

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA**

Instituto de Geociências e Ciências Exatas

*Campus* de Rio Claro

**REVISÃO SISTEMÁTICA E TAXONÔMICA DOS NOTOSUCHIA  
(METASUCHIA, CROCODYLOMORPHA)**

Marco Brandalise de Andrade

Orientador: Prof. Dr. Reinaldo José Bertini

Dissertação de Mestrado elaborada junto  
ao Programa de Pós-Graduação em  
Geologia - Área de concentração em  
Geologia Regional, para a obtenção do  
título de Mestre em Geociências

Rio Claro (SP)

2005

560 Andrade, Marco Brandalise de  
A553r Revisão sistemática e taxonômica dos Notosuchia  
(Metasuchia, Crocodylomorpha) / Marco Brandalise de  
Andrade. – Rio Claro : [s.n.], 2005  
239 f. : il., tabs.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual  
Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas  
Orientador: Reinaldo José Bertini

1. Paleontologia. 2. Cretáceo. 3. Evolução. 4.  
Gondwana. 5. Arcosauromorpha. I. Título.

Comissão Examinadora

---

Prof. Dr. Reinaldo José Bertini

---

Prof. Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner

---

Prof. Dr. Antonio Roberto Saad

---

Marco Brandalise de Andrade

- aluno -

Rio Claro, \_\_\_\_ de \_\_\_\_\_ de 2005

Resultado: \_\_\_\_\_

## AGRADECIMENTOS

Ao longo do desenvolvimento deste Mestrado, em seu caminho paradoxalmente tão longo e tão breve, contei com o apoio de um grande número de pessoas. Algumas destas contribuíram de forma direta, enquanto outras sequer estavam cientes de sua importância ao longo deste processo, em uma grande diversidade de aspectos.

Agradeço em primeiro lugar ao Prof. Dr. Reinaldo José Bertini, por sua orientação e pela grande atenção e paciência a este estudante, me recebendo sem reservas na cidade de Rio Claro e na UNESP, bem como na comunidade científica.

Agradeço à Universidade Estadual Paulista, ao Instituto de Geociências e Ciências Exatas e ao Departamento de Geologia Aplicada, em cujas dependências o estudo encontrou condições para o seu desenvolvimento.

De fundamental importância foi o suporte fornecido pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), que forneceu uma Bolsa de Mestrado que em muito ajudou a ampliar o potencial e o alcance deste trabalho.

Agradeço ao Prof. Dr. Antonio Roberto Saad e a Profa. Dra. Rosemarie Rohn-Davies do Departamento de Geologia Aplicada (IGCE-UNESP) que, com infinita paciência e disposição, me auxiliaram desde o início a desenvolver um arcabouço de conhecimentos em Geologia Sedimentar, Tafonomia, Estratigrafia e Paleontologia no Brasil. Ambos colaboraram significativamente para o esclarecimento de diversos detalhes no texto da Dissertação.

A atenta revisão dos Profs. Drs. Célio Fernando B. Haddad (DZ-IB-UNESP) e Paulo Milton Barbosa Landim (DGA-IGCE-UNESP), feita durante o processo de Qualificação. Dentre os Docentes do *Campus* de Rio Claro, gostaria ainda de agradecer ao Prof. Dr. José Alexandre de Jesus Perinotto, por suas opiniões francas e diretas.

Também agradeço o auxílio prestado por Márcia Emilia Longhim com relação a procedimentos de microscopia eletrônica.

Agradeço ao Prof. Dr. Antônio Celso Arruda-Campos, Diretor do Museu de Paleontologia de Monte Alto, pelo acesso ao material central deste projeto (MPMA-15-1/90), bem como a Elaine Yumi Notoya (IGCE-UNESP) e Lilia Maria Dietrich Bertini (DGA-IGCE-UNESP) pela preparação deste material.

Em duas pequenas, mas intensas oportunidades, tive o privilégio de ouvir sábias observações do gentilíssimo Prof. Dr. José Fernando Bonaparte, que me recebeu em um frutífero período de estudos no Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires, Argentina). A ele agradeço também por bibliografia complementar, empréstimo de material original e doação de diversas réplicas ao Laboratório de Paleontologia (DGA-IGCE-UNESP), que em muito contribuíram para este estudo.

Gostaria de estender meus agradecimentos aos demais membros da equipe do Museo Argentino de Ciencias Naturales, em especial ao Prof. Alejandro Kramarz, Curador da Colección Nacional de Paleovertebrados e responsável pelo meu acesso aos materiais da coleção; ao Prof. Sebastián Apesteguía, pela significativa troca de idéias sobre Paleocologia e explanações sobre a compreensão atual do processo de fragmentação do Gondwana; ao Dr. Fernando Novas, por permitir o acesso a materiais importantes de *Notosuchus terrestris*, que por ele estavam sendo estudados.

Aos Drs. Maria Suzana Bargo e Marcelo Alfredo Reguero, responsáveis pela Coleção da División de Paleontología de Vertebrados do Museo de La Plata (La Plata, Argentina) e sobretudo a Profa. Dra. Zulma Nélide Brandoni de Gasparini, pela irrestrita paciência, atenção e disposição, bem como pelo acesso aos materiais de *Notosuchus terrestris*, originalmente estudados por Woodward.

Sou grato ao Prof. Leonardo Salgado, pela gentileza de me receber na Universidad Nacional del Comahue (Neuquén, Argentina), além de uma longa viagem no tempo, em um pequeno passeio pelos sedimentos de Bajo de La Carpa.

Não poderia deixar de agradecer ao Prof. Jorge Orlando Calvo, pela oportunidade de conhecer as instalações do “Proyecto Dino” (Los Barreales, Argentina) e parte da coleção de materiais fósseis sob seus cuidados. Agradeço também à equipe do “Proyecto Dino”, em especial a Federico Poblete e Lucas Ernesto Fiorelli, incansáveis em sua disposição de partilhar conhecimento e me levaram a conhecer muito mais da Patagônia do que esperava fazer. De particular importância foi saudável e respeitosa a troca de idéias com Lucas E. Fiorelli, que se estendeu através de meios eletrônicos, mesmo após meu retorno de Los Barreales e mantém a minha fé em uma Paleontologia construtiva e colaborativa.

Sou infinitamente grato ao Prof. Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner, da Seção de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional do Rio de Janeiro (UFRJ), por me receber na referida Instituição e pela oportunidade de observar materiais da coleção. Também agradeço a Douglas Riff Gonçalves, que não somente me acompanhou em meu tempo de trabalho nesta Instituição, como também me forneceu farta e útil bibliografia.

Agradeço ao Prof. Diógenes de Almeida Campos, chefe da Seção de Paleontologia do DNPM, pela possibilidade de realizar a observação de materiais pelos quais é responsável. Também gostaria de estender meus agradecimentos à Dra. Rita de Cássia Tardin Cassab, que muito me auxiliou durante minha estada na referida Instituição.

Agradeço ao Prof. Dr. César Leandro Schultz, do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, por discutir comigo informações inéditas referentes à “Forma Parecis”.

Agradeço ao Prof. Carlos Muñoz, do Museo Paleontológico “Carlos Ameghino” (Argentina), pelo acesso a materiais adicionais de *Notosuchus terrestris*, assim como ao

Prof. Dr. Fernando Pires, do Museu Geológico “Valdemar Lefèvre” (São Paulo, Brasil), pelo acesso a materiais de *Itasuchus*.

Sou grato ao Prof. Dr. Augusto Shinya Abe, do Departamento de Zoologia (IB-UNESP), por ceder ao Laboratório de Paleontologia (DGA-IGCE-UNESP) material correspondente a um *Caiman crocodylus*., assim como a Mariana Andrade de Micheli, que auxiliou a intermediar esta doação. Este material foi essencial para a compreensão de diversas características da anatomia de crocodilianos. Sarah Cristina Piacentini Pinheiro recebe meus sinceros agradecimentos por ter cedido espaço e parte do equipamento para preparação deste material, processo do qual participaram André Eduardo Piacentini Pinheiro e Rodrigo Miloni Santucci.

Meus agradecimentos também ao Prof. Dr. Sergio Antônio Vanin e ao Prof. Dr. Pedro Gnaspini Netto, do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, por orientações, explicações e sugestões sobre Taxonomia e Sistemática Filogenética.

Ao senhor Matias Soto, do Departamento de Evolución de Cuencas da Facultad de Ciências (Montevideu, Uruguai), agradeço por partilhar comigo importantes informações sobre *Uruguaysuchus*, inclusive uma ótima foto do holótipo.

Agradecimentos devem ser estendidos a pessoas e instituições que cederam imagens que contribuíram para uma melhor apresentação deste trabalho. Felipe Elias Alves produziu reconstruções da “Forma Monte Alto” e de *Mariliasuchus*; Lucas Ernesto Fiorelli é autor de um fantástico desenho de crocodiliano “mesossuquiano”, gentilmente cedido pelo Prof. J. O. Calvo e “Proyecto Dino”. Por fim, Duílio Prado Moreno contribuiu com inigualáveis fotografias de *Crocodylus porosus*. Ao Sr. Matias Soto (Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciências de Montevideo, Uruguai), em especial, gostaria de agradecer não só pelo uso de uma foto inédita do “tipo” de *Uruguaysuchus aznarezi*, como também por informações importantes sobre esta espécie.

Também agradeço a Leonardo dos Santos Avilla, (Departamento de Geologia – UFRJ), pelo acesso a fotos de material craniano de *Simosuchus clarki*.

Crédito importante deve ser dado com relação a traduções de textos utilizados neste trabalho. Textos originalmente em chinês (Yang *et al.*, 1979; Gao, 2001) foram traduzidos por Will Downs e obtidas como cortesia a partir da página da internet “The Polyglot Paleontologist” (Carrano, 2005; disponível em <<http://ravenel.si.edu/paleo/paleoglot/>>). Traduções de textos originalmente em alemão (Buffetaut 1976, 1981) foram feitas por Miriam Reichel, do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Novamente aos professores Reinaldo José Bertini, Alexander Wilhelm Armin Kellner, Antonio Roberto Saad, César Leandro Schultz e Paulo Milton Barbosa Landim, membros da

Comissão Examinadora à qual este trabalho se submeteu, um adicional e profundo agradecimento pela paciência e pelo interesse na leitura e correção deste trabalho.

Agradeço ainda a equipe de funcionários da Biblioteca da UNESP / *Campus* Rio Claro, pelo auxílio na revisão das referências bibliográficas deste trabalho.

Meus agradecimentos não seriam adequadamente apresentados se não os estendesse a pessoas que me ofereceram amizade e compartilharam, de várias formas, as dificuldades deste caminho, em diferentes momentos e oportunidades. Em especial, sou grato a Márcia Emília Longhim, Luis Gustavo Ferreira de Oliveira e Elaine Karina Vaz Ferreira de Oliveira, bem como a Gustavo Marques Amorim, Luca Pallozzi Lavorante e Duílio Prado Moreno, companheiros de UNESP e Rio Claro.

Aos colegas de trabalho Carlos Eduardo Vieira Toledo, Eliane Pinheiro de Souza, Darciléia Ferreira de Castro, Felipe Alves Elias e Francisco Ricardo Negri, que compartilharam laboratório, campo, museus, fósseis e tudo mais que se torna presente no dia-a-dia de um estudante de Paleontologia. Um agradecimento especial a Lilia Maria Dietrich Bertini, corpo e espírito do Laboratório de Paleontologia (IGCE-UNESP), que me ofereceu sua inigualável paciência e tranquilidade, em um incontável número de ocasiões.

Aos amigos Marco Poli de Araujo, Luis Otavio Carvalho Kosmiskas, Carlos Alberto Zeituni, Sandra Jabur Maluf Zeituni, Alfredo Sergio Neto, Luiz Fernando Ayres Rocha, Joyce Hitomi Hikedá, Marcos Arnaldo Ribeiro Oscar e Danillo Henrique Ribeiro Oscar, não posso deixar de agradecer pela enorme carga de diversão concentrada que me propiciaram nos poucos momentos que pudemos estar juntos.

Agradeço ainda aos amigos Maria do Carmo Zanini, Gustavo Beolchi, Juliana Pisaneschi, Leandro Giavarotti, Karen Simon Argenti Giavarotti, Eliete Pardonó, Jairo Bulis Goldenberg, Rogério Mamoru Suzuki e Milton Groppo Jr., companheiros dos longínquos tempos de Graduação em Ciências Biológicas. Mesmo distantes, estão sempre presentes de alguma forma. Em especial, gostaria de agradecer a Maria de Macedo Soares Guimarães, que também partilhou um pouco da Cidade Azul, além de Luciana Yoshie Kondo, que foi minha anfitriã, guia e cicerone no Rio de Janeiro.

Um agradecimnto especial ela amizade de Valéria Sirângelo, Virgínia Scopacasa, Roberto Caner e Rosana Catelli, pelo incentivo no momento correto.

André Eduardo Piacentini Pinheiro dividiu comigo os crocodilomorfos e, mais que todos, foi capaz de compreender as dificuldades inerentes a esta área de trabalho e este grupo de estudo. Muitas foram as idéias compartilhadas, intensa foi a vivência.

Certamente não bastam palavras para agradecer Rodrigo Miloni Santucci, que em Rio Claro e na Paleontologia foi amigo, anfitrião, colaborador, crítico, entre tantos outros papéis que representou. Foram inúmeras discussões sobre Sistemática, ética, Ciência, campo de trabalho, presente, futuro e, evidentemente, passado. Como somente alguém que ama a

Paleontologia consegue fazer. Da mesma forma, não poderia deixar de agradecer também a Thelma Helena Inazaki, por compartilhar muitos destes momentos.

Ao Sensei Jorge Kishikawa sou irrestritamente grato por me ensinar lições sobre energia, persistência, humildade, medo, coragem e espírito; lições estas que não se aprende em uma sala de aula, palestra ou em livro. Sou grato por me dar a oportunidade de confrontar a mim mesmo, em meus defeitos e capacidades, sem possibilidade de subterfúgios. Graças a esta vivência me senti apto a iniciar, conduzir e concluir esta jornada que, acima de tudo, exige espírito, ética e disposição de avançar, simplesmente porque ser este o caminho.

Sou imensamente grato também aos meus companheiros do Instituto Niten, mais especialmente Marcelo Neje, Sidarta Resende, Wenzel Bohn, Christiano Kato, Jorge Tokuo, Alexandre Hideo, Joel de Castro e Alessandro Rabelo Barbosa pelo verdadeiro companherismo e por batalhas inenarráveis.

Sou grato a diversas pessoas da minha família, mas especialmente à minha tia e madrinha, Vera Helena Salgueirosa de Andrade, cujo carinho e compreensão me guiaram em muitos momentos de minha infância, e me guiam ainda de forma próxima, mesmo que razoável distancia física se interponha entre nós. Não posso deixar também de agradecer a meu primo, Carlos Fernando Salgueirosa de Andrade, biólogo e Prof. Dr. do Instituto de Biologia da UNICAMP, que sempre teve incomensurável prazer em dividir comigo o mundo fantástico dos seres vivos, desde meus tempos de infância.

Agradeço ao Sr. Antonio Vallinoti e a Sra. Rosalba Rosellini, sogro e sogra, respectivamente, que sempre me tiveram os braços abertos.

Minha Mãe, Maria Luiza Brandalise, por tudo o que uma mãe faz por seu filho, especialmente pelo apoio e confiança em minha realização como pessoa e profissional, desde sempre.

Agradecimentos também não são suficientes para compensar minha esposa, Luciana Vallinoti, por tudo que este período de estudos exigiu ao longo de mais de dois anos de muita distância, vencidos com confiança, segurança, tolerância e amor.

Helena Vallinoti de Andrade, minha filha, que com seus três anos de idade sempre me ofereceu a mais pura alegria, como só uma criança sabe fazer. Por me dar esperança, por me manter firme em minha meta, pela saudades. Obrigado, Filha.

Ao meu Pai, Eduardo Pinto de Andrade, para quem a distância não mais importa. Dou a ele o crédito de, a quase trinta anos, me iniciar nesta longa jornada. Pelas revistas e livros de dinossauros, pelas “bagunças” com meus aquários, por me ajudar a pegar calangos e tantas outras inúmeras coisas que se perdem em meu passado e se encontram hoje nestas linhas. Obrigado, Pai.

Ao meu pai, Eduardo de Andrade, que me precedeu, abriu portas e deu coragem para que eu pudesse trilhar com segurança meu próprio caminho.

À minha filha, Helena Vallinoti de Andrade, que me sucede e um dia seguirá seu próprio caminho.

Aos antepassados, sem os quais não haveria Caminho.

*Para chatear os imbecis,  
Para não ser aplaudido depois de sequências 'dó-de-peito',  
Para viver a beira do abismo,  
Para correr o risco de ser desmascarado pelo grande público,*

*Para que conhecidos e desconhecidos se deliciem,  
Para que os justos e os bons ganhem dinheiro,  
sobretudo eu mesmo,  
Por que de outro jeito a vida não vale a pena,*

*Para ver e mostrar o nunca visto,  
O bem, o mal, o feio e o bonito,  
Por que vi 'Simão no deserto'*

*Para insultar os arrogantes e poderosos,  
quando ficam como cachorros dentro d'água no escuro do cinema,  
Para ser lesado em meus direitos autorais.*

Por que você faz cinema ?  
(Adriana Calcanhoto - A Fábrica do Poema)

## Resumo

O presente trabalho aborda a Sistemática da Infra-Ordem Notosuchia, sob o ponto de vista filogenético, buscando alternativas que possam contribuir para a Taxonomia do grupo. Uma revisão de materiais reúne informações paleontológicas, geológicas e biocronológicas para espécies e formas caracterizadas como parte do clado.

Materiais inéditos são descritos para *Mariliasuchus amarali* e *Notosuchus terrestris*, permitindo uma melhor compreensão de aspectos morfo-anatômicos, evolutivos e paleoecológicos destas espécies. O Gênero *Uruguaysuchus* é reavaliado com relação a validade de materiais e sua composição. Restos referentes a uma nova espécie de crocodilomorfo notossuquiano são descritos e posicionados filogeneticamente.

Análise filogenética foi conduzida para 24 taxons, com o uso de 179 caracteres, resultando em 14 árvores igualmente parcimoniosas, com Parcimônia de Fitch, bem como 4 árvores mais parcimoniosas para a aplicação de Parcimônia de Wagner à 26 séries de ordenação.

Os resultados permitiram, entre outros aspectos: (a) a identificação de nova espécie de crocodilomorfo notossuquiano como grupo-irmão de *Sphagesaurus huenei*; (b) a confirmação da posição filogenética de *Mariliasuchus* e seu 'status' como Notosuchidae; (c) a caracterização de Notosuchia como grado; (d) a sugestão de descrição em uma nova superfamília e uma nova infraordem no âmbito dos Metasuchia.

Análise filogenética adicional, a partir de adaptação da metodologia formal, permitiu a reavaliação da posição filogenética de *Chimaerasuchus paradoxus* em relação a outros Crocodylomorpha e o estabelecimento de previsões de caráter evolutivo, anatômico e biocronológico.

## Abstract

The present study approaches the systematic of the Infra-Order Notosuchia, under the scope of phylogenetics, searching for taxonomic propositions. A revision of the material gathers informations on Paleontology, Geology and Biocronology related to Notosuchia.

Unpublished specimens from both *Mariliasuchus amarali* and *Notosuchus terrestris* are described, allowing a better comprehension of morpho-anatomic, evolutionary and paleoecological aspects concerning these species. The Genus *Uruguaysuchus* is revised on the validity of some materials and its composition. Unpublished data on a new notosuchian crocodylomorph species are described and its phylogenetic position is discussed.

Phylogenetic analysis was conducted for 24 taxa, with the use of 179 characters, resulting in 14 equally parsimonious trees with the use of Fitch's Parsimony, just like four equally parsimonious trees with the use of Wagner's Parsimony for 26 characters.

The results allowed, among other aspects: (a) assigning the new notosuchian crocodylomorph species as the sister-group of *Sphagesaurus huenei*; (b) to corroborate *Mariliasuchus* as a Notosuchidae; (c) to understand Notosuchia as a grade; (d) the suggestion of a new superfamily and a new infraorder among metasuchian crocodylomorphs.

Additional phylogenetical analysis, with modifications to the original methodology, allowed a reevaluation of the phylogenetic position of *Chimaerasuchus paradoxus* within other groups of Crocodylomorpha and the construction of evolutive, anatomical and biocronologic previsions.

## Índice geral

<b>I – INTRODUÇÃO .....</b>	<b>1</b>
<b>II – OBJETIVOS.....</b>	<b>2</b>
<b>III – DEFINIÇÃO E CONTEXTO EVOLUTIVO DOS NOTOSUCHIA .....</b>	<b>3</b>
<b>III.1 - CARACTERÍSTICAS GERAIS DE CROCODYLOMORPHA WALKER, 1970 .....</b>	<b>3</b>
<b>III.2 – CLASSIFICAÇÃO DOS CROCODYLOMORPHA .....</b>	<b>5</b>
<b>III.3 – NOTOSUCHIA: CROCODILOMORFOS DO CRETÁCEO DO GONDWANA.....</b>	<b>11</b>
<i>III.3.1 – Espécies formalmente descritas para Notosuchia.....</i>	<i>13</i>
<i>III.3.2 – Possíveis formas associáveis à Notosuchia.....</i>	<i>17</i>
<i>III.3.3 – Principais questões relacionadas à filogenia de Notosuchia.....</i>	<i>19</i>
<i>III.3.4 – Potencial para o estudo do processo de fragmentação do Gondwana .....</i>	<i>25</i>
<b>IV – CONTEXTO GEOLÓGICO DOS NOTOSUCHIA.....</b>	<b>26</b>
<b>IV.1 – BACIAS SEDIMENTARES EM TERRITÓRIO BRASILEIRO.....</b>	<b>27</b>
Bacia do Araripe .....	27
Grupo Bauru.....	29
Bacia dos Parecís .....	33
Bacia de São Luis-Grajaú.....	34
<b>IV.2 – OUTRAS BACIAS DA AMÉRICA DO SUL.....</b>	<b>37</b>
<i>IV.2.1 – Uruguai.....</i>	<i>37</i>
Bacia do Litoral.....	37
<i>IV.2.2 – Argentina.....</i>	<i>39</i>
Bacia de Neuquén .....	39
<b>V.3 – NOTOSUCHIA EM OUTROS CONTINENTES.....</b>	<b>43</b>
<i>IV.3.1 - África Continental.....</i>	<i>44</i>
Bacia de Tegama.....	44
“Malawi Dinosaur Beds” .....	44
Bacia de Khoum.....	45
<i>IV.3.2 - Placa da Índia.....</i>	<i>47</i>
Bacia de Mahajanga .....	47
Formação Lameta.....	48
<i>IV.3.3 - Oceania.....</i>	<i>49</i>
Formação Grimán Creek.....	49
<i>IV.3.4 - China.....</i>	<i>49</i>
Formação Wulong.....	49
<b>IV.4 – DISTRIBUIÇÕES PALEOBIOGEOGRÁFICA E BIOCRONLÓGICA DE NOTOSUCHIA.....</b>	<b>51</b>
<b>V - MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>59</b>
<b>V.1 – NOMENCLATURA UTILIZADA.....</b>	<b>60</b>
<b>V.2 – MATERIAIS DESCRITOS E/OU NOTICIADOS PARA NOTOSUCHIA.....</b>	<b>64</b>
<i>V.2.1 – Materiais Formalmente Descritos.....</i>	<i>65</i>
<i>Anatosuchus minor</i> Sereno <i>et al.</i> , 2003.....	65
<i>Araripesuchus gomesii</i> Price, 1959.....	67
<i>Araripesuchus patagonicus</i> Ortega <i>et al.</i> , 2000 .....	70
<i>Araripesuchus wegneri</i> Buffetaut, 1981.....	73
<i>Candidodon itapecuruense</i> Carvalho & Campos, 1988.....	74
<i>Chimaerasuchus paradoxus</i> Wu & Sues, 1996 .....	77
<i>Comahuesuchus brachybuccalis</i> Bonaparte, 1991 .....	78
<i>Malawisuchus mwakasyungutiensis</i> Gomani, 1997.....	81
<i>Mariliasuchus amarali</i> Carvalho & Bertini, 1999.....	83
<i>Notosuchus terrestris</i> Woodward, 1896 .....	86
<i>Simosuchus clarki</i> Buckley <i>et al.</i> , 2000 .....	96
<i>Sphagesaurus huenei</i> Price, 1950 .....	98
<i>Uruguaysuchus aznarezi</i> Rusconi, 1933 .....	101
<i>Uruguaysuchus terrai</i> Rusconi, 1933.....	106
<i>V.2.2 – Formas Noticiadas.....</i>	<i>107</i>
“Forma Camarões” e “Forma Malawi” .....	108
“Forma Iturama” .....	108
“Forma La Buitrera I” e “Forma La Buitrera II” .....	109
“Forma Madagascar” .....	109
“Forma Monte Alto” .....	109

“Forma Naskal” .....	111
“Forma New South Wales” .....	112
“Forma Parecís” .....	113
“Forma Peirópolis” .....	113
“Forma Presidente Prudente” .....	114
<b>V.3 – MATERIAIS UTILIZADOS</b> .....	<b>115</b>
<b>V.4 – TÉCNICAS APLICADAS AO ESTUDO DOS MATERIAIS E EQUIPAMENTOS UTILIZADOS</b> .....	<b>115</b>
<b>V.5 – CONSIDERAÇÕES SOBRE METODOLOGIA FILOGENÉTICA</b> .....	<b>116</b>
V.5.1 – <i>Metodologia Aplicada de Análise Filogenética</i> .....	117
V.5.2 – <i>Definição de Terminais e Caracteres</i> .....	117
V.5.3 – <i>Tipos de Parcimônia</i> .....	119
V.5.4 – <i>Algoritmos e Métodos de Busca</i> .....	120
V.5.5 – <i>Grupo Externo, Métodos de Enraizamento e Uso de DNEs</i> .....	121
V.5.6 – <i>Avaliação de Cladogramas: Índices e Consensos</i> .....	121
V.5.7 – <i>Da Sistemática à Taxonomia</i> .....	123
<b>V.6 – METODOLOGIA FILOGENÉTICA APLICADA AO ESTUDO</b> .....	<b>124</b>
V.6.1 - <i>Terminais</i> .....	124
V.6.2 - <i>Lista de caracteres</i> .....	128
Características gerais .....	132
Região pré-orbital .....	133
Região orbital / pós-orbital .....	142
Região occipital .....	154
Região palatal .....	156
Região mandibular .....	164
Dentição .....	170
Esqueleto axial .....	181
Esqueleto apendicular .....	187
V.6.3 - <i>Análise filogenética</i> .....	191
V.6.4 – <i>Avaliação da posição de Chimaerasuchus paradoxus</i> .....	191
V.6.5 – <i>Equipamento e software utilizado durante as análises filogenéticas</i> .....	192
<b>VI – RESULTADOS</b> .....	<b>193</b>
<b>VI.1 – MATERIAIS ESTUDADOS</b> .....	<b>193</b>
VI.1.1 – <i>Mariliasuchus amarali</i> .....	193
VI.1.2 – <i>Notosuchus terrestris</i> .....	197
VI.1.3 – <i>Sphagesaurus huenei</i> e a “ <i>Forma Monte Alto</i> ” .....	201
VI.1.4 – <i>Uruguaysuchus aznarezi</i> e <i>Uruguaysuchus terrai</i> .....	204
<b>VI.2 – RESULTADOS DA ANÁLISE FILOGENÉTICA</b> .....	<b>206</b>
<b>VI.3 – POSIÇÃO SISTEMÁTICA DE CHIMAERASUCHUS PARADOXUS</b> .....	<b>210</b>
<b>VI.4 – OBSERVAÇÕES REFERENTES ÀS FORMAS NÃO INCLUÍDAS NA ANÁLISE FILOGENÉTICA</b> .....	<b>212</b>
<b>VII – DISCUSSÃO E CONCLUSÕES</b> .....	<b>214</b>
<b>XVIII – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	<b>223</b>

## Índice de Figuras

<b>Figura 01:</b> Variedade de padrões anatômicos em arcossauros. ....	3
<b>Figura 02:</b> Diferentes posturas adotadas por <i>Alligator mississippiensis</i> , um eusuquiano atual. ....	4
<b>Figura 03:</b> Espécies de Crocodylomorpha, representativos de grupos diversos. ....	6
<b>Figura 04:</b> Diferentes representantes eusuquianos. ....	7
<b>Figura 05:</b> Diferentes representantes de Alligatoridae. ....	7
<b>Figura 06:</b> Diferentes concepções referentes à evolução dos crocodilomorfos. ....	8
<b>Figura 07:</b> Algumas espécies consideradas como <i>Notosuchia sensu</i> Gasparini (1971). ....	12
<b>Figura 08:</b> Concepções filogenéticas abrangendo espécies de <i>Notosuchia</i> : a) Clark, 1994; b) Buckley <i>et al.</i> , 2000. ....	21
<b>Figura 09:</b> Concepções filogenéticas abrangendo espécies de <i>Notosuchia</i> : a) Ortega <i>et al.</i> , 2000; b) Pol, 2003. ....	22
<b>Figura 10:</b> Concepções filogenéticas abrangendo espécies de <i>Notosuchia</i> : a) Sereno <i>et al.</i> , 2003; b) Martinelli, 2003. ....	23
<b>Figura 11:</b> Concepção filogenética em Carvalho <i>et al.</i> (2004), onde foram definidos vários táxons novos. ....	24
<b>Figura 12:</b> Reconstrução do globo terrestre (tempo recente) evidenciando a localização das principais bacias sedimentares contendo material notossuquiano. ....	26
<b>Figura 13:</b> Mapa de localização da Bacia do Araripe. ....	28
<b>Figura 14:</b> Esquema deposicional da seqüência pós-rifte da Bacia do Araripe, localizando os membros Crato, Ipubi e Romualdo. ....	28
<b>Figura 15:</b> Mapa da distribuição das unidades que compõem o Grupo Bauru. ....	30
<b>Figura 16:</b> Litoestratigrafia do Grupo Bauru e suas relações de contato com Grupo Caiuá e Formação Serra Geral, em diferentes áreas do território brasileiro. ....	31
<b>Figura 17:</b> Localização da Bacia dos Parecís. ....	33
<b>Figura 18:</b> Mapa de localização da Bacia de São Luis-Grajaú e seus principais depósitos sedimentares. ....	35
<b>Figura 19:</b> Unidades estratigráficas e litoestratigráficas da Bacia de São Luis-Grajaú. ....	35
<b>Figura 20:</b> Localização do Rio Itapecuru-Mirim, em cuja região afloram sedimentos com material de <i>Candidodon itapecuruense</i> . ....	36
<b>Figura 21:</b> Bacia do Litoral e suas características. ....	37
<b>Figura 22:</b> Mapa de distribuição das unidades componentes da Bacia do Litoral. ....	38
<b>Figura 23:</b> Mapa de distribuição das unidades componentes da Bacia de Neuquén. ....	40
<b>Figura 24:</b> Estratigrafia das unidades da Bacia de Neuquén, segundo proposta de Leanza <i>et al.</i> (2004). ....	41
<b>Figura 25:</b> Bacia de Tegama. ....	44
<b>Figura 26:</b> Localização da área de Mwakasyunguti, Distrito de Karonga, onde afloram as "Dinosaur Beds" do Malawi. ....	45
<b>Figura 27:</b> Bacia de Khoum. ....	46
<b>Figura 28:</b> Mapa de distribuição das principais litologias da Bacia de Mahajanga, na região de Berivotra, onde foi encontrado <i>Simosuchus clarki</i> . ....	47
<b>Figura 29:</b> Formação Lameta e 'Forma Naskal'. ....	48
<b>Figura 30:</b> Mapa da China, evidenciando a Província de Hubei, onde ocorrem os afloramentos da Formação Wulong. ....	50
<b>Figura 31:</b> Proposta de correlação de unidades do Mesozóico tardio no Sul da China. ....	51
<b>Figura 32:</b> Carta estratigráfica do Cretáceo (baseada em Remane <i>et al.</i> , 2000), resumindo as propostas de idades para a Formação Guichón, a partir de diferentes propostas retiradas da bibliografia. ....	54
<b>Figura 33:</b> Carta estratigráfica do Cretáceo Superior (baseada em Remane <i>et al.</i> , 2000), resumindo as propostas de idade para o Grupo Bauru no Estado de São Paulo, a partir de informações retiradas da bibliografia. ....	55
<b>Figura 34:</b> Reconstrução do globo terrestre em dois momentos distintos (94 e 66 milhões de anos, Cenomaniano e Maastrichtiano, respectivamente), evidenciando a distribuição de formas notossuquianas. ....	57
<b>Figura 35:</b> Carta estratigráfica do Cretáceo (baseada em Remane <i>et al.</i> , 2000), apresentando a distribuição biocronológica dos <i>Notosuchia</i> . ....	58
<b>Figura 36:</b> Regiões anatômicas de um crocodilomorfo, adotadas no estudo, representadas em reconstrução do esqueleto de <i>Araripesuchus</i> . ....	62
<b>Figura 37:</b> Distinção entre zifodontia verdadeira e falsa zifodontia. ....	64

<b>Figura 38:</b> Reconstrução do crânio de <i>Anatosuchus minor</i> , MNN GDF-603, holótipo.....	66
<b>Figura 39:</b> <i>Araripesuchus gomesii</i> , DNPM 423-R, holótipo.....	68
<b>Figura 40:</b> <i>Araripesuchus gomesii</i> , AMNH 24450.....	69
<b>Figura 41:</b> Crânio de <i>Araripesuchus patagonicus</i> , exemplar MUCPv-269, holótipo.....	70
<b>Figura 42:</b> <i>Araripesuchus patagonicus</i> , crânio do exemplar MUCPv-269, holótipo.....	72
<b>Figura 43:</b> Materiais de <i>Araripesuchus patagonicus</i> .....	72
<b>Figura 44:</b> Material craniano de cf. <i>Araripesuchus wegeneri</i> , exemplar MNHN GDF-700, holótipo....	73
<b>Figura 45:</b> Material dentário de <i>Candidodon itapecuruense</i> .....	74
<b>Figura 46:</b> <i>Candidodon itapecuruense</i> , exemplar UFRJ-DG-114-R.....	75
<b>Figura 47:</b> Material craniano do exemplar IVPP-V8274 de <i>Chimaerasuchus paradoxus</i> , holótipo.....	77
<b>Figura 48:</b> Reconstrução do crânio de <i>Comahuesuchus brachybuccalis</i> , a partir dos materiais MUCPV-202 (holótipo), MACN-N-30 e MACN-N-31.....	79
<b>Figura 49:</b> Material craniano de <i>Comahuesuchus brachybuccalis</i> .....	79
<b>Figura 50:</b> Material craniano de <i>Comahuesuchus brachybuccalis</i> , MOZ P-6131.....	80
<b>Figura 51:</b> Material craniano de <i>Malawisuchus mwakasyungutiensis</i> .....	82
<b>Figura 52:</b> Material craniano de <i>Malawisuchus mwakasyungutiensis</i> .....	82
<b>Figura 53:</b> Aspecto geral de <i>Mariliasuchus amarali</i> UFRJ-DG-50-R, holótipo.....	83
<b>Figura 54:</b> <i>Mariliasuchus amarali</i> UFRJ-DG-50-R, holótipo.....	85
<b>Figura 55:</b> Material craniano de <i>Mariliasuchus amarali</i> URC-R-67.....	85
<b>Figura 56:</b> Material craniano de <i>Mariliasuchus amarali</i> .....	85
<b>Figura 57:</b> Representações do crânio de <i>Notosuchus terrestris</i> .....	87
<b>Figura 58:</b> Reconstrução do crânio de <i>Notosuchus terrestris</i> .....	88
<b>Figura 59:</b> Crânio de <i>Notosuchus terrestris</i> , exemplar MLP-64-IV-16-5(253), holótipo.....	90
<b>Figura 60:</b> Material de <i>Notosuchus terrestris</i> do Museo de La Plata.....	91
<b>Figura 61:</b> Material de <i>Notosuchus terrestris</i> do Museo Argentino de Ciencias Naturales, procedente da Província de Rio Negro.....	92
<b>Figura 62:</b> <i>Notosuchus terrestris</i> MACN-RN-1037.....	93
<b>Figura 63:</b> Material de <i>Notosuchus terrestris</i> MACN-RN-1040.....	93
<b>Figura 64:</b> Material de <i>Notosuchus terrestris</i> do Museo Argentino de Ciencias Naturales, provenientes da Província de Neuquén.....	94
<b>Figura 65:</b> Material de <i>Notosuchus terrestris</i> do Museo Carlos Ameghino.....	94
<b>Figura 66:</b> Material craniano de <i>Simosuchus clarki</i> UA-8679, holótipo.....	97
<b>Figura 67:</b> Modelo digital do crânio de <i>Simosuchus clarki</i> UA-8679, holótipo.....	97
<b>Figura 68:</b> Material dentário de <i>Sphagesaurus huenei</i> DGM-332-R, holótipo.....	99
<b>Figura 69:</b> Material craniano de <i>Sphagesaurus huenei</i> RCL-100.....	99
<b>Figura 70:</b> Reconstrução do crânio de <i>Uruguaysuchus aznarezi</i> .....	101
<b>Figura 71:</b> Reprodução de figuras das lâminas do trabalho original de descrição de <i>Uruguaysuchus aznarezi</i> , para diferentes exemplares.....	103
<b>Figura 72:</b> Reprodução de figuras das lâminas do trabalho original de descrição de <i>Uruguaysuchus aznarezi</i> , para o Exemplar 1.....	103
<b>Figura 73:</b> <i>Uruguaysuchus aznarezi</i> .....	104
<b>Figura 74:</b> Crânio de <i>Uruguaysuchus aznarezi</i> , “tipo”.....	104
<b>Figura 75:</b> <i>Uruguaysuchus terrai</i> “tipo”.....	106
<b>Figura 76:</b> Material da “Forma Camarões”.....	108
<b>Figura 77:</b> “Forma Monte Alto”, MPMA-15-1/90.....	110
<b>Figura 78:</b> “Forma Naskal”, VPL-JU-IR-107, composto por coroa isolada, apresentada em vista lingual. Observa-se a presença de linhas de reforço laterais ao dente.....	111
<b>Figura 79:</b> Desenho detalhado da “Forma New South Wales”, AMF-118621, em duas vistas.....	112
<b>Figura 80:</b> Material craniano da “Forma Presidente Prudente”, DGM-1411-R, correspondente a rostro e sínfise mandibular.....	114
<b>Figura 81:</b> Representantes dos agrupamentos escolhidos como grupos-externos para a análise filogenética.....	126
<b>Figura 82:</b> Crocodilomorfos não notossuquianos componentes do grupo-interno.....	127
<b>Figura 83:</b> Distribuição de caracteres utilizados no estudo, apresentada em vista lateral de reconstrução do crânio de <i>Araripesuchus gomesii</i> . Além de características gerais, estão representadas características das regiões rostral, orbital/pós-orbital, bem como da mandíbula (modificado de Hecht, 1991).....	129
<b>Figura 84:</b> Distribuição de caracteres relativos a região occipital, utilizados no estudo, apresentada em vista posterior de reconstrução do crânio de <i>Araripesuchus patagonicus</i> (modificado de Ortega et al., 2000).....	129

<b>Figura 85:</b> Distribuição de caracteres relativos a região palatina, utilizados no estudo, apresentada em vista inferior de reconstrução do crânio de <i>Notosuchus terrestris</i> (modificado de Gasparini, 1971). .....	130
<b>Figura 86:</b> Distribuição de caracteres dentários utilizados no estudo, apresentada em vista lateral de reconstrução do crânio de <i>Uruguaysuchus aznarezi</i> (modificado de Rusconi, 1933).....	130
<b>Figura 87:</b> Distribuição de caracteres pós-cranianos, utilizados no estudo, apresentada em vista lateral esquerda, de reconstrução do esqueleto de <i>Araripesuchus gomesii</i> . Linhas tracejadas representam caracteres referentes a determinados tipos de osteodermos, ausentes nesta espécie (modificado de Hecht, 1991).....	131
<b>Figura 88:</b> Dentes de <i>Mariliasuchus amarali</i> observados em microscopia eletrônica de varredura. .	196
<b>Figura 89:</b> Análise filogenética não ordenada. ....	207
<b>Figura 90:</b> Consenso de Maioria para quatro topologias obtidas a partir de análise filogenética ordenada, apresentando topologia idêntica ao consenso estrito.....	208
<b>Figura 91:</b> Diferentes topologias obtidas, resumidas em consenso estrito, referente a cada um dos diferentes conjuntos de dados miméticos para <i>Chimaerasuchus paradoxus</i> , simulando outros grupos de crocodilomorfos. Análises feitas com ordenação. ....	211
<b>Figura 92:</b> Árvore evolutiva baseada no conjunto de hipóteses filogenéticas obtidas. ....	218
<b>Figura 93:</b> Árvores evolutivas baseadas na análise filogenética ordenada, levando em conta a distribuição biocronológica das espécies do grupo de estudo. ....	221

### Índice de Tabelas

<b>Tabela 01:</b> Procedência das espécies e formas tratadas no estudo. ....	26
--	----

## I – INTRODUÇÃO

A Infra-Ordem Notosuchia é um grupo taxonômico de crocodilomorfos do Cretáceo do Gondwana que, embora seja razoavelmente bem conhecido por estudos anatômicos, é relativamente pouco estudado no contexto filogenético, apresentando problemas de ordem taxonômica/sistemática (Benton & Clark, 1988; Bertini & Carvalho, 1998; Pol, 1999a).

As espécies conhecidas de Notosuchia possivelmente desempenharam importante papel paleoecológico e representam importante fonte de informações sobre Paleobiogeografia do Gondwana (Gasparini, 1971; Bonaparte 1978, 1984, 1986; Buffetaut & Taquet, 1979; Buffetaut 1981, 1982; Clark, 1994; Bertini *et al.*, 1997; Bertini & Carvalho 1998, 1999; Carvalho & Bertini, 2000).

Os Notosuchia mais recentemente encontrados apresentam interessantes conjuntos de características adaptativas, consideradas pouco usuais entre amniotas reptilianos, fato que traz novas implicações para estudos evolutivos e paleoecológicos (Clark *et al.*, 1989; Bonaparte, 1996; Buckley & Brochu, 1996; Wu & Sues, 1996; Buckley *et al.* 1997, 2000; Nobre & Carvalho, 2002b; Andrade & Bertini, 2003; Pol, 2003; Sereno *et al.*, 2003; Vasconcellos & Carvalho, 2003).

Uma melhor compreensão dos problemas envolvendo a evolução dos Notosuchia exige uma avaliação dos contextos taxonômico e histórico do grupo, bem como nos aspectos geológicos de áreas de ocorrência deste grupo fóssil.

## II – OBJETIVOS

Este trabalho objetivou o esclarecimento de algumas questões de grande importância, relativas ao clado Notosuchia, listadas a seguir.

- O clado Notosuchia representa uma unidade evolutiva monofilética ?
- Qual relação as espécies notossuquianas apresentam entre si?
- Qual relação as espécies notossuquianas apresentam com outros crocodylomorfianos “mesossuquianos”, freqüentemente associados com as espécies tradicionalmente classificadas como Notosuchia ?
- Existe uma correspondência real entre as famílias presentes na Infra-Ordem Notosuchia e as relações entre as espécies de notosúquios ?
- A Infra-Ordem Notosuchia, e suas subunidades, apresentam identidades paleoecológicas ou biocronológicas ?

Este trabalho objetiva a realização das revisões sistemática e taxonômica de Notosuchia, sob a óptica da Sistemática Filogenética, utilizando metodologia cladista como ferramenta central de trabalho e produção de hipóteses. A avaliação destas questões é fundamental com implicações em estudos paleobiogeográficos e biocronológicos.

### III – DEFINIÇÃO E CONTEXTO EVOLUTIVO DOS NOTOSUCHIA

#### III.1 - CARACTERÍSTICAS GERAIS DE CROCODYLORPHA WALKER, 1970

Os crocodilomorfos representam, no registro fóssil, um grupo bastante diversificado de Arcosauria Cope, 1896. Originados no Triássico Superior, seu registro se estende até o presente, com um número relativamente pequeno de representantes atuais. Estes últimos - crocodídeos, aligatídeos e gaviatídeos - no entanto são pouco representativos da história evolutiva do grupo, tanto no aspecto anatômico/morfológico, quanto no ecológico, uma vez que provavelmente representam a descendência de uma única linhagem laurásica (Romer, 1966; Colbert, 1969; Buffetaut 1979, 1982; Carrol, 1988; Pough *et al.*, 1993; Clark, 1994, Sues, 1997; Bertini, 2002).

Em um contexto mais amplo, os Crocodylomorpha estão relacionados a outros grupos de arcossauros (Figura 01). Como outros Crurotarsi (Phytosauria, Aetosauria, Ornithosuchia, Rausuchia e Lagosuchia), os crocodilomorfos apresentam tarso crurotarsal, onde o calcâneo está associado à pata e o astrágalo com a tíbia. Neste padrão anatômico, que favorece uma locomoção plantígrada, calcâneo e astrágalo atuam como um eixo, resultando em um movimento mais amplo e uma passada mais firme (Gauthier, 1986; Benton & Clark, 1988; Sereno, 1991; Sereno *et al.*, 1993).

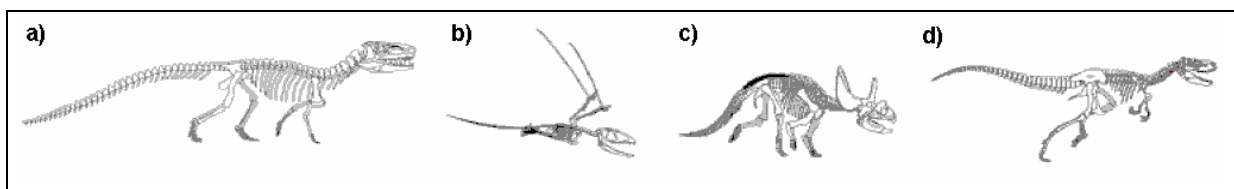


Figura 01: Variedade de padrões anatômicos em arcossauros: a) *Euparkeria*, arcossauro basal; b) *Eudimorphodon*, um pterossauro; c) *Triceratops*, um dinossauro ornitíscuo; d) *Tyrannosaurus*, um dinossauro saurísquio (adaptadas de Brochu, 2001).

Benton & Clark (1988) definem os Crocodylomorpha por características morfo-anatômicas que podem ser reconhecidas prontamente na maioria das formas. Entre outras se destacam:

- crânio acinético;
- fenestra látero-temporal de formato triangular;
- alongamento dos carpais proximais;
- perda do pós-frontal;
- presença de osteodermos dorsais, operando como elementos de proteção, sustentação e termorregulação;
- processo posterior do coracóide alongado.

Por fim, os crocodylomorfos apresentam um padrão próprio referente a morfologia das cinturas escapular e pélvica. Permite tanto manutenção de posturas não-ereta, mais comum em anfíbios e lacertílios modernos, quanto quadrúpede-ereta, similar àquela dos terápsidos (Romer, 1966; Colbert, 1969; Buffetaut, 1979; Benton & Clark, 1988; Carrol, 1988; Pough *et al.*, 1993; Reilly & Elias, 1998; Bertini, 2002) (Figura 02).

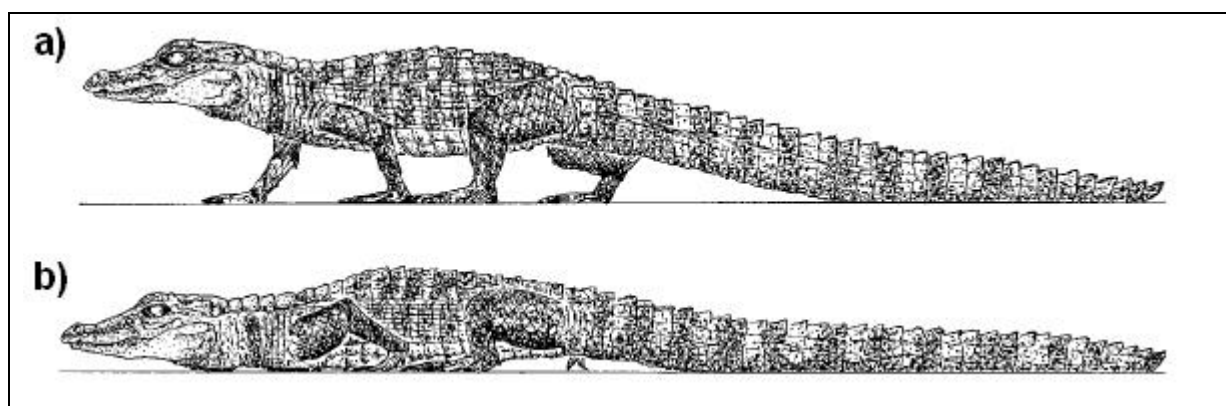


Figura 02: Diferentes posturas adotadas por *Alligator mississippiensis*, um eusuquiano atual: a) postura quadrúpede-ereta; b) postura não-ereta ou rastejante, adotada quando o animal desenvolve o 'sprawling gait' (adaptado de Reilly & Elias, 1998).

Ao longo do processo de evolução do grupo adicionalmente observa-se ainda uma tendência para o desenvolvimento de um pálato secundário, bem como uma redução do púbis, que deixa de participar do acetábulo. A variedade de formas em Crocodylomorpha é bastante ampla no registro fóssil, abrangendo de espécies totalmente terrestres a variedades exclusivamente aquáticas. Há uma miríade de hábitos, onde inclusive são sugeridos fossoriais para alguns morfótipos (Romer, 1966; Buffetaut 1979, 1982; Clark, 1994).

Em termos alimentares são noticiadas formas onívoras, piscívoras, carnívoras, moluscívoras e possivelmente herbívoras (Buffetaut, 1979; Clark *et al.*, 1989; Wu *et al.*, 1995; Sues, 1997; Buckley *et al.*, 2000; Andrade & Bertini, 2003; Pol, 2003). Uma grande variedade de padrões alimentares pode ser associada aos crocodylomorfos como um todo.

Em contraste, nos crocodylomorfos contemporâneos observamos apenas formas semi-aquáticas, predadoras generalistas a piscívoras especialistas (Romer, 1966; Buffetaut, 1979; Pough *et al.*, 1993). Isto é resultado destas espécies serem representantes de um pequeno subagrupamento, no âmbito da enorme variedade original (extinta) de formas. Em relação à reprodução, os Eusuchia viventes apresentam cuidado parental com ovos e filhotes, combinado com a construção de ninhos para incubação. Sendo este padrão bem conhecido para outros grupos de Archosauria (Dinosauria, Aves), parece razoável a suposição que este comportamento seria primitivo, herdado pelos Crocodylomorpha (Pough *et al.*, 1993).

Os crocodylomorfos atuais - Sub-Ordem Eusuchia - são portanto o fruto da irradiação evolutiva de um grupo de animais previamente bastante especializados, ao final do Cretáceo, praticamente únicos sobreviventes crocodylomorfianos do evento de extinção do Cretáceo-Terciário (Romer, 1966; Buffetaut 1979, 1982; Clark, 1994). Além dos eussúquios, apenas os sebecossúquios sobreviveram a esta crise biótica, desaparecendo ainda durante o Neogeno (Colbert, 1969; Buffetaut 1979, 1980; Gasparini *et al.*, 1993).

### III.2 – CLASSIFICAÇÃO DOS CROCODYLORPHA

A classificação tradicional (ou gradista) dos Crocodylomorpha supõe três divisões sub-ordinais, basicamente estabelecidas em função do desenvolvimento do pálato secundário (Romer, 1966; Buffetaut 1979, 1982) representando grandes agrupamentos de formas progressivamente “mais evoluídas ou avançadas” (Figura 03).

Os Protosuchia Mook, 1934 abarcam, em sua maioria, as formas cronologicamente mais antigas (Meso-Triássico a Eo-Jurássico). Representam espécies com características primitivas, comuns aos Archosauria basais, especialmente pela ausência de um pálato secundário plenamente desenvolvido.

A Sub-Ordem Mesosuchia Huxley, 1875 engloba a grande maioria das formas jurássicas e cretácicas, incluindo os Sebecosuchia, com morfótipos cretácicos e terciários. Todos os mesossuquianos apresentavam um pálato secundário parcialmente desenvolvido. Na verdade, diversos estágios (possivelmente padrões) de desenvolvimento palatal estão representados neste agrupamento.

Os representantes da Sub-Ordem Eusuchia Huxley, 1875 são definidos especialmente por possuírem um pálato secundário completo, com uma coana (narina interna) posicionada posteriormente e formada apenas pelos pterigóides. Nenhum eussúquio possui fenestra pré-orbital, porém todos possuem crânio comprimido dorsoventralmente, gastrália bem desenvolvida e uma cobertura de osteodermos bastante extensa.

Nos Eusuchia se encontram agrupadas todas as formas recentes. Os Alligatoridae Gray, 1844 compõem o grupo dos chamados jacarés e aligatores, com forte presença nas Américas. Os Crocodylidae Huxley, 1875 representam um grupo mais bem distribuído entre Ásia, África e Oceania, conhecidos como crocodilos (embora inclua os falsos-gaviais). Os gaviais verdadeiros da Família Gavialidae, embora tenha representantes fósseis por todo o mundo, se encontra atualmente restrita basicamente ao sul da Ásia, na Índia.

Embora apresentem diferenças consideráveis principalmente em relação a morfologia craniana, compartilham um mesmo plano básico corporal (Figura 04), além da posição das órbitas, narinas e coanas. Mesmo dentro de cada um destes agrupamentos existem

diferenças, mais notáveis em alguns casos, mais discretas em outros. As diferenças morfológicas mais facilmente observadas entre gêneros e espécies de Alligatoridae, por exemplo, estão concentradas na morfologia e padrão de distribuição dos osteodermos cervicais e na forma e estrutura do rostró (Figura 05).

Os Notosuchia são definidos como crocodilomorfos mesossuquianos, o que os categoriza como animais em um estado intermediário na evolução do grupo. Vários são os trabalhos que adotam esta estrutura conservadora, demonstrando sua operacionalidade (Romer, 1966; Buffetaut 1970, 1981, 1982; Buffetaut & Taquet, 1979).

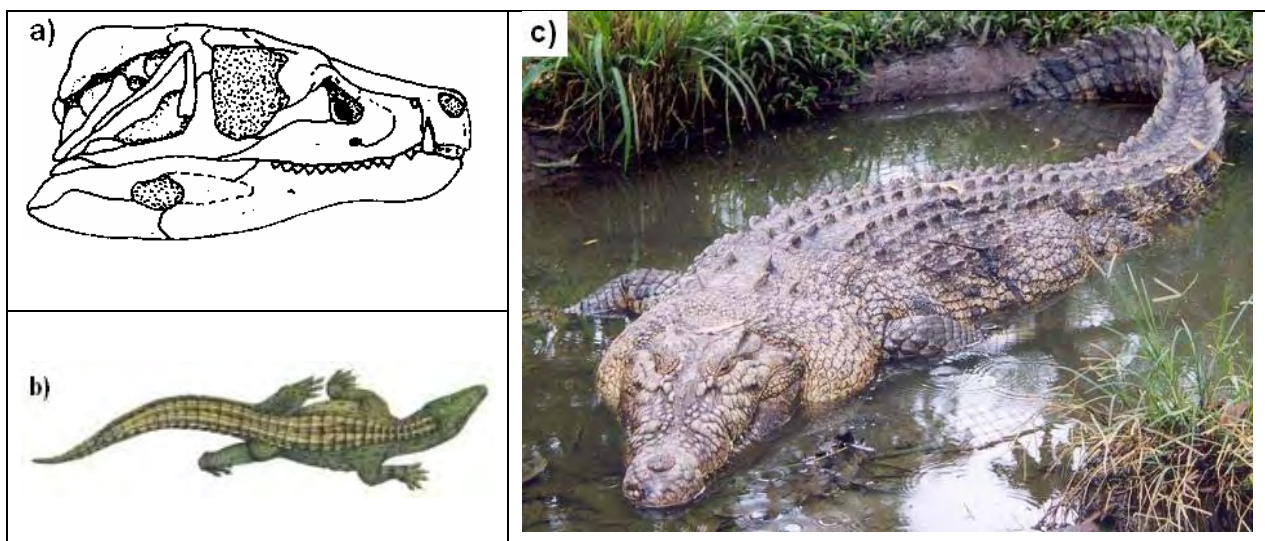


Figura 03: Espécies de Crocodylomorpha, representativas de grupos diversos: a) *Hemiprotosuchus leali*, um Protosuchia; b) um Mesosuchia; c) *Crocodylus porosus*, um Eusuchia (a - como em Bonaparte, 1971; b - desenho de L. E. Fiorelli, gentilmente cedido por “Proyecto Dino”; c - foto de D. P. Moreno).

O desenvolvimento da Sistemática Filogenética, durante as décadas de 1950 e 1960, teve grande impacto sobre a classificação tradicional de vários grupos de organismos, incluindo os vertebrados como um todo e muitos de seus subagrupamentos (Gauthier *et al.*, 1988; Pough *et al.*, 1993; Marques, 1997; Brochu, 2001; Amorim, 2002;). Os conceitos de convergência, paralelismo e homologia secundária alteraram a concepção vigente, baseada no profundo estudo anatômico de determinadas características, passando a considerar agrupamentos taxonômicos monofiléticos, identificados apenas por parcimônia aplicada a extensas matrizes de dados (ver Item V.5).

A adoção da abordagem filogenética promoveu o início de uma grande reestruturação no conhecimento das relações evolutivas das espécies de Crocodylomorpha, destacando-se os trabalhos de Clark (1986), Benton & Clark (1988), Whetstone & Whybrow (1983), Brochu (1997, 2001), Wu *et al.* (1994a, 1997), e Clark *et al.* (2000).

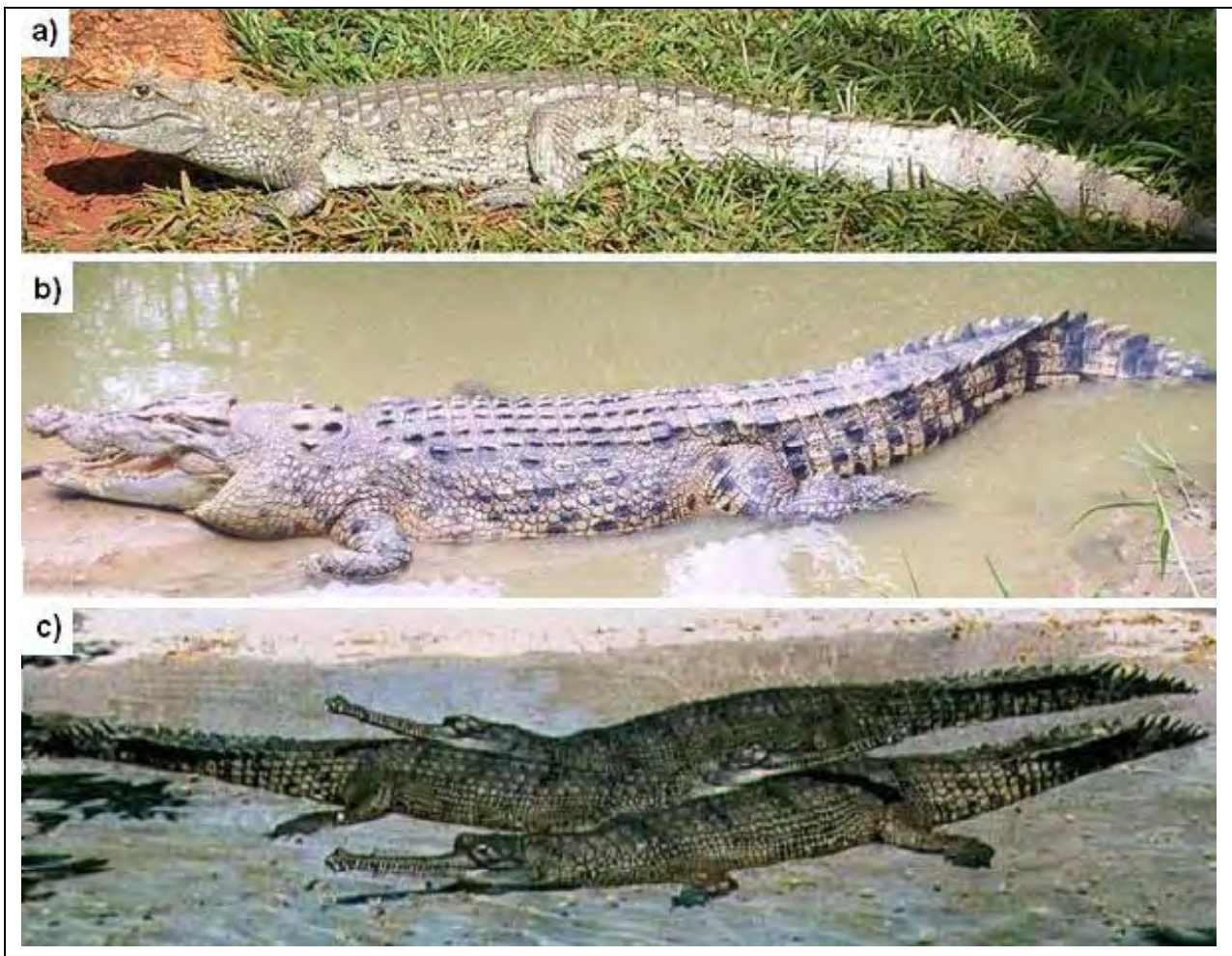


Figura 04: Diferentes representantes eussuquianos: a) *Caiman latirostris*; b) *Crocodylus niloticus*; c) *Gavialis gangeticus* (a - foto do autor; b - foto de D. P. Moreno; c – foto de A. Dwight, obtida a partir de <[www.wildlifeofpakistan.com](http://www.wildlifeofpakistan.com)>).

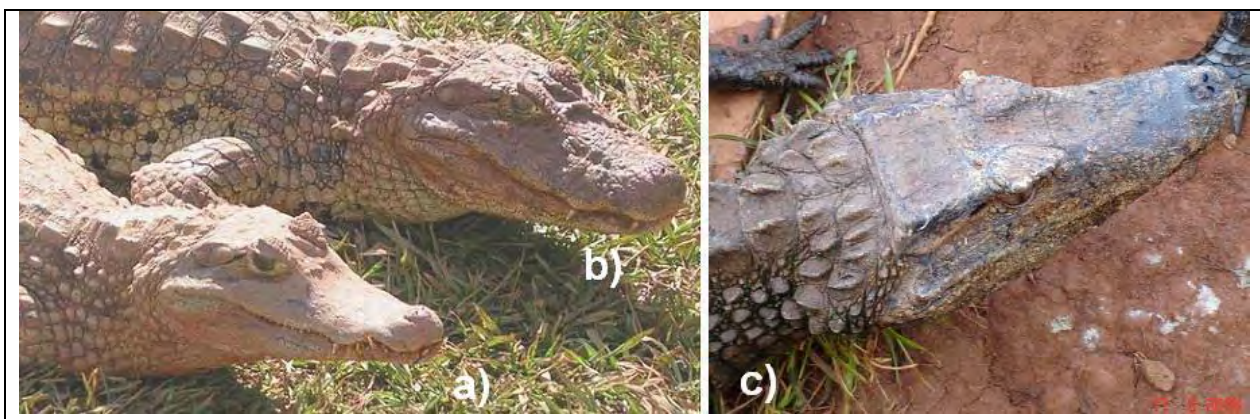


Figura 05: Diferentes representantes de Alligatoridae: a) *Caiman crocodilus*; b) *Caiman latirostris*; c) *Paleosuchus* sp. (fotos do autor).

A reorganização dos Crocodylomorpha, assim como todas as classificações filogenéticas, apresenta-se pouco didática quando comparada às tradicionais gradistas. A classificação revisada inclui ao menos oito agrupamentos, além de duas sub-ordens apresentadas durante a década de 70, nos moldes da metodologia gradista (Notosuchia e Sebecosuchia), ainda usadas atualmente. Somam-se a estes táxons uma razoável variedade de espécies com afinidade indeterminada, seja pelo grau de preservação/deformação, ou pela indisponibilidade de análise do material paleontológico (Benton & Clark, 1988).

A Figura 06 mostra, em quadro comparativo, a estrutura do grupo Crocodylomorpha em uma classificação tradicional e na concepção filogenética.

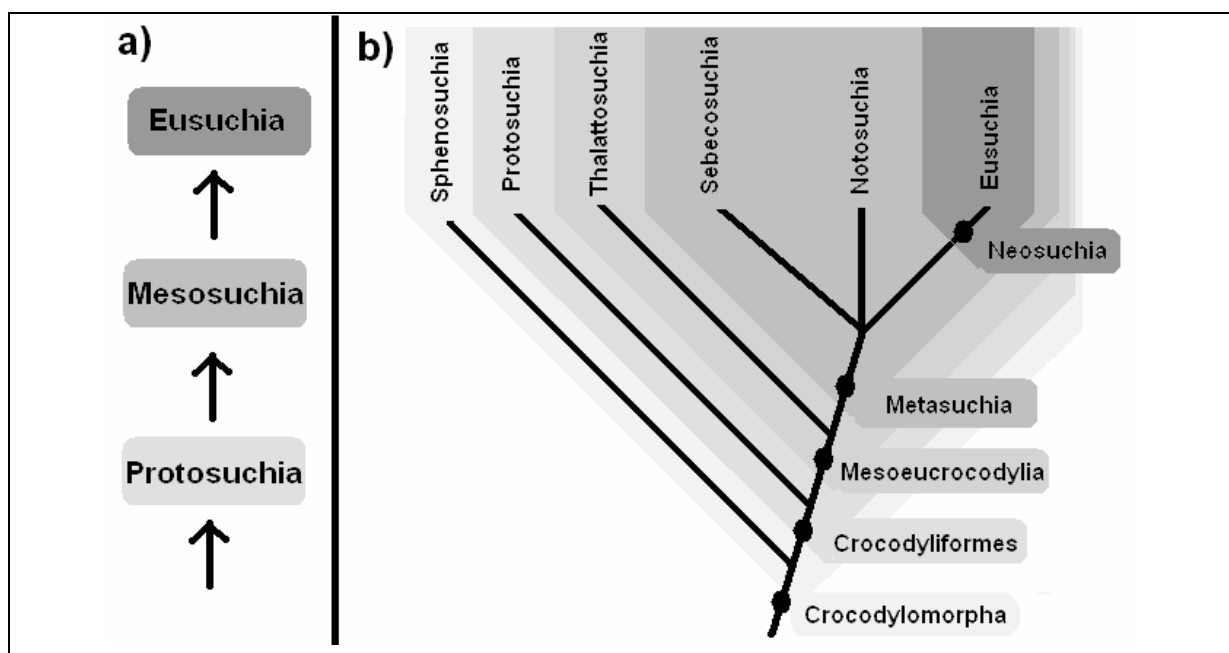


Figura 06: Diferentes concepções referentes à evolução dos crocodylomorfos. A concepção tradicional (a) pressupõe relações do tipo ancestral-descendente (baseada em Romer, 1966). A concepção filogenética (b) usa apenas relações de ancestralidade comum, considerando maior número de agrupamentos (modificada de Benton & Clark, 1988). Observa-se que Notosuchia e Sebecosuchia são apresentados *a priori* como terminais monofiléticos.

### **Sistemática e taxonomia atual dos Crocodylomorpha**

A visão tradicional (gradista) levou a concepção de um grupo primitivo de crocodylomorfos, que eventualmente deu lugar a outro menos-primitivo, que por fim evoluiu para um conjunto de formas mais avançadas. Em contraste, a classificação filogenética passa a evidenciar as relações entre as espécies (terminais de análise), e parte destas, ou grupos, passam a ser concebidos como descendentes, sendo inclusos em um mesmo agrupamento.

Assim, Eusuchia passa a ser compreendido como parte de outro agrupamento, os Neosuchia Benton & Clark, 1988, que por sua vez é considerado como subagrupamento dos Mesoeucrocodylia Whetstone & Whybrow, 1983 (Benton & Clark, 1988; Buckley *et al.*, 2000; Tykoski *et al.*, 2002).

Observa-se que, em sua concepção tradicional, Protosuchia Brown, 1934 caracteriza-se pela ausência do pálato secundário, característica claramente plesiomórfica, uma vez que está presente em arcossauros basais, por exemplo *Lagosuchus* e *Postosuchus*. Crocodylomorpha atuais, por outro lado, apresentam a característica desenvolvimento de pálato em um estado bastante derivado (Benton & Clark, 1988; Pough *et al.*, 1993). Deste modo, diversas formas incluídas como crocodylomorfianos primitivos (sem pálato), foram revisadas e definidas com o uso de conjuntos de autapomorfias. Separados em dois clados, os gêneros que previamente compunham os protossúquios (*lato-sensu*), passaram a constituir tanto Sphenosuchia Bonaparte, 1971 quanto Protosuchia (*stricto-sensu*), representando na verdade linhagens distintas.

*Terrestriisuchus*, *Dibothrosuchus* e outros gêneros associados passaram a compor Sphenosuchia, um agrupamento ainda muito discutido (Pol, 1999). A princípio, esfenossúquios representam o clado mais basal na filogenia de Crocodylomorpha, sendo grupo-irmão das formas crocodylomorfianas restantes (os Crocodyliformes).

No âmbito dos Crocodyliformes Hay, 1970, *Protosuchus* Brown, 1933, *Hemiprotosuchus* Bonaparte, 1967 e outros gêneros filogeneticamente mais próximos foram mantidos sob a denominação de Protosuchia (*stricto-sensu*), sendo considerado como grupo-irmão de Mesoeucrocodylia. Embora não exista um consenso sobre o monofiletismo de Protosuchia como um todo, considera-se que um conjunto mais restrito (*Protosuchus*, *Hemiprotosuchus* e *Orthosuchus*) represente um clado monofilético (Pol, 2003; Pol & Norell, 2004; Pol *et al.*, 2004).

O clado Mesoeucrocodylia foi estabelecido por Whetstone & Whybrow (1983), abrangendo as espécies viventes e todos os antigos representantes da Sub-Ordem Mesosuchia. No âmbito dos mesossuquianos destacam-se os Thalattosuchia Fraas, 1901 (*Metriorhynchus*, *Geosaurus*, *Teleosaurus*, *Pelagosaurus*), um grupo basal de formas marinhas e semi-marinhas longirrostrinas, bastante especializadas.

Os demais mesoeucrocodylios compõem os Metasuchia Benton & Clark, 1988, que representam a maioria das formas mesossuquianas antigas de hábito terrestre, além dos atuais Eusuchia. A taxonomia dos Crocodylomorpha manteve sua estrutura original em alguns casos e determinados grupos mesossuquianos permanecem distintos, aguardando avaliação mais detalhada. A Infra-Ordem Notosuchia, objeto central do presente estudo, é constituída por formas terrestres, possivelmente onívoras, de porte pequeno a médio. Os

Sebecosuchia, também de distribuição gondwânica, são compostos por formas terrestres, nitidamente predadores, de tamanhos médio a grande.

Os Neosuchia compreendem um subagrupamento de Metasuchia que, por parcimônia, considera parte dos antigos mesossuquianos (por exmplo: Goniopholidae Cope, 1875; Atoposauridae Gervais, 1871; Dyrosauridae De Stefano, 1903), juntamente com os Eusuchia. Evidencia-se porém que, no âmbito das antigas formas mesossuquianas, *Bernissartia* Dollo, 1883 e *Leidyosuchus* vêm sendo freqüentemente considerados como mais relacionados a eussúquios que as demais espécies de Mesosuchia (Clark, 1994; Brochu, 1997; Brochu *et al.*, 2000; Tykoski *et al.*, 2002; Pol, 2003; Sereno *et al.*, 2003; Pol & Norell, 2004).

Uma série de formas apresenta posição filogenética questionável, no âmbito dos Crocodylomorpha. Isto ocorre por falta de informações, condicionadas por várias razões: material mal conservado e fragmentário, descrição pouco aprofundada, publicações restritas (resumos ou artigos em revistas indexadas de baixa circulação) e/ou dificuldade de acesso de especialistas diversos aos materiais em questão.

*Hsisosuchus chungkingensis* Young & Chow, 1953 é uma destas espécies que apresentam relações controversas. É proveniente da Ásia e comumente definido apenas como um Mesoeucrocodylia. A descrição de outra espécie do mesmo gênero, *H. dashanpuensis* Gao, 2001, também da China, vem permitindo melhor compreensão deste clado na filogenia dos Crocodylomorpha (Li *et al.*, 1994; Wu *et al.*, 1994b).

A posição filogenética de duas espécies africanas, *Hamadasuchus rebouli* Buffetaut, 1994 e *Libycosuchus brevirostris* Stromer, 1914, também parece ser bastante controversa. Ambas são representadas por material fragmentário e aparentemente seriam formas metassuquianas.

A posição do clado Thalattosuchia também é razoavelmente controversa. Benton & Clark (1988) identificam duas possíveis resoluções para o posicionamento deste grupo. Os talatossúquios podem, em primeiro lugar, ocorrer como clado basal dos Mesoeucrocodylia, o que é corroborado pelos trabalhos posteriores de Buckley *et al.* (2000) e Tykoski *et al.* (2002). Outra possibilidade é evidenciada também por Clark (1994), qu sugere que os talatossúquios compartilhem maior número de apomorfias com outros grupos de neossúquios, opinião corroborada por Ortega *et al.* (2000), Pol (2003) e Pol & Norell (2004).

A carência de informações adequadas, devido à falta de material acessível e com boa preservação, representa problema natural da pesquisa em Paleontologia, se refletindo na dificuldade de compreensão das relações evolutivas das espécies acima mencionadas (Gauthier *et al.*, 1988; Kemp, 1999).

Uma lista de características diagnósticas, para cada um dos principais agrupamentos de Crocodylomorpha, baseada no trabalho clássico de Benton & Clark (1988), se encontra em anexo (Anexo 01).

### III.3 – NOTOSUCHIA: CROCODILOMORFOS DO CRETÁCEO DO GONDWANA

Os Notosuchia representam um grupo relativamente bem caracterizado de crocodylomorfos do Cretáceo do Gondwana (Figura 07). São de tamanhos pequeno a médio, aproximadamente 50 cm a 2 m de comprimento. Seus crânios freqüentemente apresentam-se encurtados ântero-posteriormente, sendo tão altos quanto largos, com órbitas dispostas lateralmente e pálate parcialmente desenvolvido. A série dentária apresenta-se freqüentemente reduzida em número, em consequência do encurtamento do rosto (Price, 1950b; Gasparini, 1971; Bertini & Carvalho, 1999).

Adicionalmente observa-se uma tendência para o desenvolvimento de dentições especializadas e, muito provavelmente, de estratégias alimentares diferenciadas (Woodward, 1896; Clark *et al.*, 1989; Carvalho, 1994; Wu *et al.*, 1995; Gomani, 1997; Buckley *et al.*, 2000; Andrade & Bertini, 2003; Sereno *et al.*, 2003; Pol, 2003). Um número significativo de espécies apresenta um par de dentes pré-maxilares hipertrofiados.

Considerando-se Notosuchia *sensu* Gasparini (1971), são conhecidas 14 espécies formalmente descritas, distribuídas em 11 gêneros (Anexo 02). Outras deverão se somar a este grupo, uma vez que várias outras formas, noticiadas a partir de grupos de trabalho diversos ou identificadas neste estudo, se encontram em investigação (Anexo 03).

Atualmente três famílias são amplamente reconhecidas (Notosuchidae Dollo, 1914; Uruguaysuchidae Gasparini, 1971; Comahuesuchidae Bonaparte, 1991), todas com distribuição em América do Sul e África. Há apenas um representante não gondwânico (China), *Chimaerasuchus paradoxus* Wu *et al.*, 1995, de relações duvidosas. A distribuição do grupo está limitada, até o momento, ao Cretáceo (Bertini & Carvalho, 1999; Carvalho & Bertini, 2000).

Paleoecologicamente os notossúquios são descritos como animais de florestas ou terrenos não-alagáveis. Uma vez que apresentam narinas frontais terminais ou subterminais, mas nunca superiores, supõe-se que apresentavam modo de vida essencialmente terrestre, ao contrário dos Eusuchia, que as apresentam em posição elevada, junto com as órbitas, características funcionalmente relacionadas à vida aquática (Woodward, 1896; Gasparini, 1971; Carvalho & Bertini, 1999; Bertini & Carvalho, 1999). Ainda assim, embora estas informações se constituam em razoáveis indicadores

paleoecológicos, grandes exceções podem ser facilmente observadas entre as espécies atuais de répteis e mamíferos (Pough *et al.*, 1993).

Alguns trabalhos, realizados a partir de metodologia filogenética, com número limitado de táxons, tratam da sistemática interna do grupo. Parte destes, no âmbito da cladística (Benton & Clark, 1988; Clark, 1994; Ortega *et al.*, 2000; Pol, 2003), põem em dúvida o monofiletismo de Notosuchia, sugerindo que classificação e taxonomia do agrupamento estejam equivocadas. Mesmo o estudo anatômico de Bonaparte (1991) sugere que *Araripesuchus gomesii* Price, 1959 não seja efetivamente um representante dos notossúquios.

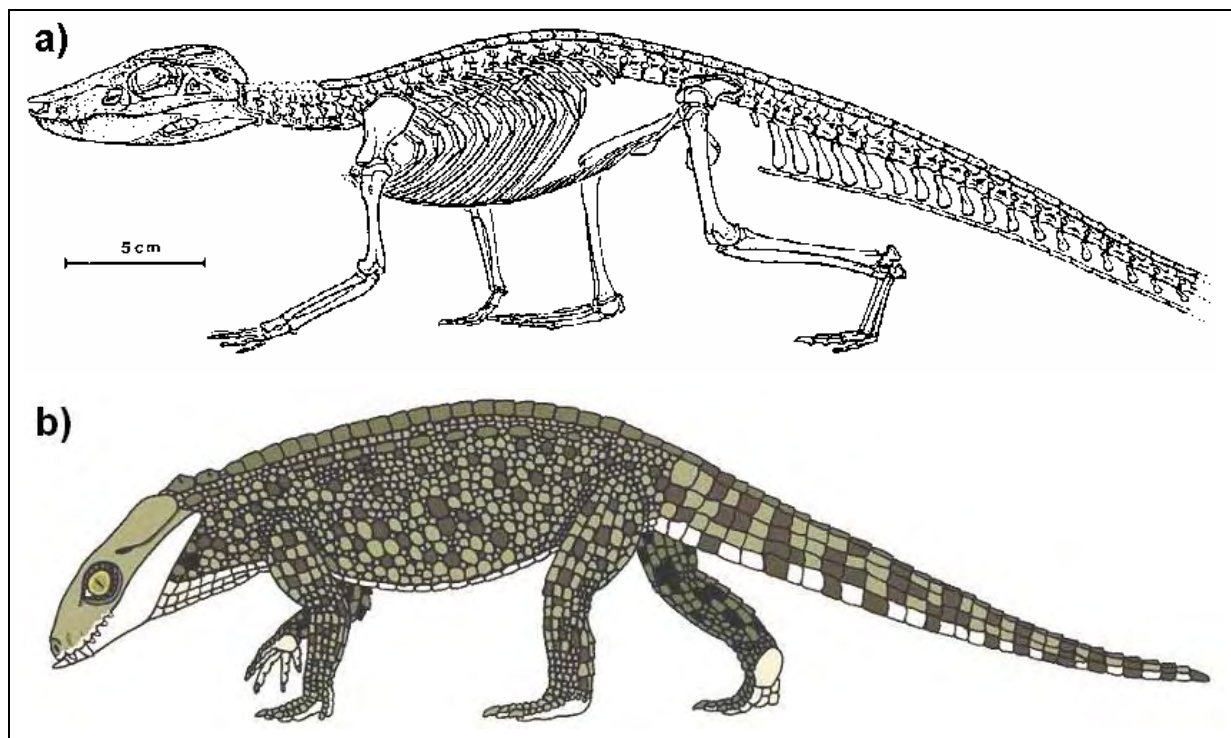


Figura 07: Algumas espécies consideradas como Notosuchia *sensu* Gasparini (1971): a) reconstrução de *Araripesuchus gomesii*, crocodilomorfo notossuquiano do Cretáceo Inferior do Brasil, baseada no exemplar juvenil AMNH-24450; b) representação artística de *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999 em vida. (a - retirado de Hecht, 1991; b - desenho por F. A. Elias).

O clado Notosuchia, embora em uso corrente pela comunidade, permanece no âmbito da abordagem gradista. De modo geral, o mesmo pode ser dito de suas famílias. Seus representantes são, no entanto, amplamente reconhecidos como Crocodylomorpha, Crocodyliformes e Mesoeucrocodylia. Compreende-se também que nenhuma das espécies possa ser considerada como Neosuchia.

### III.3.1 – Espécies formalmente descritas para Notosuchia

Woodward inaugurou em 1896 os trabalhos sobre Notosuchia, embora não fossem assim caracterizados então, através da descrição de *Notosuchus terrestris*. Esta espécie foi considerada como uma forma mesossuquiiana, devido às características de desenvolvimento parcial do pálato secundário, mas reconhecendo o encurtamento do rosto, a posição terminal da narina, a especialização dentária, como características bastante distintivas. Esta forma foi reestudada por Baez (1957), Gasparini (1971) e Bonaparte (1991). Quase vinte anos após o trabalho de Woodward foi criada a Família Notosuchidae, reconhecendo-se o caráter bastante particular deste grupo (Dollo, 1914).

Outras espécies viriam a se somar ao grupo Notosuchia, na época, no mesmo grupo familiar, uma década depois, com a descrição de *Uruguaysuchus aznarezi* e *U. terrai* por Carlos Rusconi (1933). Na verdade, algumas espécies foram descritas na América do Sul a partir de dentes e fragmentos, osteodermos isolados, entre outros, inicialmente sendo relacionadas a *Notosuchus*, devido ao seu tamanho modesto.

Durante a década de 1950, além de revisar a bibliografia, e os diversos materiais, L. I. Price descreve *Sphagesaurus huenei* a partir de dentes coletados no Estado de São Paulo (Price, 1950a) e *Araripesuchus gomesii*, de crânio bastante completo da Chapada do Araripe (Price, 1959). Estes trabalhos foram singularmente bem documentados, com observações apuradas sobre as espécies estudadas.

Price (1950b, 1955) fez importantes revisões, verificando que diversos materiais foram mal observados/descritos e erroneamente classificados. Pode-se dizer que os trabalhos de L. I. Price abriram as portas para estudos sérios e metodológicos dos crocódilomorfianos fósseis no Brasil. *Araripesuchus gomesii* permanece como um dos Notosuchia mais bem estudados e *Sphagesaurus huenei*, muito embora limitado a poucos materiais, foi reconhecido como espécie válida, sendo seu relacionamento com *Notosuchus* estabelecido pela especialização dentária, porém de maneira limitada.

Materiais adicionais, posteriormente associados à *Sphagesaurus huenei*, são ainda discutidos, e sua relação exata com os materiais-tipo permanece incerta (Bertini & Arruda-Campos, 1995; Kellner *et al.*, 1995; Andrade & Bertini, 2003; Pol, 2003). Em trabalho mais recente sobre *Sphagesaurus huenei*, Pol (2003) descreve material adicional composto de crânio bastante completo e fragmento de mandíbula (RCL-100), um exemplar genericamente descrito como procedente da Formação Adamantina, Município de Buenópolis, Estado de São Paulo. A partir de características dentárias, discrimina a ocorrência de determinados planos de desgaste em dentes maxilares como evidência de movimentos mandibulares laterais, combinados com outros em sentido ântero-posterior.

Ainda na década de 1950 *Notosuchus lepidus* Baez, 1957 foi descrito na Argentina a partir de poucos materiais mal preservados. Esta espécie foi posteriormente incluída na sinonímia de *Notosuchus terrestris*, uma vez que a identificação estava baseada em observações equivocadas e/ou superficiais (Gasparini, 1971).

A publicação de Gasparini (1971) foi de importância singular, uma vez que a autora faz uma abrangente revisão do grupo. Nesta revisão, cria a Infra-Ordem Notosuchia e reconhece diferenças significativas entre alguns membros do agrupamento. Gasparini (1971) estabelece ainda a Família Uruguaysuchidae, nela acomodando *Uruguaysuchus* e *Araripesuchus*, ao mesmo tempo mantendo os Notosuchidae.

Esta divisão baseava-se na distribuição de algumas características, incluindo posição e desenvolvimento de dentes pré-maxilares/maxilares, presença ou ausência de fenestra máxilo-palatina e posicionamento da narina. Gasparini (1971) também reconhece dificuldades na classificação de *Sphagesaurus huenei*, expressas previamente por Price (1950b) e reforça a alocação da espécie em uma família própria fora do clado Notosuchia (Sphagesauridae Kuhn, 1968; Mesosuchia).

Embora se apresente essencialmente gradista, Gasparini (1971) permanece referência básica na taxonomia de notossúquios e dos crocodilomorfos. É importante porém ressaltar que, com exceção de Kuhn (1968) e Gasparini (1971), outros autores preferem considerar *Sphagesaurus huenei* como *Notosuchia incertae sedis*, não havendo na bibliografia referências adicionais à Família Sphagesauridae.

Representando outra discordância em relação à revisão de Gasparini (1971), Hecht (1991) apresenta revisão de *Araripesuchus*, onde o gênero permanece classificado como um Notosuchidae, como no trabalho original de Price (1959). Não há justificativa ou informação adicional a respeito, efetivamente desconsiderando a Família Uruguaysuchidae.

Na década de 1980, a espécie africana cf. *Araripesuchus wegneri* foi descrita por Buffetaut (1981). Este novo material foi visto como evidência de ligação terrestre persistente (aptiana-albiana) entre África e América do Sul, por uma pretensa relação evolutiva com *A. gomesii* (Buffetaut & Taquet, 1979; Buffetaut 1981, 1982).

Trabalhos posteriores (Michard *et al.*, 1990; Kellner, 1994; Ortega *et al.*, 2000; Prasad & Broin, 2002) colocam em discussão a relação filogenética de cf. *Araripesuchus wegneri* com outros espécimens do gênero, sugerindo sua alocação em novo gênero. Neste trabalho os autores se referem a espécie do Níger como aff. *Hamadasuchus wegneri* (a partir de comparações feitas com *Hamadasuchus rebouli*) e sugerem que estas espécies façam parte de uma nova família de crocodilomorfos zifossuquianos.

Carvalho & Campos (1988) descrevem nova espécie brasileira, a partir de mandíbula e dentes. Inicialmente foi atribuída a um mamífero triconodonte, sendo descrito com o nome de *Candidodon itapecuruense*. Redescrito por Carvalho (1993), foi alocado aos Notosuchia,

associado a uma forma reportada ao Malawi, África (*Malawisuchus* Gomani, 1997), na época em descrição. A posterior descrição de um crânio completo e bem conservado (Nobre & Carvalho 2002a, 2002b) do gênero estabeleceu com segurança sua situação como um notossúquio.

*Candidodon itapecuruense* foi posteriormente alocado no taxon Candidodontidae. Este foi originalmente sugerido por Nobre & Carvalho (2002b) no âmbito da taxonomia tradicional para agrupar *Candidodon* e *Malawisuchus*. Candidodontidae acabou sendo definido como táxon, a partir da taxonomia filogenética, por Carvalho *et al.* (2004), que reconhecem similaridades entre *Candidodon* e *Mariliasuchus*.

A partir da década de 1990 quatro novas espécies tiveram sua descrição publicada. Adicionalmente novos morfótipos vêm sendo noticiados (Colin & Jacobs, 1990; Congleton, 1990; Colin *et al.*, 1992; Azevedo *et al.*, 1999; Pol *et al.*, 2001; Andrade & Bertini, 2003; Marconato *et al.*, 2003; Pol, 2003).

*Comahuesuchus brachybuccalis* Bonapart, 1991 é descrito para a Argentina, apresentando tamanha diferenciação craniana que foi alocado em uma família própria, Comahuesuchidae. Neste mesmo trabalho, o autor revê o material de *Notosuchus* e, a partir de observações anatômicas da região do basicrânio, julga que estas espécies, e a Infra-Ordem Notosuchia (excetuando-se *Araripesuchus*), estejam relacionadas à Protosuchia. Martinelli (2003), de modo similar, descreve novo material de *Comahuesuchus brachybuccalis* e discute novas informações de *Notosuchus terrestris* ao comparar estas espécies. Outras publicações preferem a manutenção de *Notosuchus*, *Comahuesuchus* e os demais Notosuchia como Metasuchia ou Mesoeucrocodylia basais (Buckley *et al.*, 2000; Ortega *et al.*, 2000; Pol, 2003; Sereno *et al.*, 2003).

*Chimaerasuchus paradoxus*, representa clado usualmente alocado como um Notosuchia *incertae sedis* (Wu *et al.*, 1995). Foi descrito para a China, sendo sua posição bastante dúbia. O crânio do único exemplar, fundamental para identificação e classificação dos Notosuchia, encontra-se bastante danificado, revelando poucas informações significativas para avaliação das relações de parentesco, especialmente a presença de narina única, terminal e verticalizada. Wu & Sues (1996) chegam a alocá-lo como um Notosuchidae, a partir de análise filogenética. Outros autores (Pol, 2003; Pol & Norell, 2004; Pol *et al.*, 2004), em trabalhos posteriores, supõem uma relação próxima com *Sphagesaurus* e Sebecosuchia. Carvalho *et al.* (2004) descrevem o Taxon Chimerasuchidae no âmbito da taxonomia filogenética para alocar esta espécie, que consideram relacionada a *Simosuchus*.

*Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997 foi uma importante adição ao grupo, confirmando a tendência anteriormente observada para heterodontia. A variação observada entre dentições anterior e posterior, para a morfologia dentária, mostra de forma evidente que há especialização de funções relativas à mastigação, como ocorre em mamíferos

(Gomani, 1993, 1997). Nobre & Carvalho (2002b) postularam uma relação próxima de *Malawisuchus* com *Candidodon*, a partir de observações anatômicas. Carvalho *et al.* (2004) efetivamente associam aquele gênero ao taxon Itasuchidae, no âmbito dos Peirosauriformes, ambos agrupamentos definidos no supracitado trabalho, a partir da taxonomia filogenética.

Observam Clark *et al.* (1989), Gomani (1993, 1997) e Jacobs *et al.* (1996) que *Malawisuchus* apresentava mobilidade mandibular no sentido ântero-posterior. Combinada com suas características dentárias, possibilitaria uma grande capacidade de mastigação. Inferências paleoecológicas são apresentadas, sugerindo que o animal habitasse buracos escavados no leito seco de rios temporários. Aparentemente locomovia-se com as patas abaixo do corpo e sua cabeça deveria se manter inclinada, respectivamente indicados por características de tarso/fêmur e posição do conjunto côndilo occipital/*foramen magnum*.

*Marillasuchus amarali*, descrita para a Grupo Bauru (Bacia do Paraná), é até o momento o notossúquio mais bem representado no Brasil (Carvalho & Bertini, 1999). A descrição de vários exemplares, inclusive com preservação significativa de elementos pós-cranianos, vêm permitindo o desenvolvimento de estudos de cunho ontogenético (Vasconcelos & Carvalho, 2003). Previamente considerado como um representante da Família Notosuchidae, Carvalho *et al.* (2004) alocam a espécie como Candidodontidae.

*Araripesuchus patagonicus* Ortega *et al.*, 2000 representou a terceira espécie do gênero descrita, sendo a segunda na América do Sul. Foi reportada para a Patagônia e sua similaridade com *A. gomesii* é suportada por análises filogenéticas em diversos trabalhos.

*Simosuchus clarki* Buckley *et al.*, 2000, restrito à Madagascar, apresenta modificações dentárias bastante particulares. Considera-se que a espécie teria hábito herbívoro, uma vez que a morfologia dentária apresenta diversas analogias com a dentição de estegossauros e anquilossauros. Similaridades adicionais referentes a crânio, corpo e cobertura dérmica, sugerem que representaria um equivalente ecológico para os ornitíscios anquilosaurianos, até o momento não registrados para o Cretáceo de Madagascar (Buckley *et al.*, 2000).

Muito embora Buckley *et al.* (2000) tenham sugerido uma possível relação com *Uruguaysuchus* a partir de semelhanças dentárias, preferem classificá-lo com dúvidas aos Notosuchidae. Ambas as hipóteses não são confirmadas por qualquer trabalho posterior. Mais recentemente Carvalho *et al.* (2004) incluem *Simosuchus* no taxon Chimaerasuchidae.

*Anatosuchus minor* Sereno *et al.* 2003 é outra espécie com provável especialização alimentar, sendo proveniente da África. Como indica o nome, apresenta semelhança superficial a um bico de pato. Este crocodilomorfo apresenta rostro chato e largo, o que sugere hábitos alimentares possivelmente distintos dos demais Notosuchia conhecidos (Sereno *et al.*, 2003).

Além destas espécies previamente descritas, várias comunicações em congressos, simpósios e encontros de Paleontologia e Geologia, vêm trazendo novas informações para o

grupo. Ocorre porém que uma parte substancial destas contribuições não se materializa em trabalhos publicados em revistas científicas ou mesmo em dissertações ou teses. Como resultado, importantes descrições anatômicas e informações sobre procedências geográfica e estratigráfica de novos espécimens, sejam novas espécies ou não, permanecem desconhecidos da comunidade científica, perdendo a oportunidade de representarem influência significativa nos conhecimentos do agrupamento.

### **III.3.2 – Possíveis formas associáveis à *Notosuchia***

Atualmente treze morfótipos noticiados podem potencialmente representar novas espécies de *Notosuchia* (Anexo 03). Destes seis são provenientes do Brasil (formas "Iturama", "Monte Alto", "Parecís", "Peirópolis", "Presidente Prudente" e "Nova Olinda"), duas da Argentina (formas "La Buitrera I" e "La Buitrera II"), duas da África (formas "Camarões" e "Malawi"), uma de Madagascar ("Forma Madagascar"). Materiais adicionais, procedente da Índia ("Forma Naskal") e da Austrália ("Forma New South Wales") também podem ser atribuídos a *Notosuchia*.

#### **Formas brasileiras relacionáveis a *Sphagesaurus***

Três materiais brasileiros (MPMA-15-1/90, DGM 1411-R, MN 3840-V) representam ao menos uma nova espécie, relacionada em maior ou menor grau a *Sphagesaurus huenei*. Na maioria dos casos em que houveram comunicações oficiais, estas se encontram limitadas a resumos de congressos ou breves menções em trabalhos completos, sendo a quantidade de informações em geral bastante restrita.

Bertini & Arruda-Campos (1995) noticiam material (crânio e mandíbula associados) notossuquiano originário da Formação Adamantina da região de Monte Alto (Estado de São Paulo), como provável Uruguaysuchidae (MPMA-15-1/90). Segundo estes autores, suas características permitiriam sua classificação em gênero e espécie novos. Apresentando características bastante peculiares quanto à sua dentição, Andrade & Bertini (2003) descrevem aspectos morfo-funcionais relacionados à sua alimentação, sugerindo um hábito onívoro/necrófago. Este material é definido, ao longo deste estudo, como "Forma Monte Alto", e se encontra incluso na análise filogenética do presente estudo.

Kellner *et al.* (1995) descrevem material parcial de crânio e mandíbula (dorso-ventralmente deformados) como pertencente ao gênero *Sphagesaurus* (DGM-1411-R). O espécimen provém da Formação Adamantina das proximidades do Município de Presidente Prudente (Estado de São Paulo) e também apresenta características dentárias bastante peculiares (Kellner *et al.*, 1995; Kellner & Campos, 1999). Kellner *et al.* (1995) sugerem

hábito necrófago para este material, enquanto Kellner & Campos (1999) preferem considerar o exemplar como um predador. Ao longo deste estudo DGM 1411-R é designado “Forma Presidente Prudente”.

Kellner *et al.* (1995) também mencionam material adicional de *Sphagesaurus* (MN-3840-V) sem referências mais específicas. O espécimen seria procedente da Formação Adamantina de Iturama (Estado de Minas Gerais) e estaria depositado no Museu Nacional do Rio de Janeiro. Este material será tratado, ao longo deste trabalho, como “Forma Iturama”.

### **Outras formas brasileiras**

A “Forma Parecís” foi apenas noticiada, sendo proveniente da Bacia dos Parecís, região Centro-Oeste brasileira, Estado de Mato Grosso (Marconato *et al.*, 2003). O material, ainda que restrito a parte anterior do crânio, mandíbula incompleta e poucos elementos pós-cranianos, permite seu reconhecimento como pertencente à Família Notosuchidae. A dentição, como em outros notossúquios, apresenta heterodontia e adaptações para especialização alimentar. Procede da Formação Cambambe (Cretáceo Superior) e pode ter alguma relação filogenética com *Mariliasuchus amarali*, notossúquio encontrado em estratos cronologicamente relacionáveis.

A “Forma Peirópolis” (DGM 1480-R) foi reportada inicialmente por Campos & Azevedo (1992) como referente a um exemplar juvenil de titanossauro (Titanosauridae, Sauropoda). Bertini (1994) e Bertini & Carvalho (1999) ressaltam que o referido material, que possui fenestra mandibular, ausente em saurópodos, representaria na verdade um espécimen de Notosuchia. Azevedo *et al.* (1999) redescrevem este material como notossúquio, com considerações breves sobre sua morfologia geral.

### **Outras formas sul-americanas**

Para a Argentina são relatadas as formas “La Buitrera I” e “La Buitrera II”, que provém da mesma localidade da Bacia de Neuquén. Estes morfótipos estão relacionados às espécies sul-americanas do gênero *Araripesuchus* (Pol *et al.*, 2001; Apesteguiá, comunicação pessoal 2004). Sem maiores detalhes sobre a anatomia destas espécies, apenas destaca-se uma origem a partir de sedimentos do Cretáceo Superior.

Menção adicional de Leanza *et al.* (2004) se refere a um destes materiais (Apesteguiá, comunicação pessoal 2004), localizando estas formas na Formação Candeleros (Cenomaniano).

### **Outras formas gondwânicas**

Para a África continental estão reportadas as formas “Camarões” e “Malawi”, conhecidas apenas por material dentário isolado, com morfologia geral do tipo zifodonte (Jacobs *et al.*, 1996). Segundo Congleton (1990) estes materiais dentários não apresentam diferenças significativas que permitam sua distinção.

Originalmente são apresentados como pertencentes ao gênero *Araripesuchus* e poderiam representar material dentário de uma mesma espécie. Buffetaut (1981) considera a “Forma Camarões” como similar à cf. *Araripesuchus wegneri*. Prasad & Broin (2002) corroboram esta observação, associando a “Forma Camarões” e cf. *Araripesuchus wegneri* à *Hamadasuchus rebouli*, a partir de características observadas por Microscopia Eletrônica de Varredura.

A “Forma Madagascar” é reportada para sedimentos cretácicos da Formação Maevarano. Sem referências mais precisas, Buckley & Brochu (1996) e Buckley *et al.* (1997) sugerem que o espécimen seja um representante do gênero *Araripesuchus*, fornecendo algumas características anatômicas básicas do exemplar.

A “Forma New South Wales” corresponde a um único molde interno (opalizado) de dente, proveniente da Formação Griman Creek (Albiano, Cretáceo Inferior) com morfologia um tanto singular (Clemens *et al.*, 2003). Comparações com outros materiais fósseis não permitiram uma identificação segura, mas o elemento dentário foi considerado como pertencente possivelmente a três grupos: notossúquios, sinápsidos gonfodontes (diademodôntidos, traversodôntidos, etc.) ou mamíferos driolestóideos. Embora Clemens *et al.*, 2003 sugiram uma maior afinidade deste material com mamíferos driolestóideos, acreditam que não exista suporte adequado para qualquer classificação mais definitiva.

A “Forma Naskal” procede de região homônima da Índia. Representa parte do material dentário, apresentado por Prasad & Broin (2002), como *Crocodylia* indeterminado, que originalmente apresentaria quatro morfótipos (morfologias) bastante distintos. Parte do material apresentado como “Morfótipo III” de Prasad & Broin (2002), em particular MNHN-107, se mostra sugestivamente semelhante a um padrão notossuquiano, podendo representar dente de *Notosuchia* ou de outra forma “mesossuquiana”. Apresenta idade maastrichtiana (ver Item V.2).

