

**PROGRAMA DE PÓS-
GRADUAÇÃO EM
GEOCIÊNCIAS E
MEIO AMBIENTE**

REVISÃO DE SPHAGESAURIA (NOTOSUCHIA) NO GRUPO BAURU

PEDRO AKIRA KITAYAMA

Instituto de Geociências e Ciências Exatas

Campus de Rio Claro

Rio Claro - SP

2025

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Campus de Rio Claro

PEDRO AKIRA KITAYAMA

REVISÃO DE SPHAGESAURIA (NOTOSUCHIA) NO GRUPO BAURU

Dissertação de Mestrado apresentada ao Instituto de Geociências e Ciências Exatas do *Campus* de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Geociências e Meio Ambiente.

Orientador: Prof. Dr. Reinaldo José Bertini

Rio Claro - SP
2025

K62r

Kitayama, Pedro Akira

Revisão de Sphagesauria (Notosuchia) no Grupo Bauru /
Pedro Akira Kitayama. -- Rio Claro, 2025

128 f. : il., tabs., fotos, mapas

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista
(UNESP), Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Rio Claro

Orientador: Reinaldo José Bertini

1. Paleontologia. 2. Paleobiologia. 3. Taxonomia (Zoologia).
4. Cretáceo Período. 5. Gondwana (Geologia). I. Título.

IMPACTO POTENCIAL DESTA PESQUISA

A Paleontologia é a ciência que estuda os fósseis, as formas de vida do passado geológico, e sua evolução biológica. Este é um trabalho de Paleontologia que revisita contribuições anteriores sobre os Sphagesauria, um grupo de parentes distantes extintos dos crocodilianos modernos; dentro do contexto geológico do Grupo Bauru, que ocorre principalmente no oeste do estado de São Paulo e Triângulo Mineiro, sendo bastante representativo para o Cretáceo Superior no Brasil. O Grupo Bauru é também onde ocorre a maior diversidade de fósseis de Sphagesauria no Mundo, tendo, portanto, significância tanto local quanto global. Ao revisar e propor um novo olhar para a classificação de espécies destes animais neste contexto geológico, esta dissertação pode fundamentar novas pesquisas envolvendo desde a história evolutiva de crocodilianos e seus parentes, a relações entre unidades geológicas do Cretáceo Superior. Além disso, compila informações sobre as descobertas acerca destes animais extintos tão curiosos, facilitando ao leitor um breve deslumbre sobre estas criaturas com potencial carismático para o público geral, o que é muito promissor para a divulgação científica.

POTENTIAL IMPACT OF THIS RESEARCH

Paleontology is the science that studies fossils, the life forms of the geological past, and their biological evolution. This is a work in Paleontology that revisits previous contributions on Sphagesauria, a group of extinct distant relatives of modern crocodilians, within the geological context of the Bauru Group. This group occurs mainly in the western part of the state of São Paulo and the Triângulo Mineiro region, being highly representative of the Upper Cretaceous in Brazil. The Bauru Group is also where the greatest diversity of Sphagesauria fossils in the world is found, giving it both local and global significance. By reviewing and proposing a new perspective on the classification of these animals within this geological context, this dissertation can support new research ranging from the evolutionary history of crocodilians and their relatives to the relationships between geological units of the Upper Cretaceous. Additionally, it compiles information on discoveries about these fascinating extinct animals, offering readers a brief glimpse into these creatures, which have charismatic potential for the general public — making this work highly promising for scientific outreach.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“Júlio de Mesquita Filho”
Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Campus de Rio Claro

PEDRO AKIRA KITAYAMA

REVISÃO DE SPHAGESAURIA (NOTOSUCHIA) NO GRUPO BAURU

Dissertação de Mestrado
apresentada ao Instituto de
Geociências e Ciências Exatas do
Campus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista “Júlio
de Mesquita Filho”, como parte dos
requisitos para obtenção do título de
Mestre em Geociências e Meio
Ambiente.

Comissão Examinadora

Prof. Dr. REINALDO JOSÉ BERTINI
IGCE / UNESP / Rio Claro (SP)

Profa. Dra. SILVIA REGINA GOBBO
IGCE / UNESP / Rio Claro (SP)

Prof. Dr. ANDRÉ EDUARDO PIACENTINI PINHEIRO
FFP/ UERJ/ São Gonçalo (RJ)

Conceito: Aprovado.

Rio Claro (SP), 06 de maio de 2025.

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr Reinaldo J. Bertini, pela orientação, incentivo, compreensão, ensinamentos, e confiança, a quem sou imensamente grato pela oportunidade na Paleontologia e minha formação acadêmica.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES), que possibilitou a realização deste trabalho.

À Profa. Dra. Silvia Regina Gobbo, pelos ensinamentos, sugestões e incentivo, seu acompanhamento ao longo da pesquisa, incluindo qualificação e defesa.

Ao Prof. Dr André Eduardo Piacentini Pinheiro (Tatu), que, com excelente hospitalidade, me ajudou no MCT; me ofereceu carona e me recebeu na coleção da FFP, na UERJ; deu valiosos conselhos; e de maneira franca apontou as críticas necessárias para o desenvolvimento de minha pesquisa durante a defesa.

À Profa. Dra Martha Richther, que participou atenciosamente da qualificação, com incentivo, apontamentos e sugestões importantes ao texto.

Ao Prof. Dr Pedro de Lorena Godoy, que gentilmente aceitou o convite de suplente da banca de defesa, pelos ensinamentos, sugestões e incentivo.

À Lilia Dietrich Bertini, figura vital em todas as atividades do Museu e do Laboratório, com a qual é um grande prazer trabalhar, pelo incentivo e acolhimento.

Ao amigo e colega de laboratório Luiz Letizio, companheiro nas atividades do Laboratório e do Museu (e dos rolês mais aleatórios), pelos ensinamentos, sugestões, críticas, comentários, ajudas, pitacos, e inumeráveis discussões, tanto relacionados ao trabalho, quanto nos mais diversos tópicos da Paleobiologia.

Aos funcionários da Seção Técnica de Pós-Graduação, da Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Geociências e Meio Ambiente, da Biblioteca da UNESP, e do Departamento de Geologia, pelos serviços e auxílios prestados durante o desenvolvimento deste trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências e Meio Ambiente, pela oportunidade de cursá-lo, e o oferecimento da bagagem em Geociências essencial para um biólogo que pretende trabalhar com Paleontologia se “geologizar”.

À toda minha família, que me acompanhou e me supriu de todo o apoio e carinho, indispensável para minha sobrevivência e bem-estar. Destaco a minha mãe, Gisele; o meu pai, Makoto; a minha irmã, Marina; a minha namorada, Barbara (Babi); e, também, o meu tio, Nelson, pela hospitalidade em minhas estadias no Rio de Janeiro, durante as consultas de acervo em instituições cariocas.

À Ma. Diana, que me recebeu e me auxiliou durante a consulta ao acervo do Museu de História Natural de Taubaté.

Ao Prof. Dr. Célio Haddad, a Aylton e a Nadya, que gentilmente me receberam no

Jacarezário do IB, e permitiram o empréstimo de uma grande quantidade de crânio de jacaré.

Ao Prof. Dr. Ismar Carvalho, que autorizou minha consulta ao acervo da Coleção de Macrofósseis da UFRJ; e às museólogas Flávia e Penélope, pela hospitalidade e auxílio.

Ao Dr. Rafael Costa da Silva, curador que me recebeu no Museu de Ciências da Terra, pela hospitalidade e auxílio.

À Dra. Sandra Tavares e toda equipe do Museu de Paleontologia de Monte Alto, onde fui recebido com hospitalidade e entusiasmo excepcionais, pelo auxílio e incentivo.

À “Dolores”, pelos ensinamentos sobre anatomia craniana de Crocodylomorpha.

Aos colegas Antônio Barros (Toninho), por todas as explicações sobre o Grupo Bauru; Vitor Nadur, companheiro nas atividades do Museu e Laboratório; e Dr. Lucas Inglez, pelos comentários, sugestões e incentivo.

Aos docentes Profa. Dra. Rosemarie Rohn, Prof. Dr. Lucas Warren, e Prof. Dr. Giancarlo Scardia, pelos ensinamentos, que em contribuíram enormemente para minha formação, conselhos, sugestões, incentivo e apoio.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior- Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001

RESUMO

Os Notosuchia compunham um grupo de crocodylomorfos, especialmente gondwânicos e cretácicos, dotados de características peculiares, e até mesmo contrastantes, se comparados com os crocodylianos modernos, com crânios frequentemente curtos ântero-posteriormente, e ausência de adaptações à vida aquática. No Grupo Bauru, que possui um dos registros geológicos mais bem documentados do Cretáceo Superior brasileiro, foram descritas 16 espécies de Notosuchia. Esta quantidade de táxons chama a atenção para aspectos evolutivos e ecológicos dos crocodylomorfos na unidade geológica. No entanto é possível que esta diversidade tenha sido menor que aquela até então descrita, dada a possibilidade de alguns destes morfótipos serem sinonimizados, uma vez que descritos a partir de material fragmentado, suscetível a deformações da rocha associada, e cuja morfologia dos espécimens é passível de certa variabilidade intraespecífica, incluídos efeitos de Ontogenia e Alometria. Portanto este trabalho tem como objetivo avaliar a validade taxonômica dos gêneros de Notosuchia descritos para o Grupo Bauru, considerando a variabilidade morfológica intraespecífica esperada em Crocodylomorpha. A metodologia deste trabalho consiste em três partes principais: a) identificar padrões na variabilidade morfológica intraespecífica de crocodylomorfos viventes, por meio de análises de Anatomia Comparada; b) examinar caracteres em descrições e diagnoses de fósseis de Notosuchia; c) avaliar a validade dos táxons de Notosuchia, considerando a provável variabilidade morfológica intraespecífica, e possíveis efeitos de Ontogenia e Alometria na variação. Com esta revisão taxonômica gêneros de Notosuchia do Grupo Bauru estão sujeitos a serem sinonimizados ou fortalecidos, o que virá a dar suporte para hipóteses filogenéticas e paleobiogeográficas, além de auxiliar em aspectos biocronoestratigráficos nas unidades geológicas onde ocorrem fósseis de notossúquios.

Palavras-chaves: Notosuchia; Sphagesauria; Crocodylomorpha; Taxonomia; Grupo Bauru.

ABSTRACT

Notosuchia is a group of crocodyliforms that were predominantly Gondwanan and from the Cretaceous Period, characterized by peculiar and sometimes contrasting features compared to modern crocodylians. They often had relatively short anteroposterior skulls and lacked adaptations for an aquatic lifestyle. In the Bauru Group, which has one of the best-documented Upper Cretaceous geological records in Brazil, 16 species of Notosuchia have been described. This number of taxa highlights the evolutionary and ecological aspects of crocodyliforms in this geological unit. However it is possible that this diversity might be less than described so far, given the possibility that some of these morphotypes could be synonyms, as they were described from fragmented material that is susceptible to rock deformation, and the morphology of the specimens is subject to some intraspecific variability, including Ontogeny and Allometry effects. Therefore this study aims to assess the taxonomic validity of the Notosuchia genera described for the Bauru Group, considering the expected intraspecific morphological variability in Crocodylomorpha. The methodology of this work consists of three main parts: a) identifying patterns in intraspecific morphological variability of living crocodylomorphs through Comparative Anatomy; b) examining characters in the descriptions and diagnoses of Notosuchia fossils; c) evaluating the validity of Notosuchia taxa, considering the likely intraspecific morphological variability and possible effects of Ontogeny and Allometry on variation. With this taxonomic review, Notosuchia genera from the Bauru Group are subject to being synonymized or reinforced, which will support phylogenetic and paleobiogeographic hypotheses, as well as assist in biostratigraphic aspects in the geological units where Notosuchia fossils are found.

Keywords: Notosuchia; Sphagesauria; Crocodylomorpha; Taxonomy; Bauru Group.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	12
2. OBJETIVOS.....	16
3. CONTEXTO EVOLUTIVO DE NOTOSUCHIA.....	17
3.1 Crocodylomorpha.....	17
3.2 Definições de Notosuchia.....	20
3.3 “Notossúquios avançados” ou Sphagesauria.....	24
4. PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA.....	26
5.	
6. GEOLOGIA REGIONAL.....	39
6.1 O Grupo Bauru na Bacia do Paraná.....	39
6.2 A paleobiota de vertebrados do Grupo Bauru.....	42
6.3 Ocorrências de Notosuchia no Grupo Bauru.....	44
7. MATERIAIS E MÉTODOS.....	48
7.1 Materiais noticiados de Notosuchia no Grupo Bauru.....	49
7.2 Materiais recentes de Crocodylomorpha examinados	72
7.3 Materiais de Notosuchia examinados, desconsiderando revisões taxonômicas.....	74
7.4 Metodologia filogenética.....	75
8. RESULTADOS E DISCUSSÕES.....	95
8.1 Observações sobre a variabilidade morfológica intraespecífica em Crocodylomorpha.....	95
8.2 Discussões taxonômicas.....	86
8.3 Análise filogenética.....	111
9. CONCLUSÕES.....	115
REFERÊNCIAS.....	117
ANEXO 1 - Matriz com terminais representados por espécimens individuais.....	123
ANEXO 2 - Matriz com terminais representados por táxons considerados válidos neste trabalho	125
ANEXO 3 - Matriz com terminais representados por táxons considerados válidos na literatura.....	128

1. INTRODUÇÃO

Notosuchia (*sensu* Gasparini, 1971) é um grupo de crocodylomorfos Mesoeucrocodylia de hábito terrestre, com tamanhos pequenos à médios, e que inclui formas cujas anatomias osteológica e dentária, da qual destacam-se capacidade de movimentos propalinais com a mandíbula, presença de heterodontia, e coroas de formato peculiar, sugerem possíveis hábitos onívoros / herbívoros (Bertini & Carvalho, 1999; Andrade, 2005). Sua distribuição é principalmente gondwânica, sendo encontrados especialmente em rochas do Cretáceo africano e sul-americano (Carvalho & Bertini, 2000).

O Grupo Bauru, que possui um dos registros geológicos mais bem documentados do Cretáceo Superior brasileiro (Batezelli, 1998), se destaca globalmente em relação à diversidade de formas descritas de Notosuchia, com 16 espécies entre 10 gêneros formalmente propostos (Tabela 1), superando qualquer outra unidade geológica do Planeta. Esta riqueza de formas chama a atenção para um aspecto ecológico, sobretudo em relação às pressões evolutivas as quais estes animais estiveram submetidos, e a possível repartição de nichos envolvida em sua evolução.

No entanto é possível que esta diversidade tenha sido menor que aquela até então descrita, dada a possibilidade de algumas destas formas serem sinonimizadas, uma vez que eventualmente descritas a partir de material fragmentado, suscetível a deformações da rocha associada, e cuja morfologia dos espécimens é passível de certa variabilidade intraespecífica, incluindo ontogenética (Blanco & Brochu, 2016).

Fósseis de crocodylomorfos foram estudados no Grupo Bauru desde o início do Século XX por Friedrich von Huene, mas foi Price (1950) quem nomeou a primeira espécie de Notosuchia, *Sphagesaurus huenei*, a partir de 2 dentes molariformes isolados, até então muito distintos de qualquer outro animal conhecido, o que justificaria a proposta de um novo morfótipo. Pol (2003) emenda a diagnose de *Sphagesaurus huenei*, com a descrição de crânio e mandíbula, com dentes incompletos, mas compatíveis com aqueles descritos por Price (1950).

Carvalho & Bertini (1999) descrevem *Marillasuchus amarali*, a partir de um esqueleto razoavelmente completo e articulado, com características semelhantes à *Notosuchus terrestris*, proveniente do Município de Marília, SP. Desta localidade foram coletados vários outros exemplares de *Marillasuchus amarali*, além de um crânio com o qual Nobre *et al.* (2007) propuseram *Marillasuchus robustus*. Porém Augusta (2013)

identifica o material como um indivíduo em estágio ontogenético avançado, e aponta um erro de preparação, sinonimizando *Mariliasuchus robustus* a *Mariliasuchus amarali*. Também a partir de material proveniente de Marília (cerca de 10 km da localidade de onde foram coletados *Mariliasuchus*), Nobre & Carvalho (2006) descrevem *Adamantinasuchus navae*.

Andrade & Bertini (2008) descrevem *Sphagesaurus montealtensis*, a partir de um crânio semelhante ao exemplar de *Sphagesaurus huenei* de Pol (2002). Iori & Carvalho (2011) descrevem *Caipirasuchus paulistanus*, a partir de um outro crânio. Iori et al. (2013) noticiam um novo exemplar de *Sphagesaurus montealtensis*, e observam uma semelhança maior entre os dois fósseis de *Sphagesaurus montealtensis* e *Caipirasuchus paulistanus*, que com o material craniano de *Sphagesaurus huenei*. Com isto o morfótipo é alocado para o Gênero *Caipirasuchus*, renomeando a espécie para *Caipirasuchus montealtensis*.

Outras espécies de *Caipirasuchus* são descritas a partir de novos materiais posteriormente: *Caipirasuchus stenognathus* (Pol et al., 2014); *Caipirasuchus mineirus* (Martineli et al., 2018); *Caipirasuchus attenboroughi* (Ruiz et al., 2021); e *Caipirasuchus catanduensis* (Iori et al., 2024). Em Iori et al. (2024), o segundo exemplar noticiado para *Caipirasuchus montealtensis* em Iori et al. (2013), é reidentificado como *Caipirasuchus catanduensis*.

Também a partir de exemplares com características semelhantes a *Sphagesaurus huenei*, sendo inseridas na Família Sphagesauridae, são descritas as espécies *Armadillosuchus arrudai* (Marinho & Carvalho, 2008); *Morrinhosuchus luziae* (Iori & Carvalho, 2009); *Caryonosuchus pricei* (Kellner et al., 2011 a); *Labidiosuchus amicum* (Kellner et al., 2011 b); *Coronelsuchus civali* (Pinheiro et al., 2021); e *Eptalofosuchus viridi* (Marinho et al., 2022). Em Kellner et al. (2011 a) e Kellner et al. (2011 b) os autores levantam a necessidade de se fazer uma revisão taxonômica formal de Sphagesauridae, questionando a validade de *Sphagesaurus huenei*, uma vez que a morfologia dos dentes isolados, atribuídos como holótipo e parátipo por Price (1950), não são distinguíveis entre *Sphagesaurus*, *Armadillosuchus*, *Caipirasuchus*, *Caryonosuchus* e *Labidiosuchus*.

No entanto, para isto, é necessário não apenas identificar os aspectos morfológicos em que os fósseis podem ser diferenciados, mas também levar em conta que diferenças morfológicas podem representar variações intraespecíficas individuais, ou associadas a fatores como Ontogenia e dimorfismo sexual. Além disto é necessário se ater as normas do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, o que inclui

questões como o princípio de prioridade.

Na Taxonomia são possíveis duas abordagens que se complementam de forma dialética. *Lumpers* são taxonomistas que priorizam as semelhanças entre os objetos que classificam, tendendo a agrupar um conjunto maior de exemplares em uma mesma categoria. *Splitters* são taxonomistas que priorizam as diferenças para a classificação, tendendo a dividir os exemplares em um maior número de conjuntos, porém com menos representantes. As duas abordagens podem oferecer adequações e vieses para cada caso a ser analisado, construindo um corpo de conhecimento mais sólido, se postas em discussão uma com a outra.

Entretanto o histórico de trabalhos taxonômicos sobre Notosuchia, no Grupo Bauru, indica uma provável prevalência da abordagem *splitter* sobre o tema. Apesar da super diversidade de notossúquios poder se configurar como um cenário mais instigante para Paleobiologia Regional, a superestimativa de gêneros e espécies distintas implica na subestimativa da diversidade morfológica possível dentro de cada espécie. Isto também limita, ao reduzir artificialmente o número de exemplares representantes de cada táxon, as possibilidades para uma variedade de estudos que poderiam ser feitos com os fósseis, incluindo investigações sobre o ciclo de vida destes animais, e até mesmo sobre a utilidade biocronoestratigráfica dos notossúquios.

Neste sentido uma revisão taxonômica de Notosuchia do Grupo Bauru, que leva em consideração uma abordagem mais *lumper*, deve contribuir à construção do conhecimento erguida pelos trabalhos anteriores, abrindo novas formas de abordar o tema. Por outro lado, além da possibilitar sinonímias, colocadas em debate, algumas das propostas taxonômicas levantadas até então também podem ser fortalecidas ao serem discutidas por diferentes ângulos.

Tabela 1. Táxons de Notosuchia formalmente descritos para o Grupo Bauru, organizados por família e descrição, não consideradas eventuais sinonímias e revisões.

Notosuchidae	
<i>Marillasuchus amarali</i>	Carvalho & Bertini, 1999
<i>Marillasuchus robustus</i>	Nobre <i>et al.</i> , 2007
Sphagesauridae	
<i>Sphagesaurus huenei</i>	Price, 1950
<i>Adamantinasuchus navae</i>	Nobre & Carvalho, 2006

<i>Armadillosuchus arrudai</i>	Marinho & Carvalho, 2008
<i>Caipirasuchus montealtensis</i>	Andrade & Bertini, 2008
<i>Morrinhosuchus luziae</i>	Iori & Carvalho, 2009
<i>Caipirasuchus paulistanus</i>	Iori & Carvalho, 2011
<i>Caryonosuchus pricei</i>	Kellner <i>et al.</i> , 2011 a
<i>Labidiosuchus amicum</i>	Kellner <i>et al.</i> , 2011 b
<i>Caipirasuchus stenognathus</i>	Pol <i>et al.</i> , 2014
<i>Caipirasuchus mineirus</i>	Martinelli <i>et al.</i> , 2018
<i>Coronelsuchus civali</i>	Pinheiro <i>et al.</i> , 2021
<i>Caipirasuchus attenboroughi</i>	Ruiz <i>et al.</i> , 2021
<i>Eptalofosuchus viridi</i>	Marinho <i>et al.</i> , 2022
<i>Caipirasuchus catanduensis</i>	Iori <i>et al.</i> , 2024

2. OBJETIVOS

Para uma compreensão mais acurada da Ecologia de paleoambientes do Grupo Bauru; e da Sistemática de Crocodylomorpha, este trabalho de revisão taxonômica têm por objetivos.

- 1) Investigar a validade de gêneros e espécies de Notosuchia (*sensu* Gasparini, 1971) descritos para o Grupo Bauru, considerando o estado de preservação dos espécimens, e a variabilidade morfológica intraespecífica esperada para crocodylomorfos vivos.
 - a. Portanto este trabalho pretende compilar os táxons de Notosuchia (famílias Notosuchidae e Sphagesauridae) que ocorrem no Grupo Bauru, e com isto revisar as propostas taxonômicas publicadas, com base nos caracteres representados em seus materiais-tipos.
 - b. Fazer um levantamento dos caracteres utilizados nas diagnoses genéricas e específicas.
 - c. Fazer observações diretas de materiais-tipos de Notosuchia em coleções científicas.
- 2) Aplicar metodologias de Análise Filogenética, para auxiliar na resolução parcimoniosa de questões relativas ao compartilhamento de caracteres taxonomicamente diagnósticos

3. CONTEXTO EVOLUTIVO DE NOTOSUCHIA

3.1. Crocodylomorpha

Crocodylomorpha é um clado com representantes fósseis e vivos de Archosauria (Figura 1), e podem ser reconhecidos por uma série de características morfoanatômicas. O crânio é acinético, possui uma superfície esculturada, e geralmente é longo e achatado dorso-ventralmente; pós-frontal foi perdido; fenestra látero-temporal possui formato triangular; palatais são relativamente desenvolvidos; processo posterior do coracoide é alongado; região cervical é curta; possuem osteodermos dorsais, operando como elementos de proteção, sustentação e eventualmente termorregulação; possuem duas vértebras sacrais, característica plesiomórfica em arcossauros; carpais proximais são alongados (Benton & Clark, 1988; Bertini, 2004; Andrade, 2005).

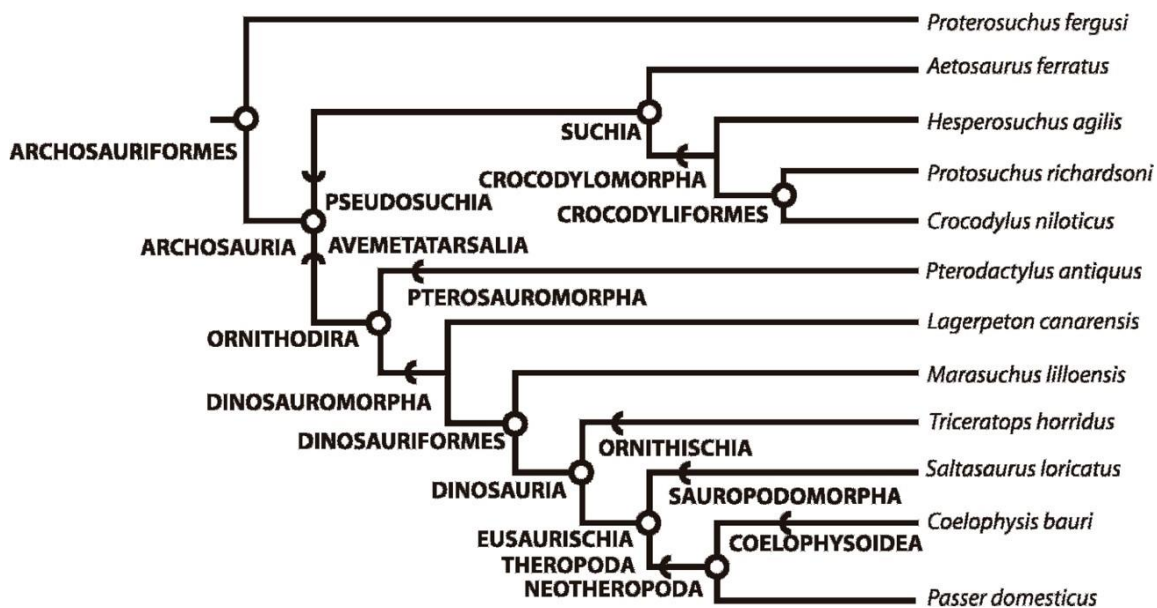


Figura 1: Posição do Clado Crocodylomorpha em Archosauria, em cladograma de Archosauriformes (retirado de Nesbitt, 2011).

Filogeneticamente Crocodylomorpha é definido como o clado mais inclusivo contendo *Crocodylus niloticus*, mas excluindo *Rauisuchus tiradentes*, *Poposaurus gracilis*, *Gracilisuchus stipanicorum*, *Prestosuchus chiniquensis* ou *Aetosaurus ferratus* (Nesbitt, 2011). No entanto a Sistemática Interna (figuras) do grupo ainda é mal resolvida (Mendes, 2019), havendo dificuldades de consenso na literatura (Benton & Clark, 1988; Sereno & Wild, 1992; Wu & Chatterjee, 1993; Parrish, 1991; Clark *et al.*, 2004; Nesbitt, 2011). Para fins didáticos esta seção menciona alguns agrupamentos seguindo Godoy

(2018), conforme cladograma simplificado na Figura 3.

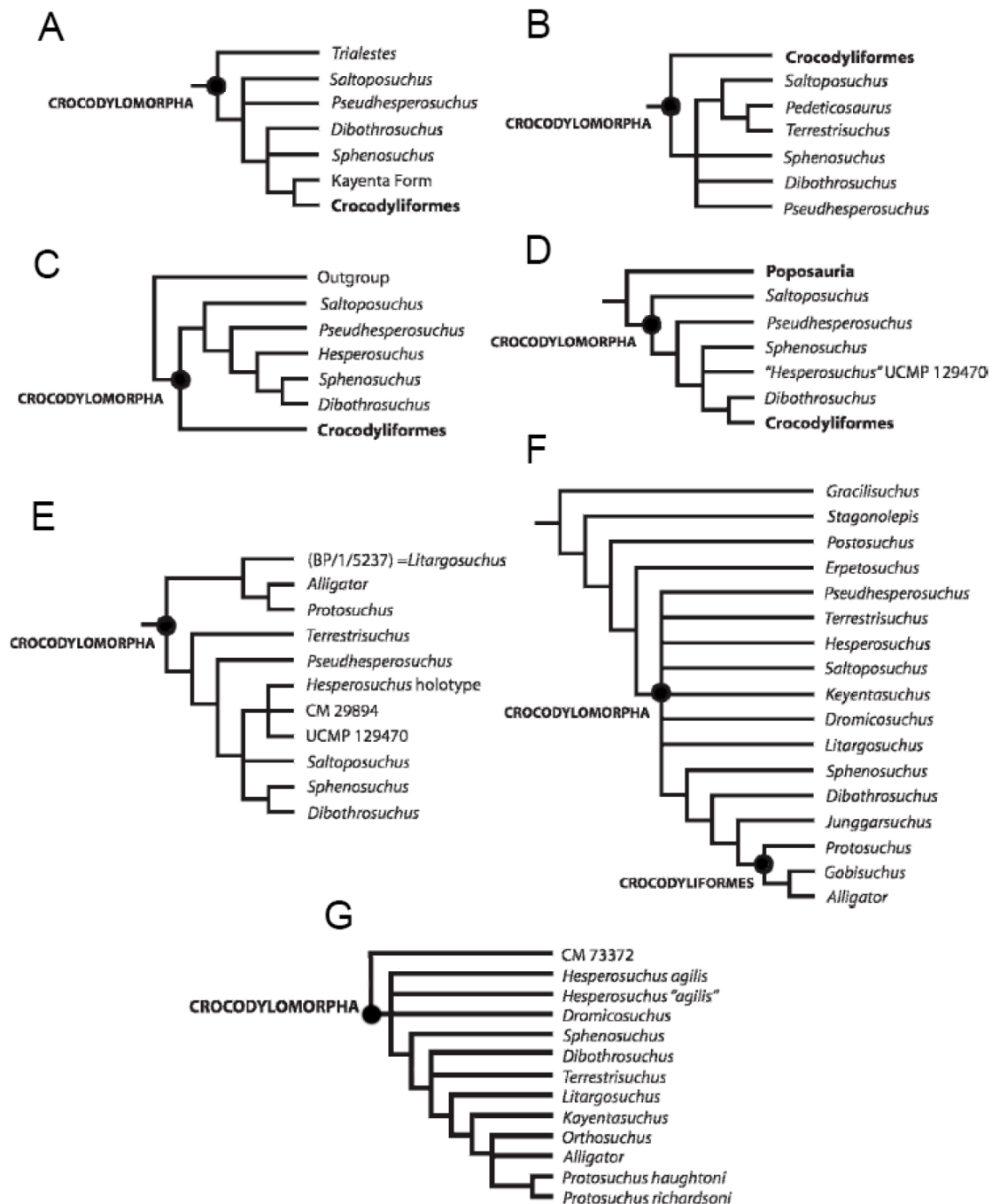


Figura 2. Compilado de topologias propostas para Crocodylomrpha. Benton & Clark (1988, A); Sereno & Wild (1992, B); Wu & Chatterjee (1993, C); Parrish (1991, D); Clark *et al.* (2004, F); Nesbitt (2011). G) Mendes (2019).

Sphenosuchia e Protosuchia apresentam as formas tidas como mais basais em Crocodylomorpha, cuja morfologia da pélvis e dos membros posteriores indica que possuíam adaptações para a vida bípede (Bertini, 2004). Sphenosuchia

(*Hesperosuchus*) é um grupo possivelmente parafilético de crocodylomorfos terrestres que eram em geral pequenos e gráceis, que ocorreram de Triássico a Jurássico. Protosuchia (*Protosuchus*) é um agrupamento parafilético de crocodylomorfos terrestres, que ocorreram de Triássico a Cretáceo, e que apresentam crânio ornamentado, acetábulo aberto, púbis reduzido, membros longos, sendo os posteriores maiores que os anteriores, cauda longa e extensa cobertura de placas dérmicas (Buffetaut, 1979; Bertini, 2004). O último ancestral comum de *Protosuchus richardsoni* e Mesoeucrocodylia, e todos os seus descendentes, forma o Clado Crocodyliformes (Serenó *et al.*, 2001).

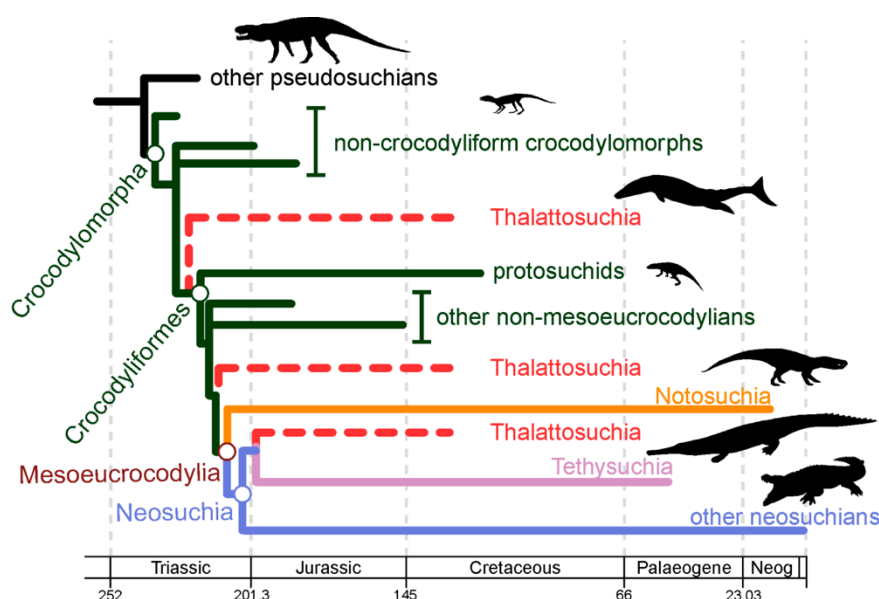


Figura 3. Cladograma simplificado representando relações filogenéticas entre grupos de Crocodylomorpha, e posições alternativas do Clado Thalattosuchia em linha pontilhada. Retirado de Godoy (2018).

