UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
FACULDADE DE ENGENHARIA
CAMPUS DE ILHA SOLTEIRA

UM NOVO NOTOSUCHIA (MESOEUCROCODYLIA; CROCODYLIFORMES) DO BRASIL E O ENDEMISMO SUL-AMERICANO DE SPHAGESAURIA

Arthur Dentello Araújo

Ilha Solteira - SP
Maio, 2025

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Câmpus de Ilha Solteira

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
FACULDADE DE ENGENHARIA
CAMPUS DE ILHA SOLTEIRA

UM NOVO NOTOSUCHIA (MESOEUCROCODYLIA; CROCODYLIFORMES) DO BRASIL E O ENDEMISMO SUL-AMERICANO DE SPHAGESAURIA

Arthur Dentello Aráujo

Professor Orientador:

Felipe Chinaglia Montefeltro

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado à Faculdade de Engenharia, Câmpus de Ilha Solteira, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" como parte das exigências para obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas. Ilha Solteira - SP Maio, 2024

Ilha Solteira - SP
Maio, 2025

FICHA CATALOGRÁFICA
Desenvolvido pelo Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação

A663n

Araújo, Arthur Dentello.
Um novo Notusuchia *(Mesoeucrocodylia; Crocodyliformes*) do Brasil e o endemismo sul-americano de *Sphagesauria* / Arthur Dentello Araújo. -- Ilha Solteira: [s.n.], 2025
56 f. : il.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Faculdade de Engenharia, Ilha Solteira, 2025

Orientador: Felipe Chinaglia Montefeltro

Inclui bibliografia

1. Notosuchia. 2. *Sphagesauria*. 3. Biogeografia. 4. Cretáceo tardio. 5. Bacia Bauru.

Sandra Montibeller - CRB-8/060

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro, pela oportunidade, confiança e dedicação ao longo da orientação da minha iniciação científica. Sua orientação foi fundamental para meu desenvolvimento acadêmico e pessoal. Sou imensamente grato à minha família pelo apoio incondicional, incentivo e constante preocupação durante toda a minha formação. Em especial, agradeço à minha mãe, Kenia Dentello Muniz Araújo, ao meu pai, José Luis Muniz Araújo, e aos meus irmãos, Vinicius Dentello Araújo e Vitor Dentello Araújo. Aos amigos da graduação — Fernanda, Anna Cristina, Geovanna e Emanuelle — agradeço pelas conversas, companheirismo e vivências compartilhadas. Aos colegas de laboratório, deixo minha gratidão, em especial ao Maurício, pelas conversas construtivas e pelas experiências em campo, bem como à Juan Victor Ruiz, Gabriel Gonzales, Ana Júlia, Gabriel Oliveira, Gabriel Faria, Henry Gabriel, pelo convívio e aprendizado conjunto. Agradeço à FAPESP (Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo) pela concessão das bolsas de Iniciação Científica, Estágio e Pesquisa no Exterior, que proporcionaram experiências enriquecedoras e essenciais para minha formação acadêmica. Por fim, agradeço ao meu orientador na Alemanha, Gabriel de Souza Ferreira, e a todos que me acolheram durante esse período internacional, tornando essa experiência ainda mais significativa.

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Câmpus de Ilha Solteira

ATA DE DEFESA DO TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

"UM NOVO NOTOSUCHIA (MESOEUCROCODYLIA; CROCODYLIFORMES) DO BRASIL E O ENDEMISMO SUL-AMERICANO DE SPHAGESAURIA"

ARTHUR DENTELLO ARAÚJO

REGULAMENTO SOBRE A AVALIAÇÃO:

Artigo 25º - § 2º A apresentação pública do trabalho de TCC deverá ser de no mínimo 20 (vinte) minutos e máxima de 40 (quarenta) minutos. Após um intervalo de 5 (cinco) minutos, haverá a arguição do Trabalho pelos examinadores. O tempo de arguição, será de até 15 (quinze) minutos para cada examinador, e até 15 (quinze) minutos o tempo para a resposta do(a) aluno(a) a cada examinador ou no caso de se optar pelo diálogo o tempo conjunto entre examinador e acadêmico(a) será de no máximo 30 (trinta) minutos.

Artigo 24º - No julgamento do TCC, a banca examinadora deverá avaliar a apresentação oral, escrita e a defesa do trabalho durante a arguição. O conceito final será APROVADO(A) ou REPROVADO(A).

COMISSÃO EXAMINADORA

1º EXAMINADOR (Orientador-Presidente)
Nome: Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro_____

gov.br Documento assinado digitalmente
FELIPE CHINAGLIA MONTEFELTRO
Data: 12/06/2025 10:06:40-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

2º EXAMINADOR
Nome: Ms. Gabriel Gonzales Barbosa_____

gov.br Documento assinado digitalmente
GABRIEL GONZALEZ BARBOSA
Data: 12/06/2025 10:24:55-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

3ª EXAMINADORA
Nome: Ms. Paulo Roberto Silva____ _____

gov.br Documento assinado digitalmente
PAULO ROBERTO DA SILVA
Data: 12/06/2025 10:15:20-0300
Verifique em https://validar.iti.gov.br

CONCEITO
(X) Aprovado(a)
( ) Reprovado(a)

Ilha Solteira-SP, 12 de junho de 2025.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO……..7
1.1 Contexto geológico..... 7
2.1 Material..... 10
2.2 Análise filogenética e árvores calibradas no tempo..... 11
2.3 Estimativa das áreas ancestrais e do número e tipos de eventos biogeográficos..... 11
3.1 Diagnose..... 13
3.2 Descrição..... 14
3.2.1 Características gerais.....14
3.2.2 Crânio.....16
3.2.2.1 Pré-maxila..... 16
3.2.2.2 Maxila..... 17
3.2.2.3 Nasal..... 19
3.2.2.4 Prefrontal.....20
3.2.2.5 Frontal..... 20
3.2.2.6 Parietal..... 23
3.2.2.7 Squamosal..... 23
3.2.2.8 Postorbital..... 24
3.2.2.9 Jugal.....25
3.2.2.10 Quadrado..... 26
3.2.2.11 Supraoccipital..... 27
3.2.2.12 Otoccipital.....27
3.3 Mandíbula…….29
3.3.1 Dentário e Esplenial..... 29
3.3.2 Angular.....31
3.3.3 Surangular.....31
3.4 Dentição……31
3.5 Análise Filogenética……33
3.6 Análise Biogeográfica……..35
4. DISCUSSÃO……...38
4.1 História Biogeográfica e Perspectivas Filogenéticas de Notosuchia……..39
4.2 Sphagesauria: Endemismo Sul-Americano..... 40
5. CONCLUSÃO…….40
6. REFERÊNCIAS……..……41

Resumo

Notosuchia é um grupo de crocodiliformes fósseis caracterizado por uma ampla gama de modificações anatômicas que se desviam dos predadores semiaquáticos de emboscada observados nos crocodiliformes viventes. *Notosuchia* são notavelmente diversos na fauna continental do Cretáceo da América do Sul, embora táxons associados a este grupo sejam reconhecidos em depósitos de diferentes períodos e massas de terra. A ausência de fósseis conhecidos representando os estágios iniciais da história evolutiva deste clado obscurece a compreensão completa de suas origens geográficas e diversificação ao longo do Mesozóico. À luz das informações morfológicas e sistemáticas provenientes do novo fóssil, incluindo elementos cranianos e pós-cranianos atribuídos a um sphagesaurio da Formação Adamantina (Grupo Bauru, Bacia do Bauru), revisamos a filogenia de *Notosuchia* utilizando a matriz de dados morfológicos mais abrangente já compilada para essa linhagem. Esse conjunto de dados serviu como base para uma análise de biogeografia histórica implementada no pacote R "BioGeoBEARS". O táxon, LAPEISA-pal 0038, é recuperado como um dos primeiros sphagesaurios a se divergir e elucida os estágios iniciais das adaptações anatômicas extremas observadas em sphagesaurios mais derivados. As análises biogeográficas baseadas na filogenia destacam que *Sphagesauria* evoluiu e se diversificou na América do Sul, consolidando-se como um clado tipicamente sul-americano. Essa linhagem apresenta características anatômicas distintas, incluindo dentição heterodonte e adaptações alimentares complexas, indicando uma paleoecologia única em comparação com outros crocodiliformes. Esses achados reforçam a hipótese de que *Sphagesauria* representa um grupo altamente especializado com uma distribuição sul-americana, refletindo padrões locais de diversificação impulsionados por condições ecológicas únicas na região durante o Cretáceo. Assim, a análise sugere que outros clados de *Notosuchia* podem ter se dispersado entre continentes, exibindo uma distribuição mais ampla do que os registros fósseis atualmente disponíveis indicam.

Palavras -chave: Notosuchia, Sphagesauria, Biogeografia, Cretáceo Tardio, Bacia Bauru

Abstract

Notosuchia is a group of fossil crocodyliforms characterized by a wide range of anatomical modifications that deviate from the semiaquatic ambush predators observed in extant Neosuchia crocodyliforms. Notosuchians are notably diverse in the continental Cretaceous fauna of South America, although taxa associated with this group are recognized in deposits from different periods and landmasses. The absence of known fossils representing the early evolutionary history of this clade obscures the full understanding of their geographical origins and diversification throughout the Mesozoic. In light of the morphological and systematic information from the new fossil described here, including cranial and postcranial elements assigned to a sphagesaurian from the Adamantina Formation (Bauru Group, Bauru Basin), we revised the phylogeny of *Notosuchia* using the most comprehensive morphological data matrix ever compiled for this lineage. This dataset served as the framework for a historical biogeography analysis implemented in the R package "BioGeoBEARS". The new taxon, LAPEISA-pal 0038, is recovered as the early-diverging sphagesaurian and sheds light on the initial stages of the extreme anatomical adaptations observed in more deeply nested sphagesaurians. Phylogeny-based biogeographic analyses highlight that *Sphagesauria* evolved and diversified almost exclusively in South America, consolidating itself as a typically South American clade.This lineage presents distinct anatomical characteristics, including heterodont dentition and complex feeding adaptations, indicating a unique paleoecology compared to other crocodyliforms. These findings reinforce the hypothesis that *Sphagesauria* represents a highly specialized group with a predominantly South American distribution, reflecting local diversification patterns driven by unique ecological conditions in the region during the Cretaceous. Thus, the analysis suggests that other clades of *Notosuchia* may have dispersed between continents, exhibiting a broader distribution than currently available fossil records indicate.

Keywords: Notosuchia, Sphagesauria, Late Cretaceous, Biogeography, Bauru Basin.

1. INTRODUÇÃO

A fauna de crocodiliformes (Archosauria, Crocodyliformes) do Cretáceo na América do Sul revelou um impressionante nível de disparidade morfológica e ecológica, não exibido pelos membros atuais do grupo. *Notosuchia* forma uma radiação extremamente diversa de crocodiliformes restrita ao registro fóssil e não diretamente relacionada aos crocodiliformes viventes (Turner & Sertich, 2010; Godoy et al., 2014; Pol et al., 2014; Bronzati et al., 2015; Pol & Leardi, 2015; Langer et al., 2022). Membros desse clado eram típicos de depósitos cretáceos das massas continentais gondwânicas, especialmente na América do Sul, como a Bacia Bauru no Brasil e a Bacia Neuquén na Argentina (Riff et al., 2012; Pol & Leardi, 2015; Langer et al., 2022). O início do século XXI trouxe avanços significativos na descoberta desses crocodiliformes, particularmente no Brasil, resultando em um aumento substancial da diversidade taxonômica desse grupo.

Xenodontosuchia é um clado recentemente proposto de Crocodyliformes *Notosuchia*, composto pelas linhagens *Baurusuchia* e *Sphagesauria* (Ruiz et al., 2021; Leardi et al., 2024). Os sphagesaurios (*Sphagesauria*) representam um grupo notável de crocodiliformes que desempenhou um papel único na ecologia terrestre do Cretáceo. Este clado compreende *Sphagesauridae* e táxons associados (Pinheiro et al., 2021; Ruiz et al., 2021; Leardi et al., 2024) e é registrado exclusivamente na América do Sul, com fósseis encontrados no Brasil, Bolívia e Argentina. Eles se caracterizam por adaptações morfológicas distintas, particularmente relacionadas a elementos craniomandibulares (Pol et al., 2014). Sua dentição heterodonte, combinada com proporções cranianas únicas, sugere uma dieta diversificada que incluía pequenas presas e material vegetal (Iori & Carvalho, 2018). Esses crocodiliformes provavelmente ocupavam nichos terrestres onívoros semelhantes aos dos mamíferos contemporâneos (O'Connor et al., 2010; Ösi, 2013).

Apesar do expressivo aumento no conhecimento sobre crocodiliformes na última década, apenas alguns estudos recentes baseiam-se em uma estrutura filogenética abrangente, incorporando uma análise rigorosa em larga escala, com ampla amostragem de táxons de diferentes localidades e períodos. A disponibilidade de análises filogenéticas, incluindo algumas focadas em *Notosuchia*,

ainda revela resultados nem sempre convergentes, especialmente no que diz respeito à monofilia e às relações internas dos clados mais recentes. Parte dessas inconsistências está relacionada à limitada sobreposição de táxons e caracteres amostrados em diferentes análises (Leardi et al., 2018; Pinheiro et al., 2018, 2021; Gerotto & Bertini, 2018; Martinelli et al., 2018; Ruiz et al., 2021; Martins et al., 2023). Relações filogenéticas são essenciais para análises biogeográficas confiáveis (Liebermann, 2003; Almeida & Santos, 2011); consequentemente, poucos estudos combinaram todos os conjuntos de dados necessários para abordar questões paleobiogeográficas relacionadas a *Notosuchia*, especialmente aquelas do Grupo Bauru.

A biogeografia dos crocodiliformes tem sido baseada principalmente em metodologias descritivas, carecendo de fundamentos filogenéticos robustos (Sill, 1968; Cox, 1974; Buffetaut & Taquet, 1979; Colbert, 1984; Buffetaut & Rage, 1993; Upchurch, 1995; Gasparini, 1996; Sereno et al., 1996, 2004; Ortega et al., 2000; Sereno et al., 2001; Salisbury et al., 2006; Pinheiro et al., 2012). Em geral, os cenários foram desenvolvidos com base em modelos litoestratigráficos regionais e hipóteses filogenéticas impostas, ou por meio de interpretações literais da distribuição fóssil, o que resultou em cenários difíceis de avaliar em termos de consistência (Turner, 2004). Consequentemente, as implicações evolutivas da distribuição do grupo tornaram-se altamente controversas ao longo do registro geológico. Grupos como *Peirosauridae*, *Sebecosuchia* e até *Baurusuchidae* foram, durante muito tempo, considerados endêmicos da América do Sul (Langston, 1956; Bonaparte, 1996; Romer, 1997; Sill, 1968). No entanto, descobertas fósseis mais recentes desafiaram essa visão, oferecendo novos insights sobre a distribuição geográfica desses grupos (O'Connor et al., 2010; Stromer, 1914; Buffetaut, 1994; Maganuco et al., 2006; Antunes, 1975; Wu et al., 1995; Rossman et al., 2000; Wilson et al., 2001; Sellés et al., 2020).

Aqui, descrevemos um novo *Sphagesauria* da Formação Adamantina (Bacia Bauru, Brasil), com base em um esqueleto parcial com elementos cranianos e pós-cranianos. A nova espécie é recuperada em nossa análise filogenética como um sphagesaurio de divergência inicial e oferece uma excelente oportunidade para a compreensão da origem e da diversificação inicial do clado. Desenvolvemos uma

análise de biogeografia histórica, utilizando uma hipótese filogenética atualizada baseada no maior conjunto de dados morfológicos já compilados para essa linhagem. Isso permite uma reavaliação das áreas ancestrais do clado e dos processos paleobiogeográficos que influenciaram sua distribuição e diversificação ao longo do tempo, destacando a relevância de eventos geológicos e ecológicos na evolução dos crocodiliformes.

1.1 Contexto geológico

O espécime estudado aqui (LAPEISA-pal 0038) foi recuperado de uma nova localidade no município de General Salgado-SP, localizado no distrito de Prudêncio e Moraes, a partir de afloramentos da Formação Adamantina, Bacia Bauru, sendo o primeiro material atribuído a essa localidade (20°32'14.1"S 50°30'06.1"W; Fig. 1). As rochas da Bacia Bauru afloram na região de General Salgado, em São Paulo, Brasil. A Bacia Bauru é uma extensa unidade estratigráfica cretácea que cobre aproximadamente 370.000 km² na porção centro-sul da plataforma sul-americana (Fernandes & Ribeiro, 2015; Batezelli, 2015), constituindo atualmente o substrato de parte do Sudeste do Brasil. Esta bacia formou-se a partir da compensação isostática após o acúmulo das rochas basálticas da Bacia Serra Geral, o que permitiu o início da sedimentação no Cretáceo. A Bacia Bauru é dividida em Grupo Caiuá e Grupo Bauru (Fernandes & Coimbra, 1996). Esses depósitos correspondem a antigos rios intermitentes, depósitos eólicos e áreas pantanosas em um clima semiárido (Fernandes & Ribeiro, 2015).

