.; Zhang, F. & Zhou, Z. 2010. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology*, **38**:139–142. doi:10.1130/G30402.1
- Apesteguía S.; Smith, N.D.; Valieri, R.J. & Makovicky, P.J. 2016. An Unusual New Theropod with a Didactyl Manus from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Plos One*, **11**: e0157793. doi: 10.1371/journal.pone.0157793
- Arden, T.M.S.; Klein, C.G.; Zouhri, S. & Longrich, N. 2019. Aquatic adaptation in the skull of carnivorous dinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) and the evolution of aquatic habits in spinosaurids. *Cretaceous Research*, **93**:275–284. doi:10.1016/j.cretres.2018.06.013
- Aureliano, T.; Guilardi, A.M.; Buck, P.V.; Fabbri, M.; Samathi, A.; Delcourt, R.; Fernandes, M.A. & Sander, M. 2018. Semi-aquatic adaptations in a spinosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, **90**:283–295. doi:10.1016/j.cretres.2018.04.024
- Bailey, J.B. 1997. Neural spine elongation in dinosaurs: sailbacks or buffalo-backs? *Journal of Paleontology*, **71**:1124–1146. doi:10.1017/S0022336000036076
- Barker, C.T.; Hone, D.W.E.; Naish, D.; Cau, A.; Lockwood, J.A.F.; Foster, B.; Schneider, P. & Gostling, N.J. 2021. New spinosaurids from the Wessex Formation (Early Cretaceous, UK) and the European origins of Spinosauridae. *Scientific Reports*, **11**:19340. doi:10.1038/s41595-021-97870-8
- Barker, C.T.; Lockwood, J.A.F.; Naish, D.; Brown, S.; Hart, A.; Tulloch, E. & Gostling, N.J. 2022. A European giant: a large spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Vectis Formation (Wealden Group, Early Cretaceous), UK. *Peer J*, **10**:e13543. doi:10.7717/peerj.13543
- Barrett, P.M.; Benson, R.B.J.; Rich, T.R. & Vickers-Rich, P. 2011. First spinosaurid dinosaur from Australia and the cosmopolitanism of Cretaceous dinosaur faunas. *Biology Letters*, **7**:933–936. doi:10.1098/rsbl.2011.0466
- Beevor, T.; Quigley, A.; Smith, R.E.; Smyth, R.S.; Ibrahim, N.; Zouhri, S. & Martill, D.M. 2020. Taphonomic evidence supports an aquatic lifestyle for Spinosaurus. *Cretaceous Research*, **117**:104627. doi:10.1016/j.cretres.2020.104627
- Benton, M. J.; Bouaziz, S.; Buffetaut, E.; Martill, D., Ouaja, M.; Soussi, M. & Trueman, C. 2000. Dinosaurs and other fossil vertebrates from fluvial deposits in the Lower Cretaceous of southern Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **157**:227–246. doi:10.1016/S0031-0182(99)00167-4
- Benson, R.B.J. 2010. A description of *Megalosaurus bucklandii* (Dinosauria: Theropoda) from the Bathonian of the UK and the relationships of Middle Jurassic theropods. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **158**:882–935. doi: 10.1111/j.1096-3642.2009.00569.x
- Benson, R.B.J.; Carrano, M.T. & Brusatte, S.L. 2010. A new clade of archaic large-bodied predatory dinosaurs (Theropoda: Allosauroidae) that

- survived to the latest Mesozoic. *Naturwissenschaften*, **97**:71–78. doi:10.1007/s00114-009-0614-x
- Bertin, T. 2010. A Catalogue of Material and Review of the Spinosauridae. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, **7**:1–39.
- Bittencourt, J. & Kellner, A.W.A. 2004. On a sequence of sacrocaudal theropod dinosaur vertebrae from the Lower Cretaceous Santana Formation, Northeastern Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, **62**:309–320.
- Britt, B.B. 1991. Theropods of Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Late Jurassic), Colorado, with emphasis on the osteology of *Torvosaurus tanneri*. *Brigham Young University Geology Studies*, **37**:1–72.
- Buffetaut, E. 2007. The spinosaurid dinosaur *Baryonyx* (Saurischia, Theropoda) in the Early Cretaceous of Portugal. *Geological Magazine*, **144**:1021–1025. doi:10.1017/S0016756807003883
- Buffetaut, E. 2010. Spinosaurids before Stromer: early finds of spinosaurid dinosaurs and their interpretations. *Geological Society, London, Special Publications*, **343**:175–188. doi:10.1144/SP343.10
- Buffetaut, E. 2012. An early spinosaurid dinosaur from the Late Jurassic of Tendaguru (Tanzania) and the evolution of the spinosaurid dentition. *Oryctos*, **10**:1–10.