Mesoeucrocodylia é definido por Sereno *et al.* (2001) como todos os crocodylomorfos mais aparentados a *Crocodylus niloticus* que a *Protosuchus richardsoni*. Apresentam como sinapomorfias pálato secundário composto por maxilar e palatino; pterigóides fusionados posteriormente à coana; processo anterior do ílio pequeno (Benton & Clark, 1998). Dentro deste clado Notosuchia é representado por formas associáveis a hábitos fundamentalmente terrestres (Gasparini, 1971). Sereno *et al.* (2001) definem os Notosuchia filogeneticamente como todos os crocodyliformes mais aparentados a *Notosuchus terrestris* que a *Crocodylus niloticus*, o que inclui em sua proposta filogenética formas maiores e hipercarnívoras, como *Baurusuchus*, que destoam da concepção original de Notosuchia por Gasparini (1971).

Neosuchia é um grupo frequentemente associado a hábitos semiaquáticos e longirrostris (Geroto, 2015), embora estas sejam características que devem ter surgido mais de uma vez de maneira independente no grupo. É o clado do qual fazem parte todos os representantes vivos de Crocodylomorpha, a Ordem Crocodylia e seus parentes fósseis mais próximos. Sereno *et al.* (2001) o definem como todos os crocodyliformes mais aparentados a *Crocodylus niloticus* que a *Notosuchus terrestris*.

Por fim Thalattosuchia, cuja relação filogenética com outros agrupamentos de crocodylomorfos é incerta (Figura 3), compreende um grupo de formas marinhas e semi-marinhas longirrostrinas, bastante especializadas (Andrade, 2005). Young & Andrade (2009) o definem como o clado mais inclusivo, contendo *Teleosaurus cadomensis* e *Metriorhynchus geoffroyi*, mas não *Pholidosaurus shaumburgensis*, *Goniopholis crassidens* ou *Dyrosaurus phosphaticus*.

3.2. Definições de Notosuchia

Notosuchia é uma infraordem proposta por Gasparini (1971), para abrigar inicialmente as famílias Notosuchidae e Uruguaysuchidae o que incluía, em seu trabalho, *Notosuchus terrestris*, *Uruguaysuchus aznarezi*, e *Araripesuchus gomesii*. O grupo é definido morfologicamente pela autora como crocodylomorfos de crânio e rostro curtos, com fenestras pré-orbitais, narinas terminais em posição horizontal ou bem vertical, com ou sem fenestra maxilo-palatal, órbitas marcadamente laterais, série dentária curta e dentes hipertrofiados nos pré-maxilares ou maxilares.

Benton & Clark (1998) apontam que muitas das características usadas para definir Notosuchia por Gasparini (1971) são encontradas em Protosuchia, enquanto parte de seus membros também compartilham características em comum, prováveis sinapomorfias, com *Baurusuchus* e *Sebecus*, formas que destoam da caracterização originalmente proposta pela autora. Sereno *et al.* (2001) incluem estes táxons em Notosuchia, buscando manter a monofilia do termo, definindo-o filogeneticamente como táxons de crocodyliformes mais aparentados a *Notosuchus terrestris* que a *Crocodylus niloticus*. A maior parte dos trabalhos posteriores adotam este sentido cladista para Notosuchia, apesar de apresentarem diferenças quanto a Topologia e táxons inclusos ou não (Gasparini *et al.*, 2006; Larsson & Sues, 2007; Andrade & Bertini, 2008, Turner & Sertich, 2010; Nascimento & Zaher, 2011; Andrade *et al.*, 2011; Pol *et al.*, 2012; Geroto, 2015, Godoy, 2018; Ruiz *et al.*, 2021; Leardi *et al.*, 2024).

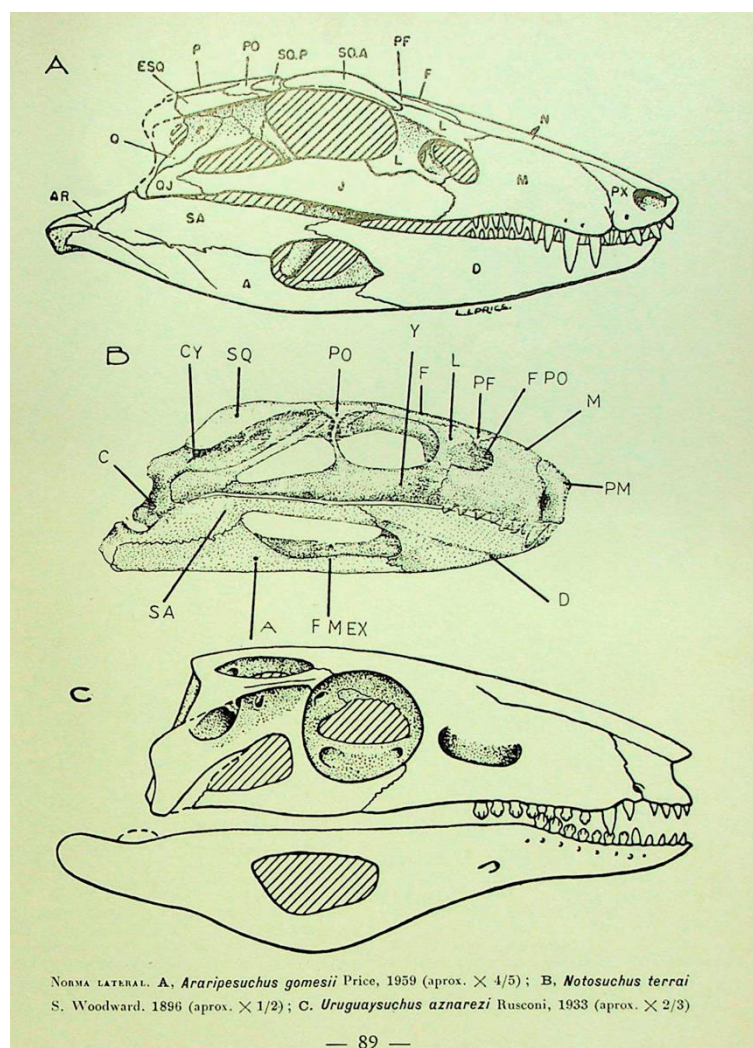


Figura 4. Ilustrações de A) *Araripesuchus gomesii*; B) *Notosuchus terrai*; C) *Uruguaysuchus aznarezi*. Retirado de Gasparini (1971).

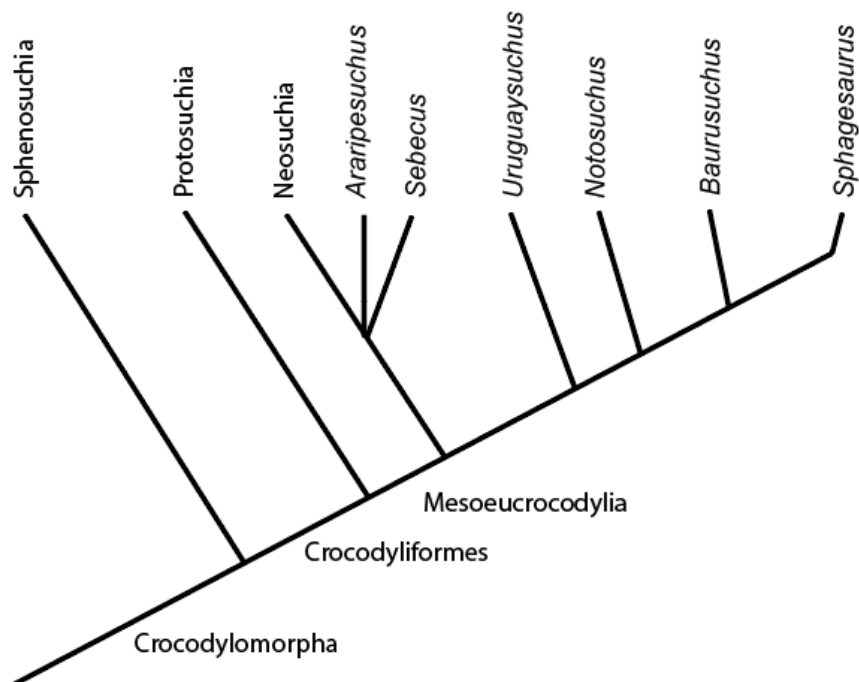


Figura 5: Cladograma simplificado de Crocodylomorpha segundo Andrade (2005). Modificado de Andrade (2005).

Em sua Dissertação de Mestrado Andrade (2005), por outro lado, prefere desassociar a implicação filogenética do nome Notosuchia, por colocar *Araripesuchus* como mais próximo à Eusuchia (Figura 5), assim como *Sebecus*, e excluindo *Baurusuchus* pela disparidade morfológica, ainda que assumindo ancestralidade notossuquiana. Também propõe a existência de família, ordem e infraordem novas, sem atribuir-lhes nomes. Desta forma sugere que Notosuchia seja usado como uma qualificação inespecífica, aplicado a morfótipos de Mesoeucrocodylia de porte pequeno e rostró curto, preservando o sentido original do termo, em vez de subvertê-lo para a acomodação de morfótipos com características destoantes desta concepção. Larsson & Sues (2007) colocam Notosuchia como o clado mais basal de Metasuchia, excluindo *Araripesuchus*, *Baurusuchus* e *Sebecus*, considerando estes clados como mais próximos a Neosuchia (Figura 6).

Em sua Tese de Doutorado Montefeltro (2013) critica a definição filogenética de Notosuchia estabelecida por Sereno *et al.* (2001), apontando-a como baseada em uma análise restrita, que não permitiria o entendimento de composição e relações filogenéticas reais do grupo, e assíncronica em relação ao uso histórico do nome. Assim

prefere resgatar Gondwanasuchia (Carvalho *et al.*, 2004) como sinônimo de Notosuchia *sensu* Sereno *et al.* (2001), e usa o termo Notosuchia para se referir a um grupo parafilético mais restrito, se não incluir formas maiores e hipercarnívoras representadas em Baurusuchidae (e.g. *Baurusuchus*) e Peirosauridae (e.g. *Peirosaurus*).

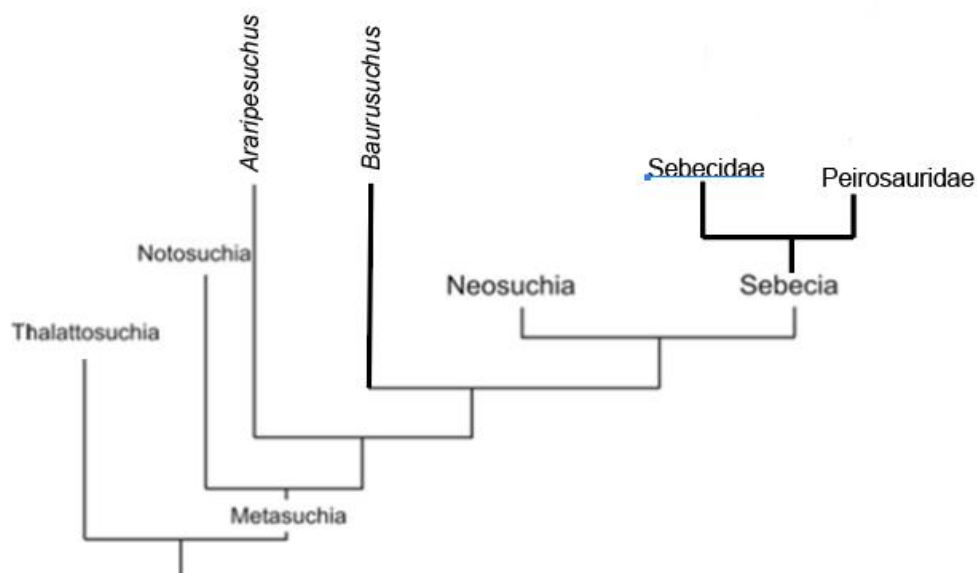


Figura 6. Cladograma de Crocodylomorpha de acordo com Larson & Sues (2009). Modificado de Larson & Sues (2009).

Pinheiro *et al.* (2018) divergem da definição de Notosuchia por Sereno *et al.* (2001), por excluírem o Clado Sebecia (que contém *Sebecus* e formas aparentadas do grupo), ainda que o considerando, em sua hipótese filogenética, como mais próximo de *Notosuchus* do que *Crocodylus*. Sebecia é, portanto, alocado como táxon irmão de Notosuchia, dentro de Ziphosuchia (Ortega *et al.*, 2000), entendido em Pinheiro *et al.* (2018) como sinônimo de Notosuchia *sensu* Sereno *et al.* (2001). Este arranjo busca preservar o sentido original proposto por Gasparini (1971), mas ainda inclui os Baurusuchidae como morfótipos destoantes, por assumir sua inserção filogenética no clado como uma derivação dentro do grupo.

Conforme novos táxons foram descritos, e diferentes topologias filogenéticas foram obtidas, distintos clados internos foram batizados conforme as hipóteses filogenéticas aceitas por cada trabalho (Carvalho *et al.*, 2004; Sereno & Larsson, 2009; Ruiz *et al.*, 2021). Com o advento do Código Internacional de Nomenclatura Filogenética, mais conhecido como *PhyloCode* (Cantino & Queiroz, 2020), há um interesse em unificar

a nomenclatura de táxons notossuquianos. Neste sentido Leardi *et al.* (2024) apresentam uma proposta nomenclatural que busca entrar em consenso entre diferentes pesquisadores, a partir de um esforço conjunto de revisão, seguindo as normas do *PhyloCode*. Entretanto embora uma nomenclatura filogenética unificada se faça necessária para a comunicação entre pesquisadores, a inconsistência da topologia interna de Notosuchia, e aspectos taxonômicos mal resolvidos dentro do grupo, ainda se apresentam como problemas para uma abordagem como esta.

3. 3 “Notossúquios avançados” ou Sphagesauria

Apesar das divergências em relação a composição do grupo, pelo menos duas famílias são seguramente inclusas em Notosuchia (Geroto, 2015): Notosuchidae (Dollo, 1914) e Sphagesauridae (Khun, 1968). Ambas as famílias são representadas por formas que se inserem na definição morfológica de Gasparini (1971). Por apresentarem certa similaridade morfológica e possivelmente ecológica entre si, a comparação entre morfótipos destas duas famílias é mais parcimoniosa e consistente, de um ponto de vista morfo-anatômico, do que se incluísse formas maiores e hiper carnívoras, como *Baurusuchus*, que apresentam adaptações destoantes, mesmo se consideradas derivadas, em relação à base do grupo. Portanto exclui-se deste trabalho de revisão taxonômica formas associáveis a famílias como Baurusuchidae e Peirosauridae, mesmo que também presentes no Grupo Bauru.

Notosuchidae e Sphagesauridae frequentemente se agrupam em filogenias propostas por diferentes autores, havendo certo consenso sobre sua proximidade filogenética, sendo que Pol *et al.* (2014) usam o termo informal notossúquios avançados para se referir ao clado que as inclui. Em Pinheiro *et al.* (2021) e Ruiz *et al.* (2021) é proposto, de forma concomitante, o nome Sphagesauria para o clado reconhecido por Pol *et al.* (2014).

No entanto, ainda que as características morfológicas presentes em Sphagesauria remetam à definição de Notosuchia *sensu* Gasparini (1971), e existir sobreposição em formas inclusas, os termos estão longe de serem sinônimos, por partirem de definições distintas, em contextos históricos diferentes, sendo de caráter morfológico em Notosuchia, e filogenético em Sphagesauria.

Entretanto todos os representantes de Notosuchia (*sensu* Gasparini, 1971) que ocorrem no Grupo Bauru, do Neo-Cretáceo da Bacia do Paraná, que estão no escopo

deste trabalho, estão inseridos no Clado Sphagesauria, grupo de interesse desta dissertação.

A Família Sphagesauridae é dividida por Pinheiro *et al.* (2021) nas subfamílias Sphagesaurinae e Caipirasuchinae. Sphagesaurinae é definido como o clado que compreende o último ancestral comum de *Sphagesaurus*, *Armadillosuchus*, *Caryonosuchus* e todos os seus descendentes. Caipirasuchinae é definido como o clado contendo todas as espécies mais próximas a *Caipirasuchus paulistanus* que a *Sphagesaurus*, *Armadillosuchus*, *Caryonosuchus*, *Marillasuchus*, *Adamantinasuchus*, *Notosuchus*, *Yacarenani* e *Coronelsuchus*.

Esta divisão, porém, será discutida adiante como possivelmente artificial, decorrente de um possível conjunto de sinonímias e do agrupamento de caracteres de indivíduos juvenis nas análises filogenéticas.

4. PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

Diante do exposto esta Dissertação de Mestrado discute a seguinte taxonomia sistemática, desconsiderando eventuais sinonímias e revisões taxonômicas:

Crocodylomorpha Whetstone & Whybrow, 1983

Crocodyliformes Hay, 1930

Mesoeucrocodylia Whetstone & Whybrow, 1983

Notosuchia Gasparini, 1971

Sphagesauria Pinheiro *et al.*, 2021

Labidiosuchus amicum Kellner *et al.*, 2011b

Eptalofosuchus viridi Marinho *et al.*, 2022

Notosuchidae Dollo, 1914

Marillasuchus amarali Carvalho & Bertini, 1999

Marillasuchus robustus Nobre *et al.*, 2007

Sphagesauridae Khun, 1968

Adamantinasuchus navae Nobre & Carvalho, 2006

Coronelsuchus civali Pinheiro *et al.*, 2021

Sphagesaurinae Pinheiro *et al.*, 2021

Sphagesaurus huenei Price, 1950

Armadillosuchus arrudai Marinho & Carvalho, 2008

Caryonosuchus pricei Kellner *et al.*, 2011a

Caipirasuchinae Pinheiro *et al.*, 2021

Morrinhosuchus luziae Iori & Carvalho, 2009

Caipirasuchus Iori *et al.*, 2013

Caipirasuchus montealtensis Andrade & Bertini, 2008

Caipirasuchus paulistanus Iori & Carvalho, 2011

Caipirasuchus stenognathus Pol *et al.*, 2014

Caipirasuchus mineirus Martinelli *et al.*, 2018

Caipirasuchus attenboroughi Ruiz *et al.*, 2021

Caipirasuchus catanduensis Iori *et al.*, 2024

Notosuchia Gasparini, 1971

Diagnose: presença de numerosos forâmens neuro-vasculares nas superfícies

laterais de pré-maxilar e maxilar (Turner & Sertich 2010; Pinheiro *et al.*, 2018); superfície retroarticular arredondada, plana e larga, com sua superfície exposta dorso-medialmente (Pol & Apesteguia 2005; Turner & Sertich 2010); a área de inserção do músculo pterigóideo estendendo-se para a superfície lateral do angular (Pol & Apesteguia 2005; Turner & Sertich 2010); eixo principal do quadrado orientado verticalmente (Pol & Apesteguia 2005); morfologia em forma de haste dos espinhos neurais de algumas vértebras cervicais (Pol, 2005); migração gradual das parapófises nas vértebras dorsais anteriores (Pol *et al.*, 2012; Leardi *et al.*, 2015); região distal larga da lâmina escapular (Buckley & Brochu 1999); depressão profunda na superfície posterior da extremidade proximal do úmero (Pol *et al.*, 2012); processo pós-acetabular do ílio direcionado horizontalmente (Pol *et al.*, 2012); margem anterior sigmoide do fêmur (Buckley & Brochu, 1999).

Sphagesauria Pinheiro *et al.* 2021

Diagnose: Pinheiro *et al.* (2021) diagnosticam Sphagesauria como:

Notossúquios esfagessauromorfos de corpo pequeno a grande, sem variação no tamanho dos dentes na fileira maxilar orientação da carena distal nos dentes posteriores superiores e da carena mesial nos dentes posteriores inferiores, orientadas obliquamente, em um ângulo de aproximadamente 45 graus com o eixo longitudinal do crânio; superfície lateral dos dentários abaixo da margem alveolar, na região média a posterior da fileira dentária, apresentando a região posterior do alvéolo voltada dorsalmente, formando uma ampla plataforma alveolar fortemente inserida medialmente a partir da superfície lateral dos dentários; forâmen nutritivo grande na superfície palatina do contato pré-maxilar-maxilar: pequeno ou ausente; região anterior da sínfise dentária em vista ventral, apresentando um processo anterior distinto com margens laterais paralelas; presença de facetas de desgaste de oclusão dente-dente nos dentes posteriores.

Labidiosuchus amicum Kellner *et al.* 2011b

Diagnose: Kellner *et al.* (2011b) diagnosticam *Labidiosuchus amicum* como notossúquio com:

(...) mandíbula fortemente projetada anterodorsalmente; possui uma plataforma sinfiseal segurando os dentes; o surangular é bifurcado anteriormente; dentição fortemente heterodonte tanto em tamanho quanto em forma, formadas por dentes de seção transversal elíptica e circular; discrepância em tamanho do primeiro par de dentes mandibulares, muito maiores que todos os outros; primeiros dentes fortemente inclinados anterodorsalmente; presença de pequenos dentes no lado medial da porção anterior do dentário; número proporcionalmente grande de dentes fortemente amontoados na sínfise anterior; presença de uma bateria de dentes sinfiseal.

***Eptalofosuchus viridi* Marinho et al. 2022**

Diagnose: Marinho et al. (2022) diagnosticam *Eptalofosuchus viridi* como pequeno notossúquio com (autapomorfias marcadas com *):

(...) dentário com dez posições dentárias; dentes da sínfise aumentam discretamente de tamanho posteriormente; dente posterior com grande cúspide acessória labial separada da cúspide principal por sulco profundo*; região posterior da sínfise alta (quase três vezes mais alta do que abaixo do nível do terceiro dente), afinando anteriormente; processo ventral bem marcado na margem posteroventral da sínfise; comprimento e largura relativos do processo anterior (lados paralelos) da sínfise dentária são alongados, sendo aproximadamente duas vezes mais longos do que largos*; superfície lateral do dentário orientada principalmente verticalmente, contínua com o resto de sua superfície lateral abaixo da margem alveolar, na região média posterior da fileira de dentes*; borda anterior da fenestra mandibular posicionada mais posteriormente do que em *Morrinhosuchus*; tamanho grande de alguns forâmens neurovasculares posicionados na região média a posterior, paralelos à borda alveolar do dentário.

Notosuchidae Dollo, 1914

Diagnose: crocodyliforme Sphagesauria com presença de fenestra maxilo-palatal (Geroto, 2015); e presença de dente com morfologia intermediária entre pré-maxilar e maxilar (Andrade & Bertini, 2008).

***Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999**

Diagnose: Carvalho & Bertini (1999) diagnosticam *Mariliasuchus amarali* como notossúquio com:

(...) crânio de pequenas dimensões com região rostral elevada; na área do pré-maxilar sofre uma constrição e adquire forma bulbosa; em vista lateral, o teto craniano descreve uma suave curvatura desde a região das narinas externas até a porção occipital; as órbitas têm grandes dimensões, localizam-se na região mediana do crânio; órbitas dispõem-se de maneira verticalizada; a região posterior do crânio é ampla, e tem preservada uma fenestra supratemporal de pequeno tamanho; Na extremidade anterior do crânio localizam-se as narinas externas; narinas externas verticalizadas e de forma subcircular; narinas sem septo de divisão (orifício único); pré-maxilar com acentuada curvatura, tendo aspecto bulboso; no pré-maxilar ocorrem dois dentes anteriores, cônicos, e um terceiro hipertrofiado (caniniforme); dentes incisiviformes possuem estrias longitudinais; na maxila, observam-se três dentes bastante afastados do caniniforme (pré-maxilar); dentes maxilares pequenos, apresentam estrangulamento na base da coroa, a qual possui aspecto bulboso; há estrias longitudinais a partir do ápice dos dentes; a série dentária limita-se ao primeiro terço do comprimento total da caixa craniana.

***Mariliasuchus robustus* Nobre et al. 2007**

Diagnose: Nobre *et al.* (2007) diagnosticam *Marillasuchus robustus* como notossúquio com:

(...) crânio alto, curto e largo posteriormente, exibindo aspecto robusto; a altura na porção posterior do crânio e o seu comprimento são quase equivalentes, sendo o comprimento apenas alguns milímetros maior que a altura; rostro estreito, alto e de forma retangular em seção transversal, com face dorsal abaulada; não possui sinais da presença de fenestra antero-orbital; dorsalmente, o rostro inclina-se bruscamente em direção ao pré-maxilar e narinas externas; as órbitas são grandes e ocupam uma posição lateral em relação ao crânio; as aberturas das narinas externas são totalmente anteriores e verticais; a dentição é morfologicamente diferenciada (heterodonte), com três dentes anteriores (incisiviformes) pontiagudos, um caniniforme hipertrofiado, e seis dentes pós-caniniformes de forma globosa (molariformes); a sínfise mandibular é alongada, ultrapassando metade do rostro; a mandíbula é robusta, apresentando um forte arqueamento vertical em sua porção anterior e posterior; a região occipital é plana, com forâmen magno e côndilo occipital posicionados na porção mais ventral do crânio; o teto craniano, entre o frontal e o parietal, é plano, estreito e pouco ornamentado, apresentando apenas algumas ranhuras pouco evidentes; posteriormente, o crânio é cerca de quatro a cinco vezes mais largo que o rostro, de maneira que todo o crânio em vista dorsal mostra uma geometria triangular; a superfície externa do rostro é ornamentada com leves estrias alongadas e posicionadas anteroposteriormente.

Sphagesauridae Khun, 1968

Diagnose: Iori *et al.* (2013) diagnosticam Sphagesauridae como crocodylomorfos com:

(...) seis dentes 'sphagesauriformes' - dentes de raízes longas (aproximadamente 1,5 vezes a altura da coroa), coroas de formato triangular, cobertos por camada relativamente grossa de esmalte, com carena denticulada, e estrias longitudinais (Kuhn 1968), comprimidos medioposteriormente, com eixo principal orientado obliquamente, quilhas de orientação posterolingual no maxilar, e anterolabial no dentário (Marinho & Carvalho 2007) - presentes na maxila e no dentário; coroas dos dentes pré-maxilares circulares em seção transversal; pré-maxilar com pelo menos dois dentes: um caniniforme hipertrofiado e um pós-caniniforme de coroa cônica e circular em seção transversal; presença de três a quatro dentes anteriores no dentário, cônicos portando sulcos orientados no sentido ápice-base

***Adamantinasuchus navae* Nobre & Carvalho, 2006**

Diagnose: Nobre & Carvalho (2006) diagnosticam *Adamantinasuchus navae* como notossúquio com:

(...) jugal triangular em seção transversal, e sua borda lateral se estende lateralmente como uma lamina fina por todo seu comprimento; presença de grande forâmen na superfície anterolateral do jugal alinhado com forâmen nutrienste do maxilar; dentição com alto grau de diferenciação; há três dentes cônicos proeminentes no pré-maxilar, sendo o terceiro hipertrofiado; todos, com exceção do primeiro, os dentes maxilares tem

morfologia especializada; dentes maxilares com superfície labial lisa e lingual com pequenos dentículos e sulcos longitudinais; os dentes (maxilares) tem forma de espátula, com maior largura no eixo labial-lingual; os dois primeiros dentes da mandíbulas são projetados anteriormente.

***Coronelsuchus civali* Pinheiro et al. 2021**

Diagnose: Pinheiro et al. (2021) diagnosticam *Coronelsuchus civali* como um notossúquio com (autapomorfias marcadas com *):

(...) contorno geral circular da fossa supratemporal e fenestra, exceto por uma bem-marcada emarginação fronto-postorbital anteromedial; frontal exposto na fossa supratemporal; grande e supraoccipital triangular na mesa craniana, excluindo quase inteiramente o parietal da borda posterior da mesa craniana; esquamosal não contata o supraoccipital na mesa craniana; fenestra temporoorbital cercada por esquamosais na fossa supratemporal; presença de sulco temporoccipital vascular; fenestra pós-temporal obliterada entre a mesa craniana e o occipital (duas últimas características compartilhadas com *Notosuchus terrestres* Woodward 1896); dentes caudais obliquamente dispostos ao eixo sagital do crânio; dentes molariformes maxilares caudais ápices robustos e pontiagudos, com superfície lingual deprimida e convexidade labial que confere uma morfologia em formato de D para a coroa quando em vista oclusal, presença de grandes e poucos tubérculos basais na superfície lingual e serrilhas verdadeiras nas carenas mesial e distal*; dentes molariformes mandibulares caudais ápices pontiagudos, com coroa comprimida (formato de D estreito em vista oclusal), com superfície labial irregular por uma depressão radial que apresenta tubérculos incipientes no degrau e serrilhas verdadeiras nas carenas mesial e distal*

***Sphagesaurinae* Pinheiro et al. 2021**

Diagnose: Pinheiro et al. (2021) diagnosticam *Sphagesaurinae* como:

Esfagessaurídeos de grande porte (*vide* Cunha et al. 2020) apresentando dois dentes pré-maxilares; borda dorsal das narinas externas formada por nasais e pré-maxilares; processo pós-orbital do jugal posicionado anteriormente; implantação dentária maxilar em alvéolos isolados dentro de *Sphagesauria*; a crista medial bem desenvolvida do quadrado encontra o basioccipital na superfície occipital do crânio, excluindo o otoccipital da margem ventral da superfície occipital.

Leardi et al. (2024) retiram desta diagnose os caracteres referentes ao número de dentes pré-maxilares, e a implantação dos dentes em alvéolos isolados, considerando estes como presentes em estado plesiomórfico no grupo.

***Sphagesaurus* Price, 1950**

Diagnose: Price (1950) diagnostica o gênero *Sphagesaurus* (novo até então) ao propor a espécie *Sphagesaurus huenei*. Sua diagnose é, portanto, igual a da espécie:

Dentes com coroas comparativamente curtas e raízes alongadas, ambas com alguma compressão lateral; coroa coberta por espessa camada de dentina; poucas e proeminentes carenas, irregularmente espaçadas, dispostas longitudinalmente na coroa; face anterior da coroa sem quilha; face posterior da coroa com quilha bastante proeminente, com vários tubérculos ao longo de sua extensão; dentes dispostos de um modo específico e peculiar, no qual a oclusão com seus dentes complementares resulta no uso das quilhas posteriores como margens para corte.

Ao descreverem "*Sphagesaurus montealtensis*" (atualmente *Caipirasuchus montealtensis*), Andrade & Bertini (2008) propõem uma nova diagnose para o gênero *Sphagesaurus*, incluindo como caracteres:

(...) crânio tão alto quanto largo; rostro levemente alongado; barra internarial ausente; órbitas laterais; ramos anterior e posterior do jugal; horizontais e no mesmo nível; forâmen jugal único, direcionado anteriormente, posicionado na superfície lateral do ramo jugal anterior; ramo jugal ascendente e barra pós-orbital inclinada posteromedialmente; fossa anterorbital triangular delimitada anteriormente por cristas jugal-maxilar e lacrimal; fenestra supratemporal alongada, com eixo principal paralelo coincidente com o eixo sagital do crânio; superfície occipital exposta posterodorsalmente (exoccipitais) acima, e posteroventralmente (basioccipital, basiesfenóide) abaixo do forâmen magno; coana triangular; processo palatino posterolateral presente, delimitando bordas anterolaterais da abertura coanal; contato palatino e ectoptergóide posterior à extremidade posterior da fenestra suborbital; pterigóide e jugal excluídos da fenestra suborbital; lacrimal em contato com o nasal; região edentada na frente do pré-maxilar (!); alvéolos bem desenvolvidos, posteriores ao caniniforme hipertrofiado; basioccipital mais largo que basiesfenóide; contato basioccipital-quadrado presente, bem desenvolvido; todos os dentes com cúspide única; oito dentes superiores e nove dentes inferiores (mandibulares) (!); pré-maxilar reduzido, portando pelo menos um par de dentes caniniformes hipertrofiados; seis a sete dentes maxilares, todos molariformes, com uma forte implantação oblíqua (45 -90 graus de rotação paramesial, em respeito à superfície alveolar maxilar); sínfise incluindo pares 1 a 5, compondo uma bateria de dentes; molariformes mandibulares robustos, comprimidos anteriormente, e posteriormente mais arredondados (em forma de gota reversa em seção transversal); molariformes maxilares com uma única carena posterior formando um bordo cortante, opondo molariformes mandibulares com apenas a anterior

***Sphagesaurus huenei* Price, 1950**

Diagnose: Em Price (1950), a diagnose da espécie *Sphagesaurus huenei* é a mesma do gênero *Sphagesaurus*, se restringindo aos caracteres presentes apenas em dentes isolados. Em Pol (2003), um material craniano mais completo permite uma diagnose emendada incluindo os seguintes caracteres:

Narina única terminal; órbitas bem desenvolvidas; palato secundário bem desenvolvido; dentição heterodonte, caracterizada por três morfótipos diferentes; um par de caniniformes hipertrofiados no pré-

maxilar; coroas dos dentes dentários pós caniniformes com implantação oblíqua dispostos como triângulos invertidos; pré-maxilar com região desprovida de dentes entre caniniformes; dentários anteriores incisiviformes; parede posterior da maxila acima da margem anterior da fenestra suborbital, se estendendo dorsalmente, em contato com pré-frontal e lacrimal.”

Andrade e Bertini (2008) ainda emendam:

Fenestra antorbital ausente; sutura pré-maxilar-maxilar se estende bem posteriormente ao caniniforme hipertrofiado, na superfície lateral do crânio; maxilar formando uma parede posterior acima da margem anterior da fenestra suborbital, contatando pré-frontal e lacrimal; ramo jugal anterior robusto, aumentando progressivamente em direção ao contato com a maxila; superfície palatal plana; ramos palatino e maxilar retos e em nível, não inclinados; fenestra naso-oral na sutura pré-maxilar-maxilar; quadrado leve, com seção transversal trirradiada; crista quadrática medial ventral fina; cristas quadráticas alcançando da ponta externa de cada quadrado, contatando sobre o basiesfenóide; superfície pterigóide basiesfenóide côncava em contato; série dental maxilar formando uma linha reta em vista ventral; dois dentes pré-maxilares, e seis dentes maxilares; cinco dentes mandibulares na sínfise, pares 1-3 caniniformes, pelo menos pares 4-5 molariformes; superfície dos dentes molariformes com camada de esmalte grossa e grosseiramente granulada

***Armadillosuchus arrudai* Marinho & Carvalho, 2009**

Diagnose: Marinho & Carvalho (2009) diagnosticam *Armadillosuchus arrudai* como:

Esfagesaurídeo com dois dentes pré-maxilares (Iori *et al.* 2011 demonstraram mais tarde que há mais dentes pré-maxilares em *Armadillosuchus*), sendo o segundo, um caniniforme hipertrofiado; dentes maxilares posteriores com o eixo principal da coroa orientado obliquamente, com poucos grandes tubérculos orientados em uma quilha lingual; mandíbula estreita e alongada na região sínfiseal; primeiros dentes do dentário voltados anteriormente; quarto dente do dentário ligeiramente achatado lateralmente, e com quilha anterior; quinto dente do dentário tem o eixo principal da coroa orientado obliquamente, com a quilha tuberculada voltada para a margem labial, e oclui atrás do terceiro dente maxilar; sutura basioccipital-basiesfenóide margeia o forâmen intertimpânico posteriormente; forâmen intertimpânico presente no basiesfenóide; sutura basioccipital-basiesfenóide margeia forâmen de Eustáquio lateral posteriormente e lateralmente; forâmen de Eustáquio lateral alinhado com forâmen intertimpânico; depressão antorbital dividida em duas partes: uma lisa e profunda, e uma mais rasa e ornamentada; armadura corporal dividida em duas partes: escudo cervical e seção dorsocervical em faixas; osteodermos hexagonais compõem a maior parte do escudo cervical.