### **III.3.3 – Principais questões relacionadas à filogenia de *Notosuchia***

*Notosuchia* (*sensu* Gasparini, 1971) é um grupo metassuquiano que, sem dúvida, se encontra excluído dos Neosuchia, o que representa uma caracterização bastante ampla. Da

mesma forma, outros grupos e espécies se encontram nesta situação. Destacam-se nesta problemática os gêneros *Libycosuchus*, *Hamadasuchus* e a Infra-Ordem Sebecosuchia.

A classificação gradista, sugerida por Gasparini (1971), embora operacional e freqüentemente utilizada, mostrou pouca correlação com análises cladísticas realizadas posteriormente, onde os representantes da Família Uruguaysuchidae aparecem usualmente dispersos na topologia.

Também de cunho gradista, a classificação proposta por Bonaparte (1991) sugere que os Notosuchia, com exceção do gênero *Araripesuchus*, representariam uma linhagem diretamente derivada de Protosuchia. O autor se baseia, em grande parte, em observações a respeito da pneumaticidade da região do basicrânio de *Notosuchus terrestris*, que seria semelhante àquela encontrada em Protosuchia.

Uma quantidade razoável de trabalhos vem abordando a classificação de espécies de Notosuchia nas últimas décadas (figuras 08 a 11), porém com alguns problemas, sendo que o maior destes se refere ao limitado número de táxons envolvidos. Das contribuições publicadas, em que existem análises filogenéticas, apenas três (Pol, 2003; Pol & Norell, 2004; Pol *et al.*, 2004) apresentam dez espécies. Além destes trabalhos, Martinelli (2003) apresenta análise incluindo oito espécies de notossúquios e Carvalho *et al.* (2004) utilizam nove espécies. Outras contribuições usualmente se limitam a utilizar apenas cinco a seis formas de Notosuchia.

Nenhuma das publicações apresenta o conjunto das 14 espécies reunidas em um mesmo cladograma. Considerando-se que análises filogenéticas podem apresentar grande viés, pela ausência de determinados táxons (Gauthier *et al.*, 1988), os resultados envolvendo número parcial de formas podem não representar adequadamente o processo evolutivo para Notosuchia. Adicionalmente, Carvalho *et al.* (2004) e Martinelli (2003) não utilizam Eusuchia em sua análise, o que também pode influenciar significativamente na topologia.

Um problema importante é originalmente levantada por Michard *et al.* (1990), que questiona a relação de nível genérico entre *Araripesuchus gomesii* e *A. wegneri*. O problema tem sido retomado em trabalhos posteriores (Kellner, 1994; Ortega *et al.*, 2000; Prasad & Broin, 2002), mas ainda não apresenta uma solução definitiva, que implicaria na redescrição de cf. *A. wegneri*.

A posição do gênero *Araripesuchus*, considerando-se apenas *A. gomesii* e *A. patagonicus*, vem sendo avaliada com alguma atenção. Este clado freqüentemente se mostra mais relacionado à Neosuchia que a outros Notosuchia (Buckley *et al.*, 2000; Ortega *et al.*, 2000; Brochu *et al.*, 2002; Tykoski *et al.*, 2002; Martinelli, 2003; Pol, 2003; Buscalioni *et al.*, 2004).

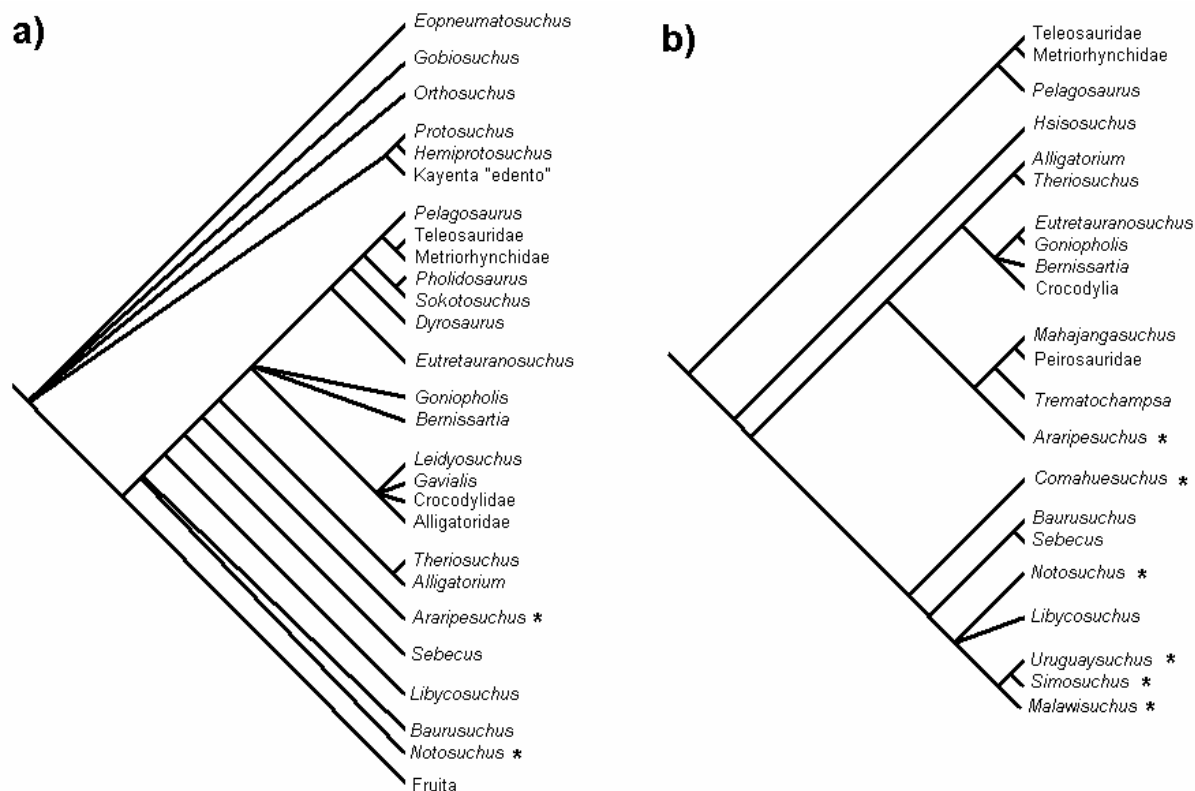


Figura 08: Concepções filogenéticas abrangendo espécies de Notosuchia: a) Clark, 1994; b) Buckley *et al.*, 2000. Os asteriscos (\*) identificam a presença de espécies consideradas como Notosuchia *sensu* Gasparini, 1971.

Não parece, no entanto, que esta questão esteja definitivamente resolvida, uma vez que alguns trabalhos recentes vêm associando *Araripesuchus* a notossúquios e sebecossúquios (Brochu *et al.*, 2002; Pol & Norell, 2004; Pol *et al.*, 2004).

Ortega *et al.* (2000), a partir de material reportado por Gasparini *et al.* (1999), sugerem a existência de parafiletismo no âmbito de Notosuchia, uma vez que *Araripesuchus* estaria mais relacionado com Neosuchia do que com *Notosuchus*.

Além disto Ortega *et al.* (2000) retomam a questão do possível posicionamento parafilético do próprio gênero *Araripesuchus*, uma vez que parte de suas espécies (*A. gomesii* e *A. patagonicus*) estariam mais relacionadas à Neosuchia que *A. wegneri*. Por fim sugerem a adoção de um agrupamento denominado Ziphosuchia, baseado em características dentárias, que reuniria *Notosuchus*, *Libycosuchus* e *Sebecosuchia*.

Infelizmente Ortega *et al.* (2000) não incluem outros representantes de Crocodylomorpha, sequer cf. *Araripesuchus wegneri*, em sua análise final (Figura 09a).

Pol (2003) supre boa parte desta lacuna, incluindo quatro outros Notosuchia (*Candidodon*, *Malawisuchus*, *Simosuchus* e *Uruguaysuchus*) (Figura 09b). Em continuidade a este trabalho, outras publicações ampliam a base de dados sobre o grupo (Pol & Norell, 2004; Pol *et al.*, 2004). Nestes trabalhos, no entanto, Thalattosuchia é representado como clado relacionado à Neosuchia (como em Clark, 1994), em oposição a outros estudos

(Benton & Clark, 1988; Buckley *et al.*, 2000; Tykoski *et al.*, 2002). Isto sugere que, em alguma medida, existam problemas em distribuição de estados, ou definição de caracteres, que precisariam ser revisados.

Mais importante, nenhum dos estudos filogenéticos inclui *cf. Araripesuchus wegneri*, o que permitiria testar, de forma mais conclusiva, as relações evolutivas desta espécie com os outros representantes do gênero.

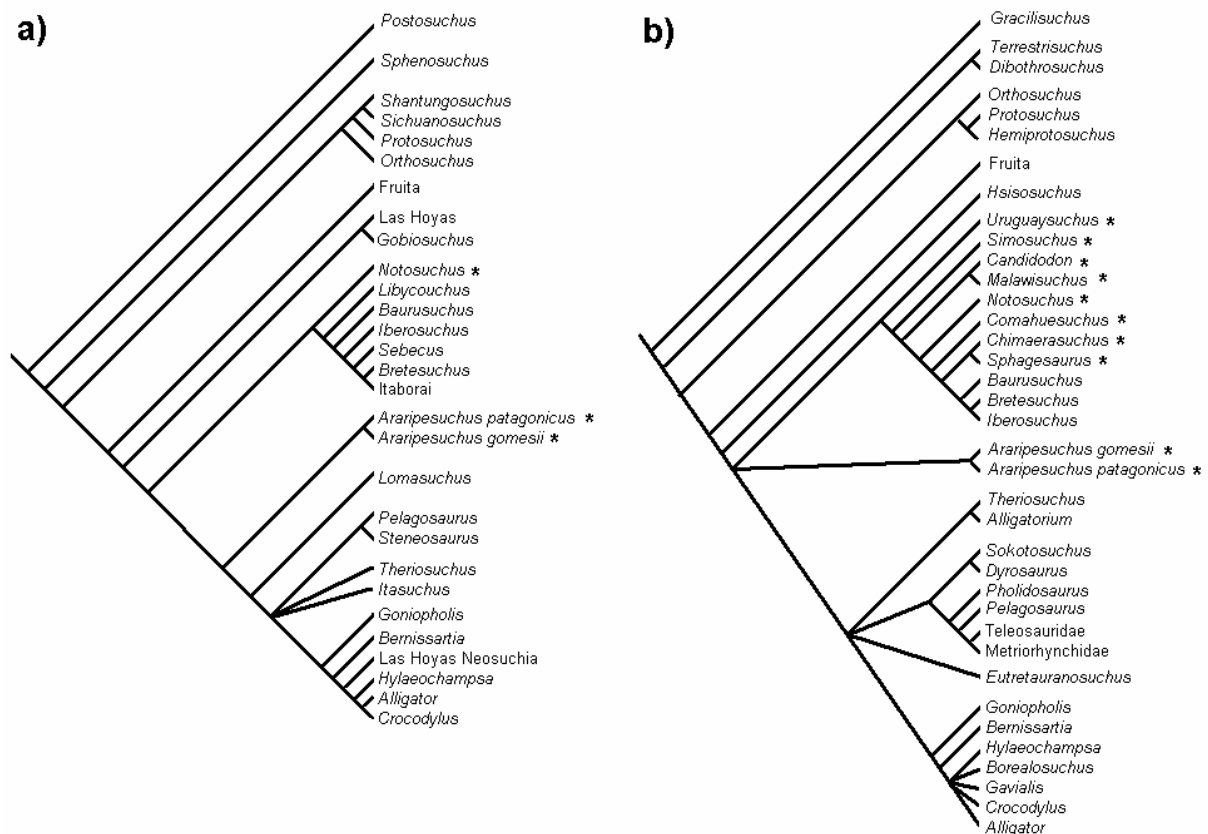


Figura 09: Concepções filogenéticas abrangendo espécies de Notosuchia: a) Ortega *et al.*, 2000; b) Pol, 2003. Os asteriscos (\*) identificam a presença de espécies consideradas como Notosuchia *sensu* Gasparini, 1971.

Prasad & Broin (2002), em trabalho sobre morfologia e anatomia dentária de material crocodylomorfiano da Índia, apresentam proposta para a consideração de características de dentições zipodontes. Comparam dentes de diversas formas de crocodylomorfos, sugerindo que *cf. Araripesuchus wegneri* esteja profundamente relacionado à *Hamadasuchus rebouli*, bem como a “Forma Camarões”, ambos crocodylomorfos mesossuquianos do Cretáceo Inferior da África.

Ainda em Prasad & Broin (2002), *cf. Araripesuchus wegneri* chega a ser referido como *aff. Hamadasuchus wegneri*, o que em certa medida reforça a sugestão de Ortega *et al.* (2000), em relação ao parafiletismo de *Araripesuchus*.

Infelizmente *Hamadasuchus rebouli* não é incluído em qualquer dos trabalhos anteriormente citados sobre as relações filogenéticas de espécies de Notosuchia. Portanto esta hipótese também não pode ser, até o momento, devidamente testada.

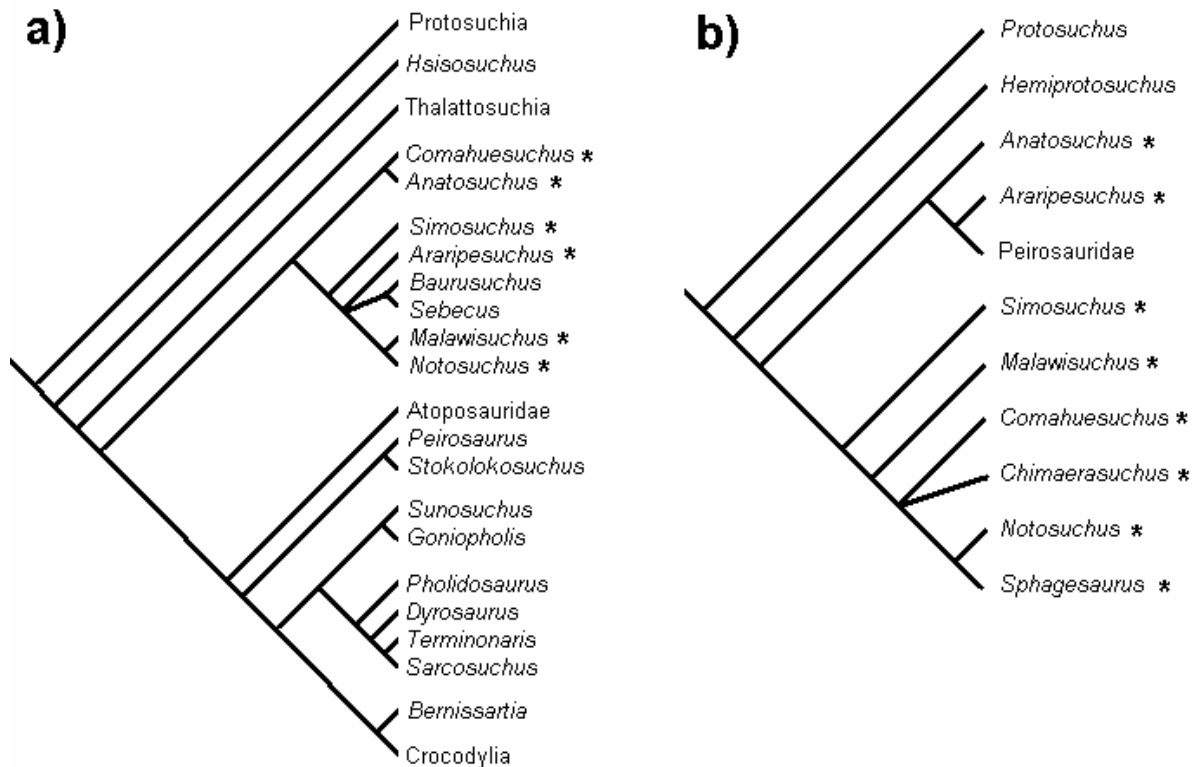


Figura 10: Concepções filogenéticas abrangendo espécies de Notosuchia: a) Sereno *et al.*, 2003; b) Martinelli, 2003. Os asteriscos (\*) identificam a presença de espécies consideradas como Notosuchia *sensu* Gasparini, 1971.

Outro problema parece ser representado por *Chimaerasuchus paradoxus*. Um número bastante representativo de trabalhos consideram que esteja incluso no clado Notosuchia (Wu & Sues, 1996; Gomani, 1997; Martinelli, 2003; Pol, 2003; Pol & Norell, 2004; Pol *et al.*, 2004). Sua procedência, por outro lado, sugere que este não seja realmente um membro deste grupo, uma vez que é a única espécie, até o momento reportada, com origem extra gondwânica. Apesar de não existirem indícios morfo-anatômicos de que não seja um notossúquio, as semelhanças observadas podem ser apenas superficiais, fruto de convergência.

Caso material adicional comprove *Chimaerasuchus paradoxus* como Notosuchia, esta espécie provavelmente passará a ter grande importância na compreensão dos processos de dispersão faunística, operantes durante o Cretáceo.

Também relacionada a questão do monofiletismo de Notosuchia se encontra a posição filogenética de Sebecosuchia. A classificação tradicional posiciona os sebecossúquios como uma infraordem mesossuquiana, assim como os notossúquios.

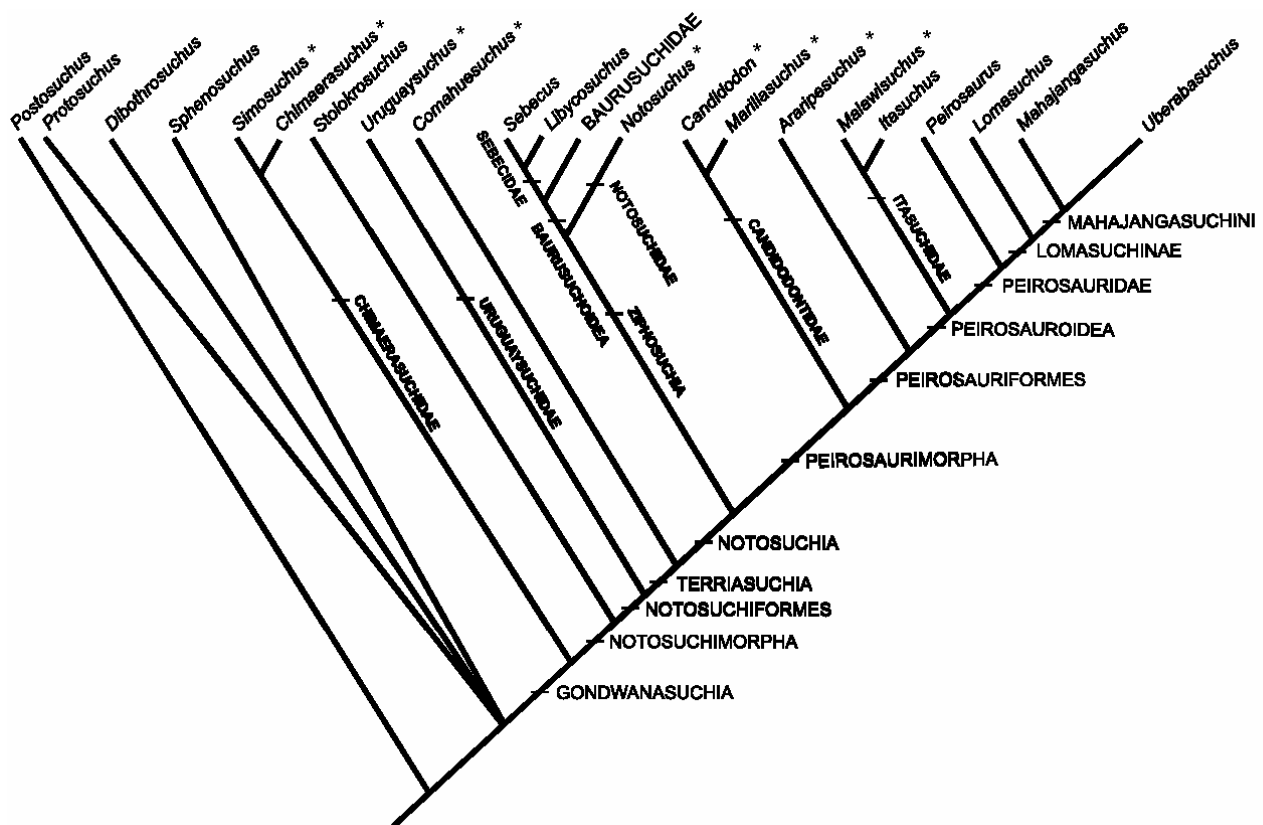


Figura 11: Concepção filogenética em Carvalho *et al.* (2004), onde foram definidos vários táxons novos. Observa-se que *Malawisuchus* é representado como grupo-irmão de *Itasuchus*, o mesmo ocorrendo entre *Simosuchus* e *Chimaerasuchus*, bem como *Candidodon* e *Marillasuchus*, e que Eusuchia não está presente. Os asteriscos (\*) identificam a presença de espécies consideradas como Notosuchia *sensu* Gasparini, 1971.

Muitos autores tratam Sebecosuchia como um clado real, incluindo Baurusuchidae e Sebecidae (Buckley *et al.*, 2000; Ortega *et al.*, 2000; Sereno *et al.*, 2003; Carvalho *et al.*, 2004), enquanto outros vêm considerando estas famílias como pouco relacionadas filogeneticamente, representando na verdade apenas uma situação de convergência evolutiva (Langston, 1973; Benton & Clark, 1988; Clark, 1994).

Além disto existem trabalhos que consideram Sebecosuchia como grupo distinto (Buscalioni *et al.*, 2004), enquanto a maioria dos autores preferem posicionar os sebecossúquios, ou uma parte de seus representantes, no âmbito dos Notosuchia (Buckley *et al.*, 2000; Brochu *et al.*, 2002; Tykoski *et al.*, 2002; Pol, 2003; Sereno *et al.*, 2003; Pol & Norell, 2004; Pol *et al.*, 2004).

Recente trabalho no âmbito de sistemática e taxonomia de mesossuquianos, Carvalho *et al.* (2004) definem uma proposta de classificação bastante diversa da tradicional (Figura

11). A descrição de treze novos táxons no âmbito dos mesossúquios se encontra baseada em taxonomia filogenética e em conjuntos de características identificados para cada caso.

Nesta proposta o próprio táxon *Notosuchia* foi redefinido, sendo que vários representantes, previamente descritos para o grupo, foram excluídos. Dentre eles destacam-se *Comahuesuchus* e *Uruguaysuchus*, sendo que o segundo fazia parte da descrição original do termo *Notosuchia*. Ao mesmo tempo inclui *Araripesuchus*, quase consensualmente excluído das formas notossuquianas em outros trabalhos, bem como Peirosauridae. Muito embora esta proposta seja bastante abrangente em termos taxonômicos, não leva em conta as formas eussuquianas, fundamentais no contexto do grupo de estudo.

### III.3.4 – Potencial para o estudo do processo de fragmentação do Gondwana

*Araripesuchus* é considerado, de maneira bastante controversa, uma forma potencialmente importante na compreensão da Geologia do Gondwana e do processo de separação América do Sul e África, durante o Cretáceo (Buffetaut, 1979; Buffetaut, 1981). Vários autores vêm considerando o merofiletismo do gênero (Michard *et al.*, 1990; Kellner, 1994; Ortega *et al.*, 2000; Prasad & Broin, 2002), sugerindo que a espécie africana, *A. wegneri*, na verdade represente um clado distinto.

*Araripesuchus* permanece potencialmente significativo em um contexto em parte mais restrito, pela presença de materiais atribuídos ao gênero em outras localidades da América do Sul (Pol *et al.*, 2001). A ocorrência de um possível representante do gênero em Madagascar (Buckley & Brochu, 1996; Buckley *et al.*, 1997) pode ampliar esta importância.

Assim como *Araripesuchus*, *Simosuchus clarki* e determinados materiais de procedência indiana (“Forma Naskal”), também ampliam a possibilidade de estudos sobre a separação da Placa da Índia e a formação de Madagascar. Caracterização e estudo das relações destas formas pode representar importante material para a investigação daquilo que Buffetaut (1981) chamou “Grinalda Continental Sul”, ou conjunto de placas gondwânicas de América do Sul, Antártica e Austrália Índia (Buckley *et al.*, 1997).

Espécimens africanos atribuídos a *Araripesuchus* (Colin & Jacobs, 1990, Congleton, 1990, Colin *et al.*, 1992, Gomani, 1997; Bertini & Carvalho, 1999) parecem efetivamente representar forma distinta. Congleton (1990) considera os materiais dentários (“formas Camarões e Malawi”) como idênticos e Buffetaut (1981) vê grande similaridade entre “Forma Camarões” e *A. wegneri*. Prasad & Broin (2002), por fim, preferem considerar estes espécimens mencionados acima, bem como cf. *Araripesuchus wegneri*, como relacionados ao gênero *Hamadasuchus*.

#### IV – CONTEXTO GEOLÓGICO DOS NOTOSUCHIA

Todos os Notosuchia (*sensu* Gasparini, 1971) descritos compartilham uma identidade paleogeográfica bem definida (Tabela 01), limitada à América do Sul, África continental e Madagascar. Única exceção, *Chimaerasuchus paradoxus* corresponde a uma situação particular, sendo proveniente da Laurásia. A Figura 12 evidencia a localização das bacias sedimentares contendo Notosuchia ou materiais associáveis.

**Tabela 01:** Procedência das espécies e formas tratadas no estudo.

			Procedência	Nº de espécies	Nº de formas
Gondwana	América do Sul	Brasil	Bacia do Araripe	1	---
			Bacia Bauru	2	4
			Bacia de São Luis-Grajaú	1	---
			Bacia dos Parecís	---	1
			Bacia do Litoral	2	---
	África		Bacia de Neuquén	3	2
			Bacia de Tegama	2	---
			Bacia de Khoum	---	1
			“Malawi Dinosaur Beds”	1	1
			“Naskal Deccan Traps”	---	1
			Bacia de Mahajanga	1	1
			Fm Griman Creek	---	1
			Fm Wulong	1	---

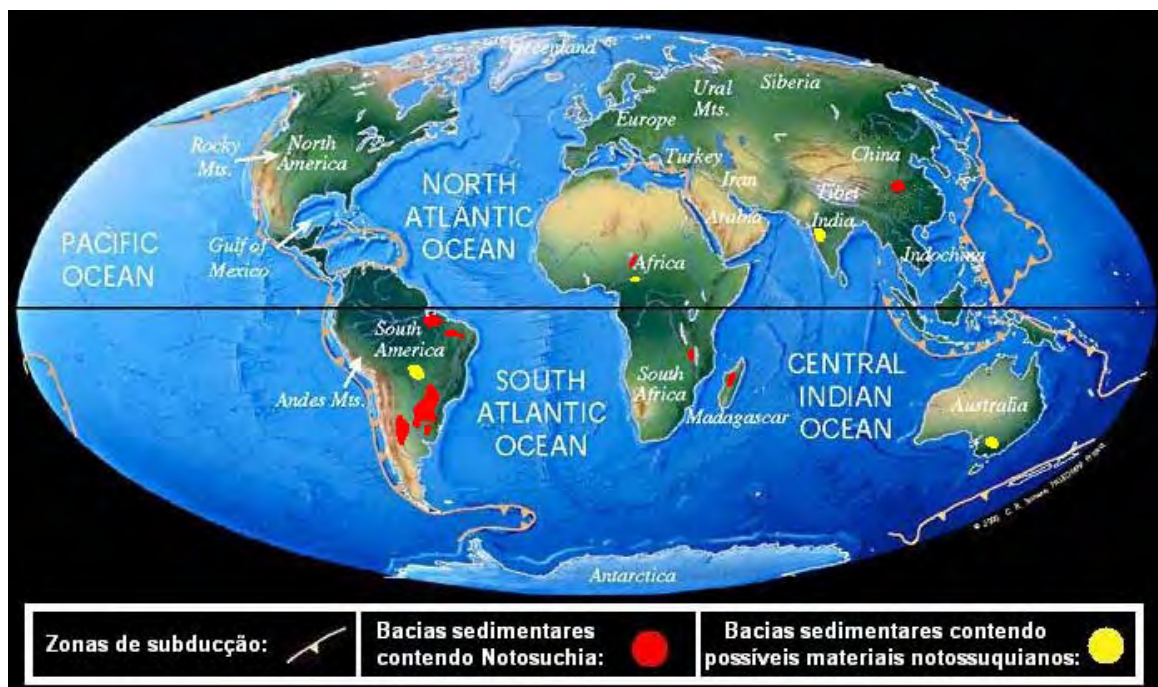


Figura 12: Reconstrução do globo terrestre (tempo recente) evidenciando a localização das principais bacias sedimentares contendo material notossuquiano (modificado a partir de Scotese, 2005; disponível em <<http://www.scotese.com>>).

Os sedimentos dos quais fósseis de *Notosuchia* provém são bastante variados, o mesmo ocorrendo com interpretações específicas para ambientes deposicionais. Ressalta-se que local de deposição, bem como o conjunto de elementos representados (tanatocenose), não esclarecem necessariamente o ambiente originalmente habitado pela espécie, uma vez que a carcaça de um animal de porte pequeno-médio pode ser transportada por grandes distâncias, por variados agentes bióticos e abióticos (chuvas, fluxos de inundações e ações de predadores) (Holz & Simões, 2002; Simões & Holz, 2004).

As descrições geológicas aqui tratadas apresentam a visão mais aceita na bibliografia e nem sempre representam consenso. Em se tratando de trabalho voltado à Sistemática Filogenética, prefere-se apresentar uma sucinta descrição das bacias sedimentares e formações em questão, em lugar de extensa discussão sobre históricos e interpretações sobre cada uma das unidades. Diferenças interpretativas importantes são incluídas, também brevemente.

#### **IV.1 – BACIAS SEDIMENTARES EM TERRITÓRIO BRASILEIRO**

##### **Bacia do Araripe**

A Bacia do Araripe (Figura 13) apresenta *Araripesuchus gomesii*, oriunda da Formação Santana. A Bacia do Araripe é um conjunto deposicional de pequeno porte (12.200 km<sup>2</sup>), localizado ao Sul do Ceará e Oeste de Pernambuco. Representa provavelmente parte de um rifte abortado, estando isolada de outras estruturas sedimentares mais próximas por lineamentos. Ainda que seu tamanho seja considerado modesto, apresenta a maior exposição de rochas cretácicas, no âmbito das bacias intracratônicas do Nordeste brasileiro. A litoestratigrafia é composta pelas formações Cariri, Brejo Santo, Missão Velha, Santana e Exu (Carvalho & Bertini, 2000) (Figura 14).

O material crocodilomorfo provém exclusivamente da Formação Santana, cuja idade é interpretada como sendo aptiana-albiana (Cretáceo Inferior). Seus sedimentos são compostos especialmente por calcários laminados, siltitos, argilitos (Membro Crato); gipsita e anidrita (Membro Ipubi); calcários, margas, siltitos e argilitos com nódulos carbonáticos (Membro Romualdo) (Carvalho & Bertini, 2000). Apenas os membros Crato e Romualdo, são fossilíferos.

*Araripesuchus gomesii* é proveniente da Ladeira da Berlenga (próximo ao Município de Fronteiras, Piauí), no flanco Ocidental da bacia. O holótipo foi encontrado em folhelhos (Price, 1959) do Membro Romualdo (Kellner & Campos, 1999), no interior de um nódulo carbonático (Carvalho & Bertini, 2000).

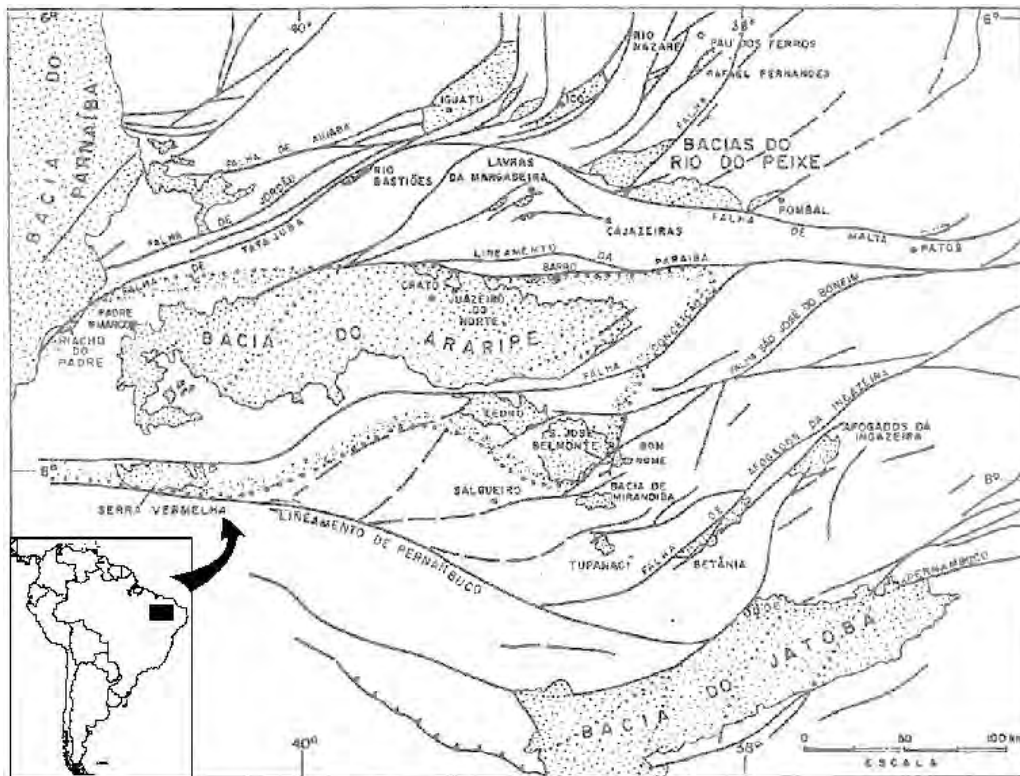


Figura 13: Mapa de localização da Bacia do Araripe (modificado a partir de Ponte, 1994).

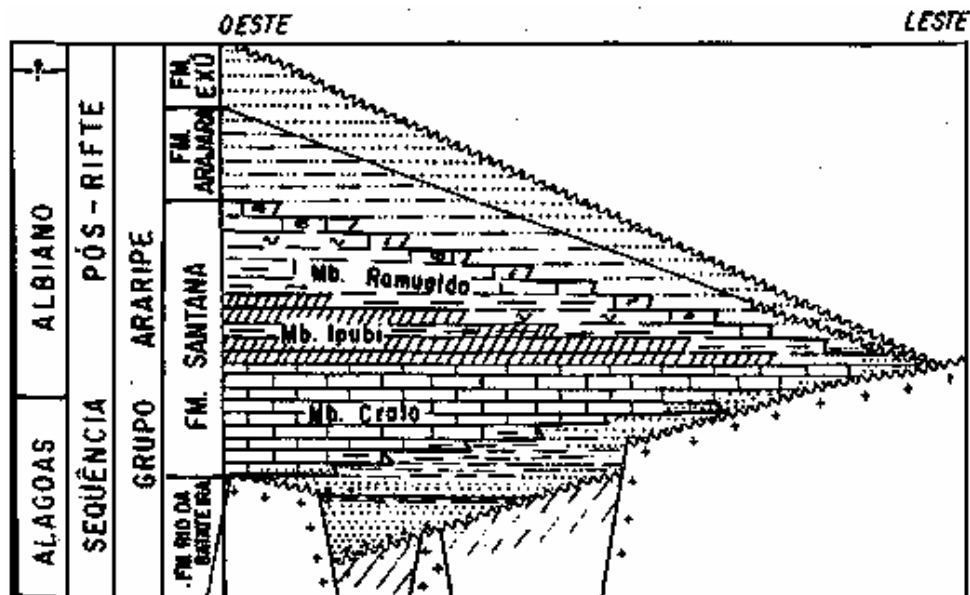


Figura 14: Esquema deposicional da seqüência pós-rifte da Bacia do Araripe, localizando os membros Crato, Ipupi e Romualdo (modificado de Ponte, 1994).

Observa-se que na região reportada por Price (1959), no entanto, predominam arenitos, por vezes conglomeráticos (Carvalho & Bertini, 2000). Estes sedimentos se encontram associados ao Albiano, a partir de dados de palinomorfs (Pons *et al.*, 1990),

sobrepondo-se a depósitos do Membro Ipubi (Formação Santana) e estando recobertos por sedimentos da Formação Exu.

Os sistemas deposicionais da Bacia do Araripe em geral são considerados predominantemente continentais, compostos por leques aluviais, sistemas fluviais entrelaçados e meandranes com lagos rasos (efêmeros e perenes). Depósitos de carbonatos/sulfatos interpretam-se como indícios de ambientes lacustres rasos salinos e *sabkhas*. Evidenciam-se talvez duas ingressões marinhas, com o prevalecimento de condições de águas salobras (Carvalho & Bertini, 2000).

### **Grupo Bauru**

O Grupo Bauru (Figura 15) apresenta *Mariliasuchus* e *Sphagesaurus*, além das formas “Peirópolis”, “Buenópolis”, “Presidente Prudente”, “Iturama” e “Monte Alto”. Representa um dos maiores conjuntos deposicionais cretácicos da América do Sul (Milani & Zalan, 1999).

Os sedimentos do Grupo Bauru encontram-se quase exclusivamente em território brasileiro, ocupando cerca de 350.000 km<sup>2</sup>. Estão depositados sobre os derrames basálticos da Formação Serra Geral, com ocorrência nos estados de Paraná, São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e Goiás (Brasil), estendendo-se pela região Nordeste do Paraguai.

O Grupo Bauru é reconhecido por alguns autores como unidade litoestratigráfica de gênese independente em relação à Bacia do Paraná (Fernandes & Coimbra, 1996; Fulfaro & Perinotto, 1996; Santucci & Bertini 2001, 2002), sendo chamado de Bacia Bauru. Outros autores, no entanto, preferem incluir o Grupo Bauru como parte da Bacia do Paraná, um dos maiores conjuntos deposicionais da América do Sul, aflorando no Brasil, Paraguai, Uruguai e Argentina. Sua extensão total aproximada é de 1.400.000 km<sup>2</sup>, sendo que mais de dois terços deste total ocorrem em território brasileiro. (Milani & Zalan, 1999).

Litoestratigraficamente o Grupo Bauru *sensu* Soares et al. (1980) é composto pelas formações Caiuá, Santo Anastácio, Adamantina e Marília. Fernandes (1992) prefere considerar a Formação Caiuá como Grupo (reconhecendo duas subunidades: as formações Rio Paraná e Goio Erê), no qual estaria inserida a Formação Santo Anastácio. Fernandes & Coimbra (1996) e Batezelli (2003) consideram ainda a ocorrência da Formação Araçatuba na base da Formação Adamantina, com a qual apresenta contato gradacional. Carvalho & Bertini (2000) adotam uma proposta intermediária, incluindo as formações Caiuá (PR, MS, SP), Santo Anastácio (PR, MS, SP), Araçatuba (SP), Adamantina (SP, MG), Uberaba (MG) e Marília (SP, MG, GO) como parte do Grupo Bauru. Neste trabalho, prefere-se a utilização do modelo adotado por Fernandes & Coimbra (1996) e Batezelli (2003), limitando-se o Grupo Bauru as formações Araçatuba, Adamantina e Marília (considerando-se o Estado de São Paulo) (Figura 16).

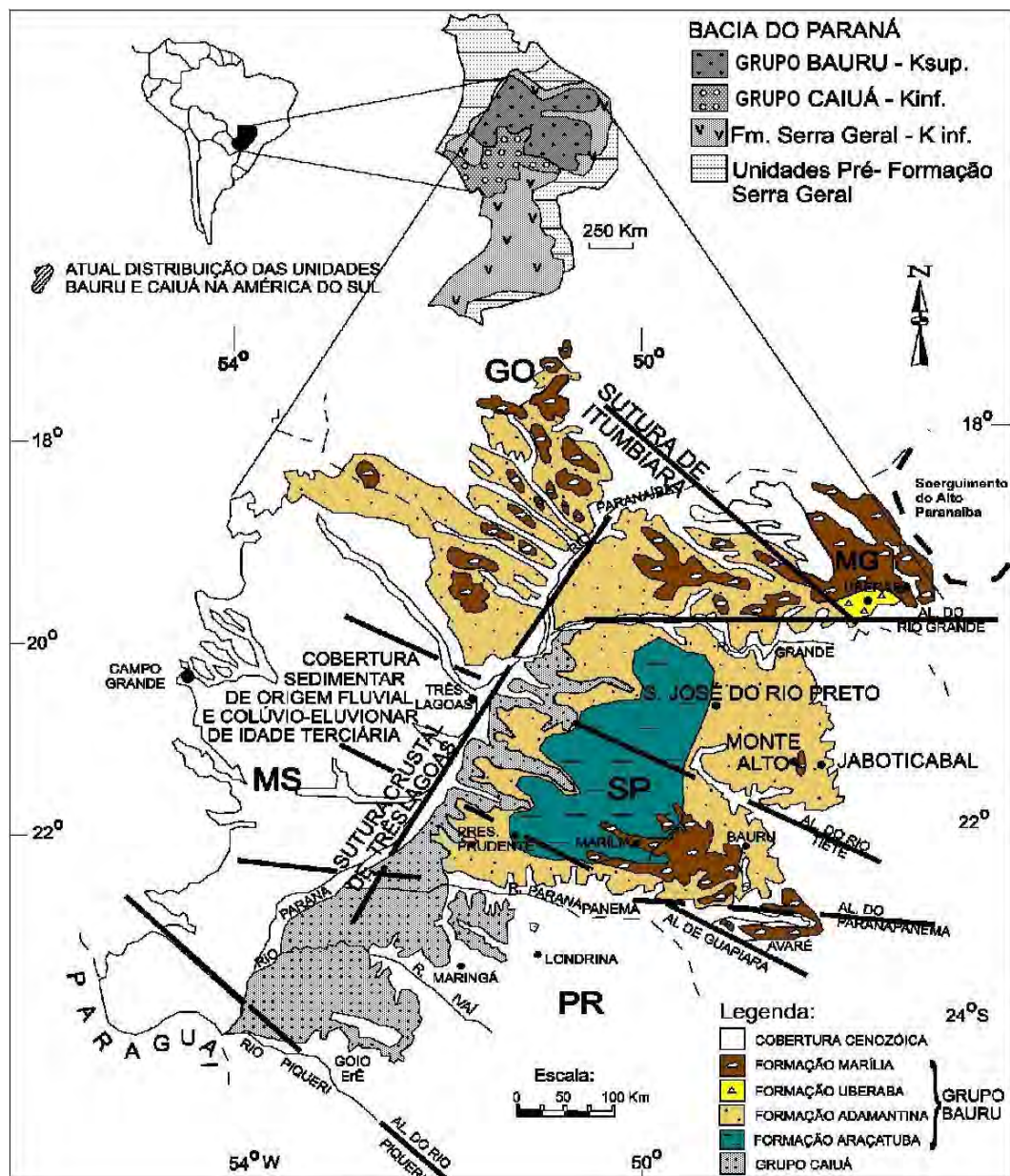


Figura 15: Mapa da distribuição das unidades que compõem o Grupo Bauru (modificado de Fernandes & Coimbra, 1996).

Material-tipo e hipodigma de *Mariliasuchus amarali* provém da estrada vicinal à Fazenda Doreto, próxima ao Município de Marília (Centro-Oeste do Estado de São Paulo). Materiais adicionais foram encontrados em pelo menos outras três localidades, também próximas à localidade-tipo (Nava, 2004). Todos os materiais provêm de sedimentos da Formação Adamantina, próximo da base e de seu contato gradacional com a Formação Araçatuba. Há certa discrepância quanto à idade destes sedimentos, que poderia abranger intervalo de tempo extenso (Cenomaniano-Campaniano) até bastante restrito (Campaniano) (Bertini *et al.*, 1993; Dias-Brito *et al.*, 2001; Gobbo-Rodrigues, 2001).

A Formação Araçatuba é representada por siltitos cinza-esverdeados e pardacentos maciços, com variações laterais para siltitos argilosos ou arenosos, intercalados com bancos de arenitos muito finos. Seus clásticos finos progressivamente dão lugar aos sedimentos predominantemente areníticos da Unidade Adamantina, em direção ao topo da seqüência (Batezelli, 1998). Os sedimentos de onde provêm os fósseis de *Marlliasuchus* se apresentam como arenitos muito finos, quartzosos, calcíferos, associados a siltitos e argilitos avermelhados.

*Sphagesaurus huenei* provém da Formação Adamantina da região Sudoeste do Estado de São Paulo, ocorrendo na área dos municípios de Presidente Prudente (DGM-1411-R), Santo Anastácio (holótipo DGM-332-R) e Catanduva (espécimen referido DGM-333-R). O espécime URC-R-015, composto por apenas um dente, provém seguramente da seção inferior da Formação Adamantina, em localidade próxima a Santo Anastácio (Bertini, 1993; Bertini *et al.*, 1993). Os sedimentos associados a este material apresentam-se como arenitos quartzosos, calcíferos, amarelo-esbranquiçados a avermelhados.

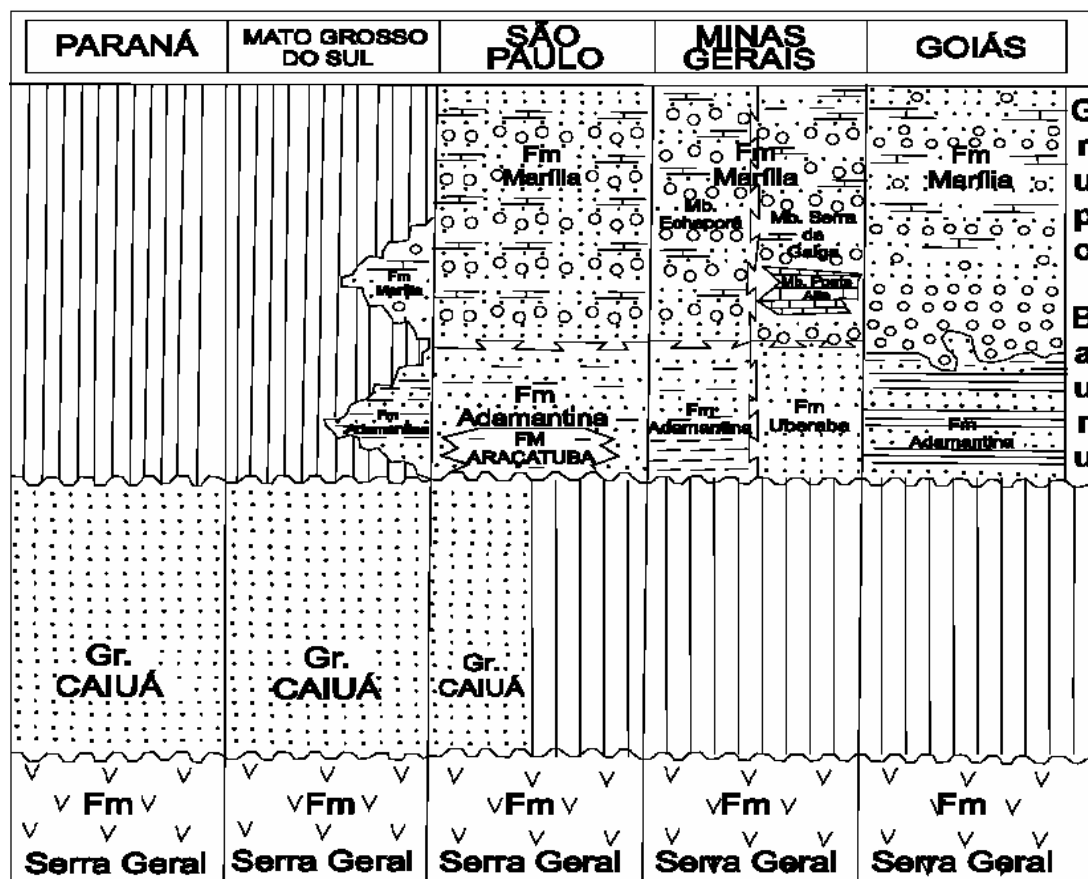


Figura 16: Litoestratigrafia do Grupo Bauru e suas relações de contato com Grupo Caiuá e Formação Serra Geral, em diferentes áreas do território brasileiro (Retirado de Batezelli, 2003).

Potencialmente associáveis à *Sphagesaurus*, as “formas Presidente Prudente”, “Iturama” e “Monte Alto” parecem estar no âmbito do mesmo contexto geológico. Quase todas provêm do Estado de São Paulo, sendo que apenas a segunda é oriunda de Minas Gerais.

As “formas Presidente Prudente” (DGM-1411R) e “Iturama” (MN-3840-V) são referidas como procedentes de localidades próximas respectivamente às cidades de Presidente Prudente e Iturama, como indica sua designação (Kellner *et al.*, 1995; Pol, 2003). A “Forma Monte Alto” (MPMA-15-1/90) tem procedência mais específica, sendo proveniente de sítio localizado 8 km a Noroeste do Município de Monte Alto, ao sopé da Serra da Água Limpa, no Bairro de Cachoeira (região próxima a Catanduva) (Bertini & Arruda-Campos, 1995; Andrade & Bertini, 2003). Todas as três formas acima consideradas estão, com alguma segurança, relacionadas a sedimentos da Formação Adamantina.

Falta ao registro sumário da “Forma Peirópolis” um maior detalhamento quanto a informações de cunho geológico (Campos & Azevedo, 1992; Azevedo *et al.*, 1999; Bertini & Carvalho, 1999). Este material foi coletado em Peirópolis, Município de Uberaba, Estado de Minas Gerais, em sedimentos provenientes do Membro Serra da Galga da Formação Marília (Maastrichtiano), em arenitos carbonáticos.

No Estado de São Paulo, onde ocorrem *Marillasuchus*, *Sphagesaurus* e as formas “Presidente Prudente” e “Monte Alto”, os sedimentos das formações Araçatuba e Adamantina podem estar parcialmente recobertos pela Formação Marília (Fulfaro & Perinotto, 1996; Carvalho & Bertini, 2000). Em Minas Gerais, a distribuição das unidades do Grupo Bauru apresenta diferenças significativas em relação ao Estado de São Paulo. Na localidade de ocorrência da “Forma Peirópolis” o Membro Serra da Galga se encontra sobreposto a um calcário, correspondente ao Membro Ponte Alta, também considerado como integrante da Formação Marília (Figura 16). Maiores considerações sobre a relação destas unidades podem ser encontradas em Fulfaro & Perinotto (1996).

Suguiu *et al.* (1977) indicam ambiente deposicional de baixa energia para a Formação Araçatuba, traduzindo-se em amplas planícies de inundação ou várzeas e lagos, formados por represamento nas irregularidades do substrato basáltico Serra Geral. Segundo Batezelli (1998) provavelmente representa o resultado da deposição proporcionada por um grande ambiente lacustre, progressivamente assoreado por um sistema fluvial, que por sua vez resultou na deposição dos sedimentos da Unidade Adamantina.

Soares *et al.* (1980) consideram que o ambiente deposicional da Formação Adamantina era um extenso sistema meandrante distal, com predomínio pelítico para Sul, gradando para psamítico, entrelaçado distal, a Leste e Norte. Para Fernandes (1992), Fernandes & Coimbra (1996), Kellner & Campos (1999) a sedimentação desta unidade deu-se em rios entrelaçados, sob clima semi-árido.

### **Bacia dos Parecís**

A Bacia dos Parecís (Figura 17) apresenta apenas uma espécie reportada até o momento. Esta estrutura bacinal pouco conhecida, com extensão aproximada de 500.000 km<sup>2</sup>, apresenta registro extenso, provavelmente abrangendo sedimentos de idades paleozóica, mesozóica e cenozóica (Marconato *et al.*, 2003).

O material da “Forma Parecís” provém do Município de Porto Alegre do Norte (Estado de Mato Grosso), a partir da Formação Parecís (Marconato *et al.*, 2003). Estes autores atribuem esta unidade ao Cretáceo Superior, baseada na própria identificação do material, como pertencente a Notosuchia.

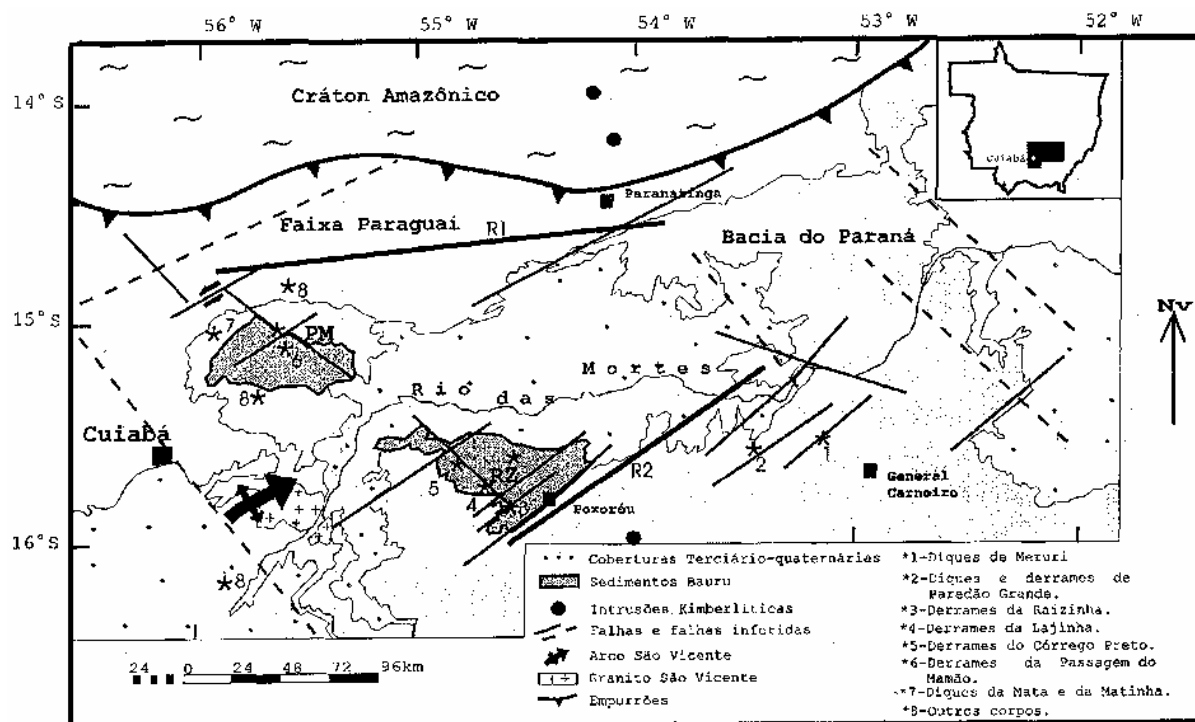


Figura 17: Localização da Bacia dos Parecís (modificado de Weska *et al.*, 1996).

Weska *et al.* (1996) não mencionam Formação Parecís, mas apresentam como unidade geológica do Cretáceo Superior, na região, o nome Cambambe. Segundo Schultz (comunicação pessoal, 2004), a “Forma Parecís” provém efetivamente da Formação Cambambe.

Pouco se sabe de estratigrafia e correlação das unidades desta bacia, sendo que estes sedimentos tiveram idades atribuídas de forma completamente discrepante, de Proterozóico a Terciário. Segundo Weska *et al.* (1996) o conjunto de depósitos, que os autores preferem considerar como afloramentos do Grupo Bauru em Mato Grosso, é constituído pela seguinte seqüência: formações Aquidauana, Palermo, Botucatu, Intrusão Tamburi, formações Paredão Grande, Quilombinho, Cachoeira do Bom Jardim, Cambambe e Cachoeirinha.

Os sedimentos de onde provém o espécimen são formados por arenitos avermelhados finos a grossos, feldspáticos e quartzosos, podendo estar intercalados a conglomerados basais estratificados e argilitos-siltitos arroxeados, eventualmente silicificados (Marconato *et al.*, 2003). Os restos da “Forma Parecís” se encontravam em sedimentos compostos mais abaixo por siltitos/argilitos calcíferos laminados, cinza-esverdeados a avermelhados, e mais acima por arenitos e siltitos estratificados a laminados, vermelhos a amarelos (Marconato *et al.*, 2003).

Os estudos sobre ambientes deposicionais da Bacia dos Parecís é tão limitado quanto o conhecimento sobre suas unidades, mas ainda assim são considerados continentais. Arai (2002) interpreta a região como evidência da ocorrência de mares internos no Cretáceo. Os sedimentos aos quais estão associados os restos da “Forma Parecís”, no entanto, são apresentados como sendo de origem lacustre (siltitos e arenitos cinza-esverdeados a avermelhados) e flúvio-eólicos (arenitos e siltitos vermelhos a amarelados), tendo se sucedido no tempo (Marconato *et al.*, 2003), talvez representando um evento regressivo.

### **Bacia de São Luis-Grajaú**

Na Bacia de São Luis-Grajaú (Figura 18) ocorre apenas *Candidodon itapecuruense*, descrito a partir de um número limitado de materiais.

A Bacia de São Luis-Grajaú foi recentemente desvinculada da Estrutura Bacinal do Parnaíba, sendo caracterizada como um conjunto de unidades geneticamente relacionadas, limitada por discordâncias regionais, no âmbito de um contexto policíclico (Rossetti, 2001). Apresenta extensão aproximada de 145.000 km<sup>2</sup>, estendendo-se pelo Centro-Norte do Estado do Maranhão (Anaisse Jr. *et al.*, 2001; Medeiros, 2001).

Rossetti (2001) explica a formação deste conjunto de sedimentos como resultado de um processo de rifteamento que se estendeu do Aptiano ao neo-Albiano/Cenomaniano, durante o processo de quebra da Gondwana. Sua coluna litoestratigráfica é composta pelas formações Codó e Grajaú e pelo Grupo Itapecuru. Este último é dividido em Unidade Indiferenciada, formações Alcântara e Cujupe (Rossetti *et al.*, 2001) (Figura 19).

O material de *Candidodon itapecuruense* é proveniente da margem direita do Rio Itapecuru (próximo à ponte da BR-222, no Município de Itapecuru-Mirim, Maranhão), na região Norte-Nordeste da bacia (Figura 20). Os sedimentos são parte do Grupo Itapecuru (provavelmente da Unidade Indiferenciada *sensu* Rossetti & Truckenbrodt, 1997).

O Material palinológico das localidades correlatas de Guariba e Querru sugerem ao espécimen de *Candidodon*, uma idade mesoalbiana (Pedrão *et al.*, 1993; Carvalho & Bertini, 2000; Nobre & Carvalho, 2002b).

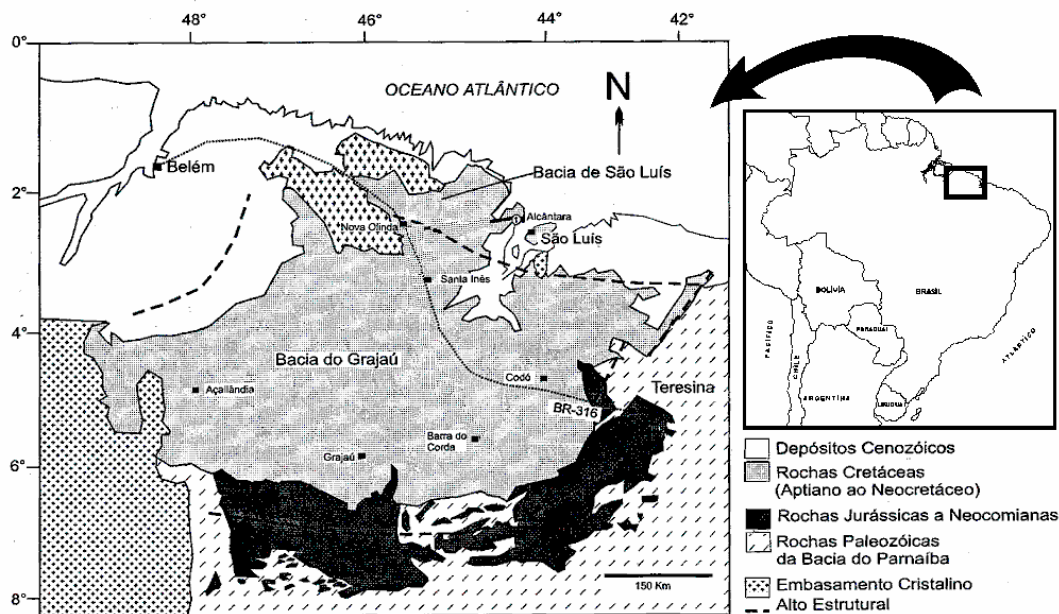


Figura 18: Mapa de localização da Bacia de São Luis-Grajaú e seus principais depósitos sedimentares (modificado de Rossetti, 2001).

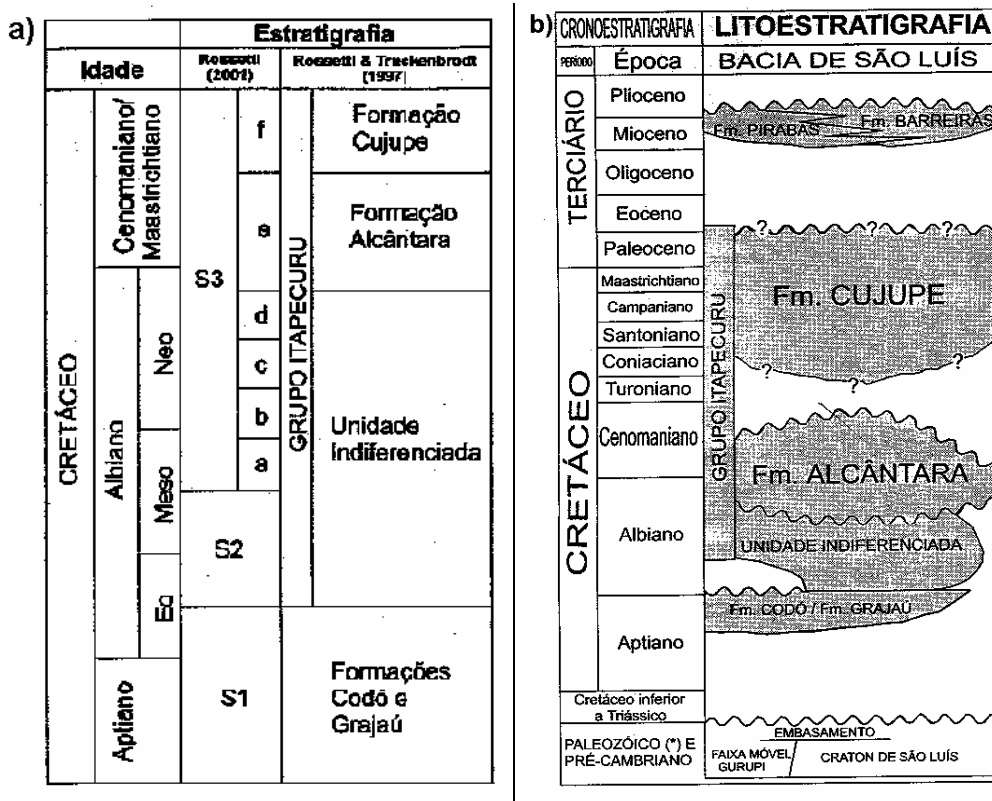


Figura 19: Unidades estratigráficas e litoestratigráficas da Bacia de São Luis-Grajaú: a) estratigrafia das unidades da Bacia; b) litoestratigrafia (a - como em Rossetti, 2001; b - modificado de Anaisse Jr et al., 2001).

A chamada Unidade Indiferenciada é composta por uma variedade bastante ampla de sedimentos, incluindo arenitos e argilitos, ainda não totalmente descritos. O material-tipo de *Candidodon itapecuruense* foi encontrado em arenito avermelhado-esverdeado, intercalado com camadas centimétricas de siltito argiloso (Carvalho & Bertini, 2000), o que corresponde a Formação Alcântara, de idade neo-albiana/eo-cenomaniana.

Efetivamente, falta detalhamento nos estudos de datação, cronocorrelação e caracterização destes sedimentos, sendo que se prefere aqui tratar *Candidodon* com distribuição cronológica mesoalbiana/eocenomaniana. Considerando-se a arquitetura deposicional proposta para a Bacia de São Luís-Grajaú (Rossetti *et al.*, 2001), sobre a Unidade Indiferenciada estão depositados sedimentos das formações Alcântara e Cajupe, ambas do Cretáceo Superior (Cenomaniano-Maastrichtiano). Os depósitos da primeira teriam idade neo-albiana/eo-cenomaniana (Pedrão *et al.*, 1993; Medeiros & Schultz, 2001).

Campbell (1949) considera que a deposição da antiga “Formação Itapecuru” da “Bacia do Parnaíba”, teria ocorrido em ambiente fundamentalmente continental, caracterizado especialmente por córregos e pequenos lagos, sendo marinho ao Norte da bacia.

Vários autores (Carvalho, 1994; Carvalho & Bertini, 2000; Nobre & Carvalho, 2002b) consideram que a deposição destes sedimentos resultou de um sistema fluvial, provavelmente meandrante, no qual restos ósseos teriam se depositado em depósitos de pequenos canais fluviais, responsáveis pela progressiva colmatação de um lago de pequena profundidade.

Na interpretação de Rossetti (2001) a Unidade Indiferenciada corresponde a depósitos fluviais e de canais distributários. As unidades à ela sobrepostas, Formação Alcântara por exemplo, por outro lado, são especialmente identificadas como tratos de sistemas transgressivo e marinho indiferenciados, representando ambientes marinhos rasos a estuarinos.

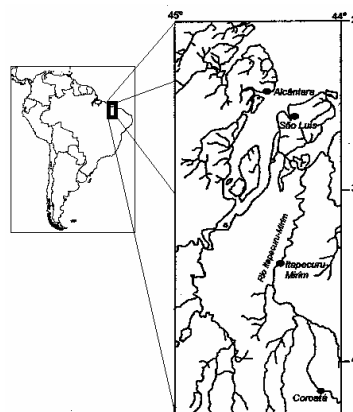


Figura 20: Localização do Rio Itapecuru-Mirim, em cuja região afloram sedimentos com material de *Candidodon itapecuruense* (modificado de Dutra & Malabarba, 2001).

## IV.2 – OUTRAS BACIAS DA AMÉRICA DO SUL

### IV.2.1 – Uruguai

#### Bacia do Litoral

Da Bacia do Litoral (Figura 21a) provém *Uruguaysuchus aznarezi* e *U. terrai*, ambos de mesmas localidade e horizonte.

Esta bacia, que se estende pela região Oeste do território uruguaio (províncias de Salto, Paysandú, Rio Negro, Colonia, Flores e Durazno), é atualmente reconhecida como unidade geneticamente independente em contexto policíclico, como em Goso Aguilar (1999) e Goso Aguilar *et al.*, (1999).

A Bacia do Litoral, previamente compreendida como parte integrante da Estrutura Bacinal do Paraná (Sprechmann *et al.*, 1981), apresenta dimensões bastante modestas (25.000 km<sup>2</sup>), estando delimitada pelos lineamentos Dayman-Bonete (Norte) e Martín García (Sul) (Goso Aguilar *et al.*, 1999).

A litoestratigrafia desta bacia é composta pelas formações Guichón, Mercedes-Asencio, Fray Bentos, Camacho, Salto, Libertad e Villa Soriano (figuras 21b e 22).

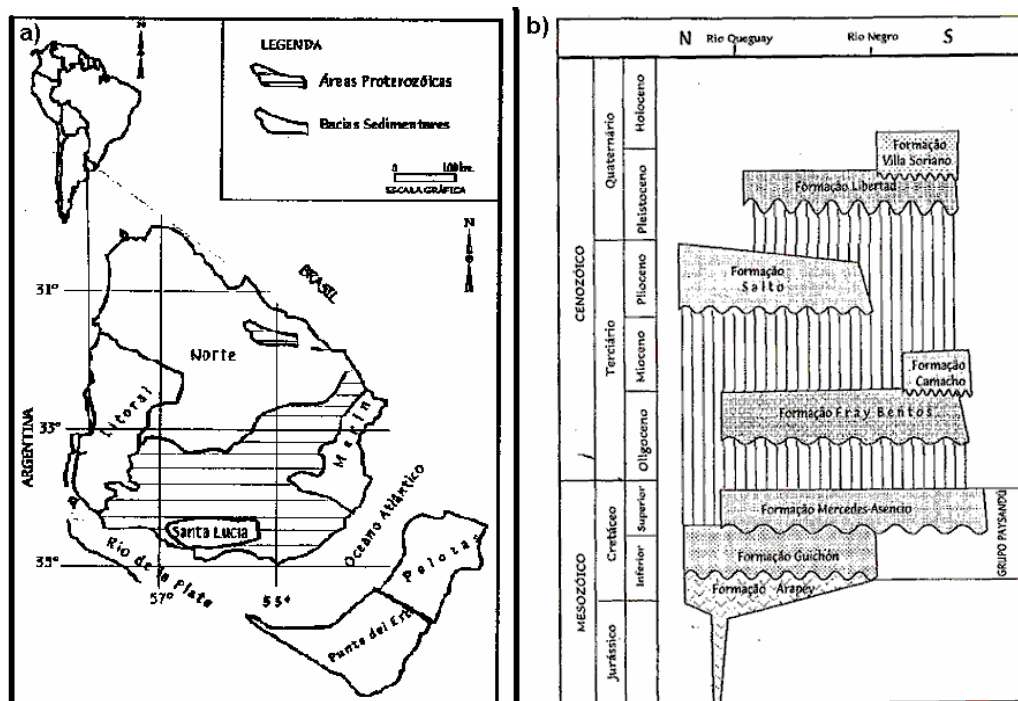


Figura 21: Bacia do Litoral e suas características: a) mapa de localização das principais unidades bacinais do Uruguai, incluindo a Bacia do Litoral; b) carta litoestratigráfica da Bacia do Litoral (ambas as imagens como em Goso Aguilar, 1999).

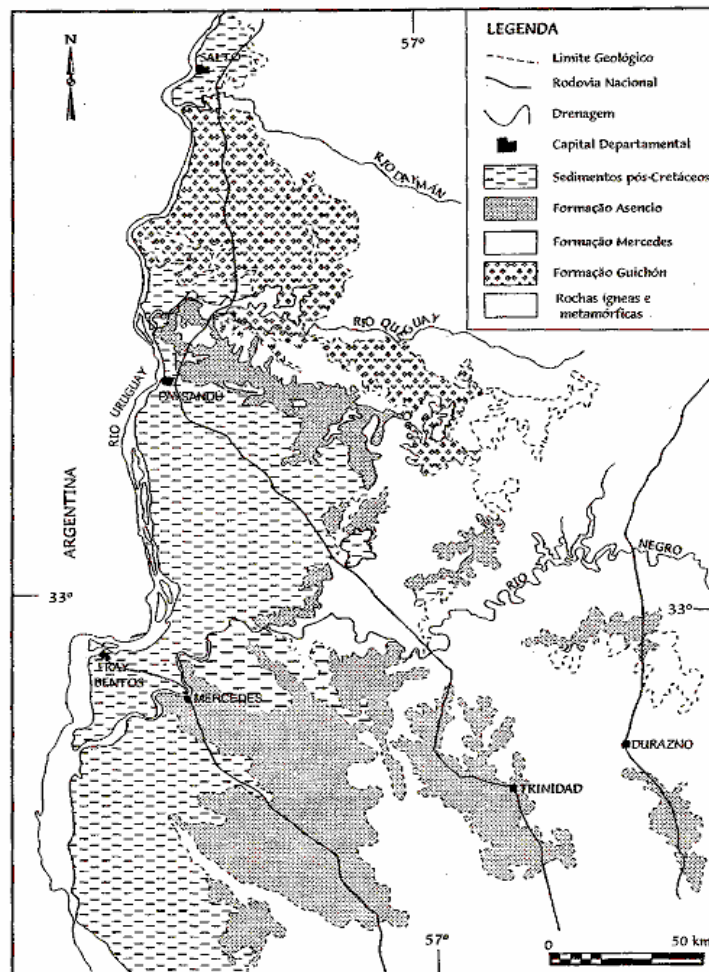


Figura 22: Mapa de distribuição das unidades componentes da Bacia do Litoral (como em Goso Aguilar, 1999).

Os materiais de *Uruguaysuchus* são provenientes de uma área de dois metros quadrados, em poço perfurado no Município de Guichón, em sedimentos da formação homônima, na Província de Paysandú, região Oeste do Uruguai.

Muito embora a Formação Guichón seja mais frequentemente relacionada ao Cretáceo Superior (Rusconi, 1933; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1978; Sprechmann *et al.*, 1981; Bertini & Carvalho, 1999), isto se deve essencialmente a correlação feita entre *Uruguaysuchus* e *Notosuchus* (Formação Bajo de la Carpa, Bacia de Neuquén). Efetivamente, a relação filogenética observada entre estas formas não sustenta esta correlação.

Neste trabalho são preferencialmente adotados os trabalhos de Goso Aguilar (1999) e Goso Aguilar *et al.* (1999), por estarem especificamente voltados para aspectos geológicos da Bacia do Litoral. Estes autores consideram uma correlação maior com o Cretáceo Inferior e eventualmente uma idade albiana-cenomaniana para esta unidade (Figura 21b).

A Formação Guichón (Figura 22) é composta especialmente por arenitos quartzosos finos a médios, feldspáticos, friáveis, de coloração avermelhada, freqüentemente apresentando carbonato de cálcio, em distribuição uniforme ou concentrada em pequenos corpos lenticulares. Estes sedimentos podem se apresentar localmente conglomeráticos, silicificados e/ou mais raramente com estratificações plano-paralelas ou cruzadas (Sprechmann *et al.*, 1981).

O material de *Uruguaysuchus* foi encontrado no contato entre arenito quartzítico, avermelhado/róseo, com núcleos de calcita, e depósito argiloso avermelhado friável, com estratificações plano-paralelas (Rusconi, 1933).

Observa-se que Rusconi (1933) descreve impregnação de carbonato de cálcio nos exemplares, sugerindo que a proveniência dos mesmos possa corresponder à base do arenito acima descrito.

Como resume Sprechmann *et al.* (1981) o ambiente deposicional proposto para a Formação Guichón seria continental subdesértico, com depósitos eólicos, ocorrendo eventos periódicos de chuvas torrenciais. Goso Aguilar (1999) identifica, na Bacia do Litoral, um trato de sistema flúvio-aluvial, com predominância de rios com extensas planícies arenosas e canais de baixa sinuosidade, além de algum retrabalhamento eólico das barras fluviais.

## **IV.2.2 – Argentina**

### **Bacia de Neuquén**

Na Bacia de Neuquén (Figura 23) ocorrem exemplares nas formações Candeleros (Sub-Grupo Rio Limay) e Bajo de la Carpa (Sub-Grupo Rio Colorado). A primeira destas unidades abriga *Araripesuchus patagonicus*, enquanto a segunda apresenta *Notosuchus terrestris* e *Comahuesuchus brachybuccalis* (Bonaparte 1991, 1996; Ortega, 2000; Leanza *et al.*, 2004).

Adicionalmente a “Forma Patagônia Norte” provém da mesma bacia sedimentar, de localidade não identificada (Pol *et al.*, 2001; Leanza *et al.*, 2004). Possui um porte bastante razoável, apresentando material sedimentar do Triássico Superior ao Paleoceno.

A seção cretácica da margem Sul da Bacia de Neuquén é composta pelas formações Picun Leufü, Limay, Bajada Colorada, Agrio, La Amarga (membros Puesto Antigual, Bajada de Caichigüe e Piedra Parada), Lohan Cura (membros Puesto Quiroga e Cullin Granda), Candeleros, Huincul, Cerro Lisandro, Portezuelo, Plottier, Bajo de La Carpa, Anacleto, Allen e Jagüel (Figura 24) (Leanza *et al.*, 2004).

As formações Candeleros, Huincul e Cerro Lisandro compõem o Sub-Grupo Rio Limay; as unidades Portezuelo e Plottier estão reunidas no Sub-Grupo Rio Neuquén; as formações Bajo de la Carpa e Anacleto correspondem ao Sub-Grupo Rio Colorado. Todo este conjunto é tratado como Grupo Neuquén. Outras duas unidades geológicas, Allen e Jagüel, compõem parte do Grupo Malargüe (Leanza *et al.*, 2004).

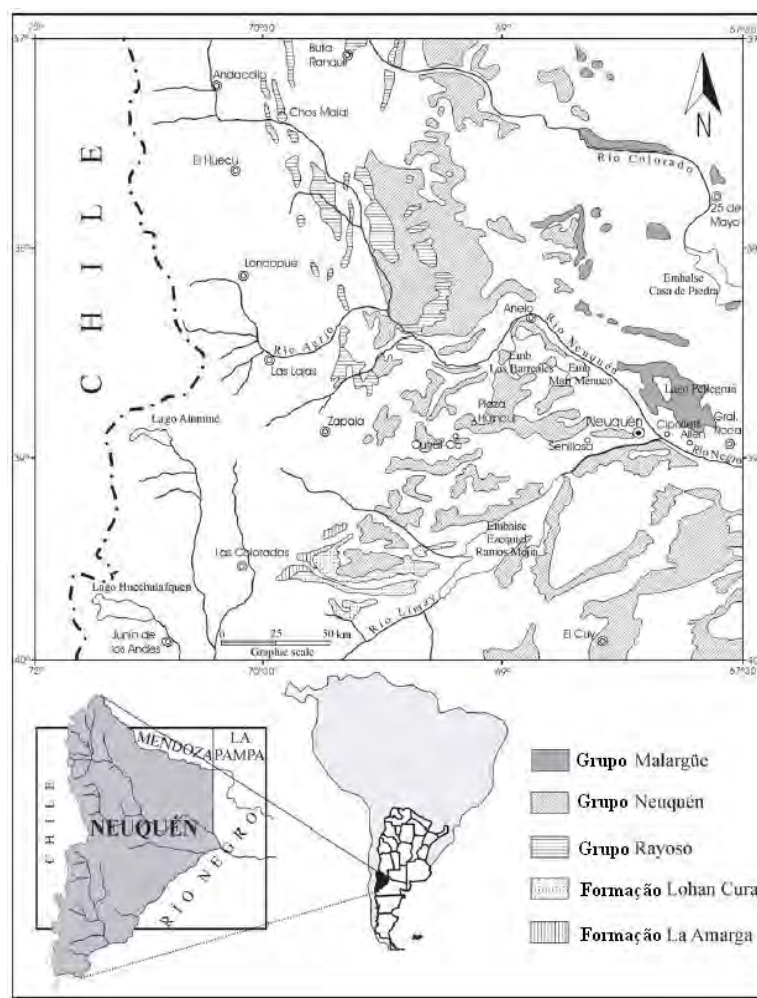


Figura 23: Mapa de distribuição das unidades componentes da Bacia de Neuquén (como em Leanza *et al.*, 2004).

*Araripesuchus patagonicus* provém de afloramento localizado 5 km à Sudoeste da Cidade de El Chocón, próximo ao Embalse Ezequiel Ramos Mexia, pouco mais de 40 km a Sudoeste de Neuquén. Os espécimens se encontram em matriz de arenito ferruginoso, na seção inferior da Formação Candeleros (Sub-Grupo Rio Limay).

As formas “La Buitrera I” e “La Buitrera II” também procedem desta formação, a partir da localidade “El Anfiteatro”, no Norte da Patagônia, sem que maiores detalhes sejam fornecidos (Pol *et al.*, 2001; Leanza *et al.*, 2004; Apesteguia, comunicação pessoal, 2004).

SYSTEMS	STAGES (With age boundaries in Ma)	STRATIGRAPHIC UNITS		Ma	TETRAPOD ASSEMBLAGES	
UPPER CRETACEOUS	65.0 ± 0.1	MALARGÜE GROUP (pars)	Jagüel Fm	79		
	MAASTRICHTIAN		Allen Fm			ALLENIAN
	71.3 ± 0.5		<i>Huantraiquican unconformity</i>			
	CAMPANIAN	NEUQUEN GROUP	Rio Colorado Subgroup		Anacleto Fm	COLORADOAN
	83.5 ± 0.5		Bajo de la Carpa Fm			
	SANTONIAN		Rio Neuquen Subgroup		Plottier Fm	NEUQUENIAN
	85.8 ± 0.5		Portezuelo Fm			
CONIACIAN	Rio Limay Subgroup		Cerro Lisandro Fm	LIMAYAN		
89.0 ± 0.5		Huincul Fm				
TURONIAN		Candeleros Fm				
93.5 ± 0.2	CENOMANIAN					
LOWER CRETACEOUS	98.9 ± 0.6		<i>Main Miranican unconformity</i>		98	
	ALBIAN	Lohan Cura Fm	Cullín Grande Mbr	LOHANCURAN		
	112.2 ± 1.1		Puesto Quiroga Mbr			
	APTIAN		<i>Middle Miranican unconformity</i>			117
	121.0 ± 1.4	La Amarga Fm	Piedra Parada Mbr	AMARGAN		
	BARREMIAN		B. de Caichigüe Mbr			
	127.0 ± 1.6		Puesto Antigüal Mbr			
HAUTERIVIAN		<i>Initial Miranican unconformity</i>		128		
132.0 ± 1.9	Mendoza Group	Agrio Fm	<i>Transition zone</i>			
VALANGINIAN			<i>Catanililican unconformity</i>		134	
136.5 ± 2.2	Bajada Colorada Fm					
BERRIASIAN	Mendoza Group	Picún Leufú Fm	L. Nogueira Gr.	Limay Fm		
141.7 ± 0.5		Vaca Muerta Fm		Ortiz Fm		
UPPER JURASSIC		144.2 ± 2.6	Qda. del Sapo Fm		Pichi P. Leufú Fm	
KIMMERIDGIAN	146		<i>Araucanican unconformity</i>		144	

Figura 24: Estratigrafia das unidades da Bacia de Neuquén, segundo proposta de Leanza et al. (2004).

A idade atribuída para a Formação Candeleros é albiana-cenomaniana. Ortega *et al.* (2000) sugerem que a seção de onde provém o material seja provavelmente albiana. Por outro lado Leanza *et al.* (2004) preferem delimitar Cenomaniano para estes mesmos sedimentos.

Os arenitos se apresentam dispostos em corpos tabulares, com interclastos pelíticos, sendo interpretados como o resultado de inundação rápida. Os sedimentos da Formação Candeleros são descritos como arenitos grossos a médios, com coloração variando de violeta a púrpura, vermelha-escura ou marrom, combinados com conglomerados. Podem estar intercalados por siltitos e argilitos (Leanza *et al.*, 2004).

Os holótipos de *Notosuchus* e *Comahuesuchus* provém do mesmo nível estratigráfico, da Formação Bajo de la Carpa, seção arenosa inferior do Sub-Grupo Rio Colorado, a partir de afloramentos relativamente próximos à Cidade de Neuquén.

*Notosuchus* foi coletado em ao menos uma segunda localidade na região, também próxima da Cidade de Neuquén (Sudeste), porém em território da Província de Rio Negro (coletas em 1989-1991; Bonaparte, 1996).

A idade para os materiais de *Notosuchus* e *Comahuesuchus* mais provavelmente é santoniana-campaniana. Bonaparte (1996) prefere delimitar Coniaciano para estes materiais, enquanto Bertini & Carvalho (1999) atribuem cronologia coniaciana-santoniana. Leanza *et al.* (2004) propoem uma idade santoniana, a partir de Bonaparte (1991).

Os sedimentos da Formação Bajo de la Carpa são usualmente descritos como arenitos avermelhados (Bonaparte 1991, 1996; Ortega *et al.*, 2000). Leanza *et al.* (2004) descrevem a Formação Bajo de la Carpa como camadas de arenitos grossos, de cores violeta a rósea, intercaladas por siltitos e argilitos avermelhados.

A associação monoespecífica de materiais articulados (*Araripesuchus patagonicus*), presente na Formação Candeleros, parece indicar rápido soterramento (Ortega *et al.*, 2000). Estes sedimentos são interpretados como um ambiente fluvial (entrelaçado a meandrante), associado a corpos de água rasos de extensão variada, parte deles relativamente amplos (Ortega *et al.*, 2000; Leanza *et al.*, 2004). Leanza *et al.* (2004) sugerem a ocorrência de condições eólicas e pantanosas.

O paleoambiente representado pela Formação Candeleros estaria sujeito a súbitos episódios de inundação, apresentando clima temperado, com períodos alternados de chuva e seca (Calvo & Gazzera, 1989; Ortega *et al.*, 2000). As seções inferior e média do Sub-Grupo Rio Colorado são também interpretadas como um sistema fluvial, com rios anastomosados, dando progressivamente lugar a planícies de inundação (Bonaparte, 1991; Leanza *et al.*, 2004).

### V.3 – NOTOSUCHIA EM OUTROS CONTINENTES

O contexto geológico das unidades sedimentares de África, Ásia e Oceania, ao contrário do que ocorre com América do Sul e Europa, apresenta pouco consenso sobre sua organização.

Na África, em particular, a evolução tectônica/crustal policíclica propiciou o desenvolvimento de um amplo e complexo conjunto de pequenas bacias pós-paleozóicas, entre as quais há pouca correlação até o momento. Efetivamente, o processo de formação e evolução de vales riftes no continente africano não se encontra finalizado, e estas estruturas permanecem em constante evolução.

Como ressaltam Jacobs *et al.* (1996), o registro fóssil da África pode se apresentar particularmente bom em determinados intervalos, ou pobre em outros.

Destaca-se que, entre os artigos relacionados às espécies de notossúquios africanos, poucos trazem uma descrição detalhada do contexto geológico das espécies tratadas. As unidades geológicas são freqüentemente apresentadas sem uma referência estrutural maior e sua relação com outras unidades, mesmo que próximas, torna-se prejudicada.

Na maior parte dos casos, a identificação de ocorrência para determinada bacia sedimentar não inclui a litoestratigrafia em questão. Optou-se portanto por uma descrição mais sumária da Geologia das espécies ou formas da África, o mesmo se estendendo àquelas encontradas em Ásia e Oceania.

Observa-se ainda que as bacias sul-americanas e indianas, embora também tenham surgido em um contexto policíclico, apresentam propostas litoestratigráficas muito mais coesas e congruentes do que as existentes para África.

Na África continental ao menos duas regiões apresentam material seguramente atribuído a Notosuchia: Bacia de Tegama (*Anatosuchus* e cf. *Araripesuchus wegneri*) e Zona-Rifte de Rukwa-Malawi (*Malawisuchus*). A Estrutura Bacinal de Khoum, assim como sedimentos cretácicos provenientes do Marrocos, contém outros materiais associáveis a *Araripesuchus*. Do Egito provém *Libycosuchus*, um metassuquiano de relações duvidosas.

Material notossuquiano também é identificado na Bacia de Mahajanga, em Madagascar (*Simosuchus*). Esta grande ilha representa estrutura tectônica originária da Placa da Índia, a despeito de sua presente proximidade com o atual continente Africano. Por fim dois materiais, com contexto geológico particularmente escasso, são *Chimaerasuchus paradoxus* e a “Forma New South Wales”. A primeira provém da região Centro-Sudeste da China, da Formação Wulong, enquanto a segunda da Unidade Griman Creek, New South Wales, Austrália. Além disto, os “Deccan Traps” indianos também abrigam forma eventualmente relacionável a Notosuchia.

### IV.3.1 - África Continental

#### **Bacia de Tegama**

Na Bacia de Tegama (Figura 25) ocorrem cf. *Araripesuchus wegneri* (Formação Elrhaz) e *Anatosuchus minor* (contato entre as formações Elrhaz e Echkar), ambos provenientes da localidade de Gadoufaoua (Distrito de Agadez, República do Niger).

Gadoufaoua representa estreita faixa de sedimentos, com cerca de 150 km de extensão e pouco menos de 2 km de largura, situada aproximadamente 170 km a Sudeste da Cidade de Agadez. Nesta bacia é comum a ocorrência de arenitos, siltitos e argilitos, sem que exista um maior detalhamento sobre organização e características destes depósitos. São genericamente atribuídos ao Cretáceo Inferior (Aptiano) (Taquet, 1982).

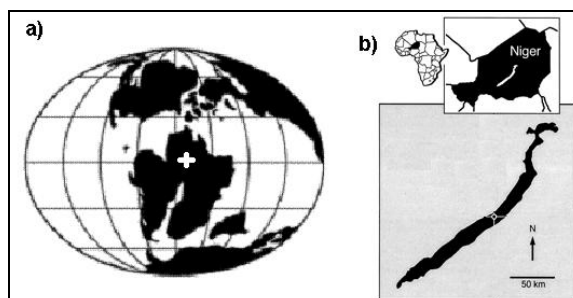


Figura 25: Bacia de Tegama: a) reconstrução das massas continentais durante o Cretáceo, evidenciando a localização da Bacia de Tegama; b) localização atual da Bacia de Tegama, onde pode-se observar a forma particularmente alongada (modificado de Sereno *et al.*, 1998).

#### **“Malawi Dinosaur Beds”**

As chamadas “Dinosaur Beds” representam unidade litoestratigráfica que carece de estudos mais aprofundados de caracterização, sendo apenas informalmente tratada (Jacobs *et al.*, 1996).

A referência geral às “Dinosaur Beds” causa confusão, uma vez que Índia e Madagascar, por exemplo, também apresentam unidades assim designadas, sem que exista, até o momento, qualquer cronocorrelação mais aprofundada. São sedimentos mesozóicos apenas.

A descrição aqui relacionada abrange apenas os afloramentos assim designados na região do Distrito de Karonga, sendo referidos como “Malawi Dinosaur Beds” (Figura 26).

Nesta unidade ocorre *Malawisuchus*, juntamente com dentes isolados de cf. *Araripesuchus wegneri*. Está relacionada à Zona-Rifte de Rukwa-Malawi, na porção mais ao Sul do Rift Leste Africano. Seus sedimentos se encontram depositados diretamente em um hemi-graben de pequena extensão (menos de 10 km) (Jacobs *et al.*, 1992, 1996).

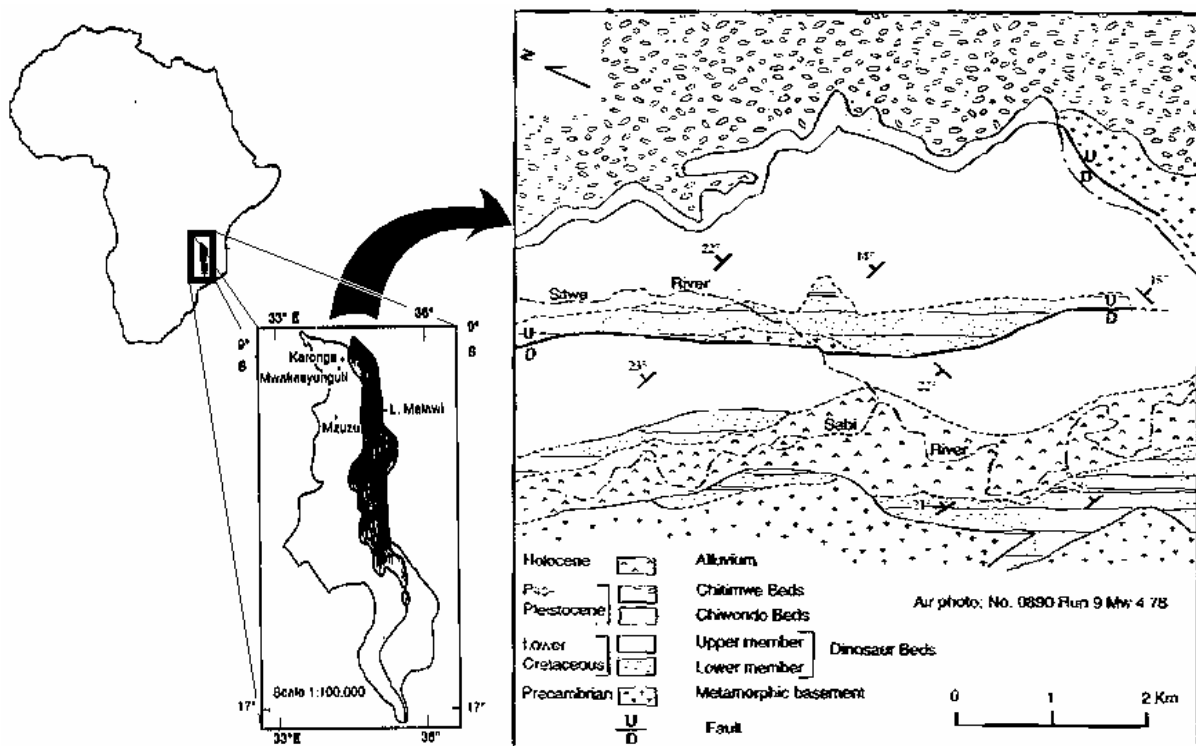


Figura 26: Localização da área de Mwakasyunguti, Distrito de Karonga, onde afloram as “Dinosaur Beds” do Malawi. O mapa à direita apresenta a distribuição dos principais sedimentos na localidade (modificado de Jacob *et al.*, 1996; Gomani, 1997 ).

As “Malawi Dinosaur Beds” apresentam estrutura interna composta de membros inferior (não fossilífero; lamitos e arenitos vermelhos a roxos) e superior (rico em material fóssil).

O membro superior apresenta alternância de camadas brancas e avermelhadas, de arenitos com estratificações cruzadas, de origem fluvial, interpretados como de canais entrelaçados (Gomani, 1993; Jacobs *et al.*, 1996). Ocorrem materiais articulados (especificamente *Malawisuchus*), bem como dentes isolados e ossos de vários tipos de vertebrados (peixes, anuros, testudinos, outros crocodilomorfos e dinossauros). De um modo geral, estes sedimentos são reconhecidos como de idade aptiana-albiana.

### **Bacia de Khoum**

A Bacia de Khoum (Figura 27), localizada no Norte da República de Camarões, abriga material dentário relacionado a cf. *Araripesuchus wegneri*. Formou-se sobre um hemigraben com cerca de 80 km de extensão, preenchido com sedimentos fluviais, lacustrinos e de planícies de inundação, de idade cretácica.

Está relacionada a uma estrutura maior, o aulacógeno de Benue, que se estende além dos Camarões, por território nigeriano, em direção ao atual Golfo da Guiné, formado por sedimentos pós-aptianos (Jacobs *et al.*, 1996).

Congleton (1990) reconhece a presença de dois membros bem definidos: Mbissirri, mais antigo e, sobreposto a este, Grés de Gaba, separados por um contato de natureza gradacional (Figura 27b). Estes membros compõem, em conjunto, a Formação Khoum. Os materiais de cf. *Araripesuchus wegeneri* se encontram no Membro Grés de Gaba, que apresenta arenitos (arcóseos) médios a grossos, com estratificações cruzadas, conglomerados e lentes de lamitos e paleo-solos. Estes sedimentos são interpretados como um sistema fluvial entrelaçado.

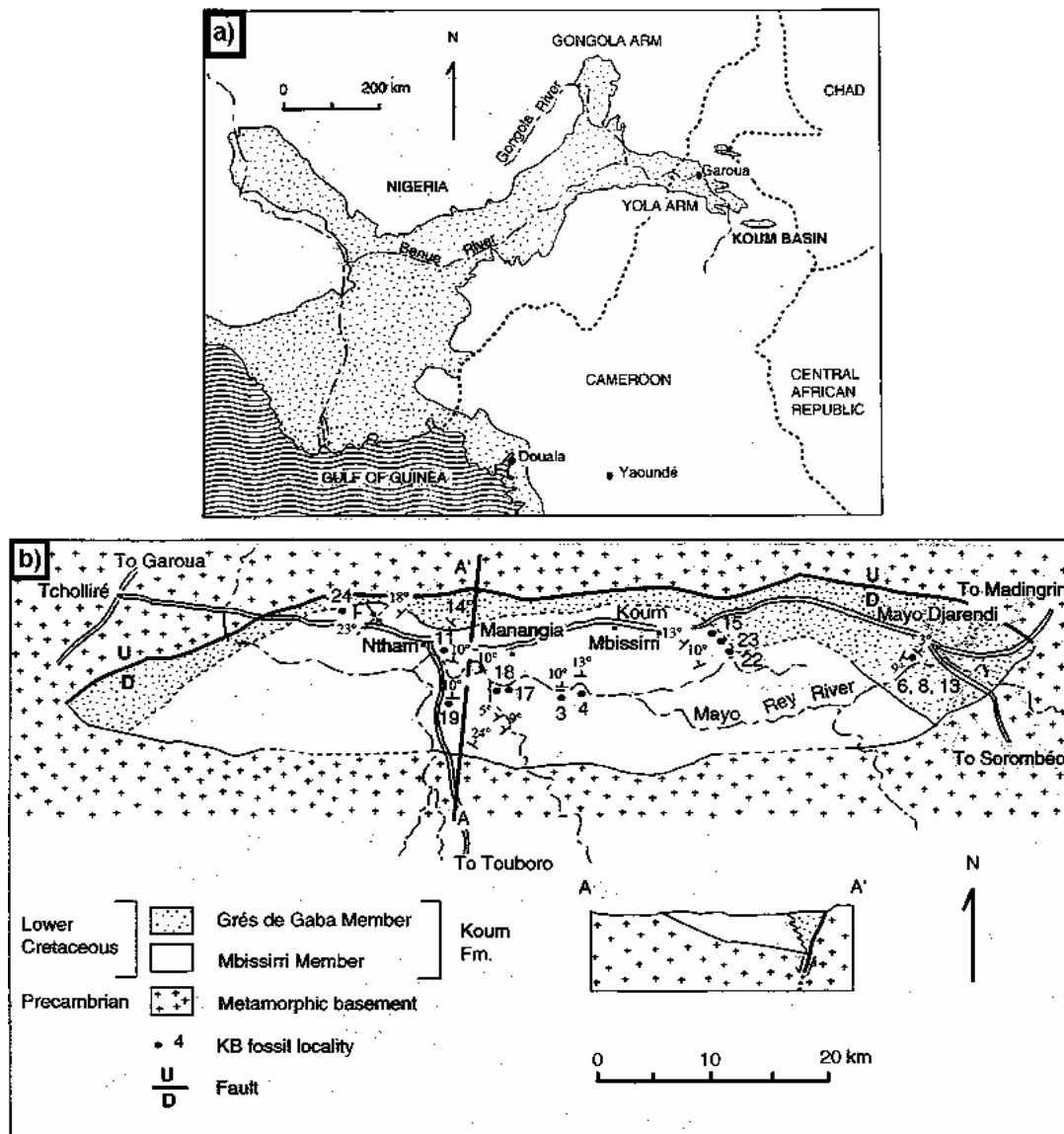


Figura 27: Bacia de Khoum: a) localização da Bacia de Khoum, na porção Norte de Camarões; b) unidades sedimentares da Bacia de Khoum, onde a linha A'-A representa um perfil N-S com as subunidades componentes da Formação Khoum, representando o contato de natureza gradacional (ambas modificadas de Jacobs *et al.*, 1996).

Congleton *et al.* (1992) sugerem correlação do Membro Grés de Gaba com afloramentos da localidade de Gadoufaoua de Niger, com base em similaridades faunísticas, particularmente dentes de *Ouranosaurus* (Euornitopoda, Dinosauria) e cf. *Araripesuchus*

*wegereri*. A partir desta correlação, Jacobs *et al.* (1996) preferem assumir idade não mais antiga que Aptiano para o Membro Grés de Gaba. Talvez seja mais nova, mas ainda limitada ao Cretáceo Inferior.

Colin *et al.* (1992), por outro lado, preferem atribuir idade barremiana-aptiana à estes sedimentos, a partir da presença do ostrácode *Cypridea minuscula*, também encontrado na Formação Candeias da Bacia do Recôncavo (Berriasiano-Hauteriviano, segundo Jacobs *et al.*, 1996).

### IV.3.2 - Placa da Índia

#### Bacia de Mahajanga

Geneticamente relacionada com a Placa da Índia, a Ilha de Madagascar está localizada próxima da costa Sul-Sudeste da África. Abriga a Bacia de Mahajanga (Figura 28), que apresenta registro de *Simosuchus clarki*, proveniente de localidade próxima a Berivotra (região Noroeste de Madagascar), bem como da “Forma Madagascar”.