- Buffetaut, E. & Ingavat, R. 1986. Unusual theropod dinosaur teeth from the Upper Jurassic of Phu Wiang Northeastern Thailand. *Revue de Paléobiologie*, **5**:217–220.
- Buffetaut, E.; Martill, D. & Escuillié, F. 2004. Pterosaurs as part of a spinosaur diet. *Nature*, **430**:33–33. doi:10.1038/430033a
- Buffetaut, E. & Ouaja, M. 2002. A new specimen of *Spinosaurus* (Dinosauria, Theropoda) from the Lower Cretaceous of Tunisia, with remarks on the evolutionary history of the Spinosauridae. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **173**:415–421. doi:10.2113/173.5.415
- Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 1999. The dinosaur fauna of the Sao Khua Formation of Thailand and the beginning of the Cretaceous radiation of dinosaurs in Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **150**:13–23. doi:10.1016/S0031-0182(99)00004-8
- Buffetaut, E.; Suteethorn, V.; Tong, H. & Amiot, R. 2008. An Early Cretaceous spinosaurid theropod from southern China. *Geological Magazine*, **145**:745–748. doi:10.1017/S0016756808005360
- Candeiro, C.R.A.; Brusatte, S.L. & Souza, A.L. 2017. Spinosaurid Dinosaurs from the Early Cretaceous of North Africa and Europe: Fossil Record, Biogeography and Extinction. *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, **40**:294–302. doi:10.11137/2017\_3\_294\_302
- Candeiro, C.R.A.; Gil, L. M. & Castro, P.E.P. 2018. Large-sized theropod *Spinosaurus*: an important component of the carnivorous dinosaur fauna in southern continents during the Cretaceous. *BSGF - Earth Sciences Bulletin*, **189**:1–15. doi:10.1051/bsgf/2018010
- Canudo, J.I.; Barco, J.L.; Pereda-Superbiola, X.; Ruiz-Omeñaca, J.I.O.; Salgado, L.; Torcida, F.F.B. & Gasulla, J.M. 2009. What Iberian dinosaurs reveal about the bridge said to exist between Gondwana and Laurasia in the Early Cretaceous. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **180**:5–11. doi:10.2113/gssgfbull.180.1.5
- Canudo, J.I.; Salgado, L.; Barco, J.L.; Bolatti, R. & Ruiz-Omeñaca, J.I. 2004. Dientes de dinosaurios terópodos y saurópodos de la Formación Cerro Lisandro (Cenomaniense superior-Turonense inferior, Cretácico superior) en Río Negro (Argentina). *Geo-Temas*, **6**:31–34.
- Carpenter, K. 1990. Variation in *Tyrannosaurus rex*. In: K. Carpenter; P.J. Currie (eds.) *Dinosaur Systematics: Perspectives and Approaches*, Cambridge University Press, p. 139–143.
- Carpenter, K. 2010. Variation in a population of Theropoda (Dinosauria): *Allosaurus* from the Cleveland Lloyd Quarry (Upper Jurassic), Utah, USA. *Paleontological Research*, **14**:250–260. doi:10.2517/1342-8144-14.4.250
- Carrano, T.M.; Benson, R.B.J. & Sampson, S.D. 2012. The phylogeny of Tetanurae (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology*, **10**:211–300. doi:10.1080/14772019.2011.630927
- Cavin, L.; Tong, H.; Boudad, L.; Meister, C.; Piuze, A.; Tabouelle, J.; Arab, M.; Amiot, R.; Buffetaut, E.; Dyke, G.; Hua, S. & Le Loueff, J. 2010. Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco: An overview. *Geological Society of Africa Presidential Review*, **57**:391–412. doi:10.1016/j.jafrearsci.2009.12.007.
- Charig, A.J. & Milner, A. C. 1986. *Baryonyx*, a remarkable new dinosaur. *Nature*, **324**:359–360.
- Charig, A.J. & Milner, A.C. 1997. *Baryonyx walkeri*, a fish eating dinosaur from the Wealden of Surrey. *Bulletin of the Natural History Museum. Geology series*, **53**:11–70.