O Grupo Caiuá está predominantemente exposto nas regiões oeste e sul da bacia (Batezelli, 2015; Delgado et al., 2021), enquanto o Grupo Bauru está situado na porção leste da bacia, abrangendo grande parte do oeste paulista, Triângulo Mineiro, sul de Goiás e nordeste de Mato Grosso do Sul. Dentre todas as bacias sedimentares brasileiras que contêm fósseis de crocodiliformes, a Bacia Bauru destaca-se como a mais formidável e importante (Langer et al., 2022), conhecida atualmente por quase 30 espécies descritas de crocodiliformes. Isto representa a fauna de crocodiliformes mais rica conhecida globalmente durante o Cretáceo (Candeiro & Martinelli, 2006; Riff et al., 2012; Langer et al., 2022), com destaque para a Formação Adamantina.

O contexto deposicional da Formação Adamantina é considerado predominantemente composto por depósitos aluviais e eólicos, intercalados por corpos d'água rasos e efêmeros formados por elevações no lençol freático e chuvas periódicas, sendo compostos principalmente por sedimentos arenosos (Garcia et al., 1999; Goldberg & Garcia, 2000; Batezelli et al., 2003; Fernandes & Basilici, 2009; Basilici et al., 2009). A datação precisa dos depósitos da Bacia Bauru é crucial para a compreensão da história evolutiva de *Notosuchia* (Turner & Sertich, 2010; Pol et al., 2014; Pol & Leardi, 2015), mas sua cronostratigrafia ainda é debatida. Entretanto, para a Formação Adamantina, a datação radioisotópica U-Pb em zircões detríticos sugere uma idade máxima de 87,78 ± 0,12 Ma (Castro et al., 2018) para a região de General Salgado.

A região de General Salgado, no noroeste do Estado de São Paulo, é caracterizada por seus afloramentos, onde restos esqueléticos de crocodiliformes são abundantes, totalizando atualmente quase 10 espécies coletadas na região. Nas localidades anteriormente conhecidas em General Salgado, esse pacote sedimentar é litologicamente caracterizado pela alternância de arenitos finos a médios, avermelhados, às vezes dispostos em camadas com estratificação cruzada tabular e estratificação plano-paralela, com diferentes estruturas sedimentares, às vezes maciças, ambas apresentando bioturbações (Bertini et al., 1999; Carvalho et al., 2005; Fernandes & Carvalho, 2006; Vasconcellos & Carvalho, 2007).

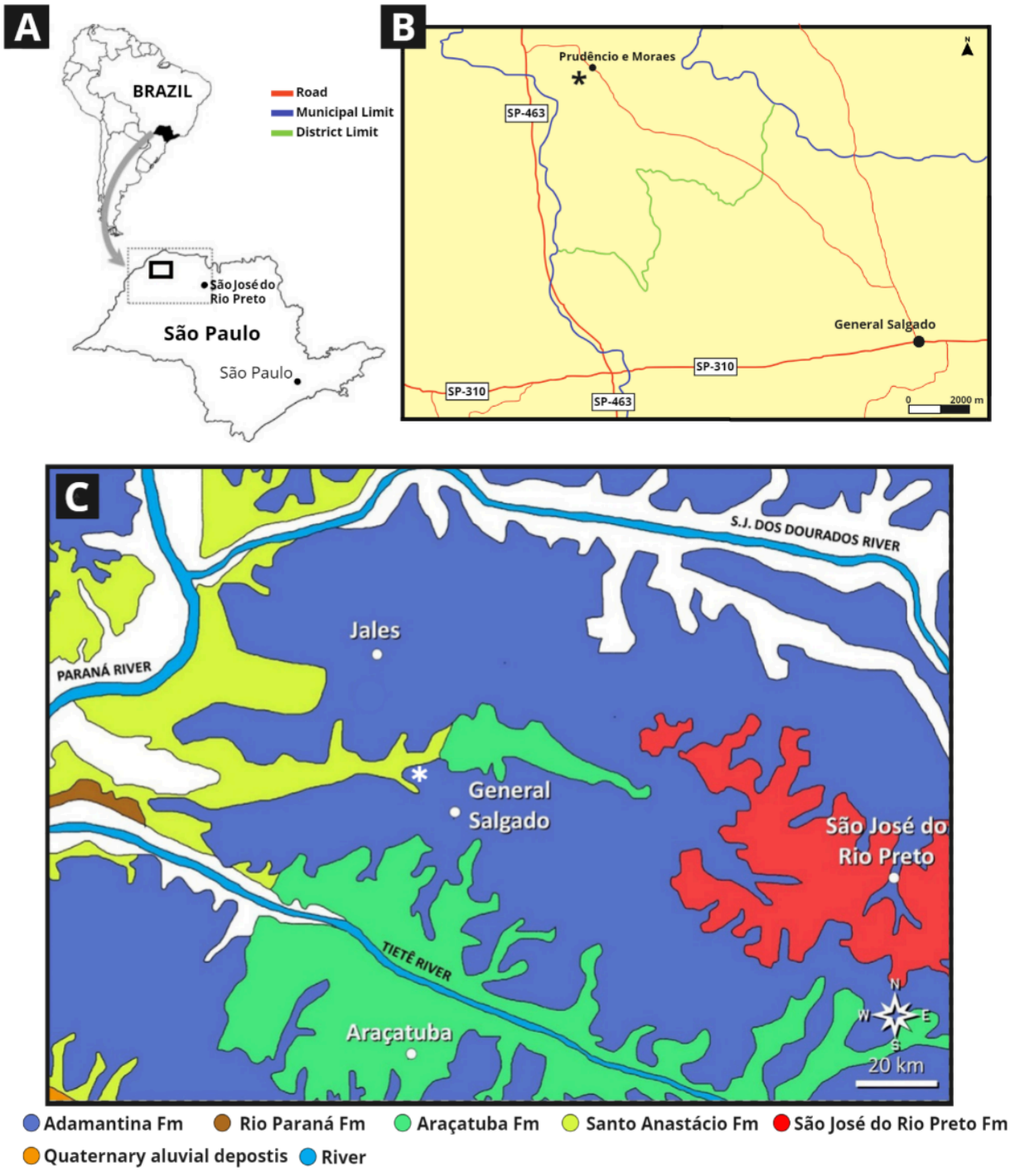

A
BRAZIL
Road
Municipal Limit
District Limit
São José do Rio Preto
São Paulo
São Paulo
B
Prudêncio e Moraes
SP-463
General Salgado
SP-310
SP-310
SP-463
N
0
2000 m
C
S.J. DOS DOURADOS RIVER
Jales
PARANÁ RIVER
General Salgado
São José do Rio Preto
TIETÊ RIVER
Araçatuba
N
W
E
S
20 km
Adamantina Fm
Rio Paraná Fm
Araçatuba Fm
Santo Anastácio Fm
São José do Rio Preto Fm
Quaternary aluvial depostis
River

Figura 1. Localidade-tipo de (LAPEISA-pal 0038). A. Mapas da América do Sul, Brasil e São Paulo mostrando as áreas detalhadas em B e C; B. Mapa de localização do afloramento onde LAPEISA-pal 0038 foi encontrado; C. Exposição superficial de rochas da Bacia de Bauru ao redor da localidade. Sítio LAPEISA-pal 0038 marcado com um asterisco. Modificado de Fernandes & Ribeiro (2015).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material

O exemplar LAPEISA-Pal 0038 consiste em um esqueleto parcial com elementos cranianos e pós-cranianos preservados. Esses elementos incluem partes do teto craniano e da lateral esquerda do aparelho craniomandibular (pré-maxila, maxila e hemimandíbula), vértebras cervicais e torácicas, costelas e membros anteriores (úmeros, rádios, úlnas, carpos, metacarpos e falanges manuais). O membro anterior direito está articulado com elementos da cintura peitoral (escápula e coracóide). Alguns elementos cranianos direitos também foram encontrados desarticulados (jugal, palpebral anterior e um quadrado bastante danificado). Deficiências de preservação são evidentes, principalmente nas estruturas dorsais e laterais esquerdas. Também há pequenos danos e fraturas no teto craniano e na caixa craniana. A matriz rochosa impede uma preparação mais profunda e detalhada, o que, por sua vez, obscurece certas regiões do holótipo, especialmente a região ventral dos elementos em questão (Fig. 2). O espécime descrito está depositado na coleção permanente do Laboratório de Paleontologia e Evolução de Ilha Solteira (LAPEISA), da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, em Ilha Solteira-SP, Brasil. O trabalho de campo que resultou na coleta do material foi previamente comunicado à Agência Nacional de Mineração (ANM), em conformidade com a legislação brasileira (Portaria nº 4.146, de 4 de março de 1942). O fóssil foi preparado mecanicamente utilizando ferramentas manuais apropriadas para sua remoção da matriz sedimentar (ferramentas metálicas e canetas pneumáticas) no LAPEISA.

2.2 Análise filogenética e árvores calibradas no tempo

A análise filogenética utilizada aqui é uma versão atualizada de Martins et al. (2023), expandida para acomodar o novo táxon. Este banco de dados abrange uma ampla diversidade de mesoeucrocodilos, incluindo uma das maiores amostras de notossúquios (*sensu* Ruiz et al., 2021, e Leardi et al., 2024) disponíveis até hoje, juntamente com extensivos caracteres cranianos e pós-cranianos relevantes para a filogenia do grupo. A análise teve como objetivo incluir a maioria dos notossúquios postulados de diferentes massas continentais, incluindo *Ogresuchus furatus* do Maastrichtiano da Europa, *Razanandrongobe sakalavae* do Batesiano de Madagascar, *Pabwehshi pakistanensis* do Maastrichtiano do subcontinente indiano e *Chimaerasuchus paradoxus* do Aptiano-Albiano da China. Essa amostragem ampliada é particularmente importante para uma melhor compreensão da biogeografia histórica dos notossúquios, dada a sua proveniência geográfica e estratigráfica. A matriz de dados final compreende 110 táxons e 521 caracteres (ver material suplementar) e foi analisada por parcimônia no software TNT 1.5, através de uma busca heurística (10.000 réplicas). A bissecção e reconexão de ramos (TBR) foi aplicada para a troca de ramos (“branch swapping”), armazenando 20 árvores por rodada (“hold”), com a semente aleatória configurada para "0" (“*random seed”*). As árvores foram colapsadas após cada réplica, e as árvores mais parcimoniosas foram resumidas em uma árvore de consenso estrito. Como as análises biogeográficas exigem topologias completamente dicotômicas, as politomias foram resolvidas manualmente, utilizando o "MESQUITE v. 3.0" (Maddison & Maddison, 2017), selecionando arranjos que melhor refletem o conhecimento prévio sobre a evolução do grupo (Martins et al., 2023; Ruiz et al., 2024; Fachini et al., 2024). A topologia foi calibrada no tempo utilizando os pacotes "Paleotree" e "Strap" do R (R Core Team, 2014; Bell & Lloyd, 2015; Bapst, 2012), usando informações da literatura para definir as datas de primeira e última ocorrência de cada táxon.

2.3 Estimativa das áreas ancestrais e do número e tipos de eventos biogeográficos

Realizamos reconstruções das áreas ancestrais utilizando o pacote "BioGeoBEARS" do R, que implementa três dos modelos mais amplamente usados em análises biogeográficas históricas dentro de uma estrutura comum de máxima verossimilhança (Matzke, 2013). Esses modelos incluem o modelo de dispersão-extinção-cladogênese (DEC), uma versão de verossimilhança do DIVA (DIVALIKE) e uma versão de verossimilhança do modelo de evolução de áreas (BAYAREA) (Ree et al., 2005; Ree & Smith, 1997; Ronquist, 2008; Landis et al., 2013). Cada um desses métodos faz diferentes pressupostos sobre os processos de mudanças de área anagênicas e cladogênicas (Ronquist & Sanmartín, 2011), pressupostos que frequentemente influenciam significativamente os resultados (Matzke, 2014). A abordagem de múltiplos modelos disponível no "BioGeoBEARS" permite a avaliação de hipóteses concorrentes que podem surgir desses modelos, comparando o ajuste de seus pressupostos aos dados observados (Matzke, 2013, 2014). Para comparar e selecionar entre diferentes modelos, realizamos um teste de razão de verossimilhança (LRT) para modelos aninhados e usamos o Critério de Informação de Akaike corrigido para tamanho amostral (AICc) para modelos não aninhados. Executamos um conjunto inicial de análises estratificadas no tempo (ver abaixo) utilizando uma versão calibrada no tempo da árvore, considerando seis modelos: os modelos padrão DEC, DIVALIKE e BAYAREA (referidos como M0), e um modelo adicional para cada um dos três, incluindo "w" como parâmetro livre (referidos como M1).

O parâmetro "w" é usado para ajustar a probabilidade de dispersão entre diferentes áreas. Quando definido como um parâmetro livre, "w" atua como um multiplicador que modifica a matriz de dispersão, permitindo que o modelo ajuste os parâmetros de dispersão estimados durante a análise. A variável "w" é um fator de ajuste que pode ser aplicado a multiplicadores de dispersão, possibilitando uma calibração mais flexível e fundamentada dos modelos de dispersão ao refletir melhor as características reais de dispersão e os padrões geográficos observados nos dados. A principal justificativa para a utilização deste parâmetro é oferecer uma forma de ajustar os modelos de dispersão de maneira mais dinâmica e precisa, levando em consideração a incerteza associada à definição direta de

multiplicadores, melhorando assim a qualidade e o ajuste da análise biogeográfica (Dupin et al., 2017).

Foram propostos três intervalos de tempo para a topologia: Jurássico Médio-Cretáceo Inferior (173,8–126,0 Ma), Cretáceo Inferior-Cretáceo Superior (120–89,2 Ma) e Cretáceo Superior-Início do Paleógeno (89,2–48,8 Ma), considerando que os respectivos intervalos representam diferentes configurações das massas continentais. Assim, três matrizes de distância entre as áreas foram definidas, uma para cada intervalo de tempo. Consideramos seis possíveis áreas: América do Sul, África, Madagascar, Índia, Europa e Ásia. O primeiro intervalo cobre grande parte do Jurássico, refletindo todas as massas terrestres justapostas, nas quais as seis áreas propostas estão conectadas, facilitando as dispersões entre áreas adjacentes. O segundo intervalo de tempo abrange grande parte do Cretáceo, incluindo a transição Jurássico-Cretáceo, representando o início da separação das áreas definidas. O terceiro e mais recente intervalo de tempo inclui a transição Cretáceo-Paleógeno e representa a separação completa das cinco massas terrestres definidas.

Regiões como Índia, Europa e China não possuem um registro extenso de crocodiliformes, embora existam elementos adicionais além dos espécimes, como dentes isolados de notossúquios semelhantes a *Simosuchus* na Índia (Prasad et al., 2013) e outros dentes semelhantes aos de *Doratodon*, conhecidos da Itália e da Romênia, embora eles não possam ser atribuídos com segurança a esse gênero (Martin et al., 2006; Dalla Vecchia et al., 2011; Csiki-Sava et al., 2015). Essas regiões poderiam ter funcionado como pontes terrestres entre áreas próximas durante certos períodos de tempo e, como tal, podem aparecer como uma área ancestral reconstruída.

3. Resultados

3.1 Diagnose

Notossúquio (*Notosuchia*) de pequeno porte (comprimento craniano estimado em ~110,00 mm) que se diferencia dos demais membros do clado pela seguinte combinação única de caracteres (autapomorfias marcadas com um asterisco): os

três últimos dentes maxilares localizados posteriormente ao nível da margem anterior da órbita*; dentes sinfisiais mandibulares fortemente procumbentes (isto é, projetados anteriormente e direcionados para o lábio), com d1 e d2 sendo os mais procumbentes (167,045° e 153,319°); o primeiro par de dentes pré-maxilares é procumbente; presença de dentes caniniformes tanto na pré-maxila quanto na maxila; sutura pré-maxila-maxila internalizada dentro de uma entalhe; ausência de uma plataforma dental lingual na mandíbula; o osso frontal possui grandes processos laterais orientados perpendicularmente ao eixo principal do osso*, com esse processo lateral do frontal formando um pouco menos da metade anterior da margem da fenestra temporal e da fossa; o frontal forma a maior parte da margem dorsal da órbita; a superfície dorsal externa do frontal é plana e lisa, sem ornamentação conspícua e sem crista sagital longitudinal; a órbita é relativamente grande em sua abertura ântero-posterior, com a maxila formando quase metade da margem anterior da órbita*; a ornamentação das coroas dentárias é fraca, sem carenas serrilhadas, mas recoberta por esmalte e inclui microestruturas, como tubérculos que ornamentam toda a superfície basal da coroa na margem labial de seus dentes superiores globulares.

3.2 Descrição

3.2.1 Características gerais

Em vista dorsal, o crânio do espécime LAPEISA-Pal 0038 apresenta uma forma subtriangular. Sua morfologia pode ser categorizada como oreinirostral (sensu Busbey, 1994), com um rostro relativamente curto. O comprimento máximo estimado do rostro em LAPEISA-Pal 0038 é de aproximadamente 33% do comprimento total do crânio (Tab. 1). O teto craniano é liso, subquadrangular e contínuo com a superfície dorsal do rostro. As narinas externas são voltadas anteriormente, e as grandes órbitas são circulares, com a maior área da abertura orientada lateralmente. Uma porção significativa da maxila envolve a margem anterior da órbita, representando quase 50% da margem dorsal da maxila (Fig. 3).