***Caryonosuchus pricei* Kellner *et al.* 2011a**

Diagnose: Kellner *et al.* (2011a) diagnosticam *Caryonosuchus pricei* como notossúquio com:

(...) rosto com tubérculos em forma de chifre no pré-maxilar e maxilar; rosto apresentando ornamentação grosseira, com sulcos e cristas ósseas; dente posterior ao caniniforme hipertrofiado do pré-maxilar coberto por cristas baixas e rugas rasas; fossa rasa presente na sínfise, medial aos primeiros três dentes.

Caipirasuchinae Pinheiro *et al.* 2021

Diagnose: Pinheiro *et al.* (2021) diagnosticam Caipirasuchinae como:

Esfagesaurídeos de corpo médio (*vide* Cunha *et al.* 2020) com a presença de uma pequena fenestra antorbital com menos da metade do diâmetro da órbita; borda dorsal do dentário reta com uma expansão dorsal abrupta, sendo reta posteriormente; processo anteroventral jugal entre o maxilar e o ectopterigoideo estendendo-se anteriormente como um curto processo triangular que se encaixa entre o ectopterigoideo e o maxilar na superfície lateroventral do crânio ao nível das órbitas (“processo medial em forma de foice presente na superfície ventral do ramo jugal anterior” *sensu* Andrade & Bertini 2008)

Morrinhosuchus luziae lori & Carvalho, 2008

Diagnose: lori & Carvalho (2008) diagnosticam *Morrinhosuchus luziae* com:

(...) mandíbula arqueada antero-posteriormente e com superfície dorsal côncava, anteriormente estreita e projetada; sínfise é longa, com pouca participação do esplenial, e os ramos mandibulares bastante divergentes; cada ramo apresenta seis dentes posteriores (coroas globosas e de seção transversal circular) dispostos em uma linha reta, sendo os três últimos dentes os maiores; dentário com uma pequena expansão lateral, formando uma crista que demarca os planos lateral e latero-ventral, pré-maxilar lateralmente intumescido participando amplamente da narina externa, apresenta pelo menos dois alvéolos circulares (um de 5 mm de diâmetro e outro com 2 mm de diâmetro), maxilar lateralmente quase vertical e sem exposição na superfície dorsal; maxilar longo e estreito com seis alvéolos circulares em sua superfície ventral; nasais longos e estreitos; porção distal do palatino chato e estreito contactando latero-anteriormente o maxilar; presença de fenestra antero-orbital e de um pequeno entalhe lateral na união da pré-maxila com a maxila.

Em lori *et al.* (2018), a diagnose é emendada como:

sínfise mandibular anteroposteriormente longa, com participação do esplenial (entre 15-40% em vistas dorsal e ventral respectivamente); dentário com pequena expansão lateral formando crista que marca o limite entre planos lateral e lateroventral; maxilar longo e estreito com seis alvéolos circulares; processo palatino anterior plano e estreito, contatando o maxilar anterolateralmente; bases das coroas e raízes do segundo e quarto dentes do pré-maxilar contatam o terceiro dente, hipertrofiado; várias fenestras na área do quadrado que margeia o recuo ótico; pré-maxilar com sulco anteroposterior na superfície ventral, entre crista que margeia dente hipertrofiado e crista que margeia o forâmen incisivo; depressão medial na superfície ventral do dentário e esplenial, ao longo da sínfise mandibular; presença de cingulo nos dentes maxilares e dentários.

***Caipirasuchus lori* & Carvalho, 2011**

Diagnose: lori & Carvalho (2011) propõem o gênero *Caipirasuchus* ao descreverem como nova espécie *Caipirasuchus paulistanus*, sendo assim, a diagnose genérica idêntica à específica:

(...) narina externa rodeada apenas por pré-maxilar; pterigóides e ectopterigóides bem altos; palatinos contatando maxilar em projeção cuneiforme; fenestra antorbital bem desenvolvida e oval; pré-maxilar com quatro dentes; uma pequena projeção do maxilar visível dorsalmente; dentário com dois diastemas, com diastemas correspondentes no pré-maxilar e entre o quarto alvéolo pré-maxilar e primeiro alvéolo maxilar; fenestra 'supraorbital' (supratemporal) lanceolada; nasais longos com extremidade anterior aguda, tocando anterolateralmente a projeção do pré-maxilar; jugal é uma barra reta em vista lateral; quadrado se expande e se orienta dorsoventralmente, com côndilo do quadrado voltado ventralmente para o articular, ao invés de posteroventralmente; frontal mais longo que largo e tem uma crista sutil na linha média; dentário com dez dentes, com ápice direcionado dorsalmente; os dois primeiros dentes do dentário são cônicos, e os menores da série, e dentes progressivamente mais achatados lateralmente do terceiro ao quarto dente; do quinto ao décimo dente do dentário, a coroa é triangular, e transversalmente elíptica, com carena na superfície anterolabial.

Em lori *et al.* (2013), ao transferirem *Sphagesaurus montealtensis* para o gênero *Caipirasuchus* (*Caipirasuchus montealtensis*), é feita uma nova diagnose genérica:

(...) quadrado com côndilo medial extremamente alongado medialmente, mais baixo que a extremidade ventral do côndilo lateral; parede lateral rostral vertical, com transição abrupta para a superfície dorsal; fenestra antorbital sutilmente inclinada anterodorsal-posteroventralmente; fenestra 'supraorbital' (supratemporal) lanceolada, com porção anterior mais aguda; pterigóide e ectopterigóide bem alto, com dimensão dorsoventral correspondente a aproximadamente sessenta por cento da altura total do crânio; superfície medioventral do pterigóide lisa

Pol *et al.* (2014) emendam (autapomorfias marcadas com *):

(...) presença de fenestra e fossa antorbital; rostro relativamente estreito e alongado; processo antorbital do jugal com crista moderadamente desenvolvida sem depressão distinta abaixo; sulco orientado transversalmente na superfície dorsal do pós-orbital, interrompendo a borda anterolateral da fossa supratemporal; extremidade anteroventral do jugal com um processo triangular curto entre ectopterigóide e maxilar, no nível da órbita*; crista bem desenvolvida na superfície posterior do quadrado*; metade anterior da sínfise estreita lateromedialmente e alongada anteroposteriormente (três vezes mais longa que larga)*; implantação de incisivos inferiores em um sulco alveolar contínuo; superfície de esmalte lisa nos dentes anteriores; dentes posteriores com carena apicobasal bem desenvolvida, e superfície de esmalte rugosa; pequeno diastema no dentário entre quinto e sexto dente.

***Caipirasuchus paulistanus* lori & Carvalho, 2011**

Diagnose: *Caipirasuchus paulistanus* é a espécie tipo do gênero *Caipirasuchus*. Como já mencionado, em Iori & Carvalho (2011), a diagnose específica é usada também para o gênero. Em Iori *et al.* (2013), ela emendada como:

(...) quadrado com côndilo medial extremamente alongado medialmente, mais baixo que a extremidade ventral do côndilo lateral; parede lateral rostral vertical, com transição abrupta para a superfície dorsal; fenestra antorbital sutilmente inclinada anterodorsal-posteroventralmente; fenestra 'supraorbital'(supratemporal) lanceolada, com porção anterior mais aguda; pterigóide e ectopterigóide bem alto, com dimensão dorsoventral correspondente a aproximadamente sessenta por cento da altura total do crânio; superfície medioventral do pterigóide lisa.

Em Pol *et al.* (2014), é novamente emendada como (autapomorfias marcadas com *):

fenestra antorbital alongada dorsoventralmente, com projeção posteroventral distinta*; região posterior do nasal com crista posteriormente côncava*; frontal com crista sagital alcançando a extremidade anterior do osso; corpo distal do quadrado alongado, duas vezes mais alto dorsoventralmente que largo lateromedialmente (com côndilo medial extremamente alongado ventralmente); extremidade anterior dos palatinos marcadamente alargada em seu contato anterior com os ramos palatinos do maxilar; ausência de constrição anteroposterior na origem medial dos flancos pterigóides (lateral ao sulco coanal); ausência de fossa paracoanal profunda; espaços edêntulos bem desenvolvidos entre o primeiro molariforme inferior e o conjunto anterior de incisiviformes e o conjunto posterior de molariformes.

***Caipirasuchus montealtensis* Andrade & Bertini, 2008**

Diagnose: inicialmente, o táxon é proposto por Andrade & Bertini (2008) como *Sphagesaurus montealtensis*, sendo diagnosticado com:

(...) uma pequena fenestra antorbital, elíptica, de eixo principal orientado dorsoventralmente; ramo anterior do jugal delgado, ampliado apenas no contato com o maxilar; processo medial em forma de foice presente na superfície ventral do ramo anterior do jugal; processo descendente do pré-frontal estreito, elíptico em seção transversal; sulcação sagital longitudinal sobre a superfície palatal; ramo palatino do maxilar reto, inclinado; superfície palatal côncava, em forma de 'V' em seção transversal; quadrado robusto, com seção transversal triangular; crista ventral do quadrado robusta direcionada mesialmente; crista do quadrado alcançando da extremidade distal do quadrado ao lateroesfenóide, e então anteroventral ao pterigóide; superfície pterigóide-basiesfenóide plana e reta em contato; depressão no pterigóide lateral à coana; processo descendente do pterigóide bem desenvolvido, robusto e reto, direcionado posteroventralmente 40-50 graus; pré-maxilar com um par de dentes (Iori *et al.* 2013 repararam haver uma porção faltante com mais dentes do pré-maxilar no exemplar examinado por Andrade & Bertini, 2008); dentes pré-maxilares caniniformes sem compressão lateral; ramo ventral do pré-maxilar se estende levemente ao primeiro dente maxilar; primeiro par de dentes

maxilares molariformes pequenos; pares 1-7 do maxilar todos molariformes, com forte implantação oblíqua (45-90 graus de rotação paramesial, em respeito à superfície alveolar maxilar); série dental maxilar formando linha côncava em vista ventral, com concavidade orientada lateralmente e anteriormente; sínfise alta por todo comprimento, seção anterior estreita em seção transversal, e seção posterior extremamente ampla; ramo mandibulares mais altos que a sínfise, divergindo fortemente para trás da fenestra mandibular, mas paralelos na fenestra mandibular; processo coronoide bem desenvolvido; nove dentes mandibulares, pares 1-5 na sínfise, pares 6-9 nos ramos mandibulares divergentes; pelo menos os dentes mandibulares 2-3 incisiviformes, pares 4-9 molariformes; pares mandibulares 5 e posteriores com forte implantação oblíqua (45-90 graus de rotação paramesial, em respeito à superfície alveolar da mandíbula); pares mandibulares de 1-5 aumentam em tamanho, de 5-9 diminuem em tamanho, com dentes opostos no maxilar seguindo o mesmo padrão.

Iori *et al.* (2013) emendam a diagnose com “presença de câmara que se abre na parede mesoventral do pterigóide, como abertura suboval; fenestra antorbital pequena e subcircular”. Pol *et al.* (2014) emendam novamente com (autapomorfias marcadas com *):

(...) sulco sagital longitudinal sobre a superfície do palato com ramos palatinos do maxilar inclinados formando um palato secundário em forma de V (ventralmente côncavo); flancos pterigóides apresentando uma única fossa paracoanal profunda e arredondada*; constrição anteroposterior na origem medial das flanges pterigóides (lateral ao sulco coanal); extremidade anterior do ectopterigóide não fazendo parte da margem posterior do último alvéolo maxilar.

***Caipirasuchus stenognathus* Pol et al. 2014**

Diagnose: Pol et al. (2014) diagnosticam *Caipirasuchus stenognathus* como esfagesaurídeos do gênero *Caipirasuchus* com (autapomorfias marcadas com *):

(...) maxilar formando parte da margem orbital (ausência de contato lacrimal-jugal); fenestra maxilo-palatina; nasal com depressões suaves em sua região posterior (flanqueada por cristas elevadas e ornamentadas localizadas próximas ao contato com o maxilar e o lacrimal)*; lacrimal com processo posterodorsal pontiagudo localizado no canto anterodorsal da órbita que se projeta sobre a abertura posterior do ducto lacrimal*; região anterior da sutura pré-frontal-frontal orientada longitudinalmente na superfície dorsal do crânio; pós-orbital com faceta lisa e rebaixada para a pálpebra posterior que se estende posteriormente abaixo do sulco do retalho auricular*; canto anterolateral do flanco pterigóide com plataforma elevada que se projeta medialmente e é sobreposta pela extremidade posterior da barra palatina*; constrição anteroposterior na origem medial dos flancos pterigóides (lateral ao sulco coanal); septo coanal de pterigóide afinando posteriormente e apresentando sulco marcado em sua superfície ventral; ramo anterior externo do surangular entra em concavidade profunda em forma de U entre o processo ventral e dorsal do ramo posterodorsal do dentário; distinto processo anterior do flanco medial do processo retroarticular*.

***Caipirasuchus mineirus* Martinelli et al. 2018**

Diagnose: Martinelli et al. (2018) diagnosticam *Caipirasuchus mineirus* como notossúquio esfagessaurídeo com (autapomorfias marcadas com *):

(...) dois últimos dentes maxilares localizados posteriormente à borda anterior da fenestra suborbital*; dois últimos dentes maxilares localizados posteriormente à borda anterior da órbita*; sutura maxilojugal ventrolateralmente alongada (cerca de metade do comprimento maxilar anteroposterior); processo descendente grande e delgado do lacrimal, passando ventralmente à fenestra antorbital; fenestra suborbital alongada (três vezes mais longa do que larga); corpo distal do quadrado com bordas lateral e medial paralelas (em vista posterior) e côndilos lateral e medial de tamanho igual, colocados quase na mesma altura (o côndilo medial é ligeiramente ventral ao lateral, mas não tão marcado quanto nas demais espécies de *Caipirasuchus*); crista posteromedial do quadrado projetada para o sulco intercondilar em vez de ser projetada para o côndilo medial*; contato entre crista posterior do quadrado e a extremidade posterior do esquamosal formando um teto alargado de quase 90° do esquamosal*; septo coanal estreito e longo, que é quase tão longo quanto o comprimento da fenestra suborbital; fenestra mandibular alongada anteroposteriormente (cerca de três vezes mais longa do que larga); sutura reduzida e posicionada apenas obliquamente entre o basisfenoide e o quadrado; quarto dente dentário, o maior da série; os espleniais ocupam um quarto do comprimento da sínfise em vista dorsal, exposição maior do que em outras espécies de *Caipirasuchus*; osteodermos em forma de D sem mecanismo de encravamento anteroposterior.

***Caipirasuchus attenboroughi* Ruiz et al. 2021**

Diagnose: Ruiz et al. (2021) diagnosticam *Caipirasuchus attenboroughi* como notossúquio esfagessaurídeo com (autapomorfias marcadas com *):

presença de fenestras maxilopalatinas; vértice posterior da fenestra suborbital delimitado apenas pelo ectopterigoide; presença de sulco na porção anterior do septo coanal; região proximal delgada dos pterigoides em contato com o neurocrânio; superfície ventral das flanges pterigoides plana e lisa; superfície ventral do basisfenoide anteriormente contínua com a coana; crista bem desenvolvida no quadrado paralela ao contato exoccipital*; ausência de forâmens no basioccipital ventral ao côndilo occipital; hemimandíbulas divergindo em 70° uma da outra na porção entre a região da sínfise e a fenestra mandibular; hemimandíbulas divergindo continuamente ao nível da metade posterior da fenestra mandibular*; superfície lateral dos dentários posterior à fileira dentária inclinada ventrolateralmente*; forame intermandibular oral alargado; margem anteroventral da fenestra mandibular externa fundindo-se com o assoalho do canal de Meckel*; processo anterior de contato angular com o esplênio medial e lateralmente*; tuberosidades coronoides posicionadas posteriormente à sutura surangular-dentário; tuberosidades coronoides ventrais menores que o processo medial ascendente do angular; diastema entre quinto dente dentário e sexto dente dentário formado pelo dentário e esplênio.

***Caipirasuchus catanduensis* lori et al. 2024**

Diagnose: lori et al. (2024) diagnosticam *Caipirasuchus catanduensis* como notossúquio esfagesaurídeo com (autapomorfias marcadas com *):

(...) ausência da fenestra maxilo-palatina; o lacrimal exclui o maxilar da margem da órbita; sulco sagital longitudinal sobre a superfície palatina com ramos palatinos da maxila inclinados formando um palato secundário em forma de V (ventralmente côncavo); septo coanal duas vezes mais largo posteriormente em relação à porção anterior*; o septo coanal é um ducto oco que conecta a região coanal às câmaras pterigóides*; flanges pterigóides com fossa paracoanal deltoide profunda*; a fenestra pterigóide se abre dorsalmente na fossa paracoanal, que acessa a câmara secundária pterigóide*; presença da câmara secundária pterigóide*; presença de dois forâmens neurovasculares paralelos medialmente às fenestras pterigóides*.

5. GEOLOGIA REGIONAL

5.1 O Grupo Bauru na Bacia do Paraná

O Grupo Bauru, um dos registros geológicos mais bem documentados do Cretáceo Superior Brasileiro (Batezelli, 1998), corresponde ao conjunto de unidades estratigráficas cretácicas que foram depositadas sobre os basaltos da Formação Serra Geral, na Bacia do Paraná (Soares *et al.*, 1980), em uma região que se estende por cerca de 370.000 km² cobrindo, nos estados brasileiros, Oeste de Minas Gerais, Noroeste do Paraná, Sudeste de Mato Grosso do Sul, Sudoeste de Goiás, Centro-Oeste de São Paulo (Figura 7). Possui cerca de 300 m de espessura máxima, e 100 m de espessura média. A acomodação de sua deposição está relacionada ao soerguimento marginal da Antéclise de Rondonópolis a Oeste (Coimbra, 1991), do Arco do Paranaíba a Nordeste (Hasui & Haralyi, 1991), da Serra do Mar a Leste (Almeida, 1976), e do Arco de Ponta Grossa a Sudeste (Ferreira, 1992), combinada a uma subsidência termal na região (Paula e Silva *et al.*, 2009).

Os depósitos do Grupo Bauru constituem uma sequência de rochas siliciclásticas de origem continental, com depósitos fluviais, lacustres, eólicos, além de leques aluviais e contendo paleossolos (Soares *et al.*, 1980; Fernandes & Coimbra, 1996; Fernandes & Coimbra, 2000). O Bauru adquiriu sua categorização como grupo por Soares *et al.* (1980), para abrigar as formações Caiuá, Santo Anastácio, Adamantina e Marília, definidas e caracterizadas pelos autores. Paula e Silva *et al.*, (2009) consideram que o Grupo Bauru é composto pelas formações Caiuá, Santo Anastácio, Adamantina, Uberaba, São José do Rio Preto, Marília, Araçatuba, Pirapozinho e Birigui (Figura 8), sendo as duas últimas restritas à subsuperfície (Paula e Silva *et al.*, 2005)

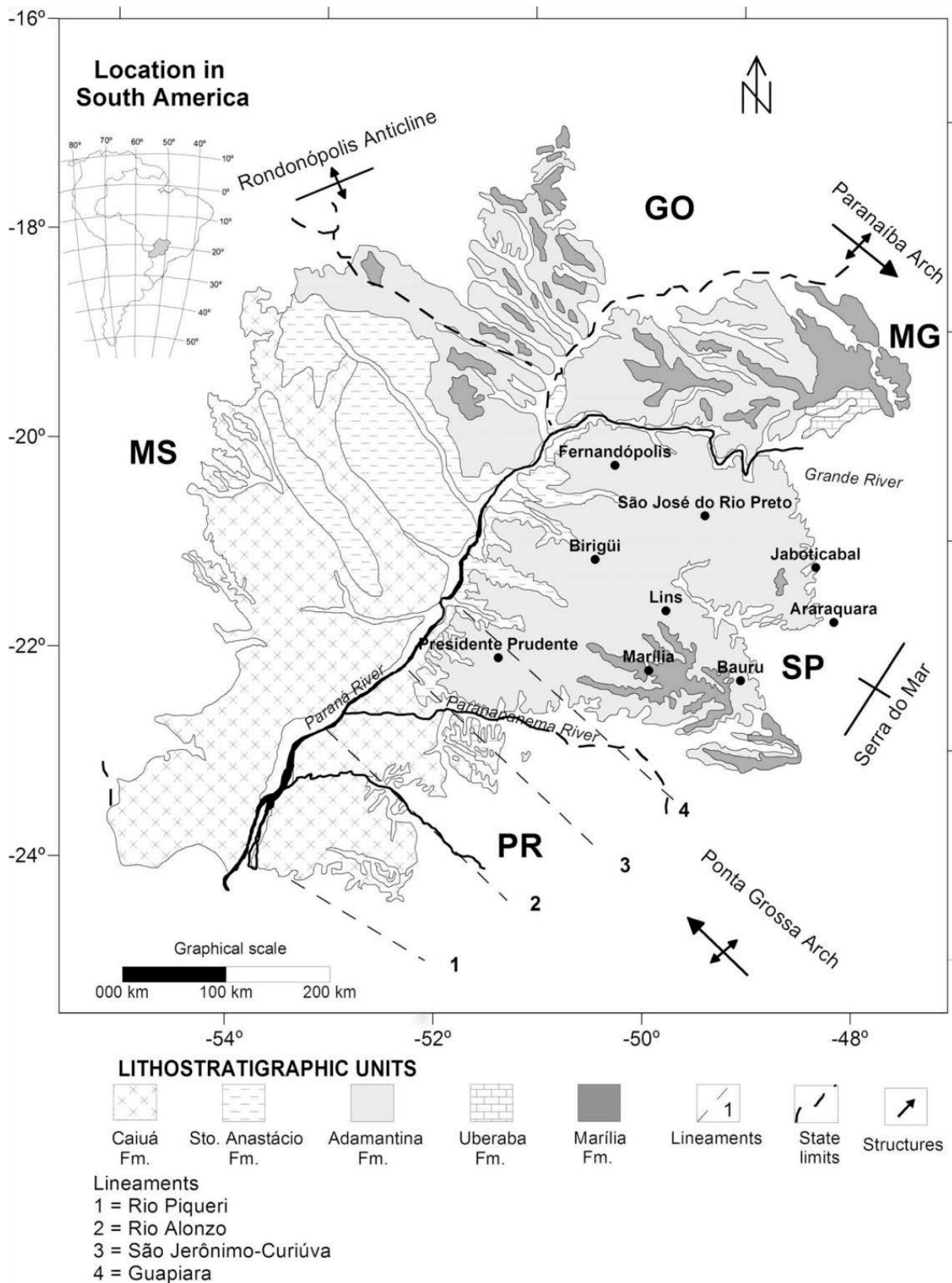


Figura 7. Mapa de distribuição de unidades do Grupo Bauru, retirado de Paula e Silva *et al.* (2009).

Na contribuição de Fernandes & Coimbra (1996), o reconhecimento de uma gênese independente em relação a Bacia do Paraná levou os autores a criação da

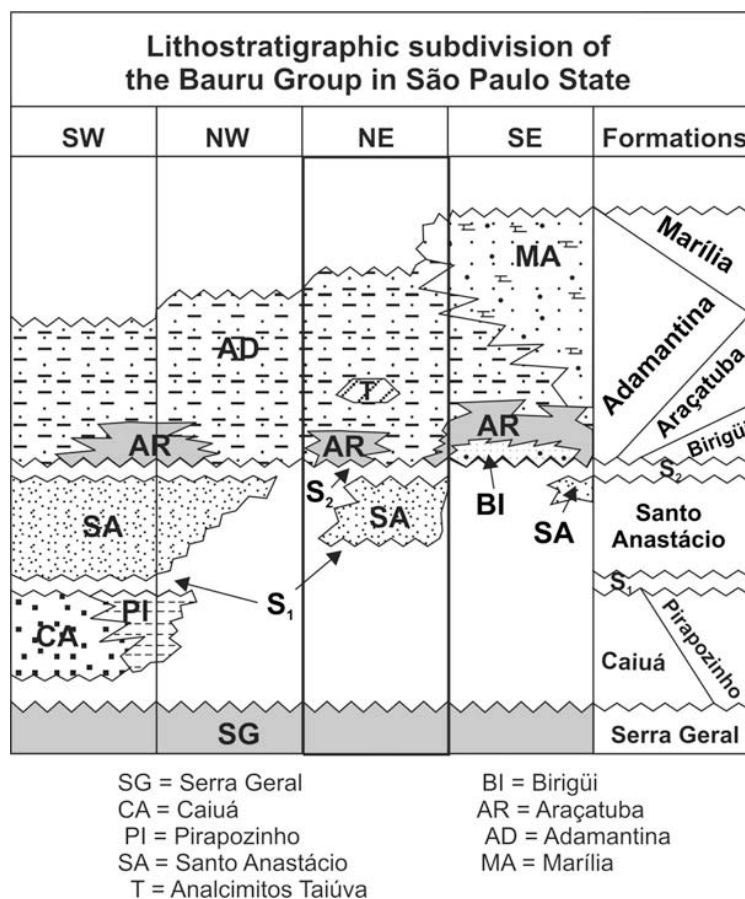


Figura 8. Coluna estratigráfica do Grupo Bauru no Estado de São Paulo. Retirada de Paula e Silva *et al.* (2009).

nomenclatura “Bacia Bauru”, que é subdivida nos grupos Bauru e Caiuá (elevado à categoria de grupo nesta contribuição). Desde então, o termo Bacia Bauru passou a ser usado em muitas contribuições posteriores (Carvalho & Bertini, 1999; Fernandes & Coimbra, 2000; Andrade, 2005; Iori & Carvalho, 2011), apesar de ainda existirem divergências se estes depósitos devem ser tratados como bacia sedimentar individualizada, ou mesmo se a deposição Caiuá também se constituiria como uma bacia a parte, a Bacia Caiuá (Fulfaro & Barcelos, 1991; Fulfaro *et al.*, 1999).

Esta Dissertação de Mestrado, que se atém a aspectos taxonômicos, morfológicos e paleobiológicos de notossúquios, que ocorrem neste contexto geológico, não pretende discutir a nomenclatura estratigráfica do Bauru, embora reconheça a complexidade do tema. Desta forma opta por seguir, para fins práticos, a definição estabelecida por Soares *et al.* (1980), incluindo as unidades consideradas por Paula e Silva *et al.* (2009). Portanto as chamadas formações Vale do Rio do Peixe, São José do Rio Preto e Presidente Prudente, *sensu* Fernandes & Coimbra (1996, 2000) são consideradas como variações faciológicas da Formação Adamantina.

5.2 A paleobiota de vertebrados do Grupo Bauru

O Grupo Bauru congrega uma das mais ricas assembleias fossilíferas do Brasil, com um registro particularmente bem conhecido de tetrápodos (Bertini *et al.*, 1993; Candeiro & Martinelli, 2006) que soma cerca de 50 espécies formalmente descritas. A maioria dos registros são provenientes de localidades do Oeste do Estado de São Paulo, e área do Triângulo Mineiro, no Estado de Minas Gerais (Candeiro & Rich, 2010; Martinelli & Teixeira, 2015; Langer *et al.*, 2022), sendo a Formação Adamantina a unidade geológica mais rica em fósseis (Bispo, 2018)

Esta diversidade inclui anuros, testudinos, lacertiformes, crocodylomorfos, terópodos, saurópodos, além de carófitas, moluscos e peixes (Bertini, 1993). Em relação aos crocodylomorfos o Grupo Bauru conta com uma das faunas mais ricas do registro fóssil global, com cerca de 30 espécies descritas. Neste contexto geológico, os crocodylomorfos lideram tanto nos registros de táxons quanto no bibliográfico de fósseis (Figura 9). Isto pode ser reflexo da tendência a melhor preservação dos espécimens de Crocodylomorpha, permitindo inferências taxonômicas mais detalhadas, ou mesmo de uma inflação taxonômica no grupo (Langer *et al.*, 2022), embora também envolva aspectos paleoecológicos, incluindo a exploração de nichos ecológicos menos carnívoros e menos aquáticos (Riff *et al.*, 2012; Godoy *et al.*, 2014; Montefeltro *et al.*, 2020).

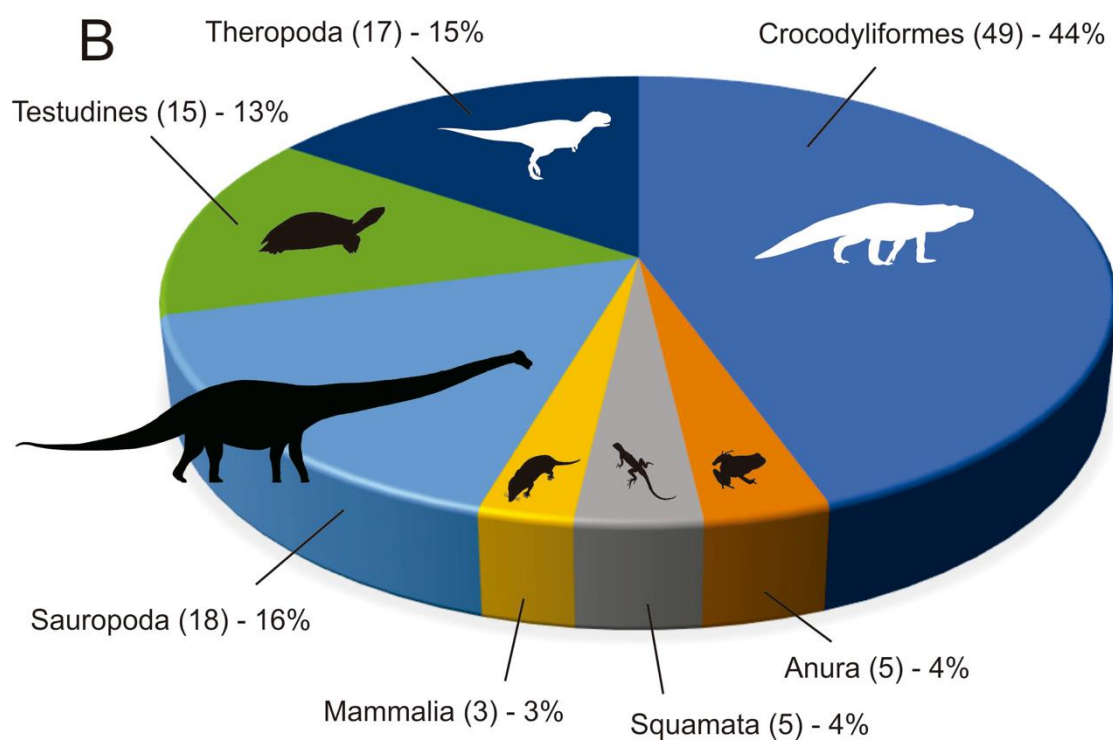
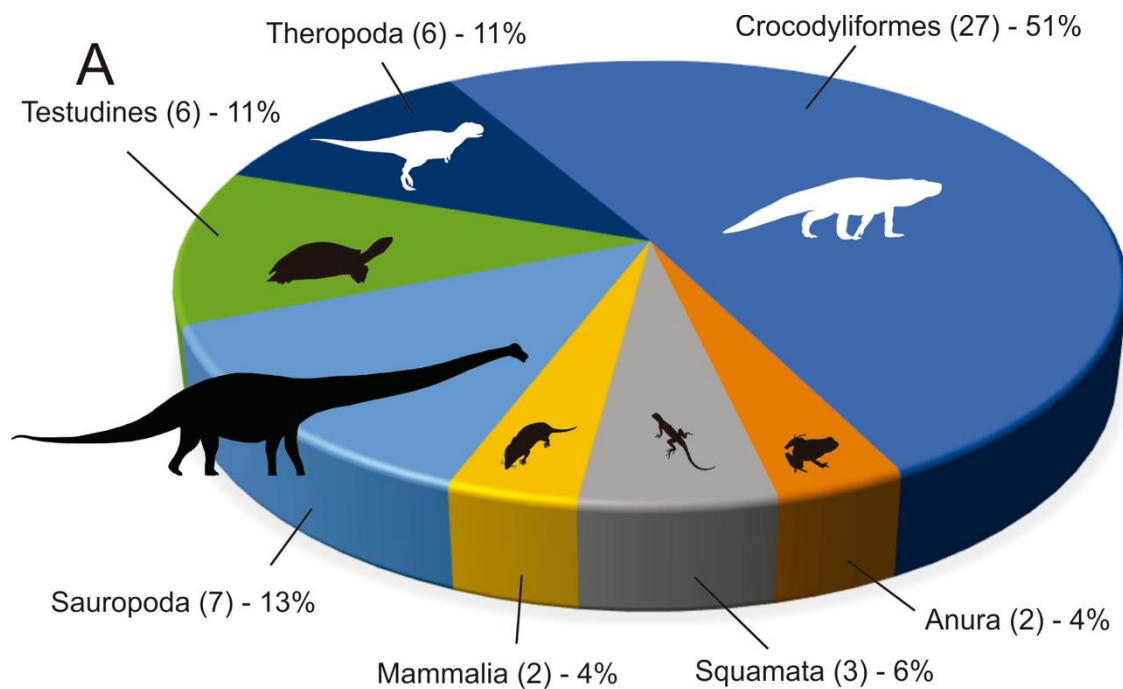


Figura 9. Distribuição por grandes grupos do registro fóssil de tetrápodos do Grupo Bauru em São Paulo, indicando número de registros (entre parênteses) e porcentagem do montante total, com base no número de táxons diagnosticados (A) e no total de informações bibliográficas B). Retirado de Langer *et al.* (2022).

