

CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

PEDRO AKIRA KITAYAMA

**HÁBITOS ALIMENTARES DE NOTOSSÚQUIOS,
COM BASE EM ANATOMIAS OSTEOLÓGICAS
E DENTÁRIAS**

Rio Claro - SP
2022

PEDRO AKIRA KITAYAMA

HÁBITOS ALIMENTARES DE NOTOSSÚQUIOS, COM BASE EM ANATOMIAS OSTEOLÓGICAS E DENTÁRIAS

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
Filho”, para obtenção do grau de Licenciado e
Bacharel em Ciências Biológicas

Orientador: Prof. Dr. Reinaldo J. Bertini

Rio Claro - SP
2022

K62h Kitayama, Pedro Akira
Hábitos alimentares de Notossúquios, com base em anatomias
osteológicas e dentárias / Pedro Akira Kitayama. -- Rio Claro, 2022
57 p. : il., fotos, mapas

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado e licenciatura -
Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientador: Reinaldo José Bertini

1. Notosuchia. 2. Crocodylomorpha. 3. Hábitos alimentares. 4.
Heterodontia. 5. Paleozoologia. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de
Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

PEDRO AKIRA KITAYAMA

**HÁBITOS ALIMENTARES DE NOTOSSÚQUIOS, COM BASE EM ANATOMIAS
OSTEOLÓGICAS E DENTÁRIAS**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro,
da Universidade Estadual Paulista “Júlio de
Mesquita Filho”, para obtenção do grau de
Licenciado e Bacharel em Ciências Biológicas

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Reinaldo J. Bertini
Prof. Dr. Silvia Regina Gobbo
Prof. Dr. Célio Fernando Baptista Haddad

Aprovado em: 28 de Novembro de 2022

Pedro Akira Kitayama
Assinatura do discente

Reinaldo Bertini
Assinatura do(a) orientador(a)

RESUMO

Os Notosuchia compunham um grupo de crocodylomorfos especialmente gondwânicos, que viveram principalmente durante o Cretáceo, dotados de características peculiares, e até mesmo contrastantes, se comparados com crocodylianos modernos. Estes animais possuíam crânios frequentemente curtos ântero-posteriormente, e se ausentavam de adaptações à vida aquática. No entanto o grupo foi bastante diversificado, e teve distribuição ampla através do Gondwana, com formas especializadas, apresentando até mesmo heterodontia. Portanto a contribuir para um entendimento mais amplo sobre os ecossistemas terrestres do Cretáceo, e a história evolutiva dos crocodylomorfos, este trabalho visa identificar os possíveis padrões de consumo alimentar, com base em anatomias osteológicas e dentárias de Notosuchia.

Palavras-chave: Notosuchia; Crocodylomorpha; hábitos alimentares; heterodontia.

ABSTRACT

The Notosuchia were a group of mainly Gondwan crocodylomorphs, who lived mainly during the Cretaceous, endowed with peculiar, and even contrasting, characteristics when compared to modern crocodylians. These animals had skulls that were often short anteroposteriorly and lacked adaptations to aquatic life. However, the group was quite diverse, and had a wide distribution across Gondwana, with specialized forms, even presenting heterodonty. Therefore, to contribute to a broader understanding of Cretaceous terrestrial ecosystems, and the evolutionary history of crocodylomorphs, this work aims to identify possible patterns of food consumption, based on osteological and dental anatomies of Notosuchia.

Keywords: Notosuchia; Crocodylomorpha; feeding habits; heterodonty.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	05
1.1	Notosuchia.....	05
1.2	Contextos geológicos.....	06
1.2.1	<i>Unidades geológicas brasileiras.....</i>	<i>07</i>
1.2.1.1	<u>Grupo Bauru.....</u>	<u>07</u>
1.2.1.2	<u>Bacia do Araripe (Formação Santana)</u>	<u>10</u>
1.2.1.3	<u>Bacia São Luís – Grajaú (Formação Itapecuru)</u>	<u>10</u>
1.2.2	<i>Outras unidades sul-americanas contendo restos de notossúquios</i>	<i>11</i>
1.2.2.1	<u>Bacia Neuquén.....</u>	<u>11</u>
1.2.2.2	<u>Formação Gichón</u>	<u>12</u>
1.2.2.3	<u>Formação Cajones.....</u>	<u>12</u>
1.2.3	<i>Unidades africanas.....</i>	<i>12</i>
1.2.3.1	<u>África continental.....</u>	<u>12</u>
1.2.3.2	<u>Madagascar.....</u>	<u>12</u>
1.2.4	<i>Possível ocorrência de Notosuchia em Laurásia.....</i>	<i>13</i>
1.2.4.1	<u>Formação Wulong.....</u>	<u>14</u>
2	METODOLOGIA.....	15
2.1	Táxons de Notosuchia.....	15
3	CONCLUSÕES.....	50
	REFERÊNCIAS.....	51

1 INTRODUÇÃO

1.1 Notosuchia

Os crocodylomorfos, grupo que engloba os modernos crocodylos, jacarés, gaviais, além de seus parentes extintos, foram muito mais diversos no passado geológico, abarcando formas terrestres, semi-aquáticas e marinhas de diferentes tamanhos, proporções e hábitos alimentares. Entre as formas terrestres podem-se destacar os Notosuchia, que eram em geral pequenos crocodylomorfos, principalmente gondwânicos, encontrados especialmente em rochas do Cretáceo africano e sul-americano (Carvalho & Bertini, 2000). Estes animais, diferentemente de seus parentes vivos, os Crocodylia, possuíam crânios e rostros frequentemente curtos ântero-posteriormente, e tão altos quanto largos, órbitas dispostas lateralmente, narinas francamente terminais (Gasparini, 1971; Bertini & Carvalho, 1999; Andrade, 2005). Estas características indicam que provavelmente eram animais de habitat continental terrestre, se ausentando neles as adaptações à vida aquática (Gasparini, 1971; Ösi, 2014; Pol *et al.*, 2014).



Figura 01. Representação artística de *Eptalofosuchus viridi* em vida, um notossúquio (ilustração de Júlia d'Oliveira, retirada de Marinho *et al.*, 2022).

O grupo foi primeiramente nomeado por Gasparini (1971), em referência ao Gênero *Notosuchus*, e abrangendo as famílias Uruguaysuchidae e Notosuchidae. Após este trabalho houveram muitas revisões sistemáticas, e *Notosuchia sensu* Gasparini (1971) passou a ser considerado um agrupamento parafilético. Para contornar isto outros autores passaram a fazer ajustes taxonômicos e filogenéticos, incluindo formas maiores e carnívoras de Baurusuchidae e Peirosauridae ao grupo (Geroto, 2015).

No entanto, para esta Monografia de Graduação, decidiu-se seguir a sugestão de Andrade (2005), para utilizar *Notosuchia* sem implicações filogenéticas, pois embora a praticidade de seu uso, o termo parece estar razoavelmente dissociado do contexto evolutivo do grupo. Portanto exclui-se, por exemplo, a Família Baurusuchidae deste trabalho, por apresentarem características que destoam desta concepção.

O objetivo deste trabalho é investigar o padrão de consumo alimentar dos *Notosuchia*, com base em anatomias osteológicas e dentárias, se preocupando especialmente com aspectos etológicos e alimentares de formas menores, e potencialmente associáveis à onivoria ou herbivoria. Esta preocupação se justifica devido à grande diversidade de formas deste grupo, com características tão peculiares, geralmente relacionadas a hábitos alimentares que ainda precisam ser melhor esclarecidos, em função de um entendimento mais amplo dos ecossistemas terrestres cretácicos do Gondwana, e da história evolutiva dos crocodylomorfos.

1.2 Contextos geológicos

Todos os *Notosuchia* descritos possuem distribuição paleogeográfica gondwânica, com exceção talvez de *Chimaerasuchus*, um crocodylomorfo proveniente da China, que possivelmente não seja um *Notosuchia*. As demais espécies descritas estão restritas a Madagascar, África continental e América do Sul, e formas associáveis ao grupo também foram encontradas em Índia e Austrália (Andrade, 2005).

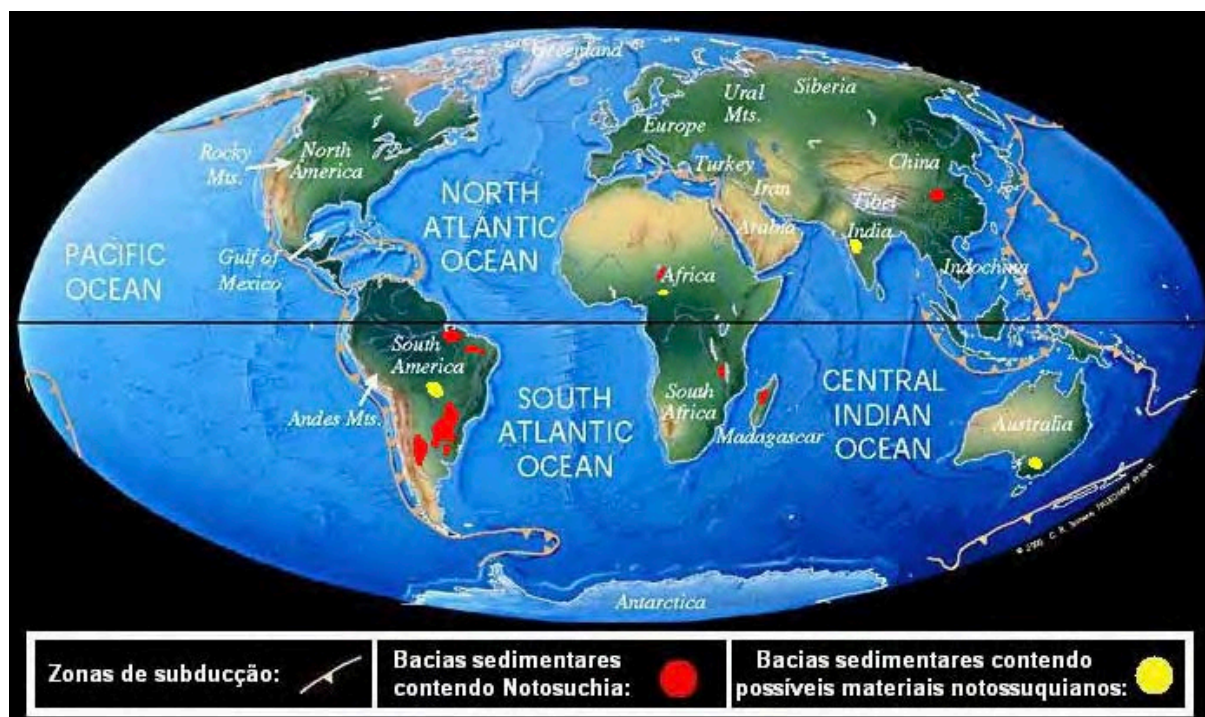


Figura 02. Reconstrução do globo terrestre (tempo recente) evidenciando a localização das principais bacias sedimentares contendo fósseis de Notosuchia, e materiais possivelmente notossuquianos (retirado de Andrade, 2005).

Os fósseis de Notosuchia são encontrados em sedimentos variados, indicando diferentes ambientes deposicionais. No entanto é importante ressaltar que o local de deposição, e o conjunto de elementos associados na tanatocenose, não correspondem necessariamente ao ambiente habitado pela espécie originalmente, apenas que seus restos foram depositados na área. Podem ter sido transportados por agentes bióticos e abióticos (ações de predadores, fluxos de inundações/tempestades, chuvas) por longas distâncias, até chegar ao ambiente de sedimentação (Holz & Simões, 2002; Andrade, 2005; Simões *et al.*, 2010).

1.2.1 Unidades geológicas brasileiras

1.2.1.1 Grupo Bauru

O Grupo Bauru é um dos registros geológicos mais bem documentados do Cretáceo Superior brasileiro (Batezelli, 1998). É uma unidade pós-basáltica do

Cretáceo, assentada sobre a Formação Serra Geral, na porção Centro-Setentrional da Bacia do Paraná, que se encontra quase exclusivamente em território brasileiro. Estende-se por cerca de 350.000 km² na parte Oeste de São Paulo, além de Triângulo Mineiro, Sul de Goiás, Leste de Mato Grosso do Sul, Noroeste do Paraná (Fulfaro & Perinotto, 1996; Bispo, 2019). Compreende as formações Caiuá, Pirapozinho, Santo Anastácio, Birigüi, Araçatuba, Adamantina, Uberaba e Marília (Paula e Silva *et al.*, 2009; Bispo, 2019). Fósseis de Notosuchia foram encontrados nas formações Araçatuba, Adamantina e Uberaba.

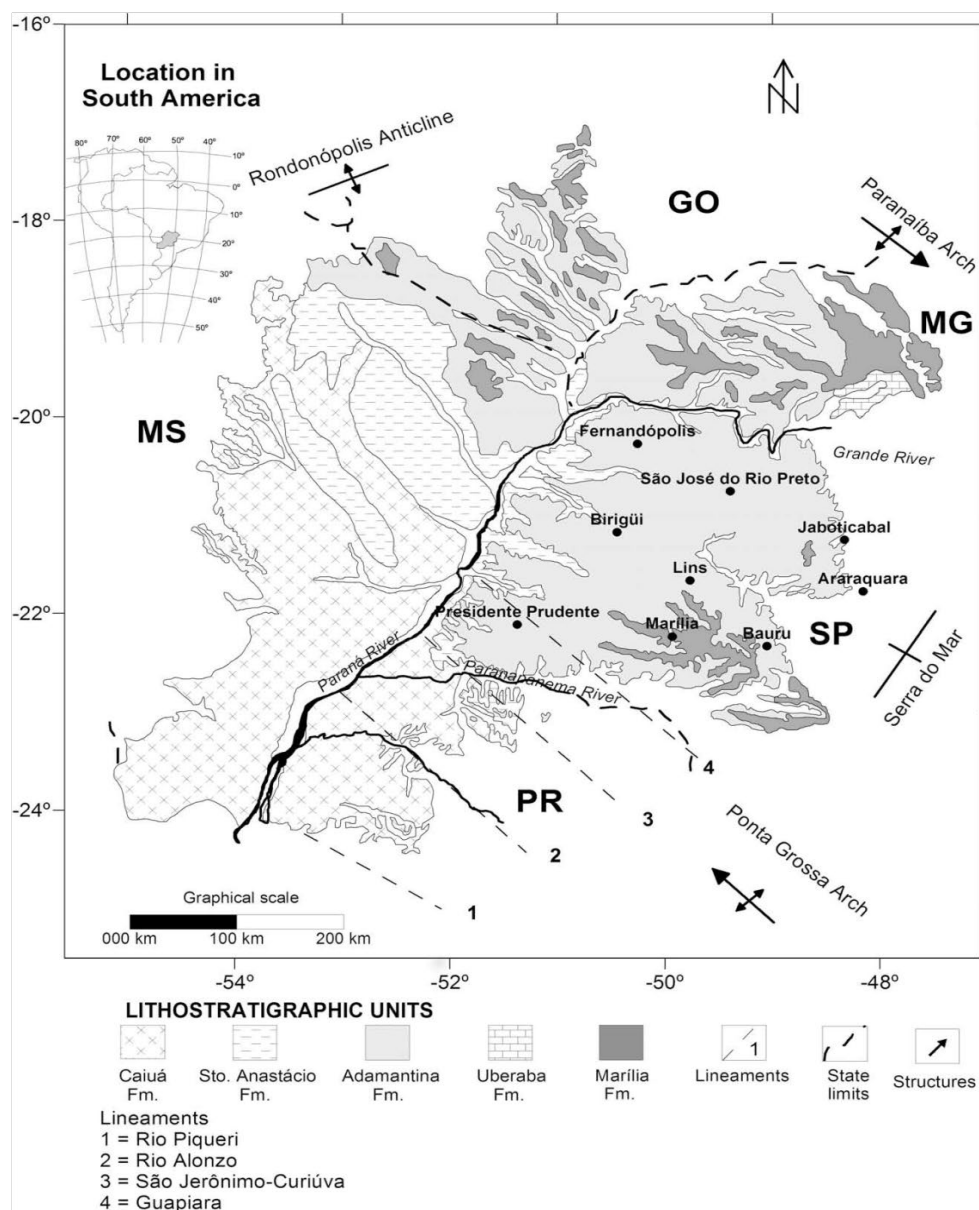


Figura 03. Mapa de distribuição das unidades litoestratigráficas no Grupo Bauru (retirado de Paula e Silva *et al.*, 2009).

O Grupo Bauru apresenta os gêneros de Notosuchia *Mariliasuchus*, *Sphagesaurus*, *Adamantinasuchus* (possível sinonímia de *Mariliasuchus*), *Armadillosuchus* (possível sinonímia de *Sphagesaurus*), *Caipirasuchus* (talvez sinonímia de algum outro notossúquio do Grupo Bauru, talvez *Sphagesaurus*, a ser investigada), *Morrinhosuchus* (talvez sinonímia de algum outro notossúquio do Grupo Bauru, a ser investigada), e *Eptalofosuchus*.