- Chiarenza, A.A. & Cau, A. 2016. A large abelisaurid (Dinosauria, Theropoda) from Morocco and comments on the Cenomanian theropods from North Africa. *Peer Journals*, **4**:e1754. doi:10.7717/peerj.1754
- Chure, D.J. & Madsen, J.H. 1996. Variation in aspects of the tympanic pneumatic system in a population of *Allosaurus fragilis* from the Morrison Formation (Upper Jurassic). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**:63–66. doi:10.1080/02724634.1996.10011284
- Cordeiro, A.M.; Oliveira, G.M.D.; Rentería, J.M. & Guimarães, C.A. 2007. Revisão sistemática: uma revisão narrativa. *Revista do Colégio Brasileiro de Cirurgiões*, **34**:428–431. doi:10.1590/S0100-69912007000600012
- Cuesta, E.; Ortega, F. & Sans, J. L. 2018. Appendicular osteology of *Concavenator corcovatus* (Theropoda; Carcharodontosauridae; Early Cretaceous; Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **38**:e1485153
- Cuff, A.R. & Rayfield, E.J. 2013. Feeding Mechanics in Spinosaurid Theropods and Extant Crocodylians. *Plos One*, **8**:84–95. doi:10.1371/journal.pone.0065295
- Dal Sasso, C.; Maganuco, S.; Buffetaut E. & Mendez, M. A. 2005. New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25**: 888–896. doi:10.1671/0272-4634(2005)025[0888:NIOTSO]2.0.CO;2
- DePalma, R.A.; Burnhamb, D.A.; Martin, L.D.; Rothschild, B.M. & Larson, P.L. 2013. Physical evidence of predatory behavior in *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **110**:12560–12564. doi:10.1073/pnas.1216534110
- Eaton, J.G.E.; Kirkland, J.I.; Hutchison, J.H.; Denton, R.; O'Neill, R.C. & Parrish, J.M. 1997. Nonmarine extinction across the Cenomanian-Turonian boundary, southwestern Utah, with a comparison to the Cretaceous-Tertiary extinction event. *Geological Society of America Bulletin*, **109**: 560–567. doi:10.1130/0016-7606(1997)109%3C0560:NEATCT%3E2.3.CO;2
- Evers, S.W.; Rauhut, O.W.M.; Milner, A.C.; Mcfeeters, B. & Allain, R. 2015. A reappraisal of the morphology and systematic position of the theropod dinosaur *Sigilmassasaurus* from the “middle” Cretaceous of Morocco. *Peer Journals*, **3**:e1323. doi:10.7717/peerj.1323



- Fabbri, M.; Navalón, G.; Benson, R.B.J.; Pol, D.; O'Connor, J.; Bhullar, B.A.S.; Erickson, G. M.; Norell, M.A.; Orkney, A.; Lamanna, M.C.; Zouhri, S.; Becker, J.; Emkell, A.; Dal Sasso, C.; Bindellini, G.; Maganuco, S.; Auditore, M. & Ibrahim, N. 2022. Subaqueous foraging among carnivorous dinosaurs. *Nature*, **603**:852–857. doi:10.1038/s41586-022-04528-0
- Fanti, F., Cau, A., Martinelli, A. & Contessi, M., 2014. Integrating palaeoecology and morphology in theropod diversity estimation: a case from the Aptian-Albian of Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **410**:39–57. doi:10.1016/j.palaeo.2014.05.033
- Fara, E. & Benton M. J. 2000. The fossil record of Cretaceous tetrapods. *Palaio*, França, T.C.D.; Brilhante, N.S.; Nobre, Y.D.O.M.; Medeiros, M.A.; Lindoso, R.M. & Costa, F.R. 2021 The first record of a spinosaurid pedal ungual from Brazil (Boca do Forno Ravine, Itapeturu Formation, Parnaíba Basin). *Historical Biology*, 1–10. doi:10.1080/08912963.2021.1981890
- 15**:161–165. doi:10.1669/0883-1351(2000)015<0161:TFROCT>2.0.CO;2
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, **8**:1–55.
- Gianecchini, F. A.; Makovicky, P. J. & Apesteguía, S. 2010. The teeth of the unenlagiine theropod Buitreraptor from the Cretaceous of Patagonia, Argentina, and the unusual dentition of the Gondwanan dromaeosaurids. *Acta Paleontologia Polonica*, **56**:279–290. doi:10.4202/app.2009.0127
- Hanson, M. & Makovicky, P. J. 2014. A new specimen of *Torvosaurus tanneri* originally collected by Elmer Riggs. *Historical Biology*, **26**:775–784. doi:10.1080/08912963.2013.853056
- Hasegawa, Y.; Buffetaut, E.; Manabe, M. & Takakuwa, Y. 2003. A possible spinosaurid tooth from the Sebayashi Formation (Lower Cretaceous), Gunma, Japan. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History*, **7**:1–5.