5.3 Ocorrências de Notosuchia no Grupo Bauru

No Grupo Bauru os Notosuchia (*sensu* Gasparini, 1971) são encontrados nas formações Araçatuba, Adamantina e Marília (Tabela 2).

Formação Araçatuba	<i>Marillasuchus amarali</i>	Carvalho & Bertini, 1999
	<i>Marillasuchus robustus</i>	Nobre <i>et al.</i> , 2007
	<i>Adamantinasuchus navae</i>	Nobre & Carvalho, 2006
	<i>Coronelsuchus civali</i>	Pinheiro <i>et al.</i> , 2021
Formação Adamantina	<i>Sphagesaurus huenei</i>	Price, 1950
	<i>Armadillosuchus arrudai</i>	Marinho & Carvalho, 2008
	<i>Sphagesaurus montealtensis</i>	Andrade & Bertini, 2008
	<i>Caipirasuchus paulistanus</i>	Iori & Carvalho, 2011
	<i>Caiprasuchus stenognathus</i>	Pol <i>et al.</i> , 2014
	<i>Caipirasuchus mineirus</i>	Martinelli <i>et al.</i> , 2018
	<i>Caipirasuchus attenboroughi</i>	Ruiz <i>et al.</i> , 2018
	<i>Caipirasuchus catanduensis</i>	Iori <i>et al.</i> , 2024
	<i>Morrinhosuchus luziae</i>	Iori & Carvalho, 2008
	<i>Caryonosuchus pricei</i>	Kellner <i>et al.</i> , 2011 a
Formação Marília	<i>Sphagesaurus huenei</i>	Price, 1950
	<i>Labidiosuchus amicum</i>	Kellner <i>et al.</i> , 2011 b
	<i>Eptalofosuchus viridi</i>	Marinho <i>et al.</i> , 2022

Tabela 2. Lista dos morfótipos de notossúquios registrados para o Grupo Bauru, desconsiderando aspectos revisionais

5.3.1 Formação Araçatuba

Na Formação Araçatuba foram noticiados os morfótipos *Marillasuchus amarali*,

Mariliasuchus robustus, *Adamantinasuchus navae* e *Coronelsuchus civali*. Todos os representantes dos três primeiros morfótipos são provenientes de localidades nas proximidades de Marília (Estado de São Paulo, Brasil), enquanto o material de *Coronelsuchus civali* é proveniente de Álvarez Machado (Estado de São Paulo, Brasil). Apesar de menções a estes fósseis como pertencentes a Formação Adamantina (Carvalho & Bertini, 1999; Bertini & Carvalho, 1999; Nobre & Carvalho, 2006; Nobre *et al.*, 2007), os afloramentos dos quais provêm, na região de Marília, devem ser considerados como Formação Araçatuba, segundo Batezelli (1996).

Em sua Dissertação de Mestrado Batezelli (1996) descreve a unidade como representada por siltitos cinza-esverdoados, pardacentos maciços, com variações laterais para siltitos argilosos ou arenosos, intercalados com bancos de arenitos muito finos. Gobbo *et al.* (1999) correlacionam cronoestratigraficamente, através de carófitas e ostrácodos, a Formação Araçatuba com as formações Anacleto e Coli-Toro inferior, do Neo-Cretáceo da Bacia de Neuquén, na Argentina, sinalizando idade Campaniano-Maastrichtiano inferior. Arai & Fernandes (2023), em um estudo palinoestratigráfico, e Gobbo & Bertini (2023), usando Biocronoestratigrafia de ostrácodos continentais, encontraram uma idade eo-Campaniano para depósitos da unidade.

O contato da Formação Araçatuba com a Formação Adamantina é transicional, e seus clásticos finos dão lugar progressivamente a sedimentos predominantemente areníticos em direção ao topo da sequência. Esta transição corresponde à sucessão de um ambiente lacustre, representado pela Formação Araçatuba, para fluvial, representado pela Unidade Adamantina (Batezelli, 1996).

Os sedimentos de onde provêm os fósseis de *Mariliasuchus amarali*, *Mariliasuchus robustus* e *Adamantinasuchus navae* são arenitos muito finos, quartzosos, calcíferos, amarelados, avermelhados e esverdeados, associados a siltitos e argilitos avermelhados (Carvalho & Bertini, 1999; Bertini & Carvalho, 1999; Andrade, 2005; Nobre & Carvalho, 2006; Nobre *et al.*, 2007)

5.3.2 Formação Adamantina

Na Formação Adamantina foram encontrados os fósseis de *Armadillosuchus arrudai*, *Caipirasuchus attenboroughi*, *Caipirasuchus minierius*, *Sphagesaurus montealtensis*, *Caipirasuchus montealtensis*, *Caipirasuchus paulistanus*, *Caipirasuchus*

stenogathus, *Caryonosuchus pricei*, *Morrinhosuchus luziae* e *Sphagesaurus huenei*. A possibilidade de boa parte destes táxons serem sinonimizados, ou se tratarem de *nomen dubia*, é abordada em maiores detalhes no desenvolvimento desta Dissertação de Mestrado, além de discussões sobre suas ocorrências estratigráficas.

A Formação Adamantina é caracterizada por Soares *et al.* (1980) como um conjunto de fácies apresentando bancos de arenitos de granulações fina a muito fina, de cores rósea a castanha, portanto estratificações cruzadas, com espessuras variando entre 2 e 20 m, alternados com bancos de lamitos, siltitos e arenitos lamíticos castanho-avermelhados a cinza-castanhos, maciços ou com acamamento plano-paralelo grosso, frequentemente com marcas onduladas e micro estratificações cruzadas. Com base nestas características estes autores consideram o ambiente de deposição como um sistema fluvial meandrante.

Gobbo & Bertini (2023) assinalam idade neo-Campaniano a eo-Maastrichtiano para a Formação Adamantina, com base em Biocronoestratigrafia de ostrácodos, que correlaciona o Grupo Bauru com bacias sub-andinas, Bacia Neuquén, bacias Campos e Santos, Bacia do Congo, e Formação Lameta.

Os fósseis da Formação Adamantina normalmente são encontrados fragmentados e associados a camadas conglomeráticas, indicando transporte em condições de alta energia deposicional (Bispo, 2019). O estado de preservação, em conjunto com interpretações paleoecológicas, permitiram a Goldberg & Garcia (2000) concluir que os restos de vertebrados foram retrabalhados a partir de carcaças expostas em planícies de inundação. Nas estações chuvosas os restos eram transportados com a enxurrada, junto com sedimentos fluviais.

5.3.3 Formação Marília

Na Formação Marília foram encontrados fósseis de *Eptalophosuchus viridi*, *Labidiosuchus amicum*, e *Sphagesaurus huenei*. A possibilidade de sinónímias, e presença de caracteres diagnósticos nos materiais, assim como procedência e ocorrência estratigráfica dos fósseis, ainda são tratadas em maiores detalhes no desenvolvimento desta Dissertação de Mestrado.

A Formação Marília é definida como unidade composta por arenitos grossos a conglomeráticos, com teor de matriz variável, e raras camadas de lamitos vermelhos e calcários (Paula e Silva *et al.*, 2003). É a unidade superior do Grupo Bauru (Almeida & Barbosa, 1953; Soares *et al.*, 1980). Gobbo & Bertini (2023) atribuem idade

Maastrichtiano a esta unidade.

Barcelos & Suguio (1987) propõem sua subdivisão em três membros: Ponte Alta, constituído de calcários e calcretes; Echaporã, com arenitos finos a grossos, frequentemente conglomeráticos, mal selecionados, com calcretes associados; e Serra Galga, de arenitos imaturos e conglomerados sobrepostos aos níveis carbonáticos do Membro Ponte Alta. Estes autores associam a deposição da Formação Marília a leques aluviais coalescentes com calcretes e calcários lacustres associados, sob clima semi-árido, sujeitos a chuvas torrenciais.

6. MATERIAIS E MÉTODOS

A investigação se desenvolveu a partir de dados bibliográficos e observação direta de materiais originais. Para atingir os objetivos propostos está sendo utilizada a seguinte abordagem.

- 1- Levantamento bibliográfico da ocorrência de fósseis de Notosuchia no Grupo Bauru, e coletânea de táxons propostos, materiais-tipo e caracteres tidos como diagnósticos.
- 2- Levantamento bibliográfico da variabilidade morfológica intraespecífica encontrada em espécies viventes de Crocodylomorpha.
- 3- Estudo de materiais osteológicos cranianos de crocodylomorfos viventes (indivíduos amostrados das coleções do Museu de História Natural de Taubaté e do Jacarezário - IB - UNESP Rio Claro)
- 4- Estudo de materiais fósseis em laboratório (Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geologia - IGCE - UNESP Rio Claro), e em coleções paleontológicas exame de espécimens depositados nas instituições Museu de Paleontologia de Monte Alto, Museu de Ciências da Terra, Coleção de Macrofósseis - Departamento de Geologia – UFRJ, e Faculdade de Formação de Professores - UERJ.
- 5- Reavaliação dos caracteres tidos como diagnósticos e da validade dos táxons propostos de Notosuchia no Grupo Bauru, considerando fatores relacionados a variabilidade intraespecífica esperada em Crocodylomorpha.
- 6- Análises filogenéticas considerando a proposta de reavaliação de caracteres e mudanças taxonômicas em Notosuchia.

O levantamento bibliográfico forneceu informações relevantes sobre os táxons de Notosuchia propostos para o Grupo Bauru, seus contextos geológicos, estado e disponibilidade dos materiais fósseis, e possíveis relações evolutivas. Além disto permitiu a escolha de *data-sets* disponíveis publicamente, que serão úteis na elaboração de uma nova análise filogenética, em uma etapa posterior deste Projeto.

A leitura de descrições dos fósseis noticiados, e diagnoses propostas para os táxons, foi fundamental para a identificação de eventuais aspectos discordantes entre autores, ou que levantam suspeitas para equívocos cometidos em contribuições

anteriores. Estes aspectos servem como um direcionamento essencial para esta investigação. A observação direta e parcimoniosa dos materiais (quando possível), e caracteres diagnósticos, permitiu um posicionamento sólido sobre estas questões, e a verificação das eventuais suspeitas.

As coleções paleontológicas mencionadas abrigam os fósseis designados como material-tipo para os táxons propostos, e, portanto, são de extrema importância para o exame das características diagnosticadas na literatura.

6. 1 Morfótipos noticiados de Notosuchia no Grupo Bauru

***Sphagesaurus huenei* Price, 1950**

Holótipo: DGM-332-R, depositado no Museu de Ciências da Terra, Rio de Janeiro, RJ (Figura 10). DGM-332-R composto por dente isolado. RCL-100 composto por crânio e fragmento de mandíbula com dentes parcialmente preservados (Pol, 2003).

Materiais adicionais: DGM-333-R (parátipo); RCL-100, depositado no Museu de Ciência Naturais PUC Minas Gerais, Belo Horizonte, MG (Figura 11); URC R-92, crânio fragmentado com mandíbula associada, depositados na Universidade Estadual Paulista (*Campus* Rio Claro), Rio Claro, SP.

Procedência, idade e sedimento. Localidade específica não determinada, com referências a “Guajussara, corte da Estrada de Ferro Sorocabana”, entre os municípios de Presidente Prudente e Santo Anastácio, SP (Price, 1950). Sedimentos não descritos, muito provavelmente de Formação Adamantina. Idade neo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).



Figura 10. *Sphagesaurus huenei*. DGM-332-R (holótipo, à esquerda) e DGM-333-R (parátipo, à direita). Imagens do autor.



2 cm

Figura 11. RCL-100 *Sphagesaurus huenei* em A) vista lateral direita; B) vista palatal. Retirado de Pol, 2003.

***Marillasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999**

Holótipo: UFRJ-DG-50-R (figuras 12 e 13), depositado na Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. Holótipo em ótima condição de preservação, razoavelmente completo e articulado, composto por crânio quase completo, com partes das regiões parietal e temporal danificadas, com mandíbula articulada; vértebras cervicais, dorsais e parte das sacrais; cintura escapular direita; úmero, ulna, rádio, quatro metacarpos direitos; cintura pélvica e fêmur direito (Andrade, 2005). Vários outros materiais incluem elementos cranianos e pós-cranianos.

Materiais adicionais: URC-R-55, URC-R-67 e URC-R-69, depositados na Universidade Estadual Paulista (*Campus* de Rio Claro), Rio Claro, SP; MN-6298-V, registrado em tomografia computadorizada por Azevedo *et al.* (2004), e MN-6756-V, infelizmente destruídos durante incêndio no Museu Nacional em 2018; UFRJ-DG-105-R, UFRJ-DG106-R, UFRJ-DG-72-R, UFRJ-DG-115-R e UFRJ-DG-50-R, depositados na Universidade Federal do Rio Janeiro, Rio De Janeiro, RJ; MZSP-PV 50, MZSP-PV 51, depositados no Museu de Zoologia da Universidade São Paulo, São Paulo, SP.

Procedência, idade e sedimento. (22°20'28" S, 49°56'46" O), Fazenda Doreto, Município de Marília, SP. Carvalho & Bertini (1999) descrevem a litologia local como caracterizada por uma sucessão de arenitos muito finos, quartzosos, amarelados, avermelhados e esverdeados, com intercalações de níveis centimétricos de calcarenitos e arenitos com intraclastos argilosos. Todos os estratos mostram-se intensamente bioturbados por escavações verticais do tipo *Skolithos*. A geometria dos estratos é tabular. Para estes autores os sedimentos são da Formação Araçatuba. Idade eo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).



Figura 12. *Marília suchus amarali*. UFRJ-DG-50-R (holótipo). Imagem do autor.



Figura 13. Crânio em detalhe de *Marília suchus amarali*. UFRJ-DG-50-R (holótipo). Imagem do autor.

***Adamantinasuchus navae* Nobre & Carvalho, 2006**

Holótipo: UFRJ-DG-107-R, depositado na Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ (Figura 14). Porção lateral direita do crânio, mandíbula, narinas e parte dos ossos nasal e frontal preservados. Apenas a porção lateral dorsal do esquamosal, e parte do bordo temporal superior podem ser observados. Dentição preservada em pré-maxilar e maxilar, mandíbula direita apresenta apenas parte dos alvéolos posteriores e três dentes anteriores. Fragmentos de vértebras, rádio, ulna, fêmur, metatarsos e falanges muito fragmentados (Nobre & Carvalho, 2006).

Materiais adicionais: UFRJ-DG-216-R, depositado na Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ.

Procedência, idade e sedimento. (22°18'45.6" S; 50°01'48.8" O), localizada 25 km a Sudoeste do Município de Marília, SP. Apesar de assinalados como Formação Adamantina (Nobre & Carvalho, 2006), a localidade dos depósitos de onde o fóssil foi encontrado é identificada como Formação Araçatuba (Batezelli *et al.*, 1999; Fernandes *et al.*, 2003). Infelizmente a litologia do local de coleta não foi descrita no trabalho que descreve o material, dificultando uma atribuição mais assertiva de seu horizonte. Seguindo as unidades do Grupo Bauru consideradas por Paula e Souza *et al.* (2009), e o contexto geológico local, infere-se que o holótipo de *Adamantinasuchus navae* é proveniente da Formação Araçatuba, de idade eo Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).



Figura 14. Crânio de *Adamantinasuchus navae*. UFRJ-DG-107-R (holótipo). Imagem do autor.

***Marillasuchus robustus* Nobre et al., 2007**

Holótipo: UFRJ-DG-56-R, depositado na Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ (figuras 15 e 16). Crânio parcialmente preservado, severamente fragmentado, com mandíbula e elementos desarticulados de crânio, pós-crânio e um dente caniniforme isolado. Há um erro de preparação no material reportado por Augusta (2013), decorrente da colagem incorreta de fragmentos da porção posterior do crânio.

Materiais adicionais: não noticiados até o momento.

Procedência, idade e sedimentos. (22° 20' 21" S, 49° 56' 39" O), Fazenda Doreto, Município de Marília, SP. Material associado a arenitos quartzosos, calcíferos, siltitos e argilitos. Nobre et al. (2007) assinalam como sedimentos da Formação Adamantina. No entanto a localidade dos sedimentos de onde o fóssil foi encontrado é identificada como Formação Araçatuba (Batezelli et al., 1999; Fernandes et al., 2003). Idade eo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).

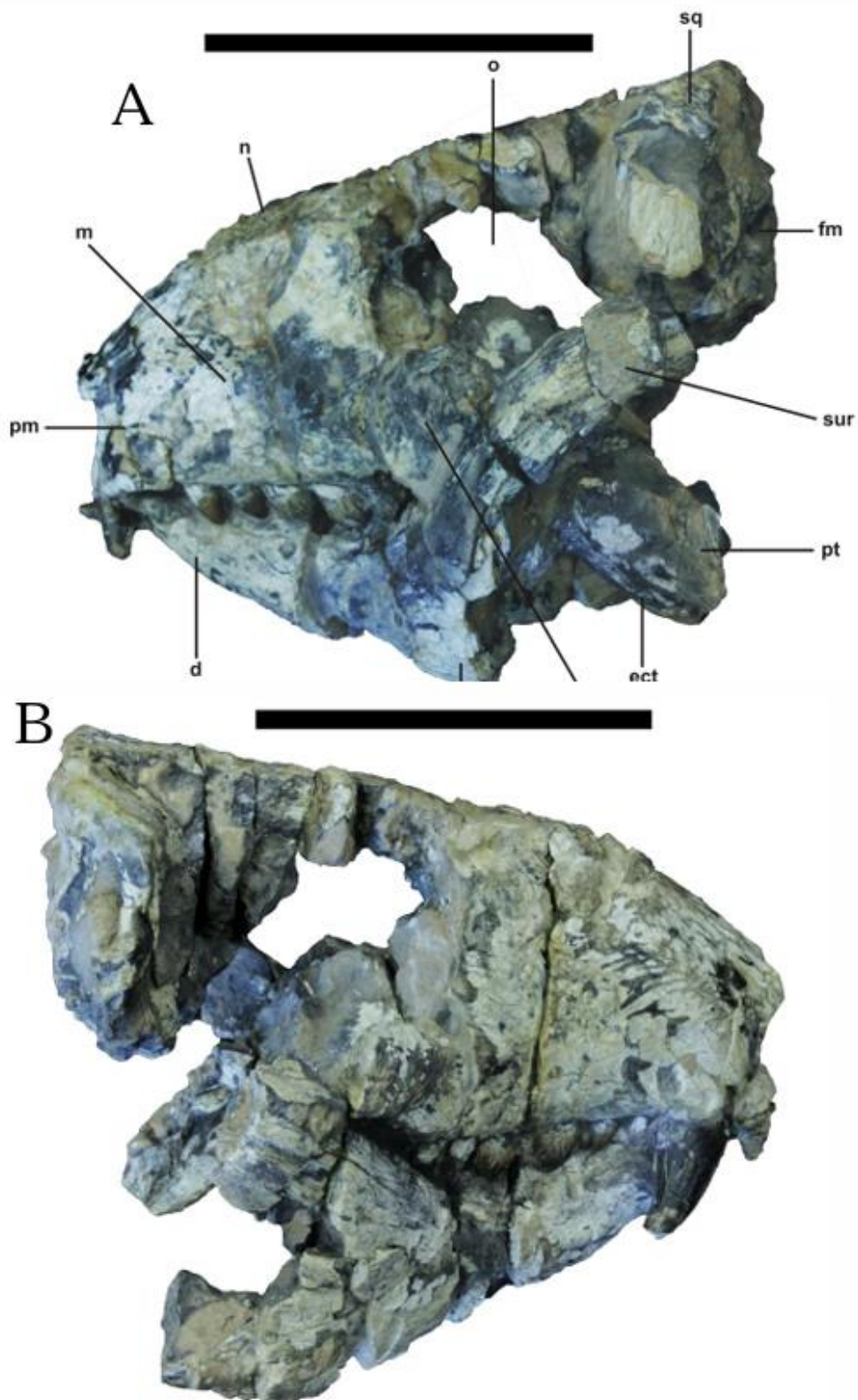


Figura 15. Crânio e mandíbula de *Mariliasuchus robustus*. UFRJ-DG 56-R. A). Em vista lateral-esquerda; B) em vista lateral direita. Escala = 5 cm. Retirado de Augusta (2013).

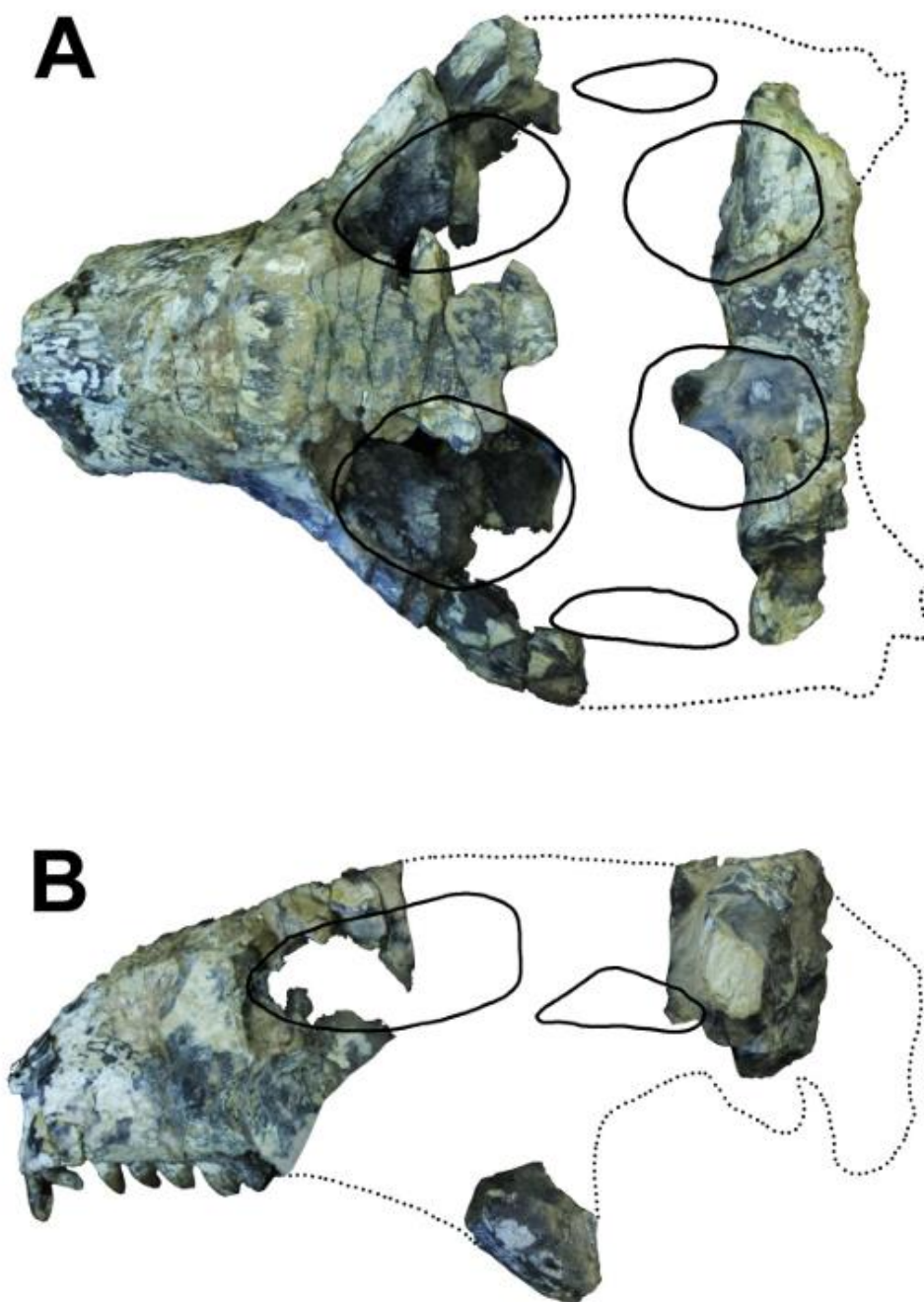


Figura 16. Reconstrução do crânio UFRJ-DG-56-R, indicando provável posição original dos fragmentos e morfologia contornada. Vistas dorsal (A) e lateral esquerda (B). Retirado de Augusta (2013).

***Caipirasuchus montealtensis* Andrade & Bertini, 2008**

Holótipo: MPMA 15-0001/90 (figuras 17, 18 e 19), depositado no Museu de Paleontologia de Monte Alto, Monte Alto, SP. Crânio e mandíbula, sem preservação da parte mais anterior de pré-maxilar, dentário, superfície occipital e regiões de articulação

mandibulares.

Materiais adicionais: não noticiados até o momento.

Procedência, idade e sedimentos. Localidade no sopé da Serra da Água Limpa, Município de Monte Alto, SP. Formação Adamantina, espécimen encontrado em arenitos finos róseos a avermelhados, com contribuição de matriz de siltitos. O sedimento associado é descrito como extremamente duro e resistente (Andrade & Bertini, 2008). Idade neo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).



Figura 17. Crânio de *Caipirasuchus montealtensis* em vista palatal. MPMA 15-0001/90 (holótipo). Imagem do autor.



Figura 18. Crânio de *Caipirasuchus montealtensis* em vista dorsal. MPMA 15-0001/90 (holótipo). Imagem do autor.



Figura 19. Mandíbula de *Caipirasuchus montealtensis*. MPMA 15-0001/90 (holótipo). Vista oclusal. Imagem do autor.

***Armadillosuchus arrudai* Marinho & Carvalho, 2009**

Holótipo: UFRJ-DG-303-R, depositado na Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ (figuras 20 e 21). Crânio quase completo, vértebras e costelas cervicais completas, vértebras e costelas dorsais, escápula, parte de um coracoide esquerdo, úmero esquerdo deslocado anteriormente, rádio e ulna esquerdos, maior parte da *manus* esquerda, escudo cervical completo, e sete bandas de

osteodermos imbricados preservadas (Marinho & Carvalho, 2009).

Materiais adicionais: UFRJ-DG-308-R, depositado na Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro RJ; MPMA-64-0001-04 (parátipo, Figura 22), depositado no Museu de Paleontologia de Monte Alto, Monte Alto, SP.

Procedência, idade e sedimento. Município de General Salgado, SP. Formação Adamantina (Marinho & Carvalho, 2009). A litologia local dos depósitos de onde o material foi encontrado não foi detalhada no trabalho de descrição do fóssil. Idade neo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).

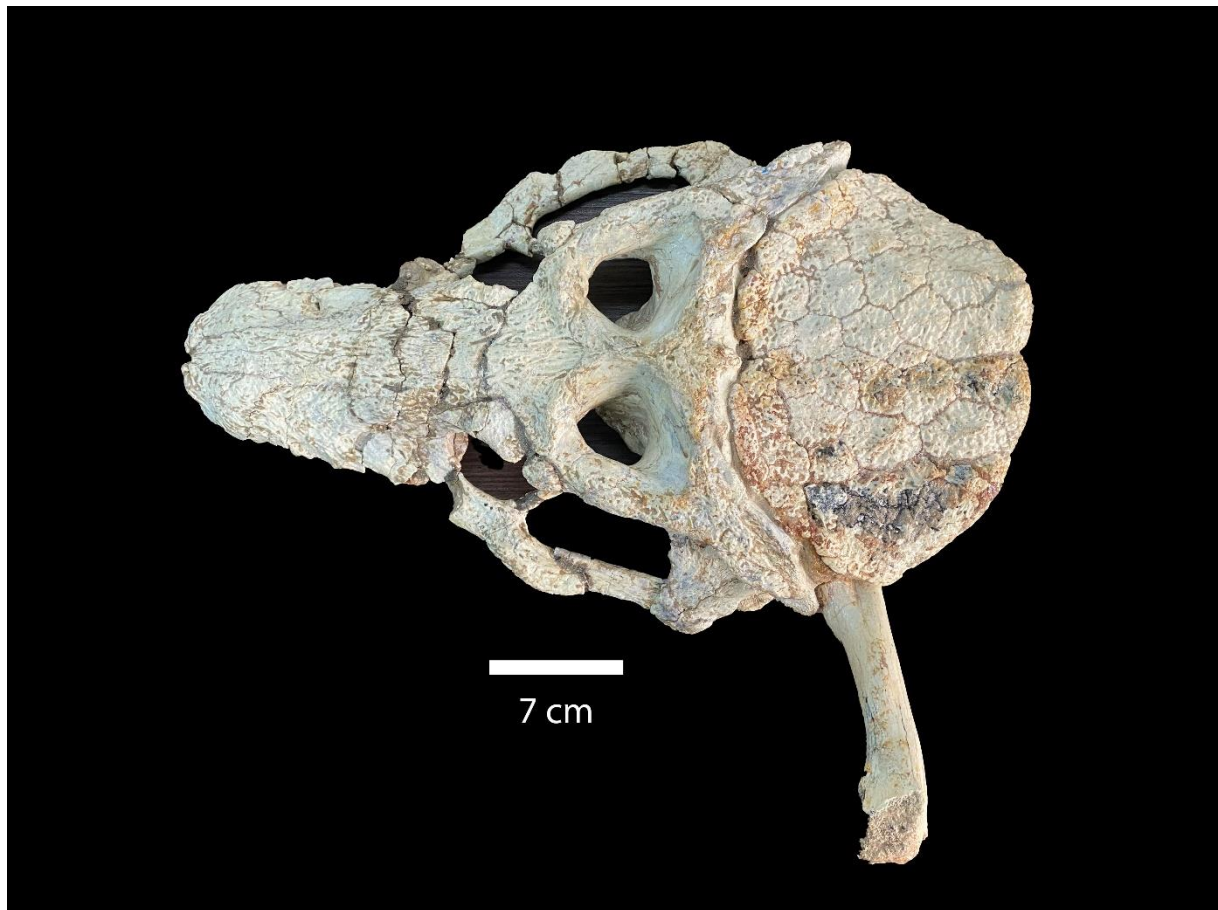


Figura 20. Crânio de *Armadillosuchus arrudai* em vista dorsal. UFRJ-DG-303-R (holótipo). Imagem do autor.

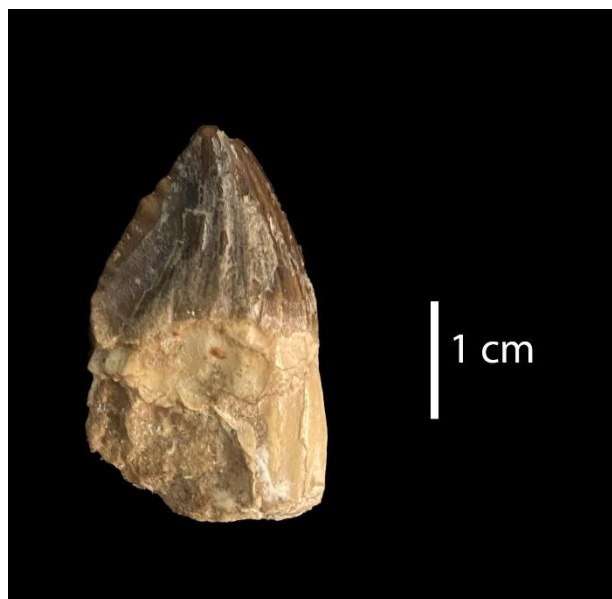


Figura 21. Dente molariforme de *Armadillosuchus arrudai*. UFRJ-DG-303R (holótipo). Imagem do autor.



Figura 22. Fragmentos de rostro (esquerda) e sínfise mandibular (direita) de *Armadillosuchus arrudai*. MPMA-64-0001-04 (parátipo). Imagem do autor.

***Morrinhosuchus luziae* Iori & Carvalho, 2009**

Holótipo: MPMA-07-0009/01, depositado no Museu de Paleontologia de Monte Alto, Monte Alto, SP (Figura 23). Apenas porção distal do crânio (anterior à órbita) e mandíbula (até margem anterior da fenestra mandibular) preservados no holótipo. Deslocamento dorsoventral e lateral em pré-maxilar e maxilar esquerdos (Iori & Carvalho,

2009). Em MPMA 12-0050/07, crânio e mandíbula relativamente bem preservados.

Materiais adicionais: MPMA 12-0050/07 (Figura 24), e MPMA 04-0019/15.

Procedência, idade e sedimentos. (21° 13'13.02" S; 48° 34'10.42") Sopé do Morrinho de Santa Luzia, área rural do Município de Monte Alto, SP. Material encontrado em afloramento de arenitos avermelhados, sem estruturas internas observadas, ocorrência de nódulos e concreções carbonáticas em vários níveis, e localmente camadas com evidências de intensas bioturbações, caracterizadas como Formação Adamantina (Iori & Carvalho, 2009). Idade neo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).



Figura 24. Crânio de *Morrinhosuchus luziae* em vista lateral esquerda. MPMA-12-0050/07. Imagem do autor.

***Caryonosuchus pricei* Kellner et al., 2011 a**

Holótipo: DGM-1411-R, depositado no Museu de Ciências da Terra, Rio de

Janeiro, RJ (Figura 25). Fragmento da porção anterior de rostro e mandíbula. Infelizmente destruído durante incêndio no Museu Nacional de 2018, onde encontrava-se emprestado para a instituição. Fragmento da porção anterior de rostro e mandíbula. Infelizmente destruído durante incêndio no Museu Nacional de 2018, onde encontrava-se emprestado para a instituição.

Materiais adicionais: não noticiados até o momento.

Procedência, idade e sedimentos. Proximidades do Município de Presidente Prudente, SP. Formação Adamantina (Kellner *et al.*, 2011 a). Idade eo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).



Figura 25. Vista ventral de seções A) direita e B) esquerda de DGM 1411-R, *Caryonosuchus pricei*. Barra de escala = 20 mm. Retirado de Kellner *et al.*, 2011 a.

***Labidiosuchus amicum* Kellner et al., 2011 b**

Holótipo: DGM-1480-R, depositado no Museu de Ciências da Terra, Rio de Janeiro, RJ (Figura 26). Mandíbula incompleta. Infelizmente destruído durante incêndio no Museu Nacional de 2018, onde encontrava-se emprestado para a instituição. Fragmento da porção anterior de rostró e mandíbula. Infelizmente destruído durante incêndio no Museu Nacional de 2018, onde encontrava-se emprestado para a instituição.

Materiais adicionais: não noticiados até o momento.