A Formação Araçatuba, no Oeste do Estado de São Paulo, é onde se encontram fósseis de *Mariliasuchus* e *Adamantinasuchus*, uma possível sinonímia de *Mariliasuchus*, sendo que esta questão será tratada no desenvolvimento desta Monografia. Esta unidade litoestratigráfica é representada por siltitos, siltitos arenosos e arenitos muito finos, cinza-esverdeados e pardacentos maciços (Batezelli, 1998; Batezelli, 2003; Andrade, 2005). Estratificações plano-paralelas e sutis estratificações cruzadas acanaladas, de até 40 cm de comprimento, indicam um ambiente deposicional de baixa energia, lacustre (Batezelli *et al.* 2003; Andrade, 2005). Material micropaleontológico (carófitas e ostrácodos) datam a formação no Campaniano (Gobbo-Rodrigues *et al.*, 1999).

A Formação Adamantina, presente em boa parte do Oeste do Estado de São Paulo, e ocorrente também nos estados de Minas Gerais, Mato Grosso do Sul e Goiás, constitui-se da associação de arenitos finos a muito finos e lamitos siltosos, de cores róseas a castanhas, com intercalações de argilitos de cor castanha-avermelhada (Soares *et al.*, 1980; Fernandes & Coimbra, 1996; Bispo, 2019). Em geral a formação apresenta estratificações cruzadas acanaladas e plano-paralelas (Soares *et al.*, 1980; Bispo, 2019). A sedimentação se deu em lagoas efêmeras, entremeadas com depósitos de lençóis de areias, em locais de clima semi-árido, com acentuada alternância entre períodos secos e chuvosos. Durante os períodos chuvosos as lagoas eram alimentadas periodicamente por um sistema fluvial entrelaçado, enquanto nos períodos secos a remobilização eólica produziu pequenas dunas (Fernandes & Coimbra, 1996; Goldberg & Garcia, 2000; Bispo, 2019).

É na Formação Adamantina onde se encontra a maior parte dos fósseis do Grupo Bauru, incluindo restos de carófitas, moluscos, peixes, testudinos, crocodylomorfos e dinossauros (Bertini, 1993; Bispo, 2019). Em relação a Notosuchia (*sensu* Andrade, 2005), as formas presentes nesta formação são *Sphagesaurus*,

Armadillosuchus (como possível sinonímia de *Sphagesaurus*), *Caipirasuchus* (talvez sinonímia de algum outro notossúquio do Grupo Bauru, talvez *Sphagesaurus*, a ser investigado), e *Morrinhosuchus* (talvez sinonímia de algum outro notossúquio do Grupo Bauru, a ser investigado). A possibilidade de boa parte destes gêneros se tratar de sinonímias de outros notossúquios será discutida ao longo do desenvolvimento desta Monografia.

A Formação Uberaba possui distribuição mais restrita, aflorando exclusivamente nos arredores da cidade homônima e de Veríssimo, no Triângulo Mineiro. Interdigita-se lateralmente com a Formação Adamantina, e também representa um ambiente deposicional fluvial entrelaçado. Mas apresenta um conjunto de peculiaridades que sugerem uma relativa regionalização na deposição de seus sedimentos, quando comparado com outras áreas do Cretáceo continental da Bacia do Paraná, como a existência de tufos, sedimentos túficos, e a presença de litofácies exclusivas (Bertini, 1993). Recentemente *Eptalofosuchus* foi descrito por Marinho *et al.* (2022), como o primeiro notossúquio a ser encontrado nesta formação.

1.2.1.2 Bacia do Araripe (Formação Santana)

A Formação Santana é uma unidade geológica situada na Bacia do Araripe, localizada na região Sul do Ceará e Oeste de Pernambuco, e de idade aptiana-albiana (Cretáceo Inferior). É composta por calcários laminados, siltitos, argilitos (Membro Crato); Gipsita e Anidrita (Membro Ipubi); calcários, margas, siltitos e argilitos com nódulos carbonáticos (Membro Romualdo). O material notossuquiano nesta formação, *Araripesuchus*, provém do Membro Romualdo (Kellner & Campos, 1999). Foi encontrado (Price, 1959) no interior de um nódulo carbonático (Carvalho & Bertini, 2000). Os ambientes deposicionais na Bacia do Araripe são essencialmente continentais (Carvalho & Bertini, 2000), no entanto a deposição do Membro Romualdo foi influenciada por ingressões marinhas durante três intervalos, evidenciados por concreções carbonáticas fossilíferas, xistos negros contendo macrobentos e foraminíferos bênticos marinhos, além de biválvios fósseis em *shell beds* (Bom *et al.*, 2021).

1.2.1.3 Bacia São Luís – Grajaú (Formação Itapecuru)

A Formação Itapecuru consiste em depósitos cretácicos da região Centro-Norte da Bacia do Parnaíba, no Estado do Maranhão. As rochas desta unidade se distribuem

em camadas de geometria tabular, com predomínio de litofácies silto-argilosas, intercaladas com arenitos de granulação média-grossa (Carvalho, 1994; Carvalho & Bertini, 2000). A interpretação paleoambiental é um ambiente fluvial, sendo os fósseis encontrados sempre de organismos continentais, havendo concentrações de ossos ao longo de depósitos de pequenos canais (Carvalho, 1994; Carvalho & Bertini, 2000; Andrade, 2005). O notossúquio desta formação, *Candidodon*, foi encontrado em siltitos argilosos, cinza-avermelhados (Carvalho, 1994; Andrade, 2005), com idade atribuída ao eo-Cenomaniano, Cretáceo Superior (Andrade, 2005).

1.2.2 Outras unidades sul-americanas, contendo restos de notossúquios

1.2.2.1 Bacia Neuquén

A Bacia Neuquén ocorre no Centro-Oeste da Argentina, nas províncias de Neuquén, Rio Negro, Mendoza e La Pampa; e Leste do Chile (Leanza *et al.*, 2004). Sua seção cretácica da margem Sul é composta pelas formações Picun Leufü, Limay, Bajada Colorada, Agrio, La Amarga (membros Puesto Antigüal, 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 (Leanza *et al.*, 2004; Andrade, 2005).

Fósseis de notossúquios ocorrem nas formações Candeleros e Bajo de La Carpa. *Araripesuchus* é encontrado em arenitos ferruginosos na seção inferior da Formação Candeleros. A idade dos sedimentos é atribuída ao Cenomaniano, sendo descritos como arenitos grossos a médios, com colorações variando de violeta a púrpura, vermelha-escura ou marrom, combinados com conglomerados, sugerindo inundação rápida em ambiente fluvial, com condições eólicas e pantanosas. Podem estar intercalados por siltitos e argilitos (Leanza *et al.*, 2004; Andrade, 2005). *Notosuchus* e *Comahuesuchus* estão em mesmo nível estratigráfico na Formação Bajo de La Carpa, com idade provável santoniana-campaniana. Os sedimentos são descritos como camadas de arenitos grossos, de cores violeta a rósea, intercaladas por siltitos e argilitos avermelhados, e o paleoambiente é interpretado como um sistema fluvial anastomosado (Leanza *et al.*, 2004).

1.2.2.2 Formação Guichón

A Formação Guichón pertence à Bacia do Litoral, que se estende pela região Oeste do território uruguaio (províncias de Salto, Paysandú, Rio Negro, Colonia, Flores e Durazno), e dela provém materiais de *Uruguaysuchus* (Goso Aguliar *et al.*, 1999). É composta especialmente por arenitos quartzosos finos a médios, feldspáticos, friáveis, de coloração avermelhada, frequentemente 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; Andrade, 2005). Goso Aguliar *et al.* (1999) e Andrade (2005) consideram uma idade albiânica-cenomaniana para a Formação Guichón. É associada a um ambiente deposicional continental sub-desértico, com depósitos eólicos, ocorrendo eventos periódicos de chuvas torrenciais (Sprechmann *et al.*, 1981).

1.2.2.3 Formação Cajones

A Formação Cajones ocorre entre os departamentos de Santa Cruz e Cochabamba, na Bolívia (Aguilera *et al.*, 1989), e dela provém material do notossúquio *Yacarenani*, associado a arenitos vermelhos de origem fluvial, atribuídos à idade turoniana-santoniana por Novas *et al.* (2009).

1.2.3 *Unidades africanas*

1.2.3.1 África continental

No Continente Africano, a evolução tectônica/crustal, na qual o processo de formação de vales riftes permanecem ativos, propiciou o desenvolvimento de um amplo e complexo conjunto de bacias pós-paleozóicas (Andrade, 2005). Andrade (2005) ainda destaca que, entre os artigos relacionados às espécies de notossúquios africanos, poucos trazem uma descrição detalhada do contexto geológico das espécies tratadas. Fósseis de notossúquios são encontrados em Grupo Tegama, Níger; Formação Bahariya, Egito; Malawi e Tanzânia, Zona Rifte.

No Grupo Tegama, na localidade Gadoufaoua, de idade aptiana (Buffetaut & Taquet, 1979) são encontrados os gêneros *Araripesuchus* e *Anatosuchus*. Nesta bacia é comum a ocorrência de arenitos, siltitos e argilitos, sem que exista um maior

detalhamento sobre organização e características destes depósitos (Andrade, 2005), gerados em paleoambiente fluvial (Taquet, 2021).

Na Formação Bahariya foram encontrados restos do notossúquio *Libycosuchus*, de idade cenomaniense (Ijouiher, 2016). Os sedimentos desta unidade são finos, e evidenciam um sistema deposicional de baixa energia, estuarino e influenciado pelas marés (Lacovara, 2002).

Na Zona Rifte foram encontrados restos dos notossúquios *Pakasuchus*, na Tanzânia, e *Malawisuchus*, no Malawi. Na Tanzânia *Pakasuchus* foi encontrado na Formação Galula (Roberts *et al.*, 2009; O'Connor *et al.*, 2010), composta por arenitos, lamitos e conglomerados vermelhos, rosas, roxos e ocasionalmente brancos, depositados em sistema paleoambiental de rios entrelaçados (Roberts *et al.*, 2009). No Malawi *Malawisuchus* foi encontrado nas "*Malawi Dinosaur Beds*", em meio a sedimentos pobremente selecionados de arenitos e lamitos vermelhos, intercalados por arenitos cinza grossos e mal selecionados, de idade eo-cretácica (aptiana-albiana), interpretados como correspondentes a um paleoambiente fluvial entrelaçado (Gomani, 1997; Andrade, 2005). Roberts *et al.* (2009) hipotetizaram que a Formação Galula, e os depósitos de "*Malawi Dinosaur Beds*", são potenciais correlatos.

1.2.3.2 Madagascar

Embora localizada próxima à costa Sul-Sudeste da África, Madagascar está geneticamente relacionada à Placa da Índia. Os gêneros de Notosuchia, cujos fósseis foram encontrados na ilha são *Araripesuchus*, *Simosuchus* e *Razanandrongo*. A Formação Maevarano tem idade maastrichtana, sedimentos de arenitos grossos e mal selecionados, de vermelhos a verdes e brancos/cinzas, com estratificações cruzadas, correspondentes a uma planície de inundação com vegetação abundante (Rogers *et al.*, 2000), e abriga fósseis de *Araripesuchus* e *Simosuchus* (Rogers *et al.*, 2013). *Razanandrongo*, o mais antigo notossúquio conhecido (Dal Sasso *et al.*, 2017), provém da Formação Sakahara (Maganuco *et al.*, 2006), composta por arenitos e siltitos com estratificações cruzadas, calcários e bancos de argilitos, ocasionalmente apresentando troncos silicificados, de idade batoniana (Jurássico Médio) (Besairie, 1972; Maganuco *et al.*, 2006). Seu paleoambiente é interpretado como uma planície costeira (Clark & Ramanampisoa, 2002; Geiger *et al.*, 2004).

1.2.4 *Possível ocorrência de Notosuchia em Laurásia*

1.2.4.1 Formação Wulong

Material particularmente escasso de *Chimaerasuchus*, de idade aptiana, foi coletado na Formação Wulong, Centro-Sudeste da China. Os sedimentos da Formação Wulong são 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, possuindo idade aptiana (Yang *et al.*, 1979; Andrade, 2005). Andrade (2005) coloca em dúvida a identidade notossuquiana deste táxon.

2 METODOLOGIA

A metodologia deste trabalho consiste na revisão bibliográfica dos táxons de Notosuchia, na coletânea de interpretações dos hábitos alimentares da literatura e interpretações com base em anatomias osteológicas e dentárias, de material notossuquiano depositado no Museu de Paleontologia e Estratigrafia "*Prof. Dr. Paulo Milton Barbosa Landim*", e de materiais fotografados contidos em trabalhos de revistas indexadas.

Foram examinadas osteologias craniana, mandibular, axial e apendicular de notossúquios, a depender do grau de preservação dos espécimens. Adicionalmente anatomias dentárias também foram consideradas.

Em crânio foram observadas especialmente osteologias dos elementos ósseos pré-maxilar, nasal, maxilar. Na mandíbula o mesmo para o osso dentário. Estas análises foram encaminhadas em conjunto com as anatomias dentárias de cada morfótipo.

Osteologias axial e apendicular foram consideradas, na eventualidade de serem necessárias abordagens paleoetológicas dos diferentes morfótipos.

2.1 Táxons de Notosuchia

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

Diagnose. Jugal triangular em seção transversal; bordo lateral do jugal estendido lateralmente como uma lâmina fina ao longo de todo o comprimento; um grande forâmen, na superfície ântero-lateral do jugal, está alinhado com o forâmen nutriente do maxilar; a dentição possui alto grau de diferenciação; há três dentes cônicos proeminentes no pré-maxilar; o terceiro dente do pré-maxilar é hipertrofiado; todos, com exceção do primeiro dente maxilar, possuem morfologia especializada, com superfície labial lisa, e superfície lingual portando pequenos dentículos e sulcos longitudinais; maior diâmetro dos dentes da mandíbula são projetados anteriormente (Nobre & Carvalho, 2006).

Holótipo. UFRJ-DG 107-R

Preservação. Porção lateral direita do crânio, mandíbula, narinas e parte dos ossos nasal e frontal preservados. Apenas a porção lateral dorsal do esquamosal, e parte do bordo temporal superior, podem ser observados. Dentição preservada

em pré-maxilar e maxilar, mandíbula direita apresenta apenas parte dos alvéolos posteriores e três dentes anteriores. Fragmentos de fêmur, vértebras, rádio, ulna, metatarsos e falanges muito fragmentados (Nobre & Carvalho, 2006).

Possíveis hábitos alimentares. Nobre & Carvalho (2006) apontam que *Adamantinasuchus* apresentava apenas um tipo de movimento dorso-ventral mandibular, sem indicativos de abrasão nos dentes. Os autores consideram que movimentos ântero-posteriores na mandíbula não seriam possíveis por conta da posição dos dentes molariformes, de maior eixo em direção labial-lingual, e o padrão de oclusão entre os dentes maxilares e mandibulares. No entanto o holótipo não apresenta quadrado e articular preservados, para possibilitar a análise da amplitude dos movimentos mandibulares de *Adamantinasuchus*. Além disto não foi detalhado, no trabalho que o descreveu, como posição e formatos dos dentes molariformes, e o padrão de oclusão entre dentes maxilares e mandibulares impedem exatamente uma possível mobilidade ântero-posterior da mandíbula. Ösi (2013), por outro lado, sugere movimentos mandibulares ântero-posteriores, ao identificar facetas de uso na superfície labial dos dois dentes anteriores pré-maxilares, de formato oval, posicionadas verticalmente, e resultantes do contato com os dentes anteriores do dentário, além de desgaste apical nestes dentes, e na superfície lábio-ventral dos dentes anteriores do dentário, de maneira semelhante ao encontrado em *Mariliasuchus*.

Quanto à ausência (Nobre & Carvalho, 2006), ou presença mais sutil (Ösi, 2013), de abrasão nos dentes, é possível que isto seja decorrente do espécimen ter sido um animal jovem, talvez até mesmo um *Mariliasuchus* juvenil, uma vez que Nobre & Carvalho (2006) diferenciam estes morfótipos muito similares por outras características passíveis de serem interpretadas como variações intraespecíficas, incluindo ontogenéticas, em Archosauria (Blanco & Brochu, 2016), ou possíveis efeitos da deformação nos fósseis, como supostas diferenças entre tamanho, formato e posicionamento das órbitas. Por exemplo jugal mais robusto e arredondado em seção transversal em *Mariliasuchus*, e presença de sete dentes pós-caniniformes em *Adamantinasuchus*, enquanto existem seis em *Mariliasuchus*.

A dieta deste morfótipo pode ter sido carnívora (ou necrófaga), incluindo pequenos animais e carcaças (Nobre & Carvalho, 2006), semelhantemente a mamíferos carnívoros terrestres de pequenos à médios portes. Entretanto ainda não é possível confirmar se vegetais não faziam parte da dieta de alguma forma, ainda mais se este morfótipo for sinonimizado no Gênero *Mariliasuchus*, frequentemente mencionado como possível onívoro.

