

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**Dois novos crocodilos (Crocodyliformes,
Mesoeucrocodylia) do Mato Grosso, Bacia dos Parecis:
descrição e relações filogenéticas com os “Notossúquios”.**

Leonardo De Palma Marconato

ORIENTADOR: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

**Tese de Doutorado
apresentada como
requisito para
obtenção do Título de
Doutor em Ciências.**

Porto Alegre - 2006

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**Dois novos crocodilos (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia)
do Mato Grosso, Bacia dos Parecis: descrição e relações
filogenéticas com os “Notossúquios”.**

Leonardo De Palma Marconato

ORIENTADOR: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA: Dr. Hussan Zaher

Dra. Marina Bento Soares

Dr. Max Cardoso Langer

**Tese de Doutorado
apresentada como
requisito para obtenção do
Título de Doutor em
Ciências.**

Porto Alegre - 2006

Marconato, Leonardo De Palma

Dois novos crocodilos (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) do Mato Grosso, Bacia dos Parecis: descrição e relações filogenéticas com os “Notossúquios”. / Leonardo De Palma Marconato. - Porto Alegre : UFRGS, 2006.

[238 f.] 135 il.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, RS - BR, 2006.

1. Paleontologia. 2. Cretáceo. 3. Mato Grosso. 4. Notosuchia. I. Título.

Catálogo na Publicação
Biblioteca do Instituto de Geociências - UFRGS
Renata Cristina Grün CRB10/1113

Dedico esta tese aos meus pais, irmãos e esposa,
que sempre me acompanharam nesta longa jornada
que está loge de terminar, que é a vida.

AGRADECIMENTOS

A Nilce N. Hashimoto Marconato pelo companheirismo, amizade e compreensão por todos estes anos e pela ajuda em partes críticas do trabalho, especialmente com as matrizes de dados.

Aos meus pais, tios e irmãos pela amizade e confiança inabalável.

A César L. Schultz pela orientação, ajuda em trabalhos de campo e amizade ao longo destes mais de quatro anos.

A Rogério R. Rupert pela amizade, calorosas estadias em Cuiabá, empréstimo de material encontrado pela METAMAT, ajuda em campo, interpretação geológica e estratigráfica e companheirismo ao longo do desenvolvimento de todo o trabalho.

Agradecimentos especiais ao CNPQ pela bolsa de doutorado, processo 140143/2002-5, sem a qual os trabalhos de campo e as viagens para observação de material não teriam sido possíveis.

A METAMAT pelo apoio em trabalho de campo, cedendo transporte e motorista e pelo empréstimo do material estudado.

Aos geólogos Álvaro Quadros, Gercino Domingos e Ricardo K. Weska pelo apoio durante os estudos, ajuda em campo e amizade.

Aos professores Maria Cláudia Malabarba, Marina Bento Soares e Roberto Iannuzzi pelas sugestões e apontamentos no exame de qualificação.

A Marina Bento Soares por referências emprestadas.

A José F. Bonaparte e Alejandro Kramaz pela recepção e acesso às coleções do Museu Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” e acesso às suas bibliografias.

A José F. Bonaparte pela preparação, fornecimento de material de preparação e convivência.

A Zulma Gasparini, pela atenção e tempo despendidos no Museo de La Plata, mostrando alguns exemplares de *Notosuchus terrestris*.

A Jorge Calvo, pela recepção no Laboratório de Paleontologia de Los Barreales e pela permissão para estudar materiais de *Comahuesuchus* e *Notosuchus* sob sua guarda. A Juan Porfiri pela amizade e companheirismo em Los Barreales.

A Fernando Novas e Diego Paes pela recepção e discussões acerca de uma nova espécie de notossúquio da Bolívia.

A Carl Mehling por permitir acesso a materiais de crocodilianos sob sua guarda no American Museum of Natural History em Nova Iorque e por facilitar minha estadia.

A Diego Pol por facilitar o acesso aos materiais de *Araripesuchus gomesii* no American Museum of Natural History.

A Hussan Zaher por permitir acesso a materiais de *Mariliasuchus amarali* sob sua guarda no Museu de Zoologia da USP.

A Ismar Carvalho e Pedro Nobre por permitir acesso ao material craniano de *Candidodon*, antes mesmo da idealização deste projeto.

A Luiz E. Anelli por permitir acesso ao material de *Candidodon*, *Mariliasuchus* e *Baurusuchus*, na exposição “Dinos-na-Oca”.

Ao Sr. Antônio Celso de Arruda Campos, Museu de Paleontologia de Monte Alto, por permitir a observação de materiais crocodilianos sob sua guarda.

A Leo Adriano de Oliveira pela ajuda na preparação dos materiais, trabalhos de campo e companheirismo ao longo destes quatro anos no Mato Grosso.

A Gerdine Sanson pela revisão do manuscrito e sugestões com relação à metodologia.

A Elvis Klay Pereira Alves pela produção de figuras geológicas.

A Ismar de S. Carvalho pelo acesso a importantes bibliografias mesmo antes do início do trabalho.

A Daniel Costa Fortier pelas bibliografias “garimpadas” na internet, pela revisão do manuscrito e convívio.

A Douglas Riff pelas bibliografias sobre crocodilomorfos cedidas.

Aos colegas do curso de pós-graduação em Geociências na UFRGS Cristina Bertoni, Cristina Dias, Eliseu Dias, Thiago Kroeff, Paula Dentzien pelas calorosas estadias em Porto Alegre, pelo companheirismo e amizade nas muitas vezes curtas visitas a POA.

Aos amigos Ana Luisa, Dani Uszacki e Miriam Reichel pelos agradáveis momentos e discussões paleontológicas.

Aos funcionários da pós-graduação em Geociências da UFRGS que tanto ajudaram no decorrer dos trabalhos com as questões burocráticas.

A todos aqueles que me ajudaram em caminhadas anteriores no colégio, na graduação e no mestrado, complementando o conhecimento adquirido e participando de minha formação como pesquisador e ser humano consciente.

“É a evolução uma teoria, um sistema ou uma hipótese? Ela é muito mais - é um postulado geral ao qual todas as teorias, todas as hipóteses e todos os sistemas devem doravante se inclinar, e ao qual devem satisfazer para serem lógicas e verdadeiras. A evolução é uma luz que ilumina todos os fatos, uma trajetória que todas as linhas de pensamento devem seguir - eis o que é a evolução.”

T. Dobzansky - Mankind evolving

Resumo

São descritos dois novos táxons de Crocodyliformes do Cretáceo do Mato Grosso, que apresentam: crânios curtos; dentição heterodonte composta por dentes com lado labial mais convexo que o lado lingual e serrilhados; dentes anteriores do dentário procumbentes; presença de uma superfície distintamente lisa, acima da margem alveolar, na superfície lateral da maxila, acima da qual ocorrem forames neurovasculares; e vértebras anficélicas. Estes novos materiais foram informalmente chamados Crocodilo I e Crocodilo II. O Crocodilo I apresenta as seguintes características: fenestra pré-orbitária pequena; barra palatina posterolateral em forma de bastão; dente caniniforme hipertrofiado na pré-maxila; 6 dentes maxilares; dentes anteriores do dentário-levemente voltados para trás; junta quadrado-articular localizada ventralmente à fileira dentária. O Crocodilo II, por sua vez, apresenta: focinho tubular em seção; amplo palato secundário; espleniais fusionados; 5 dentes maxilares; mandíbula com região sinfiseal alongada e espatulada. Em ambos os casos, a morfologia geral aponta muitas semelhanças com os “notossúquios”: postura elevada, regiões diferenciadas na coluna, dentição heterodonte, palato secundário relativamente amplo e cavidade nasal relativamente ampla. Para testar as relações filogenéticas dos dois táxons, bem como o próprio monofiletismo dos “notossúquios”, foi construída uma matriz de dados com 27 táxons (incluindo, tanto quanto possível, todos aqueles que já foram ou são considerados “notossúquios”) e 60 caracteres. Com base nos mesmos, foi efetuada uma análise de parcimônia utilizando Paup 3.1.1 (“*stepwise addition*” - “*random*”, com 100 repetições e “*tree-bisection-reconnection*”) e Nona 2.0 (algoritmo heurístico, com 10 replicações e TBR - mult*max*) que apontou uma relação dos dois novos táxons como grupos irmão sucessivos de *Notosuchus* e *Mariliasuchus* (Crocodilo II (Crocodilo I (*Notosuchus*, *Mariliasuchus*))). Em comparação com outros crocodyliformes do Cretáceo da América do Sul, África, Madagascar e China, é possível assumir que ambos são notossúquios (*sensu* Pol & Apesteguiá, 2005). Em nossa análise, os notossúquios formam um grupo, à exceção de *A. buitreaensis*, mais proximamente relacionado aos Eusuchia. Na análise ordenada, *A. buitreaensis*, *A. patagonicus* e *Anatosuchus* aparecem mais proximamente relacionados a Eusuchia e *Lybicosuchus* aloca-se junto a *Baurusuchus* e *Sebecus*. Paralelamente, são discutidas análises filogenéticas prévias envolvendo notossúquios, nas quais foram introduzidas modificações, levando a diferentes topologias. A partir disso, propõe-se uma discussão acerca da influência das escolhas e procedimentos de cada autor no resultado final de análises filogenéticas.

Palavras-chave: Cretáceo; Crocodyliformes; Mato Grosso; Notosuchia; Sistemática
Filogenética.

Abstract

Here we describe two new taxa of Crocodyliforms from the Cretaceous of Mato Grosso State, that present: short skull; heterodont dentition composed by serrated teeth with the labial side being more convex than the lingual side; procumbent anterior teeth at dentary; presence of a distinctive smooth surface, above the alveolar margin, on lateral surface of maxilla, bearing neurovascular foramina; and amphicoelous vertebrae. This new taxa are informally called Crocodilo I and Crocodilo II. Crocodilo I presents the following characters: small antorbital fenestra; a rod shaped posterolateral palatine bar; premaxillary hypertrophied caniniform teeth; six maxillary teeth; anterior teeth from dentary gently curved backward; quadrate-articular joint located ventrally to the dentary series. By its turn, Crocodilo II presents the following characters: tubular snout in section; enlarged secondary palate; fused splenials; five maxillary teeth; mandible with symphyseal region elongated and spatulated. In both cases, their general morphology present typical characteristics of 'notosuchians' like erected gait, regionalization of the vertebral column, heterodont dentition, secondary palate and nasal cavity relatively enlarged. To test the phylogenetic affinities of the two taxa, as well as the monophyly of the 'notosuchians', a data matrix with 27 taxa (including as much as possible all those whenever considered as 'notosuchians') and 60 characters was built. From that, a parsimony analysis was made using Paup 3.1.1 ("stepwise addition" - "random", with 100 replicates and "tree-bisection-reconnection") and Nona 2.0 (heuristic algorithm, with 10 replicates and TBR - mult*max*) which pointed to a relationship of the new taxa as the successive sister groups of *Notosuchus* and *Mariliasuchus* (Crocodilo II (Crocodilo I (*Notosuchus*, *Mariliasuchus*))). Comparing with other crocodyliforms of the Cretaceous of South America, Africa, Madagascar and China, it is possible to assume that both are notosuchians (*sensu* Pol & Apesteguia, 2005). In our analysis the notosuchians form a group, except for *A. buitreaensis*, more closely related to Eusuchia. In the ordered analysis, *A. buitreaensis*, *A. patagonicus* and *Anatosuchus* become more closely related to Eusuchia and *Lybicosuchus* stay near *Baurusuchus* and *Sebecus*. Moreover, we discuss previous phylogenetic analyses involving notosuchians by introducing some modifications on them that led to different topologies. From that, we discuss the influence of personal choices regarding to characters, taxa and procedures in the results of phylogenetic analyses.

Key-words: Cretaceous; Crocodyliformes; Mato Grosso; Notosuchia; Phylogenetic Systematics.

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1 – Mapa da região explorada em Mato Grosso, mostrando as três localidades de onde provém os restos de crocodilomorfos encontrados (produzido por Elvis Kley Alves - METAMAT). A seta vermelha indica a localidade onde foi encontrado o Crocodilo II, a seta amarela indica o local de onde vêm restos fragmentados de crocodilos e escamas de peixes, e a seta azul indica o local onde foi encontrado o Crocodilo I. 26
- Figura 2 - Restos cranianos dos dois novos crocodiliformes encontrados em Mato Grosso, Crocodilo I (a) e Crocodilo II (b) em estágio inicial da preparação (Fotos do autor). Escalas: 2 cm..... 27
- Figura 3 - Cladograma mostrando as relações dos crocodilomorfos com outros arcossauros (BENTON, 2000)..... 28
- Figura 4 – Posição das coanas (em vermelho) e forma dos centros vertebrais nas subordens Protosuchia (a), Mesosuchia (b) e Eusuchia (c), representados por *Orthosuchus stormbergi*, *Steneosaurus durobrivensis*, e *Albertochampsia langstoni*, respectivamente. As coanas são indicadas em cinza e as vértebras encontram-se representadas em vista lateral esquerda (modificado de BUFFETAUT, 1979)..... 29
- Figura 5 - Esta figura mostra as relações entre os crocodilomorfos e evidencia o parafiletismo dos Mesosuchia para a antiga separação entre Protosuchia, Mesosuchia e Eusuchia, feita com base na estrutura do palato (modificado de WU *et al.*, 1997)..... 30
- Figura 6 – Uma das propostas de relacionamento entre os grupos discutidos no texto. As formas de “Mesosuchia” estão entre Protosuchia e Eusuchia (modificado de ORTEGA *et al.*, 2000). 31
- Figura 7 – Reconstituição de *Araripesuchus gomesii*, mostrando uma postura alta dos membros em relação ao corpo, proporcionando ao animal mais agilidade. Além disto, evidencia crânio alto e cobertura dérmica (retirada do lado direito para não impedir a visualização das vértebras) (modificado de HECHT, 1991). Escala: 5 cm. 32
- Figura 8 - Cladograma de consenso estrito de nove cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise realizada por Pol (2003). Os notossúquios estão representados em negrito. 33
- Figura 9 - Cladograma de consenso de maioria de quatorze cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise realizada por Andrade (2005). 34
- Figura 10 - Cladograma de consenso estrito de dois cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise realizada por Sereno *et al.* (2003). 35
- Figura 11 - Distribuição geográfica dos notossúquios em mapa do Cretáceo Tardio (modificado de www.scotese.com). Estão representadas as quatro espécies descritas até o momento de *Araripesuchus* e as duas espécies descritas de *Uruguaysuchus* aparecem como uma, pois ainda paira certa dúvida com relação à validade de ambas. 44
- Figura 12 - Cladograma indicando parentesco de *Comahuesuchus* e *Anatosuchus* e de duas espécies de *Araripesuchus* (*A. gomesii* na América do Sul e *A. wegneri* na África) (os círculos mais claros indicam a distribuição destes notossúquios), além de outros metassúquios (modificado de SERENO *et al.*, 2003)..... 45
- Figura 13 - Distribuição estratigráfica dos Notosuchia *sensu* Pol & Apesteguia (2005), estabelecida através de informações em Woodward (1896), Rusconi (1933), Price (1950), Price (1959), Gasparini (1971), Buffetaut (1981), Bonaparte (1991), Hecht (1991), Carvalho (1994), Gomani (1997), Wu & Sues (1996), Carvalho & Bertini (1999), Buckley *et al.* (2000), Ortega *et al.* (2000), Sereno *et al.* (2003), Pol & Apesteguia (2005), Zaher *et al.* (2006). 46

Figura 14 - Cladograma de consenso estrito de dois cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise realizada por Martinelli (2003), apontando os “notossúquios” como o nó de número 5.....	49
Figura 15 - Mapa do Brasil, mostrando a Bacia de Parecis no contexto da região Centro-Oeste (modificado de DNPM, 2006).	53
Figura 16 - Bacia dos Parecis, mostrando em cinza a área prospectada e mapeada pela METAMAT (modificado de SIQUEIRA, 1989).	54
Figura 17 - Exposição em superfície do Grupo Parecis (porção arenosa e porção argilosa) no contexto regional, nordeste do Estado do Mato Grosso. Os três pontos indicam de cima para baixo os locais onde foram encontrados respectivamente Crocodilo II, fragmentos ósseos diversos e Crocodilo I (Figura produzida por Elvis Klay Pereira Alves, METAMAT).	56
Figura 18 - Crânio de <i>Uruguaysuchus aznarezi</i> Rusconi, 1933 (a), desenhos esquemáticos de arcada dentária (b), dentes (c) e (d) apontando a terminologia utilizada em relação às vistas (modificados de RUSCONI, 1933 - a, e SMITH & DODSON, 2003 - b, c, d).	60
Figura 19 - Crânio do Crocodilo I em vista dorsal, mostrando a porção preservada, de formato triangular (foto do autor). Escala: 2 cm.	61
Figura 20 - Palato do Crocodilo I evidenciando as grandes fenestras sub-oculares (seta azul), fenestras maxilo-palatinas (seta amarela) e o septo dividindo as coanas (seta vermelha) (foto do autor). Escala: 2 cm.	63
Figura 21 - Basicrânio do Crocodilo I em vista dorsal, mostrando preservação pobre dos elementos (foto do autor). Abreviações de acordo com o Anexo G . Escala: 2cm.	64
Figura 22 - Vista dorso-lateral esquerda da porção anterior da mandíbula e parte da pré-maxila e maxila antes da colagem do material. A seta vermelha indica forames neurovasculares, e a seta amarela a sutura esplenial-dentário (foto do autor). Escala: 2cm.	64
Figura 23 - Seção transversal da pré-maxila e maxila do Crocodilo I (a), mostrando a série dentária preservada. A seta azul aponta o caniniforme, a seta vermelha a sutura entre pré-maxila e maxila, e a seta amarela aponta o primeiro dente da maxila com base da coroa em forma de gota, com quilha distal voltada póstero-lingualmente. Adicionalmente, uma seta preta aponta a região não preservada à frente do caniniforme. Vista lateral direita do focinho do Crocodilo I (b) mostrando as coroas dos dentes e a evidente estriação longitudinal. Vista lateral esquerda do focinho do Crocodilo I (c) evidenciando as raízes e coroas dos três últimos dentes inclinadas em relação ao eixo principal do crânio (fotos do autor). Escalas: 1 cm.	66
Figura 24 - Dente de substituição do caniniforme pré-maxilar (seta) visto em um corte do mesmo em vista ventral (foto do autor). Escala: 5 mm.	66
Figura 25 - Seqüência de seis vértebras do Crocodilo I preservadas em articulação com costelas. A seta branca aponta a projeção ventral mediana anterior (hipapófise) (foto do autor). Escala: 2 cm.....	68
Figura 26 - Vértebra mais anterior preservada do Crocodilo I em vista anterior. Pode-se notar o canal neural amplo. A seta azul indica a parapófise, a seta vermelha a diapófise e a seta amarela a pré-zigapófise (foto do autor). Escala: 1 cm.....	69
Figura 27 - Escápula esquerda do Crocodilo I, mostrando porção dorsal (à direita) expandida emprestando forma de leque à estrutura (foto do autor). Escala: 2 cm.....	70
Figura 28 - Úmero esquerdo do Crocodilo I em vistas medial (a) e lateral (b) (foto do autor). A seta vermelha indica a fossa de formato triangular logo abaixo da superfície articular. Escala: 2 cm.	71
Figura 29 - Restos cranianos e mandibulares do Crocodilo II em vista lateral direita (a) e anterior (b) (fotos do autor). Escala: 2 cm.	73

Figura 30 - Vista ventral do crânio de do Crocodilo II, evidenciando parte do contorno da fenestra subocular, de formato arredondado e afilado anteriormente (foto do autor). Escala: 2 cm.	74
Figura 31 - Parte do basioccipital e exoccipitais do Crocodilo II em vistas lateral direita, póstero-ventral e dorsal (foto do autor). A seta indica o exoccipital esquerdo. Escala: 1 cm.	74
Figura 32 - Sínfise mandibular e parte dos ramos mandibulares do Crocodilo II, mostrando dentes anteriores procumbentes no dentário (seta vermelha) e forames neurovasculares na borda alveolar interna dos dentários (seta azul) (foto do autor). Escala: 2 cm.	75
Figura 33 - Vista ventral do Crocodilo II mostrando as séries dentárias pré-maxilar e maxilar preservadas. A seta branca mostra a sutura pré-maxila-maxila. As setas vermelhas indicam as bordas mesial e distal serrilhadas, no segundo dente preservado da maxilaa (foto do autor). Escala: 2 cm.	76
Figura 34 - Vista látero-ventral da maxila do Crocodilo II, mostrando a série superior de dentes preservados. Note as linhas longitudinais de esmalte (foto do autor). Escala: 1 cm.	76
Figura 35 - Vértex curtas (anteriores) do Crocodilo II em vista ventral. As mais anteriores estão à esquerda (foto do autor). Escala: 1 cm.	78
Figura 36 - Série preservada de vértebras curtas e largas em vista lateral esquerda com as mais anteriores à esquerda (foto do autor). Escala: 1 cm.	79
Figura 37 - Série preservada de vértebras longas e estreitas em vista lateral esquerda (foto do autor). Escala: 1 cm.	79
Figura 38 - Primeira vértebra da série do Crocodilo II, mostrando centro bastante alto em vista lateral direita. Escala: 1 cm.	79
Figura 39 - Segunda vértebra mais curta da série preservada do Crocodilo II em vistas lateral direita (a) e lateral esquerda (b), com pleurocelo (seta) entre diapófise e parapófise. Escala: 1 cm.	80
Figura 40 - Terceira vértebra da série do Crocodilo II em vista ventral, mostrando a quilha ventral bastante desenvolvida (seta). Escala: 1 cm.	81
Figura 41 - Centro vertebral mais posterior do Crocodilo II, preservado em vista anterior. Escala: 1 cm.	81
Figura 42 - Porção proximal de duas costelas dorsais do Crocodilo II (a e b - anterior, c e d - posterior) em vistas anterior (a e d) e posterior (b e c) (foto do autor). Escala: 1 cm.	83
Figura 43 - Fragmento proximal da escápula direita do Crocodilo II em vistas lateral (a) e medial (b) (foto do autor). Escala: 2 cm.	84
Figura 44 - Porção proximal do úmero direito do Crocodilo II em vistas anterior (a) e posterior (b). a seta aponta a superfície para ligação dos flexores (foto do autor). Escala: 2 cm.	84
Está preservada também a porção distal de um rádio direito. Apresenta, lateralmente, uma fossa medial, para inserção muscular (Figura 45). A superfície articular apresenta forma de “L” (bastante diagnóstica) e está claramente dividida em duas. Na face anterior existe uma rasa depressão central logo acima da superfície articular e, ao lado dela, existem as extensões das facetas articulares observadas em vista articular.	84
Figura 45 - Porção distal do radio direito do Crocodilo II em vistas anterior (a) e posterior (b) (foto do autor). Escala: 2 cm.	85
Figura 46 - Porção proximal da tíbia direita do Crocodilo II em vistas anterior (a), lateral (b) (foto do autor). Escala: 2 cm.	86
Figura 47 - Crânio de <i>Anatosuchus minor</i> em vista lateral (a), dorsal (b) e ventral (c) (modificado de SERENO <i>et al.</i> , 2003). Escala: 5 cm.	97

- Figura - 48 Crânio de *Araripesuchus buitreaensis* (MPCA-PV 235) em vistas dorsal (a), lateral (b) e ventral (c) (modificado de POL & APESTEGUIA, 2005). Escalas: 2 cm. 98
- Figura 49 - Crânio de *Araripesuchus gomesii* (AMNH 24450) em vistas lateral (a) e dorsal (b) (modificado de HECHT, 1991). Escala: 2 cm. 100
- Figura 50 - Cintura escapular e membro anterior de *Araripesuchus gomesii* (AMNH 24450) (Foto do autor). Escala: 2 cm. 100
- Figura 51 - Crânio de *Araripesuchus patagonicus* (MUCP 269) em vistas dorsal (a), ventral (b), lateral e posterior (modificados de ORTEGA *et al.*, 2000). Escalas: 1 cm.... 102
- Figura 52 - Rostro e mandíbula associados de *Araripesuchus wegneri* (GDF 700) em vistas lateral (a) e ventral (b) (modificado de ORTEGA *et al.*, 2000). Escalas: 2 cm.... 103
- Figura 53 - Crânio de *Candidodon itapecuruense* em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c). detalhe da porção anterior do crânio em vista lateral mostrando a fenestra pré-orbitária em detalhe (Modificado de NOBRE & CRAVALHO, 2002). Escalas: a-c (2 cm); d (1 cm). 104
- Figura 54 - Rostro parcial de *Chimaerasuchus paradoxus* (IVPP V8274) em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c) (Modificado de WU & SUES, 1996). Escala: 2 cm..... 105
- Figura 55 - Escápula esquerda em vista lateral (a), coracóide esquerdo em vista lateral (b), úmero direito em vistas medial (c) e lateral (d), ulna em vista medial (e), fúio direito em vista lateral (f) e ísquio direito em vista lateral (g) de *Chimaerasuchus paradoxus* (IVPP V8274) (Modificado de WU & SUES, 1996). Escalas: a-e (1 cm); f-g (2 cm).... 106
- Figura 56 - Crânio de *Comahuesuchus brachybucalis* (MUCPv 202) em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c) (modificado de BONAPARTE, 1991). Escala: 2 cm. Obs. O frontal aparece fundido em Martinelli (2003)..... 107
- Figura 57 - Crânio de *Comahuesuchus brachybucalis* (P 6131 MOZ) em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c) (Modificado de MARTINELLI, 2003). Escala: 2 cm..... 108
- Figura 58 - Crânio de *Libycosuchus brevirostris* em vistas dorsal (a), lateral (b), ventral (c) e posterior (d) (Modificado de STROMER, 1914). Escala: sem escala (comprimento total em torno de 15 cm). 109
- Figura 59 - Crânio de *Malawisuchus mwakasyungutiensis* em vistas dorsal (a) (MAL 49), ventral (b) (MAL 49), lateral (c) (MAL 45) e occipital (d) (MAL 48) (Modificado de GOMANI, 1997). Escalas: a-c (2 cm); d (1 cm)..... 110
- Figura 60 - Crânio de *Mariliasuchus amarali* (MZSP-PV 50) em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c) e mandíbula em vistas lateral (d), dorsal (e) e ventral (f) (Modificados de ZAHER *et al.*, 2006). Escalas: 1 cm. 112
- Figura 61 - Crânio de *Notosuchus terrestris* (MACN-N 23) em vistas lateral (a) e dorsal (b) (modificado de BONAPARTE, 1991). Escalas: 2 cm. 113
- Figura 62 - Região palatal de *Notosuchus terrestris* (MACN-RN 1040) em vistas dorsal (a) e ventral (b) (Modificado de MARTINELLI, 2003). Escala: 2 cm. 114
- Figura 63 - Articular em vista articular (a), escápula direita em vista lateral (b) e úmero direito em vista posterior (c) de *Notosuchus terrestris* (Fotos do autor). Escalas: 1 cm.. 114
- Figura 64 - Crânio de *Simosuchus clarki* (UA 8679) em vistas dorsal (a), ventral (b) e lateral (c) e série dentária com dentes mais posteriores à direita (Modificado de BUCKLEY *et al.*, 2000). Escalas: a-c (5 cm); d-h (1 cm)..... 115
- Figura 65 - Crânio de *Sphagesaurus huenei* (RCL-100) em vistas lateral (a) e ventral (b) e mandíbula em vista dorsal na região da sínfise (c) (Modificado de POL, 2003 e foto do autor respectivamente). Escalas: 2 cm. 116
- Figura 66 - Crânio de *Uruguaysuchus aznarezi* (sem número de coleção, depositado em coleção particular Aznarez) em vista lateral (a), membro anterior direito (b), fêmur direito em vista posterior (c), cintura pélvica em vista lateral (d), vértebras dorsal (e), lombar (f), caudal proximal (g), caudal mediana (h) e caudal distal (i) (Modificado de

- RUSCONI, 1933). Escalas: a-c (aproximadamente 2 cm); d-i (aproximadamente 1 cm).
 118
- Figura 67 - Crânio de *Uruguaysuchus terrai* (sem número de coleção, depositado em coleção particular Aznarez) em vistas ventral (a) e dorsal (b) (Modificado de RUSCONI, 1933). Escala: aproximadamente 2 cm..... 119
- Figura 68 - Superfície dos crânios de *Dibothrosuchus elaphros* (a), mostrando o estado 0, sem ornamentação, *Chimaerasuchus paradoxus* (b), evidenciando o estado 1, com ornamentações rasas, e *Caiman crocodilus yacare*, apresentando o estado 2, com profundos entalhes (modificados de WU & CHATTERJEE, 1993, WU & SUES, 1996 e foto do autor respectivamente). Escalas: 1 cm (a, b); 5 cm (c)..... 121
- Figura 69 - Vistas lateral de *Metriorhynchus* sp. (a), apresentando o estado 0, sem osteodermos dorsais, dorsal de *Araripesuchus gomesii* (b), mostrando o estado 1, com presença de duas fileiras de osteodermos dorsais (representada na figura apenas a fileira esquerda) e juvenis de *Alligator mississippiensis* (c), evidenciando o estado 2, com mais de duas fileiras de osteodermos dorsais (modificadas de HUA & BUFFETAUT, 1997, HECHT, 1991 e ALDERTON, 1991 respectivamente). Escalas: 1 m (a); 5 cm (b); sem escala (c). 122
- Figura 70 - Crânios em vista dorsal de *Terrestriisuchus gracilis* (a), evidenciando o estado 0, com narinas externas divididas e *Anatosuchus minor* (b), mostrando o estado 1, com narinas confluentes (modificadas de CRUSH, 1984 e SERENO *et al.*, 2003 respectivamente). Escalas: 2 cm (a); 5 cm (b). 123
- Figura 71 - Crânios em vista dorsal de *Araripesuchus gomesii* (a), mostrando o estado 0, onde a borda dorsal das narinas externas é formada exclusivamente pelos nasais; *Chimaerasuchus paradoxus* (b), onde é formado pelos nasais e pré-maxilas; e *Metriorhynchus casamiquelai* (c), onde a borda dorsal das narinas externas é formada exclusivamente pelas pré-maxilas (modificadas de HECHT, 1991, WU & SUES, 1996 e GASPARINI & DIAZ, 1977 respectivamente). Escalas: 2 cm (a); 1 cm (b); 5 cm (c). 123
- Figura 72 - Crânios em vista ventral de *Araripesuchus gomesii*, apontando o estado 0, onde não ocorre forame incisivo entre pré-maxilas e palatinos, e *Sphagesaurus huenei*, mostrando o estado 1, com a ocorrência do forame incisivo entre pré-maxilas e palatinos (Modificados de PRICE, 1959 e POL, 2003 respectivamente). Escalas: 2 cm. ... 124
- Figura 73 - Crânios em vista lateral direita de *Mariliasuchus amarali* (a), evidenciando o estado 0, sem entalhe entre pré-maxila e maxila e *Baurusuchus pachecoi* (b), mostrando o estado 1, com entalhe entre pré-maxila e maxila (modificados de ANDRADE, 2005 e RIFF & KELLNER, 2001 respectivamente). Escalas: 2 cm (a); 5 cm (b). 125
- Figura 74 - Crânios de *Sebecus icaeorhinus* (a) em vista lateral, mostrando a ausência do forame na sutura pré-maxila-maxila e *Araripesuchus gomesii* (b) em vista látero-dorsal, apontando a presença de um pequeno forame na sutura pré-maxila-maxila (seta vermelha) (modificada de GASPARINI, 1981 e foto do autor respectivamente). Escalas: 2 cm..... 125
- Figura 75 - Crânios em vista dorsal de *Anatosuchus minor* (a), mostrando o estado 0, com contato nasal-frontal transversal em relação ao eixo principal do crânio; *Metriorhynchus casamiquelai* (b), evidenciando o estado 1 com contato nasal-frontal inclinado ântero-mesialmente com nasais separados pelas porções proximais dos frontais; *Alligator mississippiensis* (c), apresentando o estado 2, com contato nasal-frontal reduzido pelos pré-frontais (modificadas de SERENO *et al.*, 2003, e POOLEY & GANS, 1976 respectivamente). Escalas: 2 cm (a, b); 5 cm (c). 126
- Figura 76 - Crânios em vista lateral esquerda de *Dibothrosuchus elaphros* (a), evidenciando o estado 0, sem forames neurovasculares na superfície da maxila, e lateral direita de *Sphagesaurus huenei* (b), mostrando o estado 2, com presença de forames

- neurovasculares (seta cinza) na superfície da maxila (modificados de WU & CHATTERJEE, 1993 e POL, 2003 respectivamente). Escalas: 2 cm. 126
- Figura 77 - Crânios em vista lateral esquerda de *Dibothrosuchus elaphros*, evidenciando o estado 0, com fenestra pré-orbitária (em cinza) tão grande quanto a órbita; *Araripesuchus gomesii* (b), mostrando o estado 1; *Notosuchus terrestris* (c), indicando o estado 2, com fenestra pré-orbitária bem menor do que a órbita; *Sebeccus icaeorhynus* (d), representando o estado 3, sem fenestra pré-orbitária (modificados de WU & CHATTERJEE, 1993, HECHT, 1991, BONAPARTE, 1991, GASPARINI, 1981 respectivamente). Escalas: 2 cm. 127
- Figura 78 - Crânios em vista dorsal de *Terrestrisuchus gracilis*, exemplificando o estado 0, com frontais não fusionados e de *Araripesuchus gomesii*, mostrando o estado 1, onde os frontais estão fusionados (modificados de CRUSH, 1984 e HECHT, 1991 respectivamente). Escalas: 2 cm. 128
- Figura 79 - Crânios em vista lateral de *Postosuchus*, evidenciando o estado 0, onde o pós-orbital está localizado anteriormente ao jugal e *Orthosuchus stormbergi* (b), indicando o estado 1, com pós-orbital localizado medialmente/internamente em relação ao jugal (modificadas de PARRISH, 1993 e NASH, 1975 respectivamente). Escalas: 5 cm (a); 2 cm (b). 129
- Figura 80 - Crânios em vista dorsal de *Metriorhynchus casamiquelai* (a), apresentando o estado 0, fenestra supratemporal mais longa do que a órbita; *Dibothrosuchus elaphros* (b), mostrando o estado 1, com a fenestra supratemporal aproximadamente do mesmo comprimento da órbita; e *Anatosuchus minor* (c), evidenciando fenestra supratemporal menor do que a órbita (modificadas de GASPARINI & DIAZ, 1977, WU & CHATTERJEE, 1993 e SERENO *et al.*, 2003 respectivamente). Escalas: 2 cm. 130
- Figura 81 - Esquema de um corte transversal de crânios hipotéticos na altura do focinho em frente às órbitas mostrando o estado 0 (a) e o estado 1 (b) (Esquema do autor). Escala: sem escala. 131
- Figura 82 - Vista ventral dos crânios de *Dibothrosuchus elaphros*, mostrando o estado 0, onde o vômer está exposto no palato e de *Araripesuchus gomesii*, evidenciando o estado 1, com as maxilas encobrendo o vômer (modificados de WU & CHATTERJEE, 1993 e PRICE, 1959 respectivamente). Escalas: 2 cm. 131
- Figura 83 - Crânios em vista ventral de *Dibothrosuchus elaphros* (a), mostrando o estado 0, com coanas entre maxilas e palatinos, *Candidodon itapecuruense* (b), evidenciando o estado 1, com coanas entre palatinos e pterigóides e *Caiman crocodilus yacare* (c), apresentando o estado 2, com coanas encerradas pelos pterigóides (modificadas de WU & CHATTERJEE, 1993, NOBRE & CARVALHO, 2002 e foto do autor respectivamente). Escalas: 2 cm. 132
- Figura 84 - Crânios em vista ventral de *Dibothrosuchus elaphros* (a), evidenciando o estado 0, onde as coanas e a depressão posterior a elas (em vermelho) são amplamente separadas, Crocodilo I (b), mostrando o estado 1, com as coanas confluentes mas separadas por um septo e *Bernissartia fagesii* (c), apresentando o estado 2 com coanas confluentes sem septo (modificada de WU & CHATTERJEE, 1993, BUSCALIONI & SANZ, 1990 e foto do autor respectivamente). Escalas: 2 cm. 133
- Figura 85 - Vista ventral dos crânios de *Orthosuchus stormbergi* (a), evidenciando o estado 0, com ectopterigóide orientado lateralmente ou levemente anterolateralmente (seta) e *Notosuchus terrestris* (b), mostrando o estado 1, com pterigóide orientado anteriormente, subparalelamente ao eixo longitudinal do crânio (seta) (modificados de NASH, 1975 e MARTINELLI, 2003 respectivamente). Escalas: sem escala (a); 2 cm (b). 133

- Figura 86 - Crânio de *Hemiprotosuchus leali* em vista occipital, mostrando o estado 1, com côndilo lateral do quadrado expandido ventralmente (seta) (modificada de BONAPARTE, 1971). Escala: 2 cm. 134
- Figura 87 - Vista occipital dos crânios de *Orthosuchus stormbergi* (a), mostrando o estado 0, com o côndilo occipital dirigido posteriormente e *Notosuchus terrestris* RN-1048 (b), evidenciando o estado 1, com côndilo occipital dirigido póstero-ventralmente (seta vermelha) (modificado de NASH, 1975 e foto do autor respectivamente). Abaixo das figuras, um esquema mostra a inclinação e direção do côndilo nos dois casos em relação ao plano horizontal. Escalas: 2 cm. 135
- Figura 88 - Vista ventral do crânio do Crocodilo I (a), mostrando o estado 1, com ramos divergentes anteriormente e paralelos posteriormente e mandíbula de *Comahuesuchus brachybucalis* (b), evidenciando o estado 0, com ramos fortemente divergentes anteriormente e paralelos posteriormente (foto do autor e modificada de BONAPARTE, 1991 respectivamente). Escalas: 2 cm. 135
- Figura 89 - Vista medial da mandíbula de *Dibothrosuchus elaphros* (a), mostrando o estado 0, onde o esplenial não participa da sínfise (em vermelho), vista ventral do crânio de *Araripesuchus gomesii* (b), apontando o estado 1, com esplenial participando da sínfise e compondo menos da metade desta (barra vermelha), vista ventral do crânio de *Metriorhynchus casamiquelai* (c), evidenciando o estado 2, com esplenial amplamente envolvido na sínfise (barra vermelha) (modificadas de WU & CHATTERJEE, 1993, foto do autor e GASPARINI & DIAZ, 1977 respectivamente). Escalas: 2 cm (a); 5 cm (c). 136
- Figura 90 - Mandíbula de *Mariliasuchus amarali* em vista dorsal, evidenciando o estado 1 (a), com espleniais não fusionados, com sutura evidente (seta branca), e sínfise mandibular do Crocodilo II em vista dorsal mostrando o estado 1 (b), com espleniais fusionados (modificado de HUSSAN *et al.*, 2006 e foto do autor respectivamente). Escalas: 2 cm. 137
- Figura 91 - Esquema de corte transversal da mandíbula em duas situações diferentes, indicando o estado 0 (a), com dentário verticalizado e o estado 1 (b), com o dentário transversalmente expandido (esquema do autor). Escala: sem escala. 137
- Figura 92 - Crânio de *Dibothrosuchus elaphros* (a), mostrando o estado 0, com o dentário estendendo-se posteriormente abaixo da fenestra mandibular e *Sebecus icaeorhinus* (b), evidenciando o estado 1, onde o dentário não se estende abaixo da fenestra mandibular (modificados de WU & CHATTERJEE, 1993 e GASPARINI, 1981 respectivamente). Escalas: 2 cm (a) e 5 cm (b). 138
- Figura 93 - *Sebecus icaeorhinus* (a), mostrando o estado 0, com presença de fenestra mandibular (em cinza), e *Metriorhynchus casamiquelai* (b), evidenciando o estado derivado que é a ausência de fenestra mandibular (modificados de GASPARINI, 1981 e GASPARINI & DIAZ, 1977 respectivamente). Escalas: 5 cm. 138
- Figura 94 - Crânio de *Terrestrisuchus gracilis* (a), evidenciando o estado 0, com a articulação quadrado (barra vermelha) – articular (barra azul) praticamente do mesmo tamanho, e articulação quadrado (barra vermelha) – articular (barra amarela) em *Notosuchus terrestris* (b), mostrando o estado 1, onde a faceta articular é praticamente três vezes maior do que o côndilo do quadrado (modificado de CRUSH, 1985 e foto do autor). Escalas: 2 cm. 139
- Figura 95 - Vista lateral do crânio de *Alligator mississippiensis* (a), evidenciando o estado 0, com côndilo e articulação mandibular na mesma altura; vista occipital do crânio de *Dibothrosuchus elaphros* (b), indicando o estado 1, com junta mandibular abaixo do côndilo, mas acima da série dentária; vista occipital do crânio de *Terrestrisuchus gracilis* (c), mostrando o estado 2, com articulação mandibular abaixo do côndilo occipital e no