- Heckberg, N. & Rauhut, O. W. M. 2020. Histology of spinosaurid dinosaur teeth from the Albian-Cenomanian of Morocco: Implications for tooth replacement and ecology. *Paleontologia Electronica*, **23**:a48. doi:10.26879/1041
- Henderson, D.M. 2018. A buoyancy, balance and stability challenge to the hypothesis of a semi-aquatic *Spinosaurus* Stromer, 1915 (Dinosauria: Theropoda). *Peer Journals*, **6**:e5409. doi:10.7717/peerj.5409
- Hendrickx, C. & Mateus, O., 2014. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa*, **3759**:1–74. doi:10.11646/zootaxa.3759.1.1
- Hendrickx, C.; Mateus, O. & Araújo, R. 2015. A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **35**:e982797. doi:10.1080/02724634.2015.982797
- Hendrickx, C., Mateus, O., Araújo, R. & Choiniere, J. 2019. The distribution of dental features in non-avian theropod dinosaurs: taxonomic potential, degree of homoplasy, and major evolutionary trends. *Paleontologia Electronica*, **22**:1–110. doi:10.26879/820
- Hendrickx, C.; Mateus, O. & Buffetaut, E. 2016. Morphofunctional Analysis of the Quadrate of Spinosauridae (Dinosauria: Theropoda) and the Presence of *Spinosaurus* and a Second Spinosaurine Taxon in the Cenomanian of North Africa. *Plos One*, **11**:46–95. doi:10.1371/journal.pone.0144695
- Hassler, A.; Martin, J. E.; Amiot, R.; Tacaíl, T.; Godet, F. A.; Allain, R. & Balter, V. 2018. Calcium isotopes offer clues on resource partitioning among Cretaceous predatory dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society*, **285**:20180197. doi:10.1098/rspb.2018.0197
- Holtz, T.R.; Molnar, R.E. & Currie, P.J. 2004. Basal Tetanurae. In: D. Weishampel (ed.) *The Dinosauria*. University of California. Press, p. 71–110. doi:10.1525/california/9780520242098
- Hone, D.W.E., Xu, X. & Wang, D.Y. 2010. A probable baryonychine (Theropoda: Spinosauridae) tooth from the Upper Cretaceous of Henan Province, China. *Vertebrata Palasiatica*, **48**:19–26.
- Hone, D.W.E.; Wang, K.; Sullivan, C.; Zhao, X.; Chen, S.; Li, D.; Ji, S.; Ji, Q. & Xu, X. 2011. A new, large tyrannosaurine theropod from the Upper Cretaceous of China. *Cretaceous Research*, **32**:495–503.
- Hone, D.W.E. & Holtz, T.R. 2017. A Century of Spinosaurids - A Review and Revision of the Spinosauridae with Comments on Their Ecology. *Acta Geologica Sinica - English Edition*, **91**:1120–1132. doi:10.1111/1755-6724.13328
- Hone, D.W.E. & Holtz, T.R. 2019. Comment on: Aquatic adaptation in the skull of carnivorous dinosaurs (Theropoda: Spinosauridae) and the evolution of aquatic habits in spinosaurids. *Cretaceous Research*, **93**:275–284. doi:10.1016/j.cretres.2019.05.010
- Hone, D.W.E. & Holtz, T. R. 2021. Evaluating the ecology of *Spinosaurus*: Shoreline generalist or aquatic pursuit specialist? *Palaentologia Electronica*, **24**:a03. doi:10.26879/110
- Hou, L., Yeh, H. & Zhao, X. 1975. Fossil reptiles from Fusui, Kwangshi. *Vertebrata Palasiatica*, **13**:23–33.