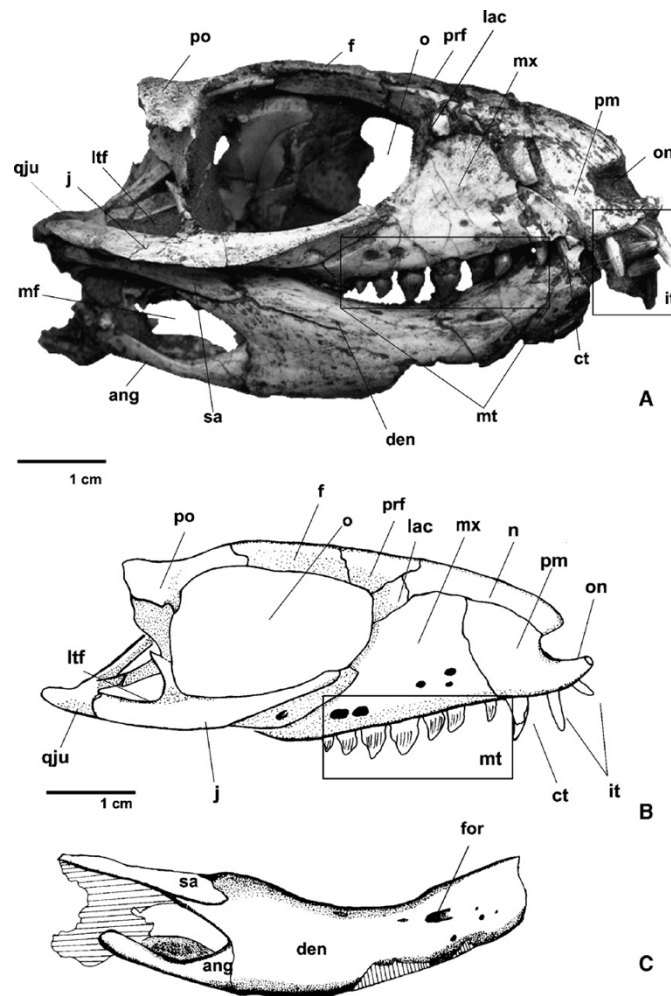


Figura 04. Crânio de *Adamantinasuchus* Nobre & Carvalho 2006, espécimen UFRJ-DG 107-R. A) Crânio e mandíbula em vista lateral (direita); B) desenho esquemático do crânio em vista lateral (direita); C) desenho esquemático da mandíbula em vista lateral (direita). ang - angular; ct - dente caniniforme; den - dentário; f - frontal; for - forâmen; it - dente incisiforme; j - jugal; lac - lacrimal; ltf - fenestra látero-temporal; mf - fenestra mandibular; mt - dente molariforme; mx - maxilar; n - nasal; o - órbita; on - pré-maxilar; po - pós-orbital; prf - pré-frontal; qju - quadrado-jugal; sa - surangular (Nobre & Carvalho, 2006).

***Araripesuchus* Price, 1959**

Diagnose. Rostro moderadamente alto e curto, com seção trapezoidal levemente mais larga que alta, e porção anterior estreita; narina externa baixa e dupla, expandida ântero-posteriormente, em posição essencialmente vertical; fenestra pré-orbital e órbita bem desenvolvidas, a última parcialmente coberta pelos dois ossos palpebrais que não se encontram, 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; maxilar 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, e posteriores por pterigóides (Price, 1959; Ortega *et al.*, 2000; Andrade, 2005).

Holótipo. DNPM 423-R.

Preservação. Maior parte de um pequeno crânio com mandíbula deslocada para a esquerda. O limite posterior do osso quadrado não foi preservado, bem como a região occipital-temporal esquerda (Price, 1959).

Possíveis hábitos alimentares. *Araripesuchus* é o gênero de Notosuchia com maior distribuição geográfica e variedade morfológica entre os morfótipos atribuídos ao grupo (Figueiredo & Kellner, 2021) sendo encontrados tanto na América do Sul quanto em África, corroborando com a existência de uma comunidade faunística afro-sul-americana até o Aptiano, com a abertura da Porção Sul do Oceano Atlântico (Buffetaut & Taquet, 1979). Todas os morfótipos de *Araripesuchus* mantinham os membros em postura (quadrúpede) ereta, a julgar pelo eixo reto de seus ossos longos, ângulo e profundidade do calcâneo, e proporções alongadas dos carpais e metapodiais (Serenó & Larsson, 2009). Sereno & Larsson (2009) acreditam que a dieta variava de acordo com o desenvolvimento ontogenético, assim como em Crocodylia viventes, sendo os adultos pelo menos onívoros, por conta das coroas dos dentes não serem lateralmente comprimidas ou curvas, e nenhuma possuir carena serrilhada, além de que coroas de dentes pré-maxilares e maxilares de *Araripesuchus* adultos apresentam desgaste apical severo, aparentemente de uso abrasivo que poliu e arredondou os ápices. Figueiredo & Kellner (2021) apontam que todas as formas de *Araripesuchus* compartilhavam habitat com outros Crocodylomorpha, como

peirosáuridos e mahajangassúquidos, assim uma repartição de nichos teria ajudado a evitar competição e permitido uma ampla diversidade taxonômica.

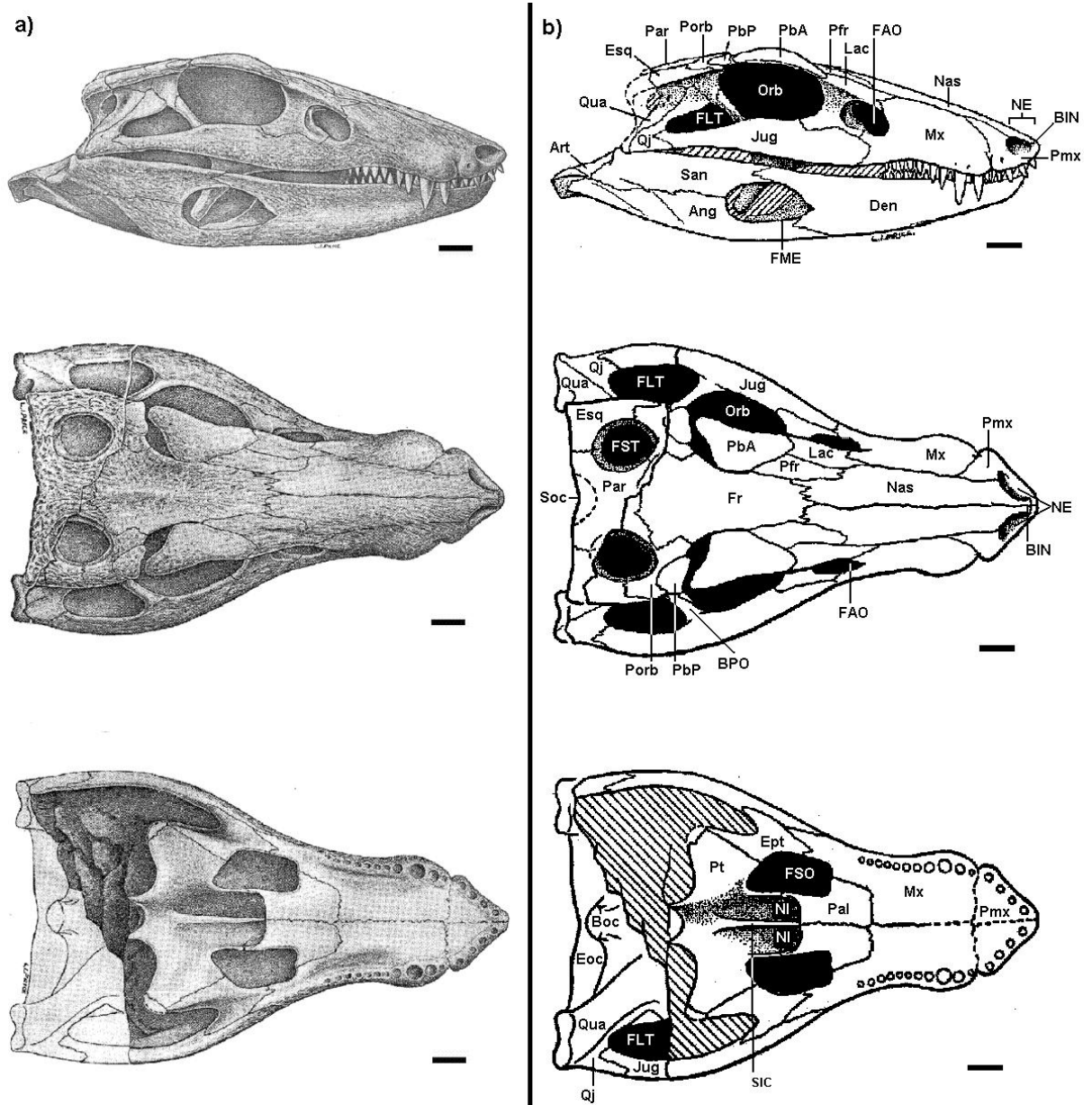


Figura 05. *Araripesuchus gomesii* Price, 1959, DNPM 423-R, holótipo: a) reconstrução do crânio em vistas lateral direita, parietal e palatal; b) esquema em três vistas, evidenciando principais características anatômicas. Ang - angular; Art - articular; Besf - basiesfenóide; BIN - barra internasal; Boc - basioccipital; BPO - barra pós-orbital; c - caniniforme; Co - coronóide; Den - dentário; DPC - depressões paracoanais; EA - elemento (s) apendicular (es); Eoc - exoccipital; Ept - ectopterigóide; Esp - esplênica; Esq - esquamosal; FAO - fenestra pré-orbital; FJ - forâmen jugal; FLT - fenestra látero-temporal; FME - fenestra maxilar externa; FMP - fenestra máxilo-palatina; FNO - fenestra naso-oral; FPC - fossa

paracarina; 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 (Andrade, 2005).

***Armadillosuchus* Marinho & Carvalho, 2008**

Diagnose. Sphagesauridae portanto dois dentes no pré-maxilar, sendo o segundo um caniniforme hipertrofiado; dentes maxilares posteriores apresentam o eixo da coroa principal orientados obliquamente, com poucos grandes tubérculos na carena lingual; mandíbula estreita e alongada na região da sínfise; dentes anteriores do dentário estão voltados anteriormente; o quarto dente do dentário é ligeiramente achatado lateralmente e possui carena anterior; o quinto dente do dentário têm a coroa principal obliquamente orientada para a margem labial, ocludindo atrás do terceiro dente maxilar; a sutura basioccipital-basiesfenóide margeia o forâmen intertimpânico posteriormente, e o Forâmen de Eustáquio lateral e posteriormente, alinhado ao forâmen intertimpânico; depressão pré-orbital dividida em duas partes: uma lisa e profunda, e outra ornamentada e rasa; armadura corporal com duas partes distintas, escudo cervical e seção dorso-cervical em bandas; osteodermos hexagonais compõem a maior parte do escudo cervical (Marinho & Carvalho, 2008).

Holótipo. UFRJ DG 303-R.

Preservação. Crânio quase completo, vértebras e costelas cervicais completas, vértebras e costelas dorsais, escápula, parte de um coracoide esquerdo, úmero esquerdo deslocado anteriormente, rádio e ulna esquerdas, maior parte da manus esquerda, escudo cervical completo, e sete bandas de osteodermos imbricados preservadas (Marinho & Carvalho, 2008).

Possíveis hábitos alimentares. Morfologia e disposição dos dentes de *Armadillosuchus* proporcionavam um poderoso mecanismo de cisalhamento, em que as carenas tuberculadas dos dentes superiores se juntavam às equivalentes

tuberculadas dos dentes inferiores durante a oclusão (Marinho & Carvalho, 2008). Desgastes paralelo e estriado, similares àquele de *Sphagesaurus*, sugere movimentação mandibular ântero-posterior palinal (Ösi, 2013), e provável onivoria para Nobre & Carvalho (2006) e Marinho & Carvalho (2008). Apesar de haver uma maior semelhança com *Sphagesaurus*, Marinho & Carvalho (2008) apontam que os dentes anteriores do dentário de *Armadillosuchus* estão posicionados para frente, enquanto orientados dorsalmente em *Sphagesaurus*, e seu quinto dente dentário oclui anterior ao terceiro do maxilar, enquanto oclui anterior ao primeiro dente maxilar em *Sphagesaurus*. No entanto, se considerada a possibilidade de pequena variação na configuração dentária dentro do Gênero *Sphagesaurus*, os possíveis efeitos da deformação nos fósseis, ou mesmo do desenvolvimento do animal na orientação de seus dentes inferiores anteriores, *Armadillosuchus* corre risco de ser sinonimizado a *Sphagesaurus*. Por outro lado, se a orientação anterior dos dentes for resultante de um processo adaptativo, pode estar relacionada a um hábito de forrageio no solo, tendo moluscos, artrópodes, ou mesmo raízes, pinhas e outras partes vegetais como itens plausíveis para a dieta de *Armadillosuchus* (Marinho & Carvalho, 2008). Sua escápula longa e larga, garras da manus e pescoço robustos, também podem indicar um comportamento escavador para este animal (Marinho & Carvalho, 2008; Ösi, 2013).

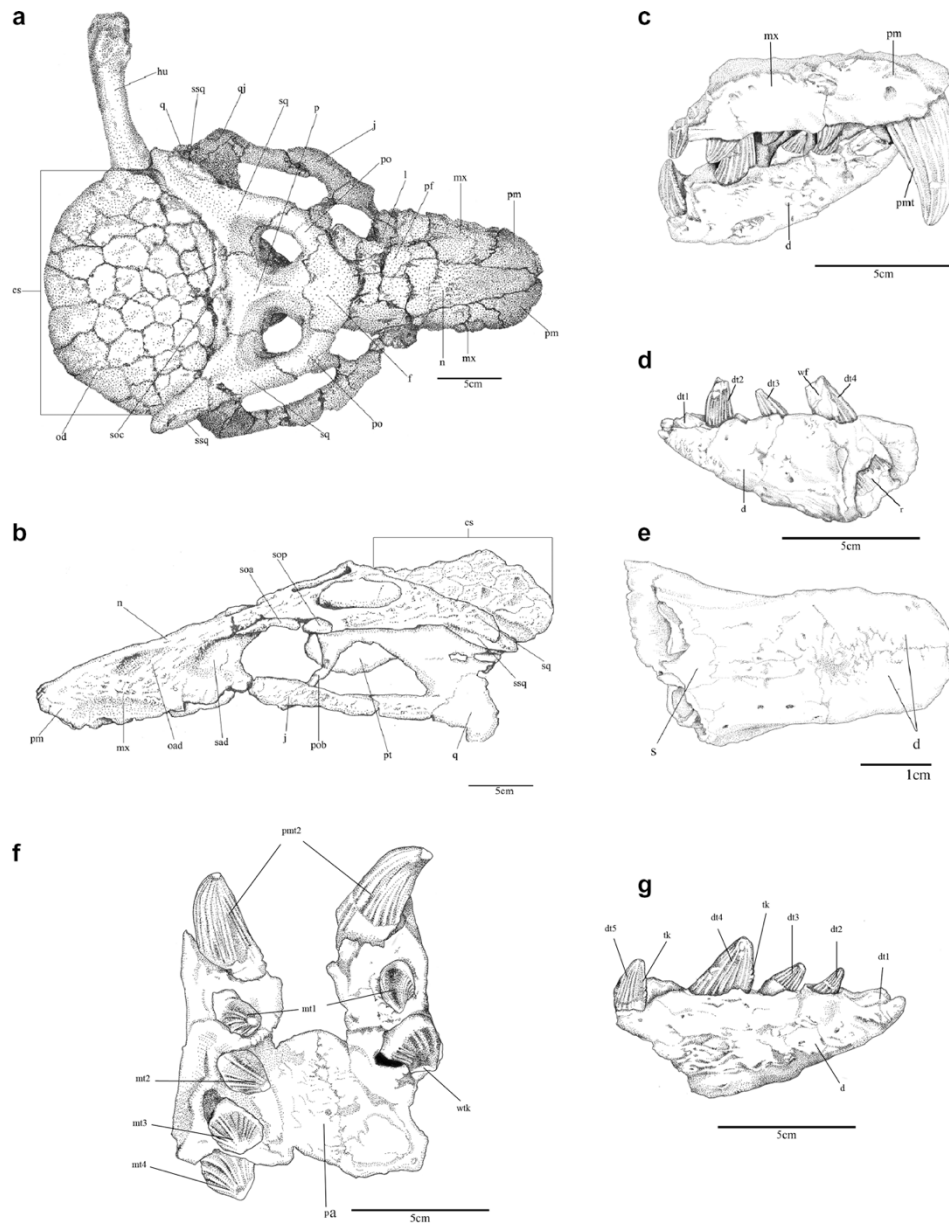


Figura 06. Crânio, escudo cervical e úmero de *Armadillosuchus arrudai* Marinho & Carvalho, 2008, espécimen UFRJ DG 303- R, em a) vista dorsal; b) vista lateral (direita); c) porção rostral, MPMA-64-0001-04, em oclusão; d) visão lateral (esquerda) da mandíbula; e) região sinfiseal da mandíbula em visão ventral; f) visão do pálato; g) visão lateral (direita) das quilhas tuberculadas dos dentes posteriores da mandíbula orientados labialmente. Cs - escudo cervical; d - dentário; dt - dente dentário; f - frontal; j - jugal; hu - úmero; l - lacrimal; mt - dente maxilar; n - nasal; oad - porção ornamentada da depressão pré-orbital; od - osteodermos; p - parietal; pa - pálato; pf - pré-frontal; pmt - dente pré-maxilar; pm - pré-maxilar; pmt - segundo dente pré-maxilar; po - pós-orbital; pob - barra pós-orbital; pt - pterigóide; q - quadrado; qj - quadrado-jugal; r - raiz; s - esplenial; sad - porção lisa do pré-maxilar; soa - supraorbital anterior; sop - supraorbital posterior; sq -

esquamosal; ssq - supraesquamosal; tk - quilha tuberculada; wf - faceta de uso; wtk - faceta de uso em quilha tuberculada (Marinho & Carvalho, 2008).