- mesmo nível da série dentária; vista occipital do crânio de *Comahuesuchus brachybucalis* (d), apontando o estado 3, com junta mandibular abaixo do côndilo e da série dentária (modificados de POOLEY & GANS, 1976, BONAPARTE, 1991, CRUSH, 1984 e NASH, 1975 respectivamente). Escalas: sem escala (a), 2 cm (b e c), 5 mm (d)..... 140
- Figura 96 - *Simosuchus clarki*, apontando o estado 0, onde existem 5 dentes na pré-maxila, *Araripesuchus gomesii*, representando o estado 1, com quatro dentes na pré-maxila, e *Notosuchus terrestris* que possui o estado 2, com três dentes na pré-maxila *Chimaerasuchus paradoxus*, mostrando o estado 3, com apenas dois dentes na pré-maxila (modificados de BUCKLEY *et al.*, 2000, PRICE, 1959, GASPARINI, 1971, WU & SUES, 1996 respectivamente). Escalas: 2 cm. 140
- Figura 97 - Crânios em vista lateral esquerda de *Anatosuchus minor*, exemplificando o estado 0, onde o último dente da pré-maxila é do mesmo tamanho dos anteriores, *Candidodon itapecuruense*, com último dente da pré-maxila menor que o anterior, representando o estado 1, e *Notosuchus terrestris*, mostrando o estado 2, onde o dente é maior do que o anterior (modificados de SERENO *et al.*, 2003, NOBRE & CARVALHO, 2002 e BONAPARTE, 1991 respectivamente). Escalas: 2 cm. 141
- Figura 98 - Vista ventral dos crânios de *Anatosuchus minor* (a), onde ocorre o estado 0, com dentes maxilares de coroa circular; *Baurusuchus pachecoi* (b), mostrando o estado 1, com coroa com face labial mais convexa do que a face lingual (seta cinza); *Terrestrisuchus gracilis* (c), evidenciando o estado 2, com coroas comprimidas e orientadas paralelamente ao eixo principal do crânio; *Sphagesaurus huenei* (d), apontando o estado 3, com coroa comprimida obliquamente disposta (modificados de SERENO *et al.*, 2003, RIFF & KELLNER, 2001, CRUSH, 1984 e POL, 2003 respectivamente). Escalas: 5 cm (a e b); 2 cm (c e d)..... 142
- Figura 99 - Dentes sem constrição na base da coroa em *Baurusuchus pachecoi* (a), evidenciando o estado 0, e dentes mandibulares posteriores de *Simosuchus clarki* (b), mostrando o estado 1, dentes com constrição na base da coroa (modificados de RIFF & KELLNER, 2001 e BUCKLEY *et al.*, 2000 respectivamente). Escalas: 5 mm (a); 1 cm (b)..... 142
- Figura 100 - Vista palatal do crânio de *Chimaerasuchus paradoxus* (a), evidenciando o estado 0 com dentes sem carena, esquema (b), indicando o estado 1, com dentes com carenas lisas (à esquerda seção transversal e à direita formato geral), (c), apresentando o estado 2, com dentes com carenas crenuladas (seta vermelha), e *Baurusuchus pachecoi* (d), mostrando o estado 3, com carenas serrilhadas nos dentes (modificadas de WU & SUES, 1996, esquema do autor, foto do autor e RIFF & KELLNER, 2001 respectivamente). Escalas: 2 cm (a, c); 5 mm (d). 143
- Figura 101 - Dentes maxilares posteriores de *Sebecus icaeorhinus* (a), indicando o estado 0, sem cúspides, *Simosuchus clarki*, apresentando o estado 1, com cúspides arranjadas em linha, *Malawisuchus mwakasyungutiensis* (c), evidenciando o estado 2, com uma cúspide maior no centro e outras menores arranjadas em um cingulo, *Chimaerasuchus paradoxus* (d), mostrando o estado 3, com cúspides arranjadas em fileiras longitudinais (modificados de GASPARINI, 1981, BUCKLEY *et al.*, 2000, GOMANI, 1997 e WU & SUES, 1996 respectivamente). Escalas: 5 cm (a), 2 mm (b e c), 2 cm (d). 143
- Figura 102 - Dentição anterior de *Uruguaysuchus* sp., evidenciando o estado 0 (a) e *Mariliasuchus amaralis*, mostrando dentes procumbentes, estado 1 (voltados para frente e para fora) (b) (modificados de RUSCONI, 1933 e ANDRADE, 2005, respectivamente). Escalas: sem escala (a); 2 cm (b). 144
- Figura 103 - Vértébras cervicais 4 a 6 de *Terrestrisuchus gracilis* (a), mostrando o estado 0, com espinhos neurais cervicais ântero-posteriormente amplos, *Melanosuchus niger* (c),

- evidenciando o estado 2, com todos os espinhos neurais de seção arredondada (modificadas de Crush, 1984 [a] e Sereno, 1991 [b e c] respectivamente). Escalas: 5 mm (a); sem escala (b e c)..... 144
- Figura 104 - Vértex dorsais de *Uruguaysuchus aznarezi* (a), em vistas lateral esquerda e dorsal respectivamente, evidenciando o estado 0 com processo transversal baixo e laminar e de *Dibothrosuchus elaphros* (b), em vista lateral direita (vértebra dorsal anterior) mostrando o estado 1, com processo transversal dorsoventralmente alto (modificadas de RUSCONI, 1933 e WU & CHATTERJEE, 1993 respectivamente). Escalas: 2 cm (a); 1 cm (b). 145
- Figura 105 - Esquema de uma vértebra anfiplática (a), anficélica (b) e de uma procélica (c) (modificado de BUFFETAUT, 1979). Sem escala. 146
- Figura 106 - Escápula direita de *Notosuchus terrestris* (a), representando o estado 0, no qual as bordas anterior e posterior apresentam acentuada concavidade, *Dibothrosuchus elaphros* (b), apresentando o estado 1, onde a borda anterior apresenta acentuada concavidade e a borda posterior é relativamente retilínea, *Protosuchus richardsoni* (c), mostrando o estado 2, onde a borda anterior apresenta acentuada concavidade e a borda posterior é convexa, e *Metriorhynchus* sp. (d), apontando o estado 3, com bordas anterior e posterior retilíneas (foto do autor em a e as outras figuras modificadas de WU & CHATTERJEE, 1993, COLBERT & MOOK, 1951 e HUA & BUFFETAUT, 1997 respectivamente). Escalas: 2 cm (a, b, c), 10 cm (d)..... 146
- Figura 107 - Esqueleto de *Postosuchus* sp. (a), mostrando o estado 0, com coracóide não mais do que metade do comprimento da escápula e escápula e coracóide direitos de *Baurusuchus* sp. (b), evidenciando o estado 1, com coracóide e escápula praticamente do mesmo tamanho (modificada de FARLOW & BRETT-SURMAN, 1997 e BERTINI *et al.*, 1999 respectivamente). Escalas: 1 m (a); 5 cm (b). 147
- Figura 108 - Úmero direito de *Dibothrosuchus elaphros* (a) em vista posterior, mostrando o estado 0, com diáfise praticamente retilínea, e úmero direito de *Alligator mississippiensis* (b) em vista posterior, evidenciando o estado 1, com curva pronunciada na diáfise. (modificado de WU & CHATTERJEE, 1993 e foto do autor, respectivamente). Escalas: 2 cm..... 147
- Figura 109 - Esquema de seção da diáfise da ulna mostrando o estado 0 (a), com diáfise aproximadamente circular e o estado 1 (b), com a diáfise algo comprimida (esquema do autor). Escalas: sem escala..... 148
- Figura 110 - Detalhe da mão de *Geosaurus* (a), mostrando o estado 0, onde radial e ulnar são curtos e massivos e radial e ulnar de *Uruguaysuchus aznarezi* (b), evidenciando o estado 1, em que são alongados (modificadas de BUFFETAUT, 1982 e RUSCONI, 1933 respectivamente). Escalas: sem escala (a); 2 cm (b). 148
- Figura 111 - Esta figura ilustra os estados para os caracteres 59 e 60. Cintura escapular de *Protosuchus richardsoni* espelhada (a), evidenciando o estado 0 para os caracteres 59 e 60, com púbis (à esquerda) excluído do acetábulo e processo anterior do ílio pronunciado, e de *Alligator mississippiensis* (b), mostrando o estado 1 dos caracteres 59 e 60, com púbis (à esquerda) excluído do acetábulo e processo anterior do ílio pequeno (modificado de COLBERT & MOOK, 1951 e foto do autor, respectivamente). Escalas: 2 cm..... 148
- Figura 106 - Matriz de dados parcial de Carvalho *et al.* (2004), mostrando apresentação táxon por táxon, com os estados inseridos em seqüência e sem numeração. 151
- Figura 112 - Cladograma de consenso estrito de 2 cladogramas mais parcimoniosos (MARTINELLI, 2003). Os notossúquios estão representados no nó indicado pela seta de acordo com o autor (sinapomorfias: número reduzido de dentes maxilares; pré-maxila e maxila com dois planos de exposição)..... 153

Figura 113 - Cladogramas mais parcimoniosos (93 passos; Ci: 0,611; Ri: 0,389) obtidos com as alterações na matriz de Martinelli (2003), de acordo com os critérios mostrados acima, utilizando-se o PAUP 3.1.1.....	157
Figura 114 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de consenso de maioria (b) dos sete cladogramas mais parcimoniosos representados na figura 113	157
Figura 115 - Cladogramas mais parcimoniosos (92 passos, Ci: 61, Ri: 63) obtidos com as alterações na matriz de Martinelli (2003), de acordo com os critérios mostrados acima, utilizando-se o NONA 2.0.	158
Figura 116 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de maioria (b) (99 passos, Ci: 57, Ri: 55) dos quatro cladogramas mais parcimoniosos representados na figura 115	158
Figura 117 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de consenso de maioria (b) de 7 cladogramas mais parcimoniosos obtidos da análise da matriz de dados modificada de Martinelli (2003) através de busca exaustiva pelo programa Paup 3.1.1.	159
Figura 118 - Cladograma de consenso estrito de 9 cladogramas mais parcimoniosos (POL, 2003). Os notossúquios estão representados em negrito.....	160
Figura 119 - Consenso estrito (a) e de maioria (b) de 270 cladogramas mais parcimoniosos (528 passos; Ci: 0,449; Ri: 0,640) obtidos pelo PAUP com a análise da matriz modificada de Pol (2003).....	164
Figura 120 - Consenso estrito (551 passos, Ci: 37, Ri: 57) (a) e de maioria (498 passos, Ci: 41, Ri: 63) (b) de 289 cladogramas mais parcimoniosos (Ci: 41, Ri: 64) obtidos com análise heurística pelo NONA 2.0.....	165
Figura 121 - Análise realizada sem <i>Candidodon</i> . Consenso estrito de 30 cladogramas mais parcimoniosos obtidos com o Programa NONA 2.0 (hold 100; 10 réplicas Mult* N; Multiple TBR + TBR).....	166
Figura 122 - Consenso estrito de 16 cladogramas mais parcimoniosos (WU & SUES, 1996). Os autores não consideram o clado Notosuchia e os crocodiliformes atribuídos à Família Notosuchidae são representados em negrito. O grupo externo não foi representado.	167
Figura 123 - Cladogramas de consenso estrito (a), consenso semiestrito (b) e consenso de maioria (c) de quarenta e quatro cladogramas mais parcimoniosos (147 passos; Ci: 0,599; Ri: 0,739) obtidos pelo PAUP com as alterações feitas na matriz de Wu & Sues (1996).	171
Figura 124 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de consenso de maioria (b) de 16 cladogramas mais parcimoniosos (246 passos; Ci: 0,411; Ri: 0,552) gerados sem ordenamento dos estados de caráter nesta análise pelo programa Paup 3.1.1. Os notossúquios estão agrupados dentro do retângulo.....	176
Figura 125 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de consenso de maioria (b) de 16 cladogramas mais parcimoniosos gerados pelo Nona (240 passos; Ci: 0,390; Ri: 0,550). Os notossúquios estão agrupados dentro do retângulo.	178
Figura 126 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de consenso de maioria (b) de oito cladogramas mais parcimoniosos (248 passos; Ci: 0,407; Ri: 0,550) obtidos com ordenamento dos caracteres 1, 13, 26 e 35 pelo programa Paup 3.1.1.	181
Figura 127 - Cladograma de consenso estrito de 6 cladogramas mais parcimoniosos gerados pelo PAUP 3.1.1 acrescentando-se Crocodilo I e Crocodilo II à análise de Andrade (2005). Táxons com mais de um estado foram considerados polimórficos. Foi utilizada a estratégia de busca heurística, “ <i>stepwise addition</i> ” opção “ <i>as is</i> ”, “ <i>branch swapping</i> ” com TBR. Os grupos externos são Sphenosuchia e Protosuchia. (L: 524; Ci: ; Ri:).	182
Figura 128 - Cladograma de consenso estrito de 325 cladogramas mais parcimoniosos gerados pelo Nona, acrescentando-se Crocodilo I e Crocodilo II à análise de Zaher <i>et al.</i> (2006) (L: 635; Ci: 0,38; Ri: 0,67).	183

- Figura 129 - Comparação dos dentes pós-caninos de *Chimaerasuchus* com os de *Oligokyphus*, um tritilodonte, crânios em vista ventral (modificadas de WU & SUES, 1996 e BENTON, 2000 respectivamente). Escalas: 5 cm. 190
- Figura 130 - Comparação entre dentes de *Simosuchus* (a), mostrando a série dos mais anteriores (esquerda) para os mais posteriores (direita) e dente pós-canino de *Uruguaysuchus* (b) em vistas labial, mesial, lingual (da esquerda para a direita) e corte na altura da raiz com os pós-caninos do cinodonte *Riograndia* (c) mostrando achatamento buco-lingual e cúspides arranjadas em fileira (modificadas de BUCKLEY *et al.*, 2000, RUSCONI, 1933 e BONAPARTE *et al.*, 2001 respectivamente). Escalas: 1 cm (a, c); 2 mm (b)..... 191
- Figura 131 - Dentes pós-caninos de *Candidodon* (a, b) em vistas medial e oclusal, dente multicuspidado do dentário de *Malawisuchus* (c) em vistas oclusal e bucal, comparados com os dentes pós-caninos superiores do cinodonte *Pachygenelus* (d) (modificadas de CARVALHO, 1994, GOMANI, 1997 e BENTON, 2000 respectivamente). Escalas: 1 mm (a, b, d); 2 mm (c). 192
- Figura 132 - Dentição procumbente em (a) *Mariliasuchus* (notossúquio), (b) *Riograndia* (cinodonte) e (c) *Langobardisaurus* (lagarto) (modificados de ANDRADE, 2005; BONAPARTE *et al.*, 2001; RENESTO & DALLA VECHIA, 2000). Escalas 1 cm (a e c) e sem escala (b). 194
- Figura 133 - Andar alto (a) e andar espreguiçado (rastejante) (b) em aligátores durante a locomoção. A postura elevada geralmente é utilizada em deslocamentos em terra firme, enquanto a segunda é comum em substratos molhados (REILLY & ELIAS, 1998).197
- Figura 134 - Epífise proximal dos úmeros esquerdo do Crocodilo I (a), esquerdo de *Alligator mississippiensis* (b) e direito do Crocodilo II (c) em vista anterior (a e b) e posterior (c), mostrando a inclinação da superfície articular medial (fotos do autor). Escala: 2 cm. 198
- Figura 135 - Crânios de *Mariliasuchus amarali* (a) e *Belesodon magnificus* (b) em vista dorsal (modificados de Zaher *et al.*, 2006 e Abdalla & Giannini, 2002). Escalas: 1 cm (a); 4 cm (b)..... 203

ÍNDICE DE QUADROS

Quadro 1 - Medidas de elementos ósseos relativas a Crocodilo I em centímetros.....	75
Quadro 2 - Medidas de elementos ósseos relativas a Crocodilo II em centímetros.....	90
Quadro 3 - Porcentagem de dados ausentes em cada táxon analisado.....	92

SUMÁRIO

1. Introdução	1
2. Objetivos	36
3. Histórico de pesquisas sobre Notosuchia e outras formas associadas	37
4. Biogeografia dos notossúquios	43
5. O posicionamento taxonômico dos Notosuchia e suas relações com os Crocodylomorpha	47
6. Geologia Regional da área de ocorrência dos novos crocodiliformes	53
6.1 Trabalhos Anteriores	53
6.2 Grupo Parecis	55
6.3 Sistemas Depositionais: Interpretação paleoambiental do pacote onde foram encontrados os dois novos crocodiliformes	57
7. Descrição morfológica dos dois novos crocodiliformes	58
7.1 Crocodilo I	60
7.1.1 Geral – Modo de preservação e aspectos tafonômicos	60
7.1.2 Crânio	60
7.1.3 Mandíbula	64
7.1.4 Dentição	65
7.1.5 Coluna Vertebral	67
7.1.6 Cintura Escapular e Membros Anteriores	70
7.2 Crocodilo II	72
7.2.1 Geral - Modo de preservação e aspectos tafonômicos	72
7.2.2 Crânio	72
7.2.3 Mandíbula	75
7.2.4 Dentição	76
7.2.5 Coluna Vertebral	78
7.2.6 Cintura Escapular e Membros Anteriores	83
7.2.7 Cintura Pélvica e Membros Posteriores	85
8. Metodologia utilizada na análise filogenética	86
9.1 Táxons utilizados na análise	94
9.1.1 Grupo Interno	94
9.1.1.2 Breve caracterização dos Notossúquios que integraram a análise efetuada neste trabalho	96
9.1.2 Grupo externo	119
9.2 Caracteres utilizados na análise	119
9.2.1 Caracteres relacionados à morfologia geral	120
9.2.2 Caracteres cranianos	122
9.2.3 Caracteres mandibulares	135
9.2.4 Caracteres dentários	140
9.2.5 Caracteres do esqueleto axial	144
9.2.6 Caracteres de membros e cinturas	146
10. Resultados e Discussões	149
10.1 Análise de outras filogenias envolvendo notossúquios	149
10.1.1 Martinelli (2003)	152
10.1.2 Pol (2003)	159
10.1.3 Wu & Sues (1996)	166
10.2 Análise filogenética realizada neste trabalho	173

10.3 Comparações morfológicas entre Crocodilo I, Crocodilo II e os demais Notossúquios	184
10.3.1 Crânio.....	184
10.3.2 Mandíbula	186
10.3.3 Dentição	187
10.3.4 Esqueleto axial	195
10.3.5 Membros e cinturas.....	197
10.3.6 Convergências morfológicas entre os notossúquios: reflexo de endotermia?200	
11. Conclusões	204
12. Bibliografia	206
Anexo A - Matriz de caracteres produzida nesta análise	221
Anexo B - Matriz de caracteres modificados de Martinelli (2003)	222
Anexo C - Matriz de caracteres modificados de Pol (2003).....	223
Anexo D - Matriz de caracteres modificados de Wu & Sues (1996).....	224
Anexo E - Estados para Crocodilo I e Crocodilo II nas matrizes de Andrade (2005) e Zaher et al. (2006)	225
Anexo F - Número de catálogo e deposição dos espécimes estudados neste trabalho através de observação direta ou pela bibliografia	227
Anexo G – Lista de abreviações	231

1. Introdução

A partir do Projeto Caulim do Xingu (METAMAT, 2003), desenvolvido pela Companhia Matogrossense de Mineração (METAMAT) na região conhecida como Baixo Araguaia, na Região Nordeste Matogrossense (**Figura 1**), para prospecção de rochas calcárias, espécimes de dois crocodilos (**Figuras 2a e 2b**) foram encontrados em uma seqüência de origem clasto-química, depositada em um ambiente continental que variou, da base para o topo do pacote, de lacustrino raso para flúvio-eólico. A morfologia destes exemplares (aqui denominados, informalmente, Crocodilo I e Crocodilo II), com dentição heterodonte em algum grau e crânio alto, sugere que ambos (ou pelo menos um deles) façam parte de um grupo peculiar de crocodilos terrícolas do Cretáceo conhecidos como “notossúquios”¹, cujo *status* taxonômico, todavia, é bastante controverso.

Atualmente é simples definir os crocodilianos. São répteis carnívoros de hábitos semi-aquáticos que possuem uma pesada armadura dérmica, uma estrutura análoga ao diafragma dos mamíferos, um coração com quatro câmaras e dentição indiferenciada, entre outras características. Porém, a história dos crocodilianos, ao longo do tempo, produziu formas adaptadas a diferentes ambientes, desde aquelas com adaptações extremas ao ambiente aquático até outras com adaptações muito fortes para a vida em terra, passando, ainda, por várias semi-aquáticas (BUFFETAUT, 1979).

Os crocódilomorfos compreendem o grupo composto por esfenossúquios e crocódiliformes (BENTON & CLARK, 1988) como representado pela **figura 3**.

¹ Apesar dos “notossúquios” formarem um grupo tradicionalmente reconhecido, são tratados por alguns autores como um táxon parafilético. Desse modo, preferiu-se representá-lo entre aspas até sua definição, no âmbito deste trabalho.

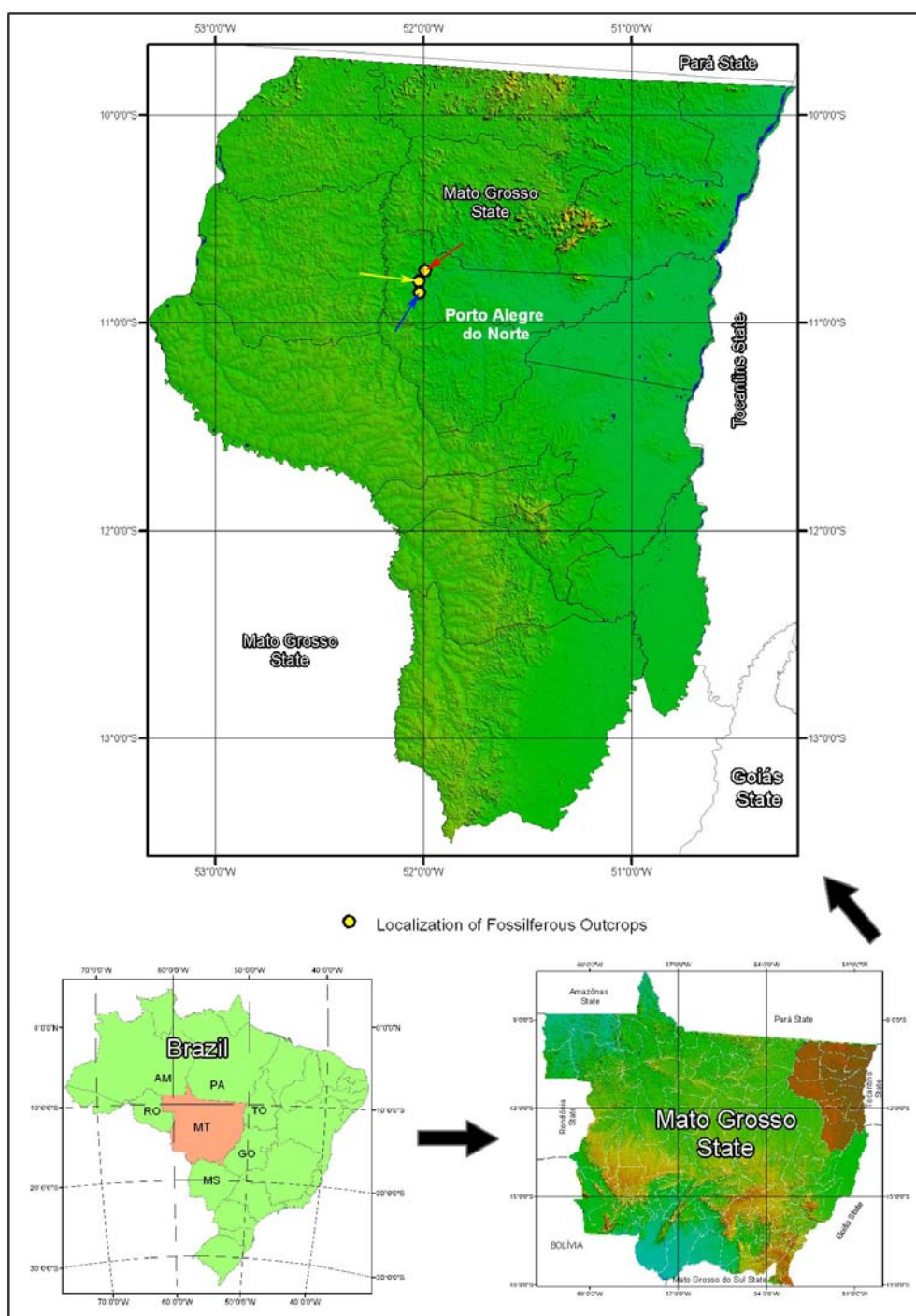


Figura 1 – Mapa da região explorada em Mato Grosso, mostrando as três localidades de onde provém os restos de crocodilomorfos encontrados (produzido por Elvis Kley Alves - METAMAT). A seta vermelha indica a localidade onde foi encontrado o Crocodilo II, a seta amarela indica o local de onde vêm restos fragmentados de crocodilos e escamas de peixes, e a seta azul indica o local onde foi encontrado o Crocodilo I.

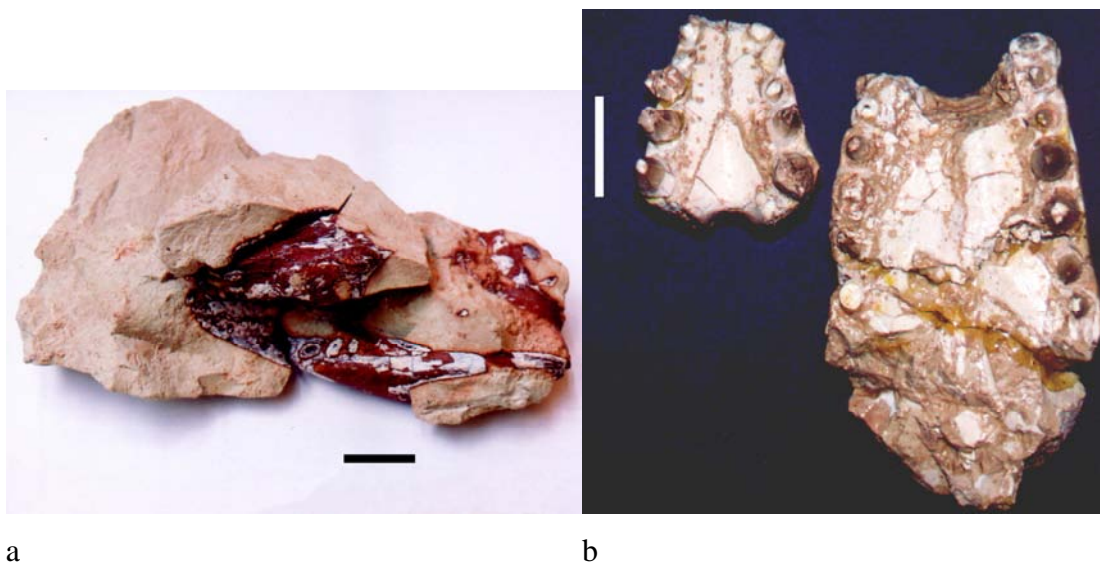


Figura 2 - Restos cranianos dos dois novos crocodylomorfos encontrados em Mato Grosso, Crocodilo I (a) e Crocodilo II (b) em estágio inicial da preparação (Fotos do autor). Escalas: 2 cm.

Os crocodylomorfos (**Figura 3**) incluem formas recentes (os Eusuchia, **Figuras 4, 5 e 6**) que compreendem um pequeno grupo de oito gêneros de crocodilos, aligátors e gaviais, que vivem em águas doces e salgadas dos trópicos. Esta limitada diversidade moderna não reflete a grande amplitude de variações do grupo desde seu surgimento, 220 milhões de anos atrás. Seus primeiros representantes foram pequenos insetívoros cursoriais terrícolas como *Sphenosuchus* ou *Terrestrisuchus*, caracterizados por membros delgados e longos, radial e ulnar alongados, coracóide com um longo espinho apontado para trás, pélvis com acetábulo aberto e dentes pontiagudos (MORALES, 1997; BENTON, 2000; NAISH, 2001). Desta forma, os crocodilos atuais, com crânios achatados dorsoventralmente e outras adaptações para o hábito aquático, possuem características bastante derivadas, comparados àqueles animais.

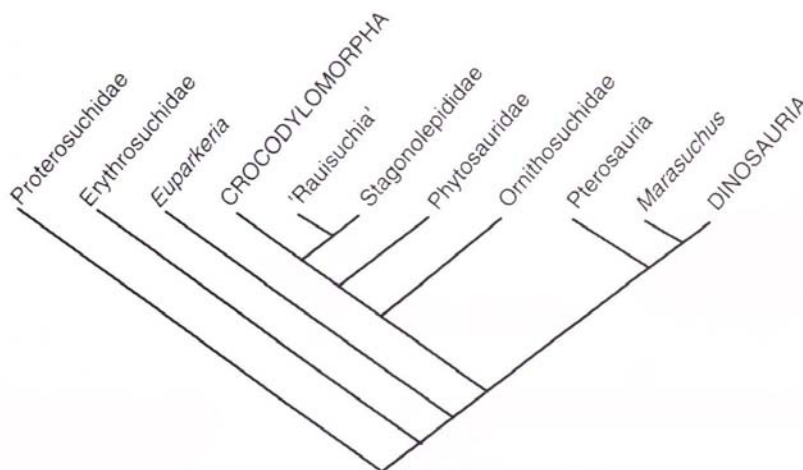


Figura 3 - Cladograma mostrando as relações dos crocodilomorfos com outros arcossauros (BENTON, 2000).

Os crocodiliformes, se analisados com base na posição das coanas (**Figura 4**), incluem os três grupos tradicionalmente utilizados para designar os crocodilos atuais e fósseis: Protosuchia, Mesosuchia e Eusuchia (*sensu* BENTON & CLARK, 1988). Alguma discussão sobre diferenças cranianas entre os grupos, especialmente com base na região ótica e variações no quadrado e esquamosal, pode ser encontrada em Hecht & Tarsitano (1983). Em análises mais abrangentes, porém, esta separação mostra-se parafilética (**Figura 5**).

Os primeiros crocodiliformes foram formas cursoriais como *Protosuchus* (COLBERT & MOOK, 1951) e *Hemiprotosuchus* (BONAPARTE, 1971) que apareceram no eojurássico. Eram animais pequenos (1m de comprimento) e quadrúpedes, com os membros posteriores maiores do que os anteriores (BENTON, 2000). Caracteres diagnósticos dos crocodiliformes incluem: superfície externa dos ossos cranianos e mandibulares altamente esculpturados, com escavações e ranhuras; e um amplo entalhe, aberto lateralmente, entre pré-maxila e maxila (WU *et al.*, 1997).

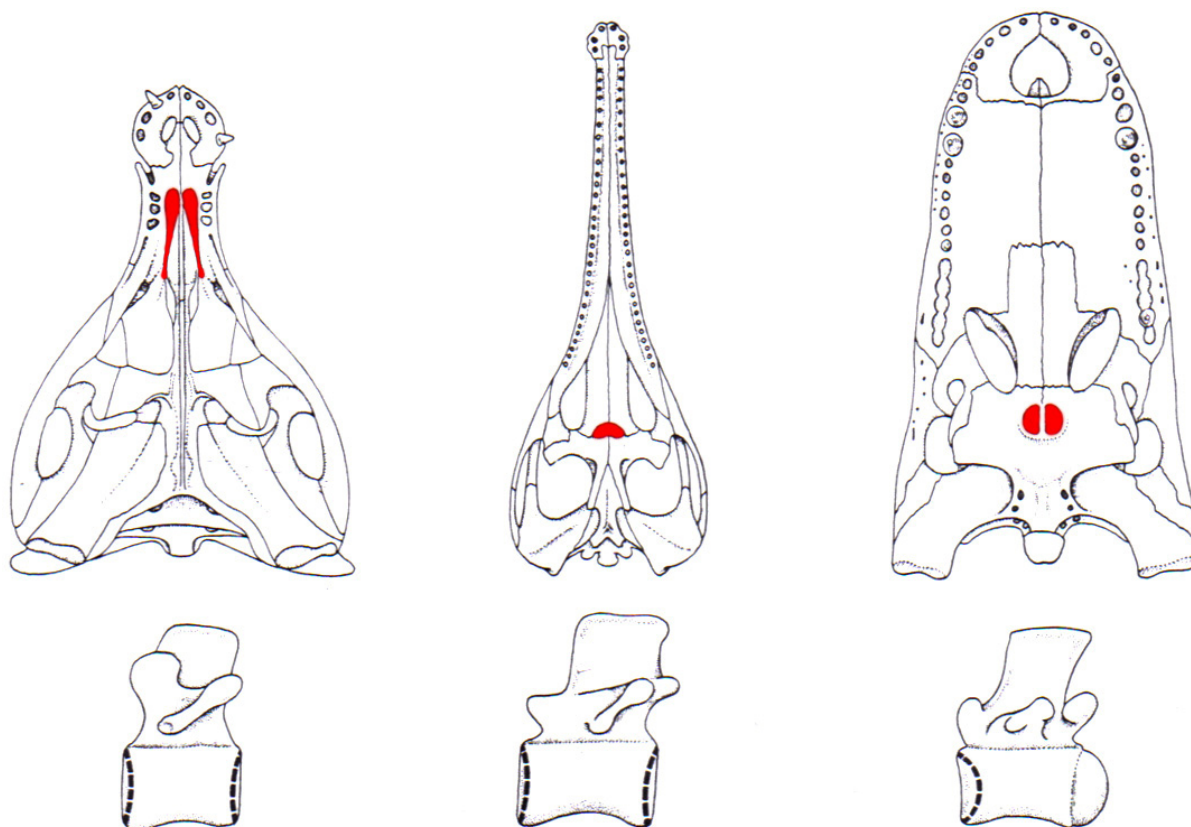


Figura 4 – Posição das coanas (em vermelho) e forma dos centros vertebrais nas subordens Protosuchia (a), Mesosuchia (b) e Eusuchia (c), representados por *Orthosuchus stormbergi*, *Steneosaurus durobrivensis*, e *Albertochampsia langstoni*, respectivamente. As coanas são indicadas em cinza e as vértebras encontram-se representadas em vista lateral esquerda (modificado de BUFFETAUT, 1979).

Nos Protosuchia como *Protosuchus*, o crânio é ornamentado com depressões irregulares na superfície, característica retida em crocodilos modernos, e a porção posterior do teto craniano é quadrada, em vista dorsal, por causa da grande projeção posterior dos esquamossais em ambos os lados. Também existem ossos palpebrais adicionais, uma evolução independente vista também em alguns dinossauros ornitíscuios (Benton, 2000).

Os Mesosuchia, grupo tradicional cunhado por Huxley em 1875, formam um grupo parafilético (**Figura 5**) contendo uma grande diversidade de formas (BUFFETAUT, 1982; HECHT, 1991; CLARK, 1994). Whetstone & Whybrow (1983 *apud* BENTON & CLARK, 1988) cunharam o termo Mesoeucrocodylia, para incluir os Eusuchia e Mesosuchia. Hua & Buffetaut (1997) argumentam que Mesosuchia é um grupo que corresponde a um grado e não a um clado.

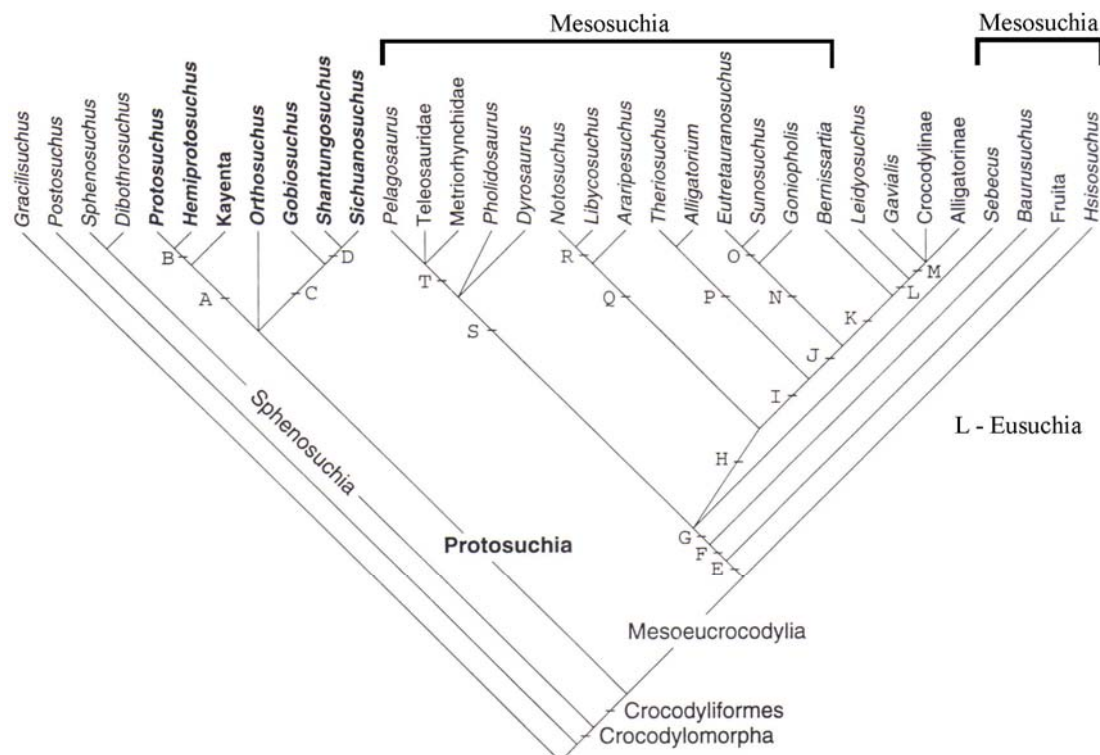


Figura 5 - Esta figura mostra as relações entre os crocodylomorfos e evidencia o parafiletismo dos Mesosuchia para a antiga separação entre Protosuchia, Mesosuchia e Eusuchia, feita com base na estrutura do palato (modificado de WU *et al.*, 1997).

Os Thalatosuchia compreendem um grupo antigo de crocodilos marinhos com palato do tipo mesossuquiano (com coanas entre palatinos e pterigóides), mais bem conhecidos do Jurássico (BENTON, 2000). Teleosauridae e Metriorhynchidae (**Figura 5**), pertencentes aos Thalatosuchia, não apresentavam crânio altamente esculpado (TYKOSKY *et al.*, 2002), mas eram aquáticos e possuíam crânios longos e achatados dorsoventralmente. Destes, os que apresentam características mais derivadas seriam os Metriorhynchidae, com várias adaptações à vida aquática (HUA & BUFFRENIL, 1996). Crânios esculpados têm sido indicados como uma adaptação ao hábito aquático e para reforço de um crânio achatado dorsoventralmente (BUSBEY, 1995). Curiosamente, porém, estes primeiros Mesoeucrocodylia (aquáticos) descendentes de crocodylomorfos terrícolas com crânio altamente esculpado, não possuíam tal feição.

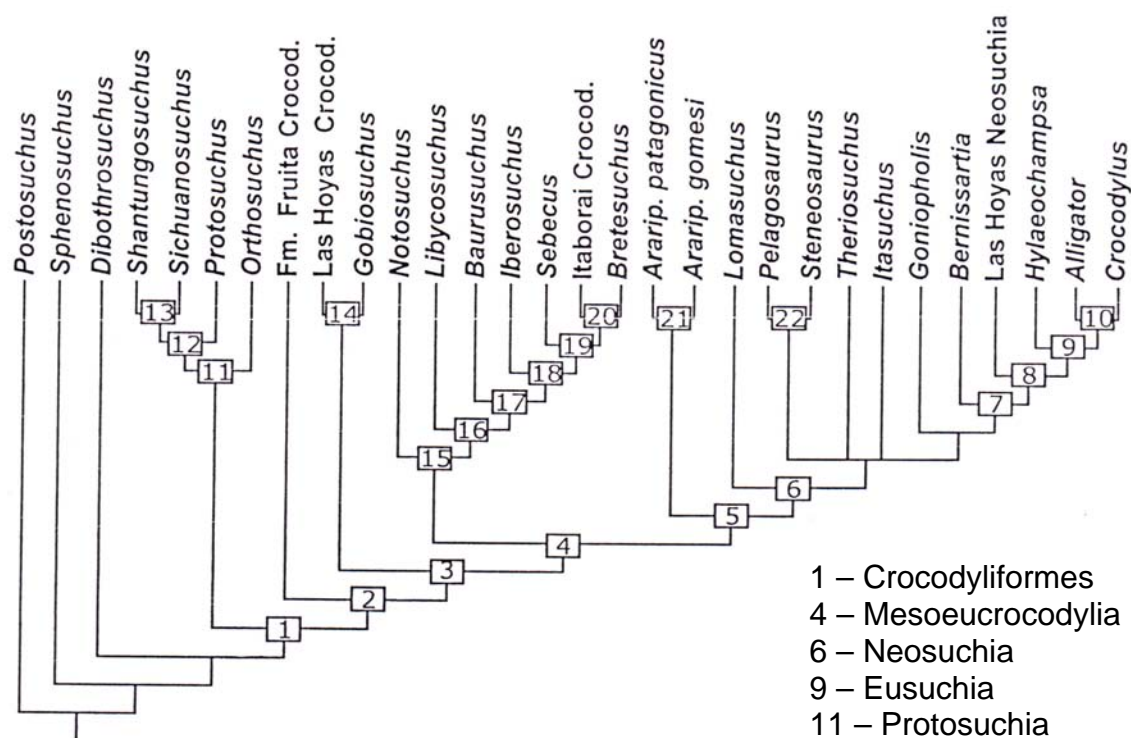


Figura 6 – Uma das propostas de relacionamento entre os grupos discutidos no texto. As formas de “Mesosuchia” estão entre Protosuchia e Eusuchia (modificado de ORTEGA *et al.*, 2000).

