

A sauropodomorph dinosaur from the Upper Triassic (Carnian) of southern Brazil

Un dinosaure sauropodomorphe dans le Trias supérieur (Carnien) du Sud du Brésil

Max C. Langer^{a*}, Fernando Abdala^b, Martha Richter^b, Michael J. Benton^a

^a Department of Earth Sciences, University of Bristol, Wills Memorial Building, Queens Road, Bristol BS8 1RJ, UK

^b Museu de Ciências e Tecnologia, PUCRS, av. Ipiranga 6681, Porto Alegre 90619-900, Brazil

(Received 28 May 1999, accepted after revision 19 July 1999)

Abstract — Three newly discovered skeletons from the Carnian red beds of the Santa Maria Formation, south Brazil, represent one of the oldest dinosaurs ever found. The new taxon, *Saturnalia tupiniquim*, is equivalent in age to the earliest dinosaurs from northwestern Argentina, being the oldest sauropodomorph dinosaur known from plentiful skeletal material. The record of *Saturnalia*, a 1.5-m-long gracile plant-eating animal, indicates that, like other major dinosaur lineages, the first representatives of the mainly heavy-built sauropodomorphs were gracile animals. (© 1999 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS.)

Brazil / Triassic / Dinosauria / Sauropodomorpha / *Saturnalia tupiniquim*

Résumé — Trois squelettes, récemment découverts dans les *red-beds* carnien de la formation Santa Maria (Sud du Brésil), représentent un des plus vieux dinosaures jamais découverts. Le nouveau taxon, *Saturnalia tupiniquim*, a un âge équivalent de celui des premiers dinosaures trouvés dans le Nord-Ouest de l'Argentine, et constitue le plus vieux dinosaure sauropodomorphe connu par un abondant matériel. *Saturnalia* était un animal herbivore, gracile et d'une longueur de 1,5 m. Sa présence indique, à l'instar de nombreuses lignées dinosauriennes, que les premiers représentants des sauropodomorphes massifs étaient des animaux graciles. (© 1999 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS.)

Brésil / Trias / Dinosauria / Sauropodomorpha / *Saturnalia tupiniquim*

Version abrégée (voir p. 515)

1. Introduction

Recent studies of dinosaur origins have identified gracile bipedal ornithomorphs from the Ladinian Los Chañares Formation of Argentina as the sister taxa to the major dinosaur groups (Gauthier, 1986; Sereno and Arcucci, 1994; Novas, 1996). Lightly built basal theropods and ornithischians are known from South American Carnian strata (Bonaparte, 1976; Sereno et al., 1993), and represent a clear sequence in evolution from those Middle Triassic dinosaur precursors. Substantially well known sauropodomorph dinosaurs, on the other hand, occur only

about 10 My later, and were already derived, heavily built animals (van Heerden, 1979; Galton, 1990). Earlier sauropodomorphs are Carnian in age, but are based on fragmentary remains, insufficient to depict the whole anatomy of the animals (Raath et al., 1992; Gauffre, 1993).

The dinosaur presented here is the second member of the group known from the Carnian 'Alemoa-beds' of southern Brazil (figure 1), a stratigraphic unit that, since the discovery of *Staurikosaurus pricei* Colbert, is known as one of the oldest strata bearing dinosaur remains. The new dinosaur is a gracile animal that shares features with basal dinosauriforms, but also presents a series of derived fea-

Note communicated by Philippe Taquet.

* Correspondence and reprints.
Max.Langer@bristol.ac.uk

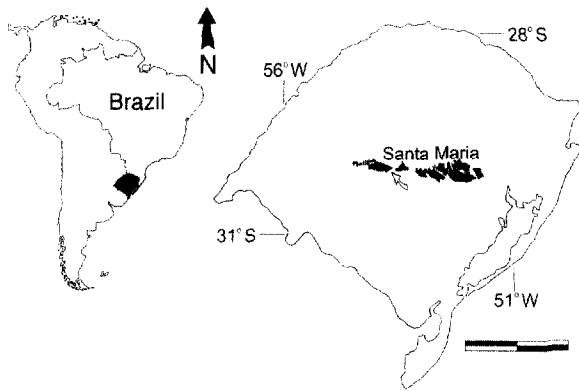


Figure 1. Outcrop area of the Mid-Late Triassic Alemoa Member, Santa Maria Formation, in the state of Rio Grande do Sul, Brazil (U. F. Faccini, unpublished data). Total scale bar = 200 km. The new dinosaur comes from the municipality of Santa Maria (white arrow).

Zone d'affleurement du Membre Alemoa (Trias moyen-récent) de la Formation Santa Maria, dans l'Etat du Rio Grande do Sul, Brésil (Faccini, données non publiées). La barre d'échelle représente 200 km. Le nouveau dinosaure provient de la municipalité de Santa Maria (flèche blanche).

tures that place it among the sauropodomorphs. This makes the Brazilian form the oldest well known member of that major dinosaur group and the best known Carnian plant-eating dinosaur.