Uma fenestra antorbital está presente no espécime, de forma subcircular, e representa 20% da parede dorsal da maxila (Tab. 1, Fig. 3). A porção anterior das

órbitas é coberta por um osso palpebral espesso (Fig. 1). A fenestra mandibular possui seu eixo principal medindo 19% do comprimento basal da mandíbula (cerca de 1/5 do comprimento mandibular total; Tab. 1, Fig. 5). As fenestras supratemporais estão localizadas entre os parietais, com seu eixo mais longo representando 1/3 do comprimento estimado do teto craniano (Fig. 4). Elas são ligeiramente mais longas do que largas e subcirculares em vista dorsal. A fenestra infratemporal aparenta ter um contorno subtriangular, sendo menor que a órbita, mas relativamente similar em comprimento ântero-posterior à fenestra supratemporal. No entanto, a forma exata da fenestra infratemporal é difícil de determinar devido à ausência de suas margens anterior e dorsal. Toda a região palatina da maxila não está preservada. A região occipital está parcialmente preservada em LAPEISA-Pal 0038, impedindo a determinação da existência de uma fenestra pós-temporal. O palpebral anterior esquerdo está preservado e desarticulado. Trata-se de um elemento grande e espesso, medindo aproximadamente 3 cm. A expansão lateral do palpebral teria coberto a maior parte da órbita dorsal em posição de vida.

Largura mínima e máxima da região frontal	32,08 mm
Margem anterior da órbita (formada pela região posterior da maxila	22,0 mm; 8,0 mm (aof)
Comprimento máximo da fossa supratemporal	12,0 mm
Comprimento máximo da fenestra supratemporal	20,05 mm
Comprimento mandibular (do ápice anterior até o processo retroarticular na extremidade posterior)	108,00 mm
Comprimento do dentário (do ápice anterior até a extremidade posterior do processo posterodorsal)	58,20 mm
Comprimento anteroposterior da fenestra mandibular	22,30 mm

Tabela 1. Medidas cranianas de LAPEISA-pal 0038.

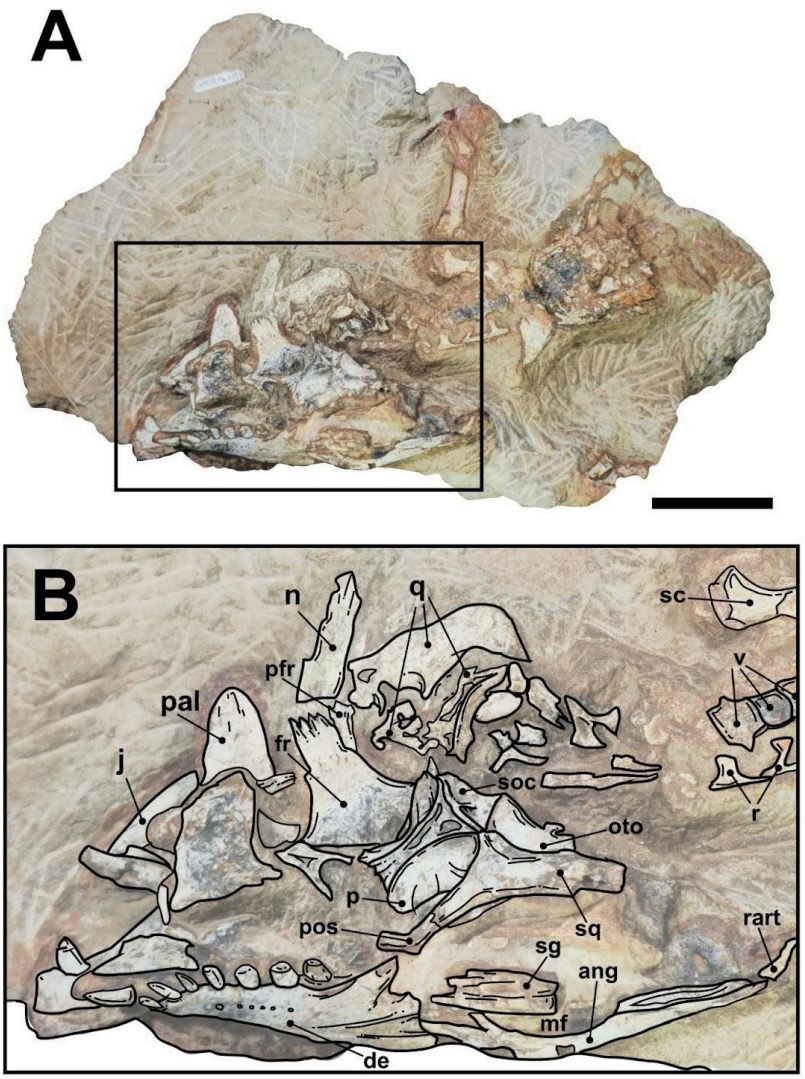


Figura 2. **(A)** - Bloco de rocha com o espécime LAPEISA-Pal 0038, escala de 5 cm. **(B)** - Visualização com aproximação dos elementos cranianos. Abreviações: ang, angular; de, dentário; fr, frontal; j, jugal; mf, fenestra mandibular; n, nasal; o, otoccipital; p, parietal; pal, palpebral; pfr, pré-frontal; pos, pós-orbital; q, quadrado; r, costelas; ratr, retroarticular; sc, escápula; sg, surangular; soc, supraoccipital; sq, esquamosal; v, vértebra.

3.2.2 Crânio

3.2.2.1 Pré-maxila

Somente a pré-maxila esquerda está preservada, apresentando uma forma subtriangular, limitada posteriormente e lateralmente pela maxila e dorsalmente pelo nasal, formando as bordas ventral e lateral das narinas externas (mas sem participar da margem dorsal desta abertura; Fig. 3a-b). A pré-maxila é curta e possui um peculiar processo laterodorsal que se expande para contactar o nasal dorsalmente e a maxila lateralmente. Esta sutura pré-maxila-nasal apresenta uma marcada concavidade lateral, também presente em *Notosuchus terrestris* (Woodward, 1896), *Morrinhosuchus luziae* (Iori & Carvalho, 2009) e *Mariliasuchus amarali* (Carvalho & Bertini, 1999). Ela se estende posterodorsalmente até encontrar o nasal, formando um processo posterodorsal rombóide da pré-maxila que contrasta com a condição estreita e pontiaguda observada em *Comahuesuchus brachybuccalis* (Bonaparte, 1991) e *Notosuchus terrestris*, assemelhando-se ao formato de *Mariliasuchus amarali*, porém sendo menos agudo e mais nitidamente arredondado (Fig. 3). A região anteroventral da pré-maxila, abaixo das narinas externas, apresenta um pequeno processo que se projeta anteriormente ao contato entre ambas as pré-maxilas, onde acomoda os dois primeiros dentes incisiformes (Fig. 3a-b). Isso é semelhante à crista encontrada em Notosuchia que não possuem uma barra óssea interna completa (Pol et al., 2014), incluindo muitos dos *Eunotosuchia*: *Araripesuchus gomesii* (Price, 1959), *Notosuchus terrestris, Mariliasuchus amarali, Adamantinasuchus navae* (Nobre & Carvalho, 2006), *Yacarerani bolivensis* (Novas et al., 2009).

A superfície ventral da pré-maxila é majoritariamente lisa e apresenta uma expansão ao nível alveolar, estendendo-se posteriormente às narinas externas devido à presença de um grande dente caniniforme fortemente enraizado. Consequentemente, a superfície lateral da pré-maxila é ligeiramente convexa devido à acomodação da raiz aumentada do caniniforme. Não é possível esclarecer precisamente a forma e o número de forames devido ao estado de preservação deficiente desta região; contudo, um forame neurovascular é claramente visível na margem alveolar ventral, entre o primeiro e o segundo dentes. Na margem alveolar,

a sutura pré-maxila-maxila é localizada logo posterior ao quarto dente da pré-maxila. Ela se estende posterodorsalmente ao longo da maior parte de seu comprimento. Posteriormente, esta sutura se desvia, delimitando posteriormente um processo posterodorsal relativamente grande da pré-maxila, que se insere entre a maxila e o nasal. A pré-maxila possui quatro dentes em alvéolos individuais, sendo que o primeiro par de dentes possui uma estrutura semelhante a incisivos, projetados anteriormente, isto é, direcionados frontalmente, uma característica comum observada nos eunotosuchios. O terceiro dente pré-maxilar consiste em um dente caniniforme fortemente enraizado, profundamente implantado em relação aos outros dentes da pré-maxila (ou seja, a placa interdental é bem desenvolvida), e o último, quarto dente, é considerado um dente de transição. Embora esteja danificado, é possível observar o alvéolo e a parte interna do dente (Fig. 3a-b).

3.2.2.2 Maxila

A maxila esquerda preservada está fragmentada em duas partes que se sobrepõem (a segunda margem sobre a primeira, respectivamente), representando as superfícies dorsolateral e lateral do rostro (Fig. 3c-d). A primeira parte consiste na seção anterior, contendo um dente caniniforme e uma sutura pré-maxilar-maxilar internalizada em uma reentrância, localizada logo após a sutura pré-maxila-maxila. A segunda parte constitui uma porção maior da maxila, contendo os outros cinco dentes, e é côncava anteroposteriormente. Sua superfície externa é majoritariamente lisa e representa a maior parte da estrutura lateral do rostro, sendo mais longa do que alta. Quatro pequenos forames neurovasculares estão distribuídos em linha ligeiramente acima da margem superior dos dentes na face lateral da maxila, com intervalos relativamente semelhantes entre si (Fig. 3c-d). Esta linha de forames começa ao nível do segundo dente maxilar e termina no quarto dente. O holótipo não apresenta forames grandes ou característicos que sugeririam condições autapomórficas distintas de outros grupos, como no Gênero *Caipirasuchus*, que em certos espécimes mostra forames nutrientes alinhados com espaços entre eles (Pol et al., 2014). Tampouco exibe grandes forames alinhados como em *Adamantinasuchus*, que possui um grande forame nutriente na superfície

posterolateral da maxila alinhado com outro grande forame na face anterolateral do jugal, característica também observada em *Caipirasuchus stenognathus* (Pol et al., 2014).

A maxila é a principal estrutura lateral que contribui para a margem da fenestra antorbital circular, formando suas bordas posteriores (Fig. 3c-d). A maxila apresenta formato tabular, com a margem medial (entre a fenestra antorbital e a órbita) sendo o ponto mais dorsal, formando uma divisão entre as duas aberturas. A parte dorsal posterior curva-se formando uma abertura côncava que representa a margem da circunferência anterior da órbita (Tab. 1). Posterolateralmente, assemelha-se à condição observada em *Adamantinasuchus*, com parte de sua margem dorsal posterior formando a margem anterior da órbita. No entanto, em LAPEISA-Pal 0038, essa estrutura é diferente, sendo mais desenvolvida, com uma grande porção de sua margem dorsal formando a órbita, representando quase 50% da estrutura dorsal da maxila (Fig. 3c-d) (Tab. 1). Isso indica uma órbita relativamente grande em comparação com o crânio. Uma parede orbital maxilar bem desenvolvida foi relatada para *Sphagesaurus huenei* (Pol, 2003), sendo considerada, em algumas análises, uma sinapomorfia do clado composto por *Mariliasuchus* e *Sphagesauridae* (Pol et al., 2014). A margem medial dorsal apresenta um espaço para acomodar a parte inferior da fenestra antorbital. Este fenômeno é bastante distinto quando comparado a outros espécimes com essa fenestra, como *Notosuchus* e *Malawisuchus mwakasyungutiensis* (Gomani, 1997), ou mesmo o gênero *Caipirasuchus*, que apresenta a mesma estrutura, porém na margem posterodorsal da maxila. Em LAPEISA-Pal 0038, a parte posterodorsal acomoda a circunferência ocular anterior (Fig. 3c-d). A fenestra antorbital é circular, posicionada ao nível do segundo e terceiro dentes maxilares (Fig. 3c-d).

A maxila entra em contato com o nasal, estendendo-se anteroposteriormente ao longo de quase toda a superfície dorsolateral do rostro, enquanto a pré-maxila é posicionada anterodorsalmente e o jugal, posterolateralmente. A sutura pré-maxila-maxila é orientada longitudinalmente, com uma estrutura que se encaixa em uma reentrância (anteriormente, a maxila apresenta uma projeção lateral côncava que forma a porção posterior da reentrância da sutura pré-maxila-maxila para inserção no recesso) (Fig. 3c-d). A sutura maxila-jugal é lateral, ocorrendo logo

abaixo da margem anterior da órbita e é evidente ao observar a sutura interdigitada na face lateral da maxila, começando na parte mais posterior e se estendendo até a linha do quinto dente maxilar (Fig. 3c-d). O jugal permanece nesse processo, estando suturado apenas na porção posteroventral. Não é possível esclarecer o contato entre a maxila e o lacrimal devido ao estado de preservação.

A fileira dentária, diferente de outros eunotosuchians, estende-se bem além da margem anterior da órbita, como observado exclusivamente em *Adamantinasuchus* e *Caipirasuchus mineirus* (Martinelli et al., 2018), em que os dois últimos dentes maxilares estão posicionados posteriormente à margem anterior da órbita. Em LAPEISA-Pal 0038, é possível observar os três últimos dentes maxilares (o quarto, quinto e sexto) posicionados posteriormente à margem anterior da órbita. Existem seis dentes superiores na maxila, localizados em alvéolos individuais (Fig. 3c-d). Entre esses, o primeiro dente está posicionado anteriormente à reentrância da sutura pré-maxila-maxila e apresenta formato caniniforme. Os dentes restantes possuem estrutura globular, sendo o segundo e o sexto dentes menores que os demais.

3.2.2.3 Nasal

A estrutura nasal está danificada, restando apenas uma porção do nasal esquerdo (Fig. 3e-f). Ela ocupa a maior parte do teto dorsal do rostro, sendo longa anteroposteriormente e ligeiramente mais larga na margem posterior. Os nasais não parecem estar coossificados, e o par forma um elemento completamente liso, com alguns sulcos longitudinais. Há um sulco maior e mais arredondado na sua margem posterior. Na margem anterior, o osso é mais estreito, expandindo-se lateralmente ao longo do contato com a pré-maxila e a maxila, até alcançar o contato posterior. As margens laterais são retas, e as extremidades são pontiagudas, como observado em *Mariliasuchus*, formando a borda posterodorsal das narinas externas. Na porção posterior, o nasal contata o frontal por meio de uma sutura interdigitada aberta em forma de "U". Nesse ponto, a superfície do nasal é plana, mas apresenta uma crista ao longo da sutura, como observado em algumas espécies de Caipirasuchus (Pol et al., 2014). O contato com os pré-frontais também ocorre na porção posterior, mas estes são mais alongados do que o frontal, alcançando uma parte além da sutura

frontal-nasal. A pré-maxila contata o nasal mais anterolateralmente, enquanto a maxila o contata posterolateralmente.

3.2.2.4 Prefrontal

Apenas o pré-frontal esquerdo está preservado (Fig. 3e-f, 4a-b). A margem dorsal apresenta uma forma subtriangular e está posicionada principalmente na borda anterodorsal da órbita, estendendo-se do ponto médio dorsal da órbita até o canto anterodorsal. A superfície do pré-frontal é totalmente lisa e carece de ornamentações conspícuas e cristas, sendo mais ornamentada apenas na margem anterior, com algumas rugosidades no local de articulação com o palpebral. O nível da sutura do pré-frontal apresenta um processo dorsal exposto na região posterolateral do rostro e um processo descendente que se estende brevemente até o canto anterodorsal da órbita. A exposição dorsal do pré-frontal é um curto processo triangular posterior que se alarga anteriormente (Fig. 3e-f, 4a-b). A sutura com o nasal é curta ao longo da margem anterior. A sutura com o frontal é longitudinal ao longo de sua metade anterior e curva-se posteriormente ao final, sendo mais pronunciada ao longo do frontal. Uma exposição dorsal curta e ampla do pré-frontal é observada em esfagesaurídeos como *Caipirasuchus paulistanus* (Iori & Carvalho, 2011), *Caipirasuchus montealtensis* (Andrade & Bertini, 2008), *Adamantinasuchus*, *Yacarerani* e outros xenodontossúquios (*Notosuchus*, *Mariliasuchus* e *Comahuesuchus*), contrastando com a condição estreita e alongada encontrada em *Baurusuchidae*, *Sebecidae* e outros notossúquios como *Araripesuchus*, *Simosuchus clarki* (Buckley et al., 2000), *Candidodon* (Carvalho & Santos, 1988), *Malawisuchus*, *Kaprosuchus* e *Peirosauridae* (Pol et al., 2014).