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

Diagnose. Narinas bordeadas apenas pelo pré-maxilar; pterigóides e ectopterigóides bastante altos; palatino em contato com o maxilar por projeção cuneiforme; fenestra pré-orbital bem desenvolvida e oval; quatro dentes pré-maxilares; pequena projeção do maxilar visível dorsalmente; dentário com dois diastemas, com diastemas correspondentes em pré-maxilar e no contato pré-maxilar com maxilar; fenestra supraorbital lanceolada; nasal longo com borda anterior aguda, tocando a projeção do pré-maxilar ântero-lateralmente; jugal visto lateralmente como uma barra reta; quadrado dorso-ventralmente expandido e orientado; côndilo do quadrado encontra o articular ventralmente ao invés de pôstero-ventralmente; frontal mais longo que largo, com ligeira crista mediana; dez dentes no dentário, cada qual com ápice dorsalmente direcionado, os primeiros dois são cônicos e os menores da série, havendo um achatamento lateral do terceiro ao quarto, do quinto ao décimo todos apresentam coroa triangular, formato elíptico em seção transversal e carena na superfície ântero-labial (Iori & Carvalho, 2011).

Holótipo. MPMA 67-0001/00

Preservação. Crânio e mandíbula quase completos, todos os ossos de rostro e pálato preservados. Basicrânio representado apenas pelo exoccipital esquerdo. A dentição completa consiste em 40 dentes (oito pré-maxilares, doze maxilares e vinte mandibulares) dos quais 37 estão preservados; o quarto dente maxilar esquerdo está com sua coroa faltando; sexto e sétimo alvéolos do dentário esquerdo estão vazios.

Possíveis hábitos alimentares. *Caipirasuchus* apresenta similaridades com *Sphagesaurus* e *Armadillosuchus*. As três formas apresentam esmalte relativamente grosso nos dentes maxilares; estriações longitudinais na face ântero-labial dos dentes, e carena na face póstero-lingual; os dentes estão dispostos oblíquos ao eixo longitudinal do crânio (Price, 1950; Pol, 2003; Andrade & Bertini, 2008; Marinho & Carvalho, 2009; Iori & Carvalho, 2011).

Iori & Carvalho (2011) simularam a mordida do animal com plasticina, e observaram duas regiões de ação: uma anterior, com dentes cônicos, em que os dentes mesiais servem para perfurar e agarrar o alimento; e outra posterior, com dentes de coroa triangular e implantação oblíqua, de oclusão extensiva, mais úteis para o processamento do alimento.

A *Caipirasuchus* também é atribuída a capacidade de movimentação ântero-posterior (palinal) mandibular, por conta de suas facetas de uso, idênticas àquelas de *Armadillosuchus* (Ösi, 2013), análise da articulação quadrado-articular, implantação oblíqua dos dentes posteriores, diastemas, e relação entre dentições superior e inferior (Iori & Carvalho, 2018). Iori & Carvalho (2018) ainda associam a capacidade de movimento como favorável à proposta de herbivoria para *Caipirasuchus* (e Sphagesauridae). Porém isto não excluiria a funcionalidade das distintas regiões de ação em captura e processamento da presa (Iori & Carvalho, 2011; Ösi, 2013). Portanto faz-se necessário empregar mais parcimônia ao assumir a inclusão de vegetais nos hábitos alimentares de Sphagesauridae. Além disto há uma questão taxonômica envolvendo este morfótipo. Para Ösi (2014) *Caipirasuchus* é uma sinonímia júnior de *Sphagesaurus*, pois não foram encontrados caracteres inequívocos do holótipo de *Sphagesaurus montealtensis*, inclusive de um ponto de vista morfológico-funcional, enquanto Iori *et al.* (2013) realocam *Sphagesaurus montealtensis* para o Gênero *Caipirasuchus*.

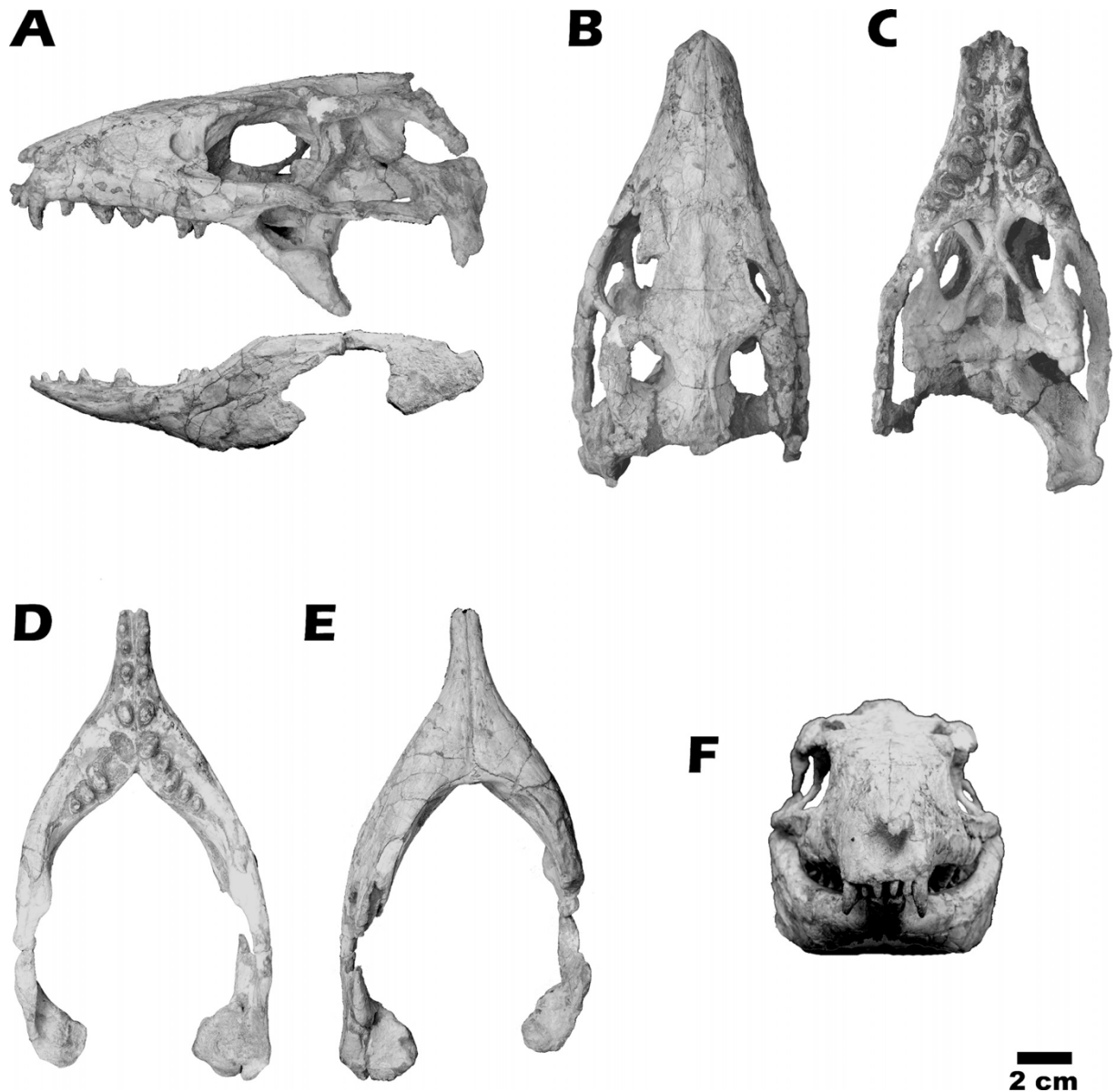


Figura 07. *Caipirasuchus paulistanus* lori & Carvalho, 2011, espécimen MPMA-67 0001/00. A) Crânio e mandíbula em vista lateral (esquerda); B) crânio em vista dorsal; C) crânio em vista ventral; D) mandíbula em vista dorsal; E) mandíbula em vista ventral; F) crânio e mandíbula em oclusão em vista frontal (lori & Carvalho, 2011).

***Candidodon* Carvalho & Campos, 1988**

Diagnose. Inicialmente consistia em molares tricúspides, com as cúspides principais alinhadas méso-distalmente, 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; Andrade, 2005).

Carvalho (1994) e Nobre & Carvalho (2002) descrevem crânio e mandíbula, corrigindo a nomenclatura dentária originalmente voltada para mamíferos, ao reconhecerem que o gênero é um Notosuchia. Nestes trabalhos não foi incluída uma atualização formal da diagnose (Andrade, 2005), mas entre as características que foram apresentadas estão crânio de rostro curto e elevado, de construção tubular; narinas verticais e terminais; pequena fenestra pré-orbital; órbita lateral; quadrado inclinado posteriormente, com extremidade distal dirigida ventralmente; pterigóide bem desenvolvido e inclinado posteriormente; coanas entre palatinos e pterigóides; ao menos três dentes pré-maxilares incisiformes; sete dentes maxilares com morfologias variadas, sendo um deles nitidamente hipertrofiado (caniniforme), com compressão lateral; presença evidente de fenestra mandibular; longa sínfise dentária; e quatro morfótipos dentários distintos em incisiforme, caniniforme, pré-molariforme e molariforme (Carvalho, 1994; Nobre & Carvalho, 2002; Andrade, 2005).

Holótipo. MN 4154-V (dente molariforme)

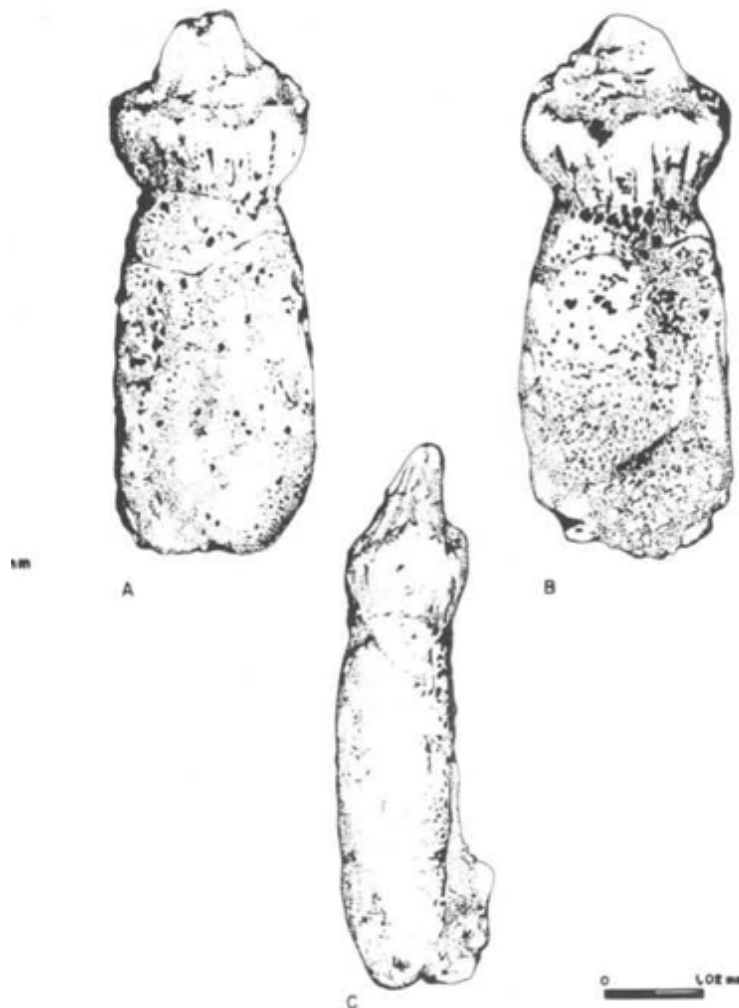


Figura 08. Dente molariforme de *Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988, espécimen MN 4154-V. A) vista lingual; B) vista bucal; C) vista lateral (Carvalho & Campos, 1988).

Preservação. Molariforme (inicialmente confundido com molar de mamífero) de coroa tricúspide e colo bem individualizado, sendo a maior das cúspides situada medialmente e as outras duas, bem menores, situadas nas extremidades anterior e posterior do dente. De sua base surge uma raiz única, alongada e retilínea, ovalada em seção transversal. Sua seção terminal possui uma depressão mediana na face lingual (Carvalho & Campos, 1988).

Possíveis hábitos alimentares. Por sua nítida heterodontia, e similaridade com a dentição de mamíferos mesozóicos, *Candidodon* foi inicialmente identificado como um mamífero Triconodonta (um agrupamento atualmente considerado parafilético) por Carvalho & Campos (1988). Os mamíferos triconodontes são tidos como animais de pequeno porte, carnívoros ou insetívoros (Carvalho & Campos, 1988). *Candidodon* portanto, com morfologia dentária semelhante, provavelmente ocupava o mesmo nicho ecológico de pequenos mamíferos terrestres, que se alimentam principalmente de artrópodos e pequenos vertebrados.

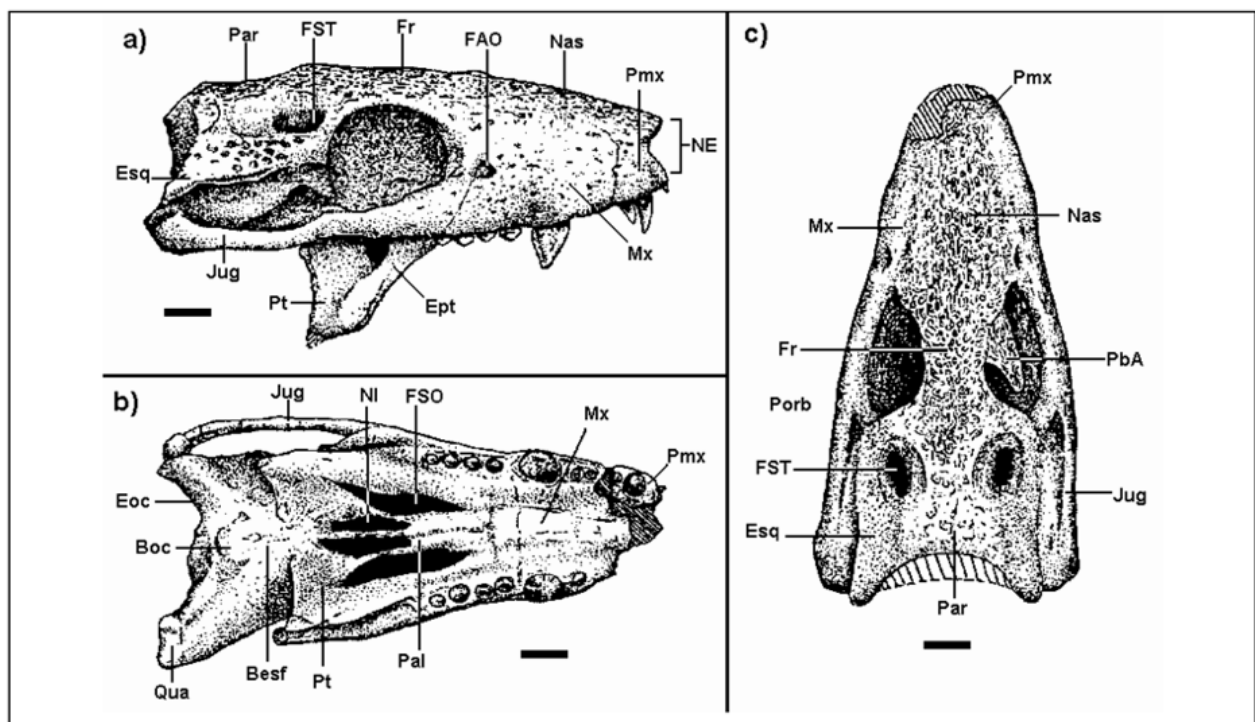


Figura 09. Crânio de *Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988, espécimen UFRJ DG 114-R. a) vista lateral (esquerda); b) vista palatal; c) vista parietal. Abreviações como na Figura 05. Barra = 10mm (Andrade, 2005).