- Ibrahim, N.; Sereno, P.C.; Dal Sasso, C.; Maganuco, S.; Fabbri, M.; Martill, D.M.; Zouhri, S.; Myhrvold, N. & Iurino, D.A. 2014. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science*, **345**:1613–1616. doi:10.1126/science.1258750
- Ibrahim, N.; Maganuco, S.; Dal Sasso, C.; Fabbri, M.; Auditore, M.; Bindellini, G.; Martill, D.M.; Zouhri, S.; Mattarelli, D.A.; Unwin, D.M.; Wiemann, J.; Bonadonna, D.; Amane, A.; Jakubczak, J.; Joger, U.; Lauder, G.V. & Pierce, S.E. 2020. Tail-propelled aquatic locomotion in a theropod dinosaur. *Nature*, **581**:67–70. doi:10.1038/s41586-020-2190-3
- Ijouiher, J. 2016. A reconstruction of the palaeoecology and environmental dynamics of the Bahariya Formation of Egypt. *PeerJ Preprints*, **4**:e2470v1. doi:10.7287/peerj.preprints.2470v1
- Isasmendi, E.; Navarro-Lorbés, P.; Sáez-Benito, P.; Vieira, L. I.; Torices, A. & Pereda-Suberbiola, X. 2022. New contributions to the skull anatomy of spinosaurid theropods: Baryonychinae maxilla from the Early Cretaceous of Igea (La Rioja, Spain). *Historical Biology*, 1–15. doi:10.1080/08912963.2022.2069019
- Janensch, W. 1920. Ueber *Elaphrosaurus Bambergi* und die Megalosaurier des Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*, 225–235.
- Janensch, W. 1925. Die Coelurosaurier und Theropoden der Tendaguru-Schichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaentographica*, **1**:1–99.
- Kellner, A.W.A.; Azevedo, S.A.K.; Machado, E.B.; Carvalho, L.B. & Henriques, D.D. R. 2011. A new dinosaur (Theropoda, Spinosauridae) from the Cretaceous (Cenomanian) Alcântara Formation, Cajual Island, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**:99–108. doi:10.1590/S0001-37652011000100006
- Kellner, A.W.A. & Campos, D. A. 1996. First Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie - Abhandlungen*, **199**:151–166. doi:10.1127/njgpa/199/1996/151

- Kubota, K.; Takakuwa, T. & Hasegawa, Y. 2017. Second discovery of a spinosaurid tooth from the Sebayashi Formation (Lower Cretaceous), Kanna Town, Gunma Prefecture, Japan. *Bulletin of Gunma National Museum*, **21**:1–6.
- Lacerda, M. B. S.; Grillo, O. N.; Romano, P. S. R. 2022. Rostral morphology of Spinosauridae (Theropoda, Megalosauroidea): premaxilla shape variation and a new phylogenetic inference. *Historical Biology*, **34**:1–21. doi:10.1080/08912963.2021.2000974
- Lapparent, A.F. 1960. Les dinosaures du “continental intercalaire” du Sahara central. *Mémoires de la Société Géologique de France*, **88**:3–56.
- Le Loeuff, J., Lång, E., Cavin, L. & Buffetaut, E. 2012. Between Tendaguru and Bahariya: on the age of the Early Cretaceous dinosaur sites from the continental intercalaire and other African formations. *Journal of Stratigraphy*. **36**:486–502.
- Machado, E.B. & Kellner, A.W.A. 2005. Notas Sobre Spinosauridae (Theropoda, Dinosauria). *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, **28**:158–173.
- Madsen, J.H. & Welles, S.P. 2000. Ceratosaurus (Dinosauria, Theropoda): A revised osteology. *Miscellaneous Publications, Utah Geological Survey*, **2**:1–80.
- Maganuco, S. & Dal Sasso, C. 2018. The smallest biggest theropod dinosaur: a tiny pedal ungual of a juvenile Spinosaurus from the Cretaceous of Morocco. *Peer Journals*, **6**:e4785. doi:10.7717/peerj.4785
- Malafaia, E.; Gasulla, J.M.; Escaso, F.; Narváez, I.; Sanz, J.L. & Ortega, F. 2019. A new spinosaurid theropod (Dinosauria: Megalosauroidea) from the upper Barremian of Vallibona, Spain: Implications for spinosaurid diversity in the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Cretaceous Research*, **106**:104221.