3.2.2.5 Frontal

O osso frontal está parcialmente preservado, faltando o ramo posterolateral esquerdo. É curto e liso, formando a maior parte da margem dorsal da órbita, com uma superfície plana e sem ornamentações conspícuas. Não exibe nenhuma estrutura semelhante a uma crista longitudinal ao longo de seu comprimento, apresentando apenas rugosidades leves na margem anterior (Fig. 3e-f, 4a-b). Uma

crista frontal é proeminente em alguns eunotossúquios (*Notosuchus terrestris* (Woodward, 1896), *Comahuesuchus* (Bonaparte, 1991), *Caipirasuchus montealtensis* (Andrade & Bertini, 2008), *Caipirasuchus paulistanus* (Iori & Carvalho, 2011), *Simosuchus clarki* (Buckley et al., 2000), *Anatosuchus minor* (Sereno et al., 2003), *Araripesuchus*, sebecídeos, baurusucídeos e *Kaprosuchus* (Sereno & Larsson, 2009)), mas é pouco definida ou ausente em outros (*Mariliasuchus amarali* (Carvalho & Bertini, 1999), *Yacarerani boliviensis*, *Armadillosuchus arrudai* (Marinho & Carvalho, 2009)). A crista é mais desenvolvida em Sebecidae e Baurusuchidae, particularmente em espécies como *Aplestosuchus sordidus* (Godoy et al., 2014) e *Aphaurosuchus escharafacies* (Darlim et al., 2021), sendo especialmente acentuada em *Aphaurosuchus kaiju* (Martins et al., 2024). O osso frontal possui um processo anteroposterior curto e uma porção lateroposterior ampla, sendo transversalmente mais largo na extremidade posterior do que o comprimento total anteroposterior (Tab. 1). Esta estrutura posterior se expande para contatar o pós-orbital através de uma sutura longitudinal, formando uma estrutura em formato de "T" no frontal (Fig. 3e-f, 4a-b).

O frontal encontra o pós-orbital e o parietal na borda anterior da fossa e fenestra supratemporais. A sutura frontoparietal corre transversalmente e apresenta um processo afilado com margens laterais côncavas, localizado na borda anterior da fossa supratemporal. A sutura frontal-pós-orbital se estende posteromedialmente da margem posterodorsal da órbita até a borda anterior da fenestras e fossas supratemporais. O frontal também contribui para a margem da fossa e da fenestra supratemporais, diferindo de alguns xenodontossúquios: *Notosuchus terrestris*, *Comahuesuchus*, *Mariliasuchus amarali*, *Yacarerani boliviensis*, *Caipirasuchus paulistanus* e *Caipirasuchus montealtensis*. Menos da metade da porção anterior da fenestra supratemporal é formada pelo processo posterolateral do frontal. Anteriormente, o osso frontal apresenta um processo com margens paralelas que se estende entre os pré-frontais. Essa morfologia da região anterior do frontal assemelha-se à condição observada em alguns esfagesaurídeos (*Mariliasuchus amarali*, *Armadillosuchus*, *Yacarerani boliviensis* e *Caipirasuchus stenognathus*; Pol et al., 2014), mas difere de outros (*Notosuchus terrestris*, *Caipirasuchus montealtensis* e *Caipirasuchus paulistanus*), que possuem frontais com margens

lateralmente convergentes ao longo da sutura com o pré-frontal. O contato com o nasal ocorre na borda rostral do processo anterior, que é convexo, projetando-se entre os nasais e apresentando uma margem sinuosa com interdigitações. Na sua porção posterior, o frontal é plano e entra em contato com o parietal através de uma sutura interdigitada.

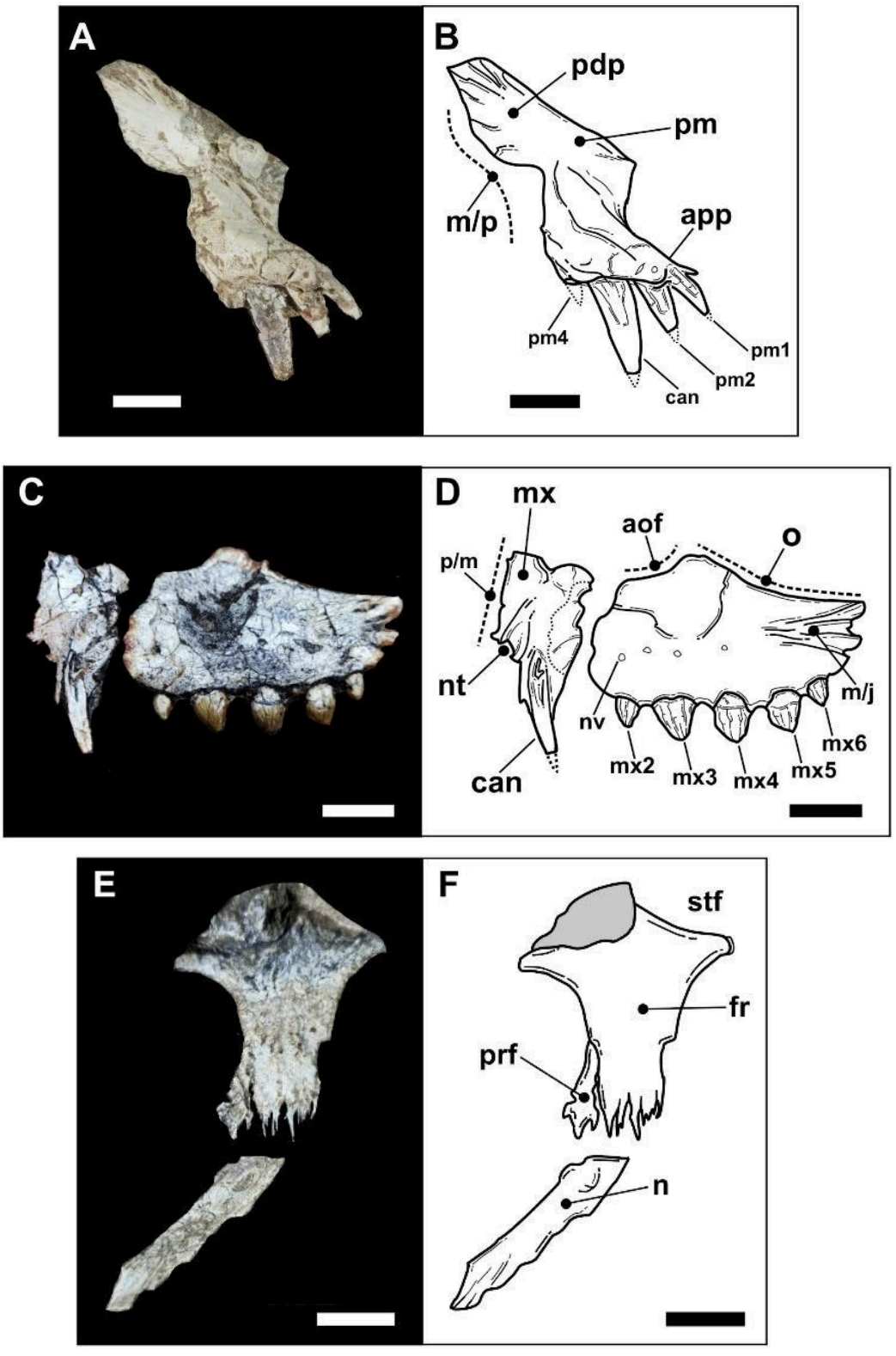


Figura 3. Elementos do crânio de LAPEISA-pal 0030 e desenho interpretativo. A e B, pré-maxila em vista ventral; C e D, maxila em vista lateral; E e F, frontal e nasal em vista dorsal. As barras de escala correspondem a 1 cm. Abreviações: aof, margem da fenestra antorbital; app, processo anterodorsal da pré-maxila; can, dente com estrutura caniniforme; fr, frontal; m/j, sutura maxila-jugal; mx, maxila; mx2-mx6, segundo dente maxilar ao sexto

dente maxilar; n, nasal; nt, entalhe internalizado; nv, forame neurovascular; o, margem anterior da órbita; pdp, processo posterodorsal da pré-maxila; p/m, sutura pré-maxila-maxila; pm, pré-maxila; pm1-pm4, primeiro ao quarto dente pré-maxilar; prf, pré-frontal; stf, fenestra supratemporal.

3.2.2.6 Parietal

Em vista dorsal, o parietal forma a porção posterior do teto craniano e a margem medial de ambas as fenestras supratemporais, externa e interna (barra interfenestral; Fig. 4a-b, c-d). O parietal apresenta-se com formato subquadrangular, sendo tão largo quanto longo e mais curto que o frontal. Ele contata o frontal anteriormente, o esquamosal posterolateralmente e o supraoccipital posteriormente, sem contato com o pós-orbital (Fig. 4a-b, c-d). A sutura parietal-frontal é interdigitada, ampla e levemente côncava. A margem posterior do parietal está firmemente unida ao supraoccipital, formando uma sutura ampla, côncava e interdigitada ao longo de toda a extensão transversal do parietal no teto craniano. O ponto mais lateral dessa sutura alcança o ponto médio da fossa supratemporal. O contato lateral com o esquamosal ocorre tanto dentro da fossa supratemporal quanto na superfície dorsal do teto craniano, posterolateralmente. O processo interfenestral é constrito pela grande fossa supratemporal, sendo ligeiramente mais largo na porção posterior, apresentando sua largura mínima na margem medial da fenestra supratemporal (Tab. 1). Sua estrutura é menos conspícua anteriormente e apresenta ornamentação com sulcos longitudinais ao longo das margens posteriores e mediais (Fig. 4a-b, c-d).

3.2.2.7 Squamosal

Apenas o esquamosal esquerdo está preservado, e seu ramo posterior encontra-se danificado. Este osso forma a borda posterolateral do teto craniano, sendo levemente convexo dorsalmente e mais longo anteroposteriormente do que largo (Fig. 4a-b, c-d). O esquamosal exibe uma superfície predominantemente lisa nos ramos preservados, com ornamentação fraca e sem cristas proeminentes ou sulcos evidentes. No entanto, apresenta uma ornamentação dorsal grosseira ao redor da fossa supratemporal, formando um sulco conspícuo — uma característica

compartilhada com *Notosuchus* e *Morrinhosuchus*. Esse sulco temporo-occipital é menos pronunciado em *Caipirasuchus mineirus* e ausente em outros notossúquios (Pol et al., 2014; Barrios et al., 2018; Martinelli et al., 2018), mas observado em *Coronelsuchus civali*. Em vista dorsal, o esquamosal é trirradiado, com um ramo principal estendendo-se medialmente em direção ao parietal e um ramo anterior que contata o pós-orbital (Fig. 4a-b, c-d). Além disso, haveria um ramo posterolateral maior que se estenderia além da borda posterior do teto craniano, mas essa parte não está preservada no espécime. O processo anterior do esquamosal é robusto e afila-se em direção ao contato com o pós-orbital através de uma sutura transversal. Anterodorsalmente, o esquamosal está suturado ao pós-orbital na posição posteromedial da fossa supratemporal. O ramo anterior é mais curto que o posterior. A porção que contribui para o assoalho da fossa, juntamente com a região posterior, é lisa.

O esquamosal contata o parietal posterolateralmente e toca brevemente o supraoccipital posteriormente. Além disso, o ramo posterolateral contata o otoccipital, mas não é possível determinar seu contato com o quadrado no espécime (Fig. 4a-b, c-d). Nenhum forame, como o forame temporo-orbital no canto posterior da fenestra supratemporal, foi observado. Essa estrutura, cercada principalmente pelo esquamosal, é vista em outros xenodontossúquios como *Yacarerani*, *Mariliasuchus*, *Caipirasuchus*, *Notosuchus*, *Baurusuchus salgadoensis* (Carvalho, Campos & Nobre, 2005), *Stratiotosuchus maxhechti* (Campos et al., 2001) e *Aplestosuchus sordidus* (Godoy et al., 2014).

3.2.2.8 Postorbital

Apesar da sua região superficial estar danificada, o pós-orbital pode ser identificado em vista dorsal, sendo um elemento curto devido à presença de um grande processo posterolateral do frontal (Fig. 4a-b, c-d). Esse osso forma a região anterolateral do teto craniano. Dorsalmente, também forma a margem posterolateral da órbita, assim como a margem anterolateral da fenestra e da fossa supratemporais, separando a órbita dessas aberturas (Fig. 4a-b, c-d). O pós-orbital apresenta três ramos: dois localizados na superfície dorsal, contribuindo para o teto

craniano, e um ramo descendente, que não pode ser visualizado, mas cuja presença é inferida para conectar-se ao jugal, formando a barra pós-orbital. Há um ramo medial estreito e reduzido que se conecta ao frontal, excluindo o parietal dessa região, com a sutura localizada próxima ao ponto médio longitudinal da fenestra supratemporal. Um ramo posterior mais amplo conecta-se ao esquamosal, formando uma sutura transversal dorsalmente no nível medial da abertura temporal.

O ângulo formado pelos dois ramos dorsais é de aproximadamente 90° (Fig. 4a-b, c-d).Dentro da fenestra supratemporal, o pós-orbital é liso e suturado anteriormente ao frontal ao longo da margem medial do eixo vertical da fenestra e posteriormente ao esquamosal ao longo da margem medial da fenestra. A superfície dorsal do pós-orbital é estreita e mais reduzida do que em *Mariliasuchus*. Ele não apresenta estruturas como sulcos ao longo de seu comprimento, como observado em *Caipirasuchus*, particularmente em *Caipirasuchus montealtensis*. A sutura pós-orbital-esquamosal é transversal, enquanto a sutura pós-orbital-frontal é longitudinal, encontrando-se nas margens anterolaterais da fenestra e da fossa supratemporais. Além disso, o processo anteromedial do pós-orbital não contata o parietal.

3.2.2.9 Jugal

A metade posterior do jugal esquerdo está preservada (Fig. 4e-f), sendo um osso longo e trirradiado, com sua superfície externa lateral levemente ornamentada por sulcos curtos e rasos. Ele contribui para as margens da órbita e da fenestra infratemporal. Seu comprimento ântero-posterior representaria uma porção significativa do comprimento craniano, correspondendo a cerca de um terço do crânio, com base nos ramos preservados. A porção suborbital do jugal está ausente no espécime, com apenas a parte posterior de LAPEISA pal-0038 preservada. Por meio da sutura maxila-jugal, é possível inferir a presença de um processo suborbital do jugal expandido lateralmente, com seu ponto mais largo sobre a maxila. Esse processo se estende até o nível do penúltimo dente maxilar, sobrepondo-se lateralmente à porção posterior da maxila (Fig. 4e-f). Como resultado, o jugal forma uma expansão lateral que afina no sentido ântero-posterior. O ramo posterior, que é

mais fino, reflete essa redução gradual de largura e sobrepõe-se lateralmente ao ramo anterior do quadratjugal. Nesse sentido, a elevação lateral do jugal começa medialmente na fenestra infratemporal, exibindo forte ornamentação e sulcos na elevação lateral, com a presença de uma crista jugal delgada caracterizando a borda superior que circunda a órbita e a borda inferior, formando um contorno lateral côncavo do jugal (Fig. 4e-f).

O jugal emite um ramo ascendente cilíndrico que se projeta posteroventralmente para se encontrar com o pós-orbital. Além disso, possui um ramo anterior (infraorbital) fino que começa a se expandir lateralmente ao longo da margem medial da fenestra infratemporal. Há também um ramo anterior expandido lateralmente que contata a maxila por meio de uma sutura extensa e sinuosa, sobrepondo-se a ela. Em seu ponto posterior, o jugal torna-se uma estrutura estreita transversalmente e fina dorsoventralmente, estendendo-se posteriormente até alcançar o quadratjugal. A presença de um ramo posterior do jugal comprimido dorsoventralmente, projetado lateralmente e com largura uniforme ao longo da barra infratemporal é uma condição compartilhada com *Araripesuchus*, *Notosuchus*, *Mariliasuchus* e observada em *Coronelsuchus civali* (Pinheiro et al., 2021).

3.2.2.10 Quadrado

O quadrado está fortemente fragmentado e deslocado de sua posição original (Fig. 2a-b). Sua superfície dorsolateral é ampla, com a câmara meatal (sensu Montefeltro et al., 2016) delineada posterodorsalmente pela sutura com o osso esquamosal (Fig. 4g-h). As margens ânterodorsal, lateral e posteroventral da incisura ótica são flanqueadas por pelo menos três forames subtimpânicos (sensu Montefeltro et al., 2016). No entanto, não é possível determinar a forma, o tamanho ou o número exato desses forames devido ao estado fragmentário da estrutura. Entre os Notosuchia, múltiplos forames ao redor da abertura óssea ótica (sensu Montefeltro et al., 2016) podem ser observados em *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Yacarerani, Caipirasuchus* e *Baurusuchidae* (Montefeltro et al., 2011; 2016).

3.2.2.11 Supraoccipital

O supraoccipital está completamente preservado, estando claramente exposto no teto craniano dorsal (Fig. 4a-b). Essa estrutura é lisa e restrita, formando uma lâmina fina articulada à margem posterior do parietal no teto craniano. Ela possui formato subtriangular, sendo quase duas vezes mais larga do que longa. A região dorsal apresenta uma sutura semicircular com o parietal (firmemente suturada ao parietal), e o contato com o esquamosal é reduzido em vista dorsal, limitado à borda dorsolateral do osso. Em vista occipital, representa um amplo triângulo com ápice ventralmente direcionado, com um processo mediano formado por uma crista levemente marcada que se estende anteroposteriormente, tornando-se mais afiada e pronunciada ao longo de seu eixo anterior (Fig. 4c-d).