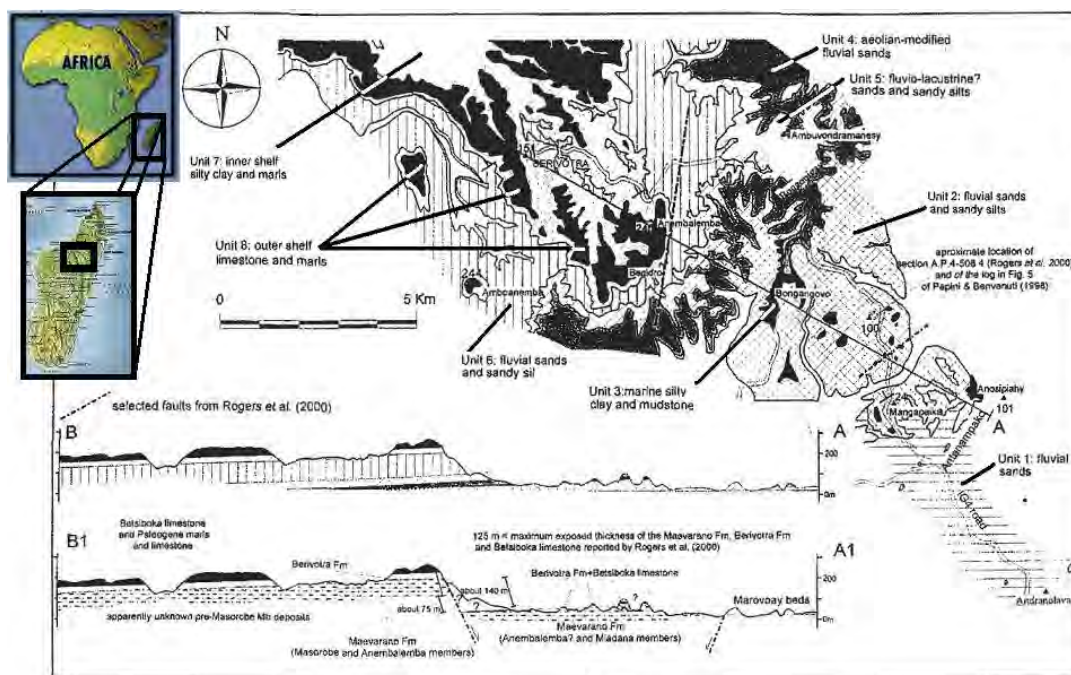


Figura 28: Mapa de distribuição das principais litologias da Bacia de Mahajanga, na região de Berivotra, onde foi encontrado *Simosuchus clarki* (modificado a partir de Papini & Benvenuti, 2001).

Como ocorre com a caracterização de contexto geológico para várias outras espécies, existe alguma discordância quanto a delimitação cronológica desta unidade, aparentemente

restrita ao Cretáceo Superior tardio. Adicionalmente a própria organização das unidades estratigráficas se encontra em discussão (Rogers *et al.*, 2000; Papini & Benvenuti, 2001).

Por fim, Buckley & Brochu (1996) e Buckley *et al.* (2000) apresentam uma quantidade muito restrita de informações de cunho geológico sobre os sedimentos de onde provém estes materiais. Não é possível nem mesmo descrever o tipo de substrato no qual os espécimens se encontravam preservados.

O sedimento em questão poderia ser, mais provavelmente, um arenito pouco selecionado de origem fluvial, informação obtida a partir de mapa geológico em Papini & Benvenuti (2001). No caso da “Forma Madagascar” não há em absoluto informações sobre os depósitos de onde o material foi coletado.

### **Formação Lameta**

As “Deccan Traps” (Figura 29a) apresentam material eventualmente associável à Notosuchia (VPL-JU-IR-107, Morfótipo III de Prasad & Broin, 2002). Em relação aos aspectos geológicos, cabe ressaltar que os sedimentos propriamente ditos se encontram presos entre camadas sobrepostas de derrame basáltico, sendo por isto conhecidas como “Inter-Trappean Beds”, do Cretáceo Superior.

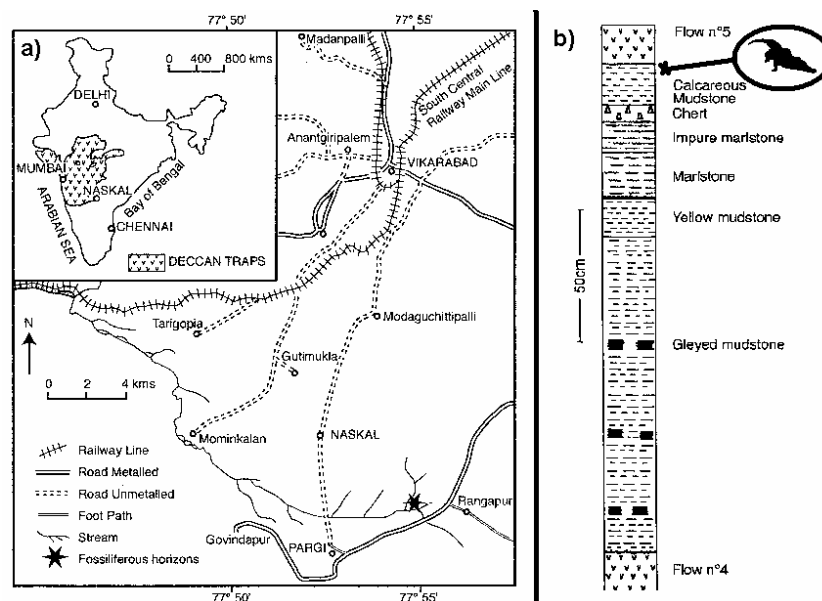


Figura 29: Formação Lameta e ‘Forma Naskal’: a) mapa da Índia, apresentando a extensão das “Deccan Traps” e a localização dos afloramentos com material fóssil; b) coluna litoestratigráfica localizando os derrames basálticos 4 e 5 e o material crocodilomorfo (a - como em Prasad & Broin, 2002; b - modificado de Prasad & Broin, 2002).

Formalmente descritos como Formação Lameta, estes acamamentos se encontram separados por basaltos variados. O material foi coletado na região entre as cidades de

Naskal, Pargi e Rangapur (17°13'S; 77°52'O), em seção sedimentar delimitada pelos derrames basálticos números 4 e 5, imediatamente abaixo deste último (Figura 29b).

O material fóssil foi coletado em lamito calcário friável, de cores branca e amarela, contendo nódulos calcários, rizólitos, calcretes e coprólitos. A datação mais recente dos sedimentos intra e infra-basaltos atribui idade maastrichtiana para o conjunto, sendo baseada em uma miríade de dados geocronológicos, paleomagnéticos e palinológicos, além de correlações com fósseis (foraminíferos, ostrácodos, peixes e dinossauros) (Khajuria *et al.*, 1994).

Os sedimentos da Formação Lameta representam uma situação deposicional bastante particular. Segundo Prasad & Broin (2002), a região seria dominada por um sistema de bacias lacustres, tanto pequenas quanto extensas, mas sempre rasas (não mais que 5 m de profundidade). Esta região deveria possuir razoável diversidade biológica, comportando ao menos um tipo de crocodilomorfo.

Extensos derrames basálticos sucessivos, englobando um período de três a cinco milhões de anos, repetidamente recobriram a região Oeste da atual Índia peninsular, originando acamamentos intercalados por camadas de basaltos.

### **IV.3.3 - Oceania**

#### **Formação Griman Creek**

O registro da “Forma New South Wales” procede da localidade de Lightning Ridge, região Sudeste da Austrália (Clemens *et al.*, 2003). O material provém mais especificamente de uma concessão de mineração denominada Vertical Bill's, em Three Mile Field.

Não foram encontradas informações mais detalhadas sobre contextos geológico e estratigráfico deste espécimen, além do fato de que este material provém da Formação Griman Creek. É identificada como sendo de idade albiana e caracterizada pela grande quantidade de material opalizado, inclusive com extração comercial.

### **IV.3.4 - China**

#### **Formação Wulong**

*Chimaerasuchus paradoxus* é a única espécie asiática, não indiana, até o momento descrita. Sobre ela, faltam várias informações referentes ao contexto geológico. O material é proveniente de afloramentos da Formação Wulong, Província de Hubei (Centro-Sudeste da China), tendo sido coletados junto ao Rio Yang-Tzé, na margem oposta à cidade de Yichang (Figura 30).



Figura 30: Mapa da China, evidenciando a Província de Hubei, onde ocorrem os afloramentos da Formação Wulong (mapas modificados a partir de Open World, 2005; disponível em <<http://www.maps-of-china.com>>).

Embora existam poucas referências disponíveis tratando da Geologia desta unidade geológica (bacia sedimentar, origem, sistema deposicional, etc.), sabe-se que os sedimentos da Formação Wulong são reconhecíveis apenas na região próxima à cidade de Yichang, que faz parte de uma grande bacia sedimentar no Sul da China (Yang *et al.*, 1979). Na região de Hubei, onde *Chimaerasuchus paradoxus* foi coletado, a seqüência estratigráfica da seção cretácica corresponde às formações Donghu, Wulong, Luojiangtan, Honghuatao e Lumagang (Yang *et al.*, 1979) (Figura 31).

Segundo Yang *et al.* (1979), os sedimentos da Formação Wulong seriam compostos por arenitos e siltitos avermelhados, com abundantes concreções calcárias, com lentes de lamitos verde-acinzentados ou variegados. As seções inferiores podem apresentar conglomerados, enquanto as superiores apresentam ciclotemas bem desenvolvidos. Os sedimentos desta formação são correlacionáveis ao limite Cretáceo Inferior/Superior (Yang *et al.*, 1979), estando provavelmente mais relacionados a Aptiano-Albiano (Hao *et al.*, 1986; Wu *et al.*, 1995; Wu & Sues, 1996). Ressalta-se que o holótipo é o único exemplar conhecido desta espécie, não havendo outros vertebrados provenientes da mesma localidade.

Sendo os notossúquios de distribuição gondwânica, permanece a dúvida sobre a afinidade evolutiva de *Chimaerasuchus* com outros Notosuchia. Poderia representar outro tipo de Crocodylomorpha, talvez com características convergentes. Tal fato não é de todo improvável, uma vez que o exemplar coletado carece de crânio bem preservado, pois foram coletadas apenas seções mandibulares e rostrais, que representam um dos principais conjuntos de características usadas na diagnose dos Notosuchia. Faltam por exemplo importantes informações sobre posição e forma das narinas internas.

Age	Region																
	Fujian	Zhejiang	Jiangsu	Southern Anwei	Northern Jiangxi	Hubei			Hunan		Southern Jiangxi	Guangdong					
						Jingshan, Yingcheng	Jingzhou	Yichang	Tongting	Hengyang		Nan-xiong	Sanshui				
Oligocene		Changhe Group	Fm. IV	Sanduo Fm.	"Shuangta Group"	? Yingcheng Fm.	Jinghezhen Fm.	Baiyang Fm.	Xinhekou Fm.	Limuping Fm.		Pinghu Fm.	"Danxia Fm."	Huayong Fm.			
Eocene			Fms. II-III	Dainan Fm.			Fms. III-IV	Fm. IV	Jingsha Fm.	Paloukou Fm.		Deshan Fm.	Gaoling Fm.				Fm. III
			Fm. II	Funing Group			Fm. II	Fm. III		Shiziling Fm.							
Paleocene		Fm. I	Fm. I	Fm. I	Fm. I	Baishakou Fm.	Xingouzi Group	Fm. II	Fangjiahe Fm.	Yangxi Fm.	Yuanjiang Group	Fm. I	Dongtang Fm.	Shizikou Fm.	Shanghu Fm.	Fm. I	
Late Cretaceous	Chishi Group		Chishan Fm.	Chishan Fm.	Xuannan Fm.	"Nanxiang" Fm.	Yuntaishan Fm.	Lumagang Fm.	Lumagang Fm.	Fenchugou Fm.	Upper Mem.	Nansong Fm.		Dabishan Fm.			
		"Mem. V"					Gonganzhai Fm.	Gonganzhai Fm.	Honghuatao Fm.	Honghuatao Fm.	Lower Mem.			Baihedong Fm.			
Late or Early Cretaceous		"Mem. I-IV"	Pukou Fm.		Guilin Fm.	Zhoujiadian Fm.	Jiadian Fm.	Jiadian Fm.	Wulong Fm.	?	Upper Mem.						
Early Cretaceous	Shaxian Group	Chaochuan Fm.	Gecun Fm.				Quanshuihe Fm.		Donghu Fm.	Sanyangchong Fm.	Lower Mem.						
		Guantou Fm.								Daijiachong Fm.	Dawangping Fm.	Dongjing Fm.					
Underlying strata	Bantou Fm. (J <sub>3</sub> or K <sub>1</sub> )	Shouchang Fm. (J <sub>3</sub> or K <sub>1</sub> )	Niangziangshan Fm. (J <sub>3</sub> or K <sub>1</sub> )	Yantang Fm. (J <sub>3</sub> or K <sub>1</sub> )	Lengshuiwu Fm. (J <sub>3</sub> or K <sub>1</sub> )	PZ		Yichang Lms. (O <sub>2</sub> )	Banxi Group. (P <sub>0</sub> )	Yuantanguan Fm. (D <sub>3</sub> )			Granite	MZ			

Figura 31: Proposta de correlação de unidades do Mesozóico tardio no Sul da China (traduzido de Yang *et al.*, 1979, por Will Downs, *apud* Carrano, 2005; disponível em: <<http://ravenel.si.edu/paleo/paleoglot/>>).

Ainda assim é importante evidenciar que *Chimaerasuchus* possui articulação quadrato-articular particularmente alongada, que possibilitaria mobilidade mandibular para a realização de movimentos propaliniais. Esta característica, bastante rara entre tetrápodos não-mamalianos é compartilhada também por parte das espécies de notossúquios, sugerindo relação filogenética com estes gêneros (Clark *et al.*, 1989; Wu & Sues, 1996).

Na verdade, a procedência de *Chimaerasuchus* permanece o principal argumento para não considerá-lo como notossúquio, questão explorada em variação da metodologia filogenética neste trabalho (seções V.6.4 e VI.4). No entanto, a situação desta espécie permanecerá dúbia enquanto um crânio completo e em boas condições não for encontrado.

#### IV.4 – DISTRIBUIÇÕES PALEOBIOGEOGRÁFICA E BIOCRONOLÓGICA DE NOTOSUCHIA

De forma geral notossúquios estão contidos em unidades do Cretáceo do Gondwana. Até o momento, a espécie mais antiga do grupo, com situação cronológica bem definida, é *cf. Araripesuchus wegneri*, reportado para Aptiano. *Simosuchus clarki*, por outro lado, é possivelmente uma das espécies mais recentes, com uma idade campaniana-maastrichtiana (Papini & Benvenuti, 2001).

Outras referências são menos específicas, sendo que para algumas espécies falta delimitação estratigráfica mais acurada dos depósitos que abrigavam os espécimens, ou mesmo da forma de coleta destes materiais.

*Malawisuchus* é uma das espécies mais antigas do grupo, sendo proveniente do membro superior das “Malawi Dinosaur Beds” (África). Estes sedimentos são atribuíveis a um intervalo bastante amplo de tempo, entre limite Jurássico-Cretáceo a Albiano (163-96 ma), estabelecido com base em dados radiométricos e Biocronologia (Gomani, 1997).

Colin & Jacobs (1990), por outro lado, sugerem que os sedimentos das “Dinosaur Beds” representem um intervalo bem mais restrito (113-96 Ma), abrangendo apenas Aptiano e Albiano, a partir de evidências biocronológicas, o que vem sendo mais aceito na bibliografia corrente (Bertini & Carvalho, 1999).

Outra espécie bastante antiga, cf. *Araripesuchus wegneri* é reportada para a Formação Elrhaz, do Aptiano (Cretáceo Inferior). Esta unidade apresenta possíveis correlações bioestratigráficas com a Bacia de Khoum (Camarões), o que é indicado pela semelhança que existe entre materiais dentários dos crocodilomorfos de ambas as regiões (cf. *A. wegneri* e “Forma Camarões”), segundo Buffetaut (1981).

Adicionalmente Congleton (1990) aponta grande semelhança entre os materiais dentários das formas “Camarões” e “Malawi”, que considera indistintas. Caso um estudo futuro demonstre que estes materiais são representativos da mesma espécie (cf. *Araripesuchus wegneri*), poderão ser considerados como um importante elemento de correlação entre estas unidades.

Outra espécie aparentemente bastante antiga, *Chimaerasuchus paradoxus*, também é referenciada como proveniente do intervalo Aptiano-Albiano, segundo dados de Hao *et al.* (1986). Na realidade, a escassez de informações sobre a Formação Wulong (China) pode sugerir certa inexatidão com relação à esta identificação. Yang *et al.* (1979), de forma mais abrangente, prefere posicionar esta unidade no apenas Cretáceo.

Mais seguramente provenientes do intervalo Aptiano-Albiano (Cretáceo Inferior) encontram-se *Anatosuchus minor* (contato entre formações Elrhaz e Echkar, República do Niger) (Serenó *et al.*, 2003) e *Araripesuchus gomesii* (Formação Santana, Brasil) (Bertini & Carvalho, 1999; Carvalho & Bertini, 2000).

*Candidodon itapecuruense* (Unidade Indiferenciada ?, Grupo Itapecuru, Bacia do Grajaú) provém provavelmente do Albiano médio, o que é indicado a partir de dados palinológicos correlacionáveis aos sedimentos onde esta espécie foi encontrada (Pedrão *et al.*, 1993; Carvalho & Bertini, 2000; Rossetti *et al.*, 2001; Nobre & Carvalho, 2002b).

Por outro lado, a descrição dos sedimentos parece indicar que o material talvez provenha da Formação Alcântara, que teria idade eo-cenomaniana (Cretáceo Superior).

Outra espécie, proveniente da transição entre Cretáceos Inferior e Superior, é *Araripesuchus patagonicus* (Formação Candeleros, Sub-Grupo Rio Limay). Esta forma tem idade atribuída para Albiano-Cenomaniano, muito embora a seção de onde os espécimens foram coletados seja, segundo Ortega *et al.* (2000) provavelmente albiana. Leanza *et al.* (2004) preferem atribuir esta unidade ao Cenomaniano.

*Uruguaysuchus aznarezi* e *U. terrai* foram coletados na mesma localidade da Formação Guichón. Esta unidade também apresenta pouca resolução estratigráfica, sendo atribuídas idades bastante discrepantes no âmbito do Cretáceo (Figura 32). Estes depósitos são relacionados, tanto por Rusconi (1933) quanto por Gasparini (1971), a uma idade cenomaniana, com base na própria presença dos restos de *Uruguaysuchus*.

Bonaparte (1978), baseando-se na presença de material dentário de dinossauros, prefere posicionar a Formação Guichón, com dúvidas, no Campaniano-Maastrichtiano. Sprechmann *et al.* (1981) atribuem idade senoniana, baseados em eventos tectônicos. Bertini & Carvalho (1999), por sua vez, preferem um intervalo Coniaciano-Santoniano.

A maioria das idades apresentadas se encontra baseada em correlações de estratos a partir de materiais fósseis variados, relacionados apenas em nível de gênero, família ou categoria taxonômica superior. Os dados de Sprechmann *et al.* (1981), ainda que baseados em eventos tectônicos, apresentam importante viés, uma vez que consideram a ocorrência de extenso evento de magmatismo entre 120 e 115 milhões de anos, no Cretáceo Inferior.

Este evento magmático resultou nos derrames basálticos da Formação Arapey, efetivamente cronocorrelatos com os Basaltos Serra Geral (Grupo São Bento) do limite Jurássico/Cretáceo, sendo ambas as formações integrantes da Bacia do Paraná (ou Chaco-Paranaense) (Goso Aguilar, 1999).

Uma idade mais apropriada para a Formação Guichón parece ser determinada por Goso Aguilar (1999) e Goso Aguilar *et al.* (1999). Segundo estes autores a Formação Guichón corresponderia ao Cretáceo Inferior tardio, estando separada das unidades sub/suprajacentes por discordâncias. A Unidade Arapey (Bacia do Paraná) se encontra invariavelmente subjacente à ela.

Embora existam certas controvérsias com relação à cobertura suprajacente, é de particular interesse a Formação Mercedes-Asencio, reconhecida como unidade do Cretáceo Superior. Ainda que não exista maior detalhamento, Goso Aguilar (1999) e Goso Aguilar *et al.* (1999) sugerem que o intervalo de deposição da Unidade Guichón seja mais especificamente correspondente a Albiano-Cenomaniano.

*Notosuchus terrestris* e *Comahuesuchus brachybuccalis* provêm de localidades distintas da Formação Bajo de la Carpa (Sub-Grupo Rio Colorado), de idade ainda pouco definida (Leanza *et al.*, 2004). Segundo Bonaparte (1996) seria coniaciana, enquanto outros

autores (Bertini & Carvalho, 1999; Ortega *et al.*, 2000) preferem atribuir Santoniano-Campaniano. Leanza *et al.* (2004) atribuem ao eo-Santoniano.

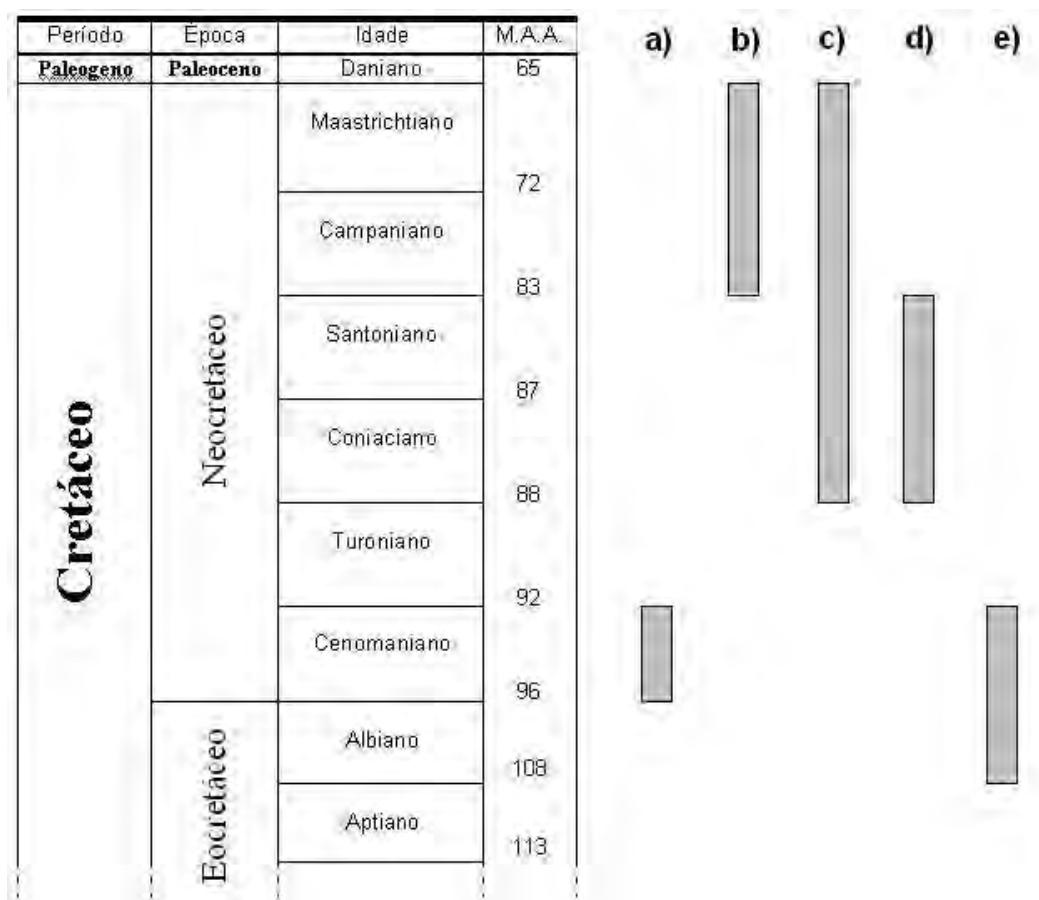


Figura 32: Carta estratigráfica do Cretáceo (baseada em Remane *et al.*, 2000), resumindo as propostas de idades para a Formação Guichón, a partir de diferentes propostas retiradas da bibliografia: a) Rusconi, 1933; Gasparini, 1971. b) Bonaparte, 1978. c) Sprechmann *et al.*, 1981. d) Bertini & Carvalho, 1999. e) Goso Aguilar, 1999; Goso Aguilar *et al.*, 1999.

*Sphagesaurus huenei* provém das formações Adamantina / Marília, a partir de localidades distintas nos estados de São Paulo e Minas Gerais. *Mariliasuchus amarali* provém da Unidade Adamantina, próximo ao contato com a Formação Araçatuba, a partir de localidades distintas no Estado de São Paulo, porém próximas ao município de Marília. Há ainda pouco consenso sobre a idade das formações Araçatuba e Adamantina, sendo que diferentes autores apresentam sugestões discrepantes, abrangendo todo o Cretáceo Superior. Dias-Brito *et al.* (2001) propõem um hiato deposicional durante Campaniano, o que limitaria a distribuição destas espécies ao intervalo Turoniano-Santoniano. Gobbo-Rodrigues (2001) propõe, a partir de dados ostracodológicos, Campaniano-Maastrichtiano (Figura 33). A formação Marília é frequentemente considerada como de idade maastrichtiana.

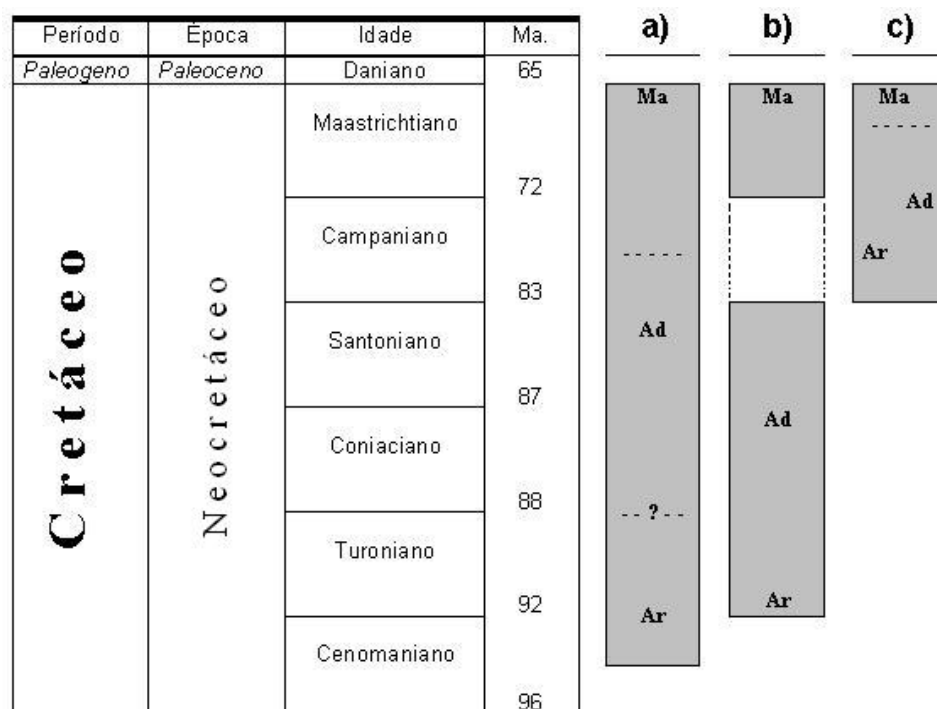


Figura 33: Carta estratigráfica do Cretáceo Superior (baseada em Remane *et al.*, 2000), resumindo as propostas de idade para o Grupo Bauru (*sensu* Fulfaro & Perinotto, 1996; Batezelli, 1998) no Estado de São Paulo, a partir de informações retiradas da bibliografia: a) Bertini *et al.*, 1993; b) Dias-Brito *et al.*, 2001; c) Gobbo-Rodrigues, 2001. Ar - Fm Araçatuba; Ad - Fm Adamantina; Ma - Fm Marília.

Originalmente atribuído ao Campaniano de Madagascar (Buckley & Brochu, 1996; Bertini & Carvalho, 1999), *Simosuchus clarki* (Formação Maevarano, Bacia de Mahajanga), vem sendo mais recentemente associado a Maastrichtiano, até mesmo superior (Buckley *et al.*, 2000), embora sem uma argumentação de cunho geológico.

A questão da organização das unidades litoestratigráficas da Bacia de Mahajanga efetivamente não se encontra resolvida, sendo que pontos de vista discordantes (Rogers, 2000; Papini & Benvenuti, 2001) oscilam entre idades campaniana e maastrichtiana.

Papini & Benvenuti (2001) nem mesmo consideram a existência da Formação Maevarano. Ambas as visões porém tendem a concordar que sedimentos da Unidade Berivotra teriam idade maastrichtiana tardia. Para estes autores, as unidades inferiores, incluindo os sedimentos referidos por Buckley *et al.* (2000) como Formação Maevarano, teriam idades campaniana-maastrichtiana (Rogers *et al.*, 2000) ou campaniana (Papini & Benvenuti, 2001) (*contra* Buckley *et al.*, 2000).

Um número significativo de espécies que ocorrem em sedimentos eo-cretácicos é claramente africana (*Anatosuchus*, cf. *Araripesuchus wegneri* e *Malawisuchus*). Apenas ao

final do Cretáceo Inferior (intervalo Albiano-Cenomaniano) surgem formas sul-americanas (*Candidodon*, *Araripesuchus gomesii*, *Araripesuchus patagonicus*, *Uruguaysuchus*).

Para o Cretáceo Superior várias formas sul-americanas são reportadas (*Comahuesuchus*, *Mariliasuchus*, *Notosuchus*, *Sphagesaurus* e *Simosuchus*). Destas apenas *Simosuchus* ocorre em território fora da América do Sul. Como esta espécie estava especificamente restrita à Madagascar, pode ser considerada procedente da Placa da Índia.

Observa-se que as espécies do Cretáceo Inferior se distribuem de forma razoavelmente equivalente entre África e América do Sul, possivelmente tendo se dispersado até a Laurásia. As formas do Cretáceo Superior são, por outro lado, quase exclusivamente sul-americanas.

Observa-se particularmente uma ausência, até o momento, de registros notossuquianos para o Cretáceo Superior da África continental. Mesmo as formas não descritas apresentam esta distribuição, sendo aquelas de origem africana provavelmente contemporâneas a cf. *Araripesuchus wegneri*, do Aptiano. Os morfótipos do Cretáceo Superior são quase sempre sul-americanos, com exceção da “Forma Naskal”, da Índia. Além disto, a presença de *Chimaerasuchus* na China parece indicar a ocorrência de um evento de dispersão antes da passagem Cretáceo Inferior/Superior (intervalo Albiano-Cenomaniano), possivelmente em tempos pré-aptianos. A Figura 34 evidencia a ocorrência de Notosuchia e formas associáveis, em relação a sua distribuição no tempo.

A princípio observa-se que as três famílias de Notosuchia se encontram presentes desde o Cretáceo Inferior da África, sendo que todas aparecem no registro sul-americano até o Santoniano. Observa-se porém que a questão da composição destas famílias ainda não parece estar plenamente compreendida do ponto de vista filogenético.

A possível redução da distribuição geográfica do gênero *Araripesuchus*, pela exclusão de cf. *Araripesuchus wegneri* e o fato de *Simosuchus*, eventualmente relacionado à *Uruguaysuchus* (Buckley *et al.*, 2000; Tykoski *et al.*, 2004), estar restrito à Madagascar, excluiria completamente a Família Uruguaysuchidae da Placa da África, limitando-a à América do Sul e Índia.

As informações relativas à distribuição estratigráfica de organismos é de evidente importância, tanto para correlações como em relação a hipóteses paleobiogeográficas, estas últimas combinadas com as filogenéticas, no âmbito da Vicariância. Compilação e atualização da cronologia das espécies dos Notosuchia poderia permitir melhor aproveitamento e entendimento das questões envolvendo a Paleobiogeografia do Gondwana. Uma compilação de informações bastante completa pode ser vista em Bertini & Carvalho (1999), incluindo formas não-descritas. Outra, envolvendo as espécies inclusas no grupo de estudo, pode ser vista na Figura 35.

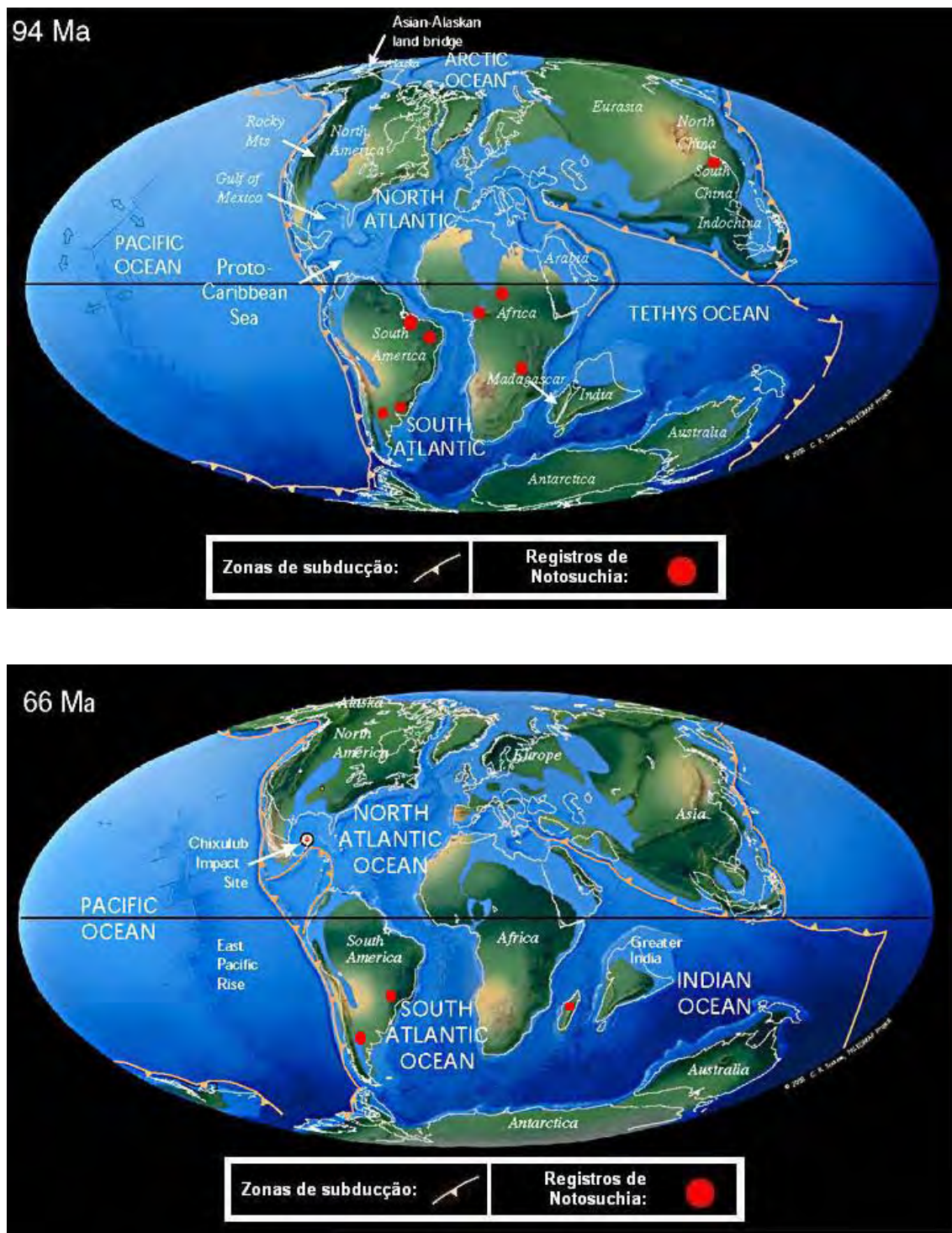


Figura 34: Reconstrução do globo terrestre em dois momentos distintos (94 e 66 milhões de anos, Cenomaniano e Maastrichtiano, respectivamente), evidenciando a distribuição de formas notossuquianas. Pode se observar que a distribuição do grupo se torna bastante restrita e disjunta, com apenas uma espécie fora da América do Sul (modificado a partir de Scotese, 2005; disponível em <<http://www.scotese.com>>).

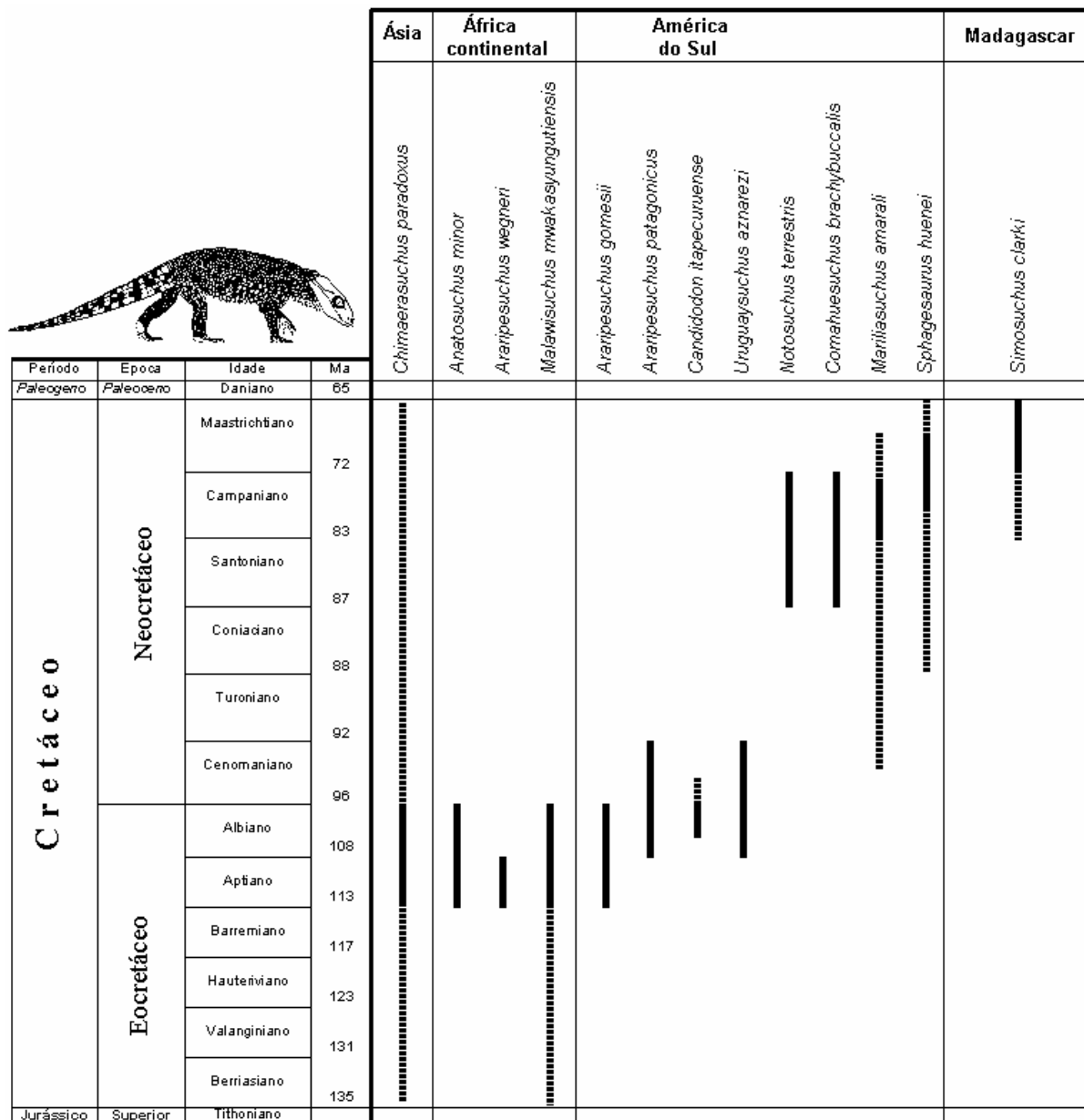


Figura 35: Carta estratigráfica do Cretáceo (baseada em Remane *et al.*, 2000), apresentando a distribuição biocronológica dos Notosuchia. Observa-se que não há registro de Notosuchia na África continental durante o Neocretáceo e que a distribuição biocronológica de *Chimaerasuchus paradoxus* não está bem determinada. (desenho de *Mariliasuchus* por F. A. Elias).

## V - MATERIAIS E MÉTODOS

A investigação desenvolveu-se a partir especialmente de dados bibliográficos, mas incluiu também observação e investigação de vários materiais originais. Entre outros *Notosuchus terrestris*, *Comahuesuchus brachybuccalis* e *Mariliasuchus amarali* (original), além das formas “Monte Alto” (original) e “Buenópolis” (réplica). Estes exemplares foram estudados no Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geologia Aplicada-IGCE-UNESP Rio Claro. Houve colaboração com entidades como Museo Argentino de Ciencias Naturales e Museu de Paleontologia de Monte Alto.

A evolução dos Notosuchia, bem como sua validade enquanto unidade taxonômica, são aspectos tratados neste estudo, a partir da Sistemática Filogenética. Das publicações utilizadas, algumas forneceram informações a partir de descrições e desenhos, enquanto outras apresentavam análises cladísticas, acompanhadas de listas de caracteres e matrizes de dados. Os trabalhos de Clark (1994), Buckley *et al.* (2000), Ortega *et al.* (2000) e Pol (2003) foram revisados em vários aspectos, fornecendo grande parte dos dados para as matrizes de dados usadas ao longo deste estudo. Wu & Sues (1996), Gomani (1997), Martinelli (2003), Sereno *et al.* (2003), Pol & Norell (2004) e Pol *et al.* (2004) também foram de grande importância como fontes de informação.

Traduções de textos originalmente em chinês (Yang *et al.*, 1979; Gao, 2001) foram feitas por Will Downs e obtidas como cortesia a partir da página da internet “The Polyglot Paleontologist” (Carrano, 2005; disponível em <<http://ravenel.si.edu/paleo/paleoglot/>>). Textos originalmente em alemão (Buffetaut 1976, 1981) foram traduzidos por Miriam Reichel, do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

As informações das matrizes foram revisadas e conferidas a partir de descrições das espécies estudadas, presentes em outras referências e, sempre que possível, também em espécimens (originais e/ou réplicas).

Informações morfo-anatômicas adicionais para *Simosuchus* e *Eusuchia* variados (*Alligator mississippiensis*, *Caiman crocodilus* e *Crocodylus johnstoni*) puderam ser complementadas ou checadas a partir da biblioteca virtual “DigitalMorphology”, da Universidade do Texas em Austin (Rowe, 2004), com acesso livre a partir da Internet ([www.digimorph.org](http://www.digimorph.org)). Os materiais observados neste caso representam modelos digitais em três dimensões, obtidos por tomografia computadorizada. Podem ser virtualmente manipulados, permitindo a observação de características de difícil visualização e apresentam alto nível de detalhamento morfo-anatômico, permitindo seu uso em estudos acadêmicos.

## V.1 – NOMENCLATURA UTILIZADA

### **Geologia e Estratigrafia**

A localidade de coleta é citada da referência mais específica disponível (localidade) até a menos específica (país). A localização estratigráfica é fornecida a partir da informação mais geral disponível (bacia, grupo) até a mais detalhada, provida pela bibliografia (formação, membro). As localidades de onde provém os materiais são definidas por um código, de competência da instituição responsável, ou pesquisadores envolvidos. Quando a localidade não está codificada, uma citação é fornecida, a partir da bibliografia, explicitada entre parênteses.

Quanto à grafia de determinados termos de origem não portuguesa, preferiu-se a utilização de alguns neologismos pelo pronto reconhecimento dos mesmos. Deste modo são eventualmente usadas palavras como rifte (*rift*), graben (graben) e hemi-graben (*half-graben*).

Outros termos adotados seguem o uso corrente na bibliografia geológica, embora com similares em língua estrangeira. Desta forma são utilizados: estratificação-cruzada (*cross-bedding*), entrelaçado (*braided*), calcário (*limestone*), lamito (*mudstone*), silito (*siltstone*), argilito (*claystone*), arenito (*sandstone*), arenito-arcóseo (*arkosic-sandstone*).

As idades apresentadas, consideradas para cada divisão estratigráfica (membros, formações, etc.) seguem convenção apresentada na "International Stratigraphic Chart" por G. S. Odin (Remane *et al.*, 2000).

### **Paleontologia e Descrição Geral de Materiais**

A nomenclatura referente à Paleontologia e descrição de materiais seguem a bibliografia corrente (Carvalho 2000, 2004; Holz & Simões, 2002).

O termo preservação é aqui utilizado como referência ao estado dos materiais, em relação às condições e processos naturais, em situações que antecedem a coleta. O termo conservação fica reservado às situações referentes à manutenção de espécimens no âmbito de museus, instituições e coleções, durante ou após coleta.

Materiais fósseis noticiados, sem designação binomial formal, são definidos ao longo deste trabalho a partir do termo 'Forma', acompanhado da designação geográfica (cidade, região, país) mais próxima relevante, mantendo-se o cuidado de não gerar referências redundantes. Este critério objetiva maior facilidade na leitura, formalizando no âmbito deste trabalho uma prática corrente na bibliografia (Clark *et al.*, 1989; Wu & Sues, 1996; Gomani, 1997; Pol, 2003). O uso do termo "Forma" tem apenas fins práticos e não implica em identificação taxonômica ou sistemática adicional. Qualquer das formas relatadas pode

representar espécie e/ou gênero novos, a serem futuramente descritos, ou apenas material adicional de taxon previamente descrito, ainda não identificado.

O termo morfótipo também é utilizado de acordo com a bibliografia corrente, especialmente Prasad & Broin (2002). É especificamente aplicado para variantes morfo-anatômicas de estruturas repetitivas de uma mesma espécie, principalmente para dentes, podendo ser aplicado à vértebras, osteodermos e outras estruturas similares. Cada morfótipo representa em geral apenas um dos padrões morfológicos apresentados por uma determinada espécie, sendo aplicado quando não há uma nomenclatura mais adequada (por exemplo caniniforme, molariforme, etc.) no contexto do estudo.

Originário da Sistemática Filogenética, o termo clado usualmente é utilizado como sinônimo de grupo ou agrupamento, geralmente monofiléticos. Grupo é aplicado a grupos ou agrupamentos caracterizados como merofiléticos pela bibliografia ou mesmo no âmbito deste trabalho. Os termos grupo ou agrupamento são usados com conotação mais geral, válidos ou não, do ponto de vista filogenético.

### **Anatomia e Morfologia**

Trabalhos clássicos de anatomia/morfologia animal (Romer, 1966; Colbert, 1969; Carroll, 1988; Benton, 1990; Pough *et al.*, 1993) fornecem a base para o uso da nomenclatura deste estudo. A nomenclatura aplicada às características dentárias segue proposta de Smith & Dodson (2003), enquanto a apresentada para esqueleto axial adota Wilson (1999). Eventuais diferenças nomenclaturais podem ocorrer em situações restritas, uma vez que diferentes autores adotam algumas terminologias ligeiramente distintas em cada caso.

Os elementos morfo-anatômicos foram divididos em cranianos e pós-cranianos. Os últimos foram separados em esqueletos axial pós-craniano (incluindo osteodermos) e apendicular (cinturas escapular e pélvica), como usualmente ocorre em trabalhos variados de Sistemática (Benton & Clark, 1988; Clark, 1994; Buckley *et al.*, 2000; Ortega *et al.*, 2000; Pol, 2003) (Figura 36a). As regiões do crânio foram divididas de forma a facilitar a compreensão do conjunto de adaptações e garantir a operacionalidade dos dados/caracteres (Figura 36b).

Observa-se que alguns termos foram preferencialmente usados, em lugar de outros. Narinas internas e coanas apresentam o mesmo significado, sendo preferido o primeiro termo, em detrimento do segundo. Ao longo deste trabalho, a palavra narina, quando isolada, é sempre aplicada à externa. Barra ou pilar pré-frontal define a estrutura formada pelos ramos descendente do pré-orbital e ascendente do palatino.

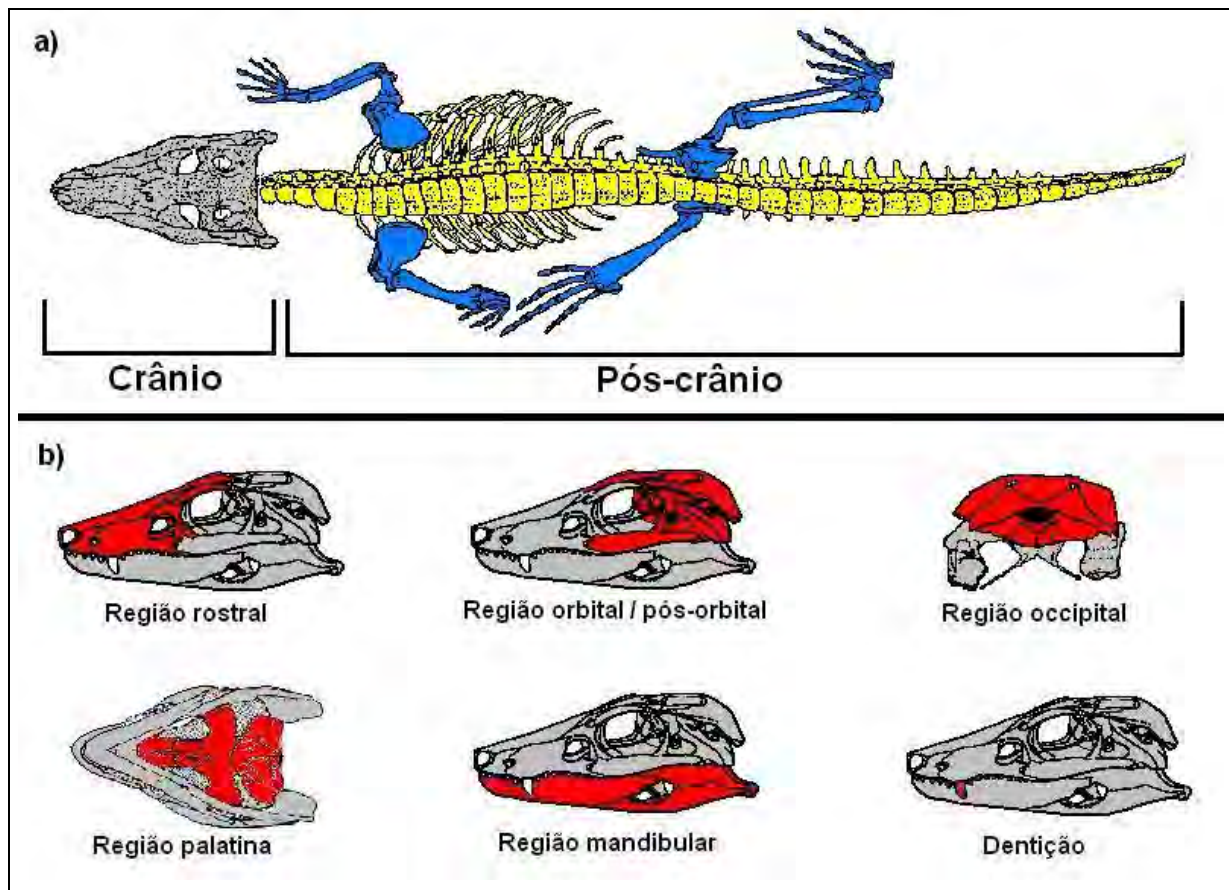


Figura 36: Regiões anatômicas de um crocodylomorfo, adotadas no estudo, representadas em reconstrução do esqueleto de *Araripesuchus*: a) aspecto geral apresentando o crânio em cinza, os elementos pós-cranianos axiais em amarelo e pós-cranianos apendiculares em azul; b) destacadas em vermelho, as principais divisões adotadas no crânio (a - modificado de Hecht, 1991; b - modificadas de Hecht, 1991 e Ortega *et al.*, 2000).

O termo fenestra é principalmente utilizado para designação das aberturas cranianas características de diápsidos (temporais superiores e inferiores), bem como outras fossas amplas, usualmente relacionadas à pneumaticidade da estrutura craniana. Em particular são consideradas as fenestras maxilo-palatinas, sub-oculares, anterorbitais (região lacrimal) e naso-orais (no ramo palatino dos pré-maxilares). Com relação ainda às fenestras prefere-se o uso dos seguintes termos: látero-temporal em lugar de sub-temporal, infra-temporal ou temporal; naso-oral em detrimento de fenestra/fossa narial; sub-ocular ao invés de pterigo-palatina.

Algumas designações são consideradas importantes ao tratar da morfologia dentária. São considerados incisiformes os dentes anteriores, com uma ou mais cúspides, retos ou pouco recurvados. O ápice se apresenta geralmente rombóide, eventualmente apresentando compressão labial-lingual da corôa. Considera-se caniniforme o dente apresentando uma corôa nitidamente mais alta que larga, apresentando uma cúspide única

e curvatura mesial e/ou lingual. Como molariforme entende-se o elemento dentário médio ou posterior, com uma ou mais cúspides, cuja corôa apresenta compleição proporcionalmente mais robusta e altura subigual ou menor que a maior dimensão de sua base. A designação pré-molariforme não é adotada ao longo deste estudo, uma vez que representa uma morfologia pouco definida, preferindo-se tratar este tipo de dente como incisiforme, caniniforme ou molariforme, conforme o caso.

Considera-se que informações sobre posicionamento e função do dente podem ser usadas para auxiliar a identificação de determinados tipos de dentes, com morfologia pouco definida. Com relação a posição, incisiformes tendem a estar na região anterior da boca, enquanto molariformes se concentram nas regiões média e posterior. Caniniformes, embora com grande variação morfológica, podem ocorrer em qualquer posição. De qualquer forma, dentes incisiformes e caniniformes são elementos mais freqüentemente relacionados a apreensão de alimentos, enquanto que molariformes estão claramente relacionados ao processamento de alimento.

O termo zifodonte, uma vez que apresenta diferentes interpretações na bibliografia (Langston, 1975; Ortega *et al.*, 2000; Prasad & Broin, 2002) e pouca precisão anatômica, é utilizado de forma limitada ao longo deste estudo (Figura 37). Por zifodontia estrita ou verdadeira entende-se morfologia dentária caracterizada por forte compressão lateral da corôa, altura da corôa maior que base, ápice agudo voltado posterior e lingualmente, além de carenas anterior e posterior, criando extensa linha de corte ao longo do eixo ântero-posterior da coroa (como em Langston, 1975).

A carena, em particular, é formada por dentículos isométricos, regularmente espaçados, formados por estruturas isoladas entre si (figuras 37a-b). De acordo com a própria definição de zifodontia estrita, esta pode ser observada apenas em dentes de morfologia caniniforme.

Uma dificuldade particularmente evidente na caracterização da morfologia zifodonte se refere a avaliação da compressão lateral, uma vez que esta é uma característica que apresenta variabilidade não discreta. Por outro lado, dentes tipicamente não zifodontes são caracterizados pela ausência completa de uma carena denticulada.

Uma série de morfologias se assemelham a condição zifodonte pela ocorrência de algumas características típicas, mas não de seu conjunto total. Particularmente difícil de distinguir, a falsa zifodontia é caracterizada por um padrão diferente de linha de corte, como definido por Prasad & Broin (2002). Nesta situação, falsos dentículos são formados apenas por ornamentações da camada superficial de dentina. Ainda que todas as outras características possam estar presentes, este tipo de carena é estruturalmente distinta da encontrada em um dente verdadeiramente zifodonte (figuras 37c-e).

Em alguns grupos ainda, a carena pode ser formada por denticulos anisomorfos, irregularmente distribuídos, variáveis em tamanho e freqüentemente presentes apenas na partes anterior ou posterior, características que permitem sua distinção em relação ao padrão zifodonte verdadeiro. Prasad & Broin (2002) qualificam estes morfótipos como falsos zifodontes, o que não parece adequado, uma vez que estas são condições verdadeiramente distintas.

No âmbito deste trabalho o padrão caracterizado por denticulos irregulares é designado como zifomorfo, distinto da falsa zifodontia pela ocorrência de carena com denticulos verdadeiros, e distinto da verdadeira zifodontia por estar limitado a um dos bordos do dente e apresentar denticulos anisomorfos, freqüentemente globulares.

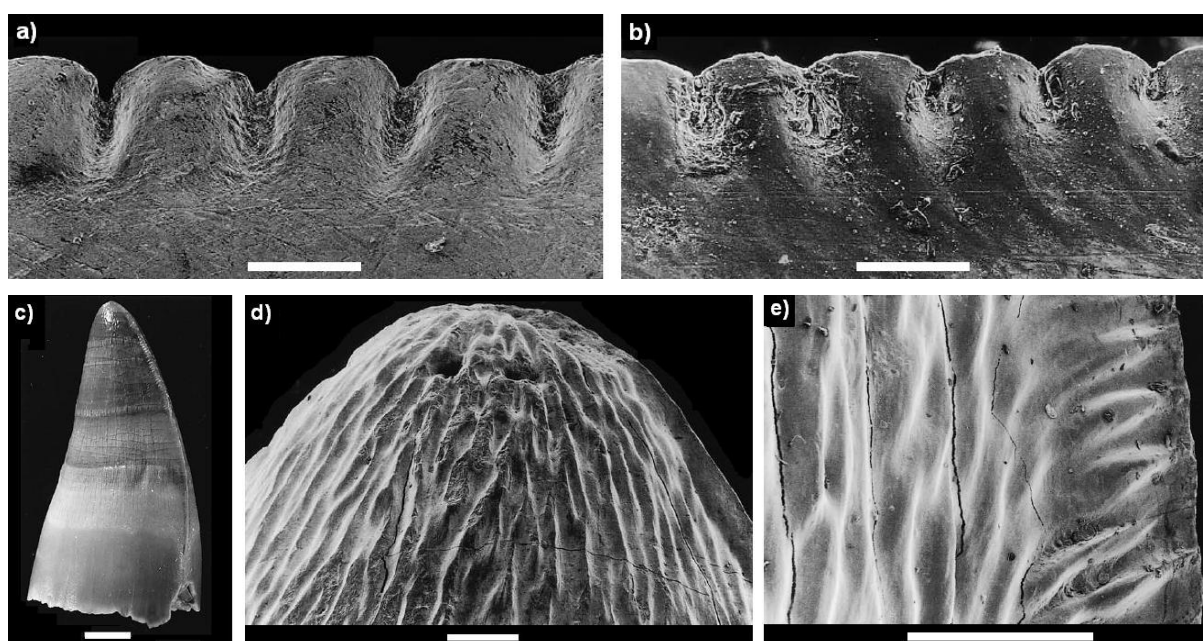


Figura 37: Distinção entre zifodontia verdadeira e falsa zifodontia. Padrão zifodonte típico, observado em detalhe das carenas de: a) *Sebecus* MNHN(P) VIV-69; b) *Pristichampsus rollinatti* MNHN(P) AG-20. Falsa zifodontia em *Asiatosuchus*: c) aspecto geral de dente MNHN(P) BR-15203; d-e) ornamentações na superfície e seu efeito sobre a carena em MNHN(P) BR-12084. Barra: 0,1mm (a-b); 10mm (c); 0,5mm (d-e) (modificados de Prasad & Broin, 2002).

## V.2 – MATERIAIS DESCRITOS E/OU NOTICIADOS PARA NOTOSUCHIA

Uma compilação dos materiais descritos e noticiados para Notosuchia foi produzida a partir das referências bibliográficas. Estas informações foram atualizadas e complementadas sempre que possível, em especial no que se refere à Estratigrafia, à partir do cruzamento de informações com outras citações.

Uma smula de referncias bibliogrficas  apresentada para cada espcie, arrolando aquelas diretamente voltadas ao taxon, que adicionalmente tratam sobre ele ou esto relacionadas  Geologia/Estratigrafia do material.

Os representantes de *Notosuchia* so aqui descritos, estando organizados em ordem alfabtica. Procurando garantir melhor organizao das informaes e acesso mais fcil ao contedo, cada espcie apresenta um conjunto de itens, discriminados mesmo quando no h informao disponvel. As descries so acompanhadas de registros figurativos das espcies, buscando fornecer o mximo de informaes morfo-anatmicas, mas tambm permitindo a visualizao de diferenas de preservao e representao em cada espcie.

### V.2.1 – Materiais Formalmente Descritos

#### *Anatosuchus minor* Sereno *et al.*, 2003

**Holtipo:** MNN GDF-603, depositado no Muse National du Niger (Cidade de Niamey, Repblica do Niger)

**Hipodigma:** no h outros espcimens.

**Estado dos materiais e disponibilidade:** holtipo em excelentes condies de preservao; composto por crnio completo com mandbula articulada.

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade especfica no-determinada; Cidade de Agadez, Repblica do Niger; Bacia de Tegama, GAD5 (correspondendo s pores superior e inferior respectivamente das formaes Elrhaz e Echkar); Campaniano-Maastrichtiano, Cretceo Superior; encapsulado em ndulo hemattico, em reglito.

**Localidades adicionais:** no foi coletado em outras localidades.

**Tamanho:** pequeno, comprimento total estimado para adulto 70 cm.

**Diagnose:** rostro encurtado e achatado, aproximadamente to largo quanto comprido; margem maxilar com aresta lateral; poro anterior da fileira de dentes maxilares (localizados na margem maxilar) em posio destacada externamente, em relao  fileira de elementos dentrios mandibulares.

**Interpretao sistemtica na bibliografia:** Sereno *et al.* (2003) assinalam esta forma aos Comahuesuchidae, a partir de anlise filogentica. Martinelli (2003) considera *Anatosuchus* e *Comahuesuchus* como espcies pouco aparentadas, preferindo associar o primeiro gnero a outro clado (*Araripesuchus* + Peirosauridae), tambm a partir de Sistemtica Filogentica.

**Referncias disponveis:** Sereno *et al.*, 2003; Martinelli, 2003. Contexto geolgico/estratigrfico em Taquet, 1976.

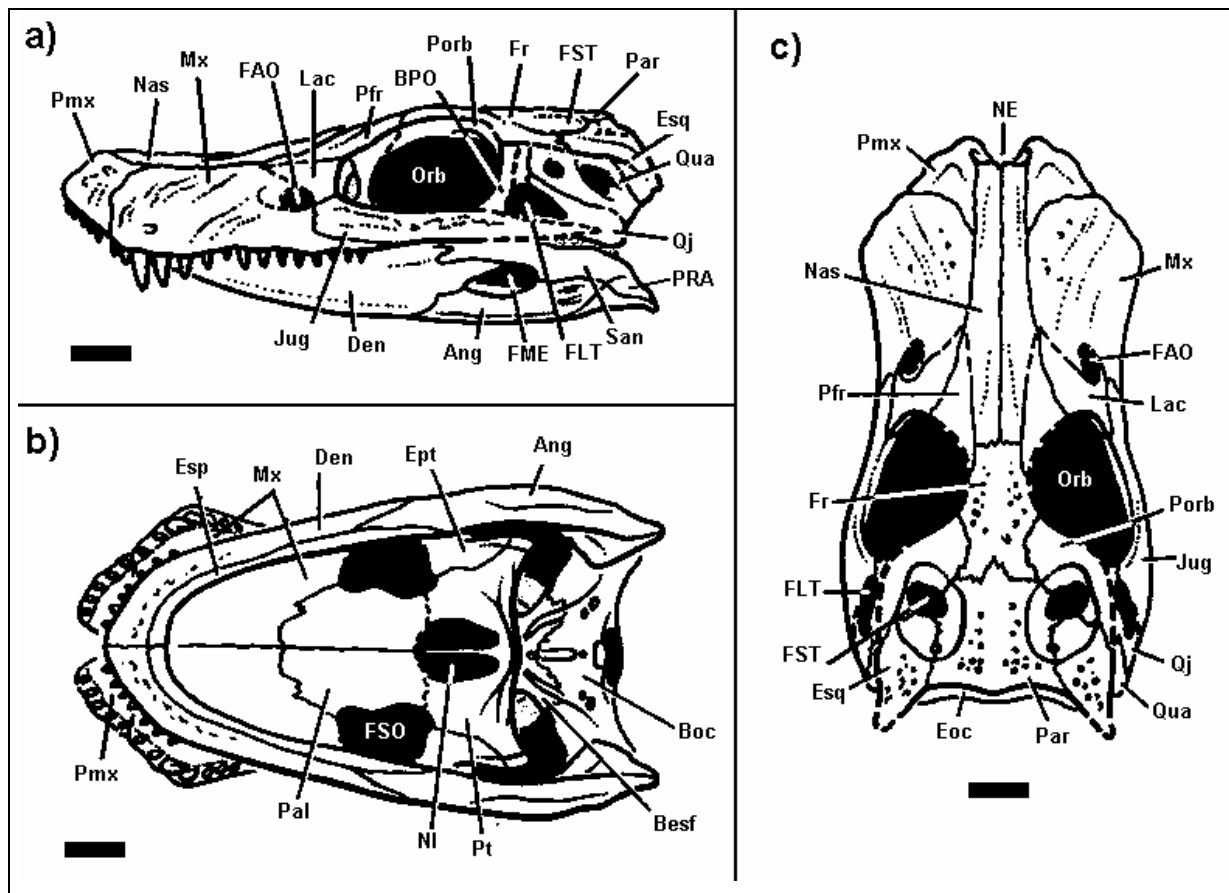


Figura 38: Reconstrução do crânio de *Anotosuchus minor*, MNN GDF-603, holótipo: a) vista lateral; b) vista palatal; c) vista parietal. Ang - angular; Art - articular; Besf - basiesfenóide; BIN - barra internasal; Boc - basioccipital; BPO - barra pós-orbital; c - caniniforme; Co - coronóide; Den - dentário; DPC - depressões paracoanais; EA - elemento(s) apendicular(es); Eoc - exoccipital; Ept - ectopterigóide; Esp - esplenial; Esq - esquamosal; FAO - fenestra anterorbital; FJ - forâmen jugal; FLT - fenestra látero-temporal; FME - fenestra maxilar externa; FMP - fenestra máxilo-palatina; FNO - fenestra naso-oral; FPC - fossa paracanina; FPMM - fenestra pré-maxilar/maxilar; Fr - frontal; FSO - fenestra sub-ocular; FST - fenestra supra-temporal; i - incisiforme; Jug - jugal; Lac - lacrimal; Lesf - látero-esfenóide; m - molariforme; Mx - maxilar; Nas - nasal; NE - narina (s) externa (s); NI - narina (s) interna (s); Od - osteodermo; Orb - órbita; Pal - palatino; Par - parietal; PbA - palpebral anterior; PbP - palpebral posterior; Pfr - pré-frontal; Pmx - pré-maxilar; Porb - pós-orbital; PRA - processo retro-articular; Pt - pterigóide; Qj - quadrado-jugal; Qua - quadrado; San - surangular; SIC - septo intercoanal; Soc - supra-occipital; Vom - vômer. Barra = 10 mm (adaptado de Sereno *et al.*, 2003).

***Araripesuchus gomesii* Price, 1959**

**Holótipo:** DNPM 423-R, depositado no Departamento Nacional da Produção Mineral (Cidade do Rio de Janeiro, Brasil)

**Hipodigma:** AMNH 24450, depositado no American Museum of Natural History (Cidade de New York, USA). Um terceiro exemplar existe no Museu Nacional do Rio de Janeiro (Kellner, comunicação pessoal 2004).

**Estado dos materiais e disponibilidade:** holótipo um exemplar adulto, em ótimas condições de preservação, composto por crânio completo com mandíbula parcialmente articulada. AMNH 24450 é um esqueleto articulado jovem, com perda de apenas alguns elementos caudais e apendiculares mais distais.

O terceiro material representa-se por indivíduo juvenil bastante completo (Kellner, comunicação pessoal 2004).

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade específica não determinada (Ladeira do Berlenga), próximo à Cidade de Fronteiras, Estado do Piauí, Brasil; Bacia do Araripe, Formação Santana, Membro Romualdo; Aptiano-Albiano, Cretáceo Inferior; encontrado em folhelhos (holótipo).

**Localidades adicionais:** não há informações sobre a procedência de AMNH 24450.

**Tamanho:** pequeno, comprimento craniano aproximado para o holótipo 12 cm.

**Diagnose:** rosto moderadamente alto; narina externa baixa e dupla, em posição essencialmente vertical; fenestra anterorbital e órbita bem desenvolvidas, a última parcialmente coberta pelos dois ossos palpebrais, um anterior e outro posterior; fenestra supratemporal menor que órbita, sem participação do frontal; barra pós-orbital estreita e lisa; pré-maxilar com quatro dentes pequenos e cônicos; maxila com onze elementos dentários cônicos, sendo o terceiro bastante desenvolvido em relação aos demais; narinas internas do tipo mesossuquiano, com margens anteriores definidas por palatinos, posteriores pelos pterigóides (Price, 1950); armadura dérmica composta por duas fileiras de osteodermos subquadrados finos, achatados e levemente sobrepostos, da região cervical à cauda; uma fileira de osteodermos sub-caudais irregulares, sem sobreposição; membros dianteiros muito mais curtos que os posteriores (Hecht, 1991).

**Interpretação sistemática na bibliografia:** segundo Gasparini (1971, 1981) *Araripesuchus gomesii* é considerado como um Uruguaysuchidae. Hecht (1991) considera o gênero como Notosuchidae. Diversos autores usam o gênero *Araripesuchus*, geralmente representado por *A. gomesii*, em análises filogenéticas, com resultados que variam de inclusão em Notosuchia (Sereno *et al.*, 2003) até exclusão, neste caso atuando como grupo-irmão de Neosuchia (Gasparini *et al.*, 1991; Ortega *et al.*, 2000; Pol, 2003).

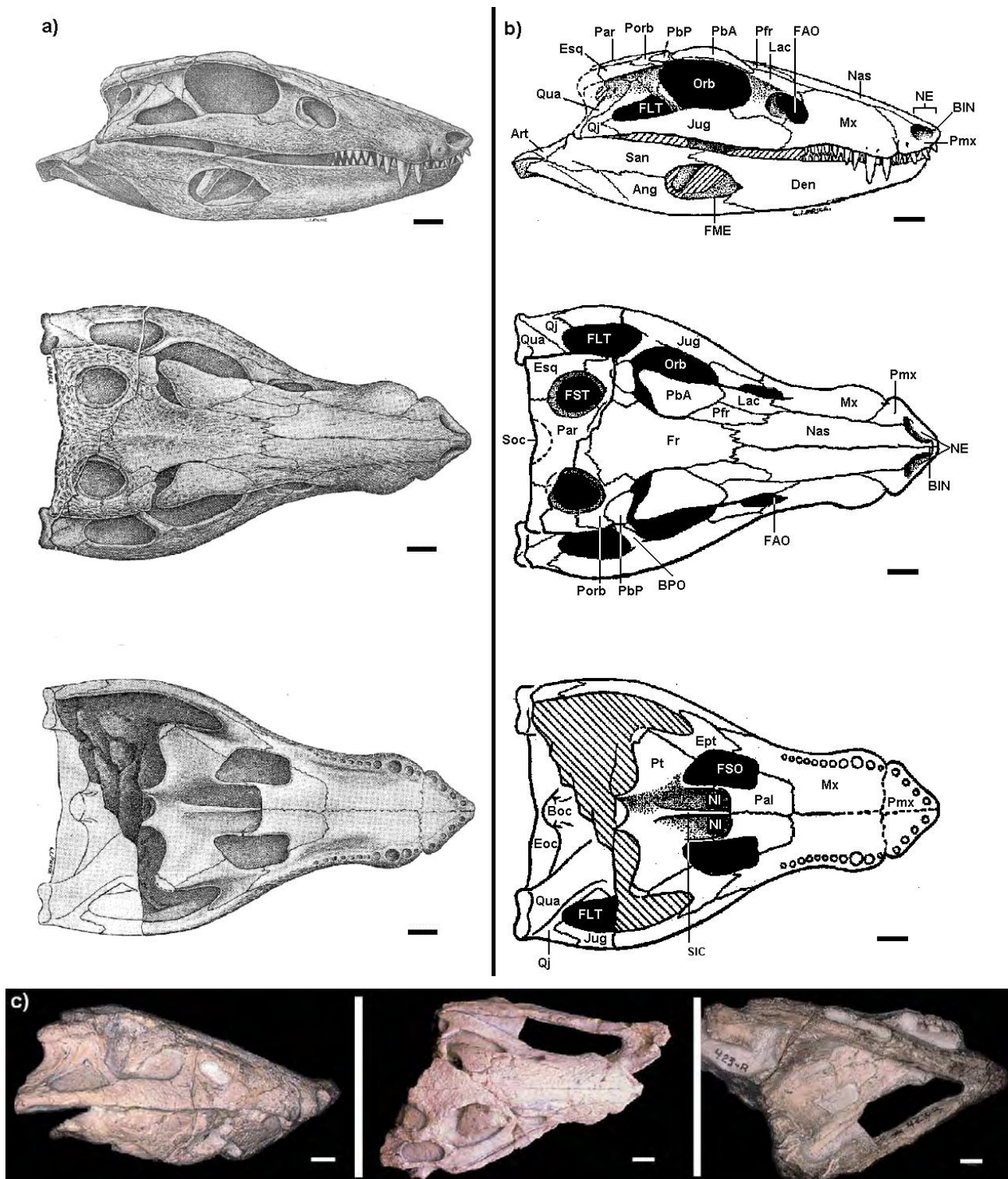


Figura 39: *Araripesuchus gomesii*, DNPM 423-R, holótipo: a) reconstrução do crânio em vistas lateral direita, parietal e palatal; b) esquema em três vistas, evidenciando principais características anatômicas; c) exemplar original, em três vistas. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (a - adaptados de Price, 1959; b - modificados de Price, 1959; c - adaptados de Hecht, 1991).

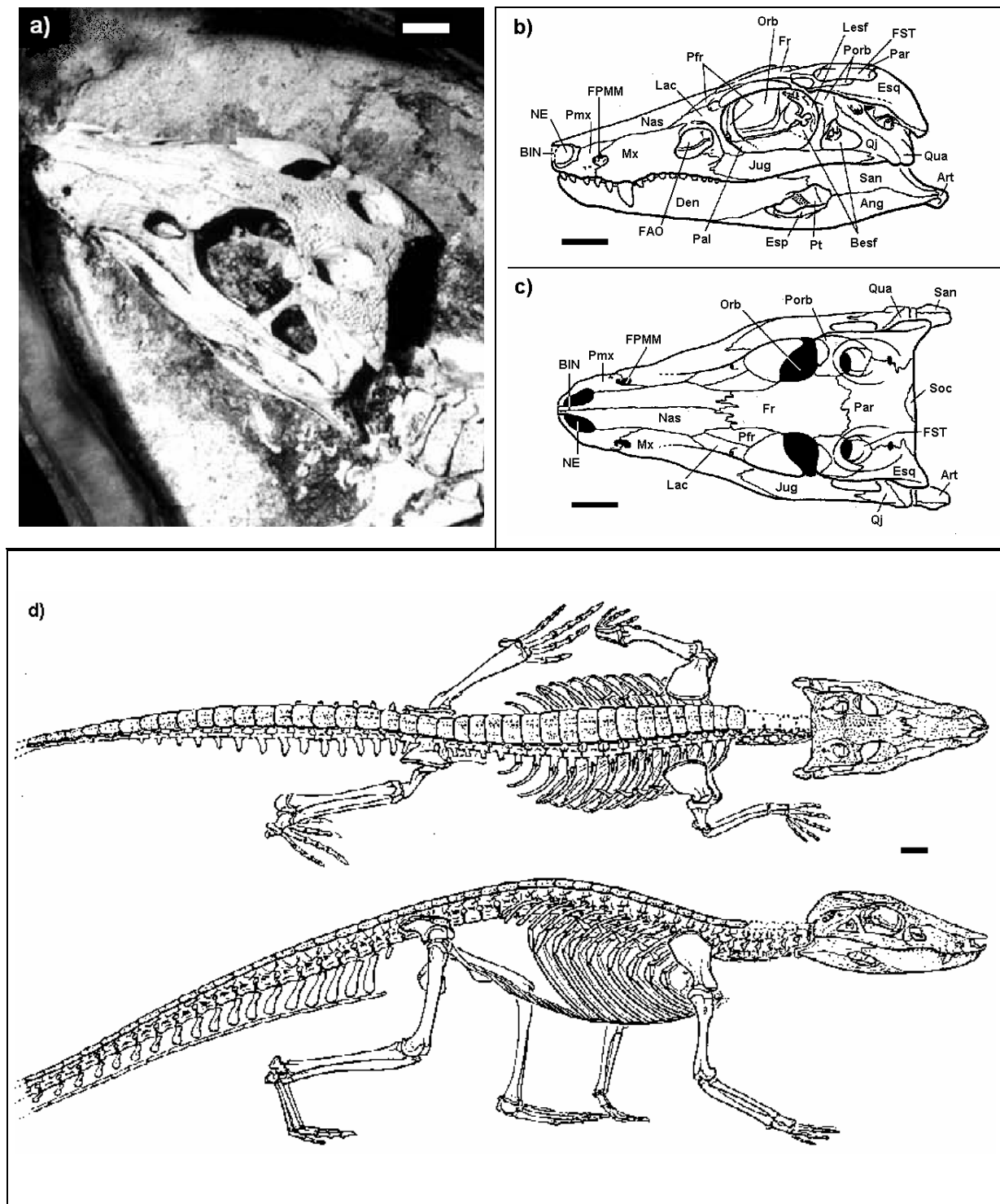


Figura 40: *Araripesuchus gomesii*, AMNH 24450: a) espécimen em vista superior esquerda; b) reconstrução do crânio em vista lateral; c) reconstrução do crânio em vista parietal; d) reconstrução do espécimen em vistas superior e lateral. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (a - adaptado de Kellner & Campos, 1991; b-c-d – modificados de Hecht, 1991).

**Referências disponíveis:** Price, 1959; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1978; Buffetaut & Taquet, 1979; Buffetaut 1981, 1982; Gasparini, 1981; Benton & Clark, 1988; Hecht, 1991; Gasparini *et al.* 1991, 1993; Ortega *et al.*, 1993; Clark, 1994; Wu *et al.*, 1995; Wu & Sues, 1996; Gomani, 1997; Wu *et al.*, 1997; Carvalho & Bertini, 1999; Kellner & Campos, 1999; Buckley *et al.*, 2000; Nobre, 2000; Ortega *et al.*, 2000. Pol *et al.*, 2001; Brochu *et al.*, 2002; Tykoski *et al.*, 2002; Martinelli, 2003; Pol, 2003; Sereno *et al.*, 2003; Pol & Norell, 2004. Contexto geológico/estratigráfico em Bertini & Carvalho, 1999; Kellner & Campos, 1999; Carvalho & Bertini, 2000; Kellner *et al.*, 2002; Moreira *et al.*, 2003.

### *Araripesuchus patagonicus* Ortega *et al.*, 2000

**Holótipo:** MUCPv-269, depositado na Coleção de Vertebrados Fósseis do Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional del Comahue, atualmente abrigada nas instalações do “proyecto Dino”, em Los Barreales, Província de Neuquén, Argentina.

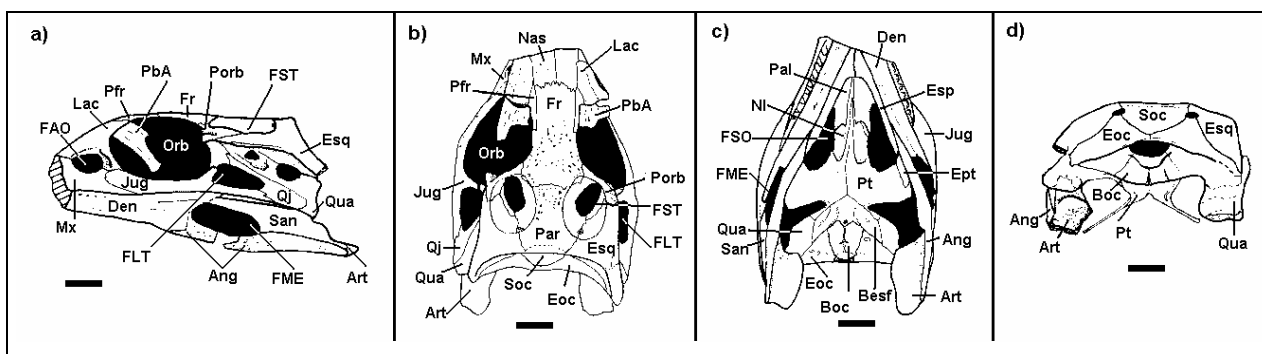


Figura 41: Crânio de *Araripesuchus patagonicus*, exemplar MUCPv-269, holótipo: a) vista lateral; b) vista parietal; c) vista palatal; d) vista occipital. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (Adaptado de Ortega *et al.*, 2000).

**Hipodigma:** MUCPv-267, MUCPv-268, MUCPv-268b, MUCPv-270 e MUCPv-283, depositados juntamente com o holótipo.

**Estado dos materiais e disponibilidade:** holótipo em ótimas condições de preservação, bastante completo e articulado; composto por crânio com mandíbula articulada, parcialmente preservados (sem porções medial e anterior de rostró e mandíbula); vértebras cervicais e dorsais; osteodermos cervicais e dorsais; costelas; cintura escapular e elementos apendiculares (úmero, rádio e ulna) em ambos os lados.

MUCPv-267 é bastante similar ao holótipo; MUCPv-268 é composto por elementos pós-cranianos axiais articulados (vértebras, costelas, osteodermos), possivelmente associado ao espécimen MUCPv-268b; MUCPv-268b é composto por conjunto de elementos apendiculares posteriores (tíbia e fíbula); MUCPv-270 é representado por

conjunto de fêmur, tíbia e fíbula direitos; MUCPv-283 composto de porção isolada de rostró, incluindo pré-maxilares, parte dos nasais, maxilares e dentários. Todos estes materiais foram coletados em associação com o holótipo e se encontram depositados no Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional del Comahue, atualmente abrigada nas instalações do “proyecto Dino”, em Los Barreales, Província de Neuquén, Argentina. Todos os exemplares aparentam idade semelhante e estão preservados, se não em posição de vida, ao menos *in situ* (soterramento rápido). Durante a observação de material, não foi encontrado o material MUCPv-283.

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade específica não determinada, próxima ao lago Ezequiel Ramos Mexia, 5 km a Oeste-Sudoeste da Cidade de El Chocón e cerca de 40 km a Sudeste da cidade de Plaza Huincul, Província de Neuquén, Argentina; Bacia de Neuquén, Grupo Neuquén, Formação Candeleros (seção inferior do Sub-Grupo Rio Limay); Albiano-Cenomaniano, Cretáceo; encontrado em arenito ferruginoso médio-fino, com intraclastos pelíticos.

**Localidades adicionais:** todos os exemplares provêm de mesma localidade e sedimento do holótipo.

**Tamanho:** pequeno, comprimento craniano aproximado para o holótipo 9 cm.

**Diagnose:** contato estreito entre pré-frontal e nasal, com pequena área de sutura entre estes elementos, ao contrário de *A. gomesii*, que apresenta contato mais amplo entre pré-frontal e nasal; lacrimal com superfície dorsal expandida, com extenso contato com nasal; barra pós-orbital nivelada com o jugal, ao menos ao longo do bordo interno; largura máxima do parietal equivalente a 1/3 da largura do crânio, na altura dos esquamais, ao contrário de *A. gomesii*, que apresenta parietal mais largo que esquamais (Ortega *et al.*, 2000).

**Interpretação sistemática na bibliografia:** Ortega *et al.* (2000) não alocam *Araripesuchus patagonicus* em qualquer família dos Notosuchia, muito embora estabeleçam-na como espécie-irmã de *A. gomesii*, a partir de análise filogenética, onde Notosuchia se apresenta como grupo merofilético. Pol (2003) e Pol & Norell (2004), a partir de análise filogenética, corroboram Ortega *et al.* (2000), considerando *A. patagonicus* como grupo-irmão de *A. gomesii*. Ortega *et al.* (2000) argumentam fortemente contra uma relação de parentesco próximo entre *A. gomesii*, *A. patagonicus* e cf. *A. wegneri*, muito embora esta última espécie não esteja presente na filogenia apresentada.

**Referências disponíveis:** Gasparini *et al.* 1998, 1999; Ortega *et al.*, 2000; Pol *et al.*, 2001; Martinelli, 2003; Pol, 2003; Pol & Norell, 2004. Contexto geológico/estratigráfico em Bertini & Carvalho, 1999; Ortega *et al.*, 2000; Leanza *et al.*, 2004.

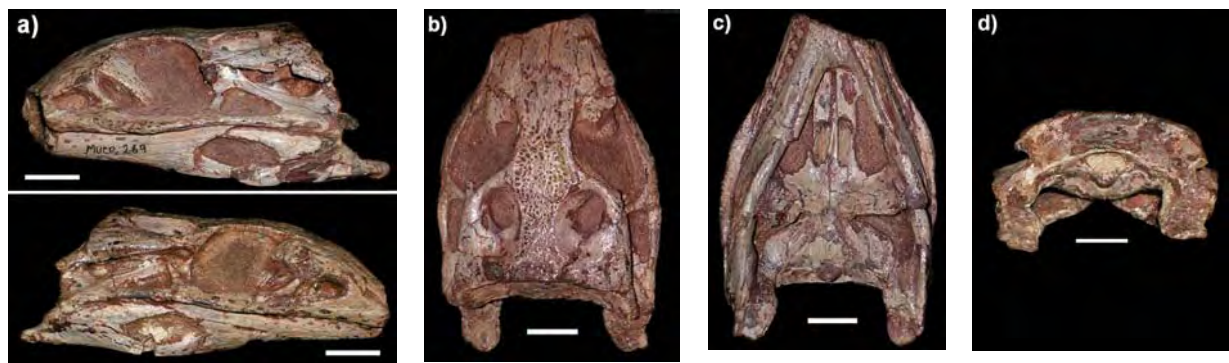


Figura 42: *Araripesuchus patagonicus*, crânio do exemplar MUCPv-269, holótipo: a) vista lateral, ambos os lados; b) vista parietal; c) vista palatal; d) vista occipital. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10 mm (fotos do autor).

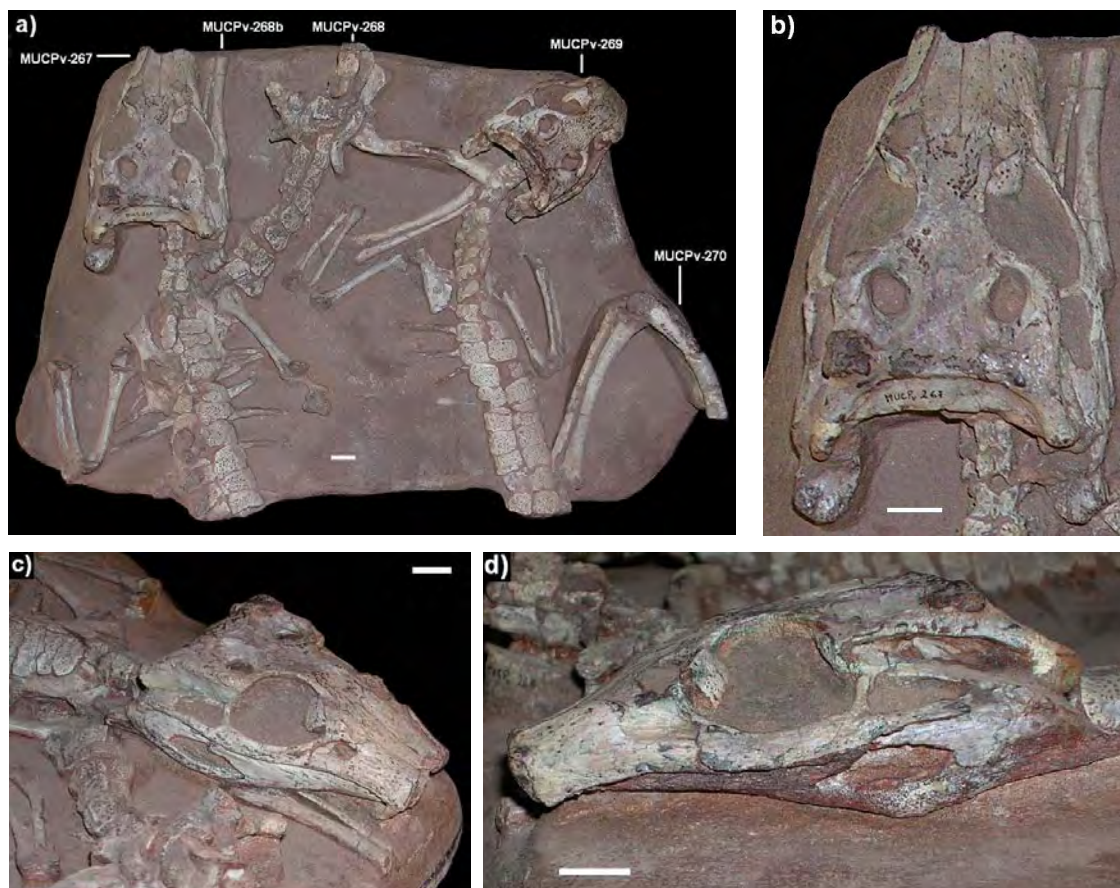


Figura 43: Materiais de *Araripesuchus patagonicus*: a) bloco contendo associação de espécimens; b) vista parietal do crânio de MUCPv-267; c) detalhe do crânio de MUCPv-267, lado direito; d) detalhe do crânio de MUCPv-267, lado esquerdo. Abreviações como na Figura 38. Barra igual a 10 mm (fotos do autor).

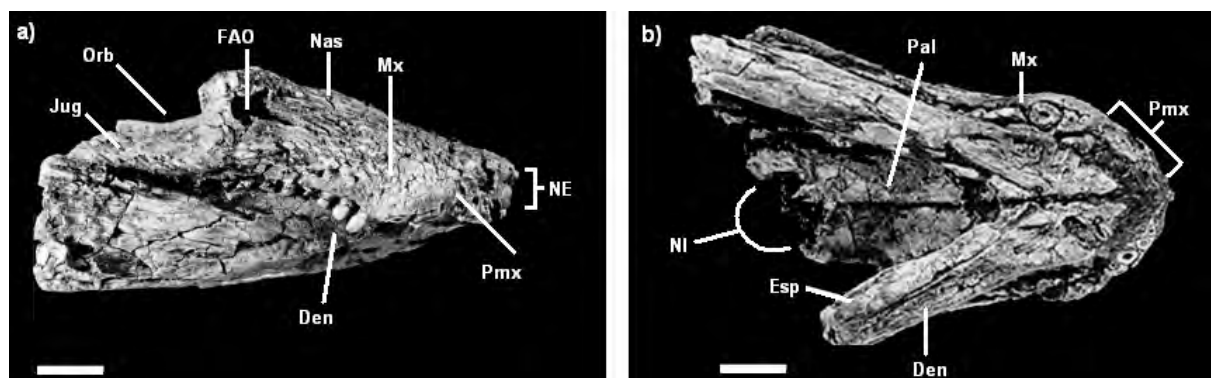
***Araripesuchus wegneri* Buffetaut, 1981**

Figura 44: Material craniano de cf. *Araripesuchus wegneri*, exemplar MNHN GDF-700, holótipo: a) vista lateral; b) vista palatal. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (adaptados de Prasad & Broin, 2002).

**Holótipo:** MNHN GDF-700 (Abb. 3), depositado no Muséum National d’Histoire Naturelle (Cidade de Paris, França).

**Hipodigma:** outros espécimens não se encontram descritos na bibliografia, embora sejam conhecidos por registros bastante restritos (Buffetaut & Taquet, 1979).

**Estado dos materiais e disponibilidade:** holótipo com preservação pobre, pouco completo, composto por crânio incompleto (rosto) com seções medial e distal da mandíbula, em posição de oclusão (sem preservação das articulações); consta a existência de outros materiais (crânio e mandíbula, vértebras, elementos apendiculares e osteodermos), sem maiores informações.

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade específica não determinada, na Vila de Gadoufaoua, Província de Agadez, República de Niger; Bacia de Tegama, Formação Elrhaz; Aptiano, Cretáceo Inferior; encontrado em arenito.

**Localidades adicionais:** não foi coletado em outras localidades, mas material das formas “Camarões” e “Malawi” podem estar relacionados e poderão ampliar as distribuições geográfica e cronológica da espécie.

**Tamanho:** pequeno, comprimento total craniano estimado para o holótipo 12 cm.

**Diagnose:** terceiros dentes de pré-maxilar e maxilar hipertrofiados, maiores que os demais; elementos dentários posteriores do maxilar lateralmente comprimidos, com ápice arredondado; fenestra anterorbital bem desenvolvida, estreitando-se anteriormente, delimitada anteriormente pelo maxilar e posteriormente por lacrimal; fenestra mandibular se projeta menos à frente, em comparação com *Araripesuchus gomesii*; rosto curto e relativamente largo; narinas externas em posição bem anterior; órbitas bem desenvolvidas; palpebral presente; quatro dentes no pré-maxilar e onze no maxilar; narinas internas grandes, situadas entre palatinos e pterigóides; sínfise

mandibular moderadamente longa, com participação dos espleniais; vértebras anficélicas; osteodermos presentes nas regiões dorsal e ventral (Buffetaut & Taquet, 1979; Buffetaut, 1981).

Prasad & Broin (2002) apontam diferenças no número de dentes para esta espécie, que seria de cinco para pré-maxilar e doze para maxilar, quarto pré-maxilar e terceiro maxilar maiores que os demais, apresentando dentição zifodonte verdadeira.

**Interpretação sistemática na bibliografia:** Buffetaut (1981) descreve a espécie como Uruguaysuchidae. Ortega *et al.* (1993) propõem análise filogenética onde *Araripesuchus gomesii* e *A. wegneri* aparecem como um grupo monofilético, mais relacionado a Neosuchia. Ortega *et al.* (2000) não consideram esta espécie como parte do gênero *Araripesuchus* ou mesmo dos Notosuchia, considerando este agrupamento como merofilético (muito embora *A. wegneri* não esteja inserido na análise filogenética do trabalho em questão). Prasad & Broin (2002) sugerem forte relação evolutiva com *Hamadasuchus rebouli*, referindo-se à espécie como *aff. Hamadasuchus wegneri*.

**Referências disponíveis:** Buffetaut & Taquet, 1979; Buffetaut 1981, 1982; Michard *et al.*, 1990; Hecht, 1991; Ortega *et al.*, 1993; Kellner, 1994; Jacobs *et al.*, 1996; Ortega *et al.*, 2000; Pol *et al.*, 2001; Prasad & Broin, 2002. Contexto geológico/estratigráfico em Buffetaut & Taquet, 1979; Buffetaut, 1981; Bertini & Carvalho, 1999.

#### ***Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988**

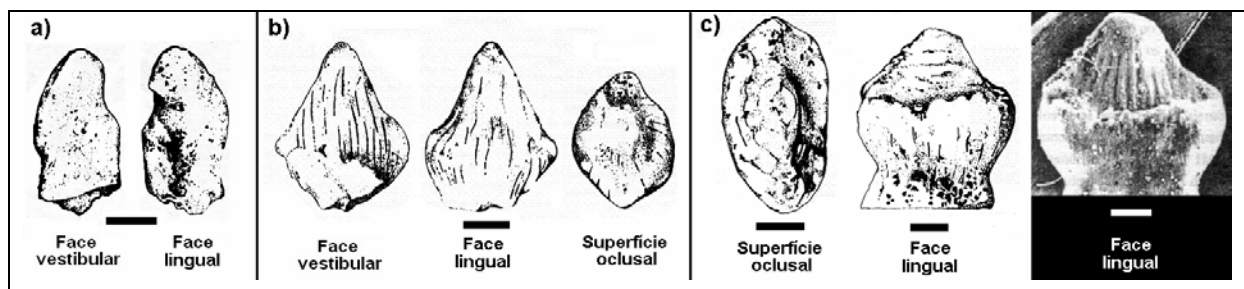


Figura 45: Material dentário de *Candidodon itapecuruense*: a) MN-4152V; b) MN-4153V; c) MN-4154V, holótipo. Barra = 0,5mm (modificados de Carvalho, 1994).

**Holótipo:** MN-4154-V, depositado no Museu Nacional do Rio de Janeiro (Cidade do Rio de Janeiro, Brasil).

**Hipodigma:** MN-4152-V e MN-4153-V, depositados no Museu Nacional do Rio de Janeiro. Outros materiais descritos, representados por MN-4355-V, depositados no MNRJ, além de UFRJ DG-113-R e UFRJ DG-114-R, abrigados no Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro.

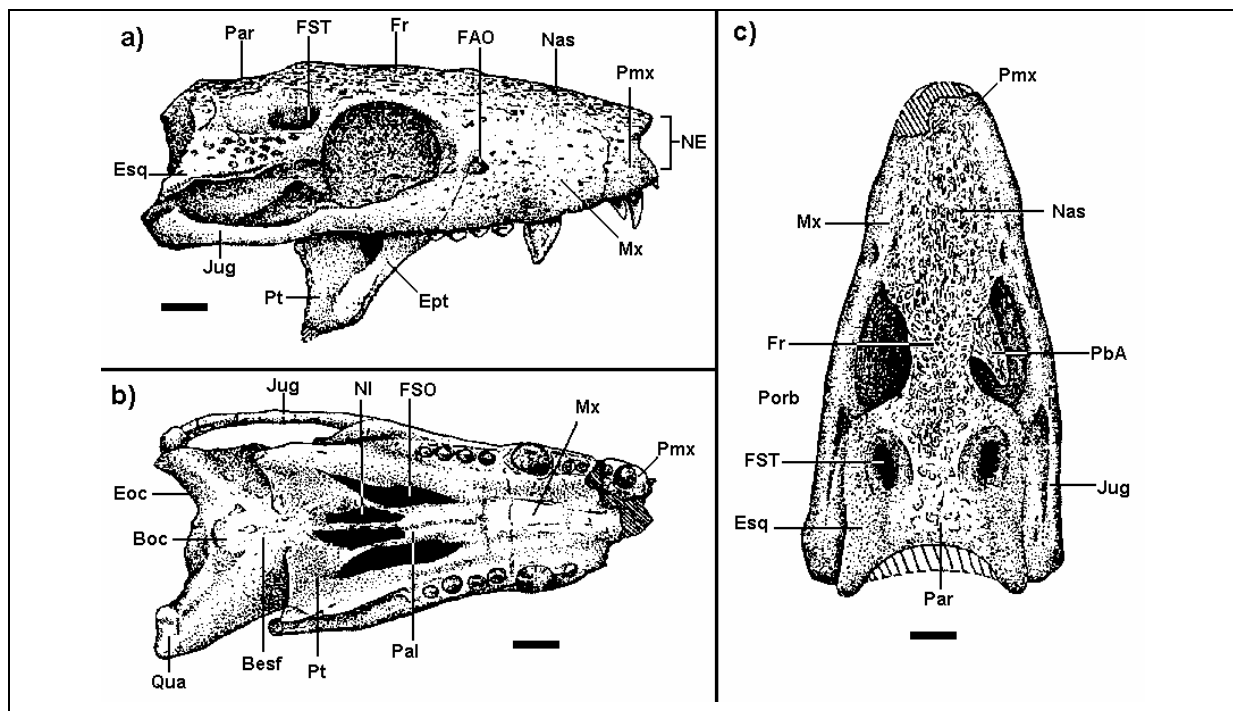


Figura 46: *Candidodon itapecuruense*, exemplar UFRJ-DG-114-R: a) vista lateral; b) vista palatal; c) vista parietal. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (adaptados de Nobre & Carvalho, 2002b).

**Estado dos materiais e disponibilidade:** holótipo e espécimens referidos representados apenas por dentes isolados. MN-4154-V (holótipo), molariforme; MN-4152-V, incisiforme; MN-4153-V, pré-molariforme.