- Malafaia, E.; Ortega M.; Escaso, F. & Mocho, P. 2013. Rediscovery of a lost portion of the holotype of *Suchosaurus girardi* (Sauvage, 1897-98), now related to the spinosaurid theropod *Baryonyx*. In: JORNADAS INTERNACIONALES SOBRE PALEONTOLOGÍA DE DINOSAURIOS Y SU ENTORNO, 6, 2013. Libro de resúmenes, Salas de los Infantes, p. 82–84. doi:10.1016/j.cretres.2019.104221
- Martill, D.; Cruickshank, A. R. I.; Frey, E.; Small, P. G. & Clarke, M. 1996. A new crested maniraptoran dinosaur from the Santana Formation (Lower Cretaceous) of Brazil. *Journal of the Geological Society*, **153**: 5–8. doi:10.1144/2Fgsjgs.153.1.0005
- Manitkoon, S.; Deesri, U.; Lauprasert, K.; Warapeang, P.; Nonsrirach, T.; Nilpanapan, A.; Wongko, K. & Chanthasit, P. 2022. Fossil assemblage from the Khok Pha Suam locality of northeastern, Thailand: an overview of vertebrate diversity from the Early Cretaceous Khok Kruat Formation (Aptian-Albian). *Fossil Record*, **25**:83–85. doi:10.3897/fr.25.83081
- Mateus, O.; Araújo, R.; Natário, C. & Castanhinha, R. 2011. A new specimen of the theropod dinosaur *Baryonyx* from the early Cretaceous of Portugal and taxonomic validity of *Suchosaurus*. *Zootaxa*, **2827**:54–68. doi:10.11646/zootaxa.2827.1.3
- Mateus, O. & Estraviz-López, D. 2022. A new theropod dinosaur from the early cretaceous (Barremian) of Cabo Espichel, Portugal: Implications for spinosaurid evolution. *Plos One*, **17**: e0262614. doi:10.1371/journal.pone.0262614
- McFeeters, B. 2021. New mid-cervical vertebral morphotype of Spinosauridae from the Kem Kem Group of Morocco. *Vertebrate Anatomy Morphology Palaeontology*, **8**:182–193.
- Medeiros, M.A. & Schultz, C.L., 2002. A fauna dinossauriana da Laje do Coringa, Cretáceo Médio do Nordeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* **60**:155–162.
- Medeiros, M.A. 2006. Large theropod teeth from the Eocenomanian of northeastern Brazil and the occurrence of Spinosauridae. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **9**:333–338. doi:10.4072/rbp.2006.3.08
- Medeiros, M.A.; Lindoso, R.M.; Mendes, I.D. & Carvalho, I. S. 2014. The Cretaceous (Cenomanian) continental record of the Laje do Coringa flagstone (Alcântara Formation), northeastern South America. *Journal of South American Earth Sciences*, **53**:50–58. doi:10.1016/j.jsames.2014.04.002
- Milner, A.C. 2003. Fish-eating theropods: A short review of the systematics, biology and palaeobiogeography of spinosaurs. In: JORNADAS INTERNACIONALES SOBRE PALEONTOLOGÍA DE DINOSAURIOS Y SU ENTORNO, 2, 2003. *Actas*, Salas de los Infantes, p. 129–138.
- Milner, A.; Buffetaut, E. & Suteethorn, V. 2007. A tall-spined spinosaurid theropod from Thailand and the biogeography of spinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, supplement, **27**:118A.
- Molnar, R.E. 1990. Variation in theory and in theropods. In: K. Carpenter & P.J. Currie (eds.) *Dinosaur Systematics: Approaches and Perspectives*, Cambridge University Press, p. 71–79. doi:10.1017/CBO9780511608377.008
- Myhrvold, N.; Sereno, P. C.; Baumgart, S. L.; Formoso, K. K.; Vidal, D.; Fish, F.E. & Henderson, D.M. 2022. Spinosaurids as ‘subaqueous foragers’ undermined by selective sampling and problematic statistical inference. *BioRxiv*, 487781. doi:10.1101/2022.04.13.487781
- Novas, F.E.; Agnolin, F.; Ezcurra, M. D.; Porfiri, J. & Canale, J. I. 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia. *Cretaceous Research*, **45**:174–215. doi:10.1016/j.cretres.2013.04.001
- Olshevsky, G. 1991. A Revision of the Parainfraclass Archosauria Cope, 1869, Excluding the Advanced Crocodylia. 1ª ed. San Diego, Mesozoic Meanderings, 201 p.
- Paul, G.S. 1988. *Predatory Dinosaurs of the World*. New York, The New York Academy of Sciences, 464 p.
- Rauhut, O.W.M. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Paleontology*, **69**:1–213.
- Rauhut, O.W.M. 2011. Theropod dinosaurs from the late jurassic of Tengaguru (Tanzania). *Special Papers in Paleontology*, **86**:195–239.