3.2.2.12 Otoccipital

O exoccipital e o opistótico estão indistintamente fundidos em um único otoccipital, com apenas o par esquerdo preservado (Fig. 4c-d). Ele ocupa a maior parte da face occipital do crânio, formando uma plataforma óssea convexa que cobre o foramen magno (Fig. 4c-d). O processo mais anterior é elevado e contribui relativamente para a superfície dorsal do crânio, apresentando alguns pequenos forames. A superfície posterodorsal do otoccipital é ampla, formando uma grande região distal côncava que se estende lateralmente como um processo paroccipital semicircular bem desenvolvido. O otoccipital forma duas superfícies distintas na região occipital: uma posterodorsal, acima do nível do forame magno, e outra exposta posteroventralmente, abaixo do forame magno; a superfície posterodorsal é muito mais larga que a posteroventral. Essa condição é encontrada em outros *Eunotosuchia*, excluindo os *Sphagesauridae* (por exemplo, *Araripesuchus patagonicus* Ortega et al., 2000, *Simosuchus*, *Malawisuchus*, *Comahuesuchus*, *Morrinhosuchus*, *Notosuchus*, *Mariliasuchus amarali* e *baurusuchids*). O contato com o esquamosal ocorre em suas porções dorsal e lateral. Perto da região marginal, estão presentes alguns forames, relacionados à distribuição de nervos na área.

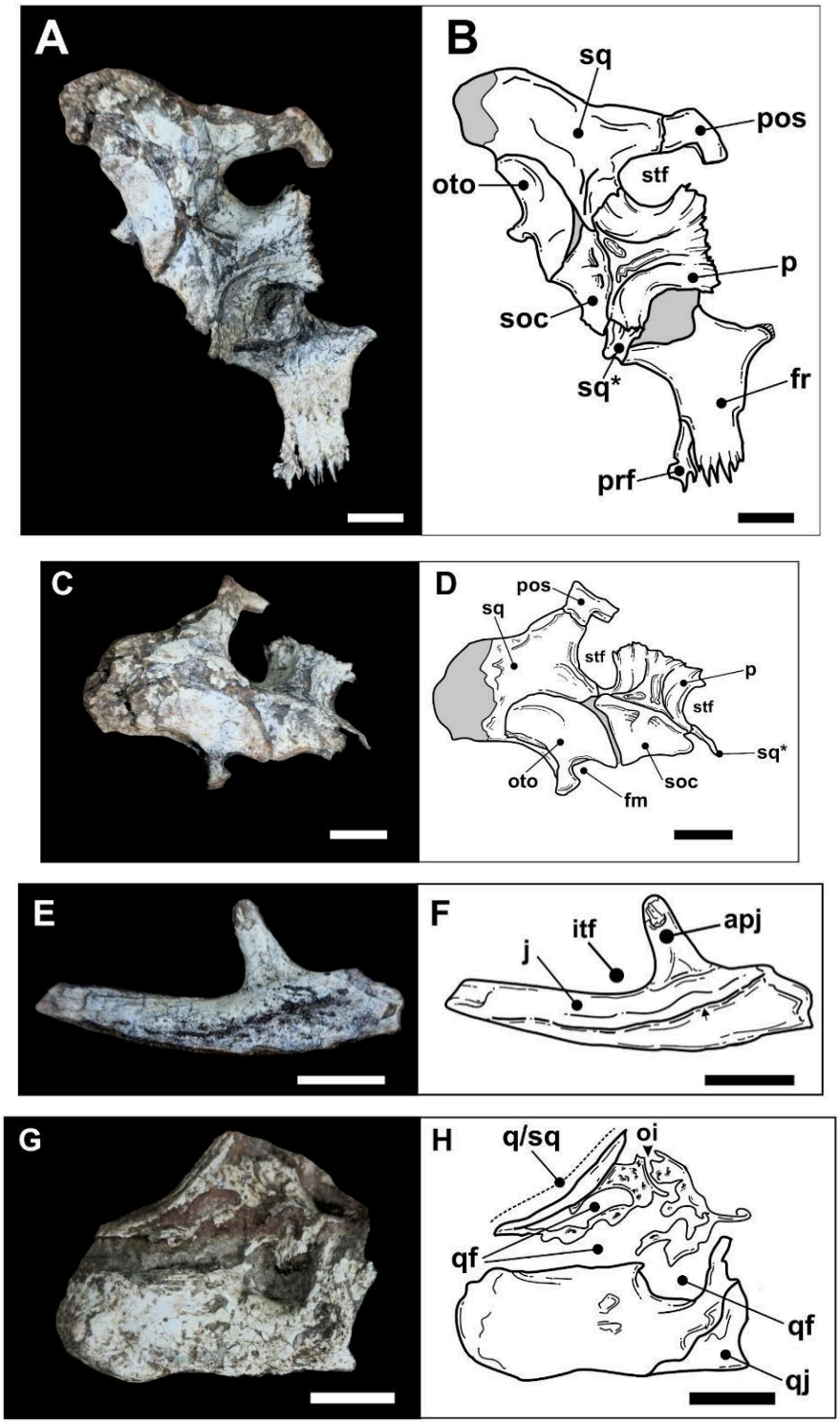


Figura 4. Elementos dorsais e laterais do crânio do LAPEISA-Pal 0030 e desenho interpretativo. A e B, teto craniano em vista dorsal; C e D, vista occipital; E e F, jugal em vista lateral; quadrado em vista lateral. Barras de escala de 1 cm. Abreviações: apj, processo ascendente do jugal; fr, frontal; fm, forame magno; itf, fenestra infratemporal; j, jugal; oi, incisão ótica; oto, otoccipital; p, parietal; pos, pós-orbital; prf, pré-frontal; qj, quadratjugal; qf, forame subtimpânico; q/sq, sutura quadrado/esquamosal; stf, fenestra supratemporal; sq*, esquamosal direito; sq, esquamosal esquerdo; soc, supraoccipital. Seta destacada na crista do jugal (F).

3.3 Mandíbula

A hemimandíbula esquerda está quase completamente preservada (Fig. 5), contendo grande parte do esplenial anterior, enquanto apenas o processo posterior (incluindo partes do esplenial, angular, surangular e o último dente do dentário) da hemimandíbula direita pôde ser identificado. O dentário é alto dorsoventralmente e côncavo lateralmente, característica observada especialmente na sínfise mandibular. A parte anterior da sínfise mandibular curva-se formando uma abertura côncava. Anteriormente, a região da sínfise é curta e o dentário e o esplenial contribuem aproximadamente de forma igual para a formação da sínfise mandibular. A margem ventral do esplenial contata o dentário ao longo da borda ventromedial da região pós-sinfise do ramo mandibular, limitando a contribuição do esplenial à superfície ventral da mandíbula, como visto em *Mariliasuchus* e em esfagesaurídeos como *Caipirasuchus stenognathus*, *Caipirasuchus paulistanus*, *Caipirasuchus montealtensis* e *Yacarerani boliviensis*.

3.3.1 Dentário e Esplenial

O dentário afina gradualmente anteriormente em vista lateral, com uma margem sinfisial anterior reta, cuja largura é equivalente ao comprimento, como observado em *Mariliasuchus*, *Notosuchus*, *Morrinhosuchus*, *Adamantinasuchus* e *Yacarerani*. Embora existam variações no comprimento e na largura desse processo anterior, a margem alveolar do dentário não apresenta uma curvatura medial que formaria uma plataforma alveolar direcionada dorsalmente e uma dentição inserida medialmente. Isso resulta em uma fileira de dentes orientada dorsolateralmente (Fig. 5), semelhante ao que ocorre nos crocodilianos viventes, e na maioria dos crocodiliformes fósseis. A presença de uma plataforma alveolar e dentição medialmente inserida é uma característica derivada observada em alguns eunotosuchios: *Morrinhosuchus*, *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Caipirasuchus*, bem como em *Labidiosuchus* (Kellner et al., 2011), *Pakasuchus* e *Malawisuchus*. No entanto, essa plataforma está ausente em *Baurusuchidae*, *Sebecidae*, *Peirosauridae*, *Mahajangasuchidae*, *Araripesuchus*, *Uruguaysuchus* (Rusconi, 1933), *Anatosuchus*, *Libycosuchus* (Stromer, 1914) e *Simosuchus* (Pol et al., 2014).

O holótipo LAPEISA-0038 exibe uma sequência de foramina nutricionais abaixo da plataforma alveolar do dentário, consistindo em um forame maior (diferente do observado em *Sphagesauridae*) na margem anterior, seguido por menores forames associados a sulcos rasos. Essas características são frequentemente sutis e não levam a uma caracterização específica ou distinção taxonômica para certos táxons (Fig. 5). A presença de foramina neurovasculares na superfície lateral do dentário é generalizada entre os mesoeucrocodilianos, mas um arranjo linear de forames notavelmente grandes (aproximadamente do tamanho de um alvéolo) está presente apenas em alguns *Sphagesauridae* (*Caipirasuchus stenognathus*, *Caipirasuchus montealtensis*, *Caipirasuchus paulistanus*, *Yacarerani boliviensis*) (Pol et al., 2014). Outros táxons, como *Adamantinasuchus navae*, possuem um único grande forame semelhante ao dos *Caipirasuchinae*, acompanhado por pequenos forames, enquanto *Mariliasuchus* apresenta uma linha de forames neurovasculares, embora apenas quatro e menores que nos *Sphagesauridae*. Os dentes do dentário estão organizados em formato parabólico, como observado em *Mariliasuchus*, enquanto em *Morrinhosuchus* e *Notosuchus* os dentes estão alinhados em linha reta, e em *Sphagesauridae*, eles se dispõem em duas fileiras, uma paralela ao eixo sagital e outra divergindo lateralmente (Zaher et al., 2006; Fiorelli e Calvo, 2008; Novas et al., 2009; Iori et al., 2013; Pol et al., 2014). Posteriormente à dentição, os dentários se alargam e sobrepõem o surangular e o angular. O dentário não se projeta posteriormente ao longo da margem ventral da fenestra mandibular externa.

O ramo posterodorsal do dentário é dividido em dois processos distintos: um processo ventral exposto na superfície lateral da mandíbula e um processo dorsal que sobrepõe o surangular ao longo da superfície dorsal do ramo mandibular. O primeiro processo encontra o osso angular quase paralelo ao processo que contata o osso surangular. O segundo processo é bifurcado e recebe um ramo anterior mais circular e côncavo do surangular em uma sutura (Fig. 5). Esse tipo de contato sutural entre o dentário e o surangular também está presente em *Mariliasuchus*, *Adamantinasuchus*, *Yacarerani*, *Caipirasuchus paulistanus* e *Caipirasuchus montealtensis*, embora na maioria desses táxons os processos dorsal e ventral do

ramo posterodorsal do dentário sejam separados por uma estreita e alongada faceta em forma de "V" que acomoda a ponta distal do ramo externo do surangular (Fig. 5).

O dentário e o esplenial não projetam grandes processos entre cada dente para formar septos alveolares, uma característica observada em alguns eunotosuchios com plataforma dental. A margem dorsal (alveolar) do esplenial é uma lâmina lateralmente fina, ao contrário de ser lateralmente ampla como em *Baurusuchidae* e *Sebecidae*. O esplenial cobre toda a superfície medial do ramo mandibular até o nível posterior do último dente do dentário. O dentário possui oito dentes no total, sendo os quatro primeiros procumbentes, especialmente o primeiro par, que é fortemente projetado anteriormente. D1 e D2 são dentes semelhantes a incisivos voltados para frente. Posteriormente, os quatro últimos dentes apresentam forma mais globular. Alguns deles conservam esmalte, e embora não exibam crenulações nas áreas preservadas, apresentam estriações longitudinais.

3.3.2 Angular

O angular está parcialmente preservado, formando a margem ventral do ramo pós-dentário das mandíbulas, como em muitos mesoeucrocodilianos (Fig. 5). Sua superfície lateral é completamente lisa e forma toda a margem ventral da fenestra mandibular externa, que é elíptica e tem aproximadamente 2 cm de comprimento (Tab. 1). A superfície lateral do angular é lisa, sem sulcos, cavidades ou cristas na região ventral da fenestra mandibular. A presença da fossa é encontrada em outros eunotosuchians: *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, mas está ausente em notossúquios basais: *Araripesuchus*, *Uruguaysuchus*, *Libycosuchus*, *Simosuchus*, *Baurusuchidae*, *Sebecidae*, *Peirosauridae* e *Mahajangasuchidae*. Esta fossa e sua crista ventral estão restritas à margem ventral da janela mandibular externa. Anteriormente, ela forma toda a margem ventral da janela mandibular, se ajustando anteriormente entre o esplenial e o dentário. A margem abaixo da fenestra mandibular é mais fina e lisa ao longo de seu comprimento até que se eleva posteriormente para contatar o surangular dorsalmente e o articular posteriormente. A sutura angular-surangular é reta e se estende até a ponta caudal do processo retroarticular.

3.3.3 Surangular

O surangular está fortemente fragmentado, representado por um fragmento ósseo anterior (Fig. 5). O ramo anterior possui um processo externo que se encaixa na concavidade em forma de "U" do ramo posterodorsal do dentário, diferenciando-se de *Mariliasuchus* e outras espécies, que possuem uma sutura mais aguda que penetra na parte posterior do dentário. O surangular forma a superfície dorsal e lateral do ramo posterior da mandíbula, unindo-se ao angular em uma sutura reta e orientada anteroposteriormente, como observado em *Notosuchus* e *Mariliasuchus*. Forames não são visíveis devido ao estado fragmentário desta região.

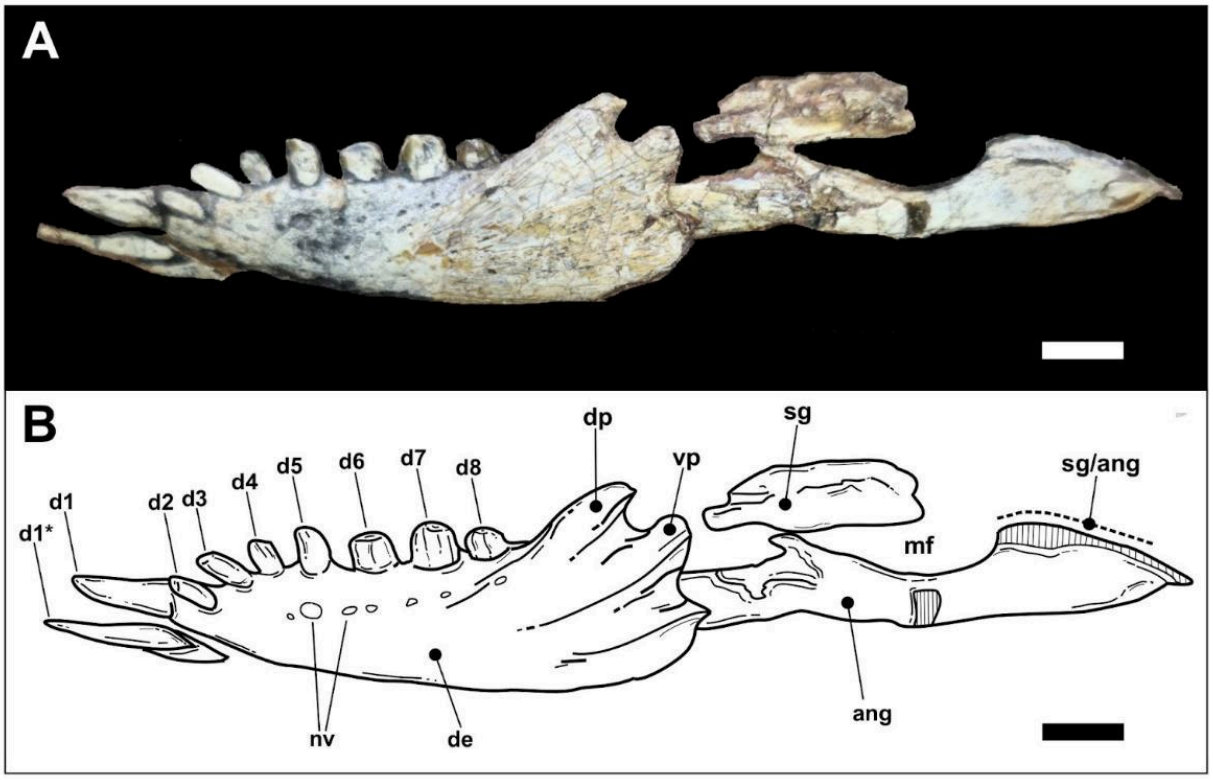


Figura 5. Hemimandíbula esquerda de LAPEISA-pal-0038 e desenho interpretativo. A e B, hemimandíbula em vista lateral; C em vista dorsal. Barra de escala 1 cm. Abreviações: ang, angular; d1-d8, primeiro dente dentário - oitavo dente dentário; de, dentário; dp, processo dorsal do ramo posterodorsal do dentário; mf, fenestra mandibular; nv, forame neurovascular; sg, surangular; sg/ang, sutura surangular-angular; vp, processo ventral do ramo posterodorsal do dentário.