2. Systematics

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1877

Sauropodomorpha Huene, 1932

Saturnalia tupiniquim gen. et sp. nov.

Etymology: *Saturnalia*, Latin equivalent to carnival, in reference to the feasting period when the paratypes were found; *tupiniquim*, Portuguese word of indigenous – Guaraní – origin, an endearing way of referring to native things from Brazil.

Holotype. MCP 3844-PV (Museu de Ciências e Tecnologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil), a well-preserved semi-articulated skeleton (figures 2 and 3a) of which the following elements are known: most of the presacral vertebral series, both sides of the pectoral girdle, right humerus, partial right ulna, both sides of the pelvic girdle with the sacral series, left femur and most of the right hind limb.

Paratypes. MCP 3845-PV, skeleton including the natural cast of a mandibular ramus bearing teeth (figure 3b), some disarticulated trunk vertebrae, both sides of the pectoral girdle, right humerus, right side of the pelvic girdle and most of the right hind limb. MCP 3846-PV, an incompletely prepared skeleton, from which a partial tibia and foot, as well as some trunk vertebrae, are known.

Locality. The holotype and paratypes come from the same locality, a private piece of land no. 1945, on BR-509 road, on the outskirts of the city of Santa Maria, state of Rio

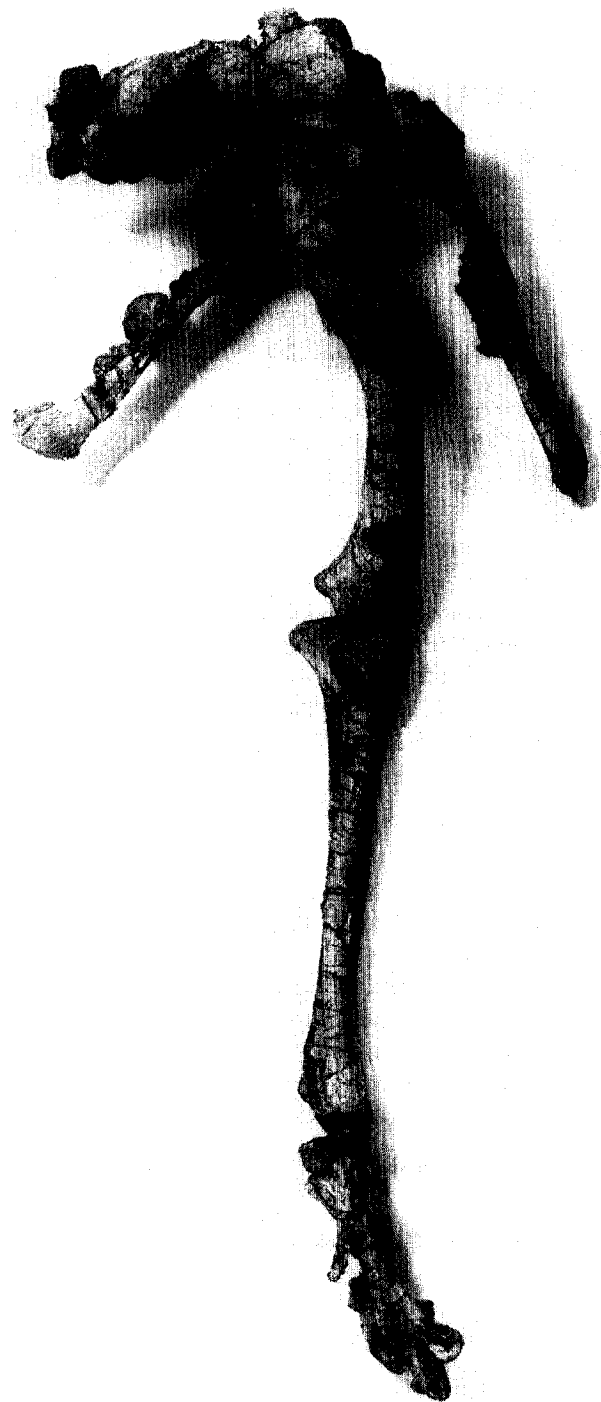


Figure 2. *Saturnalia tupiniquim* gen. et sp. nov., pelvis and most of the right hind limb of the holotype (MCP 3844-PV), depicting the gracile morphology of the earliest sauropodomorphs.

Saturnalia tupiniquim gen. et sp. nov., bassin et majeure partie du membre postérieur droit de l'holotype (MCP 3844-PV), montrant la morphologie gracile des premiers sauropodomorphes.

Grande do Sul, Brazil (53°45' W; 29°40' S). This is presumably the locality known as 'Wald Sanga', where the type material of the cynodont *Gomphodontosuchus brasiliensis* Huene and the archosaur *Hoplitosuchus raii* Huene were excavated.