As formas mais notáveis, dentre os Mesoeucrocodylia, são os notossúquios. No âmbito do presente trabalho, são considerados notossúquios aqueles crocodilos pertencentes à Infraordem Notosuchia (*sensu* POL & APESTEGUIA, 2005), reunindo formas terrícolas, cursoriais, com focinho curto, alto e tubular ou achatado dorsoventralmente e em forma de ferradura, coanas encerradas por palatinos e pterigóides e dentição heterodonte em algum grau. Nesta situação podemos incluir os gêneros *Notosuchus*, *Malawisuchus*, *Chimaerasuchus*, *Uruguaysuchus*, *Mariliasuchus*, *Comahuesuchus*, *Simosuchus*, *Anatosuchus*, *Araripesuchus*², *Candidodon*, *Sphagesaurus*, *Libycosuchus* e outros novos táxons em processo de descrição como Crocodilo I e Crocodilo II do Mato Grosso.

A melhor reconstituição para o esqueleto completo de um “notossúquio” é a de *Araripesuchus* (HECHT, 1991) (**Figura 7**), que inclui os exemplares mais completos encontrados, além do fato de se conhecerem pelo menos quatro espécies para o gênero (*A. gomesii*, *A. wegneri*, *A. patagonicus*). Recentemente, foi apresentada uma nova espécie de Madagascar (TURNER, 2004), ainda sem descrição formal. Esta

² Entretanto, vários trabalhos recentes (ORTEGA *et al.*, 2000; POL, 2003) posicionam *Araripesuchus* mais proximamente aos Eusuchia, o que tornaria Notosuchia um clado parafilético.

reconstituição permite entender a postura ereta destes interessantes crocodilos. Embora existam divergências quanto ao *status* taxonômico de *Araripesuchus* em relação aos demais “notossúquios”, o padrão da morfologia pós-craniana deste táxon representa bastante bem o conjunto de formas que estão sendo analisadas no presente trabalho.

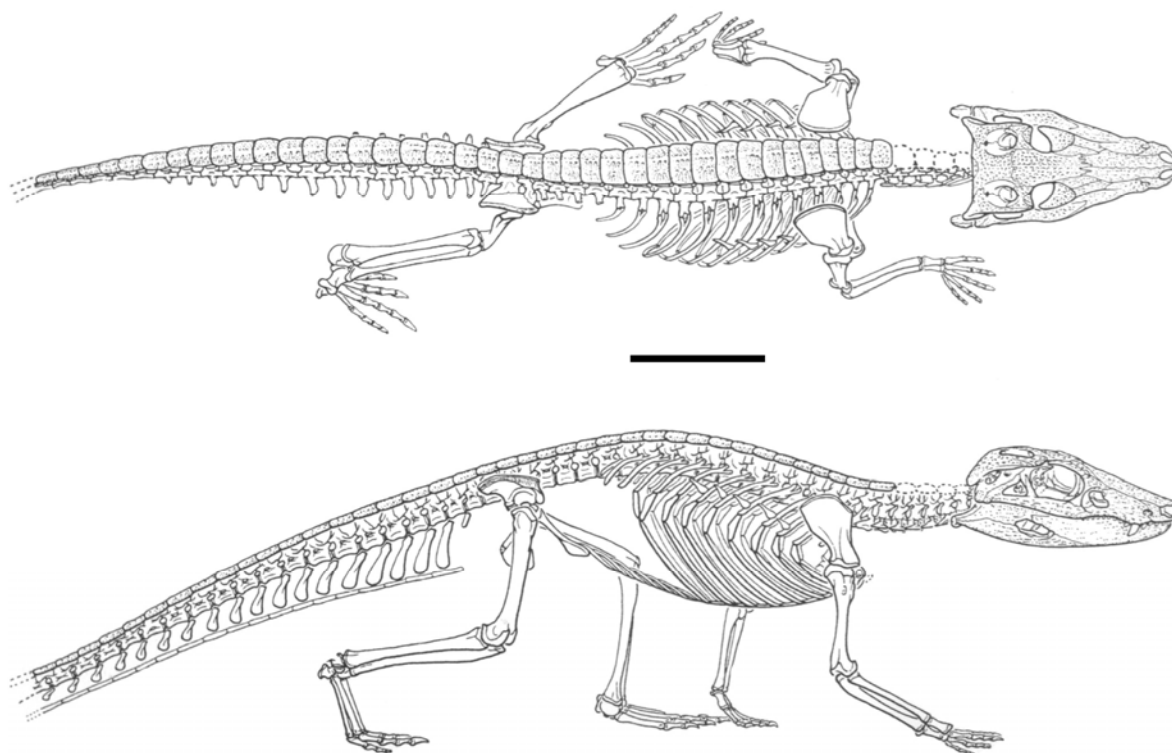


Figura 7 – Reconstituição de *Araripesuchus gomesii*, mostrando uma postura alta dos membros em relação ao corpo, proporcionando ao animal mais agilidade. Além disto, evidencia crânio alto e cobertura dérmica (retirada do lado direito para não impedir a visualização das vértebras) (modificado de HECHT, 1991). Escala: 5 cm.

As análises filogenéticas produzidas até o momento (e.g., GOMANI, 1997; ORTEGA *et al.*, 2000; POL, 2003; SERENO *et al.*, 2003; entre outros) não mostram consenso quanto às relações entre os “notossúquios”, mas não incluem todos os gêneros conhecidos, podendo haver distorção dos resultados (**Figuras 6, 9 e 11**). Uma análise mais completa foi realizada recentemente por Andrade (2005), apontando que alguns *táxons*, como *Libycosuchus*, ainda não apresentam posição segura (**Figura 12**).

Vários autores (GASPARINI *et al.*, 1991; GOMANI, 1997; BENTON & CLARK, 1988; CLARK, 1994) questionam o monofiletismo dos Notosuchia, argumentando que a inclusão, em um único grupo, de tamanha quantidade de formas, tenha sido feita baseada em caracteres convergentes ou no aspecto intermediário do palato (entre a condição primitiva e a derivada) (**Figura 4**). No cladograma da **figura 6**,

por exemplo, formas consideradas como notossúquios estão distribuídas pelos clados 15 e 21. Clark (1994) concluiu que os Notosuchia são um grupo polifilético baseado em um resultado com inúmeras politomias envolvendo estes organismos (40 cladogramas mais parcimoniosos, sendo que nenhum consenso mostra resolução dos Notosuchia). Ortega *et al.* (2000), Pol (2003) (**Figura 8**), Andrade (2005) (**Figura 9**) e Andrade & Bertini (2005a), apontam o parafiletismo do grupo pelo fato dos gêneros *Araripesuchus* (*A. gomesii* e *A. patagonicus*) estarem alocados mais proximamente relacionados aos Eusuchia do que à *Notosuchus*. Em Andrade & Bertini (*op. cit.*), *Anatosuchus* também aparece mais proximamente relacionado aos Eusuchia.

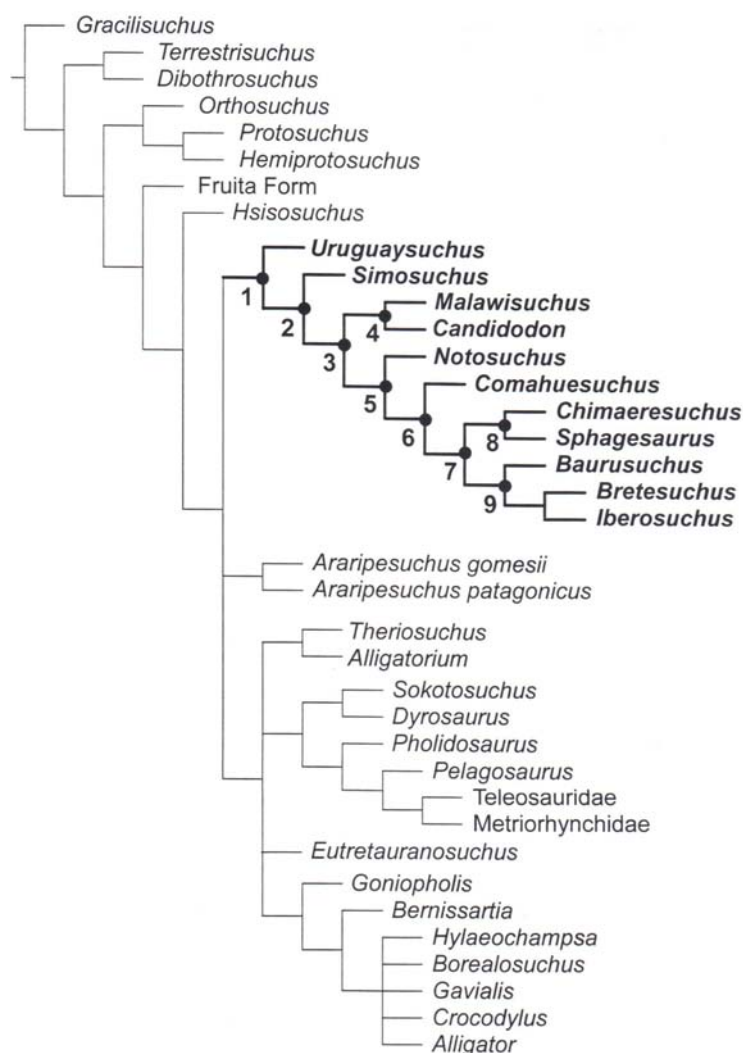


Figura 8 - Cladograma de consenso estrito de nove cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise realizada por Pol (2003). Os notossúquios estão representados em negrito.

Por outro lado, Bonaparte (1991) e Carvalho (1994) os consideram monofiléticos por apresentarem “uniformidade morfológica”, não fornecendo, porém, maiores subsídios para tanto. Sereno *et al.* (2003) (**Figura 10**) também apontam para o monofilismo do grupo, assim como Pol *et al.* (2004) que colocam o gênero *Araripesuchus* na base dos “notossúquios”.

Os Sebecidae (Clado 19, **Figura 6**), formas altamente terrestrializadas, foram inseridos recentemente nos Notosuchia (SERENO *et al.*, 2003) com base em material não descrito da África (comunicação pessoal, Paul Sereno, 2004). Os Sebecidae possuíam crânio alto, com dentes fortemente comprimidos lateralmente (BENTON, 2000), semelhantes aos de dinossauros carnívoros. Os Sebecidae do Cretáceo de São Paulo, como *Baurusuchus*, apresentam maior porte em relação aos notossúquios “tradicionais” e, além disto, crânio bem mais alto e alongado e dentes semelhantes aos de dinossauros carnívoros (PRICE, 1944).

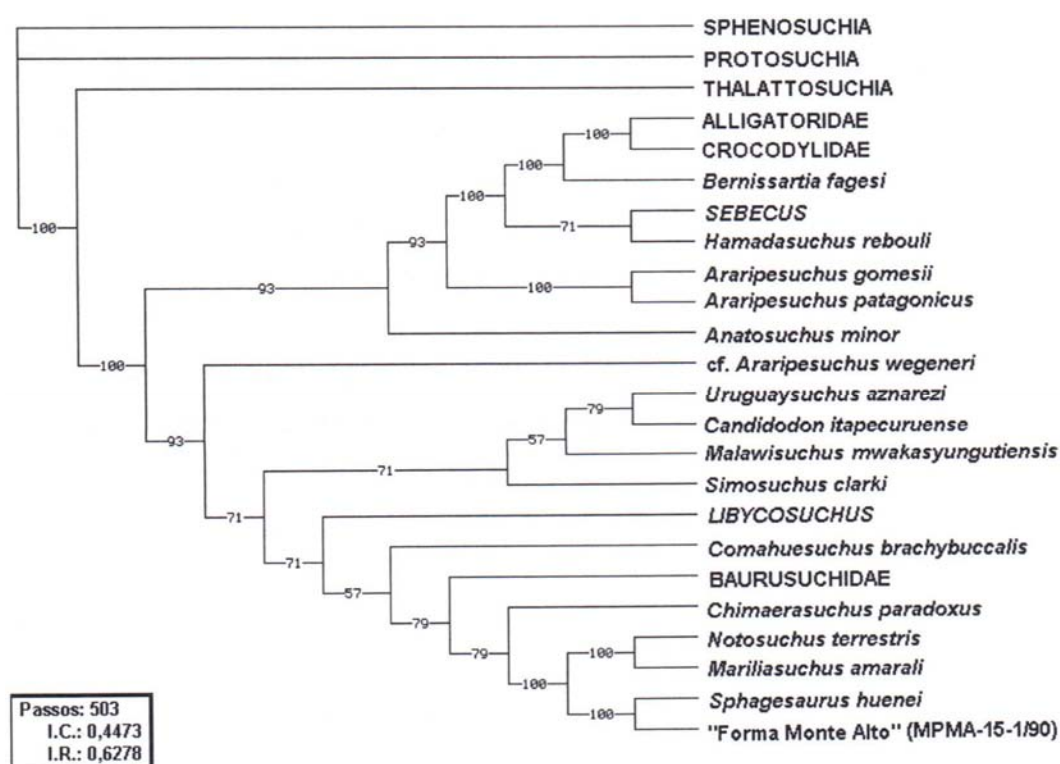


Figura 9 - Cladograma de consenso de maioria de quatorze cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise realizada por Andrade (2005).

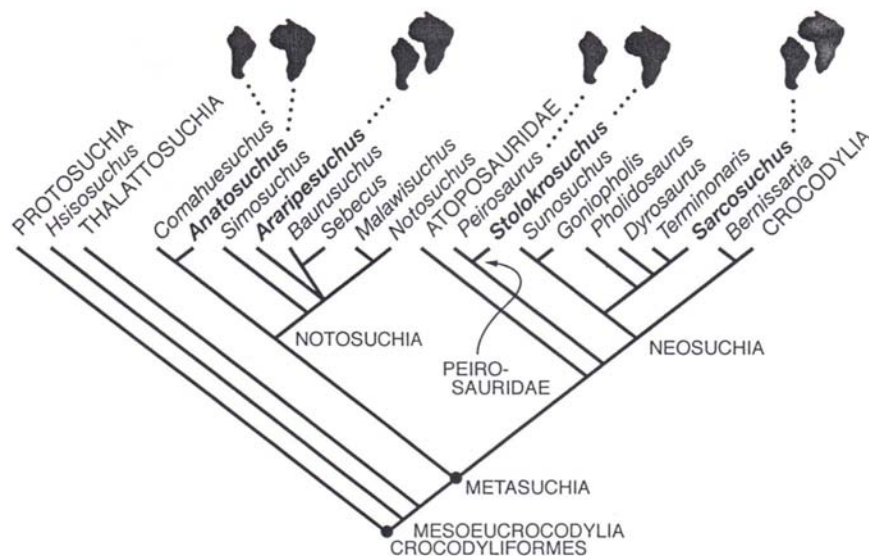


Figura 10 - Cladograma de consenso estrito de dois cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise realizada por Sereno *et al.* (2003).

De acordo com Stromer (1914), algumas características dos “notossúquios”, como crânio relativamente alto, direção anterolateral das órbitas e narinas, forma tubular do focinho, presença de caninos, palato duro fechado (mas não completo) e forma do corpo (postura elevada) tornam-nos muito parecidos com os cinodontes (terápsidos avançados do Permiano Superior ao Jurássico) os quais, por sua vez, se assemelham muito aos mamíferos. Ressaltou o referido autor que tais similaridades eram provavelmente baseadas em convergência devida a um modo de vida similar. Estas convergências, que afastam os “notossúquios” do *layout* dos crocodilos atuais, devem-se, principalmente, ao fato de que os primeiros eram animais terrestres e cursoriais e não aquáticos, como seus parentes vivos eusuquianos. Uma das mais evidentes adaptações neste sentido é a presença de um crânio alto, com órbitas grandes, voltadas para frente e para os lados e protegidas por ossos palpebrais (em alguns gêneros). Price (1959), com base em *Araripesuchus*, sugeriu que estes ossos tivessem função de diminuir a insolação nos olhos. Porém, nos crocodiliformes conhecidos, esta característica aparece de maneira bastante difundida, inclusive em forma aquáticas. Além disso, os palpebrais não são frequentemente encontrados, em vista de sua frágil ligação com o crânio, e podem ser mais conspícuos dentro do grupo do que se conhece atualmente. Outra importante adaptação (e convergência com os cinodontes) reside na presença de uma dentição fortemente heterodonte, evidenciando especialização alimentar. São conhecidas formas carnívoras (*Araripesuchus*, *Notosuchus*, *Uruguaysuchus*, Crocodilo I e outros), herbívoras (*Chimaerasuchus*) e outras

consideradas onívoras, com a dentição anterior procumbente (dentes anteriores voltado para frente e para fora) - também apresentada por vários cinodontes – que ocorre em *Mariliasuchus* e no Crocodilo II. Todas estas formas apresentavam, ainda, uma postura elevada, que colocava-as em posição apropriada para explorar de forma mais eficiente o ambiente.

É interessante notar que os cinodontes também apresentam uma marcada heterodontia e incluem formas carnívoras, herbívoras e onívoras. Em termos gerais, crânio e dentição são bastante semelhantes aos dos “notossúquios”, como também o são a postura e a regionalização da coluna.

Os Crocodilos mais recentes - os Neosuchia - incluem formas aquáticas de focinho longo, que possuem a primeira vértebra caudal biconvexa e osteodermos arranjados em mais do que duas fileiras longitudinais ao longo do corpo. Este grupo, ao qual pertencem os crocodilos atuais, aparece no final do Cretáceo e seus componentes são distintos dos demais por possuírem o palato secundário completo, formado por maxilas, palatinos e pterigóides (BENTON, 2000). Dentro deste grupo estão os Eusuchia (ver cladograma das **figuras 5 e 6**), com coana próxima da borda posterior dos pterigóides, vértebras do tronco procélicas e primeira vértebra caudal biconvexa (CLARK & NORELL, 1992).

Alguns autores (CLEMENS *et al.*, 2003; ANDRADE, 2005) chegam a sugerir que o táxon *Notosuchia* se refere a um grado e não um clado, por aproximar organismos com base em caracteres ecológicos, sem base filogenética. Porém, análises recentes (POL & APESTEGUIA, 2005; ZAHER *et al.*, 2006) apontam para a validade do táxon.

2. Objetivos

Os objetivos deste trabalho são descrever dois novos espécimes de crocodylomorfos do Cretáceo do Mato Grosso e estabelecer suas relações filogenéticas com outros grupos. Estes fósseis provêm de uma área de difícil acesso e pouco estudada, tanto do ponto de vista geológico quanto paleontológico e o estudo destes materiais visa inseri-la em um contexto mais amplo, abrindo caminho para outras pesquisas, especialmente de cunho biogeográfico e filogenético.

Na análise filogenética realizada, buscou-se utilizar caracteres representativos de diversas áreas do corpo, tomando o cuidado de evitar caracteres não aplicáveis e

quaisquer inconsistências com relação à definição dos mesmos. Em vista disso, a análise aqui apresentada contém um número reduzido de caracteres, em relação a outras já citadas, porém apresenta-os claramente definidos.

Antes da realização da análise aqui apresentada, efetuou-se uma análise crítica detalhada das análises filogenéticas prévias existentes na bibliografia englobando os “notossúquios”, no intuito de avaliar de que maneira os caracteres utilizados (incluindo os critérios de escolha e as definições dos mesmos) bem como a quantidade de “missing data”, eventuais superposições de caracteres e outros problemas metodológicos, influíram nos cladogramas resultantes.

Desta maneira, procurou-se analisar trabalhos prévios dos seguintes pontos de vista:

- Critérios para a definição do grupo externo;
- Critérios para a definição do grupo interno;
- Clareza na definição dos caracteres;
- Correção dos dados (especialmente a coerência entre os estados de caracteres apresentados da matriz e suas respectivas definições nas listagens);
- Critérios para a escolha do algoritmo usado em cada análise (e respectivos parâmetros) e a influência destes aspectos no cladograma gerado;
- Presença de caracteres não aplicáveis e tratamento dispensado aos mesmos;
- Quantidade de “missing data” e tratamento dispensado aos mesmos;
- Sobreposição de caracteres.

Em resumo, além do fato de estarmos tratando com um grupo bastante controverso do ponto de vista de suas relações taxonômicas, o que, por si só, leva a diferentes resultados nas análises filogenéticas (dependendo, simplesmente, das diferentes escolhas de Grupo-Interno e Grupo-Externo feitas pelos autores), temos que considerar também os eventuais tendenciamentos introduzidos nas análises devido a aspectos metodológicos.

3. Histórico de pesquisas sobre Notosuchia e outras formas associadas

Woodward (1896) descreveu *Notosuchus terrestris* e *Cinodontosuchus rothi* do Coniaciano-Santoniano da Formação Rio Colorado da Argentina, como crocodilos que apresentavam características de crânio alto e dentição heterodonte. É interessante notar que o nome genérico atribuído ao segundo mostra que a semelhança entre crocodiliformes e cinodontes já chamava atenção desde a primeira descoberta.

Stromer (1914) descreveu *Lybicosuchus brevirostris* do Cretáceo do Egito (Cenomaniano de Baharija), outra forma crocodiliana com dentição heterodonte, comparando-a com *Notosuchus terrestris*.

Dollo (1924 *apud* GASPARINI, 1971) propõe a Família Notosuchidae para incluir o material descrito por Woodward (1896).

Rusconi (1933) descreve duas espécies de notossúquios: *Uruguaysuchus aznarezi* e *Uruguaysuchus terrai*, do Cenomaniano da Formação Guichon do Uruguai.

Huene (1931 *apud* GASPARINI, 1971) descreve *Brasileosaurus pachecoi*, com base em elementos fragmentados encontrados no Grupo Bauru do Brasil e o atribui à família Notosuchidae.

Huene (1933 *apud* GASPARINI, 1971) considera *Brasileosaurus pachecoi* sinônimo de *Uruguaysuchus*.

Price (1950a) descreve *Sphagesaurus huenei*, do Campaniano-Maastrichtiano da Formação Adamantina com base em dentes isolados de morfologia distinta dos dentes de crocodilianos atuais, associando-o aos Notosuchidae.

Price (1950b) faz um levantamento dos crocodilomorfos da então Formação Bauru, considerando inválidos alguns propostos sem material para confirmação e / ou localidade.

Baez (1957 *apud* GASPARINI, 1971) descreveu *Notosuchus lepidus*, considerado posteriormente como sinonímia de *Notosuchus terrestris* por Gasparini (*op. cit.*).

Price (1959) apresentou uma nova espécie de notossúquio, *Araripesuchus gomesii*, do Aptiano-Albiano da Formação Santana, no nordeste brasileiro. No mesmo trabalho, considerou *Cinodontosuchus rothi*, proposto como parente próximo de *Notosuchus*, membro da Família Baurusuchidae Price 1945.

Steel (1968) apresenta uma boa referência taxonômica sobre crocodilianos em geral.

Taquet (1970) discute a geologia das camadas de Gadoufaoua, República do Níger, onde foram encontrados restos de uma forma de crocodiliano de rostro curto, indeterminada até o momento.

Gasparini (1971), em um trabalho clássico, reconhece a Família Uruguaysuchidae (englobando os gêneros *Araripesuchus* e *Uruguaysuchus*), e propõe a Infraordem Notosuchia para abrigar esta e a Família Notosuchidae. Gasparini (*op. cit.*) conclui que *Lybicosuchus* não pode ser interpretado como membro da família Notosuchidae, apresentando uma maior quantidade de caracteres derivados.

Buffetaut (1976) discute o hábito terrícola de *Libycosuchus*. Além disto, associa as grandes abas dos pterigóides a uma poderosa musculatura para fechamento da mandíbula.

Buffetaut (1979) discorre sobre a evolução dos crocodilianos, descrevendo as formas e discutindo suas adaptações ao ambiente.

Buffetaut & Taquet (1979) apontam uma nova espécie de *Araripesuchus*, ainda sem considerações específicas, no Cretáceo do Níger, ressaltando sua adaptação a um modo de vida mamaliano com base nas semelhanças com mamíferos em relação a crânio e dentição.

Gasparini (1980) produz uma monografia sobre os crocodilos mesozóicos da América do Sul, discutindo sua distribuição e diversidade, concluindo que existem muitos materiais não estudados.

Gasparini (1981) produz uma sinopse do conhecimento sobre crocodilianos fósseis da Argentina, ressaltando a ampla distribuição alcançada pelos notossúquios na América do Sul.

Buffetaut (1981) descreve *Araripesuchus wegneri* do Aptiano da Formação Elrhaz de Gadoufaoua, na república do Níger, e discute a biogeografia do grupo, com distribuição ampliada.

Buffetaut (1982) produz uma grande monografia sobre radiação evolutiva, paleoecologia e biogeografia dos crocodilos Mesosuchia, concluindo que esta subordem é polifilética.

Hecht & Tarsitano (1983) discutem a morfologia craniana de Protosuchia, Notosuchia e Eusuchia, concluindo que os “notossúquios” formam um grupo monofilético com Protosuchia.

Benton & Clark (1988) apresentam uma das mais influentes análises filogenéticas sobre os crocodilomorfos, concluindo que os Crocodyliformes incluem os tradicionais Protosuchia, Mesosuchia e Eusuchia, sendo o grupo sustentado por numerosas sinapomorfias, particularmente da caixa craniana e da região occipital.

Carvalho & Campos (1988) descrevem dentes do notossúquio *Candidodon itapecuruense*, do Albiano da Formação Itapecuru, como se fossem pertencentes a um mamífero triconodonte, tamanhas as semelhanças. Carvalho (1994) redescreve o material e inclui a descrição da mandíbula, incluindo *Candidodon* nos Notosuchia.

Buffetaut (1989) publica trabalho sobre um novo crocodilo zifodonte (caracterizado desta maneira por apresentar dentes comprimidos e serrilhados) da Argélia, fazendo referência aos gêneros sul-americanos, caracterizados por seus dentes especializados, lateralmente comprimidos e serrilhados.

Clark *et al.* (1989) mostram dentição mamaliforme em um crocodilo do Malawi, apontando também a ocorrência de movimento antero-posterior da mandíbula em relação ao crânio.

Hecht (1991) publica um estudo sobre *Araripesuchus gomesii*, com base em um dos mais completos materiais de “notossúquios” do Cretáceo brasileiro (depositado no American Museum of Natural History, AMNH 24450), apresentando uma ótima reconstrução (**Figura 7**).

Bonaparte (1991) descreve *Comahuesuchus brachybucalis*, nova e bizarra espécie de notossúquio do Coniaciano-Santoniano da Formação Rio Colorado da Argentina, com crânio e mandíbula bastante arredondados e em forma de ferradura, propondo uma nova família - Comahuesuchidae - para a inclusão deste gênero. Além disto, aponta uma enorme quantidade de ovos, provavelmente de crocodilos, em localidades de onde vieram fósseis de *Notosuchus* e *Cinodontosuchus*, nas proximidades da Universidad Nacional Del Comahue, Neuquén.

Bertini (1994) resume as formas crocodilianas das Formações Adamantina e Marília, do Cretáceo Superior da Bacia do Paraná, chamando a atenção para um forte endemismo destes no Grupo Bauru.

Carvalho (1994) descreve material de *Candidodon itapecuruense*, do Albiano da Formação Itapecuru, contendo mandíbula e dentes e aponta sua relação com crocodilos “notossúquios”.

Clark (1994) apresenta uma classificação e caracteres que são a base para todos os trabalhos posteriores em sistemática filogenética envolvendo “notossúquios” e crocodiliformes em geral, sugerindo a derivação de *Araripesuchus* em relação aos outros “notossúquios” e a proximidade entre estes e os Sebecidae.

Wu *et al.* (1995) e Wu & Sues (1996) notificam o encontro de um crocodilo muito diferente dos crocodilos atuais, *Chimaerasuchus paradoxus*, com uma dentição que

indicaria hábito herbívoro, do Aptiano-Albiano da Formação Wulong da China. Wu *et al.* (1995) associam o gênero acima a *Notosuchus*, com base na dentição fortemente heterodonte.

Gasparini (1996) tece comentários a respeito da evolução biogeográfica dos crocodilos sul-americanos, mostrando que sua distribuição indica um exemplo de vicariância no Eocretáceo.

Buckley *et al.* (1997) discutem a alta diversidade de formas de crocodiliformes no Cretáceo de Madagascar, apontando a existência de uma nova forma pertencente ao gênero *Araripesuchus*.

Gomani (1997) descreve uma nova espécie de crocodilo do Aptiano, nos “Dinosaur beds” do Malawi (Jacobs *et al.*, 1990), *Malawisuchus mwakasyungutiensis*, com boa parte do esqueleto preservado e dentição pós-canina apresentando cingulo e cúspides como em um mamífero.

Carvalho & Bertini (1999) publicam trabalho apontando uma nova espécie de notossúquio de São Paulo, *Mariliasuchus amaralis*, do Coniaciano? da Formação Adamantina/Araçatuba do Brasil.

Kellner & Campos (1999) figuram espécime de *Sphagesaurus* (DGM 1411-R), designado por Andrade (2005) como “Forma Presidente Prudente” em função da deformação e fraturas existentes no exemplar.

Buckley *et al.* (2000) descrevem *Simosuchus clarki* do Maastrichtiano da Formação Maevarano de Madagascar, um novo gênero de notossúquio com dentes em forma de folha e crânio e mandíbula de formato quadrangular.

Ortega *et al.* (2000) agregam ao táxon *Araripesuchus* uma nova espécie, *A. patagonicus* do eoConiaciano da Formação Candeleros da Argentina, e interpretam o gênero como grupo irmão de Neosuchia (sinapomorfias: seção rostral mais larga do que profunda; forame na sutura pré-maxila-maxila ausente; entre outras). Além disto, propõem o táxon Ziphosuchia, englobando *Notosuchus*, *Lybicosuchus* e *Sebecosuchia* (sinapomorfias: ultimo dente maxilar cranial em relação à margem anterior da fenestra palatina; seção transversal do esplenial convexa; côndilo medial do quadrado expande-se ventralmente; entre outras).

Nobre (2000; 2004) aborda a morfologia pós-craniana de *Candidodon* e *Mariliasuchus*, assunto pouco comum na literatura, apontando semelhança entre o úmero de *Candidodon* e *Malawisuchus* (Nobre, 2004).

Carvalho & Nobre (2001) noticiam um fêmur associável a *Notosuchia*, encontrado na Bacia de Uiraúna, no vale do Rio do Peixe, extremo oeste do Estado da Paraíba, do Neocomiano, Cretáceo Inferior.

Nobre (2001) descreve feições de exemplares adultos de *Mariliasuchus amarali*, de Marília, São Paulo, acrescentando informações em relação ao holótipo, um juvenil.

Vasconcelos & Nobre (2001) discutem brevemente a dentição e adaptações resultantes a determinados hábitos alimentares.

Nobre & Carvalho (2002) descrevem um crânio praticamente completo de *Candidodon itapecuruense*, mostrando a série dentária completa e sugerindo a inclusão de *Candidodon* na Família Uruguaysuchidae (*sensu* GASPARINI, 1971).

Prasad & Broin (2002) mostram dentes isolados que podem pertencer a “notossúquios”, no Maastrichtiano da Formação Lameta, Índia.

Clemens *et al.* (2003) descrevem um dente molariforme associável a “notossúquios”, bastante semelhante àquele de *Candidodon* ou *Malawisuchus*, do Aptiano-Albiano de New South Wales, Austrália.

Martinelli (2003) apresentou novos materiais de *Comahuesuchus brachibucalis* da Formação Bajo de La Carpa, Província de Rio Negro, Argentina, redescrivendo o material e discutindo algumas conclusões de Bonaparte (1991), e associando *Comahuesuchus* a *Chimaerasuchus*.

Pol (2003) descreve um crânio muito bem preservado de *Sphagesaurus huenei* da Formação Adamantina, Grupo Bauru de São Paulo, cujos dentes mostram convergências notáveis com cinodontes e reconhece proximidade filogenética de *Sphagesaurus* com *Chimaerasuchus*.

Sereno *et al.* (2003) descrevem uma espécie de notossúquio do Eocretáceo do Níger, *Anatosuchus minor*, associada a *Comahuesuchus* por possuir mandíbula em forma de ferradura. Além disto, estes autores propõem a inclusão de *Baurusuchus* e *Sebecus* nos *Notosuchia*.

Vasconcelos & Carvalho (2003) discutem o desenvolvimento ontogenético de alguns elementos cranianos de *Mariliasuchus amarali*.

Marconato *et al.* (2003; 2004) apontam duas novas espécies de “notossúquios” do Cretáceo do noroeste do Mato Grosso, ampliando a distribuição deste táxon.

Leanza *et al.* (2004) apontam a existência de uma nova forma de crocodilo com focinho estreito, abertura nasal frontal e caniniformes bem desenvolvidos em ambientes de deposição terrícolas no sul da Bacia de Neuquén na Argentina, enfatizando sua fauna

de tetrápodos e sua idade. Segundo os autores, esta forma pode se tratar de um notossúquio pelas características apresentadas, devendo ser aguardada, porém, uma descrição mais apropriada.

Turner (2004) aponta, preliminarmente, uma nova espécie de *Araripesuchus* do Neocretáceo tardio de Madagascar.

Tumarkin-Deratzian *et al.* (2004) discutem a alimentação de *Libycosuchus brevirostris* do Egito com base em novos materiais cranianos e dentários, fato importante para a elucidação do modo de vida destes crocodiliformes. Os autores concluem que animais como pequenos caranguejos, encontrados nos mesmos depósitos que *L. brevirostris* poderiam fazer parte de sua dieta.

Pol (2005) publica uma monografia sobre o esqueleto pós-craniano de *Notosuchus*, fornecendo material de qualidade para comparações futuras.

Andrade (2005) produz uma monografia enfocando a revisão sistemática e taxonômica dos Notosuchia, concluindo que o grupo é parafilético, pois *Araripesuchus* encontra-se mais associado à Eusuchia do que aos demais notossúquios, concordando com o que já fora sustentado por diversos autores em análises filogenéticas recentes (e.g., ORTEGA *et al.*, 2000). Além disto, traz outras considerações de cunho taxonômico, principalmente.

Garcia *et al.* (2005) citam a ocorrência de um novo crocodilomorfo de focinho curto com dentes obliquamente orientados como em *Sphagesaurus*, da Formação Adamantina, Cretáceo Superior do Estado de São Paulo.

Pol & Apesteguia (2005) descrevem *Araripesuchus buitreaensis* do Cenomaniano-Turoniano da Patagônia, na Argentina e o associam às três espécies previamente descritas (*A. wegeneri* + (*A. buitreaensis* (*A. gomesii* + *A. patagonicus*))).

Vasconcelos & Carvalho (2005) discutem dados morfométricos e morfológicos associados a *Mariliasuchus amarali* e apresentam amplo debate sobre seu desenvolvimento ontogenético.

Vasconcelos & Carvalho (2006) associam modificações estruturais do crânio de *Mariliasuchus amarali*, ao longo de seu desenvolvimento ontogenético, à funcionalidade de seu aparato mastigatório.

Zaher *et al.* (2006) redescrevem a morfologia craniana de *Mariliasuchus amarali*, proporcionando uma visão mais completa deste notossúquio e relacionando-o proximalmente a *Comahuesuchus brachybucalis*.

Atualmente, diversos exemplares de *Mariliasuchus amarali* estão em processo de descrição em São Paulo e uma nova espécie está sendo descrita para a Bolívia por Diego Paes do Museu de Ciências Naturales “Bernardino Rivadavia” na Argentina. Os resultados destes trabalhos, quando estiverem disponíveis, deverão lançar novas luzes na discussão sobre os “notossúquios”, podendo corroborar ou refutar hipóteses anteriores, inclusive as que estão sendo propostas no presente trabalho.

4. Biogeografia dos notossúquios

A distribuição geográfica dos notossúquios está representada na **figura 11**, mostrando ampla área de ocorrência no Cretáceo do Gondwana e uma única ocorrência no Cretáceo do Laurásia (*Chimaerasuchus paradoxus*).

O encontro de duas novas formas de crocodiliformes no Cretáceo do Mato Grosso amplia a distribuição do grupo e preenche um espaço existente entre aqueles encontrados na região sudeste (*Mariliasuchus* e *Sphagesaurus*) e aqueles encontrados na região nordeste (*Araripesuchus gomesii* e *Candidodon*).

Recentes achados (MARCONATO *et al.*, 2004; TURNER, 2004; DIEGO PAES, comunicação verbal) tem expandido a área de ocorrência destes crocodiliformes e o que era antes duvidoso, como o fato de *Chimaerasuchus* ser um notossúquio está se tornando um fato mais aceito pela comunidade científica. Desta maneira, as diversas novas espécies em descrição, incluindo as duas apresentadas aqui, acrescentam muito à compreensão dos processos biogeográficos responsáveis pelo seu espalhamento ao redor do globo.

Geralmente os “notossúquios”, bem como outros metassúquios (grupo que compreende todos os Mesoeucrocodylia não talatossúquios), têm servido para a interpretação paleogeográfica do gondwana (GASPARINI, 1996; SERENO *et al.*, 2001; SERENO *et al.*, 2003) (**Figura 12**).

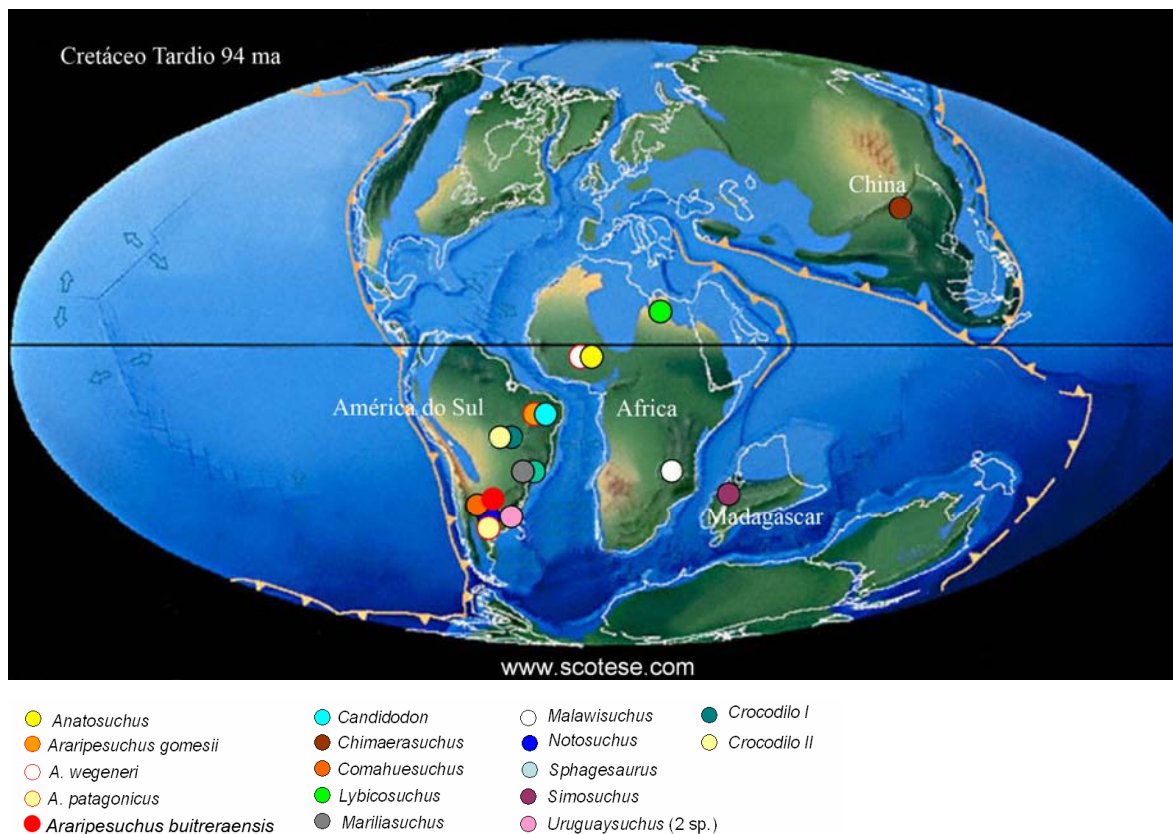


Figura 11 - Distribuição geográfica dos notossúquios em mapa do Cretáceo Tardio (modificado de www.scotese.com). Estão representadas as quatro espécies descritas até o momento de *Araripesuchus* e as duas espécies descritas de *Uruguaysuchus* aparecem como uma, pois ainda paira certa dúvida com relação à validade de ambas.

A presença de *Araripesuchus* no oeste da África (Níger - *A. wegeneri* e Madagascar - espécie não descrita) e na América do Sul (Argentina - *A. patagonicus* e *A. buitreaensis* e Brasil - *A. gomesii*) aponta para a presença de uma relação geográfica próxima entre ambos (BUFFETAUT, 1979; BUFFETAUT & TAQUET, 1979) e a uma origem da linhagem anterior à separação dos continentes e ao desenvolvimento do oceano atlântico (HECHT, 1991; SERENO *et al.*, 2003). Sereno *et al.* (2003) utilizaram a proximidade filogenética entre *Anatosuchus minor* e *Comahuesuchus brachybucalis* para inferir a ligação entre estes dois continentes. O encontro do gênero *Araripesuchus* em áreas tão afastadas aponta para um alto grau de terrestrialidade nestes mesoeucrodilos.