3.4 Dentição

O espécime LAPEISA pal-0038 apresenta quatro dentes pré-maxilares, seis dentes maxilares e oito dentes dentários, exibindo a heterodontia típica da maioria dos eunotosuchios, com três principais morfologias de coroa: incisiforme, caniniforme e molariforme (Fig. 3, 5). Os dois primeiros dentes pré-maxilares anteriores são procumbentes anteroventralmente (ou seja, projetam-se para frente e para fora, em um ângulo de 167,045° e 153,319°) ao invés de ventralmente. Estes elementos possuem uma seção transversal subcircular, são cônicos em forma e ligeiramente curvados para baixo. O terceiro dente pré-maxilar é caniniforme, profundamente inserido em relação aos outros dentes pré-maxilares (ou seja, a placa interdental é altamente desenvolvida) e lisa. O quarto dente pré-maxilar é de natureza transicional, e embora o próprio elemento não esteja preservado, um pequeno alvéolo pode ser visto logo após o canino (Fig. 3). A existência de um dente transicional no contato pré-maxilar-maxilar é uma sinapomorfia inequívoca presente em *Sphagesauria* (Ruiz et al., 2021). A forma geral de todos os cinco dentes maxilares (exceto pelo caniniforme) é cônica e lisa, com o lado labial mais convexo. O primeiro dente maxilar está localizado após uma sutura internalizada pré-maxilar-maxilar dentro de uma notável (a maxila anterior possui uma projeção lateral côncava formando a porção posterior da fenda pré-maxilar-maxilar para inserção; Fig. 3). Este primeiro dente maxilar é caniniforme, liso e ligeiramente curvado distalmente. Os cinco dentes maxilares posteriores, após o caniniforme, são globulares, com o primeiro (após o caniniforme maxilar) e o último sendo reduzidos, representando os menores elementos na série dentária superior.

Os dentes superiores não exibem serrilhas nas carenas mesial ou distal da coroa, nem dentículos falsos ou verdadeiros, como visto em alguns eunotosuchios (Andrade & Bertini, 2008). Alguns dentes superiores retêm estriações longitudinais anastomosadas formadas por cristas de dentina. Apenas na base labial da coroa do quarto dente maxilar, existem seis tubérculos alinhados longitudinalmente, principalmente formados pelo espessamento da crista de dentina (Fig. 6). Esses tubérculos são bem desenvolvidos e ornamentam toda a superfície basal da coroa. Na região sinfisial, há dentes cônicos posicionados em um ângulo primariamente mais horizontal, onde o primeiro par de dentes dentários anteriores é grande e bem

pontiagudo, sendo os mais horizontalmente posicionados na série (ou seja, projetados para frente e para fora) em uma posição marcadamente procumbente, como visto em *Yacarerani boliviensis* (Novas et al. 2009). Estes dentes (d1 e d1*) ocludem entre o primeiro e o segundo dentes pré-maxilares igualmente procumbentes. Além disso, o primeiro dente correspondente à hemimandíbula direita está deslocado de sua posição original, localizado ventralmente e abaixo do d1 esquerdo (Fig. 5). Progressivamente ao longo da fila dental, os dentes inferiores seguintes mudam gradualmente para uma posição mais orientada dorsalmente. Esta transição posicional começa com o terceiro dente e continua até o quinto, com todos os dentes sendo cônicos e com uma superfície externa lisa. Além deste ponto, os dentes dentários restantes adotam uma orientação dorsalizada, com uma forma mais romba e estrutura molariforme.

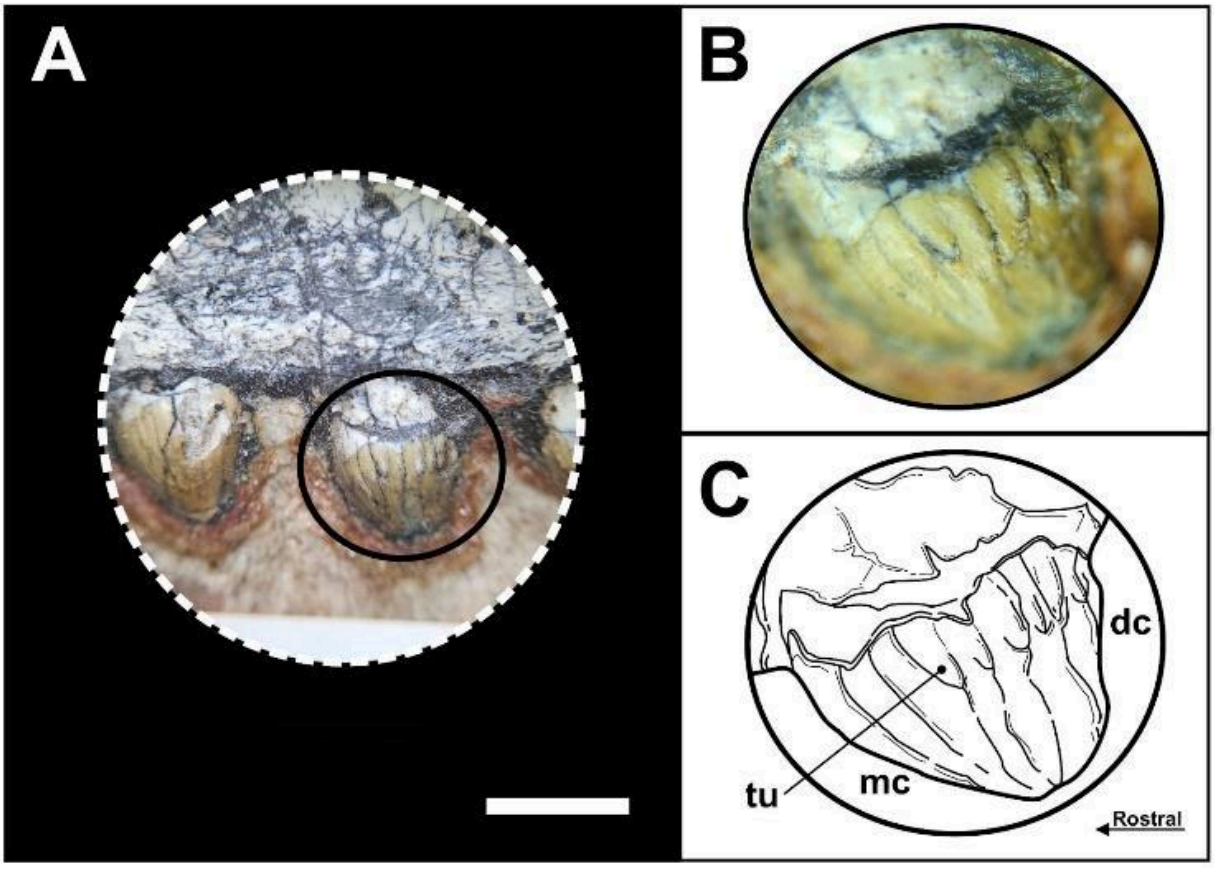


Figura 6. Dente posterior da maxila do espécime LAPEISA-Pal 0038 e desenho interpretativo. A, Margem posterior da maxila esquerda em vista lateral, destacando o quarto dente; B e C, quarto dente da maxila. Abreviações: dc, carena distal; mc, carena mesial; tu, tubérculos.Barras de escala: 1/2 cm.

3.5 Análise filogenética

A análise filogenética resultou em oito árvores mais parcimoniosas, com 2300 passos (Fig. 8); sua topologia completa está apresentada no material suplementar. Aqui, destacamos dois resultados principais: (1) A inclusão e posicionamento do novo táxon descrito (2) As afinidades dos táxons mais "distintos" em termos de distribuição geográfica e cronológica, que reforçam o papel da América do Sul como centro de diversidade e radiação das linhagens de notossúquios durante o Cretáceo. Com a inclusão e posicionamento de *Chimaerasuchus paradoxus* (Wu et al., 1995), do Aptiano-Albiano de Hubei, China, a radiação dos notossúquios é ainda mais ampliada. Além disso, a análise original abrange espécies de áreas sub-representadas, como a África continental e a Europa, com a inclusão e revisão da codificação de *Pakasuchus kapilimai* (O'Connor et al., 2010), *Libycosuchus brevirostris* (Stromer, 1914), *Malawisuchus mwakasyungutiensis* (Gomani, 1997), *Bergisuchus dietrichbergi* (Kuhn, 1968), juntamente com dois táxons considerados mais proximamente relacionados aos baurussuquídeos: *Ogresuchus furatus* (Selles et al., 2020) e *Razanandrongobe sakalava* (Maganuco et al., 2006; Dal Sasso et al., 2017). Em um contexto mais amplo, *Ogresuchus furatus*, encontrado na Formação Tremp (Maastrichtiano Inferior) na Espanha, Chimaerasuchus paradoxus (Aptiano-Albiano) em Hubei, China e *Doratodon carcharidens* (Campaniano) na Áustria (Formação Grünbach) são os únicos notossúquios conhecidos fora do contexto gondwânico.

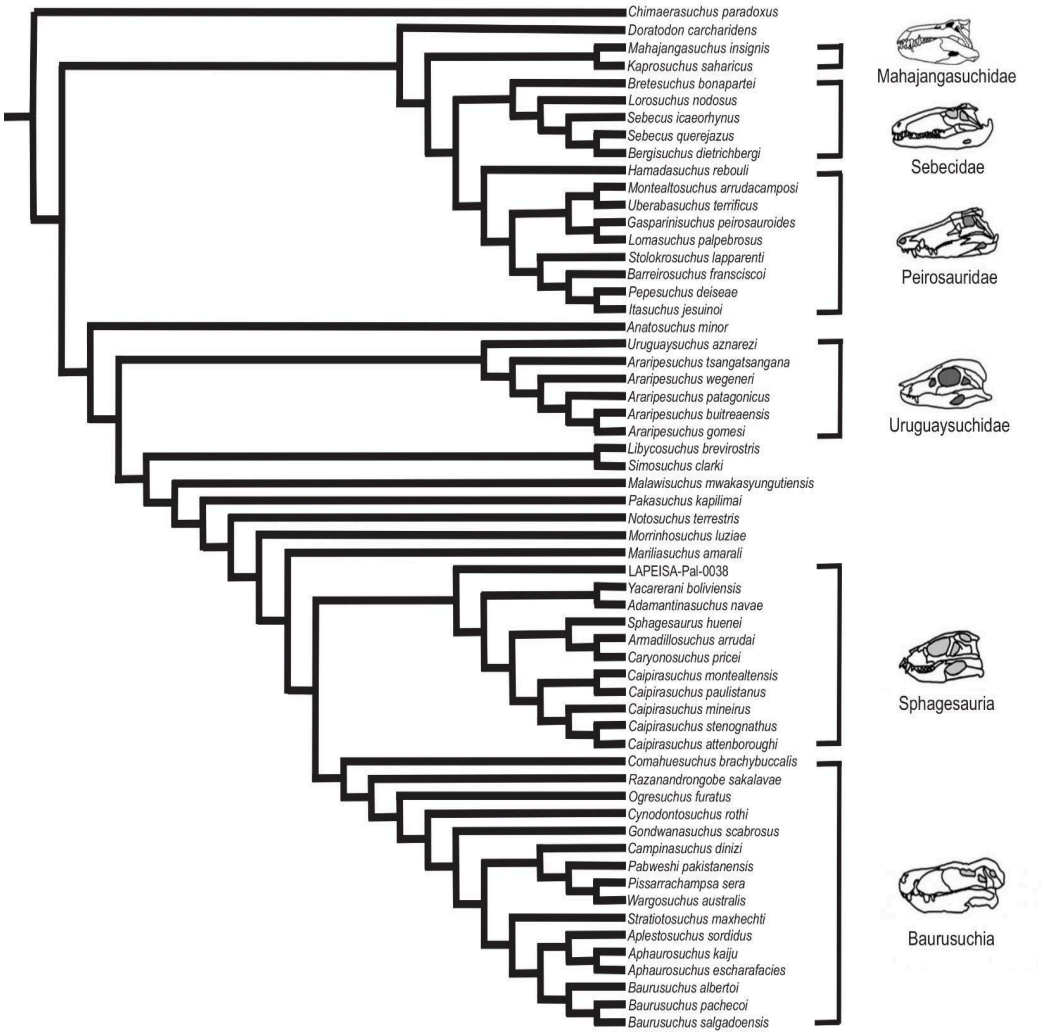

Chimaerasuchus paradoxus
Doratodon carcharidens
Mahajangasuchus insignis
Kaprosuchus saharicus
Bretesuchus bonapartei
Lorosuchus nodosus
Sebecus icaeorhynus
Sebecus querejazus
Bergisuchus dietrichbergi
Hamadasuchus rebouli
Montealtosuchus arrudacamposi
Uberabasuchus terrificus
Gasparinisuchus peirosauroides
Lomasuchus palpebrosus
Stolokrosuchus lapparenti
Barreirosuchus franciscoi
Pepesuchus deiseae
Itasuchus jesuinoi
Anatosuchus minor
Uruguaysuchus aznarezi
Araripesuchus tsangatsangana
Araripesuchus wegeneri
Araripesuchus patagonicus
Araripesuchus buitreaensis
Araripesuchus gomesi
Libycosuchus brevirostris
Simosuchus clarki
Malawisuchus mwakasyungutiensis
Pakasuchus kapilimai
Notosuchus terrestris
Morrinhosuchus luziae
Mariliasuchus amarali
LAPEISA-Pal-0038
Yacarerani boliviensis
Adamantinasuchus navae
Sphagesaurus huenei
Armadillosuchus arrudai
Caryonosuchus pricei
Caipirasuchus montealtensis
Caipirasuchus paulistanus
Caipirasuchus mineirus
Caipirasuchus stenognathus
Caipirasuchus attenboroughi
Comahuesuchus brachybuccalis
Razanandrongobe sakalavae
Ogresuchus furatus
Cynodontosuchus rothi
Gondwanasuchus scabrosus
Campinasuchus dinizi
Pabweshi pakistanensis
Pissarrachampsa sera
Wargosuchus australis
Stratiotosuchus maxhechti
Aplestosuchus sordidus
Aphaurosuchus kaiju
Aphaurosuchus escharafacies
Baurusuchus albertoi
Baurusuchus pachecoi
Baurusuchus salgadoensis
Mahajangasuchidae
Sebecidae
Peirosauridae
Uruguaysuchidae
Sphagesauria
Baurusuchia

Figura 8. Árvore de consenso estrito simplificada representando as relações filogenéticas entre Notosuchia.

3.6 Análise biogeográfica

Análises filogenéticas recentes, incluindo as aqui apresentadas, expandem o conteúdo taxonômico de *Notosuchia*. Essas análises (por exemplo, Ruiz et al., 2021, 2024; Martins et al., 2023) revelam dois grandes clados de notossúquios: *Eunotosuchia*, que engloba uma ampla diversidade de Crocodyliformes terrestres, como *Sphagesauria*, *Baurusuchia* e *Uruguaysuchidae*; e outro clado composto por *Peirosauridae* + *Sebecidae*, frequentemente aliado a *Mahajangasuchidae*. A análise filogenética apresentada aqui inclui um táxon adicional com características únicas ligadas a *Sphagesauria*, um dos componentes faunísticos mais conspícuos do Cretáceo em Gondwana, formando parte essencial das análises históricas biogeográficas.

As reconstruções biogeográficas, implementadas utilizando o pacote BioGeoBEARS no R, permitiram a comparação de modelos concorrentes através de testes de razão de verossimilhança (LRT), facilitando a seleção objetiva de modelos para cada conjunto de dados (Matzke, 2014). Os resultados dos LRT indicaram que os modelos M0 foram os que melhor se ajustaram às topologias alternativas (Tab. 2), embora as diferenças em relação ao modelo M1 tenham sido mínimas. A seleção de modelos pelo critério AICc apoiou o DEC-M0 como o mais viável, destacando o papel das mudanças de distribuição durante a cladogênese (embora o DIVALIKE-M1 tenha apresentado desempenho semelhante). Em contraste, o modelo de evolução de distribuição (BAYAREA) apresentou o pior ajuste aos dados disponíveis. A inclusão do parâmetro "w" como variável livre teve impacto mínimo no ajuste do modelo (Tab. 2) e nas reconstruções de áreas ancestrais.