- Rauhut, O.W.M.; Canudo, J.I. & Castanera, D.; 2019. A reappraisal of the early Cretaceous theropod dinosaur *Camarillasaurus* from Spain. In: CONFERENCE OF THE EAVP, 17, 2019. *Program and Abstracts*, Brussels, p. 96.
- Rauhut, O.W.M. & Pol, D. 2019. Probable basal allosauroid from the early Middle Jurassic Cañadón Asfalto Formation of Argentina highlights phylogenetic uncertainty in tetanuran theropod dinosaurs. *Scientific Reports*, **9**:18826. doi:10.1038/s41598-013-53672-7
- Rayfield, E.J.; Milner, A.C.; Xuan, V.B. & Young, P. G. 2007. Functional morphology of spinosaur “crocodile-mimic” dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**: 892–901. doi:10.1671/0272-4634(2007)27[892:FMOSCD]2.0.CO;2
- Ruiz-Omeñaça, J.I.; Canudo, J.I.; Cruzado-Caballero, P.; Infante, P. & Moreno-Azanza, M. 2005. Baryonychine teeth (Theropoda: Spinosauridae) from the Lower Cretaceous of La Cantalera (Josa, NE Spain). *Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, **14**:59–63.



- Russell, D.A. 1996. Isolated Dinosaur bones from the Middle Cretaceous of the Tafilalet, Morocco. *Bulletin du Muséum National d'histoire Naturelle. Section C, Sciences de la terre, Paléontologie, Géologie, Mineralogie*, **18**: 349–402.
- Russell, D.A. & Paesler, M.A. 2003. Environments of Mid-Cretaceous Saharan dinosaurs. *Cretaceous Research*, **24**:569–588. doi:10.1016/S0195-6671(03)00072-7
- Sales, M.A.F.; Liparini, A.; De Andrade, M.B.; Aragão, P.R.L. & Schultz, C.L. 2017. The oldest South American occurrence of Spinosauridae (Dinosauria, Theropoda). *Journal of South American Earth Sciences*, **74**: 83–88. doi:10.1016/j.sames.2016.10.005
- Sales, M.A.F. & Schultz, C. L. 2017. Spinosaur taxonomy and evolution of craniodental features: Evidence from Brazil. *Plos One*, **12**:e0187070. doi:10.1371/journal.pone.0187070
- Salgado, L.; Canudo, J.I.; Garrido, A.C.; Ruiz-Omeñaca, J.I.; García, R. A.; Fuente, M. S.; Barco, J. L. & Bollati, R. 2009. Upper Cretaceous vertebrates from El Anfiteatro area, Río Negro, Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, **30**:767–784. doi:10.1016/j.cretres.2009.01.001
- Samathi, A.; Sander, P.M. & Chanthasit, P. 2021. A spinosaurid from Thailand (Sao Khua Formation, Early Cretaceous) and a reassessment of *Camarillasaurus cirugedae* from the Early Cretaceous of Spain. *Historical Biology*, **33**:3480–3494. doi:10.1080/08912963.2021.1874372
- Sampson, S.D.; Carrano, M.T. & Forster, C. A. 2001. A bizarre predatory dinosaur from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, **409**:504–506. doi:10.1038/35054046
- Sánchez-Hernández, B. & Benton, M. 2014. Filling the ceratosaur gap: A new ceratosaurian theropod from the Early Cretaceous of Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, **59**:581–600. doi:10.4202/app.2011.0144
- Sauvage, H.E. 1897-1898. Vertèbres Fossiles du Portugal: Contributions à L'Étude des Poissons et des Reptiles du Jurassique et du Crétacique. Lisbon, Imprimerie de l'Académie Royale des Sciences, 46 p.