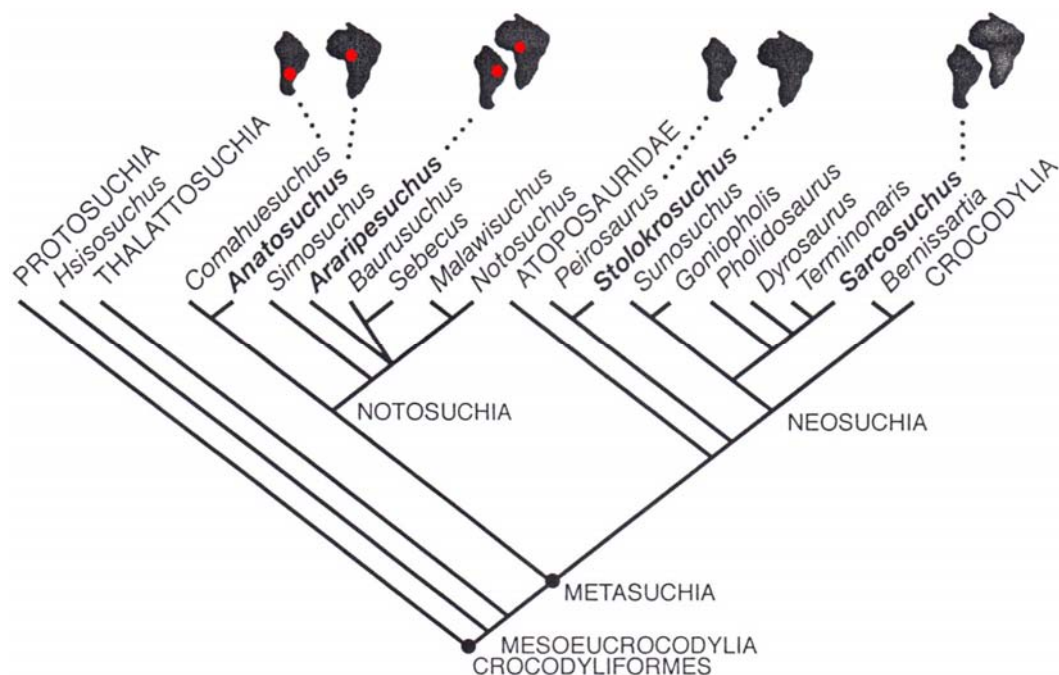


Figura 12 - Cladograma indicando parentesco de *Comahuesuchus* e *Anatosuchus* e de duas espécies de *Araripesuchus* (*A. gomesii* na América do Sul e *A. wegneri* na África) (os círculos mais claros indicam a distribuição destes notossúquios), além de outros metassúquios (modificado de SERENO *et al.*, 2003).

Baseados na fauna da Formação Maevarano, Maastrichtiano de Madagascar que inclui diversos crocodylomorfos, semelhante àquela de Índia e América do Sul, Krause *et al.* (1999) apontam certo grau de cosmopolitismo no fim ou próximo do fim do Cretáceo.

Segundo CARVALHO & BERTINI (2000), a proposta de que ainda existiria uma conexão terrestre entre América do Sul e África até o Aptiano-Albiano, parece ser coerente com a distribuição dos “notossúquios”, uma vez que não existem espécies de crocodylomorfos estritamente terrícolas comuns aos dois continentes em rochas pós-Albianas. Até o momento ainda não foi encontrada uma espécie comum de “notossúquio” anterior ou posterior a este evento, mas pela distribuição da figura 13 pode-se observar grande variedade taxonômica no Cretáceo Inferior nos três continentes, seguida por um aumento desta variedade na América do Sul.

Descobertas posteriores de materiais atribuídos ao mesmo gênero (ORTEGA *et al.*, 2000; POL & APESTEGUIA, 2005), nas quais são descritas duas novas espécies de *Araripesuchus* em rochas do Cretáceo Superior, mostrando uma ampla distribuição estratigráfica e geográfica do gênero, não alteraram este quadro paleogeográfico. A

ilustração abaixo apresenta a distribuição estratigráfica dos organismos apresentados na figura 11.

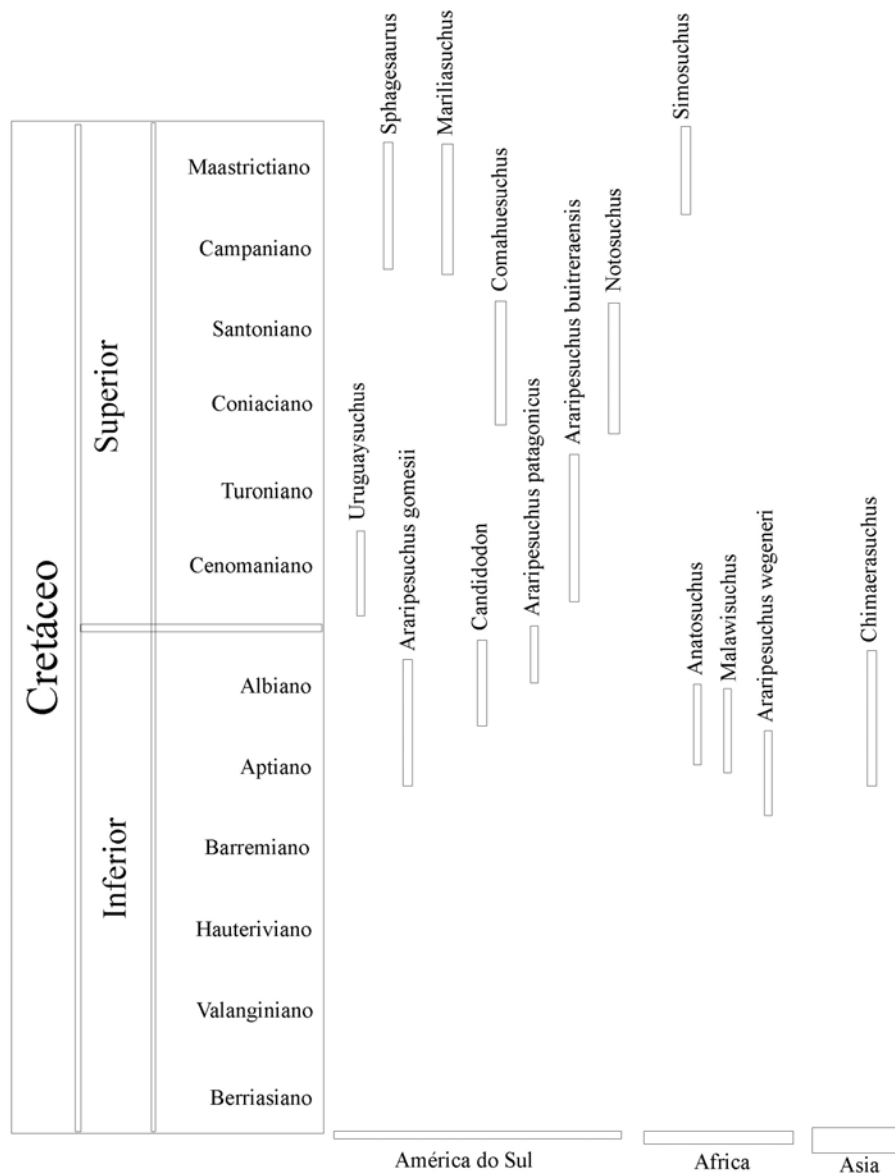


Figura 13 - Distribuição estratigráfica dos Notosuchia sensu Pol & Apestegui (2005), estabelecida através de informações em Woodward (1896), Rusconi (1933), Price (1950), Price (1959), Gasparini (1971), Buffetaut (1981), Bonaparte (1991), Hecht (1991), Carvalho (1994), Gomani (1997), Wu & Sues (1996), Carvalho & Bertini (1999), Buckley *et al.* (2000), Ortega *et al.* (2000), Sereno *et al.* (2003), Pol & Apestegui (2005), Zäher *et al.* (2006).

5. O posicionamento taxonômico dos Notosuchia e suas relações com os Crocodylomorpha

Dentro do universo dos crocodylomorfos, existem visões conflitantes entre os autores que adotam a “Sistemática Tradicional” e os que utilizam a Sistemática Filogenética, especialmente no que diz respeito aos “notossúquios”. Discussões que atribuem a estes últimos o status de monofilético ou parafilético geralmente refletem a oposição entre estas duas formas de abordagem sistemática, mas mesmo trabalhos envolvendo exclusivamente sistemática filogenética, desenvolvidos por diferentes autores, mostram os “notossúquios” ora como um grupo parafilético, ora monofilético. A diferença entre estes trabalhos, com conclusões tão discrepantes, tem base em análises feitas com a utilização de diferentes táxons e caracteres. Recentemente, trabalhos de Pol e colaboradores entre outros têm mostrado uma certa estabilidade no sentido de considerar os “notossúquios” monofiléticos (POL, 2003; POL & NORELL, 2004; POL & APESTEGUIA, 2005; ZAHER *et al.*, 2006).

De acordo com Wu & Sues (1996), as seguintes características são sinapomorfias não equívocas para Notosuchidae (incluindo apenas *Notosuchus*, *Chimaerasuchus* e *Malawisuchus*):

1. faceta para articulação mandibular formada pelo articular quase duas vezes mais longa do que larga e sem margem posterior;
2. Sínfise mandibular rasa e espatulada anteriormente (não ocorre em *Sphagesaurus*);
3. junta mandibular posicionada abaixo da fileira de dentes do dentário;
4. maxila com 7 ou menos dentes;
5. dentes posteriores da pré-maxila muito mais largos do que os anteriores.

Outros autores usam diferentes características (e diferentes táxons) para definir os notossúquios.

De acordo com Pol, 2003 (incluindo *A. gomesii*, *A. patagonicus*, *Uruguaysuchus*, *Simosuchus*, *Malawisuchus*, *Candidodon*, *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Chimaerasuchus* e *Sphagesaurus*); Pol & Apesteguiá, 2005 (incluindo *A. wegneri*, *A. gomesii*, *A. patagonicus*, *A. buiterraensis*, *Uruguaysuchus*, *Lybicosuchus*, *Simosuchus*, *Malawisuchus*, *Candidodon*, *Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Chimaerasuchus* e

Sphagesaurus), são sinapomorfias não equívocas para Notosuchia as seguintes características:

1. Osteodermos dorsais arredondados ou ovalados (Pol, 2003: 95 - 0);
2. Junta mandibular localizada abaixo do nível da série dentária (Pol, 2003: 104 - 2);
3. Dentes da face com constrição na base da coroa (Pol, 2003: 157 - 1);
4. Borda alveolar no contato entre maxila e pré-maxila sem grande entalhe ou fenestra (Pol & Apesteguia, 2005: 9 - 0);
5. Superfície lateral da maxila pontuada por diversos forames neurovasculares grandes alinhados acima da margem alveolar (Pol & Apesteguia, 2005: 138 - 1);
6. Ausência, no dentário, de um processo póstero-ventral estendendo-se abaixo da fenestra mandibular (Pol & Apesteguia, 2005: 70 - 1).

Zaher *et al.* (2006) apontam Notosuchia como o ramo composto por ((*Araripesuchus patagonicus*, *Araripesuchus gomesii*) (*Uruguaysuchus* (*Simosuchus* (*Malawisuchus*, *Candidodon*) (*Notosuchus* (*Comahuesuchus*, *Mariliasuchus*) (*Chimaerasuchus Sphagesaurus*) (*Baurusuchus* (*Bretesuchus Iberosuchus*))))), mas não apontam nenhuma sinapomorfia para o nó. Já de acordo com Martinelli (2003) (incluindo *Anatosuchus*, *Araripesuchus* sp., *Simosuchus*, *Malawisuchus*, *Comahuesuchus*, *Chimaerasuchus*, *Notosuchus* e *Sphagesaurus*), dos quais apenas os 5 últimos são considerados notossúquios, o grupo é identificado pelas seguintes sinapomorfias (não ambíguas):

- Superfície externa de pré-maxila e maxila com dois planos de exposição, um lateral e um dorsolateral (34 - 1);
- Maxila com sete ou menos dentes (25 - 1).

Na análise realizada por Martinelli (2003) são identificados como Notosuchia apenas os seguintes táxons: *Malawisuchus*, *Comahuesuchus*, *Chimaerasuchus*, *Notosuchus* e *Sphagesaurus* (nó número 5), excluindo *Anatosuchus*, *Araripesuchus* e *Simosuchus*, identificados como Mesoeucrocodylia apenas (**Figura 14**).

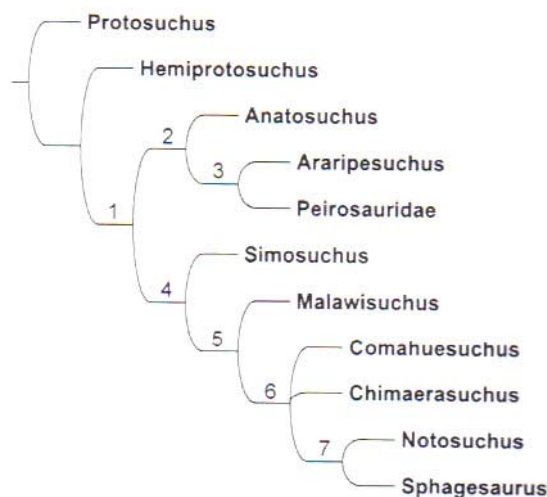


Figura 14 - Cladograma de consenso estrito de dois cladogramas mais parcimoniosos resultantes da análise realizada por Martinelli (2003), apontando os “notossúquios” como o nó de número 5.

Sob a ótica da Sistemática tradicional, a Infraordem Notosuchia Gasparini, 1971, tem sido dividida em até sete³ famílias: Lybicosuchidae Stromer, 1914, Notosuchidae Dollo, 1924, Sphagesauridae, Kuhn, 1968, Uruguaysuchidae Gasparini, 1971, Comahuesuchidae Bonaparte, 1991, Candidodontidae Carvalho *et al.*, 2004⁴ e Chimaerasuchidae Carvalho *et al.*, 2004. A definição de Notosuchia e as diferenças entre as sete famílias referem-se principalmente às morfologias dentária e craniana, como segue no resumo abaixo (*sensu* STROMER, 1914; GASPARINI, 1971; BONAPARTE, 1991; CARVALHO *et al.*, 2004):

Infraordem Notosuchia – crocodilos de crânio e rostro curtos e altos, com fenestras pré-orbitárias (como na descrição original de Gasparini, mas nem todos apresentam esta estrutura), narinas terminais, com ou sem fenestra maxilo-palatal, órbitas laterais, série dentária curta, e dentes hipertrofiados nas pré-maxilas ou maxilas. A infraordem inclui todos os táxons de crocodilos cretácicos com as características acima, embora *Araripesuchus* ostente uma situação controversa (WU *et al.*, 1997; ORTEGA *et al.*, 2000; POL, 2003; POL *et al.*, 2004; ANDRADE, 2005).

³ A Família Lybicosuchidae não é considerada parte da Infraordem Notosuchia por Gasparini (1971), mas autores posteriores como Ortega *et al.* (2000), Wu *et al.* (1997) e Tykoski *et al.* (2002) entre outros, aproximam *Lybicosuchus* de *Notosuchus*.

⁴ A Família Candidodontidae aparece citada em Nobre & Carvalho (2002), um resumo expandido, mas foi primeiro proposta por Avilla (2002 *apud* NOBRE & CARVALHO, 2002), em tese de doutoramento, sendo adequado considerar a publicação citada como primeira proposição formal do grupo.

Família Lybicosuchidae – curta serie dentária, cavidades do palato reduzidas, crânio alto e curto e forte divergência dos ramos mandibulares. Esta inclui, por definição, *Libycosuchus brevirostris*.

Família Notosuchidae - narinas externas de posição vertical, presença de fenestra maxilo-palatal, dente hipertrofiado na pré-maxila. Esta família inclui os gêneros *Notosuchus* e *Mariliasuchus*, de acordo com Andrade (2005), mas outros gêneros já foram alojados nesta família como *Chimaerasuchus* e *Malawisuchus* (WU & SUES, 1996; GOMANI, 1997).

Família Sphagesauridae - em face da marcante diferença dentária de *Sphagesaurus* em comparação a outros “notossúquios”, foi erigida por Kuhn (1968 *apud* POL, 2003), uma família a parte para incluí-lo. Andrade (2005) inclui nesta família uma nova forma, denominada informalmente “Forma Monte Alto”.

Família Uruguaysuchidae - narinas externas em posição terminal dorsal, ausência de fenestra maxilo-palatal, dente hipertrofiado na maxila, entalhe entre pré-maxila e maxila. Primeiramente, incluía os gêneros *Uruguaysuchus* e *Araripesuchus* (*sensu* GASPARINI, 1971; BUFFETAUT, 1982; GOMANI, 1997). Hoje, sua funcionalidade estaria restrita apenas à inclusão de *Uruguaysuchus*, uma vez que *Araripesuchus*, para alguns autores (ORTEGA *et al.*, 2000; POL, 2003) encontra-se mais proximamente relacionado a Eusuchia. Com relação a *Uruguaysuchus*, apesar das duas espécies descritas serem comumente utilizadas em análises, é possível que as diferenças apontadas por Rusconi (1933) possam ser decorrentes de variação intraespecífica (ANDRADE, 2005). As duas “espécies” foram encontradas em um local bastante restrito (“Además del tipo, hay restos pertenecientes a individuos, todos topotipos y recogidos en una extension de dos metros cuadrados...”: RUSCONI, 1933, pág. 12) e parte do material foi perdido no transporte. Além disto, atualmente o material se encontra em uma coleção particular no Uruguai, fato este que dificulta a comparação deste táxon com os demais.

Família Comahuesuchidae - focinho mais largo do que alto e de contorno arredondado. Esta família foi criada para abrigar *Comahuesuchus*, por sua morfologia completamente diferente da dos outros “notossúquios”. Posteriormente, Sereno *et al.* (2003) sugeriram a inclusão de *Anatosuchus*, mas Martinelli (2003) e Andrade (2005) não concordam com esta relação, inserindo-o próximo de *Araripesuchus* ou vendo-o como *Metasuchia incertae sedis*, respectivamente.

Família *Candidodontidae* - narina interna não septada, fenestra supratemporal relativamente grande cobrindo a maior parte da superfície do teto craniano, dentes pós caniniformes quase homodontes em tamanho. Esta família foi criada para abrigar os gêneros *Candidodon* e *Mariliasuchus*, porém Andrade (2005) suporta sua validade apenas enquanto monotípica para o primeiro táxon.

Família *Chimaerasuchidae* - ausência da projeção cranial da lâmina ilíaca, borda distal ascendente do angular ultrapassa a cavidade glenóide do articular, heterodontia nos dentes maxilares e do dentário. Esta família inclui *Chimaerasuchus*, por sua morfologia diferente dos outros “notossúquios” e posição geográfica tão distante das outras formas.

Gasparini *et al.* (1998 *apud* ORTEGA *et al.*, 2000) reconheceram que é muito difícil estabelecer a posição filogenética de *Araripesuchus* em relação a outros mesoeucrocodilos, porque ele possui uma mistura de caracteres derivados e primitivos. O gênero *Araripesuchus* representa uma forma mais avançada do que *Notosuchus*, pois o vômer não é exposto no palato e o quadrado não apresenta múltiplas fenestras (CALVO, 1999 *apud* ORTEGA *et al.*, 2000). Por estes motivos, geralmente este táxon fica alocado próximo a Neosuchia (**Figura 6**) (ORTEGA *et al.*, 2000), mas esta hipótese não é consensual. Uma proposta diferente é apresentada por Wu *et al.* (1997) (**Figura 4**) onde *Araripesuchus* é relacionado a *Notosuchus*.

Benton & Clark (1988) concluíram que *Notosuchus* é o mais primitivo dos parafiléticos “notossúquios”. Entretanto, os autores supracitados incluíram na análise apenas *Notosuchus*, *Libycosuchus* e *Araripesuchus*, mas consideraram também notossúquios *Sphagesaurus* e *Uruguaysuchus*. Bonaparte (1991) concorda que *Notosuchus* é o mais primitivo dentre os “notossúquios” (incluindo *Notosuchus*, *Uruguaysuchus*, *Comahuesuchus* e *Libycosuchus*), mas colocou estes dentro da Subordem Protosuchia, com base em sua extensa base craniana, diminuída em animais mais recentes em decorrência da migração das coanas em direção posterior. Esta proposição de Bonaparte (*op. cit.*), no entanto, não foi adotada por nenhum autor subsequente.

Gasparini *et al.* (1998 *apud* ORTEGA *et al.*, 2000) entendem que *Notosuchus* é o grupo irmão de *Araripesuchus* + Neosuchia. Por outro lado, a espécie africana, *A. wegneri* (Buffetaut, 1981) não compartilha as características diagnósticas do gênero e deve ser colocada em um novo gênero (GASPARINI, *op. cit.*; ORTEGA *et al.*, 2000).

Turner (2004) realizou análise filogenética e concluiu que *A. wegneri* pertence ao gênero *Araripesuchus*, e que este gênero é proximamente relacionado a Neosuchia.

Através de uma análise filogenética incluindo todas as formas descritas de “notossúquios” e uma nova denominada “Forma Monte Alto”, Andrade (2005) concluiu que não há suporte para a Família *Candidodontidae*, tal como foi proposta por Avilla (2002 *apud* NOBRE & CARVALHO, 2002), pois *Mariliasuchus* não se apresenta vinculado a *Candidodon* (como na definição) e *Chimaerasuchus* não seria um Notosuchia, apresentando posição incerta.

Pol & Apesteguia (2005) analisam o relacionamento entre formas de *Araripesuchus* e concluem que todos pertencem a um grupo monofilético e que estão na base dos Notosuchia, o maior e mais diverso clado de crocodiliformes do Cretáceo do Gondwana.

No que se refere ao estudo dos ossos pós-cranianos dos “notossúquios”, a quantidade de informação disponível até o momento é muito inferior àquela referente aos respectivos crânios. Entretanto, os ossos dos membros encontrados até o momento não variam muito (vide descrições e ilustrações em RUSCONI, 1933; GOMANI, 1997; WU *et al.*, 1995; MARCONATO *et al.*, 2004), apontando uma uniformidade com relação à postura adotada dentro do grupo. Adicionalmente, materiais pós-cranianos do Crocodilo I e *Mariliasuchus* bem preservados (CARVALHO & BERTINI, 1999) mostram grande semelhança com os de *Araripesuchus*.

No geral, os diversos grupos de pesquisa que trabalham com “notossúquios” não concordam quanto ao padrão de relacionamento. Porém, todos concordam que os mesmos são crocodiliformes mesossúquios de hábitos terrícolas e bastante diversificados.

Em última instância, o termo Notosuchia, apesar de amplamente utilizado na literatura, deve ser empregado com cautela, pois pode indicar um grupo baseado em convergências relacionadas aos hábitos alimentares e locomotores (ANDRADE, 2005).

Consideramos então, neste trabalho, o grupo Notosuchia, associado ao termo notossúquios *sensu* Pol & Apesteguia (2005) sendo resumido da seguinte maneira: ((*A. wegneri* + (*A. buitreaensis* + (*A. gomesii* + *A. patagonicus*))) + (*Uruguaysuchus* + (*Libycosuchus* + (*Simosuchus* + ((*Malawisuchus* + *Candidodon*) + (*Comahuesuchus* + (*Chimaerasuchus* + *Sphagesaurus*) + (*Baurusuchus* + (*Bretesuchus* + *Iberosuchus*)))))))). Deste grupo fazem parte também baurussúquios e sebecossúquios.

Quanto às novas formas crocodilianas, apresentadas no presente trabalho, podemos sem dificuldade inseri-las entre os Mesoeucrocodylia por apresentarem as

seguintes características: palato ósseo secundário formado por maxilas e palatinos; pterigóides fundidos posteriormente à coana (Crocodilo I). O palato é mais amplo no Crocodilo II do que no Crocodilo I. A possibilidade de inclusão dos mesmos entre os Notosuchia, conforme os critérios acima discutidos, será testada adiante (Item 10.2).

6. Geologia Regional da área de ocorrência dos novos crocodiliformes

6.1 Trabalhos Anteriores

A geologia da região nordeste matogrossense, possuía, até anos recentes, um índice de conhecimento muito baixo, mesmo em termos de contexto regional. Além disso, trabalhos com uma abordagem estratigráfica mais refinada e restrita são praticamente inexistentes.

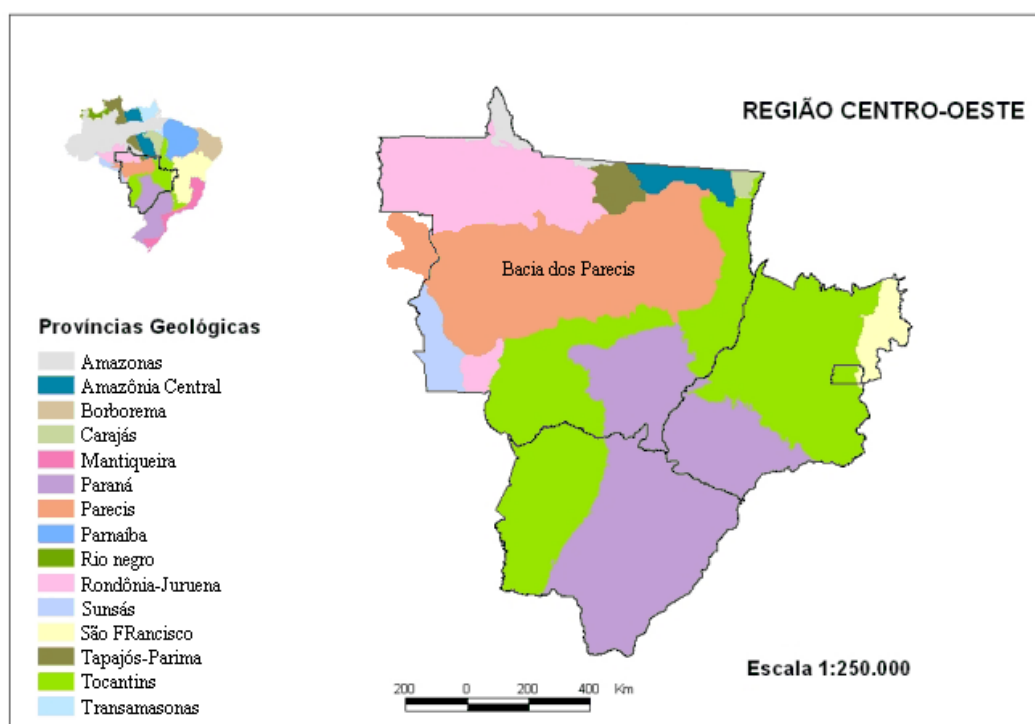


Figura 15 - Mapa do Brasil, mostrando a Bacia de Parecis no contexto da região Centro-Oeste (modificado de DNPM, 2006).

De acordo com Siqueira (1989) os sedimentos e rochas sedimentares presentes nesta área estão inseridos no pacote sedimentar pertencente à Bacia dos Parecis, com cerca de 6.000 m de sedimentos do Paleozóico, Mesozóico e Cenozóico, além de derrames de rochas vulcânicas cretácicas, ocupando uma área total de aproximadamente 500.000 km², nos estados de Rondônia e Mato Grosso.

A partir de 1999 a METAMAT (Companhia Mato-grossense de Mineração) passou a atuar em projetos de pesquisa mineral na área, construindo um melhor conhecimento do arcabouço geológico e do posicionamento temporal daqueles pacotes sedimentares, os quais, até então, eram posicionados ora no Cambriano (Formação Diamantino), ora no Neopaleozóico (Permocarbonífero Indiviso). A área onde foram coletados os crocodiliformes discutidos no presente trabalho está situada na porção NE (**Figura 16**) da Bacia de Parecis e está separada da área mais conhecida da Bacia (a SW do Arco da Serra Formosa) por uma extensa faixa de cobertura cenozóica.

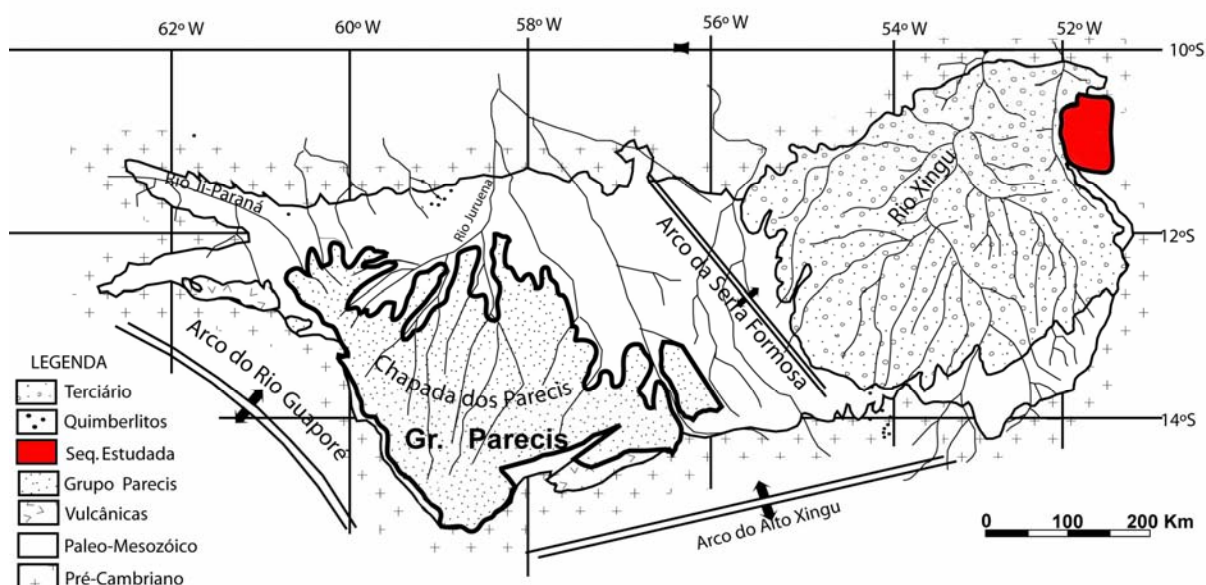


Figura 16 - Bacia dos Parecis, mostrando em cinza a área prospectada e mapeada pela METAMAT (modificado de SIQUEIRA, 1989).

Após um mapeamento em escala 1:100.000, realizado em 2002 pela mesma companhia, foram identificadas cinco unidades geológicas, cujas rochas e depósitos são de origem sedimentar e vulcânica. O arcabouço estratigráfico das rochas aflorantes e sub-aflorantes na área marcada no mapa da **figura 16** foi então individualizado da seguinte forma:

Grupo Iriri:

Unidade composta por rochas vulcânicas félsicas. É a unidade mais antiga da área, substrato da bacia cretácea, tendo sido descrita na base de vários furos de sondagem e perfurações de poços que atravessaram o pacote sedimentar. Ocorre em profundidades variadas, desde dezenas até centenas de metros.

Esta variação na paleotopografia está relacionada ou a um relevo naturalmente acidentado ou à extensão na área dos blocos estruturais (“horsts” e grabens) que ocorrem mais a oeste na Bacia dos Parecis (**Figura 16**). Esta unidade, aflorante na Serra dos Magalhães, a sudeste da área, nas proximidades de São Felix do Araguaia, foi datada pelo método U-Pb por Pinho *et al.* (2004), a qual revelou uma idade de $1.889.000 \pm 4.000$, de idade paleoproterozóica, pertencendo ao Cráton Amazônico.

6.2 Grupo Parecis

Na área de coleta dos dois novos crocodiliformes aqui apresentados, realizada em 2002, foi identificada uma seqüência sedimentar de origem clástico-química, denominada de forma preliminar e informal de “Seqüência Tapirapé”, por Silva *et al.* (2003), a qual foi posicionada cronologicamente no Cretáceo, justamente pela presença destes dois crocodiliformes.

Rubert *et al.* (2004) denominaram esta unidade Seqüência Clástico-Química Cretácica e subdividiram a mesma em duas porções, utilizando-se de critérios faciológicos e relações estratigráficas do pacote. Segundo os autores, na área mapeada (**Figura 16**), identifica-se um Intervalo Argiloso basal, de ocorrência regional e composição calcífero-argilosa, e um Intervalo Síltico-Arenoso superior (**Figura 17**), com boas exposições nas escarpas da Serra do Roncador. O contato entre estes dois pacotes é gradacional e ambos estariam posicionados no Cretáceo. Segundo Rubert *et al.* (*op. cit.*) estes 2 intervalos poderiam ser associados às Formações Salto das Nuvens e Utariti (BARROS *et al.*, 1982) do Grupo Parecis, de idade cretácea, que ocorrem mais a oeste, no pacote da Bacia homônima. A predominância, nesta Seqüência, de argilominerais do grupo das esmectitas, comprovada por Difração de Raios-X (A. M. P. MIZUSAKI, informação verbal) indica uma tendência para a ocorrência de um clima

tendendo a árido durante a deposição deste pacote cretáceo. Este indicativo está em acordo com a ocorrência de traços e indícios de minerais evaporíticos em carbonatos associados. Estes, segundo Galloway & Hobday (1983) ocorrem como uma faciologia característica dentro de um sistema deposicional lacustre do tipo alcalino raso, associado a climas áridos.

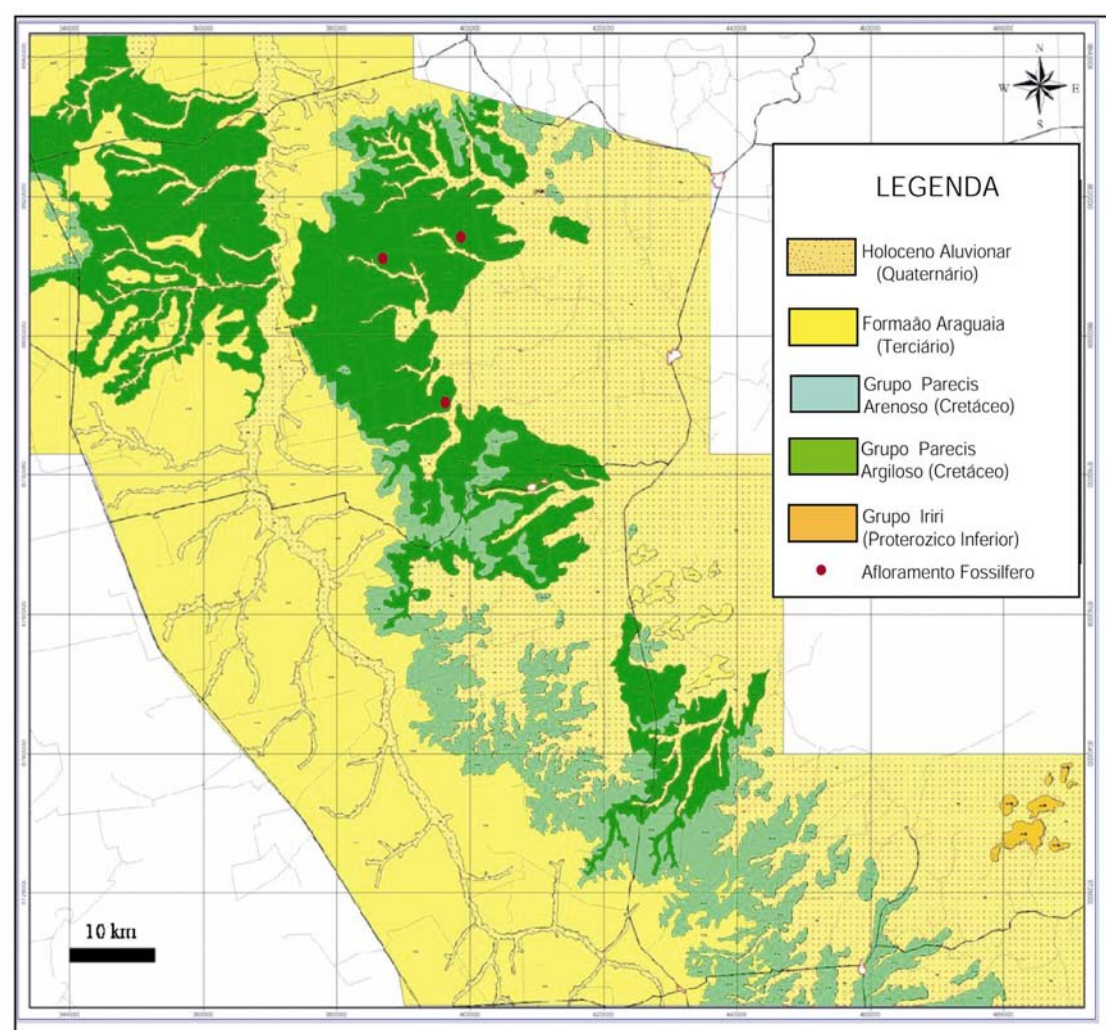


Figura 17 - Exposição em superfície do Grupo Parecis (porção arenosa e porção argilosa) no contexto regional, nordeste do Estado do Mato Grosso. Os três pontos indicam de cima para baixo os locais onde foram encontrados respectivamente Crocodilo II, fragmentos ósseos diversos e Crocodilo I (Figura produzida por Elvis Klay Pereira Alves, METAMAT).

Sobrepondo a unidade Cretácica, Rubert *et al.* (2003), identificaram um pacote com sedimentos inconsolidados a semiconsolidados, de composição areno-argilosa intercalados com crostas lateríticas originadas por precipitação pedogenética. Este foi

associado à Formação Araguaia (*sensu* BARBOSA, 1966), que ocorre nesta área e em regiões à oeste.

Lacerda Filho *et al.* (2004), baseados em trabalhos anteriores, confirmou o posicionamento dos pacotes desta unidade no pacote cretáceo da Bacia dos Parecis.

Como unidade mapeável mais jovem, foram identificados os Depósitos Fluviais Inconsolidados de composição areno-cascalhosa, que ocorrem na área como resultado da atuação de sistemas recentes.

Em resumo, apesar do escasso trabalho geológico e paleontológico até agora efetuado na região situada a NE do Arco da Serra Formosa, parece haver um consenso, atualmente, de que as rochas onde foram encontrados os crocodilos aqui estudados estão incluídas num pacote cretácico, pertencente ao Grupo Parecis, que foi depositado dentro da Bacia de mesmo nome. Para se chegar a esse consenso, no entanto, foi fundamental o papel exercido pelos fósseis de crocodiliformes ora em estudo, que serviram como parâmetro para a definição da idade do pacote, sendo que tanto os mais recentes estudos de caráter geológico-estratigráfico aqui citados quanto a descoberta dos fósseis ocorreram no decorrer do presente Projeto de Tese.

6.3 Sistemas Depositionais: Interpretação paleoambiental do pacote onde foram encontrados os dois novos crocodiliformes

O conjunto de informações coletadas através da observação do conjunto regional de faciologias, texturas, estruturas, geometria dos pacotes e conteúdo fossilífero, associadas a análises químicas, descrições petrográficas e análises de Difração de Raios-X auxiliaram na determinação dos sistemas deposicionais que predominaram durante a deposição do pacote cretáceo da área como um todo.

Na borda sul da área de ocorrência predominam, por todo o pacote, arenitos e siltitos, em estratos de grande extensão lateral, com níveis de cimentação carbonática e com pouca presença de conglomerados, interpretados como pertencentes a um sistema fluvial de baixa energia.

Já a porção argilosa-carbonática que ocorre nos pacotes basais na porção norte da área de ocorrência da unidade é interpretada como pertencente a um sistema deposicional predominantemente lacustre, com características apontando para lagos tipicamente rasos, associados a sistemas áridos (GALLOWAY & HOBDA, 1983), em

vista da presença restrita de matéria orgânica associada, assim como pela faciologia, com presença de carbonatos, traços de minerais evaporíticos e argilominerais típicos de ambiente árido e pouco lixiviante, além de concentrações de materiais bioclásticos.

Para a porção mediana-superior desta seqüência (Intervalo Síltico-Arenoso) é atribuída uma gênese a partir de dois sistemas deposicionais distintos:

- 1) Depósitos onde ocorrem intercalações de lentes arenosas com estratificação cruzada acanalada e planar de pequeno porte e laminação plano-paralela, com pacotes sílticos maciços, laminados ou com ripples, aos quais é atribuída uma deposição a partir de um sistema flúvio-deltaico/lacustre, com registro de fácies típicas de borda de lagos rasos, deltas lacustres e sistemas fluviais tipicamente entrelaçados, com canais rasos de baixo confinamento.
- 2) Depósitos onde predominam arenitos finos a muito finos, bem selecionados, com estratificação cruzada acanalada de grande porte, com intercalações de níveis argilosos, atribuídos a uma deposição a partir de um sistema deposicional eólico, com presença de regiões de interdunas úmidas.

Assim, de maneira geral, a deposição do pacote onde estão incluídos os crocodiliformes aqui estudados apresenta, inicialmente, uma fase relacionada a um sistema deposicional fluvial na porção sul, com o desenvolvimento concomitante de um ambiente lacustre a norte, sob um clima árido. Com o tempo, estes lagos teriam sofrido uma gradativa restrição espacial e retração, sendo ao final substituídos por um sistema deposicional flúvio-eólico-deltaico.

7. Descrição morfológica dos dois novos crocodiliformes

Os novos materiais aqui descritos, provenientes do Cretáceo do Mato Grosso, serão tratados como crocodiliformes em vista da posse de um palato secundário amplo (BENTON & CLARK, 1988).

A preparação do material foi realizada mecanicamente, com a ajuda de instrumental odontológico, estiletas, agulhas e uma micro-retífica, expondo as estruturas para descrição, desenho e fotografia.

As fotografias foram feitas com iluminação no canto superior esquerdo e com utilização de filtros “close-up” para aproximação, quando necessário.