Outros materiais em condição de preservação bastante variada, incluindo alguns razoavelmente completos: MN-4355-V, seção mediana da mandíbula (porções mais proximais e distais não preservadas), com três dentes associados na matriz, mas dissociados da mandíbula; UFRJ DG-113-R, fragmento de mandíbula (apenas fragmento medial-distal do ramo mandibular esquerdo), com dois dentes molariformes, fíbula esquerda associada a quatro metatarsos (esquerdos); UFRJ DG-114-R, exemplar medianamente conservado (não há informações sobre o grau de articulação do material), incluindo crânio bastante completo com dentes, fragmentos de mandíbula (ramo esquerdo melhor preservado), quatro vértebras dorsais, cintura escapular (escápula e coracóide parcialmente fragmentados), elementos apendiculares anteriores (úmeros, rádio e ulna direitos) e posteriores (fêmures, metatarsos direitos e esquerdos e duas falanges), dez osteodermos.

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade específica não determinada (margem direita do Rio Itapecuru-Mirim, próximo à ponte da BR-222), proximidades da Cidade de Itapecuru-Mirim, Estado do Maranhão, Brasil; Bacia de São Luis-Grajaú, base do afloramento de Formação Alcântara ou Unidade Indiferenciada (Grupo

Itapecuru *sensu* Rossetti, 1999); eo-Cenomaniano, Cretáceo Superior; em siltito argiloso cinza-avermelhado.

**Localidades adicionais:** não há discriminação sobre a procedência de UFRJ DG-113-R, sendo que, como todos os outros materiais, deve provir da localidade-tipo.

**Tamanho:** pequeno, comprimento craniano aproximado para UFRJ DG-114-R 8 cm.

**Diagnose:** molar tricuspídeo, com as cúspides principais alinhadas mesiodistalmente, sendo a maior central; cíngulo lingual com cinco cúspides estilares; raiz única reta, tendo na superfície lingual da porção terminal uma depressão mediana; em seção transversal apresenta forma ovalada (Carvalho & Campos, 1988).

Carvalho (1994) e Nobre & Carvalho (2002) descrevem crânio e mandíbula, corrigindo a nomenclatura dentária originalmente voltada para mamíferos. A descrição porém não se constitui em redescrição formal da espécie, incluindo uma atualização da diagnose. Entre as características apresentadas destacam-se crânio de rosto curto e elevado, de construção tubular; narinas verticais anteriores (terminais); pequena fenestra anterorbital; órbitas laterais; quadrado inclinado posteriormente, com extremidade distal dirigida ventralmente; pterigóides bem desenvolvidos e inclinados posteriormente; narinas internas (coanas) entre palatinos e pterigóides; ao menos três dentes pré-maxilares incisiformes; sete elementos dentários maxilares com morfologias variadas, sendo um deles nitidamente hipertrofiado, com compressão lateral; presença de evidente fenestra mandibular; longa sínfise dentária; três morfótipos dentários distintos (incisiforme, pré-molariforme e molariforme).

**Interpretação sistemática na bibliografia:** os autores descrevem o gênero originalmente como um Triconodonta (Prototheria, Mammalia), a partir de observações anatômicas sobre material dentário. Carvalho (1994) realoca *Candidodon* como *Notosuchia* indeterminado (Protosuchia, Crocodylomorpha). Nobre (2000) sugere relação com *Malawisuchus*, a partir de observações anatômicas de materiais craniano e pós-craniano. Nobre & Carvalho (2002b) sugerem associação de *Candidodon* e *Malawisuchus* ao taxon *Candidodontidae*, a partir de análise filogenética de Avilla (2002). A filogenia de Pol (2003) corrobora relação estreita entre *Candidodon* e *Malawisuchus*. Carvalho *et al.* (1994) consideram *Candidodon* como grupo-irmão de *Marillasuchus*, a partir de cladística.

**Referências disponíveis:** Carvalho & Campos, 1988; Carvalho, 1994; Carvalho & Bertini, 1999; Nobre 2000, 2004; Avilla, 2002; Nobre & Carvalho, 2002a; Nobre & Carvalho, 2002b; Pol, 2003; Pol & Norell, 2004. Contexto geológico/estratigráfico em Bertini & Carvalho, 1999; Carvalho & Bertini, 2000; Nobre, 2000; Rossetti, 2001.

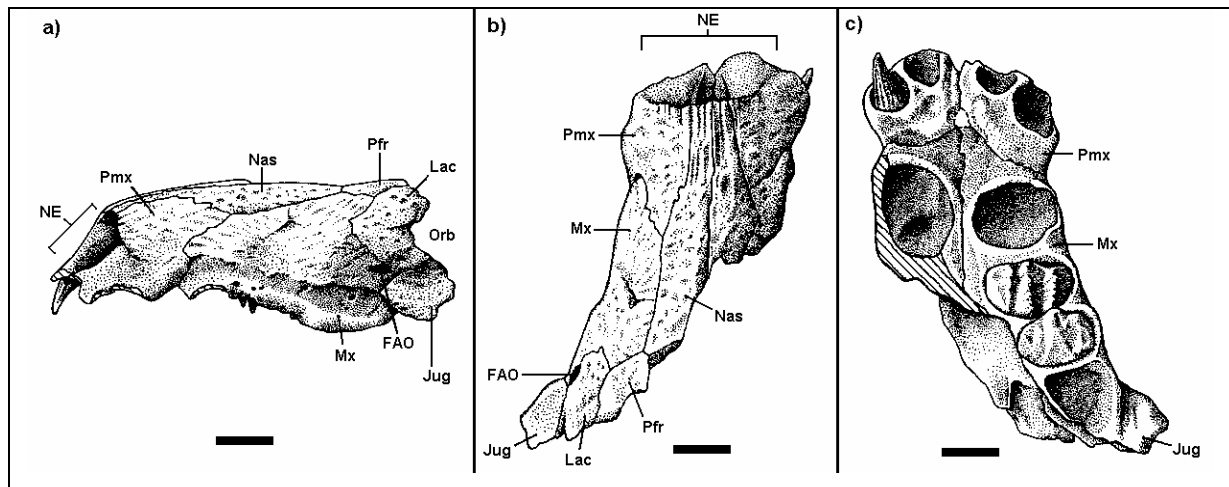
***Chimaerasuchus paradoxus* Wu & Sues, 1996**

Figura 47: Material craniano do exemplar IVPP-V8274 de *Chimaerasuchus paradoxus*, holótipo: a) vista lateral; b) vista parietal; c) vista palatal, onde podem ser observados dentes molariformes. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (adaptado de Wu & Sues, 1996).

**Holótipo:** IVPP-V8274, depositado no Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology (Cidade de Beijing, República Popular da China).

**Hipodigma:** não há outros espécimens.

**Estado dos materiais e disponibilidade:** holótipo em razoáveis condições de preservação; composto por região rostral de crânio e três dentes associados, fragmento do ramo mandibular direito, vértebras, cintura escapular (escápula e coracóide esquerdos), elementos apendiculares anteriores (úmeros, ulna e rádio direitos, *manus*), cintura pélvica (ílio e ísquio esquerdos), elementos apendiculares posteriores (epífise proximal do fêmur direito), osteodermos.

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade específica não determinada ("colina no banco Sul do Rio Yangtzé"), ao Sul da Cidade de Yichang, Província de Hubei, República Popular da China; bacia indeterminada, Formação Wulong; Aptiano-Albiano, Cretáceo Inferior; sem referências ao tipo de substrato.

**Localidades adicionais:** não foi coletado em outras localidades.

**Tamanho:** pequeno, comprimento craniano estimado para o holótipo 13,5 cm.

**Diagnose:** dois caniniformes pré-maxilares; quatro grandes molariformes maxilares, cada um com três conjuntos de sete cúspides curvas, arranjadas em fileiras; jugal com expansão ântero-lateral; parte posterior da fileira superior de dentes em projeção; angular com projeção posterior pronunciada, com sutura entre angular e dentário; esplênica bastante pequena, aparentemente restrito à superfície ventro-medial do ramo mandibular; ílio com processo pré-acetabular em forma de bastão, sem lâmina

evidente; úmero com fossa arredondada pouco abaixo da superfície proximal de articulação, na superfície lateral; osteoderms com processo latero-ventral.

**Interpretação sistemática na bibliografia:** os autores descrevem o gênero como Notosuchidae, a partir de análises filogenéticas. Bertini & Carvalho (1999) e Carvalho & Bertini (1999) preferem trata-lo como *incertae sedis*, considerando-o com dúvidas um Notosuchia, baseado em sua procedência geográfica. Pol (2003) apresenta *Chimaerasuchus* relacionado à *Sphagesaurus* e Sebecosuchia. Carvalho *et al.* (1994) consideram *Chimaerasuchus* como grupo-irmão de *Simosuchus*, a partir de análise filogenética, no táxon Chimaerasuchidae.

**Referências disponíveis:** Wu *et al.*, 1995; Wu & Sues, 1996; Bertini & Carvalho, 1999; Carvalho & Bertini, 1999; Martinelli, 2003; Pol, 2003; Pol & Norell, 2004. Contexto geológico/estratigráfico em Yang *et al.*, 1979; Hao *et al.*, 1986; Bertini & Carvalho, 1999.

### ***Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991**

**Holótipo:** MUCPV-202, depositado na Coleção de Vertebrados Fósseis do Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional del Comahue, atualmente abrigada no Museu da Universidad Nacional del Comahue, nas instalações do “Proyecto Dino”, Los Barreales, Província de Neuquén, Argentina.

**Hipodigma:** MACN-30 e MACN-31, depositados no Museo Argentino de Ciencias Naturales (Cidade de Buenos Aires, Argentina); MOZ-P-6131, depositado no Museo “Carlos Ameghino” (Cidade de Cipoletti, Argentina)

**Estado dos materiais e disponibilidade:** holótipo com preservação pobre, pouco completo, composto por crânio incompleto (rosto e parte das regiões óptica e parietal) com seções medial e distal da mandíbula em posição de oclusão, mas articulações não preservadas; MACN-30 e MACN-31 mal preservados, ambos compostos por conjuntos de de rosto e mandíbula (incluindo sínfise) bastante incompletos; MOZ-P-6131 composto por exemplar bem preservado e razoavelmente completo, incluindo bordo anterior das coanas. MACN-31 não foi localizado na coleção; MOZ-PV-6131 presentemente encontra-se nas dependências do MACN.

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade específica não determinada, 200 m à Leste da Reitoria da Universidad Nacional del Comahue, Cidade de Neuquén, Argentina; Bacia de Neuquén, Grupo Neuquén, Formação Bajo de la Carpa (seção inferior arenosa do Sub-Grupo Rio Colorado); Santoniano-Campaniano, Cretáceo Superior; em arenito.

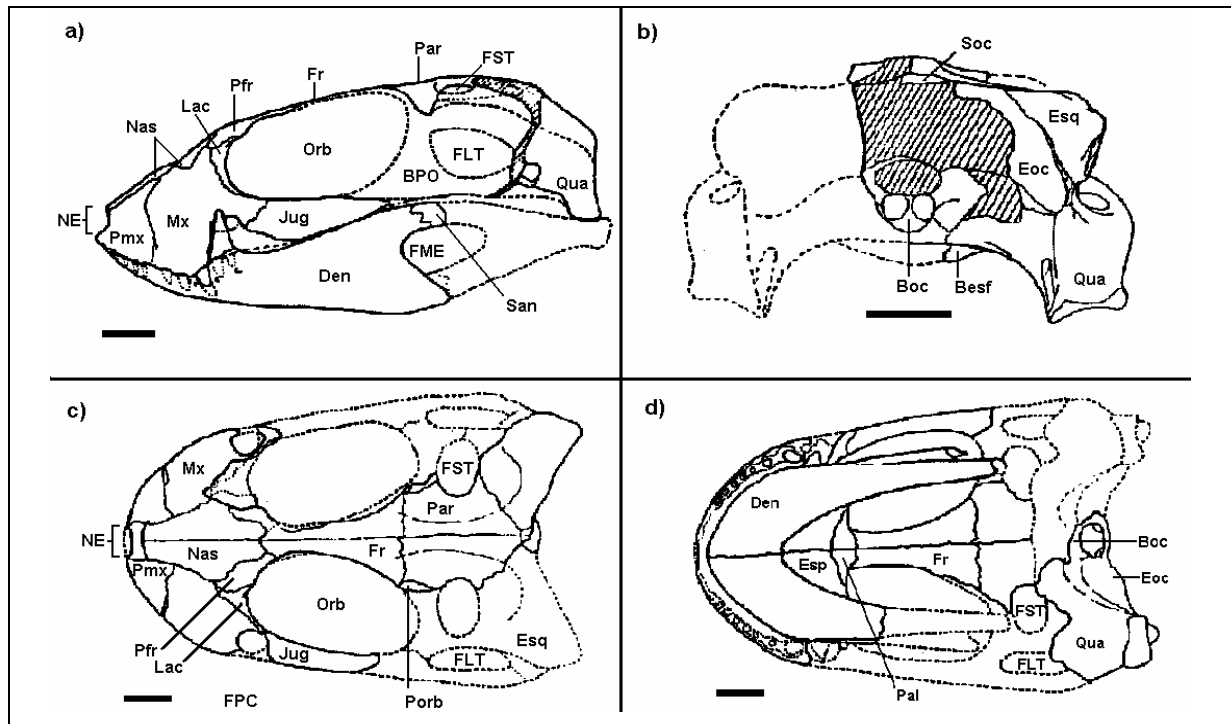


Figura 48: Reconstrução do crânio de *Comahuesuchus brachybuccalis*, a partir dos materiais MUCPV-202 (holótipo), MACN-N-30 e MACN-N-31: a) vista lateral; b) vista occipital; c) vista parietal; d) vista palatal. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (adaptados de Bonaparte, 1991).



Figura 49: Material craniano de *Comahuesuchus brachybuccalis*: a) MUCPV-202, holótipo, em vistas lateral esquerda e direita, parietal, palatina e occipital; b) MACN-31, em várias vistas, incluindo mandíbula. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (fotos do autor).

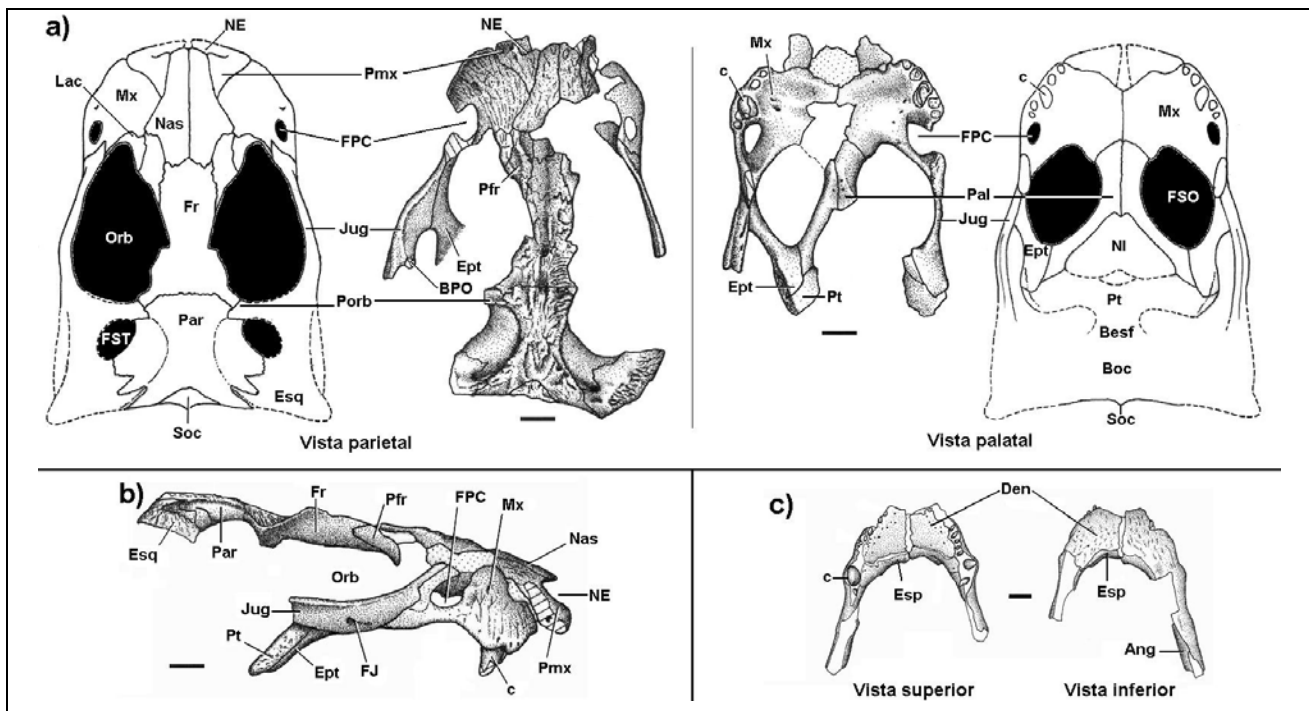


Figura 50: Material craniano de *Comahuesuchus brachybuccalis*, MOZ P-6131: a) vistas parietal e palatal do crânio, acompanhada por esquemas; b) vista lateral direita; c) mandíbula em vistas superior e inferior. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (modificados de Martinelli, 2003).

**Localidades adicionais:** MOZ-P-6131 coletado na localidade de La Isla/Paso Córdova, Província de Rio Negro, Argentina; Bacia de Neuquén, Grupo Neuquén, Formação Bajo de la Carpa.

**Tamanho:** pequeno, comprimento craniano para adulto 9 cm.

**Diagnose:** crânio de contorno arredondado e baixo na região anterior; rostró quase duas vezes mais largo que longo; caniniforme mandibular em posição mais posterior que o equivalente maxilar, em posição próxima ao bordo anterior da órbita e alojado em fossa paracarina aberta dorsalmente; quatro a seis dentes no pré-maxilar; dois pares de elementos dentários pós-caniniformes no maxilar e nenhum no dentário; fenestra supra-temporal localizada centralmente à depressão supratemporal; extremo distal do quadrado localizado em posição posterior ao côndilo occipital; crista temporal rugosa muito baixa e larga, comparável àquela dos *Notosuchidae*; sínfise mandibular plana e larga; dentário proporcionalmente grande (Bonaparte, 1991).

Combinação das seguintes características: rostró proporcionalmente muito curto, com forma circular em vista superior; cinco dentes anteriores do maxilar muito pequenos, com exceção do terceiro par, hipertrofiado e caniniforme; onze dentes no dentário, sendo que os anteriores se projetam avante; presença de fósas caninas dorsalmente orientadas na região posterior do maxilar; pálato secundário muito curto e largo; contato entre ectopterigóide, pterigóide e palatino na região ventral da asa do

pterigóide; lacrimal com um longo e fino processo que se projeta lateralmente; porção anterior do dentário baixa e transversalmente alargada, com sínfise alongada anteroposteriormente, se estendendo ao nível do nono par de dentes (Martinelli, 2003).

**Interpretação sistemática na bibliografia:** Bonaparte (1991) descreve o gênero como Comahuesuchidae, a partir de observações anatômicas e comparações detalhadas com *Notosuchus*, *Malawisuchus* e *Uruguaysuchus aznarezi*, bem como com outros crocodylomorfos, por exemplo *Crocodylus*, *Hemiprotosuchus* e *Mystrisaurus*. Bonaparte (1991) posiciona esta família como parte da Infra-Ordem Notosuchia, porém como parte da Sub-Ordem Protosuchia. Sereno *et al.* (2003), a partir de análise filogenética, consideram *Comahuesuchus* como grupo-irmão de *Anatosuchus* e posicionam ambos em Comahuesuchidae, em Notosuchia e Metasuchia. Martinelli (2003), a partir de cladística, posiciona *Comahuesuchus* junto a *Chimaerasuchus* e o clado (*Notosuchus* + *Sphagesaurus*), considerando a Família Comahuesuchidae como parte de Mesoeucrocodylia e rejeitando sua relação filogenética com *Anatosuchus*.

**Referências disponíveis:** Bonaparte 1991, 1996; Wu & Sues, 1996; Pol, 1999a, 2003; Buckley *et al.*, 2000; Tykoski *et al.*, 2002; Martinelli, 2003; Sereno *et al.*, 2003; Pol & Norell, 2004. Contexto geológico/estratigráfico em Bonaparte, 1991; Bertini & Carvalho, 1999; Ortega *et al.*, 2000; Leanza *et al.*, 2004.

### ***Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997**

**Holótipo:** Mal-45, depositado no Department of Antiquities (Cidade de Lilongwe, Malawi).

**Hipodigma:** Mal-40, Mal-46 à 52, Mal-56, Mal-66, Mal-68, Mal-70, Mal-74, Mal-76, Mal-80 à 82, Mal-96 e 97, Mal-99 à 103, Mal-107, Mal-122, Mal-155, Mal-163, Mal-168, Mal-177 à 179.

**Estado dos materiais e disponibilidade:** holótipo em razoáveis condições de preservação, bastante completo; composto por crânio com mandíbula articulada, além de grande parte dos elementos pós-cranianos, também articulados. Mal-46, Mal-47, Mal-48, Mal-49 e Mal-155 representam o material adicional mais significativo, sendo Mal-49 o exemplar de maior porte. Os demais materiais estão em pior estado e representam apenas fragmentos menos distintos e pouco informativos.

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade MAD-98-17, próxima à Cidade de Mwakasyunguti, Distrito de Karonga, Norte de Malawi; "Dinosaur Beds"; Aptiano ?-

**Localidades adicionais:** não foi coletado em outras localidades.

Albiano ?, Cretáceo Inferior; sedimentos não descritos.

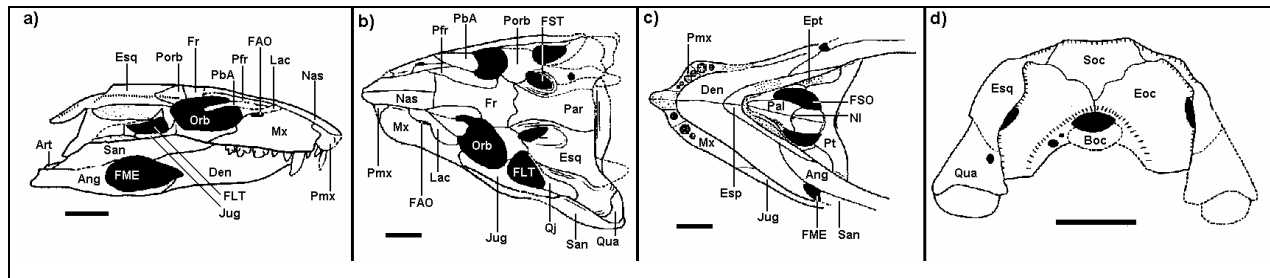


Figura 51: Material craniano de *Malawisuchus mwakasyungutiensis*: a) vista lateral do exemplar Mal-45, holótipo; b) vista parietal do exemplar Mal-49; c) vista palatal do exemplar Mal-49; d) vista occipital do exemplar Mal-48. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (adaptados de Gomani, 1997).



Figura 52: Material craniano de *Malawisuchus mwakasyungutiensis*: a) vista lateral de exemplar não identificado; b) vista lateral do exemplar Mal-46. Abreviações como na Figura 38. Imagens originalmente sem escala (adaptados de Tomida, 1998).

**Tamanho:** pequeno, comprimento craniano de 7,69 cm para Mal-49.

**Diagnose:** Notosuchidae com dentes posteriores cuspidados; superfície do articular (para articulação com o quadrado) longa e plana; pré-frontais alongados e estreitos; fenestra supratemporal alongada e estreita, medialmente curva; contato frontal-nasal reto; sem fenéstras maxilo-palatinas; esquamosal projetado para além da borda do crânio.

**Interpretação sistemática na bibliografia:** *Malawisuchus* é descrito, com dúvidas, como um Notosuchidae, a partir de análise filogenética, mas argumenta-se forte relação com *Uruguaysuchus*, por observações anatômicas (Gomani, 1997).

Outros trabalhos corroboram relação filogenética bastante próxima com *Notosuchus* (Wu & Sues, 1996; Sereno *et al.*, 2003; Pol, 2003), muito embora Buckley *et al.* (2000) sugiram relacionamento próximo com *Uruguaysuchus-Simosuchus*. Carvalho *et al.* (1994) consideram *Malawisuchus* como grupo-irmão de *Itasuchus*, a partir de análise filogenética.

**Referências disponíveis:** Clark *et al.*, 1989; Gomani 1993, 1997; Ortega *et al.*, 1993; Jacobs *et al.*, 1996; Wu & Sues, 1996; Buckley *et al.*, 2000; Tykoski *et al.*, 2002; Martinelli, 2003; Sereno *et al.*, 2003; Pol, 2003; Pol & Norell, 2004. Contexto geológico/estratigráfico em Colin & Jacobs, 1990; Congleton, 1990; Colin *et al.*, 1992; Jacobs *et al.*, 1996; Bertini & Carvalho, 1999.

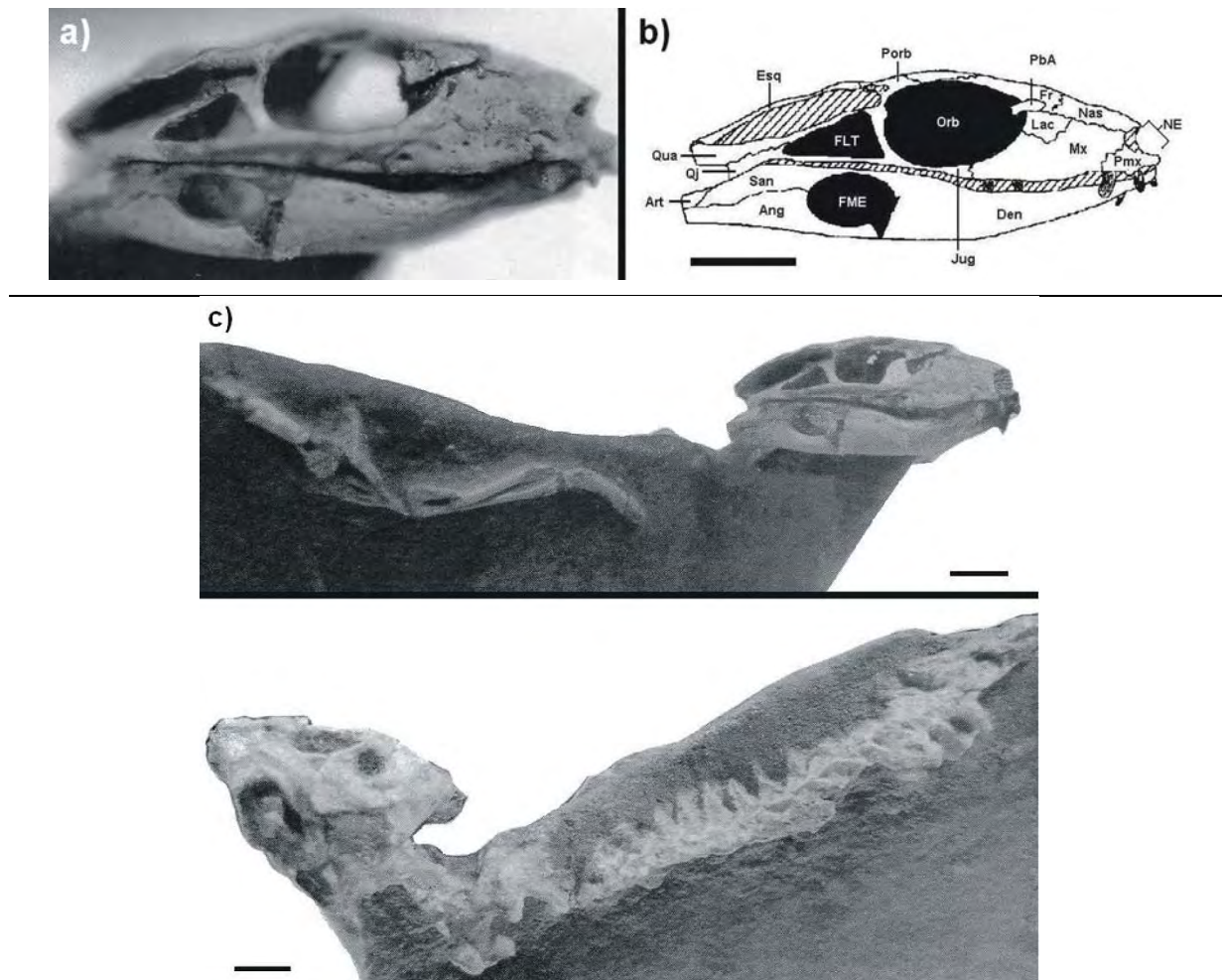
***Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999**

Figura 53: Aspecto geral de *Mariliasuchus amarali* UFRJ-DG-50-R, holótipo: a) vista lateral do crânio; b) principais estruturas do crânio; c) vistas lateral e superior do holótipo. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (adaptados de Carvalho & Bertini, 1999).

**Holótipo:** UFRJ-DG-50-R, depositado na Universidade Federal do Rio de Janeiro, Cidade do Rio de Janeiro, Brasil.

**Hipodigma:** não há espécimens referidos, muito embora outros materiais sejam conhecidos e ao menos um outro espécimen estivesse associado ao holótipo. URC-R-55 é representado por dente caniniforme atribuído inicialmente a *Sphagesaurus* (Bertini, 1993), mais provavelmente correspondente efetivamente a *Mariliasuchus*.

Materiais adicionais reportados, por Nava (2004), mas não identificados individualmente, se encontram distribuídos entre Universidade Estadual Paulista (Campus Rio Claro), Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, Universidade Federal do Rio de Janeiro e Museu Nacional do Rio de Janeiro.

URC-R-67, URC-R-68 e URC-R-69 representam material craniano, que está relacionado a materiais pós-cranianos da mesma coleção. MN-6298-V foi utilizado em estudo de tomografia computadorizada, como registrado em Azevedo *et al.* (2004).

Vários materiais de *Marillasuchus amarali* provavelmente existem na coleção da UFRJ, sem descrição formal, sendo que alguns se encontram representados em painéis de resumos de congressos e/ou simpósios. UFRJ-DG-105-R e DG-106-R representam material craniano adulto; UFRJ DG-72-R composto por crânio parcialmente preservado, com rostró e parte anterior da região orbital; UFRJ DG-115-R é uma mandíbula; UFRJ DG-129-lcv um coprólito. LPE-5 representa material craniano, provavelmente da UFRJ, figurado em Coelho (2001).

**Estado dos materiais e disponibilidade:** UFRJ-DG-50-R (holótipo) em ótima condição de preservação, razoavelmente completo e articulado, composto por crânio quase completo, com parte das regiões parietal e temporal danificadas, com mandíbula articulada; vértebras cervicais, dorsais e sacrais (parte); cintura escapular direita e parte de seus elementos apendiculares (úmero, rádio, ulna, *radiale*, quatro metacarpos); cintura pélvica e fêmur direito.

URC-R-67 encontra-se em ótima condição de preservação, com alguma deformação dorso-ventral; composto por crânio, mandíbula e vértebras e costelas cervicais articuladas. URC-R-68 está parcialmente preservado, fragmento direito ântero/inferior de crânio, incluindo pré-maxilar direito, maxilar direito, mandíbula direita (da sínfise ao ramo mandibular) e série dentária direita completa. URC-R-69 está mal preservado, composto por restos de região occipital.

Outros materiais reportados de forma genérica correspondem a cerca de 20 crânios, muitos deles associados à elementos pós-cranianos, inclusive articulados (Nava, 2004). Ao menos um se encontra no Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo).

O holótipo provavelmente representa exemplar jovem; outros exemplares compõem série ontogenética extensa, de ovos a adultos.

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** estrada vicinal próxima à Fazenda Doreto, margem esquerda do Rio do Peixe, próximo à Cidade de Marília, Estado de São Paulo, Brasil; Grupo Bauru, Formação Araçatuba-Adamantina; Campaniano-Maastrichtiano, Cretáceo Superior; arenitos calcíferos, associados a siltitos e argilitos vermelhos.

**Localidades adicionais:** ao menos quatro localidades não definidas, próximas do Município de Marília (Estado de São Paulo, Brasil); Grupo Bauru, provenientes de mesmo nível e tipo de sedimento do holótipo.

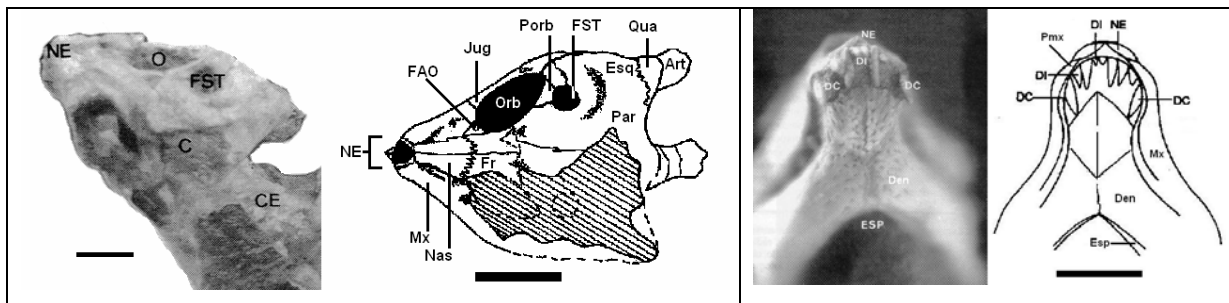


Figura 54: *Mariliasuchus amarali* UFRJ-DG-50-R, holótipo: a) vista parietal do crânio e representação gráfica das principais estruturas; b) vistas ântero-inferior da região da sínfise e representação gráfica das principais estruturas. Abreviações em fotos como Bertini & Carvalho, 1999; abreviações em esquemas como Figura 38. Barra = 10mm (adaptados de Carvalho & Bertini, 1999).

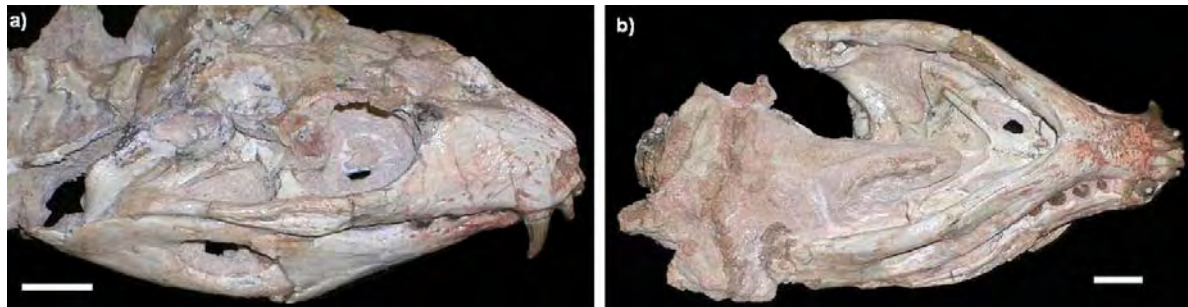


Figura 55: Material craniano de *Mariliasuchus amarali* URC-R-67: a) Vista súpero-lateral; b) vista ínfero-lateral. Barra igual a = 10mm (fotos do autor).

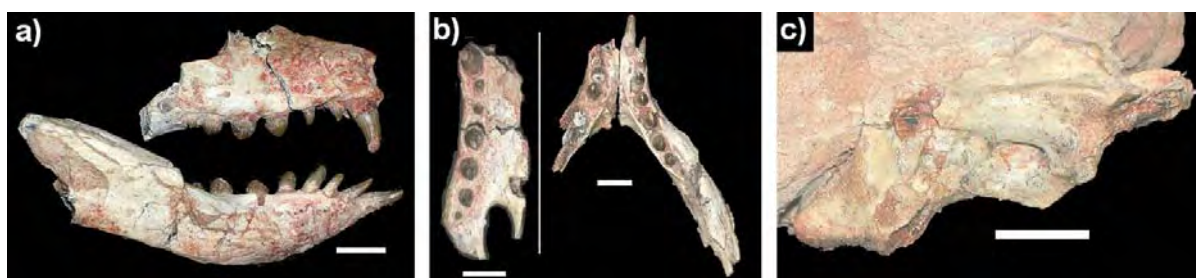


Figura 56: Material craniano de *Mariliasuchus amarali*: a) URC-R-68, vista lateral, incluindo pré-maxilar, maxilar e mandíbula; b) URC-R-68, vista palatal de rostro e superior da mandíbula; c) URC-R-69, vista occipital. Observa-se que o rostro apresenta fratura transversal e os ramos direito e esquerdo da mandíbula estão separados. Barra = 10mm (fotos do autor).

**Tamanho:** médio/pequeno, comprimento craniano para holótipo 4,2 cm; comprimento craniano de adulto similar a *Notosuchus*.

**Diagnose:** crânio de pequenas dimensões; região rostral elevada; mandíbula com constrição na região pré-maxilar, com forma bulbosa; teto craniano, em vista lateral, com suave curvatura, desde as narinas até a região occipital; órbitas grandes, em posição mediana no crânio, em disposição verticalizada; região posterior do crânio ampla; pequena fenestra supratemporal, de forma circular; narina externa única, sem septo, anterior e verticalizada, com forma sub-circular; três pares de dentes pré-maxilares, sendo os anteriores incisiformes pequenos e o último par caniniforme e hipertrofiado; incisiformes com estrias longitudinais; dentes maxilares pequenos, bulbosos, com estrangulamento na base da coroa.

**Interpretação sistemática na bibliografia:** os autores descrevem *Marillasuchus amarali* como Notosuchidae, a partir de observações anatômicas e comparações detalhadas com *Araripesuchus gomesii*, *Candidodon*, *Chimaerasuchus*, *Comahuesuchus*, *Malawisuchus*, *Notosuchus* e *Uruguaysuchus*. Carvalho *et al.* (2004), em análise filogenética, posicionam *Marillasuchus* no táxon Candidodontidae, como grupo-irmão de *Candidodon*.

**Referências disponíveis:** Bertini *et al.*, 1997; Carvalho & Bertini, 1999; Nobre, 2000; Vasconcellos & Carvalho, 2003; Azevedo *et al.*, 2004; Carvalho *et al.*, 2004; Nava, 2004. Contexto geológico/estratigráfico em Bertini *et al.*, 1993; Bertini & Carvalho, 1999; Carvalho & Bertini, 2000; Dias-Brito *et al.*, 2001; Gobbo-Rodrigues, 2001.

### ***Notosuchus terrestris* Woodward, 1896**

**Holótipo:** não foi originalmente designado um holótipo. Gasparini (1971) caracterizou lectótipo a partir de sítipo mais completo. Lectótipo MLP-64-IV-16-5(253\*), depositado no Museo da Cidade de La Plata, Argentina.

(\*) Número originalmente usado por Woodward.

**Hipodigma:** representado pelos exemplares MLP-64-IV-16-1 à IV-16-4, IV-16-11 à IV-16-24 e IV-16-6(203\*), IV-16-7(219\*), IV-16-8(209\*), IV-16-9(201\*), IV-16-10(221\*) e MPL s/n° (206\*), depositados no Museo de La Plata. Vários outros materiais se encontram depositados em um apreciável número de instituições, incluindo o Museo Argentino de Ciências Naturales, o Museo da Universidad Del Comahue e Museo Carlos Ameghino. Um número representativo de exemplares se encontra em preparação, sem número de catálogo.

O Museo Argentino de Ciencias Naturales (Cidade de Buenos Aires, Argentina) apresenta grande número de exemplares, dentre os quais destacam-se MACN-N-22,

N-23 e N-24 (representados em Bonaparte, 1991), RN-1040 (representado em Martinelli, 2003), além de RN-1037, RN-1038, RN-1039, RN-1043, RN-1044, RN-1045 e RN-1047, bastante informativos em seu conjunto.

A Coleção de Vertebrados Fósseis do Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Comahue (Instalações do “Proyecto Dino” em Los Barreales, Província de Neuquén, Argentina) apresenta ao menos cinco materiais adicionais bastante completos, catalogados como MUCPv-35, MUCPv-137, MUCPv-147, MUCPv-149 e MUCPv-198.

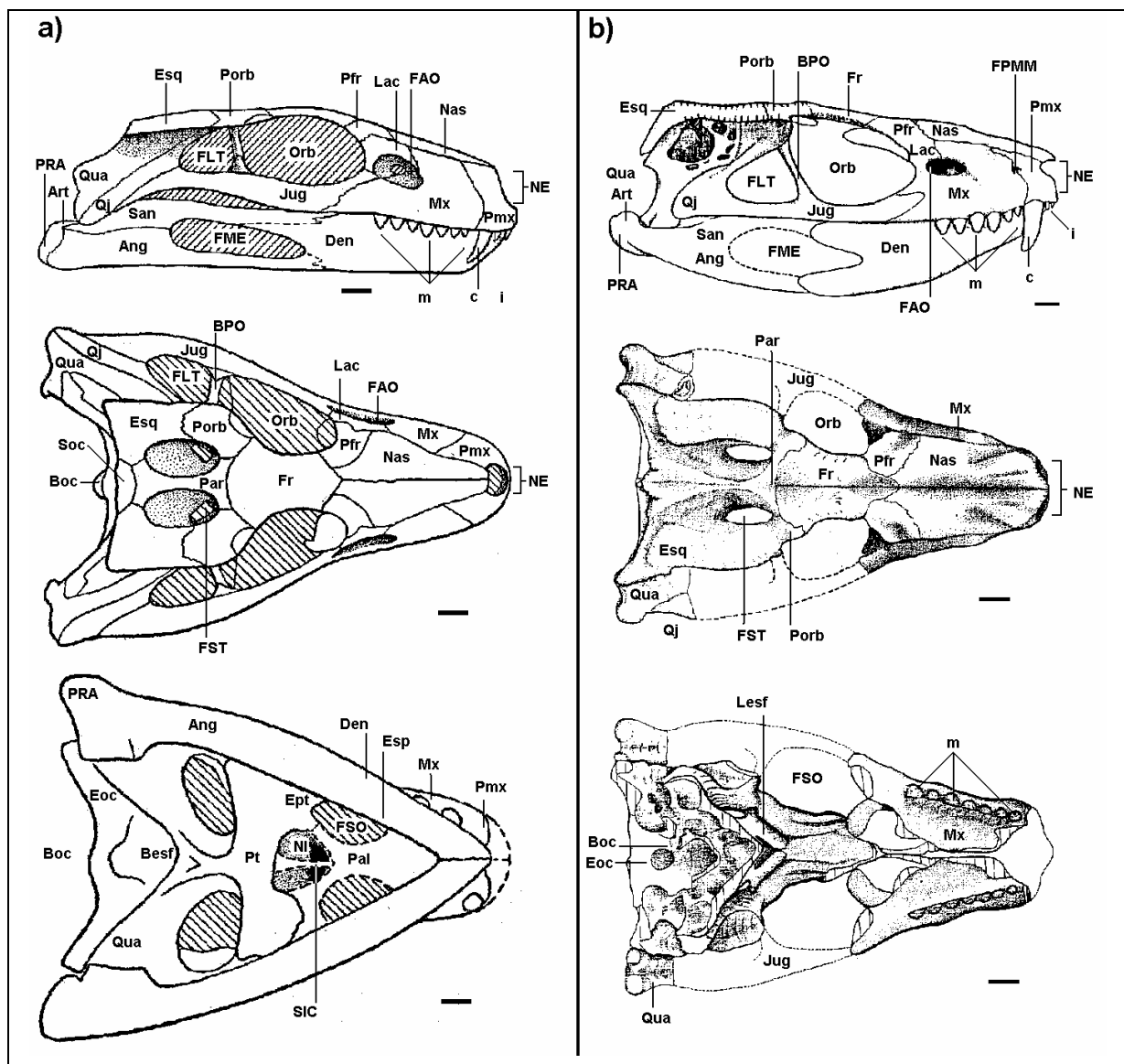


Figura 57: Representações do crânio de *Notosuchus terrestris*: a) reconstrução em vistas lateral direita, parietal e palatal, segundo Price, 1959; b) exemplar MACN-N-23 em vistas lateral direita, parietal e palatal, segundo Bonaparte, 1991. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm.

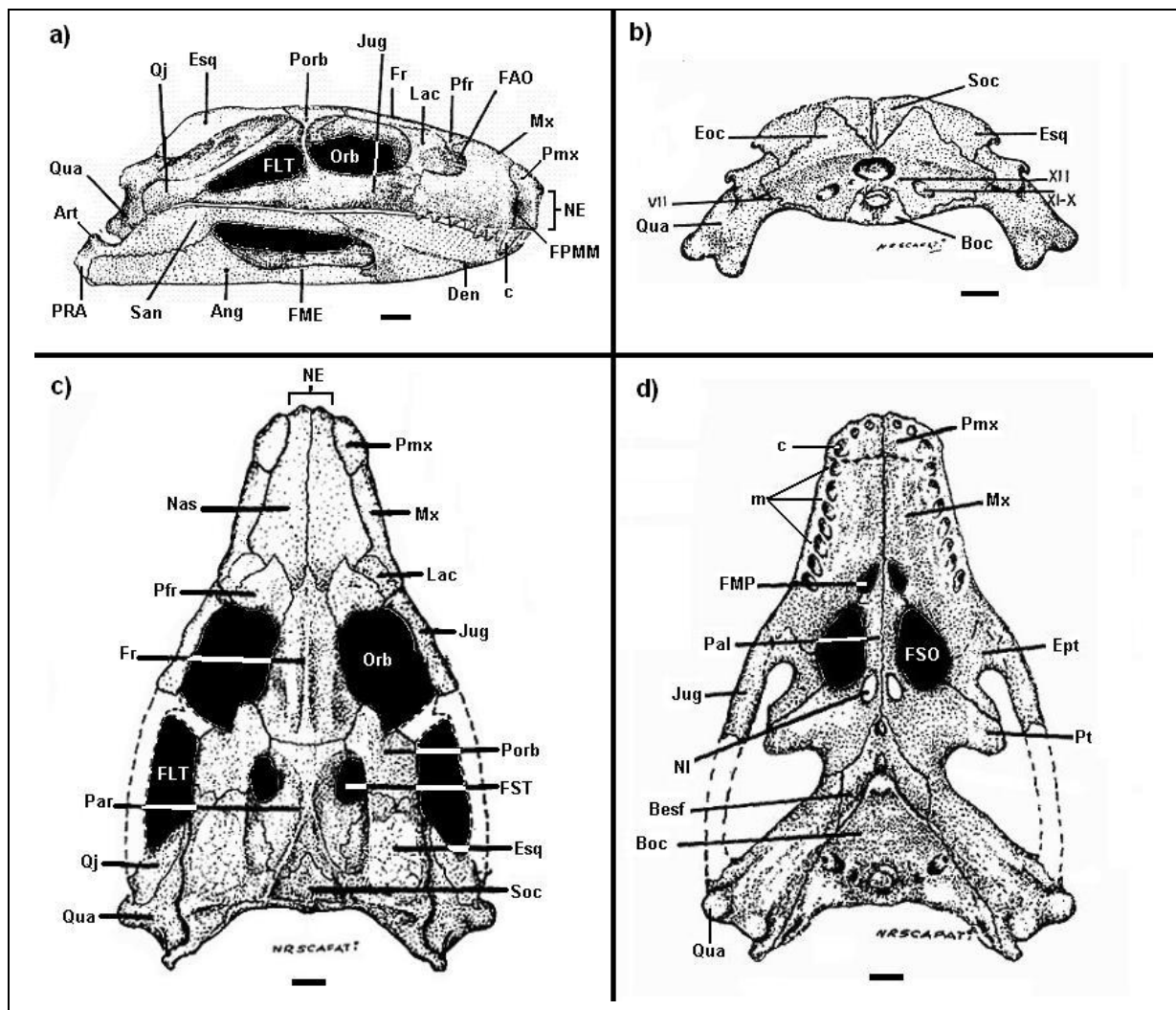


Figura 58: Reconstrução do crânio de *Notosuchus terrestris*: a) vista lateral direita; b) vista occipital; c) vista parietal; d) vista palatal. Observar a representação de um par de fenestras maxilo-palatinas na região do pálato. Abreviações como na Figura 38. Números romanos indicam locais de passagem de nervos. Barra = 10mm. (modificados de Gasparini, 1991).

O Museo Carlos Ameghino, Cidade de Cipoletti, Província de Rio Negro (Argentina), guarda espécimens em diversos códigos de catálogo diferentes, provavelmente pertencentes a um pequeno número de indivíduos, dos quais destacam-se MPCA-PV-528, MPCA-PV-789/1, MPCA-PV-791 e ao menos um material não catalogado.

Embora não conte com qualquer material oficialmente reportado, o Museo Municipal "Carmen Funes", Cidade de Plaza Huincul, Província de Rio Negro (Argentina) pode vir a receber exemplares coletados na mesma província, presentemente abrigados no supracitado MACN (Bonaparte, comunicação pessoal 2004).

Observa-se que os exemplares MLP-64-IV-16-5-1 e MLP-64-IV-16-5-2 foram descritos como síntipos de *Notosuchus lepidus* (Saez, 1957), espécie posteriormente invalidada e incluída em sinonímia de *N. terrestris* por Gasparini (1971).

**Estado dos materiais e disponibilidade:** holótipo em boas condições de preservação; composto por crânio completo com mandíbula articulada. MLP-64-IV-16-1 e IV-16-2 são crânios incompletos; IV-16-3, IV-16-4, IV-16-7, IV-16-11 representam associações de crânio-mandíbula razoavelmente completos; IV-16-6, IV-16-9, IV-16-12, IV-16-14, IV-16-15, IV-16-16, IV-16-21, IV-16-22, IV-16-54 correspondem a rostros, eventualmente associados a fragmentos de mandíbula; IV-16-8 a crânio-mandíbula muito incompletos de exemplar juvenil; IV-16-10 é uma porção parietal/occipital; IV-16-17, IV-16-18 são basioccipital e basiesfenóides; IV-16-13, IV-16-19, IV-16-20, IV-16-23 são fragmentos de mandíbula. Exemplar sem numeração atual, correspondente à numeração “206”, originalmente usada em Woodward (1896), representado por crânio bastante danificado, foi identificado entre os materiais em exposição. Dentre os materiais presentemente descritos, IV-16-2, IV-16-3, IV-16-4, IV-16-9, IV-16-19, IV-16-26, IV-16-27 e IV-16-29 se encontram em empréstimo por uma instituição européia. MACN-N-22 representado por basicrânio/occipital; N-23 crânio parcialmente completo, com exposição ventral dos lateroesfenóides pela perda dos pterigóides e outros elementos ósseos circundantes; N-24 rosto e mandíbula associados, em posição ocluída; RN-1037 crânio bastante completo, apresentando rebaixamento da região rostral e quebra do frontal e outras estruturas por deformação, além de apresentar membro anterior quase completo e vértebras cervicais; RN-1038 composto por rosto e assoalho craniano associado a mandíbula, com série dentária bem representada, apresentando septo intercoanal bem preservado; RN-1039 rosto, mandíbula e região pterigóide pertencentes a indivíduo imaturo; RN-1040 rosto, mandíbulas e assoalho craniano em excelente estado de preservação, permitindo a observação de suturas entre pterigóides, palatinos e ectopterigóides (nas superfícies superior e inferior), fenestra naso-oral, dentição, superfície anterior do jugal, ornamentação do rosto e das estruturas internas da cavidade nasal; RN-43 osteoderma isolado; RN-44 série vertebral dorso-lombar; RN-1045 crânio razoavelmente completo, com seção mediana de mandíbula (ramo esquerdo) associada; RN-1047 material pós-craniano parcialmente preparado, composto por seis osteodermos articulados e outros elementos ósseos associados. MUCPv-35 composto por crânio e parte anterior de mandíbula; MUCPv-137 crânio com rosto danificado e pós-crânio composto por extensa série vertebral (cervicais até dorsais), parte da cintura pélvica e elementos apendiculares posteriores; MUCPv-147 crânio e mandíbula articulados e pós-craniano composto por vértebras dorsais

(incluindo pré-sacral) e elementos apendiculares posteriores; MUCPv-149 vértebras, costelas, cintura escapular e elementos apendiculares posteriores; MUCPv-198 região posterior do crânio (incluindo basicrânio) e parte do ramo mandibular direito articulado, vértebras dorsais e elementos apendiculares.

MPCA-PV-528 composto por crânio e mandíbula; MPCA-PV-789 é extensa série de elementos associados (PV-789/1 até PV-789/16), possivelmente pertencentes a mais de um indivíduo, reunindo crânio PV-789/1 (porções média e anterior, bastante deformado) e elementos pós-cranianos variados (vértebras, arcos hemais, elementos apendiculares anteriores e posteriores, além de fragmentos de cintura pélvica); MPCA-PV-791 porções média e anterior de crânio e mandíbula; PV-s/nº crânio e mandíbula em bom estado, incluindo região das narinas internas.

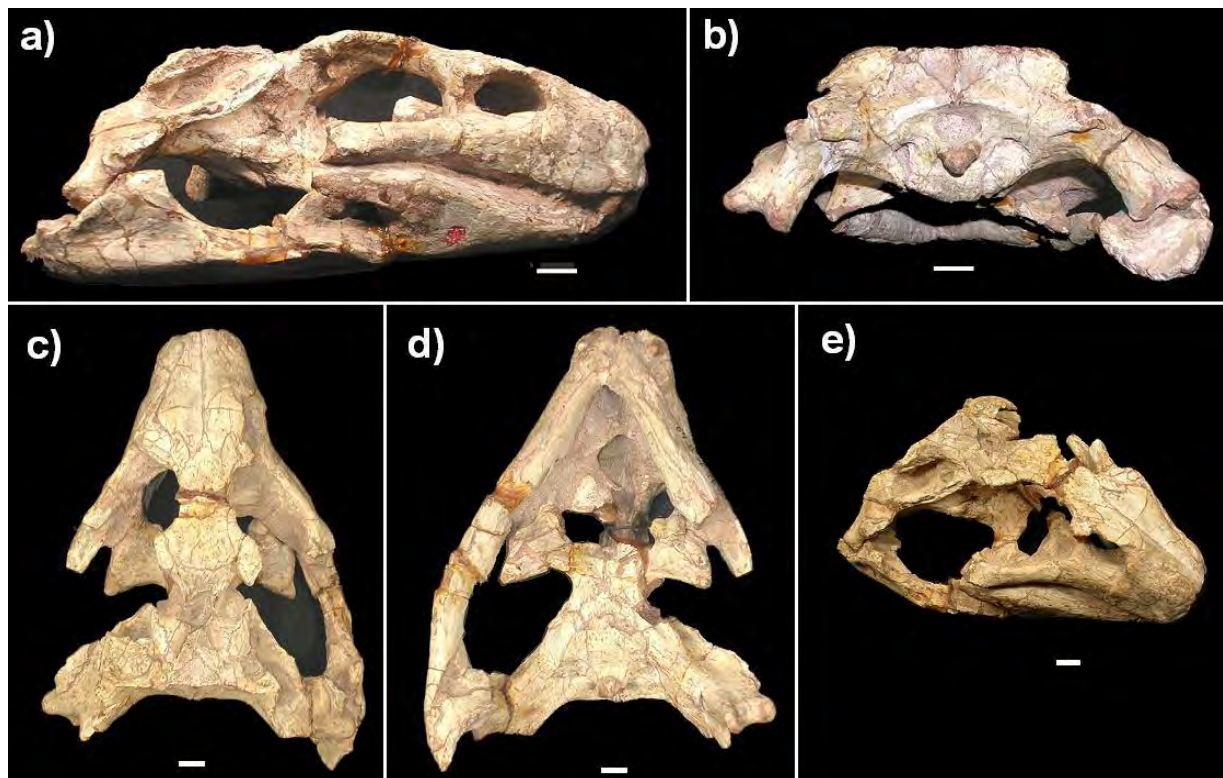


Figura 59: Crânio de *Notosuchus terrestris*, exemplar MLP-64-IV-16-5(253), holótipo: a) vista lateral direita; b) vista occipital; c) vista parietal; d) vista palatal; e) aspecto geral. Observa-se que a fenestra anterorbital se apresenta anormalmente grande, provável resultado de condições de preservação. Barra = 10mm (fotos do autor).

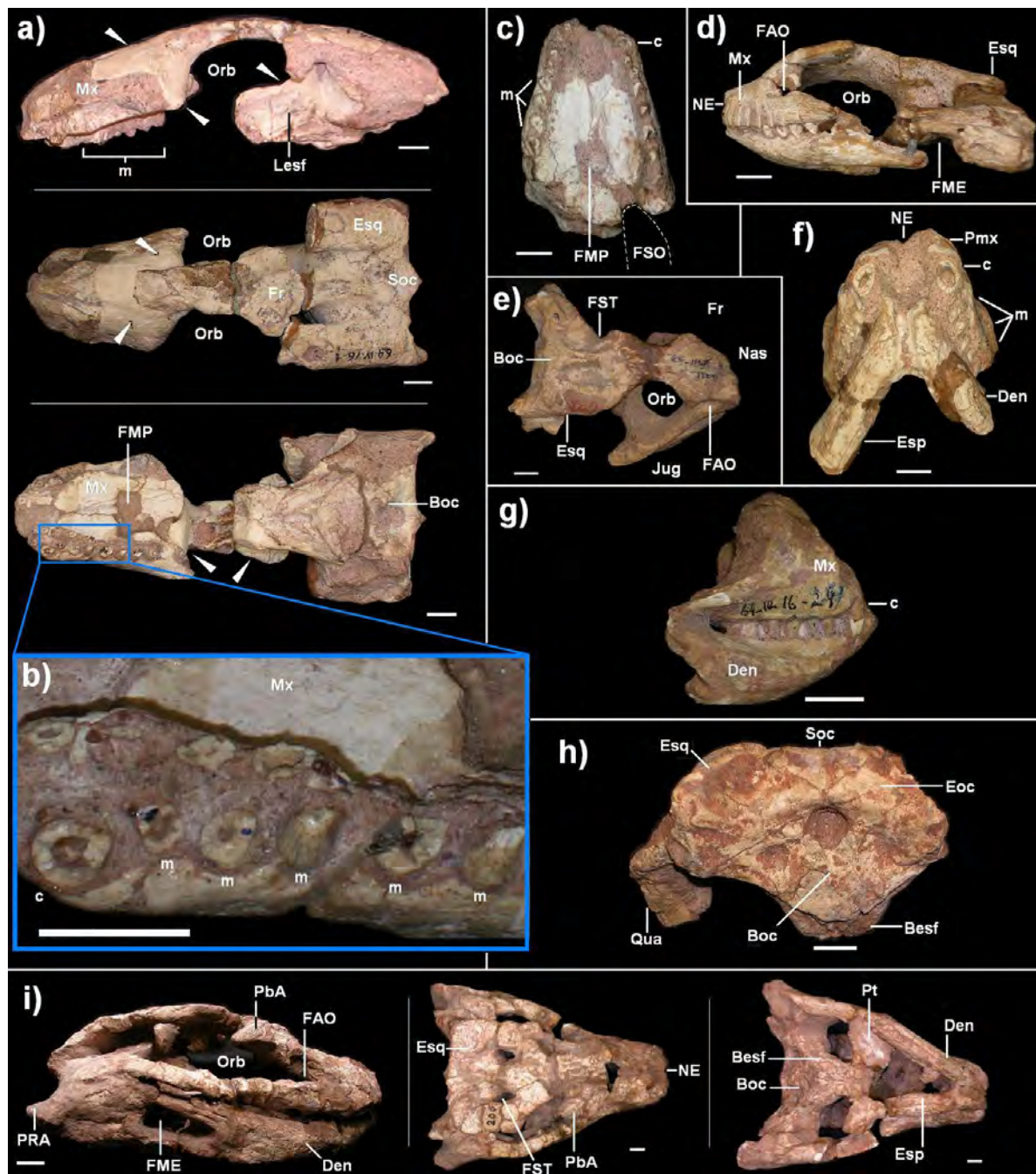


Figura 60: Material de *Notosuchus terrestris* do Museo de La Plata: a) MLP-64-IV-16-1, antigo holótipo para *Notosuchus lepidus*, respectivamente em vistas lateral esquerda, parietal e palatal; b) detalhe dos dentes de IV-16-1, que apresentam compressão lateral assimétrica e implantação oblíqua; c) IV-16-6 em vista palatal; d) IV-16-7 em vista lateral esquerda; e) IV-16-8 em vista parietal; f) IV-16-23 em vista palatal; g) IV-16-24 em vista lateral direita, h) IV-16-30 em vista occipital; i) MLP-64-IV-16-s/n° (206), respectivamente em vistas lateral direita, parietal e palatal. Observar a presença de massa usada para reconstituir parte do espécimen IV-16-1, indicada por setas brancas. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (fotos do autor).

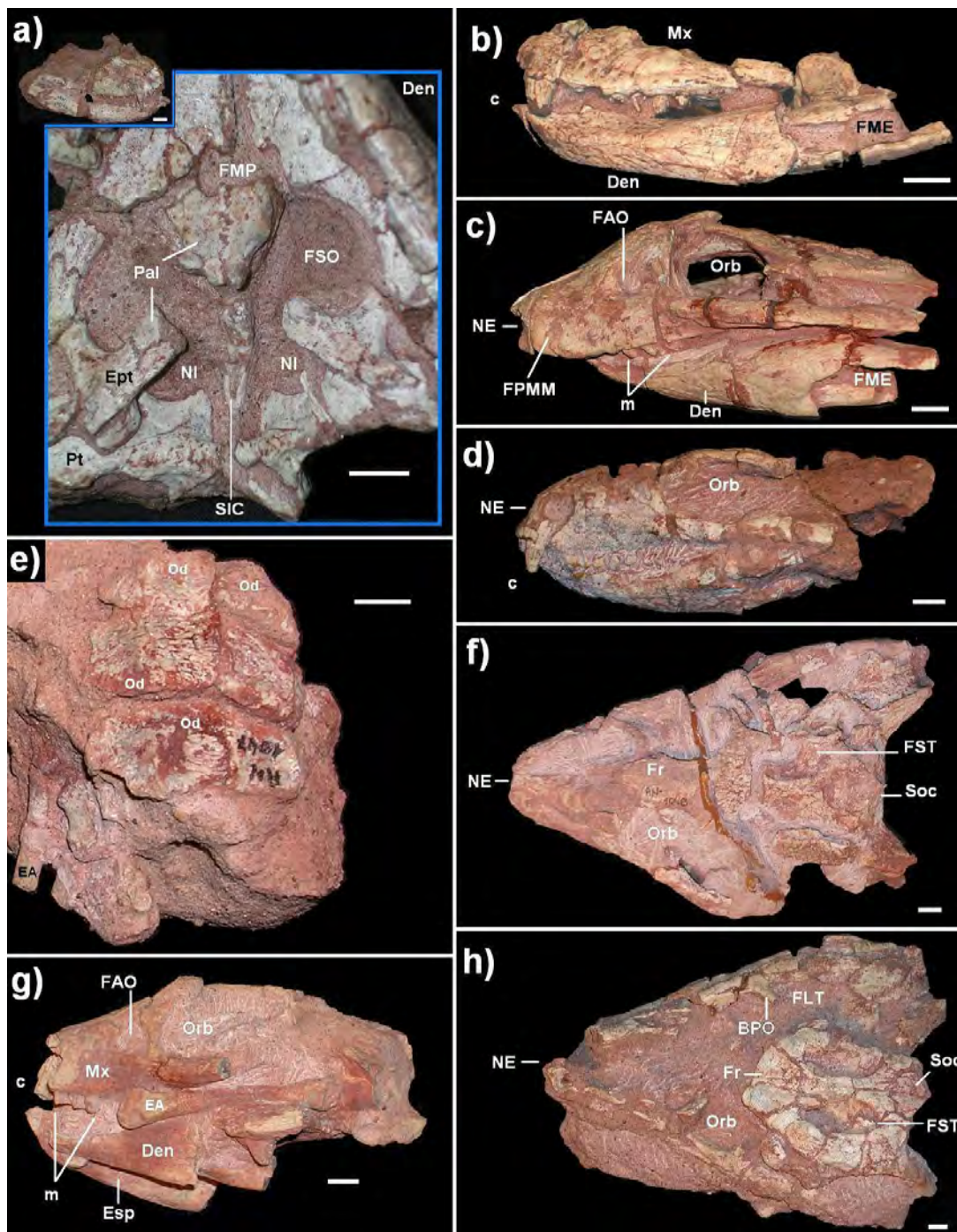


Figura 61: Material de *Notosuchus terrestris* do Museo Argentino de Ciências Naturales, procedente da Província de Rio Negro: a) MACN-RN-1038 em vista geral, com detalhe da região palatina (vista inferior), evidenciando a presença de fenestras maxilo-palatinas (sem preservação de septo) e de septo separando as narinas internas; b) RN-1039, em vista lateral; c) RN-1041, em vista lateral; d) RN-1046, em vista superior; e) RN-1047; f) RN-1048, em vista parietal; g) RN-s/nº, espécimen A, em vista lateral; h) RN- s/nº, espécimen B, em vista parietal. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (fotos do autor).

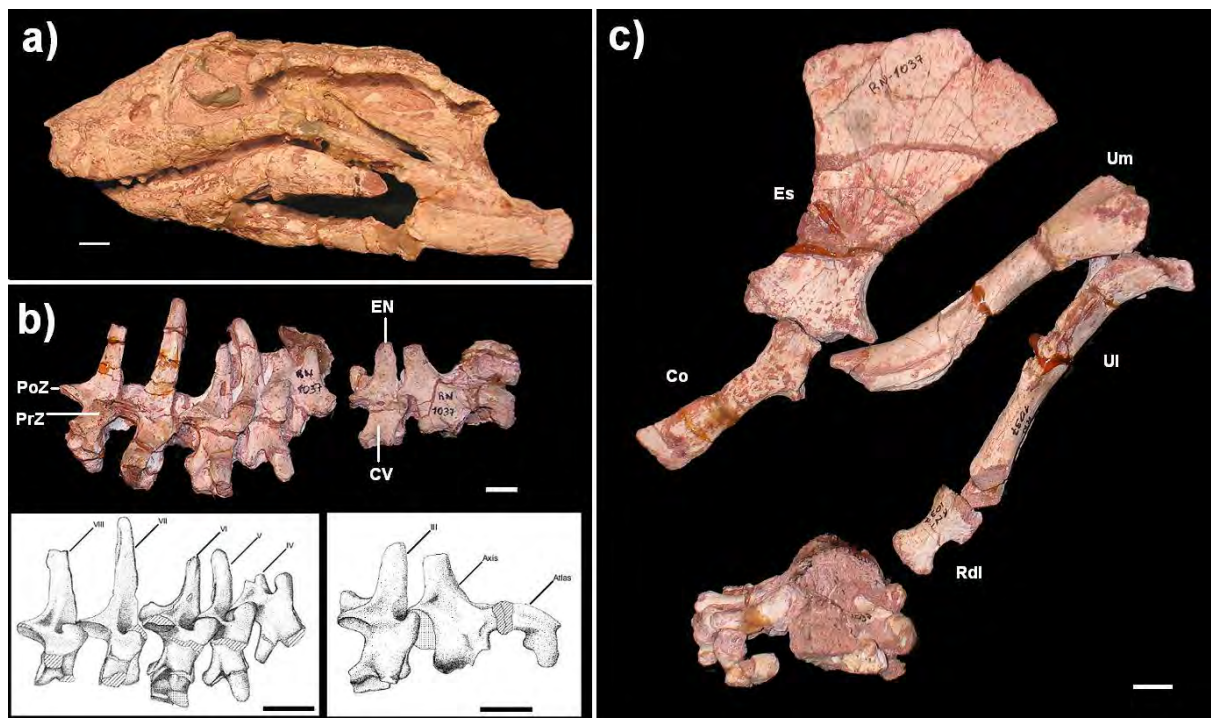


Figura 62: *Notosuchus terrestris* MACN-RN-1037: a) crânio; b) série vertebral cervical; c) cintura escapular e elementos apendiculares anteriores. Co - coracóide; CV - centro vertebral; EN - espinho neural; Es - escápula; Fa – falange(s); PoZ - pós-zigapófise; PrZ - pré-zigapófise; Ra - rádio; Rdl - radiale; UI - ulna; Um - úmero. Números romanos indicam elemento vertebral e sua posição na série. Barra = 10mm (esquemas modificados de Pol, 1999d; fotos do autor).

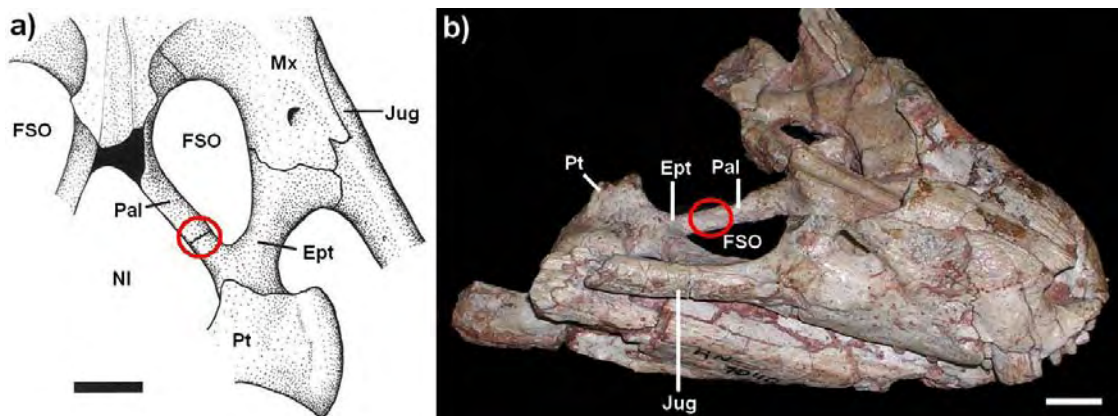


Figura 63: Material de *Notosuchus terrestris* MACN-RN-1040: a) vista dorsal da região palatina; b) aspecto geral do espécimen. Círculo vermelho indica a posição da sutura entre ectopterigóide e pterigóide, que pode ser observada também no exemplar MACN-RN-1038 (Figura 61). Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (a - modificado de Martinelli, 2003; b - fotos do autor).

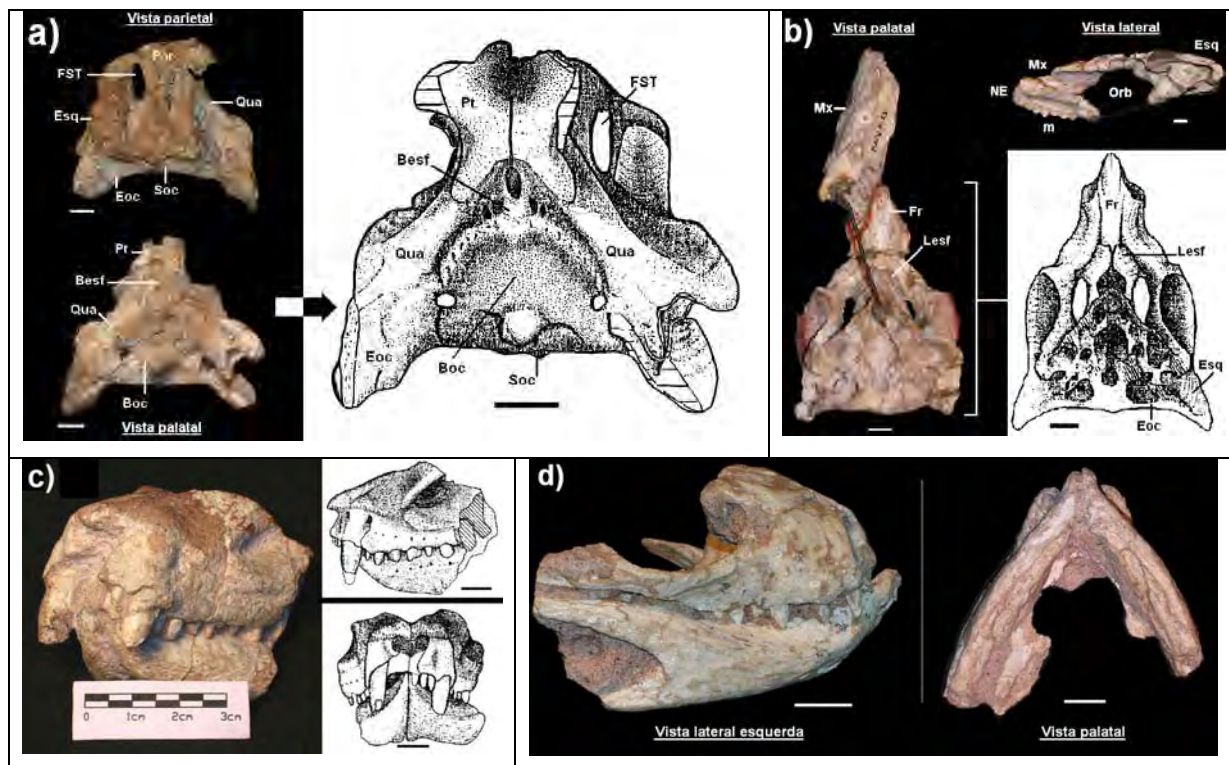


Figura 64: Material de *Notosuchus terrestris* do Museo Argentino de Ciências Naturales, provenientes da Província de Neuquén: a) MACN-N-22; b) N-23; c) N-24; d) N-43. Observa-se que os materiais a e b, mesmo danificados, preservam diferentes características importantes de basicrânio e região occipital. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (esquemas modificados de Bonaparte, 1991; fotos do autor).

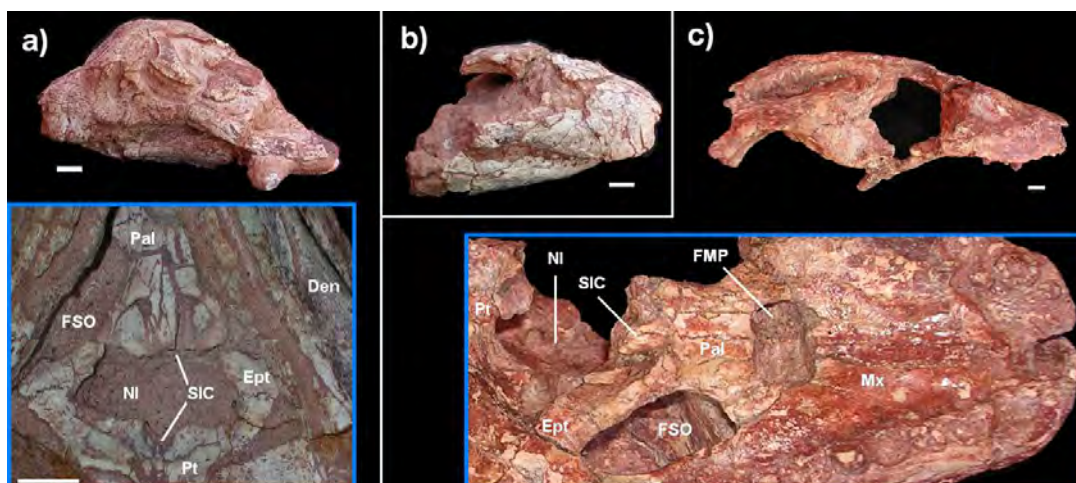


Figura 65: Material de *Notosuchus terrestris* do Museo Carlos Ameghino: a) MPCA-789/1, vista lateral esquerda; b) MPCA-791, vista lateral direita; c) MPCA-s/nº, vista lateral direita. A região palatina se encontra bem preservada em a e c. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (fotos do autor).

Woodward (1896) cita a existência de restos pós-cranianos, que Gasparini (1971) não considera como seguramente pertencentes a *Notosuchus*. Pol (1999d) descreve materiais com numeração equivocada, efetivamente identificados como MACN-RN-1037 e RN-43, entre outros). Holótipo e outros materiais do Museo de La Plata possivelmente representam exemplares adultos, sendo que apenas MLP-64-IV-16-8 é reportado como exemplar jovem, muito embora exista ainda um pequeno número de outros imaturos (como em Gasparini, 1981), dentre os quais MLP-64-IV-16-7, IV-16-11 e IV-16-24.

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** *Campus* universitário da UNC, Cidade de Neuquén, Argentina; Bacia de Neuquén, Grupo Neuquén, Formação Bajo de la Carpa (seção inferior arenosa do Sub-Grupo Rio Colorado); Santoniano-Campaniano, Cretáceo Superior; em arenito ("*Estratos con Dinosaurios*") avermelhado; referências na bibliografia limitada à "cercanias do Campus da Universidad Nacional del Comahue". Série original de materiais estudados por Woodward (1896) coletada no planalto onde atualmente se localiza a Univesidad Nacional Del Comahue, correspondendo a áreas de sedimento exposto imediatamente anexas aos prédios de toda a universidade;

**Localidades adicionais:** "Boca del Sapo", localidade próxima à Cidade de Neuquén, Província de Neuquén; sítio "El Anfiteatro", bem como outros afloramentos não identificados na Província de Rio Negro, Argentina; Bacia de Neuquén, Sub-Grupo Rio Colorado, Formação Bajo de la Carpa; Coniaciano-Campaniano, Cretáceo Superior.

**Tamanho:** médio/pequeno, comprimento craniano para o holótipo 17 cm.

**Diagnose:** crânio deprimido, curto e largo, triangular em vista superior; rostro curto com superfície óssea com rugosidades irregulares; fossa supratemporal de tamanho moderado, mais longa que larga; órbitas bem desenvolvidas, orientadas látero-dorsalmente, com barra pós-orbital bastante delgada; pequena abertura anteorbital entre ossos lacrimal e maxilar; nasais alcançando a única e bem desenvolvida abertura nasal, anteriormente orientada; mandíbula esbelta, com sínfise curta e afilada, com participação do esplênico; grande abertura na lateral de cada ramo mandibular e processo retro-articular do articular, não curvada para cima; pequeno número de dentes, lateralmente comprimidos, alguns fracamente serrilhados; séries dentárias superiores bastante diferenciadas, compostas por dois a três incisiformes e um caniniforme muito grande em cada pré-maxila e sete dentes de tamanho mais uniforme em cada maxila; séries dentárias inferiores compostas por dez elementos dentários de cada lado, que aumentam gradualmente de tamanho posteriormente, sem caniniformes; membros anteriores não muito menores que os posteriores; armadura óssea ausente (Woodward, 1896).

Crânio e rostró curtos, com um par de fenestras anterorbitais; fenestras supra-temporais menores que as órbitas; fenestras látero-temporais alargadas; bordo das narinas internas formado por palatinos e pterigóides; pterigóides posicionados anteriormente; esplênica participando da sínfise mandibular; presença de fenestras maxilo-palatinas; narinas externas verticalizadas, narinas internas proporcionalmente pequenas; pequeno número de dentes, incluindo um par hipertrofiado no pré-maxilar (Gasparini, 1971).

Martinelli (2003) observa que ectopterigóide compõe bordo posterior da fenestra palatina, aqui tratada como fenestra sub-ocular, impedindo o contato direto entre palatino e pterigóide, o que representa uma condição bastante particular, embora não esteja formalmente incluída na diagnose.

**Interpretação sistemática na bibliografia:** espécie usada como referência de *Notosuchia* e *Notosuchidae*, uma vez que é espécie-tipo para estes clados. Foi associada, de forma próxima, à várias espécies, inclusive *Sebecosuchia* (*Cynodontosuchus rothi*). Wu & Sues (1996), Gomani (1997) e Sereno *et al.* (2003) consideram *Notosuchus terrestris* filogeneticamente associado à *Malawisuchus mwakasyungutiensis*, a partir de análises cladísticas. Carvalho *et al.* (1994) consideram *Notosuchus* como *Ziphosuchia* e grupo-irmão de *Baurusuchoidea*, a partir de cladística.

**Referências disponíveis:** Woodward, 1896; Huene, 1929; Saez, 1957; Price, 1959; Gasparini, 1971; Bonaparte 1978, 1991, 1996; Gasparini, 1981; Buffetaut, 1982; Benton & Clark, 1988; Gasparini *et al.*, 1993; Ortega *et al.*, 1993; Clark, 1994; Wu *et al.*, 1995; Wu & Sues, 1996; Gomani, 1997; Wu *et al.*, 1997; Carvalho & Bertini, 1999; Pol, 1999b, 1999c, 1999d; Buckley *et al.*, 2000; Ortega *et al.*, 2000; Pol *et al.*, 2001; Brochu *et al.*, 2002; Tykoski *et al.*, 2002; Pol, 2003; Sereno *et al.*, 2003; Martinelli, 2003; Carvalho *et al.*, 2004; Pol & Norell, 2004. Contexto geológico/estratigráfico em Gasparini, 1981; Bonaparte 1991, 1996; Bertini & Carvalho, 1999; Ortega *et al.*, 2000; Leanza *et al.*, 2004.

### ***Simosuchus clarki* Buckley *et al.*, 2000**

**Holótipo:** UA-8679, depositado na Universidade da Cidade de Antananarivo, Madagascar.

**Hipodigma:** não há outros espécimens.

**Estado dos materiais e disponibilidade:** holótipo em excelentes condições de preservação, bastante completo, composto por crânio com mandíbula articulada, vértebras cervicais e dorsais anteriores, cintura escapular e membros anteriores completos, osteodermos, vértebras cervicais e dorsais anteriores,

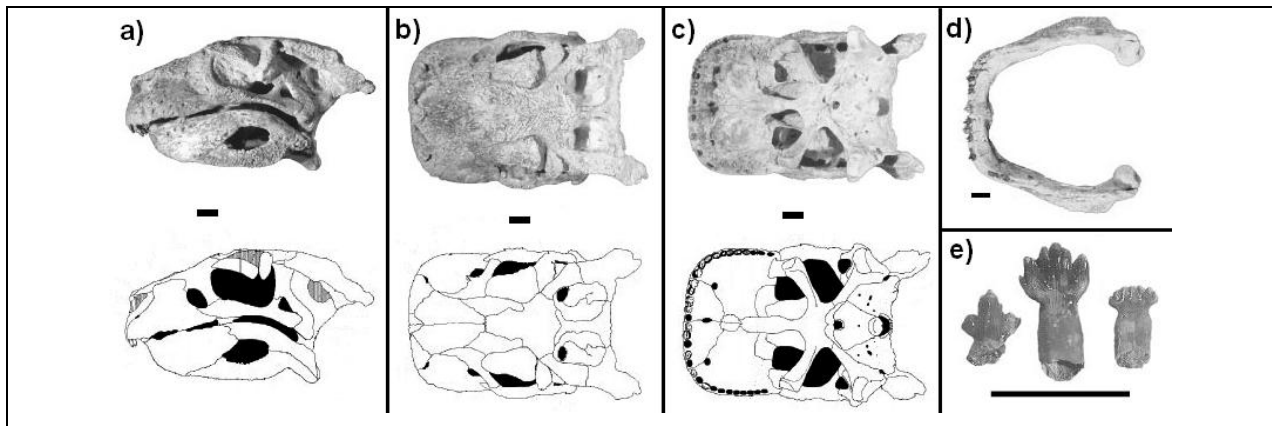


Figura 66: Material craniano de *Simosuchus clarki* UA-8679, holótipo: a) Vista lateral esquerda; b) vista parietal; c) vista palatal; d) mandíbula, em vista superior; e) exemplos de variação morfológica na série dentária, sendo que dentes mais anteriores apresentam cúspides maiores, em menor número (esquerda). Barra = 10mm (modificadas de Buckley *et al.*, 2000).

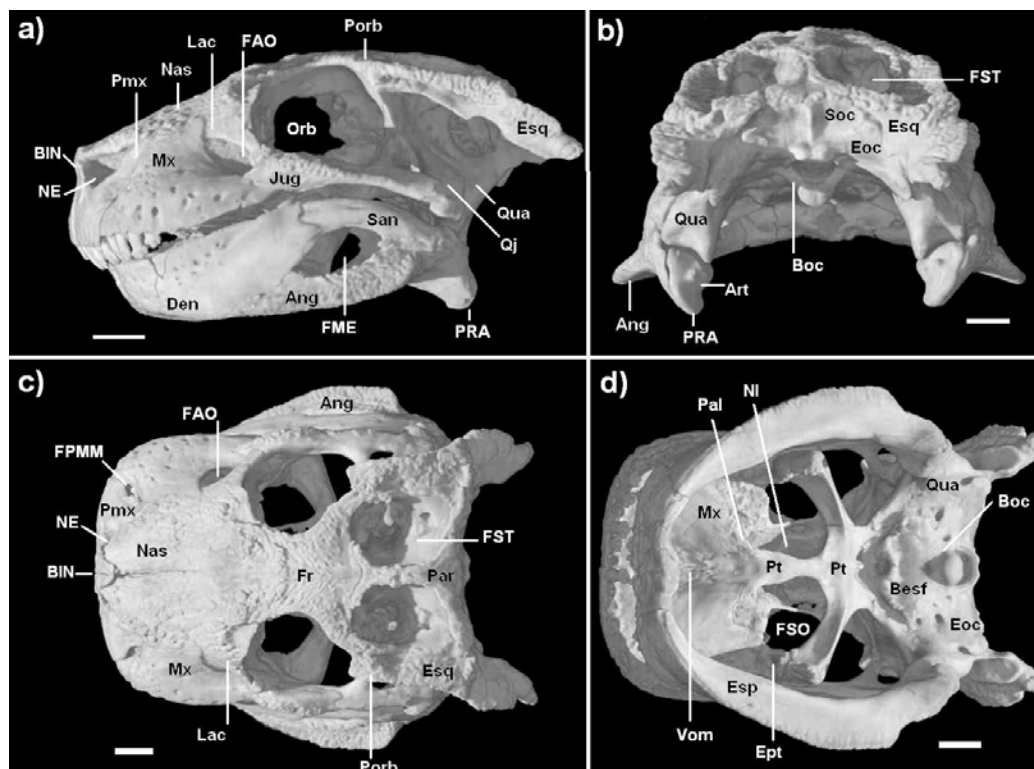


Figura 67: Modelo digital do crânio de *Simosuchus clarki* UA-8679, holótipo: a) vista lateral esquerda; b) vista occipital; c) vista parietal; d) vista palatal. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (modificados de Rowe, 2004; disponível em <<http://www.digimorph.org>>).

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade MAD-98-17, Sudeste da Vila de Berivotra, região Noroeste de Madagascar; Bacia de Bahajanga, Formação Maevarano; Campaniano-Maastrichtiano, Cretáceo Superior; sedimentos não descritos.

**Localidades adicionais:** não foi coletado em outras localidades.

**Tamanho:** pequeno, comprimento craniano para o holótipo 12,6 cm.

**Diagnose:** todos os dentes multicuspidados, com cúspides alinhadas, variando de três a mais de dez; maxilas sem contato, em vista palatina; barra inter-narinal composta por processo ascendente do pré-maxilar; narinas internas mais largas que fenestra suborbital, em posição adjacente; duas ossificações recobrimdo cada fenestra supratemporal; ramo do quadrado com projeção ântero-ventral; quatorze osteodermos quadrilaterais contíguos, por fileira mediano-lateral, na parte dorsal.

**Interpretação sistemática na bibliografia:** os autores descrevem o gênero como um Notosuchidae, com dúvidas, mas argumentam forte relação com *Uruguaysuchus* a partir de análise filogenética. Trabalhos posteriores não corroboram esta visão (Serenó *et al.*, 2003; Pol, 2003; Carvalho *et al.*, 2004). Carvalho *et al.* (1994) consideram *Simosuchus* como grupo-irmão de *Chimaerasuchus*, a partir de cladística.

**Referências disponíveis:** Buckley *et al.*, 1997; Buckley *et al.*, 2000; Tykoski *et al.*, 2002; Martinelli, 2003; Sereno *et al.*, 2003; Pol, 2003; Pol & Norell, 2004. Contexto geológico/estratigráfico em Papini & Benvenuti, 2001.

### ***Sphagesaurus huenei* Price, 1950**

**Holótipo:** DGM-332-R, depositado no Departamento Nacional de Produção Mineral (Cidade do Rio de Janeiro, Brasil).

**Hipodigma:** DGM-333-R, depositado no Departamento Nacional de Produção Mineral (Cidade do Rio de Janeiro, Brasil). RCL-100 é utilizado para descrever diagnose complementar (Pol, 2003), estando depositado no Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (Belo Horizonte, Brasil).

**Estado dos materiais e disponibilidade:** holótipo e DGM-333-R em boas condições de preservação, muito completos; composto apenas por dentes. RCL-100 é composto por um crânio e fragmento de mandíbula (com dentes) parcialmente preservados. URC-R-015 é representado por dente isolado. DGM-1411-R constitui-se de fragmento rostral e porção anterior da mandíbula.

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade específica não determinada, referências a “Guajussara, corte da Estrada de Ferro Sorocabana”, entre as cidades de Presidente Prudente e Santo Anastácio, Oeste do Estado de São Paulo, Brasil; Grupo Bauru, Formação Adamantina; Campaniano-Maastrichtiano, Cretáceo Superior; sedimentos não descritos.

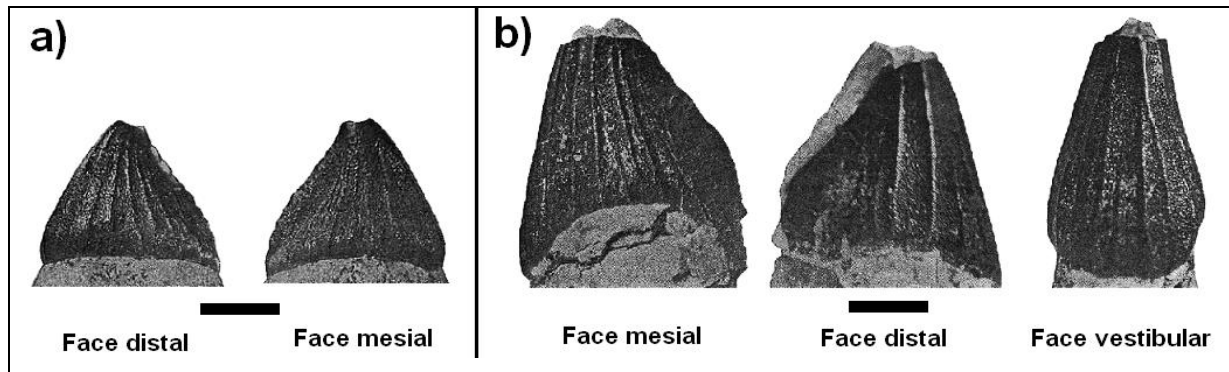


Figura 68: Material dentário de *Sphagesaurus huenei* DGM-332-R, holótipo. Abreviações como na Figura 38. Barra = 5mm (modificadas de Price, 1950a).

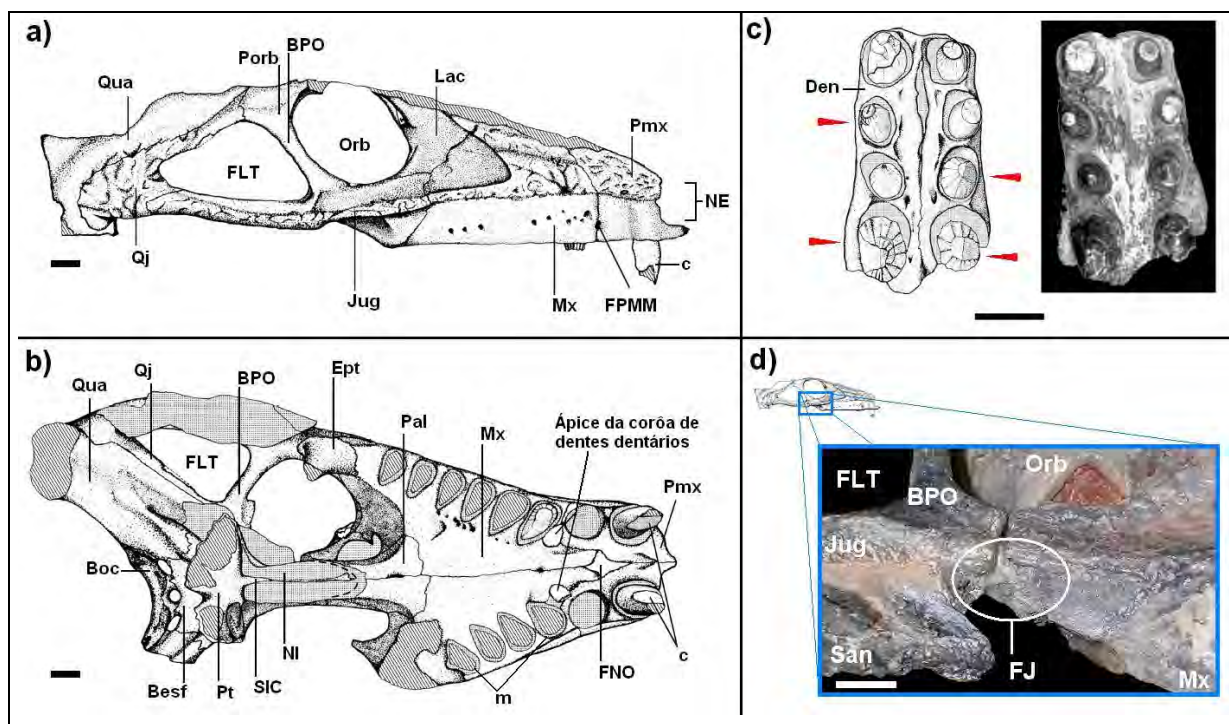


Figura 69: Material craniano de *Sphagesaurus huenei* RCL-100: a) vista lateral; b) vista palatal; c) fragmento da região da mandíbula (sífnise), evidenciando desgaste lateral das coroas (setas brancas); d) detalhe da região fraturada de RCL-100, examinada em réplica, evidenciando posição do forâmen jugal. Observa-se que os dentes molariformes apresentam implantação oblíqua evidente. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (modificadas de Pol, 2003; foto em d pelo autor).

**Localidades adicionais:** DGM-333-R em localidade específica não determinada, próximo à cidade de Catanduva, Oeste do Estado de São Paulo, Brasil; Grupo Bauru, Formação Adamantina; Campaniano-Maastrichtiano; sedimentos não descritos. RCL-100 em localidade específica não determinada, próximo ao Município de Buenópolis, Sudoeste do Estado de São Paulo, Brasil; Grupo Bauru, Formação Adamantina; Campaniano-

Maastrichtiano, Cretáceo Superior; sedimentos não descritos. URC-R-015 na Localidade 5 de Bertini (1993), pedreira abandonada cerca de 1 km a Sudoeste da Cidade de Santo Anastácio, Sudoeste do Estado de São Paulo, Brasil; Grupo Bauru, Formação Adamantina; Campaniano-Maastrichtiano, Cretáceo Superior; arenitos médios a grossos e conglomeráticos, avermelhados e arroxeados a moderadamente róseos, com laguma matriz silto-argilosa e grandes quantidades de pelotas de argilitos vermelhos associadas (Bertini, 1993).

**Tamanho:** médio/pequeno, comprimento craniano aproximado para RCL-100 12,6 cm.

**Diagnose:** 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 complementares resulta no uso das quilhas posteriores como margens para corte (Price, 1950).

Narina única terminal; órbitas bem desenvolvidas; pálate 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-maxila com região desprovida de dentes entre os caniniformes; dentários anteriores incisiformes; parede posterior da maxila acima da margem anterior da fenestra suborbital, se estendendo dorsalmente, em contato com pré-frontal e lacrimal (Pol, 2003).

**Interpretação sistemática na bibliografia:** o autor descreve o gênero como um Notosuchidae. Kuhn (1968) reconhece as grandes diferenças de *Sphagesaurus* e aloca-o na Família Sphagesauridae. Gasparini (1971) sugere que não deva ser considerado Notosuchia, uma vez que o material dentário descrito até então não permitiria sua segura identificação na infra-ordem. Gasparini (1971) também sugere que os fragmentários materiais representariam evidência insuficiente para a manutenção de uma família própria.

Bonaparte (1978) considera *Sphagesaurus* como pertencente à família indeterminada, posição compartilhada por Bertini & Carvalho (1999). Pol (1999b, 1999d) sugere afinidade de *Sphagesaurus* com espécies de Notosuchia, a partir de análises filogenéticas, incluindo materiais adicionais (URC-R-015, DGM 1411-R). Pol (2003) associa *Sphagesaurus* com *Chimaerasuchus*, a partir de análise filogenética e novo material adicional (RCL-100), o que é corroborado por Pol & Norell (2004).

**Referências disponíveis:** Price 1950a, 1950b; Kuhn, 1968; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1978; Bertini, 1993; Bertini *et al.*, 1993; Bertini & Carvalho, 1999; Pol, 1999b, 1999c, 1999d; Martinelli, 2003. Contexto geológico/estratigráfico em Bertini *et al.*, 1993; Bertini & Carvalho, 1999; Carvalho & Bertini, 2000; Dias-Brito *et al.*, 2001; Gobbo-Rodrigues, 2001.

### *Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933

**Holótipo:** não há código, sendo o holótipo designado apenas como “tipo”; depositado na Coleção Particular de Jorge Aznarez, em posse da Família Aznarez (Cidade de Bella Vista, Uruguai). Gasparini (1971) não confirma a presença do material-tipo entre as peças, mas claramente se refere às péssimas condições de conservação do material, sendo possível que o material-tipo esteja efetivamente perdido ou mesmo destruído (“lamentablemente quedan unos pocos y mal conservados restos de *Uruguaysuchus aznarezi* e *U. terrai* en la Colección Aznarez.” ... “ignoro el paradero de la mayor parte de los ejemplares mencionados”).

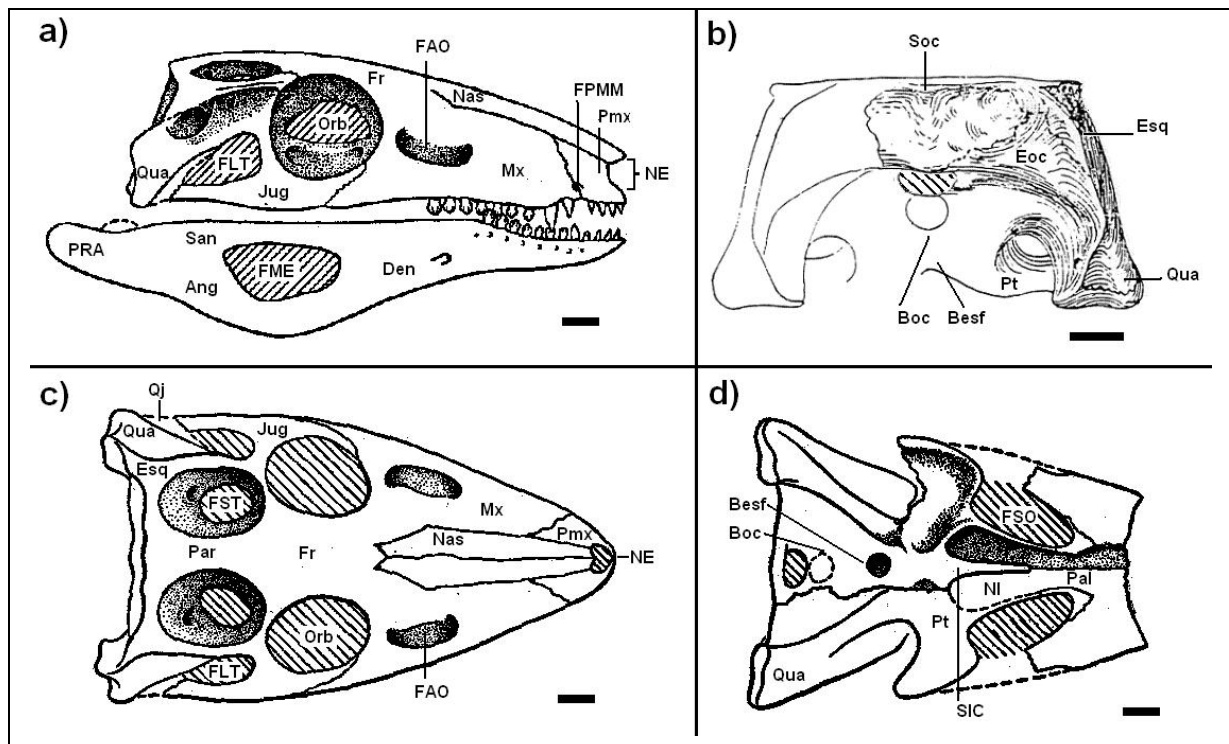


Figura 70: Reconstrução do crânio de *Uruguaysuchus aznarezi*: a) vista lateral; b) vista occipital; c) vista parietal; d) vista palatal. a e c baseadas no exemplar 1; b e d baseadas no exemplar 2. Abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (a-c-d - modificadas de Price, 1959; c - modificadas de Rusconi, 1933).