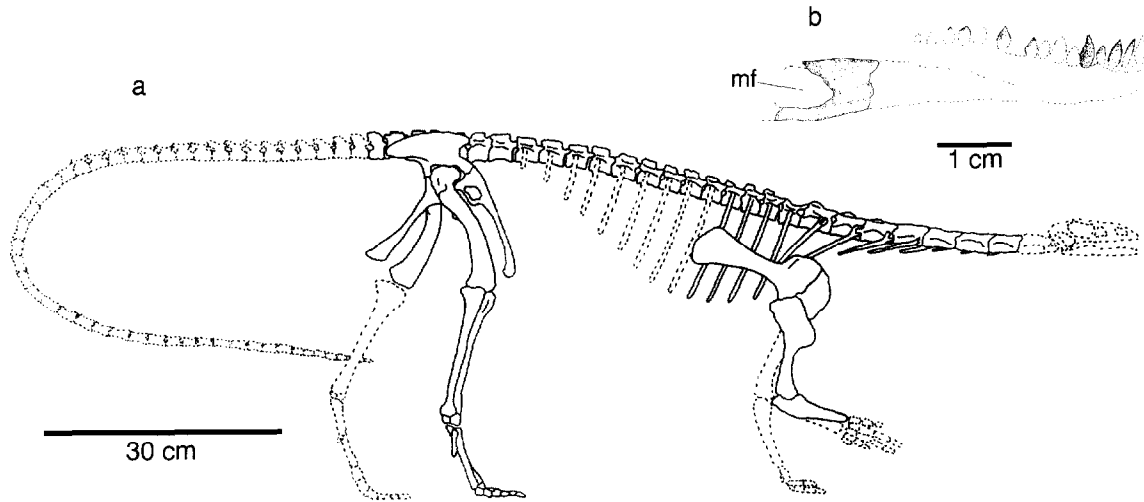


Figure 3. *Saturnalia tupiniquim* gen. et sp. nov. **a.** Skeletal reconstruction based on the preserved parts of the holotype MCP 3844-PV (full lines). **b.** paratype, MCP 3845-PV, natural cast of a mandibular ramus (dashed lines) with preserved parts in full line. mf: external mandibular fenestra.

Saturnalia tupiniquim gen. et sp. nov. **a.** Reconstruction du squelette basée sur les éléments connus (lignes continues) de l'holotype MCP 3844-PV. **b.** Paratype, MCP 3845-PV, moulage naturel du rameau mandibulaire (ligne pointillée), avec les parties préservées en ligne continue. mf : fenêtre mandibulaire externe.

Horizon. The fossils were preserved in the typical red mudstone of the Alemoa Member, Santa Maria Formation, Triassic of the Paraná Basin. Based on the presence of *Hyperodapedon*-like rhynchosaurs in the type locality, the type stratum is assigned to the Rhynchosaur Zone of the Santa Maria Formation.

Diagnosis (based on the holotype). A 1.5-m-long gracile dinosaur with skull length approximately 1/3 of femur length, lanceolate teeth, deltopectoral crest extending for more than 50 % of the humeral length, anterior blade of ilium short and pointed, acetabulum not fully opened, deep proximal portion of pubes, lateral border of pubis robust and triangular in distal view, femur subequal in length to the tibia, well-developed trochanteric shelf on proximal femur, and ascending process of astragalus broad and laterally elongated.

3. Description

The skull of *Saturnalia* is unknown, but its length can be roughly estimated from the partial mandibular ramus of the paratype (figure 2b). That fragment, bearing 16 teeth, probably accounts for most of the dentary, projecting the head length to a maximum of 100 mm. This measurement corresponds to 1/3 of the femur length, a proportion remarkably small if compared to other Carnian dinosauriforms (Colbert, 1970; Sereno and Novas, 1992; Sereno et al., 1993), basal theropods (van Huene, 1934), and basal ornithischians (Thulborn, 1972). Otherwise, it is closer to the sauropodomorph pattern (Galton, 1990).

The teeth of *Saturnalia* are prosauropod-like, being small, lanceolate and coarsely serrated (Galton, 1990). There is some degree of heterodonty, with the anterior

teeth higher, a suggested sauropodomorph apomorphy (Gauffre, 1993), and the posterior teeth are more leaf-shaped. This is a curious feature, because the reverse was reported for *Eoraptor*, which also presents a certain degree of heterodonty (Sereno et al., 1993).

In the vertebral column, *Saturnalia* shows additional similarities with basal sauropodomorphs (Galton, 1973, 1990). The penultimate cervical vertebra is much longer than the trunk vertebrae, and the vertebra added to the sacrum is of caudal origin. In contrast to recent work (Novas, 1996), we consider that the third vertebra of the prosauropod sacrum is of caudal origin, because the transverse process on the posteriormost sacral of these animals is clearly less robust (Bonaparte, 1972; Galton, 1976).