A terminologia utilizada para a descrição segue os seguintes parâmetros, referentes ao posicionamento de estruturas em relação ao corpo:

- em relação às vistas, foram utilizados os termos lateral, dorsal e ventral, anterior e posterior (**Figura 17a**);

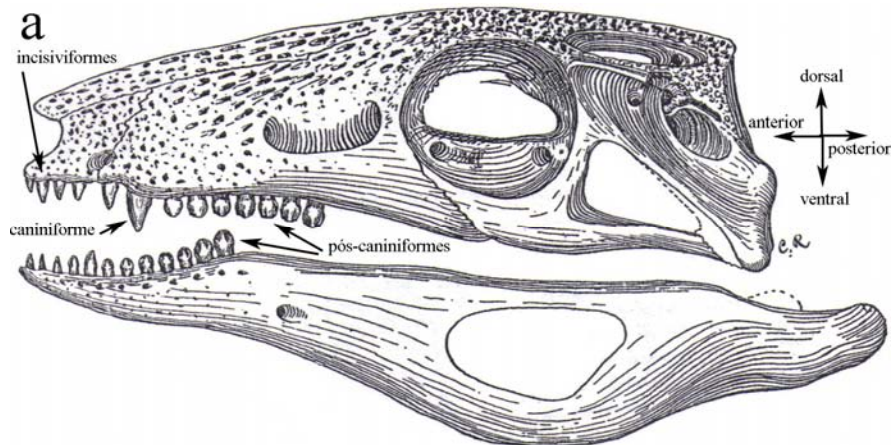
- o termo “palatal” foi restrito à porção ventral anterior do crânio, referindo-se ao conjunto de ossos do palato;

- em relação aos dentes: mesial e distal, lingual e labial, apical e basal (*sensu* EDMUND, 1969; SMITH & DODSON, 2003 - **Figura 17b**);

- em relação aos ossos dos membros: articular, medial, lateral, proximal e distal em função de serem de posição variável em relação ao eixo principal do corpo;

- em relação à posição dos membros em relação ao tronco (= postura dos membros) foi utilizado o termo espreguiçado ao invés de “sprawling”, no intuito de evitar termos estrangeiros sempre que possível.

Esta nomenclatura foi adotada por independer da estrutura, podendo ser utilizada mais amplamente, ao invés de vista occipital para o crânio, por exemplo (**Figura 18**).



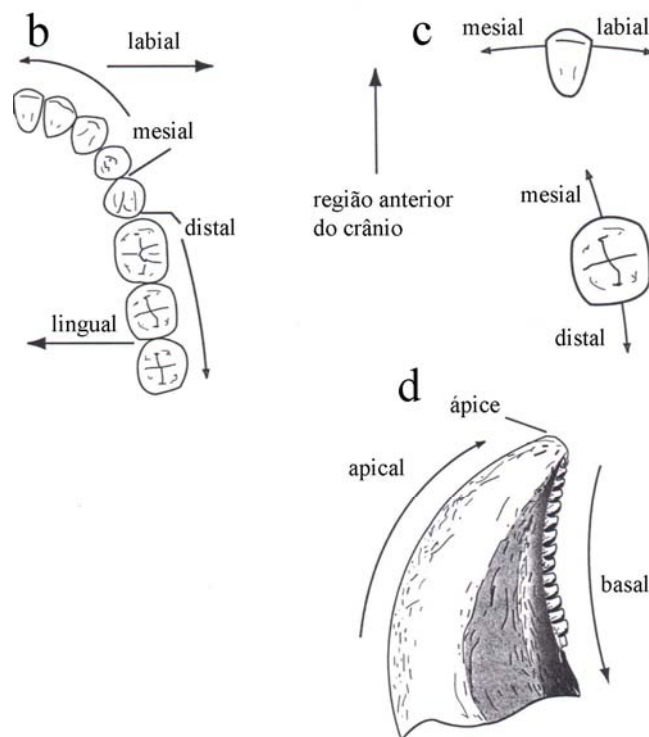


Figura 18 - Crânio de *Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933 (a), desenhos esquemáticos de arcada dentária (b), dentes (c) e (d) apontando a terminologia utilizada em relação às vistas (modificados de RUSCONI, 1933 - a, e SMITH & DODSON, 2003 - b, c, d).

7.1 Crocodilo I

7.1.1 Geral – Modo de preservação e aspectos tafonômicos

Os ossos, de maneira geral, possuem paredes bastante finas, em especial aqueles associados à face e aos membros. Estão preservados parte do crânio, principalmente a região ventral, parte do focinho, em especial as paredes laterais, e parte da região posterior, incluindo uma porção da mandíbula sem a região articular, úmero e escápula esquerdos em articulação e seis vértebras articuladas, algumas com costelas dicocéfalas.

A articulação de elementos ósseos (especialmente da escápula, que é presa à coluna por tecidos moles em vida), indica preservação em ambiente relativamente calmo. Certamente o soterramento ocorreu rapidamente, antes da necrólise total das

partes moles, preservando vértebras, escápula, úmero, rádio e ulna (apenas na forma de impressões) em articulação. Se comparados com o diagrama de desarticulação de HILL (1979 *apud* HOLZ & SIMOES, 2002) estes dados corroboram a afirmação de desarticulação mínima. É possível que o corpo tenha caído na água e a decomposição aeróbica provocasse aumento dos gases que provocaram flutuação até águas calmas, onde os tecidos se romperam e o animal afundou.

O material apresenta boa preservação, tendo ocorrido permineralização por carbonato de cálcio no interior dos ossos. A coleta dos materiais, efetuada por pessoas sem nenhum treinamento paleontológico, durante a escavação de uma cisterna, provocou fraturas e perda de parte do material, dificultando a localização precisa de suturas. Partes do esqueleto ainda se encontram nas paredes da cisterna, abaixo do nível da água.

7.1.2 Crânio

As suturas estão pouco claras, pois boa parte da porção óssea superficial foi perdida certamente na coleta, pois a preservação é muito boa. As poucas áreas de superfície preservadas mostram ornamentação incipiente, composta por pequenas cristas e escavações rasas.

Vista dorsal

O crânio apresenta focinho alto e afilado anteriormente e porção posterior alargada, preservada principalmente por impressão, emprestando ao crânio aspecto triangular quando visto de cima (**Figura 19**).



Figura 19 - Crânio do Crocodilo I em vista dorsal, mostrando a porção preservada, de formato triangular (foto do autor). Escala: 2 cm.

Em vista dorsal, na sutura entre os nasais, existe uma longa depressão antero-posterior que segue por toda a porção preservada, ladeada por elevações longitudinais destes mesmos ossos.

Pré-maxila e maxila possuem uma porção lateral e uma porção dorsal.

Vista lateral

Em vista lateral o crânio é alto e apresenta mandíbula saliente na porção posterior. A mandíbula encontra-se presa ao crânio.

As pré-maxilas não se apresentam de maneira clara, podendo ser observadas parcialmente em vista ventral. A parede lateral das pré-maxilas é bastante verticalizada acompanhando a maxila. Em corte longitudinal do crânio na altura dos dentes (**Figura 23a**) a pré-maxila apresenta borda posterior convexa, encaixando-se em uma concavidade da maxila.

As maxilas apresentam parede lateral verticalizada.

Lateralmente, no lado direito, está preservada a fenestra pré-orbitária, uma estrutura pequena e arredondada, se comparada ao comprimento do focinho (**Figura 19**). Não é possível distinguir claramente as suturas envolvidas próximo desta estrutura. Descarta-se que seja um artefato, pois a abertura é lisa anteriormente, não apresentando fraturas que poderiam indicar apenas uma quebra.

Do lado direito do crânio é possível observar o jugal abaixo da órbita e à frente da mesma. O lacrimal é um osso curto anteroposteriormente, observado entre a órbita e a fenestra pré-orbitária.

Vista ventral

As fenestras sub-oculares são amplas, ocupando boa parte do palato, de aspecto alongado e com uma borda mais afilada voltada posteriormente, quase em forma de gota e de tamanho semelhante à fenestra mandibular. O palato apresenta fenestras maxilo-palatinas em frente e internamente às fenestras palatinas e bem menores do que estas últimas (**Figura 20**).

As maxilas contribuem com a fenestra subocular formando a borda lateral e parte do anterior. A sutura maxilo-palatina é inclinada em relação ao eixo principal do crânio, ântero-medialmente e póstero-lateralmente.

Os palatinos são transversalmente estreitos, encontrando-se na linha mediana com uma sutura bastante evidente. Eles emitem anteriormente uma projeção bastante fina que passa entre as fenestras maxilo-palatinas e outra que se alarga no contato com a maxila entre as fenestras maxilo-palatina e subocular. A projeção posterior dos palatinos segue afinando posteriormente e descendente entre pterigóide e ectopterigóide, preservada do lado esquerdo. Esta projeção posterior possui aspecto de tira, com pequena espessura dorsoventral. O palatino contribui com a fenestra subocular formando as bordas anterior e medial.

A margem anterior das coanas possui posição mais baixa em comparação à margem posterior, definida por ectopterigóide e palatino.

O ectopterigóide em vista ventral está localizado externamente ao palatino, tendo seu contato com o pterigóide impedido nesta vista e compõe a borda posterior e lateral da fenestra subocular. O eixo principal deste osso está posicionado paralelamente ao eixo principal do crânio (**Figura 119**).

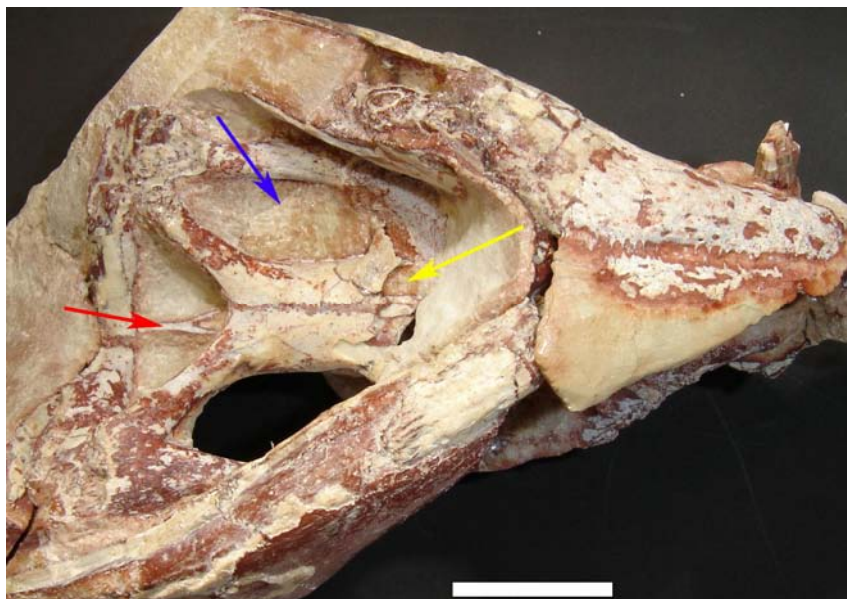


Figura 20 - Palato do Crocodilo I evidenciando as grandes fenestras sub-oculares (seta azul), fenestras maxilo-palatinas (seta amarela) e o septo dividindo as coanas (seta vermelha) (foto do autor). Escala: 2 cm.

Os pterigóides apresentam sua posição mais elevada na porção mediana onde se encontram após a coana. Lateralmente eles seguem caminho descendente, emprestando à coana aspecto triangular / losangular. As asas dos pterigóides estão parcialmente preservadas, tendo sido perdida a porção posterior, onde participam também palatinos e ectopterigóides.

A coana é dividida por um septo e apresenta aspecto triangular quando é observada em vista ventral, com um dos vértices orientado anteriormente (**Figura 19**). Se observada em vista posterior, apresenta formato triangular com um dos vértices voltado para cima.

Os elementos do basicrânio encontram-se pobremente preservados, na forma de impressão e de uma fina capa de osso, não permitindo a correta visualização e interpretação das suturas (**Figura 21**). Pode-se observar uma impressão dos quadrados, onde se pode observar os dois côndilos, à esquerda na **figura 21**.

É possível distinguir a base do côndilo occipital, que seria voltada para baixo, a julgar pela porção preservada, que encontra-se em um nível mais baixo. Ao lado desta, observam-se os otoccipitais e à frente o basisfenóide.

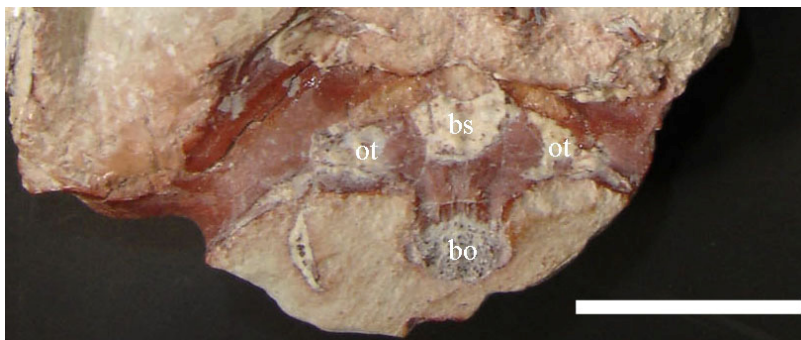


Figura 21 - Basicrânio do Crocodilo I em vista dorsal, mostrando preservação pobre dos elementos (foto do autor). Abreviações de acordo com o **Anexo G**. Escala: 2cm.

7.1.3 Mandíbula

A mandíbula é bastante afilada anteriormente na região da sínfise, arqueada para cima e baixa nesta região (**Figura 22**). A sínfise mandibular é longa, com ampla participação do esplenial. Este osso apresenta formato triangular com um dos vértices voltado para frente em vista dorsal. Em relação ao crânio, a mandíbula é bastante larga e robusta. A fenestra mandibular é ovalada e bastante ampla em relação à altura da mandíbula, que é mais alta nesta área (**Figura 22**).

Existem forames neurovasculares logo abaixo dos dentes na parte interna dos dentários anteriormente à sutura deste com o esplenial (**Figura 22**).

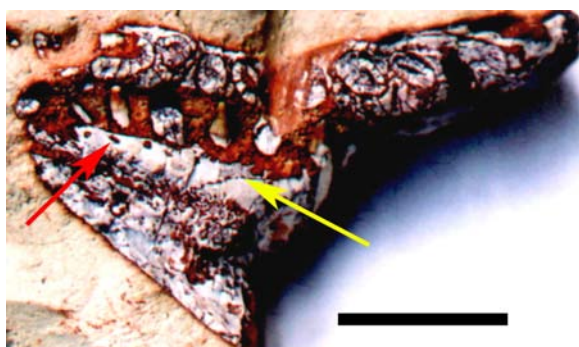


Figura 22 - Vista dorso-lateral esquerda da porção anterior da mandíbula e parte da pré-maxila e maxila antes da colagem do material. A seta vermelha indica forames neurovasculares, e a seta amarela a sutura esplenial-dentário (foto do autor). Escala: 2cm.

Na parede externa do dentário direito são observados forames abaixo de uma região sem esculturação na base dos dentes (**Figura 23b**).

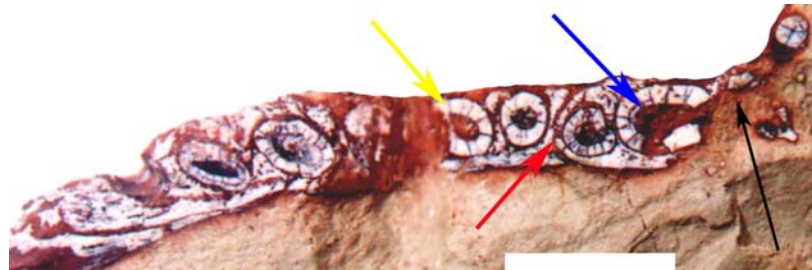
7.1.4 Dentição

Os dentes anteriores do dentário estão inseridos em alvéolos e apenas os três últimos estão em uma calha única na mandíbula, enquanto aqueles da pré-maxila e maxila estão inseridos em alvéolos. Todos os dentes preservados, tanto os da pré-maxila e maxila quanto os do dentário, apresentam estrias longitudinais, características de crocodilomorfos e todos apresentam carenas mesiais e distais com borda crenulada.

Na pré-maxila ocorrem 3 dentes evidentes no lado esquerdo. O primeiro é um incisiviforme de forma cônica e procumbente e sua raiz apresenta seção transversal arredondada. Entre este e o caniniforme, a pré-maxila está bastante danificada, sendo que o espaço onde deveria haver outro dente incisiviforme está ocupado por sedimento e fragmentos de ossos (**Figura 23a, seta escura**). O caniniforme, 2º dente preservado da pré-maxila, é muito maior do que os outros dentes, praticamente o dobro em comprimento, sendo comprimido lábio-lingualmente. Em posição interna a ele, é possível observar um dente de substituição em estágio inicial de desenvolvimento (**Figura 24**) possuindo carenas com dentículos. Atrás do caniniforme, ocorre um dente de seção arredondada bem menor do que o anterior, mas claramente afetada pela presença do caniniforme, sendo que na proximidade deste o dente sofre uma deformação na altura de sua raiz (**Figura 23a**).

Na maxila ocorrem seis dentes, sendo que o primeiro possui a seção transversal da raiz arredondada, enquanto os seguintes têm seção transversal da raiz alongada, obliquamente disposta em relação ao eixo principal do crânio. A coroa do primeiro dente é menor do que nos posteriores e apresenta estriações grosseiras da base ao ápice. O segundo dente do maxilar possui seção transversal da raiz em forma de gota, sendo maior que o primeiro, com a coroa apresentando uma quilha distal voltada lingualmente e para trás. O terceiro dente possui corpo mais comprimido do que o segundo, mas menos do que o quarto. Sua coroa é maior do que no dente anterior e labiolingualmente achatada, com a face labial mais plana e uma quilha distal voltada leve e lingualmente para trás. O quinto dente apresenta a seção mais comprimida de todos e é menor do que o quarto. Em vista lateral, é o que apresenta a raiz mais exposta. O sexto não está inteiramente preservado, mas é possível perceber que é menor que o anterior e com tendência ao arredondamento em seção transversal (**Figura 23a**). Os três primeiros dentes do maxilar possuem coroa com lado labial levemente mais convexo do que o

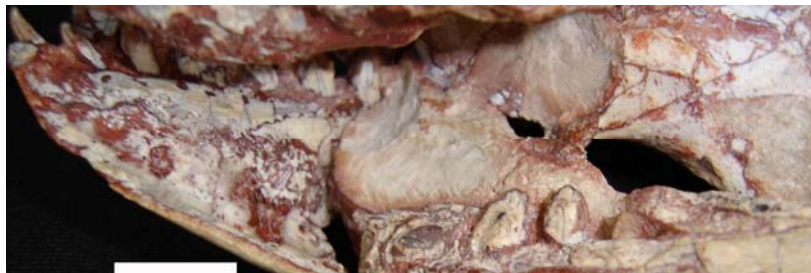
lingual, já os últimos apresentam coroa com lados labial e lingual praticamente simétricos.



a



b



c

Figura 23 - Seção transversal da pré-maxila e maxila do Crocodilo I (a), mostrando a série dentária preservada. A seta azul aponta o caniniforme, a seta vermelha a sutura entre pré-maxila e maxila, e a seta amarela aponta o primeiro dente da maxila com base da coroa em forma de gota, com quilha distal voltada pósterolingualmente. Adicionalmente, uma seta preta aponta a região não preservada à frente do caniniforme. Vista lateral direita do focinho do Crocodilo I (b) mostrando as coroas dos dentes e a evidente estriação longitudinal. Vista lateral esquerda do focinho do Crocodilo I (c) evidenciando as raízes e coroas dos três últimos dentes inclinadas em relação ao eixo principal do crânio (fotos do autor). Escalas: 1 cm.



Figura 24 - Dente de substituição do caniniforme pré-maxilar (seta) visto em um corte do mesmo em vista ventral (foto do autor). Escala: 5 mm.

As bordas cortantes (carenas) nos dentes maxilares do lado direito sempre ocorrem paralelas ao eixo maior do crânio (devido à implantação oblíqua dos dentes nas maxilas), sendo a face labial do dente mais convexa que a lingual. No dentário, os dentes também são oblíquos em relação à mandíbula visto que esta é fortemente inclinada para fora após a sínfise.

No dentário direito são observados oito dentes. O primeiro, incisiviforme de pequeno tamanho, apresenta-se voltado para cima e para frente, caracterizado como procumbente (**Figuras 23b e 23c**). O segundo é maior e também está voltado para frente. O terceiro dente preservado apresenta coroa mais larga do que os anteriores. O quarto e o quinto não apresentam coroa, mas possuem raízes proporcionalmente mais largas do que nos anteriores, sendo aproximadamente duas vezes maiores. O sexto é maior do que o anterior e foi atingido por uma ferramenta perfurante, tendo sido grande parte da coroa destruída. O sétimo dente possui coroa bulbosa, mas baixa. O oitavo não está visível. O nono dente é o menor da série.

Do lado esquerdo são visíveis apenas do sexto ao nono dente (**Figura 23c**). No sexto está preservada apenas a raiz, que é levemente inclinada em relação ao eixo principal do crânio. O sétimo dente apresenta pouco da coroa e é mais inclinado do que o anterior. O oitavo dente é bem menor, sendo aproximadamente metade dos anteriores. O nono é o menor e aparece quase no fim da calha que acomoda os dentes a cerca de 1 cm da borda anterior da fenestra mandibular. Este último dente mostra forte inclinação da linha de corte em relação ao eixo principal do crânio, de tal modo que a borda anterior está inclinada lingualmente e a posterior inclinada labialmente.

Na porção exposta do dentário no lado direito, os últimos dentes possuem linha de corte ântero-posterior, enquanto aqueles do dentário esquerdo mostram coroas parcialmente preservadas, mas com borda cortante inclinada póstero-medialmente.

7.1.5 Coluna Vertebral

Em um mesmo bloco, estão preservadas seis vértebras articuladas, associadas à escápula e a algumas costelas (**Figura 25**). Todas as vértebras apresentam uma escavação ventral mediana em vista lateral. Todos os centros são levemente anficélicos e possuem uma projeção ventral mediana anterior, a hipapófise. O arco neural apresenta altura equivalente à do centro.



Figura 25 - Sequência de seis vértebras do Crocodilo I preservadas em articulação com costelas. A seta branca aponta a projeção ventral mediana anterior (hipapófise) (foto do autor). Escala: 2 cm.

A sequência de vértebras do Crocodilo I mostra diminuição em tamanho posteriormente (em vista ventral), sendo que as primeiras vértebras são mais largas do que as posteriores.

Na primeira vértebra preservada, o canal neural é amplo e apresenta-se mais largo do que alto. A pré-zigapófise esquerda está preservada e é mais alta do que o centro. A pós-zigapófise esquerda também está preservada e apresenta uma estrutura mais curta do que a pré-zigapófise. Ambas são bastante verticalizadas, apresentando ângulos de aproximadamente 45° . O espinho neural não está preservado nesta vértebra. Diapófise e parapófise esquerdas encontram-se preservadas. A diapófise está posicionada na altura do canal neural. A parapófise está localizada aproximadamente na metade do centro (**Figura 26**). A hipapófise é pequena e restrita à porção anterior do centro.

A segunda vértebra é um pouco mais longa do que a anterior e apresenta uma incipiente quilha ventral mediana. A projeção ventral mediana anterior é bastante robusta e apresenta uma superfície alargada látero-lateralmente. Parte da parapófise

direita está preservada, apresentando uma posição bastante anterior e baixa no centro. Além disto, possui estrutura menos verticalizada do que na vértebra anterior. Em vista lateral o centro vertebral apresenta uma acentuada concavidade ventral. Parte do espinho neural está preservada e parece indicar uma estrutura curta ântero-posteriormente e estreita lateralmente.

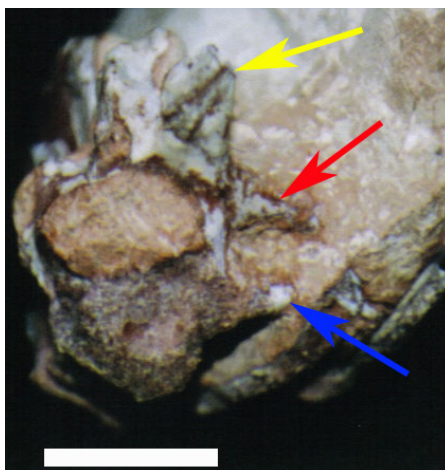


Figura 26 - Vértebra mais anterior preservada do Crocodilo I em vista anterior. Pode-se notar o canal neural amplo. A seta azul indica a parapófise, a seta vermelha a diapófise e a seta amarela a pré-zigapófise (foto do autor). Escala: 1 cm.

A terceira vértebra é um pouco mais longa e levemente mais estreita do que a segunda. Apresenta parapófise esquerda mais alta do que a segunda, em relação ao centro vertebral, e está articulada a uma costela. A pós-zigapófise esquerda está preservada e é menos robusta do que na primeira vértebra preservada. Não se encontra preservado o espinho neural. A projeção ventral mediana anterior é menor do que na vértebra anterior e está parcialmente quebrada. Não ocorre uma quilha ventral mediana no centro. Em vista lateral, este último apresenta uma leve concavidade ventral.

A quarta vértebra mostra espinho neural bastante alto e alongado ântero-posteriormente, quebrado no ápice. O centro aparenta ter a largura aproximada do anterior e é mais longo. Estão preservadas as parapófises, que se encontram em posição mais elevada do que na vértebra anterior. Não ocorre uma quilha ventral mediana no centro. Existe uma costela próxima, praticamente em articulação com a parapófise. Em vista lateral, o centro apresenta uma leve concavidade ventral.

A quinta vértebra apresenta espinho neural bastante alto e alongado ântero-posteriormente. É mais longa do que a anterior e visivelmente mais estreita em vista ventral. A parapófise é mais alta do que na vértebra anterior. O canal neural é mais

arredondado do que na primeira preservada, apresentando seção praticamente circular. A pós-zigapófise esquerda é de posição praticamente horizontal, diferente das outras vértebras onde esta estrutura está preservada. Não ocorre uma quilha ventral mediana no centro. Em vista lateral, o centro apresenta uma concavidade ventral mais acentuada do que na vértebra anterior.

A sexta vértebra está muito mal preservada e apresenta apenas parte do arco neural, com pré-zigapófise e diapófise parcialmente preservadas. A pré-zigapófise tem posição quase horizontal.

Algumas costelas esquerdas muito finas, de seção transversal alongada, estão presentes. A primeira apresenta capítulo e tubérculo bastante grandes e espaçados e está relacionada à segunda vértebra preservada. Além disto, na face anterior, entre tubérculo e capítulo, apresenta uma crista, embora bastante danificada. A segunda está articulada com a terceira vértebra e a terceira costela preservada está próxima à quarta vértebra.

A morfologia geral, com centros relativamente curtos e com profunda escavação ventral mediana, e a presença de hipapófises e costelas dicocéfalas apontam para vértebras cervico-torácicas.

7.1.6 Cintura Escapular e Membros Anteriores

A escápula apresenta uma lâmina bastante ampla e fina na porção dorsal, com forma de leque (**Figura 27**). As superfícies articulares para coracóide e úmero também estão preservadas. A porção mais ventral é fina e alongada e serve para articulação com o coracóide. A cavidade glenóide é mais ampla e de aspecto triangular. É possível observar uma constrição entre as porções dorsal e ventral.

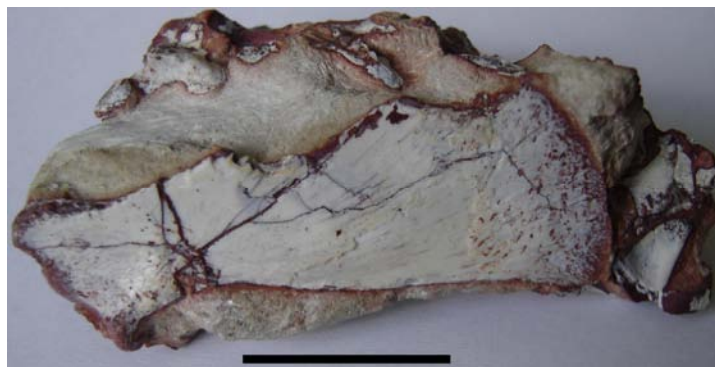


Figura 27 - Escápula esquerda do Crocodilo I, mostrando porção dorsal (à direita) expandida emprestando forma de leque à estrutura (foto do autor). Escala: 2 cm.

O úmero é longo e apresenta porção proximal bastante expandida e alongada em vista articular. A região da articulação está muito bem preservada, permitindo a visualização de áreas formadas por cartilagem em vida. Logo abaixo desta região ocorre uma fossa rasa de formato triangular, com um dos vértices voltado para baixo. A diáfise deste osso é levemente torcida e senoidal e bastante longa. A porção distal não se encontra bem preservada, impedindo a reconstrução da articulação com rádio e ulna (**Figura 28**).

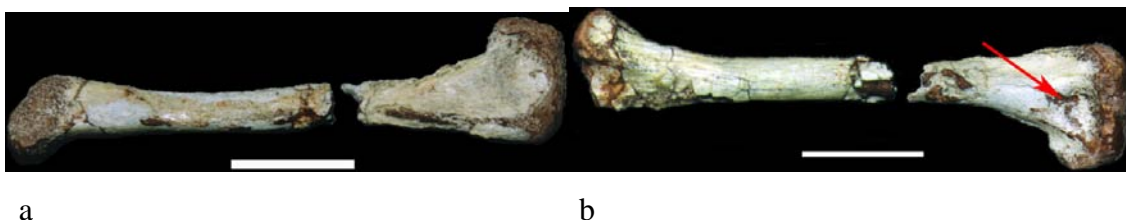


Figura 28 - Úmero esquerdo do Crocodilo I em vistas medial (a) e lateral (b) (foto do autor). A seta vermelha indica a fossa de formato triangular logo abaixo da superfície articular. Escala: 2 cm.

A porção distal do úmero apresenta o entepicôndilo preservado, mas o ectepicôndilo está desgastado. Entre os dois, existe a área da tróclea, bastante ampla. O côndilo lateral é o maior e o mais baixo.

Não está preservada a crista deltopeitoral, tendo sido esta região perdida/desgastada.

A porção proximal do úmero é bem mais expandida do que a porção distal.

Quadro 1 - Medidas de elementos ósseos relativas a Crocodilo I em centímetros.

Elemento ósseo	altura	largura	comprimento
Crânio	5,2	5,3	11,6
Mandíbula	2,1	7,6	10,6
1 ^a vértebra	2,1	1,0	1,1
2 ^a vértebra	2,3	1,2	1,1
3 ^a vértebra	2,2	1,2	1,2
4 ^a vértebra	2,8	1,4	1,2
5 ^a vértebra	2,9	1,1	1,2
6 ^a vértebra	1,3	1,0	1,1 (bastante fragmentada)
Costela (1 ^a)	-	1,4	4,8 (as outras apesentam-se fragmentadas)
Escápula	0,9	2,4	6,6 (altura na largura do glenóide)
Úmero	0,9	2,1	8,7

O avanço da preparação, no futuro, poderá permitir a observação de outras características importantes, principalmente às relacionadas ao basicrânio.

7.2 Crocodilo II

7.2.1 Geral - Modo de preservação e aspectos tafonômicos

Infelizmente, na retirada do material, feita sem cuidado por moradores locais durante a escavação de outra cisterna, muito do material foi fragmentado e perdido. Em buscas posteriores, efetuadas no monte de rejeito deixado para trás pelos trabalhadores, nada foi encontrado.

Estão preservados o crânio com porção proximal da mandíbula articulada, vértebras isoladas, um fragmento proximal da escápula direita, um fragmento da porção proximal do úmero direito, fragmento do rádio direito e fragmento de outros ossos longos. Crânio e mandíbula foram encontrados articulados e os outros elementos desarticulados, porém próximos, sendo encontrados em uma pequena área

(aproximadamente 2m x 2m). Os tamanhos, morfologias e preservação são compatíveis com um único exemplar, mesmo estando separados. Apesar disto, não é possível garantir que pertençam a um mesmo exemplar. A desarticulação pode ter sido causada por necrófagos, visto que não há evidência de exposição subaérea nas rochas circundantes.

7.2.2 Crânio

O crânio é composto pelo rostro, sem a porção mais anterior. Esta estrutura possui forma tubular, com rostro praticamente tão alto quanto largo (**Figura 29**) em vista anterior. A porção lateral direita do focinho permite ver a leve ornamentação, composta por escavações rasas e cristas baixas.

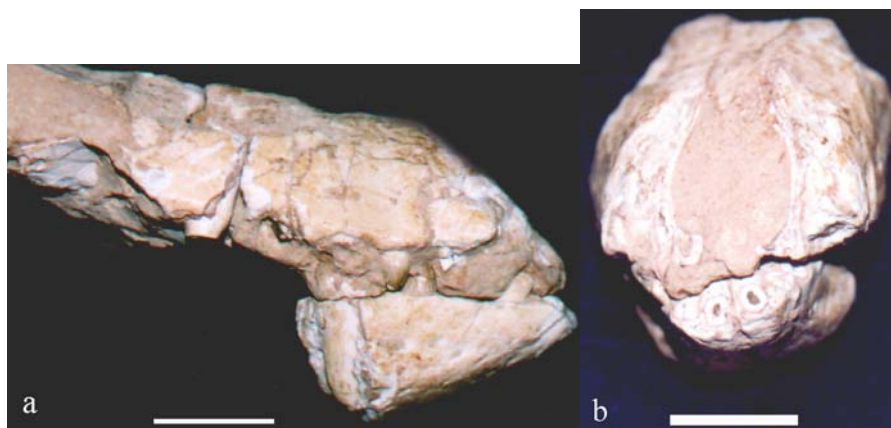


Figura 29 - Restos cranianos e mandibulares do Crocodilo II em vista lateral direita (a) e anterior (b) (fotos do autor). Escala: 2 cm.

Vista dorsal

Em vista dorsal, não é possível ver a maior parte dos nasais, pois a região se encontra danificada. As maxilas apresentam uma porção visível nesta vista.

Vista lateral

Pré-maxilas e maxilas apresentam paredes laterais verticalizadas. Não é possível definir a sutura entre os dois ossos com clareza.

Na parede lateral da pré-maxila e da maxila ocorre uma região sem esculpturação acima da série dentária. Ocorrem forames neurovasculares na margem alveolar na maxila, logo acima da região sem esculpturação.

Vista ventral

O palato do crocodilo II é bastante amplo e longo, e possui a superfície plana. O palato secundário é bastante largo e longo em comparação ao comprimento preservado do crânio.

No lado esquerdo do palato, na região posterior, é possível observar parte da fenestra sub-ocular, de contorno anterior afilado e arredondado (**Figura 30**). O início desta estrutura ocorre próximo ao fim da série dentária maxilar, logo atrás do dente mais posterior preservado.

Os dentes apresentam arranjo em linha, sendo a série levemente aberta posteriormente.

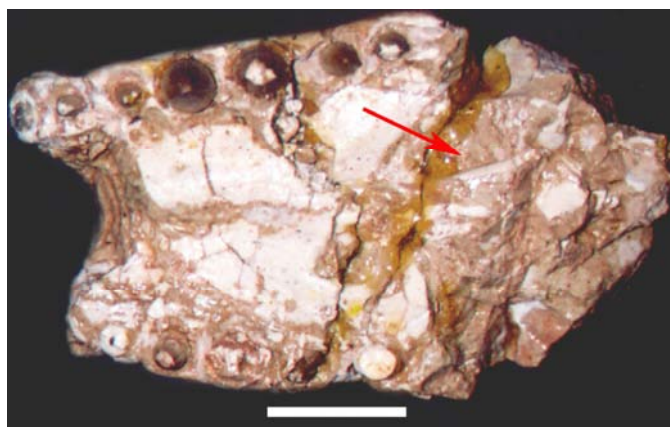


Figura 30 - Vista ventral do crânio de do Crocodilo II, evidenciando parte do contorno da fenestra subocular, de formato arredondado e afilado anteriormente (foto do autor). Escala: 2 cm.

Vista posterior

O basioccipital está preservado, sendo representado pelo côndilo occipital, parte basal do crânio e porção que reveste o forame magno (**Figura 31**). Lateralmente no côndilo occipital, participam os dois exoccipitais.

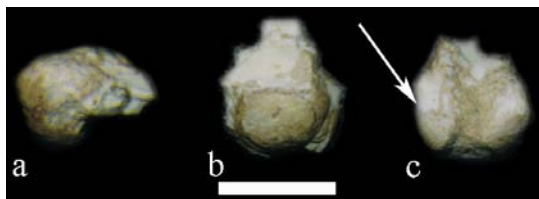


Figura 31 - Parte do basioccipital e exoccipitais do Crocodilo II em vistas lateral direita, póstero-ventral e dorsal (foto do autor). A seta indica o exoccipital esquerdo. Escala: 1 cm.

Ocorrem duas estruturas localizadas na porção látero-dorsal do côndilo occipital (**Figura 31 - seta**), os exoccipitais, de formato elíptico e arredondados no sentido dorsoventral. Em vista lateral apresentam uma constrição entre as porções posterior e anterior. A estrutura preservada é bastante delicada e pequena.

Infelizmente as suturas nos ossos cranianos não são visíveis, inviabilizando comparações mais acuradas com outros crocodiliformes com relação a estas características. Por outro lado, suturas fechadas indicam um exemplar adulto.

7.2.3 Mandíbula

A mandíbula está preservada apenas em sua porção anterior, apresentando a sínfise e uma pequena parte dos ramos mandibulares (**Figura 32**). Esta estrutura está quebrada na porção mais anterior, mas ainda permite a visualização da seção transversal dos dentes mais anteriores. Em vista ventral, a mandíbula é bastante afilada na região terminal preservada. Em vista lateral apresenta-se levemente arqueada para cima anteriormente. O esplenial é um osso ímpar e ocupa pouco mais de metade da sínfise em vista dorsal, possuindo aspecto triangular alongado, com um dos vértices voltado anteriormente. Em vista ventral o esplenial não aparece na região da sínfise, pois esta região não está bem conservada. É possível que não fosse visível em vista ventral na região da sínfise. O esplenial é mais espesso posteriormente, afinando anteriormente.

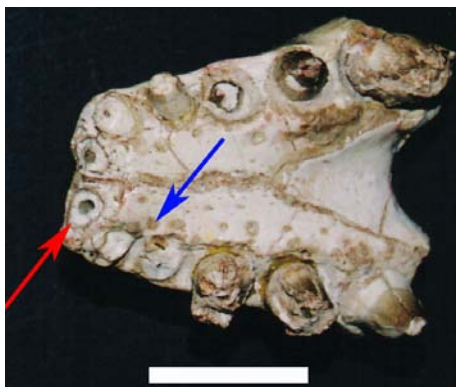


Figura 32 - Símfise mandibular e parte dos ramos mandibulares do Crocodilo II, mostrando dentes anteriores procumbentes no dentário (seta vermelha) e forames neurovasculares na borda alveolar interna dos dentários (seta azul) (foto do autor). Escala: 2 cm.

A região posterior da sínfise é bastante alta, cerca de 3 vezes mais do que a porção mais anterior.

Em vista lateral, é possível observar a porção sem esculturação do dentário, logo abaixo da série dentária, com aproximadamente 5mm de altura, abaixo da qual ocorrem forames neurovasculares, alinhados anteroposteriormente.

Os ramos mandibulares parecem apresentar grande divergência após a sínfise em direção posterior julgando-se pela seção quebrada na base dos mesmos.

Estão visíveis diversos forames neurovasculares na margem interna dos dentários, logo abaixo dos dentes (**Figura 32 - seta azul**).

7.2.4 Dentição

Todos os dentes com coroas preservadas mostram evidências de quilhas mesiais e distais, mostrando uma nítida linha de corte antero-posterior (**Figura 33**). Todos os dentes, incluindo os mais anteriores de seção arredondada, apresentam borda crenulada. Além disto, todos possuem estrias longitudinais anastomosadas formadas por pequenos grumos de esmalte (**Figura 34**).

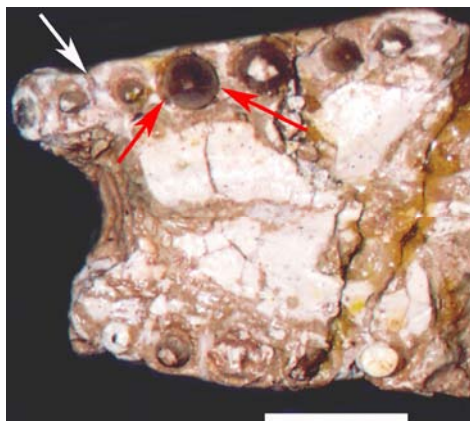


Figura 33 - Vista ventral do Crocodilo II mostrando as séries dentárias pré-maxilar e maxilar preservadas. A seta branca mostra a sutura pré-maxila-maxila. As setas vermelhas indicam as bordas mesial e distal serrilhadas, no segundo dente preservado da maxilaa (foto do autor). Escala: 2 cm.



Figura 34 - Vista látero-ventral da maxila do Crocodilo II, mostrando a série superior de dentes preservados. Note as linhas longitudinais de esmalte (foto do autor). Escala: 1 cm.

O primeiro dente preservado da pré-maxila no lado esquerdo é pequeno e apresenta coroa comprimida lábio-lingualmente, com quilhas mesial e distal serrilhadas e borda labial mais convexa. A ponta deste dente está quebrada. No lado direito fóssil se encontra quebrado e não é possível ver o dente. Anteriormente a este dente ocorre uma estrutura que lembra um dente, mas muito mal preservada.