***Chimaerasuchus* Wu et al. 1995**

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; esplênial pequeno, aparentemente reduzido 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; osteodermos com processo látero-ventral (Wu & Sues, 1996; Andrade, 2005).

Holótipo. IVPP–V8274.

Preservação. Holótipo razoavelmente preservado, composto por região rostral do crânio (apenas porção mais anterior preservada no lado direito) com três dentes associados, sendo eles um caniniforme direito e dois molariformes esquerdos; fragmento do ramo mandibular direito; vértebras; escápula e coracoide esquerdos; úmeros; ulna, rádio e *manus* direitos; ílio e ísquio esquerdos; epífise proximal do fêmur direito; e osteodermos (Wu *et al.*, 1995; Wu & Sues, 1996; Andrade, 2005; Ösi, 2013).

Possíveis hábitos alimentares. A oclusão mandibular de *Chimaerasuchus* era provavelmente associada a um forte componente ântero-posterior, por sua faceta na articulação mandibular no osso articular ser duas vezes mais longa que larga, condição similar àquela de *Malawisuchus*, permitindo o deslizamento da mandíbula na articulação (Wu & Sues, 1996). Assumindo que o flanco pterigoide era grande como de outros crocodyliformes, esta movimentação teria de ser proal (movendo a mandíbula para trás para depois movê-la para frente, durante o ciclo mastigatório), mas mais material craniano ainda se faz necessário para confirmar esta noção (Ösi, 2013). Wu & Sues (1996) comparam a morfologia dentária e o mecanismo funcional do aparato mastigatório com um synápsido tritilodôntido e o Rhychocephalia vivente *Sphenodon*. Ao compararem com synápsidos tritilodôntidos os autores assumem hábitos facultativamente herbívoros, embora o seu mecanismo de cisalhamento não tenha sido tão eficiente. Por outro lado, *Sphenodon* é conhecido por se alimentar principalmente de artrópodos e pequenos vertebrados. Melstrom & Irmis (2019) favorecem a hipótese de herbivoria para *Chimaerasuchus*, ao encontrarem um índice de complexidade topográfica na superfície oclusal dos dentes similares àquela de herbívoros viventes.

Quanto a sua inserção entre os Notosuchia Bertini & Carvalho (1999) e Carvalho & Bertini (1999) questionam, tratando-o como *incertae sedis*, baseando-se em sua procedência geográfica (laurásica).

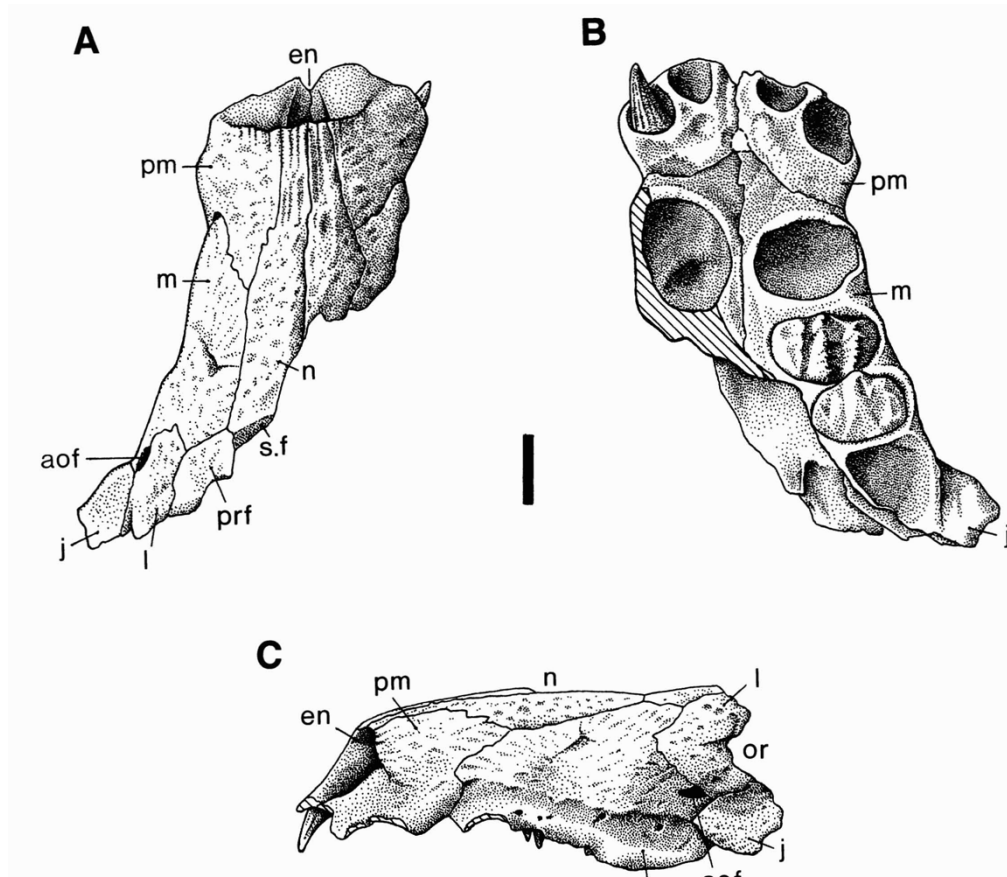


Figura 10. Material craniano do exemplar IVPP-V8274 de *Chimaerasuchus paradoxus*, holótipo: a) vista lateral; b) vista parietal; c) vista palatal, onde podem ser observados dentes molariformes. Abreviações como na Figura 05. Barra = 10mm (Andrade, 2005).

***Comahuesuchus* Bonaparte, 1991**

Diagnose. Crânio de contorno arredondado e baixo na região anterior; rostro 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 supra-temporal; 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; Andrade, 2005).

Holótipo. MUCPV-202.

Descrição. Holótipo pouco completo; crânio incompleto; rostro e parte das regiões óptica e parietal; com seções medial e distal da mandíbula em oclusão, mas articulações não preservadas (Andrade, 2005).

Possíveis hábitos alimentares. A dentição de *Comahuesuchus* não é bem conhecida, mas Ösi (2014) observou que na base do caniniforme inferior, serrilhado, não há movimentação proal, palinal ou lateral. Em O'Connor *et al.* 2010 *Comahuesuchus* é táxon irmão de *Baurusuchus*, o que pode indicar seja uma forma predadora, embora sejam necessários mais fósseis, incluindo dentes mais bem preservados, para que isto possa ser analisado.



Figura 11. 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 05. Barra=10mm (Andrade, 2005).

***Eptalofosuchus* Marinho *et al.*, 2022**

Diagnose. Pequeno notossúquio; dentário com dez dentes; dentes da sínfise mandibular aumentam discretamente em tamanho posteriormente; dente posterior com larga cúspide labial acessória, separada da cúspide principal por um sulco profundo (autapomorfia); região posterior sinfiseal alta, afilando-se anteriormente; processo ventral na margem sinfiseal pós-ventral bem marcado; comprimento relativo e largura do processo anterior (lados paralelos) da sínfise dentária é alongado, sendo aproximadamente o dobro do comprimento; superfície lateral do dentário orientada verticalmente, contínua com o resto da superfície lateral abaixo da margem alveolar, do meio à região posterior da série dentária; margem posterior da fenestra mandibular posicionada mais posteriormente que em *Morrinhosuchus*; grande tamanho em alguns forâmens neuro-vasculares posicionados do meio à região posterior, paralelos à margem alveolar do dentário (Marinho *et al.* 2022).

Holótipo. MCT 1863-R

Preservação. Holótipo (e único material descrito) consiste em dentário esquerdo com dentição incompleta, incluindo sínfise mandibular quase completa e dez alvéolos, terceiro e quarto com coroas parcialmente preservadas, do sétimo ao nono com raízes, e décimo com dois dentes dentro, representando duas gerações de dentes de reposição. Apresenta heterodontia (Marinho *et al.* 2022).

Possíveis hábitos alimentares. Apesar do material de *Eptalofosuchus* ser esparso, Marinho *et al.* (2022) o posicionaram próximo à Sphagesauridae, pelo alongamento da sínfise dentária, sugerindo um típico formato de “Y”, encontrado na mandíbula de Sphagesauridae, e heterodontia acentuada, inferida pelo dente posterior, de reposição no décimo alvéolo, com larga cúspide labial acessória separada da cúspide principal por um sulco profundo. Tal morfologia pode indicar hábitos alimentares relativamente durófagos, como insetivoria ou inclusão eventual de alimentos de origem vegetal, considerando possíveis hábitos para Sphagesauridae, embora o material disponível seja insuficiente para tais predições.

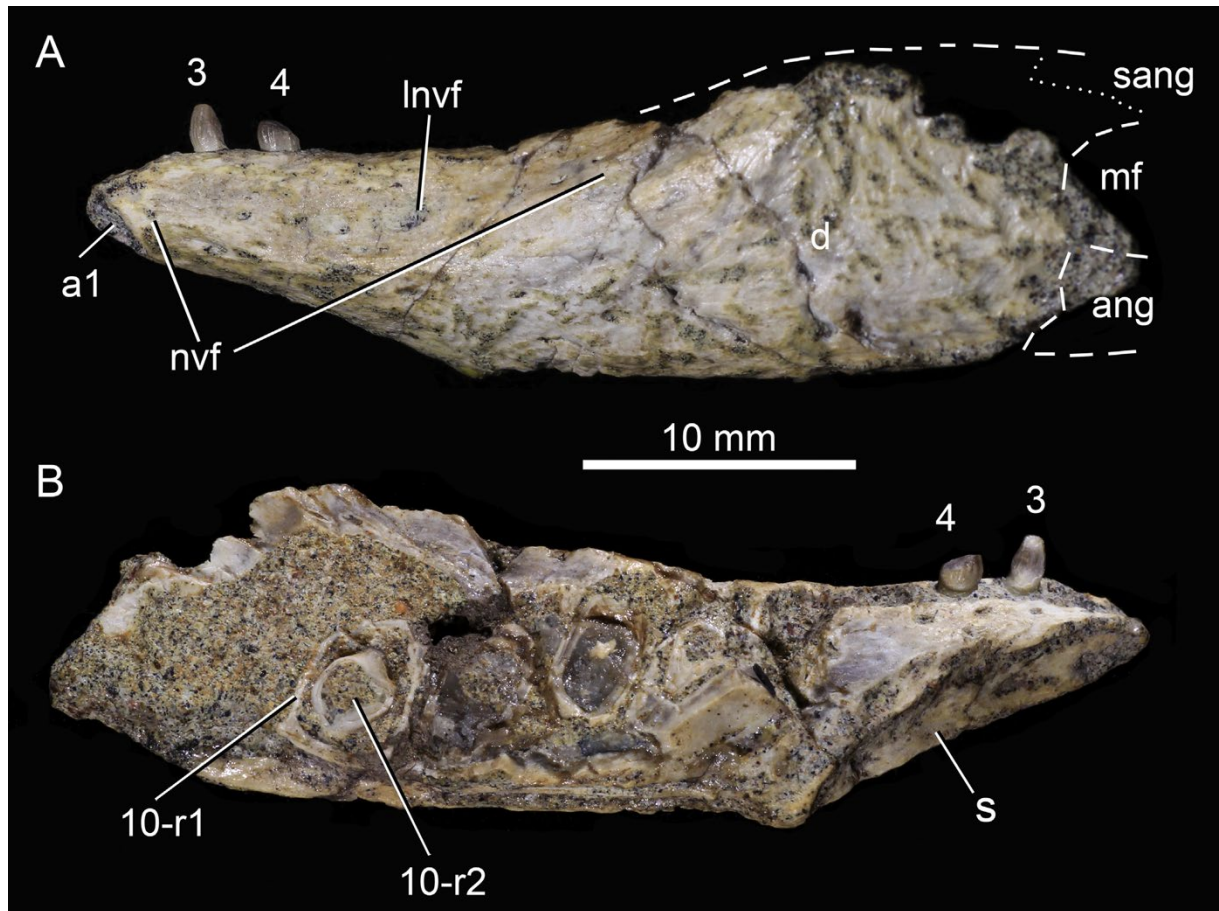


Figura 12. Holótipo *Eptalofosuchus viridi* Marinho *et al.*, 2022, MCT 1863-R, a) mandíbula esquerda em vista lateral (esquerda); e b) em vista mesial. Dentes incisiformes nas posições 3, 4; primeiro dente de substituição (não erupto), 10-r1; segundo dente de substituição (não erupto), 10-r2; al - alvéolos; demais abreviações como na Figura 05 (Marinho *et al.* 2022).

***Lybicosuchus* Stromer, 1914**

Diagnose. Faltam informações sobre a disponibilidade do holótipo. A porção dentígera do dentário está confinada à região mais rostral do ramo mandibular; contorno quadrado na margem sinfiseal lingual; dentes do dentário pequenos, cônicos, uniformes em tamanho, próximos com pouco ou sem septos interalveolares (Turmakin-Deratzian *et al.*, 2004).

Holótipo. Faltam informações sobre a disponibilidade do holótipo, apesar de ser um dos poucos fósseis da coleção de Ernst Stromer que não foram destruídos durante a Segunda Guerra Mundial (Tumarkin-Deratzian *et al.*, 2004).

***Malawisuchus* Gomani, 1997**

Diagnose. Notossúquio com dentes posteriores cuspidados; superfície para articulação do quadrado na mandíbula longa e plana; pré-frontal alongado e estreito; fenestra supra-temporal alongada, estreita e medialmente curva; contato fronto-nasal reto; forâmen maxilar-palatino ausente; saliência esquamosal se estende atrás da borda craniana (Gomani, 1997).

Holótipo. Mal-45.

Preservação. Holótipo em condições razoáveis de preservação, composto por crânio com mandíbula articulada, além de grande parte dos elementos pós-cranianos, também articulados (Andrade, 2005).

Possíveis hábitos alimentares. A superfície articular, longa e plana, na mandíbula de *Malawisuchus* conferia a capacidade de movimentação proal, possibilitando um ciclo mastigatório comparável a *Sphenodon*, ou de roedores (Ösi, 2013). A dentição de *Malawisuchus* consiste em pequenos dentes anteriores cônicos, um caniniforme (apenas superior) maior, e vários pós-caniniformes. Os dentes pós-caniniformes são altos, com cúspide principal pontuda, rodeada de cúspides menores na base, lembrando a dentição de pequenos mamíferos insetívoros (Jacobs, 1993; Ösi, 2013). A cúspide principal dos dentes multicuspidados possui uma inclinação apical entre 40° e 50°, possibilitando a redução de área de contato entre dente e alimento, essencial para perfurar e esmagar itens duros, como o exoesqueleto de artrópodos (Sanson, 1989; Herrel *et al.* 2004; Kosma, 2004; Ösi, 2013). O tamanho corpóreo reduzido também favorece a hipótese de que este animal tenha sido um insetívoro (Ösi, 2013).

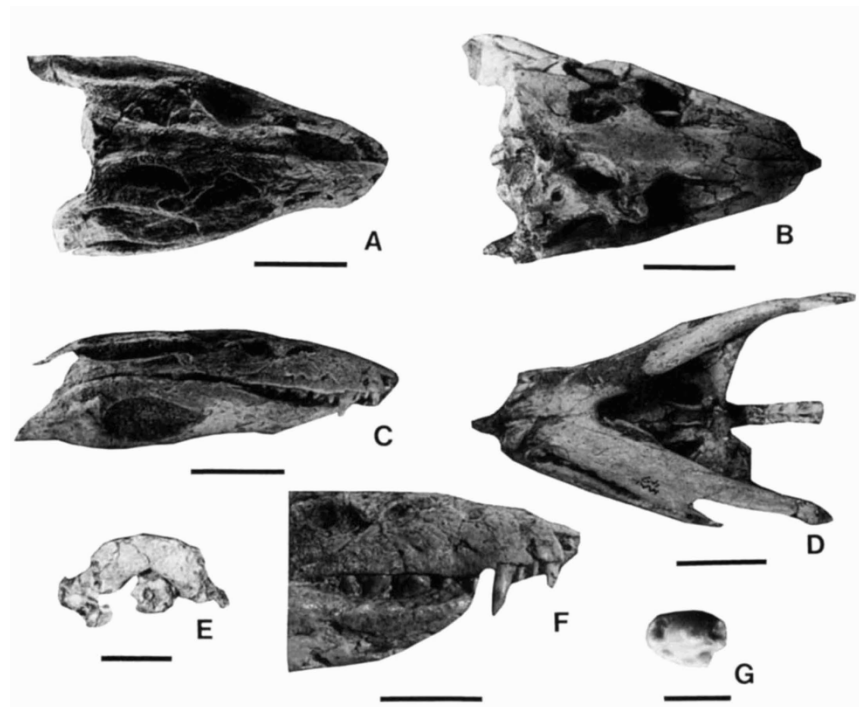


Figura 13. Crânios de *Malawisuchus*. A) vista dorsal de Mal-45; B) vista dorsal de Mal-49; C) vista lateral de Mal-45; D) vista ventral de Mal-49; E) vista occipital de Mal-48; F) vista lateral (direita) de Mal-45 com enfoque nos dentes; G) dente inferior posterior direito de Mal-48. Tamanho das barras A-F = 2cm; G = 8mm (Gomani, 1997).