The humerus of *Saturnalia* is sauropodomorph-like (Galton, 1990), bearing a deltopectoral crest that extends for 50 % of the bone length. This structure is about 25 % of the humeral length in dinosaur precursors such as *Marasuchus* (Bonaparte, 1975), but also in basal theropods and ornithischians it is not as long as in *Saturnalia* and other sauropodomorphs, reaching a maximum of 45 % (Huene, 1934; Thulborn, 1972).

The acetabulum of *Saturnalia* is not fully open, suggesting that the complete opening of this structure may have taken place more than once during dinosaur evolution. Another primitive feature is the maintenance of a sigmoid lesser trochanter on the proximal part of the femur. This feature is a clear plesiomorphic condition for the major groups of dinosaurs, since it is present in *Marasuchus* (Sereno and Arcucci, 1994) and *Herrerasaurus* (Novas, 1993).

The ankle joint morphology of *Saturnalia* is similar to that of *Herrerasaurus* (Novas, 1989), with a broad ascend-

ing process of the astragalus. However, this process is more derived in the new taxon, being separated from the anterior margin of the bone by a platform; a feature shared with theropods and other sauropodomorphs. In addition, the process is laterally elongated, resembling the condition seen in prosauropod dinosaurs (Novas, 1989; Galton, 1990).

4. Discussion

A cladistic analysis based only upon the preserved skeletal parts of *Saturnalia*, supports its assignment to the Sauropodomorpha (figure 4). In addition, its overall morphology indicates that *Saturnalia* is the most basal member of that group, a position that corresponds to its greater age than other sauropodomorphs. As a matter of fact, judging

from its slender tibia, fibula and metatarsals, the new taxon is not as robust as most basal sauropodomorphs (Galton, 1990). This gracile morphology is also seen in the basal representatives of the other major dinosaur lineages (Bonaparte, 1976; Sereno et al., 1993), supporting the hypothesis of a common origin of the major groups of dinosaurs from the lightly built Middle Triassic basal ornithodirans (Gauthier, 1986; Novas, 1996).

The phylogenetic position of *Herrerasaurus* and *Staurikosaurus* is debated. Here, two alternative topologies were found (figure 4): either they form a monophyletic Herrerasauridae, sister group of Dinosauria, or they are successive sister groups of Theropoda+Sauropodomorpha. Both hypotheses disagree with recent phylogenetic propositions (Sereno and Novas, 1992; Sereno et al., 1993), which place *Herrerasaurus* and/or *Staurikosaurus* within the