**Hipodigma:** topótipos designados por números (2 a 6), bem como numerosos osteodermos associados aos exemplares (inclusive ao “tipo”), em princípio depositados na Coleção Particular de Jorge Aznarez, em posse da Família Aznarez (Cidade de Bella Vista, Uruguai) (ver descrição do holótipo); novos exemplares, até o momento não descritos, incluem fragmentos de material craniano abrigados no Departamento de Evolución de Cuencas da Facultad de Ciências (Montvieu, Uruguai).

**Estado dos materiais e disponibilidade:** “tipo” inicialmente (em 1933) em boas condições de preservação, articulado; crânio bastante completo com mandíbula articulada; vértebras cervicais, dorsais anteriores e médias; costelas; cintura escapular; membro anterior direito praticamente completo e parte dos elementos apendiculares direitos. Exemplar 2 composto pela porção mediano-posterior direita do crânio, com maxilar articulado e elementos apendiculares parcialmente preservados. Exemplar 3 constando de restos de crânio (porção posterior) e esqueleto apendicular. Exemplar 4 composto de pré-maxilar e maxilar dissociados, bem como cintura pélvica (Ísquio, Ílio) e elementos apendiculares direitos (fêmur, tíbia, fíbula, astrágalo, calcâneo, tarsais). Exemplar 5 constituído por elementos parcialmente associados, provenientes de cintura pélvica e seus elementos apendiculares, vértebras dorsais posteriores/lombares e primeira caudal; também atribuídos ao espécimen se encontram um coracóide esquerdo e uma escápula. Exemplar 6 formado por elementos fragmentários de cintura pélvica e respectivos ossos apendiculares. Osteodermos sem registro de organização original, pouco preservados e misturados, provavelmente provenientes de todos os exemplares encontrados. Holótipo possivelmente representa exemplar adulto, Exemplar 2 pouco menor. Os exemplares 4 e 5 são jovens imaturos e o Exemplar 6, considerado o menor, talvez filhote. Rusconi (1933) não faz menção ao Exemplar 3, mas provavelmente apresentaria tamanho similar ao 2. Todos os exemplares remanescentes se encontram em acesso restrito, limitados a Coleção Particular da Família Aznarez, no Uruguai. Não há registro de exemplares adicionais, porém Rusconi (1933, pg. 21, 2º parágrafo) menciona duas regiões sinfisárias não identificadas, sendo uma delas provavelmente pertencente ao Exemplar 4 (Figura 73).

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade específica não determinada (“recolhidos em uma extensão de dois metros quadrados, em fundo de poço, à profundidade de 8 m da superfície”; coletados e doados pelo Engenheiro Jorge Aznarez), Vila de Guichón, Província de Paysandú, Oeste do Uruguai; Bacia do Litoral, Formação Guichón; Albiano-Cenomaniano, Cretáceo Inferior / Superior; encontrado no contato entre arenito vermelho/róseo, com núcleos de calcita e depósito argiloso avermelhado, friável, com estratificações plano-paralelas (Rusconi, 1933), em arenito.

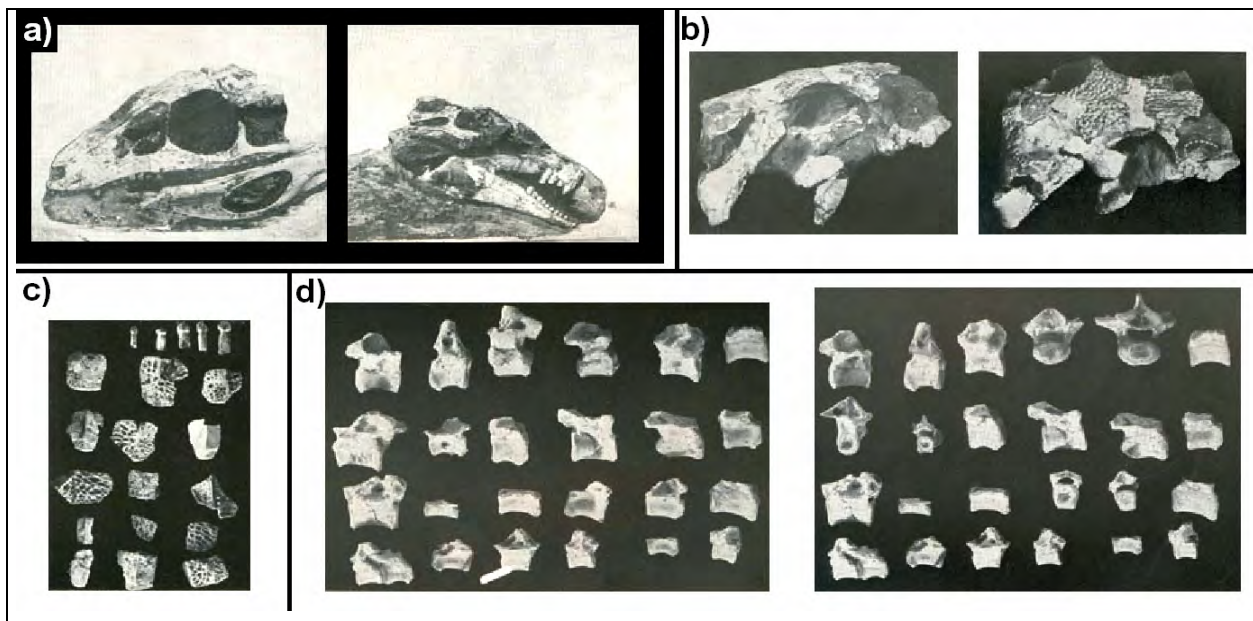


Figura 71: Reprodução de figuras das lâminas do trabalho original de descrição de *Uruguaysuchus aznarezi*, para diferentes exemplares: a) Exemplo 1 "tipo", em duas vistas; b) material craniano do Exemplo 2; c) dentes molariformes (ao topo da figura) e osteodermos, provenientes de diversos exemplares; d) conjuntos vertebrais, provenientes de diversos exemplares e apresentadas em diversas vistas. Figuras originalmente sem escala (adaptadas de Rusconi, 1933).

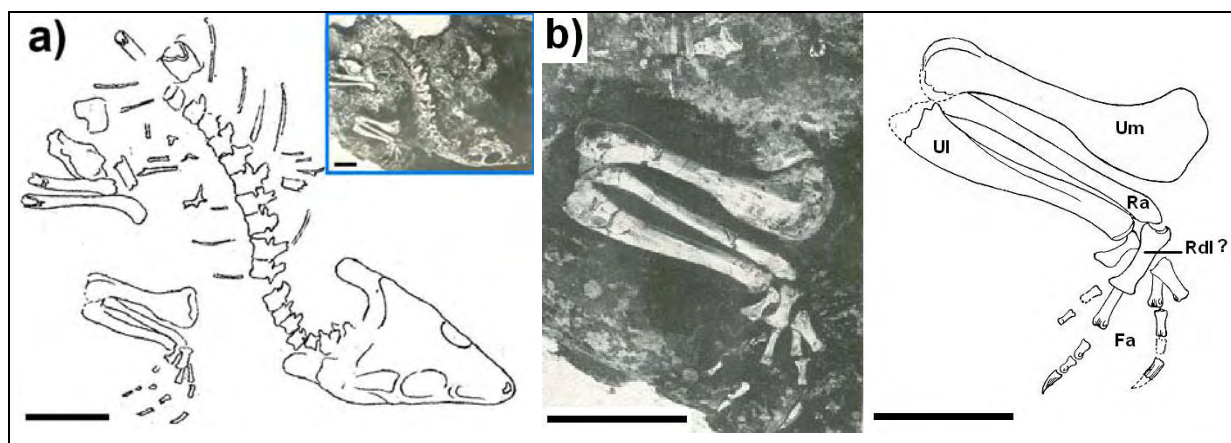


Figura 72: Reprodução de figuras das lâminas do trabalho original de descrição de *Uruguaysuchus aznarezi*, para o Exemplo 1: a) esquema de disposição dos elementos ósseos do "tipo", que se encontra figurado no detalhe; b) material apendicular anterior direito. Abreviações como na Figura 62. Barra = 50mm (modificados de Rusconi, 1933).

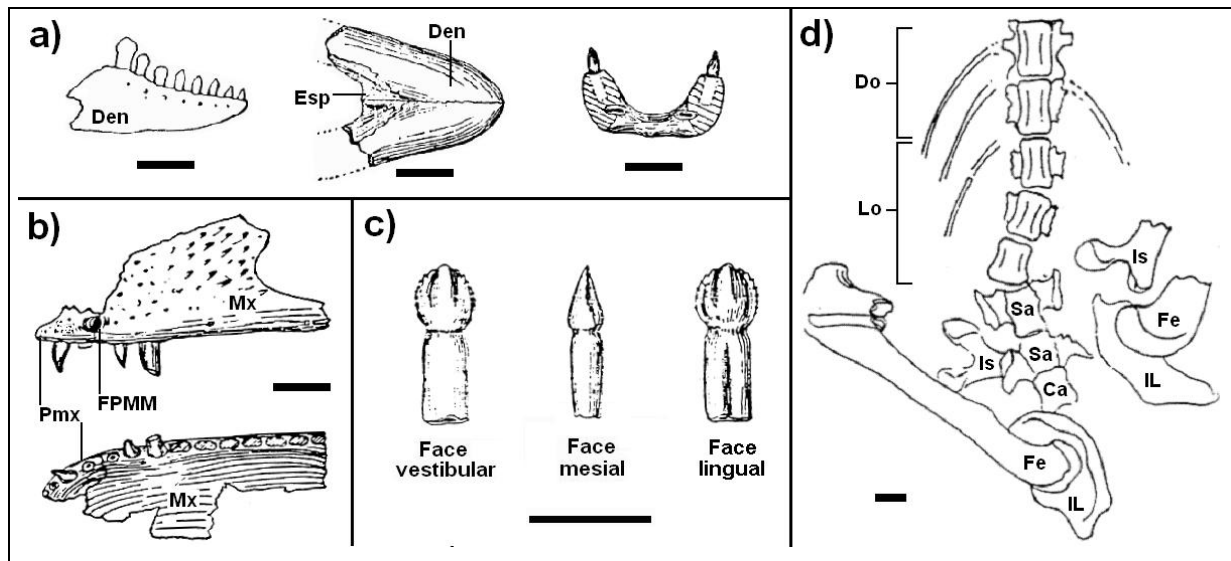


Figura 73: *Uruguaysuchus aznarezi*: a) sínfise mandibular de exemplar não identificado (provavelmente Exemplar 3), respectivamente em vistas lateral, inferior e posterior; b) Exemplar 4, rostró em vista lateral e palatal; c) dente posterior, molariforme, em três vistas; d) Exemplar 5. Ca - vértebra caudal; Do - vértebra dorsal (anterior ou média); Fe - fêmur; IL - ílio; Is - ísqúio; Lo - vértebra dorsal posterior; Pu - púbis. Sa - vértebra sacral. Demais abreviações como na Figura 38. Barra = 10mm (modificados de Rusconi, 1933).

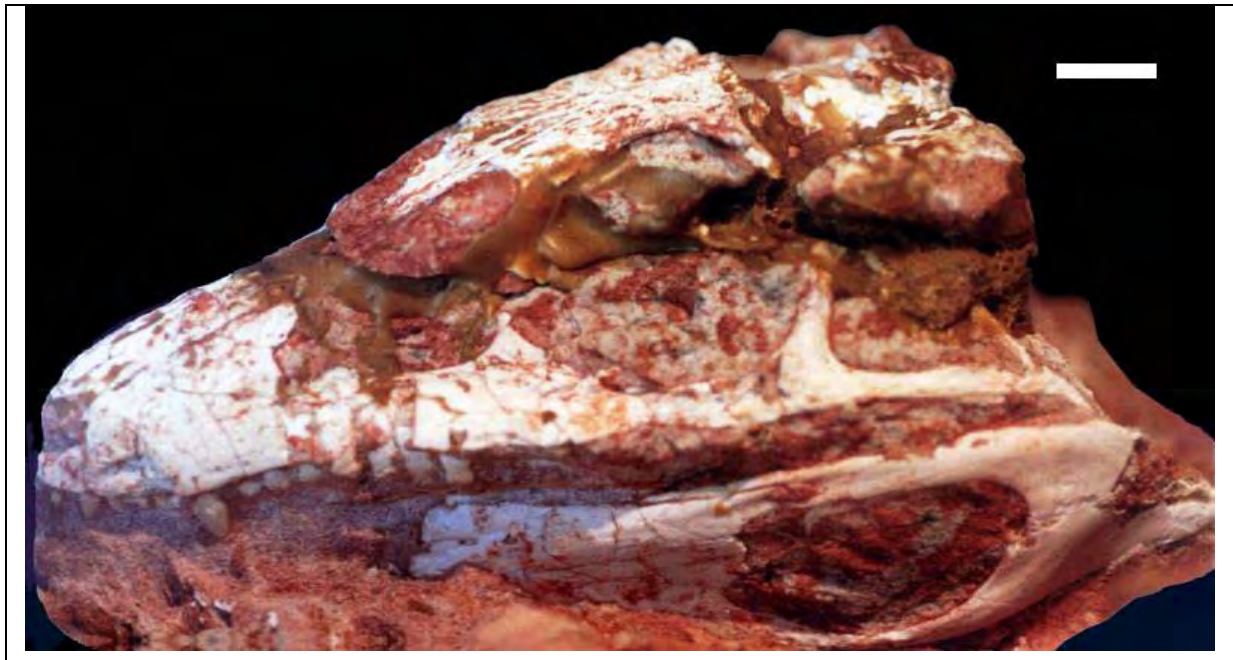


Figura 74: Crânio de *Uruguaysuchus aznarezi*, "tipo". Barra = 10mm (foto gentilmente cedida por M. Soto).

**Localidades adicionais:** não foi coletado em outras localidades.

**Tamanho:** médio/pequeno, comprimento craniano aproximado para o “tipo” 13 cm.

**Diagnose:** sem diagnose formal, sendo as características seguintes sumarizadas a partir da bibliografia. Órbitas proporcionalmente bem desenvolvidas; maxilar longo, abrangendo quase metade do crânio; ampla fenestra anterorbital, com extensões anterior e posterior; fosseta localizada na sutura pré-maxilar/maxilar; narina terminal única, sem septo, quase vertical; fenestras supra-temporais ovaladas; côndilo articular do quadrado situado bem abaixo do côndilo occipital; ornamentação craniana formada por sulcos e fossetas, sem recobrir completamente esquamosais e parietais; nasais longos; pterigóides de aspecto aliforme, não-trapezoidais; bordo das narinas internas formado por palatinos e pterigóides, narinas internas três vezes mais longas que largas; fenestra palatina delimitada por pterigóide, ectoptergóide, maxilar e palatino, sendo mais longa que larga; esplenial participando da sínfise mandibular; quatro pares de dentes caniniformes no pré-maxilar; nove pares de elementos dentários maxilares, sendo os dois primeiros caniniformes e os sete restantes molariformes; doze dentes dentários, sendo os cinco primeiros caniniformes e os sete restantes molariformes; segundo par maxilar hipertrofiado e quinto par dentário pouco maior que os demais; molariformes com constrição demarcando limite coroa-raiz, lateralmente comprimidos, com face lingual plana e vestibular ligeiramente convexa, bordos anterior e posterior com quilhas cortantes bem evidentes, formadas por pequenos denticulos, com dois sulcos em cada superfície da coroa, longitudinais e convergindo ao ápice, com sulco longitudinal único, na face lingual da raiz (Rusconi, 1933).

Crânio e rostro curtos, com um par de fenestras anterorbitais; fenestras supra-temporais menores que as órbitas; fenestras látero-temporais alargadas; bordo das narinas internas formado por palatinos e pterigóides; pterigóides posicionados anteriormente; esplenial participando da sínfise mandibular; ausência de fenestras maxilo-palatinas; narinas internas proporcionalmente grandes; grande número de dentes (Gasparini, 1971).

**Interpretação sistemática na bibliografia:** Rusconi (1933) descreve *Uruguaysuchus* como membro da Família Notosuchidae. Gasparini (1971) reestuda o material e aloca o gênero nos Uruguaysuchidae, Infra-Ordem Notosuchia. Wu & Sues (1996), Gomani (1997). Buckley *et al.* (2000), Pol (2003) e Carvalho *et al.* (2004), a partir de análises filogenéticas, não chegam a apresentar posição consensual sobre *Uruguaysuchus*.

**Referências disponíveis:** Rusconi, 1933; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1978; Wu & Sues, 1996; Gomani, 1997; Buckley *et al.*, 2000; Nobre, 2000; Brochu *et al.*, 2002; Tykoski *et al.*, 2002; Pol, 2003; Pol & Norell, 2004. Contexto geológico/estratigráfico em Rusconi, 1933; Bertini & Carvalho, 1999.

### ***Uruguaysuchus terrai* Rusconi, 1933**

**Holótipo:** não há código, sendo o holótipo designado apenas como “tipo”; depositado na Coleção Particular de Jorge Aznarez, em posse da Família Aznarez (Cidade de Bella Vista, Uruguai). Rusconi (1933) reporta a destruição de parte do do maxilar direito em procedimento de transporte. Gasparini (1971), da mesma forma que para *Uruguaysuchus aznarezi*, não confirma a presença do material-tipo dentre as peças, sendo possível que esteja efetivamente perdido ou mesmo destruído (“lamentablemente quedan unos pocos y mal conservados restos de *Uruguaysuchus aznarezi* e *U. terrai* en la Colección Aznarez.” ... “ignoro el paradero de la mayor parte de los ejemplares mencionados”).

**Hipodigma:** não há outros espécimens.

**Estado dos materiais e disponibilidade:** “tipo” inicialmente em condições razoáveis de preservação, pouco completo; composto por crânio incompleto com parte da mandíbula, além de elementos pós-cranianos não descritos. Parte deste material foi fragmentado em transporte, segundo Rusconi (1933). O material-tipo possivelmente representa exemplar adulto, sendo pouco maior que *Uruguaysuchus aznarezi*. Os materiais remanescentes do único exemplar se encontram em acesso restrito, limitados a Coleção Particular da Família Aznarez, no Uruguai.

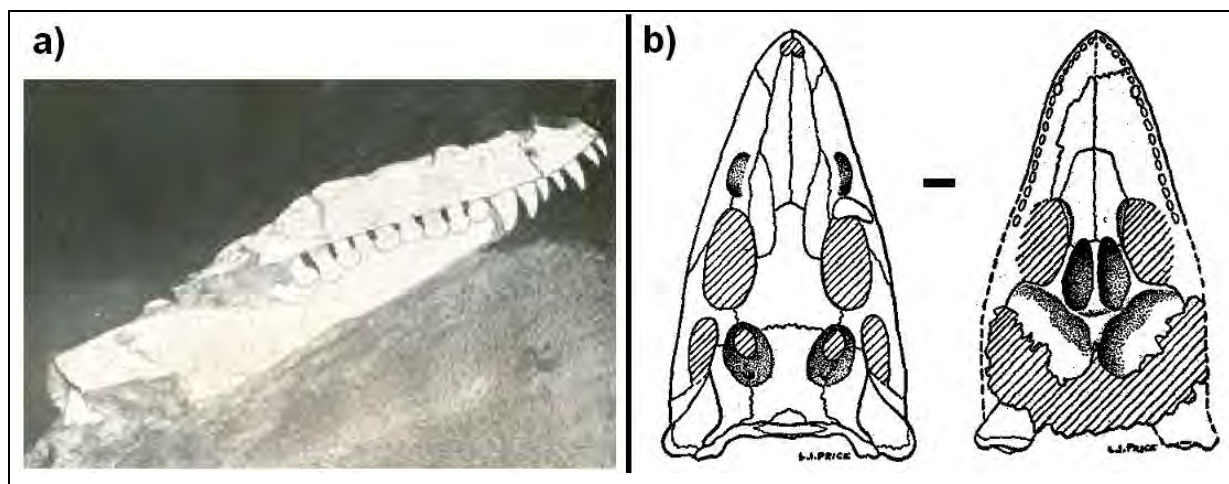


Figura 75: *Uruguaysuchus terrai* “tipo”: a) lâmina da descrição original, apresentando exemplar “tipo”; b) reconstrução do crânio, respectivamente em vistas parietal e paltal, supostamente baseadas no “tipo”. Barra = 10mm (modificadas de Rusconi, 1933).

**Localidade-tipo, horizonte, idade e sedimento:** localidade específica não determinada (“recolhidos em uma extensão de dois metros quadrados em fundo de poço, à profundidade de oito metros da superfície”; coletados e doados pelo Engenheiro Jorge Aznarez), Vila de Guichón, Província de Paysandú, Oeste do Uruguai; Bacia do Litoral, Formação Guichón; Albiano-Cenomaniano, Cretáceo Inferior / Superior; encontrado no

contato entre arenito avermelhado/róseo, com núcleos de calcita e depósito argiloso avermelhado, friável, com estratificações plano-paralelas (Rusconi, 1933).

**Localidades adicionais:** não foi coletado em outras localidades.

**Tamanho:** médio/pequeno, comprimento craniano para o “tipo” “pouco maior que” 15 cm.

**Diagnose:** sem diagnose formal, sendo as características seguintes são sumarizadas a partir da bibliografia. Descrito como similar à *Uruguaysuchus aznarezi*; palpebrais presentes; crista palatina longitudinal central; quatro pares de dentes caniniformes no pré-maxilar e treze pares maxilares, sendo três anteriores caniniformes e dez posteriores molariformes; terceiro par maxilar hipertrofiado (Rusconi, 1933). Crânio e rosto curtos; um par de fenestras anterorbitais; fenestras supra-temporais menores que as órbitas; fenestras látero-temporais alargadas; bordo das narinas internas formado por palatinos e pterigóides; pterigóides posicionados anteriormente; esplênica participando da sínfise mandibular; ausência de fenestras maxilo-palatinas; narinas internas proporcionalmente grandes; grande número de dentes (Gasparini, 1971).

**Interpretação sistemática na bibliografia:** Rusconi (1933) descreve *Uruguaysuchus* como membro da Família Notosuchidae, julgando os materiais de *U. terrai* como espécie distinta de *U. aznarezi*, a partir de um número restrito de características morfo-anatômicas. Gasparini (1971) reestuda o material e aloca o gênero nos Uruguaysuchidae, Infra-Ordem Notosuchia. Wu & Sues (1996), Gomani (1997). Buckley *et al.* (2000) e Pol (2003) & Carvalho *et al.* (2004), a partir de análises filogenéticas, não chegam a apresentar posição consensual sobre *Uruguaysuchus*.

**Referências disponíveis:** Rusconi, 1933; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1978; Wu & Sues, 1996; Gomani, 1997; Buckley *et al.*, 2000; Nobre, 2000; Brochu *et al.*, 2002; Tykoski *et al.*, 2002; Pol, 2003; Pol & Norell, 2004. Contexto geológico/estratigráfico em Rusconi, 1933; Bertini & Carvalho, 1999.

### V.2.2 – Formas Noticiadas

Abaixo se encontram descritos os materiais de formas relacionadas aos Notosuchia, organizadas em ordem alfabética. São eventualmente comparáveis com espécies ou gêneros previamente descritos. As formas “Camarões” e “Malawi” foram tratadas conjuntamente, uma vez que provavelmente representam espécimens complementares de mesma espécie ou gênero. O mesmo ocorre com os morfótipos “La Buitrera I” e “La Buitrera II”. Uma lista resumida se encontra no Anexo 03.

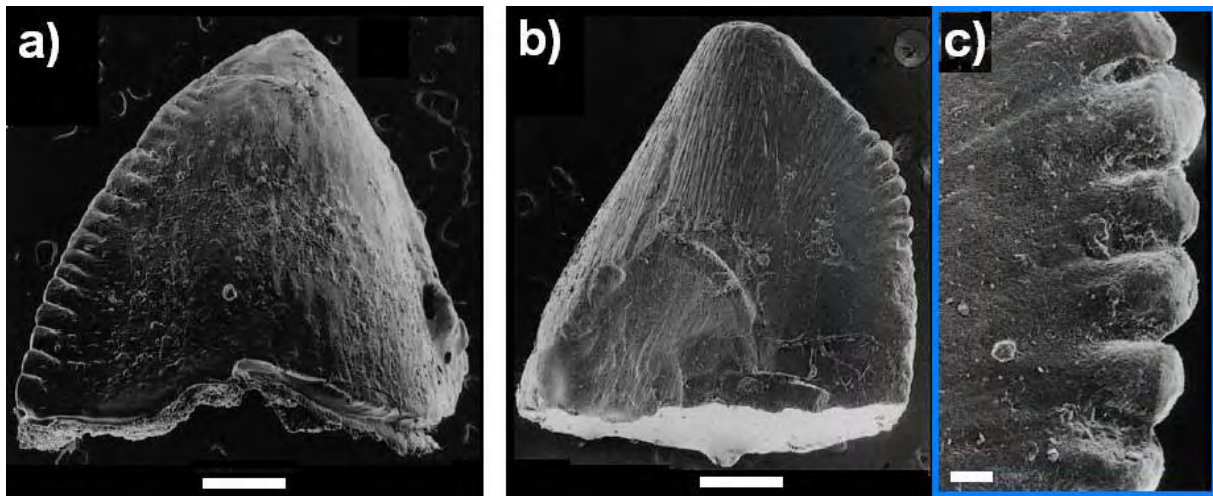
**“Forma Camarões” e “Forma Malawi”**

Figura 76: Material da “Forma Camarões”: a) MNHN(P) MRS-3104, aspecto geral; b) KB6-205, aspecto geral; c) KB6-205, detalhe da carena. Barra = 1,0mm (a,b); 0,12mm (c) (adaptadas de Prasad & Broin, 2002).

**Material:** sem referência sistemática, organizando o material.

**Descrição:** em ambos os casos dentes isolados. Os materiais da “Forma Camarões” são descritos como semelhantes ao material de cf. *Araripesuchus wegneri* (Buffetaut, 1981), considerados indistinguíveis entre si (Congleton, 1990; Jacobs *et al.*, 1996). Prasad & Broin (2002) descrevem a morfologia dentária deste morfótipo como zifodonte verdadeira.

**Idades:** “formas Camarões e Malawi” provenientes de sedimentos aptianos (Cretáceo Inferior).

**Referências disponíveis:** Buffetaut, 1981; Congleton, 1990; Michard *et al.* 1990; Colin *et al.*, 1992; Gomani 1993, 1997; Jacobs *et al.*, 1996; Prasad & Broin, 2002.

**“Forma Iturama”**

**Material:** MN-3840-V.

**Descrição:** não há descrição disponível.

**Procedência e horizonte:** afloramento situado no Município de Iturama; Grupo Bauru, em sedimentos da Formação Adamantina ou correlatos.

**Referências disponíveis:** Kellner *et al.*, 1995.

**Observação:** exemplar possivelmente associável ao gênero *Sphagesaurus*.

### “Forma La Buitrera I” e “Forma La Buitrera II”

**Material:** sem referência na bibliografia presente.

**Descrição:** inicialmente sem qualquer descrição, havendo apenas referências sobre análises cladísticas que sugerem estes materiais representarem ao menos dois clados distintos, associáveis ao gênero *Araripesuchus*. Leanza *et al.* (2004) descreve um destes como espécie de rostro estreito, com caniniformes bem desenvolvidos e narinas apresentando aberturas frontais, lembrando a cabeça de uma raposa.

**Procedência, horizonte e idade:** Localidade de La Buitrera, Província de Rio Negro, Argentina; Bacia de Neuquén, Grupo Neuquén, Sub-Grupo Rio Limay, Formação Candeleros; Albiano-Cenomaniano, Cretáceo Superior.

**Referências disponíveis:** Pol *et al.*, 2001; Leanza *et al.*, 2004.

### “Forma Madagascar”

**Material:** sem referência na bibliografia presente.

**Descrição:** ao menos quatro exemplares em bom estado, incluindo crânio e elementos pós-cranianos bastante completos, parcialmente articulados. Apresentam tamanho adulto pequeno, rostro curto, órbitas e fenestras anteorbitais bem desenvolvidas, barra internarinal robusta e elementos apendiculares gráceis.

**Procedência, horizonte e idade:** região Noroeste de Madagascar; Bacia de Mahajanga, Formação Maevarano; Campaniano-Maastrichtiano, Cretáceo Superior.

**Referências disponíveis:** Buckley & Brochu, 1996; Buckley *et al.*, 1997.

### “Forma Monte Alto”

**Material:** MPMA-15-1/90, depositado no Museu de Paleontologia de Monte Alto; anteriormente numerado em Bertini (1993) como MMA-R-14.

**Descrição:** crânio e mandíbula, sem preservação da parte mais anterior da pré-maxila, do dentário, da superfície occipital e das regiões de articulação mandibulares. Narina única terminal; órbitas bem desenvolvidas; pálato secundário bem desenvolvido; longa sínfise mandibular; mandíbula muito robusta, bastante larga na região posterior da sínfise e estreita (porém alta) na região anterior da sínfise; dentição heterodonte, exibindo dois morfótipos diferentes, reduzida; um par de caniniformes hipertrofiados no pré-maxilar; dentes pós-caniniformes (superiores e inferiores) com implantação oblíqua; caniniformes com seção transversal circular e molariformes com seção transversal em forma de gota, com ápice pontudo.

**Procedência, horizonte, idade e sedimento:** localidade situada no sopé da Serra da Água Limpa, cerca de 8 km a Noroeste do Município de Monte Alto (Bairro Cachoeira),

Estado de São Paulo; Grupo Bauru, Formação Adamantina; Campaniano-Maastrichtiano, Cretáceo Superior. Encontrado em arenitos finos, avermelhados-arroxeados, com contribuição de matriz síltica (Bertini 1993, 1994).

**Referências disponíveis:** Bertini 1993, 1994; Bertini & Arruda-Campos, 1995; Andrade & Bertini, 2003.

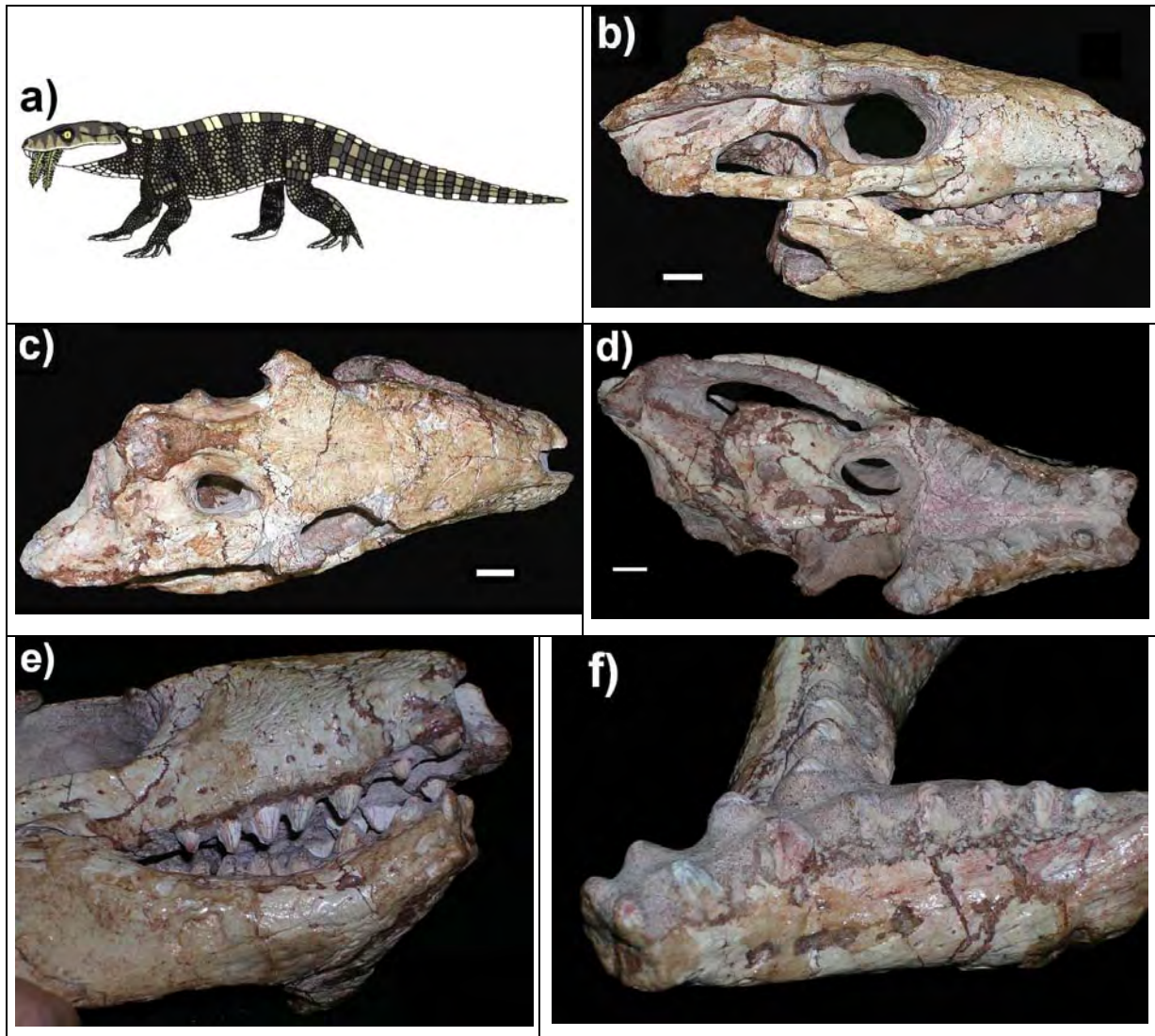


Figura 77: “Forma Monte Alto”, MPMA-15-1/90: a) reconstrução do espécimen em vida, interpretado como herbívoro/onívoro; b) vista lateral direita do crânio; c) vista parietal; d) vista palatal; e) crânio em vista diagonal anterior, evidenciando características da dentição; f) aspecto geral da mandíbula. Observar a implantação oblíqua dos dentes molariformes, padrão de ornamentação do rosto, presença de forâmen jugal e da depressão paracoanal, número e posição dos forâmens neurovasculares do maxilar, estrutura geral das coanas e da mandíbula. Barra = 10mm (a - desenho por F. A. Elias; fotos do autor).

### “Forma Naskal”

**Material:** VPL-JU-IR-107, depositado na Coleção de Vertebrados Fósseis do Departamento de Geologia da Universidade de Jammu (Índia).

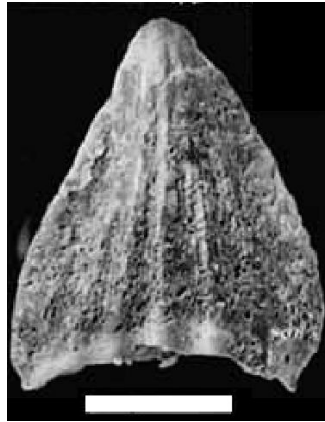


Figura 78: “Forma Naskal”, VPL-JU-IR-107, composto por coroa isolada, apresentada em vista lingual. Observa-se a presença de linhas de reforço laterais ao dente. Barra = 1,0mm (adaptado de Prasad & Broin, 2002).

**Descrição:** parte do material considerado previamente como *Crocodylia* indeterminado, a partir de elementos dentários isolados, sem vestígios ósseos. Mais especificamente representam o exemplar MNHN-107, bem como outros possíveis exemplares qualificados como “morfótipo-III” por Prasad & Broin (2002), sendo interpretados como parte da dentição anterior. Dentes com coroa medianamente desenvolvida, com altura maior que o comprimento de sua base; coroa ornamentada por estriações longitudinais e paralelas finas, mas com três grandes e evidentes linhas de reforço longitudinais em cada superfície, lingual e labial, gradualmente menores em direção ao ápice; coroa triangular em vista lateral, com seção transversal elíptica; ápice pontiagudo, ligeiramente curvo posteriormente e inclinado lingualmente; cristas anterior convexa e posterior côncava; junção entre coroa e raiz demarcada por pronunciada constrição.

**Procedência, horizonte, idade e sedimento:** região cerca de 5 km a Sudeste da Cidade de Naskal, Província de Rangareddi, região de Anhra Pradesh, Índia; “Deccan Traps”, Formação Lameta; Maastrichtiano, Cretáceo Superior; encontrado em lamito calcário friável, de cores branca e amarela, contendo nódulos de calcário, rizólitos, calcretes e coprólitos.

**Referências disponíveis:** Khajuria *et al.*, 1994; Prasad & Broin, 2002.

**“Forma New South Wales”**

**Material:** AMF-118621, depositado no Australian Museum, em Sydney (Austrália); QM-F33564 (réplica do material original), depositado na Coleção de Fósseis do Queensland Museum, em Brisbane (Austrália); réplicas adicionais, não reportadas, se encontram presentemente em outras instituições.

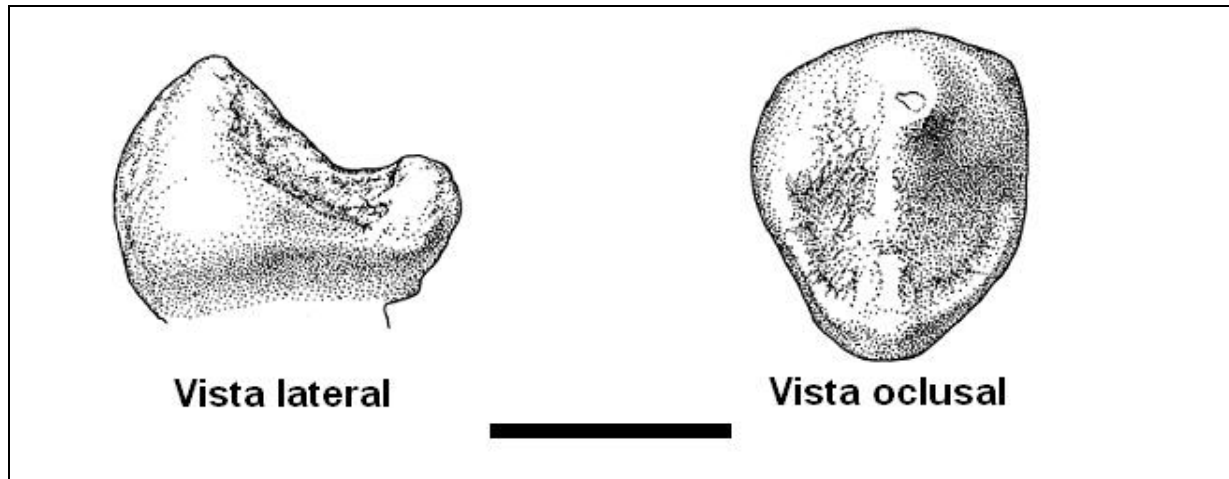


Figura 79: Desenho detalhado da “Forma New South Wales”, AMF-118621, em duas vistas. Barra= 10 mm (modificado de Clemens *et al.*, 2003).

**Descrição:** dente opalizado com coroa completa; superfície da coroa variando de lisa a levemente texturizada, eventualmente rugosa devido a presença de fossetas em algumas áreas; coroa com perfil (em vista lateral) e seção transversal com formato triangular, com cúspide principal maior (estiloconiforme) e uma outra acessória (paraconiforme); crista se estendendo de uma cúspide a outra, criando superfícies laterais côncavas; aparente constrição próxima a junção com a raiz; em seu maior eixo (sentido das cúspides) o dente mede 14 mm, enquanto no menor possui 12,2mm. Os autores sugerem que o material possui alguns poucos sinais de transporte pré-sepultamento e/ou retrabalhamento. A relação deste material com Notossúchia é considerada altamente duvidosa pelos autores, que preferem considerar maior proximidade com sinápsidos que com crocodilomorfos.

**Procedência, horizonte e idade:** Concessão de extração de opalas “Vertical Bill’s”, em Three-Mile Field, região de New South Wales, Austrália; Formação Griman Creek; Albiano, Cretáceo Inferior.

**Referências disponíveis:** Clemens *et al.*, 1994; Smith, 1999.

### “Forma Parecís”

**Material:** sem referência na bibliografia presente.

**Descrição:** ramos mandibulares incompletos, pré-maxilar e maxilar com dentes, seis vértebras articuladas e um elemento apendicular; parte da região occipital preservada na forma de impressão em sedimento; crânio alto, rosto curto e afilado; mandíbula curva-se para cima na região anterior; sínfise mandibular longa, com participação do esplênica; fenestra mandibular alongada e elipsóide, localizada no terço posterior da mandíbula; dentição tecodonte heterodonte, exibindo três morfótipos diferentes, sendo que os dentes apresentam serrilha, raiz longa e constrição na junção raiz-coroa; pré-maxilar com dente pequeno, eventualmente classificável como incisiforme, de raiz circular e caniniforme maior; maxilar com dentes progressivamente mais espatulados em direção ao ramo mandibular, sendo apenas o primeiro com raiz circular; vértebras anficélicas com espinho neural alto e ântero-posteriormente alongado.

**Procedência, horizonte, idade e sedimento:** proveniência tentativamente associada à região próxima ao Município de Porto Alegre do Norte, Estado do Mato Grosso; Bacia dos Parecís, Formação Parecís; Cretáceo; encontrado em pacote sedimentar formado por siltitos a argilitos calcíferos laminados, cinza-esverdeados a avermelhados.

**Referências disponíveis:** Marconato *et al.*, 2003.

### “Forma Peirópolis”

**Material:** sem referência na bibliografia presente.

**Descrição:** região da sínfise mandibular com dentes; cinco dentes cilíndricos em cada lado, anteriormente localizados; primeiro par de elementos dentários projetando-se anteriormente; segundo e terceiro posicionados lado a lado, sendo que o segundo se encontra posicionado internamente ao terceiro; grande fenestra mandibular, com participação do surangular em seu bordo dorsal.

**Procedência, horizonte, idade e sedimento:** Município de Uberaba (Peirópolis), Estado de Minas Gerais; Grupo Bauru, Formação Marília, Membro Serra da Galga; Maastrichtiano, Cretáceo Superior; encontrado em arenitos carbonáticos esbranquiçados.

**Referências disponíveis:** Campos & Azevedo, 1992; Bertini, 1994; Azevedo *et al.*, 1999; Bertini & Carvalho, 1999.

**“Forma Presidente Prudente”**

**Material:** DGM-1411-R.

**Descrição:** exemplar composto por região rostral e sínfise mandibular, parcialmente conservados (dorso-ventralmente achatados); o material inclui alguns dentes elípticos de implantação oblíqua, inferiores e superiores com linhas de corte respectivamente anterior e posterior.

**Procedência, horizonte e idade:** região próxima a cidade de Presidente Prudente, Estado de São Paulo; Grupo Bauru, Formação Adamantina; Cretáceo Superior.

**Referências disponíveis:** Kellner *et al.*, 1995; Kellner & Campos, 1999.



Figura 80: Material craniano da “Forma Presidente Prudente”, DGM-1411-R, correspondente a rostro e sínfise mandibular, além da região alveolar dos pré-maxilares e maxilares. Observa-se que o espécime está apresentado em vista ventral, expondo a região da sínfise mandibular. Barra igual a 10mm (adaptado de Kellner & Campos, 1999).

### V.3 – MATERIAIS UTILIZADOS

Ao longo dos trabalhos, um pequeno número de materiais pôde ser observado nas dependências do Laboratório de Paleontologia do DGA - IGCE - UNESP (*Campus* Rio Claro), incluindo materiais originais e réplicas, que forneceram informações sobre espécies e formas de *Notosuchia* e *Eusuchia*. De forma a complementar dados sobre outras formas, também foram estudados modelos digitais (Rowe *et al.*, 1999; Rowe, 2004).

Ao longo dos trabalhos buscou-se a observação do maior número possível de exemplares originais, representativos das espécies do grupo de estudo e de grupos-externos. Este procedimento é considerado importante, uma vez que existe grande subjetividade na interpretação de estruturas morfo-anatômicas, especialmente em fósseis, além de alguma imprecisão em sua descrição.

Efetivamente consideramos que a observação direta de espécimens permite redução ou mesmo eliminação deste tipo de viés no estudo. Os materiais observados se encontram nos anexos 04, 05, 06 e 07, bem como as siglas de instituições a eles referentes (anexos 08 e 09). Em outros casos, o estudo dos materiais foi puramente bibliográfico, não havendo a possibilidade de estudo direto.

### V.4 – TÉCNICAS APLICADAS AO ESTUDO DOS MATERIAIS E EQUIPAMENTOS UTILIZADOS

Materiais disponíveis no Laboratório de Paleontologia foram examinados e passaram por etapa de limpeza mecânica e preparação química. Aqueles sob empréstimo, e depositados em outras coleções, foram apenas observados, uma vez que se encontravam previamente preparados.

A etapa de limpeza mecânica consistiu no uso de estiletes para retirada de sedimento friável, bem como de trepanador e broca fina para sedimento mais consolidado. Também foram usados instrumentos odontológicos para preparação adicional e acabamento fino de regiões delicadas.

A “Forma Monte Alto” (MPMA 15-01/90) passou por etapa de preparação mecânica, realizada especialmente com uso de trepanador. Três exemplares de *Marillasuchus* (URC-R-67, R-68 e R-69) foram preparados com uso de estiletes, explorados odontológico e aplicação de ácido clorídrico (HCl 10%).

Dois dentes isolados de *Marillasuchus amarali*, associados ao exemplar URC-R-68, foram fotografados em microscópio eletrônico de varredura, no Laboratório de Microscopia de Varredura, do Departamento de Geologia e Recursos Minerais (Instituto de Geologia) da Unicamp.

## V.5 – CONSIDERAÇÕES SOBRE METODOLOGIA FILOGENÉTICA

A metodologia de trabalho a ser aplicada ao longo deste estudo é de abordagem cladista (Sistemática Filogenética), proposta originalmente por Hennig (1966), ampliada e aprimorada em uma série de trabalhos posteriores.

Trabalhos teóricos sobre classificação e evolução de seres vivos indicaram que a abordagem de estudo centrada no uso de uma ou poucas características, denominada gradismo, seria insuficiente (se não parcial e finalista) para investigações evolutivas e, portanto, incapaz de recuperar a história de sua evolução. Estas mesmas contribuições sugeriam o uso de uma metodologia formal para o estudo dos organismos, a partir de um amplo conjunto de suas características, denominada Sistemática Filogenética (Hennig 1950, 1966; Nelson, 1973; Farris, 1976; Sokal, 1976; Nelson & Platnick, 1981).

No gradismo, a relevância de determinadas características e sua interpretação é decidida única e exclusivamente através de avaliação por parte do pesquisador. O estudo envolve identificação inicial de analogias, homologias primárias e secundárias, propondo uma hipótese evolutiva a partir destas informações. A hipótese evolutiva final pode incluir relações ancestral-descendente ou de ancestralidade comum entre as espécies estudadas, usualmente representadas em uma árvore evolutiva, que não pode ser objetivamente testada.

No cladismo, por outro lado, cada uma das características se apresenta igualmente informativa, sendo apenas necessária uma atenta descrição delas, para diferenciação de analogias e homologias, primárias ou secundárias. A aplicação do Princípio da Parcimônia sobre o conjunto de informações produz uma hipótese evolutiva que apresenta homologias secundárias, identificadas durante a própria análise filogenética. Esta hipótese assume apenas relações de ancestralidade comum entre descendentes, representadas em cladogramas ou em diagramas não-enraizados, que podem ser objetivamente avaliados e testados. Adicionalmente, estas hipóteses podem ser reproduzidas a partir da matriz original, tantas vezes quanto necessário.

As relações ancestral-descendente são, na prática, impossíveis de serem comprovadas, uma vez que não há metodologia segura para identificação de ancestrais. No entanto, relacionamentos de ancestralidade comum são mais abrangentes, sendo que um descendente e seu ancestral realmente compartilham uma história evolutiva. Embora duas espécies quaisquer sempre apresentem algum grau de ancestralidade comum, o mesmo não pode ser dito sobre as relações de ancestral/descendente. A primeira pode ser postulada e testada com bastante segurança, enquanto o mesmo não ocorre no segundo caso. O problema reside na identificação segura da espécie ancestral e na sua relação direta com a descendente.

### **V.5.1 – Metodologia Aplicada de Análise Filogenética**

Na metodologia filogenética é necessária a produção de uma matriz polarizada de dados, que representa o maior número possível de informações sobre as espécies descritas. Pressupõe-se portanto a necessidade de uma etapa anterior de coleta de dados e definição de características a serem observadas, por sua vez precedidas pelo levantamento dos táxons em estudo.

Características morfológicas, usualmente única fonte de informação em espécies fósseis, podem ser descritas por presença ou ausência de estruturas, grau ou tipo de desenvolvimento das mesmas, relações com demais morfologias, entre outras maneiras. Os caracteres obtidos precisam ser informativos, preferencialmente discretos, podendo se apresentar binários ou multiestado. Cada uma das características obtidas nesta etapa de trabalho forneceria indicações sobre grau de parentesco e evolução das espécies estudadas. Evidentemente caracteres diferentes podem sugerir histórias evolutivas discordantes, em um mesmo grupo de estudo, sendo necessária a diferenciação de analogias, homologias primárias e secundárias (Hennig, 1966; Nelson & Platnick, 1981; Amorim 1997, 2002; Marques, 1997; Kemp, 1999).

A congruência de caracteres é obtida pelo Princípio de Parcimônia. Este pressuposto da análise é resultante da constatação matemática de que características verdadeiramente informativas (apomorfias) deverão indicar uma única hipótese evolutiva, sem discordâncias para o grupo trabalhado. Características homoplásticas, por outro lado, indicam caminhos aleatoriamente discordantes, sendo incapazes de formar um padrão reconhecível (Hennig, 1966; Nelson & Platnick, 1981; Amorim, 1997; Kemp, 1999; Amorim, 2002). A presença de homoplasias na análise pode ser avaliada pelos índices de Consistência e Retenção (Hennig, 1966; Farris, 1969; Nelson, 1973; Pinna, 1991; Bremer, 1994; Kemp, 1999; Amorim, 2002).

### **V.5.2 – Definição de Terminais e Caracteres**

Os terminais de análise representam elementos fundamentais do processo de trabalho, compondo o grupo de estudo e um conjunto de espécies a ele relacionadas, que fornecem a dimensão temporal à hipótese obtida.

Os terminais podem ser representados por quaisquer categorias taxonômicas utilizadas, usualmente incluindo espécies, gêneros, famílias ou ordens. Considera-se no entanto fundamental que um terminal se apresente como entidade monofilética, ou seja, não podem haver outros terminais definidos por componentes do terminal em questão. A metodologia de análise filogenética impõe que os terminais não possam trocar

características com outros, o que seria permitido por processos de hibridação. Para que a parcimônia possa ser efetivamente aplicada, as unidades terminais precisam ser entidades estanques.

Desta forma é importante a revisão dos terminais antes de uma análise, considerando-se a necessidade de divisão de um terminal em subunidades menores, usualmente gêneros e espécies, ou mesmo sua união com outros. Eventualmente a divisão nas menores subunidades tende a permitir uma melhor complementação de informações pela diminuição de características variáveis. No entanto,, este procedimento aumenta o número de terminais e a complexidade da análise, exigindo um número maior de caracteres.

Especialmente no trabalho com formas fósseis, esta divisão de terminais pode eventualmente seguir até espécimens, considerando-se distância geográfica e temporal entre os indivíduos estudados. Isto deve ser considerado com certo cuidado, uma vez que abaixo do nível de espécie ocorrem episódios de hibridação bem sucedida, mais ocasionalmente até entre representantes de gêneros diferentes.

A definição de caracteres, a partir das características dos organismos, representa outro importante alicerce da metodologia filogenética. São definidos uma vez que forneçam informações relevantes, caso contrário apenas induzem ao aumento de congruência, sem que influenciem os terminais em análise, previsivelmente inflacionando o Índice de Consistência.

Um caráter pode ser considerado potencialmente informativo uma vez que possua mais de um estado, e ao menos dois terminais compartilhem cada um destes estados. Uma característica pode ser convertida em caráter uma vez que apresente ao menos dois estados, que devem ser variáveis dentro do grupo de estudo. Esta característica preferencialmente deve se apresentar constante (invariável) nas subunidades componentes de um terminal, além de permitir o reconhecimento de estados discretos, prontamente identificáveis.

Características contínuas, por outro lado, encontram aplicação bastante restrita, uma vez que raramente permitem identificação de estados sem sobreposição de categorias (Chappill, 1989). Usualmente características são convertidas em caracteres binários, apresentando apenas dois estados reconhecíveis. Caracteres também podem apresentar três ou mais estados (caracteres multiestado). Neste último caso podem apresentar uma relação de continuidade, sem sobreposição, gerando uma seqüência reconhecível.

Caracteres multiestado podem indiferenciadamente ser tratados como não ordenados, quando cada mudança evolutiva na filogenia é computada como um passo. Quando existe uma seqüência reconhecível de estados, os caracteres multiestado podem ser tratados como ordenados. Nestes casos, o número de passos em uma filogenia depende do tipo de

mudança que a característica apresentar (por exemplo estado 0 ao estado 1 = 1 passo; estado 0 ao estado 2 = 2 passos).

O uso de caracteres multiestado ordenados se mostra particularmente interessante uma vez que se reconheçam séries de transformação, especialmente quando há consenso sobre elas na bibliografia a respeito do grupo de estudo. Muito embora a questão seja controversa, alguns autores preferem considerar inadequado o uso de ordenação para séries multiestado em qualquer caso, uma vez que introduzem pressuposições na análise (série ordenada pelo pesquisador). Para estes autores, a ordenação dos estados pode apenas ser reconhecida *a posteriori* (Hauser & Presch, 1991; Wilkinson, 1992).

Observa-se que qualquer caráter multiestado, ordenado ou não, pode ser decomposto em um conjunto de caracteres binários equivalentes, mantendo-se as informações originais sobre as relações dos estados, através de codificação binária aditiva (Farris *et al.*, 1970; Marques, 1997).

### V.5.3 – Tipos de Parcimônia

Quatro tipos de parcimônia são usualmente considerados no âmbito de análises filogenéticas, sendo que as parcimônias de Fitch e Wagner são mais extensamente utilizadas em variados trabalhos de Sistemática Filogenética. Em programas de análise avançados, esta escolha pode ser feita individualmente para cada caráter, sendo que nestes casos há caracteres que podem ser avaliados por parcimônias de Dollo ou Kamin & Sokal, de acordo com a situação.

A Parcimônia de Wagner (Farris, 1970) não leva em conta a direção da mudança em relação aos estados do caráter, considerando os passos de forma aditiva para caracteres multiestado. Isto significa que transformações e reversões são tratadas da mesma forma, pressupondo apenas a ordenação de séries de transformação, no caso do uso de caracteres multiestado. O tratamento aditivo mostra-se um poderoso instrumento analítico, uma vez que as séries de transformação multiestado sejam bem conhecidas. A partir do uso desta parcimônia é fundamental a decomposição de caracteres multiestado não ordenados em binários, ou a exclusão dos mesmos, uma vez que os estados destas características não possuem relação reconhecível.

A Parcimônia de Fitch (Fitch, 1971) também não leva em conta a direção da mudança. Porém entende os caracteres multiestado de forma não aditiva. Este tipo considera apenas uma transição em cada caso e representa o procedimento mais livre de pressuposições, entre os adotados. Efetivamente está de acordo Hauser & Presch (1991) e Wilkinson (1992) e deve ser considerada como opção inicial em qualquer análise.

As parcimônias de Dollo ou Kamin & Sokal introduzem pressuposições maiores na análise, considerando questões de cunho evolutivo sobre o surgimento de estados. Parcimônia de Dollo (Farris, 1977) proíbe a evolução convergente. Assim, cada estado novo (apomórfico) necessariamente deverá surgir apenas uma vez na filogenia, podendo apenas reverter à condição ancestral, de forma irrestrita. A Parcimônia de Camin & Sokal (Camin & Sokal, 1965) por outro lado proíbe reversões. Este tipo considera que um estado (geralmente presença de uma característica) não tornará à sua condição ancestral (ausência do caráter), mas pressupõe que incongruências sempre representem convergências evolutivas. Ambas as formas de parcimônia consideram os caracteres multiestado de forma não-aditiva, introduzindo pressuposições apenas sobre o processo de evolução. Evidentemente é sempre mais interessante a avaliação de questões referentes a processos evolutivos após a análise, muito embora representem ferramentas úteis, se usadas em contexto apropriado.

#### **V.5.4 – Algoritmos e Métodos de Busca**

O algoritmo usado também pode representar um efeito importante na análise. Existem algoritmos exato e heurístico, que também podem ser usados de forma combinada.

O Método de Busca Exaustiva é o único que usa o algoritmo exato, avaliando a parcimônia de todas as possíveis árvores. No entanto, este método se torna impraticável em casos onde o número de terminais é elevado, pois o número de combinações cresce exponencialmente com o aumento do número de terminais. (mais de 34 mil topologias para 10 terminais; mais de 213 trilhões para 15 terminais).

O Método de Busca Heurística (algoritmo heurístico) avalia aleatoriamente árvores em busca de alternativas mais parcimoniosas, sendo consensualmente considerado como o mais inexato. Apesar de não explorar todas as possibilidades, o método pode se mostrar eficiente desde que um número mínimo de re-ordenamentos seja adotado (Marques, 1997; Kemp, 1999; Amorim, 2002).

Outra possibilidade é o uso do Método “Branch and Bound”, que combina os algoritmos exato e heurístico. Utiliza inicialmente uma aproximação heurística, que minimiza a busca por delimitar um determinado número de “caminhos” ou “sementes” (*seeds*) para avaliação. Estes “caminhos” são exaustivamente explorados pelo algoritmo exato, levando à melhor topologia possível, no âmbito de um universo mais restrito de possibilidades.

### **V.5.5 – Grupo Externo, Métodos de Enraizamento e Uso de DNEs**

A partir da análise de uma matriz parcial, contendo apenas o grupo interno em estudo, é produzido um conjunto de topologias, a princípio não-enraizadas. Na verdade, a Análise de Parcimônia em si é independente da série de transformação dos caracteres, que é fornecida pelo agrupamento externo (Farris, 1982; Nixon & Carpenter, 1993).

Diagramas não enraizados (DNEs) apresentam a vantagem de mostrar a distribuição de estados na topologia resultante, sem que sejam feitas inferências temporais sobre a série de transformações. Embora topologias não enraizadas sejam menos informativas, uma vez que lhes falta o parâmetro tempo, são também menos sujeitas a erros, representando hipóteses mais abrangentes (Marques, 1997; Amorim, 2002). Efetivamente um DNE com quatro terminais pode representar adequadamente o produto de cinco árvores, ou sete se consideradas tricotomias, enquanto outro com seis terminais sumariza nove hipóteses diferentes (treze, se consideradas tricotomias).

Observa-se que estas hipóteses são somente diferenciadas pelo parâmetro tempo. São equivalentes em todos os outros aspectos intrínsecos de uma análise filogenética, incluindo-se relações de homologia/homoplasia, congruência de caracteres, comprimento e relações de adjacência de terminais (Marques, 1997).

Árvores enraizadas podem ser obtidas a partir de enraizamento por método do grupo externo. Outras espécies inclusas na análise, externas ao agrupamento de estudo, automaticamente funcionam como uma raiz e fornecem o parâmetro tempo (Farris, 1982; Nixon & Carpenter, 1993; Marques, 1997; Kemp, 1999; Amorim, 2002).

O uso de várias raízes potenciais pode auxiliar a análise e reforçar o ponto de enraizamento. A presença de duas ou mais raízes diferentes, em um mesmo DNE, indicaria um agrupamento interno taxonomicamente inválido. Tanto na produção de topologias enraizadas, como nas não enraizadas, são normalmente obtidas várias árvores de mesmo número de passos, consideradas como igualmente parcimoniosas. Para avaliação e escolha são observados índices específicos, sendo escolhida a árvore com os melhores (Hennig, 1966; Marques, 1997; Kemp, 1999; Amorim, 2002).

### **V.5.6 – Avaliação de Cladogramas: Índices e Consensos**

Cladogramas são inicialmente avaliados pelo seu comprimento, uma vez que cladogramas curtos implicam em menor número de passos e maior congruência de características. Evidentemente, o cladograma mais curto é mais parcimonioso.

Ocorre porém que, muito freqüentemente, mais de um cladograma apresenta o mesmo pequeno comprimento, ou uma pequena diferença no número de passos, e uma avaliação precisa ser feita entre as alternativas resultantes. O uso de índices representa, neste sentido, elemento importante da análise.

O Índice de Consistência é produto de uma relação entre número de passos (ou transições) que os caracteres estudados podem exibir na matriz e a quantidade efetiva de passos presentes no respectivo cladograma. Em outras palavras, produz uma proporção entre números de passos mínimo e efetivo. Representa relacionamento entre valores absolutos e é particularmente influenciável pela ocorrência de caracteres não-informativos.

O Índice de Retenção se apresenta como uma ferramenta igualmente interessante, relativa ao número máximo possível de surgimentos de um estado de caráter em determinado cladograma. Efetivamente é menos sensível a caracteres não informativos, muito embora estes possam ser eliminados antes da análise.

Estes índices, assim como o número de passos das topologias obtidas, são conseqüências diretas da matriz utilizada e do número de caracteres adotado. Desta forma, não servem como parâmetro de comparação entre cladogramas produzidos a partir de matrizes diferentes.

Outra estratégia de avaliação é representada pelo uso de consensos, que permitem avaliar problemas de distribuição de caracteres, além de auxiliar a decisão pelo reconhecimento de determinados clados (Marques, 1997). Entre outras vantagens do uso dos consensos, está a possibilidade de evidenciar táxons cujas relações filogenéticas não estejam bem resolvidas.

O Consenso Estrito (Sokal & Rohlf, 1981) preserva na topologia final apenas aquilo absolutamente concordante entre árvores igualmente parcimoniosas. O cladograma final, ainda que menos informativo, fornece mais solidez em suas conclusões, por assumir apenas informações sem discordância.

O Consenso Semi-Estrito (Bremer, 1990) inclui agrupamentos não incongruentes com outras árvores. Usualmente as topologias resultantes se apresentam idênticas (ou muito similares) ao que se observa a partir de um Consenso Estrito.

Consenso de Maioria (Margush & McMorris, 1981) é menos usado e efetivamente representa opção adotada em situações bastante particulares. Considera grupos monofiléticos presentes na maioria dos cladogramas (51% ou mais), sendo que críticas podem ser tecidas a respeito de várias questões, como conceito aplicado de maioria, qualidade de informação obtida, entre outros.

Efetivamente o Consenso Estrito é mais usado, sendo considerado mais robusto por pressupor menos informação na topologia, porém o Semi-Estrito também é bastante aceito. O Consenso de Maioria é mais útil ao longo da análise, ajudando a evidenciar tendências

por meio da frequência de ocorrência de cada clado no conjunto de hipóteses obtidas. O Consenso de Maioria também se mostra interessante quando o cladograma resultante se apresenta pouco informativo, carregado de politomias, devido a ausência de um padrão reconhecível.

### V.5.7 – Da Sistemática à Taxonomia

A adoção de nomes para produção de uma proposta taxonômica encontra alternativas bastante amplas atualmente, considerando-se a possibilidade de adotar a taxonomia tradicional ou linneana, mas também de se abraçar a taxonomia filogenética proposta por Queiroz & Gauthier (1990). Muito embora haja acalorado debate em relação ao tema, em especial com relação ao seu uso em paleontologia (Brochu & Sumrall, 2001; Dyke, 2002), não é descartável o uso de ambas as abordagens de modo complementar.

Segundo o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, a Lei de Prioridade estabelece que nomes criados anteriormente têm precedência sobre os criados mais recentemente (Wiley, 1981; Wiley *et al.*, 1991). A utilização de um nome inadequado para um clado válido representa problema significativo uma vez que filogenias mudam com grande facilidade, enquanto propostas taxonômicas tendem a perdurar por muito tempo.

A própria bibliografia aponta a necessidade de atentar para a limitação do uso de nomes baseados na taxonomia filogenética, ou ao menos na forma como os mesmos são definidos, muito embora não haja um conjunto de parâmetros formais norteando a construção de nomes (Brochu & Sumrall, 2001; Dyke, 2002). A taxonomia tradicional, por outro lado, apresenta parâmetros bastante claros, em especial com relação ao uso de terminações, pois estas são hierárquicas e delimitam um *'ranking'* ou *'status'* diferente em cada caso (Wiley, 1981; Wiley *et al.*, 1991).

Um problema levantado ao longo do período de trabalho envolvido neste estudo, refere-se ao uso de terminações linneanas (que remetem a um sistema hierárquico e a um *'ranking'* bem delimitado) em definições de clados fundamentadas na taxonomia filogenética. Neste último sistema, são adotados táxons que podem mudar de posição ou mesmo se alternar (o mais inclusivo dentre dois táxons pode tornar-se o mais exclusivo, por exemplo). Uma vez que a taxonomia filogenética não adota uma divisão em reinos, filos, classes, ordens e famílias, o uso de terminações hierárquicas (–idae, –inae, –ini, dentre outras) se mostra incongruente. Efetivamente, um táxon acaba sendo confundido com uma família ou outra categoria taxonômica, além de poder mudar de posição em futuras hipóteses evolutivas (uma “família filogenética” poderia englobar uma ou mais “famílias linneanas”).

Neste contexto prefere-se o uso da taxonomia tradicional ao longo deste trabalho, considerando-se a eventual e cautelosa adoção de nomes segundo a taxonomia filogenética sem o uso de terminações hierárquicas. Além disto, busca-se minimizar o impacto das inferências filogenéticas duvidosas sobre a proposta taxonômica, como meio de criar uma proposta segura sobre o grupo estudado. Desta forma será evitada a criação de nomes envolvendo grupos pouco suportados, buscando uma proposta que privilegie o consenso entre as hipóteses obtidas, muito embora este tipo de delimitação não seja uma exigência da produção de propostas, mesmo pela taxonomia tradicional (Wiley, 1981; Wiley *et al.*, 1991).

## V.6 – METODOLOGIA FILOGENÉTICA APLICADA AO ESTUDO

### V.6.1 - Terminais

Neste trabalho foram utilizados 24 terminais, representados por espécies ou clados supraespecíficos. Grupos taxonomicamente bem definidos são considerados como um único terminal, sem distinção entre seus componentes específicos (Protosuchia, Thalattosuchia, Eusuchia, Baurusuchidae). Destes, 14 compunham o grupo de estudo (já detalhado no Ítem V.2.1) e que, junto com outros oito terminais, formavam o grupo interno da análise. Dois outros terminais foram considerados como grupos-externos (Figura 81). As demais espécies de crocodylomorfos não notossuquianos incluídas na análise foram consideradas como parte do grupo interno (porém não faziam parte do grupo de estudo) (Figura 82).

O terminal Sphenosuchia foi considerado inicialmente como grupo externo para enraizamento por sua anatomia. Retém muitas características típicas de arcossauros basais e representa um dos mais antigos grupos de crocodylomorfos do registro fóssil. Os dados provêm de *Pseudohesperosuchus*, *Hesperosuchus*, *Gracilisuchus* e *Terrestrisuchus*.

O terminal Protosuchia foi considerado como grupo externo adicional para enraizamento, também por critérios anatômico e paleontológico. Retém algumas características típicas de arcossauros basais e representam clados triássicos. Os dados provêm de *Protosuchus richardsoni* e *Hemiprotosuchus leali*, espécies seguramente relacionadas. Os dados referentes às espécies de protossuquianos e esfenossuquianos foram obtidos especialmente a partir de Bonaparte (1971), Benton & Clark (1988), Clark (1994) e Pol (2003).

O terminal Thalattosuchia é representado por *Geosaurus araucanensis* e *Geosaurus* sp., especialmente a partir de informações obtidas por avaliação direta de material original (Anexo 07). Dados complementares foram obtidos a partir da bibliografia (Gasparini &

Dellapé, 1976; Clark, 1994; Sereno, 2003; Pol, 2003). Estende-se também a *Teleosaurus* sp. e *Metriorhynchus* sp., unanimemente reconhecidos como agrupamento válido, excluindo todos os outros clados considerados como terminais ao longo deste estudo (Clark, 1994; Sereno, 2003; Pol, 2003). Representa terminal adicional do grupo interno, não sendo considerado como parte do grupo de estudo.

Eusuchia representa agrupamento bastante seguro no contexto, uma vez que apresenta grande número de características distintivas, muitas delas relacionadas à platirrostría, posição das narinas internas, morfologia de vértebras e fêmur. Devido a variação de alguns de seus caracteres, e buscando minimizar a quantidade de interrogações na matriz, optou-se pelo uso de dois terminais representando este clado (Alligatoridae e Crocodylidae).

O terminal Alligatoridae é composto por *Alligator mississippiensis*, *Caiman crocodilus*, *Caiman latirostris* e *Melanosuchus niger*, enquanto o Crocodylidae é representado por *Crocodylus johnstoni*, *C. moreletii* e *C. niloticus*. São considerados como parte do grupo de estudo. Material original pode ser examinado para os gêneros *Caiman*, *Crocodylus* e *Melanosuchus* (Anexo 04). Informações bibliográficas adicionais provém de várias fontes da bibliografia (Edmund, 1969; Hoffstetter & Gasc, 1969; Lordansky, 1973; Langston, 1973; Schumacher, 1973; Busbey, 1995), além de modelos digitais (Rowe *et al.*, 1999; Rowe, 2004). Informações sobre embriologia foram acessadas a partir de Ferguson (1981, 1984). Em relação aos principais grupos de Eusuchia, optou-se apenas pela exclusão neste trabalho de *Gavialis gangeticus*, devido à possibilidade de influência de características relacionadas à forma longirrostrina no conjunto de terminais utilizado, que poderiam resultar em artefatos de análise.

*Libycosuchus* foi incluído a partir de dados bibliográficos (Buffetaut, 1976) e combina informações referentes a *Libycosuchus* sp. e *L. brevirostris*, sendo os materiais originários do Norte da África. Uma outra espécie africana, *Hamadasuchus rebouli* foi incluído apenas a partir de limitado número de referências bibliográficas disponíveis (Buffetaut, 1994; Prasad & Broin, 2002), restrita a descrição superficial de dentes e material mandibular.

Os representantes sebecossuquianos foram tratados separadamente, uma vez que existem dúvidas sobre validade filogenética deste clado (Benton & Clark, 1988; Clark, 1994). Informações sobre seus representantes foi obtida partir de Gasparini (1972, 1981) e Gasparini *et al.* (1993). O terminal *Sebecus* combina informações referentes ao gênero, especialmente a partir de Colbert (1946). O terminal Baurusuchidae combina informações bibliográficas referentes a *Baurusuchus pachecoi* e *Stratiotosuchus maxhechti* (Bertini *et al.*, 1999; Campos *et al.*, 2001; Riff Gonçalves & Kellner, 2001; Riff Gonçalves, 2003), incluindo também estudo de material original adicional (Anexo 07).

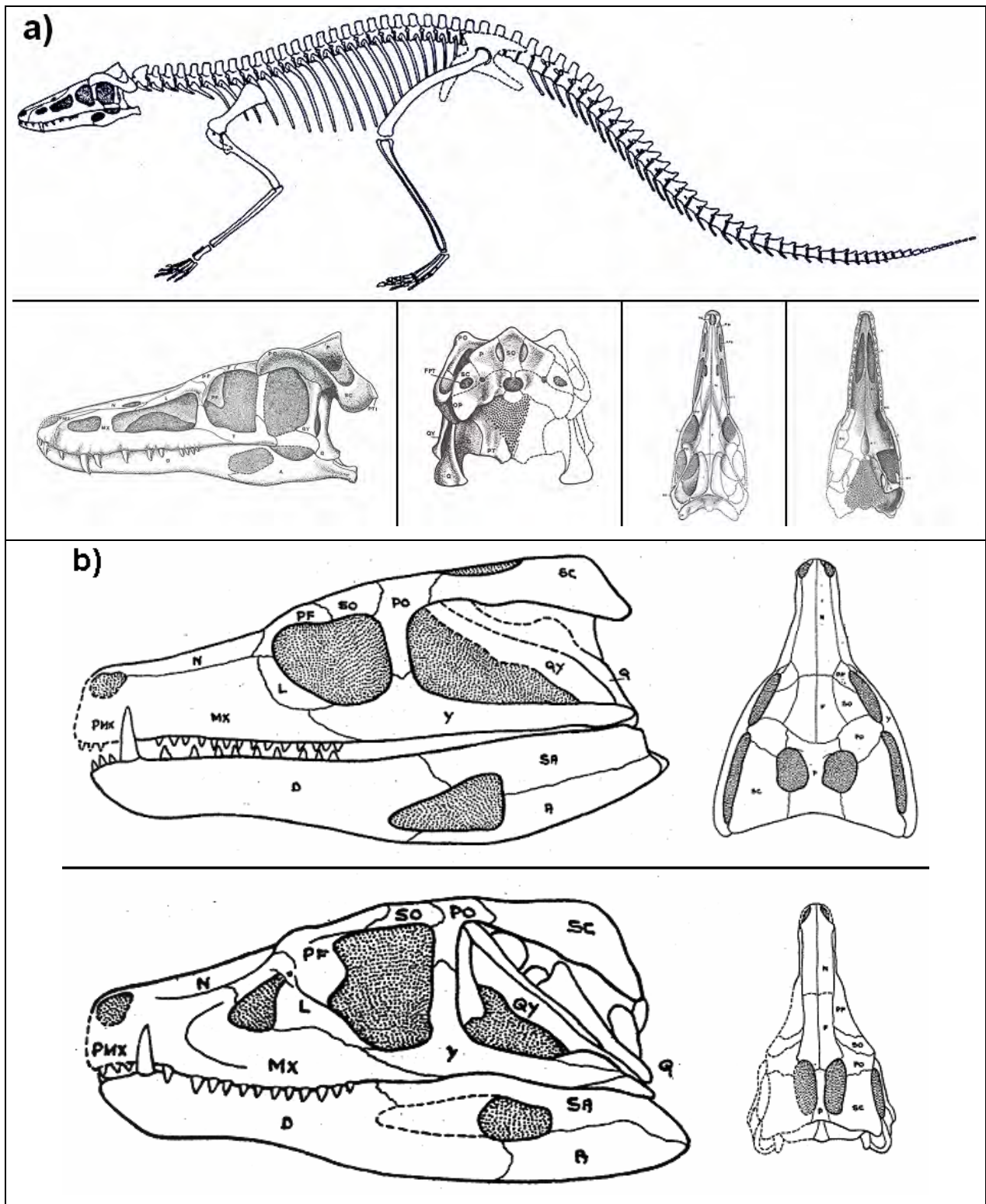


Figura 81: Representantes dos agrupamentos escolhidos como grupos-externos para a análise filogenética: a) o Sphenosuchia *Pseudhesperosuchus jachaleri*, apresentado em aspecto geral e em várias vistas do crânio; b) crânio dos Protosuchia *Protosuchus richardsoni* (acima) e *Hemiprotosuchus leali* (abaixo), em duas vistas. Figuras originalmente sem escala (adaptadas de Bonaparte, 1971).

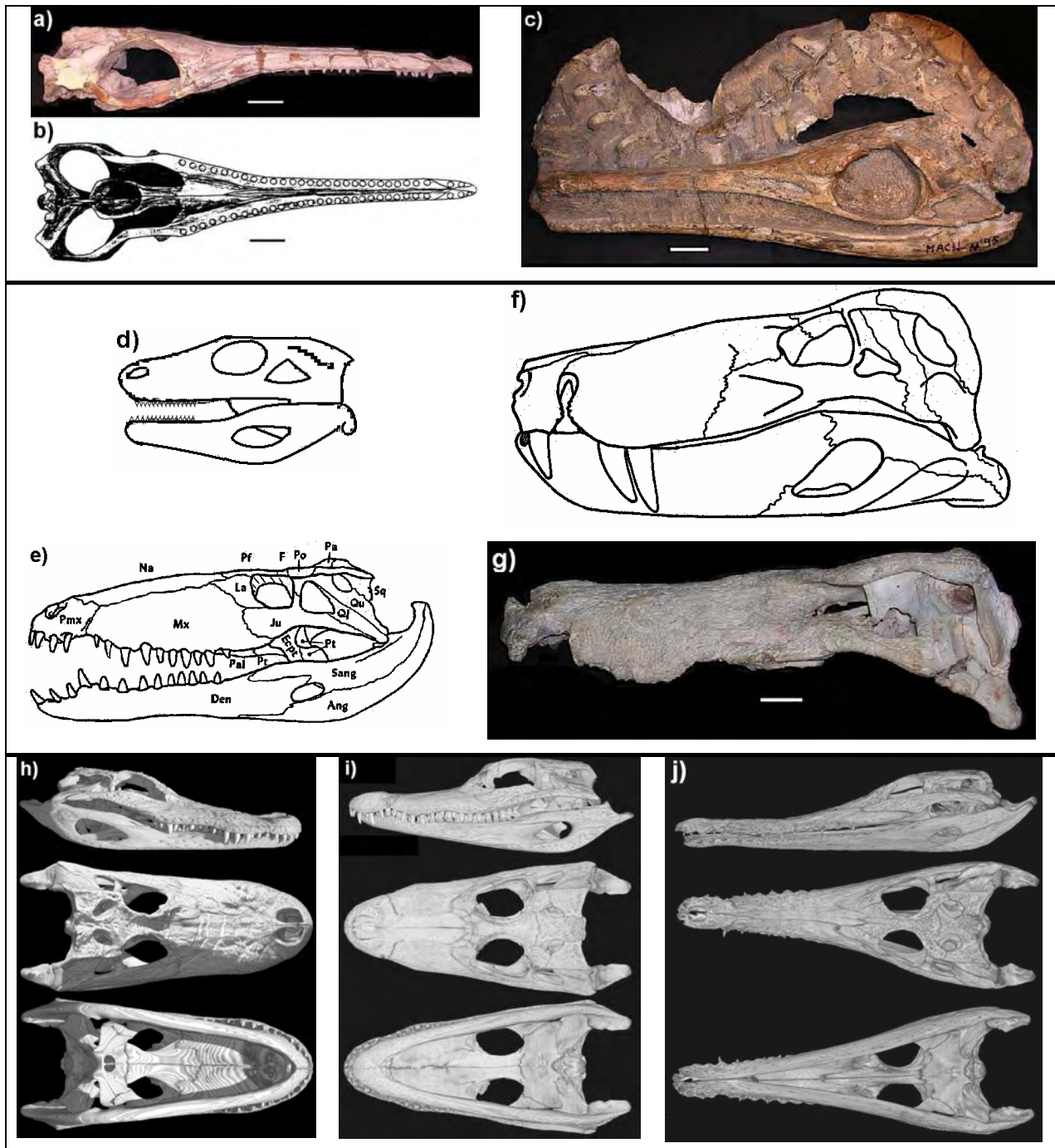


Figura 82: Crocodylomorfos não notossuquianos componentes do grupo-interno: a) *Geosaurus araucanensis* MPL 72-IV-7-1, holótipo; b) vista palatina do crânio de *G. araucanensis*; c) *Geosaurus* sp MACN-N-95; d) *Libycosuchus* sp.; e) *Sebecus icaeorhinus*; f) *Baurusuchus pachecoi*; g) *Stratiotosuchus maxhechti* DGM-1477-R, holótipo; h) modelo digital do crânio de *Caiman crocodilus* FMNH-73711 em três vistas; i) modelo digital do crânio de *Alligator mississippiensis* TMM-M-983 em três vistas; j) modelo digital do crânio de *Crocodylus johnstoni* TMM-M-6807 em três vistas. a-b-c – Thalattosuchia; f-g – Baurusuchidae; h-i Alligatoridae; j- Crocodylidae. Barra = 4 cm (a-c-g fotos do autor; b - modificado de Gasparini & Dellapé, 1976; d - modificado de Buffetaut, 1976; e-f adaptados de Colbert, 1946; h-i-j - adaptados de Rowe, 2004).

### V.6.2 - Lista de caracteres

Os caracteres foram compilados a partir de análise da bibliografia (textos e figuras) e da observação direta de materiais (anexos 04 a 07) e de modelos digitais (*Alligator mississippiensis*, *Caiman crocodilus*, *Crocodylus johnstoni*, *Crocodylus moreletii*, *Simosuchus clarki*) (Rowe *et al.*, 1999; Rowe, 2004). A lista de caracteres produzida, embora baseada na bibliografia, foi concebida como nova. Busca maior coerência na distribuição das características utilizadas, incluindo diversas reinterpretadas e outras novas.

Vários autores (Buckley *et al.*, 2000; Ortega *et al.*, 2000; Tykoski *et al.*, 2002; Pol, 2003; Pol & Norell, 2004), em trabalhos mais recentes sobre crocodylomorfos, vêm apenas ampliando a base de dados de Clark (1994) e outras contribuições, mantendo a numeração original e acrescentando novas características de forma um tanto aleatória.

Foi dada a preferência, ao longo deste estudo, para a produção de uma lista inteiramente nova, como em Clark (1994) e Sereno *et al.* (2003). Nestes trabalhos, a distribuição de características segue uma ordem anatômica determinada (figuras 83 a 87). Considera-se que o uso cumulativo de características novas, apendadas ao final de listas pré-existentes, dificulta a identificação de situações de co-dependência. Ademais, dificulta a conferência e identificação de informações na matriz e na lista.

Em geral foi dada preferência a codificação de características como caracteres binários, buscando-se evitar a influência de pressuposições na análise. Foram usadas séries de transformação em caracteres multiestado em muitos casos, preservando considerações detalhadas em estudos morfo-anatômicos, especialmente no caso dos dentes. De maneira geral os estados foram organizados, para cada caráter, de acordo com seu grau de desenvolvimento ou presença, estando codificados como 0 por sua ausência ou simplicidade, e por 1 pela sua presença ou complexidade. Considera-se que esta forma de codificação permite uma melhor visualização das características da matriz (presenças ou ausências), facilitando conferência e atualização da mesma.

Entende-se que formas alternativas de codificação de estados (0 atribuído ao grupo externo; 0 representando plesiomorfia determinada *a priori*) podem dificultar atualização de informações da matriz e induzir a erros na codificação ou conferência de características. Podem também representar a inclusão de pressuposições (ainda que sem efeito na parcimônia) desnecessárias para a análise. Caracteres com estados variáveis no terminal, irreconhecíveis ou ausentes, se encontram representados por ?, como ocorre usualmente.

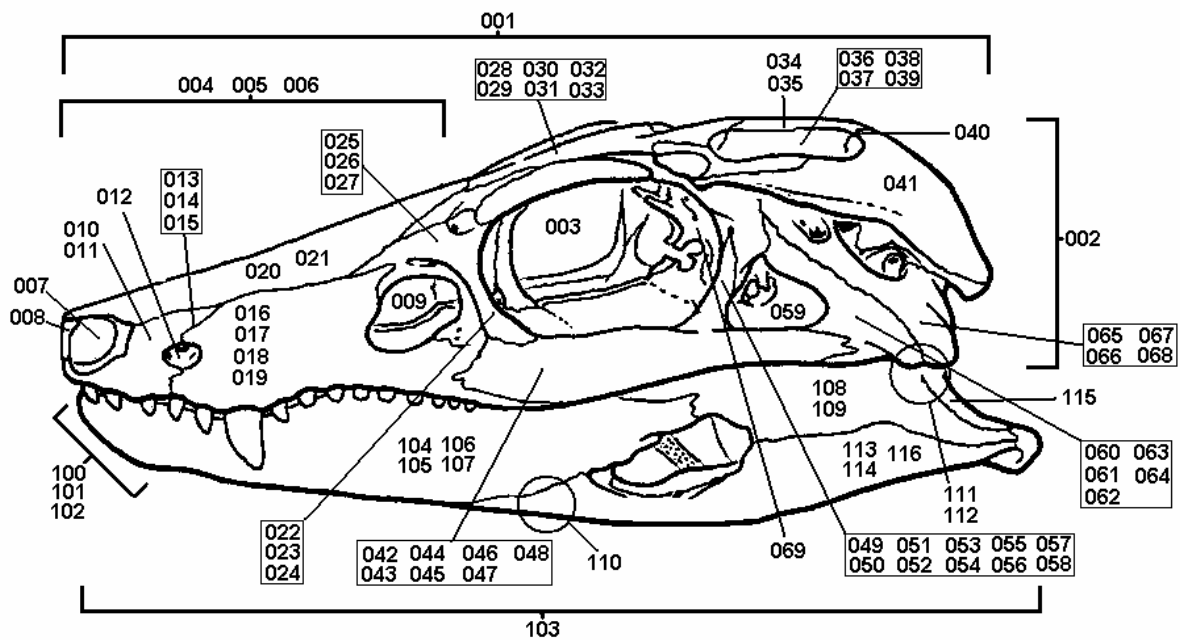


Figura 83: Distribuição de caracteres utilizados no estudo, apresentada em vista lateral de reconstrução do crânio de *Araripesuchus gomesii*. Além de características gerais, estão representadas características das regiões rostral, orbital/pós-orbital, bem como da mandíbula (modificado de Hecht, 1991).

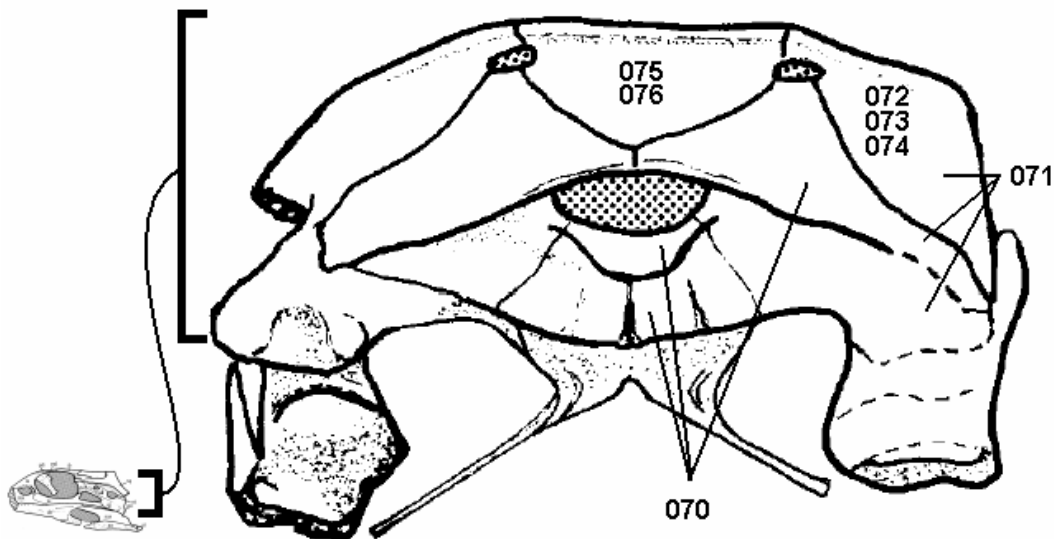


Figura 84: Distribuição de caracteres relativos a região occipital, utilizados no estudo, apresentada em vista posterior de reconstrução do crânio de *Araripesuchus patagonicus* (modificado de Ortega *et al.*, 2000).

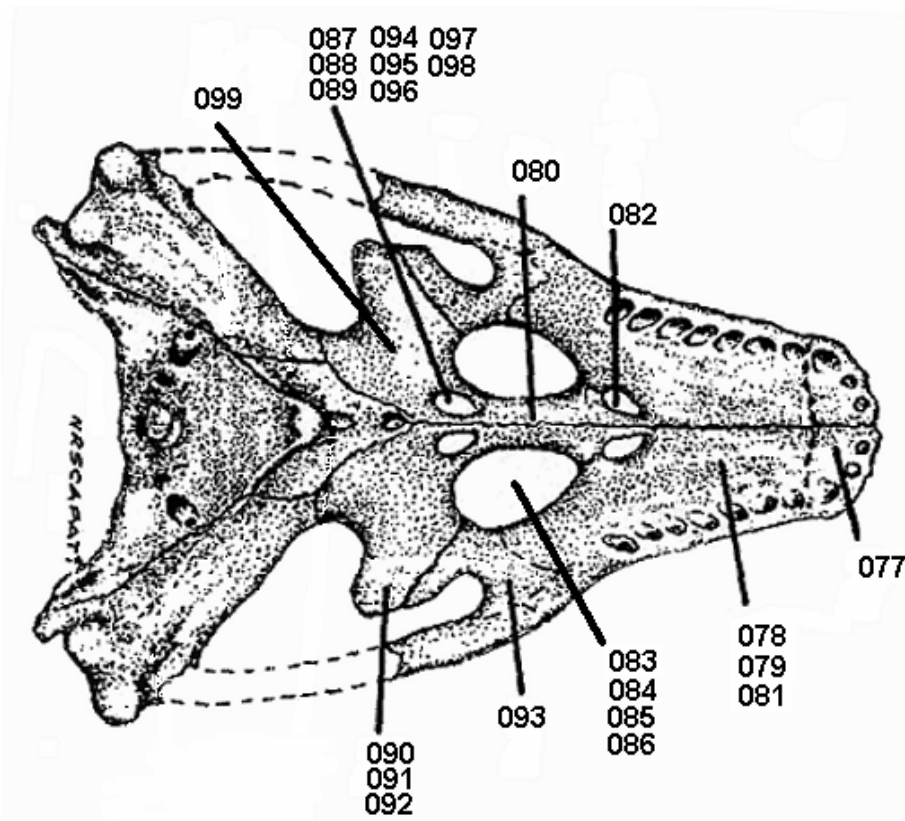


Figura 85: Distribuição de caracteres relativos a região palatina, utilizados no estudo, apresentada em vista inferior de reconstrução do crânio de *Notosuchus terrestris* (modificado de Gasparini, 1971).

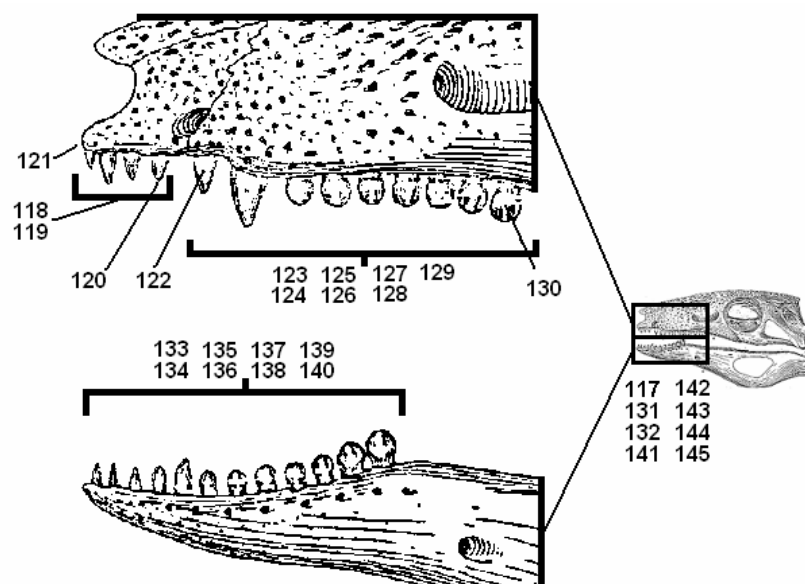


Figura 86: Distribuição de caracteres dentários utilizados no estudo, apresentada em vista lateral de reconstrução do crânio de *Uruguaysuchus aznarezi* (modificado de Rusconi, 1933).

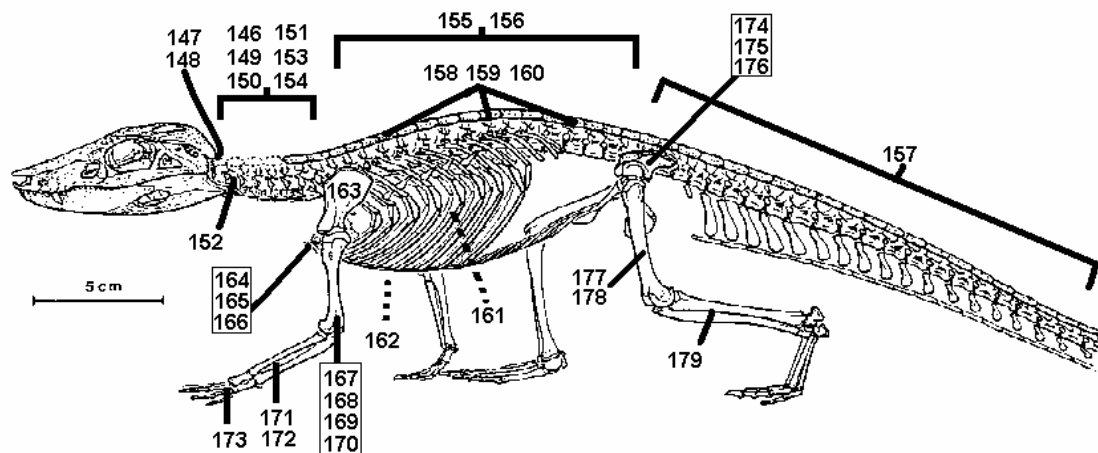


Figura 87: Distribuição de caracteres pós-cranianos, utilizados no estudo, apresentada em vista lateral esquerda, de reconstrução do esqueleto de *Araripesuchus gomesii*. Linhas tracejadas representam caracteres referentes a determinados tipos de osteodermos, ausentes nesta espécie (modificado de Hecht, 1991).

Algumas características foram mantidas em sua forma original. Outras tiveram alteração na estrutura do texto, de forma a facilitar a compreensão do caráter. Recodificações de estado mostram-se algo frequentes. A redefinição de caracteres levou a criação de características multiestado a partir de binárias co-dependentes, assim como a divisão de características originalmente multiestado em binárias. Isso se deve ao fato do grupo interno não ser o mesmo de trabalhos anteriores, de onde provêm os caracteres originais, o que pode criar situações em que os estados não abranjam a variedade de formas do grupo, ou que determinado estado atue como autapomorfia (por estar presente em apenas uma espécie). Algumas características foram inteiramente excluídas, também de acordo com este último critério. Características novas foram criadas com base nas observações realizadas.

A lista de caracteres que se segue foi utilizada na construção da matriz de análise filogenética. A estrutura anatômica tratada em cada caráter se encontra destacada em negrito, para facilitar a visualização. A procedência bibliográfica das informações está indicada por conjuntos de letras e números, apresentados entre chaves (C – Clark, 1994; G – Gomani, 1997; Martinelli, 2003; O – Ortega *et al.*, 2000; P – Pol, 2003; S – Sereno *et al.*, 2003; Wu & Sues, 1996). Quando o caráter se encontra modificado em relação ao original, o código vem acompanhado da letra “m”.

Caracteres acompanhados de “(ord.)” foram considerados passíveis de ordenação. Portanto foram tratados por Parcimônia de Wagner ao longo da análise filogenética ordenada.

### **Características gerais**

001) Ornamentação da superfície óssea dorsal do **crânio** [O01]:

(0) lisa ou formada por rugosidades e sulcos vermiformes irregulares, compondo um padrão anastomosado;

(1) ornamentada, formada por fossetas circulares ou subpoligonais e, mais eventualmente, sulcos bem demarcados, que não se cruzam.

A ornamentação apresenta razoável variação em seu padrão de distribuição em Crocodylomorpha. O caráter representa o tipo de ornamentação, e não sua distribuição, sobre a cobertura óssea.

Dois tipos de ornamentação podem ser fundamentalmente divisados. O primeiro, tipo (0), representa um padrão rugoso, onde vincos ou sulcos finos, irregulares, formam uma rede anastomosada em determinadas regiões, onde os ossos se mostram mais espessados e de compleição mais robusta.

O segundo, tipo (1), é representado por um modelo claramente derivado, típico de eussuquianos modernos, onde fossetas e sulcos bem demarcados recobrem a maior parte do crânio. As fossetas variam de circulares a subpoligonais, gerando uma norma do tipo colméia. Os sulcos, neste desenho, nunca ou raramente se cruzam e apresentam, quando presentes, algum tipo de orientação definida.

---

002) Altura do **crânio**, em vista posterior [C03m/S06m/P03m]:

(0) mais alto que largo, ou subquadrado;

(1) mais largo que alto.

A forma geral do crânio representa uma das características mais antigas, utilizadas nos estudos de evolução de crocodylomorfos. Crânios mais altos que largos, ou subquadrados (0), representam um padrão encontrado na maioria das formas de Archosauria, incluindo *Euparkeria*, *Riojasuchus*, *Saltoposuchus*, *Postosuchus*, *Prestosuchus*, pterossauros, dinossauros, entre outros.

Crânios baixos, aplastrados ou simplesmente mais largos que altos (1), representam padrão claramente derivado, comum em eussuquianos modernos, mas presente em outros grupos fósseis, por exemplo Goniopholidae.

---

003) Posição das **órbitas**:

(0) lateral;

(1) látero-dorsal.

O posicionamento lateral das órbitas (0) representa um padrão encontrado na maioria das formas de Archosauria, incluindo *Euparkeria*, *Riojasuchus*, *Saltoposuchus*, *Postosuchus*, *Prestosuchus*, pterossauros, dinossauros, entre outros.

Órbitas parcialmente voltadas para cima (1) representam padrão claramente derivado, comum em eussuquianos modernos, mas presente em outros grupos fósseis, por exemplo Goniopholidae.

---

### **Região pré-orbital**

004) Comprimento do **rostro**:

(0) curto, com órbitas em posição mediana ou anterior;

(1) longo, com órbitas em posição nitidamente posterior.

Rostro curto (0) representa característica primitiva em crocódilomorfos. Mas um número significativo de linhagens desenvolve rostros bastante alongados (1), que representam padrão claramente derivado, provavelmente convergente em um número representativo de casos, por exemplo *Thalattosuchia*, *Sebecus*, *Baurusuchus*, *Dyrosauridae*, *Eusuchia*.

Representantes com rostro alongado podem ser tanto platirrostrinos (*Mourasuchus*, *Crocodylus porosus*), como longirrostrinos (*Geosaurus*, *Tomistoma*, *Gavialis*).

---

005) Altura do **rostro**, em vista anterior (ord.):

(0) mais alto que largo;

(1) subquadrado;

(2) mais largo do que alto.

O rostro se apresenta usualmente subquadrado (1) em crocódilomorfos basais, como *Sphenosuchia* e *Protosuchia*. Rostros nitidamente mais altos que largos (0) são encontrados em *Sebecus* e *Baurusuchus*. Rostros mais baixos e largos (2), eventualmente platirrostrinos, são mais típicos de formas neossuquianas e eussuquianas. Em todos os casos admite-se que um alto grau de convergência é possível, sendo que a expressão do caráter provavelmente está ligada a alimentação da espécie.

Os padrões representados por (0) e (2) são considerados como divergentes, evolutivamente opostos, do rostro de padrão subquadrado, o que estabelece a ordenação.

---

006) Em aspecto dorsal, o **rostro**:

(0) se encontra evidentemente destacado do resto do crânio;

(1) gradualmente se adequa ao contorno do restante do crânio, assumindo uma aparência geral triangular.

Usualmente os crocodylomorfos apresentam o rostro em continuidade com o perfil geral do crânio (1), mas em alguns casos ocorre o inverso.

Em formas primitivas (*Sphenosuchia*, *Protosuchia*) observa-se que o rostro está parcialmente destacado do restante do crânio (0), o que pode estar ligado a algum tipo de especialização alimentar. O mesmo ocorre com espécies consideradas metassuquianas (*Baurusuchus*, *Stratiotosuchus*, *Notosuchus*, *Chimaerasuchus*), de maneira pouco freqüente.

---

007) **Narinas externas** [C06 / S02m+07m / P06m] (ord.):

(0) frontais terminais;

(1) laterais ou frontais semi-laterais;

(2) ântero-superiores ou superiores.

Narinas lateralizadas representam o padrão primitivo, observado em arcossauros, persistente em *Sphenosuchia*.

Narinas frontais semi-laterais, onde a cavidade nasal apresenta um formato mais tubular, progredindo avante, são também observadas em algumas formas basais, não representadas na análise, como por exemplo *Hsisosuchus*. Este padrão se desenvolve em paralelo com a própria formação do pálato secundário e também está presente em *Libycosuchus*, *Simosuchus*, *Araripesuchus gomesii* e *A. patagonicus*. São considerados como um padrão único (1), de forma a permitir ordenação da série de transformação de estados.