Na maxila, os dentes correspondentes de ambos os lados não se apresentam simetricamente dispostos, estando o lado direito do palato mais deformado. O segundo dente preservado da série, 1º dente da maxila, também é pequeno, com tamanho semelhante ao do anterior. Os dois são essencialmente semelhantes aos posteriores no formato, com borda labial mais convexa. O do lado direito é maior.

É possível que estejam faltando três ou quatro dentes de cada lado anteriormente a estes dois.

O terceiro dente preservado da série, segundo dente da maxila, é bem maior que os anteriores e está completamente preservado do lado esquerdo. Este dente apresenta seção transversal quase circular, mas com quilhas visíveis e deslocadas para o lado lingual (**Figura 34**). O do lado direito está pobremente preservado. O quarto é um pouco menor que o anterior, mas visivelmente mais comprimido lábio-lingualmente, estando bem preservado no lado esquerdo. O do lado direito encontra-se em péssimo estado de conservação. O quinto dente do lado esquerdo tem aproximadamente metade do comprimento do anterior e apresenta lados labial e lingual praticamente iguais, sendo que o labial é ligeiramente maior e mais convexo. No lado direito o dente está quebrado na altura da constrição e não apresenta a coroa. Posteriormente ocorre mais um dente, preservado apenas no lado esquerdo, de aspecto semelhante ao anterior, porém menor.

O quarto dente do lado direito da maxila apresenta desgaste provocado pelo contato com outro dente. Esta feição não parece apontar para deslocamento mandibular antero-posterior, mas apenas o contato de dois dentes que se desenvolveram muito próximos. A faceta fica no ápice e na face lingual do dente.

Em cada dentário encontram-se preservados seis dentes, sendo que a maioria está incompleta, com apenas sua seção transversal abaixo da constrição coroa-raiz visível. Os dentes aumentam em tamanho posteriormente na série. O primeiro e o segundo dente apresentam-se quebrados em ambos os dentários e apresentam seção transversal circular. Os dois são procumbentes, apontando para frente e para fora. O terceiro do lado direito apresenta parte da coroa, mas praticamente desprovida de esmalte. É circular em seção e bastante afilado. O terceiro dente do lado esquerdo está quebrado na base da coroa. O quarto dente do lado esquerdo apresenta a coroa bastante quebrada, já o do lado direito é um dente novo, com a coroa parcialmente exposta. Ambos estão quebrados, mas aparentam ser bem maiores do que o dente anterior. O quinto dente de ambos os lados já apresenta estrutura claramente comprimida lábio-lingualmente, com lado labial mais convexo do que o lingual. O sexto dente é maior do que o anterior, sendo mais longo e largo e apresentando maior diferença entre os lados labial e lingual, estando preservado parcialmente de ambos os lados (**Figura 33**).

No último dente do dentário é possível ver o tamanho da raiz em comparação com a coroa, pois a capa de osso do dentário está quebrada. Este dente apresenta raiz aproximadamente três vezes maior do que a coroa.

7.2.5 Coluna Vertebral

Para facilitar a descrição, as vértebras foram separadas em dois grupos: vértebras curtas e largas; e vértebras longas e estreitas. Além disto, foram alinhadas para descrição com base na morfologia e não na posição relativa na série.

São conhecidas oito vértebras. Todas possuem centro anficélico e suturas neurocentrais visíveis. Vistos ventralmente, todos os centros apresentam leve constrição na porção mediana (**Figura 35**). Os centros permitem observar, em vista lateral, uma depressão ventral mais pronunciada na porção mediana. Não estão preservadas as zigapófises, uma vez que todos os centros encontram-se quebrados logo acima das diapófises.

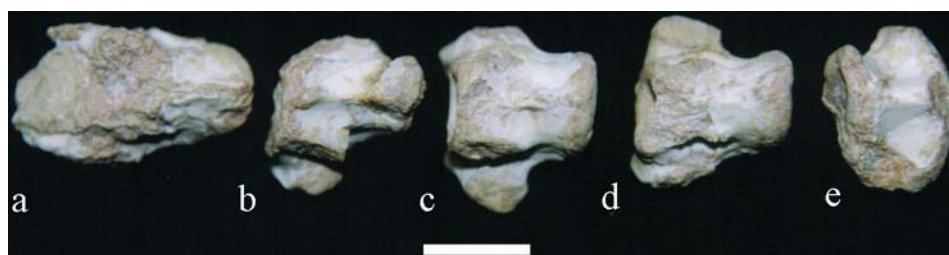


Figura 35 - Vértebras curtas (anteriores) do Crocodilo II em vista ventral. As mais anteriores estão à esquerda (foto do autor). Escala: 1 cm.

Nenhuma das vértebras está completa e algumas estão bastante fragmentadas. Em geral faltam parte do arco neural e todo o espinho neural. O arco neural sempre está posicionado anteriormente no centro.

Existem duas morfologias básicas observadas, centros curtos e largos e centros longos e estreitos (**Figuras 36 e 37**).



Figura 36 - Série preservada de vértebras curtas e largas em vista lateral esquerda com as mais anteriores à esquerda (foto do autor). Escala: 1 cm.



Figura 37 - Série preservada de vértebras longas e estreitas em vista lateral esquerda (foto do autor). Escala: 1 cm.

A primeira vértebra está deformada e bastante fragmentada (**Figura 36 - a**). Diapófise e parapófise estão quebradas na base, mas estão próximas umas das outras. Não ocorre um pleurocelo entre diapófise e parapófise. A quilha ventral ocorre, mas está bastante quebrada não permitindo maior detalhamento. O canal neural é amplo e o arco neural bastante alto. A superfície articular distal apresenta aspecto levemente triangular com um dos vértices voltado para baixo (**Figura 38**). A falta de estruturas diagnósticas dificulta seu posicionamento na série.

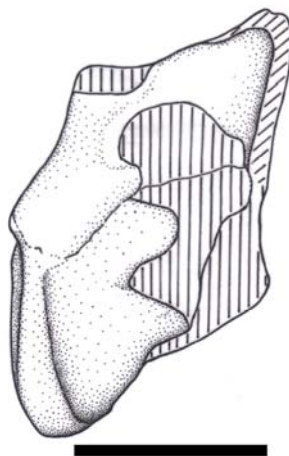


Figura 38 - Primeira vértebra da série do Crocodilo II, mostrando centro bastante alto em vista lateral direita. Escala: 1 cm.

Na segunda vértebra mais curta, as diapófises são bastante amplas na base e voltadas para baixo (**Figura 36b**). As parapófises possuem superfície articular triangular e bastante ampla. O centro apresenta pequenos pleurocelos na porção mediana do centro, entre diapófise e parapófise (**Figura 39**). A superfície articular destas vértebras é maior e mais alta do que larga posteriormente, enquanto na região anterior é mais arredondada. Ocorre uma quilha ventral mediana fortemente expandida na porção posterior e levemente expandida anteriormente. Na porção anterior ocorre

uma pequena projeção óssea voltada para frente. O canal neural é amplo, sendo o arco neural bastante alto.

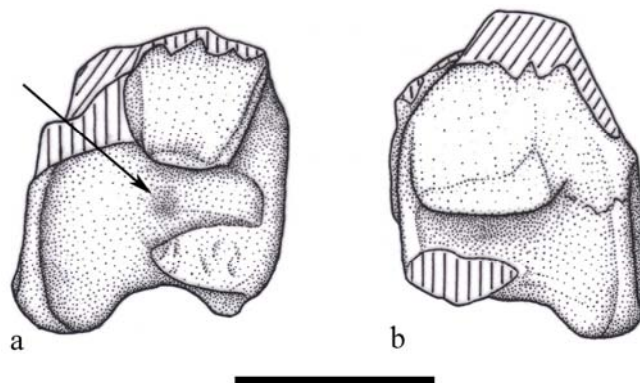


Figura 39 - Segunda vértebra mais curta da série preservada do Crocodilo II em vistas lateral direita (a) e lateral esquerda (b), com pleurocelo (seta) entre diapófise e parapófise. Escala: 1 cm.

Na terceira vértebra, a superfície articular anterior é mais arredondada e menor do que a posterior, mais alta do que larga (**Figura 36c**). O canal neural é amplo e o arco neural é alto. As diapófises são amplas, com superfície articular maior ântero-posteriormente e voltada para baixo. O pleurocelo está localizado anteriormente no centro, entre diapófise e parapófise. A parapófise possui contorno triangular com um dos vértices voltado para trás. A quilha ventral é estreita e levemente expandida posteriormente, não estando preservada anteriormente (**Figura 40**).

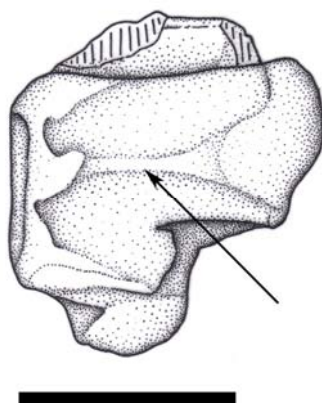


Figura 40 - Terceira vértebra da série do Crocodilo II em vista ventral, mostrando a quilha ventral bastante desenvolvida (seta). Escala: 1 cm.

A quarta vértebra apresenta face articular anterior arredondada e a posterior mais alta do que larga (**Figura 36d**). As diapófises são amplas e a superfície articular

arredondada e voltada para o lado e para baixo. As parapófises possuem superfície articular triangular alongada e bastante ampla, com um dos vértices voltado para trás. Ocorre um pleurocelo mais modesto, de posição mediana no centro, entre diapófise e parapófise. A quilha ventral no centro é alta e está quebrada na porção anterior. O canal neural é amplo e o arco neural bastante alto.

A vértebra mais curta e mais larga apresenta o centro praticamente losangular em vista anterior (**Figuras 36e, e 41**). As parapófises são bastante robustas, apresentando face articular voltada para o lado e levemente para baixo. Em vista ventral ocorre uma quilha mais larga quando comparada com as outras vértebras. Não ocorrem pleurocelos nesta vértebra. A superfície articular desta vértebra é bastante ampla na região anterior e mais alta do que larga posteriormente.

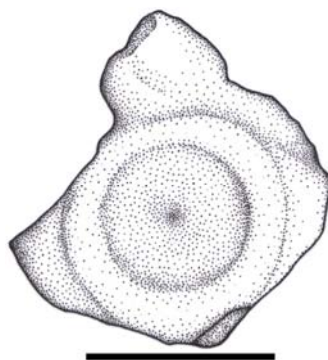


Figura 41 - Centro vertebral mais posterior do Crocodilo II, preservado em vista anterior. Escala: 1 cm.

As últimas três vértebras preservadas apresentam centro alongado, sem quilha. As superfícies articulares são bastante semelhantes em forma e tamanho (**Figura 37**), sendo que a posterior é levemente maior. Não ocorrem parapófises. Em vista ventral todos apresentam uma constrição mediana no centro.

A primeira vértebra apresenta parte do arco neural preservado, com paredes verticalizadas e altas. Apresenta a superfície articular posterior posicionada mais ventralmente do que nas anteriores. A superfície articular anterior apresenta-se apenas parcialmente preservada.

A segunda vértebra não apresenta o arco neural preservado. Em vista lateral, o centro apresenta uma concavidade ventral bastante mais acentuada do que o anterior. A sutura entre centro e arco neural é visível. Ambas as superfícies articulares estão bem preservadas.

A terceira vértebra apresenta a parte esquerda do arco neural preservada, deslocada de seu contato natural com o centro e possuindo paredes verticalizadas. Em vista lateral, o centro apresenta uma concavidade ventral bastante leve. A superfície articular anterior está mal preservada.

Em função da posição de diapófises e parapófises podemos assumir posição anterior para a seqüência de vértebras de corpo mais curto do que largo, possivelmente cervico-torácica. As vértebras “b”, “c” e “d” são cervicais em virtude da posição e forma das diapófises, voltadas para baixo e da presença de hipapófises bem desenvolvidas. A vértebra “a” está muito danificada, mas pela proximidade entre parapófise e diapófise podemos supor posição posterior, possivelmente a última cervical ou primeira dorsal. A vértebra “e” pode ser uma das últimas pré-sacrais em função de sua estrutura robusta e centro bastante arredondado.

Para a seqüência de vértebras de centro mais longo do que largo podemos supor posição posterior na série pelo corpo mais alongado do que largo, ausência de diapófises e arco neural bastante alto. Possivelmente representam vértebras “lombares”.

Está preservado também um fragmento de arco neural e espinho neural, isolados do corpo vertebral, sendo o único material desta natureza encontrado. O espinho é curto antero-posteriormente, com cerca de metade do comprimento da vértebra, mas apresenta seção alongada.

Possivelmente deve pertencer a uma vértebra cervical posterior ou dorsal anterior, uma vez que estas apresentam espinhos neurais não muito longos anteroposteriormente em crocodilianos associados (WU *et al.*, 1996).

As porções proximais de duas costelas torácicas apresentam capítulo e tubérculo bem preservados. Uma os apresenta mais próximos enquanto a outra, mais separados, com o tubérculo sempre maior do que o capítulo (**Figura 42**).

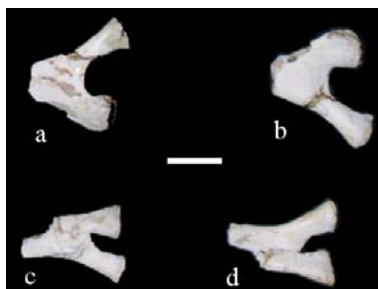


Figura 42 - Porção proximal de duas costelas dorsais do Crocodilo II (a e b - anterior, c e d - posterior) em vistas anterior (a e d) e posterior (b e c) (foto do autor). Escala: 1 cm.

As costelas são caracterizadas como torácicas pela distância entre capítulo e tubérculo, indicando distâncias diferentes, sendo que aquelas onde estão mais próximas apresentam uma posição posterior na série e aquelas mais separadas uma posição mais anterior. Possivelmente representam costelas das vértebras 10-11 (a, b) e 13-14 (c, d).

7.2.6 Cintura Escapular e Membros Anteriores

Está preservado um fragmento da escápula direita. As duas superfícies articulares proximais encontram-se em bom estado. A posterior é maior e mais larga do que comprida (faceta glenóide) e a anterior mais alongada (faceta coracoidal). A porção preservada próximo da região anterior mostra a constrição que separa a região proximal da região distal, não preservada (**Figura 43**). A escápula não apresenta diferenças significativas em comparação com *Crocodylus I.*

Está representado também um fragmento proximal do úmero direito, composto apenas pela epífise proximal, ossificada. Neste fragmento se pode perceber uma profunda depressão, logo abaixo da superfície de articulação proximal, em vista posterior. Esta depressão apresenta forma subtriangular, com um dos vértices apontado para baixo, ponto de inserção do músculo escápulo-umeral anterior (ROMER, 1966; ROMER & PARSONS, 1985). A escavação é mais profunda do que em outros notossúquios como *Araripesuchus gomesii*. Em vista medial, é característica a forma angulosa da articulação proximal, encontrada em notossúquios, bastante semelhante aos crocodilos atuais. A superfície para ligação dos flexores é bastante ampla e inclinada em relação à superfície articular proximal (**Figura 44a, seta branca**). Em seção transversal, esta estrutura apresenta-se côncava na superfície anterior e convexa na superfície posterior. A superfície medial da porção proximal do úmero é distintamente côncava e mais profunda do que em outros notossúquios (**Figura 44**).

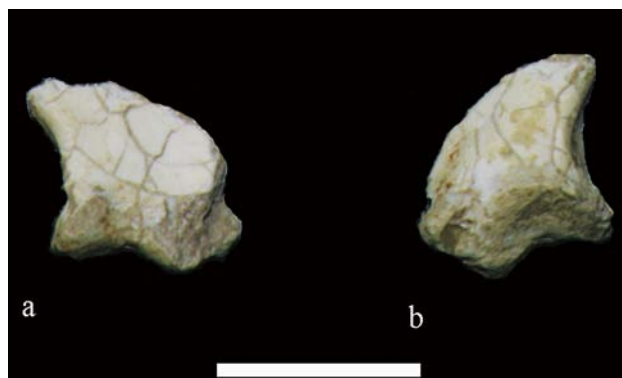


Figura 43 - Fragmento proximal da escápula direita do Crocodilo II em vistas lateral (a) e medial (b) (foto do autor). Escala: 2 cm.

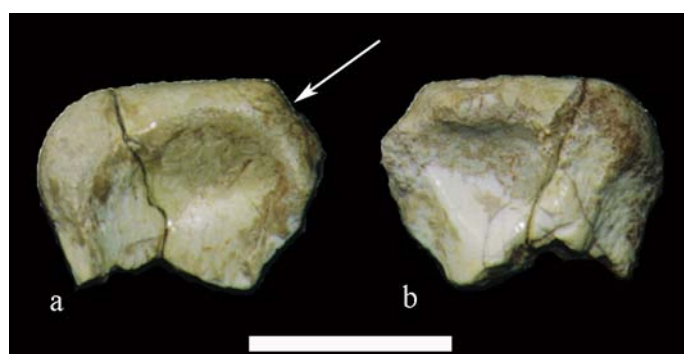


Figura 44 - Porção proximal do úmero direito do Crocodilo II em vistas anterior (a) e posterior (b). a seta aponta a superfície para ligação dos flexores (foto do autor). Escala: 2 cm.

A crista deltopeitoral inicia-se próximo da porção proximal, na superfície medial, mas não se encontra totalmente preservada. A superfície articular e parte da diáfise de dois ossos longos estão preservados ainda em articulação. Aparentam ser o rádio e a ulna. O rádio apresenta diáfise estreita e em forma de bastão, com seção arredondada. A superfície articular é alongada e estreita. A ulna apresenta superfície articular mais curta e larga. A diáfise é mais robusta do que no rádio.

Está preservada também a porção distal de um rádio direito. Apresenta, lateralmente, uma fossa medial, para inserção muscular (**Figura 45**). A superfície articular apresenta forma de “L” (bastante diagnóstica) e está claramente dividida em duas. Na face anterior existe uma rasa depressão central logo acima da superfície articular e, ao lado dela, existem as extensões das facetas articulares observadas em vista articular.



Figura 45 - Porção distal do rádio direito do Crocodilo II em vistas anterior (a) e posterior (b) (foto do autor). Escala: 2 cm.

Encontra-se preservada ainda uma falange. A estrutura é longa, com leve constrição mediana e seção subcircular. Apresenta articulação proximal ampla e levemente escavada, voltada para cima. A articulação distal possui forma de polia, com dois côndilos separados por uma ranhura. Estes côndilos são mais desenvolvidos na porção ventral. Um dos côndilos é maior e mais proeminente do que o outro. Não foi possível precisar se este osso trata-se de uma falange de um dos dedos da mão ou do pé.

7.2.7 Cintura Pélvica e Membros Posteriores

Encontra-se preservada nesta região apenas a porção proximal da tíbia direita, correspondendo à epífise e parte da diáfise.

Na epífise proximal, ossificada, a crista cnemial está quebrada na ponta, mas é uma estrutura robusta. Lateralmente, pode-se distinguir um amplo processo proximal para articulação da fíbula. A diáfise está quebrada e apresenta seção transversal subtriangular (**Figura 46a, b**).

Encontram-se preservadas as porções proximal e distal da tíbia direita, correspondendo à epífise e parte da diáfise em ambos os casos.

Na epífise proximal, ossificada, a crista cnemial está quebrada na ponta, mas é uma estrutura robusta. Lateralmente, pode-se distinguir um amplo processo proximal para articulação da fíbula. A diáfise está quebrada e apresenta seção transversal subtriangular (**Figura 41a, b**).

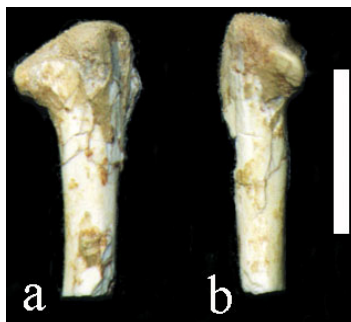


Figura 46 - Porção proximal da tíbia direita do Crocodilo II em vistas anterior (a), lateral (b) (foto do autor). Escala: 2 cm.

Quadro 2 - Medidas de elementos ósseos relativas a Crocodilo II em centímetros.

Elemento ósseo	altura	largura	comprimento
Crânio	2,9	5,3	9,2
Côndilo occipital	0,8	1,1	1,3
Mandíbula	2,1	3,6	4,3
1 ^a vértebra	1,8	1,3	1,4
2 ^a vértebra	1,7	1,4	1,5
3 ^a vértebra	1,9	1,6	1,5
4 ^a vértebra	2,0	1,8	1,5
5 ^a vértebra	1,8	1,7	1,2
6 ^a vértebra	2,0	1,1	1,9
7 ^a vértebra	1,3	1,1	1,8
8 ^a vértebra	1,7	1,1	1,7
Costelas	-	-	- (muito fragmentadas)
Escápula	-	1,9	2,5
Úmero	1,3	2,8	2,0
Rádio	1,9	1,4	0,7
Tíbia	0,9	1,4	3,2

8. Metodologia utilizada na análise filogenética

Para estabelecimento das relações dos dois novos espécimes descritos, através de comparações com outros crocodylomorfos conhecidos, foi utilizada, neste trabalho, a

metodologia de Sistemática Filogenética (HENNIG, 1965; FARRIS, 1982; DUPUIS, 1984; AMORIM, 2002).

A escolha de caracteres discretos merísticos ou qualitativos, principalmente, se reflete na melhor acurácia na definição dos estados, uma vez que caracteres que impliquem na separação de classes de tamanho, por exemplo, representariam um possível problema na definição do corte para a formação destas classes. Quando caracteres em que a distinção de classes se tornava necessária, isto foi feito da forma mais clara possível.

Existe um expressivo grau de subjetividade envolvido nas análises, dependendo da escolha dos caracteres variando para cada autor. Neste trabalho, lidamos com este problema escolhendo caracteres de diversas partes do corpo, tentando evitar tendências.

Com relação aos dados ausentes, comuns em análises envolvendo fósseis, e de acordo com Amorim (2002), do ponto de vista da análise numérica, é indiferente o motivo pelo qual a informação não está disponível. Caracteres que não são representados na matriz podem ser de dois tipos: caracteres faltantes (“*missing data*”), onde a informação falta devido à não preservação da parte estudada; caracteres não comparáveis (não aplicáveis), quando não é possível comparar, pois a estrutura inexistente em um ou mais táxons. Amorim (*op. cit.*) ressalta que são raros os trabalhos que fazem a distinção entre caracteres não acessados por falta de oportunidade ou por impossibilidade. Neste trabalho, caracteres não acessados por impossibilidade (inexistência de alguma estrutura chave) foram codificados como “-” na matriz (Exemplo: posição do dentário em relação à fenestra mandibular em táxons como Metriorhynchidae, cujos componentes não a possuem).

Com relação aos caracteres não aplicáveis, encontramos uma extensa discussão do problema em Strong & Lipscomb (1991). De acordo com estes, codificar caracteres inaplicáveis como “?”, apesar de ser imperfeito, é atualmente a melhor maneira de analisar conjuntos de dados que contém este tipo de dado. Neste ponto, existe uma diferença entre os programas de filogenia. A maioria dos programas existentes interpretam “?” como um dos estados existentes, sendo então tratados como ausentes ao invés de inaplicáveis. Isto aumenta o número de cladogramas. Apenas o programa Nona (GOLOBOFF, 1993), dentre os que foram utilizados nas diferentes análises estudadas, não atribui um estado ao caráter, fazendo com que este efetivamente não influencie na análise.

Por seu turno, a percentagem de dados ausentes em alguns táxons certamente contribuiu para dificultar a busca pelo cladograma ótimo. Infelizmente, muitos dos materiais incluídos na análise são representados por fragmentos bastante incompletos e a percentagem de dados ausentes neste caso reflete relativamente bem quão completo (ou incompleto) é o material. Abaixo, apresentamos uma tabela com a percentagem de dados ausentes para cada táxon analisado:

Quadro 3 - Percentagem de dados ausentes em cada táxon analisado.

Táxon	% de dados ausentes	Táxon	% de dados ausentes	Táxon	% de dados ausentes
<i>A. mississippiensis</i>	0	<i>T. gracilis</i>	6,6	<i>Malawisuchus mwakasyungutiensis</i>	20
<i>B. pachecoi</i>	23,3	<i>U. terrificus</i>	55	<i>M. amarali</i>	16,6
<i>Bernissartia fagezzi</i>	20	<i>Anatosuchus minor</i>	35	<i>N. terrestris</i>	5
<i>D. elaphros</i>	0	<i>A. buitreaensis</i>	40	<i>Simosuchus clarki</i>	18,3
<i>H. leali</i>	56,6	<i>A. gomesii</i>	0	<i>S. huenei</i>	56,6
<i>H. vectiana</i>	73,3	<i>A. patagonicus</i>	26,6	<i>U. aznarezi</i>	26,6
Metriorhynchidae	6,6	<i>A. wegneri</i>	66,6	<i>U. terrai</i>	38,3
<i>Postosuchus</i>	18,3	<i>C. itapecuruense</i>	46,6	Crocodilo I	56,6
<i>Protosuchus</i>	10	<i>C. paradoxus</i>	50	Crocodilo II	73,3
<i>Sebecus icaeorhinus</i>	35	<i>C. brachybucalis</i>	38,3		
<i>Teleosauridae</i>	25	<i>L. brevirostris</i>	50		

Quando mais de um estado de caráter foi encontrado para um terminal, o conjunto foi interpretado como resultado de polimorfismo. Porém, devemos lembrar que espécies são populações de indivíduos e não tipos estáticos, podendo também apresentar polimorfismo. O polimorfismo observado em alguns táxons é esperado, uma vez que são utilizados táxons supraespecíficos (como Metriorhynchidae e Teleosauridae), havendo, naturalmente, alguma variação entre as espécies dentro destes.

De acordo com Nixon & Davis (1991), os polimorfismos devem ser inseridos, mas não sob a forma de dados ausentes sob pena de introduzir erros no cálculo do comprimento do cladograma. Segundo os mesmos autores, porém, esta abordagem é comum na bibliografia.

Vale lembrar ainda que terminais válidos não precisam ser necessariamente monomórficos (NIXON & DAVIS, 1991). Às vezes, informações que são interpretadas como polimorfismos na verdade são decorrentes do uso de táxons de diferentes estágios ontogenéticos. Deve-se, desta maneira, evitar utilizar organismos jovens na codificação.

Uma maneira de evitar polimorfismos é dividir terminais em subunidades monomórficas para cada caráter (NIXON & DAVIS, 1991). Como esta abordagem traria problemas de ordem prática para a realização da análise na medida em que populações dentro das espécies deveriam ser identificadas, a mesma foi descartada. Por outro lado, diversos terminais são polimórficos, mesmo que exista apenas um único exemplar. Preferimos manter a codificação como dois ou mais estados em um mesmo táxon.

Na produção da matriz de dados foi tomado o cuidado de se evitar caracteres não comparáveis, na medida do possível, e espécimes deformados de alguma maneira (HOLZ & SCHULTZ, 1998). Caracteres não comparáveis, que ocorrem quando caracteres complexos estão ausentes ou reduzidos em algum taxa (STRONG & LIPSCOMB, 1999), foram evitados através de codificação combinada, onde a ausência seria o primeiro estado. Entretanto, este tipo de abordagem faz com que características não homólogas sejam tratadas como homólogas. Desta maneira, caracteres não aplicáveis são transformados em um estado de um caráter multiestado, tornam-se informativos e determinam as relações destes *taxa* com outros. De acordo com Strong & Lipscomb (*op. cit.*), a melhor maneira de resolver estes caracteres é tratando-os como “missing data” (Codificação redutiva) e utilizando o NONA (GOLOBOFF, 1993) para resolver as relações de parentesco.

Para Amorim (2002) matrizes boas são matrizes com grande número de caracteres bem analisados. Isso minimiza a perda de caracteres por incapacidade de análise e pode permitir pequenos enganos, com menor probabilidade de prejudicar o resultado. Porém, mesmo em uma análise com muitos caracteres, um caráter com codificação errada pode comprometer todo o resultado, apresentando topologias inesperadas.

Jull (1994) coloca em dúvida a utilização de caracteres sem o devido questionamento e sua repetição ao longo dos anos.

Na presente análise, foram utilizados 60 caracteres, mas todos bem definidos e claros, de maneira que qualquer pesquisador possa posteriormente utilizá-los como fonte de dados sem grandes dificuldades de interpretação.

A determinação da polaridade das mudanças evolutivas em séries de transformação foi feita através do método do grupo externo (HENNIG, 1965; WILEY, 1981; NIXON & CARPENTER, 1993). Um ou mais grupos externos devem ser selecionados com base na posse de sinapomorfias mais inclusivas, compartilhadas com o grupo interno. Quanto mais grupos externos, mais bem fundamentada a inferência (NIXON & CARPENTER, *op. cit.*).

Foram utilizados 3 táxons para compor o grupo externo, fundamentados em análises realizadas por outros autores.

Por outro lado, a necessidade do monofiletismo do grupo interno levou à escolha dos Mesoeucrocodylia para testar as relações dos novos crocodilomorfos, uma vez que existem divergências quanto ao monofiletismo dos Notosuchia (ORTEGA *et al.*, 2000; POL, 2003; POL & APESTEGUIA, 2005), o grupo menos inclusivo ao qual parecem estar ligados os materiais aqui tratados.

Não foram utilizados caracteres similares, que pudessem atribuir maior peso a uma determinada feição. Este tipo de situação é comum quando uma grande quantidade de caracteres de uma mesma região do corpo é reunida. Como exemplo, selecionamos, da análise de Wu & Sues, (1996) três caracteres que apresentam sobreposição:

1. “Snout higher than wide (0) or wider than high (1)”;
2. “Snout higher than wide and longer than remainder of skull (measured from tip of rostrum to occipital condyle (0), or higher than wide and shorter than remainder of skull (1), or high, relatively broad, and shorter than the remainder of skull (2), or broader than high and longer than remainder of skull (3), or low, broader than long, and shorter than remainder of skull (4)”;
3. “Premaxilla-maxilla segment longer than (0) or shorter than (1) the remainder of skull in lateral view”.

Os três tratam de uma mesma feição, altura X largura X comprimento do crânio e podem, com isto, tendenciar a análise. De maneira geral, é preciso que os caracteres sejam independentes.

Em nossa análise, não foram atribuídos pesos aos caracteres e os caracteres multi-estado foram tratados tanto como não ordenados quanto como ordenados. No que diz respeito aos pesos, sua atribuição vai contra os princípios adotados neste trabalho. Maior peso implica na prática, em duplicação de um caráter, potencializando seus efeitos nos cladogramas obtidos (AMORIM, 2002).

De acordo com Hauser & Presch (1991), hipóteses de estado de caráter ordenadas são mais informativas do que hipóteses não ordenadas e podem restringir o número de cladogramas igualmente parcimoniosos tanto quanto aumentar a resolução do cladograma. Porém, afirmam que o ordenamento dos estados pode ou não produzir cladogramas mais parcimoniosos ou mesmo diferentes, bem como melhorar, piorar ou não ter efeito sobre a resolução do cladograma. Quando análises com ordenamento são feitas em paralelo com análises sem ordenamento, e comparadas, mostram resultados conflitantes, indicam a necessidade de estudos posteriores (WILKINSON, 1992).

Em geral, autores inserem caracteres ordenados sem maiores explicações, como por exemplo, Sereno *et al.* (2001) e Sereno *et al.* (2003). Outros não ordenam, argumentando, de maneira sutil, o aumento do comprimento do cladograma e a liberdade de transformação de um estado em qualquer outro (WU & CHATTERJEE, 1993). Poucos justificam suas escolhas, como no caso de Clark (1994) e Andrade (2005), ambos citando a existência de uma seqüência reconhecível (série de transformação).

É coerente ordenar estados que representem uma série de transformação, embora não se possa ter certeza de que estabelecer um ordenamento *a priori* seja uma correta inferência da evolução do caráter (se todos os organismos e a variação temporal da estrutura fossem conhecidos, então seria seguro ordenar). Do contrário, poder-se-ia inserir subjetividade na análise. Deve-se, então, analisar caso a caso os caracteres após a análise, e de acordo com análises anteriores, e assim estabelecer o que poderia ter acontecido, de posse de determinado conjunto de dados. Esta colocação se justifica, pois conhecemos apenas uma parte dos grupos e, com esta porção conhecida, estabelecemos as relações.

Wilkinson (1992) sugere o uso da similaridade como guia para ordenar os estados de caráter de uma série de transformação. Quando não se ordena os caracteres, assume-se que o custo da mudança entre todos os pares de estados é equiprovável "*a priori*" (WILKINSON, *op. cit.*). Como o ordenamento dos estados de caráter é um assunto bastante controverso, decidimos testar das duas maneiras, com caracteres multiestado, onde é possível observar uma seqüência lógica ordenada e com todos os caracteres não ordenados. Em casos onde não foi possível perceber uma seqüência lógica, preferiu-se não ordenar os estados.

Para o estabelecimento das relações filogenéticas foi utilizado, primeiramente, o programa PAUP 3.1.1 (SWOFFORD, 1991). Na análise realizada neste trabalho foi

utilizado o algoritmo heurístico, em virtude do número de terminais ser muito elevado, gerando uma grande quantidade de possibilidades e, conseqüentemente, um tempo muito longo de processamento. Apesar de utilizar um computador relativamente veloz, a análise exata ainda se torna impraticável. Devemos lembrar que a análise heurística pode permitir a obtenção de um ótimo local e não global, por não esgotar todas as possibilidades.

Dentro deste processo, duas estratégias básicas são empregadas: “*stepwise addition*”, que obtém uma ou um conjunto de cladogramas iniciais; e “*branch swapping*”, estratégia de rearranjo segundo normas, mostradas abaixo.

A estratégia “*stepwise addition*” opera escolhendo três táxons para o cladograma inicial e então conectando os demais táxons, um por vez, a um cladograma em desenvolvimento, até que todos tenham sido alocados. A cada adição, as opções de arranjo são testadas e pode-se salvar a mais curta com a opção (Hold) para a próxima inserção. Foi salvo apenas o cladograma mais curto para a próxima inserção (Hold=1). Novamente, todas as opções são testadas e pode ser salvo o mais curto. O processo é repetido até que todos os táxons sejam incluídos.

Para a seqüência de adição de táxons na estratégia “*stepwise addition*” optou-se pela “*random*” e pela “*as is*”, onde os táxons são adicionados na mesma seqüência em que se encontram na matriz (**Anexo A**), começando com os três primeiros e adicionando os demais, um a um. Esta escolha procura iniciar a busca pelo cladograma mais curto com os táxons sabidamente mais plesiomórficos para o grupo analisado, de acordo com análises prévias (WU & SUES, 1996; POL, 2005; entre outros). Todos foram testados para verificação, apresentando resultados semelhantes. Apenas o “*random*” apresentou os cladogramas mais curtos.

A estratégia “*branch swapping*” realiza rearranjos nos ramos dos cladogramas de maneira a buscar soluções mais curtas, diferentemente da estratégia “*stepwise addition*” que trabalha com apenas um táxon inserido a cada ciclo. Dentro desta estratégia, foi utilizado o algoritmo “*Tree bisection-reconnection*” (TBR), no qual o cladograma é cortado em dois ao longo de um ramo e estas duas partes são reconectadas em outro ramo. Todos os possíveis cortes e conexões são avaliados. Todas as opções de corte e reconexão foram testadas neste trabalho.

A opção “keep” mantém os cladogramas ótimos (com menor número de passos) e a partir destes o processo de rearranjo se repete, podendo chegar ao ótimo global (cladograma mais parcimonioso) ou apenas local.

A opção “Mulpars” mantém todas os cladogramas igualmente mais parcimoniosos.

Quando encontrado mais de um cladograma mais parcimonioso, torna-se necessária a aplicação de métodos de consenso. O programa apresenta os seguintes métodos de consenso (SWOFFORD, 1991; AMORIM, 2002):

1. Estrito: este método mantém apenas os grupos que aparecem em todos os cladogramas;
2. Semi-estricto: os agrupamentos que não forem contraditórios nos cladogramas analisados são mantidos, privilegiando-se grupos bem resolvidos sobre politomias;
3. Adams: este método identifica táxons que estejam mudando de local nos cladogramas concorrentes, mostrando locais de inserção dos táxons compartilhados pelos cladogramas;
4. Regra de maioria: mantém grupos que aparecem em uma certa porcentagem pré-definida de cladogramas, indicando esta porcentagem em cada ramo.

Como cada opção tem sua importância por identificar os agrupamentos de diferentes pontos de vista, todas foram testadas.

Os cladogramas resultantes foram enraizados pelo método do grupo externo, utilizando-se 3 táxons. Foram escolhidos grupos externos (*Dibothrosuchus*, *Postosuchus* e *Terrestrisuchus*) próximos (MADDISON *et al.*, 1984), utilizando-se, para comparação, filogenias já estabelecidas para mesoeucodilos (CLARK, 1994; POL, 2003 entre outros).

O programa apresenta três opções de enraizamento. Optou-se por fazer o grupo interno monofilético e o grupo externo parafilético em relação ao grupo interno. Esta opção se justifica, pois ambas as afirmações são verdadeiras, observando-se análises anteriores (WU & SUES, 1996; POL & APESTEGUIA, 2005). Os Mesoeucrocodylia são um grupo monofilético e, se considerado o grupo externo sem os Mesoeucrocodylia (crocodilomorfos basais, por exemplo), o mesmo seria parafilético (**Figura 5**).

Outra questão que deve ser observada em relação ao uso dos programas são as características “*default*” (comunicação verbal, ANTÔNIO C. MARQUES). O colapso de clados no Paup 3.1.1, por exemplo, é uma destas. Os algoritmos de busca do Paup 3.1.1 encontram sempre cladogramas binários (com dicotomias apenas) (SWOFFORD & BEGLE, 1993). O programa possui uma implementação para colapsar ramos de

comprimento zero e permitir politomias (“*default*”) sempre que não houver suporte em nenhuma reconstrução mais parcimoniosa.

Quando procurando pelo cladograma mais parcimonioso, na busca heurística, o programa trabalha com cladogramas em “ilhas” de um “arquipélago” de possibilidades. Se encontrada uma ilha, pode-se encontrar todos os cladogramas desta localidade através do “*branch swapping*”. Porém, isto somente é válido se a opção para colapsar ramos de comprimento zero estiver desativada, pois os rearranjos são definidos apenas em termos de cladogramas binários. Antes dos cladogramas com ramos de comprimento zero serem submetidas ao procedimento de “*branch swapping*”, são convertidos em cladogramas binários com resolução arbitrária das politomias. Este processo pode evitar que alguns cladogramas sejam encontrados, resolvendo politomias da mesma maneira (Maddison, 1991).

Com o objetivo de comparação de resultados, foram utilizados no presente trabalho os programas Paup 3.1.1 (SWOFFORD & BEGLE, 1993) e NONA 2.0 (GOLOBOFF, 1993) para o estabelecimento das relações entre os táxons analisados, especialmente no sentido de avaliar a influência do uso de caracteres não-aplicáveis (cf. Strong & Lipscomb, 1999).

As técnicas cladistas servem não apenas para analisar as relações entre os taxa, mas também a evolução dos próprios caracteres (MICKEVICH & WHEELER, 1990), sendo uma ferramenta de peso para a análise dos caracteres e seus estados.

Para visualização dos resultados do PAUP e observação da evolução dos caracteres individualmente foi utilizado o programa MacClade 3.05 (MADDISON & MADDISON, 1992). Para observação dos resultados do NONA foi utilizado o programa WINCLADA 1.00.08 (NIXON, 1999).

Também foram analisadas, do ponto de vista da coerência dos caracteres, três análises filogenéticas anteriores, feitas por outros autores (**Item 8.1**). Esta abordagem buscou verificar a influência de diferentes visões / percepções de caracteres e estados de caráter e abordagens técnicas nas análises previamente realizadas.

9.1 Táxons utilizados na análise

Para testar as relações de parentesco dos dois novos crocodilomorfos encontrados no Mato Grosso, foram incluídas na análise 15 formas de notossúquios, 9 de outros

Mesoeucrocodylia e 3 de outros táxons mais antigos em relação aos últimos, para compor o grupo externo.

9.1.1 Grupo Interno

O grupo interno escolhido foi o dos Mesoeucrocodylia, uma vez que as relações entre os notossúquios ainda não são completamente esclarecidas e existem dúvidas sobre seu monofiletismo. Desta maneira, é então mais seguro utilizar um grupo de estudo maior para testar suas relações. Abaixo, estão listadas algumas sinapomorfias para Mesoeucrocodylia, acompanhadas dos respectivos autores:

- Palato secundário composto por maxilas e palatinos (BENTON & CLARK, 1988);
- Pterigóides fusionados posteriormente às coanas (BENTON & CLARK, 1988);
- Púbis completamente excluído do acetábulo (BENTON & CLARK, 1988);
- Fenestra infratemporal voltada laterodorsalmente (ORTEGA *et al.*, 2000);
- Ectopterigóide contatando ramo palatal da maxila (ORTEGA *et al.*, 2000);
- Superfície dorsal do ramo posterior do quadrado sem depressão (ORTEGA *et al.*, 2000).