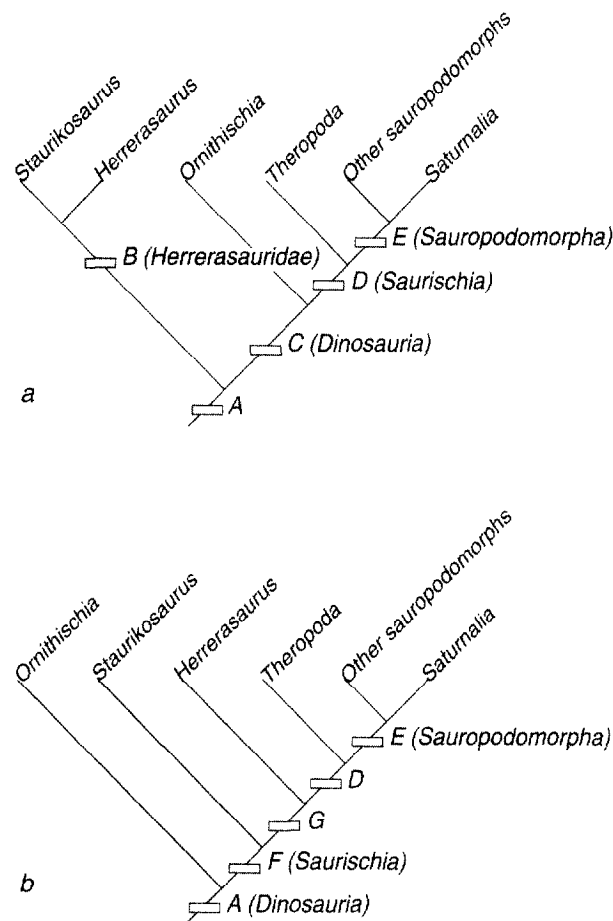


Figure 4. Phylogenetic hypothesis of the relationships of *Saturnalia* to basal dinosauriforms — *Herrerasaurus* and *Staurikosaurus* — and the three major dinosaurian groups: Theropoda, Ornithischia and Sauropodomorpha. The analysis used basal ornithodirans as outgroups and was based on 40 characters taken from various sources (Gauthier, 1986; Novas, 1989, 1993, 1996; Galton, 1990; Sereno et al., 1993). Two most parsimonious trees were found, showing different positions for *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus* and Ornithischia. Synapomorphies are as follows: (A) deltopectoral crest extending for more than 35 % of the humeral length, supracetabular buttress present, pubis and femur subequal in length, femoral head well offset from shaft, cnemial crest present, posterior process of distal tibia projected ventrally/presence of ascending process of astragalus, proximal articulation of calcaneum concave, fourth distal tarsal triangular in proximal view, metatarsals II and IV subequal in length; (B) short posterior blade of ilium, pubic foot well developed; (C) caudal vertebrae incorporated into sacrum, brevis fossa well developed, fibula more than 70 % narrower than the tibia (measured at the middle of the shaft); (D) neck makes up more than 40 % of presacral series length, posterior cervicals about 35 % longer than the anterior trunk vertebrae, ischium enlarged distally, platform anterior to the ascending process of astragalus; (E) skull length less than 50 % of femur length, lanceolate teeth, deltopectoral crest extending for more than 50 % of the humeral length, anterior blade of ilium short and pointed, deep proximal portion of pubes, ascending process of astragalus broad and laterally elongated; (F) ischium shaft rodlike, ischium with ventral keel restricted to its proximal third; (G) tibia subequal in length or shorter than femur.

Hypothèse phylogénétique des relations de *Saturnalia* avec *Herrerasaurus*, *Staurikosaurus* et les trois groupes majeurs des dinosaures : Theropoda, Ornithischia and Sauropodomorpha. Des ornithodires primitifs ont été choisis comme extra-groupes ; l'analyse est basée sur 40 caractères, décrits dans la littérature (Gauthier, 1986 ; Novas, 1989, 1993, 1996 ; Galton, 1990 ; Sereno et al., 1993). Deux arbres, les plus parcimonieux, résultent de cette analyse : ils diffèrent quant aux positions d'*Herrerasaurus*, de *Staurikosaurus* et des ornithischiens. Les

synapomorphies sont les suivantes : (A) crête deltopectorale, s'étendant sur plus de 35 % de la longueur humérale, contrefort supracetabulaire présent, pubis et fémur de longueur sub-égale, tête fémorale bien individualisée du corps de l'os, crête cnémiale présente, processus postérieur du tibia distal projeté ventralement, présence d'un processus ascendant de l'astragale, articulation proximale du calcaneum concave, quatrième tarsien distal triangulaire en vue proximale, métatarsiens II et IV de longueur sub-égale ; (B) lame postérieure de l'ilion courte, pied pubien bien développé ; (C) vertèbres caudales incorporées au sacrum, « brevis fossa » bien développé, fibula au moins de 70 % plus étroite que le tibia (mesure au milieu de la diaphyse) ; (D) cou, représentant plus de 40 % de la longueur de la série présacrale, vertèbres cervicales postérieures d'environ 35 % plus longues que les vertèbres troncales antérieures, ischion élargi distalement, présence d'une plateforme antérieure au processus ascendant de l'astragale ; (E) longueur du crâne égale à la moitié de celle du fémur, dents lancéolées, crête deltopectorale s'étendant sur plus de 50 % de la longueur humérale, lame antérieure de l'ilion courte et pointue, portion proximale du pubis élargie, processus ascendant de l'astragale large et allongé latéralement ; (F) corps de l'ischion en bague, ischion avec une carène ventrale sur son tiers proximal ; (G) tibia de longueur sub-égale ou plus courte que celle du fémur.

Theropoda (but see Benton, 1990; Padian, 1997). As for *Herrerasaurus*, however, the results provided herein may be biased, since we have only analysed morphological features that are available for *Saturnalia*. We did not consider, for instance, features of the skull and hand that may link that genus with the theropods.

The Alemoa Member, cropping out around the city of Santa Maria, has yielded a well known tetrapod fauna that includes *Hyperodapedon*-like rhynchosaurs, the stagonolepid *Aetosauroides*, traversodontid and tritheledontid cynodonts, as well as *Staurikosaurus*. *Saturnalia tupiniquim* belongs to this palaeocommunity, which is commonly assigned to the Rhynchosaur Zone of the Santa Maria Formation. A Late Carnian age can be attributed to this fauna based on comparison with those from the Ischigualasto (Argentina), Lossiemouth Sandstone (Scotland) and Lower Maleri (India) Formations. All these formations are rich in *Hyperodapedon*-like rhynchosaurs, probably the most useful continental tetrapod in dating the

Upper Carnian. In addition, the Ischigualasto Formation provided a radiometric date of 228 Ma (Rogers et al., 1993).