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

Diagnose. Crânio de pequenas dimensões e região rostral elevada; constrição na área do pré-maxilar, conferindo forma bulbosa; em vista lateral o teto craniano descreve suave curvatura, desde a região das narinas até a porção occipital; órbitas grandes, localizadas na região mediana do crânio, dispostas verticalmente; região posterior do crânio ampla; fenestra supratemporal circular e pequena; narinas de formato subcircular, verticais, na extremidade anterior do crânio, não dispendo de septo de divisão (orifício único); dois dentes cônicos anteriores no pré-maxilar, e um terceiro caniniforme hipertrofiado; incisiformes com estrias longitudinais; três dentes maxilares, afastados do caniniforme, de pequenas dimensões, com estrangulamento na base da coroa, de aspecto bulboso, e estrias longitudinais a partir do ápice do dente; série dentária limita-se ao primeiro terço do comprimento total da caixa craniana; aspecto geral do crânio

semelhante a *Notosuchus*, entretanto com diferenças significativas em relação a dimensões e forma da fenestra supra-temporal, posição da fenestra mandibular, e disposição dos dentes na região pré-maxilar (Carvalho & Bertini, 1999).

Holótipo. UFRJ DG 50-R.

Preservação. Holótipo em ótima condição de preservação, razoavelmente completo e articulado, composto por crânio quase completo, com partes das regiões parietal e temporal danificadas, com mandíbula articulada; vértebras cervicais, dorsais e parte das sacrais; cintura escapular direita; úmero, rádio, ulna, *radiale*, quatro metacarpos direitos; cintura pélvica e fêmur direito (Andrade, 2005).

Possíveis hábitos alimentares. *Marillasuchus* possui dentição heterodonte, com quatro morfótipos identificados por Augusta & Zaher (2019), sendo eles incisiformes, caniniforme, transicionais e molariformes, portando dentículos verdadeiros e falsos no mesmo dente. Apesar deste alto grau de heterodontia, e dentição singular, nenhum dente é multicuspidado (Andrade & Bertini, 2008). Sua movimentação mandibular teria forte componente palinal, por conta de sua superfície glenoide da mandíbula alongada, sem contraforte posterior, facetas de uso predominantemente linguais na carena distal dos dentes superiores, e labial na carena mesial dos dentes inferiores (Ösi, 2013). Este animal, que provavelmente incluía itens duros em sua alimentação, talvez tenha ocupado nicho ecológico semelhante a mamíferos generalistas, incluindo artrópodos e talvez material vegetal em sua alimentação (Ösi, 2013; Augusta & Zaher, 2019; Melstrom & Irmis, 2019).

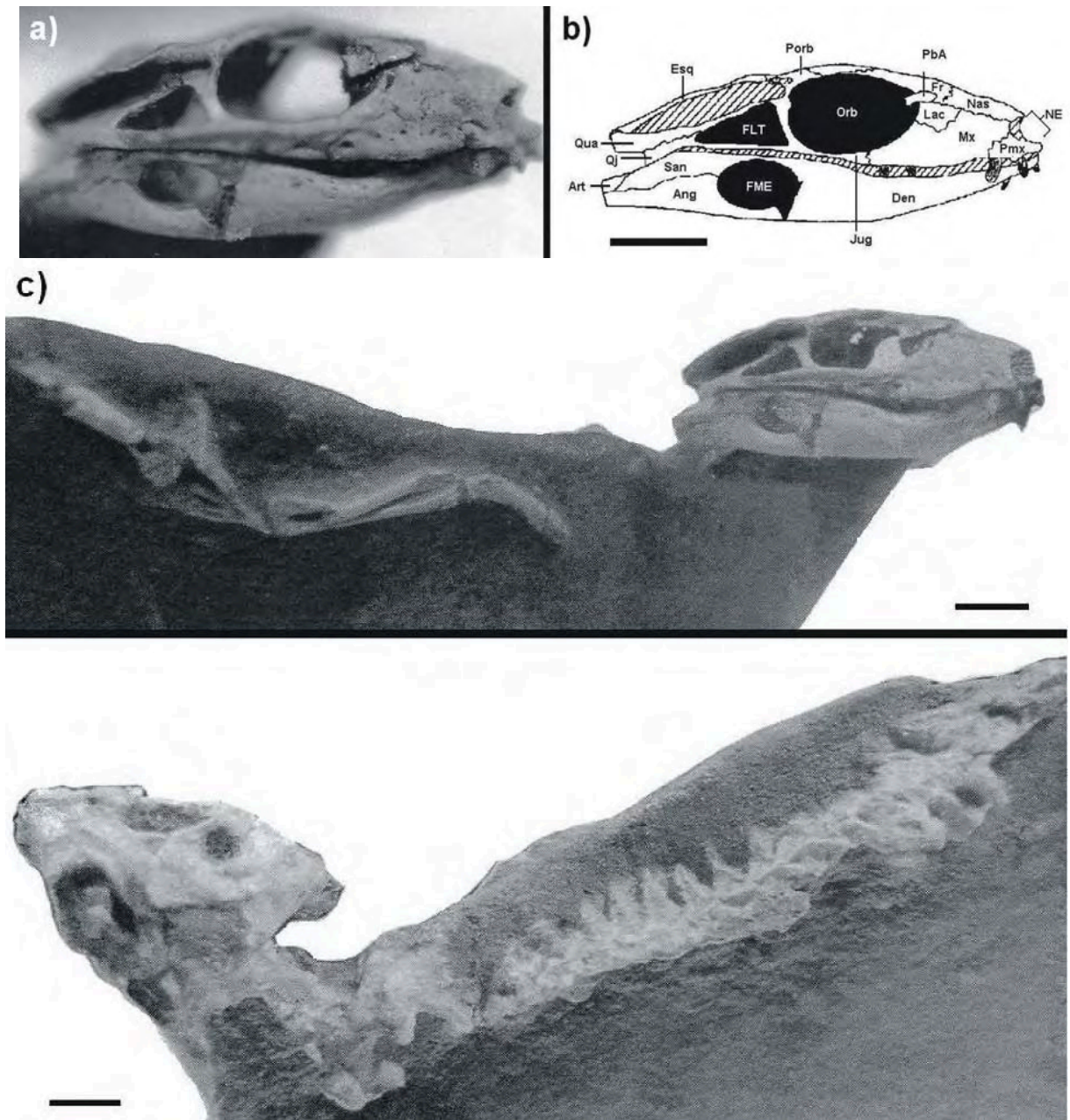


Figura 14. *Marillasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999, UFRJ-DG-50-R, holótipo: a) vista lateral do crânio; b) principais estruturas do crânio; c) vistas lateral e superior do holótipo. Abreviações como na Figura 05. Barra = 10mm (Andrade, 2005).

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

Diagnose. Mandíbula arqueada ântero-posteriormente, com superfície dorsal côncava, anteriormente estreita e projetada; sínfise longa, com pouca participação do esplenial, e ramos mandibulares bastante divergentes; ramos com seis dentes posteriores, de coroas globosas e seção transversal circular, dispostos em linha

reta, sendo os últimos três dentes os maiores; dentário com pequena expansão lateral, formando crista que marca os planos lateral e látero-ventral; pré-maxilar lateralmente intumescido, participando amplamente da narina externa; apresenta pelo menos dois alvéolos circulares; maxilar lateralmente quase vertical e sem exposição na superfície dorsal, longo, estreito e com seis alvéolos circulares em sua superfície ventral; nasais longos e estreitos; porção distal do palatino chato e estreito, contatando látero-anteriormente o maxilar; presença de fenestra pré-orbital e um pequeno entalhe lateral na união do pré-maxilar com o maxilar (Iori & Carvalho, 2009).

Holótipo. MPMA 07-0009/01.

Preservação. Apenas porção distal do crânio (anterior à órbita) e mandíbula (até margem anterior da fenestra mandibular) preservados. Deslocamentos dorso-ventral e lateral em pré-maxilar e maxilar esquerdos (Iori & Carvalho, 2009).

Possíveis hábitos alimentares. Dentição provavelmente heterodonte, porém o estado de preservação dos dentes não permite observações mais detalhadas (Ösi, 2013).

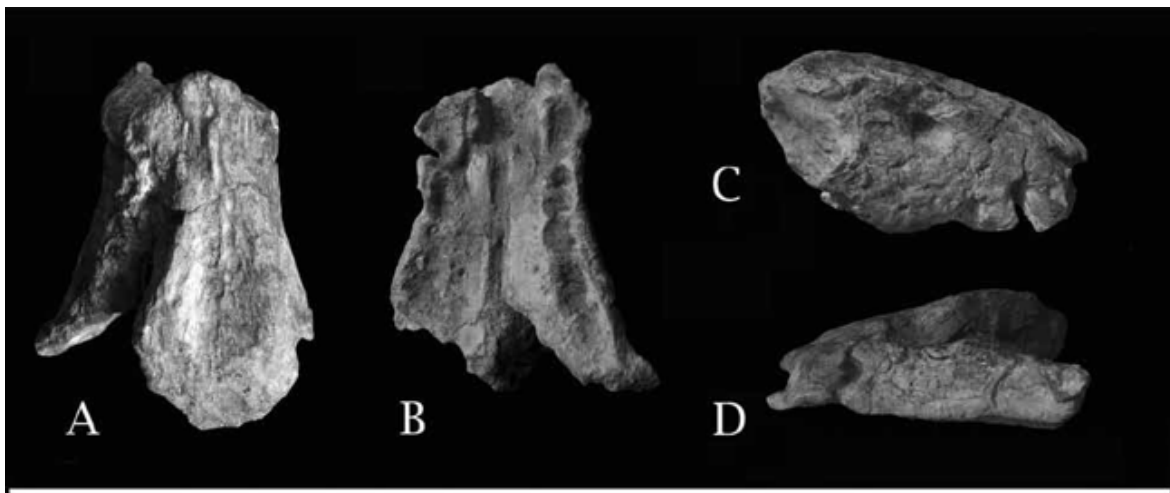


Figura 15. *Morrinhosuchus* Iori & Carvalho, 2009, porção rostral do crânio do espécimen MPMA 07-0009/01. A) vista dorsal; B) vista ventral; C) lateral direita; D) lateral esquerda (Iori & Carvalho, 2009).

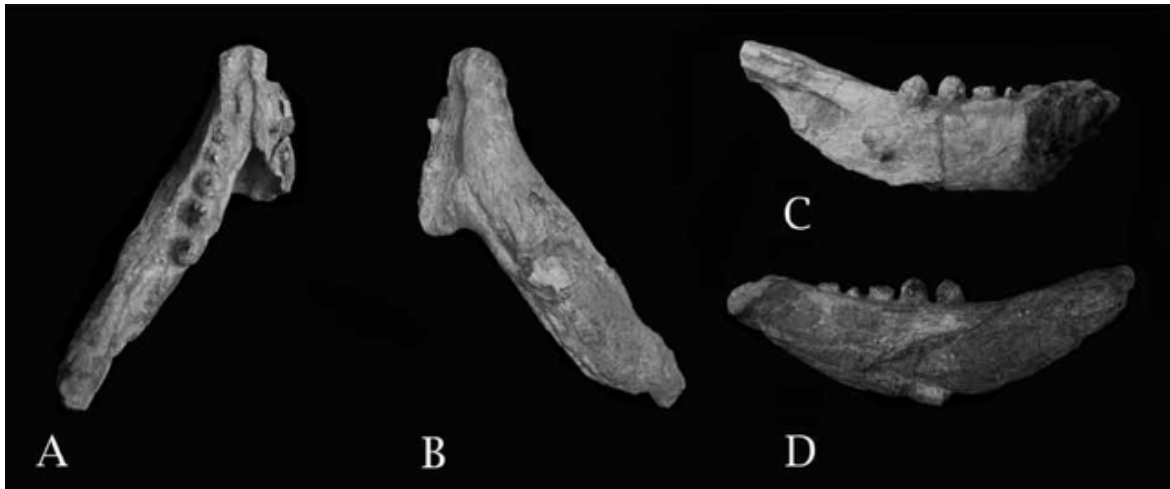


Figura 16. *Morrinhosuchus lori* & Carvalho, 2009, mandíbula do espécimen MPMA 07-0009/01. A) vista dorsal; B) vista ventral; C) lateral direita; D) lateral esquerda (Iori & Carvalho, 2009).

***Notosuchus* Woodward, 1896**

Diagnose. Crânio deprimido, curto, largo e triangular em vista superior; rostró curto, com superfície óssea provida de 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 pré-orbital 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 esplênio; grande abertura lateral de cada ramo mandibular e processo retroarticular 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, um caniniforme hipertrofiado em cada pré-maxilar, e sete dentes de tamanho uniforme em cada maxilar; 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).

Lectótipo. MLP 64 IV-16-5 (253).

Preservação. Lectótipo em boa condição de preservação; composto por crânio completo com mandíbula articulada (Andrade, 2005).

Possíveis hábitos alimentares. Apesar de extensa movimentação mandibular ântero-posterior ser sugerida para este gênero por vários autores (Clark *et al.*, 1989; Bonaparte, 1991; Wu & Sues, 1996; Andrade & Bertini, 2008; Fiorelli & Calvo, 2008), Lecuona & Pol (2008) identificaram facetas de uso subparalelas ao eixo méso-distal do dente, sendo cada faceta de uso superior correspondente, na face lingual, a uma faceta de uso inferior, na face labial, indicando um contato dente-a-dente preciso durante a oclusão, o que indica uma oclusão principalmente vertical, como ilustrado na Figura 17.

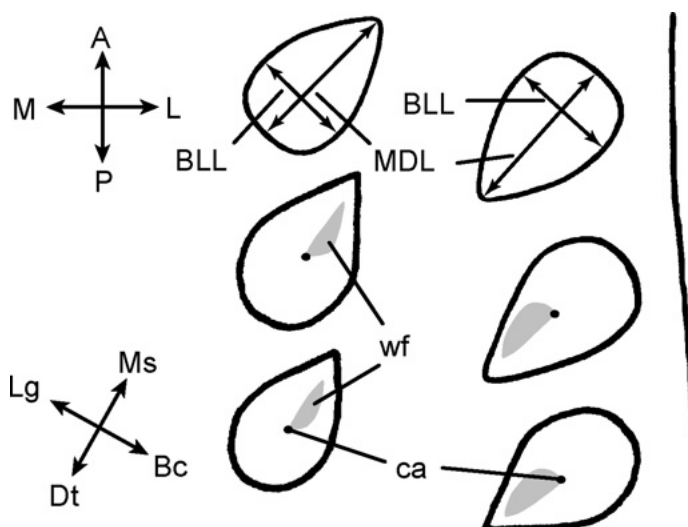


Figura 17. Desenho esquemático do contato entre molariformes (esquerda-inferior, direita-superior) em seção transversal de *Notosuchus*. Abreviações: A, anterior; P, posterior; M, medial; L, lateral; Ms, mesial; Dt, distal; Lg, lingual; Bc, bucal; BLL, comprimento buco-lingual; MDL, comprimento méso-distal; ca, ápice de coroa; wf, faceta de uso (Lecuona & Pol, 2008).

Apesar da heterodontia Melstrom & Irmis (2019) encontraram um baixo grau de complexidade topográfica nos dentes de *Notosuchus*, correspondente a uma dieta carnívora, quantificada por OPCR (*oriented patch count rotated*), um método que consiste na conversão da dentição em modelos virtuais de elevação, permitindo comparação quantitativa de diferentes dentições. Portanto *Notosuchus* foi provavelmente um pequeno predador/necrófago terrestre.