Narinas terminais frontais (0) estão presentes em um número significativo de espécies metassuquianas. Em outros grupos (*Thalattosuchia*, *Sebecus*, *Eusuchia*) se tornam progressivamente mais superiores (2). Considera-se porém que isto ocorreu de forma divergente e independente em ambos os casos, a partir do padrão frontal semi-lateral.

---

**008) Barra internarinal (ord.):**

(0) incompleta;

(1) completa, estreita;

(2) completa, larga.

A barra internarinal acaba por representar uma característica primitiva em arcossauros, estando bem desenvolvida, separando nitidamente a cavidade nasal em duas aberturas menores (2).

O processo de gracilização desta estrutura se torna evidente em espécies recentes, levando a uma configuração onde uma estreita barra internarinas está presente (1) e progredindo até a perda total desta característica (0).

Considera-se a série de ordenação, uma vez que a barra larga, de estrutura robusta (2), representa morfologia demasiado desenvolvida para converter-se diretamente em ausência (0), sem seqüelas maiores para o organismo.

---

**009) Região anterorbital [C68m / W16 / S03] (ord.):**

(0) sem fenestra;

(1) apresenta fenestra muito pequena ou vestigial;

(2) apresenta fenestra bem desenvolvida.

A ocorrência de uma fenestra na região anterorbital representa uma característica primitiva em arcossauros, estando muito bem desenvolvida. Em crocodylomorfos, apenas *Sphenosuchia* apresenta fenestras anterorbitais com áreas tão grandes ou maiores que a órbita. *Protosuchus* apresenta fenestras de área similar àquela da órbita e alguns metassuquianos apresentam-nas com medidas pouco menores. Uma vez que pequenas variações de tamanho e forma são difíceis de avaliar, preferiu-se considerar esta situação como um único estado (2).

O desenvolvimento da estrutura do rosto, em linhagens metassuquianas, está provavelmente relacionado a alteração deste padrão inicial e uma série de formas apresenta nítida redução do tamanho desta cavidade (1). Isto ocorre até o ponto em que a fenestra anterorbital mal pode ser divisada, mas ainda contém o avanço do lacrimal e impede, ao menos em parte, seu contato com o maxilar ou deste último com a órbita. Fenestras anterorbitais nitidamente ausentes (0) estão evidentemente derivadas em relação ao modelo original.

Considera-se a série de ordenação, uma vez que fenestras anterorbitais bem desenvolvidas (2) representam estruturas demasiado desenvolvidas para originar

diretamente um padrão onde estão ausentes (0), sem seqüelas maiores para o organismo, mesmo porque isso implicaria em alterações estruturais no rosto.

---

010) **Pré-maxilares**, em vista anterior:

(0) se encontram na extremidade anterior, compondo um bordo horizontal;

(1) se encontram na extremidade anterior, formando uma chanfradura medial.

Crocilomorfos em sua maioria, assim como arcossauros, apresentam o bordo inferior do pré-maxilar, em sua região mais anterior, como uma estrutura horizontal, sem maior especialização (0). *Notosuchus terrestris*, como *Marillasuchus amarali*, apresentam estes bordos diagonais, ascendendo em direção a narina em sua porção mesial, quando entram em contato entre si e formam o assoalho da cavidade nasal (1). Isto cria, na região da sutura, uma chanfradura, que propicia uma aparência semelhante a um lábio leporino, muito embora sem alteração da estrutura do pálato.

---

011) Porção anterior do **pré-maxilar**, na região anterior e abaixo das narinas externas [C05 / S09]:

(0) estreita, nitidamente menor que a parte lateral do pré-maxilar;

(1) larga, subigual à narina.

Mantido sem alteração, a partir da bibliografia. Refere-se à altura da margem mais anterior do pré-maxilar. Primitivamente estreita (0), desenvolve-se em uma faixa extensa (1) em alguns grupos.

---

012) **Forâmen pré-maxilar/maxilar** [O13 / P135]:

(0) ausente;

(1) presente.

Mantido sem alteração, a partir da bibliografia. Refere-se a presença de um forâmen maior que os forâmens da margem alveolar, localizado na sutura entre pré-maxilar e maxilar. Pode estar ausente (0), como em *Eusuchia*, ou presente (1), como em *Araripesuchus*.

---

013) Sutura **pré-maxilar/maxilar**, em vista lateral (ord.):

(0) reta, vertical;

(1) curva ou formada em dois planos (inferior vertical, superior diagonal), havendo um processo posterior e dorsal distinto, que ladeia os nasais;

(2) reta, diagonal, região inferior à frente da superior.

Refere-se a forma da sutura entre pré-maxilar e maxilar, indicando também se a extensão posterior dos pré-maxilares se destaca posteriormente em relação a estrutura do corpo principal deste elemento. Primitivamente oblíqua (2), desenvolve-se em grande número de grupos, como em *Eusuchia*.

Em número representativo de espécies a margem superior forma dois planos, com a retração da faixa lateral do pré-maxilar, como em *Notosuchus terrestris* (1). *Candidodon* apresenta-a reduzida, tomando a sutura (0).

---

014) Extremidade inferior da **sutura pré-maxilar/maxilar**, em vista lateral:

(0) sem constrição, com região essencialmente plana entre pré-maxilar e maxilar;

(1) com constrição acentuada e evidente.

Refere-se a forma da margem alveolar em vista lateral, na região da sutura entre pré-maxilar e maxilar. Esta parte pode se apresentar reta (0) ou desenvolver desde uma leve concavidade, até uma acentuada chanfradura (1).

---

015) **Sutura pré-maxilar/maxilar**, em vista dorsal [C09m / O14m / S10m / P09m]:

(0) sem constrição, com região essencialmente plana;

(1) com constrição acentuada e evidente.

Refere-se a forma da margem externa do rosto na região da sutura pré-maxilar/maxilar, porém em vista dorsal. Pode se apresentar reta (0) ou desenvolver uma constrição acentuada (1).

---

016) **Maxilar**:

(0) não participa da borda da órbita;

(1) participa da borda da órbita.

O maxilar pode participar da borda da órbita (1) ou estar isolado dela (0) por outra estrutura (margem anterior do jugal, extensão inferior do lacrimal ou fenestra anterorbital).

---

017) Forâmens neurovasculares no **maxilar**:

- (0) em pequeno número, distantes da borda inferior do maxilar;
- (1) em grande número, próximos da margem inferior do maxilar.

Refere-se a distribuição de forâmens neurovasculares do maxilar, tipicamente bem distribuídos ao longo da margem alveolar, em grande quantidade (0).

Alguns grupos, por outro lado, apresentam número menor de forâmens, localizados a uma distância significativa da margem alveolar (1). Estas estruturas geralmente estão relacionadas com a linha de inserção de tecidos no crânio.

---

018) Margem inferior do **maxilar** [W29 / M24]:

- (0) ornamentada, sem diferenciação em relação à superfície restante do maxilar;
- (1) mais lisa, inclinada mesialmente, relacionável à fixação de lábios.

A margem inferior do maxilar pode se apresentar ornamentada, sem diferenciação (0), ou pode ser lisa, inclinada mesialmente (1). No primeiro caso a superfície é intimamente recoberta por tecido epitelial de pouca espessura.

Woodward (1896) e Bonaparte (1991) associam a margem lisa do maxilar como evidência de tecidos moles ou estruturas comparáveis a lábios. Neste caso supõe-se que exista maior quantidade de tecido conjuntivo, além de muscular.

Os lábios em questão representam apenas uma suposição, enquanto ornamentação e inclinação desta superfície representam a característica propriamente dita.

Embora Woodward (1896) comparasse a situação aos lábios de mamíferos, serpentes possuem estruturas labiais frouxas, podendo representar um modelo mais coerente para compreender os tecidos frouxos destes crocodilomorfos.

---

019) Margem inferior do **maxilar**, em vista lateral:

- (0) côncava na região mais anterior e convexa na mais posterior;
- (1) reta;
- (2) convexa na região mais anterior e côncava ou reta na mais posterior;
- (3) convexa na região mais anterior, côncava na média e novamente convexa na posterior.

A margem do maxilar pode apresentar perfis variados em seu bordo inferior. Pode ser reto (1), apresentar concavidade anterior e convexidade posterior (0).

Perfil algo diverso, pode exibir convexidade anterior, seguido de margem reta ou côncava (2).

Em padrão algo semelhante, observado em *Eusuchia*, a margem pode ser convexa, seguida de uma concavidade na região média, que se continua como uma faixa posterior novamente convexa (3).

Reconhece-se uma ordenação parcial desta série (0-2-3), porém o estado (1) pode se originar de qualquer um dos outros estados, não sendo possível reconhecer sua associação.

---

020) Bordo anterior dos **nasais** [C13m] (ord.):

(0) curto, com pequena projeção estiliforme sobre a narina ou eventualmente sem contato com a narina;

(1) moderadamente desenvolvido, projetando-se sobre a narina na forma de uma lâmina estreita, sem recobri-la completamente;

(2) bem desenvolvido, recobrendo completamente a narina.

O bordo anterior dos nasais, independente da presença de barra internarinal, ou do desenvolvimento de septo nasal, pode ser recuado. Sem ou com contato irrisório com a narina (0), pode avançar parcialmente sobre ela, sem recobri-la completamente (1) ou estender-se sobre e além dela (2).

---

021) Forma geral dos **nasais**, em sua porção anterior e média (ord.):

(0) triangular, com largura na região posterior nitidamente maior que da anterior;

(1) retangular ou losangular;

(2) triangular, com largura na região anterior nitidamente maior que da posterior;

A forma geral dos nasais é bastante variável, especialmente em sua porção anterior. Porém em suas porções média e anterior os nasais usualmente se apresentam com uma morfologia triangular, estreita à frente e larga na região média (0). Alguns grupos de crocódilomorfos podem apresentar um nítido estreitamento da região posterior (1), levando a uma forma retangular alongada, eventualmente um pouco losangular.

*Simosuchus* representa uma situação particular, pois apresenta, além do estreitamento da região posterior, um grande alargamento da anterior (2), considerada como derivação do padrão (1).

---

022) **Lacrima** [C11 / M05] (ord.):

(0) sem contato com o nasal, prevenido por amplo contato entre pré-frontal e maxilar;

(1) com pequeno contato com o nasal;

(2) com extenso contato com o nasal, prevenindo contato entre pré-frontal e maxilar.

O lacrimal pode apresentar (2) ou não (0) um contato com os nasais. Um padrão intermediário seria um toque incipiente com a porção posterior dos nasais (1). Neste modelo intermediário a área de contato é bastante estreita e sujeita a exclusão de uma pequena relação entre pré-frontal e maxilar, podendo ocorrer toque e ausência em um mesmo indivíduo, de acordo com questões de desenvolvimento ósseo ao longo do processo ontogenético. Este caráter usualmente aparece na bibliografia a partir da relação entre pré-frontal e maxilar.

---

023) Tamanho do **lacrimal**:

(0) pequeno;

(1) bem desenvolvido.

O lacrimal pode apresentar-se bem desenvolvido (1) ou pequeno (0). Em algumas espécies pode estar fundido ao pré-frontal, sendo representado por ?, uma vez que as dimensões originais são desconhecidas.

---

024) Forma do **lacrimal**:

(0) trapezoidal ou subcircular;

(1) estrelada ou vermiforme.

O lacrimal pode apresentar grande variedade de formas, de acordo com o grupo tratado. Buscando evitar excessiva divisão de características, as morfologias foram agrupadas em dois padrões básicos.

O primeiro padrão é predominantemente subcircular, podendo apresentar alguns ângulos, até adquirir formato poligonal (0). No outro ocorrem extensões, em geral à frente, acima e abaixo, gerando uma forma estrelada (1).

Como variação deste padrão, uma ou mais destas extensões pode não se desenvolver, gerando um modelo vermiforme.

---

025) Posição relativa da margem anterior do **pré-frontal**:

(0) aproximadamente na mesma altura da faixa anterior do frontal;

(1) à frente da faixa anterior do frontal, prevenindo contato entre frontal e nasais.

O pré-frontal pode apresentar margem anterior mais desenvolvida, ultrapassando a faixa anterior do frontal e se projetando à frente (1).

Alternativamente a margem anterior do pré-frontal pode estar pouco desenvolvida, alinhada com a faixa anterior do frontal (0).

---

026) Margem posterior do **pré-frontal**:

- (0) curta, compondo apenas o bordo ântero-superior da órbita;
- (1) alongada, estendendo-se ao bordo superior da órbita.

O pré-frontal pode apresentar margem posterior mais desenvolvida, se projetando posteriormente e compondo o bordo superior da órbita (1).

A margem anterior do pré-frontal pode estar pouco desenvolvida, não chegando nem ultrapassando a parte mais dorsal da órbita (0).

---

027) **Pilares pré-frontais** [C15m / S34m / P15m] (ord.):

- (0) incompletos, sem contato entre ramo descendente do pré-frontal e palatino;
- (1) completos, com estreita área de contato entre ramo descendente do pré-frontal e palatino;
- (2) completos, com extensa área de contato entre ramo descendente do pré-frontal e palatino.

Extensões ventrais do pré-frontal dificilmente são visualizadas, porém são estruturas capazes de fornecer informações importantes no estudo de crocódilomorfos. Podem ser pouco desenvolvidas, não alcançando a região dorsal do palatino (0). Em metassuquianos a barra se torna completa, embora a área de contato entre pré-frontal e palatinos seja estreita (1). Em neossuquianos, e algumas outras poucas formas, esta área de contato entre pré-frontal e palatinos se torna mais extensa, robusta (2).

---

028) Forma do bordo anterior do **frontal**:

- (0) reta;
- (1) triangular ou estiliforme, projetando-se à frente, entre os nasais.

O bordo anterior do frontal, em sua área de contato com os nasais, pode apresentar-se reto (0) ou agudo, triangular, avançando ligeiramente entre os nasais (1).

---

029) Sutura do bordo anterior do **frontal**:

- (0) lisa ou com pouca interdigitação;
- (1) fortemente interdigitada.

A sutura anterior do frontal, em sua área de contato com os nasais, pode se apresentar lisa ou com pequeno grau de interdigitação (0). Alternativamente algumas formas podem apresentá-la fortemente interdigitada (1).

---

### **Região orbital / pós-orbital**

030) Crista longitudinal do **frontal**:

(0) ausente;

(1) presente.

A superfície do frontal, independente do grau de concavidade, forma e largura deste osso, pode apresentar (1) ou não (0) uma crista longitudinal na linha central, onde ocorre a sutura interfrontal em exemplares jovens.

Esta crista longitudinal do frontal normalmente não se apresenta aguda, mas freqüentemente se mostra como uma área um pouco espessada, de perfil convexo.

---

031) Crista transversal do **frontal**:

(0) ausente;

(1) presente.

Algumas formas podem apresentar (1), ou não (0), uma crista bastante evidente, transversal ao frontal, na região anterior deste osso. Pode mostrar continuidade na superfície de pré-frontais, lacrimais e maxilares. Ocorre apenas em *Simosuchus* e *Alligatoridae*.

---

032) Bordo anterior do **frontal** (ord.):

(0) localizado entre as órbitas;

(1) localizado na altura do bordo orbital anterior;

(2) localizado à frente das órbitas.

Independente de sua relação com os pré-frontais (Caráter 25), o bordo anterior dos frontais pode estar em posição mais recuada ou avançada.

Frontal com bordo anterior recuado, entre as órbitas (0), se encontra presente apenas em *Comahuesuchus*, *Anatosuchus* e, segundo Nobre & Carvalho (2002b), em *Candidodon*. Número significativo de grupos apresenta bordo anterior do frontal na mesma

altura da margem anterior da órbita (1). Alguns agrupamentos parecem ter desenvolvido frontais alongados, cujas suturas se projetam à frente do bordo orbital anterior (2).

---

033) Bordo posterior do **frontal** [C23 / S20 / M08]:

(0) pouco desenvolvido, apresentando contato limitado à pequena porção do pós-orbital;

(1) muito desenvolvido, nitidamente participando da fenestra supratemporal.

Algumas formas podem apresentar frontal bem desenvolvido na região parietal, se estendendo até o bordo anterior da fenestra supra-temporal, usualmente apresentando contato significativo com o pós-orbital (1).

Alternativamente o bordo posterior do frontal pode estar restrito a um pequeno contato com o pós-orbital, estando completamente excluído da fenestra supra-temporal (0), como em *Eusuchia* e alguns outros grupos.

---

034) Superfície do **parietal** [C22m / M09m / S26m] (ord.):

(0) plana, larga;

(1) plana, bastante estreita;

(2) com crista sagital.

A superfície do parietal pode apresentar-se plana e ampla, separando as fenestras supra-temporais (0). Em outras formas o parietal se apresenta muito estreitado, embora ainda apresente uma superfície plana, usualmente ornamentada (1). Outros morfótipos apresentam tal estreitamento de maneira que sua superfície se mostra apenas como uma crista sagital lisa, para fixação de musculatura.

---

035) Processo ântero-lateral do **pós-orbital** [C28 / S24]:

(0) ausente;

(1) presente.

O processo ântero-lateral do pós-orbital pode estar presente (1) ou ausente (0). Em geral se apresenta na forma de uma discreta intumescência voltada para frente, recobrando pequena porção da parte posterior da órbita.

---

036) Eixo de orientação da **fenestra supra-temporal** (bordo interno):

(0) não identificável, fenestra supra-temporal circular ou subcircular;

(1) ântero-posterior, claramente identificável, fenestra supra-temporal oblíqua.

As fenestras supra-temporais apresentam um eixo maior de orientação que está relacionado ao volume de musculatura e a sua disposição.

Em fenestras circulares ou subcirculares é difícil identificar um padrão de orientação deste eixo, podendo se desenvolver a partir de qualquer modelo em que a linha de direcionamento é evidente (0). Quando um eixo maior se torna identificável (1), sua orientação pode variar. Para a identificação deste padrão deve ser considerado o bordo interno da fenestra.

---

037) Orientação da **fenestra supra-temporal** (bordo interno):

- (0) diagonal aberta;
- (1) coincidente com o plano sagital do crânio;
- (2) diagonal fechada.

Nos diversos grupos de crocodilomorfos, em que a fenestra supra-temporal apresenta uma orientação clara e evidente, podem haver variações na inclinação do eixo principal desta estrutura.

A condição mais comum é representada por uma inclinação diagonal aberta (0), onde a parte anterior do bordo interno está orientada para frente e para fora e a região posterior está voltada para o côndilo occipital. Em alguns casos estas fenestras supra-temporais apresentam eixos paralelos (1).

Formas aparentemente predadoras, com maior massa muscular, apresentam fenestras supra-temporais com eixo de orientação diagonal fechado (2), onde a parte anterior do bordo interno das aberturas está voltado em direção ao parietal.

Embora uma série de ordenação seja possível, considera-se que a transição entre os estados extremos da série (0-2) seja possível apenas pelo aumento do tamanho da fenestra supra-temporal.

---

038) Tamanho da **fenestra supra-temporal** (bordo interno) [C68m / S04m]:

- (0) menor que o diâmetro da órbita;
- (1) subigual ou maior que o diâmetro da órbita.

Algumas formas, notadamente os atuais Eusuchia, apresentam marcada redução do tamanho da fenestra supra-temporal, que se mostra sempre muito menor que a órbita (0). Em outras formas a abertura apresenta ao menos seu maior eixo com comprimento igual ou subigual ao comprimento da cavidade óptica, podendo ser maior que ela (1).

---

039) Relação entre os bordos interno e externo da **fenestra supra-temporal** (ord.):

- (0) sem diferença significativa;
- (1) apresentando bordo externo pouco mais amplo;
- (2) apresentando bordo externo muito mais amplo.

O tamanho dos bordos interno e externo está relacionado a volume muscular e área disponível para fixação muscular, além de comprimento das fibras musculares.

Independentemente de seu tamanho, o bordo interno pode apresentar uma diferença muito pequena em relação ao externo (0).

A condição mais comum é representada por algum desenvolvimento do bordo externo, de forma que uma diferença significativa é observada em relação ao interno (1). A área de inserção muscular pode se desenvolver bastante em algumas formas, com grande expansão da margem externa em relação a interna.

---

040) Área posterior a fenestra supra-temporal, na região da sutura entre parietal e ramo mesial do **esquamosal**:

- (0) com superfície ampla, horizontal;
- (1) com superfície muito estreita, alta, formando uma crista transversal ao crânio, eventualmente recortada, comunicando a fenestra supra-temporal com a região occipital.

A região posterior à fenestra supra-temporal apresenta pouca variação em crocodilomorfos. Na maioria dos grupos há uma superfície horizontal, plana e freqüentemente ornamentada (0), correspondente a área de contato entre parietal e esquamosal.

Em alguns grupos a fenestra supra-temporal se estende nesta região, estreitando a área posterior, que se transforma em uma crista transversal mais ou menos evidente (1).

Em *Notosuchus terrestris* esta crista transversal pode apresentar alguma descontinuidade, uma vez que as fenestras supra-temporais se estendem para a região occipital.

---

041) Ramo lateral inferior do **esquamosal**, em vista dorsal:

- (0) pouco desenvolvido, recoberto pelo ramo superior (temporal) do esquamosal;
- (1) bem desenvolvido, projetando se lateralmente, expondo seu contato com o quadrado em vista dorsal.

Os ramos superior e inferior do esquamosal se mostram muito semelhantes em tamanho, na maior parte das formas de crocodilomorfos (0).

Apenas em Eusuchia, e alguns grupos de Neosuchia, o ramo inferior do esquamosal se apresenta bem desenvolvido (1), a sutura com o quadrado sendo visualizada em vista dorsal.

---

042) Forma do ramo anterior do **jugal**, em vista lateral [S16m / M07m] (ord.):

(0) estreito ao longo de sua extensão, eventualmente alargado no contato com o maxilar;

(1) gradualmente se alargando anteriormente;

(2) abruptamente alargado desde a base, apresentando forma de folha.

O ramo anterior do jugal pode se apresentar como uma barra estreita (0), eventualmente apresentando algum alargamento em seu contato com o maxilar.

Moderado alargamento pode ocorrer ao longo da barra, progredindo em direção a região anterior (1).

Um nítido alargamento pode ser observado desde a base em algumas formas, ocorrendo desde a porção basal do ramo anterior do jugal (2). Neste último caso é evidente a diferença de altura entre ramos anterior e posterior, o primeiro apresentando forma similar a uma folha.

---

043) Porção anterior externa do ramo anterior do **jugal**:

(0) superfície lisa ou ornamentada, sem a presença de forâmens;

(1) forâmen único, bem desenvolvido e voltado anteriormente;

(2) dois ou mais forâmens, pequenos e voltados ventralmente.

Forâmens neurovasculares raramente se desenvolvem no jugal. A maior parte dos grupos fósseis não apresenta qualquer tipo de forâmen na superfície do ramo anterior deste osso (0).

*Mariliasuchus*, *Sphagesaurus huenei* e a “Forma Monte Alto” apresentam um forâmen único, bem desenvolvido, na superfície externa do jugal (1), abaixo da órbita. Neste caso o forâmen geralmente esta voltado anteriormente.

Em Eusuchia um pequeno conjunto de forâmens pouco desenvolvidos, orientados para baixo (2), se encontra presente na extremidade mais anterior do jugal, na superfície inferior, adjacente a sua área de contato com o maxilar e sua margem alveolar.

Embora a descrição de Pol (2003) não apresente esta característica para RCL-100, compreende-se que o material está parcialmente fragmentado nesta região do jugal. O exame da réplica inequivocamente evidencia a presença desta estrutura, ainda que de forma pouco evidente.

---

044) Comprimento do ramo anterior do **jugal**:

- (0) curto, margem anterior não ultrapassando a margem anterior da órbita;
- (1) longo, alcançando ou ultrapassando a margem anterior da órbita.

O ramo anterior do jugal pode apresentar maior comprimento quando sua sutura com o maxilar se encontra diretamente abaixo ou à frente do bordo anterior da órbita (1). Em outros grupos pode ser mais curto (0), estando abaixo da cavidade óptica propriamente dita e aquém de seu bordo mais anterior.

---

045) Ramo anterior do **jugal**:

- (0) posicionado horizontalmente;
- (1) diagonal, anteriormente inclinado para baixo.

O ramo anterior do jugal pode apresentar (1) ou não (0) uma inclinação. Quando se apresenta inclinado, sua margem anterior se encontra em altura mais baixa que sua base.

---

046) Crista lateral externa ao ramo anterior do **jugal**:

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

Sem alteração a partir da bibliografia. Refere-se a uma crista que se projeta lateralmente, correndo pela superfície externa do ramo anterior do jugal, eventualmente apresentando alguma continuidade em elementos ósseos mais anteriores.

Martinelli (2003) ressalva que a ocorrência desta crista lateral externa ao ramo anterior do jugal, em *Comahuesuchus* pode ser algo diversa da encontrada em outros clados, uma vez que sua posição é um pouco mais dorsal. Neste trabalho, a presença desta estrutura foi considerada duvidosa em *Chimaerasuchus*, uma vez que apenas uma porção muito restrita do jugal se encontra preservada.

---

047) Seção transversal do ramo anterior do **jugal**:

- (0) circular ou subcircular;
- (1) elíptica, com nítida compressão lateral.

O ramo anterior do jugal pode se apresentar como uma barra essencialmente cilíndrica ou subcilíndrica (0), enquanto em outros casos uma nítida compressão lateral pode ser observada (1).

---

048) Ramo posterior do **jugal**, em vista lateral:

(0) reto;

(1) arqueado para cima.

A grande maioria das formas apresenta o ramo posterior do jugal como uma barra reta (0) em vista lateral, podendo ou não estar inclinada.

Em poucos grupos esta barra sofre um arqueamento (1), apresentando-se nitidamente côncava em sua superfície inferior e ao menos levemente convexa na superior.

---

049) **Barra pós-orbital**:

(0) destacando-se mesialmente do bordo do jugal;

(1) sem destaque em relação a borda do jugal.

A barra pós-orbital compõe o bordo posterior da órbita em crocodilomorfos, representando estrutura formada essencialmente pelos ramos descendente do pós-orbital e ascendente do jugal, além da contribuição de outros elementos ósseos. Em sua porção distal pode apresentar constrição, com destaque em relação ao bordo do jugal (0), estando implantada mesialmente na superfície deste osso.

Alternativamente a barra pós-orbital pode apresentar uma implantação mais gradual e dorsal em relação ao jugal (1).

---

050) **Barra pós-orbital**:

(0) reta;

(1) levemente flexionada no sentido ântero-posterior.

A barra pós-orbital compõe o bordo posterior da órbita em crocodilomorfos e representa estrutura formada essencialmente pelos ramos descendente do pós-orbital e ascendente do jugal, além da contribuição de outros elementos ósseos.

Embora usualmente seja reta (0), em Eusuchia e possivelmente em outros Neosuchia se apresenta levemente flexionada (1). A flexão ocorre na região central da barra pós-orbital para baixo e atrás.

---

051) **Barra pós-orbital** [C26m / S22]:

(0) não recebe contribuição do ectopterigóide;

(1) recebe contribuição do ectopterigóide.

A barra pós-orbital compõe o bordo posterior da órbita em crocodilomorfos e representa estrutura formada essencialmente pelos ramos descendente do pós-orbital e ascendente do jugal, além da eventual contribuição de outros elementos ósseos.

Sem alteração a partir da bibliografia. O ectopterigóide pode (1) ou não (0) contribuir para a estrutura da barra pós-orbital, através de uma extensão dorsal de sua extremidade distal.

---

052) **Barra pós-orbital** [C26m / O36 / P144]:

(0) não apresenta contato entre ectopterigóide e pós-orbital;

(1) apresenta contato entre ectopterigóide e pós-orbital.

A barra pós-orbital compõe o bordo posterior da órbita em crocodilomorfos e representa estrutura formada essencialmente pelos ramos descendente do pós-orbital e ascendente do jugal, além da contribuição de outros elementos ósseos.

Sem alteração a partir da bibliografia. Ectopterigóide e pós-orbital podem estar em contato (1) ou não (0).

---

053) Estrutura da **barra pós-orbital** [C25]:

(0) grácil;

(1) robusta.

A barra pós-orbital compõe o bordo posterior da órbita em crocodilomorfos e representa estrutura formada essencialmente pelos ramos descendente do pós-orbital e ascendente do jugal, além da contribuição de outros elementos ósseos.

A barra pós-orbital pode ser considerada como uma estrutura grácil (0), o que ocorre na grande maioria dos crocodilomorfos. Também pode estar presente como uma sólida coluna, bastante robusta (1), como em *Thalattosuchia*, *Sebecus* e *Baurusuchidae*.

---

054) Inclinação da **barra pós-orbital**:

(0) vertical;

(1) com extremidade distal nitidamente mais anterior e externa que a proximal.

A barra pós-orbital compõe o bordo posterior da órbita em crocodilomorfos e representa estrutura formada essencialmente pelos ramos descendente do pós-orbital e ascendente do jugal, além da contribuição de outros elementos ósseos.

Primitivamente, como em *Sphenosuchia*, *Protosuchia* e *Thalattosuchia*, a barra pós-orbital se apresenta como uma estrutura vertical (0). Em quase todos os *Metasuchia* se

mostra inclinada, estando a extremidade inferior em posição mais externa e anterior que sua inserção dorsal (1).

---

055) Terminação dorsal da **barra pós-orbital**, junto ao pós-orbital [C30 / S25]:

- (0) gradualmente se expandindo ao corpo do pós-orbital, sem limite bem demarcado;
- (1) com constrição demarcando nítida distinção entre barra pós-orbital e corpo deste osso.

A barra pós-orbital compõe o bordo posterior da órbita em crocodilomorfos e representa estrutura formada essencialmente pelos ramos descendente do pós-orbital e ascendente do jugal, além da contribuição de outros elementos ósseos.

Em sua porção superior, proximal, pode apresentar uma evidente constrição, com destaque em relação ao bordo do pós-orbital (1).

Alternativamente a barra pós-orbital pode apresentar uma implantação mais gradual, em relação ao pós-orbital (0).

---

056) Forâmen vascular da parte superior externa da **barra pós-orbital** [C27 / S23 / T27]:

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

A barra pós-orbital compõe o bordo posterior da órbita em crocodilomorfos e representa estrutura formada essencialmente pelos ramos descendente do pós-orbital e ascendente do jugal, além da contribuição de outros elementos ósseos.

Sem alteração a partir da bibliografia. Ausente na maioria das formas (0), um forâmen pode existir na margem ântero-lateral do pós-orbital (1), em aspecto ligeiramente ventral, junto à base da barra pós-orbital.

---

057) Seção transversal da **barra pós-orbital** [C26 / S21]:

- (0) subcircular;
- (1) elíptica, com evidente compressão.

A barra pós-orbital compõe o bordo posterior da órbita em crocodilomorfos e representa estrutura formada essencialmente pelos ramos descendente do pós-orbital e ascendente do jugal, além da contribuição de outros elementos ósseos.

Sem alteração a partir da bibliografia. A barra pós-orbital pode apresentar (1) ou não (0) compressão lateral, quando adquire uma estrutura mais laminar.

---

058) Implantação da extremidade proximal da **barra pós-orbital**:

(0) no bordo externo do pós-orbital;

(1) na região mais ventral do pós-orbital.

A barra pós-orbital compõe o bordo posterior da órbita em crocódilomorfos e representa estrutura formada essencialmente pelos ramos descendente do pós-orbital e ascendente do jugal, além da contribuição de outros elementos ósseos.

A barra pós-orbital pode apresentar implantação próxima ao bordo externo do pós-orbital (0), porém pode exibir inserção mais interna, profunda, próxima das estruturas do basicrânio (1).

---

059) **Fenestras látero-temporais** [O46]:

(0) orientadas lateralmente;

(1) orientadas látero-dorsalmente.

Sem alteração a partir da bibliografia. As fenestras látero-temporais, de acordo com o desenvolvimento de seus elementos circundantes, podem estar orientadas lateralmente, como em *Euparkeria*, *Sphenosuchia*, *Protosuchia*, *Thalattosuchia*, pterossauros, dinossauros, entre outros, representando padrão primitivo em Archosauria. Em *Metasuchia* sempre se apresentam látero-dorsalmente orientadas.

---

060) Margem anterior do ramo ascendente do **quadrado-jugal**, compondo o bordo pôsterosuperior da fenestra latero-temporal [S18m]:

(0) lisa;

(1) presente, espinho evidente (*Spina quadratojugalis*) ou crista discreta.

Característica de difícil visualização, especialmente quando na forma de uma discreta crista. A presença de ornamentação no bordo anterior do quadrado-jugal (1) certamente está relacionada a musculatura existente na fenestra látero-temporal.

Crocodylidae apresentam um espinho bastante evidente nesta região, que freqüentemente chega ou ultrapassa o centro da fenestra látero-temporal e progride em direção a barra pós-orbital (*Spina quadratojugalis*). Alligatoridae e alguns outros grupos neossuquianos apresentam uma crista bastante discreta em lugar deste espinho, de difícil identificação, mesmo em espécimens recentes, bem conservados.

Em outros grupos esta crista não foi observada e supõe-se que esteja ausente (0), muito embora erros de identificação possam ocorrer, uma vez que problemas na

preservação de estruturas laminares como o ramo ascendente do quadrado-jugal possam mascarar esta informação.

---

061) Desenvolvimento do ramo ascendente do **quadrado-jugal** [C19 / S19]:

(0) estreito;

(1) largo e robusto.

O ramo ascendente do quadrado-jugal pode se apresentar como uma estrutura mais grácil, estreita e laminar (0) em alguns grupos, tornando-se mais largo e robusto (1) em um número limitado de formas.

---

062) Ramo ascendente do **quadrado-jugal** [C19m / S19m]:

(0) sem participação na barra pós-orbital;

(1) com participação na barra pós-orbital.

O quadrado-jugal, através de seu ramo ascendente, pode participar (1) ou não (0) da barra pós-orbital.

Observa-se que a definição de suturas nesta região é bastante enganosa, sendo que em várias formas o quadrado-jugal nem mesmo chega a alcançar diretamente o corpo do pós-orbital, estando excluído deste contato por um ramo descendente posterior do pós-orbital.

---

063) Ramo superior anterior do **quadrado-jugal** [C19m / S19m]:

(0) apresenta contato com a região posterior do pós-orbital;

(1) apresenta contato com a região anterior do pós-orbital.

O quadrado-jugal, através de seu ramo ascendente, pode contactar o pós-orbital em posição mais recuada (0) ou avançada (1). Neste último caso muito próxima da base da barra pós-orbital.

---

064) Processo anterior da extremidade inferior do **quadrado-jugal** [O39]:

(0) ausente, sutura quadrado-jugal/jugal no vértice posterior da fenestra látero-temporal;

(1) presente, sutura quadrado-jugal/jugal na base da fenestra látero-temporal.

O quadrado-jugal pode apresentar (1) ou não (0) um processo anterior em sua extremidade inferior, deslocando à frente sua sutura com o jugal. Quando a sutura esta deslocada para frente, faz parte da base da fenestra látero-temporal.

065) Fenestras na superfície do **quadrado** [C45m / S35m]:

(0) no máximo uma fenestra;

(1) duas ou mais fenestras.

O quadrado pode apresentar-se como uma estrutura de superfície essencialmente homogênea (0) ou multiperfurada (1). Sendo de difícil conservação, a identificação desta característica depende de exemplares bem preservados.

---

066) Depressões na superfície do **quadrado** [C45m / O154 / S35m]:

(0) ausentes, superfície lisa;

(1) uma depressão de formato triangular.

Sem alteração a partir da bibliografia. O quadrado pode apresentar (1) ou não (0) uma depressão de forma triangular em sua superfície.

---

067) Posição relativa do côndilo do **quadrado** (articulação mandibular), em vista lateral/posterior [W24m / S46m / P104] (ord.):

(0) na mesma altura do côndilo occipital, nitidamente acima da fileira de dentes;

(1) abaixo do côndilo occipital, aproximadamente na mesma altura da fileira de dentes;

(2) abaixo da fileira de dentes, bem abaixo do côndilo occipital.

Característica composta da combinação de duas outras, presentes na bibliografia, onde é possível se reconhecer uma série de transformação. A altura do côndilo articular do quadrado varia bastante em alguns grupos, com reflexos biomecânicos.

Articulação alta (0), em posição equivalente ao côndilo occipital, é basicamente encontrada em eussuquianos. Articulação baixa (2), evidentemente abaixo da margem alveolar do maxilar, que por sua vez se encontra abaixo do côndilo, é observada em muitas formas de mesossuquianos. Um estágio intermediário, mais comum, e presente desde arcosauros basais, implica em côndilo do quadrado posicionado na altura da margem alveolar do maxilar, abaixo do côndilo occipital.

---

068) Superfície de articulação interna do côndilo do **quadrado** [O53]:

(0) pequena, apresentando o mesmo tamanho da superfície articular externa;

(1) grande, sobressaindo-se ventralmente.

Sem alteração a partir da bibliografia. A superfície interna do côndilo do quadrado pode se apresentar pequena, pouco desenvolvida, no mesmo plano que o côndilo externo (0), ou bem desenvolvida, projetando-se ventralmente em relação ao côndilo.

---

069) **Basiesfenóide**, na porção ventral da caixa craniana [C56 / S36 / T56m]:

(0) exposto, sem cobertura de outros elementos ósseos;

(1) quase completamente recoberto por pterigóides e basioccipital.

O basiesfenóide é um osso de pequena expressão na superfície exposta do crânio. O padrão primitivo reside em algum grau de exposição ventral (0). Em formas derivadas, como *Bernissartia* e *Eusuchia*, pode estar quase completamente excluído da superfície ventral do basicrânio, por pterigóide e basioccipital.

---

### **Região occipital**

070) Orientação do conjunto formado por **basioccipital, côndilo occipital e exoccipital** [G32m / O176m / P112]:

(0) posterior;

(1) pôstero-ventral.

O conjunto formado por basioccipital, côndilo occipital e exoccipital primitivamente se apresenta em um mesmo plano, estando estes elementos voltados para baixo e atrás (1).

Em *Thalattosuchia* e *Eusuchia* esta configuração se altera, o basiesfenóide se apresentando orientado para baixo, enquanto côndilo occipital e exoccipitais se apresentam voltados posteriormente (0).

---

**071) Quadrado, esquamosal e exoccipital [T49m / M14]:**

(0) não apresentam contato significativo;

(1) apresentam amplo contato, lateral à passagem crânio-quadrada.

A passagem crânioquadrada representa uma passagem cilíndrica e reta, que segue da cavidade auditiva até a superfície occipital. Lateralmente e mais externamente pode ocorrer um extenso contato entre exoccipital, quadrado e esquamosal (1).

Em outras formas este contato pode não ser considerado extenso, ocorrendo mesmo no próprio orifício occipital da passagem crânio-quadrada (0).

---

**072) Área de inserção para o *m. depressor mandibulae*, na superfície occipital do esquamosal:**

(0) pouco desenvolvida, estreita e baixa, menor que a área de fixação de musculatura nos exoccipitais;

(1) bem desenvolvida, alta, com área para fixação de musculatura similar àquela apresentada pelos exoccipitais.

Ao longo do processo evolutivo de Crocodylomorpha, a relação entre os músculos fixados na região occipital muda consideravelmente.

No padrão primitivo, reminiscente de formas arcossaurianas basais, o *m. depressor mandibulae* apresenta um volume considerável, sendo que sua área de fixação na superfície occipital, especialmente no esquamosal, se apresenta tão extensa quanto as cicatrizes de fixação de musculatura cervical na extensão dos exoccipitais (1).

Em formas neossuquianas, em especial Eusuchia, o *m. depressor mandibulae*, e sua área de fixação, apresentam grande redução em proporção à musculatura cervical presente nos exoccipitais (0).

---

**073) Superfície de fixação de musculatura na porção occipital externa do esquamosal:**

(0) plana até levemente flexionada;

(1) fortemente flexionada, região externa do esquamosal inclinada mesialmente, estando a borda externa em posição posterior àquela do côndilo occipital.

Em formas primitivas as porções externas dos esquamosais, independente do seu grau de desenvolvimento, aparecem voltadas para trás e para dentro (1).

Em Thalattosuchia, *Araripesuchus patagonicus* e Eusuchia estas superfícies se encontram voltadas para trás (0), com possíveis reflexos biomecânicos na mastigação.

---

074) Orientação da porção occipital externa do **esquamosal**:

(0) orientada posteriormente;

(1) inclinada pôstero-dorsalmente.

Na maioria das formas primitivas, a porção occipital externa do esquamosal pode apresentar sua superfície de fixação de musculatura orientada pôstero-dorsalmente (1), freqüentemente em plano diferente da área do exoccipital (Caráter 071).

Em outros grupos, notadamente em Eusuchia, esta superfície está voltada posteriormente, freqüentemente no mesmo plano que os exoccipitais.

---

075) Orientação da superfície occipital do **supra-occipital**, em vista dorsal:

(0) posterior, sem exposição dorsal;

(1) pôstero-dorsal, com exposição dorsal.

Em formas primitivas, a superfície occipital do supraoccipital aparece voltada para trás (0), sem que esta área possa ser visualizada em vista dorsal.

Em outros grupos a superfície occipital do supra-occipital se encontra voltada pôstero-dorsalmente, podendo ser visualizada em aspecto dorsal (1).

---

076) Margem superior posterior do **supra-occipital**, em vista superior:

(0) reta ou côncava;

(1) inclinada, em "V", projetando-se na região occipital.

Em formas primitivas a superfície occipital do supraoccipital se apresenta flexionada ao longo de seu plano sagital, projetando-se na região occipital (1). Neste caso os planos formados estão orientados de modo a formar um padrão semelhante a letra "V". Em outros grupos esta superfície se apresenta essencialmente reta (0).

---

### **Região palatal**

077) Superfície anterior do **pálato** [C07 / O11-12 / S29 / P07]:

(0) completa, sem fenéstra naso-oral;

(1) apresentando ao menos uma fenéstra naso-oral, delimitada apenas pela porção palatina do pré-maxilar;

(2) apresentando uma fenéstra naso-oral, delimitada pelas porções palatinas de pré-maxilar e maxilar.

A fenestra naso-oral comunica as cavidades nasal e bucal, através da superfície mais anterior do pálato. Está recoberta por tecidos em eussuquianos e não se constitui em via de comunicação efetiva, nem de fixação para musculatura, mais provavelmente representando o resultado de tensões e esforços sobre os ossos desta região. Usualmente ocorre como estrutura única, mas *Sebecus* apresenta um par de fenestras naso-orais.

Ausente em muitas formas (0), pode estar presente em posição mais anterior, delimitada apenas pelo ramo palatino do pré-maxilar (1) ou receber também a contribuição do maxilar (2).

---

078) Desenvolvimento dos ramos palatinos dos **maxilares** [C10m / S33m / P10m]:

(0) pouco desenvolvidos;

(1) bem desenvolvidos.

Os ramos palatinos do maxilar usualmente se apresentam bastante estreitos ou inexistentes nos arcosauros em geral e grupos mais primitivos de crocodilomorfos (0), largos o bastante para suportar apenas a margem alveolar. Na maioria dos crocodiliformes, por outro lado, estes ramos apresentam grande extensão na superfície do palato (1), sendo que a área ocupada pelos dentes, nestas formas, é sempre muito estreita.

---

079) Contato entre os ramos palatinos dos **maxilares** [C10m / S33m / P10m]:

(0) ausente, bordos internos sem contato;

(1) na linha central do pálato ou eventualmente separados por vômer-palatino/vômer-pterigóides, inequivocamente separando cavidades nasal-oral e formando pálato ósseo anterior.

Independentemente de seu grau de desenvolvimento, os ramos palatinos do maxilar podem (1), ou não (0), apresentar contato na linha média do pálato, formando a porção anterior do pálato secundário.

---

**080) Palatinos [T37]:**

- (0) não apresentam contato entre si e não formam parte do pálato secundário;
- (1) apresentam contato entre si, formando parte do pálato secundário.

Os palatinos podem se apresentar como elementos acessórios, sem contribuir para a construção do pálato secundário (0), ou apresentar contato na linha central, contribuindo evidentemente para a construção do pálato secundário (1).

---

**081) Superfície óssea do pálato secundário [O175 / M47]:**

- (0) reta ou ligeiramente convexa;
- (1) côncava.

A superfície do pálato secundário, quando presente, pode se apresentar reta até ligeiramente convexa, (0) ou nitidamente côncava (1), quando usualmente um sulco sagital atravessa-o no sentido longitudinal.

---

**082) Fenestras maxilo-palatinas:**

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

Fenestras maxilo-palatinas são estruturas presentes na parte posterior mesial dos ramos palatinos do maxilar, logo adiante dos palatinos. Embora possam ser eventualmente confundidas com coanas, em exemplares vivos provavelmente estariam recobertas por tecidos. Portanto não se constituiriam em via de comunicação efetiva, nem de fixação para musculatura, mais provavelmente representando o resultado tensões e esforços sobre os ossos desta região.

A grande maioria das formas de crocodilomorfos não apresenta estrutura semelhante (0), que pode ser inequivocamente identificada apenas em *Notosuchus terrestris* e *Marillasuchus amarali* (1). A descrição pouco detalhada de *Libycosuchus* mostra referências a especializações da região do pálato, que poderiam representar estruturas homólogas. Mas a falta de ilustrações adequadas em publicações de ampla circulação impede uma correta identificação de estado no terminal.

---

083) Forma do bordo anterior das **fenestras sub-oculares**:

(0) arredondado;

(1) chanfrado, em ângulo agudo, fenestra em forma de fenda estreita.

A grande maioria das formas de crocódilomorfos apresenta fenestras sub-oculares elípticas, com bordos suaves em todas as regiões (0). *Candidodon* e *Malawisuchus* apresentam os bordos anteriores destas fenestras sub-oculares bastante agudos, chanfrados (1).

---

084) Composição do bordo externo das **fenestras sub-oculares** [O61m]:

(0) formado pelo jugal;

(1) formado por maxilar e ectopterigóide, com exclusão do jugal.

O jugal pode compor parte do bordo externo das fenestras sub-oculares (0) ou estar excluído da mesma (1). Neste último caso a exclusão é provocada pelo desenvolvimento do ramo anterior da extremidade distal dos ectopterigóides.

---

085) Composição do bordo interno das **fenestras sub-oculares**:

(0) exclusivamente pelos palatinos;

(1) recebendo contribuição do ramo palatino do maxilar, na forma de um processo dirigido posteriormente, usualmente estreito e alongado.

As fenestras sub-oculares podem apresentar seu bordo interno inteiramente composto pelos palatinos (0).

Alternativamente extensões na região mesial dos ramos palatinos dos maxilares podem avançar posteriormente, isolando parcialmente os palatinos deste contato (1).

Em outras formas, não incluídas na análise (por exemplo Goniophoridae), o bordo interno das fenestras sub-oculares pode ser composto por extensões dos pterigóides. Em *Simosuchus* considera-se que a situação destas fenestras, do palato e da posição das coanas não está devidamente esclarecida.

---

086) Composição do bordo posterior das **fenestras sub-oculares** [M35]:

(0) com pterigóide tomando parte;

(1) formado por palatino e ectopterigóide, com exclusão do pterigóide.

O bordo posterior das fenestras suboculares pode apresentar (0) ou não (1) a participação do pterigóide. No último caso a exclusão é provocada pelo contato entre ectopterigóide, em sua porção proximal, e porção posterior do palatino.

---

087) Forma dos bordos externos das **narinas internas** (coanas), em vista palatal:

(0) triangular, com base anterior e vértice posterior;

(1) pouco alongada, de elípticas até circulares;

(2) triangular, com vértice anterior e base posterior, ou losango curto e largo, com vértice anterior mais pronunciado.

A conformação típica das coanas de Crocodyliformes é uma elipse, eventualmente menos alongada e circular (*Sebecus*) ou com arestas pouco definidas e algo retangular (*Araripesuchus gomesii*), mas essencialmente tão ou mais longa que larga e com bordos suaves (1). Este padrão, de forma independente, originou dois padrões triangulares, onde a largura das coanas é maior que seu comprimento.

Em Eusuchia o bordo externo das coanas forma um triângulo bastante baixo, onde a base está orientada para a região anterior da boca e o vértice aponta para trás (0).

No caso de várias formas do Cretáceo Superior da América do Sul, a coana se apresenta como um triângulo isósceles, cuja base está voltada para trás e o vértice está orientado para frente (2). Uma variação deste último padrão, porém muito semelhante, ocorre em baurussúquidos, onde uma ligeira flexão da base do triângulo, para cima e atrás, produz a forma de um losango assimétrico.

---

088) Bordos externos das **narinas internas** (coanas), em vista palatal:

(0) ausentes;

(1) com margens se destacando dos elementos ósseos circundantes.

Usualmente Crocodyliformes não apresentam uma margem destacada em relação aos ossos que as compõem (0), ao contrário do que ocorre em Eusuchia (1).

---

089) Orientação das **narinas internas** (coanas):

(0) voltado para baixo;

(1) voltado pôstero-ventralmente.

A conformação típica das coanas de Crocodiliformes implica em uma estrutura voltada para baixo (0). No caso de várias formas do Cretáceo Superior da América do Sul a coana se apresenta voltada pôstero-ventralmente, estando a margem anterior abaixo da margem posterior das coanas (1).

---

090) Tamanho e orientação dos ramos ventrais do **pterigóide**:

(0) pequenos, horizontalizados;

(1) grandes, verticalizados.

Os ramos distais ventrais dos pterigóides apresentam características relacionadas a fixação da musculatura envolvida na mastigação. Geralmente de tamanho pequeno, apresentam-se horizontalizados (0).

Em Eusuchia e algumas outras formas metassuquianas (*Baurusuchidae*, *Sebecus*, *Libycosuchus*) estes ramos se apresentam muito desenvolvidos e voltados para baixo (1), indicando grande desenvolvimento da musculatura envolvida na oclusão.

---

091) Estrutura dos ramos ventrais dos **pterigóides**:

(0) gráceis, laminares;

(1) robustos.

Os ramos distais ventrais dos pterigóides apresentam características relacionadas a fixação da musculatura envolvida na mastigação. A estrutura dos ramos dificilmente pode ser avaliada através de desenhos ou fotos, necessitando descrição adequada ou exame direto de material.

Eusuchia normalmente apresentam ramos gráceis, como lâminas finas (0), onde se prende a musculatura envolvida na oclusão.

Em outro padrão, os ramos ventrais dos pterigóides podem se apresentar como estruturas robustas, bastante espessas (1). Podem inclusive portar uma área para fixação de músculos em sua região posterior, que apresenta uma superfície ligeiramente côncava.

Esta área de fixação não pode estar presente em ramos pterigóides gráceis, pois sua estrutura laminar é capaz de suportar musculatura apenas em suas porções superior e inferior, não existindo realmente uma superfície posterior para fixação de músculos, no local havendo apenas um bordo posterior fino.

---

092) Fusão da porção caudal dos **pterigóides** [O58 / M12]:

(0) ausente;

(1) presente.

A porção caudal dos pterigóides ocorre em Crocodyliformes (1), não sendo observada em Sphenosuchia e Protosuchia, onde estes ossos se apresentam completamente separados por uma sutura (0).

---

093) Ramo ântero-mesial do **ectopterigóide**:

(0) ausente, excluído do bordo das coanas (palatino apresentando contato com pterigóide);

(1) presente, tomando parte do bordo das coanas, isolando o palatino e prevenindo seu contato com o pterigóide.

Na maioria dos crocodylomorfos o ectopterigóide, em sua porção proximal, se apresenta curto, o processo posterior do palatino contactando o pterigóide (0).

Em *Notosuchus terrestris*, como observa Martinelli (2003), e em Baurusuchidae, como descrito neste trabalho, o ectopterigóide apresenta uma extensão mesial de sua porção proximal, excluindo o ramo posterior do palatino de seu contato com o ectopterigóide (1). Essa característica não é observada nas demais formas do Cretáceo Superior da América do Sul, que sempre apresentam contato entre palatinos e pterigóides.

---

094) Margem anterior das **narinas internas** (coanas) formada por [C44 / S30] (ord.):

(0) maxilares ou palatinos, em posição anterior, entre os dentes;

(1) palatinos, em posição sub-ocular ou posterior;

(2) pterigóides.

A margem anterior das narinas internas, correspondente à posterior do pálato secundário (considerando-se os vários graus de desenvolvimento desta estrutura), apresenta-se progressivamente mais recuada em diversos grupos de crocodylomorfos.

Uma posição mais anterior é observada em Sphenosuchia, Protosuchia e formas arcossaurianas basais (0). Em mesossuquianos ela ganha uma posição mais posterior, sub-ocular, sendo formada exclusivamente por palatinos (1). Em Eusuchia é composta pelos pterigóides, em posição posterior à órbita (2).

---

095) Margem posterior das **narinas internas** (coanas) formada por:

- (0) maxilares ou palatinos;
- (1) pterigóides.

A margem posterior das narinas internas apresenta-se progressivamente mais recuada em diversos grupos de crocodilomorfos. Em Sphenosuchia, Protosuchia e formas arcossaurianas basais é formada por maxilares ou palatinos, invariavelmente estruturas anteriores aos pterigóides (0). Em todos os crocodiliformes a margem posterior das narinas internas se encontra composta pelos pterigóides (1).

---

096) Posição da margem posterior das **narinas internas** (coanas) (ord.):

- (0) anterior, entre fileiras de dentes;
- (1) mediana, aproximadamente sub-ocular;
- (2) nitidamente posterior, abaixo da região do basicrânio.

A margem posterior das narinas internas apresenta-se progressivamente mais recuada em diversos grupos de crocodilomorfos.

Uma posição mais anterior é observada em Sphenosuchia, Protosuchia e formas arcossaurianas basais (0). Em mesossuquianos ganha posição mais posterior, sub-ocular (1). Em Eusuchia a margem posterior das narinas internas se encontra composta pelos pterigóides, posteriormente à órbita (2).

---

097) Comprimento das **narinas internas** (coanas), em relação à fenéstras sub-oculares [C42m / S31m]:

- (0) pequenas, nitidamente menores que as fenestras maxilo-palatinas;
- (1) expressivo, aproximadamente o mesmo comprimento das fenestras maxilo-palatinas ou maiores.

As narinas internas geralmente apresentam-se bem desenvolvidas, na maioria das formas de crocodilomorfos (1). Em Eusuchia as coanas se apresentam extremamente reduzidas (0).

---

098) Septo ósseo das **narinas internas** (coanas) [C69m / S32m / P69m]:

(0) ausente;

(1) presente, fino;

(2) presente, bastante robusto, com evidente separação das coanas.

O septo ósseo das narinas internas (coanas) representa característica muito usada em comparações morfológicas e estudos evolutivos. Pode estar sujeita a problemas de interpretação, por falta ou dificuldade de preservação.

Este sépto está ausente em número restrito de terminais (0) e presente como lâmina fina na maioria dos grupos de crocodilomorfos reconhecidos (1). Em *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Sphagesaurus huenei* e na “Forma Monte Alto” esta lâmina se encontra espessada em sua superfície inferior (2), apresentando uma estrutura mais robusta.

A bibliografia sobre *Notosuchus terrestris* eventualmente não considera a presença de um septo, o que ocorre por problemas de preservação (ver Item VI.1.2).

---

099) **Depressões paracoanais**:

(0) ausentes;

(1) presentes, circulares.

Na superfície ventral dos pterigóides, ladeando as coanas, em posição ligeiramente mais posterior e externa, pode ocorrer um par de depressões circulares (1). Muito provavelmente estariam relacionadas à fixação de tendões ou feixes musculares. Estas cavidades estão presentes apenas em Baurusuchidae (*Stratiosuchus*) e na “Forma Monte Alto”. Esta região infelizmente não está preservada em *Sphagesaurus huenei*. Nos demais crocodilomorfos nenhuma estrutura similar pode ser reconhecida (0).

---

### **Região mandibular**

100) Comprimento da **sínfise mandibular** [O151m]:

(0) curta, limitada à porção anterior do rosto, à altura do bordo posterior do pré-maxilar e fenestra naso-oral;

(1) relativamente longa, se estendendo posteriormente, além da sutura do pré-maxilar/maxilar, em posição equivalente entre 2º-4º dentes do maxilar.

Usualmente em crocódilomorfos a sínfise mandibular se apresenta alongada, ao menos em parte (1). Eusuchia e alguns outros grupos, por outro lado, apresentam uma redução proporcional de seu comprimento (0).

---

101) Estrutura da **sínfise mandibular** [W17 / S44]:

(0) rasa, espatulada anteriormente;

(1) profunda.

Sem modificações a partir da bibliografia. A sínfise mandibular pode se apresentar rasa, espatulada na região anterior (0), ou profunda (1).

---

102) Envolvimento dos espleniais na **sínfise mandibular** [C77 / P77]:

(0) não participando ou participando sem exposição ventral;

(1) participando, havendo contato entre ramos, com exposição em aspecto ventral.

Sem alteração a partir da bibliografia. Os espleniais, compondo a face interna das mandíbulas, podem participar (1) ou não (0) da sínfise mandibular em aspecto ventral.

Embora sejam reconhecidas diferenças na forma como os espleniais se estendem na região ventral da sínfise mandibular, a identificação destas diferenças exige atenta avaliação do material original, nem sempre disponível. Desta forma, o caráter permanece apenas referente a participação destes elementos na sínfise.

---

103) Disposição dos **ramos mandibulares**, nas porções média e anterior [P155m] (ord.):

(0) muito próximos, paralelos;

(1) confluentes, dispostos em "V" ou em "Y";

(2) distantes entre si, formando um arco em forma de "U".

A forma composta pelos ramos mandibulares pode variar, de acordo com sua proximidade e estrutura.

Podem estar posicionados como ramos próximos, paralelos (0). Outro padrão, mais comum, é confluyente, onde as articulações mandibulares estão mais distantes, dando uma aparência geral semelhante a uma letra "V" ou "Y", em vista ventral, dependendo do comprimento da sínfise mandibular.

Por fim, os ramos mandibulares também podem ter adquirido maior distância, ficando pouco confluentes ou subparalelos, o conjunto tomando a forma de uma letra "U" (em vista ventral).

---

104) **Dentário**, em aspecto lateral (ord.):

(0) com parte anterior tão profunda quanto a posterior;

(1) com ramo posterior do dentário mais alto que o anterior, apresentando alargamento gradual;

(2) com ramo posterior do dentário mais alto que o anterior, apresentando alargamento abrupto.

O dentário pode se apresentar, em vista lateral, estreito ao longo de toda a sua extensão (0), ou com um alargamento progressivo da região mais posterior (1).

Especialização a partir desta última condição, alargamento da região mais posterior, pode ser abrupto, havendo distinção entre ramos anterior e posterior do dentário.

---

105) Superfície lateral do **dentário**, em sua porção mediana [O81 / M42]:

(0) comprimida lateralmente, apresentando margem lateral reta;

(1) sem compressão lateral, apresentando superfície látero-ventral convexa.

Sem alteração a partir da bibliografia. Os dentários podem apresentar uma superfície externa reta (0), devido a compressão lateral, ou convexa (1).

---

106) Margem superior do **dentário**, externa e adjacente a margem alveolar:

(0) sem diferenciação em relação à superfície restante do maxilar;

(1) mais lisa, inclinada mesialmente, relacionável à fixação de lábios.

A margem superior do dentário pode se apresentar ornamentada, sem diferenciação (0) ou com extensa área lisa, inclinada mesialmente (1). No primeiro caso a superfície é intimamente recoberta por tecido epitelial de pouca espessura e os lábios são pouco móveis.

Woodward (1896) e Bonaparte (1991) associam a margem lisa do maxilar como evidência de tecidos não resistentes, ou estruturas comparáveis a lábios. Neste caso supõe-se que exista maior quantidade de tecido conjuntivo, além do muscular. Os lábios em questão representam apenas uma suposição, enquanto ornamentação e inclinação desta superfície representa a característica propriamente dita.

Embora Woodward (1896) comparasse a situação aos lábios de mamíferos, serpentes possuem estruturas labiais frouxas, podendo representar um modelo mais coerente para compreender os tecidos frouxos destes crocodilomorfos.

---

107) Forma da margem alveolar do **dentário**, em vista lateral [O84 / S38]:

- (0) reta ou pouco elevada, no caso de portar caniniforme hipertrofiado;
- (1) sinuzoidal, ondulada, com ao menos duas elevações e duas regiões côncavas.

A margem alveolar do dentário, em vista lateral, pode apresentar algumas elevações em vista lateral, propiciando a elevação de alguns elementos dentários em relação aos outros dentes. Estes dentes elevados, hipertrofiados ou não, provavelmente representam estruturas melhores para a captura de presas, graças a este destaque em relação a margem alveolar.

Em grupos considerados primitivos, nenhuma ou apenas uma elevação pode ser observada (0), aproximadamente na mesma posição da sutura pré-maxilar/maxilar. Em Eusuchia e algumas outras formas ao menos duas elevações podem ser observadas (1), sendo a primeira anterior, aproximadamente na mesma posição da sutura pré-maxilar/maxilar e a segunda na altura dos 6º-9º dentes maxilares.

---

108) Forma da margem dorsal ântero-mediana do **surangular** [C74 / S41 / P74]:

- (0) achatada;
- (1) dorsalmente arqueada.

Sem alteração a partir da bibliografia. A margem dorsal do surangular pode se apresentar achatada e reta (0), ou dorsalmente arqueada (1).

---

109) Bordo anterior do **surangular**:

- (0) único ou levemente furcado, estendendo-se para a superfície externa da mandíbula, sobre o dentário;
- (1) nitidamente furcado, o ramo interno dirigindo-se internamente a mandíbula, em direção aos espleniais, o externo estendendo-se para a superfície externa da mandíbula, sobre o dentário.

O bordo anterior do surangular pode apresentar forma e direcionamento que podem ser considerados informativos. No entanto o esplenial, especialmente em sua porção superior, dificilmente pode ser avaliado através de desenhos ou fotos, necessitando descrição adequada (inexistente, no que se refere a esta característica) ou exame direto de material.

Dois padrões, no entanto, podem ser observados no âmbito dos materiais observados. O primeiro padrão corresponde a um ramo único ou bífido, porém sempre

dirigindo-se externamente, em direção ao jugal (0), presente em *Sebecus* e *Eusuchia*. O segundo equivale a um bordo anterior bífido, cujo ramo externo se projeta em direção ao dentário e o interno em direção ao esplenial (1), que pode ser observado em *Marillasuchus amarali* e na “Forma Monte Alto”.

---

110) **Pré-articular** [C72 / S39]:

(0) ausente;

(1) presente.

Sem alteração a partir da bibliografia. O pré-articular pode estar presente (1), como em crocodilomorfos não-metassuquianos, ou ausente (0), como em *Metasuchia*.

---

111) Forma da faceta de articulação do **articular** (fossa glenóide), que articula a mandíbula ao côndilo do quadrado [W23 / M22m / S45 / P103]:

(0) mais larga que comprida;

(1) mais comprida do que larga.

Sem alteração a partir da bibliografia. A fossa glenóide pode se apresentar curta ou quadrangular (0), ou nitidamente mais longa do que larga (1). Efetivamente persiste alguma discordância sobre a interpretação desta característica.

Inicialmente apenas um grupo (*Notosuchus*, *Malawisuchus*, *Chimaerasuchus*) teria a fossa glenóide alongada. De acordo com a fonte, outras espécies apresentam ao menos certo grau de alongamento (*Araripesuchus*, *Baurusuchus*). A comparação entre fossas torna-se impraticável pela ausência de desenhos e fotos estereoscópicas dos materiais.

A região da fossa glenóide, quando preservada, freqüentemente está articulada ao côndilo do quadrado, dificultando o estudo dos materiais.

---

112) Bordo posterior da faceta de articulação do **articular** (fossa glenóide):

(0) incipiente ou ausente;

(1) bem desenvolvido.

O bordo posterior da fossa glenóide usualmente apresenta uma crista posterior alta, transversal, demarcando nitidamente seu limite (1). A presença desta saliência impede movimento do côndilo articular em direção ao processo retroarticular, limitando a mobilidade da mandíbula.

Considera-se que uma fossa glenóide com bordo posterior baixo (0), como ocorre em *Notosuchus*, permitiria movimentos mais amplos do côndilo do quadrado, aumentando a mobilidade mandibular.

Efetivamente uma fossa glenóide com bordo posterior baixo permite algum movimento posterior do côndilo do quadrado. No entanto, a área posterior à fossa glenóide é ocupada pelo *m. depressor mandibulae*, que está fixado na superfície superior do processo retroarticular e impede uma regressão acentuada do côndilo do quadrado.

---

113) Altura do ramo anterior do **angular**, em vista lateral:

(0) estreito;

(1) alto, excluindo completamente o ramo inferior do dentário do bordo abaixo da fenestra maxilar.

O ramo anterior do angular pode se apresentar como uma lâmina estreita sob a fenestra mandibular (0), parcialmente isolado da porção ântero-inferior desta abertura pela presença de uma ramificação posterior do dentário.

Alternativamente este ramo anterior do angular pode ser alto, isolando o dentário do bordo inferior da fenestra mandibular (1).

---

114) Comprimento do ramo anterior do **angular** (ord.):

(0) curto, não ultrapassando o bordo interno da fenestra mandibular;

(1) longo, estendendo-se pouco à frente da fenestra;

(2) muito longo, estendendo-se significativamente à frente da fenestra.

O ramo anterior do angular pode se apresentar como lâmina curta, estando seu bordo anterior aquém da margem anterior da fenestra mandibular (0). O bordo também pode apresentar um desenvolvimento moderado, estendendo-se até a altura da margem anterior da fenestra mandibular e pouco adiante (1). Este ramo pode estar muito bem desenvolvido, estendendo-se significativamente adiante além da fenestra mandibular (2), abaixo da posição correspondente à fenestra anterorbital.

---

115) Processo retroarticular do **articular** [S47m] (ord.):

- (0) orientado pôstero-dorsalmente;
- (1) pouco desenvolvido ou orientado posteriormente;
- (2) orientado pôstero-ventralmente.

O processo retroarticular do articular pode se apresentar incipiente ou pouco desenvolvido em crocódilomorfos não-metassuquianos, mostrando algum desenvolvimento posterior. Inclinação e desenvolvimento apresentam reflexos em mecânica de movimentação mandibular e oclusão.

Algumas formas metassuquianas apresentam um processo retroarticular do articular mais desenvolvido, mas do mesmo modo orientado posteriormente (1), onde a superfície de inserção do *m. depressor mandibulae* está voltada em posição mais dorsal que posterior. Outro padrão é representado por um processo retroarticular nitidamente voltado para baixo (2), onde a superfície côncava de inserção do *m. depressor mandibulae* está voltada mais posteriormente que dorsalmente. Um último padrão é representado por formas onde o processo retroarticular do articular está fortemente voltado para cima (0), estando a área de inserção do *m. depressor mandibulae* voltada mais dorsalmente ou ântero-dorsalmente.

---

116) Área de inserção para o *m. pterigoideus posterior*, na porção lateral interna do **angular** [C76 / S42 / P76]:

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

Sem alteração a partir da bibliografia. A área de inserção do *m. pterigoideus posterior* pode se estender até a porção lateral interna do angular (1), ou não (0).

---

### **Dentição**

117) Superfície dos **dentes pré-maxilares, maxilares e dentários**:

- (0) lisa;
- (1) com grande número de estriações finas, microscópicas;
- (2) com estriações macroscópicas compostas por muitas estrias finas;
- (3) com pequeno número de estrias macroscópicas, grandes, largas, semelhantes a linhas de corte de bordo liso, podendo porém ocupar toda a superfície do dente.

Os dentes de crocodilomorfos podem possuir um amplo conjunto de variações em sua superfície, na maioria tratadas por Prasad & Broin (2002). Estas características foram aqui agrupadas em quatro grandes categorias, facilitando seu reconhecimento.

A superfície do dente pode apresentar uma superfície completamente lisa (0) ou ornamentada por algum tipo de padrão (1-2-3). Quando há ornamentação presente, esta pode se apresentar composta por estrias e cristas muito finas, usualmente reconhecíveis apenas em Microscopia Eletrônica de Varredura, gerando um padrão freqüentemente anastomosado, embora com uma orientação preferencial, que propicia uma aparência mais fosca (1).

Ornamentações macroscópicas pequenas, na forma de pequenas cristas, que ocorrem em grande número (2), ou grandes e bem marcadas, formam cristas em número mais limitado. No último caso, em especial, o padrão pode ser paralelo ou convergente, porém nunca anastomosado (3).

---

118) Número total de **dentes no pré-maxilar** [W27m / O133m / P105m] (ord.):

- (0) um;
- (1) dois;
- (2) três;
- (3) quatro ou mais.

O número total de dentes do pré-maxilar independe do tipo de dentição apresentada. Os estados refletem diretamente esta quantidade, sem referência a tamanho, morfologia ou estrutura. O pré-maxilar pode apresentar um (0), dois (1), três (2), quatro ou mais (3) pares de elementos dentários.

---

119) **Dentes do pré-maxilar** (ord.):

- (0) com caniniforme hipertrofiado presente e nenhum dente anterior ao mesmo;
- (1) com caniniforme hipertrofiado presente, precedido por outro dente;
- (2) com caniniforme hipertrofiado presente, precedido por dois dentes;
- (3) com caniniforme hipertrofiado presente, precedido por três dentes;
- (4) sem caniniforme indiferenciado.

O dente caniniforme hipertrofiado do pré-maxilar é considerado aqui como estrutura homóloga em todos os casos. O número de dentes pré-maxilares, anteriores a este, varia de três a nenhum.

Quando não há nenhum dente diferenciado a partir de seu tamanho (hipertrofia, o que reflete uma especialização), o número total de dentes em geral é alto (4), muito embora esta quantidade não seja avaliada neste caráter. Caniniformes hipertrofiados, quando presentes, podem ser precedidos por até três pares de dentes caniniformes ou incisiformes (3). Mais comumente as formas fósseis apresentam dois pares anteriores ao caniniforme hipertrofiado (2). Alguns casos levam a redução adicional do número, restando apenas um (1) ou mesmo nenhum (0) dente anterior ao caniniforme hipertrofiado.

---

120) **Dente pré-maxilar** posterior ao caniniforme hipertrofiado:

(0) ausente;

(1) presente.

Freqüentemente o dente caniniforme hipertrofiado do pré-maxilar está seguido de outro, caniniforme ou molariforme, na região posterior do pré-maxilar (1). Em outros casos este elemento dentário se encontra ausente (0). Quando não há um caniniforme apresentando hipertrofia, não há possibilidade de reconhecimento do dente pós-caniniforme hipertrofiado, ou de sua presença.

---

121) Distribuição dos **dentes pré-maxilares** [S74m]:

(0) ocupando todo o pré-maxilar;

(1) na região edentulada entre dentes pré-maxilares, formando diastema na região anterior da arcada dentária.

A presença (1) ou ausência (0) de um diastema entre os dentes mais anteriores dos pré-maxilares é avaliada em termos proporcionais. O diastema é caracterizado quando apresenta uma distância duas vezes maior que a esperada para dentes pré-maxilares, maxilares ou dentários no espécimen.

---

122) Extensão ventral do pré-maxilar, envolvendo parcial ou totalmente o **primeiro dente maxilar**:

(0) ausente;

(1) presente.

Embora esta condição seja pouco usual e geralmente não ocorra em crocodilomorfos (0), extensões posteriores do pré-maxilar podem envolver parcial ou completamente o primeiro par de dentes do maxilar (1), que pode ser enganosamente considerado como

parte da dentição dos pré-maxilares. Efetivamente, este par de dentes se encontra implantado na porção mais anterior do maxilar, desenvolvendo-se a partir deste osso e não do pré-maxilar. Isto pode ser verificado especialmente em *Marillasuchus* e *Sphagesaurus*.

---

123) Número total de **dentes no maxilar** [W30m / O164m / S51m / P107m]:

- (0) até sete;
- (1) 10 ou mais.

Crocilomorfos podem apresentar um número pequeno de dentes no maxilar, não superior a sete (0), ou apresentar uma quantidade razoável, dez ou mais.

---

124) **Dentição anterior do maxilar** (ord.):

- (0) com padrão caniniforme isodonte;
- (1) com caniniforme hipertrofiado, precedido por 3-4 dentes caniniformes, seguido por elementos dentários predominantemente caniniformes;
- (2) com caniniforme hipertrofiado, precedido por 1-2 dentes caniniformes, seguido por elementos dentários predominantemente caniniformes;
- (3) com caniniforme hipertrofiado, precedido por 1-2 dentes caniniformes, seguido por elementos dentários predominantemente molariformes;
- (4) com molariforme pouco aumentado, precedido por 1-2 dentes molariformes, seguido por elementos dentários molariformes bem desenvolvidos;
- (5) com padrão molariforme isodonte.

A dentição do maxilar também pode apresentar considerável variação em sua série. Pode ser isodonte, formada por grande número de dentes caniniformes (0). Em alguns grupos apenas um pequeno grau de diferenciação pode ser observado, havendo um caniniforme hipertrofiado, precedido por três a quatro dentes (1).

Em outros grupos o caniniforme hipertrofiado pode ser precedido por apenas um ou dois dentes, seguido por um número usualmente grande de elementos dentários predominantemente caniniformes (2), ou mesmo por uma quantidade mais restrita de predominantemente molariformes (3). Padrão razoavelmente especializado, um dente molariforme pouco hipertrofiado pode estar precedido por dois outros dentes molariformes, sendo seguido por elementos dentários exclusivamente molariformes (4). Por fim, um padrão especializado ao extremo inclui uma dentição molariforme isodonte (5).

A ordenação da série poderia ser estabelecida em uma seqüência diferente, de caniniformes a molariformes, até novamente os primeiros. O padrão adotado utiliza posição e presença do caniniforme hipertrofiado como estado intermediário, seguido de sucessão

isodonte caniniforme até isodonte molariforme. Isto ocorre pois o padrão isodonte caniniforme representa o primitivo, observado em arcossauros, devendo iniciar a série, enquanto o molariforme isodonte representa a condição mais diferenciada, no âmbito do espectro crocódilomorfo. Por fim este padrão é congruente com o geral de redução da série dentária, o número total de dentes maxilares.

---

125) Região ocupada pelos **dentes maxilares**, em vista palatal:

(0) com dentes pequenos, ocupando pequeno espaço na porção palatina do maxilar;

(1) com dentes de grande tamanho proporcional, ocupando espaço amplo na superfície palatina do maxilar, ao menos 1/3 da superfície disponível.

Os dentes podem ocupar uma pequena área em relação ao maxilar, considerando-se sua porção palatina (0). Alternativamente esta área, ocupada pelos dentes, pode ser bastante extensa, representando 1/3 da total, ou mais (1). Observa-se que esta característica considera área de forma proporcional, referindo-se especificamente ao maxilar e não ao conjunto do palato.

---

126) Superfícies anterior e posterior dos **dentes maxilares** (ord.):

(0) com linha de corte heterogênea, formada por tubérculos, disposta usualmente em apenas um dos bordos do dente, correspondente ao padrão zifomorfo;

(1) com superfície lisa, sem linha de corte ou com linha de corte homogênea, apresentando bordo liso ou crenulado apenas por ornamentação superficial da dentina, se estendendo nas superfícies anterior e posterior dos dentes, correspondente ao padrão falso-zifodonte;

(2) com linha de corte homogênea, serrilhada com dentículos verdadeiros, se estendendo nas superfícies anterior e posterior dos dentes, correspondente ao padrão zifodonte.

A maior parte dos crocódilomorfos estudados apresenta dentes sem uma linha de corte definida ou, quando esta se mostra presente, representada apenas por um fio homogêneo (1). Neste último caso, ornamentação superficial da dentina pode estar presente, dando uma falsa aparência denticulada (crenulada) a esta linha de corte, como identificam Prasad & Broin (2002) (caráter 117, estados 1-2).

Uma linha de corte homogênea, formada por dentículos verdadeiros (parte da própria estrutura do dente), pode estar presente em parte ou (como usual) na totalidade do dente, como ocorre com cf. *Araripesuchus wegneri*. Este caso correspondente ao padrão

zifodonte (2), muito embora represente apenas uma das características necessárias a identificação desta morfologia.

Um outro padrão apresenta linha de corte mais heterogênea, formada por tubérculos arredondados, de tamanho e posição algo variáveis. Usualmente está relacionado a linhas de corte localizadas em apenas um dos bordos, ou em parte, dos dentes.

Ambos os padrões, onde uma linha de corte denteada se desenvolve (dentículos ou tubérculos; estados 0-2) devam ter uma origem independente. Representariam portanto soluções convergentes para um mesmo problema biológico, porém diversas em origem e estrutura, como discutem Prasad & Broin (2002).

A ordenação utilizada implementa uma condição onde a ausência de uma linha de corte denticulada (estado 1) é primitiva e origina independentemente os padrões zifodonte (estado 2) e zifomorfo (estado 0).

---

#### 127) Implantação dos **dentes maxilares** [P137]:

(0) não-oblíqua;

(1) oblíqua, indicando giroversão paramesial bilateral.

Dentes maxilares usualmente apresentam implantação não-oblíqua (0), onde os bordos anterior e posterior são concordantes com o restante da arcada dentária.

Um número bastante restrito de espécies apresenta dentes maxilares de implantação oblíqua (1), resultado de uma giroversão paramesial bilateral, podendo ou não ser simétrica em relação à arcada inferior.

---

#### 128) Implantação dos **dentes maxilares anteriores e medianos** [O19m / M38m]:

(0) dispostos em uma calha única, estando as raízes separadas apenas por tecidos moles;

(1) dispostos em alvéolos isolados.

A implantação dos dentes maxilares pode variar ao longo da série dentária, em um mesmo indivíduo. Podem estar dispostos em alvéolos isolados, bem delimitados por lâminas ósseas ou espaços realmente mais amplos (1). Em outros casos implantam-se em uma calha única, separados apenas por tecidos não resistentes (0).

---

129) Seção transversal da coroa dos **dentes maxilares posteriores** [B116m / O104m / S52m / P140m] (ord.):

(0) com forte compressão lateral simétrica;

(1) circular a subcircular, sem compressão lateral significativa;

(2) apresentando compressão lateral assimétrica, evidente apenas na margem posterior do dente, resultando em seção transversal na forma de gota.

Os dentes maxilares posteriores podem apresentar (estados 0-2) ou não (estado 1) compressão lateral. Dois padrões de compressão lateral podem ser observados. No primeiro caso o dente apresenta um estado comprimido simétrico acentuado, assumindo uma seção transversal elíptica (0), eventualmente com alguma assimetria entre as faces labial e lingual. No segundo caso o dente sempre apresenta compressão lateral assimétrica (2), afetando predominantemente, ou apenas, seu bordo posterior. Neste último padrão os dentes apresentam uma seção transversal assimétrica, circular ou subcircular no bordo anterior e elíptica no posterior, resultando em um perfil na forma de gota.

A ordenação evidencia a origem distinta para os estados (0) e (2), assumindo que estes representam ao menos dois eventos distintos para o surgimento de compressão lateral em dentes maxilares.

---

130) Posição relativa do **último dente maxilar** [O18m / M37]:

(0) mais anterior, não alcançando a altura do bordo anterior da fenestra sub-ocular;

(1) mais posterior, alcançando ou ultrapassando a altura do bordo anterior da fenestra sub-ocular.

Dependendo de seus tamanho e número, os dentes podem ocupar uma área mais ou menos extensa no maxilar. A posição do último dente maxilar pode ser mais anterior (0), ainda sob o rosto, ou mais posterior (1), alcançando ao menos a altura do bordo anterior da fenestra sub-ocular.

---

131) Implantação dos **dentes maxilares e dentários posteriores** [O18m / M38-39m]:

(0) dispostos em uma calha única, estando as raízes separadas apenas por tecidos não resistentes;

(1) dispostos em alvéolos isolados.

A implantação de dentes maxilares e dentários pode variar ao longo da série dentária, em um mesmo indivíduo. Podem estar dispostos em alvéolos isolados, bem

delimitados por lâminas ósseas ou espaços realmente mais amplos (1). Em outros casos, os dentes podem estar implantados em uma calha única, separados apenas por tecidos não resistentes (0).

---

132) Plano de desgaste em **dentes maxilares e dentários** (ord.):

(0) ausente;

(1) ântero-posterior, indicando movimentação proal-propalinal da mandíbula;

(2) diagonal, indicando movimentação lateral da mandíbula.

Embora padrão de desgaste dentário não apresente base genética, é utilizado aqui como evidência de movimentação da mandíbula durante o processamento do alimento, reflexo de características biomecânicas herdadas.

A maioria das espécies estudadas apresenta um padrão carnívoro típico, sem um plano de desgaste reconhecível ou preferencial (0), os elementos da dentição apresentando ação perfurante ou cortante, sem contato entre si.

Alguns grupos apresentam um desgaste ântero-posterior, resultante do contato entre ápices dentários ou superfícies laterais, indicando ao menos certo grau de cinetismo mandibular (1).

Outro padrão apresenta planos de desgaste inclinados, onde Pol (2003) sugere que ocorra ao menos algum grau de movimentação lateral da mandíbula (2). A série de ordenação é estabelecida sobre a progressão do grau de mobilidade mandibular, inferida pelo tipo de desgaste dentário.

Observa-se ainda que são desconsiderados aqui desgastes específicos, encontrados na face externa de incisiformes e caniniformes hipertrofiados, relacionados a outros aspectos biológicos provavelmente diversos da alimentação. Nestes casos o desgaste não ocorre da ação entre dentes, mas do dente e um elemento externo à boca.

---

133) Numero de **dentes** no dentário:

(0) até 10;

(1) superior a 10.

Crocilomorfos podem apresentar um número limitado de dentes no dentário, não superior a dez (0), ou uma quantidade maior que dez.

---

134) Implantação dos **dentes dentários anteriores**:

(0) vertical;

(1) inclinados anteriormente, estando o primeiro par inclinado em ângulo aproximadamente igual a 45 graus ou maior.

Dentes de implantação vertical representam um padrão primitivo em arcossauros, estando presente na maior parte dos grupos de crocódilomorfos.

Em alguns casos porém os dentes dentários anteriores podem apresentar uma implantação bastante alterada, inclinados adiante em 45 graus ou mais (1), estando o ápice do dente orientado anteriormente ou ântero-dorsalmente.

---

135) **Dentes dentários anteriores**, na região da sínfise mandibular (ord.):

(0) usualmente afastados, formando um arco;

(1) dispostos de modo paralelo, apresentando alguma distância entre si;

(2) dispostos de modo paralelo, muito próximo, quase em contato entre si.

A disposição dos dentes anteriores do dentário se refere àqueles que ocluem com elementos do pré-maxilar apenas. Três padrões principais podem ser identificados.

No primeiro padrão, considerado mais primitivo, dentes de ambos os lados da arcada dentária podem formar um arco (0). Situação mais comum, observada no grupo e em arcossauros como um todo.

Em outro padrão os dentes estão em fileiras paralelas, apresentando alguma distância entre si (1).

O padrão mais derivado é representado por dentes em fileiras paralelas, sendo que os elementos dentários do lado esquerdo se encontram muito próximos daquele do direito, quase em contato entre si.

---

136) Tamanho do **dente dentário** que oclui junto à sutura pré-maxilar/maxilar [C80m / S54m]:

(0) no máximo moderadamente maior que outros dentes dentários adjacentes;

(1) hipertrofiado, ao menos duas vezes maior que os dentes dentários adjacentes.

A maioria dos grupos crocódilomorfianos apresenta um dente dentário algo aumentado em relação aos demais elementos. Está localizado em posição correspondente à sutura pré-maxilar/maxilar, ocluindo interna ou externamente a ela.

Em alguns grupos este dente permanece indiferenciado em relação aos demais, ou pouco aumentado (0). Em outros desenvolve um tamanho nitidamente maior, ao menos duas vezes mais longo que os demais dentes do dentário.

---

137) **Dentes dentários médios e posteriores** (situados após à sutura pré-maxilar/maxilar) [C81m / O20m / S55m / P81m] (ord.):

(0) gradualmente aumentam e depois diminuem de tamanho posteriormente, ocorrendo o mesmo com os dentes maxilares;

(1) diminuem de tamanho posteriormente;

(2) gradualmente aumentam e depois diminuem de tamanho posteriormente, ocorrendo o oposto com os dentes maxilares.

Os dentes do dentário podem apresentar três padrões distintos. Em sua forma primitiva, presente em arcossauros e crocodilomorfos basais, os dentes apenas diminuem posteriormente (1). Os dentes também podem apresentar um aumento e posterior diminuição. Pode ocorrer um padrão inverso no maxilar (2), onde os superiores grandes ocluem com os inferiores pequenos, e vice-versa. Pode ocorrer um padrão similar (0), onde os maiores dentes superiores ocluem com os maiores inferiores, e vice versa. A ordenação pressupõem origem distinta para os estados (0) e (2), a partir do padrão primitivo (1).

---

138) Implantação dos **dentes dentários médios e posteriores**:

(0) não-oblíqua ou ligeiramente alterada;

(1) oblíqua, indicando forte giroversão paramesial bilateral (mais de 30 graus).

Dentes dentários usualmente apresentam implantação não-oblíqua (0), onde os bordos anterior e posterior são concordantes com o restante da arcada dentária.

Um número bastante restrito de espécies apresenta dentes de implantação oblíqua (1), resultado de uma giroversão paramesial bilateral, simétrica em relação a arcada inferior.

---

139) Implantação dos **dentes dentários medianos** [O18m / M39m]:

(0) dispostos em uma calha única, estando as raízes separadas apenas por tecidos moles;

(1) dispostos em alvéolos isolados.

A implantação dos dentes dentários pode variar ao longo da série dentária, em um mesmo indivíduo. Os medianos podem estar dispostos em alvéolos isolados, bem delimitados por lâminas ósseas ou espaços realmente mais amplos (1). Em outros casos os

dentes dentários medianos podem estar implantados em uma calha única, separados apenas por tecidos não resistentes (0).

---

140) Seção transversal da coroa dos **dentes dentários medianos e posteriores** [B116m / O104m / S52m / P140m] (ord.):

(0) com forte compressão lateral;

(1) circular a subcircular, sem compressão lateral significativa;

(2) parcialmente losangular, apresentando compressão lateral assimétrica, evidente apenas na margem anterior do dente, resultando em seção transversal em forma de gota.

Os dentes dentários medianos e posteriores podem apresentar compressão lateral (0-2) ou não (1). São considerados como apresentando estado comprimido quando sua seção transversal se mostra circular ou subcircular.

Dois padrões de compressão lateral podem ser observados. No primeiro caso o dente apresenta uma compressão simétrica acentuada, assumindo uma seção transversal elíptica (0). Eventualmente pode ser observada alguma assimetria no dente, entre as faces labial e lingual. Neste caso o elemento dentário sempre apresenta alguma compressão lateral assimétrica (2), o que afeta predominantemente seu bordo anterior. Neste último caso os dentes apresentam uma seção transversal assimétrica subcircular no bordo anterior e elíptica no posterior, resultando em perfil na forma de gota.

A ordenação evidencia a origem distinta para os estados (0) e (2), assumindo que estes representam ao menos dois eventos distintos para o surgimento de compressão lateral em dentes maxilares.

---

141) Constrição demarcando a transição entre coroa e raiz, em **dentes maxilares posteriores e dentários medianos e posteriores** [B117 / S50 / P157m]:

(0) ausente;

(1) presente.

Sem alteração a partir da bibliografia. Os dentes posteriores podem apresentar (1) ou não (0) uma constrição na base da coroa, que necessariamente precisa ser acentuada e pode não ocorrer em elementos mais anteriores da dentição.

---

142) Ápice dos **dentes**:

(0) usualmente rombudo;

(1) usualmente agudo.

Segundo Prasad & Broin (2002) os dentes podem apresentar um ápice rombudo (0) ou seguindo um padrão zifossuquiano agudo (1), nitidamente perfurante.

---

143) Inclinação do ápice dos **dentes**:

(0) inexistente ou inclinação lingual;

(1) posterior ou pôstero-lingual.

Segundo Prasad & Broin (2002) os dentes apresentam ápice sem inclinação ou inclinado lingualmente (0), ou seguindo um padrão zifossuquiano dirigido posteriormente (1).

---

144) Número de cúspides em **dentes posteriores**:

(0) uma;

(1) duas ou mais.

Os dentes podem apresentar variação no número de cúspides em uma série dentária. No padrão primitivo, herdado de crocódilomorfos, a cúspide é única (0). Poucas espécies (*Chimaerasuchus*, *Malawisuchus*, *Simosuchus*, *Uruguaysuchus*) podem apresentar duas ou mais cúspides (1).

---

145) Cíngulo lingual na base da coroa de **dentes medianos e posteriores**:

(0) ausente;

(1) presente, apresentando cúspides e estílos.

Para Nobre & Carvalho (2002b) os dentes de *Candidodon* e *Malawisuchus* podem apresentar cíngulo lingual na base da coroa, onde existem cúspides e estílos (1). Usualmente porém este padrão não ocorre em crocódilomorfos, não sendo observado o desenvolvimento de um cíngulo lingual ou outra estrutura semelhante.

---

### **Esqueleto axial**

146) **Vértebras cervicais** [C92 / S57 / P92]:

(0) anfipláticas ou anficélicas;

(1) procélicas.

Sem alteração a partir da bibliografia. Vértex anfipláticas possuem ambas as extremidades retas, enquanto que anficélicas apresentam-nas côncavas.

Vértex procélicas apresentam a concavidade apenas na região anterior, sendo que a posterior apresenta uma convexidade. Efetivamente a mudança trás benefícios biomecânicos, melhorando a resistência da estrutura.

Vértex cervicais anfipláticas ou anficélicas são características reconhecidas como primitivas (0), desta forma se apresentando em grupos arcossaurianos e crocodylomorfianos basais. No grupo de estudo, apenas Eusuchia possui elementos vertebrais procélicos.

---

147) Comprimento do centro vertebral do **áxis**:

(0) curto, comprimento e altura do centro vertebral subiguais;

(1) longo, centro nitidamente mais comprido que alto.

O centro vertebral do áxis pode ser curto (0), com seu comprimento subigual a sua altura, ou longo (1), com extensão nitidamente maior que sua altura.

---

148) Espinho neural do **áxis** [P152m]:

(0) pouco desenvolvido, localizado sobre a metade posterior do arco neural;

(1) bem desenvolvido, ocupando toda a superfície dorsal do arco neural, estendendo-se à frente e posteriormente ao mesmo.

O caráter se refere a extensão do espinho neural do áxis sobre o arco neural. Pode ser curto, concentrado na parte posterior do arco neural (0) ou longo (1), ocupando todo o arco neural e projetando-se à frente e posteriormente.

---

149) Processos inferiores do centro vertebral (hipapófises) em **vértex cervicais posteriores** [P91m]:

(0) ausentes ou pouco desenvolvidos, no máximo formando intumescências na região anterior ventral do centro vertebral;

(1) presentes, bem desenvolvidas, formando lâminas anteriores que se projetam ventralmente.

Hipapófises típicas são de fácil visualização, porém de difícil preservação no registro fóssil, sendo necessário grande cuidado em sua identificação. A hipapófise presente em vértebras cervicais de crocodylomorfos é sempre única, aparentemente se estendendo longitudinalmente por toda a região ventral do centro vertebral, mas mais desenvolvida em

sua região anterior. Hipapófises bem desenvolvidas, formando estruturas laminares, estão presentes apenas em vértebras cervicais posteriores.

Em crocodilomorfos as hipapófises em vértebras cervicais posteriores podem estar ausentes ou representadas por intumescências (anterior e posterior), conectadas por uma crista baixa e larga (0). Estruturas bem desenvolvidas apresentam um perfil laminar, projetando-se ventralmente, com grande destaque (1).

---

150) Espinho neural em **vértebras cervicais anteriores** [C90 / P90m]:

(0) laminar;

(1) em forma de bastão, com base curta.

O caráter se refere à forma geral do espinho neural de vértebras cervicais anteriores sobre o arco neural. O espinho neural pode ser curto, concentrado na parte posterior do arco neural, apresentando a forma geral de um bastão (1). Alternativamente pode ser longo (0), ocupando toda a extensão do arco neural.

---

151) Estrutura da base do espinho neural em **vértebras cervicais anteriores**:

(0) com base estreita, grácil;

(1) bastante larga e robusta.

O caráter se refere a estrutura da base do espinho neural de vértebras cervicais anteriores e a forma como esta estrutura se desenvolve sobre o arco neural. O espinho neural pode ter uma estrutura bastante grácil, com uma base estreita ocupando quase apenas a região dorsal mais central do arco neural (0). Alternativamente o espinho neural pode ser robusto, com uma base larga, ocupando boa parte da superfície lateral do arco neural, inclusive com regiões mais reforçadas na base do espinho neural (1).

---

152) Pré-zigapófises da **terceira (3ª) vértebra cervical** (CIII):

(0) pouco desenvolvidas, projetando-se timidamente avante do centro vertebral;

(1) bem desenvolvidas, nitidamente projetando-se avante do centro vertebral, em seu contato com as pós-zigapófises do eixo.

As pré-zigapófises da terceira (3ª) vértebra cervical (CIII) podem se projetar muito pouco, a partir do centro vertebral (0), ou se desenvolver nitidamente à frente do mesmo, em seu contato com as pós-zigapófises do eixo (1).

---

153) Estrutura da base do espinho neural em **vértebras cervicais posteriores**:

(0) com base estreita, grácil;

(1) com base larga e robusta.

O caráter se refere a estrutura da base do espinho neural de vértebras cervicais posteriores e a forma como esta estrutura se desenvolve sobre o arco neural.

O espinho neural pode ter uma estrutura bastante grácil, com uma base estreita, ocupando quase apenas a região dorsal mais central do arco neural (0). Alternativamente o espinho neural pode ser robusto, com uma base larga, ocupando boa parte da superfície lateral do arco neural, inclusive com regiões mais reforçadas na base do espinho (1).

---

154) Espinho neural em **vértebras cervicais posteriores** [C90m / P90m]:

(0) laminar;

(1) em forma de bastão, com base curta e larga.

O caráter se refere a forma geral do espinho neural de vértebras cervicais posteriores sobre o arco neural.

O espinho neural em vértebras cervicais posteriores pode ser curto, concentrado na parte posterior do arco neural, apresentando a forma geral de um bastão (1). Alternativamente o espinho neural em vértebras cervicais posteriores pode ser longo (0), ocupando toda a extensão do arco neural.

---

155) Processos inferiores do centro vertebral (hipapófises) em **vértebras dorsais** [P91m]:

(0) ausentes ou pouco desenvolvidos, no máximo formando intumescências na região anterior ventral do centro vertebral;

(1) presentes, bem desenvolvidas, formando lâminas anteriores que se projetam ventralmente.

Hipapófises típicas são de fácil visualização, porém de difícil preservação no registro fóssil, sendo necessário grande cuidado em sua identificação. A hipapófise presente em vértebras dorsais de crocodilomorfos é sempre única, aparentemente se estendendo longitudinalmente por toda a região ventral do centro vertebral, mais desenvolvida em sua região anterior.

Em crocodilomorfos as hipapófises de vértebras dorsais podem estar ausentes ou representadas por intumescências (anterior e posterior), conectadas por uma crista baixa e larga (0). Estruturas bem desenvolvidas apresentam um perfil laminar, projetando-se ventralmente, com grande destaque (1).

---

**156) Vértebras dorsais** [C93 / S58 / P93]:

(0) anfipláticas ou anficélicas;

(1) procélicas.

Sem alteração a partir da bibliografia. Vértebras dorsais anfipláticas possuem ambas as extremidades retas, enquanto que vértebras dorsais anficélicas possuem extremidades côncavas.

Vértebras dorsais procélicas apresentam a concavidade apenas na região anterior, sendo que a posterior apresenta uma convexidade. Efetivamente a mudança trás benefícios biomecânicos, melhorando a resistência da estrutura. Vértebras dorsais anfipláticas ou anficélicas são características reconhecidas como primitivas (0), desta forma se apresentando em grupos arcossaurianos e crocodylomorfianos basais. No grupo de estudo apenas *Eusuchia* apresenta-as.

---

**157) Vértebras caudais** [C94m / P94m]:

(0) anfipláticas ou anficélicas;

(1) procélicas, sendo a primeira vértebra caudal eventualmente biconvexa.

Sem alteração a partir da bibliografia. Vértebras caudais anfipláticas possuem ambas as extremidades retas, enquanto anficélicas possuem-nas côncavas (0). Vértebras caudais anfipláticas ou anficélicas são características reconhecidas como primitivas, desta forma se apresentando em grupos arcossaurianos e crocodylomorfianos basais.

Vértebras caudais procélicas apresentam a concavidade apenas na região anterior, sendo que a posterior apresenta uma convexidade (1). Efetivamente a mudança trás benefícios biomecânicos, melhorando a resistência da estrutura. No grupo de estudo apenas *Bernissartia* e *Eusuchia* possuem vértebras caudais procélicas. Observa-se que em *Bernissartia* apenas a primeira vértebra caudal se apresenta biconvexa, ainda assim se articulando com a segunda como as demais vértebras.

---

**158) Osteoderms dorsais** (tronco) paramedianos [C95 / S61 / P95] (ord.):

(0) mais largos que longos, retangulares;

(1) tão longos quanto largos, quadrados, cordiformes ou subcirculares;

(2) mais longos que largos, ovais ou elípticos.

Os osteoderms paramedianos apresentam alguma variação quanto a sua forma. Podem se apresentar largos e retangulares, com arestas bem definidas (0) ou longos e

elípticos, sem arestas (2). Considerado aqui como uma forma intermediária, por suas proporções e forma, existe ainda um padrão tão ou mais longo que largo, quadrados com arestas pobremente definidas, até subcirculares (1).

Como grande parte do material referente a osteodermos não permanece preservado em sua posição natural, este tipo de característica está particularmente sujeita a problemas de identificação. Observa-se ainda que osteodermos apresentam uma considerável alteração morfológica em um mesmo espécime, de acordo com sua posição.

---

159) Processo ântero-lateral no bordo anterior dos **osteodermos dorsais** (tronco) [C96 / S62 / P96]:

(0) ausente;

(1) presente.

Osteodermos dorsais podem apresentar um processo ântero-lateral de articulação em seu bordo anterior (1), ou não (0).

---

160) Número de fileiras de **osteodermos dorsais** (tronco) [C97 / S63 / P97m]:

(0) duas fileiras paramedianas;

(1) quatro fileiras, sendo duas paramedianas e duas anexas.

Sem alteração a partir da bibliografia. Osteodermos dorsais podem se apresentar formando um par de fileiras paramedianas apenas (0), ou dois pares, sendo um par mesial paramediano e outro de fileiras anexas (1).

---

161) **Osteodermos acessórios** (tronco) [P97m]:

(0) ausentes;

(1) presentes.

Sem alteração a partir da bibliografia. Osteodermos acessórios podem estar presentes (1), ou não (0).

---

162) **Osteodermos ventrais** (tronco) [C100 / S66 / P100]:

(0) ausentes;

(1) presentes.

Sem alteração a partir da bibliografia. Osteodermos ventrais podem estar presentes (1), ou não (0).

---

### **Esqueleto apendicular**

163) Superfície anterior da **escápula** [C82 / O120m / P82]:

(0) curva;

(1) reta.

Sem alteração a partir da bibliografia. A superfície anterior da escápula pode se apresentar curva (0), ou reta (1).

---

164) Comprimento do **coracóide**, em relação ao tamanho da escápula [C83m / S59m / P83] (ord.):

(0) muito menor, no máximo metade do comprimento da escápula;

(1) pouco menor, representando aproximadamente 60-75% do comprimento da escápula;

(2) subiguais.

Sem alteração a partir da bibliografia. O comprimento do coracóide é tipicamente grande, devido a presença de um processo pôstero-ventral presente nos crocódilomorfos. Seu grau de desenvolvimento, proporcional ao tamanho da escápula, no entanto, varia de pequeno, menor que metade do comprimento da escápula (0) até grande, com extensão equivalente (2).

Um tamanho médio, razoavelmente bem desenvolvido, representa estado intermediário (1).

---

165) Superfície glenóide do **coracóide** com bordo voltado para fora e posteriormente [O122m]:

(0) ausente;

(1) presente.