The discovery of a basal sauropodomorph in the Late Carnian, equivalent in age to the earliest flesh-eating dinosaurs, was expected, but has hitherto been suggested mostly on the basis of the fragmentary remains of *Azendohsaurus laaroussii* from the Argana Formation of Morocco (Gauffre, 1993) and an unnamed form from the Pebbly Arkose Formation of Zimbabwe (Raath et al., 1992). These records, together with *Saturnalia*, provide evidence of an already widespread distribution of early sauropodomorphs in the Late Carnian. In fact, the morphology of the proximal femoral fragment of the unnamed Zimbabwean sauropodomorph (Raath et al., 1992) is almost indistinguishable from that of *Saturnalia*, and it would not be surprising if they belonged to the same taxon.

Version abrégée

Des études récentes sur l'origine des dinosaures ont identifié les grâcles ornithodires de la formation Los Chañares d'Argentine comme étant les ancêtres communs des grands groupes de dinosaures (Gauthier, 1986 ; Sereno et Arcucci, 1994 ; Novas, 1996). En fait, de petits théropodes et ornithischiens primitifs sont connus dans les niveaux carniens sud-américains (Bonaparte, 1976 ; Sereno et al., 1993) et représentent une séquence évolutive claire à partir de leurs précurseurs du Trias moyen. D'autre part, les dinosaures sauropodomorphes bien connus n'apparaissent que 10 Ma plus tard et étaient déjà de massifs animaux à caractères dérivés (van Heerden, 1979 ; Galton, 1990). De plus vieux sauropodomorphes ont été trouvés dans les niveaux carniens, mais leurs restes sont très fragmentaires, bien insuffisants pour décrire l'anatomie complète de ces animaux (Raath et al., 1992 ; Gauffre, 1993).

Le dinosaure décrit dans la présente note est le deuxième du groupe en provenance des niveaux carniens d'Alemoa du Sud du Brésil (figure 1). Cette unité stratigraphique est en effet réputée, depuis la découverte de *Staurikosaurus pricei* Colbert, comme étant l'une des plus anciennes strates à dinosaures. Le nouveau taxon est un animal grâcle, partageant des caractères avec les dinosauriformes primitifs tels que *Marasuchus* (Sereno et Arcucci, 1994), *Herrerasaurus* (Sereno et Novas, 1992) et *Staurikosaurus* (Colbert, 1970). De plus, il présente une série de caractères dérivés le plaçant parmi les sauropodomorphes, et il est donc le plus vieux membre de ce groupe basé sur du matériel abondant. Il est également le dinosaure herbivore le mieux connu dans le Carnien.

Systématique

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1877

Sauropodomorpha Huene, 1932

Saturnalia tupiniquim gen. et sp. nov.

Saturnalia tupiniquim gen. et sp. nov. est un dinosaure grâcle de 1,5 m de long, avec la longueur du crâne égale au tiers de celle du fémur, dents lancéolées, crête deltopectorale s'étendant sur plus de 50 % de la longueur humérale, lame antérieure de l'ilion courte et pointue, acetabulum incomplètement ouvert, portion proximale du pubis élargie, bord latéral du pubis robuste et triangulaire en vue distale, fémur de taille équivalente à celle du tibia, rebord trochantérien bien développé sur la partie proximale du fémur et processus ascendant de l'astragale, large et orienté latéralement. *Saturnalia* est représenté par trois squelettes ; l'holotype (MCP 3844-PV) comprend un squelette semi-articulé bien préservé (figures 2 et 3a), dont on connaît les éléments suivants : l'essentiel de la série vertébrale présacrale, la ceinture scapulaire complète, l'humérus droit, l'ulna droit partiel, la ceinture pelvienne complète avec la série sacrale, le fémur gauche et la majeure partie du membre postérieur droit ; les paratypes sont un squelette incluant le moulage naturel d'un rameau mandibulaire portant des dents (figure 3b), des vertèbres troncales désarticulées, la ceinture scapulaire complète, l'humérus droit, la partie droite de la ceinture pelvienne et la majeure partie du membre postérieur droit (MCP 3845-PV), ainsi qu'un squelette en cours de préparation, dont on connaît déjà le pied et un tibia incomplet, de même que des vertèbres troncales (MCP 3846-PV).

Holotype et paratypes proviennent de la même localité, à proximité de la ville de Santa Maria, État du Rio Grande do Sul, Brésil (53°45' W ; 29°40' S). Ils étaient préservés dans la siltite rouge typique du membre Alemoa, formation Santa Maria, dans le Trias du bassin du Paraná. La présence de rhynchosau-

res du genre *Hyperodapedon* dans la localité type assigne la strate type à la zone à Rhynchosaures de la formation Santa Maria.