Os registros temporais e geográficos de *Notosuchia* recuperados aqui proporcionam uma visão abrangente da cronostratigrafia, com idades inferidas e

massas continentais associadas à radiação inicial dos principais clados de notossúquios. As reconstruções sugerem uma origem jurássica para os notossúquios não-eunotosúquios, principalmente com uma origem africana, europeia e asiática, sustentada pelo posicionamento filogenético de *Chimaerasuchus paradoxus* e *Doratodon carcharidens* na base evolutiva de *Notosuchia*. No entanto, origens sul-americanas e africanas também parecem ser quase tão prováveis. Por exemplo, o clado *Peirosauridae* + *Sebecidae* provavelmente se originou no Jurássico Superior, com áreas ancestrais reconstruídas principalmente na América do Sul e África. *Sebecidae* posteriormente dispersou-se para a Europa durante o Cretáceo Superior, possivelmente através de conexões terrestres efêmeras, como proposto para muitas linhagens de tetrápodes (Ezcurra & Agnolín, 2012). Em contraste, *Mahajangasuchidae* teve origens reconstruídas na África e Madagascar, surgindo durante o Cretáceo Inferior. Dentro de *Eunotosuchia*, a linhagem *Uruguaysuchidae* é considerada o principal exemplo de vicariância entre os notossúquios, dado os registros de *Araripesuchus* encontrados em múltiplas massas continentais gondwânicas (Price, 1959; Buffetaut & Taquet, 1979; Sereno & Larsson, 2009; Krause et al., 2019). Suas origens ancestrais foram reconstruídas na África, América do Sul e Madagascar. Esse grupo divergiu de outros crocodyliformes terrestres, como os xenodontossúquios, durante o Jurássico, período que facilitou o intercâmbio faunístico entre essas regiões (Fig. 7). A linhagem *Xenodontosuchia* (*Sphagesauria* + *Baurusuchia*) é sugerida como tendo uma origem jurássica na América do Sul, com uma origem ancestral inferida entre a América do Sul e Madagascar para os baurussuquídeos. Essa hipótese é sustentada pelo posicionamento filogenético de *Razanandrongobe sakalavae*, da Formação Sakahara do Bathoniano em Madagascar, anterior a todos os outros baurussuquídeos conhecidos. Em contraste, *Sphagesauria* destaca-se como a única linhagem exclusiva da América do Sul, exibindo um endemismo pronunciado (Fig. 7). Emergindo no Jurássico Superior, sua trajetória evolutiva está intimamente ligada às condições ambientais e ecológicas dessa região durante o Cretáceo Inferior, impulsionando a diversificação e radiação do grupo. Isso destaca *Sphagesauria* como uma linhagem cujas características únicas e funçoes ecológicos refletem as distintas dinâmicas evolutivas dos ecossistemas gondwânicos sul-americanos, enfatizando o papel crucial do continente como berço da evolução dos notossúquios. A radiação inicial no Cretáceo Inferior envolveu não apenas a

diversificação dos principais clados, caracterizada por múltiplos eventos de ramificação, mas também o surgimento de traços morfológicos distintos, refletindo a diversidade ecológica hoje reconhecida dentro do grupo.

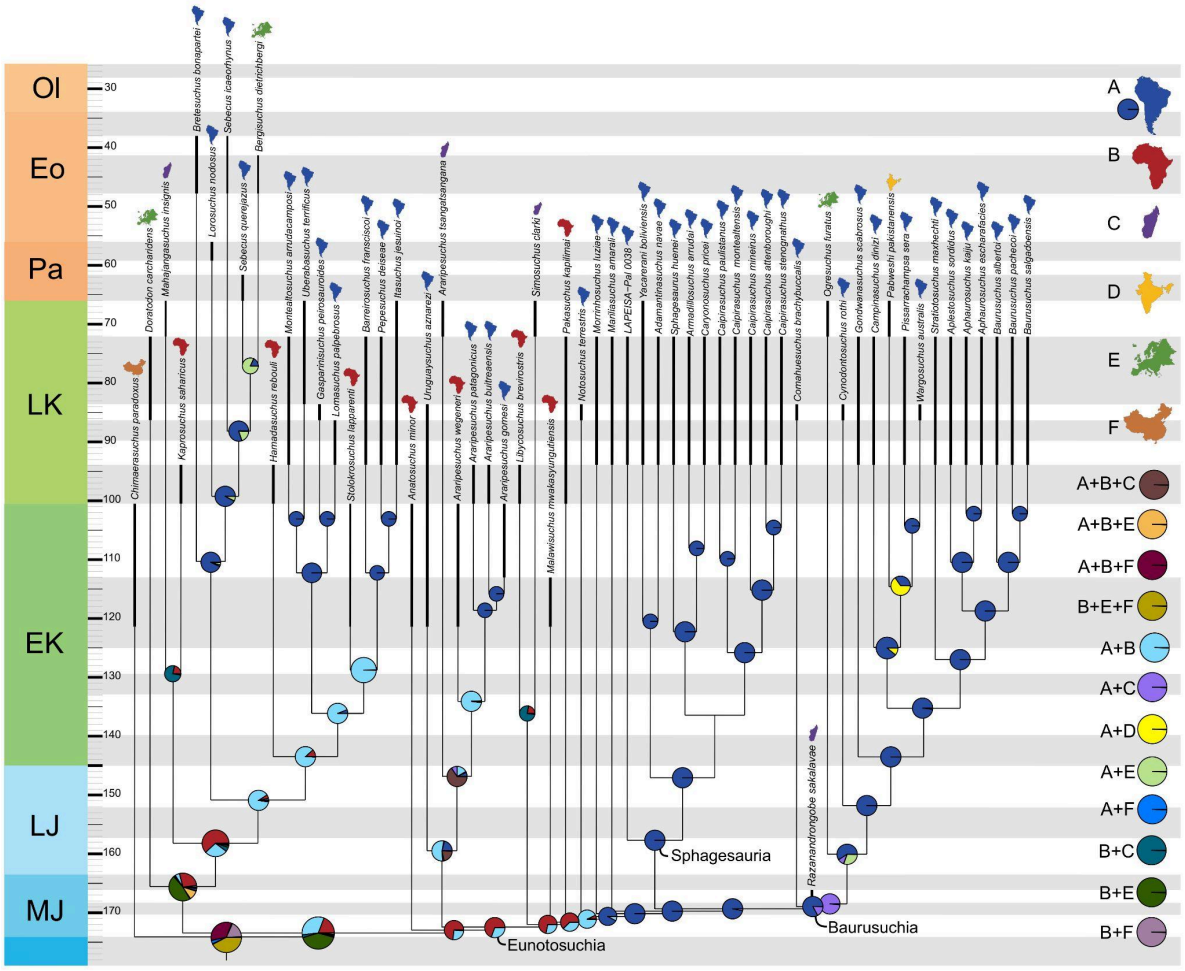


Figura 7. Reconstruções da área ancestral para a árvore calibrada temporalmente. Retângulos ao lado de cada táxon terminal representam sua distribuição de área, gráficos de pizza representam as probabilidades de área ancestral dos nós.

Model	LnL	d.f	d	e	w	AICc	AICc wt
DEC-M0	-88.11	2	0.0014	0.0013	1	180.4	0.66
DIVALIKE -M0	-89.31	2	0.0011	0.0001	1	182.8	0.2
BAYAREALIKE-M0	-104.3	2	0.0006	0.013	1	219.9	0

DEC-M1	-89.76	3	0.0009	0.0015	0.025	186	0.042
DIVALIKE-M1	-88.95	3	0.0011	0.0002	0.018	184.3	0.094
BAYAREALIKE-M1	104.3	3	0.0007	0,0013	0.039	215.1	0

Tabela 2. Comparação em pares dos resultados de modelos aninhados usando a árvore.

4. DISCUSSÃO

4.1 História Biogeográfica e Perspectivas Filogenéticas de *Notosuchia*

Estudos anteriores que abordaram a história biogeográfica dos notossúquios enfrentaram as complexidades e incertezas que cercam a evolução inicial do clado (Pol et al., 2014). Nesse contexto, as relações filogenéticas servem como base fundamental para a construção de análises históricas biogeográficas robustas. Apesar disso, a filogenia de *Notosuchia* permanece sob constante revisão, com o posicionamento relativo dos clados variando significativamente (Montefeltro et al., 2013; Pol et al., 2014; Fiorelli et al., 2016; Martin & De Broin, 2016; Geroto & Bertini, 2018; Pinheiro et al., 2018). Uma das principais razões para a abundância de hipóteses sobre as relações filogenéticas é o registro fóssil limitado dos notossúquios, predominantemente restrito aos depósitos do Cretáceo Superior das massas continentais gondwânicas (particularmente América do Sul, África e Madagascar). Durante esse período, muitos grupos presumivelmente já estavam estabelecidos, enquanto o registro de notossúquios em depósitos mais antigos é escasso. Essa escassez resulta em diversas linhagens-fantasma, complicando a compreensão das relações filogenéticas (Turner & Sertich, 2010; Pol & Leardi, 2015; Bronzati, Montefeltro & Langer, 2015).

O Jurássico da América do Sul, no entanto, tem ganhado relevância crescente na compreensão da evolução dos Crocodyliformes, particularmente de Neosuchia, devido a recentes descobertas fósseis que desafiam suposições anteriores sobre suas origens e dispersão. Exemplos incluem *Batrachomimus pastoboensis* (Montefeltro et al., 2013) e *Burkesuchus mallingrandensis* (Novas et al., 2021). Essas descobertas estão alinhadas com o modelo aqui apresentado, sugerindo uma possível convergência nos padrões biogeográficos entre *Eusuchia* e

Notosuchia. As reconstruções temporais e geográficas indicam que os principais clados de notossúquios, como *Xenodontosuchia*, podem ter surgido em um contexto jurássico, com a América do Sul desempenhando um papel crucial como parte de Gondwana, uma região-chave para as origens ancestrais do clado. *Razanandrongobe sakalava*, recentemente recuperado como parte de *Baurusuchia* (Martins et al., 2023), parece derivar de um possível ancestral sul-americano, conforme inferido a partir das análises biogeográficas.

Essa conexão ancestral reforça a hipótese de que linhagens relacionadas, pertencentes ao mesmo contexto evolutivo, podem ter existido na América do Sul durante o mesmo período. A presença de *Razanandrongobe sakalava* em Madagascar indica eventos significativos de dispersão entre as massas continentais gondwânicas durante o Jurássico, facilitados por conexões terrestres e dinâmicas paleogeográficas. Isso apoia a ideia de que as linhagens de notossúquios "basais" possuíam uma ampla distribuição. Um exemplo notável da ampla distribuição geográfica alcançada pelas linhagens de notossúquios durante o Mesozoico é *Chimaerasuchus paradoxus* (Wu; Sues, 1996), recuperado em nossas análises como o notossúquio de divergência mais inicial (Fig. 8). Embora não esteja diretamente associado ao registro jurássico, sua ocorrência na Laurásia demonstra a diversificação inicial e o alcance global de *Notosuchia*, provavelmente resultantes de eventos biogeográficos estabelecidos durante o Jurássico. A distribuição das linhagens durante essa diversificação inicial de *Notosuchia* é consistente com um cenário geográfico de radiação ao longo de Gondwana, o que pode ser explicado pela ampla distribuição das linhagens de notossúquios "basais". Essa distribuição reforça a ideia de que as linhagens ancestrais de notossúquios podem ter sido mais amplamente distribuídas do que o registro fóssil atual sugere.

4.2 *Sphagesauria*: Endemismo Sul-Americano

Apesar das extensas áreas ancestrais reconstruídas para a história biogeográfica inicial de *Notosuchia*, um padrão claro emerge durante o Cretáceo: o endemismo sul-americano de *Sphagesauria* (Fig. 7). Este clado, com origens ancestrais reconstruídas no Jurássico para a América do Sul, passou por uma significativa diversificação inicial no Cretáceo Inferior, marcada pelo surgimento de adaptações e especializações relacionadas à morfologia crânio-mandibular,

incluindo a dentição e hábitos alimentares onívoros. Essas características definem um grupo único dentro de toda a história evolutiva dos crocodyliformes. Um exemplo notável dessa trajetória evolutiva é o espécime *LAPEISA-pal 0038*, que representa um estágio crucial na transição entre formas mais generalistas e aquelas com especializações funcionais encontradas em clados menos inclusivos de *Sphagesauria*. Sua morfologia combina traços generalistas com características transicionais rumo a especializações funcionais, evidenciando um estágio intermediário na trajetória evolutiva do grupo. Quando comparado a táxons mais derivados, *LAPEISA-pal 0038* compartilha proporções cranianas e padrões dentários similares, mas carece de especializações extremas, como plataformas alveolares linguais na mandíbula ou dentes posteriores orientados obliquamente em relação ao eixo crânio-mandibular. Essas ausências sugerem que, embora adaptada, sua dentição não possuía o nível de funcionalidade especializada observado em formas como *Caipirasuchus*.

Adicionalmente, a dentição heterodonte, uma característica marcante desses Crocodyliformes, reflete parte dessa adaptabilidade. Dentes anteriores pontiagudos eram adequados para capturar e manipular pequenas presas, enquanto dentes posteriores achatados ou ornamentados de forma complexa facilitavam o processamento de materiais vegetais duros. Essa combinação de estruturas dentárias conferia a esses animais uma ampla funcionalidade, permitindo-lhes explorar recursos indisponíveis para crocodyliformes com dentições mais uniformes, como visto em carnívoros estritos como o grupo-irmão *Baurusuchia* (Ösi, 2023). A distribuição geográfica deste clado é restrita à metade central da América do Sul, uma área associada a condições ambientais específicas, como marcada sazonalidade, aridez e clima predominantemente quente (Carvalho et al., 2010). Esses fatores criaram um ambiente altamente dinâmico, no qual a disponibilidade de recursos alimentares variava sazonalmente, favorecendo organismos com maior flexibilidade ecológica e dietas generalistas. Nesse contexto, o hábito alimentar onívoro emergiu como uma estratégia adaptativa vantajosa, permitindo aos esfagessaurídeos explorar uma ampla gama de recursos.

5. CONCLUSÃO

As análises filogenéticas e biogeográficas realizadas ampliam significativamente nossa compreensão sobre a evolução e dispersão dos

notossúquios, revelando um cenário complexo e dinâmico. A identificação de grandes clados como Eunotosuchia e o grupo Peirosauridae + Sebecidae, bem como a recuperação de novos táxons com características únicas, evidencia a alta diversidade morfológica e ecológica desses crocodyliformes terrestres durante o Mesozoico. As reconstruções biogeográficas indicam uma origem jurássica para os notossúquios, possivelmente com raízes africanas, europeias e asiáticas, e ressaltam a América do Sul como um centro crucial para sua diversificação inicial, especialmente no contexto gondwânico. A história evolutiva de Notosuchia é marcada por eventos de dispersão e vicariância intercontinentais, moldados pelas dinâmicas paleogeográficas do Jurássico e Cretáceo. Em particular, a linhagem *Sphagesauria* destaca-se como um exemplo notável de endemismo sul-americano, adaptando-se a ambientes marcados por sazonalidade que impulsionou a evolução e especializações crânio-mandibulares únicas. LAPEISA Pal-0038 oferece uma janela para a compreensão da origem e diversificação de *Xenodontosuchia*, ampliando o registro fóssil dos notosúquios e ajudando a reconstruir cenários evolutivos e biogeográficos do grupo. Suas características morfológicas e posicionamento filogenético sublinham a importância das descobertas tanto no Cretáceo como no Jurássico da América do Sul para elucidar as complexidades evolutivas dos crocodiliformes no Gondwana. O estudo não apenas reforça a biodiversidade regional, mas também sugere conexões evolutivas globais que precisam ser exploradas em estudos futuros.

6. REFERÊNCIAS

1. Andrade, M.D. e Bertini, R.J. (2008) “A new Sphagesaurus (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto city (Bauru Group, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae”, Historical Biology, 20(2), p. 101–136. Disponível em: https://doi.org/10.1080/08912960701642949.
2. Bapst, D.W. (2012) “paleotree: an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution: Analyses of Paleo-Trees in R”, Methods in ecology and evolution, p. 803–807.
3. Barrios, F., Bona, P., Paulina-Carabajal, A. & Gasparini, Z. 2018. Re-description of the cranio-mandibular anatomy of Notosuchus terrestris

(Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. Cretaceous Research, 83, 3–39. doi:10.1016/j.cretres.2017.08.016

4. Batezelli, A. 2015. Continental systems tracts of the Brazilian Cretaceous Bauru Basin and their relationship with the tectonic and climatic evolution of South America. Basin Research, 29, 1–25. doi:10.1111/bre.12128
5. Batezelli, A., Saad, A.R., De Jesus Perinotto, J.A., et al. (2003) Analise Estratigráfica aplicada a Formacao Araçatuba.
6. Batezelli, A., Saad, A.R., Etchebehere, M.L.C., et al. (2003) “Análise estratigráfica Aplicada à Formação Araçatuba (Bacia Bauru - Ks) no oeste do Estado de São Paulo”, Geociências, (1), p. 5–32.
7. BELL MA, Lloyd GT. 2014strap: an R package for plotting phylogenies against stratigraphy and assessing their stratigraphic congruence. Palaeontology, V. 58, p. 379–389, 2014.
8. Bertini, R.J., Manzini, F.F. e Neto, M. (sem data) 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. Actas Geologica Leopondensia.
9. BONAPARTE, José F. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico superior, Argentina. Museo Argentino de Ciencias Naturales" Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, 1991.
10. Buckley, G. A., Brochu, C. A., Krause, D. W. & Pol, D. 2000. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. Nature, 405, 941–944. doi:10.1038/35016061
11. Busbey, A.B. (1994) “Consequências estruturais do crânio achatamento em crocodilianos”, em Morfologia funcional e vertebrata. Cambridge: Cambridge University Press, p. 173–192.
12. Candeiro, C.R.A. e Martinelli, A.G. (2006) “A review of paleogeographical and chronostratigraphical distribution of mesoeucrocodylian species from the upper Cretaceous beds from the Bauru (Brazil) and Neuquén (Argentina) groups, Southern South America”, Journal of South American earth sciences, 22(1–2), p. 116–129. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.jsames.2006.08.001.