Dentre os Mesoeucrocodylia, foram utilizados os seguintes táxons:

- *Alligator mississippiensis* Daudin 1801;
- *Anatosuchus minor* Sereno *et al.* 2003;
- *Araripesuchus buitreaensis* Pol & Apesteguia 2005;
- *Araripesuchus gomesii* Price 1959;
- *Araripesuchus patagonicus* Ortega *et al.* 2000;
- *Araripesuchus wegneri* Buffetaut 1981;
- *Baurusuchus pachecoi* Price 1945;
- *Bernissartia fagessi* Dollo 1883;
- *Candidodon itapecuruense* Campos & Carvalho 1988;
- *Chimaerasuchus paradoxus* Wu *et al.* 1995;

- *Comahuesuchus brachybucalis* Bonaparte 1991;
- *Hemiprotosuchus leali* Bonaparte 1967;
- *Hylaeochampsa vectiana* Owen 1874;
- *Libycosuchus brevirostris* Stromer 1914;
- *Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani 1997;
- *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini 1999;
- Metriorhynchidae Fitzinger 1843;
- *Notosuchus terrestris* Woodward 1896;
- *Sebecus icaeorhinus* Simpson 1937;
- *Simosuchus clarki* Buckley *et al.* 2000;
- *Sphagesaurus huenei* Price 1950;
- *Protosuchus* Brown, 1933;
- Teleosauridae Geoffroy 1831;
- *Uberabasuchus terrificus* Carvalho *et al.* 2004;
- *Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi 1933;
- *Uruguaysuchus terrai* Rusconi 1933.

Na matriz estes táxons aparecem dispostos como no **Anexo A**.

9.1.1.2 Breve caracterização dos Notossúquios que integraram a análise efetuada neste trabalho

Nesta seção será apresentada uma breve caracterização, composta pela diagnose e diagnose emendada, quando presente, para cada um dos *taxa* utilizados, em ordem alfabética. O objetivo é facilitar a comparação dos táxons envolvidos com os novos materiais encontrados no Mato Grosso.

Anatosuchus minor Sereno *et al.* 2003

Material preservado: crânio completo com mandíbula articulada.

Diagnose: pequeno crocodiliforme (comprimento total do adulto estimado em 0,7 m) com focinho curto e baixo, tão largo quanto longo (largura máxima do focinho nas maxilas aproximadamente igual à largura máxima através dos jugais);

margem maxilar com canto lateral; e porção anterior da série dentária maxilar marcadamente lateral à série do dentário no canto do focinho.

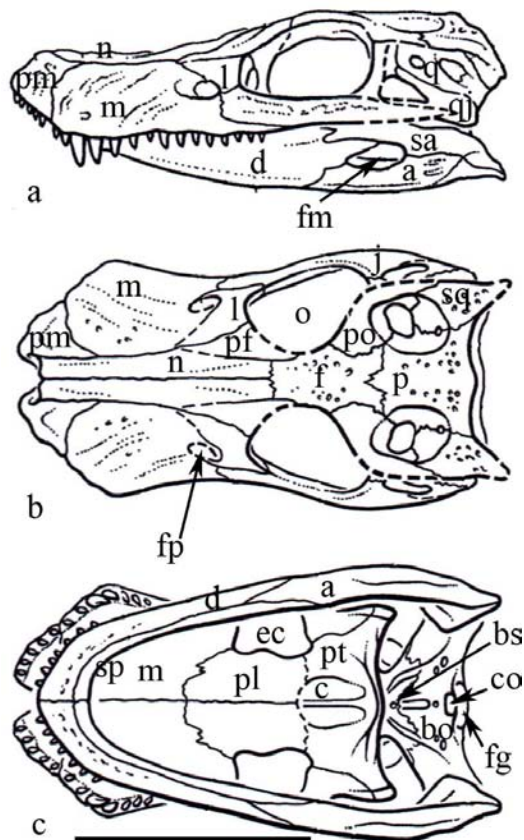


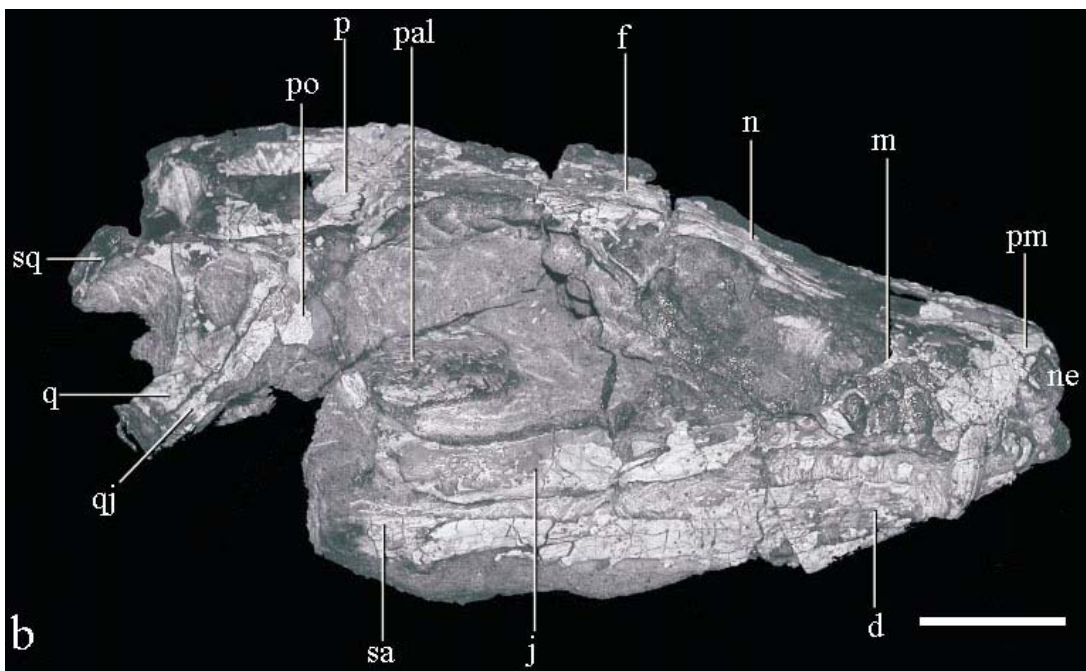
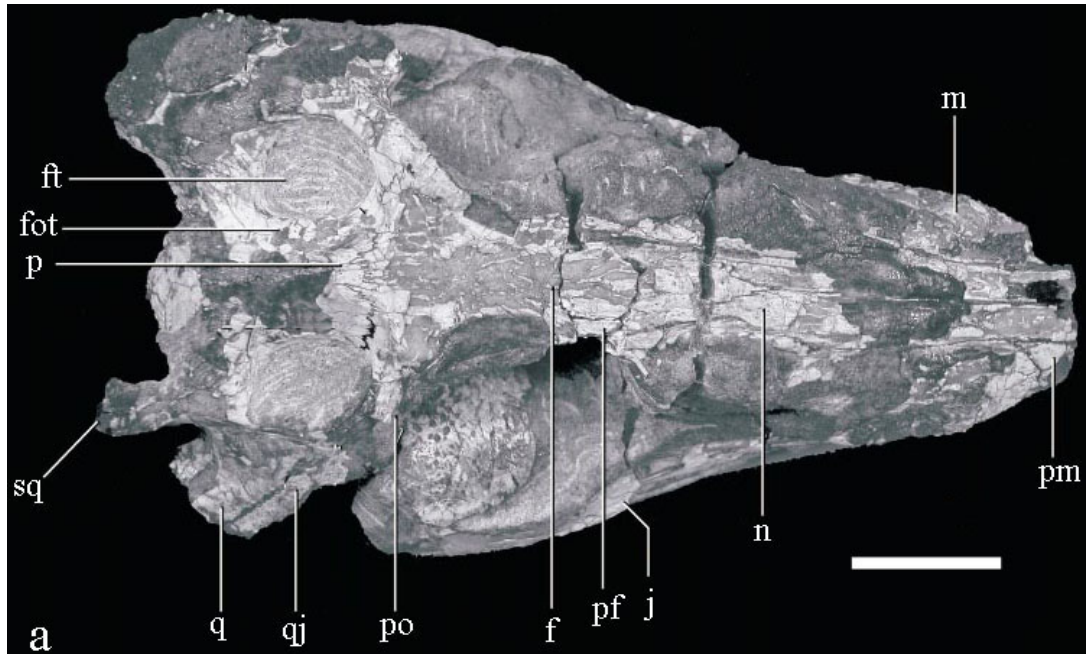
Figura 47 - Crânio de *Anotosuchus minor* em vista lateral (a), dorsal (b) e ventral (c) (modificado de SERENO *et al.*, 2003). Escala: 5 cm.

Araripesuchus buitreaensis Pol & Norell, 2005

Material preservado: crânio parcial em articulação com mandíbula, faltando a superfície externa da região ventral da caixa craniana.

Diagnose: processo anterior dos frontais longo e agudo, estendendo-se anteriormente entre os nasais; frontais estendendo-se dentro da fenestra supratemporal; superfície dorsal do parietal estreita entre as fossas supratemporais; palpebral anterior amplo na borda anterior; amplo forame sifoneal anterior ao entalhe ótico; septo da coana em forma de T que divide completamente a abertura, com a superfície ventral ampla anteriormente como na região mediana do septo; abas do pterigóide pneumáticas e pobremente expandidas na borda lateral; depressão transversalmente alongada na superfície ventral das asas do pterigóide, próximo à margem posterior da fenestra suborbital;

ranhura longitudinal na superfície plana lateral dos dentários abaixo da série dentária.



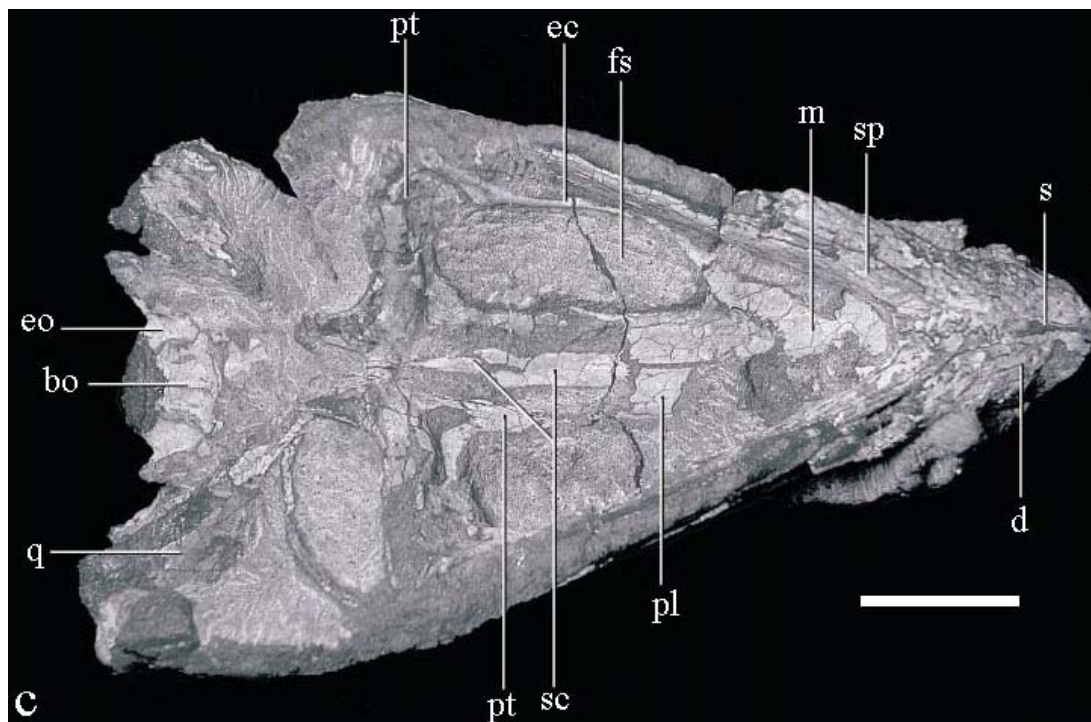


Figura - 48 Crânio de *Araripesuchus buitreraensis* (MPCA-PV 235) em vistas dorsal (a), lateral (b) e ventral (c) (modificado de POL & APESTEGUIA, 2005). Escalas: 2 cm.

Araripesuchus gomesii Price 1959

Material preservado: crânio parcial com mandíbula (PRICE, 1959);

Diagnose: crânio pequeno com rostro alto; narina externa baixa, dupla, de posição essencialmente vertical; fenestra pré-orbitária bem desenvolvida; órbita grande coberta por dois ossos palpebrais, sendo que o anterior é o maior; fenestra supratemporal arredondada e muito menor do que a órbita; frontal excluído da fenestra supratemporal; barra pós-orbital estreita e lisa, sendo a base do processo jugal ligeiramente subdermal e a base do processo do pós-orbital profundamente subdermal; quatro pequenos dentes cônicos aproximadamente iguais em tamanho na pré-maxila; maxila com 11 dentes diferenciados em tamanho, sendo a região anterior muito intumescida, onde acomoda grandes dentes cônicos, dos quais o terceiro é o maior; posterior ao maior dente da maxila os outros decrescem gradualmente em tamanho; narinas internas definidas anteriormente pelos palatinos e atrás pelos pterigóides; mandíbula robusta com sínfise relativamente longa e rasa, da qual participa o esplenial; fenestra mandibular lateral grande; dentário com alvéolos para cerca de 16 dentes; escultura superficial consistindo

principalmente de rugas curtas, rasas, irregulares, havendo indício de “pocinhos” no teto do crânio, na parte posterior dos frontais.

Diagnose emendada: crocodiliano de focinho curto, com palto mesosuquiano avançado (narinas não encerradas inteiramente pelo pterigóide) e crânio alto com grande fenestra pré-orbitária; escudo dérmico composto de duas fileiras de osteodermos finos, achatados, de posição médio-dorsal que se sobrepõem levemente estendendo-se da região do pescoço ao fim da cauda; fileira secundária médio-ventral de osteodermos na cauda de espessura reduzida que não se sobrepõem; membros anteriores muito mais curtos do que os posteriores (HECHT, 1991); mesoeucrocodiliano de focinho curto, com órbitas grandes; cada órbita é dorsalmente coberta por dois palpebrais que não se contatam; rostro com seção trapezoidal, levemente mais largo do que alto; superfície do rostro sem ornamentação alveolar; narina externa pareada lateralmente exposta e anteroposteriormente expandida; porção anterior do rostro pontuda, devido à morfologia da barra internarial e da disposição lateral das narinas externas; quatro dentes pré-maxilares; fileira dentária com diferentes morfologias: dentes maxilares anteriores cônicos e posteriores baixos, anteroposteriormente expandidos e sem dentículos nas carenas anterior e posterior, terceiro dente maxilar hipertrofiado; fenestra pré-orbitária de tamanho médio, levemente mais larga que o forma magno; mesa craniana chata, com superfície externa do parietal, frontal e esquamosal com escavações; porção posterior do esquamosal curva-se posteriormente para alcançar o processo paraoccipital; no supraoccipital não ocorre uma crista sagital; a região occipital é dividida por uma crista transversal estendendo-se entre os processos paraoccipitais; osteodermos apresentam superfície escavada; o quadrado não apresenta múltiplas fenestras; fenestra infratemporal antero-posteriormente alargada e lateralmente orientada; ramos posteriores do quadrado curtos, com côndilos póstero-ventralmente dirigidos; dentário robusto, com uma superfície lateral convexa; fossa glenóide mandibular posteriormente expandida, mas não tanto quanto em *Notosuchus*; a coana está localizada atrás do duto nasofaríngeo e é dividida por uma barra do pterigóide; área deprimida atrás da coana mais estreita do que o tubo palatino; processo retroarticularposteriormente expandido e com sua superfície dorsal voltada póstero-dorsalmente (ORTEGA *et al.*, 2000).

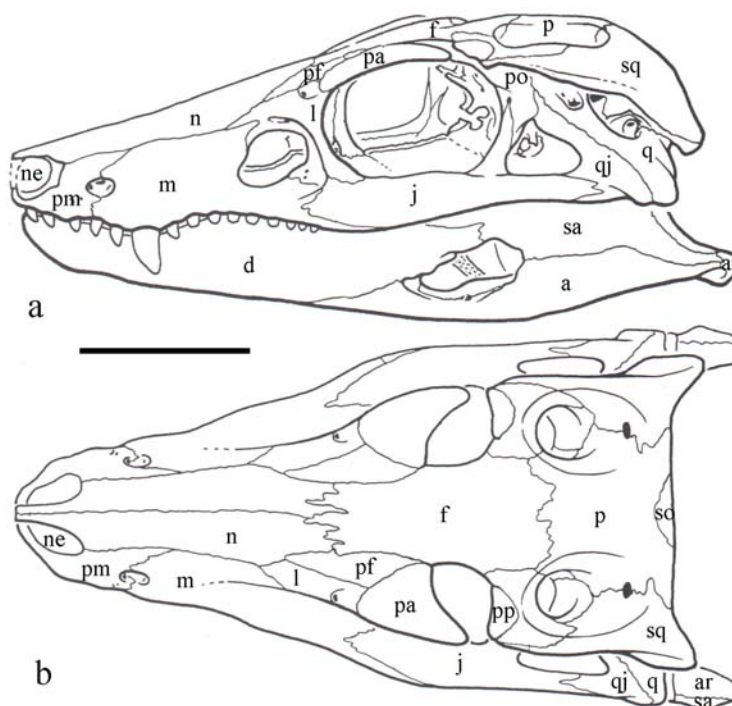


Figura 49 - Crânio de *Araripesuchus gomesii* (AMNH 24450) em vistas lateral (a) e dorsal (b) (modificado de HECHT, 1991). Escala: 2 cm.

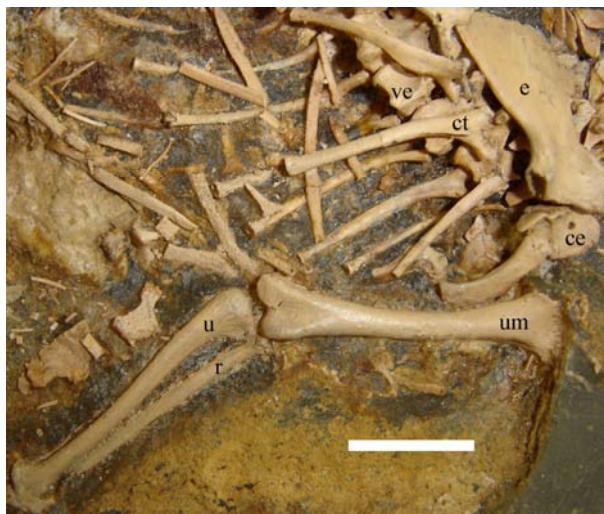


Figura 50 - Cintura escapular e membro anterior de *Araripesuchus gomesii* (AMNH 24450) (Foto do autor). Escala: 2 cm.

Araripesuchus patagonicus Ortega *et al.* 2000

Material preservado: crânio e mandíbula sem a porção mais anterior do rostró, parte do escudo dorsal, escápula, úmero, rádio e ulna. Além disto, outros materiais associados apresentam crânio quase completo e mandíbula, elementos pós-cranianos articulados com fêmur, tíbia e fíbula.

Diagnose: sutura pré-frontal-nasal curta; lacrimal com superfície dorsal expandida, mais larga do que em *A. gomesii* e com um longo contato com o nasal; barra pós-orbital no mesmo nível da superfície lateral do jugal, ao menos na sua borda anterior; largura transversal do parietal corresponde a um terço da porção posterior da mesa craniana, diferente de *A. gomesii* no qual a largura do parietal é maior do que a do esquamosal.

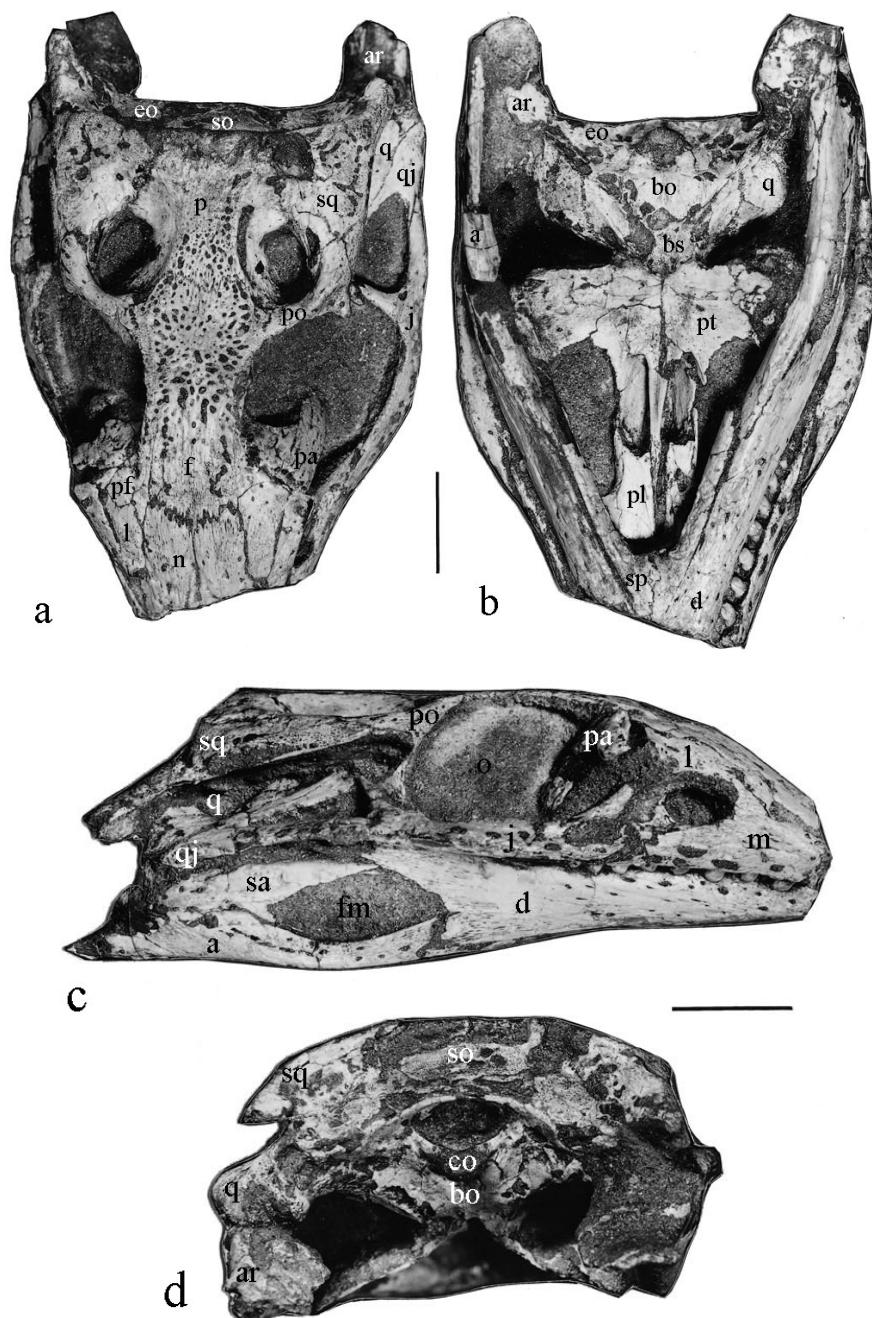


Figura 51 - Crânio de *Araripesuchus patagonicus* (MUCP 269) em vistas dorsal (a), ventral (b), lateral e posterior (modificados de ORTEGA *et al.*, 2000). Escalas: 1 cm.

Araripesuchus wegneri Buffetaut, 1981

Material preservado: porção anterior de crânio e mandíbula à frente das órbitas, vértebras, escudos dérmicos e ossos dos membros.

Diagnose: focinho curto e comparativamente amplo; narinas externas localizadas em uma posição muito anterior; maxilas alargadas após o contato com pré-maxilas; existe uma grande e bem definida fenestra pré-orbitária, bordejada anteriormente pelo maxilar e posteriormente pelo lacrimal; as órbitas são grandes; um osso palpebral está presente; existem quatro dentes na pré-maxila e onze na maxila; o terceiro dente pré-maxilar e o terceiro maxilar são alargados; os dentes maxilares posteriores são pequenos, comprimidos buco-lingualmente e com ápice arredondado; as narinas internas são amplas e estão localizadas entre palatinos e pterigóides; sínfise mandibular relativamente longa, da qual o esplenial faz parte; vértebras anficélicas; escudos dérmicos dorsais e ventrais presentes (BUFFETAUT & Taquet, 1979; BUFFETAUT, 1981).

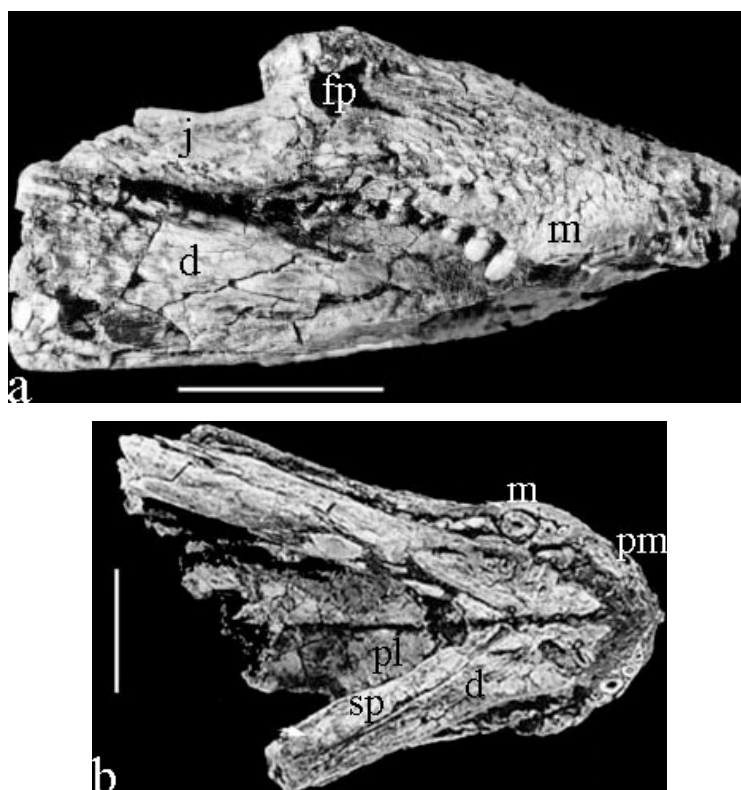


Figura 52 - Rostro e mandíbula associados de *Araripesuchus wegneri* (GDF 700) em vistas lateral (a) e ventral (b) (modificado de ORTEGA *et al.*, 2000). Escalas: 2 cm.

Candidodon itapecuruense Campos & Carvalho 1988

Material preservado: dentes incisivo, pré-molar e molar (CAMPOS & CARVALHO, 1988); fragmento de mandíbula com três dentes (CARVALHO, 1994); crânio praticamente completo, parte da mandíbula, dentes e fragmentos pós-cranianos (NOBRE & CARVALHO, 2002).

Diagnose: molar tricuspídeo, com as três cúspides principais alinhadas mesiodistalmente. A maior cúspide situa-se junto ao ponto médio do dente e as duas outras, menores, posicionam-se nas extremidades anterior e posterior do dente. Cíngulo lingual com cinco cúspides estilares. Raiz única, reta, tendo na porção terminal uma depressão mediana na face lingual. Em seção apresenta forma ovalada.

Diagnose emendada: não foi formalizada uma diagnose emendada. Apresenta as seguintes características: rostró curto, elevado e tubular; narinas externas anteriores e verticais; órbitas laterais e cerca de três vezes maiores do que as fenestras supratemporais; fenestra pré-orbitária pequena; superfície do crânio ornamentada com rugosidades irregulares; o quadrado é inclinado para trás, com a extremidade distal dirigida ventralmente; as narinas internas são estreitas e estão posicionadas entre palatinos e pterigóides; na pré-maxila ocorrem preservados três dentes cônicos, pontiagudos e de diferentes tamanhos; na maxila ocorrem dois dentes pequenos e pontiagudos, de forma espatulada, um dente caniniforme hipertrofiado pontiagudo e comprimido buco-lingualmente, um pequeno diastema e quatro dentes molariformes com cúspide principal espatulada circundada por vários denticulos na base da coroa; a região palatal é plana; não ocorre fenestra maxilo-palatina (NOBRE & CARVALHO, 2002).

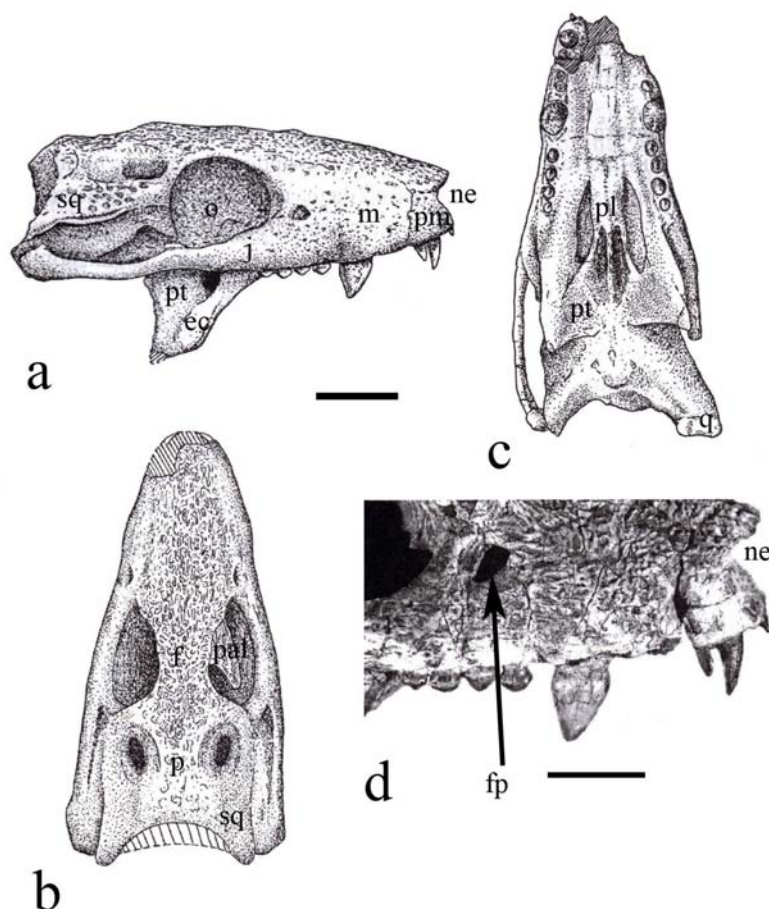


Figura 53 - Crânio de *Candidodon itapecuruense* em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c). detalhe da porção anterior do crânio em vista lateral mostrando a fenestra pré-orbitária em detalhe (Modificado de NOBRE & CRAVALHO, 2002). Escalas: a-c (2 cm); d (1 cm).

Chimaerasuchus paradoxus Wu *et al.* 1995

Material preservado: esqueleto parcial incluindo focinho e mandíbula, quinze vértebras, ossos das cinturas e membros e um osteodermo.

Diagnose: dois dentes pré-maxilares caniniformes e procumbentes; quatro dentes molariformes maxilares, cada um com três fileiras longitudinais de cúspides recurvadas; porção anterior do jugal expandida lateralmente, sobrepondo-se à porção posterior da série dentária; angular com pronunciada projeção lateral posterior à sutura entre angular e dentário; esplenial em forma de tira, aparentemente restrito à superfície ventromedial da mandíbula. Outras características possivelmente diagnósticas (segundo Wu *et al.*, *op. cit.*): ílio sem lâmina distinta e com processo pré-acetabular em forma de bastão; úmero com profunda fossa distalmente à superfície articular proximal na superfície lateral; osteodermos com processo ventrolateral em forma de pino.

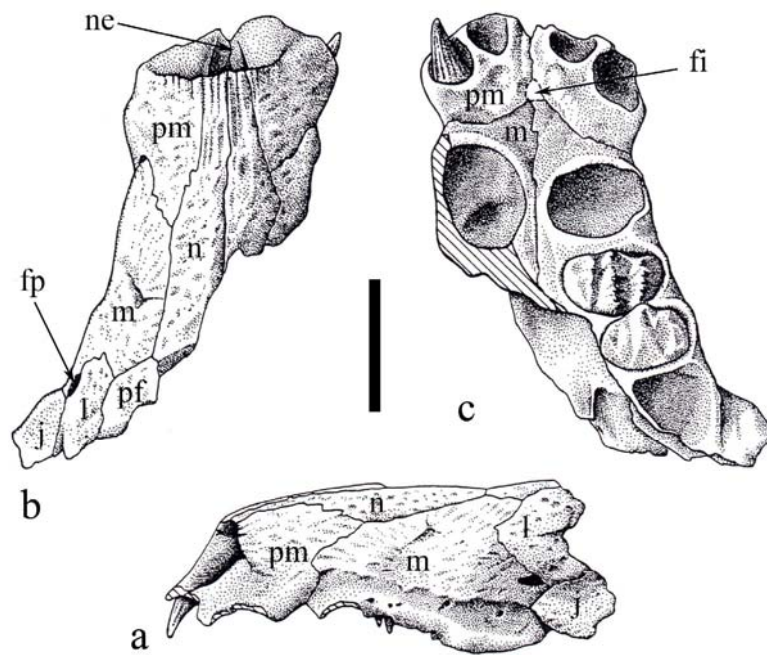
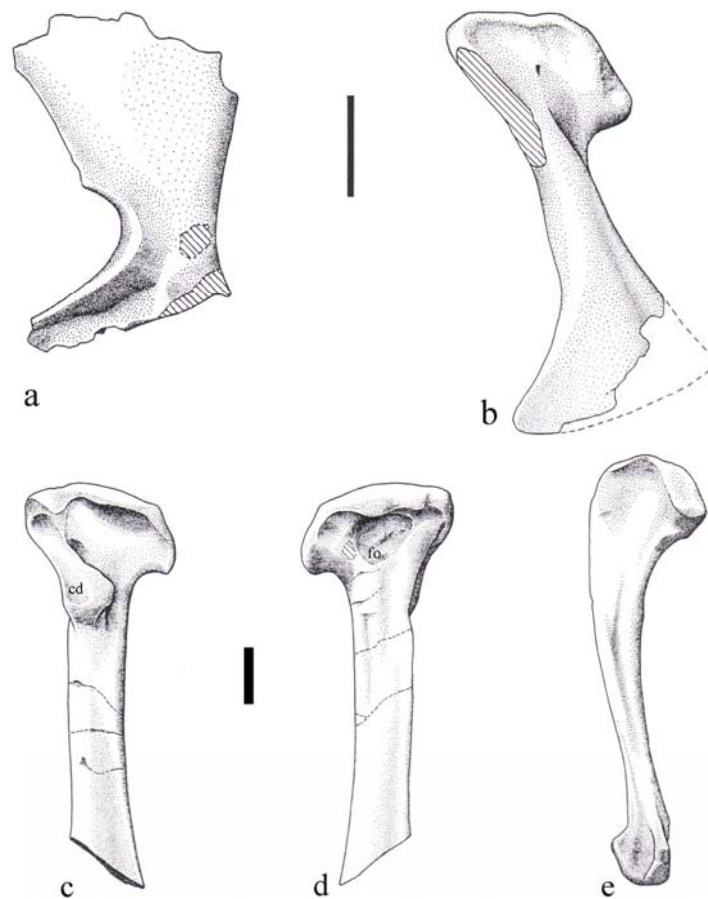


Figura 54 - Rostro parcial de *Chimaerasuchus paradoxus* (IVPP V8274) em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c) (Modificado de WU & SUES, 1996). Escala: 2 cm.



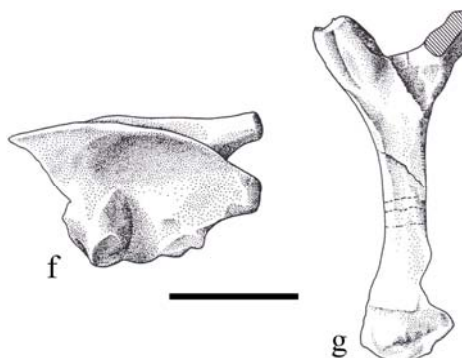


Figura 55 - Escápula esquerda em vista lateral (a), coracóide esquerdo em vista lateral (b), úmero direito em vistas medial (c) e lateral (d), ulna em vista medial (e), ílio direito em vista lateral (f) e ísquio direito em vista lateral (g) de *Chimaerasuchus paradoxus* (IVPP V8274) (Modificado de WU & SUES, 1996). Escalas: a-e (1 cm); f-g (2 cm).

Comahuesuchus brachybucalis Bonaparte 1991

Material preservado: grande parte do crânio, articulado às mandíbulas incompletas (BONAPARTE, 1991); rostros e crânios incompletos associados à mandíbulas incompletas (MARTINELLI, 2003).

Diagnose: crocodilo protossúquio de tamanho pequeno, com focinho quase duas vezes mais largo do que comprido, de contorno arredondado e muito baixo na seção anterior; caniniforme mandibular por trás do caniniforme maxilar, situado muito proximamente à borda anterior da órbita e alojado em uma fossa “paracarina” aberta dorsalmente; quatro a seis dentes pequenos na pré-maxila; dois dentes pós-caninos na maxila e nenhum no dentário; sínfise mandibular ventralmente plana e larga; dentário proporcionalmente largo; fenestra supratemporal localizada na metade anterior da depressão supratemporal; extremo distal do quadrado situado muito atrás do côndilo occipital; crista temporal rugosa, muito baixa e larga, comparada à dos Notosuchidae.

Diagnose emendada: focinho extremamente curto, muito largo, com contorno circular em vista dorsal; cinco pequenos dentes anteriores na maxila, excetuando-se o terceiro, caniniforme hipertrofiado; onze dentes no dentário com os anteriores procumbentes, todos pequenos e circulares em seção transversal, menos o décimo, caniniforme hipertrofiado estreito lateralmente; fossa paracarina dorsalmente aberta na região posterior da maxila; palato secundário muito amplo e curto; contato entre ectopterigóide, pterigóide e palatino na região ventral da asa do pterigóide; lacrimal com longo e fino processo lateral; porção anterior do dentário

baixa e transversalmente ampla, com sínfise alongada anteroposteriormente estendendo-se ao nível do quinto dente (MARTINELLI, 2003).

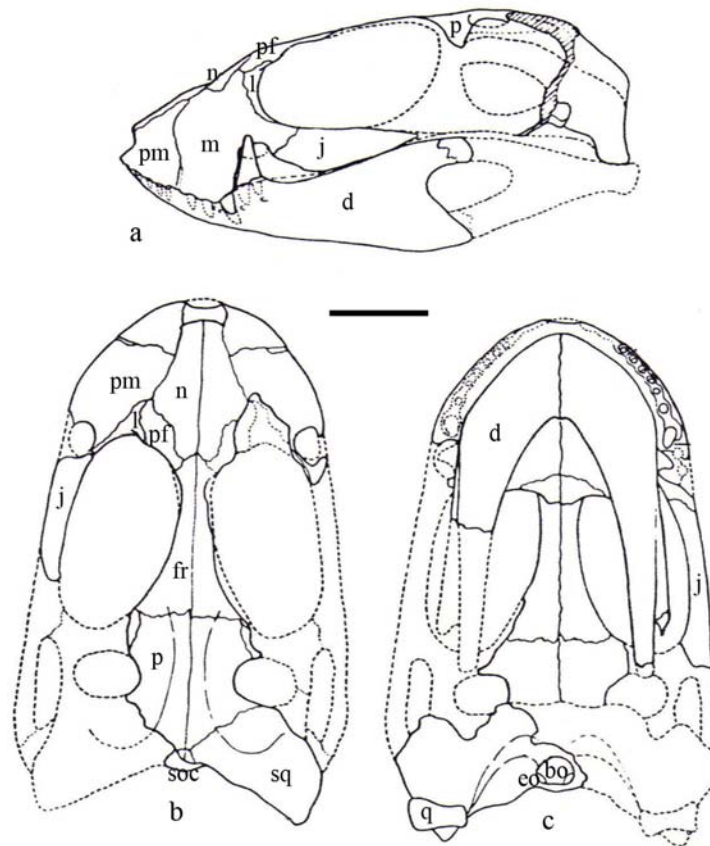


Figura 56 - Crânio de *Comahuesuchus brachybucalis* (MUCPv 202) em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c) (modificado de BONAPARTE, 1991). Escala: 2 cm. Obs. O frontal aparece fundido em Martinelli (2003).