Description

Le crâne de *Saturnalia* n'est pas connu, mais sa longueur peut être estimée à partir du rameau mandibulaire partiel du paratype (*figure 3b*). Ce fragment, portant 16 dents, correspond probablement à l'essentiel du dentaire, donnant une estimation maximale de 100 mm pour la longueur totale de la tête. Cette mesure représente le tiers de la longueur du fémur, une proportion remarquablement petite par rapport aux autres dinosauriformes carniers (Colbert, 1970 ; Sereno et Novas, 1992 ; Sereno et al., 1993), aux théropodes primitifs (Huene, 1934) et aux ornithischiens primitifs (Thulborn, 1972). Cependant, elle correspond aux proportions observées chez les sauropodomorphes (Galton, 1990). Les dents de *Saturnalia* sont de type prosauropode : petites, lancéolées et grossièrement dentelées (Galton, 1990). On observe un certain degré d'hétérodonie, les dents antérieures étant les plus hautes, ce qui constituerait une apomorphie pour les sauropodomorphes (Gauffre, 1993), les dents postérieures étant plus lancéolées.

D'autres similarités avec les sauropodomorphes primitifs (Galton, 1973, 1990) sont observables sur la colonne vertébrale de *Saturnalia*. L'avant-dernière vertèbre cervicale est, en effet, beaucoup plus longue que les vertèbres troncales et la vertèbre ajoutée au sacrum a une origine caudale. L'humérus est de type sauropodomorphe (Galton, 1990), avec une crête deltopectorale s'étendant sur la moitié de la longueur de l'os. Cette structure représente le quart de la longueur humérale chez les précurseurs des dinosaures tel *Marasuchus* (Bonaparte, 1975) et ne dépasse jamais 45 % chez les théropodes et les ornithischiens primitifs (Huene, 1934 ; Thulborn, 1972).

L'acetabulum de *Saturnalia* n'est pas complètement perforé, suggérant que l'ouverture complète de cette cavité a pu se faire plus d'une fois au cours de l'évolution des dinosaures. Un autre caractère primitif est le maintien du petit trochanter sigmoïde sur la partie proximale du fémur, également présent chez *Marasuchus* (Sereno et Arcucci, 1994) et *Herrerasaurus* (Novas, 1993). L'articulation de la cheville est très semblable à celle observée chez *Herrerasaurus* (Novas, 1989). Cependant, le processus ascendant de l'astragale est plus dérivé chez le nouveau taxon, étant séparé du bord antérieur de l'os par une plate-forme. Ce caractère se retrouve chez tous les autres saurischiens. En outre, le processus ascendant est étiré latéralement, et ce motif ressemble à celui observé chez les prosauropodes (Novas, 1989 ; Galton, 1990).

Acknowledgements. We thank the director of the Museu de Ciências e Tecnologia PUCRS, Dr. J. Bertoletti, for supporting this project, and Dr. J.F. Bonaparte for the substantial scientific assistance during the research. We also thank the DNPM-RS (Departamento Nacional de Produção Mineral) and the Procuradoria Geral do Estado, which gave us access to the fossil locality.

Discussion

Une analyse cladistique basée uniquement sur les caractères connus de *Saturnalia* supporte son assignation au sein des sauropodomorphes (*figure 4*). De plus, sa morphologie générale indique que *Saturnalia* est le plus basal des membres de ce groupe, une position en accord avec son âge. Cependant, il doit être noté que les tibia, fibula et métatarsaux, grêles, montrent que le nouveau taxon n'est pas aussi massif que la majorité des premiers sauropodomorphes (Galton, 1990). Cette morphologie gracile est aussi rencontrée chez les premiers représentants des autres grandes lignées dinosauriennes (Bonaparte, 1976 ; Sereno et al., 1993), étayant ainsi l'hypothèse d'une origine commune des groupes à partir d'ornithodires graciles du Trias moyen (Novas, 1996).

La position phylogénétique d'*Herrerasaurus* et de *Staurikosaurus* est encore débattue. Deux topologies possibles ont été trouvées ici (*figure 4*) : soit les deux taxons forment le groupe monophylétique Herrerasauridae, groupe frère des Dinosauria, soit ils sont positionnés en tant que groupes frères successifs des Theropoda + Sauropodomorpha. Les deux hypothèses sont en contradiction avec de récentes études cladistiques (Sereno et Novas, 1992 ; Sereno et al., 1993), qui placent *Herrerasaurus* et/ou *Staurikosaurus* au sein des théropodes (mais voir Benton, 1990 ; Padian, 1997).

Le membre Alemoa, affleurant à proximité de la ville de Santa Maria, a livré une riche faune de tétrapodes incluant des rhynchosaures de type *Hyperodapedon*, le stagonolépide *Aetosauroides*, des cynodontes traversodontides et trithélédontides, de même que *Staurikosaurus*. *Saturnalia tupiniquim* appartient à cette paléocommunauté traditionnellement assignée à la zone à Rhynchosaures de la formation Santa Maria. Un âge Carnien récent peut être attribué à cette faune, en comparaison avec celles des formations d'Ischigualasto (Argentine), des grès de Lossiemouth (Écosse) et de la partie inférieure de la formation Maleri (Inde). Toutes ces unités stratigraphiques sont riches en spécimens d'*Hyperodapedon*, le tétrapode continental certainement le plus utile pour dater le Carnien supérieur. De plus, la formation d'Ischigualasto a livré une datation radiométrique de 228 Ma (Rogers et al., 1993).