13. Carvalho, I. & Bertini, R. J. 1999. Mariliasuchus: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. Geologia Colombiana, 24, 83–105.
14. Carvalho, I. de S., Arruda Campos, A. de C. e Henrique Nobre, P. (2005) “Baurusuchus salgadoensis, a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil”, Gondwana research: international geoscience journal, 8(1), p. 11–30. Disponível em: https://doi.org/10.1016/s1342-937x(05)70259-8.
15. Carvalho, I. de S., Arruda Campos, A. de C., & Henrique Nobre, P. (2005). Baurusuchus salgadoensis, a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. Gondwana Research: International Geoscience Journal, 8(1), 11–30. https://doi.org/10.1016/s1342-937x(05)70259-8
16. Carvalho, I. de S., de Vasconcellos, F. M., & Tavares, S. A. S. (2007). Montealtosuchus arrudacamposi, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. Zootaxa, 1607(1). https://doi.org/10.11646/zootaxa.1607.1.3
17. Castro, M.C. et al. (2018) “A Late Cretaceous mammal from Brazil and the first radioisotopic age for the Bauru Group”, Royal Society open science, 5(5), p. 180482. Disponível em: https://doi.org/10.1098/rsos.180482.
18. Csiki-Sava, Z. et al. (2015) “Island life in the Cretaceous - faunal composition, biogeography, evolution, and extinction of land-living vertebrates on the Late Cretaceous European archipelago”, ZooKeys, 469(469), p. 1–161. Disponível em: https://doi.org/10.3897/zookeys.469.8439.
19. Dal Sasso, C. et al. (2017) “Razanandrongobe sakalavae, a gigantic mesoeucrocodylian from the Middle Jurassic of Madagascar, is the oldest known notosuchian”, PeerJ, 5(e3481), p. e3481. Disponível em: https://doi.org/10.7717/peerj.3481.
20. Darlim, G., Montefeltro, F. C., & Langer, M. C. (2021). 3D skull modelling and description of a new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous (Bauru Basin) of Brazil. Journal of Anatomy, 239(3), 622–662. https://doi.org/10.1111/joa.13442
21. De Almeida Campos, D. (2001). Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil.

22. Delgado, L., Batezelli, A. e Ladeira, F.S.B. (2021) “Paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction of Lower to Upper Cretaceous sequences of the Bauru Basin based on paleosol geochemistry and mineralogical analyses”, Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology, 569(110328), p. 110328. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110328.
23. Dupin, J. et al. (2017) “Bayesian estimation of the global biogeographical history of the Solanaceae”, Journal of biogeography, 44(4), p. 887–899. Disponível em: https://doi.org/10.1111/jbi.12898.
24. Ezcurra, M. D.; Agnolín, F. L. Um novo modelo paleobiogeográfico global para o Mesozóico tardio e o Terciário inicial. Syst. Biol, v. 61, p. 553–566, 2012.
25. Fernandes L, A. e Basilici, G.T. (2009) “Ransition of ephemeral palustrine to aeolian deposits in a continental semi-arid environment (upper cretaceous Bauru Basin, Brazil)”, Cretaceous Research, p. 605–614.
26. Fernandes, A.C.S. e Carvalho, I.S. (2006) “Adamantina e seu conteúdo tecnológico: um registro da paleofauna de invertebrados continentais da Bacia Bauru. in: Boletim do Simpósio do Cretáceo Do Brasil, 7-Simpósio do Terciário do Brasil”, Boletim de Resumos, 1.
27. Fernandes, L.A. e Coimbra, A.M. (1996) “Bacia Bauru (Cretaceo Superior, Brasil)”, Anais da Academia Brasileira de Ciencias, 68(2), p. 195–205.
28. Fernandes, L.A. e Magalhães Ribeiro, C.M. (2015) “Evolution and palaeoenvironment of the Bauru Basin (Upper Cretaceous, Brazil)”, Journal of South American earth sciences, 61, p. 71–90. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.11.007.
29. Fiorelli, L. E. & Calvo, J. 2008. New remains of Notosuchus terrestris Woodward, 1896 (Crocodyliformes:Mesoeucrocodylia) from Late Cretaceous of Neuquen, Patagonia, Argentina. Arquivos do Museu Nacional, 66, 83–124.
30. Garcia, A.J.V., Da Rosa, A.A.S. e Goldberg, K. (sem data) Paleoenvironmental and paleoclimatic controls on early diagenetic processes and fossil records in continental Cretaceous sandstones in Brazil: a petrologic approach.
31. Gasparini, Z.B. (1971) “Los Notosuchia del Cretacico de America del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodilia)”, Ameghiniana, 8(2), p. 83–103.

32. Godoy, P.L. et al. (2014) “An additional Baurusuchid from the cretaceous of Brazil with evidence of interspecific predation among crocodyliformes”, PloS one, 9(5), p. e97138. Disponível em: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097138.
33. Goldberg, K. e Garcia, A.J.V. (2000) “Palaeobiogeography of the Bauru Group, a dinosaur-bearing Cretaceous unit, northeastern Parana Basin, Brazil”, Cretaceous research, 21(2–3), p. 241–254. Disponível em: https://doi.org/10.1006/cres.2000.0207.
34. Gomani, E.M. (1997) “A crocodyliform from the Early Cretaceous Dinosaur Beds, northern Malawi”, Journal of vertebrate paleontology, 17(2), p. 280–294. Disponível em: https://doi.org/10.1080/02724634.1997.10010975.
35. Iori, F. V. & Carvalho, I. S. 2011. Caipirasuchus paulistanus, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian–Santonian), Bauru Basin, Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology, 31(6), 1255–1264. doi:10.1080/02724634.2011.602777
36. Iori, F. V. & de Carvalho, I. S. 2009. Morrinhosuchus luziae, um novo Crocodylomorpha Notosuchia da Bacia Bauru, Brasil. Revista Brasileira de Geociências, 39(4), 717–725
37. Iori, F. V., Marinho, T. S., Carvalho, I. S. & Campos, A. C. D. A. 2013. Taxonomic reappraisal of the sphagesaurid crocodyliform Sphagesaurus montealtensis from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Sao Paulo State, Brazil. Zootaxa, 3686, 183–200. doi:10.11646/zootaxa.3686.2.4
38. Iori FV, Carvalho I de S. 2018. The Cretaceous crocodyliform Caipirasuchus: behavioral feeding mechanisms. Cretac Res. 84:181–187.
39. Kellner, A. W., Figueiredo, R. G., Azevedo, S. A. & Campos, D. A. 2011b. A new Cretaceous notosuchian (Mesoeucrocodylia) with bizarre dentition from Brazil. Zoological Journal of the Linnean Society, 163, S109–S115. doi:10.1111/j.1096-3642.2011.00711.x
40. Kuhn, O. (1968) “Die vorzeitlichten krokodile. Verlag Oeben Krailing Bei”, Munique, p. 1–124.

41. Landis, M.J. et al. (2013) “Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large”, Systematic biology, 62(6), p. 789–804. Disponível em: https://doi.org/10.1093/sysbio/syt040.
42. Langer, M. et al. (2022) “The Bauru Basin in São Paulo and its tetrapods”, Derbyana, 43. Disponível em: https://doi.org/10.14295/derb.v43.776.
43. Laurenti, J. N. 1768. Specimen medicum, exhibens synopin reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium Austriacorum. Trattner, Vienna, 214 pp.
44. Leardi, J.M. et al. (2024) “Phylogenetic nomenclature of Notosuchia (Crocodylomorpha; Crocodyliformes)”, Bulletin of Phylogenetic Nomenclature, 1(3), p. 44–82. Disponível em: https://doi.org/10.11646/bpn.1.3.2.

45. MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version, v. 3, 2017.
46. Maganuco, S., & Dal Sasso, C. (2006). A new large predatory archosaur from the Middle Jurassic (Bathonian) of Madagascar. Atti della Società italiana di scienze naturali e del Museo civico di storia naturale di Milano, 147(1), 19.
47. Marinho, T. S. & Carvalho, I. S. 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. Journal of South American Earth Sciences, 27(1), 36–41. doi:10.1016/j.jsames.2008.11.005
48. Martin, J. et al. (2006) “Late Cretaceous crocodilian diversity in Hateg Basin, Romania”, Romania. Hantkeniana, 5, p. 31–37.
49. Martinelli, A. G., Marinho, T. S., Iori, F. V. & Ribeiro, L. C. B. 2018. The first Caipirasuchus (Mesoeucrocodylia,Notosuchia) from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil: new insights on sphagesaurid anatomy and taxonomy. PeerJ, 6, e5594. doi:10.7717/peerj.5594
50. Martins, K.C. et al. (2024) “A new Baurusuchidae (Notosuchia, Crocodyliformes) from the Adamantina Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), with a revised phylogenetic analysis of Baurusuchia”, Cretaceous research, 153(105680), p. 105680. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105680.

51. Matzke, N.J. (2013) “Probabilistic historical biogeography: new models for founder-event speciation, imperfect detection, and fossils allow”, Frontiers of Biogeography
52. Matzke, N.J. (2014) “Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in Island Clades”, Systematic biology, 63(6), p. 951–970. Disponível em: https://doi.org/10.1093/sysbio/syu056.
53. Miller, G.S. e Hay, O.P. (1930) “Second bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of north America”, Journal of mammalogy, 11(2), p. 246. Disponível em: https://doi.org/10.2307/1374076.
54.
55. Montefeltro, F. C., Andrade, D. V., & Larsson, H. C. E. (2016). The evolution of the meatal chamber in crocodyliforms. Journal of Anatomy, 228(5), 838–863. https://doi.org/10.1111/joa.12439
56. Montefeltro, F.C. et al. (2020) “A unique predator in a unique ecosystem: modelling the apex predator within a Late Cretaceous crocodyliform-dominated fauna from Brazil”, Journal of anatomy, 237(2), p. 323–333. Disponível em: https://doi.org/10.1111/joa.13192.
57. Nobre, P. H. & Carvalho, I. S. 2006. Adamantinasuchus navae: a new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. Gondwana Research, 10(3–4), 370–378. doi:10.1016/j.gr.2006.05.008
58. Novas, F.E. et al. (2009) “Bizarre notosuchian crocodyliform with associated eggs from the Upper Cretaceous of Bolivia”, Journal of vertebrate paleontology, 29(4), p. 1316–1320. Disponível em: https://doi.org/10.1671/039.029.0409.
59. O’connor, P.M. e Forster, C.A. (2010) “A Late Cretaceous (Maastrichtian) avifauna from the Maevarano Formation, Madagascar”, Journal of vertebrate paleontology, 30(4), p. 1178–1201. Disponível em: https://doi.org/10.1080/02724634.2010.483544.
60. Ortega, F., Gasparini, Z., Buscalioni, A. D. & Calvo, J. O. 2000. A new species of Araripesuchus (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). Journal of Vertebrate Paleontology, 20(1), 57–76. doi:10.1671/0272-4634(2000)020

61. Ősi, A. (2014) “The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms”, Historical biology, 26(3), p. 279–414. Disponível em: https://doi.org/10.1080/08912963.2013.777533.
62. Pinheiro, A. E. P., Souza, L. G. D. E., Bandeira, K. L. N., Brum, A. S., Pereira, P. V. L. G. C., Castro, L. O. R. D. E., Ramos, R. R. C., & Simbras, F. M. (2021). The first notosuchian crocodyliform from the Araçatuba Formation (Bauru Group, Paraná Basin), and diversification of sphagesaurians. Anais Da Academia Brasileira de Ciencias. https://doi.org/10.1590/0001-3765202120201591
63. Pol, D. 2003. New remains of Sphagesaurus huenei (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. Journal of Vertebrate Paleontology, 23(4), 817–831. doi:10.1671/A1015-7
64. Pol, D. e Leardi, J.M. (2015) “DIVERSITY PATTERNS OF NOTOSUCHIA (CROCODYLIFORMES, MESOEUCROCODYLIA) DURING THE CRETACEOUS OF GONDWANA”, Publicación electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina. Disponível em: https://doi.org/10.5710/peapa.10.06.2015.108.
65. Pol, D. et al. (2014) “A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians”, PloS one, 9(4), p. e93105. Disponível em: https://doi.org/10.1371/journal.pone.0093105.
66. Prasad, G.V.R. et al. (2013) “A new Late Cretaceous vertebrate fauna from the Cauvery Basin, South India: implications for Gondwanan paleobiogeography”, Journal of vertebrate paleontology, 33(6), p. 1260–1268. Disponível em: https://doi.org/10.1080/02724634.2013.777348.
67. Price, L. I. 1945. A new reptile from the Cretaceous of Brazil. Notas Preliminares e Estudos, Servicio Geologia Mineralogia do Brasil, 25, 1–8.
68. Price, L. I. 1950. On a new crocodilian, Sphagesaurus, from the Cretaceous of the State of Sao Paulo, Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 22(1), 77–83.

69. Price, L. I. 1959. Sobre um crocodilıdeo Notossuquio do Cretaceo Brasileiro. Departamento Nacional da Produção Mineral/Divisão de Geologia e Mineralogia, 188, 7–55.
70. R Core Team. 2014R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. See http://www.rproject.org/
71. Ree, R.H. e Smith, S.A. (2008) “Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis”, Systematic biology, 57(1), p. 4–14. Disponível em: https://doi.org/10.1080/10635150701883881.
72. Ree, R.H. et al. (2005) “A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees”, Evolution; international journal of organic evolution, 59(11), p. 2299–2311. Disponível em: https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00940.x.
73. Riff, D. e Kellner, A.W.A. (2011) “Baurusuchid crocodyliforms as theropod mimics: clues from the skull and appendicular morphology ofStratiotosuchus maxhechti(Upper Cretaceous of Brazil): BAURUSUCHID CROCODYLIFORMS AS THEROPOD MIMICS”, Zoological journal of the Linnean Society, 163, p. S37–S56. Disponível em: https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2011.00713.x.
74. RIFF, D.; SOUZA, R .G.; CIDADE, G. M.; MARTINELLI, A. G.; SOUZA-FILHO, J. P. Crocodilomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. Terræ, v. 9, n. 1/2, p. 12-40, 2012.
75. Ronquist, F. (1997) “Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography”, Systematic biology, 46(1), p. 195–203.
76. Ronquist, F. e Sanmartín, I. (2011) “Annual review of ecology, evolution, and systematics”, p. 441–464.
77. Ruiz, J. V., Bronzati, M., Ferreira, G. S., Martins, K. C., Queiroz, M. V., Langer, M. C., & Montefeltro, F. C. (2021). A new species of Caipirasuchus(Notosuchia, Sphagesauridae) from the Late Cretaceous of Brazil and the evolutionary history of Sphagesauria. Journal of Systematic Palaeontology, 19(4), 265–287. https://doi.org/10.1080/14772019.2021.1888815

78. Rusconi, C. 1933. Sobre reptiles cretaceos del Uruguay (Uruguaysuchus aznarezi, n.g.n.sp.) y sus relaciones con los notosuquidos de Patagonia. Boletın del InstitutoGeologico del Uruguay, 19, 1–64.
79. Sellés, A.G. et al. (2020) “A small Cretaceous crocodyliform in a dinosaur nesting ground and the origin of sebecids”, Scientific reports, 10(1), p. 15293. Disponível em: https://doi.org/10.1038/s41598-020-71975-y.
80. Sereno, P. C. & Larsson, H. C. 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. ZooKeys, 28, 1–143. doi: 10.3897/zookeys.28.325
81. Simpson, G.G. (1937) “New reptiles from the Eocene of South America”, American Museum Novitates, 927, p. 1–3.
82. Stromer, E. (1914) “Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 2. Libycosuchus. Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Physikalische Klasse”, p. 7–17.
83. Turner, A.H. e Sertich, J.J.W. (2010) “Phylogenetic history ofSimosuchus clarki(crocodyliformes: Notosuchia) from the late cretaceous of Madagascar”, Journal of vertebrate paleontology, 30(sup1), p. 177–236. Disponível em: https://doi.org/10.1080/02724634.2010.532348.
84. Vasconcellos, F.M. e Carvalho, I.S. (2007) Cranial features of Baurusuchus salgadoensis Carvalho, Campos and Nobre 2005, a Baurusuchidae (Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation. Bauru Basin, Brazil.
85. Vecchia, D., Fabio e Cau, A. (2011) “The first record of a notosuchian crocodyliform from Italy”, Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia, 117, p. 309–321.
86. Whetstone, K.N. e Whybrow, P.J. (1983) “A ‘cursorial’ crocodilian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa”, Occasional Papers of the Museum of Natural History, University of Kansas, 106, p. 1–37.
87. Woodward, A. S. 1896. On two Mesozoic crocodilians from the Red Sandstone of the Territory of Neuquen (Argentine Republic): Notosuchus (genus novum) and Cynodontosuchus (genus novum) from the Red Sandstone of the Territory of Neuquen (Argentine Republic). Anales del Museuo de la Plata, Paleontolog ıa Argentina, 4, 1–20.
88. Zaher, H., Pol, D., Carvalho, A. B., Riccomini, C., Campos, D. & Nava, W. 2006. Redescription of the cranial morphology of Mariliasuchus amarali, and

its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia).American Museum Novitates, 3512, 1–40. doi:10.1206/0003-0082(2006)3512