- Sereno, P.C.; Beck, A.L.; Dutheil, D.B.; Gado, B.; Larsson, H.C.E.; Lyon, G.H.; Marcot, J.D.; Rauhut, O.W.M.; Sadleir, R.W.; Sidor, C.A.; Varricchio, D.D.; Wilson, G.P. & Wilson, J.A. 1998. A Long-Snouted Predatory Dinosaur from Africa and the Evolution of Spinosaurids. *Science*, **282**:1298–1302. doi:10.1126/science.282.5392.129
- Sereno, P.C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science*, **284**:2137–2147. doi:10.1126/science.284.5423.2137
- Sereno, P.C.; Myhrvold, N.; Henderson, D.M.; Fish, F. E.; Vidal, D.; Baumgart, S.L.; Keillor, T.M.; Formoso, K.K. & Conroy, L.L. 2022. Spinosaurus is not an aquatic dinosaur. *eLife*, **11**:e80092. doi:10.7554/eLife.80092
- Serrano-Martínez, A.; Vidal, D.; Sciscio, L.; Ortega, F. & Knoll, F. 2016. Isolated theropod teeth from the Middle Jurassic of Niger and the early dental evolution of Spinosauridae. *Acta Palaeontologica Polonica*, **61**:403–415. doi:10.4202/app.00101.2014
- Schade, M.; Rauhut, O.W.M. & Evers, S.W. 2020. Neuroanatomy of the spinosaurid *Irritator challengeri* (Dinosauria: Theropoda) indicates potential adaptations for piscivory. *Scientific Reports*, **10**:9259. doi:10.1038/s41598-020-66261-w
- Smith, J.B.; Lamanna, M.C.; Mayr, H. & Lacovara, K.J. 2006. New Information regarding the Holotype of *Spinosaurus aegyptiacus* Stromer, 1915. *Journal of Paleontology*, **80**:400–406. doi:10.1666/0022-3360(2006)080[0400:NIRTHO]2.0.CO;2
- Smith, N.D.; Makovicky, P.J.; Agnolin, F.L.; Ezcurra, M.D.; Pais, D. & Salisbury, S.W. 2008. A Megaraptor-like theropod (Dinosauria: Tetanurae) in Australia; support for faunal exchange across eastern and western Gondwana in the mid-Cretaceous. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275**:2085–2093. doi:10.1098/rspb.2008.0504
- Smyth, R.S.H.; Ibrahim, N. & Martill, D. M. 2020. Sigilmassasaurus is Spinosaurus: A reappraisal of African spinosaurines. *Cretaceous Research*, **114**:104520. doi:10.1016/j.cretres.2020.104520
- Soto, M.; Toriño, P. & Perea, D. 2020. Ceratosaurus (Theropoda, Ceratosauria) teeth from the Tacuarembó Formation (Late Jurassic, Uruguay). *Journal of South American Earth Sciences*, **103**:102781. doi:10.1016/j.jsames.2020.102781
- Stromer, E. 1915. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Agyptens II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen., nov. spec. *Abhandlungen der Mathematisch-Physikalischen Klasse der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, **28**:1–28.
- Sues, H.D.; Frey, E.; Martill, D.M. & Scott, D.M. 2002. *Irritator challengeri*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**:535–547. doi:10.1671/0272-4634(2002)022[0535:ICASDT]2.0.CO;2
- Taquet, P. & Russell, D.A. 1998. New data on spinosaurid dinosaurs from the early cretaceous of the Sahara. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA - Earth and Planetary Science*, **327**:347–353. doi:10.1016/S1251-8050(98)80054-2
- Therrien, F. & Henderson, D.M. 2007. My theropod is bigger than yours ... or not: estimating body size from skull length in theropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**:108–115. doi:10.1671/0272-4634(2007)27[108:MTIBTY]2.0.CO;2
- Van Valkenburgh, B. & Molnar, R. E. 2002. Dinosaurian and mammalian predators compared. *Paleobiology*, **28**:527–543.
- Vullo, R.; Abit, D.; Ballèvre, M.; Billon-Bruyat, J.P.; Bourgeois, R.; Buffetaut, E.; Daviero-Gomez, V.; Garcia, G.; Gomez, B.; Mazin, J.M.; Morel, S.; Néraudeau, D.; Pouech, J.; Rage, J.C.; Schnyder, J. & Tong, H. 2014. Palaeontology of the Purbeck-type (Tithonian, Late Jurassic) bonebeds of Chassiron (Oléron Island, western France). *Comptes Rendus Palevol*, **13**: 421–441. doi.org:10.1016/j.crpv.2014.03.003
- Wongko, K.; Buffetaut, E.; Khamha, S. & Lauprasert, K. 2019. Spinosaurid theropod teeth from the Red Beds of the Khok Kruat Formation (Early Cretaceous) in Northeastern Thailand. *Tropical Natural History*, **19**: 8–20.
- Yoshikazu, H.; Buffetaut, E.; Makoto, M. & Yuji, T. 2003. A possible spinosaurid tooth from Sebayashi Formation (Lower Cretaceous), Gunma, Japan. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History*, **7**:1–5.