A superfície articular do coracóide pode se apresentar com bordo voltado para fora e posteriormente (0), ou não (1).

---

166) Processo estiliforme do **coracóide** [O118]:

(0) ausente;

(1) presente.

Sem alteração a partir da bibliografia. O coracóide pode apresentar um processo estiliforme (1), ou não (0).

---

167) Articulação proximal do **úmero** [O123]:

(0) orientada pôstero-dorsalmente;

(1) orientada dorsalmente, com o eixo ântero-medial maior (assimétrica).

Sem alteração a partir da bibliografia. Caráter relacionado ao padrão de movimentação, indicando um hábito mais cursorial (0), ou eventualmente mais anfíbio (1).

---

168) Tuberosidade interna da articulação proximal do **úmero** [O124]:

(0) pouco desenvolvida e com a superfície articular orientada dorsalmente;

(1) bem desenvolvida, com faceta articular ventral ou oblíqua.

Sem alteração a partir da bibliografia. Tuberosidade interna da articulação proximal do úmero pode ser bem desenvolvida (1), ou não (0).

---

169) Depressão ligamentar na superfície anterior do **úmero** [O125]:

(0) imediatamente lateral à tuberosidade interna e abaixo da articulação proximal do úmero;

(1) deslocada para a lateral e localizada lateralmente à articulação proximal do úmero.

Sem alteração a partir da bibliografia. A depressão ligamentar na superfície anterior do úmero pode estar abaixo da articulação proximal do úmero (0), ou deslocada lateralmente (1).

---

170) Aspecto lateral da crista delto-peitoral do **úmero** [O126]:

(0) convexa;

(1) côncava.

Sem alteração a partir da bibliografia. A crista delto-peitoral, estrutura de fixação ligamentar do úmero, pode se apresentar convexa (0) ou côncava.

---

171) Compressão lateral da **ulna** [O168]:

(0) ausente;

(1) presente ao menos na extremidade distal.

Sem alteração a partir da bibliografia. A ulna pode apresentar compressão lateral (1), ou não (0).

---

172) **Rádio** [O127]:

(0) mais comprido que largo;

(1) comprimento subigual a largura.

Sem alteração a partir da bibliografia. O rádio pode se apresentar mais comprido que largo (0), ou não (1).

---

173) Articulação proximal do **radiale** [P117]:

(0) simétrica, similar a articulação distal;

(1) assimétrica, maior exposição medial que lateral.

Sem alteração a partir da bibliografia. A articulação proximal do radiale pode ser simétrica (0) ou assimétrica (1).

---

174) Comprimento relativo dos processos pré e pós-acetabular do **ílio** [C84 / S60 / P84]:

(0) subiguais;

(1) processo pós-acetabular nitidamente mais longo, aproximadamente quatro vezes superior ao comprimento do pré-acetabular.

Sem alteração a partir da bibliografia. O processo pós-acetabular do ílio pode apresentar comprimento subigual ao pré-acetabular (0), ou cerca de quatro vezes mais longo (0).

---

175) Direcionamento do processo pós-acetabular do **ílio** [W41 / P110]:

(0) posterior ou pôstero-ventral;

(1) pôstero-dorsal direcionado, posicionado muito acima do processo pré-acetabular.

Sem alteração a partir da bibliografia. O processo pós-acetabular do ílio pode apresentar-se subigual ao pré-acetabular (0), ou cerca de quatro vezes mais longo (0).

---

176) Crista supracetabular do **ílio** [P116]:

(0) ausente;

(1) presente.

Sem alteração a partir da bibliografia. Uma crista supracetabular pode estar presente (1) ou não (0) no ílio.

---

177) **Fêmur** [O149]:

(0) com leve torção, apresentando entre as facetas de articulação proximal e distal uma diferença de orientação de aproximadamente 30 graus;

(1) com forte torção, apresentando entre as facetas de articulação proximal e distal uma diferença de orientação de aproximadamente 60 graus.

Sem alteração a partir da bibliografia. Caráter relacionado ao padrão de movimentação, indicando um hábito cursorial (0) ou eventualmente anfíbio (1).

---

178) Posição do 4º (quarto) trocanter do **fêmur**:

(0) ântero-medial;

(1) pôstero-medial.

Caráter relacionado ao padrão de movimentação, indicando um hábito cursorial (0) ou eventualmente anfíbio (1).

---

179) Articulação proximal da **tíbia** [O87]:

(0) com concavidade única;

(1) com crista medial delimitando duas concavidades.

Sem alteração a partir da bibliografia. A articulação da tíbia pode apresentar uma crista medial na superfície articular (1) ou não (0).

---

### V.6.3 - Análise filogenética

A análise incluiu vinte e quatro (24) terminais e cento e setenta e nove (179) características consideradas informativas (Anexo 10). Para a análise final o uso de algoritmo '*branch-and-bound*' mostrou-se impraticável, assim como o uso do Método de Busca Exaustiva. Desta forma, devido ao elevado número de terminais envolvido, as análises usaram apenas o algoritmo heurístico, sendo realizadas 10.000 replicatas, buscando maximizar a confiabilidade no resultado.

Durante a análise foi usada preferencialmente a Parcimônia de Fitch, por incluir menor número de pressuposições. A parcimônia de Wagner foi selecionada para séries de transformação reconhecidas ao longo do estudo e frequentemente suportadas na bibliografia, como por exemplo o desenvolvimento do pálato secundário, sendo estas tratadas como ordenadas. As características consideradas como ordenáveis se encontram identificadas na lista de caracteres (Item V.6.2) e na matriz em anexo (Anexo 10). Evidencia-se porém que características multiestado, avaliadas através da Parcimônia de Fitch, podem promover perda de informação, uma vez que estados intermediários presentes em apenas um terminal resultam em autapomorfia funcional.

Preferiu-se o uso do Consenso Estrito para avaliação de hipóteses igualmente parcimoniosas. Consenso de Maioria foi utilizado de forma limitada, buscando avaliar a frequência de ocorrência de agrupamentos. Considera-se também que inferências taxonômicas somente devem ser consideradas relevantes uma vez que representem informação consensual.

### V.6.4 – Avaliação da posição de *Chimaerasuchus paradoxus*

*Chimaerasuchus paradoxus* pode ser considerado um problema sob pontos de vista evolutivo, geográfico e stratigráfico. Dúvidas levantadas no decorrer deste trabalho sugerem que a espécie poderia apresentar posição diferente em uma análise filogenética, caso o conjunto de dados fosse complementado por novos espécimens em melhor estado de conservação.

Um procedimento complementar a análise filogenética buscou avaliar a posição deste táxon e sua estabilidade frente ao conjunto de informações existente. Este procedimento, desenvolvido neste estudo apenas para este fim, prevê a criação de conjuntos de dados paralelos para *Chimaerasuchus paradoxus*. Mimetizam outros clados em características variáveis para o gênero. Este procedimento busca explorar a possibilidade de complementação das informações codificadas como interrogações, a partir de material fóssil

adicional. Supostamente este conjunto adicional de dados poderia alterar significativamente a posição de *Chimaerasuchus* no âmbito da topologia.

Quatro conjuntos de dados miméticos foram criados. Em cada caso, estados de caráter desconhecidos em *Chimaerasuchus* foram substituídos pela codificação apresentada pelo grupo mimetizado, permanecendo inalterados aqueles previamente identificados para este táxon. Os terminais escolhidos para o processo de mimetismo foram Protosuchia, Eusuchia, *Notosuchus* e *Sphagesaurus* (Anexo 11).

No conjunto Protosuchia, dados variáveis foram substituídos por aqueles de Protosuchia e, quando também variáveis, por outros de Sphenosuchia. Para Eusuchia foram usados dados dos terminais Alligatoridae e Crocodylidae e, quando variabilidade era encontrada, eram usados aqueles de *Bernissartia*.

Para mimetizar os dados de *Notosuchus* foram usados aqueles de *Notosuchus terrestris* e, quando o estado se mostrava variável, de seu grupo-irmão, obtido na análise final. Por fim, para mimetizar os dados de *Sphagesaurus* foram usados aqueles de *Sphagesaurus huenei* e, quando o estado se mostrava variável, de seu grupo-irmão, também obtido na análise final.

Os dados foram avaliados de uma forma geral, buscando verificar se a associação evolutiva com o grupo mimetizado pode ocorrer ou, frente ao presente conjunto de informações, ser descartada.

#### **V.6.5 – Equipamento e software utilizado durante as análises filogenéticas**

Dois principais programas foram utilizados para condução de análises filogenéticas, PAST e PAUP. Análises prévias, com menor número de terminais, foram conduzidas em programa PAST 1.06 (Hammer *et al.*, 2004). Este não apresenta opção particularizada de ordenação e pesagem de estados para cada caráter, permitindo apenas a escolha por uso de parcimônias de Fitch (estados não ordenados) ou de Wagner (estados ordenados), considerando todos os caracteres da mesma forma. Este programa também não apresenta opção para colapsar ramos de comprimento zero (sem suporte).

Análises mais detalhadas, incluindo aquelas apresentadas como resultados definitivos, foram conduzidas em programa PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002). Um número limitado de caracteres ordenáveis (26 ao todo), selecionado dentre os caracteres multi-estado (39 ao todo), foi avaliado por Parcimônia de Wagner.

## VI – RESULTADOS

### VI.1 – MATERIAIS ESTUDADOS

#### VI.1.1 – *Mariliasuchus amarali*

A descrição de *Mariliasuchus amarali* (Carvalho & Bertini, 1999), ainda que relativamente abrangente, carece de informações mais específicas sobre várias características importantes. Trabalhos subsequentes (Nobre, 2000; Vasconcelos & Carvalho, 2003), embora ampliando o conhecimento morfológico sobre esta espécie em aspectos mais específicos, parecem ter ignorado particularidades gerais da morfologia craniana.

O material atualmente identificado como pertencente a esta espécie parece apresentar certa variabilidade, com relação a algumas características. A construção geral do crânio, por exemplo, é algo diferente na região pós-orbital de alguns exemplares.

Os exemplares UFRJ DG-50-R e URC-R-67 apresentam crânio com seção transversal mais larga que alta, enquanto MN 6298-V, UFRJ DG-105-R e DG-106-R apresentam-no com altura subigual à largura. Outra diferença se refere a estrutura da mandíbula destes últimos espécimens, onde o ramo mandibular é mais alto que nos anteriores. Ademais, UFRJ DG-50-R, URC-R-67 e URC-R-68 não apresentam fenestra anterorbital, enquanto os demais exemplares a possuem.

Muito embora possam se tratar de variações ontogenéticas ou problemas de conservação, estas características apontam para um alto grau de variação morfológica no âmbito da espécie ou do gênero, que poderia conter mais de uma espécie. Seria desejável a condução de estudos pormenorizados sobre a distribuição estratigráfica dos exemplares, se possível mantendo um controle de distribuição de espécimens nas fácies.

A preparação e o exame dos materiais de *Mariliasuchus amarali* do acervo do IGCE-UNESP Rio Claro, ao longo deste trabalho (Anexo 06; figuras 55 e 56) permitiu a observação de várias informações importantes, do ponto de vista paleoecológico e sistemático. Do mesmo modo, o exame de dentes em microscopia eletrônica de varredura contribuiu para o conhecimento da morfologia das carenas dentárias.

A descrição destes espécimens representa, neste estudo, o conjunto de informações utilizadas para a definição do terminal de análise referente a *Mariliasuchus amarali*. Considerando-se sua semelhança com o holótipo em relação às características acima apresentadas, inclusive ausência de uma fenestra anterorbital.

De uma forma geral *Mariliasuchus amarali* apresenta uma grande semelhança com *Notosuchus terrestris* em características gerais de construção do crânio. Existem também

grandes similaridades com *Sphagesaurus huenei* e a “Forma Monte Alto”, em especial ao que se refere às particularidades dentárias.

A fenestra anteorbital se encontra ausente tanto em URC-R-67 quanto em URC-68. Ambos os exemplares porém apresentam fenestra maxilo-palatina, como *Notosuchus terrestris*. Ao contrário do que ocorre em *Notosuchus terrestris* (Martinelli, 2003), o palatino não se encontra excluído do contato com o pterigóide, pelo ectopterigóide. Como em *Notosuchus*, no entanto, os pterigóides não compõem parte do bordo das fenestras sub-oculares, existindo um íntimo contato entre palatino e ectopterigóide.

Como em *Notosuchus*, *Stratiosuchus*, “Forma Monte Alto” e provavelmente *Comahuesuchus*, as coanas apresentam forma triangular (vértice avante) e se abrem em posição bastante posterior, com bordo anterior situado após a metade das fenestras sub-oculares. Além disto, as coanas estão direcionadas pôstero-ventralmente.

*Marillasuchus amarali* apresenta um forâmen neurovascular alargado, voltado para frente e posicionado lateralmente ao ramo anterior do jugal. Esta condição é semelhante à encontrada em *Sphagesaurus*, sendo que estes gêneros diferem de todos os outros mesossuquianos avaliados neste estudo, que nunca apresentam forâmens na superfície externa do jugal. Também diferem de Crocodylidae e Alligatoridae, que usualmente apresentam um conjunto de pequenos forâmens, em número maior (usualmente dois até cinco), na face inferior do ramo anterior do jugal, próximo à sutura com o maxilar.

Uma questão de particular importância é o tipo de articulação mandibular, que vem sendo usada para a produção de inferências sobre hábito alimentar e relacionamento filogenético com outros notossúquios (Clark *et al.*, 1989, Wu & Sues, 1996; Gomani, 1997). É bastante similar àquela observada em *Notosuchus terrestris*, tanto em forma e posição da face de articulação do quadrado, quanto em morfologia e proporções da cavidade glenóide.

O processo retroarticular é também notavelmente semelhante ao observado em *Notosuchus*, sendo orientado para baixo e apresentando uma torção mesial em sua porção pôstero-inferior. O conjunto permite a execução de movimentos da mandíbula no eixo ântero-posterior, comprovado por padrões de desgaste dentário detalhados adiante.

A junção entre pré-maxilar e maxilar apresenta característica bastante notável. Em vista lateral, a sutura está orientada para a parte posterior da base do caniniforme hipertrofiado, dando a impressão que este é o último dente do pré-maxilar.

Ocorre porém que, na visão palatal, o pré-maxilar apresenta um ramo posterior que envolve a base do primeiro dente maxilar, permitindo a inferência que este pequeno caniniforme seria o último dente do pré-maxilar. Na realidade, a raiz do caniniforme está fixada ao maxilar, inclusive porque sua coroa mostra razoável inclinação para frente. Apenas externamente, em vista palatal, o pequeno caniniforme está parcialmente envolvido pelo pré-maxilar.

Na superfície horizontal do dentário, na base do segundo dente (face lingual), está localizado um conjunto bastante particular de forâmens neurovasculares. É composto de um forâmen anterior isolado, seguido por dois forâmens parcialmente unidos, originando uma cavidade em forma de ampulheta. Todos os forâmens em questão estão orientados em tandem e representam os únicos na superfície interna do dentário. Em eussuquianos recentes o número de forâmens internos é sempre muito grande, superior a dez em cada dentário.

Na dentição de *Mariliasuchus* foram observadas várias características similares em relação a dentição de *Sphagesaurus huenei* e da “Forma Monte Alto”. Existem nove dentes superiores, sendo três pré-maxilares e seis maxilares, além de nove dentários. Os dentes pré-maxilares geralmente apresentam morfologia incisiforme, sendo o terceiro dente de morfologia caniniforme, hipertrofiado.

No maxilar, os dois primeiros pares se apresentam como molariformes pouco diferenciados, com um tamanho bastante reduzido, eventualmente descritos como pré-molariformes. Os quatro elementos dentários seguintes do maxilar (quinto ao nono) são todos molariformes, nitidamente diferenciados. Do primeiro ao quarto par de molariformes maxilares (quarto ao sétimo) há um aumento de tamanho, sendo os elementos dentários seguintes progressivamente menores.

No dentário os quatro primeiros pares de dentes apresentam uma morfologia basicamente incisiforme a caniniforme, sendo o primeiro par maior que os demais. Do quinto ao nono elementos dentários a morfologia é molariforme. Do quinto ao sétimo há um tamanho maior, gradando posteriormente para um menor.

A morfologia dos dentes molariformes posteriores é bastante semelhante àquela de *Sphagesaurus huenei*. A raiz única é bastante longa, separada da coroa por uma constrição evidente. A base da coroa é bastante reforçada, com seção transversal losangular assimétrica particularmente evidentes em dentes do dentário.

Os dentes não apresentam morfologia zifodonte estrita, como em *Sebecus*, ou falsa zifodontia, como em *Asiatosuchus* ou *Crocodylus niloticus* (Figura 37). O padrão pode ser considerado como zifomorfo (Figura 88), de acordo com a definição apresentada neste estudo (Seção V.1).

Todos os dentes apresentam estriações não ramificadas, que vão da base ao ápice da coroa (Figura 88a), porém em maior número do que observado em *Sphagesaurus* ou “Forma Monte Alto”. Os anteriores possuem um número menor de estriações, mais robustas, e os molariformes posteriores possuem quantidade maior de estrias menos evidentes. Nítidas linhas de corte anterior e posterior ocorrem do primeiro ao sexto dentes maxilares (quarto a nono superiores) e do terceiro ao oitavo dentários, formadas por

pequenos tubérculos (Figura 88b). Nos dentes maxilares a linha de corte anterior tende a se desenvolver mais, enquanto nos elementos do dentário ocorre o inverso.

Inclinação para frente das coroas é observada nos três primeiros pares superiores (pré-maxilares e primeiro maxilar) e cinco primeiros pares inferiores. O primeiro par dentário também é fortemente horizontalizado, com inclinação próxima de 90° avante, em relação ao plano original. Segundo par dentário e primeiro pré-maxilar apresentam posição bastante inclinada para frente, maior que 45°.

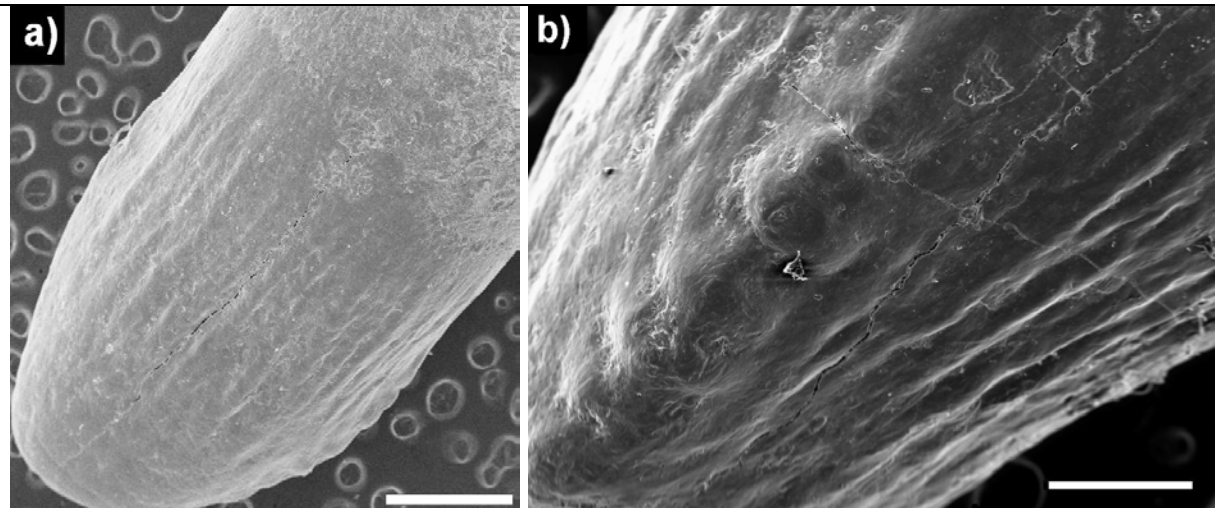


Figura 88: Dentes de *Mariliasuchus amarali* observados em microscopia eletrônica de varredura: a) plano geral de dente molariforme; b) detalhe da carena em vista superior, evidenciando aspecto tuberoso e irregular dos dentículos. Barra: 1,0mm (a); 0,25mm (b).

Os dentes do primeiro par dentário estão implantados de forma muito próxima entre si, característica que também ocorre com os elementos equivalentes do pré-maxilar. Observa-se ainda que o primeiro par dentário é nitidamente maior que o equivalente pré-maxilar. O conjunto formado por primeiros pares superior e inferior compõem uma estrutura semelhante a um bico de papagaio.

A raiz do primeiro dente dentário é bastante longa e, pelo volume elipsóide observado na superfície exposta da sínfise do exemplar URC-R-68, estende-se até a região do quarto dente dentário, em posição interna à raiz do mesmo.

Como observado em URC-R-68, parte dos dentes superiores, particularmente os mais posteriores (sexto par superior e seguintes), apresentam pequeno grau de implantação oblíqua em relação ao eixo longitudinal do maxilar. O mesmo pode ser observado nos elementos dentários correspondentes (sexto a nono), que apresentam grau pouco maior de rotação. O conjunto de dentes apresentando implantação oblíqua demonstra a ocorrência de giroversão paramesial bilateral simétrica. Esta resultou em uma condição de implantação oblíqua, em relação ao eixo longitudinal do maxilar, porém não em referência ao crânio,

como ocorre em *Sphagesaurus* e na “Forma Monte Alto”. O processo de giroversão foi nitidamente menor que o observado em *Sphagesaurus huenei* e na “Forma Monte Alto”, porém pouco mais acentuado do que ocorreu em *Notosuchus terrestris*.

Entre os molariformes observa-se que primeiro, segundo e nono são dentes muito pequenos e provavelmente não se apresentam muito eficientes enquanto instrumento de mastigação. O maior desgaste, observado em URC-R-68, está localizado nos terceiro e quarto dentes maxilares e suas contrapartes mandibulares, sexto e sétimo dentários. Isto resulta na formação de um diastema funcional na região anterior do maxilar, mais tipicamente observado em herbívoros, como lagomorfos, roedores e outros grupos.

Ocorrem facetas de desgaste concordantes, entre dentes molariformes inferiores e superiores, particularmente naqueles onde existe implantação oblíqua. O plano de desgaste apresenta orientação ântero-posterior, sendo que nos elementos dentários inferiores corresponde ao bordo de corte anterior e nos superiores situa-se no bordo de corte posterior. O mesmo parece ocorrer em *Notosuchus terrestris* e, em menor grau, em *Sphagesaurus huenei* (Pol, 2003). Características similares puderam ser observadas na “Forma Monte Alto”.

Outro tipo de desgaste pode ainda ser observado no segundo par pré-maxilar (caniniformes hipertrofiados) e no primeiro dentário. Curiosamente este desgaste ocorre na face mais externa dos dentes, próximo da extremidade. No caso dos caniniformes hipertrofiados, o desgaste está orientado para frente e para fora. No primeiro par dentário o desgaste está orientado para frente e para baixo.

Este tipo de desgaste sugere que estes dentes eram utilizados em tarefas freqüentes e demoradas, não relacionadas diretamente à mastigação. Estas faces atritadas não poderiam ser produzidas pela ação entre dois dentes, durante a oclusão.

Existe ainda uma área de forte ornamentação ocupando a região anterior da sínfise, especialmente na base do primeiro par de dentes dentários, particularmente bem observada em URC-R-67. Esta característica pode estar relacionada ao hábito de uso responsável pelo desgaste dos dentes anteriores.

### **VI.1.2 – *Notosuchus terrestris***

Tendo sido a primeira espécie deste grupo a ser descrita (Woodward, 1896), *Notosuchus terrestris* apresenta uma descrição original muito limitada em uma variedade de aspectos. Ao final do Século XIX, o número de espécies de crocodilomorfos fósseis era bem menor e a relevância de determinados detalhes anatômicos, para certas formas, ainda era bastante obscura.

O exame da referência original, ainda que limitada em determinados aspectos, revelou razoável nível de detalhe em comparação com outras referências mais recentes. Isto permitiu a inclusão de novos parâmetros na análise filogenética, em especial características mandibulares e dentárias. Trabalhos posteriores redescrivem *Notosuchus terrestris* e adicionam informações referentes a materiais adicionais (Gasparini, 1971; Bonaparte, 1991).

Baseado na bibliografia (Gasparini, 1971) e estudo de materiais, *Notosuchus lepidus* foi excluído da análise e as informações atribuídas à esta espécie consideradas como pertencentes à *N. terrestris*. Aquela espécie, representada por dois crânios parcialmente preservados (MLP-64-IV-16-1 e MPL-64-IV-16-2), apresentou-se insustentável antes mesmo de qualquer avaliação filogenética. As características apresentadas por Saez (1957) em sua descrição original são dúbias, ou se referem a alterações tafonômicas. Como exemplo são citadas órbitas anormalmente grandes e sínfise mandibular extensa, para *N. lepidus*, respectivamente identificadas como quebra parcial dos bordos da cavidade óptica (barra pós-orbital, lacrimal) e deformação da mandíbula (Gasparini, 1971). Efetivamente o exame do exemplar MLP-64-IV-16-1 revela que o espécimen se encontra demasiado danificado. Além disto, apresenta aplicação de uma massa de gesso ou resina em grande parte de sua estrutura (Figura 60a).

A extensão de trabalhos abordando *Notosuchus terrestris* proporcionou eventualmente um número de representações da mesma. Figuras em diversos artigos divergem substancialmente em aspectos morfológicos variados (Woodward, 1896; Price, 1959; Gasparini, 1971; Bonaparte, 1991). Como exemplo temos a altura do rostro em relação à órbita, mais baixa para alguns autores, igualmente alta para outros. O simples exame destas reconstituições demonstra que há problemas de execução e potencialmente de interpretação de algumas características (figuras 57 e 58).

Adicionalmente, a observação de fotos de crânios dos exemplares MLP-64-IV-16-5 e MLP-64-IV-16-3, presentes em Gasparini (1971), apresentam algumas diferenças para determinados aspectos morfológicos, em especial os relativos à barra jugal, quadrado-jugal, porções média e posterior da crista sagital e desenvolvimento da ornamentação rostral.

O exame dos espécimens listados em anexo (Anexo 05) demonstrou que a maior parte das diferenças se refere a preservação diferencial de estruturas e deformação do espécimen, quando as representações se referem ao desenho técnico de espécimens. Outros esboços representam recriações artísticas do crânio, eventualmente alterando parcialmente a proporção entre elementos e perfil geral craniano.

Com relação a existência de variabilidade morfológica, esta se mostrou verdadeira para o conjunto observado. A região sagital, por exemplo, pode apresentar-se muito estreita ao longo de toda a sua extensão, ou progressivamente alargada em direção à região occipital. A extremidade posterior da crista sagital pode se apresentar como uma coroa bem

demarcada e arredondada, ou mais rasa e triangular. A ornamentação do rosto pode ser mais marcada ou sutil.

Há ainda diferenças referentes ao tamanho dos caniniformes hipertrofiados, mais desenvolvidos em alguns espécimens, por exemplo em MLP-s/n<sup>o</sup>-“206” e MACN-RN-1040 (figuras 60 e 63, respectivamente), porém menores em outros. Esta diferença é, no entanto, menos relevante, uma vez que pode estar relacionada a substituição natural dos dentes e seu grau de desenvolvimento. Diferentes hipóteses tafonômicas, biológicas e filogenéticas se afiguram para explicar a ocorrência de variações morfológicas, eventualmente mais gráceis ou robustas nestes materiais.

Alteração tafonômica pode modificar a estrutura do fóssil, gerando material de estrutura robusta. A impregnação de carbonato de cálcio cria este efeito durante sua cristalização em calcita, o que expande a matriz óssea original e mantém a forma básica, incluindo a simetria geral do espécimen. Ainda que mantenham a mesma morfologia, estes restos representam apenas artefatos de preservação (Holz & Schultz, 1998; Holz & Souto-Ribeiro, 2000; Holz & Simões, 2002).

Este tipo de alteração entretanto mostra-se improvável, uma vez que não há registro de outros casos entre vertebrados terrestres das localidades específicas de coleta de *Notosuchus terrestris*. Este tipo de mudança tafonômica é mais freqüentemente associado aos sedimentos triássicos do Rio Grande do Sul, mais especificamente à Formação Santa Maria (Holz & Schultz, 1998; Holz & Souto-Ribeiro, 2000).

A ocorrência de dimorfismo sexual sabidamente pode estar relacionada à variabilidade morfológica em uma espécie. O fenômeno é reconhecido para vários grupos de vertebrados, ocorrendo também em eussúquios. Esta é, no entanto, uma abordagem pouco usual com espécies fósseis, exigindo análise extensa de materiais, preferencialmente articulados e em bom estado. Ademais, não existem eussúquios atuais que apresentem dimorfismo sexual em grau comparável ao representado por estas diferenças morfológicas.

A presença de duas espécies poderia representar uma outra explicação para a variabilidade encontrada. Não há, no entanto, um padrão consistente de diferenças que permitam isolar duas populações morfológicamente distintas de acordo com origem geográfica ou estratigráfica.

De forma geral, um número grande de características constantes parece sustentar a manutenção de um terminal único para *Notosuchus* na análise, dentre as quais se destacam: grande fenestra maxilar, estrutura pneumática do basicrânio, forma da fenestra supratemporal, morfologia dentária dos dentes maxilares, morfologia do último dente pré-maxilar, presença e localização das fenestras maxilo-palatinas.

Com base nestas características constantes, foi considerado que se realmente representam espécies distintas, a princípio devem apresentar maior relação entre si do que

com outras espécies presentes na análise. Uma vez que estas formas constituam um agrupamento monofilético, não há implicações que determinem prejuízo analítico (Marques, 1997; Amorim, 2002).

O exame de materiais referentes a *Notosuchus terrestris*, além de permitir uma avaliação com relação a seu uso como terminal de análise, também propiciou a reavaliação de algumas de suas características morfo-anatômicas principais. *Notosuchus terrestris* se mostra notavelmente similar a *Mariliasuchus amarali*, especialmente nas regiões palatal e occipital, além de apresentar semelhanças também com *Sphagesaurus huenei* e “Forma Monte Alto”.

Sua dentição superior apresenta implantação oblíqua evidente e alguns dentes, bem preservados, mostram um padrão de cristas macroscópicas baixas, algo semelhantes a *Sphagesaurus*. Ocorre grande desgaste em molariformes, nas faces internas de dentes superiores e externas de dentes inferiores, concordantes e alinhadas ântero-posteriormente, característica observada em MACN-RN-s/nº-A (Figura 61g).

Outra característica importante se refere as coanas, que se apresentam divididas por um septo bem desenvolvido. Esta característica infelizmente se encontra em sua maior parte preservada em apenas um exemplar (MACN-RN-1038, Figura 61a), havendo poucos outros com parte do septo em condições razoáveis (MPCA-789/1 e MPCA-s/nº, Figura 65). Outros exemplares tendem a apresentar parte da porção distal desta parede septal, o que pode se mostrar insuficiente para a identificação da estrutura.

Também de difícil observação é a posição da sutura entre palatino e ectopterigóide, descrita em Martinelli (2003). Como sugerido por este autor, o exame do exemplar MACN-RN-1040 permite verificar que esta sutura está localizada em posição bem anterior, o pterigóide se encontrando efetivamente isolado do palatino (Figura 63). Outros exemplares (MACN-RN-1038, MPCA-789/1 e MPCA-s/nº) também permitem observação destas suturas (figuras 61a, 65a e 65c, respectivamente).

A presença de septo interno das narinas é fortalecida também pelo exame do exemplar MACN-RN-1040 (Figura 63b), que apresenta justamente uma estrutura similar a uma parede septal, desenvolvendo-se a partir da região inferior da cavidade nasal. Este septo apresenta uma goteira longitudinal em sua superfície superior, diminuindo de altura em direção às narinas. Em sua porção mais desenvolvida, estaria posicionado sobre a região em que se desenvolvem as fenestras maxilo-palatinas. Na realidade o septo não ocupa mais que uma pequena porção da cavidade nasal, talvez servindo de sustentação para um septo cartilaginoso. O exame de outros exemplares (MACN-RN-s/nº-“B”, MLP-64-IV-16-11, MLP-64-IV-16-22, MLP-64-IV-16-24) sugere que esta estrutura não chegasse a se desenvolver na porção mais anterior da cavidade nasal.

### VI.1.3 – *Sphagesaurus huenei* e a “Forma Monte Alto”

*Sphagesaurus* representa um problema taxonômico complexo, uma vez que foi descrito inicialmente apenas por dentes (Price, 1950a). Descrições posteriores se mostraram até certo ponto limitadas, mesmo se tratando de novos exemplares que associam crânio e elementos dentários (Price, 1950b; Arid & Vizotto, 1965; Kellner *et al.*, 1995; Pol, 1999b). A variedade de formas associadas ao gênero é relativamente ampla, havendo variação de determinadas características em relação aos diversos materiais (Bertini & Andrade, 2004).

Tanto a morfologia dentária, quanto a implantação dentária, são apresentadas como características diagnósticas de *Sphagesaurus huenei*, especialmente associadas com morfótipos dentários molariformes. A raiz única é bastante longa, separada da coroa por uma constrição evidente. A base da coroa é muito reforçada. Nos molariformes, nítidas linhas de corte posteriores ocorrem nos dentes maxilares, ao passo que nos dentários medianos e posteriores apresentam linha de corte anterior. Estas linhas de corte são formadas por pequenos tubérculos de tamanho e forma algo variáveis, ladeadas por superfícies cobertas por tubérculos menores, bastante irregulares.

Todos os dentes apresentam, na superfície oposta a linha de corte, cristas macroscópicas não ramificadas, que vão da base ao ápice da coroa, recobrimo as superfícies laterais dos dentes nas faces labial e lingual. Estes dentes apresentam seção transversal losangular assimétrica, descrita por Price (1950b) e Pol (2004) como triangular. De modo geral, os molariformes apresentam um bordo anterior arredondado e com cristas, enquanto o posterior se mostra muito alongado, assemelhando-se ao desenho de uma gota d'água. Os dentes molariformes inferiores apresentam-se complementares aos maxilares, arredondados no bordo posterior e bastante alongados no anterior (Andrade & Bertini, 2003).

A implantação oblíqua de dentes também é inferida (Price, 1950b) como característica diagnóstica da espécie, muito embora não seja exclusiva sequer em *Sphagesaurus*, estando presente também em *Notosuchus*, *Mariliasuchus* e “Forma Monte Alto”. Outros exemplares, relacionando elementos cranianos e dentários (DGM 1411-R e MN 3840-V), são associados ao gênero *Sphagesaurus* também pela posição oblíqua dos dentes, além da morfologia particular dos dentes (Kellner *et al.*, 1995).

Esta implantação oblíqua é aqui reconhecida como resultado de uma giroversão paramesial bilateral e simétrica dos dentes maxilares e mandibulares, medianos e posteriores. Embora não seja exclusiva do gênero, apenas os materiais neste estudo (associados a *Sphagesaurus huenei* e “Forma Monte Alto”), possuem uma implantação com uma giroversão próxima de 90°.

A descrição de Pol (2004) apresenta RCL-100, que possui este conjunto de características, como *Sphagesaurus huenei*. Este exemplar realmente possui implantação dentária oblíqua, como inferido por Price (1950b), em um ângulo próximo a 90°, além das características dentárias diagnósticas.

Observações diretas em réplica do RCL-100 (URC-s/nº) permitem afirmar que seu palato apresenta superfície reta, com grandes fenestras sub-oculares e sem fenestras anterorbitais. Neste exemplar o pré-maxilar mostra dois caniniformes hipertrofiados, seguidos de dois grandes alvéolos, onde é inferida a presença de outros dois dentes similares em tamanho e morfologia, totalizando dois pares de elementos dentários.

A região posterior do crânio se encontra mal preservada e algo aplastrada a partir da altura das órbitas, dificultando inferências quanto a largura real do espécimen. Lacrimal e pré-frontal aparentemente se encontram fusionados e são indicados por Pol (2004) como um grande lacrimal, que se estende acima e avante, em direção aos nasais.

A ornamentação do crânio, segundo nossas observações, segue um padrão semelhante a *Notosuchus* e *Mariliasuchus*, com um espessamento geral dos elementos ósseos de rosto e jugais, cortados por canais estreitos, rasos e irregularmente distribuídos. Este padrão é bastante comum entre “mesossuquianos”, estando presente por exemplo em *Baurusuchidae*.

A relação entre *Sphagesaurus huenei* e os materiais DGM-1411-R e MN3840-V ainda é algo incerta. Observa-se que, com exceção da “Forma Monte Alto”, os outros crânios descritos apresentam problemas de preservação, com alterações morfológicas de caráter tafonômico. DGM 1411-R representa crânio e mandíbula aplastrados, com deformação de parte de suas estruturas e fragmentação de parte de seus elementos (Kellner *et al.*, 1995). Em RCL-100, o crânio se encontra dorso-ventralmente deformado (achatado), além de apresentar considerável desgaste em sua superfície dorsal, nas regiões parietal e rostral. Este exemplar também se apresenta quebrado, com uma fissura transversal na altura da órbita separando o espécimen em duas partes (anterior e posterior) e afetando a visualização do forâmen jugal (Figura 69d).

Em comparação, a “Forma Monte Alto” (MPMA-15-1/90) apresenta algumas diferenças, além de semelhanças notáveis em relação a forma e estrutura do crânio. Seu estudo permitiu a complementação de importantes informações sobre este grupo, principalmente no que se refere à região posterior de crânio e mandíbula.

Nestes espécimes o caniniforme do pré-maxilar não é precedido por qualquer outro dente. O primeiro par de dentes pós-caniniformes é interpretado como um caniniforme, como já dito, embora não esteja preservado em qualquer exemplar. Pela posição de seu alvéolo, pertenceria ao pré-maxilar. Na “Forma Monte Alto” estes dentes estão representados por dois molariformes pouco desenvolvidos, criando um diastema funcional

(Andrade & Bertini, 2003), implantados no maxilar. Os demais dentes superiores representam molariformes de implantação oblíqua.

A mandíbula da “Forma Monte Alto” (Figura 77) apresenta a forma de uma letra “Y”, com uma estrutura bastante robusta. O ramo mandibular é bastante alto e a região da sínfise apresenta altura subigual a largura (em RCL-100 a sínfise é mais larga que alta). A região média da mandíbula, onde estão fixados os dentes posteriores, é composta por ramos fortemente divergentes muito robustos, porém mais largos do que altos. Os dentes inferiores na região da sínfise mandibular se encontram muito próximos entre si.

Em ambos os casos o rosto é alongado, sem um destaque evidente em relação ao crânio. A narina é terminal, única. Uma pequena crista se desenvolve externa ao ramo anterior do jugal, em direção ao lacrimal. Ademais, exibem um forâmen neurovascular bem desenvolvido na superfície externa do ramo anterior do jugal, que é único, voltado para frente e maior que os forâmens neurovasculares da margem alveolar (figuras 69d e 77d). Observa-se que este forâmen não se encontra representado ou descrito em Pol (2003), uma vez que, na posição em que ocorre, o exemplar RCL-100 se encontra quebrado.

A “Forma Monte Alto” também apresenta características nitidamente distintas em relação a *Sphagesaurus huenei*. Sua ornamentação na superfície do rosto e dos jugais é menos acentuada. A superfície do pálato, reta em RCL-100, se apresenta côncava. A fenestra sub-ocular é pouco menor, além de possuir pequenas, porém evidentes, fenestras anterorbitais em ambos os lados (ausentes em RCL-100).

Adicionalmente a “Forma Monte Alto” apresenta uma série de características não preservadas em *Sphagesaurus huenei*, especialmente em relação a mandíbula, pterigóides, basicrânio e regiões occipital e parietal, que representam contribuição importante para estudos filogenéticos. As coanas, completamente preservadas na “Forma Monte Alto”, possuem inequivocamente um padrão anatômico muito similar ao observado em *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Stratiotosuchus* e provavelmente *Comahuesuchus*. Apresentam-se divididas por um septo, possuindo uma estrutura essencialmente triangular, com o vértice orientado anteriormente. Em todos estes casos, os pterigóides são representados por estruturas bastante espessas, diferentes da estrutura laminar observada em *Eusuchia* e *Sebecus icaeorhinus*, por exemplo. O pterigóide da “Forma Monte Alto”, no entanto, se parece mais com o encontrado em *Notosuchus*, *Mariliasuchus* e *Comahuesuchus*, cuja lâmina é basicamente horizontal. Baurussúquidos, em contraste, apresentam uma lâmina mas extensa e verticalizada.

Assim como *Stratiotosuchus*, a “Forma Monte Alto” apresenta um par de depressões posicionadas externamente às coanas (até o momento, desconhecidas de outros Crocodylomorpha), designadas aqui como depressões paracoanais. Provavelmente estão relacionadas a fixação de um tendão ou pacote muscular envolvido com a mastigação.

#### VI.1.4 – *Uruguaysuchus aznarezi* e *Uruguaysuchus terrai*

Descritas em 1933, as espécies componentes do gênero *Uruguaysuchus* representam um grande problema relativo ao trabalho com espécies fósseis: a falta de manutenção e cuidados com materiais únicos, a partir da conservação inadequada de espécimens em coleções particulares.

Todos os exemplares originais destas duas espécies, após a descrição do Prof. Carlos Rusconi, retornaram aos cuidados de seu descobridor, Engenheiro Jorge Aznarez. Esta coleção foi revisitada novamente apenas por Gasparini (1971), que relata perda e depreciação da maior parte do material (“...lamentablemente quedan unos pocos y mal conservados restos de *Uruguaysuchus aznarezi* e *U. terrai* en la Colección Aznarez...”; “...ignoro el paradero de la mayor parte de los ejemplares mencionados...”; Gasparini, 1971: p.86). Os espécimens, ou o que restou dos mesmos, aparentemente continuam na coleção particular da Família Aznarez, sem que outros pesquisadores tenham reportado trabalhos mais recentes com este material.

Uma questão importante se refere à validade destas espécies. O fato de serem muito semelhantes em alguns aspectos (forma da fenestra anteorbital e do padrão de ossos do palatino, por exemplo), porém muito discrepantes em outros (número de dentes e forma da narina, por exemplo) pode sugerir um viés de observação de parte destas características.

Problema significativo é o fato destes materiais serem provenientes de uma mesma área, muito limitada. O próprio Rusconi (1933) interpreta que todos os exemplares, descobertos em um espaço restrito de dois metros quadrados, assim se encontravam por habitarem uma mesma cova. Ainda assim, o autor preferiu descrever duas espécies a partir de poucas diferenças, sendo uma das mais significativas o número de dentes maxilares.

A espécie *Uruguaysuchus terrai* foi descrita a partir de um único exemplar. Sua designação específica homenageia o Diretor do Instituto de Geología y Perforaciones do Uruguay, o Sr. E. Terra Arocena, engenheiro que financiou parte dos trabalhos relativos ao estudo dos materiais fósseis do gênero.

O único exemplar de *Uruguaysuchus terrai* teve seu maxilar fragmentado e destruído antes mesmo da preparação do artigo (“...desgraciadamente, el traslado de estas piezas desde Montevideo a Buenos Aires há sufrido algún deterioro, y el maxilar que mantenía toda la serie dentaria del lado derecho se ha destruído en parte...”; Rusconi, 1933: p. 46). A simples observação do artigo original apresenta uma foto deste maxilar, onde é evidente retoque em nanquim, na região dos dentes.

Incongruências são observáveis na própria publicação onde a espécie é descrita. O único exemplar é descrito como crânio incompleto e representado de duas formas bastante diversas. A foto do holótipo inclui apenas material de maxilar, pré-maxilar e mandíbula, sem

preservação de nasais, lacrimais e outros elementos (Rusconi, 1933: p. 45 e lâmina VIII). Uma reconstrução do espécime inclui crânio quase completo, inclusive com detalhamento de estruturas superiores do crânio, como suturas e ossos bem delimitados, inclusive frontal, parietal, esquamosais (Rusconi, 1933: p.44). Considerando-se a existência de um único espécimen e da única fotografia apresentada (lâmina VIII), julga-se impossível postular a existência de determinadas suturas nas regiões superiores e posteriores do crânio, como nas ilustrações apresentadas pelo autor. Da mesma forma, imagina-se que estas informações sejam verdadeiramente pertencentes a espécie *Uruguaysuchus aznarezi*. Assume-se que as características apresentadas por Rusconi (1933) para *Uruguaysuchus aznarezi* não sejam, em parte ou ao todo, incongruentes em relação a representação gráfica de *U. terrai*.

Além dos problemas relativos a representação de *Uruguaysuchus terrai* em sua descrição, observa-se que não há materiais adicionais desta espécie corroborando sua existência. A ausência completa de desenhos ou diagramas do próprio sítio de escavação, mostrando a disposição dos materiais, inviabiliza qualquer análise mais detalhada envolvendo questões tafonômicas. Efetivamente é possível que as diferenças se devam a problemas de interpretação ou preservação do material. Ainda que de forma improvável, *Uruguaysuchus terrai* pode representar um exemplar anômalo de *U. aznarezi*.

A perda dos materiais originais espécie representa um grande problema para a inclusão desta espécie (ou mesmo do gênero), em qualquer análise. O retoque da foto (Rusconi, 1933; lâmina VIII) e os problemas de representação e descrição no artigo original, em nada facilitam a resolução da questão.

Dentre os principais estudos publicados abrangendo Notosuchia, apenas um (Wu & Sues, 1996) considera *Uruguaysuchus aznarezi* e *U. terrai* em uma análise filogenética mas, ainda assim, tratam o gênero como um único terminal. Pol (2003) e Pol & Norell (2004) consideram apenas um terminal na análise, para *Uruguaysuchus aznarezi*. Também o fazem Gomani (1997), Buckley *et al.* (2000) e Tykoski *et al.* (2002), utilizando apenas o gênero em suas análises filogenéticas, mas sem qualquer definição sobre sua composição ou quais características morfológicas consideram em seus estudos. Clark (1994), Martinelli (2003) e Sereno *et al.* (2003) não utilizam quaisquer das duas espécies, ou o gênero, como terminais de análise.

A espécie *Uruguaysuchus terrai* parece estar envolvida em um contexto histórico e científico que permite apenas considerações dúbias. Nada há de sólido representando *U. terrai*, uma vez que não há fatos ou material preservado que sustentem a manutenção desta espécie. Além disto, evidências publicadas se limitam a um único artigo, que apresenta problemas e incongruências em aspectos descritivos e em suas representações gráficas.

Sugere-se portanto a invalidação de *U. terrai* e inclusão dos materiais na sinonímia de *U. aznarezi*.

Considera-se que as informações dentárias representam provavelmente um problema de interpretação, ou preservação do material, e não devem ser utilizados até a descrição de novos materiais. Outras informações passam a ser consideradas como parte do espectro morfológico da espécie *Uruguaysuchus aznarezi*.

A perspectiva de descrição de novos materiais promete trazer importantes informações sobre o assunto, sendo que pelo menos um exemplar inédito se encontra em estudo pelo Departamento de Evolución de Cuencas da Facultad de Ciências em Montevideú, Uruguai (M. Sotto, comunicação pessoal).

## VI.2 – RESULTADOS DA ANÁLISE FILOGENÉTICA

Foi produzida uma lista de caracteres (Item V.6.2) e uma matriz de dados (Anexo 10) para análise filogenética, fruto do trabalho de levantamento bibliográfico e estudo de materiais. A lista de características inclui cento e setenta e nove (179) caracteres. Destas, trinta e seis (36) foram concebidas como características multi-estado, vinte e seis (26) dos quais considerados passíveis de ordenação por avaliação morfo-anatômica.

A análise filogenética não ordenada (Parcimônia de Fitch), mais restritiva em suas considerações relativas aos caracteres, resultou em quatorze (14) topologias diferentes (Anexo 11), resumidas em um Consenso Estrito e um Consenso de Maioria, bastante similares (Figura 89).

A análise filogenética ordenada considerou o uso da Parcimônia de Wagner para apenas vinte e seis (26) caracteres, resultando em um total de apenas quatro topologias diferentes (Anexo 12), resumidas em Consenso Estrito e Consenso de Maioria (Figura 90), com topologias idênticas.

Em ambas as análises ficam bem definidos alguns clados. Grupos taxonômicos importantes (Crocodyliformes, Metasuchia e Eusuchia) foram bem corroborados, estando presentes em todas as topologias obtidas.

A associação de nível genérico entre *Araripesuchus gomesii* e *A. patagonicus* também se mostrou consistente. Sua associação com Neosuchia/Eusuchia, por outro lado, não se apresentou totalmente estável na análise não ordenada, sendo representada como um grupo basal em Metasuchia no Consenso Estrito. Também constante foi a associação filogenética de *Sebecus* e de *Hamadasuchus rebouli* com Eusuchia, presente em todas as topologias obtidas, com ou sem ordenação (figuras 89 e 90).

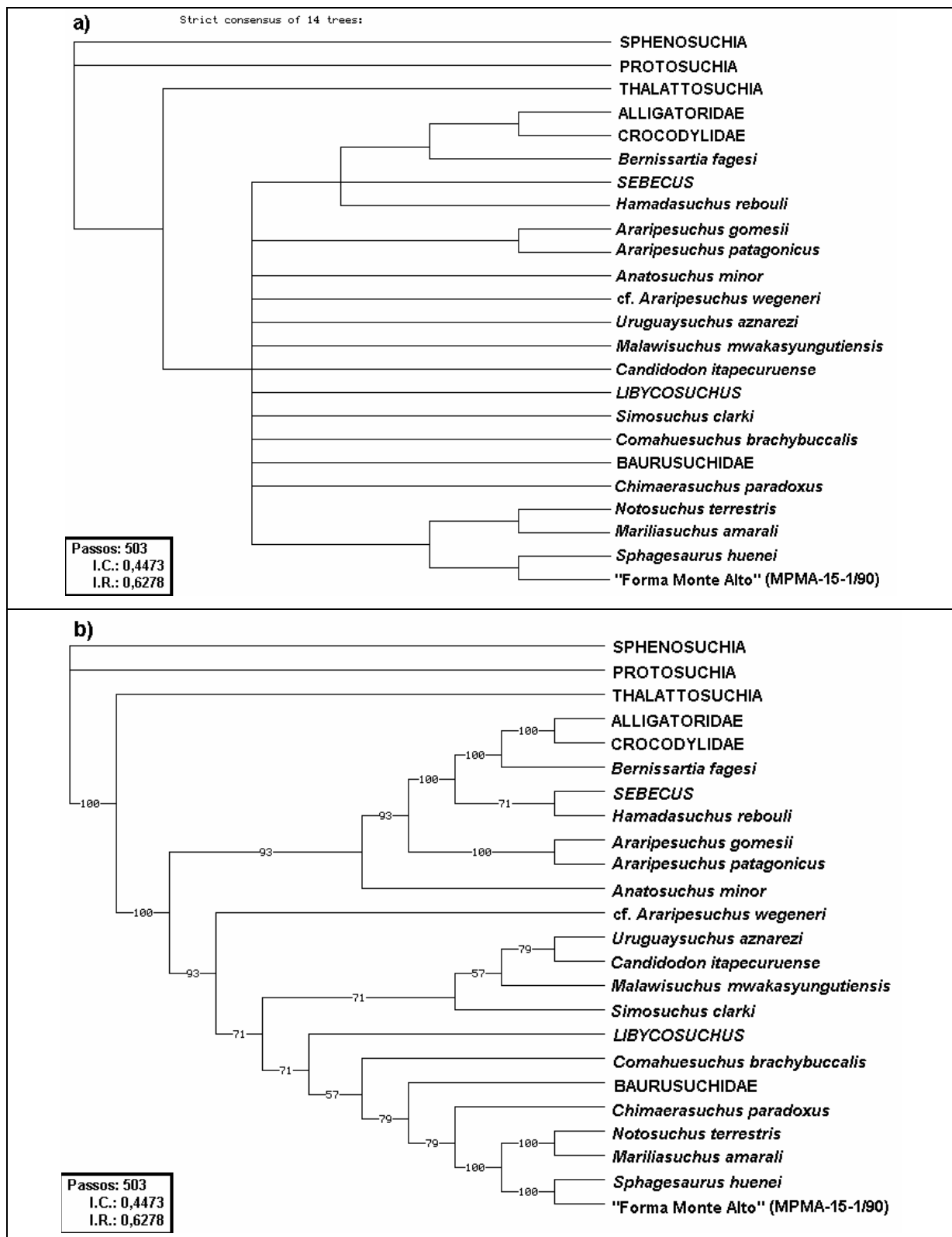


Figura 89: Análise filogenética não ordenada: a) Consenso Estrito para 14 topologias; b) Consenso de Maioria para 14 topologias. I.C. = índice de consistência; I.R. = índice de retenção. Números nos nós dos clados representam freqüência dos mesmos no conjunto de topologias.

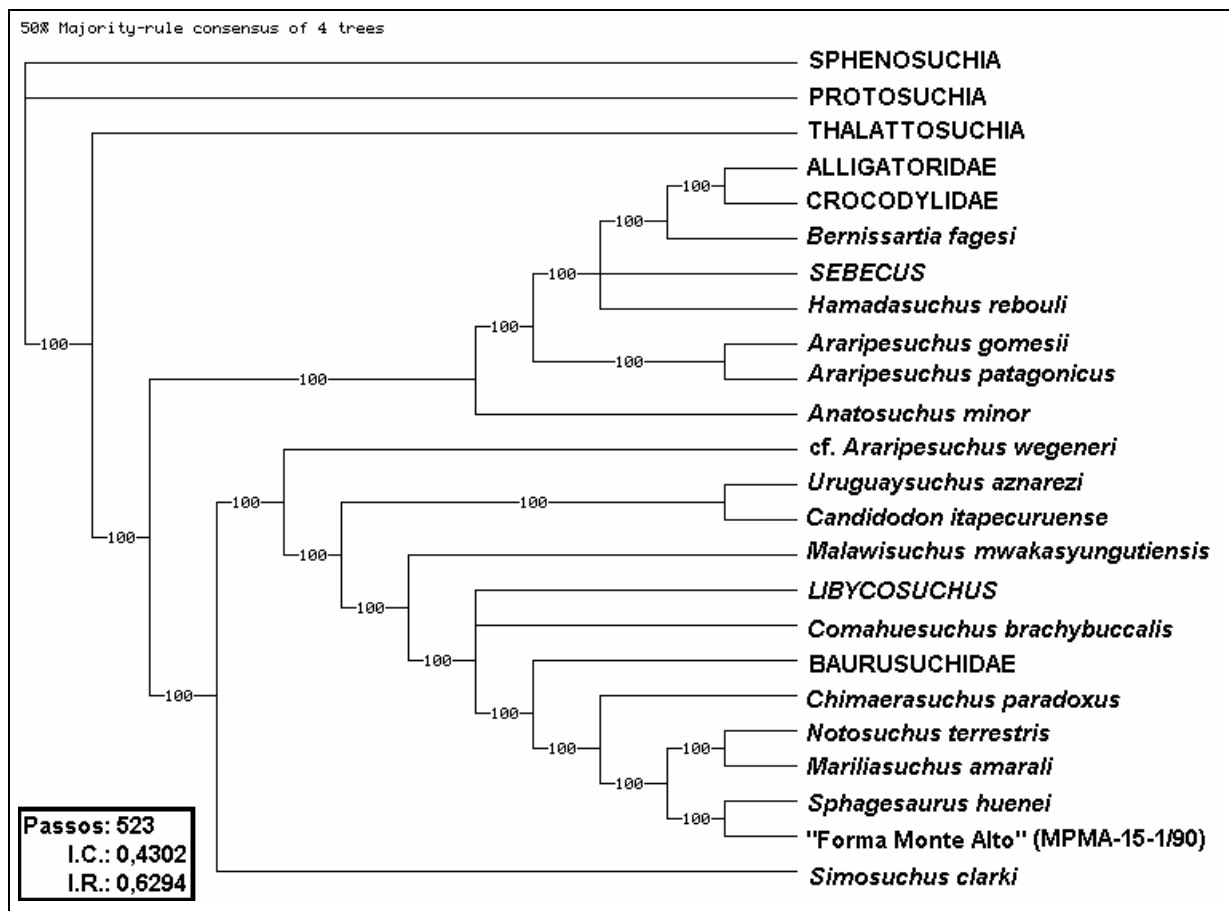


Figura 90: Consenso de Maioria para quatro topologias obtidas a partir de análise filogenética ordenada, apresentando topologia idêntica ao consenso estrito. I.C. = índice de consistência; I.R. = índice de retenção. Números nos nós dos cladogramas representam frequência dos mesmos no conjunto de topologias.

Em relação às espécies do grupo estudado, *Notosuchus* e *Marillasuchus* mostram íntima relação filogenética, o mesmo ocorrendo com *Sphagesaurus huenei* e “Forma Monte Alto”. As quatro espécies, por sua vez, formaram um clado mais abrangente, exclusivo, presente em todas as topologias, em ambas as análises (figuras 89 e 90). *Marillasuchus* nunca se apresenta como grupo-irmão de *Candidodon*, nem mesmo relação de parentesco mais próxima.

*Anatosuchus* somente participa da linhagem de *Notosuchus* em um cladograma, estando associado à filogenia de Eusuchia nas demais topologias. O mesmo ocorre com *Araripesuchus*, nesta mesma topologia (Anexo 11, topologia 14).

A análise não ordenada apresentou o restante dos terminais em posições bastante variáveis em Metasuchia, resultando em uma politomia basal no Consenso Estrito (Figura 89). Dstes, o clado que mostra posição mais sujeita a variação na análise não ordenada é *Libycosuchus*. O gênero figura como grupo-externo de todas as outras linhagens metassuquianas em uma das topologias (Anexo 11, topologia 02). Nas outras aparece

sempre mais associado a linhagem de *Notosuchus* que à filogenia de Eusuchia, também em posição bastante variável. Os demais terminais aparecem sempre mais associados a linhagem de *Notosuchus* que aquela de Eusuchia, mas em posição algo variável.

Por outro lado, a análise com ordenação de caracteres apresenta um padrão muito mais definido, havendo variação apenas na posição de dois táxons, *Hamadasuchus rebouli* e *Libycosuchus*. Os demais mantêm o mesmo padrão, estando distribuídos em dois grandes clados metassuquianos.

O primeiro grupo corresponde ao clado que origina eventualmente Eusuchia, ao qual sempre estão associados *Hamadasuchus*, *Sebecus*, *Araripesuchus* e *Anatosuchus*. O segundo grupo corresponde a linhagem que dá origem a *Notosuchus*, no qual estão sempre inclusos cf. *Araripesuchus wegneri*, *Simosuchus*, *Candidodon*, *Uruguaysuchus*, *Comahuesuchus*, *Libycosuchus*, *Malawisuchus*, *Chimaerasuchus*, *Mariliasuchus*, *Sphagesaurus huenei*, “Forma Monte Alto” e Baurusuchidae.

Neste segundo grupo *Uruguaysuchus* se apresenta como grupo-irmão de *Candidodon*. *Chimaerasuchus* seria grupo-externo ao clado ((*Notosuchus* + *Mariliasuchus*) + (*Sphagesaurus huenei* + “Forma Monte Alto”)). Baurusuchidae e *Comahuesuchus* seguem-se como terminais progressivamente mais externos.

Nenhuma das topologias obtidas na análise ordenada foi absolutamente concordante com aquelas conseguidas em análises não-ordenadas. Ainda assim, como previamente detalhado, as topologias apresentam vários pontos em comum.

O terminal cf. *Araripesuchus wegneri* não apresentou qualquer forma mais próxima com *Hamadasuchus rebouli*, como prevêem Prasad & Broin (2002), ou com *A. gomesii* e *A. patagonicus*, como descreve Buffetaut (1981, 1982).

*Candidodon* e *Malawisuchus* apenas se apresentam como grupos-irmãos, formando um clado exclusivo, em uma única topologia da análise não ordenada (Anexo 11, topologia 13). Ainda assim, *Candidodon* aparece como espécie próxima a *Malawisuchus* na maioria das topologias da análise não ordenada (Anexo 11, topologias 01-09, 12-14), porém nunca ocorre como grupo-irmão de *Mariliasuchus* em qualquer análise.

*Simosuchus* nunca apresenta relação de parentesco mais próxima com *Chimaerasuchus*, embora possa apresentar alguma relação com *Candidodon*, *Malawisuchus* e *Uruguaysuchus*.

Baurusuchidae não aparece nunca como grupo-irmão de *Sphagesaurus huenei*, muito embora em duas topologias da análise não ordenada forme um clado exclusivo com *Chimaerasuchus*. Em nenhuma topologia baurussúquidos apresentam qualquer relação de parentesco próximo com *Sebecus*.

O terminal Baurusuchidae varia entre uma posição metassuqiana basal e uma outra mais próxima ao clado ((*Notosuchus* + *Mariliasuchus*) + (*Sphagesaurus huenei* + “Forma Monte Alto”)). *Sebecus*, por outro lado, se encontra sempre associado ao terminal Eusuchia.

De particular interesse é a ocorrência do grande clado (*Comahuesuchus* + (Baurusuchidae + (*Chimaerasuchus* + ((*Notosuchus* + *Mariliasuchus*) + (*Sphagesaurus huenei* + “Forma Monte Alto”)))), presente em duas das topologias da análise ordenada e em outras oito da não ordenada.

Incluindo-se a presença de *Libycosuchus*, em posição algo variável no âmbito do clado, o agrupamento em questão passa a figurar em todas as topologias da análise ordenada e em 10 topologias da análise não-ordenada.

### VI.3 – POSIÇÃO SISTEMÁTICA DE *CHIMAERASUCHUS PARADOXUS*

Foram produzidas matrizes adicionais com o intuito de avaliar o terminal *Chimaerasuchus*. Em essência buscou-se verificar se o conjunto de dados, hora em uso, permite uma classificação inequívoca no âmbito do clado (Baurusuchidae + (*Chimaerasuchus* + (*Mariliasuchus* + *Notosuchus*) + (*Sphagesaurus huenei* + “Forma Monte Alto”))).

Os dados obtidos apresentam alguns resultados significativos. No total, quatro conjuntos de informações foram simulados (Anexo 13), permitindo uma avaliação das possibilidades de relacionamento filogenético com Protosuchia, *Notosuchus*, *Sphagesaurus* ou Eusuchia. Foram considerados apenas elementos referentes ao Consenso Estrito para cada caso apresentado (Figura 91).

*Chimaerasuchus*, complementado com informações de Protosuchia, permanece ainda incluso no âmbito do clado (Baurusuchidae + (*Chimaerasuchus* + (*Mariliasuchus* + *Notosuchus*) + (*Sphagesaurus huenei* + “Forma Monte Alto”))), na mesma posição obtida na análise filogenética ordenada. O mesmo ocorreu quando o terminal *Chimaerasuchus* foi completado com dados de *Notosuchus*.

Na topologia obtida, *Chimaerasuchus* ainda mostra maior relação com *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Sphagesaurus huenei* e “Forma Monte Alto”, do que com Baurusuchidae e *Comahuesuchus*. Neste caso porém houve alteração da topologia interna, permanecendo *Mariliasuchus* como grupo-externo ao clado (*Sphagesaurus huenei* + “Forma Monte Alto”) e *Notosuchus* como elemento ainda mais externo.

*Chimaerasuchus*, complementado com informações de Eusuchia, reverte a uma posição basal em Metasuchia, alienado-se de *Notosuchus*, *Mariliasuchus* e *Sphagesaurus*. Por fim, quando *Chimaerasuchus* foi complementado com informações de *Sphagesaurus*

*huenei*, passou a atuar como grupo-irmão do clado (*S. huenei* + “Forma Monte Alto”), ficando Notosuchidae externo a este conjunto.

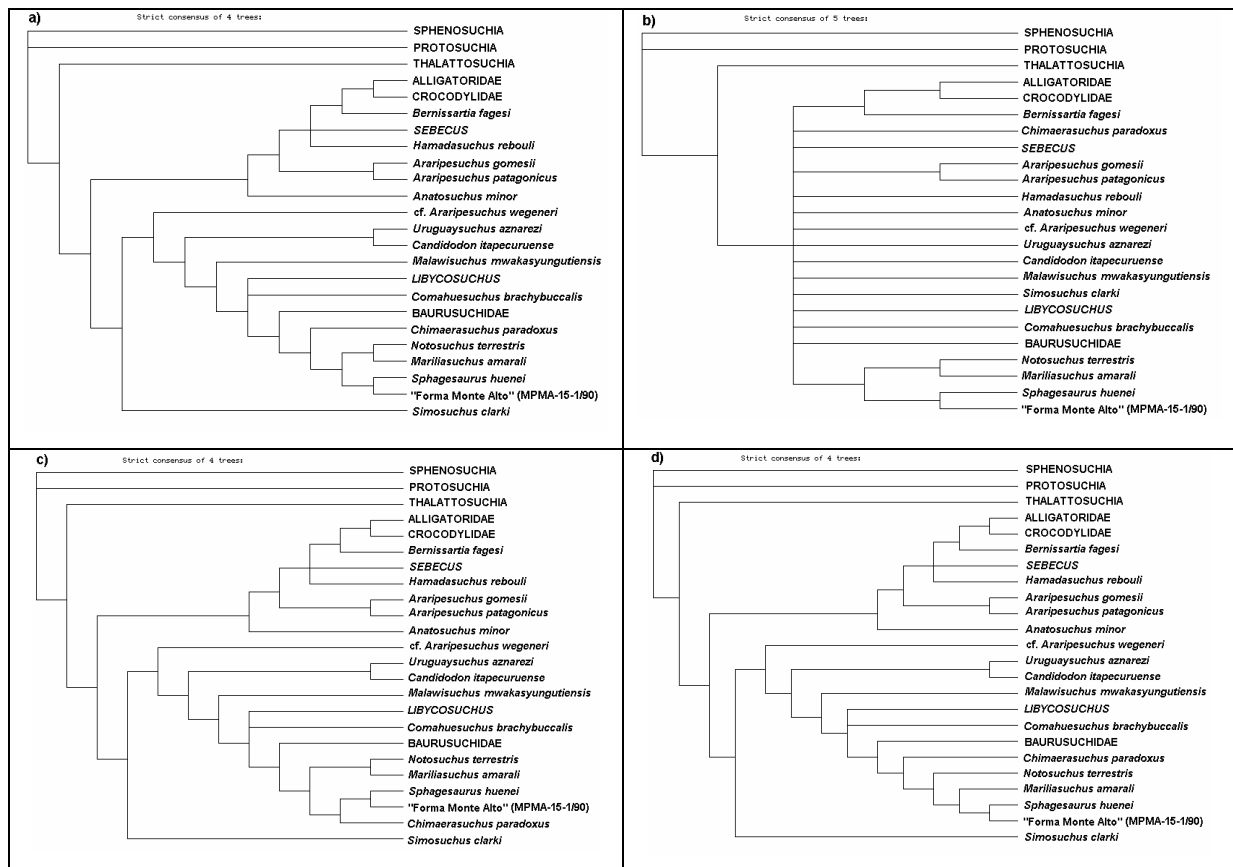


Figura 91: Diferentes topologias obtidas, resumidas em consenso estrito, referente a cada um dos diferentes conjuntos de dados miméticos para *Chimaerasuchus paradoxus*, simulando outros grupos de crocodylomorfos. Análises feitas com ordenação. a) dados simulando Protosuchia, referente a quatro topologias; b) dados simulando Eusuchia, referente a cinco topologias; c) dados simulando *Notosuchus*, referente a quatro topologias; d) dados simulando *Sphagesaurus*, referente a quatro topologias.

Efetivamente o conjunto de dados de *Chimaerasuchus paradoxus* permite incluir esta espécie nos clados Mesoeucrocodylia e Metasuchia, mesmo que informações consideradas importantes não tenham sido preservadas no material fóssil (a posição das coanas, por exemplo). Mesmo apresentando conjunto de características idênticas a *Protosuchus* ou *Hemiprotosuchus*, *Chimaerasuchus* ainda permanece no âmbito de Metasuchia e características plesiomórficas, por exemplo coanas entre maxilares e palatinos, seriam consideradas reversões ou convergências.

Este mesmo conjunto de informações também sugere que *Chimaerasuchus* não apresente, mesmo que potencialmente, uma relação de parentesco exclusiva com *Notosuchus* ou com o clado (*Notosuchus* + *Marillasuchus*).

Por outro lado, a complementação do terminal *Chimaerasuchus* com informações de Eusuchia permite observar que a posição deste clado é ainda incerta no âmbito de Metasuchia. Efetivamente pode apresentar mudança significativa de posicionamento na topologia dos metassúquios, a partir de novas análises e eventual descrição de materiais adicionais.

#### VI.4 – OBSERVAÇÕES REFERENTES ÀS FORMAS NÃO INCLUÍDAS NA ANÁLISE FILOGENÉTICA

Parte dos morfótipos reportados é representada por materiais em baixo estado de conservação, freqüentemente incompletos, claramente insuficientes para inclusão em uma análise filogenética. Nesta categoria estão as formas “Camarões”, “Malawi”, “Naskal” e “New South Wales”. Eventualmente poderão representar novas espécies, associáveis aos notossuquianos aqui tratados. Da mesma forma, poderão se revelar material associável com outros grupos de crocodilomorfos (formas “Camarões”, “Malawi” e “Naskal”) ou com agrupamentos completamente diferentes (“Forma New South Wales”). Nenhuma inferência adicional pode ser extraída, a partir das informações disponíveis.

Apenas as formas “Camarões” e “Malawi” parecem, pela várias descrições e associações, representar material dentário do gênero *Hamadasuchus*, eventualmente representando a espécie *H. rebouli* ou a cf. *Araripesuchus wegeneri*.

Outros materiais se encontram bem preservados, faltando porém uma descrição mais apurada dos espécimens. Isso ocorre com as formas “La Buitrera I” e “La Buitrera II”. A descrição das formas “La Buitrera I”, “La Buitrera II” e “Madagascar”, embora limitadas e potencialmente enganosas, sugerem a existência de novos materiais associáveis ao gênero *Araripesuchus*.

A “Forma Peirópolis”, representada por material fragmentário, seria eventualmente associável com os gêneros *Mariliasuchus* ou *Sphagesaurus*. A descrição de “dentes posicionados lado a lado” pode ser reinterpretada como uma deformação ou uma confusão na orientação do espécimen, que na verdade se restringe a um fragmento de mandíbula. Uma vez que procede do Membro Serra da Galga da Formação Marília, parece mais provável que represente realmente um espécimen de *Sphagesaurus*. A “Forma Presidente Prudente” também parece apresentar grande semelhança a *Sphagesaurus*.

A “Forma Parecís” apresenta a melhor descrição, no presente momento registrada, entre as formas em questão. Suas características principais, crânio alto, rostro curto e afilado, longa sínfise mandibular com participação do esplênico, forma e disposição dos dentes, avaliadas junto à hipótese filogenética final deste trabalho, parecem corroborar a sugestão inicial de Marconato *et al.* (2003), que classificam o exemplar como representante

da Família Notosuchidae. Sua alocação como gênero novo ou previamente descrito dependerá do desenvolvimento de novos estudos sobre este material. As inferências presentes sugerem que os sedimentos de onde provêm estes materiais tenham se depositado no Cretáceo, como proposto por Marconato *et al.* (2003), porém mais especificamente no neo-Cretáceo. Evidentemente esta correlação poderá ser refinada, uma vez que estes restos sejam filogeneticamente associados a um dos gêneros previamente conhecidos da família Notosuchidae.

## VII – DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Os resultados obtidos ao longo do trabalho de revisão permitiram a constatação de algumas informações relevantes com relação ao grupo *Notosuchia* e seus subagrupamentos.

*Notosuchia sensu* Gasparini (1971) é um clado parafilético, uma vez que *Araripesuchus* se encontra mais associado a *Eusuchia* que aos demais notossúquios. Ademais inclui pelo menos parte dos considerados *Sebecosuchia* (*Baurusuchidae*) como parte de seu grupo.

O uso do termo *Notosuchia*, muito embora prático e operacional em vários sentidos, parece estar razoavelmente dissociado do contexto evolutivo do grupo, talvez apresentando uma melhor aplicação em um sentido paleoecológico. Eventuais novos estudos sobre a evolução de *Mesoeucrocodylia* poderiam trazer a possibilidade de associação do termo *Notosuchia* com uma linhagem divergente da linhagem que culmina em *Eusuchia*, também ainda não nominada, de forma mais próxima a concepção de *Notosuchia* em Ortega *et al.* (2000).

No contexto atual sugere-se que o nome *Notosuchia* seja usado como uma qualificação inespecífica, sem implicações filogenéticas, como o fazem usam Clemens *et al.* (2003). Seria então nome aplicado para *Mesoeucrocodylia* não neossuquianos de porte pequeno, rosto curto e hábito possivelmente omnívoro, com narinas francamente terminais. Esta última característica excluiria *Araripesuchus gomesii* e *A. patagonicus*, mas incluiria *Anatosuchus*. Esta abordagem preserva o sentido original do termo, em vez de subvertê-lo para a acomodação de “novos” crocodilianos com características nitidamente opostas a esta concepção.

Muito embora em seu conjunto *Notosuchia* se mostre um grupo parafilético (por excluir descendentes, como por exemplo baurussúquidos), ainda existe a necessidade de avaliação filogenética de subagrupamentos. A pequena resolução de informações referente aos clados mais basais, sugere que trabalhos mais detalhados de descrição anatômica devam ser antes conduzidos para permitir um melhor posicionamento de *Libycosuchus*, *Simosuchus*, *Anatosuchus* e cf. *Araripesuchus wegneri*. A inclusão de exemplares destas espécies em uma biblioteca digital, a partir do uso de tomografia computadorizada, facilitaria sobremaneira o desenvolvimento de estudos em evolução de *Crocodylomorpha*.

A Família *Candidodontidae*, sugerida por Nobre & Carvalho (2002b), não encontra um suporte adequado nesta análise filogenética. Do mesmo modo, o táxon *Candidodontidae*, como descrevem Carvalho *et al.* (2004), não encontrou qualquer embasamento. Sugere-se portanto que não seja adotada para agrupamento de *Candidodon itapecuruense* com outro

clado, porém apenas enquanto família monotípica, com descrição formal segundo a taxonomia tradicional.

A Família Uruguaysuchidae também pode ser considerada um grado, uma vez em sua concepção original englobaria *Araripesuchus*. Um agrupamento um pouco mais restrito não encontra suporte na análise não ordenada e apresentaria representantes de outras famílias, como parte de sua composição (Comahuesuchidae, Notosuchidae, Sphagesauridae, Baurusuchidae). Sua redefinição é possível, abarcando apenas *Uruguaysuchus aznarezi*, como proposto por Carvalho *et al.* (2004). Esta família poderia incluir ainda com alguma segurança *Candidodon*, como indicado pela análise ordenada (100%) e pelo Consenso de Maioria da análise não ordenada (+70%), mas prefere-se considerar este como um relacionamento provável. Futuros estudos poderão desenvolver melhor a questão a partir da observação direta de materiais de *Candidodon* e da descrição de novos materiais de *Uruguaysuchus*.

*Uruguaysuchus* deve ser considerado monoespecífico, uma vez que faltam evidências que corroborem a existência de *U. terrai*. A manutenção deste último clado pode ser potencialmente enganosa, sendo mais adequada a sua inclusão na sinonímia de *U. aznarezi*. Esta última pode ser considerada como espécie válida, muito embora algumas de suas características dentárias sejam consideradas dúbias. A espécie *Uruguaysuchus aznarezi*, assim como o gênero, merecem uma redescrição a partir de neótipo devidamente documentado, depositados em instituição de pesquisa.

A Família Comahuesuchidae pode ser considerada polifilética na concepção de Sereno *et al.* (2003), uma vez que *Anatosuchus* representa um grupo claramente não associado a *Comahuesuchus*. Os resultados deste estudo claramente corroboram Martinelli (2003). Considera-se mais adequado excluir *Anatosuchus* desta família, mantendo sua descrição original, como estabelecido em Bonaparte (1991), apenas para *Comahuesuchus*.

A Família Notosuchidae pode ser considerada monofilética uma vez que seja composta apenas por *Notosuchus terrestris* e *Mariliasuchus amarali*. Ainda assim exige uma redescrição, com uma definição mais acurada de suas características diagnósticas, por exemplo ocorrência de fenestras maxilo-palatinas, septo intercoanal e flexão dorsal do ramo posterior do jugal. Observa-se ainda que nenhum representante da família apresenta exposição de vômer na superfície do pálato, como indicam Carvalho *et al.* (2004). Efetivamente, no âmbito das espécies “mesossuquianas” tratadas, apenas *Simosuchus clarki* apresenta esta característica.

*Mariliasuchus amarali* representa seguramente grupo-irmão de *Notosuchus terrestris*, o que fica evidente, senão pelo estudo morfo-anatômico dos espécimens, por todas as topologias obtidas nas análises filogenéticas realizadas. Considerando-se a definição

original da Família Notosuchidae, bem como sua descrição original, parece mais adequado manter a espécie na família Notosuchidae do que no táxon Candidodontidae.

A Família Sphagesauridae, anteriormente considerada como *incertae sedis* entre os mesossuquianos, ou eventualmente entre Notosuchia, pode ser seguramente considerada como grupo-irmão de Notosuchidae. A “Forma Monte Alto” é, sem dúvida, grupo-irmão de *Sphagesaurus huenei*. A Família Sphagesauridae passa portanto a ser composta por duas espécies distintas e, como sugerido na avaliação de clados, pertencentes a um mesmo gênero.

Outros representantes do grupo precisam de estudos mais detalhados para determinação adequada de suas relações filogenéticas. Neste contexto *Malawisuchus*, *Simosuchus* e cf. *Araripesuchus wegneri* podem ser melhor considerados como *Metasuchia incertae sedis*.

Reitera-se ainda que a associação dos clados acima com a linhagem que origina Notosuchidae, Baurusuchidae, Sphagesauridae e Comahuesuchidae é sustentada pelo Consenso Estrito da análise ordenada (nunca menos que 100%), e parcialmente pelo Consenso de Maioria da análise não ordenada (nunca menos que 57%).

Também sugere-se considerar *Anatosuchus* e *Libycosuchus* como *Metasuchia incertae sedis*. Reitera-se que a falta de informações referentes a *L. brevirostris* é notável para um exemplar descrito a um tempo considerável. Fotos estereoscópicas e desenhos do material se mostram fundamentais em estudos sobre evolução de crocodilomorfos metassuquianos, assim como a avaliação da relação desta espécie com outros materiais associados ao gênero.

*Chimaerasuchus paradoxus* ainda representa um problema taxonômico, evolutivo e geológico, mas algumas considerações podem ser feitas com alguma segurança. Não há indicações sustentando que esta espécie seja um Notosuchidae, muito embora possa representar o grupo-irmão de Sphagesauridae. A manutenção de uma Família Chimaerasuchidae é possível e desejável. Sugere-s, porém, que sua definição seja revisada e não permaneça presa ao conceito filogenético, pois na proposta de Carvalho *et al.* (2004) este taxon está definido como *Chimaerasuchus* + *Simosuchus*, seu ancestral comum e todos os seus descendentes (hipótese refutada ao longo deste estudo).

Não parece possível, sob nenhum aspecto, que *Chimaerasuchus paradoxus* seja uma espécie de Sphenosuchia ou Protosuchia, visto que a simulação de características destes clados, no conjunto de dados desta forma, não foi capaz de excluí-la do clado *Metasuchia*. *Chimaerasuchus* certamente representa uma forma metassuquiana e sua família poderia ocupar uma posição incerta neste clado. Como indicam os resultados da análise filogenética é bastante provável que seja originário de uma linhagem sul-americana, não laurasiana, sendo sua ocorrência na China mais facilmente explicada por dispersão.

Com relação a cf. *Araripesuchus wegneri*, observa-se que o conjunto de características exclui nitidamente esta espécie do gênero *Araripesuchus*. Uma vez que seja mantida, o gênero se torna polifilético. A possibilidade de cf. *A. wegneri* representar forma relacionada com *Hamadasuchus rebouli*, levantada por Prasad & Broin (2002), também não encontra suporte neste estudo. Os materiais sob a designação cf. *Araripesuchus wegneri* devem ser portanto atribuídos a um novo gênero, como sugerem Ortega *et al.* (2000). A espécie seria classificada como *Metasuchia incertae sedis*. No âmbito deste trabalho, será designado como “Gênero A” para facilitar seu referenciamento.

*Araripesuchus* por outro lado pode efetivamente ser considerado como grupo-irmão de *Neosuchia*, muito embora análises mais abrangentes sejam desejáveis para isto. O gênero pode permanecer como *Metasuchia incertae sedis*, porém no âmbito de uma família própria, uma vez que novas espécies relacionadas se encontram em descrição, sendo designada como “Família A”.

Embora não tenha sido objetivo deste trabalho, observa-se que sebecidos e baurussúquidos provavelmente não devem formar uma unidade monofilética, havendo portanto a possibilidade da Infraordem Sebecosuchia representar um clado merofilético (*contra* Colbert, 1946; Langston, 1973) (como em Benton & Clark, 1988; Clark, 1994). Reitera-se a necessidade de um estudo de revisão atenta desta divisão infraordinal. O mesmo parece ocorrer com relação o clado Ziphosuchia, uma vez que a definição deste agrupamento ocorre com base no clado Sebecosuchia. Em seu conjunto, as hipóteses obtidas permitiram a construção de uma árvore evolutiva, sumarizando as principais informações obtidas (Figura 92).

Observa-se que uma série de táxons definidos em Carvalho *et al.* (2004) parecem não encontrar suporte nesta proposta filogenética ou mesmo na árvore evolutiva inferida. Peirosauomorpha (definido como *Araripesuchus* + Peirosauroidea + *Candidodontidae*), no contexto desta análise, se apresenta ao menos como sinônimo junior de *Metasuchia* pela posição de *Araripesuchus* e *Candidodon*. Uma vez que este agrupamento é essencial para a definição de *Notosuchia* apresentada pelos mesmos autores (*Ziphosuchia* + *Peirosauomorpha*), esta também não se apresenta como válida.

Na verdade, como vários nomes se encontram seqüencialmente usados para sustentar outras definições em Carvalho *et al.* (2004), a invalidação de *Peirosauomorpha* cria um “efeito-cascata”, levando a invalidação de outros cinco agrupamentos definidos ou redefinidos (*Notosuchia*, *Terriasuchia*, *Notosuchiformes*, *Notosuchimorpha* e *Gondwanasuchia*).

Por outro lado, um clado anteriormente não reportado ou descrito na bibliografia se apresenta fortemente corroborado pelo conjunto das análises. Este grupo não nominado comporta de forma exclusiva as famílias *Notosuchidae* e *Sphagesauridae* (*Notosuchus*

*terrestris*, *Mariliasuchus amarali*, *Sphagesaurus huenei* e a “Forma Monte Alto”), podendo representar uma divisão superfamiliar nova, aqui designada como “Superfamília A”, para facilitar seu referenciamento (Figura 92).

Esta superfamília seria caracterizada especialmente pela ocorrência de dentes com implantação oblíqua, ornamentado com cristas basais-apicais macroscópicas sem anastomose, carenas serrilhadas em um padrão zifomorfo (formadas por tubérculos isolados, freqüentemente anisomorfos), compressão lateral assimétrica das coroas em dentes medianos e posteriores, dentes maxilares sempre molariformes e ausência do caniniforme hipertrofiado do maxilar, entre as características apomórficas mais evidentes. Morfologias diagnósticas adicionais podem ser observadas nas fenestras supratemporais, nos maxilares e pré-maxilares.

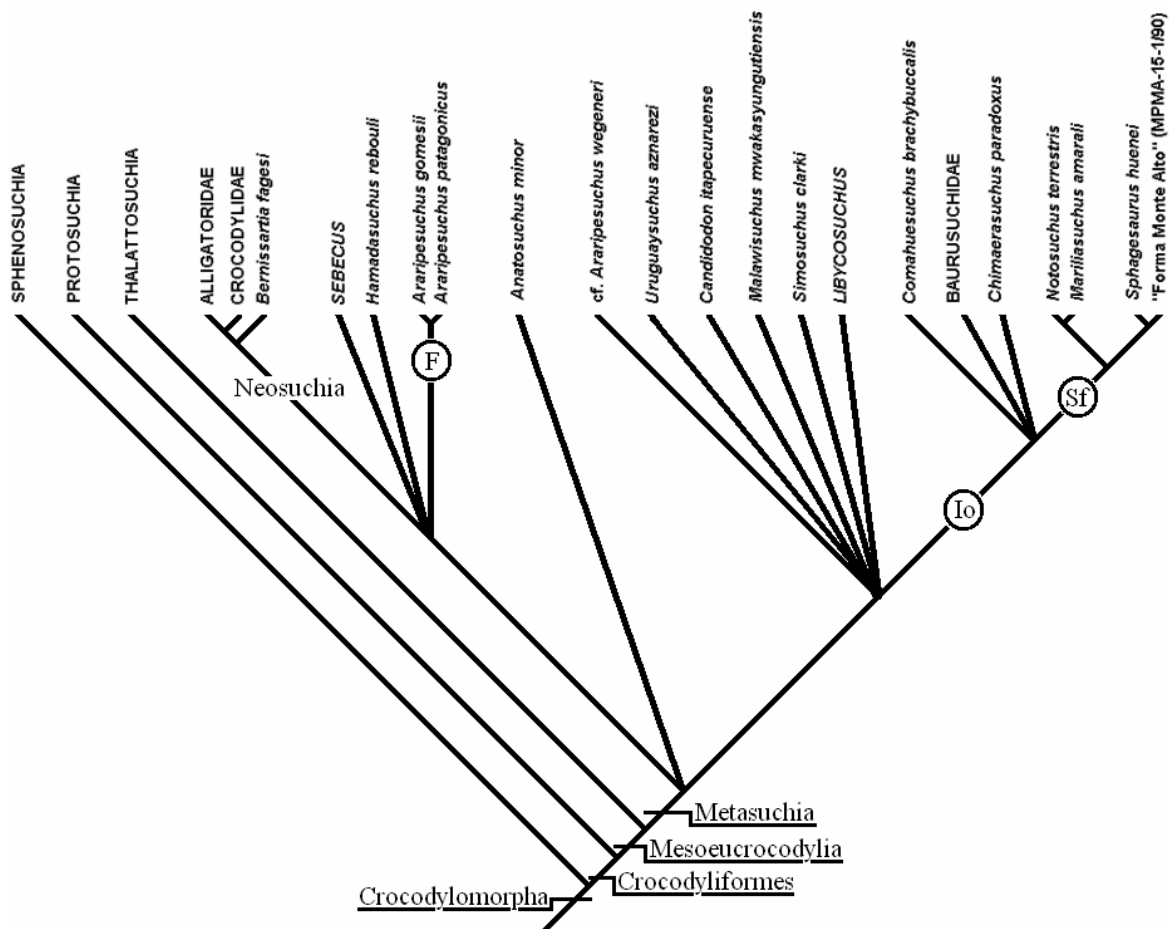


Figura 92: Árvore evolutiva baseada no conjunto de hipóteses filogenéticas obtidas. Observa-se que os resultados são bastante concordantes com Benton & Clark (1988) em sua concepção geral, incluindo a ocorrência do clado Metasuchia. Indicados nos círculos, estão as posições de clados propostos neste trabalho (F - Família; Sf - Superfamília; Io - Infraordem).

Outro clado cuja descrição é possível englobaria certamente as famílias Notosuchidae, Sphagesauridae e Baurusuchidae, eventualmente na categoria de infraordem, aqui designada como “Infraordem A” para facilitar seu referenciamento (Figura 92).

A construção das narinas internas representaria característica diagnóstica neste caso. Para estas famílias as coanas sempre estão localizadas posteriormente à metade das fenestras sub-oculares, apresentando forma de um triângulo (vértice anterior e base posterior). O bordo anterior é composto sempre pelos palatinos, apresentando uma posição mais baixa, com o bordo posterior formado pelos pterigóides, em uma posição mais elevada, fornecendo ao conjunto uma orientação pôstero-ventral. Em todos os casos, está presente um septo intercoanal. O ectopterigóide pode participar de seus bordos externos em alguns casos. Além disto, os pterigóides sempre se encontram excluídos do bordo posterior das fenestras sub-oculares.

No âmbito deste clado, além das famílias previamente mencionadas, poderão ser incluídas Comahuesuchidae e eventualmente Libycosuchidae, bem como *Chimaerasuchus paradoxus*. Embora relacionadas na análise filogenética, não apresentam a preservação de estruturas das narinas internas e não podem ser definitivamente relacionados ao clado ora sugerido.

A “Infraordem A”, como foi provisoriamente designada acima, não pode ser considerada como equivalente a Ziphosuchia, pela posição ocupada por *Sebecus*. O clado Ziphosuchia foi proposto por Ortega *et al.* (2000) a partir da taxonomia filogenética, sendo definido pela associação entre *Notosuchus*, *Libycosuchus* e Sebecosuchia (que inclui *Sebecus*). Ademais, a “Infraordem A” inclui adicionalmente *Marillasuchus*, *Sphagesaurus* e provavelmente *Comahuesuchus*. Por fim, a posição de *Libycosuchus* não parece estar devidamente estabelecida. Efetivamente, Zifosuchia não representa agrupamento corroborado neste trabalho, como previamente mencionado.

Considera-se também que esta “Infraordem A” não seria plenamente comparável ao agrupamento Notosuchia *sensu* Gasparini (1971), por incluir parte dos Sebecosuchia e estar baseado em outro conjunto de características. Da mesma forma, Notosuchia *sensu* Carvalho *et al.* (2004) não corresponde a esta descrição, por incluir e Sebecosuchia e Ziphosuchia como um todo.

Uma proposta taxonômica necessariamente precisa surgir com base na simples reavaliação de materiais. Esta proposição, mais conservadora, parte apenas do que se encontra no momento estabelecido e do que se considera consensual na comunidade (Anexo 14).

A partir da descrição dos cladogramas sugeridos (“Superfamília A” e “Infraordem A”), uma proposição mais adequada pode ser apresentada (Anexo 15). Em qualquer destas propostas, consideramos desnecessária a adoção de nomes criados com base na

nomenclatura filogenética, além da redescrição dos táxons Chimaerasuchidae e Candidodontidae como famílias formais, no âmbito da taxonomia tradicional.

Os padrões obtidos na análise filogenética merecem alguma atenção em relação a sua distribuição biocronológica e espacial. O gênero *Araripesuchus* parece estar realmente isolado da África, o que é curioso, uma vez que está presente em Albiano/eo-Cenomaniano da América do Sul. Ao mesmo tempo, nenhuma espécie sul-americana parece apresentar relação mais próxima com cf. *Araripesuchus wegneri*.

A situação observada em cf. *Araripesuchus wegneri* parece se repetir com *Anatosuchus*, *Malawisuchus* e *Simosuchus*, sem que exista evidência significativa da relação destes clados com outros sul-americanos, ou mesmo entre si.

A Família Uruguaysuchidae, como concebida ao final deste trabalho, seria composta apenas por uma forma sul-americana (*Uruguaysuchus aznarezi*), restrita ao Cretáceo Inferior. O mesmo ocorre com *Candidodon itapecuruense*.

A relação sugerida na análise entre os materiais de *Uruguaysuchus*, *Candidodon*, *Malawisuchus* e *Simosuchus* é considerada como duvidosa, tanto pela necessidade de avaliação direta de material, quanto pela imprecisão das informações presentes na bibliografia. Exceção feita a *Simosuchus*, uma vez que há exemplar disponível para observação em modelo digital (Rowe, 2004).

A “Infraordem A” representaria também um grupo da América do Sul, desenvolvido a partir do Cretáceo Superior, mais especificamente durante o Senoniano. Representando uma única possível exceção, *Chimaerasuchus* é reportado para uma unidade do Cretáceo inferior, sobre a qual muito poucas informações efetivamente existem. Isto talvez possa indicar que a Formação Wulong seja, na verdade, de idade neocretácica (Figura 93).

Alternativamente a “Infraordem A” poderia ter se diversificado a partir do Jurássico Superior ou Cretáceo Inferior, o que também parece incongruente com a distribuição dos demais representantes do grupo. Na verdade é importante lembrar que o conjunto dos resultados não permite a inclusão segura de *Chimaerasuchus* na “Infraordem A”, ou mesmo sua exclusão da “Superfamília A”, de forma que a sugestão de uma idade neocretácica para a Formação Wulong é meramente especulativa.

A “Superfamília A”, por outro lado, parece ser realmente composta apenas por representantes sul-americanos do Cretáceo Superior (provavelmente Senoniano). Isto sugere que a diversificação e a distribuição deste grupo tenha se dado após o Cenomaniano e que quaisquer mecanismos de isolamento da América do Sul possam ter se processado antes da ocorrência deste evento de surgimento e dispersão.

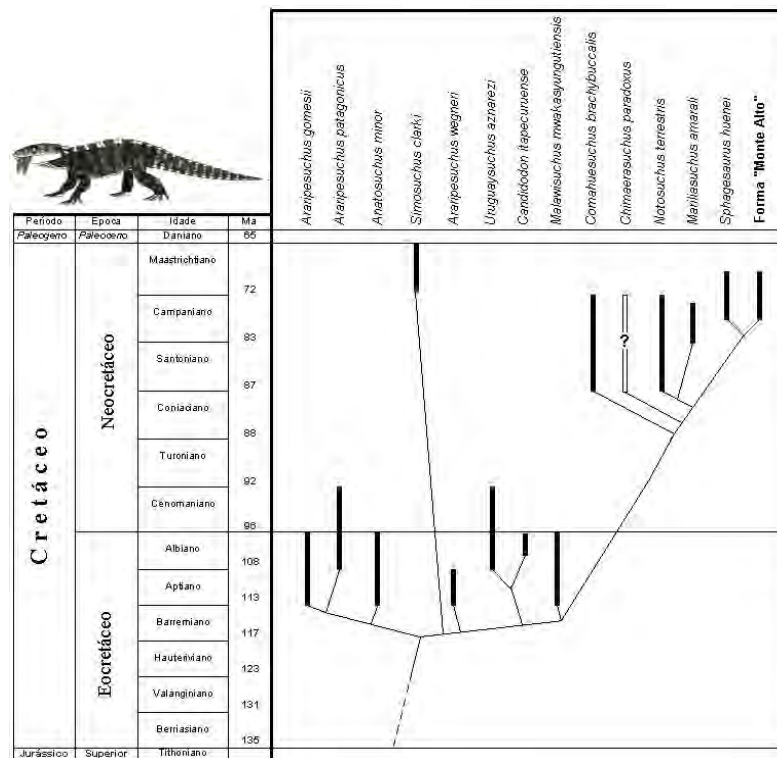
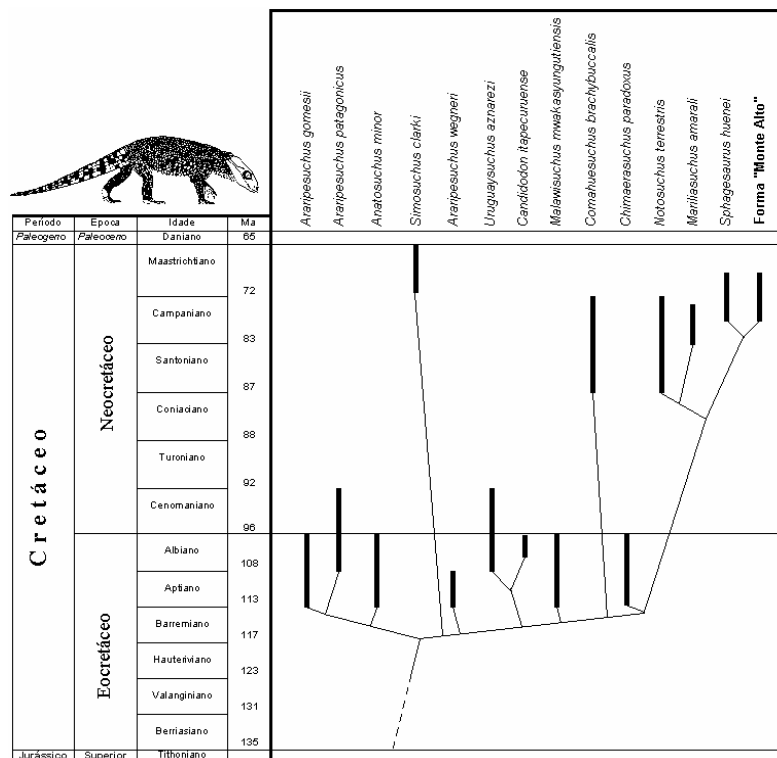


Figura 93: Árvores evolutivas baseadas na análise filogenética ordenada, levando em conta a distribuição biocronológica das espécies do grupo de estudo: a) distribuição tradicional, onde a filogenia foi integralmente adaptada a distribuição cronológica; b) árvore evolutiva proposta, sugerindo nova distribuição cronológica para *Chimaerasuchus paradoxus* (desenhos por F. A. Elias).

Também é interessante a ocorrência da “Superfamília A” na América do Sul por suas adaptações alimentares. O conjunto de características presentes em Notosuchidae e Sphagesauridae demonstra que estas espécies eram razoavelmente especializadas em uma alimentação diferente do padrão carnívoro/piscívoro, mais comum em crocódilomorfos. A diminuição do número de elementos envolvidos com a captura de alimento (dentes caniniformes anteriores) é evidente em relação à quantidade e desenvolvimento dos elementos dentários envolvidos no processamento do alimento.

O uso de superfícies largas de abrasão pelo contato lateral entre dentes, em Notosuchidae e Sphagesauridae, pode indicar a preferência por uma dieta de folhas, enquanto a estrutura robusta dos elementos dentários parece sugerir que talos ou sementes fossem o alimento preferido. Na realidade, embora pudessem teoricamente ingerir uma ampla gama de alimentos, fica claro que estas não eram formas predadoras típicas.

A presença de formas onívoras (potencialmente herbívoras exclusivas) especializadas em vegetais duros compõe um cenário interessante para a interpretação das formações Araçatuba/Adamantina (Brasil) e Bajo de La Carpa (Argentina).

Na realidade, ambientes áridos e semi-áridos freqüentemente desenvolvem, de modo convergente, formas vegetais com folhas e caules mais grossos, com camadas mais espessas de celulose, além de sementes mais resistentes a dessecação. As características da dentição de *Notosuchus terrestris*, *Mariliasuchus amarali*, *Sphagesaurus huenei* e da “Forma Monte Alto” corroboram as interpretações paleoecológicas para estas regiões, indicando a extensiva presença de espécies que poderiam atuar como consumidores primários nestas localidades.

**XVIII – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- AMORIM, D. S. 1997. **Elementos básicos de Sistemática Filogenética**. Ribeirão Preto: Holos & Sociedade Brasileira de Entomologia. 276p.
- \_\_\_\_\_. **Fundamentos de Sistemática Filogenética**. Ribeirão Preto: Holos. 156p.
- ANAISSE JR., J.; TRUCKENBRODT, W.; ROSSETTI, D. F. 2001. Fácies de um sistema estuarino-lagunar no Grupo Itapecuru, Área de Açailândia/MA, Bacia do Grajaú. *In*: Rossetti, D. F. Góes, A. M.; Truckenbrodt, W. (Eds.). 2001. **O Cretáceo na Bacia de São Luis-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi. p.119-150.
- ANDRADE, M. B.; BERTINI, R. J. 2003. Morfologias craniana e dentária de um novo crocódilomorfo do Cretáceo Superior brasileiro (Notosuchia, Uruguaysuchidae) e comentários sobre seus possíveis hábitos alimentares. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18., 2003, Brasília. **Resumos...** Brasília: Sociedade Brasileira de Paleontologia / Universidade de Brasília. p.43-44.
- AVILLA, L. S. 2002.. **Análise filogenética dos Mesoeucrocodylia basais da América do Sul e a evolução do Gondwana (Archosauria: Crocodyliformes)**. 91p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2002.
- AZEVEDO, S. A. K.; CAMPOS, D. A.; KELLNER, A. W. A. 1999. A new Notosuchidae from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.19, n.3, p.30A.
- \_\_\_\_\_.; CARVALHO, L. B.; SANTOS, D. D. 2004. Metodologias digitais aplicadas ao estudo de vertebrados. *In*: Carvalho, I. S. (Ed.). **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. v.2, p.51-56.
- BATEZELLI, A. 2003. **Análise da sedimentação cretácica no Triângulo Mineiro e sua correlação com áreas adjacentes**. 183p. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.
- BENTON, M. J. (Ed.). 1988. **The phylogeny and classification of the tetrapods**, Oxford: Clarendon Press, v.1.
- \_\_\_\_\_. 1990 **Vertebrate Paleontology**. London: Harper / Collins, 377p.
- \_\_\_\_\_.; 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. v.1, p.295-338.
- BERTINI, R. J. 1993. **Paleobiologia do Grupo Bauru, Cretáceo Superior continental da Bacia do Paraná, com ênfase em sua fauna de amniotas**. 493p. Tese (Doutoramento) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, 1993.
- \_\_\_\_\_. 2000. Répteis. *In*: CARVALHO, I. S. (Ed.). 2000. **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. p.543-577.