Procedência, idade e sedimentos. Serra do Veado, Distrito de Peirópolis, Município de Uberaba, MG. Material associado a arenitos, sem descrições mais precisas realizadas antes da preparação. Membro Serra da Galga, Formação Marília (Kellner et al., 2011 a). Idade Maastrichtiano (Gobbo & Bertini, 2023).

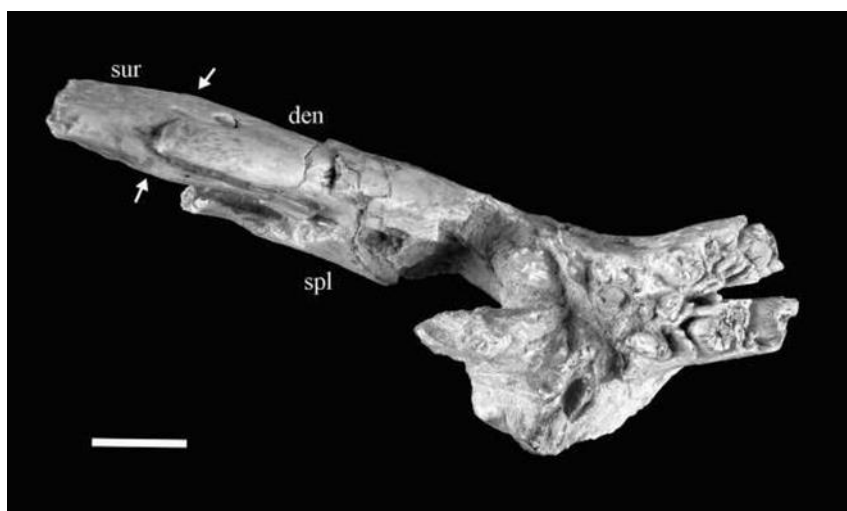


Figura 26. Vista dorsal de DGM 1480 *Labidiosuchus amicum*. Barra de escala = 10mm. Retirado de Kellner et al., 2011 b.

***Caipirasuchus paulistanus* Iori & Carvalho, 2011**

Holótipo: MPMA 67-0001/00, depositado no Museu de Paleontologia de Monte Alto, Monte Alto, SP (figuras 27 e 28). Crânio e mandíbula quase completos, todos os ossos de rostró e palato preservados. Basicrânio representado apenas pelo exoccipital

esquerdo. A dentição completa consiste em 40 dentes (oito pré-maxilares, doze maxilares e vinte mandibulares) dos quais 37 estão preservados; o quarto dente maxilar esquerdo está com sua coroa faltando; sexto e sétimo alvéolos do dentário esquerdo estão vazios.

Materiais adicionais: não noticiados até o momento.

Procedência, idade e sedimentos. (21°13'15.5" S, 48°30'41.6" O), Fazenda São Francisco, Bairro Homem de Mello, área rural do Município de Monte Alto, SP. Formação Adamantina (Iori & Carvalho, 2011). Idade neo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).



Figura 27. Crânio (direita, vista dorsal) e mandíbula (esquerda, vista ventral) de *Caipirasuchus paulistanus*. MPMA 67-0001/00 (holótipo). Imagem do autor.

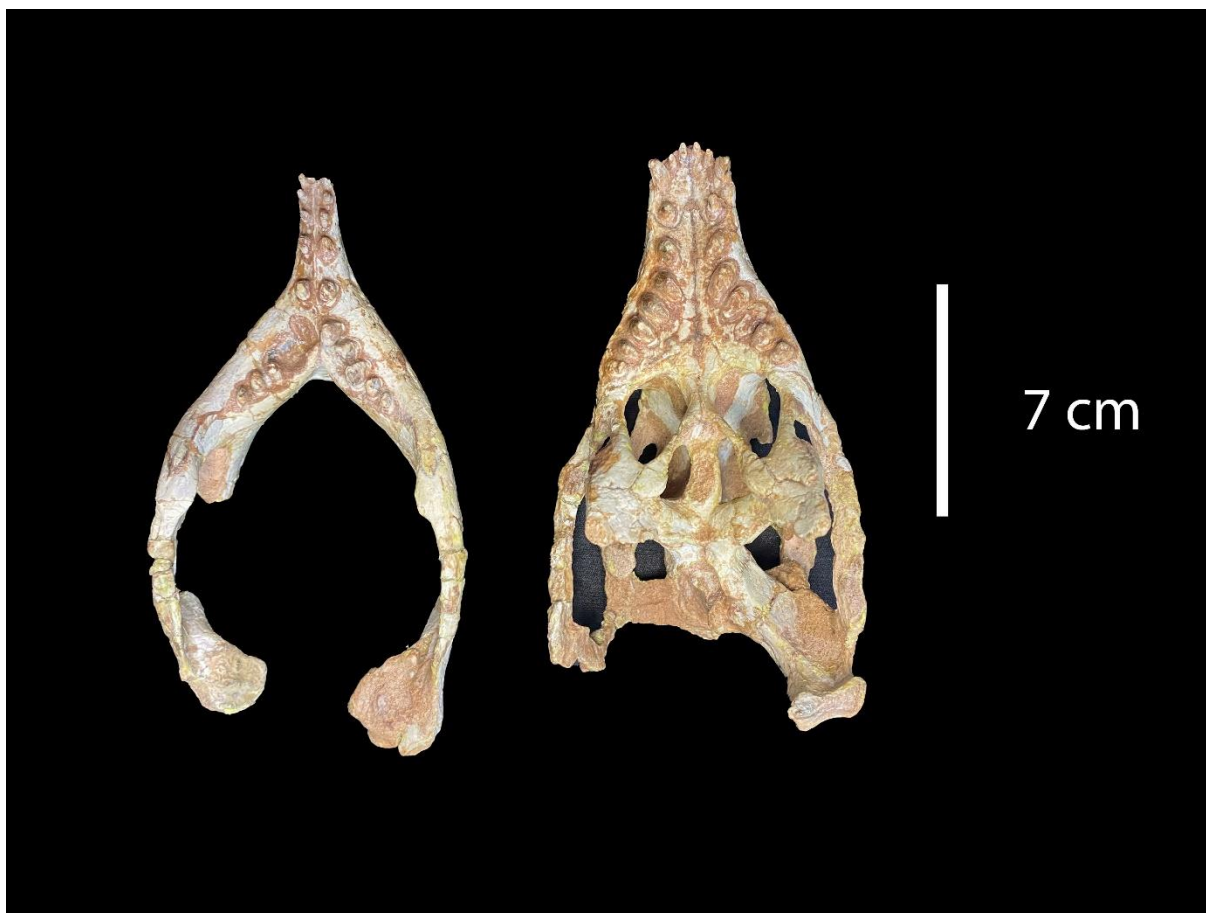


Figura 28. Crânio (direita, vista palatal) e mandíbula (esquerda, vista dorsal) de *Caipirasuchus paulistanus*. MPMA 67-0001/00 (holótipo). Imagem do autor.

***Caipirasuchus stenognathus* Pol et al., 2014**

Holótipo: MZSP-PV 139, depositado no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, SP (Figura 29). Crânio e mandíbula quase completos, com dentição bem preservada.

Materiais adicionais: não noticiados até o momento.

Procedência, idade e sedimentos. (20°34'01.44" S, 50°27'49,89" O), afloramento na margem direita do Ribeirão Buritis, na Fazenda Boa Esperança, Distrito de Prudêncio de Moraes, Município de General Salgado, SP, Formação Adamantina. O material foi encontrado associado a arenitos finos, com concreções de Calcita milimétricas, apresentando estruturas de barras de arenitos, coprólitos e bioturbações (Pol et al., 2014). Idade neo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).

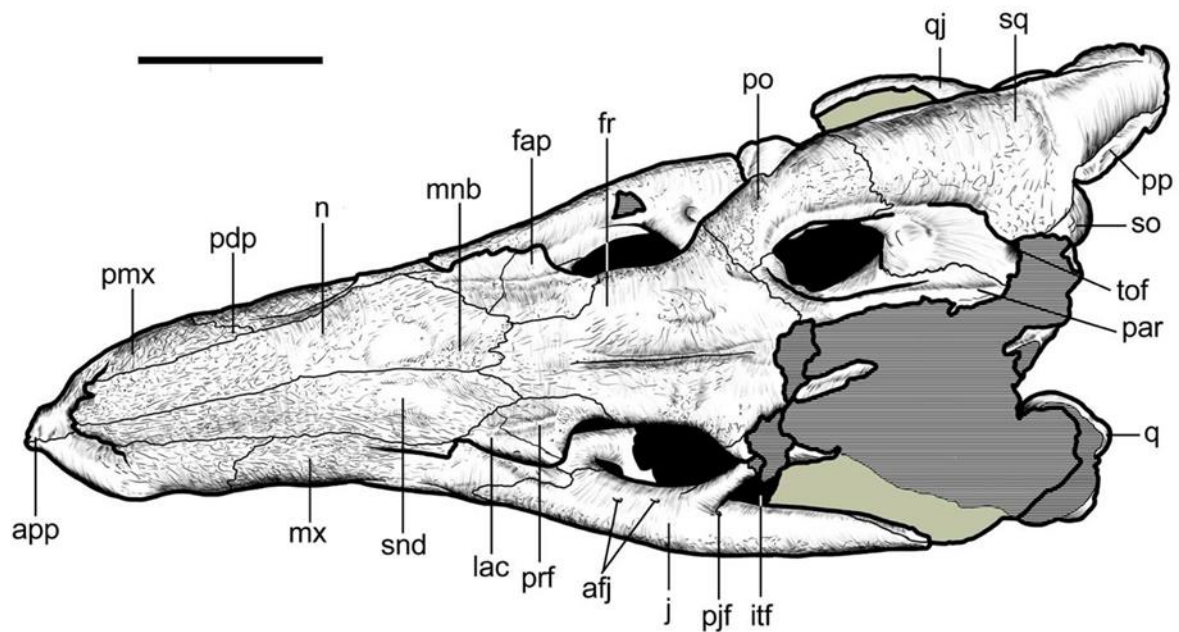


Figura 29. MZSP-PV 139, *Caipirasuchus stenognathus* em vista dorsal. Barra de escala = 25 mm. Retirado de Pol *et al.*, 2014.

***Caipirasuchus mineirus* Martinelli *et al.*, 2018**

Holótipo: CCPLIP-1463, depositado no Centro de Pesquisas Paleontológicas “Llewellyn Ivor Price”, Uberaba, MG (Figura 30). Esqueleto quase completo. Crânio e mandíbula foram preparados e removidos da matriz rochosa, enquanto esqueleto pós-craniano foi mantido articulado na matriz, em sua posição original.

Materiais adicionais: não noticiados até o momento.

Procedência, idade e sedimentos. Sítio FTA, Distrito de Honorópolis, Município de Campina Verde, Minas Gerais. Formação Adamantina (Martineli *et al.*, 2018). Idade neo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).



Figura 30. Esqueleto de *Caipirasuchus mineirus* (CCPLIP-1463), antes da preparação. Retirado de Martinelli *et al.*, 2018.

***Caipirasuchus attenboroughi* Ruiz *et al.*, 2021**

Holótipo: LAPEISA-0001, depositado na Universidade Estadual Paulista (Campus Ilha Solteira), Ilha Solteira, SP (Figura 31). Material inclui parte de pálato secundário e neurocrânio, e mandíbula quase completa, com nove coroas dentárias parcialmente preservadas.

Materiais adicionais: não noticiados até o momento.

Procedência, idade e sedimentos. (20°36'9.88"S, 50°30'50,19"O), afloramento no Km 111 da Rodovia SP-463, localizada no Município de General Salgado, SP.

O trabalho de Ruiz *et al.* (2021) indica o horizonte estratigráfico como Formação Santo Anastácio, no entanto menciona que este dado não se baseia em um estudo extenso, e se faria necessária um reconhecimento adicional da Geologia local. Os autores acreditam não se tratar de Formação Adamantina, mas não descrevem a litologia, nem levantam sessão estratigráfica para justificar este posicionamento. Em

comunicação pessoal Bertini (2024), que esteve no afloramento, relata que se trata da Formação Adamantina, idade neo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).

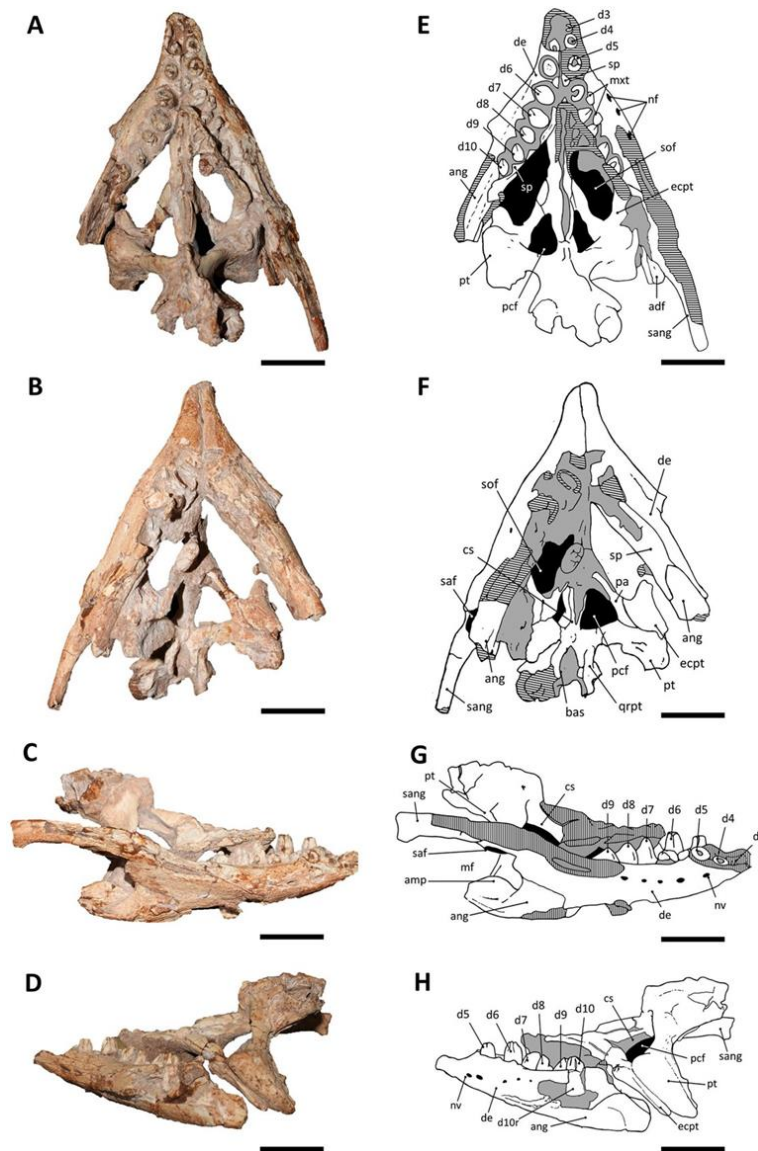


Figura 31. *Caipirasuchus attenboroughi*. (LAPEISA-0001, holótipo) e desenho interpretativo. A e E: vista dorsal; B e F: vista ventral; C e G: vista lateral direita; D e H: vista lateral esquerda. As áreas cinzas e hachuradas indicam a presença de matriz e superfícies quebradas respectivamente. Retirado de Ruiz *et al.* (2021).

***Coronelsuchus civali* Pinheiro *et al.*, 2021**

Holótipo: FFP PG-13 (Figura 32), depositado na Universidade Estadual do Rio de Janeiro, São Gonçalo, RJ. FFP PG-13 consiste em fragmentos cranianos do lado esquerdo e dentes.

Materiais adicionais: FFP PG-14 (parátipo, Figura 33), depositado na Universidade Estadual do Rio de Janeiro, São Gonçalo, RJ. FFP PG-14 consiste em crânio e mandíbula parcialmente preservados, pró-atlas e primeiras três vertebrae cervicais, escápula direita parcialmente preservada, membro anterior direito sem metacarpais e dígitos.

Procedência, idade e sedimentos. Afloramento no Distrito de Coronel Goulart, Município de Álvares Machado, SP. O material foi encontrado em pacotes de arenitos lamíticos, em camada formada por fácies lamíticas, interpretadas como resultantes de lobos prodeltáicos em contexto marginal lacustre, na Formação Araçatuba (Pinheiro *et al.*, 2021). Idade eo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).



Figura 32. Fragmentos cranianos do lado esquerdo de *Coronelsuchus civali*, em vista medial. FFP PG-13 (holótipo). Imagem do autor.

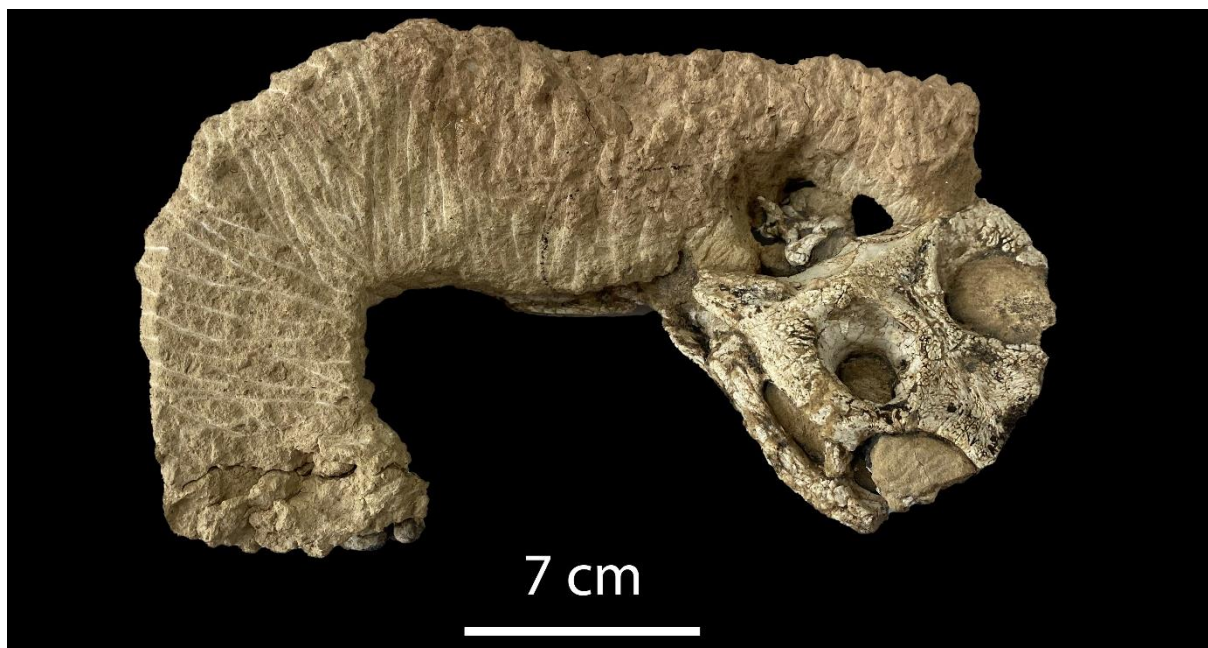


Figura 33. Restos de *Coronelsuchus civali*, em vista dorsal. FFP PG-14 (parátipo). Imagem do autor.

***Eptalophosuchus viridi* Marinho *et al.*, 2022**

Holótipo: MCT-1863-R depositado no Museu de Ciências da Terra, Rio de Janeiro, RJ (Figura 34). Dentário esquerdo com dentição incompleta, incluindo sínfise mandibular quase completa e dez alvéolos, terceiro e quarto com coroas parcialmente preservadas, sétimo a nono com raízes, e décimo com dois dentes no interior, representando duas gerações de dentes de reposição. Apresenta heterodontia (Marinho *et al.*, 2022).

Materiais adicionais: não noticiados até o momento.

Procedência, idade e sedimentos. Espécimen coletado em 1966 durante obra em poço artesiano em posto de gasolina (Posto Formiga) na Rodovia BR-050, Município de Uberaba, MG. Associado a arenitos esverdeados, de granulações média a fina. Marinho *et al.* (2022) indicam Formação Uberaba, idade Campaniano. Em comunicação pessoal Bertini acredita ser Membro Serra da Galga, Formação Marília, idade Maastrichtiano. Atualmente o afloramento se encontra inacessível, encoberto em área

urbana de Uberaba.

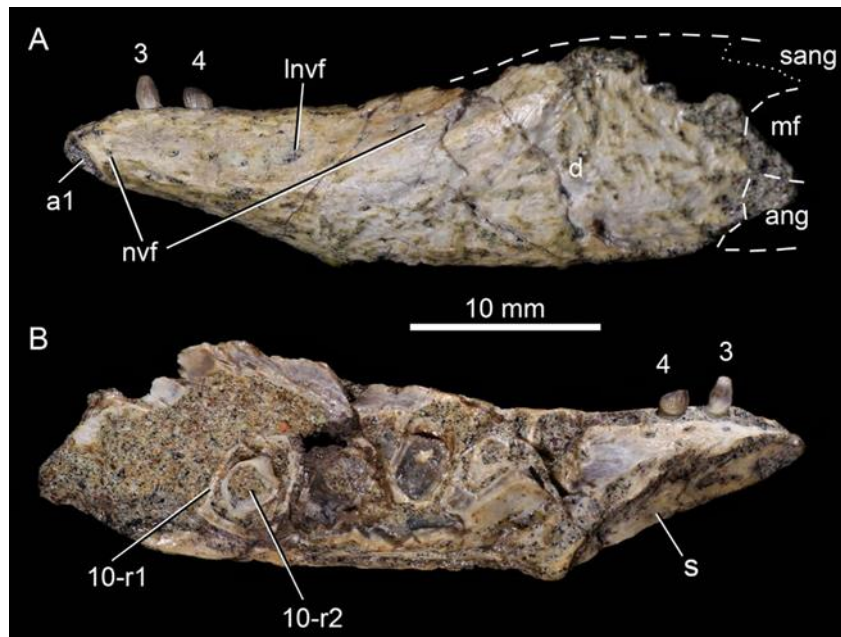


Figura 34. Holótipo *Eptalofosuchus viridi* Marinho *et al.* (2022), MCT 1863-R, a) mandíbula esquerda em vista lateral (esquerda); e b) em vista mesial. Dentes incisiformes nas posições 3, 4; primeiro dente de substituição (não erupto), 10-r1; segundo dente de substituição (não erupto), 10-r2; al - alvéolos. Retirado de Marinho *et al.* (2022).

Caipirasuchus catanduensis lori et al., 2024

Holótipo: MPMA 68-0003/12, depositado no Museu de Paleontologia de Monte Alto, Monte Alto, SP (figuras 35 e 36).

Materiais adicionais: MPMA 68-0004/12, depositado no Museu de Paleontologia de Monte Alto, Monte Alto, SP. MPMA 68-0003/12 apresenta crânio, mandíbula e parte do pós-crânio. MPMA 68-0004/12 consiste em parte da região posterior de crânio e mandíbula.

Procedência, idade e sedimentos. (21°07'40.0" S, 49°00'24.8" O) Afloramento próximo à Rodovia SP-352, em área urbana do Município de Catanduva, SP. Os fósseis

foram encontrados em arenitos da Formação Adamantina (Iori *et al.*, 2024) de idade neo-Campaniano (Gobbo & Bertini, 2023).



Figura 35. Crânio (à esquerda, em vista dorsal) e mandíbula (à direita, em vista ventral) de *Caipirasuchus catanduensis*. MPMA 68-0003/12 (holótipo). Imagem do autor.



Figura 36. Crânio (à esquerda, em vista palatal) e mandíbula (à direita, em vista dorsal) de *Caipirasuchus catanduensis*. MPMA 68-0003/12 (holótipo). Imagem do autor.

6.2 Materiais de Crocodylomorpha recentes examinados

A partir de análises com morfometrias Linear e Geométrica Augusta (2013)

observou que há uma tendência de aumento relativo do rostrum ao longo da Ontogenia, tanto em crocodylomorfos vivos do Gênero *Caiman*, quanto em *Mariliasuchus*. Seguindo este caminho, as variabilidades morfológicas interespecífica e intraespecífica, presentes em crocodylianos vivos, podem providenciar informações sobre variabilidades morfológicas interespecífica e intraespecífica de Notosuchia.

Os materiais osteológicos cranianos de Crocodylomorpha recentes que foram pessoalmente examinados estão listados na Tabela 3. Os crânios de diferentes tamanhos e estágios ontogenéticos foram fotografados e comparados entre membros de sua própria espécie, e entre demais crocodylianos.

Tabela 3. Materiais osteológicos cranianos de Crocodylomorpha recentes examinados, organizados por táxons registrados.

MHNT-47	<i>Caiman latirostris</i>
MHNT-78	<i>Caiman latirostris</i>
MHNT-48	<i>Caiman latirostris</i>
MHNT-79	<i>Caiman crocodilus</i>
MHNT-91	<i>Caiman latirostris</i>
MHNT-99	<i>Caiman latirostris</i>
MHNT-97	<i>Crocodylus niloticus</i>
MHNT-96	<i>Crocodylus niloticus</i>
MHNT-90	<i>Crocodylus siamensis</i>
JAC-RC02	<i>Caiman latirostris</i>
JAC-RC10	<i>Caiman latirostris</i>
JAC-RC08	<i>Caiman yacare</i>
JAC-RC18	<i>Caiman crocodilus</i>
JAC-RC04	<i>Caiman latirostris</i>
JAC-RC07	<i>Caiman latirostris</i>
JAC-RC05	<i>Caiman latirostris</i>
JAC-RC11	<i>Caiman latirostris</i>
JAC-RC09	<i>Caiman latirostris</i>
JAC-RC01	<i>Caiman latirostris</i>
JAC-RC03	<i>Caiman latirostris</i>
JAC-RC18	<i>Caiman crocodilus</i>
JAC-RC21	<i>Caiman crocodilus</i>
JAC-RC12	<i>Caiman yacare</i>

JAC-RC13	<i>Caiman yacare</i>
JAC-RC19	<i>Caiman crocodylus</i>
JAC-RC15	<i>Caiman yacare</i>
JAC-RC14	<i>Caiman yacare</i>
JAC-RC16	<i>Caiman yacare</i>

6.3 Materiais de Notosuchia examinados, desconsiderando revisões taxonômicas

Os materiais fósseis de Notosuchia que puderam ser pessoalmente examinados estão listados na Tabela 4. Com estes fósseis foram verificadas as descrições publicadas e os caracteres usados na matriz filogenética, e em diagnoses genéricas e específicas. O holótipo de *Araripesuchus gomesii*, um notossúquio da Bacia do Araripe, fora do Clado Sphagesauria, foi incluído entre os espécimens examinados, pois serviu como táxon externo para a análise filogenética.

Tabela 4. Materiais fósseis de Notosuchia examinados, organizados por táxon registrado.

UFRJ DG 107 R	<i>Adamantinasuchus navae</i> (holótipo)
UFRJ DG 216 R	<i>Adamantinasuchus navae</i>
UFRJ DG 303 R	<i>Armadillosuchus arrudai</i> (holótipo)
MPMA 64 0001 04	<i>Armadillosuchus arrudai</i> (parátipo)
MPMA 64 0003 12	<i>Caipirasuchus catanduensis</i> (holótipo)
MPMA 64 0004 12	<i>Caipirasuchus catanduensis</i>
MPMA 15 0001 90	<i>Caipirasuchus montealtensis</i> (holótipo)
MPMA 67 0001 00	<i>Caipirasuchus paulistanus</i> (holótipo)
MPMA 07 0011 00	<i>Caipirasuchus</i> sp.
FF PG 13	<i>Coronelsuchus civali</i> (holótipo)
FF PG 14	<i>Coronelsuchus civali</i> (parátipo)
UFRJ DG 50 R	<i>Marillasuchus amarali</i> (holótipo)
UFRJ DG 105 R	<i>Marillasuchus amarali</i>
UFRJ DG 106 R	<i>Marillasuchus amarali</i>
UFRJ DG 115 R	<i>Marillasuchus amarali</i>
UFRJ DG 56 R	<i>Marillasuchus robustus</i> (holótipo)
MPMA 07 0009 01	<i>Morrinhosuchus luziae</i> (holótipo)
MPMA 12 0050 15	<i>Morrinhosuchus luziae</i>
DGM 333 R	<i>Sphagesaurus huenei</i> (holótipo)
MCTR 423	<i>Araripesuchus gomesii</i>

6.4 Metodologia filogenética

As análises filogenéticas foram conduzidas a partir de matrizes elaboradas no software “Mesquite”, e executadas no software “TNT” (Goloboff *et al.*, 2003), com estados de caracteres não ordenados, considerando Parcimônia de Wagner. Foram realizadas análises de consenso estrito e de suporte de ‘*bootstrap*’, com 1000 réplicas, e índice mínimo de suporte de 50%.

Como forma de testar a influência da identificação taxonômica, em possíveis superestimativas ou subestimativas do número de espécies válidas presentes entre os fósseis, foram aplicados 3 tratamentos (Análises I, II e III) para a composição dos terminais utilizados. Portanto com a mesma lista de caracteres, e o mesmo conjunto de materiais examinados, foram feitas 3 análises a partir de matrizes distintas, sendo a diferença entre elas a combinação entre dados provenientes dos espécimens.

Na primeira análise (Análise I) os terminais, somando-se 20 no total (Anexo 1), correspondem a fósseis de espécimens individuais, simulando um cenário em que há uma clara superestimativa de táxons, representados por poucos caracteres preservados.

Na segunda análise (Análise II) os 11 terminais (Anexo 2) correspondem a espécies consideradas válidas na literatura, havendo complementação de informações morfológicas em táxons com mais de um espécimen incluído.

Na terceira análise (Análise III), um número reduzido de 6 terminais (Anexo 3) corresponde aos táxons remanescentes, após a proposta de possíveis sinonímias deste trabalho.

Foram adotados caracteres utilizados por Iori *et al.* (2024) para Crocodylomorpha, que por sua vez derivam de listas utilizadas por Ruiz *et al.* (2021); Montefeltro *et al.* (2013); e Pol *et al.* (2014). As listas encontradas na literatura são, em geral, derivadas de listas mais antigas, com adição de novos caracteres, ou recombinações, tornando-as sucessivamente maiores.

Entretanto com a inclusão de táxons conhecidos apenas por fósseis fragmentados ou espécimens incompletos, este aumento sucessivo do número de caracteres resulta em uma quantidade expressiva de *missing data* na matriz (Geroto, 2015), o que pode afetar significativamente a estabilidade das análises. Um dos efeitos disto é a integração de terminais que sequer possuem estruturas preservadas em comum que possam ser comparados adequadamente, eventualmente sustentando agrupamentos a partir de

falsas sinapomorfias.

Levando este fator em consideração, para conduzir uma análise filogenética integrando os 20 materiais estudados, foi construída uma nova lista simplificada que exclui caracteres que não são verificáveis em pelo menos 2 terminais, ou que se encontram exclusivamente em mesmo estado entre os táxons selecionados. Isto resultou em uma drástica redução de 507 caracteres em Iori *et al.* (2024), para 177 caracteres neste trabalho. Para a seguinte lista buscou-se seguir a convenção de organizar os caracteres de acordo com as regiões anatômicas, iniciando pelo crânio, seguindo pelo esqueleto axial, cinturas escapular e pélvica, e por fim membros anteriores e posteriores.

Lista de Caracteres

01) Superfície externa dos ossos cranianos dorsais:

- (0) levemente ranhuradas;
- (1) fortemente ornamentadas com covas e sulcos profundos.

02) Ornamentação na superfície externa do rosto:

- (0) ausente;
- (1) presente.

03) Largura máxima do pré-maxilar e largura máxima do rosto ao nível dos alvéolos 4 ou 5:

- (0) pré-maxilar mais estreito;
- (1) rosto mais estreito.

04) Pré-maxilar, forâmen na depressão perinarial:

- (0) ausente;
- (1) presente.

05) Margem posterior da fossa perinarial:

- (0) não alcança o nível da margem posterior das narinas externas;
- (1) ultrapassa o nível da margem posterior das narinas externas.

06) Pequeno forâmen na sutura pré-maxilar/maxilar, em superfície lateral:

- (0) ausente;
- (1) presente.

07) Formato geral da superfície externa de maxilar e pré-maxilar:

- (0) com plano único, voltado lateralmente;
- (1) com região ventral voltada lateralmente, e região dorsal voltada

dorsolateralmente.

08) Nasal nas narinas externas:

- (0) ausente, pré-maxilares em contato medialmente;
- (1) participação medial na margem dorsal/posterior das narinas;
- (2) participação medial e lateral na margem dorsal/posterior das narinas.

09) Extensão do contato entre maxilar e nasal:

- (0) contato extensivo;
- (1) pequeno contato sutural.

10) Ossos nasais:

- (0) pareados;
- (1) parcialmente ou completamente fusionados.

11) Borda lateral do nasal, posterior às narinas externas:

- (0) lateralmente côncava;
- (1) reta.

12) Participação do nasal na fenestra pré-orbital:

- (0) presente;
- (1) ausente.

13) Fenestra pré-orbital:

- (0) presente;
- (1) ausente.

14) Fenestra pré-orbital:

- (0) tão grande quanto a órbita;
- (1) aproximadamente metade do diâmetro da órbita;
- (2) muito menor que a órbita.

15) Formato da fenestra pré-orbital:

- (0) arredondada ou dorsoventralmente alta;
- (1) baixa e alongada, em forma de fenda;
- (2) triangular, com ápice orientado dorsalmente.

16) Participação do maxilar na órbita:

- (0) ausente;
- (1) presente.

17) Forâmens neurovasculares do maxilar formando uma linha fortemente arqueada:

- (0) ausente, linha de forâmens segue o contorno geral da margem;
- (1) presente, ampla área de margem lisa ventral à linha arqueada.