La découverte d'un sauropodomorphe basal dans le Carnien supérieur, de même âge que les premiers dinosaures carnivores, n'est pas surprenante, mais ce fait n'avait jusqu'alors été étayé que par les restes fragmentaires d'*Azendohsaurus laaroussii*, de la formation d'Argana du Maroc (Gauffre, 1993) et d'une forme sans nom de la formation Pebbly Arkose du Zimbabwe (Raath et al., 1992). Ces occurrences, auxquelles s'ajoute celle de *Saturnalia*, témoignent de la large distribution des sauropodomorphes primitifs au Carnien récent.

5. References

- Benton M.J. 1990. Origins and interrelationships of dinosaurs, in: Weishampel D.B., Dodson P. and Osmolska H. (Eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, Los Angeles, 11–30
- Bonaparte J.F. 1972. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico superior), *Opera Lilloana*, 22, 1–183
- Bonaparte J.F. 1975. Nuevos materiales de *Lagosuchus talampayensis* Romer (Thecodontia–Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. Chañarencia inferior, Triásico medio de Argentina, *Acta. Geol. Lilloana*, 13, 5–90
- Bonaparte J.F. 1976. *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of the Ornithischia, *J. Paleontol.*, 50, 808–820
- Colbert E.H. 1970. A Saurischian Dinosaur from the Triassic of Brazil, *Am. Mus. Novitates*, 2405, 1–39
- Galton P.M. 1973. On the anatomy and relationships of *Efraasia diagnostica* (Huene) n. gen., a prosauropod dinosaur (Reptilia: Saurischia) from the Upper Triassic of Germany, *Paläontol. Z.*, 47, 229–255
- Galton P.M. 1976. Prosauropod dinosaurs (Reptilia: Saurischia) of North America, *Postilla*, 169, 1–98
- Galton P.M. 1990. Basal Sauropodomorpha–Prosauropoda, in: Weishampel D.B., Dodson P. and Osmolska H. (Eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, Los Angeles, 320–344
- Gauffre F.-X. 1993. The prosauropod dinosaur *Azendohsaurus laaroussi* from the Upper Triassic of Morocco, *Palaeontology*, 36, 897–908
- Gauthier J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds, in: Padian K. (Ed.), *The Origins of Birds and the Evolution of Flight*, Mem. Calif. Acad. Sci., 8, 1–55
- Heerden J. van. 1979. The morphology and taxonomy of *Euskelosaurus* (Reptilia: Saurischia; Late Triassic) from South Africa, *Nas. Mus.*, 4, 21–84
- Huene F. von. 1934. Ein neuer Coelurosaurier in der thüringischen Trias, *Paläontol. Z.*, 16, 145–170
- Novas F.E. 1989. The tibia and tarsus in Herrerasauridae (Dinosauria, incertae sedis) and the origin and evolution of the dinosaurian tarsus, *J. Paleontol.*, 63, 677–690
- Novas F.E. 1993. New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina, *J. Vert. Paleontol.*, 13, 400–423
- Novas F.E. 1996. Dinosaur monophyly, *J. Vert. Paleontol.*, 16, 723–741
- Padian K. 1997. Phylogeny of Dinosaurs, in: Currie P.J. and Padian K. (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, Academic Press, 546–551
- Raath M.A., Oesterlen P.M. and Kitching J.W. 1992. First record of Triassic Rhynchosauria (Reptilia: Diapsida) from the Lower Zambezi Valley, Zimbabwe, *Palaeontol. Afr.*, 29, 1–10
- Rogers R.R., Swisher III C.C., Sereno P.C., Monetta A.M., Forster C.A. and Martínez R.N. 1993. The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of dinosaurs origins, *Science*, 260, 794–797
- Sereno P.C. and Arcucci A.B. 1994. Dinosaurian precursors from the Middle Triassic of Argentina, *Marasuchus lilloensis*, *J. Vert. Paleontol.*, 14, 53–73
- Sereno P.C., Foster C.A., Rogers R.R. and Monetta A.M. 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria, *Nature*, 361, 64–66
- Sereno P.C. and Novas F.E. 1992. The complete skull and skeleton of an early dinosaur, *Science*, 258, 1137–1140
- Thulborn R.A. 1972. The post-cranial skeleton of the Triassic ornithischian dinosaur *Fabrosaurus australis*, *Palaeontology*, 15, 29–60