- \_\_\_\_\_. 2002. Os fósseis da Bacia Sergipe-Alagoas: os répteis (amniotas reptilianos). **Phoenix**, Aracaju, n.42: p.1-4.
- \_\_\_\_\_. 2004. Répteis. In: CARVALHO, I. S. 2004 (Ed.). **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. p.781-816.
- \_\_\_\_\_.; ARRUDA-CAMPOS, A. C. 1995. Ocorrência de Notosuchia (Crocodylomorpha) no Cretáceo Cuperior continental da Bacia do Paraná. CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 14., 1995, Uberaba. **Atas...** Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Paleontologia. p.20-21.
- \_\_\_\_\_.; CARVALHO, I. S. 1988. Paleobiological and phylogenetical comments about notosuchians, Cretaceous crocodylomorphs. In: CROCODYLIAN BIOLOGY AND EVOLUTION CONFERENCE, 1998, Brisbane. **Abstracts...** Brisbane, University of Queensland. p.15.
- \_\_\_\_\_.; CARVALHO, I. S. 1999. Distribuição cronológica dos crocodilomorfos notossúquios e ocorrências nas bacias cretácicas brasileiras. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO NO BRASIL, 5 / SIMPÓSIO SOBRE EL CRETÁCICO DE AMÉRICA DEL SUR, 1., 1999, Serra Negra. **Boletim...** Rio Claro: Universidade Estadual Paulista. p.517-523.
- \_\_\_\_\_.; MANZINI, F. F.; BRANDT NETO, M. 1999. Novas ocorrências de Baurusuchidae (Sebecosuchia : Crocodylomorpha) na região de General Salgado, Formação Adamantina (Cretáceo Superior) do Grupo Bauru na região Noroeste do Estado de São Paulo. **Acta Geologica Leopoldensia**, São Leopoldo, v.23, n.49, p.29-38.
- \_\_\_\_\_.; MARSHALL, L. G.; GAYET, M.; BRITO, P. 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (Upper Baurú Group, Late Cretaceous, Brazil), in their stratigraphic and paleobiogeographic context. **Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie Abhandlungen**, Stuttgart, v.188, n.1, p.71-101.
- \_\_\_\_\_.; NAVA, W. R.; CARVALHO, I. S. 1997. Notosuchians (Crocodylomorpha) from the Cretaceous Bauru Group (Marília County, São Paulo State - Brazil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v.69, n.1, p.142.
- BONAPARTE, J. F. 1971. Los tetrapodos del sector superior de la Formacion Los Colorados, La Rioja, Argentina. (Triásico Superior). **Opera Lilloana**, San Miguel de Tucumán, v.22, 184p. +IV.
- \_\_\_\_\_. 1978. El Mesozoico de America del Sur y sus tetrapodos. **Opera Lilloana**, San Miguel de Tucumán, v.26, 548p.
- \_\_\_\_\_. 1984. El intercambio faunístico de vertebrados continentales entre Américas del Sur y del Norte a fines del Cretáceo. In: CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 3., 1984. **Resumos....** v.2, p.438-450.

- \_\_\_\_\_. 1986. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. Simposio sobre evolution de los vertebrados mesozóicos. *In*: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 4., 1986. **Resumos....** v.2, p.63-95.
- \_\_\_\_\_. 1991. Los vertebrados fosiles de la Formacion Rio Colorado, de la Ciudad de Neuquen y cercanias, Cretácico Superior, Argentina. **Revista del Museo Argentino de Ciências Naturales**, v.4, n.3, p.31-63.
- \_\_\_\_\_. 1996. Cretaceous tetrapods of Argentina. **Münchner Geowiss**, München, v.30, p.73-130.
- BREMER, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics**, Oxford, v.10, p.295-304.
- BROCHU, C. A. 1997. A review of “*Leidyosuchus*” (Crocodyliformes, Eusuchia) from the Cretaceous through Eocene of North America. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.17, n.4, p.679-697.
- \_\_\_\_\_. 2001. Progress and future directions in archosaur phylogenetics. **Journal of Paleontology**, Lawrence, v.75, n.6, p.1185-1201.
- \_\_\_\_\_.; BOUARÉ, M. L.; SISSOKO, F.; ROBERTS, E. M.; O’LEARY, M. A. 2002. A dyrosaurid crocodyliform braincase from Mali. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.76, n.6, p.1060-1071.
- \_\_\_\_\_.; SUMRALL, C. D. 2001. Phylogenetic nomenclature and paleontology. **Journal of Paleontology**, Tulsa, v.75, n.4, p.754-757.
- BUCKLEY, G. A.; BROCHU, C. A. Campanian (Upper Cretaceous) crocodyliforms from Madagascar and their biogeographic implication. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.16, n.3, p.24A, 1996.
- \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; KRAUSE, D. W. 1997. Hyperdiversity and the paleobiogeographic origins of the late Cretaceous crocodyliforms of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.17, n.3, p.35A, 1997.
- \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; \_\_\_\_\_.; POL, D. 2000. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. **Nature**, London, v.405, p.91-94.
- BUFFETAUT, E. 1976. Der land-Krokodilier *Libycosuchus* Stromer und die Familie Libycosuchidae (Crocodylia, Mesosuchia) aus der Kreide Afrikas. **Mitteilungen Bayerische Staatssammlung Fur Paläontologie und Historische Geologie**, München, v.16, p.17-28.
- \_\_\_\_\_. 1979. The evolution of the crocodillians. **Scientific American**, New York, v.241, n.4, p.130-144.
- \_\_\_\_\_. 1980. **Crocodylians from the continental Upper Cretaceous of Europe: new finds and interpretations.** *In*: Mesozoic Vertebrate Life, v.1: p.5-14.

- \_\_\_\_\_. 1981. Die Biogeographische Geschichte der Krokodilier, mit Beschreibung einer neuen Art, *Araripesuchus wegneri*. **Sonderdruck aus der Geologischen Rundschau**, Stuttgart, v.70, n.2, p.611-624.
- \_\_\_\_\_. 1982. Radiation evolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens méso-suchiens. **Memoires de la Société Géologique de France**, Paris, v.142, 88p.
- \_\_\_\_\_. 1994. A new crocodylian from the Cretaceous of Southern Morocco. **Compte Rendus de L'Académie des Sciences**, Paris, Série II, v.319, n.12, p.1563-1568.
- \_\_\_\_\_.; TAQUET, P. 1979. An Early Cretaceous terrestrial crocodylian and the opening of the South Atlantic. **Nature**, London, v.280, n.5722, p.486-487.
- BUSBY, A. B. 1995. The structural consequences of skull flattening in crocodylians. *In*: Thomason, J. (Ed.). 1995. **Functional Morphology in Vertebrate Paleontology**. Cambridge: Cambridge University Press. p.171-192.
- BUSCALIONI, A. D.; SCHULP, A. S.; JAGT, J. W. M.; HANNA, S. S.; HARTMAN, A. F. 2004. Late Cretaceous neosuchian crocodylians from the Sultanate of Oman. **Cretaceous Research**, Dorset, v.25, p.267-275.
- CALVO, J. O.; GAZZERRA, E. E. 1989. Paleocología en el sector inferior del Miembro Candeleros (Fm. Rio Limay, Grupo Neuquén, Cretácico) en el área del Lago Exequiel Ramos Mexia, Provincia de Neuquén, Patagonia, Argentina. **JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS**, 4., 1989, San Juan. **Resumos...** Buenos Aires: Asociacion Paleontologica Argentina. p.3-5.
- CAMIN, J. H.; SOKAL, R. R. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. **Evolution**, Lawrence, v.19, p.291-296.
- CAMPOS, D. A.; AZEVEDO, S. A. K. 1992. Uma mandíbula de saurópodo do Cretáceo Superior de Minas Gerais, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v.64, n.4, p.419.
- \_\_\_\_\_.; SUAREZ, J. M.; RIFF GONÇALVES, D.; KELLNER, A. W. A. 2001. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, Série Geologia, v.57, p.1-7.
- CARRANO, M. 2005. **Polyglot Paleontologist**. Washington: Smithsonian National Museum of Natural History. Apresenta traduções para o inglês de referências da área de Paleontologia originalmente escritas em outras línguas. Disponível em: <<http://ravenel.si.edu/paleo/paleoglot/>>. Acesso em Fev. 2005.
- CARROLL, R. L. 1988. **Vertebrate Paleontology and Evolution**. New York: Freeman. 698p.
- CARVALHO, I. S. 1994. *Candidodon*: um crocodilo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo inferior - Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v.66, n.3, p.331-446.

- \_\_\_\_\_. (ed.). 2000. **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. 628p.
- \_\_\_\_\_. (ed.). 2004. **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. v.1, 861p.
- \_\_\_\_\_. (ed.). 2004. **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. v.2, 258p.
- \_\_\_\_\_.; BERTINI, R. J. 2000. Contexto geológico dos notossúquios (Crocodylomorpha) cretácicos do Brasil. **Geologia Colombiana**, Bogotá, v.25, p.163-183.
- \_\_\_\_\_.; BERTINI, R. J. 1999. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. **Geologia Colombiana**, Bogotá, v.24, p.83-105.
- \_\_\_\_\_.; RIBEIRO, L. C. B.; AVILLA, L. S. 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**, v.7, n.4, p.975-1002.
- CHAPPIL, A. A. 1989. Quantitative characters in Phylogenetic Analysis. **Cladistics**, Oxford, v.5, n.217-234.
- CLARK, J. M. 1986. **Phylogenetic relationships of the Crocodylomorph archosaurs**. Ph.D. Dissertation (Doutorado) - University of Chicago, Chicago, 1986.
- \_\_\_\_\_. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. *In*: FRASER, N. C.; SUES, H-D. (Eds.). 1994. **In the shadows of dinosaurs: early Mesozoic tetrapods**. London: Cambridge University Press. p.84-97.
- \_\_\_\_\_.; JACOBS, L. L.; DOWNS, W. R. 1989. Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. **Science**, Washington, v.240, n.6, p.1064-1066.
- \_\_\_\_\_.; SUES, H-D.; BERMAN, D. S. 2000. A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of basal crocodylomorph archosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.20, n.4, p.683-704.
- CLEMENS, W. A.; WILSON, G. P.; MOLNAR, R. E. 2003. An enigmatic (Synapsid?) tooth from the Early Cretaceous of New South Wales, Australia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.23, n.1, p.232-237.
- COELHO, S. 2001. Fóssil de crocodilo primitivo é encontrado em São Paulo. **Ciência Hoje**, p.48-49.
- COLBERT, E. H. 1946. *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodylia from Patagonia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, v.87, n.4, p.219-271.
- \_\_\_\_\_. 1969. **Evolution of the vertebrates**. New York: John Wiley & Sons. 535p.
- COLIN, J. K.; BRUNET, M.; CONGLETON, J. D.; DEJAX, J.; FLYNN, L. J.; HELL, J.; JACOBS, L. L. 1992. Ostracodes lacustres des bassins d'âge Crétacé Inférieur de Nord Cameroun: Hama-Koussou, Koum et Babouri-Figuil. **Revue de Paléobiologie**, Genève, v.11, p.357-372.

- \_\_\_\_\_.; JACOBS, L. L. 1990. On the age of the Malawi Dinosaur beds: evidence from ostracodes. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris**, Paris, Série II, v.331, p.1025-1029.
- CONGLETON, J. D. 1990. **Vertebrate Paleontology of the Koum Basin, Northern Cameroon, and Archosaurian Paleobiogeography in the Early Cretaceous**. Ph.D. Dissertation (Doutorado) - Southern Methodist University, Dallas, 1990.
- DIAS-BRITO, D.; MUSACCHIO, E. A.; CASTRO, J. C.; MARANHÃO, M. S. A. S.; SUÁREZ, J. M.; RODRIGUES, R. 2001. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo do Brasil - concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. **Revue de Paléobiologie**, Genève, v.20, n.1, p.245-304.
- DOLLO, L. 1914. Sur la decouverte de teleosauriens tertiaries au Congo. **Revue Zoologie Africaine**, Serie Paleontologie, v.4, n.2, p.210-220.
- DUTRA, M. F. A.; MALABARBA, M. C. S. L. 2001. Peixes do Albiano-Cenomaniano do Grupo Itapecuru no Estado do Maranhão, Brasil. *In*: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. 2001. **O Cretáceo na Bacia de São Luis-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi. p.191-208.
- DYKE, G. J. 2002. Should paleontologists use "phylogenetic" nomenclature ?. **Journal of Paleontology**, Tulsa, v.76, n.5, p.793-796.
- EDMUND, A. G. 1969. Dentition. *In*: GANS, C.; BELLAIRS, A. D'A.; PARSONS, T. S. (eds.). 1969. **Biology of Reptilia: Morphology A**. London: Academic Press. v.1, p.117-200.
- FARRIS, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. **Systematic Zoology**, v.18, p.374-385.
- \_\_\_\_\_. 1970. Methods for computing Wagner trees. **Systematic Zoology**, v.19, p.83-92.
- \_\_\_\_\_. 1976. Phylogenetic classification of fossiles with recent species. **Systematic Zoology**, v.25, p.271-282.
- \_\_\_\_\_. 1977. Phylogenetic anallysis under Dollo's law. **Systematic Zoology**, v.26, p.77-88.
- \_\_\_\_\_. 1982. Outgroups and parsimony. **Systematic Zoology**, v.31, p.328-334.
- \_\_\_\_\_.; KLUGE, A. G.; ECKARDT, M. J. 1970. A numerical approach to Phylogenetic Systematics. **Systematic Zoology**, v.19, n.172-189.
- FERGUSON, M. W. J. 1981. Reproductive biology and embriology of the crocodilians. *In*: Gans, C.; Parsons, T. S. (eds.). 1981. **Biology of Reptilia: Morphology F**. London: Academic Press. v.11, 475p.
- \_\_\_\_\_. 1984. Craniofascial development in *Alligator mississippiensis*. **Zoological Symposium of the Zoological Society of London**, v.52, n.223-273.
- FERNANDES, L. A. 1992. **A cobertura cretácica suprabasáltica no Estado do Paraná e Pontal do Paranapanema (SP): os grupos Bauru e Caiuá**. 171p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo: 1992.

- \_\_\_\_\_.; COIMBRA, A. M. 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v.68, n.2, p.195-205.
- FITCH, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. **Systematic Zoology**, v.20, p.406-416.
- FRASER, N. C.; SUES, H-D. (eds.). 1994. **In the shadows of dinosaurs: early Mesozoic tetrapods**. London: Cambridge University Press. 435p.
- FULFARO, V. J.; PERINOTTO, J. A. J. 1996. A Bacia Bauru: estado da arte. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO NO BRASIL, 4., 1996, Águas de São Pedro. **Boletim...** Rio Claro: Universidade Estadual Paulista. p.297-303.
- GANS, C.; BELLAIRS, A. D'A.; PARSONS, T. S. (eds.). 1969. **Biology of Reptilia: Morphology A**. London: Academic Press. v.1, 373p.
- \_\_\_\_\_.; PARSONS, T. S. (eds.). 1973. **Biology of Reptilia: Morphology D**. London: Academic Press. v.4, 539p.
- \_\_\_\_\_.; PARSONS, T. S. (eds.). 1981. **Biology of Reptilia: Morphology F**. London: Academic Press. v.11, 475p.
- GAO, Y. 2001. [A new species of *Hsisosuchus* (Mesoeucrocodylia) from Dashanpu, Zigong Municipality, Sichuan Province]. **Vertebrata Palasiatica**, Beijing, v.39, n.3, p.177-184. [em chinês]
- GASPARINI, Z. B. 1971. Los Notosuchia del Cretacico de America del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). **Ameghiniana**, Buenos Aires, v.8, n.1, p.83-103.
- \_\_\_\_\_. 1972. Los Sebecosuchia (Crocodylia) del territorio argentino: consideraciones sobre su "status" taxonômico. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v.9, n.1, p.23-34.
- \_\_\_\_\_. 1981. Los Crocodylia fosiles de la Argentina. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v.18, n.3-4, p.177-205.
- \_\_\_\_\_.; BUSCALIONI, A. D.; ORTEGA, F.; CALVO, J. O. 1998. Una nueva especie de *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) del Cretacico temprano de Patagonia (Argentina). *In*: CONGRESSO URUGUAYO DE GEOLOGIA, 2., 1998, Santiago. **Actas...** Santiago. p.177-182.
- \_\_\_\_\_.; BUSCALIONI, A. D.; ORTEGA, F.; CALVO, J. O. 1999. Un nuevo *Araripesuchus* (Crocodylomorpha) del Cretacico Inferior de Patagonia. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v.36, n.1, p.101.
- \_\_\_\_\_.; CHIAPPE, L. M.; FERNANDEZ, M. 1991. A new Senonian Peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.11, n.3, p.316-333.
- \_\_\_\_\_.; DELLAPÉ, D. 1976. Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formacion Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la Provincia de Neuquén

- (República Argentina). *In*: CONGRESO GEOLOGICO CHILENO, 1., 1976, Santiago. **Resumos...** Santiago. p.c1-c21.
- \_\_\_\_\_.; FERNANDEZ, M.; POWELL, J. 1993. New Tertiary Sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: phylogenetic implications. **Historical Biology**, v.7, p.1-19.
- GAUTHIER, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. **Memoirs of the California Academy of Sciences**, São Francisco, v.8, p.1-56.
- \_\_\_\_\_.; KLUGE, A. G.; ROWE, T. 1988. Amniote phylogeny and the importance of fossils. **Cladistics**, Oxford, v.4, p.105-209.
- GOBBO-RODRIGUES, S. R. 2001. **Carófitas e ostrácodos do Grupo Bauru, Cretáceo Superior Continental do Sudeste do Brasil**. 137p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro: 2001.
- GOMANI, E. M. 1993. **A Crocodyliform from Early Cretaceous Dinosaur Beds from Mwakasyunguti area, Karonga District, Northern Malawi**. 87p. Dissertação (Mestrado) - Southern Methodist University, Dallas, 1993.
- \_\_\_\_\_. 1997. A Crocodyliform from the Early Cretaceous Dinosaur Beds, Northern Malawi. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.17, n.2, p.280-294.
- GOSO AGUILAR, C. A. 1999. **Análise estratigráfica do Grupo Paysandú (Cretáceo) na Bacia do Litoral, Uruguay**. 184p. Tese (Doutorado) - Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 1999.
- \_\_\_\_\_.; PEREA, D.; PERINOTTO, J. A. J. Estratigrafia de la Fm Guichón (Cretácico Inferior) en la Cuenca del Litoral, Uruguay. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO NO BRASIL, 5. / SIMPÓSIO SOBRE EL CRETÁCICO DE AMÉRICA DEL SUR, 1., 1999, Serra Negra. **Boletim...** Rio Claro: Universidade Estadual Paulista. p.321-326.
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. 2004. **PAST: Paleontological Statistic**. Oslo: University of Oslo. Apresenta programa de análise filogenética e Estatística, bem como informações para uso do material e casos de estudo. Disponível em: <<http://folk.uio.no/ohammer/past>>. Acesso em: jan. 2004.
- HAO, Y.; SU, D.; YU, J.; LI, P.; LI, Y.; WANG, N.; QI, H.; GUAN, S.; HU, H.; LIU, X.; YANG, W.; YE, L.; SHOU, Z.; ZHANG, Q. 1986. **[Stratigraphy of China: the Cretaceous System of China]**. Beijing: Geological Publishing House. v. 2, 301p. [em chinês]
- HARRIS, J. D.; LUCAS, S. G.; ESTEP, J. W.; LI, J. 2000. A new and unusual Sphenosuchian (Archosuria: Crocodylomorpha) from the Lower Jurassic Lufeng Formation, People's Republic of China. **Neues Jahrbuch Geologie Paläontologie Abteilung**, Stuttgart, v.215, n.1, p.47-68.
- HAUSER, D. L.; PRESCH, W. 1991. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. **Cladistics**, Oxford, v.7, p.243-265.

- HECHT, M. K. 1991. *Araripesuchus* Price, 1959. In: MAISEY, J. G. (ed.). 1991. **Santana fossils**. New York: T. F. H. p.340-347.
- HENNIG, W. 1950. **Grundzüge einer theorie Phylogenetischen Systematik**. Berlin: Deutscher Zentralverlag. 263p.
- \_\_\_\_\_. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Lawrence: University of Illinois Press. 263p.
- HOFFSTETTER, R.; GASC, J-P. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: GANS, C.; BELLAIRS, A. D'A.; PARSONS, T. S. (eds.). 1969. **Biology of Reptilia: Morphology A**. London: Academic Press. v.1, p.201-310.
- HOLZ, M.; SCHULTZ, C. L. 1998. Taphonomy of the South Brazilian Triassic herpetofauna: fossilization mode and implications for morphological studies. **Lethaia**, Norwich, v.31, p.335-345.
- \_\_\_\_\_.; SIMÕES, M. G. 2002. **Elementos fundamentais de Tafonomia**. Porto Alegre: Editora da Universidade. 231p.
- \_\_\_\_\_.; SOUTO-RIBEIRO, A. 2000. Taphonomy of the South Brazilian Triassic vertebrates. **Revista Brasileira de Geociências**, Brasília, v.30, n.3, p.491-494.
- HUENE, F. VON. 1929. Los saurisquios y ornitisquios del Cretáceo Argentino. **Anales del Museo de La Plata**, La Plata, Série Paleontologia Argentina, v.3, n.2, p.1-196.
- IORDANSKY, N. N. 1973. The skull of Crocodilia. In: GANS, C.; PARSONS, T. S. (eds.). 1973. **Biology of Reptilia: Morphology D**. London: Academic Press. v.4, p.201-262.
- JACOBS, L. L.; WINKLER, D. A.; DOWNS, W. R. 1992. Malawi's paleontological heritage. **Ocasional Papers of the Malawi Department of Antiquities**, Antananarive, v.1, p.5-22.
- \_\_\_\_\_.; WINKLER, D. A.; GOMANI, E. M. 1996. Cretaceous dinosaurs of Africa: examples from Cameroon and Malawi. **Memoirs of the Queensland Museum**, Queensland, v. 39, n.3, p.595-610.
- KELLNER, A. W. A. 1994. Comments on the Paleobiogeography of Cretaceous archosaurs during the opening of the South Atlantic Ocean. **Acta Geologica Leopoldensia**, São Leopoldo, v.17, p.615-625.
- \_\_\_\_\_.; CAMPOS, D. A. 1999. Vertebrate Paleontology in Brazil - a review. **Episodes**, Beijing, v.22, n.3, p.238-251.
- \_\_\_\_\_.; CAMPOS, D. A.; PRICE, L. I. 1995. Material of *Sphagesaurus* (Sphagesauridae, Crocodilia) from the Late Cretaceous of Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 14., 1995, Uberaba. **Atas...** Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Paleontologia. p.70-71.
- \_\_\_\_\_.; GALLO, V.; SARAIVA, A. S. F.; SAYAO, J. M.; SILVA, H. P. 2002. On the fossil locality "Ladeira do Berlenga" (Santana Formation, Araripe Basin) in Piauí,

- Northeastern Brazil. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v.60, n.3, p.111-116.
- KEMP, T. S. 1999. **Fossils and Evolution**. New York: Oxford University Press. 284p.
- KUHN, O. 1968. Die vorzeitlichen Krokodile. **Verlag Oeben Krailing Bei**, München, p.1-124.
- LANGSTON, W. 1973. The crocodilian skull in historical perspective. *In*: Gans, C.; Parsons, T. S. (eds.). 1973. **Biology of Reptilia: Morphology D**. London: Academic Press. v.4, p.263-284.
- \_\_\_\_\_. 1975. Ziphodont crocodiles: *Pristichampsus vorax* (Troxell), a new combination, from Eocene of North America. **Fieldiana**, Chicago, Série Geologie, v.33, p.291-314.
- LEANZA, H. A.; APESTEGUÍA, S.; NOVAS, F. E.; FUENTE, M. S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. **Cretaceous Research**, Dorset, v.25, p.61-87.
- Li, J. L.; Wu, X-C.; Li, X. M. 1994. [New material of *Hsisosuchus chungkingensis* from Sichuan, China]. **Vertebrata Palasiatica**, Beijing, v.32, n.2, p.107-126 [em chinês]
- MAISEY, J. G. (ed.). 1991. **Santana fossils: an illustrated Atlas**. New York: TFH. 459p.
- MARCONATO, L. P.; RUBERT, R. R.; SILVA, G. D.; OLIVEIRA, L. A.; COELHO, R. S. 2003. Primeira ocorrência de Notosuchia no Cretáceo da Bacia dos Parecís, Mato Grosso - Brasil. *In*: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 3., 2003, Rio de Janeiro. **Resumos...** Rio de Janeiro: Universidade do Estado do Rio de Janeiro. p. 41-42.
- MARGUSH, T.; MCMORRIS, F. R. 1981. Consensus n-trees. **Bulletin of Mathematical Biology**, v.43, p.239-244.
- MARQUES, A. C. 1997. **Evolução basal nos Metazoa, com ênfase nas relações entre os Cnidaria**. 415p. Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, 1997.
- MARTINELLI, A. 2003. New cranial remains of the bizarre notosuchid *Comahuesuchus brachybuccalis* (Archosauria, Crocodyliformes) from the Late Cretaceous of Rio Negro Province (Argentina). **Ameghiniana**, Buenos Aires, v.40, n.4, p.559-572.
- MEDEIROS, M. A. A. 2001. **A Laje do Coringa (Ilha do Cajual, Bacia de São Luis, Baía de São Marcos, MA)**. 2001. 107p. Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- \_\_\_\_\_.; SCHULTZ, C. L. 2001. Uma paleocomunidade de vertebrados do Cretáceo médio. *In*: Rossetti, D. F. Góes, A. M.; Truckenbrodt, W. **O Cretáceo na Bacia de São Luis-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi. p.209-221.
- MICHARD, F.; BROIN, F.; BRUNET, M.; HELL, J. 1990. Le plus ancien crocodylien néosuchien spécialisé caractères "eusuchiens" du continent africain (Cretace Inferieur,

- Cameroun). **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris**, Paris, Série II, v.311, p.365-371.
- MILANI, E. J.; ZALÁN, P. V. 1999. An outline of the geology and petroleum systems of the Paleozoic interior basins of South America. **Episodes**, Beijing, v.22, n.3, p.199-205.
- NAVA, W. 2004. Marília: uma nova região fossilífera para a Bacia Bauru. *In*: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 4., 2004, Rio Claro. **Resumos...** Rio Claro: Universidade Estadual Paulista. p.45.
- NELSON, G. 1973. The higher level phylogeny of vertebrates. **Systematic Zoology**, v.22, n.3, p.87-91.
- \_\_\_\_\_.; PLATNICK, N. 1981. **Systematics and Biogeography**. New York: Columbia University Press. 567p.
- NIXON, K. C.; CARPENTER, J. M. 1993. On outgroups. **Cladistics**, Oxford, v.9, p.413-426,.
- NOBRE, P. H. 2000. **Morfologia pós-craniana de Notosuchia (Crocodylomorpha, Mesosuchia), do Cretáceo do Brasil**. 82p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2000.
- \_\_\_\_\_. 2004. Morfologia pós-craniana de Notosuchia (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) do Cretáceo do Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Rio de Janeiro, v.7, n.1, p.87-92.
- \_\_\_\_\_.; CARVALHO, I. S. 2002a. Skull morphology of *Candidodon itapecuruense* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Brasil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.22, n.3, p.92A.
- \_\_\_\_\_.; CARVALHO, I. S. 2002b. Osteologia do crânio de *Candidodon itapecuruense* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) do Cretáceo do Brasil. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO NO BRASIL, 6. / SIMPÓSIO SOBRE EL CRETÁCICO DE AMÉRICA DEL SUR, 2., 2002, São Pedro. **Boletim...** Rio Claro: Universidade Estadual Paulista. p.77-82.
- OPEN WORLD. 2005. **China Maps**: maps of chinese cities, provinces and regions in the principal areas of China. Bath: Open World. Apresenta mapas da China e informações turísticas. Disponível em: <<http://www.maps-of-china.com>>. Acesso em Jan. 2005
- ORTEGA, F.; BUSCALIONI, A. D.; FUENTES, E. J. 1993. El cocodrilo de El Viso (Eoceno, Zamora): consideraciones acerca de "zifodontos" (Metasuchia, ? Sebecosuchia) del Eoceno de la Cuenca del Duero. **Anuario del Instituto de Estudios Zamorianos "Florián de Ocampo"**, Zamora, p.601-613.
- \_\_\_\_\_.; 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**, Lawrence, v.20, n.1, p.57-76.

- PAPINI, M.; BENVENUTI, M. 2001. Stratigraphic analysis of Upper Cretaceous rocks in the Mahajanga Basin, Northwestern Madagascar: implications for ancient and modern fauna. **Journal of Geology**, Chicago, v.109, p.669-673.
- PEDRÃO, E.; ARAI, M.; BARRILARI, I. M. R.; CARVALHO, I. S. 1993. Análise palinológica de uma amostra de superfície de Querru (Formação Itapecuru), Município de Itapecuru-Mirim (MA). *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 13. / SIMPÓSIO PALEONTOLÓGICO DO CONE SUL, 1., 1993, São Leopoldo. **Resumos...** São Leopoldo: Sociedade Brasileira de Paleontologia / Universidade do Vale do Rio dos Sinos. p.175.
- PINNA, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, Oxford, v.7, n.367-394.
- POL, D. 1999a. Basal mesoeucrocodylian relationships: new clues to old conflicts. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.19, n.3, p.69A.
- \_\_\_\_\_. 1999b. Posición filogenética de *Sphagesaurus* (Archosauria: Crocodyliformes) del Grupo Baurú (Cretáceo Superior) del Brasil. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v.36, n.4, p.18R-19R.
- \_\_\_\_\_. 1999c. Restos postcraneanos de *Notosuchus terrestris* (Archosauria: Crocodyliformes), características e implicancias en la locomoción. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v.36, n.1, p.106-107.
- \_\_\_\_\_. 1999d. **El esqueleto postcraneano de *Notosuchus terrestris* (Archosauria : Crocodyliformes) del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina y su informacion filogenética**. 158p. Tesis de Licenciatura (Trabalho de Conclusão de Curso) - Facultad de Ciências Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 1999.
- \_\_\_\_\_. 2003. New remains of *Sphagesaurus* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brasil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.23, n.4, p.817-831.
- \_\_\_\_\_.; APESTEGUIA, S.; NOVAS, F. E. 2001. New information on the phylogenetic relationships of *Araripesuchus* within Crocodyliformes. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.21, n.3, p.89A.
- \_\_\_\_\_.; JI, S.; CLARK, J. M.; CHIAPPE, L. M. 2004. Basal crocodyliforms from the Lower Cretaceous Tugulu Group (Xinjiang, China), and the phylogenetic position of *Edentosuchus*. **Cretaceous Research**, Dorset, v.25, p.603-622.
- \_\_\_\_\_.; NORELL, M. A. 2004. A new crocodyliform from Zos Canyon, Mongolia. **American Museum Novitates**, New York, v.3445, p.1-36.
- PONS, D.; BERTHOU, P. Y.; CAMPOS, D. A. 1990. Quelques observations sur la palynologie de l'Aptien supérieur et de l'Albien du Bassin d'Araripe (NE du Brésil).

- SIMPÓSIO SOBRE A BACIA DO ARARIPE E BACIAS INTERIORES DO NORDESTE, 1., 1990, Crato. **Resumos...** Rio de Janeiro: Departamento Nacional de Produção Mineral. p.241-252.
- PONTE, F. C. 1994. Extensão paleogeográfica da Bacia do Araripe no Mesocretáceo. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO NO BRASIL, 3., 1994, Rio Claro. **Boletim...** Rio Claro: Universidade Estadual Paulista. p.131-135.
- POUGH, F. H.; HEISER, J. B.; MCFARLAND, W. N. 1993. **A vida dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu. 839p.
- PRASAD, G. V. R.; BROIN, F. L. 2002. Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. **Annales de Paléontologie**, Amsterdam, v.88, p.19-71.
- PRICE, L. I. 1950a. On a new crocodylian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the State of São Paulo, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v.22, n.1, p.77-85.
- \_\_\_\_\_. 1950b. Os crocodilídeos da fauna da Formação Bauru, do Cretáceo terrestre do Brasil Meridional. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v.22, n.4, p.473-491.
- \_\_\_\_\_. 1959. Sobre um crocodilídeo notossúquio do Cretáceo brasileiro. **Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral**, Rio de Janeiro, v.188, p.1-55.
- QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. **Systematic Zoology**, v.39, n.4, p.307-322.
- REILLY, S. M.; ELIAS, J. A. 1998. Locomotion in *Alligator mississippiensis*: kinematic effects of speed and posture and their relevance to the sprawling-to-erect paradigm. **Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v.201, p.2559-2574.
- REMANE, J.; FAURE, A.; ODIN, G. S. 2000. **International Stratigraphic Chart**. UNESCO/IUGS: Commission on Stratigraphy. 16p.
- RIFF GONÇALVES, D. 2003. **Descrição morfológica do crânio e mandíbula de *Stratiotosuchus maxhecti* (Crocodylomorpha, Cretáceo Superior do Brasil) e seu posicionamento filogenético**. 173p. Dissertação (Mestrado) - Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 2003.
- \_\_\_\_\_.; KELLNER, A. W. A. 2001. On the dentition of *Baurusuchus pachecoi* (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, Série Geologia, v.59, p.1-16.
- ROGERS, R. R.; HARTMAN, J. H.; KRAUSE, D. W. 2000. Stratigraphic analysis of Upper Cretaceous rocks in the Mahajanga Basin, Northwestern Madagascar: implications for ancient and modern faunas. **Journal of Geology**, Chicago, v.108, p.275-301.
- ROMER, A. S. 1966. Osteology of reptiles. Chicago: Chicago University Press., 468p.

- ROSSETTI, D. F. 2001. Arquitetura deposicional da Bacia de São Luis-Grajaú. *In*: \_\_\_\_\_; Góes, A. M.; Truckenbrodt, W. **O Cretáceo na Bacia de São Luis-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi. p.31-46.
- \_\_\_\_\_; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. 2001. **O Cretáceo na Bacia de São Luis-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi: 264p.
- \_\_\_\_\_; TRUCKENBRODT, W. 1997. Revisão estratigráfica para os depósitos do Albiano-Terciário Inferior (?) na Bacia de São Luis. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi**, Belém, Série Ciências da Terra, v.9, p.29-41.
- ROWE, T. 2004. **DigitalMorphology**: a National Science Foundation digital library at the University of Texas at Austin. Austin: University of Texas. Banco de dados digital em anatomia e morfologia. Disponível em: <<http://www.digimorph.org>>. Acesso em dez. 2004
- \_\_\_\_\_; BROCHU, C. A.; KISHI, K. 1999. Cranial morphology of *Alligator mississippiensis* and phylogeny of Alligatoroidea. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.19, n.2 (suplemento), 100p.
- RUSCONI, C. 1933. Sobre reptiles cretáceos del Uruguay (*Uruguaysuchus aznarezi*, n.g. n. sp.) y sus relaciones com los notosúchidos de Patagonia. **Boletín del Instituto de Geología y Perforaciones**, Montevideo, v.19, n.8, p.1-64.
- SAEZ, M. D. 1957. Crocodiloideos fosiles argentinos: un nuevo crocodilo del Mesozoico argentino. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v.1-2, p.48-50.
- SANTUCCI, R. M.; BERTINI, R. J. 2001. Distribuição paleogeográfica e biocronológica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do Sudeste Brasileiro. **Revista Brasileira de Geociências**, Brasília, v.31, n.3, p.307-314.
- \_\_\_\_\_; BERTINI, R. J. 2002. Distribuição estratigráfica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior continental do Sudeste do Brasil. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO NO BRASIL, 6. / SIMPÓSIO SOBRE EL CRETÁCICO DE AMÉRICA DEL SUR, 2., 2002, São Pedro. **Boletim...** Rio Claro: Universidade Estadual Paulista. p.401-408.
- SCHUMACHER, G-H. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodilians. *In*: GANS, C.; PARSONS, T. S. (eds.). 1973. **Biology of Reptilia: Morphology** D. London: Academic Press. v.4, p.101-199.
- SCOTESE, C. R. 2005. **Paleomap Project**. Arlington: University of Texas. Apresenta modelos paleogeográficos e tectônicos para vários momentos da história do planeta na forma de mapas. Disponível em: <<http://www.scotese.com>>. Acesso em Jan. 2005.
- SERENO, P. C. 1991. Basal Archosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology*, v. 11, Memoir 2.

- \_\_\_\_\_.; BECK, A. L.; DUTHEIL, D. B.; GADO, B.; LARSSON, H. C. E.; LYON, G. H.; MARCOT, J. D.; RAUHUT, O. W. M.; SADLEIR, R. W.; SIDOR, C. A.; VARRICCHIO, D. D.; WILSON, G. P.; WILSON, J. A. 1998. A long snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of the spinosaurids. **Science**, Washington, v.282, n.5392, p.1298-1302.
- \_\_\_\_\_.; FORSTER, C. A.; ROGERS, R. R.; MONETTA, A. M. 1993. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. **Nature**, v.361, n.6407, p.64-66.
- \_\_\_\_\_.; SIDOR, C. A.; LARSSON, H. C. E.; GADO, B. 2003. A new notosuchian from the Early Cretaceous of Niger. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.23, n.2, p.477-482.
- SIMÕES, M. G.; HOLZ, M. 2004. Tafonomia: processos e ambientes de fossilização. *In*: CARVALHO, I. S. (ed.). 2004. **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. v.1, p.19-45.
- SMITH, E. 1999. **Black opal fossiles of Lightning Ridge**: treasures from the Rainbow Billabong. East Roseville: Kangaroo Press. 112p.
- SMITH, J. B.; DODSON, P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossile vertebrate dentitions. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.23, n.1, p.1-12.
- SOARES, P. C.; LANDIM, P. M. B.; FULFARO, V. J.; SOBREIRO NETO, A. F. 1980. Ensaio de caracterização do Cretáceo do Estado de São Paulo: Grupo Bauru. **Revista Brasileira de Geociências**, Brasília, v.10, n.3, p.177-185.
- SOKAL, R. R. 1976. Mayr or cladism - and his critics. **Systematic Zoology**, v.25, p.257-262.
- \_\_\_\_\_.; ROHLF, F. J. 1981. Taxonomic congruence in the Lepopodomorpha reexamined. **Systematic Zoology**, v.30, p.309-325.
- SPRECHMANN, P.; BOSSI, J.; SILVA, J. 1981. Cuencas del Jurasico y Cretacico del Uruguay. *In*: Comité Sudamericano del Jurasico y Cretácico. **Cuencas sedimentares del Jurasico y Cretácico de América del Sur**. Buenos Aires. v.1, p. 239-270.
- SUES, H-D. 1997. Continental tetrapods of the Early Mesosoic. *In*: FARLOW, J. O.; SURMAN, M. K. B. (Eds.). **The complete dinosaur**. Bloomington: Indiana University Press.
- SUGUIO, K.; FULFARO, V. J.; AMARAL, G.; GUIDORZI, L. A. 1977. Comportamentos estratigráficos e estrutural da Formação Bauru nas regiões administrativas 7 (Bauru), 8 (São José do Rio Preto) e 9 (Araçatuba) no Estado de São Paulo. SIMPÓSIO DE GEOLOGIA REGIONAL, 1., 1977, São Paulo. **Resumos...** São Paulo: SBG/Núcleo SP. p.231-247.

- SWOFFORD, D. L. 2002. **PAUP\*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony and other methods - version 4**. Sunderland: Sinauer Association. 142p.
- TAQUET, P. 1982. The Aptian fossil locality of Gadoufaoua in the Republic of Niger. **National Geographic Reports**, v.14, p.649-653.
- THOMASON, J. 1995. **Functional Morphology in Vertebrate Paleontology**. Cambridge: Cambridge University Press. 277p.
- TOMIDA, Y. 1998. **Dinosaur of Gondwana**. Toquio: Yomiuri Shimbun. 103p.
- TYKOSKI, R. S.; ROWE, T. B. KETCHAM, R. A.; COLBERT, M. W. 2002. *Calsoyasuchus valliceps*, a new crocodyliform from the Early Jurassic of Kayenta Formation of Arizona. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.22, n.3, p.593-611.
- VASCONCELLOS, F. M.; CARVALHO, I. S. 2003. Desenvolvimento ontogenético de elementos anatômicos cranianos de *Marillasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999, Crocodylomorpha do Cretáceo do Brasil. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 3., 2003, Rio de Janeiro. **Resumos...** Rio de Janeiro: Universidade do Estado do Rio de Janeiro. p.62.
- WESKA, R. K.; SVISERO, D. P.; LEONARDOS, O. H. 1996. Contribuição ao conhecimento do Grupo Bauru no Estado de Mato Grosso, Brasil. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO NO BRASIL, 4., Águas de São Pedro. **Boletim...** Rio Claro: Universidade Estadual Paulista, 1996. p.289-295.
- WHETSTONE, K. N.; WHYBROWN, P. J. 1983. A "cursorial" crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), Southern Africa. **Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas**, Lawrence, v.106, p.1-37.
- WILKINSON, M. 1992. Ordered versus unordered characters. **Cladistics**, Oxford, v.8, p.375-385.
- WILEY, E. O. 1981. **Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics**. New York: John Wiley & Sons. 439p.
- \_\_\_\_\_.; SIEGEL-CAUSEY, D.; BROOKS, D. R.; FUNK, V. A. 1991. **The compleat cladist: a primer of phylogenetic procedures**. University of Kansas Museum of Natural History, Special Publication n.19, Lawrence. p.91-111.
- WILSON, J. A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.19, n.4, p.639-653.
- WOODWARD, A. S. 1896. On two Mesozoic crocodylians, *Notosuchus (genus novum)* and *Cynodontosuchus (genum novum)* from the red sandstones of the Territory of Néuquen (Argentine Republic). **Anales del Museo de La Plata**, La Plata, Série Paleontologia Argentina, v.4, n.1-2, p.1-20.

- WU, X-C.; BRINKMAN, D. B.; LU, J-C. 1994a. A new species of *Shantungosuchus* from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia (China), with comments on the *S. chuhsienensis* Young, 1961 and the phylogenetic position of the genus. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.14, n.2, p.210-229.
- \_\_\_\_\_.; LI, J. L.; LI, X. M. 1994b. [Phylogenetic relationship of *Hsisosuchus*]. **Vertebrata Palasiatica**, Beijing, v.32, n.3, p.166-180. [em chinês]
- \_\_\_\_\_.; SUES, H-D. 1996. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.16, n.4, p.688-702.
- \_\_\_\_\_.; SUES, H-D.; DONG, Z. M. 1997. *Sichuanosuchus shuhanensis*, a new ? Early Cretaceous protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China) and the monophyly of Protosuchia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v.17, n.1, p.89-103.
- \_\_\_\_\_.; SUES, H-D; SUN, A. 1995. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. **Nature**, v.376, n.6542, p.678-680.
- YANG, H. WANG, Z. LI, M.; HUANG, B. 1979. [Stratigraphic subdivision correlation, paleofaunas and floras of south China Mesozoic to Early Tertiary red beds]. *In*: **Mesozoic and Cenozoic red beds of South China**. Science Press, p.58-78. [em chinês]
- YOUNG, C. C.; CHOW, M. C. 1953. [New discovery of Reptilia from the Mesozoic of Sichuan]. **Acta Paleontologica Sinica**, Beijing, v.1, n.3, p.87-109. [em chinês]

# **ANEXOS**

## ANEXO 01

Lista de caracteres diagnósticos associados a Crocodylomorpha e seus principais agrupamentos internos, baseada principalmente em Benton & Clark (1988), corroborada e complementada a partir de bibliografia adicional (Romer, 1966; Carrol, 1988; Pough, 1993; Wu *et al.*, 1994; Buckley *et al.*, 2000; Sereno *et al.*, 2003). Cladograma ilustrativo, baseado na proposta de Benton & Clark (1988), apresentado na Figura 06b. Elemento anatômico a que se refere o caractere ressaltado em negrito para facilitar a identificação do mesmo.

### ➤ Crocodylomorpha

- **Crânio** acinético, de estrutura maciça, devido à posição verticalizada do quadrado, bem como longas junções entre os elementos cranianos posteriores (quadrado, esquamosal, parietal, jugal, quadrado-jugal, entre outros);
- **Fenestra mandibular** bem desenvolvida;
- **Fenestra temporal** de formato triangular;
- Curta barra óssea entre as **fenestras temporais**;
- **Chanfradura ótica** fechada posteriormente;
- **Pterigóide** robusto e amplo, colaborando com a rigidez craniana;
- Presença de uma **fenestra anterorbital** (ausente nos representantes contemporâneos e em algumas formas cretácicas/cenozóicas);
- Fileiras de **osteodermos dorsais** (em geral, ao menos duas presentes, sobre a coluna vertebral), operando como elementos de proteção, sustentação e/ou termorregulação;
- Junção dos **elementos locomotores** às cinturas em um padrão próprio, permitindo a manutenção de posturas quadrúpedes diferentes, de eretas à não eretas em um mesmo indivíduo, de acordo com a situação;
- **Forâmen supracoracóide** presente;
- Amplo contato entre **coracóide** e **escápula**;
- **Púbis** de constituição grácil, com pouca ou nenhuma participação no acetábulo.

### ➤ Crocodyliformes

- **Topo do crânio** achatado na região temporal ('*skull table*'), com superfície dorsal quase completamente nivelada;
- **Fenestra anterorbital** nitidamente menor que órbita;
- Presença de um par de **ossos palpebrais** bem desenvolvidos;
- **Pós-orbital** em posição medial ao jugal, na barra pós-orbital;
- **Quadrado** oco, apresentando fenestra (s) na porção dorsal;
- Cabeça dorsal do **quadrado** em contato com o latero-esfenóide;

- **Pterigóide** se estendendo dorsalmente, formando bordo ventrolateral para o foramen trigêmeo [*trigeminal foramen*];
- Junta do **basipterigóide** fechada por sutura;
- **Otoccipital** em contato com a parte ventro-medial do quadrado, abrigando a artéria carótida e formando passagem para os nervos cranianos IX-XI;
- **Otoccipitais** em contato dorsal ao foramen magnum
- Antrum mastóide se estendendo pelo **supra-occipital**;
- Tubos de Eustáquio abrigados entre **basiesfenóide** e **basioccipital**;
- Processo cultriforme do **basiesfenóide** expandido dorsoventralmente;
- **Escápula** fortemente alargada em sua porção dorsal;
- Parte ventromedial do **coracóide** expandido anteroposteriormente, sendo o bordo anterior côncavo;
- Redução: porção occipital do **parietal**; processo **basipterigóide**;
- Ausência: **pósfrontal**.

#### ➤ Mesoeucrodilia

- **Pálato secundário** composto por maxilares e palatinos;
- **Pterigóides** fusionados posteriormente à coana;
- **Canal crânio-quadrado** (servindo nervo cranial VII e veia têmporo-orbital), abrigado pelo quadrado, esquamosal e otoccipital;
- **Canal para nervos cranianos IX-XI** situado claramente no otoccipital;
- Redução: processo anterior do **íleo**.

#### ➤ Metasuchia

- **Frontais** fusionados;
- **Palatinos** em contato ao longo da linha média, sem divergência na porção posterior;
- **Quadrado** e **pterigóide** fortemente suturados;
- Porção exposta do **basiesfenóide** menor que a porção exposta do **basioccipital**, na caixa craniana;
- **Canal crânio-quadrado** (servindo nervo cranial VII e veia têmporo-orbital), amplamente bordejado pelo quadrado, esquamosal e otoccipital;
- **Surangular** arqueado dorsalmente (também em Protosuchia);
- Maxilar com porção única de **dentes** maiores, formando uma onda em vista lateral;
- Redução: processo anterior do **íleo** (ínfimo), parte ventro-lateral do **otoccipital**.

➤ **Neosuchia**

- **Maxilares** subverticais;
- **Processo retroarticular** estreito, direcionado posteriormente;
- Maxilares e dentários com duas porções de **dentés** maiores, formando ondas em vista lateral.

## ANEXO 02

Taxonomia da Infraordem Notosuchia sensu Gasparini (1991), adaptada de Gasparini (1971) e atualizada a partir de publicações posteriores (Bonaparte, 1991; Clark, 1994; Wu & Sues, 1996; Carvalho & Bertini, 1999; Buckley *et al.*, 2000; Ortega *et al.*, 2000; Sereno, 2003; Pol, 2003). “D” - designação original; “M” - monotipia).

### **Mesoeucrocodylia Whetstone & Whybrow, 1983**

#### **Metasuchia Benton & Clark, 1988**

#### **Infraordem Notosuchia Gasparini, 1971**

#### **Notosuchia *Incertae Sedis***

##### **Gênero *Sphagesaurus* Price, 1950 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Sphagesaurus huenei* Price, 1950

*Sphagesaurus huenei* Price, 1950

##### **Gênero *Candidodon* Carvalho & Campos, 1988 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988

*Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988

#### **Familia Notosuchidae Dollo, 1924 *Sedis Mutabilis***

##### **Gênero *Notosuchus* Woodward, 1896 (D / M) *Sedis Mutabilis***

Espécie-Tipo: *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896

*Notosuchus terrestris* Woodward, 1896

*Notosuchus lepidus* Saez, 1957

##### **Gênero *Malawisuchus* Gomani, 1997 (D / M) *Sedis Mutabilis***

Espécie-Tipo: *Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997

*Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997

##### **Gênero *Chimaerasuchus* Wu *et al.*, 1995 (D / M) *Sedis Mutabilis***

Espécie-Tipo: *Chimaerasuchus paradoxus* Wu *et al.*, 1995

*Chimaerasuchus paradoxus* Wu *et al.*, 1995

##### **Gênero *Marillasuchus* Carvalho & Bertini, 1999 (D / M) *Sedis Mutabilis***

Espécie-Tipo: *Marillasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999

*Marillasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999

##### **Gênero *Simosuchus* Buckley *et al.*, 2000 (D / M) *Sedis Mutabilis***

Espécie-Tipo: *Simosuchus clarki* Buckley *et al.*, 2000

*Simosuchus clarki* Buckley *et al.*, 2000

[Taxon Mesoeucrocodylia Whetstone & Whybrow, 1983]

[Taxon Metasuchia Benton & Clark, 1988]

[Família Notosuchia Gasparini, 1971]

**Família Uruguaysuchidae Gasparini, 1971 *Sedis Mutabilis***

**Gênero *Uruguaysuchus* Rusconi, 1933 (D)**

Espécie-Tipo: *Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933

*Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933

*Uruguaysuchus terrai* Rusconi, 1933

**Gênero *Araripesuchus* Price, 1959 (D)**

Espécie-Tipo: *Araripesuchus gomesii* Price, 1959

*Araripesuchus gomesii* Price, 1959 *Sedis Mutabilis*

*Araripesuchus wegneri* Buffetaut, 1981 *Sedis Mutabilis*

*Araripesuchus patagonicus* Ortega *et al.*, 2000 *Sedis Mutabilis*

**Família Comahuesuchidae Bonaparte, 1991 *Sedis Mutabilis***

**Gênero *Comahuesuchus* Bonaparte, 1991 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991

*Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991

**Gênero *Anatosuchus* Sereno *et al.*, 2003 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Anatosuchus minor* Sereno *et al.*, 2003

*Anatosuchus minor* Sereno *et al.*, 2003

## ANEXO 03

Lista de espécies formalmente descritas e formas não descritas de *Notosuchia*, separadas por área de ocorrência: a) espécies e forma selecionada para análise definitiva, formando o grupo de estudo; b) formas brasileiras associáveis ao gênero *Sphagesaurus*, não incluídas na análise; c) formas brasileiras não descritas que podem exibir afinidades com as espécies do grupo interno; b) formas estrangeiras, não descritas, que também podem exibir afinidades com as espécies do grupo interno. Itens b, c e d acompanhados das principais referências bibliográficas onde exemplares foram reportados ou figurados.

### **a) Espécies e formas incluídas na análise**

#### **Brasil**

*Arripesuchus gomesii* Price, 1959

*Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988

*Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999

*Sphagesaurus huenei* Price, 1950

“Forma Monte Alto” (MPMA-15-1/90)

#### **Argentina / Uruguai**

*Arripesuchus patagonicus* Gasparini *et al.*, 1998

*Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991

*Notosuchus terrestris* Woodward, 1896

*Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933

#### **África**

*Anatosuchus minor* Sereno *et al.*, 2003

*Arripesuchus wegneri* Buffetaut, 1981

*Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997

*Simosuchus clarki* Buckley *et al.*, 2000

#### **Ásia**

*Chimaerasuchus paradoxus* Wu *et al.*, 1995

**b) Formas associáveis a *Sphagesaurus***

“Forma Iturama” (Kellner *et al.*, 1995)

“Forma Presidente Prudente” (Kellner *et al.*, 1995; Kellner & Campos, 1999)

**c) Formas brasileiras**

“Forma Peirópolis” (Azevedo & Campos, 1993; Azevedo *et al.*, 1999)

“Forma Parecís” (Marconato *et al.*, 2003)

“Forma Nova Olinda” (Moreira *et al.*, 2003)

**d) Formas procedentes de outros países**

“Forma Camarões” (Colin *et al.*, 1992; Gomani, 1997; Bertini & Carvalho, 1999)

“Forma La Buitrera I” (Pol *et al.*, 2001; Leanza *et al.*, 2004)

“Forma La Buitrera II” (Pol *et al.*, 2001)

“Forma Madagascar” (Buckley & Brochu, 1996; Buckley *et al.*, 1997)

“Forma Malawi” (Gomani, 1997; Colin & Jacobs, 1990; Congleton, 1990)

“Forma Naskal” (Prasad & Broin, 2002)

“Forma New South Wales” (Smith, 1999; Clemens *et al.*, 2003)

## ANEXO 04

Lista de materiais de Eusuchia observados ao longo do estudo. Abreviações de instituições como nos anexos 08 e 09.

### Eusuchia

<i>Alligator mississippiensis</i>	TMM M-983 (modelo digital, em Rowe <i>et al.</i> , 1999; Rowe, 2004).
<i>Caiman crocodilus</i>	FMNH-73711 (modelo digital, em Rowe, 2004); URC R-s/nº, do acervo do IGCE; s/nº, em empréstimo pelo DZ-IB-UNESP / <i>Campus</i> Rio Claro.
<i>Caiman latirostris</i>	s/nº, em empréstimo pelo DZ-IB-UNESP / <i>Campus</i> Rio Claro.
<i>Crocodylus</i> sp.	DGM-274-RR, examinada no DNPM DGM-275-RR, examinada no DNPM
<i>Crocodylus johnstoni</i>	TMM M-6807 (modelo digital, em Rowe, 2004).
<i>Crocodylus moreletii</i>	TMM M-4980 (modelo digital, em Rowe, 2004).
<i>Melanosuchus niger</i>	s/nº, em empréstimo, a partir de coleção particular.

ANEXO 05

Lista de materiais de *Notosuchus terrestris* observados ao longo do estudo. Exemplares com número de tombo em negrito representam holótipos ou neótipos.

<p>MACN-N-22, examinado no MACN;  MACN-N-23, examinado no MACN;  MACN-N-24, examinado no MACN;  MACN-N-43, examinado no MACN;  MACN-N-s/n°, examinado no MACN;  MACN-RN-1015, examinado no MACN;  MACN-RN-1037, examinado no MACN;  MACN-RN-1038, examinado no MACN;  MACN-RN-1039, examinado no MACN;  MACN-RN-1040, examinado no MACN;  MACN-RN-1041, examinado no MACN;  MACN-RN-1043, examinado no MACN;  MACN-RN-1044, examinado no MACN;  MACN-RN-1045, em empréstimo pelo MACN;  MACN-RN-1046, examinado no MACN;  MACN-RN-1047, examinado no MACN;  MACN-RN-1048, examinado no MACN;  MACN-RN-s/n° "A", examinado no MACN;  MACN-RN-s/n° "B", examinado no MACN;  MLP-64-IV-16-1, examinado no MLP;  <b>MLP-64-IV-16-5</b>, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-6, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-7, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-8, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-10, examinado no MLP;</p>	<p>MLP-64-IV-16-11, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-12, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-13, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-14, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-15, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-16, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-17, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-18, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-20, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-21, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-22, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-23, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-24, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-25, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-28, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-30, examinado no MLP;  MLP-64-IV-16-s/n° (206), examinado no MLP;  MPCA-PV-528, examinado no MPCA;  MPCA-PV-789/1, examinado no MPCA;  MPCA-PV-791, examinado no MPCA;  MPCA-PV-s/n°, examinado no MPCA;  URC-s/n° (reconstrução baseada no crânio do exemplar MACN-1037), fornecida pelo MACN.</p>
--	---

ANEXO 06

Lista de materiais referentes a outras espécies de *Notosuchia* observados ao longo do estudo. Exemplos com número de tombo em negrito representam holótipos, sítipos ou neótipos.

**Notosuchia**

<i>Araripesuchus patagonicus</i>	MN-6093-V (réplica do ), examinado no MN; MUCPv-267, examinado no Centro Paleontológico Barreales; MUCPv-268, examinado no Centro Paleontológico Barreales; MUCPv-268b, examinado no Centro Paleontológico Barreales; <b>MUCPv-269</b> , examinado no Centro Paleontológico Barreales; MUCPv-270, examinado no Centro Paleontológico Barreales;
<i>Comahuesuchus brachybuccalis</i>	MACN-N-31, examinado no MACN; MOZ-P-6131, examinado no MACN; <b>MUCPv-202</b> , examinado no Centro Paleontológico Barreales; URC-s/nº (réplica de <b>MUCPv-202</b> ), doação do MACN.
<i>Mariliasuchus amarali</i>	URC-R-67, do acervo do IGCE; URC-R-68, do acervo do IGCE; URC-R-69, do acervo do IGCE.
<i>Simosuchus clarki</i>	UA-8679 (modelo digital do holótipo, em Rowe, 2004)).
<i>Sphagesaurus</i> sp.	MPMA-15-1/90 (“Forma Monte Alto”), em empréstimo pelo MPMA. DGM-1411-R (“Forma Presidente Prudente”), examinado no MN
<i>Sphagesaurus huenei</i>	RCL-100 (apenas sínfise mandibular), examinado no MACN. URC-s/nº (réplica de RCL-100), doação do MACN.

## ANEXO 07

Lista de materiais referentes a outros Crocodylomorpha observados ao longo do estudo.

### Outros Crocodylomorpha

<i>Caririsuchus camposi</i>	DGM-1468-R; MN-4812-V, examinado no MN.
<i>Cynodontosuchus rothi</i>	<b>MLP-64-IV-16-25</b> , examinado no MLP.
<i>Geosaurus</i> sp.	MACN-N-64, examinado no MACN; MACN-N-95, examinado no MACN.
<i>Geosaurus araucanensis</i>	<b>MLP-72-IV-7-1</b> , examinado no MLP; MLP-72-IV-7-2, examinado no MLP.
<i>Hemiprotosuchus leali</i>	MACN-s/nº (réplica do <b>PVL-3829</b> ), examinado no MACN
<i>Itasuchus jesuinoi</i>	DGM-432-R, examinado no DNPM; DGM-434-R, examinado no DNPM.
<i>Peirosaurus tormini</i>	<b>DGM-433-R</b> , examinado no DNPM.
<i>Stratiotosuchus maxhechti</i>	<b>DGM-1477-R</b> , examinado no MN.

## ANEXO 08

O quadro abaixo apresenta, em ordem alfabética, as siglas referentes às diversas instituições brasileiras citadas ao longo deste estudo. As siglas em negrito representam instituições visitadas para realização de observação de material.

Sigla	Instituição
<b>DGM</b>	- Departamento Nacional de Produção Mineral
<b>DNPM</b>	- Departamento Nacional de Produção Mineral
DZ-UNESP	- Departamento de Zoologia, UNESP / <i>Campus</i> Rio Claro
IGCE-UNESP	- Instituto de Geociências e Ciências Exatas, UNESP / <i>Campus</i> Rio Claro
LPV-UNESP	- Laboratório de Paleontologia, UNESP / <i>Campus</i> Rio Claro
<b>MN</b>	- Museu Nacional do Rio de Janeiro
MPMA	- Museu de Paleontologia de Monte Alto
<b>MUGEO</b>	- Museu Geológico “Valdemar Lefèvre”
PUC-MG	- Pontifícia Universidade Católica / <i>Campus</i> Minas Gerais
RCL	- Museu de Ciências Naturais, PUC-MG
UNESP	- Universidade Estadual Paulista / <i>Campus</i> Rio Claro
UFRJ	- Universidade Federal do Rio de Janeiro
<b>URC</b>	- Departamento de Geologia Aplicada do IGCE, UNESP / <i>Campus</i> Rio Claro

## ANEXO 09

O quadro abaixo apresenta, em ordem alfabética, as siglas referentes às diversas instituições estrangeiras citadas ao longo deste estudo. As siglas em **negrito** representam instituições visitadas para realização de observação de material.

<b>Sigla</b>	<b>Instituição</b>
AMNH	- American Museum of Natural History (EUA)
AMF	- Australian Museum (Austrália)
FMNH	- Field Museum of Natural History (EUA)
IVPP	- Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology (China)
MACN	- Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires, Argentina)
<b>MACN-N</b>	- Colección Neuquén, MACN (Buenos Aires, Argentina)
<b>MACN-RN</b>	- Colección Rio Negro, MACN (Buenos Aires, Argentina)
<b>MLP</b>	- Museo de La Plata (La Plata, Argentina)
MNHN	- Muséum National d'Historie Naturelle (Paris, França)
MNN	- Musée National du Niger (República do Níger)
MOZ	- Museo "Profesor-Dr. Juan A. Olsacher" (Zapala, Argentina)
<b>MPCA-PV</b>	- Museo "Carlos Ameghino" (Cipoletti, Argentina)
<b>MUCPv</b>	- Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional del Comahue (Neuquén, Argentina)
PVL	- Instituto Miguel Lillo (Tucumán, Argentina)
PVPH	- Museo Municipal "Carmen Funes" (Plaza Huincul, Argentina)
QM	- Queensland Museum (Queensland, Austrália)
TMM	- Texas Memorial Museum of Science and History (EUA)
UA	- University of Antananarivo (Antananarivo, Madagascar)
VPL/JU	- Vertebrate Paleontology Laboratory, Jammu University (Índia)

ANEXO 10

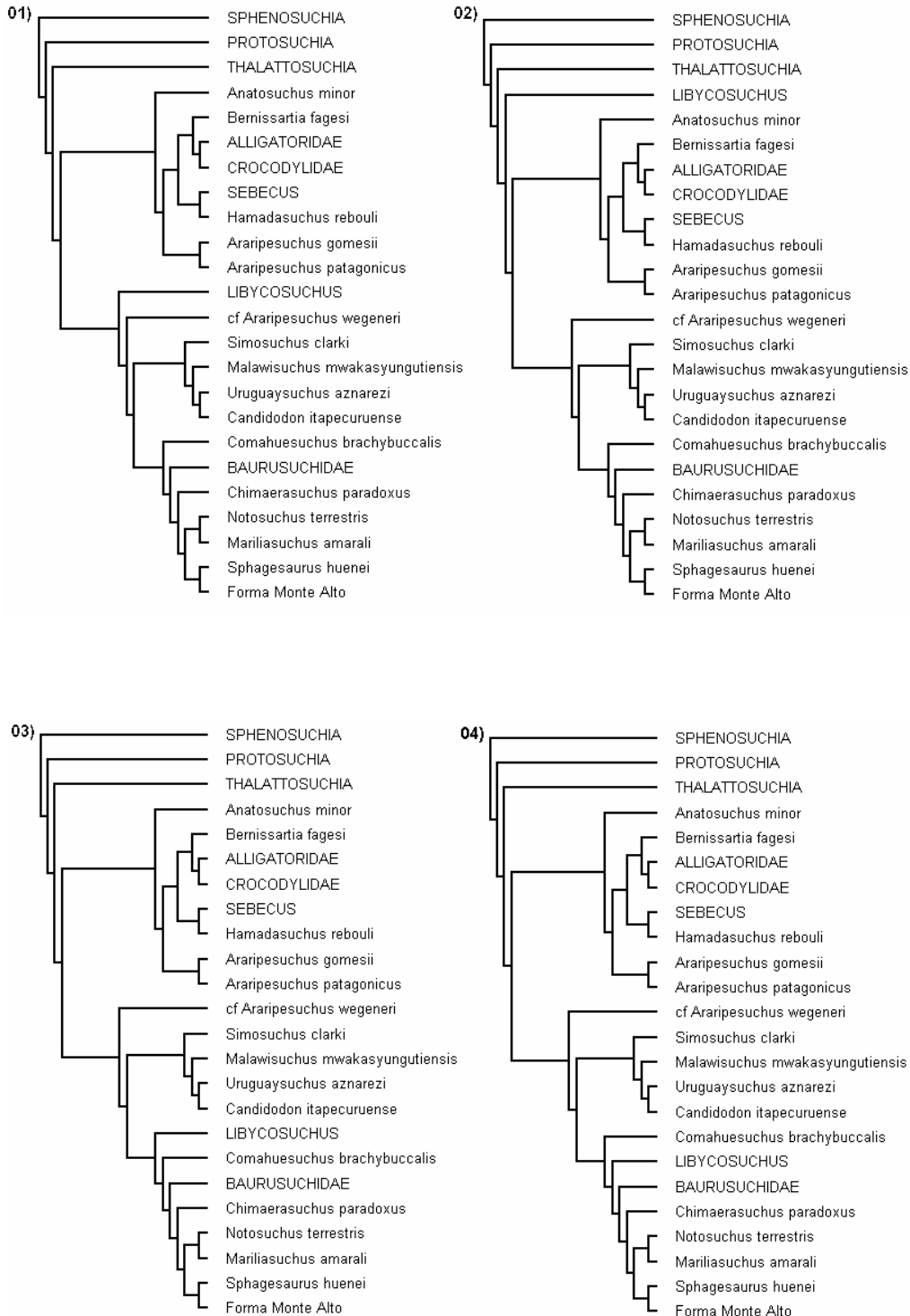
Matriz de características polarizadas, incluindo 36 características multi-estado, 26 das quais passíveis de ordenação. “m” = caráter multi-estado; “o” = caráter ordenável. “ALLIG” - Alligatoridae; “Anato” - *Anatosuchus minor*; “Arago” - *Araripesuchus gomesii*; “Arapa” - *Araripesuchus patagonicus*; “Arawe” - *Araripesuchus wegeneri*; “BAURU” – Baurusuchidae; “Berni” - *Bernissartia fagesi*; “Candi” - *Candidodon itapecuruense*; “Chima” - *Chimaerasuchus paradoxus*; “Comah” - *Comahuesuchus brachybuccalis*; “CROCO” – Crocodylidae; “Hamad” - *Hamadasuchus rebouli*; “LIBYC” - *Libycosuchus* sp.; “Malaw” - *Malawisuchus mwakasyungutiensis*; “Malto” - Forma Monte Alto; “Maril” - *Mariliasuchus amarali*; “Notos” - *Notosuchus terrestris*; “PROTO” – Protosuchia; “SEBEC” - *Sebecus* sp.; “Simos” - *Simosuchus clarki*; “Sphag” - *Sphagesaurus huenei*; “SPHEN” – Sphenosuchia; “THALA” – Thalattosuchia; “Urugu” - *Uruguaysuchus aznarezi*;

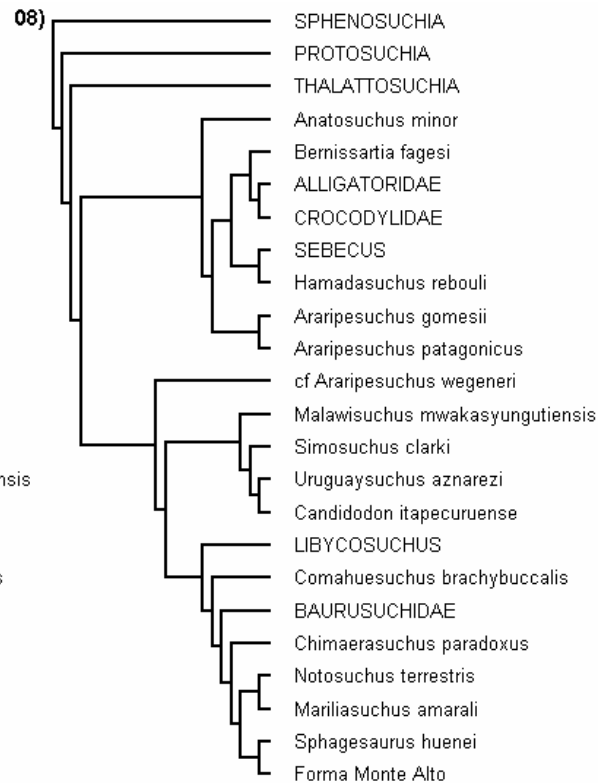
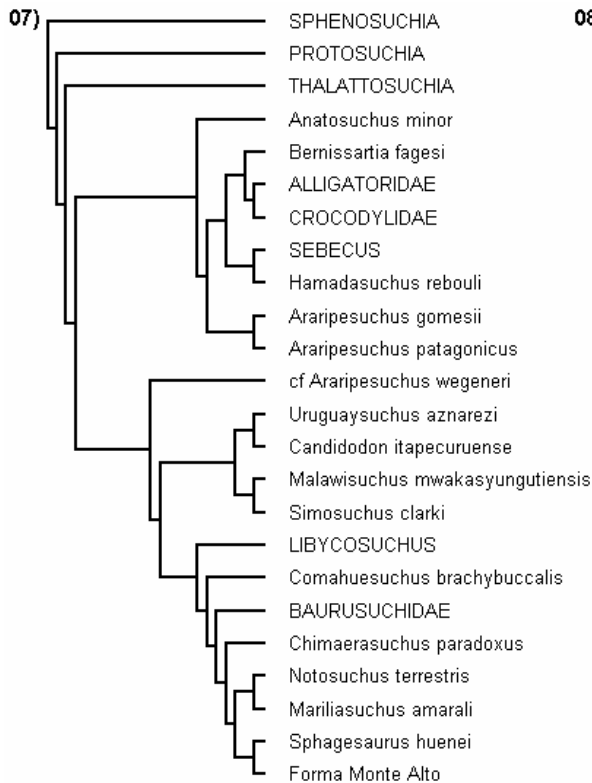
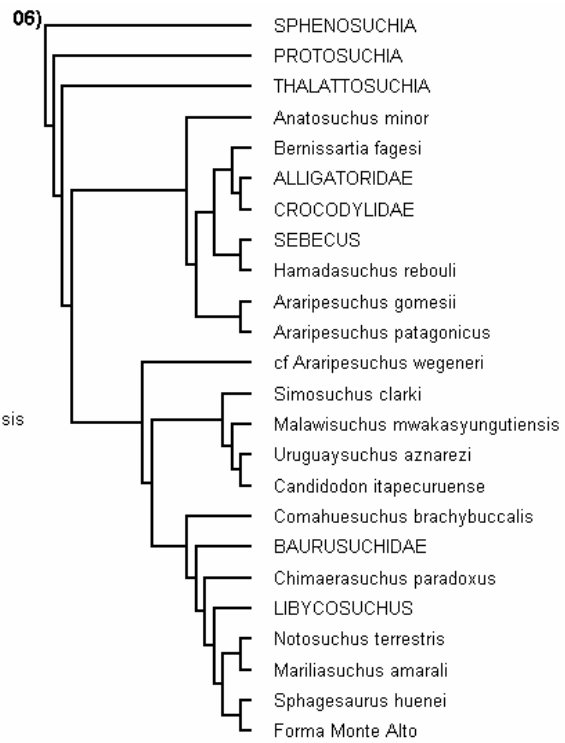
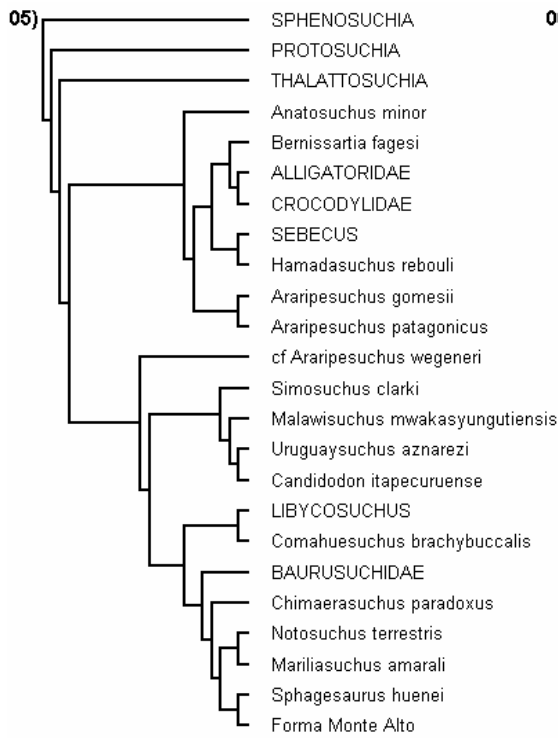
	1		2		3		4		5		6		7		8		9	
	m	mmm	m	mm	m	m	m	m	mm	m	m	m	m	m	m	m	m	m
	o	ooo		oo	o	o	o	o					o					
SPHEN	00011	01220	00101	01020	02111	10100	02120	10101	00010	00100	00000	01000	00001	11001	01111	00000	??000	0?000
PROTO	00001	0122?	01?10	0?001	??111	10000	01?20	1?001	00000	00100	00100	01000	1?001	11001	01100	02000	10000	0?000
THALA	00011	12120	10200	01010	02101	10100	01120	10100	00010	00100	00100	01000	00000	0?000	01011	01111	00000	?1000
ALLIG	11112	12000	10210	01030	12101	12??0	12000	??010	12211	01011	11011	10011	00011	00110	00010	10000	01111	00011
CROCO	11112	12?00	10211	01030	?2101	12100	02000	0?010	12211	010?1	11011	10011	00100	00010	10000	01111	00011	00101
Berni	11112	12000	10211	?1030	1???1	12??0	0?000	0?010	12?11	010??	11011	100?1	0011?	???10	1????	?1111	0001?	???01
SEBEC	00010	12100	10111	01021	12100	12100	01010	02010	02011	01100	11101	01010	00110	01001	11?00	?1111	10011	01001
Arago	11001	11120	01101	01031	12111	12010	02101	10010	01011	01000	?0111	00110	00110	01001	1?100	0?111	00010	01000
Arapa	11002	11120	01?01	01021	12110	?1110	02101	10010	01011	01000	?0111	00110	00110	01001	11000	01111	00010	01000
Hamad	1????	?????	?????	?0???	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????
Anato	01012	10020	00100	0?002	01111	11000	00000	10010	01011	010??	0001?	???1?	001?0	01001	??100	?1111	000?0	01000
Arawe	0??02	10???	01?10	0?122	0????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?1111	?00??
Urugu	10001	10020	01210	11?22	00001	1?100	01100	10010	?0000	0?000	??011	01110	??1?0	02001	?1111	01111	?00?0	01000
Malaw	00001	10110	00110	10112	?2110	11000	02?01	10010	00001	00?00	??011	0?110	00010	?2?01	011?0	?1111	10110	01000
Candi	00001	10010	01010	00112	?000?	?????	00100	10010	010?0	0100?	??011	0?110	?0?0?	0?001	??1??	10111	?0110	01000
LIBYC	10001	?120?	?????	?????	?????	1????	?111?	12010	1?0??	?0?0?	00?11	?1?10	1?100	0?0?1	11100	0?211	1?1?1	???11
Simos	00002	11220	11200	00112	22111	11000	11111	0?021	02010	0?000	00011	01110	11100	02101	01111	01110	10010	0?0?0
Comah	00102	1000?	00110	?0122	02101	0?100	00?1?	12021	01101	111??	0001?	?????	?????	?2?01	11111	0?111	00011	12010
BAURU	00010	02100	11?11	0102?	?1101	12101	01011	12111	0101?	1100?	00111	00110	11010	02101	11111	02111	0001?	12011
Chima	0?001	00010	00111	00101	00101	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	?????	??01?	1????	?????
Notos	01001	00021	01100	?0122	02111	01101	01111	11011	01011	00010	00011	01110	1?011	02101	11110	11111	01010	12010
Maril	01001	10001	00200	10122	0?011	01101	01111	0?021	01101	01110	00011	01110	00011	02101	1111?	?1111	01010	12010
Sphag	00001	10000	01?00	00112	?????	?1?1?	0????	?0?0?	?0110	10000	00011	01110	0001?	??001	1????	?2111	00010	?201?
MALto	00001	10010	01100	00112	00001	11101	01111	11011	00110	10110	00011	01110	1001?	0?001	11111	?1111	10010	12010

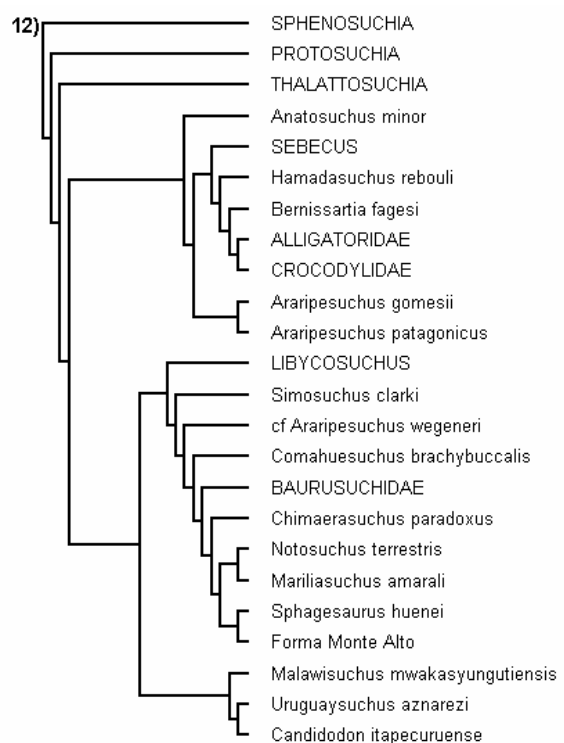
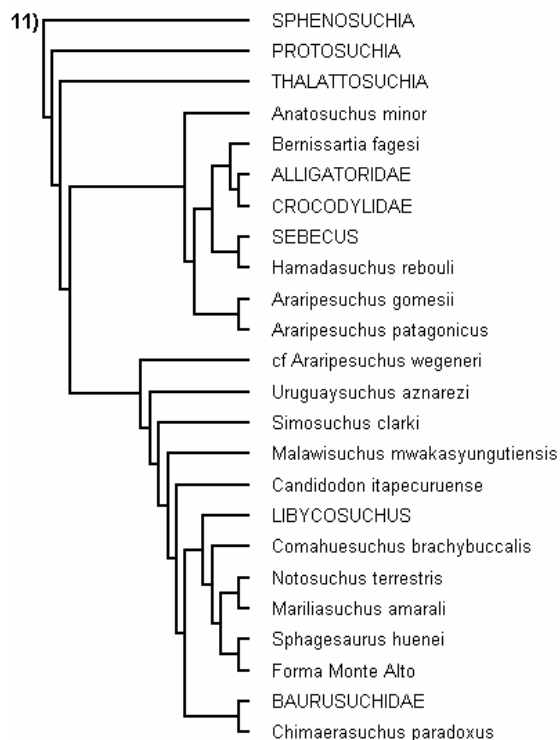
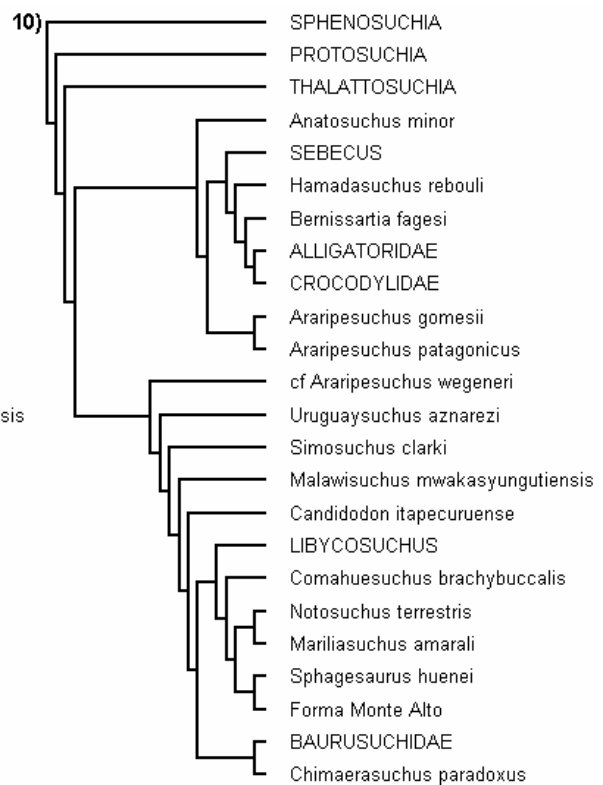
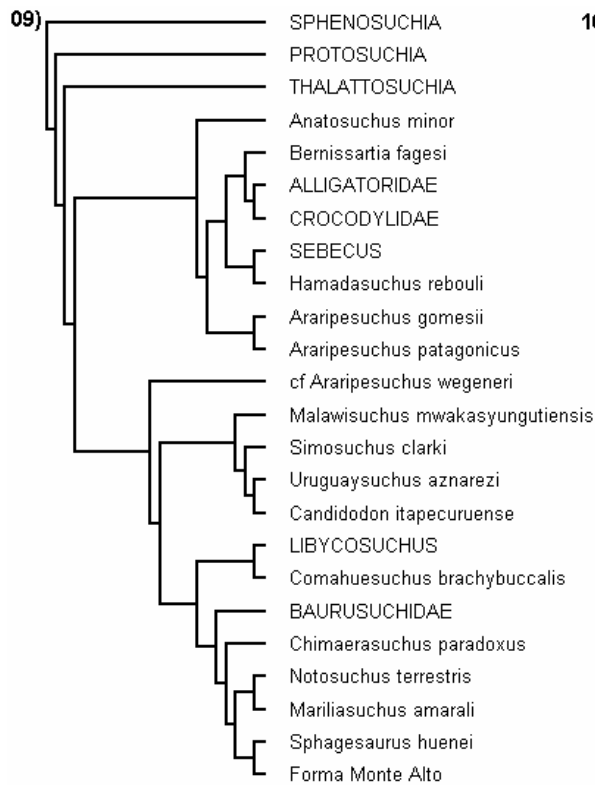
	1		1		1		1		1		1		1		1		1	
	o	o	m	mm	o	mm	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
SPHEN	?0000	0?00?	10010	000?1	01001	??24?	00121	10101	1010?	01010	01100	01100	01000	0?210	00000	10100	00100	0001
PROTO	10000	0?00?	10010	001?1	01001	0?34?	?0101	1010?	1010?	11010	0?000	0?000	0?010	01000	10100	00100	00100	0001
THALA	?1011	11001	11011	000?1	01?71	1?14?	00100	10111	10101	01011	01100	0?100	0?000	00010	01?2?	?????	?????	????
ALLIG	01021	20100	10111	01000	01020	12331	00110	10111	001?0	1?011	?1000	11110	01111	11101	1?121	01011	11011	0110
CROCO	01021	20100	10111	01000	01020	11331	00110	10111	00100	12011	01000	11110	01111	11101	10121	01011	11011	0110
Berni	01?21	20100	11111	010?0	01?00	01331	00110	101?1	?01?0	?201?	00000	0?0?0	0?111	01001	110?1	01011	??1?1	?11?
SEBEC	?1011	11101	0111?	00100	01020	1034?	00110	20100	10111	02010	01100	?????	?????	?????	?????	?????	?????	????
Arago	01011	11101	11111	000?0	10121	102??	00120	10111	?0100	0?011	01100	0?11?	?????	00010	00020	001?0	?1?1?	?10?
Arapa	01011	10101	?1111	00??0	10111	10330	00120	10111	?0100	0?011	01100	0?0??	?????	0?010	0?0??	00100	1???	11??
Hamad	?????	?????	111?0	01???	?????	?13??	?????	?????	?01?1	120?0	1110?	?????	?????	?????	?????	?????	?????	???
Anato	?1011	11100	01210	000?0	01111	??34?	10120	101?1	10?00	0?01?	?1000	?????	?????	?????	?????	?????	?????	???
Arawe	???1?	?????	?1110	1????	?????	?1331	001?0	20?00	00100	0?0??	11100	?????	?????	?????	?????	?????	?????	???
Urugu	11011	11101	0111?	100??	01?00	13321	00?30	?0?00	?0100	0?0?0	11010	?????	?????	0010?	??0?0	0101?	?1010	1001
Malaw	?1011	10001	01110	101?0	10102	1?321	00030	10100	11?0?	?1010	11?11	0?211	1?110	0020?	?10??	?????	1????	?00?
Candi	?1011	11101	?11??	?0???	?????	?2321	?0030	10101	1????	?????	10001	?????	?????	0?1??	?????	?????	1????	???
LIBYC	11?11	?????	1????	?00??	?????	?????	?0?30	?0?00	?????	?1?0?	?110?	?????	?????	0?2??	?????	?????	?????	???
Simos	110??	??000	01200	101?0	01122	1?34?	00150	10100	10100	01010	10010	0?211	1?110	0?2??	01???	?????	?????	???
Comah	?1011	11?71	11210	101??	?11??	?034?	?0020	1?100	?0110	01?0?	?0100	?????	?????	?????	?????	?????	?????	???
BAURU	11111	11111	01100	101?0	11112	12321	00020	20110	10001	12011	01100	0????	?????	001?0	0?22?	0????	11???	???
Chima	?????	?????	00?00	??0?0	101??	?1110	00051	1011?	110??	?1011	?1110	00011	1?110	?0?0?	??210	?????	?1110	1???
Notos	11111	11201	01120	101??	10112	12330	00040	?1020	01001	01002	00100	00001	10110	00000	0?010	00100	1111?	1001
Maril	11011	11201	01120	1011?	10102	12220	01040	01021	01011	01002	10100	?00?1	1011?	?????	?????	?????	1????	???
Sphag	?1?11	112?1	0????	?0???	?????	?3000	11041	01120	?2?12	001?2	10100	?00??	?????	?????	?????	?????	?????	???
MALto	11011	11211	01120	1011?	?111?	?3000	11041	?1?21	?2012	001?2	?0100	?????	?????	?????	?????	?????	?????	???

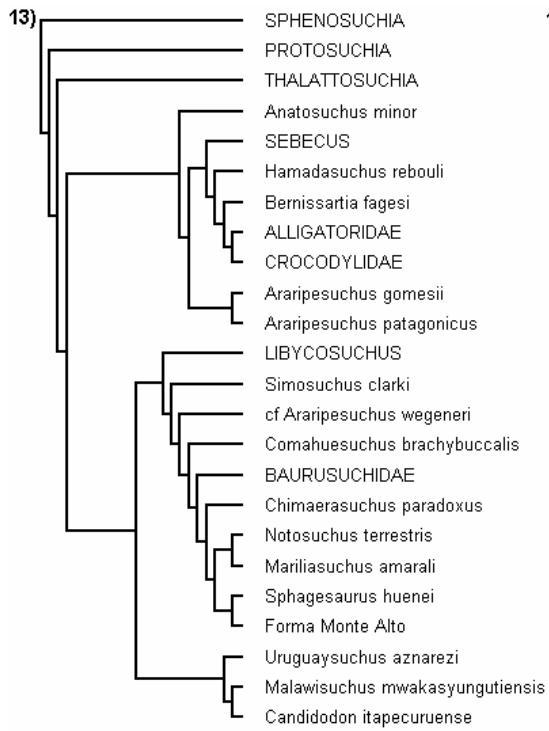
ANEXO 11

Diferentes topologias obtidas por análise filogenética por Parcimônia de Fitch, onde nenhum caráter foi tratado com ordenação, resultando em quatorze (14) topologias igualmente parcimoniosas. Consenso estrito e de maioria apresentados na Figura 85. Número de passos = 503; Índice de Consistência = 0,4473; Índice de Retenção = 0,6278.



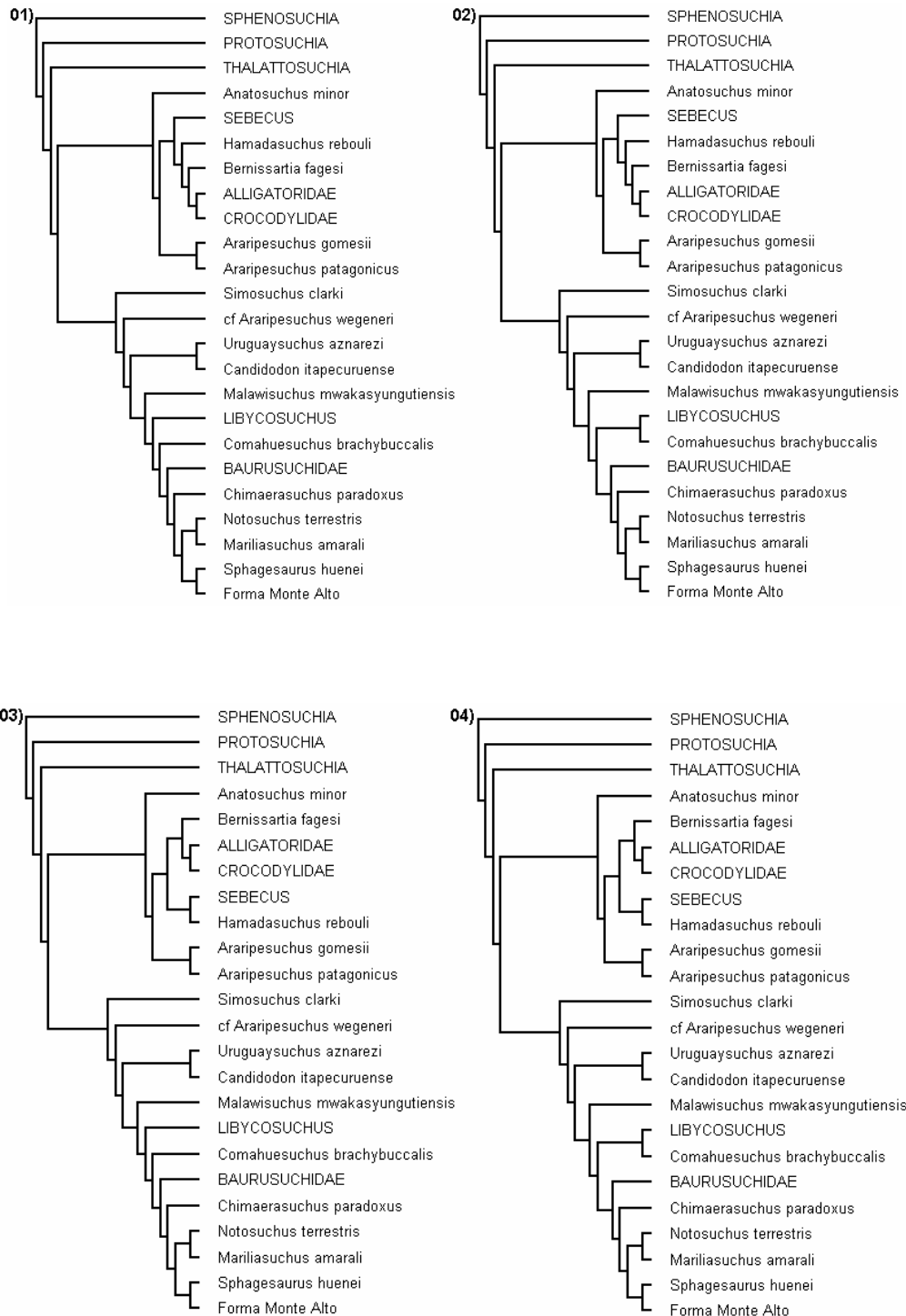






ANEXO 12

Análise filogenética onde foi aplicada a Parcimônia de Wagner para os caracteres discriminados como ordenáveis na matriz (Anexo 10), resultando em quatro (4) topologias igualmente parcimoniosas. Consenso de maioria apresentado na Figura 86. Número de passos = 523; Índice de Consistência = 0,4302; Índice de Retenção = 0,6294.



ANEXO 13

Conjuntos de dados para *Chimaerasuchus paradoxus*, simulando características variáveis ou ausentes (representadas por "?") de diferentes terminais. Consenso estrito referente a cada análise apresentado na Figura 87.

```
Chimaerasuchus como PROTOSUCHIA
00001 00010 00111 00101 00101 ?0000 01120 10101 00010 00010
00100 01000 00001 11001 01111 02010 10000 0?000 10000 0?001
00010 000?0 10101 1?110 00051 10111 11001 01011 01110 00011
11110 00000 01010 10100 00110 1001

Chimaerasuchus como EUSUCHIA
01101 00010 00111 00101 00101 12100 02000 0?010 12211 01101
11011 10011 00110 00010 10000 0201? 10011 00101 01021 20101
00110 01000 1012? 12110 00051 10111 11000 11011 ?1110 00011
11110 11101 10110 01011 11110 1110

Chimaerasuchus como NOTOSUCHIDAE
01001 00010 00111 00101 00101 01101 01111 11011 01011 001?0
00011 01110 ?0011 02101 1111? 12011 11010 12010 11011 11201
00120 10110 101?2 12110 00051 1011? 11011 01011 11110 00011
10110 00000 0?010 00100 11110 1001

Chimaerasuchus como SPHAGESAURIDAE
00001 00010 00111 00101 00101 11101 01111 11011 00110 101?0
00011 01110 ?0011 02101 11111 12011 10010 12010 11011 11211
00120 10110 10112 13110 00051 1011? 11012 01011 11110 00011
10110 00000 0?010 00100 11110 1001
```

## ANEXO 14

Proposta taxonômica conservadora para os representantes do grupo de estudo, baseada nas relações filogenéticas obtidas ao longo do estudo, sem a introdução de novas categorias suprafamiliares. “D” - designação original; “M” - monotipia. Observa-se que, no âmbito do escopo do presente trabalho, se considerou inadequada a utilização de nomes efetivos novos.

### **Taxon Mesoeucrocodylia Whetstone & Whybrow, 1983**

#### **Taxon Metasuchia Benton & Clark, 1988**

##### **Metasuchia *Incertae sedis***

###### **Gênero *Malawisuchus* Gomani, 1997 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997

*Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997

###### **Gênero *Simosuchus* Buckley et al., 2000 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Simosuchus Clarki* Buckley et al., 2000

*Simosuchus clarki* Buckley et al., 2000

###### **Gênero *Anatosuchus* Sereno et al., 2003 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Anatosuchus minor* Sereno et al., 2003

*Anatosuchus minor* Sereno et al., 2003

###### **Gênero *A* (D / M)**

Espécie-Tipo: *A wegneri* (Buffetaut, 1981)

*A wegneri* (Buffetaut, 1981)

#### **Família Notosuchidae Dollo, 1924 *Sedis Mutabilis***

###### **Gênero *Notosuchus* Woodward, 1896 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896

*Notosuchus terrestris* Woodward, 1896

*Notosuchus lepidus* Saez, 1957

###### **Gênero *Mariliasuchus* Carvalho & Bertini, 1999 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999

*Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999

#### **Família Sphagesauridae Kuhn, 1968 *Sedis Mutabilis***

###### **Gênero *Sphagesaurus* Price, 1950 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Sphagesaurus huenei* Price, 1950

*Sphagesaurus huenei* Price, 1950

[Taxon Mesoeucrocodylia Whetstone & Whybrow, 1983]

[Taxon Metasuchia Benton & Clark, 1988]

**Família Uruguaysuchidae Gasparini, 1971 *Sedis Mutabilis***

**Gênero *Uruguaysuchus* Rusconi, 1933 (D)**

Espécie-Tipo: *Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933

*Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933

*Uruguaysuchus terrai* Rusconi, 1933, syn. n.

**Família Comahuesuchidae Bonaparte, 1991 *Sedis Mutabilis***

**Gênero *Comahuesuchus* Bonaparte, 1991 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991

*Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991

**Família Chimaerasuchidae Carvalho et al., 2004 *Sedis Mutabilis***

**Gênero *Chimaerasuchus* Wu et al., 1995 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Chimaerasuchus paradoxus* Wu et al., 1995

*Chimaerasuchus paradoxus* Wu et al., 1995

**Família Candidodontidae Carvalho et al., 2004 *Sedis Mutabilis***

**Gênero *Candidodon* Carvalho & Campos, 1988 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988

*Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988

**Família A *Sedis Mutabilis***

**Gênero *Araripesuchus* Price, 1959 (D)**

Espécie-Tipo: *Araripesuchus gomesii* Price, 1959

*Araripesuchus gomesii* Price, 1959

*Araripesuchus patagonicus* Ortega et al., 2000

## ANEXO 15

Proposta taxonômica para os representantes do grupo de estudo incluindo sugestões de clados novos, baseada nas relações filogenéticas obtidas ao longo do estudo. “D” - designação original; “M” - monotipia. Observa-se que a utilização de nomes novos foi considerada inadequada no contexto deste trabalho.

### **Taxon Metasuchia Benton & Clark, 1988**

#### **Metasuchia *Incertae sedis***

##### **Gênero *Malawisuchus* Gomani, 1997 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997

*Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997

##### **Gênero *Simosuchus* Buckley et al., 2000 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Simosuchus Clarki* Buckley et al., 2000

*Simosuchus clarki* Buckley et al., 2000

##### **Gênero *Anatosuchus* Sereno et al., 2003 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Anatosuchus minor* Sereno et al., 2003

*Anatosuchus minor* Sereno et al., 2003

##### **Gênero *A* (D / M)**

Espécie-Tipo: *A wegeneri* (Buffetaut, 1981)

*A wegeneri* (Buffetaut, 1981)

#### **Família Uruguaysuchidae Gasparini, 1971 *Sedis Mutabilis***

##### **Gênero *Uruguaysuchus* Rusconi, 1933 (D)**

Espécie-Tipo: *Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933

*Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933

*Uruguaysuchus terrai* Rusconi, 1933, syn. n.

#### **Família Candidodontidae Carvalho et al., 2004 *Sedis Mutabilis***

##### **Gênero *Candidodon* Carvalho & Campos, 1988 (M)**

Espécie-Tipo: *Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988

*Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988

#### **Família *A* *Sedis mutabilis***

##### **Gênero *Araripesuchus* Price, 1959 (D)**

Espécie-Tipo: *Araripesuchus gomesii* Price, 1959

*Araripesuchus gomesii* Price, 1959

*Araripesuchus patagonicus* Ortega et al., 2000

**[Taxon Metasuchia Benton & Clark, 1988]**

**Infraordem A**

**Infraordem A *Incertae Sedis***

**Família Comahuesuchidae Bonaparte, 1991**

**Gênero *Comahuesuchus* Bonaparte, 1991 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991

*Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991

**Família Chimaerasuchidae Carvalho *et al.*, 2004**

**Gênero *Chimaerasuchus* Wu *et al.*, 1995 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Chimaerasuchus paradoxus* Wu *et al.*, 1995

*Chimaerasuchus paradoxus* Wu *et al.*, 1995

**Superfamília A**

**Família Notosuchidae Dollo, 1924**

**Gênero *Notosuchus* Woodward, 1896 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896

*Notosuchus terrestris* Woodward, 1896

*Notosuchus lepidus* Saez, 1957

**Gênero *Marillasuchus* Carvalho & Bertini, 1999 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Marillasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999

*Marillasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999

**Família Sphagesauridae Kuhn, 1968**

**Gênero *Sphagesaurus* Price, 1950 (D / M)**

Espécie-Tipo: *Sphagesaurus huenei* Price, 1950

*Sphagesaurus huenei* Price, 1950