- 18) Forâmens neurovasculares grandes e alinhados na superfície lateral do maxilar:
- (0) formando uma fileira contínua;
 - (1) formando séries anterior e posterior, separadas por um espaço.
- 19) Extensão posterior do maxilar em superfície lateral do rosto:
- (0) posterior à margem anterior da órbita;
 - (1) anterior à margem anterior da órbita.
- 20) Comprimento total do lacrimal em relação ao pré-frontal:
- (0) mais longo;
 - (1) subigual;
 - (2) mais curto.
- 21) Formato do lacrimal:
- (0) mais longo que largo;
 - (1) tão longo quanto largo.
- 22) Extensão posterior do lacrimal em relação ao jugal:
- (0) se estende posteroventralmente, em amplo contato com jugal;
 - (1) se afunila posteroventralmente, sem contato com jugal, ou contato mínimo.
- 23) Margens anteriores de lacrimal e jugal:
- (0) confluentes, sem entalhe no contato anterior;
 - (1) bordo do jugal convexa, produzindo um pequeno entalhe anterior (preenchido pelo maxilar).
- 24) Pré-frontais anteriores às órbitas:
- (0) alongados, orientados paralelos ao eixo anteroposterior do crânio;
 - (1) curto e largo, orientados posteromedialmente-anterolateralmente.
- 25) Morfologia da borda anterior do processo anterior do frontal:
- (0) truncada;
 - (1) em forma de cunha.
- 26) Superfície dorsal do frontal:
- (0) plana;
 - (1) com crista longitudinal.
- 27) Crista longitudinal do frontal:
- (0) restrita à porção posterior;
 - (1) restrita à porção mediana;
 - (2) restrita à porção anterior.
- 28) Extensão da margem anterior do frontal:

- (0) longa, progride anterior às órbitas;
 - (1) curta, não progride anterior às órbitas.
- 29) Ramo anterior do frontal, em relação à extremidade do pré-frontal:
- (0) termina posteriormente;
 - (1) termina anteriormente.
- 30) Formato do frontal ao longo da sutura com pré-frontal:
- (0) relativamente largo e gradualmente afunilado anteriormente;
 - (1) formato largo e tabular, com suturas laterais com pré-frontais paralelas.
- 31) Extensão do jugal abaixo da órbita:
- (0) não excede margem anterior da órbita;
 - (1) excede margem anterior da órbita.
- 32) Porção infratemporal do jugal deslocada lateralmente:
- (0) não se estende além da margem anterior da órbita;
 - (1) se estende além da margem anterior da órbita.
- 33) Altura dorsoventral da região pré-orbital do jugal em relação à região infraorbital:
- (0) igual ou mais baixa;
 - (1) região pré-orbital mais expandida que infraorbital.
- 34) Profundidade dorsoventral da região orbital do jugal em relação à região infratemporal:
- (0) quase a mesma profundidade;
 - (1) porção orbital quase duas vezes mais profunda que região infratemporal.
- 35) Grande forâmen na superfície lateral do jugal, próximo à margem anterior:
- (0) ausente;
 - (1) presente.
- 36) Processo anterior do jugal em relação ao comprimento anteroposterior da fenestra infratemporal:
- (0) menor a subigual;
 - (1) muito mais longo.
- 37) Processo pós-orbital do jugal localizado:
- (0) na região anterior do jugal;
 - (1) no meio do jugal;
 - (2) na região posterior do jugal.
- 38) Barra infratemporal do jugal:
- (0) lateralmente plana;

- (1) em forma de bastão.
- 39) Crista longitudinal na superfície lateral do jugal, abaixo da fenestra infratemporal:
- (0) ausente;
 - (1) presente.
- 40) Jugal em relação à fossa pré-orbital:
- (0) participa da margem da fossa pré-orbital;
 - (1) não participa da fossa pré-orbital.
- 41) Extensão do processo posterior do jugal:
- (0) ultrapassa posteriormente a fenestra infratemporal;
 - (1) não ultrapassa posteriormente a fenestra infratemporal.
- 42) Sutura parietal/pós-orbital:
- (0) ausente na superfície dorsal do teto craniano e fossa supratemporal;
 - (1) ausente na superfície dorsal do teto craniano, mas presente na região ventral da fossa supratemporal;
 - (2) ausente na superfície dorsal do teto craniano, mas amplamente presente na fossa supratemporal;
 - (3) presente na superfície dorsal do teto craniano e fossa supratemporal.
- 43) Margens laterais do esquamosal e pós-orbital em vista dorsal:
- (0) paralelas;
 - (1) divergentes posteriormente.
- 44) Formato da parte dorsal do pós-orbital, em vista dorsal:
- (0) com arestas anterior e lateral;
 - (1) apenas com uma aresta voltada ântero-lateralmente.
- 45) Superfície lateral do flanco pós-orbital descendente:
- (0) plana;
 - (1) côncava.
- 46) Superfície dorsal do parietal:
- (0) ao mesmo nível do esquamosal;
 - (1) projetada dorsalmente, em relação ao teto craniano;
 - (2) marcadamente deprimida em relação ao teto craniano.
- 47) Superfície dorsal da região posterior do parietal:
- (0) lisa;
 - (1) com uma crista dorsal.
- 48) Formato da fenestra supratemporal:

- (0) formato quadrado a sub-retangular;
 - (1) circular a elíptico;
 - (2) triangular, convergindo medialmente.
- 49) Comprimento anteroposterior da fenestra supratemporal:
- (0) igual ou menor que as órbitas;
 - (1) muito maior que as órbitas.
- 50) Tamanho da fenestra infratemporal em relação à órbita:
- (0) pequena a ausente, não mais que 20% da área da órbita;
 - (1) grande, geralmente não menos que 50% da área da órbita.
- 51) Margens supratemporais elevadas e hipertrofiadas:
- (0) ausentes;
 - (1) presentes.
- 52) Barra entre órbita e fossa supratemporal:
- (0) larga e sólida, com ampla superfície dorsal ornamentada, se ornamentação for presente no crânio;
 - (1) barra estreita, ornamentação restrita à superfície anterior.
- 53) Fossa rasa no canto ântero-medial da fenestra supratemporal:
- (0) presente;
 - (1) ausente, canto liso.
- 54) Processo pósterio-lateral do esquamosal:
- (0) nivelado em relação à mesa craniana;
 - (1) deprimido em relação à mesa craniana.
- 55) Ornamentação no processo pósterio-lateral do esquamosal:
- (0) ausente;
 - (1) presente.
- 56) Processo pósterio-lateral distal do esquamosal:
- (0) afunilado;
 - (1) largo.
- 57) Ornamentação no esquamosal no canto posterolateral, perto da fenestra supratemporal:
- (0) não ornamentada, ou com mesmo padrão do teto craniano;
 - (1) com superfície peculiarmente pedregosa.
- 58) Contato entre quadrado e basioccipital:
- (0) localizado na superfície ventral da caixa craniana;

(1) crista medial do quadrado bem desenvolvida encontra o basioccipital na superfície occipital do crânio, excluindo o exoccipital da margem ventral da superfície occipital.

59) Ramo anterodorsal do quadrado em vista ventral:

(0) desenvolvido, formando mais de 50% da aresta lateral da face interna da fenestra supratemporal;

(1) restrito, formando menos de 50% da aresta lateral da face interna da fenestra supratemporal.

60) Cicatriz muscular na superfície medial do quadrado:

(0) quase reta a curva;

(1) sigmoidal.

61) Côndilos quadráticos:

(0) com sulco intercondilar subdesenvolvido;

(1) côndilo medial expande ventralmente, sendo separado do côndilo lateral por um sulco intercondilar profundo.

62) Côndilo quadrático lateral:

(0) com quase a mesma extensão anteroposterior que o medial;

(1) côndilo lateral hemisférico.

63) Altura dorsoventral da região proximal do quadrado:

(0) menor que 50% da largura total do teto craniano;

(1) maior que 50% da largura total do teto craniano.

64) Crista mesoventral do quadrado, ventral ao contato com otoccipital:

(0) ausente;

(1) incipiente;

(2) bem desenvolvida.

65) Abertura ótica óssea:

(0) pequena, pouco visível (mesmo em vista lateral);

(1) tamanho médio;

(2) conspicuamente grande.

66) Ornamentação na base do quadradojugal:

(0) ausente;

(1) presente.

67) Câmara meatal:

(0) não dividida em duas regiões por uma crista no contato quadrado-

quadradojugal;

(1) dividida em duas regiões por uma crista no contato quadrado-quadradojugal.

68) Extensão dorsal do quadradojugal em superfície medial:

(0) termina ventral à extremidade dorsal da fenestra infratemporal;

(1) termina no mesmo nível, ou ultrapassa, a extremidade dorsal da fenestra infratemporal.

69) Exposição dorsal do supraoccipital:

(0) exposto na porção mediana da região posterior da mesa craniana;

(1) restrito a uma superfície fina na superfície mais posterior de parietal e esquamosal.

70) Forâmen pós-temporal:

(0) presente;

(1) ausente.

71) Supraoccipital:

(0) forma aresta dorsal do forâmen magno;

(1) otocciptais se encontram amplamente, dorsais ao forâmen magno, separando o supraoccipital do forâmen magno.

72) Exocciptais participam do côndilo occipital:

(0) não;

(1) sim.

73) Orientação do processo paraoccipital em vista occipital:

(0) direcionada laterodorsalmente, em ângulo de 45°;

(1) fortemente curvada para baixo.

74) Orientação do contato entre quadrado e otocciptal em vista posterior:

(0) ventral;

(1) ventrolateral.

75) Superfície proximal do côndilo occipital:

(0) declive gradual do côndilo na superfície occipital;

(1) marcando um pescoço separando o côndilo occipital da superfície occipital circundante.

76) Crista na linha média da placa basioccipital abaixo do côndilo occipital:

(0) ausente;

(1) presente.

77) Localização das aberturas dos túbulos de Eustáquio laterais:

- (0) posteriores à abertura medial;
 - (1) alinhadas anteroposteriormente e dorsoventralmente à abertura medial.
- 78) Parede anterior dos forâmens de Eustáquio laterais:
- (0) presente e separando o forâmen do sulco;
 - (1) ausente, forâmen se abre no sulco.
- 79) Forâmen de Eustáquio lateral:
- (0) menor que o medial;
 - (1) tão grande quanto o medial.
- 80) Orientação do basioccipital e parte ventral do otoccipital:
- (0) voltada posteriormente;
 - (1) voltada posteroventralmente.
- 81) Contato entre quadrado e basioccipital:
- (0) localizado na superfície ventral da caixa craniana;
 - (1) crista medial do quadrado bem desenvolvida encontra o basioccipital na superfície occipital do crânio, excluindo o exoccipital da margem ventral da superfície occipital.
- 82) Cristas pares localizadas medialmente na superfície ventral do basiesfenóide (originadas nas margens anteriores dos forâmens de Eustáquio laterais):
- (0) ausente;
 - (1) presentes.
- 83) Tamanho da superfície ventral do basiesfenóide em relação ao basioccipital:
- (0) mais curta que basioccipital;
 - (1) larga e similar, ou mais longa, em comprimento, que basioccipital.
- 84) Aresta posterior do basiesfenóide:
- (0) reta ou curva;
 - (1) com reentrância anterior.
- 85) Forâmen incisivo:
- (0) presente;
 - (1) ausente
- 86) Localização do forâmen incisivo em relação a fileira de dentes no pré-maxilar:
- (0) distante dos processos alveolares;
 - (1) próximo ao processo alveolar.
- 87) Depressões longitudinais na superfície palatal de maxilares e palatinos:
- (0) ausente;

- (1) presente.
- 88) Superfície palatal do maxilar esculturada:
- (0) ausente, superfície palatal lisa;
 - (1) presente, superfície palatal ornamentada com cristas.
- 89) Participação da maxila na aresta anterior da fenestra suborbital:
- (0) grande participação;
 - (1) participação reduzida ou ausente.
- 90) Contato ectopterigóide-maxilar:
- (0) ectopterigóide apenas toca maxilar;
 - (1) presente e amplo, maxila separa ectopterigóide da fileira de dentes.
- 91) Sutura maxilar-palatino:
- (0) palatino arredondado anteriormente;
 - (1) palatino pontiagudo anteriormente;
 - (2) palatino envaginado;
 - (3) sutura transversa ao eixo mediano.
- 92) Fenestra maxilopalatal:
- (0) limitada majoritariamente pelo maxilar;
 - (1) limitada majoritariamente pelo palatino.
- 93) Fenestras palatais anteriores pareadas:
- (0) ausentes;
 - (1) presentes.
- 94) Contato palatino-pterigóide no pálate:
- (0) palatino sobrepõe pterigóide;
 - (1) palatino firmemente suturado aos pterigóides.
- 95) Fenestra suborbital:
- (0) pequena;
 - (1) subigual ou maior que órbita.
- 96) Metade posterior da barra interfenestral entre fenestras suborbitais:
- (0) paralela a subparalela;
 - (1) alargada posteriormente.
- 97) Vértice posterior da fenestra suborbital:
- (0) igualmente formado por pterigóide e palatino;
 - (1) formado apenas por ectopterigóide.
- 98) Crista de sutura ectopterigóide-jugal:

- (0) ausente;
 - (1) presente.
- 99) Crista de sutura ectopterigóide-jugal:
- (0) contínua com crista ventral da porção infratemporal do jugal;
 - (1) cristas separadas por um entalhe na região posterior da sutura.
- 100) Em maturidade, extensão do ectopterigóide na lateral do flanco pterigóide:
- (0) se estende à extremidade posterior;
 - (1) não se estende à extremidade posterior.
- 101) Participação do ectopterigóide na barra palatina:
- (0) ausente;
 - (1) presente.
- 102) Processo anterior do ectopterigóide:
- (0) desenvolvido;
 - (1) reduzido ou ausente.
- 103) Processo posterior do ectopterigóide:
- (0) desenvolvido;
 - (1) reduzido ou ausente.
- 104) Processo anteroventral do jugal entre maxilar e ectopterigóide:
- (0) ausente;
 - (1) presente, jugal estende anteriormente um curto processo triangular que se encaixa entre ectopterigóide e maxilar, na superfície lateroventral do crânio, no nível da órbita.
- 105) Cavidade coanal:
- (0) não dividida;
 - (1) parcialmente septada;
 - (2) completamente septada.
- 106) Fossa paracoanal na superfície ventral dos flancos pterigóides:
- (0) ausente;
 - (1) presente.
- 107) Localização do bordo anterior das coanas:
- (0) anterior ou entre as fenestras suborbitais;
 - (1) próximo ao bordo posterior dos flancos pterigóides.
- 108) Processo quadrado dos pterigóides:
- (0) bem desenvolvidos;

- (1) subdesenvolvidos.
- 109) Ramo quadrado do pterigóide em vista ventral:
 - (0) estreito;
 - (1) largo.
- 110) Superfície ventral do septo coanal:
 - (0) lisa a levemente côncava;
 - (1) marcada por um sulco agudo;
 - (2) com crista.
- 111) Formato da barra entre fenestras paracoanais:
 - (0) mesma largura por toda sua extensão;
 - (1) se afunila no terço posterior.
- 112) Superfície ventral plana do septo coanal:
 - (0) lateralmente paralela;
 - (1) afunila anteriormente;
 - (2) afunila posteriormente.
- 113) Comprimento da base entre canto posterior da fenestra paracoanal e porção anterior e processo quadrático do pterigóide, nos flancos pterigóides:
 - (0) maior que metade do comprimento dorsoventral da extremidade posterior dos flancos pterigóides;
 - (1) menor que metade do comprimento dorsoventral da extremidade posterior dos flancos pterigóides.
- 114) Tubo faríngeo medial em relação aos pterigóides:
 - (0) limitado por parede pterigóidea anteriormente;
 - (1) alargado e contínuo anteriormente pela coana.
- 115) Pequeno pedicelo do pterigóide suportando o contato palatino-ectopterigóide posterior à fenestra suborbital:
 - (0) ausente;
 - (1) presente.
- 116) Ornamentação na superfície mandibular externa:
 - (0) presente no dentário;
 - (1) presente em dentário e esplenial.
- 117) Morfologia do ramo distal da mandíbula em vista dorsal/ventral:
 - (0) ramo distal majoritariamente reto ou levemente curvo;
 - (1) ramos distais fortemente curvos medialmente, conferindo o formato de uma letra

“Y” larga à mandíbula.

118) Projeção dos alvéolos anteriores do dentário:

- (0) projetados anterodorsalmente;
- (1) procumbentes.

119) Depressões sinfiseais posteroventrais:

- (0) ausentes;
- (1) presentes.

120) Envolvimento do esplenial na sínfise mandibular em vista ventral:

- (0) ausente;
- (1) presente.

121) Superfície dorsal da sínfise mandibular:

- (0) plana ou levemente côncava;
- (1) fortemente côncava e estreita, em forma de cocho.

122) Sínfise mandibular em vista lateral:

- (0) rasa e afunilando anteriormente;
- (1) profunda e afunilando anteriormente;
- (2) profunda e convexa anteriormente;
- (3) rasa e convexa anteriormente.

123) Formato da sínfise mandibular em vista ventral:

- (0) afunilada anteriormente, formando uma ponta angulosa;
- (1) em forma de letra “U”, com curvatura anterior suave, abaulada;
- (2) arestas laterais orientadas longitudinalmente, com canto anterolateral convexo,

e aresta anterior extensa, orientada transversalmente.

124) Sutura esplenial-dentário na superfície ventral da sínfise mandibular:

- (0) em forma de letra “V”;
- (1) orientada transversalmente.

125) Forâmen intramandibularis oralis anterior:

- (0) pequeno ou ausente;
- (1) grande.

126) Superfície lateral do dentário:

- (0) lisa lateralmente ao sétimo alvéolo;
- (1) com concavidade lateral para receber grandes dentes maxilares.

127) Superfície lateral dos dentários abaixo da margem alveolar, do meio à região posterior da fileira dentária:

(0) orientada verticalmente, contínua com o resto da superfície lateral dos dentários;
(1) superfície plana exposta dorsolateralmente, separada do resto da superfície lateral do dentário por uma crista.

128) Aresta dorsal do dentário:

- (0) levemente côncava ou reta, subparalela ao eixo longitudinal do crânio;
- (1) reta, com uma expansão dorsal abrupta, sendo plana posteriormente;
- (2) sinusoidal, com duas ondas côncavas.

129) Sutura surangular-dentário em vista lateral:

- (0) simples, sem, ou com pouca interdigitação;
- (1) complexa, dentário dividido em processos ventral e dorsal, processo dorsal se encaixa em um entalhe entre ramos medial e lateral da extremidade anterior bifurcada do surangular;
- (2) complexa, com extremidades interligadas bem desenvolvidas tanto do dentário quanto do surangular, sendo três extremidades posteriores do dentário e duas do surangular.

130) Tamanho de forâmens neurovasculares na região média a posterior do bordo alveolar do dentário:

- (0) pequeno;
- (1) extremamente grande, sendo aproximadamente tão longo anteroposteriormente quanto um alvéolo.

131) Esplénial posterior à sínfise mandibular:

- (0) fino;
- (1) robusto dorsalmente.

132) Forte padrão de covas em angular e posterior do surangular:

- (0) ausente;
- (1) presente.

133) Orientação externa do eixo principal da fenestra mandibular:

- (0) horizontal;
- (1) eixo principal inclinado, direção anteroventral-posterodorsal.

134) Formato externo da fenestra mandibular:

- (0) subcircular a pobremente elíptica;
- (1) altamente elíptica, eixo anteroposterior pelo menos três vezes mais longo que eixo dorsoventral, extremidades arredondadas;
- (2) em forma de fenda, longa e com extremidades agudas;

- (3) em forma de gota;
 - (4) triangular.
- 135) Sulco longitudinal entre processo coronoide do surangular:
- (0) raso;
 - (1) profundo.
- 136) Processo coronoide ventral:
- (0) reduzido, menos desenvolvido que o processo medial ascendente do angular;
 - (1) bem desenvolvido, similar ao processo medial ascendente do angular.
- 137) Tamanho da faceta articular para côndilo quadrático:
- (0) igual em comprimento ao côndilo quadrático;
 - (1) ligeiramente mais longa;
 - (2) quase três vezes o comprimento do côndilo quadrático.
- 138) Aresta posterior da fossa glenóide do articular:
- (0) margem posterior bem desenvolvida, evidentemente alta.
 - (1) margem posterior mal delimitada, crista ausente.
- 139) Processo retroarticular:
- (0) ausente ou extremamente reduzido;
 - (1) com uma superfície arredondada extensa, larga e plana (ou ligeiramente côncava) projetada posteroventralmente, e voltada dorsomedialmente;
 - (2) alongada posteriormente, triangular, voltada dorsalmente;
 - (3) projetada posteroventralmente, e em forma de remo.
- 140) Posição da extremidade distal do processo retroarticular em relação à fossa glenóide:
- (0) extremidade ao mesmo nível ou abaixo;
 - (1) extremidade em um plano claramente mais dorsal que a fossa glenóide.
- 141) Margem das carenas dos dentes:
- (0) sem carenas, ou com carenas lisas ou crenuladas;
 - (1) com carenas denticuladas;
 - (2) com dentículos tuberosos heterogêneos.
- 142) Superfície de esmalte dos dentes:
- (0) lisa a levemente crenulada;
 - (1) com cristas na base da coroa (frequentemente se estendendo apicalmente).
- 143) Largura da raiz do dente em relação à coroa:
- (0) mais estreita ou igual;

(1) mais larga.

144) Fina crista de esmalte conectando dentículos adjacentes ao invés de possuírem fendas interdenticulares:

(0) ausente;

(1) presente.

145) Número de dentes pré-maxilares:

(0) seis;

(1) cinco;

(2) quatro;

(3) três;

(4) dois.

146) Posição dos dentes pré-maxilares 1 e 2:

(0) separados como dentes adjacentes;

(1) quase confluentes.

147) Número de dentes maxilares:

(0) oito ou mais;

(1) sete;

(2) seis;

(3) cinco;

(4) quatro.

148) Tamanho dos dentes pré-maxilares posteriores:

(0) similar aos dentes anteriores;

(1) muito maiores que dentes anteriores.

149) Dente com morfologia transicional presente no contato pré-maxilar/maxilar:

(0) ausente;

(1) presente.

150) Elementos médio a posteriores da fileira de dentes:

(0) coroas sem compressão lateral, subcirculares em seção transversal;

(1) coroas ligeiramente comprimidas lateralmente;

(2) coroas altamente comprimidas lateralmente.

151) Orientação da coroa comprimida de dentes maxilares e dentários:

(0) paralela ao eixo longitudinal do crânio;

(1) oblíqua ao eixo longitudinal do crânio.

152) Compressão assimétrica de elementos médio a posteriores da fileira de dentes:

- (0) ausente;
 - (1) presente, ocorrendo apenas ao longo da margem distal, conferindo ao dente uma forma de gota.
- 153) Presença de ornamentações em cristas na superfície de esmalte dos dentes médios a posteriores:
- (0) ausente;
 - (1) presente.
- 154) Cristas acessórias nas superfícies labial-lingual dos dentes médios a posteriores:
- (0) ausentes;
 - (1) presentes.
- 155) Ondas de dentes maxilares:
- (0) ausentes;
 - (1) uma onda de dentes aumentados;
 - (2) duas ondas de dentes aumentados.
- 156) Extensão posterior da fileira de dentes maxilares:
- (0) não se estende posterior à borda mais anterior da fenestra suborbital;
 - (1) se estende posterior à borda mais anterior da fenestra suborbital.
- 157) Tamanho dos dentes maxilares em relação à superfície palatal do maxilar:
- (0) dentes proporcionalmente pequenos, ocupando apenas a porção marginal da superfície palatal do maxilar;
 - (1) dentes proporcionalmente grandes, ocupando grande parte da superfície palatal do maxilar.
- 158) Implantação dos dentes maxilares:
- (0) dentes em alvéolos isolados;
 - (1) dentes em sulco dental.
- 159) Dentes posteriores molariformes com facetas de uso:
- (0) ausente;
 - (1) presente.
- 160) Dentes maxilares aumentados:
- (0) ausentes
 - (1) presentes em segundo ou terceiro alvéolos;
 - (2) presentes em quarto ou quinto alvéolos.
- 161) Diastema entre os dentes 7 e 8:
- (0) ausente, dentes espaçados regularmente;

(1) presente, dentes 7 e 8 separados um do outro, e mais próximos aos dentes 6 e 9 respectivamente.

162) Osteodermos:

(0) alguns ou todos imbricados;

(1) suturados uns aos outros;

(2) sem contato.

163) Armadura nugal:

(0) escudos nucais e dorsais indiferenciados, morfologia gradativamente contínua;

(1) escudos nucais claramente diferenciados em relação aos escudos dorsais em tamanho e morfologia geral.

164) Formato de osteodermos dorsais:

(0) arredondados ou ovais;

(1) retangulares, muito mais largos que longos (de três vezes a mais);

(2) retangulares, mais largos que longos (menos que três vezes);

(3) quadrados.

165) Processo anterior articular em osteodermos dorsais:

(0) ausente;

(1) presente.

166) Processo anterior articular em osteodermos dorsais:

(0) com convexidade discreta na margem anterior;

(1) com processo bem desenvolvido localizado anterolateralmente.

167) Quilha longitudinal na superfície dorsal de osteodermos:

(0) ausente;

(1) presente.

168) Osteodermos:

(0) alguns ou todos imbricados;

(1) suturados uns aos outros;

(2) sem contato.

169) Fileiras de osteodermos dorsais primários:

(0) presentes;

(1) ausentes.

170) Lâmina espinopószigapofiseal nas vértebras dorsais:

(0) ausentes;

(1) presentes como lâminas altas e afiadas.

171) Número de vértebras sacrais:

(0) duas;

(1) mais de duas.

172) Projeção anterior e perfil da crista deltopectoral do úmero:

(0) crista bem desenvolvida, portando tubérculo pontiagudo para a inserção do complexo supracoracóideo;

(1) baixa e anteriormente convexa em vista lateral, sem um tubérculo bem desenvolvido.

173) Terço proximal da crista deltopectoral:

(0) se origina no canto próximo-lateral do úmero, correndo distalmente ao longo da região proximal da margem lateral do úmero;

(1) origem proximal deslocada medialmente do canto próximo-lateral do úmero, correndo distalmente, deixando uma superfície côncava voltada anteriormente entre crista e margem lateral da superfície anterior do úmero.

174) Superfícies lateral e medial da extremidade distal do úmero:

(0) planas e largas anteroposteriormente, similares em comprimento anteroposterior à largura látero-medial da extremidade distal do úmero;

(1) convexas e reduzidas em comparação com a largura látero-medial da extremidade distal do úmero.

175) Desenvolvimento próximo-distal da superfície articular da ulna no rádio:

(0) curto e largo, sendo até 30% do comprimento total do rádio;

(1) alongado, sendo mais de 40% do comprimento total do rádio.

176) Margem anterior do fêmur:

(0) linear;

(1) porta flanco para musculatura PIFI 1 e uma concavidade marcada acima desta região.

177) Haste tibial em vista anterior ou posterior:

(0) reta ou ligeiramente arqueada;

(1) fortemente arqueada lateralmente.

7. RESULTADOS E DISCUSSÕES

7.1 Observações sobre a variabilidade morfológica intraespecífica em *Crocodylomorpha*

Entre os exemplares de crocodylomorfos vivos, além das diferenças morfológicas entre as diferentes espécies foram observadas variações morfológicas no crânio que seguem padrões ligados à Ontogenia e / ou Alometria, como variação no grau de ornamentação (geralmente mais acentuado em exemplares maiores), contorno geral do crânio (Figura 37), e alongamento do rostro.



Figura 37. Crânios de *Caiman latirostris* em vista dorsal, fotografados ao lado do mesmo cartão-escala (7 cm). Indivíduo juvenil MHNT-91 (à esquerda), e indivíduo adulto MHNT-99 (à direita). Nos exemplos é possível identificar menor grau de ornamentação no espécimen juvenil, e basicrânio mais largo no adulto.

Além disto foi observado que em alguns casos (*Caiman latirostris*) pode haver um fechamento parcial ou total das fenestras supratemporais (Figura 38).



Figura 38. Crânios de *Caiman latirostris* em vista dorsal, fotografados ao lado do mesmo cartão-escala (7 cm). JACRC-05 (superior esquerdo); MHNT-47 (superior direito); JACRC-04 (inferior esquerdo); JACRC-10. Nos exemplos é possível observar diferentes graus de abertura nas fenestras supratemporais.

7.2 Discussões taxonômicas

***Sphagesaurus huenei* Price, 1950**

Price (1950) descreve dentes com coroas comparativamente curtas e raízes alongadas, ambas com alguma compressão lateral; coroa coberta por espessa camada de dentina; poucas e proeminentes carenas, irregularmente espaçadas, dispostas longitudinalmente na coroa; face anterior da coroa sem quilha; face posterior da coroa com quilha bastante proeminente, com vários tubérculos ao longo de sua extensão; dentes dispostos de tal forma que a oclusão dos complementares resulta no uso das

quilhas posteriores como margens para corte.

Pol (2003) emenda diagnose com base no espécimen RCL-100, com narina única, terminal; órbitas bem desenvolvidas; pálato secundário bem desenvolvido; dentição heterodonte, caracterizada por três tipos diferentes de dentes; um par de caniniformes hipertrofiados no pré-maxilar, coroas dos dentes dentários pós-caniniformes com implantação oblíqua, dispostos como triângulos invertidos; dentes anteriores incisiformes; parede posterior do maxilar acima da margem anterior da fenestra suborbital se estendendo dorsalmente, em contato com pré-frontal e lacrimal; pré-maxilar com região desprovida de dentes entre os caniniformes.

A região de dentes entre os caniniformes, no pré-maxilar, parece ser um artefato de preservação, sendo resultado da perda da região mais distal do rostro, semelhante ao observado por Iori *et al.* (2013) em MPMA 15 0001/90.

***Armadillosuchus arrudai* Marinho & Carvalho, 2009**

Armadillosuchus arrudai é um morfótipo muito semelhante a *Sphagesaurus huenei*. Marinho & Carvalho (2009) o diferencia pela orientação do primeiro dente do dentário, voltado para frente (dorsalmente orientado em *Sphagesaurus huenei*); quinto dente do dentário oclui anterior ao terceiro dente da maxila (sendo o primeiro dente em *Sphagesaurus huenei*); rostro mais largo e longo.

As características citadas na diagnose são passíveis de serem interpretadas como variações morfológicas intraespecíficas, ou mesmo resultantes de efeitos tafonômicos, uma vez que os fósseis UFRJ-DG-303-R e MPMA 64 000/04 possuem forte achatamento dorsoventral.

Ösi (2013), Kellner *et al.* (2011a) e Kellner *et al.* (2011b) observam que a dentição de *Armadillosuchus* (Figura 21) é idêntica aos dentes isolados que compõem o holótipo de *Sphagesaurus huenei* (Figura 10), sendo até mesmo mais similar que aquela de demais espécimens de *Sphagesaurus* (Ösi, 2013). Durante o exame direto do material não foram encontradas outras características que pudessem distinguir os morfótipos.

Desta forma, pelo princípio de prioridade do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, *Armadillosuchus arrudai* deve ser sinonimizado a *Sphagesaurus huenei*. Apesar da armadura osteodérmica ser frequentemente mencionada como a característica mais marcante de *Armadillosuchus arrudai* (que inclusive confere o nome *Armadillosuchus* em referência aos mamíferos da Ordem Cingulata), esta característica está presente em outros Crocodylomorpha (Benton &

Clark, 1988), e é frequentemente exagerada em reconstituições artísticas de *Armadillosuchus*.

Gênero *Caipirasuchus* lori & Carvalho, 2011

lori & Carvalho diagnosticam o gênero com as seguintes sinapomorfias: presença de fenestra pré-orbital; narinas externas delimitadas apenas pelos pré-maxilares; pré-maxilar com quatro dentes e um diastema (entre 3º e 4º dentes); um diastema entre 4º dente pré-maxilar e 1º dente maxilar; dentário com dez dentes e dois diastemas (entre 4º e 5º, e 5º e 6º dentes); nasal com um sulco paralelo à sutura com o osso frontal.

No exame direto dos materiais foi observada a participação do nasal na narina externa de *Caipirasuchus paulistanus*, *Caipirasuchus montealtensis*, e *Caipirasuchus catanduensis*, contrariando a diagnose genérica de lori & Carvalho (2011), em concordância com a emendada de Pol *et al.* (2014). Já os dentes anteriores do pré-maxilar não podem ser comparados com aqueles dos exemplares de *Sphagesaurus* e *Armadillosuchus*, por não terem sido preservados nos últimos, em situação semelhante a que foi observada por lori *et al.* (2013) com o holótipo de *Caipirasuchus montealtensis*.

O espaçamento dos dentes, e a presença da fenestra pré-orbital, podem ser interpretados como variações de natureza ontogenética em *Sphagesaurus*. Todos os exemplares de *Caipirasuchus* possuem tamanho compatível com o esperado para um sub-adulto ou juvenil de *Sphagesaurus*, até o momento não noticiado. Como observado em *Caiman latirostris* (Figura 38) é possível o fechamento de fenestras no crânio de crocodylomorfos em decorrência de graus maiores de calcificação do esqueleto, principalmente em estágios ontogenéticos mais avançados. Portanto é plausível que a fenestra pré-orbital (reduzida nos exemplares de *Caipirasuchus*) estivesse presente em *Sphagesaurus* jovens, e se fechassem durante seu desenvolvimento.

Caipirasuchus paulistanus é considerada a espécie-tipo do Gênero *Caipirasuchus*. *Caipirasuchus montealtensis*, proposta inicialmente como *Sphagesaurus montealtensis* por Andrade & Bertini (2008), foi alocada para o Gênero *Caipirasuchus* em lori *et al.* (2013). Ao estudar o holótipo de *Caipirasuchus paulistanus*, MPMA 67-0001/00, Ösi (2013) não identificou características que o diferenciariam de maneira objetiva de *Sphagesaurus montealtensis*, o que levou a considerar *Caipirasuchus* como sinonímia júnior de *Sphagesaurus*.

Seguindo esta lógica, se *Caipirasuchus paulistanus* for sinonímia de

Sphagesaurus montealtensis, ou se os morfótipos são táxons irmãos; em respeito ao princípio de prioridade na nomenclatura zoológica, é o gênero *Caipirasuchus* que deveria ser sinonimizado a *Sphagesaurus*, e não *Sphagesaurus montealtensis* transferida para o Gênero *Caipirasuchus*.

Além disto, a descrição de seis espécies, bastante similares morfologicamente, de *Caipirasuchus* para uma mesma unidade geológica (Formação Adamantina), é alarmante para um provável forte viés *splitter* na taxonomia de Notosuchia do Grupo Bauru, que estaria inflacionando a diversidade de Sphagesauridae, promovendo equívocos para interpretações evolutivas e paleoambientais.