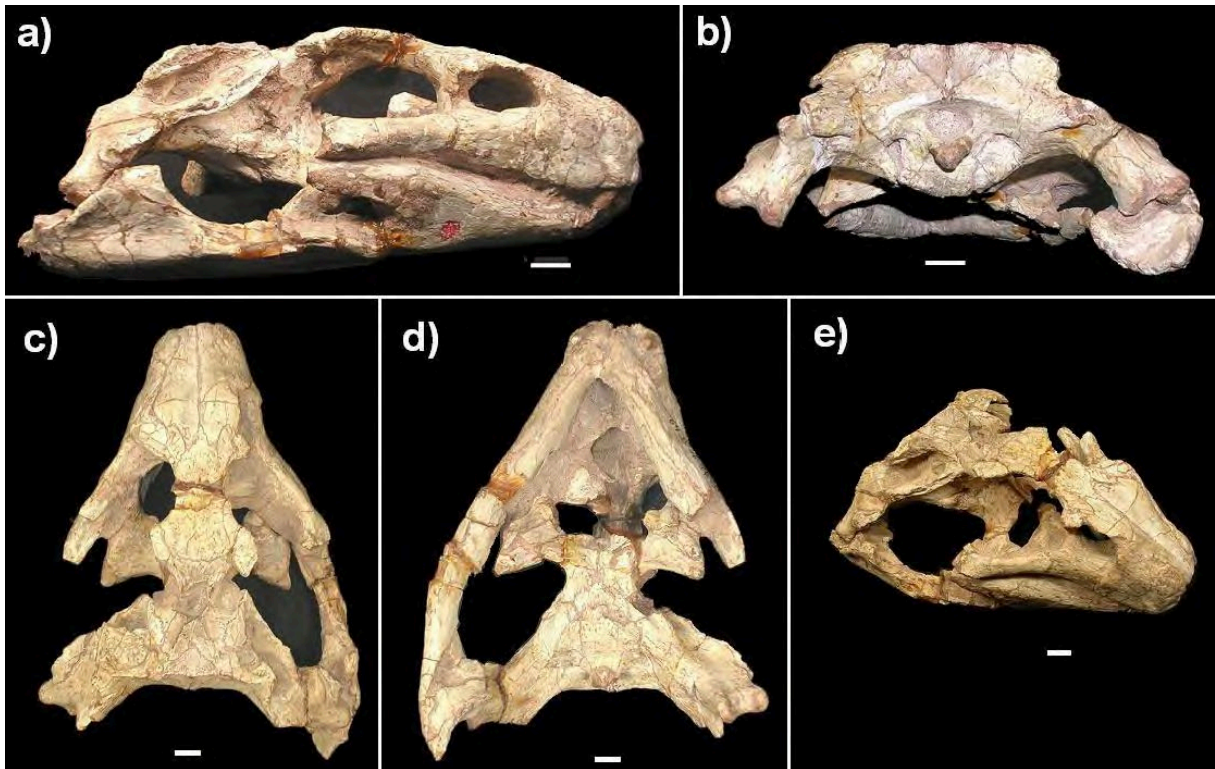


Figura 18. Crânio de *Notosuchus terrestris*, exemplar MLP-64-IV-16-5(253), holótipo: a) vista lateral direita; b) vista occipital; c) vista parietal; d) vista palatal; e) aspecto geral. Observa-se que a fenestra pré-orbital se apresenta anormalmente grande, provável resultado de condições de preservação. Barra = 10mm (Andrade, 2005).

***Pakasuchus* O'Connor et al., 2010**

Diagnose. Heterodontia extrema, com contagem de dentes reduzida (8 quadrantes inferiores, 5 quadrantes superiores); dentes molariformes penetrantes, com cristas pares orientadas rostro-caudalmente; flanges pterigóides com projeção rostro-ventro-lateral; esquamosal alargado dorsalmente em contato com o parietal; articulação quadrado-articular biplanada, delimitada lateralmente por um surangular expandido; osteodermos reduzidos no tórax, com um complemento normal de osteodermos circundando a cauda (O'Connor et al., 2010).

Holótipo. RRBP 08631.

Preservação. Crânio e esqueleto articulados e quase completos, primorosamente preservados (O'Connor *et al.*, 2010).

Possíveis hábitos alimentares. A dentição heterodonte, disposta em caniniforme, pré-molariformes e molariformes, redução na contagem de dentes, e superfícies complementares entre molariformes superiores e inferiores, conferem a *Pakasuchus* a dentição mais semelhante com aquela de mamíferos entre os crocodylomorphos (O'Connor *et al.*, 2010; Ösi, 2013). A ausência de detalhes disponíveis, de facetas de uso, não permite afirmações sobre a direção de eventuais movimentos ântero-posteriores da mandíbula, se é que existiam (Ösi, 2013). Melstrom & Irmis (2019) associam o grau de complexidade do dente mais complexo de *Pakasuchus*, obtido por OPCR, a uma dieta herbívora, correspondente àquela de Squamata herbívoros viventes. No entanto, o valor médio obtido por OPCR, para sua dentição como um todo, é equivalente a animais onívoros, sendo necessários dados adicionais para confirmar a hipótese de herbivoria (Melstrom & Irmis, 2019).



Figura 19. Holótipo de *Pakasuchus*, RRBP 08631, esqueleto em vista dorsal (O'Connor *et al.*, 2010).

Razanandrogobe Maganuco, Sasso & Pasini, 2006

Diagnose. Grande arcossauro predador, com maxilar profundo e robusto, portando prateleira medial maxilar proeminente; implante dentário tecodonte;

canais alveolares quase retos no plano sagital; alvéolos (como preservados) sub-retangulares na região em visão ventral; placas interdentais fundidas, com uma textura de superfície que consiste em sulcos estendendo-se por uma curta distância também acima da margem dorsal das placas interdentais; dentição heterodonte; dentes rostrais incisiformes, em forma de “U” em corte transversal; dentes laterais robustos, sub-ovais em seção transversal; menores dentes laterais, em forma de globo; dentículos presentes em ambas as carinas em todos os dentes, e muito grandes (Maganuco, Dal Sasso & Pasini, 2006).

Holótipo. MSNM V5770.

Preservação. Maxilar direito fragmentado, portando três dentes não eruptos (Maganuco, Dal Sasso & Pasini, 2006).

Possíveis hábitos alimentares. *Razanandrogobe* foi provavelmente o maior predador de seu ecossistema, com dentes robustos, pontudos, recurvados e lingualmente dobrados, portando dentículos em ambas as carenas, tornando-os provavelmente capazes de esmagar ossos de suas presas (Maganuco, Dal Sasso & Pasini, 2006). Este morfótipo, destoante em relação aos outros abordados, foi incluído neste trabalho por ser possivelmente o primeiro Notosuchia conhecido (Dal Sasso *et al.*, 2017).

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

Diagnose. Dentição inteira composta por dentes em forma de cravo, com cúspides múltiplas dispostas em uma única fileira longitudinal; maxilares não se encontram na linha média palatina; barra interna compreendendo amplo processo pré-maxilar ascendente; narinas internas maiores que, e adjacentes, a fenestras suborbitais; duas ossificações sobrepostas a cada fenestra supratemporal; ramos quadrados projetam-se ântero-ventralmente; forâmen oval projeta-se ântero-lateralmente; osteodermos quadriláteros, contíguos por fileira médio-lateral no escudo dorsal.

Holótipo. UA 8679.

Preservação. Crânio completo, com mandíbula articulada; porção anterior do pós-crânio, incluindo vértebras cervicais e dorsais anteriores, osteodermos dorsais anteriores, e cintura peitoral completa com membros dianteiros (Buckley *et al.*, 2000).

Possíveis hábitos alimentares. Os dentes de *Simosuchus* são semelhantes àqueles de ankylossauros, estegossauros e lagartos vivos herbívoros. As características fortemente associadas à herbivoria desta dentição são compressão lábio-lingual com marcada expansão méso-distal; a presença de inúmeras cúspides distintas ao longo da região apical, méso-distalmente orientada; coroas espatuladas, com rasa concavidade lingual próxima à base; dentição adensada, com pouco ou nenhum espaço entre os dentes; coroas orientadas em arranjo diagonal (Reisz & Sues, 2000). O valor médio de OPCR, obtido para sua dentição como um todo, também o coloca seguramente como um herbívoro (Melstrom & Irmis, 2019). No entanto sua movimentação mandibular era essencialmente vertical, com mecanismo de corte semelhante a lagartos herbívoros vivos, sem contato dente-a-dente (Ösi, 2013).

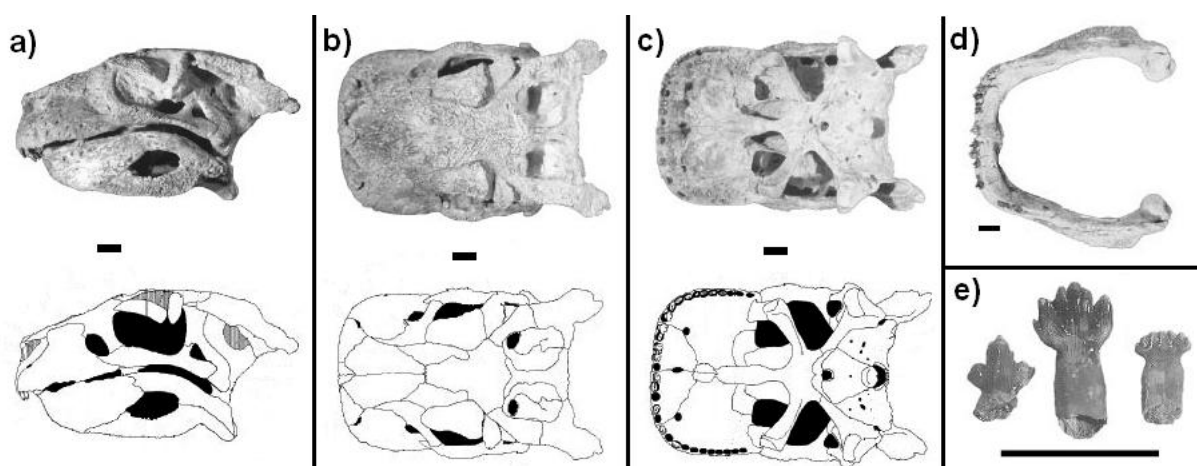


Figura 20. Material craniano de *Simosuchus clarki* UA-8679, holótipo: a) vista lateral esquerda; b) vista parietal; c) vista palatal; d) mandíbula, em vista superior; e) exemplos de variação morfológica na série dentária, sendo que dentes mais anteriores apresentam cúspides maiores, em menor número (esquerda). Barra = 10mm (Andrade, 2005).

***Sphagesaurus* Price, 1950**

Diagnose. Dentes com coroas relativa e comparativamente curtas e raízes alongadas, ambas com alguma compressão lateral; coroa coberta por espessa camada de dentina; poucas e proeminentes carenas, irregularmente espaçadas, dispostas longitudinalmente na coroa; face anterior da coroa sem quilha; face posterior da coroa com quilha bastante proeminente, com vários tubérculos ao longo de sua extensão; dentes dispostos de tal forma que a oclusão dos

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

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

Holótipo. DGM-332-R (apenas dentes). RCL-100 é utilizado para descrever diagnose complementar (Pol, 2003).

Preservação. RCL-100 é composto por crânio e fragmento de mandíbula com dentes parcialmente preservados (Pol, 2003).

Possíveis hábitos alimentares. As facetas de uso dos dentes mandibulares são predominantemente nas faces labial ou meso-labial das coroas, formando superfícies complementares com as facetas de uso dos dentes maxilares, na superfície lingual (Ösi, 2013). Os padrões de desgaste dos espécimens de *Sphagesaurus* não se encontram tão bem preservados como em *Mariliasuchus* ou *Armadillosuchus*, mas mesmo assim Pol (2003) observou que na superfície das facetas de uso há numerosas estrias paralelas orientadas ântero-posteriormente, com a extremidade anterior levemente mais ventral que a posterior, o que mostra quando em oclusão. A mandíbula estava retraída, movendo-se posterior e levemente para cima durante um ciclo mastigatório palinal (Ösi, 2013). Considerando as formas semelhantes (e possivelmente sinônimas) *Armadillosuchus* e *Candidodon*, *Sphagesaurus* deve ter tido uma dieta similar, provavelmente composta por invertebrados, carcaças e talvez alguma matéria vegetal.

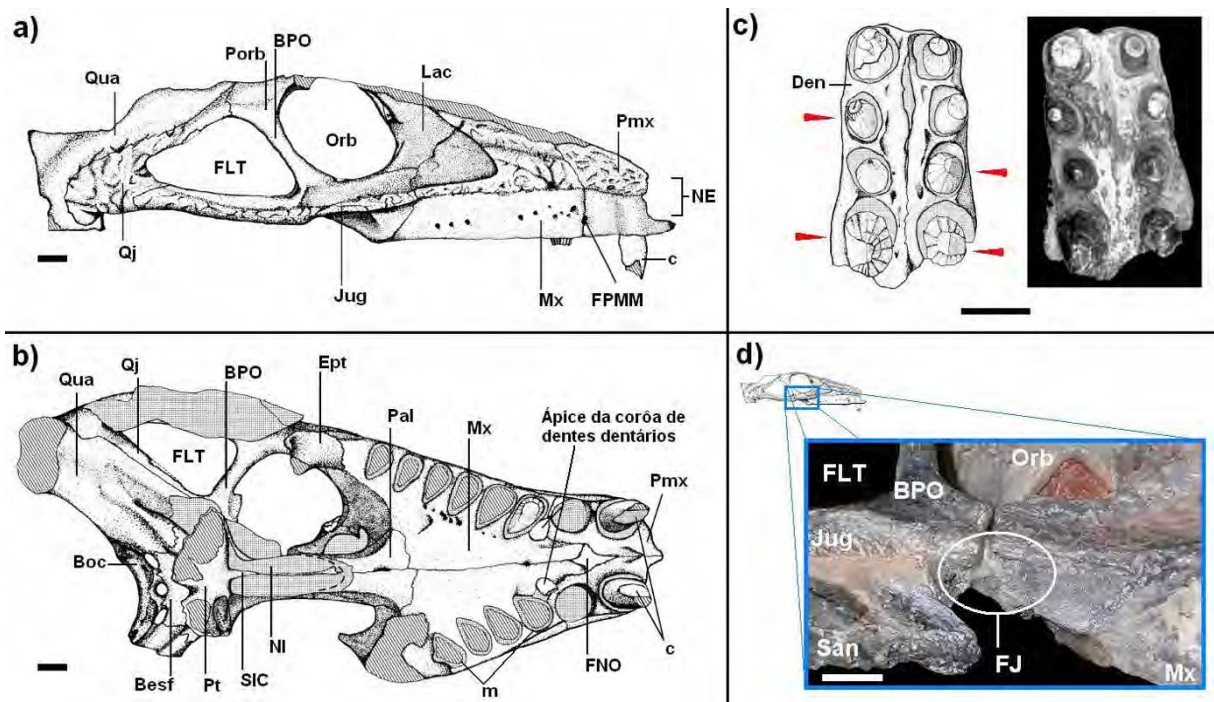


Figura 21. Material craniano de *Sphagesaurus huenei* RCL-100: a) vista lateral; b) vista palatal; c) fragmento da região da mandíbula (sínfise), evidenciando desgaste lateral das coroas (setas brancas); d) detalhe da região fraturada de RCL-100, examinada em réplica, evidenciando posição do forâmen jugal. Observa-se que os dentes molariformes apresentam implantação oblíqua evidente. Abreviações como na Figura 05. Barra = 10mm (Andrade, 2005).

***Uruguaysuchus* Rusconi, 1933**

Diagnose. Sem diagnose formal. Andrade (2005) resumizou as seguintes características: órbitas proporcionalmente bem desenvolvidas; maxilar longo abrangendo quase metade do crânio; ampla fenestra pré-orbital, 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 coanas formado por palatinos, coanas 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, e bordos anterior e posterior com quilhas cortantes bem evidentes, formadas por pequenos dentículos, 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 pré-orbitais; fenestras supra-temporais menores que as órbitas; fenestras látero-temporais alargadas; bordo das narinas internas formado por palatinos e pterigóides posicionados anteriormente; esplenial participando da sínfise mandibular; ausência de fenestras maxilo-palatinas; coanas proporcionalmente grandes; grande número de dentes (Gasparini, 1971).

Holótipo. Não há código, sendo designado apenas como “tipo”. Possivelmente efetivamente perdido ou destruído (Gasparini, 1971).

Preservação. “Tipo” inicialmente (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 (Rusconi, 1933).

Possíveis hábitos alimentares. Não foram noticiadas facetas de uso ou abrasão na dentição de qualquer espécimen de *Uruguaysuchus*, o que indica não houve oclusão dente-a-dente, e que, portanto, não havia um componente ântero-posterior no ciclo mastigatório para auxiliar o processamento oral do alimento (Ösi, 2013). Soto, Pol & Perea (2010) levantam a hipótese de que *Uruguaysuchus* foi um onívoro, dada a morfologia desigual da morfologia da dentição, de incisiformes a pós-caniniformes, mas esta relação requer mais investigações.