***Caipirasuchus montealtensis* Andrade & Bertini, 2008**

Caipirasuchus montealtensis se distinguiria por apresentar ornamentação do rostro e jugais menos acentuados; superfície do palato côncava; fenestra sub-ocular menor; presença de fenestras pré-orbitais (Andrade & Bertini, 2006); e possuir uma câmara que abre na parede meso-ventral dos pterigoides como uma abertura sub-oval (Iori *et al.*, 2013).

Andrade & Bertini (2008) propõem este táxon inicialmente como *Sphagesaurus montealtensis*. Suas semelhanças com *Sphagesaurus huenei* (baseadas no espécime RCL-100) incluem: 8 dentes superiores, sendo o primeiro de caniniformes hipertrofiados; e uma bateria de dentes sinfisiais presentes, incluídos os dentes 1 a 5.

O morfótipo foi alocado para o gênero *Caipirasuchus* por Iori *et al.* (2013), por sua maior semelhança com *Caipirasuchus paulistanus*, mas para estes autores a presença da uma câmara pterigoide seria uma autapomorfia de *Caipirasuchus montealtensis*. Esta característica, no entanto, não pode ser verificada em comparação com os exemplares de *Sphagesaurus huenei*, por não terem a região coanal preservada nos fósseis.

É importante salientar que parte da análise que permitiu Iori *et al.* (2013) alocar o morfótipo a *Caipirasuchus montealtensis* foi com base no espécimen MPMA 68-0003/12, que foi posteriormente designado como holótipo de *Caipirasuchus catanduensis*. Se não conferida parcimoniosamente, uma lista de caracteres que inclui estes morfótipos pode levar a erros em uma análise filogenética.

***Caipirasuchus paulistanus* Iori & Carvalho, 2011**

Caipirasuchus paulistanus é diagnosticado pelas seguintes autapomorfias (Iori *et*

al. 2013): quadrado com o côndilo medial extremamente alongado ventralmente, mais baixo que o bordo ventral do côndilo lateral; parede lateral rostral é vertical, com uma transição abrupta para a superfície dorsal; presença de fenestra pré-orbital oval, ligeiramente inclinada ântero-dorsalmente / pôstero-ventralmente, e fenestra supraorbital lanceolada, com sua porção anterior mais aguda que a posterior. Pterigoides e ectoptergóides são muito altos, com a dimensão dorsoventral correspondendo a aproximadamente sessenta por cento da altura total do crânio. As superfícies médio-ventriculares dos pterigoides são lisas.

Além dos caracteres relacionados à fenestra pré-orbital, discutidos na diagnose genérica, as demais autapomorfias listadas não são verificáveis nos fósseis descritos anteriormente à *Caipirasuchus paulistanus*, por não estarem preservados. MPMA 67-0001/00 possui pterigóides e palpebrais mais bem preservados que de outros fósseis de esfagossauros descritos até então. Entretanto um aspecto que talvez indique uma espécie distinta de MPMA 15-0001/90 (*Sphagesaurus montealtensis*), MPMA 68-0003/12 e MPMA 68-0004/12 (*Caipirasuchus catanduensis*) é a ausência da câmara pterigóide.

***Caipirasuchus stenognathus* Pol et al., 2014**

Pol et al. (2014) incluem como autapomorfias de *Caipirasuchus stenognathus*: maxilar formando parte da margem orbital; nasal com depressões suaves na região posterior; pós-orbital com faceta palpebral posterior que se estende ao sulco da dobra do ouvido; processo anterior do flanco medial do processo retroarticular.

Apesar de não ter sido possível o exame direto do material, as características listadas parecem ser insuficientemente distintas para serem consideradas seguramente autapomórficas, o que levanta dúvida sobre a validade da espécie.

***Caipirasuchus mineirus* Martinelli et al., 2018**

Martinelli et al. (2018) identificam como autapomorfias de *Caipirasuchus mineirus* a localização dos dois últimos dentes maxilares posteriores à margem anterior da fenestra suborbital, posteriores à borda anterior da órbita; crista pôstero-medial do quadrado projetada no sulco intercondilar ao invés do côndilo medial; contato da crista posterior do quadrado e extremidade posterior do esquamosal formando uma abertura de quase 90°.

Apesar de não ter sido possível o exame direto do material, as características

listadas parecem ser insuficientemente distintas para serem consideradas seguramente autapomórficas, o que levanta dúvida sobre a validade da espécie.

***Caipirasuchus attenboroughi* Ruiz et al., 2021**

Ruiz et al. (2021) consideram como autapomorfias de *Caipirasuchus attenboroughi* crista bem desenvolvida no quadrado, paralela ao contato exoccipital; divergências contínuas das hemi-mandíbulas ao nível da metade posterior da fenestra mandibular; superfície lateral dos dentários posterior à fileira de dentes inclinada ventro-lateralmente; margem ântero-ventral da fenestra mandibular externa fundindo-se com o assoalho do Canal de Meckel; processo anterior do angular em contato com o esplenial medial e lateralmente; tuberosidades coronoides localizadas posteriores à sutura surangular-dentário.

Apesar de não ter sido possível o exame direto do material, as características listadas parecem ser insuficientemente distintas para serem consideradas seguramente autapomórficas, além do material tipo estar severamente fragmentado, o que levanta dúvida sobre a validade da espécie.

***Caipirasuchus catanduensis* lori et al., 2024**

lori et al. (2024) apontam como autapomorfias de *Caipirasuchus catanduensis* o septo coanal duas vezes mais largo posteriormente em relação à porção anterior (septo coanal é um duto oco que conecta a região coanal às câmaras pterigoideas); lâminas do pterigoide com fossa paracoanal deltoide profunda; fenestra pterigoidea se abre dorsalmente na fossa paracoanal, que dá acesso à câmara pterigoidea secundária; presença da câmara pterigoidea secundária; presença de dois forâmens neuro-vasculares paralelos e mediais às fenestras pterigoideas.

Entre as características listadas, aquela que melhor distingue *Caipirasuchus catanduensis* de *Caipirasuchus paulistanus* e *Sphagesaurus montealtensis* é a presença de duas câmaras pterigoideas, o que pode ser observado em MPMA 68-0003/12 e MPMA-0004/12. Entretanto lori et al. (2024) ainda destacam que estudos sobre variação intraespecífica em crocodylomorfos fósseis são raros, e mais exemplares adicionais são necessários para responder de maneira definitiva questões sobre dimorfismo sexual e Ontogenia.

***Caryonosuchus pricei* Kellner et al., 2011 a**

Kellner *et al.* (2011 a) propõem novos gênero e espécie com base nas seguintes autapomorfias: rostró com tubérculos semelhantes a chifres em pré-maxilar e maxilar; ornamentação com sulcos e cristas no rostró.

O espécimen DGM-1411-R foi tentativamente assinalado como *Sphagesaurus* sp. por Kellner & Campos (1999). A criação de um novo gênero para DGM-1411-R segue o pretexto de que, para os autores, *Sphagesaurus* poderia ser considerado *nomen dubium*, e com a descrição de novos espécimens de Sphagesauridae, seria necessária uma revisão taxonômica do grupo (fora do escopo do artigo descritivo).

Porém seguindo o princípio de prioridade do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, a postura mais correta neste caso seria priorizar o nome *Sphagesaurus* em detrimento dos outros gêneros propostos até então ("*Armadillosuchus*" Marinho & Carvalho 2009; "*Caryonosuchus*" Kellner *et al.* 2011 a). Caso a criação de novos gêneros se mostrasse prudente seria necessária uma revisão taxonômica formal dos espécimens de forma anterior, ou simultânea, a proposição dos novos táxons. Sem este cuidado, a identificação dos exemplares torna-se altamente problemática.

Além disto os caracteres mencionados na diagnose, que estão relacionados ao grau de ornamentação na superfície craniana, são plenamente passíveis de se tratar de variações intraespecíficas em *Sphagesaurus huenei*, como ocorre em crocodylomorfos viventes.

***Marillasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999**

Possui crânio semelhante a *Notosuchus*, entretanto com diferenças significativas em relação a dimensões e forma da fenestras supratemporais, posição da fenestra mandibular, e disposição dos dentes na região pré-maxilar (Carvalho & Bertini, 1999). Em diagnose emendada Zaher *et al.* (2006) incluem metade ventral do lacrimal afunilando pôstero-ventralmente, não em contato ou apenas em contato leve com o jugal; presença de grande foramen na superfície lateral da parte anterior do jugal; presença de alvéolos pré-maxilares e dentários anteriores procumbentes; ectopterigoides que não participam da barra palatina. Seriam características compartilhadas com *Comahuesuchus*.

Marillasuchus amarali é o notossúquio do Grupo Bauru com maior número de exemplares descritos, o que permite um melhor entendimento sobre suas possíveis variações intraespecíficas. Estudos ontogenéticos de Vasconcellos & Carvalho (2005) e

Augusta (2013) concluíram que, durante o crescimento, o crânio de indivíduos de *Mariliasuchus amarali* se tornava mais robusto e lateralmente comprimido; órbitas relativamente menores e menos circulares; rostro sutilmente mais alongado.

***Mariliasuchus robustus* Nobre et al., 2007**

Nobre et al. (2006) consideram como características diagnósticas de *Mariliasuchus robustus* a robustez acentuada do crânio, que se apresenta alto, curto e largo posteriormente; altura e comprimento do crânio quase equivalentes; rostro é estreito, alto e de forma retangular em seção transversal, com a face dorsal abaulada; ausência de sinais da fenestra pré-orbital.

A relação entre altura, largura e comprimento do crânio foi equivocada na diagnose, pelo erro de preparação do material, pois uma parte significativa do crânio, que não foi preservada, não foi levada em consideração durante sua descrição. Augusta (2013) identificou, analisando o padrão ontogenético de *Mariliasuchus amarali*, que a morfologia do holótipo de *Mariliasuchus robustus* (UFRJ-DG-56-R) é a esperada para um indivíduo de *Mariliasuchus amarali* em estágio ontogenético avançado.

Para Geroto (2015), a análise dos espécimens deixa poucas dúvidas para uma provável sinonímia de *Mariliasuchus amarali*. Estes tipos de variação também foram considerados por Zaher et al. (2006) e Vasconcellos & Carvalho (2005), como de caráter ontogenético. Andrade & Bertini (2008) ainda apontam como possível dimorfismo sexual.

Portanto até o momento considera-se, nesta Dissertação de Mestrado, que “*Mariliasuchus robustus*” é uma sinonímia júnior de *Mariliasuchus amarali*.

***Adamantinasuchus navae* Nobre & Carvalho, 2006**

Nobre & Carvalho (2006) diferenciam *Adamantinasuchus navae* de *Mariliasuchus amarali* por órbitas maiores, mais arredondas e localizadas mais lateralmente em relação ao crânio; jugal mais delicado; sutura entre frontal e parietal posterior a borda da órbita; 7 dentes pós-caniniformes (enquanto 6 estão presentes em *Mariliasuchus*); ausência de marcas de abrasão nos dentes.

O holótipo de *Adamantinasuchus navae* consiste em um exemplar juvenil (Ösi, 2013). Os termos desta distinção levantaram dúvidas sobre diferenças entre os morfótipos, especialmente nos aspectos relacionados a tamanho e posição das órbitas, caracteres tipicamente associados à variação ontogenética em Crocodylomorpha. No entanto, em comparação direta do material UFRJ-DG-107-R, com exemplares juvenis de

Mariliasuchus amarali, não se observa o mesmo padrão ontognético. UFRJ-DG-107-R, mesmo representando um indivíduo maior que UFRJ-DG-50R (holótipo de *Mariliasuchus*, indivíduo juvenil), possui órbita proporcionalmente maior.

Além disto há diferenças na dentição. Os dentes pré-maxilares posteriores se destacam menos em tamanho que os anteriores (Figura 14), e em *Mariliasuchus* ocorrem caniniformes mais claramente distintos. Os dentes maxilares de *Adamantinasuchus* (figuras 39 e 40) também são muito mais semelhantes com aqueles de *Sphagesaurus* (Figura 10), tendo uma única carena voltada para o lado lingual. Os dentes posteriores do dentário, por outro lado, são morfologicamente mais similares àqueles de *Mariliasuchus*, com carenas anterior e posterior (Figura 41).



Figura 39. Dentes maxilares de *Adamantinasuchus navae* em vista medial do crânio, com carenas direcionadas para o lado lingual. UFRJ-DG-107R (holótipo). Imagem do autor.



Figura 40. Dente maxilar isolado de *Adamantinasuchus navae*, com apenas uma carena direcionada para o lado lingual. UFRJ-DG-216R. Imagem do autor.

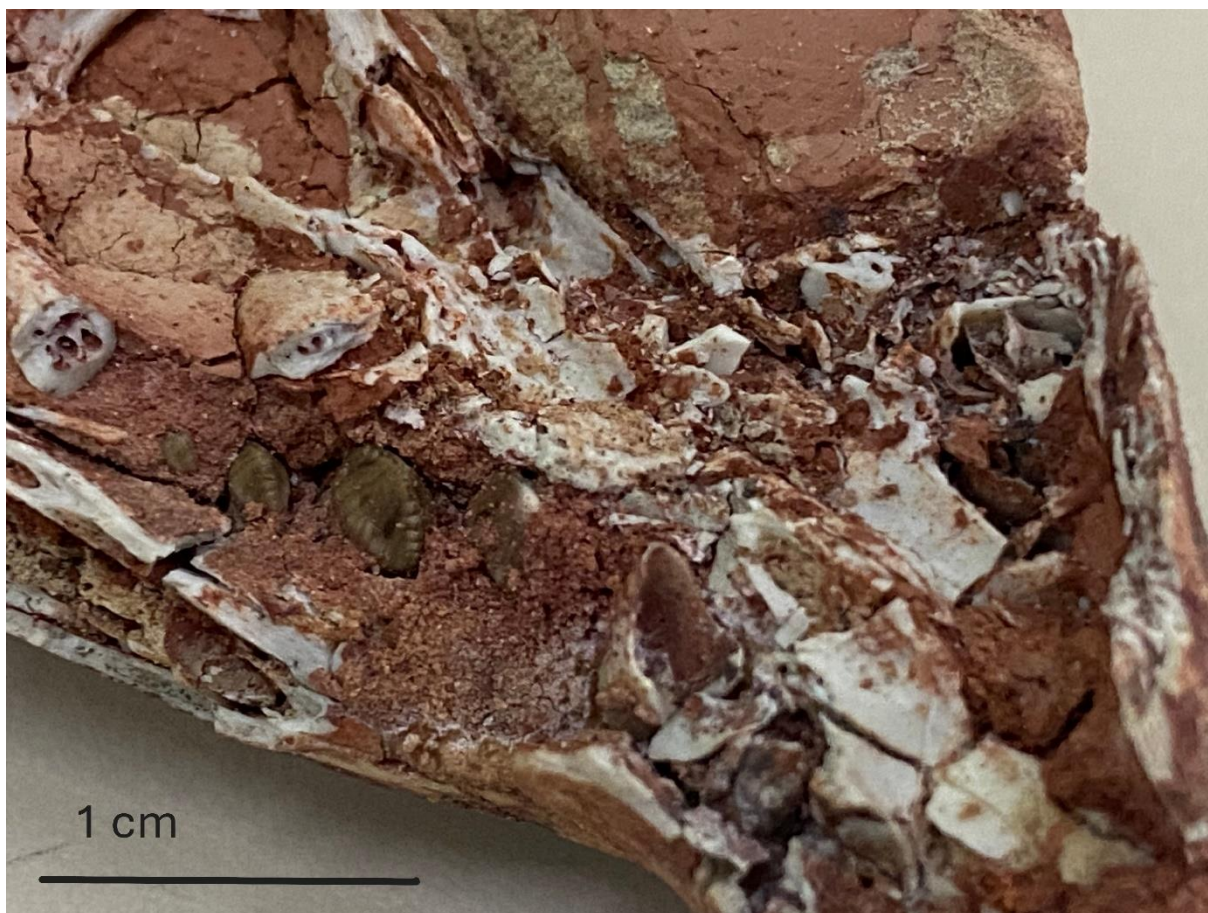


Figura 41. Dentes do dentário em *Adamantinasuchus navae*, com duas carenas direcionadas em eixo ântero-posterior. UFRJ-DG-216R. Imagem do autor.

***Morrinhosuchus luziae* lori & Carvalho, 2009**

lori *et al.* (2018). Pré-maxilar com sulco dirigido ântero-posteriormente na superfície ventral, entre crista que margeia o dente hipertrofiado e a equivalente que margeia o foramen incisivo; depressão medial na superfície ventral de dentário e esplênial ao longo da sínfise mandibular; presença de cíngulos nos dentes maxilares / dentários.

Apesar da semelhança com *Sphagesaurus*, os alvéolos de *Morrinhosuchus* são bem menores e mais arredondados, ocupando uma porção significativamente menor no pálato (figuras 23 e 42). Além disto a morfologia dos dentes difere em estriações menos pronunciadas; ausência de carenas na face lingual dos dentes maxilares (Figura 42), e labial nos dentes do dentário (Figura 43); e cíngulos (Figuras 44) observados por lori *et al.* (2018).

A câmara meatal, particularmente grande e complexa (Figura 45), é outro aspecto que pode ser destacado neste táxon.



Figura 42. Maxilares de *Morrinhosuchus luziae* em vista palatal, evidenciando dentição. MPMA 12-0050/07. Imagem do autor.



Figura 43. Dentários de *Morrinhosuchus luziae* em vista palatal, evidenciando dentição. MPMA 12-0050/07. Imagem do autor.

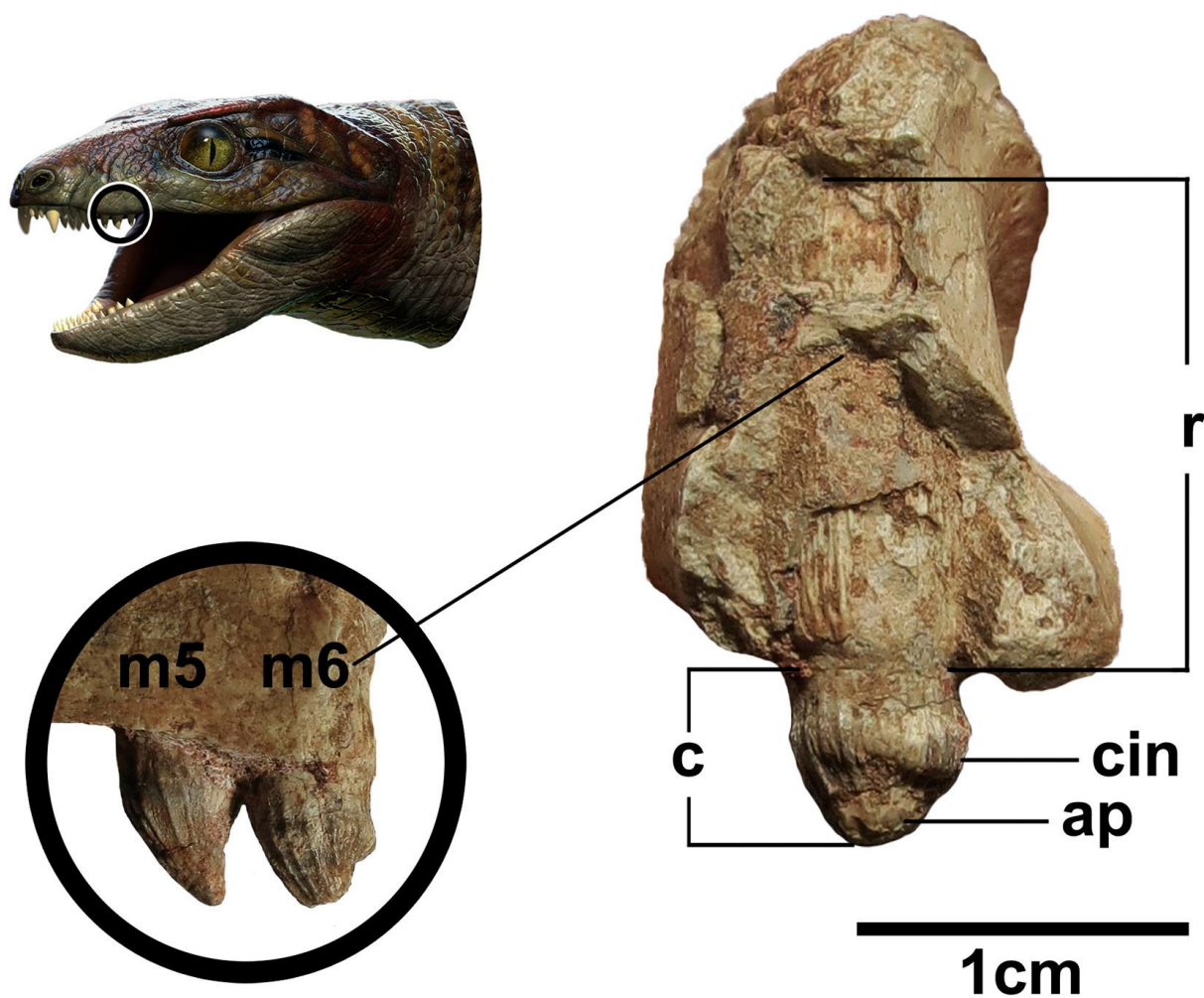


Figura 44. Detalhe dos dois últimos dentes maxilares de *Morrinhosuchus luziae* (MPMA 04-0019/15). ap, ápice; c, coroa; cin, cíngulo; m5-m6, dentes maxilares; r, raiz. Imagem retirada de lori *et al.* 2018.

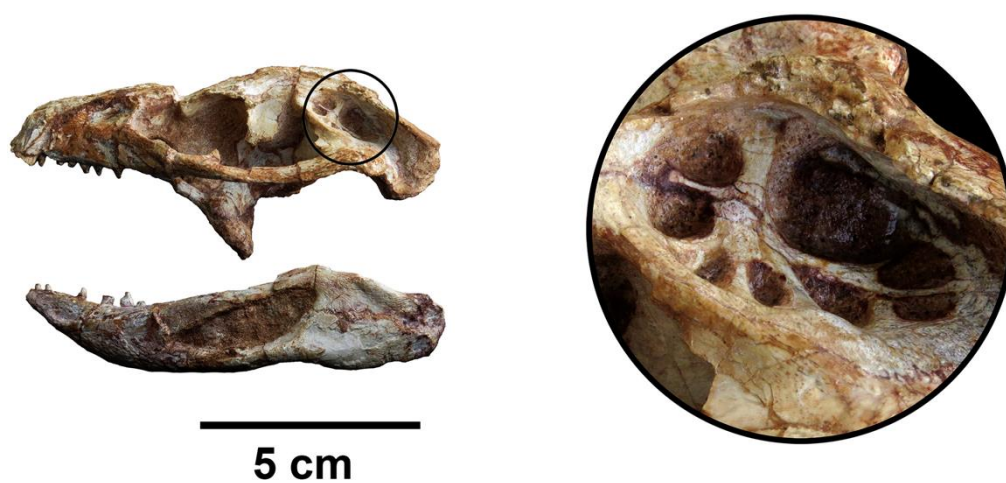


Figura 45. Detalhe da câmara meatal de *Morrinhosuchus luziae* (MPMA 12-0050/07). Imagem retirada de lori *et al.* 2018.

***Labidiosuchus amicum* Kellner et al., 2011 b**

Kellner et al. (2011 b) consideram como autapomorfias de *Labidiosuchus amicum*: plataforma sinfiseal segurando dentes posteriores da mandíbula; primeiro dente da mandíbula muito maior que os demais; primeiro dente da mandíbula inclinado ântero-dorsalmente; presença de pequenos dentes no lado medial da porção anterior do dentário; proporcionalmente grande número de dentes, densamente dispostos na porção anterior da sínfise.

Assim como em Kellner et al. (2011 a), em Kellner et al. (2011 b) os autores implicam a proposição de um novo táxon considerando *Sphagesaurus huenei* como *nomen dubium*, o que traz a mesma série de problemas discutida anteriormente.

Destas características listadas como exclusivas, pelo menos plataforma sinfiseal e inclinação do primeiro dente podem ser encontradas em outros morfótipos de Sphagesauridae. A disposição desordenada dos dentes, especialmente a densidade, e os dentes menores no lado medial do dentário, parecem indicar uma condição patológica do indivíduo.

***Coronelsuchus civali* Pinheiro et al., 2021**

Pinheiro et al. (2018) incluem como autapomorfias de *Coronelsuchus civali*: molariformes maxilares posteriores robustos, com ápices pontiagudos, superfície lingual deprimida e labial convexa, conferindo formato de “D” à coroa em vista oclusal; molariformes mandibulares posteriores com ápices pontiagudos, coroas comprimidas, de superfície labial com depressão radial que porta tubérculos em degrau.

Apesar do material fragmentado, a morfologia bastante singular, mas ordenada, dos dentes de *Coronelsuchus* parece indicar, até o momento, que se trata de uma espécie válida. Assim como em *Adamantinasuchus* e *Mariliasuchus*, os dentes posteriores do dentário (molariformes) possuem carenas denticuladas anteriores e posteriores (Figura 46). A morfologia dos molariformes maxilares parece intermediária entre as encontradas em *Mariliasuchus* e *Sphagesaurus*.

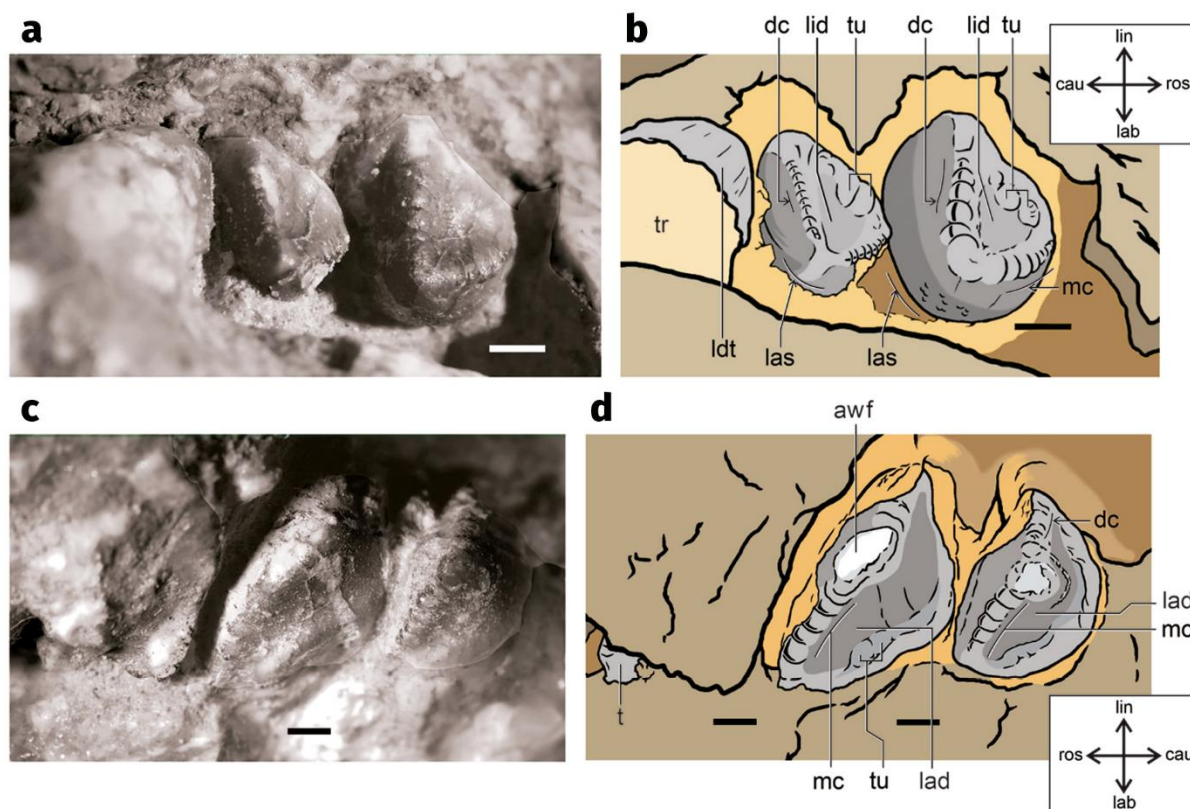


Figura 46. Dentes molariformes de *Coronelsuchus civali* (FFP PG 14). a e b vista medial-oclusal dos dois últimos dentes maxilares (foto e desenho esquemático). c e d vista oclusal dos dois últimos dentes do dentário (foto e desenho esquemático). Barra de escala = 1 cm. Imagem retirada de Pinheiro *et al.* 2021.

***Eptalophosuchus viridi* Marinho *et al.*, 2022**

Marinho *et al.* (2022) consideram como autapomorfias: dente posterior com larga cúspide labial acessória, separada da cúspide principal por um sulco profundo; comprimento relativo e largura do processo anterior (lados paralelos) da sínfise dentária é alongado, sendo aproximadamente o dobro do comprimento; superfície lateral do dentário orientada verticalmente, contínua com o resto da superfície lateral abaixo da margem alveolar, do meio à região posterior da série dentária.

Apesar de não ter sido possível o exame direto, o material representa um indivíduo bem jovem, em uma peça muito fragmentária, sendo portanto inviável uma comparação morfológica parcimoniosa com outros morfotipos, até que sejam encontrados novos materiais mais completos.

Considerações taxonômicas

A partir das observações diretas e discussões apresentadas, este trabalho propõe como atos nomenclaturais:

- A sinonimização de “*Armadillosuchus arrudai*” para *Sphagesaurus huenei*;
- A sinonimização de “*Mariliasuchus robustus*” para *Mariliasuchus amarali*;
- O gênero *Caipirasuchus*, e as subfamílias Caipirasuchinae e Sphagesaurinae como *nomem dubia*, enquanto fósseis mais completos, incluindo de indivíduos juvenis, de *Sphagesaurus huenei* não são identificados e estudados, para permitir melhor entendimento quanto a distinção entre os gêneros a partir de caracteres seguramente diagnósticos. Os diferentes morfótipos, pelo menos em parte (morfótipos observados *C. montealtensis*; *C. paulistanus*; *C. catanduensis*), de *Caipirasuchus* possivelmente representam espécies distintas entre si, embora assumam-se a possibilidade do gênero que os abriga possa ser sinonimizado a *Sphagesaurus*.

- Os morfótipos *Caryonosuchus pricei*; *Labidiosuchus amicum*; e *Eptalofosuchus viridi* como *nomen dubia* enquanto exemplares adicionais que exibam mais caracteres diagnósticos não forem encontrados e estudados.

Desta forma, é proposta a Paleontologia Sistemática dos Sphagesauria no Grupo Bauru como:

Crocodylomorpha Whetstone & Whybrow, 1983

Crocodyliformes Hay, 1930

Mesoeucrocodylia Whetstone & Whybrow, 1983

Notosuchia Gasparini, 1971

Sphagesauria Pinheiro *et al.*, 2021

Notosuchidae Dollo, 1914

Mariliasuchus amarali Carvalho & Bertini, 1999 (*syn. Mariliasuchus robustus* Nobre *et al.*, 2007)

Sphagesauridae Khun, 1968

Sphagesaurus huenei Price, 1950 (*syn. Armadillosuchus arrudai* Marinho & Carvalho, 2008)

Adamantinasuchus navae Nobre & Carvalho, 2006

Coronelsuchus civali Pinheiro *et al.*, 2021

Morrinhosuchus luziae Iori & Carvalho, 2009

7. 3 Análise filogenética

Análise I: terminais representados por espécimens individuais (Anexo 1)

Entre as 1000 réplicas geradas na Análise I foram obtidas 154 árvores, resumidas em consenso estrito na Figura 47. A árvore de consenso obtida é entretanto, altamente problemática, não refletindo de forma coerente os agrupamentos entre espécimens com suas respectivas identidades taxonômicas, criando uma grande politomia com os terminais.

Morrinhosuchus luziae foi a única espécie cujos exemplares se agruparam como o esperado. Os exemplares de *Caipirasuchus* spp. também foram reunidos, mas os exemplares de *Caipirasuchus catanduensis* MPMA 68 0003/12 e MPMA 68 0004/12 ficaram isolados entre si.

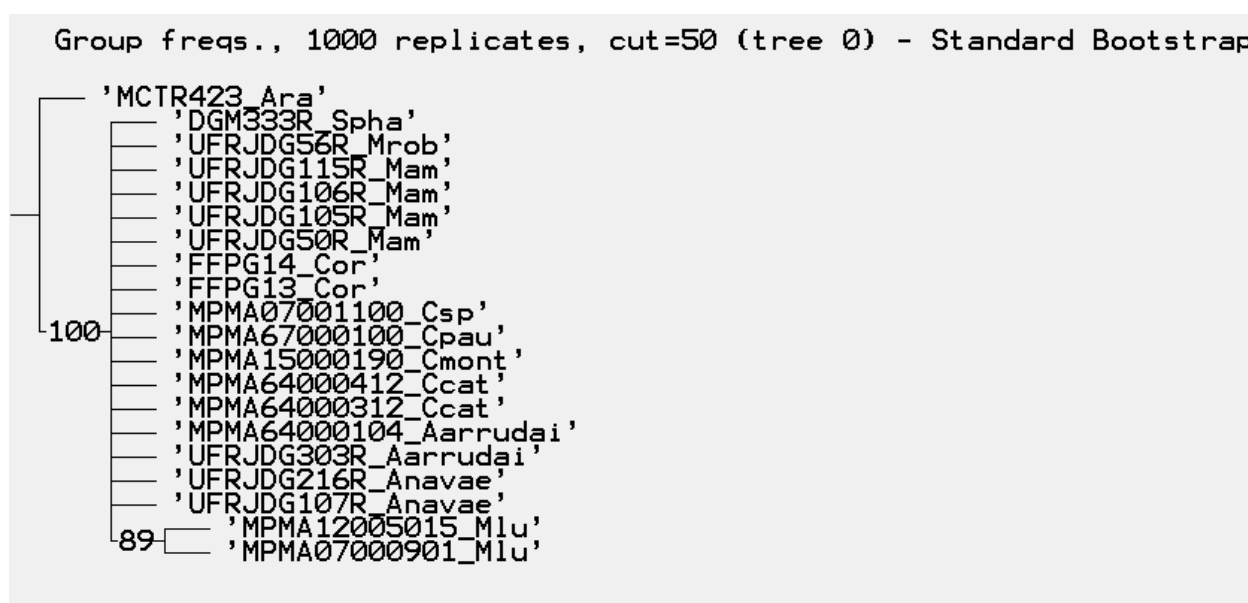


Figura 47. Árvore de consenso com suporte de 'bootstrap' obtido para a Análise I, com fósseis de espécimens individuais correspondendo a terminais da matriz.