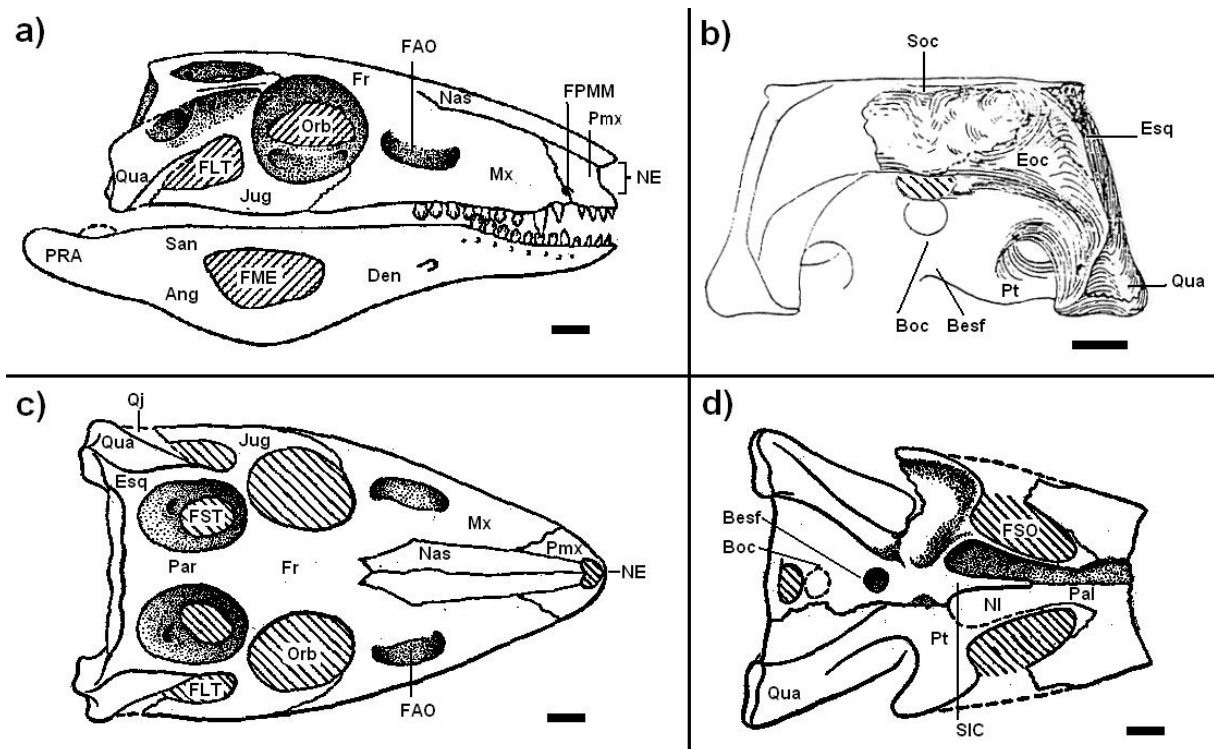


Figura 22. Reconstrução do crânio de *Uruguaysuchus aznarezi*: a) vista lateral; b) vista occipital; c) vista parietal; d) vista palatal. a e c baseadas no exemplar 1; b e d baseadas no exemplar 2. Abreviações como na Figura 05. Barra = 10mm (Andrade, 2005).

***Yacarenani* Novas et al., 2009**

Diagnose. nasais expandidos rostralmente acima das narinas externas; palatinos com crista sagital mediana; processo retroarticular arredondado e ântero-posteriormente curto; jugal expandido lateralmente, formando um pino ornamentado ao nível da barra pós-orbital; incisiformes separados dos molariformes por um diastema; fileiras de dentes molariformes anteriormente convergentes e quase em contato uns aos outros (Novas et al., 2009).

Holótipo. MNK-PAL 5063.

Preservação. Esqueleto completo excepcionalmente bem preservado (Novas *et al.*, 2009).

Possíveis hábitos alimentares. *Yacarenani* representa um caso de heterodontia extrema entre os Crocodylomorpha, sua dentição consistindo em quatro incisiformes, tanto no pré-maxilar quanto no dentário, e seis molariformes, tanto no maxilar quanto no dentário, além do primeiro dente do maxilar, de formato cônico, procumbente e o maior da série dentária (Novas *et al.*, 2009). A superfície dos dentes molariformes apresenta uma crista multicuspidada alinhada com o eixo principal do dente, e cercada por duas cristas multicuspidadas mais baixas, mesial e distal. As facetas de uso sugerem oclusão dente-a-dente e processamento oral do alimento (Novas *et al.*, 2009). Ösi (2013) reconstrói seu ciclo mastigatório como palinal, baseado na arquitetura dos pontos de origem dos músculos e suas superfícies de inserção, descrevendo-o como semelhante a *Mariliasuchus*. Porém diferenças na morfologia da dentição, e cavidade oral, como a separação de seu segmento anterior, sugerem um mecanismo funcional de processamento intraoral do alimento mais elaborado, o que talvez indique uma maior propensão a incluir matéria vegetal na dieta.

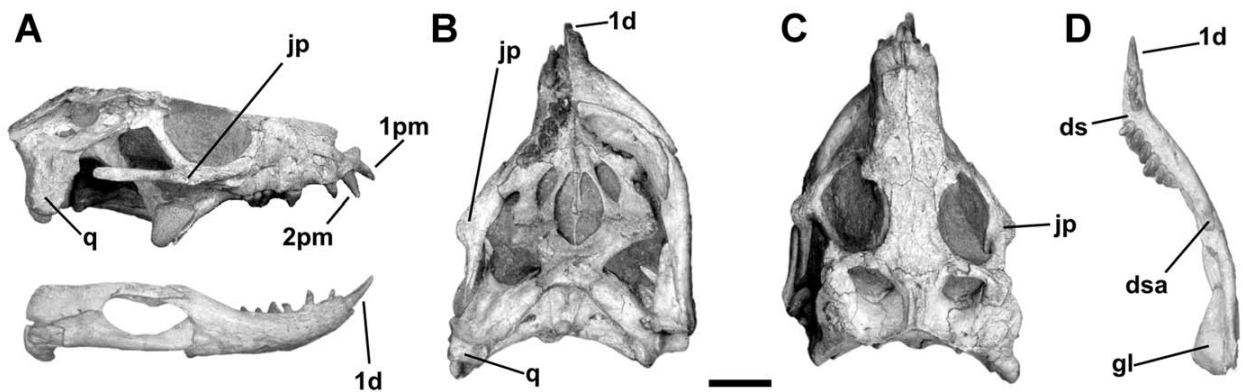


Figura 23. Crânio e mandíbula de *Yacarenani boliviensis*, MNK-PAL5063. A) vista lateral (direita); B) vista ventral; C) vista dorsal; D) mandíbula direita em vista dorsal. Barra = 2 cm. 1d - primeiro dente dentário; 1pm, 2pm - primeiro e segundo dentes maxilares; ds - região sínfiseal do dentário; das - área achatada no contato dentário-surangular; gl - cavidade glenóide; jp - projeção lateral do jugal; q - quadrado (Novas *et al.*, 2009).

3 CONCLUSÕES

Em geral a morfologia de notossúquios, como *Marillasuchus*, *Adamantinasuchus*, *Sphagesaurus*, *Armadillosuchus*, *Caipirasuchus*, *Candidodon*, *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Uruguaysuchus*, *Yacarenani*, *Pakasuchus* e *Malawisuchus*, é semelhante à mamíferos com hábito alimentar carnívoro/necrófago. Componente de movimentação ântero-posterior da mandíbula em sentido palinal é notificada para *Adamantinasuchus*, *Marillasuchus*, *Armadillosuchus*, *Caipirasuchus*, *Sphagesaurus* e *Yacarenani*; e proal para *Chimaerasuchus* e *Malawisuchus*. Isto no entanto não implica necessariamente uma relação direta com o consumo de material vegetal na alimentação, que embora possível, sua assunção é especulativa, e requer uma análise mais parcimoniosa. *Simosuchus* por outro lado é o notossúquio mais propenso a ter sido principalmente herbívoro, e por sua vez não contava com o componente ântero-posterior em seu ciclo mastigatório, de forma similar à lagartos herbívoros vivos. Os Notosuchia, sendo um grupo originado de um clado primariamente carnívoro, com morfologia similar àquela de mamíferos predadores/necrófagos de pequeno e médio portes, provavelmente ocupavam, em sua maioria, nichos ecológicos semelhantes. Isto não impossibilita consumo ocasional de vegetais ou onivoria, mas levanta a necessidade de maiores cuidados ao se mencionarem hábitos alimentares baseados em matéria vegetal.

Portanto sugere-se atenção para as características das comunidades vegetais presentes nos ambientes, e potenciais órgãos vegetais que poderiam servir de alimento para animais sem dentição especializada para o consumo de folhas abrasivas.

Outro ponto a ser investigado é referente aos fatores evolutivos para a origem de dentições especializada no grupo, que talvez envolvam razões biomecânicas, como animais menores com menos força se alimentando dos mesmos materiais, ou se necrófagos, processamento de materiais ainda mais resistentes, como couro, cartilagem e ossos. Ou razões fisiológicas, como ingestão de porções menores de alimento podendo contribuir para digestão mais rápida, ao se considerar que são animais que fazem busca ativa pelo alimento.

REFERÊNCIAS

AGUILERA, E. *et al.* 1989. La Formación Cajones: Cretácico Terminal del Subandino Central de Bolivia. **Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos**, v.10, p. 131-144.

ANDRADE, M. B. Revisão sistemática e taxonômica dos Notosuchia (Metasuchia, Crocodylomorpha). 2005. 239 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, 2005.

BATEZELLI, A. 1998. Redefinição litoestratigráfica da Unidade Araçatuba e da sua extensão regional na Bacia Bauru no Estado de São Paulo. Dissertação (Mestrado). Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas: 110 p.

BATEZELLI, A. 2003. Análise da sedimentação cretácica no Triângulo Mineiro e sua correlação com áreas adjacentes. 183 p. Tese (Doutoramento) - Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, 2003.

BERTINI, R. J. 1993. Paleobiologia do Grupo Bauru, Cretáceo Superior continental da Bacia do Paraná, com ênfase em sua fauna de amniotas. 493 p. Tese (Doutoramento) - Universidade Federal do Rio de Janeiro, 1993.

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

BESAIRIE, H. 1972. Géologie de Madagascar. I. Les terrains sédimentaires. **Annales Géologiques de Madagascar**, 35: 465 p.

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

BOM, M. H. H. *et al.* Paleoenvironmental evolution of the Aptian Romualdo Formation, Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Global and Planetary Change**, v. 203: 103528, 2021.

BUFFETAUT, E.; TAQUET, P. 1979. An Early Cretaceous terrestrial crocodylian and the opening of the South Atlantic. **Nature**, v. 280, n. 5722, p. 486-487.

CARVALHO, I. S. 1994. *Candidodon*: um crocodylo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo inferior - Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** v. 66, n. 3, p. 331-446.

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

CLARK, D. N.; RAMANAMPISOA, L. 2002. The Sedimentology, reservoir and source rock potential of the Middle Jurassic Bemaraha Limestone, Madagascar. *In: Tracts, plays and fairways along the Tethyan Margin - Abstracts and Programme*. Kingston University, UK, 64 p.

DAL SASSO *et al.* (2017) *Razanandrongoe sakalavae*, a gigantic mesoeucrocodylian from the Middle Jurassic of Madagascar, is the oldest known notosuchian. **PeerJ** 5: e3481.

FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. (1996) A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 62 (2): 196-205.

FULFARO, V. J.; PERINOTTO, J. A. J. 1996. A Bacia Bauru: estado da arte. *In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO NO BRASIL*, 4., 1996. **Boletim...**: Universidade Estadual Paulista. p. 297-303.

GASPARINI, B. Z. Los Notosuchia del cretácico de América del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). **Ameghiniana**, v. 8, n. 2, p. 83-103, 2013.

GEROTO, C. F. C. Análise cladística-filogenética e paleobiogeográfica dos Mesoeucrocodylia (Crocodylomorpha : Crocodyliformes) do Grupo Bauru (Cretáceo Superior) do Sudeste do Brasil. 2015. 371 f. Tese (Doutoramento) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, 2015.

GEIGER, M. *et al.* 2004. Reappraisal of the timing of the break-up of Gondwana based on sedimentological and seismic evidence from the Morondava Basin, SW Madagascar. **Journal of African Earth Sciences** 38: 363-381.

GOBBO, S. *et al.* 1999. Ocorrências de ostrácodos na Formação Adamantina do Grupo Bauru, Cretáceo Superior da Bacia do Paraná, e possibilidades de correlação com depósitos isócronos argentinos. Parte I - Família Ilyocyprididae. **Acta Geológica Leopoldensia** 23. 3-13

GOLDBERG, K.; GARCIA, A. J. (2000) Palaeobiogeography of the Bauru Group, a dinosaur-bearing Cretaceous unit, Northeastern Paraná Basin, Brazil. **Cretaceous Research**, 21 (2-3), 241-254.

GOMANI, E. M. 1997. A crocodyliform from the Early Cretaceous Dinosaur Beds, Northern Malawi. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 17, n. 2, p. 280-294.

GOSO AGUILAR, C. A. *et al.* Estratigrafia de la Fm Guichón (Cretácico Inferior) en la Cuenca del Litoral, Uruguay. *In*: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO NO BRASIL, 5. / SIMPÓSIO SOBRE EL CRETÁCEO DE AMÉRICA DEL SUR, 1., 1999, **Boletim...**: Universidade Estadual Paulista. p. 321-326.

HOLZ, M.; SIMÕES, M. G. 2002. **Elementos fundamentais de Tafonomia**. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul: 231 p.

IJOUIHER, J. 2016. A reconstruction of the Paleoeology and environmental dynamics of the Bahariya Formation of Egypt. **PeerJ Preprints** 4: e2470v1.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. 1999. Vertebrate Paleontology in Brazil - a review. **Episodes**, v. 22, n. 3, p. 238-251.

LACOVARA, K. J. *et al.* 2002. Evidence of semidiurnal tides along the African coast of the Cretaceous Tethys Seaway: Bahariya Oasis, Egypt. **Abstracts with Programs - Geological Society of America** 34 (6): p. 32.

LEANZA, H. A. *et al.* 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. **Cretaceous Research**, v. 25, p. 61-87.

MAGANUCO, S. *et al.* 2006. A new large predatory archosaur from the Middle Jurassic of Madagascar. **Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano** 147 (I): 19-51.

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

MELSTROM, K. M.; IRMIS, R. 2019. Repeated evolution of herbivorous crocodyliforms during the Age of Dinosaurs. **Current Biology Report** 29: 2389-2395.

NOVAS, F. E. *et al.* 2009. Bizarre notosuchian crocodyliform with associated eggs from the Upper Cretaceous of Bolivia. **Journal of Vertebrate Paleontology** 29: 1316-1320.

O'CONNOR, P. M. *et al.* A new vertebrate fauna from the Cretaceous Red Sandstone Group, Rukwa Rift Basin, Southwestern Tanzania. **Journal of African Earth Sciences** 44: p. 277-288.

ÖSI, A. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. **Historical Biology**, v. 26, ()3, p. 279-414, 2013.

PAULA E SILVA, F. D. *et al.* 2009 Sedimentation of the Cretaceous Bauru Group in São Paulo, Paraná Basin, Brazil. **Journal South American Earth Sciences** 28: 25-39.

POL, D. *et al.* A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. **PLoS ONE** v. 9, (4), p. 1-66. 2014.

PRICE, L. I. 1959. Sobre um crocodylídeo notossúquio do Cretáceo brasileiro. **Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral**, v.188, p. 55 p.

ROBERTS, E. M. *et al.* Sedimentology and depositional environments of the Red Sandstone Group, Rukwa Rift Basin, Southwestern Tanzania. New insight into Cretaceous and Paleogene terrestrial ecosystems and tectonics in sub-Equatorial Africa. **Journal of African Earth Sciences**, 57: 179-212. 2010.

ROGERS, R. R. *et al.* 2000. Stratigraphic analysis of Upper Cretaceous rocks in the Mahajanga Basin, Northwestern Madagascar: implications for ancient and modern faunas. **Journal of Geology**, v. 108, p. 275-301.

ROGERS, R. R. *et al.* A new, richly fossiliferous member comprised of tidal deposits in the Upper Cretaceous Maevarano Formation, Northwestern Madagascar. **Cretaceous Research** 44: 12-29. 2013.

SANSON, G. D. 1989. Morphological adaptations of teeth to diets and feeding in the Macropodoidea. *In*: Grigg G, Jarman P, Hume I, editors. Kangaroos, wallabies and rat-kangaroos. **NSW Australia: Surrey Beatty and Sons**. p. 151-168.

SIMÕES, M. G. *et al.* 2004. Tafonomia: processos e ambientes de fossilização. *In*: CARVALHO, I. S. (editor). 2004. **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência. v. 1, p.19-45.

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

SPRECHMANN, P. *et al.* 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**. v. 1, p. 239-270.

STROMER, E. V. 1914. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wusten Agyptens: II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 1. Einleitung und 2. *Libycosuchus*. **Abhandlungen der Koniglichen Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Physikalischen Klasse** 27(3): 1-15.

TAQUET, P. When Brazil was linked with Africa. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 93 (supplement 2): e20201514. 2021.

YANG, H. *et al.* 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]