Análise II: terminais representados por táxons considerados válidos na literatura (Anexo 2)

Entre as 1000 réplicas geradas na Análise II foram obtidas 11 árvores, resumidas em consenso estrito na Figura 49. A árvore de consenso obtida também parece ser problemática, não condizendo exatamente com nenhuma hipótese filogenética na literatura.

Com exceção de *Araripesuchus gomesii* (usado como grupo externo), *Coronelsuchus civali*, é o táxon mais isolado do agrupamento, o que talvez seja devido a retenção de caracteres plesiomórficos para Sphagesauria. *Coronelsuchus civali*, é provavelmente o táxon mais basal do grupo.

Apesar de problemas evidentes desta árvore, como o não agrupamento de Sphagesauridae, alguns aspectos mais familiares também podem ser notados. Os agrupamentos internos de *Mariliassuchus amarali* com “*Mariliassuchus robustus*”; e *Shagesaurus huenei* com “*Armadillosuchus arrudai*”, foram recuperados como seria esperado. Além disto, as espécies do gênero *Caipirasuchus* se mantiveram próximas.

A inclusão de informações de espécimens adicionais aos táxons parece ter conferido mais estabilidade, sendo recuperado maior suporte nos agrupamentos na análise de ‘bootstrap’ (Figura 48).

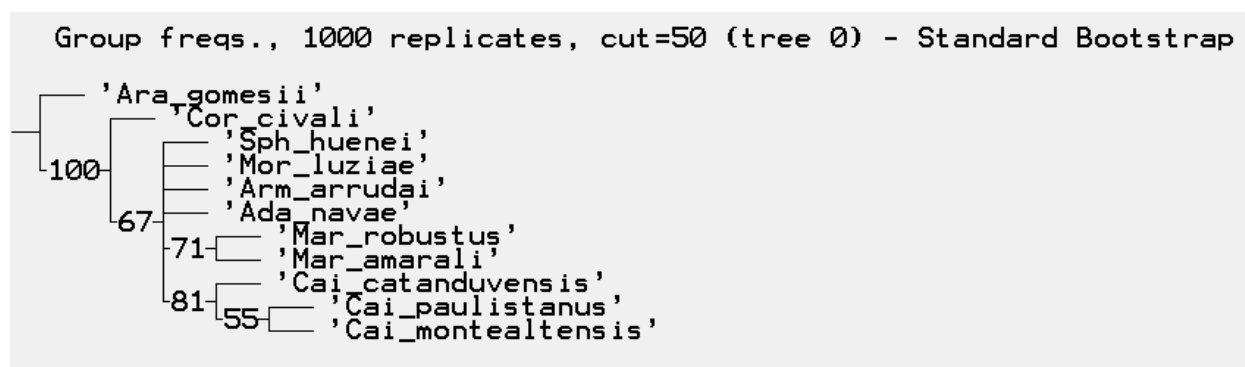


Figura 48. Árvore de consenso com suporte de ‘bootstrap’ obtido para a Análise II, com táxons considerados válidos na literatura correspondendo a terminais da matriz.

Análise III: terminais representados por táxons considerados válidos neste trabalho (Anexo 3)

A Análise III obteve apenas uma árvore (Figura 51). Entretanto ainda obtém posicionamentos problemáticos previamente comentados nas outras análises. Desta vez *Mariliassuchus amarali* se agrupa como táxon irmão de *Adamantinasuchus navae* (o que parece duvidoso considerando a dentição ‘sphagesauriforme’ dos molariformes superiores de *Adamantinasuchus*) e *Morrinhosuchus luziae* se agrupa como táxon irmão de *Sphagesaurus huenei*. Estas alterações provavelmente ocorreram devido à inclusão de estados de caráter dos espécimens de *Caipirasuchus* em *Sphagesaurus huenei*.

Apesar das 3 análises em si não terem trazido resultados muito satisfatórios para esta pesquisa, a comparação entre os tratamentos indica uma tendência para maior estabilidade quando as informações de um táxon são complementadas pelos dados de espécimens adicionais. Por outro lado, em um cenário em que a quantidade de táxons é superestimada, os terminais são menos informativos, afetando a confiabilidade da

análise.

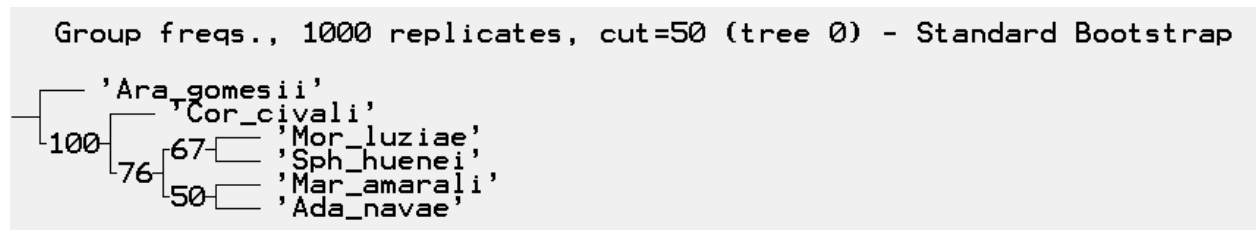


Figura 49. Suporte de '*bootstrap*' obtido para a Análise III, com táxons remanescentes após a proposta de possíveis sinonímias deste trabalho, correspondendo a terminais da matriz.

Portanto isto revela a importância de maiores cuidados na descrição de novos táxons sob viés *splitter*, que eventualmente podem empobrecer o conjunto de informações conhecidas para os táxons individualmente, e induzir a erros durante análises filogenéticas.

8. CONCLUSÕES

Boa parte dos táxons de Notosuchia propostos para o Grupo Bauru apresentam diagnoses que incluem caracteres ambíguos e aspectos morfológicos que são passíveis de serem interpretados como variações morfológicas intraespecíficas individuais ou de estado ontogenético. Além disto, quando comparadas, estas diagnoses se contradizem entre si em relação a características tidas como únicas de cada táxon (autapomorfias). Isto se apresenta como um problema para a inclusão destes táxons em bases de dados e análises filogenéticas.

A revisão também se faz necessária para uma melhor identificação dos contextos geológicos de onde são extraídos os fósseis, para que possam servir como ferramenta auxiliar na Bioestratigrafia do Grupo Bauru.

Para esta Dissertação de Mestrado *Sphagesaurus huenei*; *Mariliassuchus amarali*; *Adamantinasuchus navae*; *Morrinhosuchus luziae*, e *Coronelsuchus civali* permanecem como espécies válidas de Notosuchia que ocorrem no Grupo Bauru.

A espécie “*Armadillosuchus arruda*”, e o gênero “*Armadillosuchus*” não são distinguíveis morfolologicamente e de maneira inequívoca de *Sphagesaurus huenei*, sendo, portanto, sinonimizados.

O gênero *Caipirasuchus* parece apresentar características que seriam esperadas para o estágio juvenil a sub-adulto de *Sphagesaurus*. Alternativamente uma forma de provar sua validade taxonômica seria identificar, no registro fóssil, um exemplar juvenil de *Sphagesaurus* sem fenestra pré-orbital visível, e achatamento do crânio mais próximo a RCL-100 e UFRJ-DG-303R.

Entretanto, a diferença no número de câmaras pterigóideas em *Caipirasuchus paulistanus* (0), *Caipirasuchus montealtensis* (1), e *Caipirasuchus catanduensis* (2), por outro lado, pode ser um indicativo de espécies diferentes dentro de um mesmo gênero. Mas isto é um fator que precisa ainda ser ponderado em estudos futuros sobre a variabilidade intraespecífica em Sphagesauria, para ser afirmado com maior segurança. Além do mais, a ausência da região coanal preservada em RCL-100 (espécimen de referência em *Sphagesaurus huenei*) e demais fósseis de *Sphagesaurus*, não permite identificar qual era a condição presente nestes outros fósseis para efeitos de comparação. Se o gênero *Caipirasuchus* for, eventualmente, sinonimizado a *Sphagesaurus*., e MPMA 67-0001/00; MPMA 15-0001/90; e MPMA 68-0003/12 serem confirmados como espécies diferentes entre si, as espécies deverão ser

renomeadas como '*Sphagesaurus paulistanus*'; '*Sphagesaurus montealtensis*', e '*Sphagesaurus catanduensis*', respectivamente.

Em *Labidiosuchus amicum* parece mais provável que as características não usuais de sua dentição representem um indivíduo com condição patológica. Já a superfície rostral tuberosa de *Caryonosuchus pricei* pode não ser o suficiente para justificá-lo como espécie a parte, considerando os diferentes graus de ornamentação possíveis em exemplares coespecíficos de crocodylomorfos viventes. Infelizmente, a perda dos materiais não possibilita novas observações enquanto não for encontrado um fóssil que possa servir de neótipo. Recomenda-se, portanto, que até este momento estes táxons sejam considerados como *nomem dubia*.

"*Marillasuchus robustus*" também é sinonímia de *Marillasuchus amarali*, representando a morfologia de um indivíduo em estágio ontogenético mais avançado na espécie.

O espécimen MCT 1863-R, tido como holótipo de *Eptalofosuchus viridi*, é uma parte muito fragmentária para se obter caracteres diagnósticos conclusivos. Portanto *Eptalofosuchus viridi* deve ser considerado como *nomen dubium*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, F. F. M. 1976. The system of continental rifts bordering the Santos Basin, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 48: 15-26.
- ANDRADE, M. B. 2005. *Revisão sistemática e taxonômica dos Notosuchia (Metasuchia, Crocodylomorpha)*. 2005. 239 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas.
- ANDRADE, M. B.; BERTINI, R. J. 2008. A new *Sphagesaurus* (Mesoeucrocodylia : Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. **Historical Biology** 20:101-136.
- ANDRADE, M. B.; EDMONDS, R. J.; BENTON, M. J.; SCHOUTEN, R. 2011. A new Berriasian species of *Goniopholis* (Mesoecrocodylia, Neosuchia) from England and a review to the genus. **Zoological Journal of the Linnean Society** 163: S66-S108.
- ARAI, M.; FERNANDES, L. A. 2023. Lower Campanian palynoflora from the Araçatuba Formation (Bauru Group), Southeastern Brazil. **Cretaceous Research** 150: 105586.
- AUGUSTA, B. G. 2013. **Revisão sistemática e ontogenética dos materiais cranianos atribuídos ao Gênero *Marillasuchus* (Crocodyliformes, Notosuchia) e suas implicações taxonômicas e paleobiológicas**. 2013. Dissertação (Mestrado) – Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BARCELOS, J. H.; SUGUIO, K. 1987. Correlação e extensão das unidades estratigráficas do Grupo Bauru, definidas em território paulista, nos estados de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso do Sul e Paraná. In: **SIMPÓSIO REGIONAL DE GEOLOGIA**, 6., 1987, Rio Claro, SP. Atas. São Paulo: 313-321.
- BATEZELLI, A. 1998. *Redefinição litoestratigráfica da Unidade Araçatuba e da sua extensão regional na Bacia Bauru no Estado de São Paulo*. Dissertação (Mestrado). Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas: 110 p.
- BATEZELLI, A. 2003. *Análise da sedimentação cretácica no Triângulo Mineiro e sua correlação com áreas adjacentes*. 183 p. Tese (Doutoramento) - Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista.
- BENTON, M. J.; CLARK, J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of Crocodylia. In: BENTON, M. J. (Ed.). 1988. **The phylogeny and classification of the tetrapods**. Oxford: Clarendon Press. 1: 295-338.
- BERTINI, R. J. 1993. *Paleobiologia do Grupo Bauru, Cretáceo Superior continental da Bacia do Paraná, com ênfase em sua fauna de amniotas*. 493 p. Tese (Doutoramento) -

Universidade Federal do Rio de Janeiro.

BERTINI, R. J.; 2004. Répteis. *In*: CARVALHO I. S. (Ed.). **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. 781-817.

BERTINI, R. J.; CARVALHO, I. S. 1999. Distribuição cronológica dos crocodylomorfos notossúquios e ocorrências nas bacias cretácicas brasileiras. *In*: **SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL**, 5: 517-523.

BISPO, M. S. 2019 *Análise sobre Litoestratigrafia e paleobiota de vertebrados da Formação Adamantina (Neo-Cretáceo) do Estado de São Paulo* (Monografia de Graduação). Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas: 42p.

BLANCO, A.; BROCHU, C. 2016. A. Intra and interspecific variability in allodaposuchid crocodylomorphs and the status of Western European taxa. **Historical Biology** 29: 495-508.

BUFFETAUT, E. 1979. The evolution of the crocodylians. **Scientific American** 241: 130-144.

CANDEIRO, C. R. A.; RICH, T. 2010. An overview on the Late Cretaceous biota of the Western São Paulo State, Brazil, Bauru Group. **Journal of South American Earth Sciences** 29: 346-353.

CANDEIRO, C. R. A.; MARTINELLI, A. G. 2006. A review of paleogeographical and chronostratigraphical distribution of mesoeucrocodylian species from the Upper Cretaceous beds from the Bauru (Brazil) and Neuquén (Argentina) groups, Southern South America. *Journal of South American Earth Sciences* 22: 116-129.

CANTINO, P. D.; QUEIROZ, K. 2020. *International Code of Phylogenetic Nomenclature (PhyloCode)*. Boca Raton: CRC Press.

CARVALHO, I. S. 1994. *Candidodon*: um crocodylo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo inferior - Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 66: 331-446.

CARVALHO, I. S.; BERTINI, R. J. 1999. *Marília suchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. **Geologia Colombiana** 24: 83-105.

CARVALHO, I. S.; BERTINI, R. J. 2000. Contexto geológico dos notossúquios (Crocodylomorpha) cretácicos do Brasil. **Geología Colombiana** 25: 163-184.

COIMBRA, A. M. *Sistematização crítica da obra*. 1991. Tese (Livre-Docência) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 54 p.

DOLLO, L. 1914. Sur la découverte de téléosauriens tertiaires au Congo. **Académie Royale de Belgique Bulletins de la Classe des Sciences** 7: 288-298.

- FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. 1996 A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 62: 196-205.
- FERREIRA, J. F. F. 1982. Alinhamentos estruturais magnéticos da região Centro-Oriental da Bacia do Paraná e seu significado tectônico. *In*: **GELOGIA DA BACIA DO PARANÁ: REAVALIAÇÃO DE POTENCIALIDADE E PROSPECTIVIDADE EM HIDROCARBONETOS**. São Paulo: Consórcio CESP / IPT, PAULIPETRO: 143-166.
- FÚLFARO, V. J.; BARCELOS, J. H. 1993. Fase rifte na Bacia Sedimentar do Paraná: a Formação Caiuá. **Geociências** 12: 33-45.
- FULFARO, V. J.; ETCHEBEHERE, M. L. D. C.; PERINOTTO, J. A. J.; SAAD, A. R. 1999. Bacia Caiuá. Uma nova bacia cretácica na Bacia do Paraná. *In*: 5th Cretaceous Brazilian Symposium Bulletin, Serra Negra (São Paulo), 439-442.
- GASPARINI, B. Z. 2013. Los Notosuchia del Cretacico de America del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodilia). **Ameghiniana** 8: 83-103.
- GEROTO, C. F. C. 2015. *Análise cladística-filogenética e paleobiogeográfica dos Mesoeucrocodylia (Crocodylomorpha : Crocodyliformes) do Grupo Bauru (Cretáceo Superior) do Sudeste do Brasil*. 2015. 371 f. Tese (Doutoramento) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas.
- GOBBO-RODRIGUES, S.; PETRI, S.; BERTINI, R. J. 1999. Ocorrências de ostrácodos na Formação Adamantina do Grupo Bauru, Cretáceo Superior da Bacia do Paraná, e possibilidades de correlação com depósitos isócronos argentinos. Parte I - Família Ilyocyprididae. *Acta Geológica Leopoldensia* 23. 3-13.
- GOBBO, S. R.; BERTINI, R. J. 2023. Ostracoda non-marine Biogeography in Campanian-Maastrichtian ages: South America, Africa and India connections. **Revue de Micropaléontologie** 79: 100716.
- GODOY, P. L.; MONTEFELTRO, F. C.; NORELL, M. A.; LANGER, M. C. 2014. An additional baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with evidence of interspecific predation among Crocodyliformes. **Plos One** 9: 0-12.
- GODOY, P. L. *Characterizing macroevolutionary patterns within Crocodylomorpha*. 2018. 261 f. Tese (Doutoramento) - University of Birmingham.
- GOLDBERG, K.; GARCIA, A. J. 2000. Palaeobiogeography of the Bauru Group, a dinosaur-bearing Cretaceous unit, Northeastern Paraná Basin, Brazil. **Cretaceous Research** 21: 241-254.
- GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J.; NIXON, K. TNT 2003. (Tree Analysis Using New Technology): program and documentation. [S. l.].

- HASUI, Y.; HARALYI, N. L. E. 1991. Aspectos lito-estruturais e geofísicos do soerguimento do Alto Paranaíba. **Geociências** 10: 57-77.
- IORI, F. V.; CARVALHO, I. S. 2009. *Morrinhosuchus luziae*, um novo Crocodylomorpha Notosuchia da Bacia Bauru, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências** 39:717-725.
- IORI, F. V.; CARVALHO, I. S. 2011. *Caipirasuchus paulistanus*, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian-Santonian), Bauru Basin, Brazil, **Journal of Vertebrate Paleontology** 31: 1255-1264.
- IORI, F. V.; MARINHO, T. S.; CARVALHO, I. S.; CAMPOS, A. C. D. A. 2013. Taxonomic reappraisal of the sphagesaurid crocodyliform *Sphagesaurus montealtensis* from the Late Cretaceous Adamantina Formation of São Paulo State, Brazil. **Zootaxa** 3686: 183-200.
- IORI, F. V.; MARINHO, T. S.; CARVALHO, I. S.; FRARE, L. A. S. 2018. Cranial morphology of *Morrinhosuchus luziae* (Crocodyliformes, Notosuchia) from the Upper Cretaceous of the Bauru Basin, Brazil. **Cretaceous Research** 86: 41-52.
- KUHN, O. 1968. Die vorzeitlichen krokodile. **Verlag Oeben Kraling Bei**:1-124.
- KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. 1999. Vertebrate Paleontology in Brazil - a review. **Episodes** 22: 238-251.
- KELLNER, A. W. A.; FIGUEIREDO, R. G.; AZEVEDO, S. A. K.; CAMPOS, D. A. 2011 a. A new Cretaceous notosuchian (Mesoeucrocodylia) with bizarre dentition from Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S109-S115.
- KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A.; RIFF, D.; ANDRADE, M. B. 2011 b. A new crocodylomorph (Sphagesauridae, Notosuchia) with horn-like tubercles from Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S57-S65.
- LANGER, M.; DELCOURT, R.; MONTEFELTRO, F. C.; SILVA JÚNIOR, J. C. G.; SOLER, M. G.; FERREIRA, G. S.; RUIZ, J. V.; BARCELOS, L. A.; ONARY, S.; MARSOLA, J. C. A. 2022. The Bauru Basin in São Paulo and its tetrapods. **Derbyana** 43: 10-53.
- LARSSON, H. C. E.; SUES, H. D. 2007. Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes : Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Marocco. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 533-567.
- LEARDI, J. M.; POL, D.; MONTEFELTRO, F.; MARINHO, T. S.; RUIZ, J. V.; BRAVO, G. G.; PINHEIRO, A. E. P.; GODOY, P. L.; NICHOLL, C. S. C.; LECUONA, A. 2024. Phylogenetic nomenclature of Notosuchia (Crocodylomorpha; Crocodyliformes). **Bulletin of Phylogenetic Nomenclature** 1: 44-82.
- MARINHO, T. S.; CARVALHO, I. S. 2008. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform

from the Late Cretaceous of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences** 27: 36-41.

MARINHO, T. S. *et al.* 2022. First Upper Cretaceous notosuchians (Crocodyliformes) from the Uberaba Formation (Bauru Group), Southeastern Brazil. Enhancing crocodyliform diversity. **Cretaceous Research** 129: 105000.

MARTINELLI, A. G.; TEIXEIRA, V. P. A. 2015. The Late Cretaceous vertebrate record from the Bauru Group at the Triângulo Mineiro, Southeastern Brazil. **Boletim Geológico y Minero** 126: 129-158.

MARTINELLI, A. G.; MARINHO, T. S.; IORI, F. V.; RIBEIRO, L. C. B. 2018. The first *Caipirasuchus* (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil: new insights on sphagesaurid anatomy and taxonomy. **PeerJ**, 6: e5594.

MONTEFELTRO, F. C. 2013. *Revisão filogenética de Mesoeucrocodylia: irradiação basal e principais controvérsias*. 285 p. Tese (Doutoramento) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, São Paulo.

MONTEFELTRO, F. C.; LAUTENSCHLAGER, S.; GODOY, P. L.; FERREIRA, G. S.; BUTLER, R. J. 2020. A unique predator in a unique ecosystem: modelling the apex predator within a Late Cretaceous crocodyliform-dominated fauna from Brazil. **Journal of Anatomy** 237: 323-333.

MOOK, R. 1921. Individual and age variations in the skull of Crocodylia. *Bulletin American Museum of Natural History* 44: 51-66.

NASCIMENTO, P. M.; ZAHER, H. 2011. The skull of the Upper Cretaceous baurusuchid crocodile *Baurusuchus albertoi* Nascimento & Zaher 2010, and its phylogenetic affinities. **Zoological Journal of the Linnean Society** 163: S116-S131.

NESBITT, S. J. 2011. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 352, 1-292.

NOBRE, P. H.; CARVALHO, I. S. 2006. *Adamantinasuchus navae*. A new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. **Gondwana Research** 10: 370-378.

ORTEGA, F.; GASPARINI, Z.; BUSCALIONI, A. D.; CALVO, J. O. 2000. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 57-76.

ÖSI, A. 2013. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. **Historical Biology** 26: 279-414.

PAULA E SILVA, F. D. *et al.* 2009. Sedimentation of the Cretaceous Bauru Group in São

Paulo, Paraná Basin, Brazil. **Journal South American Earth Sciences** 28: 25-39.

PINHEIRO, A. E. P.; PEREIRA, P. V. L. G. C.; SOUZA, L. G.; BRUM, A. S.; LOPES, R. T.; MACHADO, A. S.; BERGQVIST, L. P.; SIMBRAS, F. M. 2018. Reassessment of the enigmatic crocodyliform “*Goniopholis*” paulistanus Roxo, 1936: historical approach, systematic, and description by new materials. **PLoS ONE** 13: e0199984.

PINHEIRO, A. E. P.; SOUZA, L. G.; BANDEIRA, K. L.; BRUM, A. S.; PEREIRA, P. V. L. G. C.; CASTRO, L. O. R.; RAMOS, R. R. C.; SIMBRAS, F. M. 2021. The first notosuchian crocodyliform from the Araçatuba Formation (Bauru Group, Paraná Basin), and diversification of sphagesaurians. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 93 (Supplement 2): e20201591.

POL, D.; LEARDI, J. M.; LECUONA, A.; KRAUSE, M. 2012. Postcranial anatomy of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliformes, Sebecidae) from the Eocene of Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology** 32: 328-354.

POL, D. *et al.* 2014. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. **PLoS ONE** 9: 1-66.

PRICE, L. I. 1950. Sobre um crocodylídeo notossúquio do Cretáceo brasileiro. **Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral**, v. 188: 55p.

RIFF, D.; SOUZA, R. G.; CIDADE, G. M.; MARTINELLI, A. G.; SOUZA-FILHO, J. P. 2012. Crocodylomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. **Terrae Didactica** 9:12-40.

RUIZ, J. V.; BRONZATI, M.; FERREIRA, G. S.; MARTINS, K. C.; QUEIROZ, M. V.; LANGER, M. C.; MONTEFELTRO, F. 2021. A new species of *Caipirasuchus* (Notosuchia, Sphagesauridae) from the Late Cretaceous of Brazil and the evolutionary history of Sphagesauria. **Journal of Systematic Palaeontology** 19: 265–287.

SERENO, P. C.; LARSSON, H. C. E. 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. **Zookeys** 28: 1-143.

SOARES, P. C. *et al.* 1980. Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no Estado de São Paulo: Grupo Bauru. **Revista Brasileira de Geologia** 10: 177-185.

TURNER, A. H.; SERTICH, J. J. W. 2010. Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology** 30: 177-236.

YOUNG, M. T.; ANDRADE, M. B. 2009. What is *Geosaurus* ? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany. **Zoological Journal of the Linnean Society** 157, 551-585.

ANEXO 1 – Matriz com terminais representados por espécimens individuais

***Adamantinasuchus navae* (holótipo) UFRJDG107R**

?0000112000-1--?010??1?101100101011?111-
????1????0??0?????????1?????
?????010???10??010110011??????11003011?111111?00010?????????????????00?

***Adamantinasuchus navae* UFRJDG216R**

??010??
????????????????????????????0????????????????0??????????1111?011?010???001?????
1100?0?1?11111?00?????????????????10?0

***Armadillosuchus arrudai* (holótipo) UFRJDG303R**

100??010000-1--1??1010?000-0011100?0011-
02111102011001100??100??11100??????11111?0??0????????????????????????????
????????????????????????????????????2101?????2?111??0?0???12101011?1011??

***Armadillosuchus arrudai* MPMA64000104**

??0??1??
????????????????????1????????????????????????????????????0??000????????????????
1101???11?11111?001???????????????????

***Caipirasuchus catanduensis* (holótipo) MPMA64000312**

0100001100000200010110100110011111101110030011010110011011001011101100
?1000111111?010110010-001100-
1000121010001111010110001101010100000211011002021?211111111101?????
???????

***Caipirasuchus catanduensis* MPMA64000412**

0??????????????????0??????0-
???110110111?03101101011001000?00??102011?????????????1?????1???0010
0-?000121010000111-
1?01?0?110101010110?????1110?????211111111?01??????????????

***Caipirasuchus montealtensis* (holótipo) MPMA15000190**

010?0101000102000101101001100111011011100310111010001100?00??1?1011?0
?????????????????0111010-000100-
100012?0100?1101?1?1100011010101?0000????1100??2?1211111111101?????
???????

***Caipirasuchus paulistanus* (holótipo) MPMA67000100**

000001010001020000001011011101111001110030011110100011?1?00111?10110?
????????????????0110011-000100-
10001200100?11010101100011010101000002???1100202112111111111101??????
????????

***Caipirasuchus* sp. MPMA07001100**

010?0010001020001?????011000????????????????????????????????????
??01?01?0?1?010?0?00?????
????????1?????1?????0????????????????

***Coronelsuchus civali* (holótipo) FFPG13**

1????????????????????????0-
???11?0???01?00111201001101001???1???00?1011????????????????????
????????????1????????????????????001?????????0????????????????
??????0???

***Coronelsuchus civali* FFPG14**

??
??0????????
10002110?111011?0011????????????

***Marillasuchus amarali* (holótipo) UFRJDG50R**

1-011111000-1-000101111011100001-110111-121100?0001101110?0-
??0??0?0?0????????????????????01????????????????1???1001?001?01010
?000?????301??0?1?0-?1?0?00??0??????1100110?

***Marillasuchus amarali* UFRJDG105R**

01011111000-0--10012111????1??111110000-
0????????1????????10????????????????????001?1?0101???00?0?201?10
000??01111?1110110101001??201?110030111100111100120??0??11011011000

***Marillasuchus amarali* UFRJDG106R**

10010111001-1--10002111100-101110100011-
0310010100011100100010002101000100?10101001001001021110101010000??10??
??00001101010100100010011120??1100312111001111001100????????????

***Marillasuchus amarali* UFRJDG115R**

??
??0111101010010001001?????
1100?????10011????1?0????????????

***Marillasuchus robustus* (holótipo) UFRJDG56R**

0001111100?-1--1101??11?00-00?11??0????-

?????00?0???0?????????????????1?????????????????0?????????????0?????????????1???

?????011?1?11?011?01?????????110031211110111100110?????????????????

***Morrinhosuchus luziae* MPMA07000901**

001011100011120?0?0?1??

?????????????????0100?????????????????????????????00?????10?111?00010?0??????????

010???21?0--111101?20???????????????????

***Morrinhosuchus luziae* MPMA12005015**

0010111100100200000110101111001111100011001011010110?111?1?0??02201111

1001011??1110?110001????0?00-

0?001?0?10????0011011111100102000110?????010-2021?0--

1111011200?????????????????

***Sphagesaurus huenei* (holótipo) DGM333R**

??

??

1111?????1?111?????1????????????????????

***Araripesuchus gomesii* MCTR423**

1101001100011100--12100000-

0000111001101???1???100110??????0?????001?????????????????????00012-

0100110?0000210??00010?00?0110110010101000??????00?-2000-

10000?000000?????????????????

**ANEXO 2 – Matriz com terminais representados por táxons considerados válidos
na literatura**

Adamantinasuchus navae

?00[01]0112000?1???010??1?101100101011?111?????1????0?????????????????
????????????????????????????0?0?????????1??0?????????01[01]11?[01][01]1?0101100
[01]1??????11003011?111111?00010?????????????1000

Armadillosuchus arrudai

100??[01]10000?1??1??1010?000?0011100?0011?02111102011001100??100??1110
0??????11111?0??0??1????????????????????????????0??000?????????????
??[1 2]101???1121111?00[0 1]???12101011?1011??

Caipirasuchus catanduensis

0100001100000200010110100[0 1]100111[0 1]110111003[0 1]01101011001[0 1]0[0
1]100101[0 1][1 2]01100?1000111111?[0 1]10110010?00[0 1]100?100012101000[0
1]111010[0 1]1000110101010[0 1]1[0 1]00211011[0
1]02021?2111111111101??????????????

Caipirasuchus montealtensis

010?01010001020001011010011001110110111003101111010001100?00??1?1011?0
??????????????0111010?000100?100012?0100?1101?1?1100011010101?0000????
1100??2?12111111111101??????????????

Caipirasuchus paulistanus

000001010001020000001011011101111001110030011110100011?1?00111?10110?
??????????????0110011?000100?10001200100?11010101100011010101000002???
1100202112111111111101??????????????

Coronelsuchus civali

1????????????????????????0????11?0???01?00111201001101001???1???00?101
1????????????????????????????????????1????????????????????0???001?????
10002110?111011?0011????????????0???

Marillasuchus amarali

[0 1][0 1]01111100[0 1]?[0 1]?0[0 1]0[0 1][0 1][1 2]111[0 1][0 1][0 1]1[0 1]0[0 1][0 1]1[0
1]1[0 1]0[0 1][0 1][0 1]?[0 1][2 3]1[0 1]0[0 1]0[0 1]0[0 1][0 1]1[0 1]1[0 1][0 1][0 1]
1]0001000210[0 1]000100?101010010010010[1 2]1[0 1]101010[0 1]000020101000[0
1]0001[0 1][0 1]10[0 1][0 1]10[0 1]10[0 1]0100[0 1]112013[0 1]1003[0 1][1 2]11[0
1]0011[0 1]1001[1 2]00?0??110110[0 1]1[0 1]00

Marillasuchus robustus

0001111100??1??1101??11?00?00?11??0??????????00?0???0??????????????1?
??????????????0??????????0??????????1?????????011?1?11??011?01?????????
110031211110111100110??????????????????

Morrinhosuchus luziae

0010111[01]001[01][01]20000011010111100111100011001011100110?111?1?0??02
2011111001011??1110?[01]10001????0?00?0?001?0?10?00?0011011111[01]001020
00110?????010?2021?0??1111011200??????????????????

Sphagesaurus huenei

??
??
1111?????1?111?????1??????????????????????

Araripesuchus gomesii

1101001100011100??12100000?0000111001101???1???100110??????0?????001??
????????????????????00012?0100110?0000210??00010?00?0110110010101000??????
00??2000?10000?000000??????????????????

**ANEXO 3 – Matriz com terminais representados por táxons considerados válidos
neste trabalho**

Adamantinasuchus navae

?00[01]0112000?1????010??1?101100101011?111?????1????0?????????????????
????????????????????????????0?0?????????1??0?????????01[0 1]11?[0 1][0
1]1?0101100[0 1]1??????11003011?111111?00010??????????????1000

Sphagesaurus huenei

[0 1][0 1]000[0 1][0 1][0 1]000[0 1]120[0 1]0[0 1][0 1][0 1]101[0 1]0[0 1]1[0 1]0[0 1]11[0
1][0 1][0 1]0[0 1]1100[2 3][0 1][0 1]11[0 1][1 2]01[0 1]001[0 1]0[0 1]10[0 1][0 1][0 1]1[0
1][1 2][0 1]1[0 1]00?10001111110[0 1]1011[0 1]01[0 1]?00[0 1]100?100012[0 1]01000[0
1]1[0 1]1010[0 1]1000110101010[0 1][0 1]002110[1 2]1[0 1][0 1]20211[1 2]1111111[0
1][0 1]10112101011?1011??

Coronelsuchus civali

1????????????????????????0?????11?0????01?00111201001101001???1???00?101
1??1????????????????????0???001?????
10002110?111011?0011????????????????0???

Marillasuchus amarali

[0 1][0 1]01111100[0 1]?[0 1]?0[0 1][0 1][0 1][0 1][1 2]111[0 1][0 1][0 1]1[0 1]0[0 1][0 1]1[0
1]1[0 1]0[0 1][0 1][0 1]?[0 1][2 3]1[0 1]0[0 1]0[0 1]0[0 1]01[0 1]1[0 1][0 1][0 1][0
1]0001000210[0 1][0 1]00100?101010010010010[1 2]1[0 1]101010[0 1]000020101000[0
1]0001[0 1][0 1]10[0 1][0 1]10[0 1]1[0 1][0 1]0100[0 1]112013[0 1]1003[0 1][1 2]11[0 1][0
1]011[0 1]1001[1 2]00?0??110110[0 1]1[0 1]00

Morrinhosuchus luziae

0010111[01]001[01][01]200000110101111001111100011001011100110?111?1?0???02
2011111001011??1110?[01]10001????0?00?0?001?0?10?00?0011011111[01]001020
00110?????010?2021?0??1111011200????????????????

Araripesuchus gomesii

1101001100011100??12100000?0000111001101???1???100110??????0?????001??
????????????????00012?0100110?0000210?00010?00?0110110010101000??????
00??2000?10000?000000????????????????