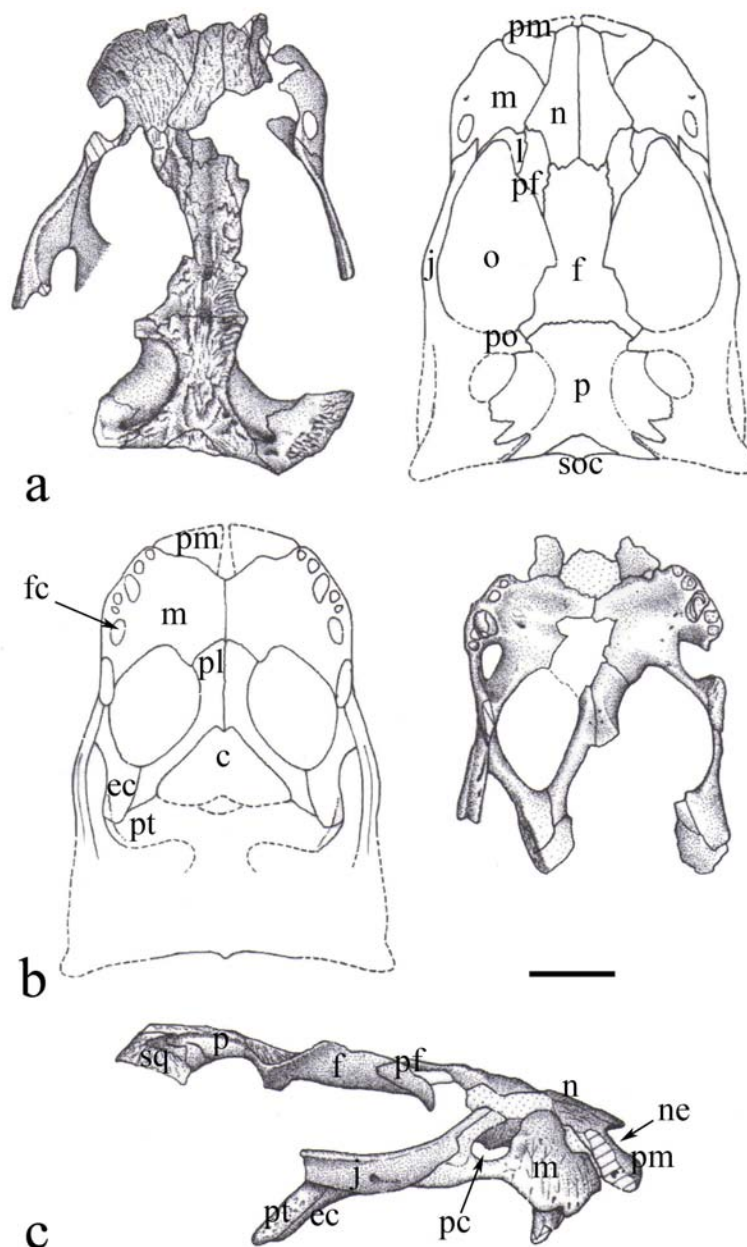


Figura 57 - Crânio de *Comahuesuchus brachybucalis* (P 6131 MOZ) em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c) (Modificado de MARTINELLI, 2003). Escala: 2 cm.

Libycosuchus brevirostris Stromer 1914

Material preservado: crânio parcialmente preservado e mandíbula completa associada e diversas vértebras isoladas.

Diagnose: não foi formalizada uma diagnose. Apresenta as seguintes características: rostró curto; cavidades do palato reduzidas; vértebras anficélicas; superfície do occipital alta; quadrado curvado com fortes sulcos ventrais e cristas

dorsais salientes; pontas do esquamosal voltadas posteriormente; narinas externas divididas e de posição fronto-lateral; asas dos pterigóides bem desenvolvidas; barra pós-orbital pouco voltada para dentro (STROMER, 1914; BUFFETAUT, 1976).

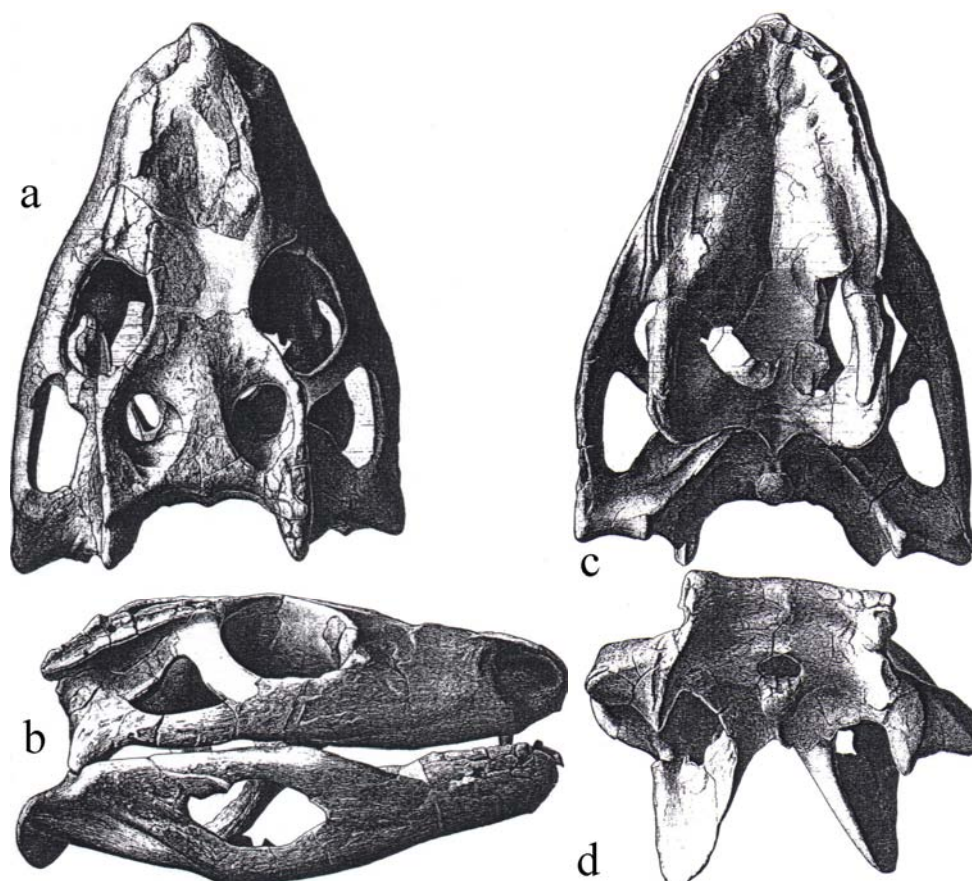


Figura 58 - Crânio de *Libycosuchus brevirostris* em vistas dorsal (a), lateral (b), ventral (c) e posterior (d) (Modificado de STROMER, 1914). Escala: sem escala (comprimento total em torno de 15 cm).

Malawisuchus mwakasyungutiensis Gomani 1997

Material preservado: crânio e mandíbula completos articulados, parte do esqueleto axial, cinturas, membros e osteodermos.

Diagnose: notossúquio com dentes posteriores cuspidados; articulação para o quadrado no articular longa e achatada; pré-frontais alongados e estreitos; fenestra supratemporal alongada e estreita curvada medialmente; contato nasal-frontal retilíneo; ausência de forame maxilo-palatino; projeção do esquamosal estendendo-se além da margem craniana.

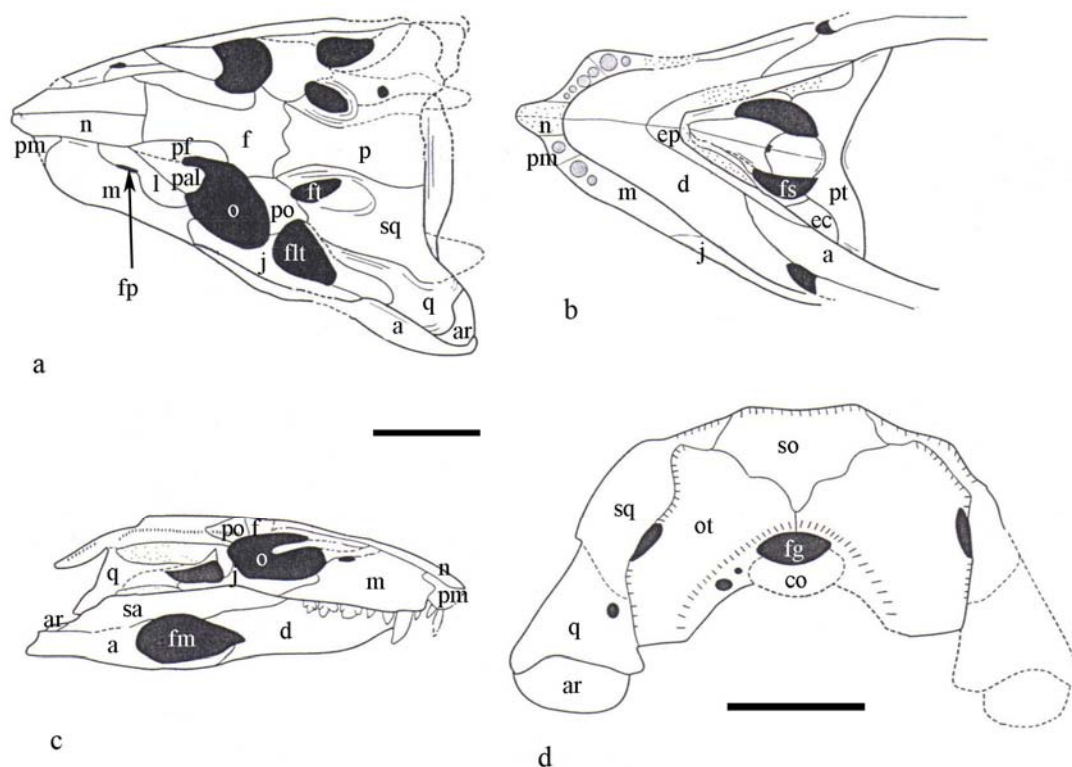


Figura 59 - Crânio de *Malawisuchus mwakasyungutiensis* em vistas dorsal (a) (MAL 49), ventral (b) (MAL 49), lateral (c) (MAL 45) e occipital (d) (MAL 48) (Modificado de GOMANI, 1997). Escalas: a-c (2 cm); d (1 cm).

Mariliasuchus amarali Carvalho & Bertini 1999

Material preservado: um crânio (juvenil) quase completo, com mandíbula, parte do esqueleto axial e apendicular articulados ao mesmo (CARVALHO & BERTINI, 1999). Crânios, esqueleto axial e elementos apendiculares, alguns associados à crânios (NAVA, 2004). Crânio quase completo e mandíbula, além de fragmentos de focinho e mandíbula de indivíduos adultos (ANDRADE, 2005). Crânios de indivíduos adulto e sub-adulto (ZAHER *et al.*, 2006).

Diagnose: crânio de pequenas dimensões com região rostral elevada e na área da pré-maxila sofre uma constrição e adquire forma bulbosa; em vista lateral o teto craniano descreve uma suave curvatura desde a região das narinas externas até a porção occipital; as órbitas têm grandes dimensões e localizam-se na região mediana do crânio e dispõem-se de maneira verticalizada; a região posterior do crânio é ampla e tem preservada uma fenestra supratemporal circular de pequeno tamanho; na extremidade anterior do crânio localizam-se as narinas externas, tendo forma forma subcircular e dispendo-se verticalizadas; as narinas externas

não possuem septo de divisão, sendo um orifício único; a região da pré-maxila mostra uma acentuada curvatura, tendo um aspecto bulboso; na pré-maxila ocorrem dois dentes anteriores cônicos e um terceiro hipertrofiado (caniniforme); os dentes incisiviformes possuem estrias longitudinais; na maxila observam-se três dentes, bastante afastados do caniniforme, de pequenas dimensões e com estrangulamento na base da coroa, que possui um aspecto bulboso. Há estrias longitudinais a partir do ápice do dente; a série dentária limita-se ao primeiro terço do comprimento total da caixa craniana.

Diagnose emendada: o lacrimal é claramente exposto na superfície lateral do focinho; o ectopterigóide contata o jugal e a maxila extensivamente em sua borda lateral, formando a borda medial do último alvéolo maxilar, ventralmente ao menos; ramo do dentário formando a sínfise mandibular que se projeta anteriormente para formar um processo alongado e espatulado com bordas laterais paralelas; existem quatro dentes na pré-maxila, cinco na maxila e nove em cada dentário que são caracterizados por sua heterodontia; a maioria dos dentes do dentário e da maxila possui estriações longitudinais anastomosadas formadas por cristas de esmalte; serrilha bem desenvolvida nas margens mesial e distal da coroa; e um a seis tubérculos longitudinalmente alinhados na base de cada coroa, que podem ser bem desenvolvidos e ornamentar toda a superfície da base da coroa (ZAHER *et al.*, 2006).

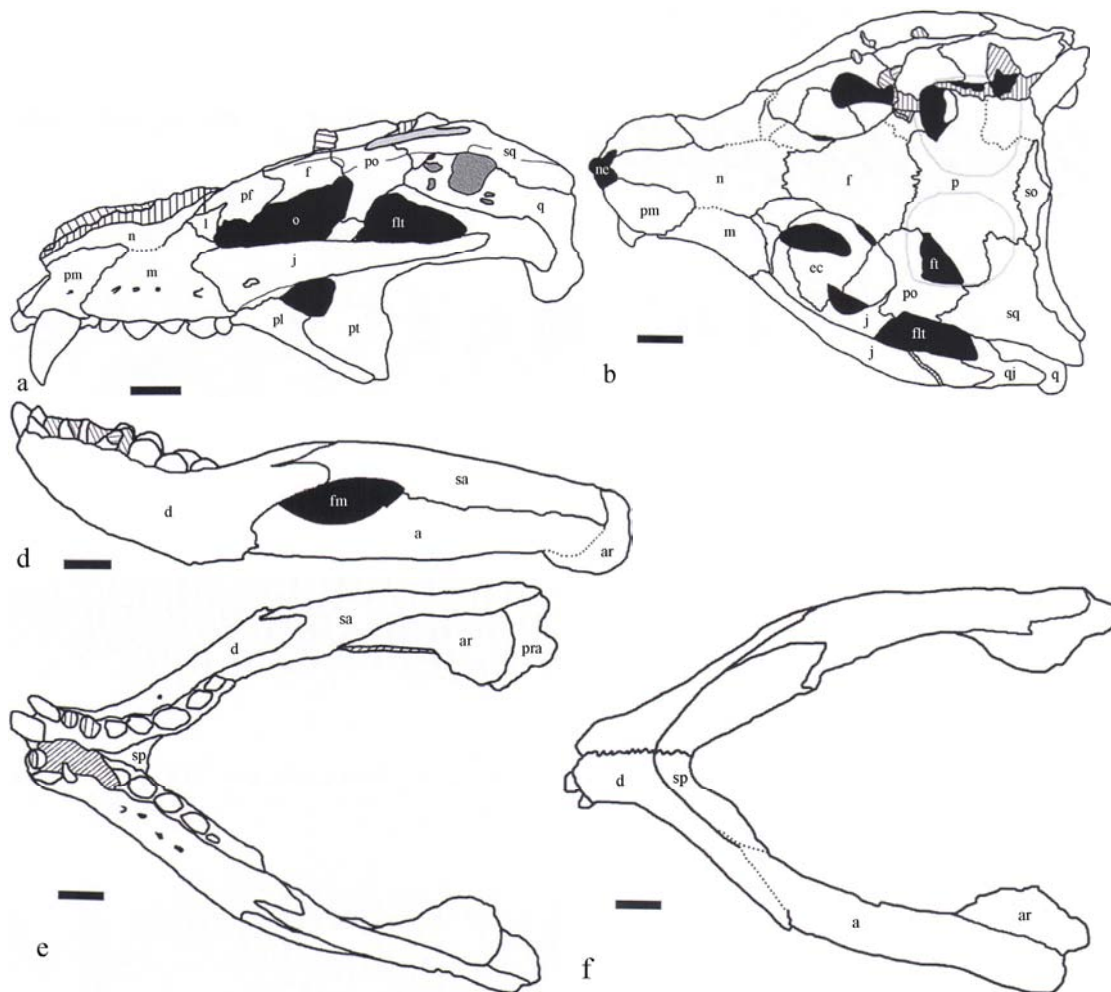


Figura 60 - Crânio de *Mariliasuchus amarali* (MZSP-PV 50) em vistas lateral (a), dorsal (b) e ventral (c) e mandíbula em vistas lateral (d), dorsal (e) e ventral (f) (Modificados de ZAHER *et al.*, 2006). Escalas: 1 cm.

Notosuchus terrestris Woodward 1896

Material preservado: crânio quase completo e mandíbula associada, vértebras, fragmentos de elementos apendiculares.

Diagnose: não foi formalizada uma diagnose. Apresenta as seguintes características: crânio curto e largo e triangular em vista dorsal; a porção posterior do quadrado projeta-se para trás e para baixo; a fenestra temporal lateral é longa; as órbitas são grandes e dirigidas fronto-lateralmente; narina externa única frontal; a mandíbula apresenta grande fenestra; ossos do teto craniano são ornamentados; nasais longos e estreitos; vértebras anficélicas.

Diagnose emendada: possui crânio e rostro curtos; fenestras supratemporais menores do que as órbitas; fenestra pré-orbitária; coanas entre palatinos e pterigóides; pterigóides de posição anterior; espleniais participando da sínfise

mandibular; fenestras maxilo-palatinas; narinas externas terminais de posição vertical; coanas proporcionalmente menores do que as narinas externas; presença de dente hipertorfiado na pré-maxila (GASPARINI, 1971).

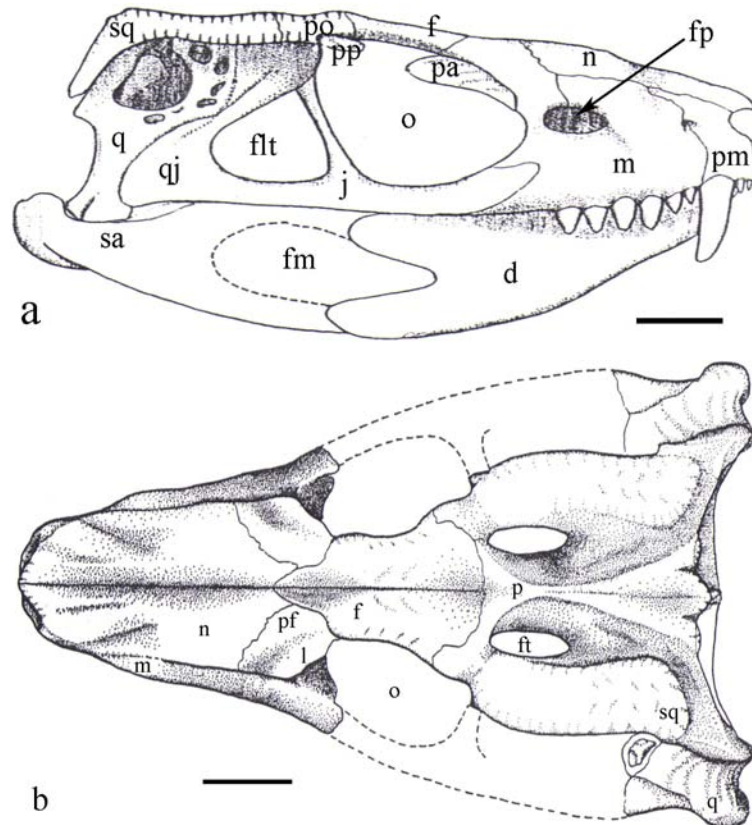


Figura 61 - Crânio de *Notosuchus terrestris* (MACN-N 23) em vistas lateral (a) e dorsal (b) (modificado de BONAPARTE, 1991). Escalas: 2 cm.

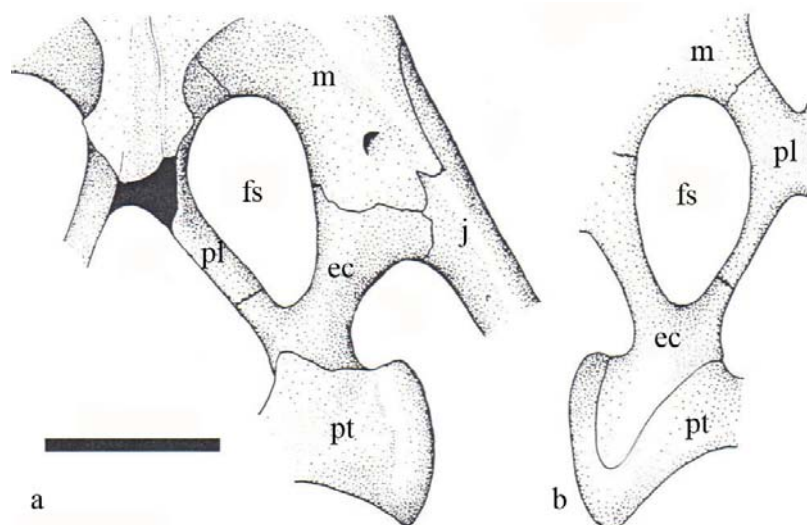


Figura 62 - Região palatal de *Notosuchus terrestris* (MACN-RN 1040) em vistas dorsal (a) e ventral (b) (Modificado de MARTINELLI, 2003). Escala: 2 cm.

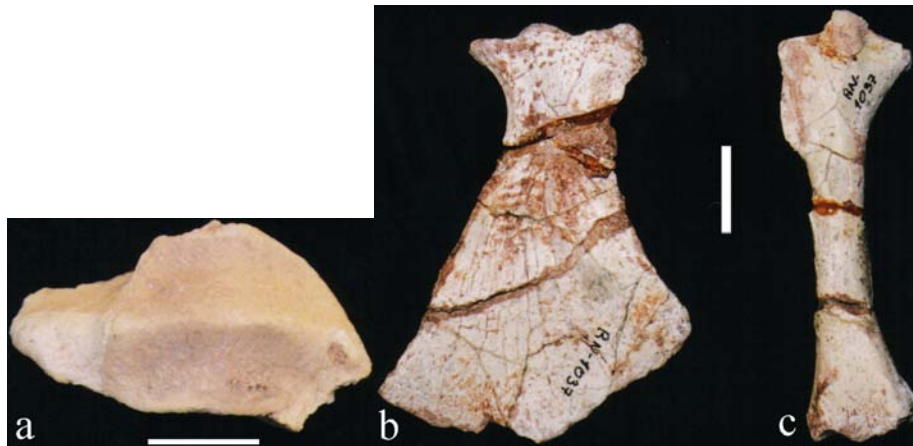


Figura 63 - Articular em vista articular (a), escápula direita em vista lateral (b) e úmero direito em vista posterior (c) de *Notosuchus terrestris* (Fotos do autor). Escalas: 1 cm.

Simosuchus clarki Buckley *et al.* 2000

Material preservado: crânio completo, vértebras dorsais anteriores, osteodermos cervicais e dorsais anteriores e cintura peitoral e membros anteriores completos.

Diagnose: toda a dentição consistindo de dentes em forma de trevo, multicuspidados com cúspides arranjadas em uma única linha longitudinal; maxilas não se encontram na linha mediana do palato; barra internarial composta por amplo processo ascendente das pré-maxilas; narinas internas maiores do que as fenestras suborbitais e adjacentes às mesmas; duas ossificações se sobrepondo a cada fenestra supratemporal; ramos do quadrado se projetam antero-ventralmente; forame oval se projeta antero-ventralmente; 14 osteodermos contíguos quadrilaterais por fileira mediolateral no escudo dorsal.

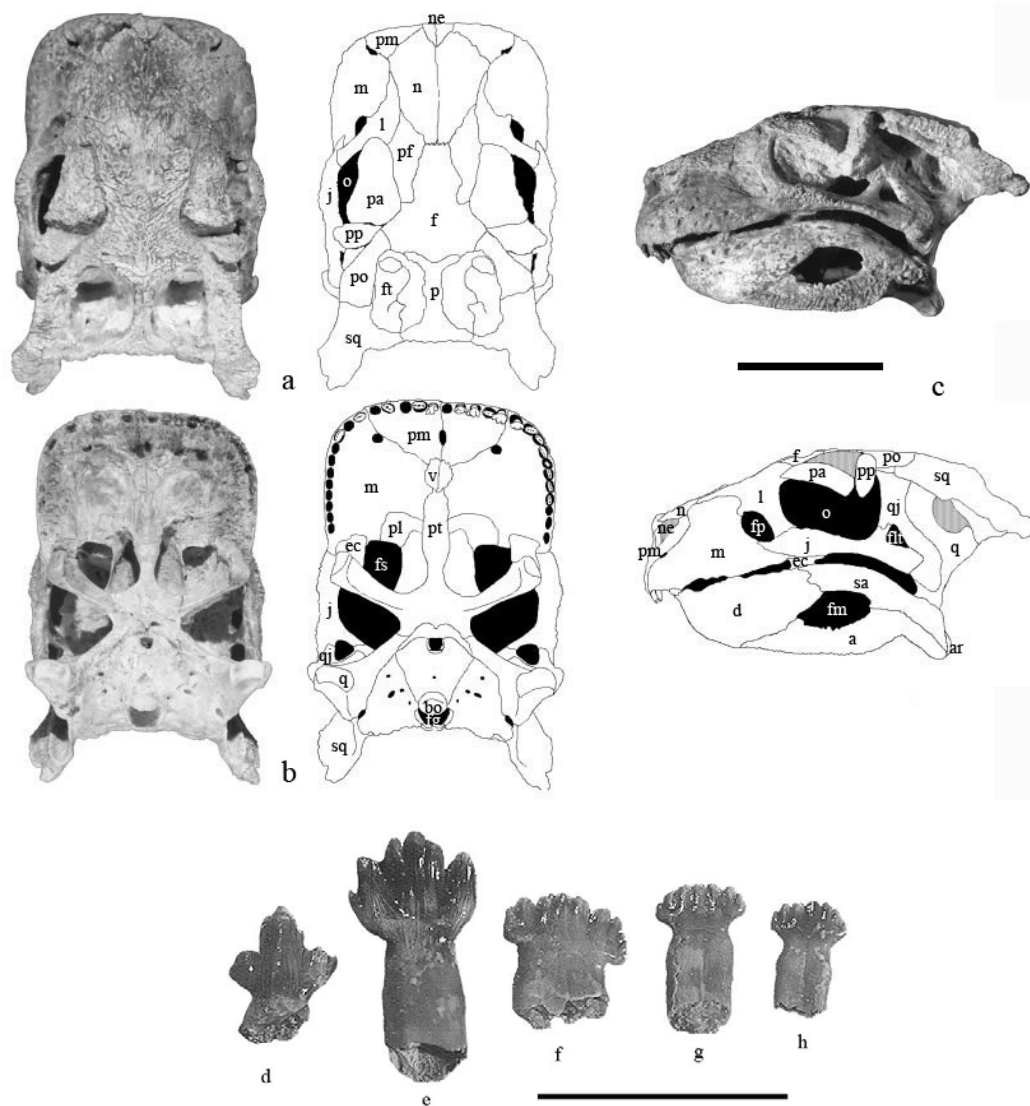


Figura 64 - Crânio de *Simosuchus clarki* (UA 8679) em vistas dorsal (a), ventral (b) e lateral (c) e série dentária com dentes mais posteriores à direita (Modificado de BUCKLEY *et al.*, 2000). Escalas: a-c (5 cm); d-h (1 cm).

Sphagesaurus huenei Price 1950

Material preservado: dentes isolados (Price, 1950); crânio com rostro, regiões orbital e temporal, mas sem elementos dorsais, fragmento mandibular correspondente à sínfise (POL, 2003).

Diagnose: dentes com coroas comparativamente curtas e longas raízes; substituição dentária similar àquela dos Crocodylia; coroa e raiz comprimidas lateralmente; coroa cônica comprimida coberta por uma grossa camada de esmalte com superfície grosseiramente granulada; poucas carenas proeminentes irregularmente espaçadas dispostas longitudinalmente na superfície da coroa; face mesial da coroa não possui quilha; face distal da coroa desenvolvida em uma

quilha proeminente com uma série de pequenos tubérculos ao longo da crista; dentes dispostos de tal maneira que a oclusão com dentes opostos resultou no desgaste da proeminente quilha posterior, formando uma borda cortante.

Diagnose emendada: coroas dos dentes maxilares e mandibulares posteriores com maior eixo orientado obliquamente e dispostos como triângulos reversos; dentes maxilares com coroas curtas e comprimidas cobertas por pesada camada de esmalte, com superfície grosseiramente granulada e com poucas carenas longitudinais irregularmente espaçadas; pré-maxila com região sem dentes mesialmente aos caniniformes; maxila com parede posterior sobre a margem anterior da fenestra suborbital que se estende dorsalmente contatando o pré-frontal e o lacrimal; contato basioccipital-quadrado na área occipital exclui o exoccipital da margem ventral desta superfície (POL, 2003).

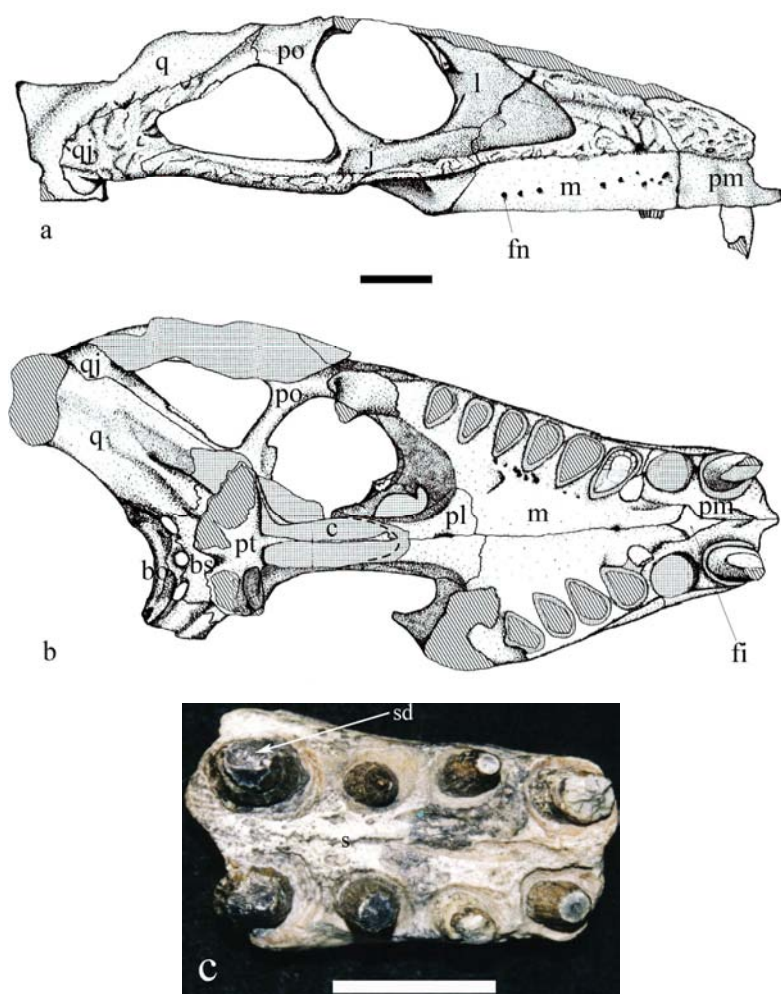
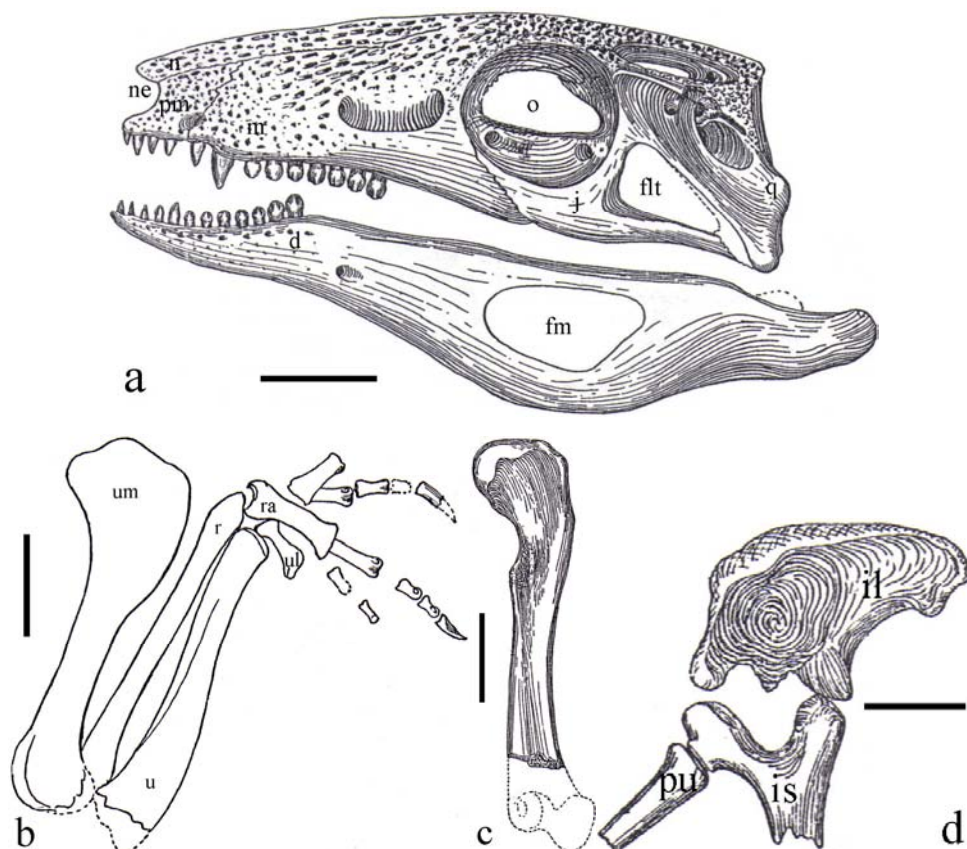


Figura 65 - Crânio de *Sphagesaurus huenei* (RCL-100) em vistas lateral (a) e ventral (b) e mandíbula em vista dorsal na região da sínfise (c) (Modificado de POL, 2003 e foto do autor respectivamente). Escalas: 2 cm.

Uruguaysuchus aznarezi Rusconi 1933

Material preservado: crânio e mandíbulas quase completas, parte anterior da coluna vertebral, membro anterior, cintura pélvica e membro posterior.

Diagnose: não foi formalizada uma diagnose. Apresenta as seguintes características: 4 dentes pré-maxilares; nove dentes maxilares; dos dentes maxilares, sete são espatulados e apresentam borda curvada para dentro; o segundo é um caniniforme hipertrofiado; presença de pequeno forame no contato pré-maxila-maxila; rostró de contorno pontiagudo; mandíbula afilada anteriormente e muito alta na região da fenestra mandibular; as narinas externas são terminais; a fenestra sub-ocular é delimitada anteriormente por maxila e palatino e posteriormente por pterigóide e ectopterigóide; nasais estreitos e longos; esplênial participando da sínfise mandibular.



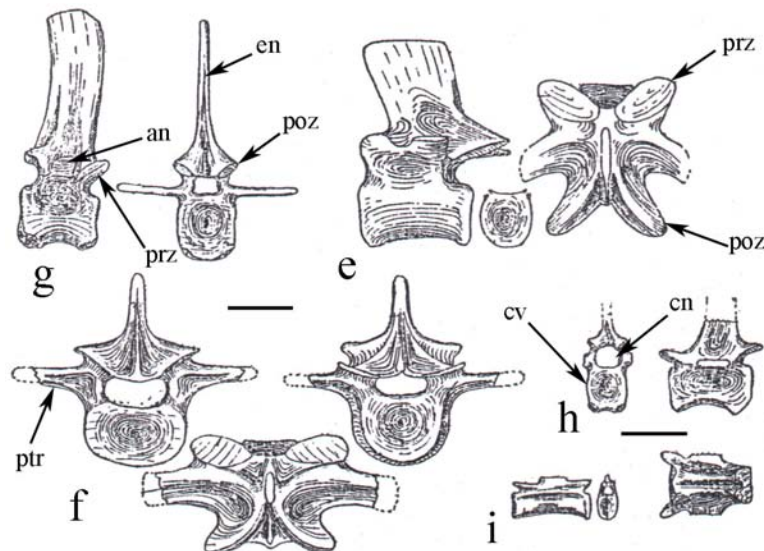


Figura 66 - Crânio de *Uruguaysuchus aznarezi* (sem número de coleção, depositado em coleção particular Aznarez) em vista lateral (a), membro anterior direito (b), fêmur direito em vista posterior (c), cintura pélvica em vista lateral (d), vértebras dorsal (e), lombar (f), caudal proximal (g), caudal mediana (h) e caudal distal (i) (Modificado de RUSCONI, 1933). Escalas: a-c (aproximadamente 2 cm); d-i (aproximadamente 1 cm).

Uruguaysuchus terrai Rusconi 1933

Material preservado: crânio incompleto, parte da mandíbula, e outros restos pós-cranianos (não figurados e não descritos).

Diagnose: não foi formalizada uma diagnose. Apresenta as seguintes características: 4 dentes pré-maxilares; treze dentes maxilares; dos dentes maxilares, dez são espatulados e apresentam borda curvada para dentro; o terceiro é um caniniforme hipertrofiado; presença de pequeno forame no contato pré-maxila-maxila; nasais alongados compondo a borda dorsal das narinas; coanas amplas antero-posteriormente; fenestras suborbitais amplas antero-posteriormente; na região posterior os pterigóides estão parcialmente divididos; pré-frontal alongado e estreito; presença de um osso palpebral; fenestra temporal superior apresenta menos da metade do tamanho da órbita.

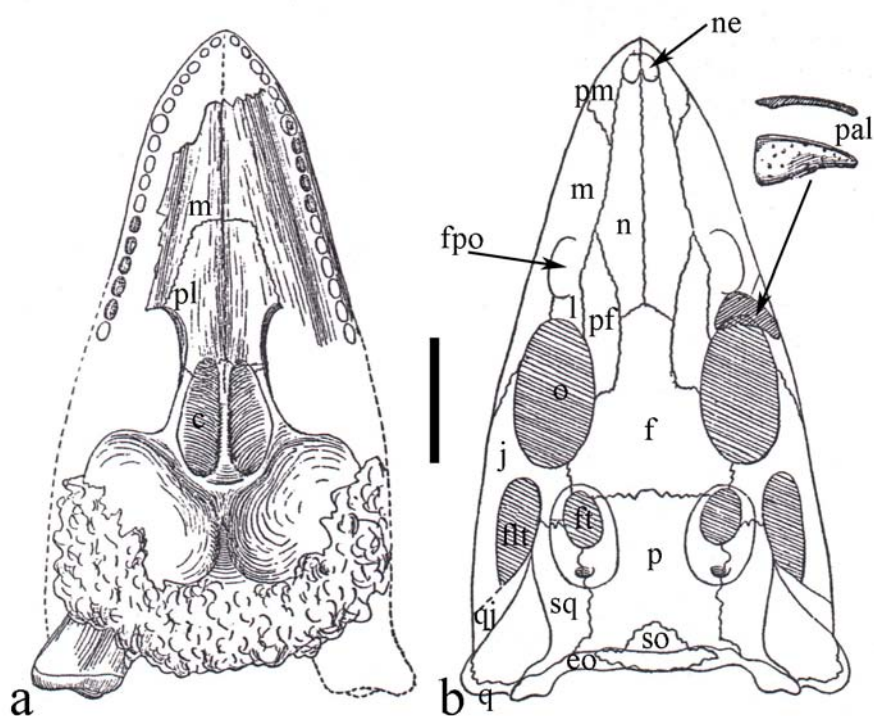


Figura 67 - Crânio de *Uruguaysuchus terrai* (sem número de coleção, depositado em coleção particular Aznarez) em vistas ventral (a) e dorsal (b) (Modificado de RUSCONI, 1933). Escala: aproximadamente 2 cm.

9.1.2 Grupo externo

Foram utilizados na análise, para comparação, como grupos externos, os seguintes táxons:

- *Postosuchus* Chatterjee 1985;
- *Dibothrosuchus elaphros* Wu & Chatterjee 1993;
- *Terrestrisuchus gracilis* Crush 1984.

Foram escolhidos representantes de diversas linhas evolutivas dentro dos Archosauria, proximamente relacionados aos mesoeucrodilos estudados, para formar o grupo externo. Todos os táxons escolhidos já haviam figurado em uma ou mais análises filogenéticas anteriores.

9.2 Caracteres utilizados na análise

Foram coletados na bibliografia e idealizados, a partir da observação direta de espécimes, 60 caracteres discretos para realização de análise filogenética visando esclarecer as relações das novas espécies com os outros crocodilomorfos em geral.

O menor número de caracteres aqui utilizado, em comparação com análises recentes (POL, 2003; ANDRADE, 2005 e outros) parece, à primeira vista, representar uma simplificação ou perda de resolução. Entretanto, uma análise crítica mais detalhada de algumas destas outras análises demonstrou que vários dos caracteres ali utilizados eram problemáticos, por várias razões que serão discutidas adiante, e tiveram influência nos cladogramas dali resultantes. Assim, buscou-se, na presente análise, eliminar aspectos tendenciosos e definir, de modo claro e preciso, todos os caracteres, de modo a poder obter um panorama adequado do relacionamento entre estes organismos. Nesse contexto, uma menor quantidade de caracteres não necessariamente representa um problema, desde que os mesmos sejam bem definidos e balanceados, representando todas as regiões do corpo.

Os caracteres estão representados de forma a seguir uma seqüência antero-posterior, dos mais genéricos aos mais específicos, divididos por região do corpo e acompanhados do nome do autor que produziu o trabalho de onde foram retirados. Aqueles que não estão creditados a algum autor foram desenvolvidos neste trabalho, a partir da observação dos exemplares analisados.

Caracteres modificados indicam que houve alteração de estados, com aumento, diminuição ou alteração da definição do caráter, tornando-o mais claro. Quando são apresentados dois autores, o mais recente apresenta o caráter com modificações em relação ao mais antigo. Após o autor, é apresentado o número original do caráter, no trabalho de referência, para facilitar a consulta em estudos futuros.

9.2.1 Caracteres relacionados à morfologia geral

- 1) Superfície externa dos ossos cranianos e mandibulares: lisa (0), formada por rugosidades e sulcos rasos (1), ou pesadamente ornamentada, com entalhes profundos e escavações (2) (modificado de CLARK, 1994 - 1)

Em crocodilos atuais, crânios pesadamente ornamentados estão associados à força vertical exercida na mordida e conseqüente reforço estrutural para um crânio baixo.

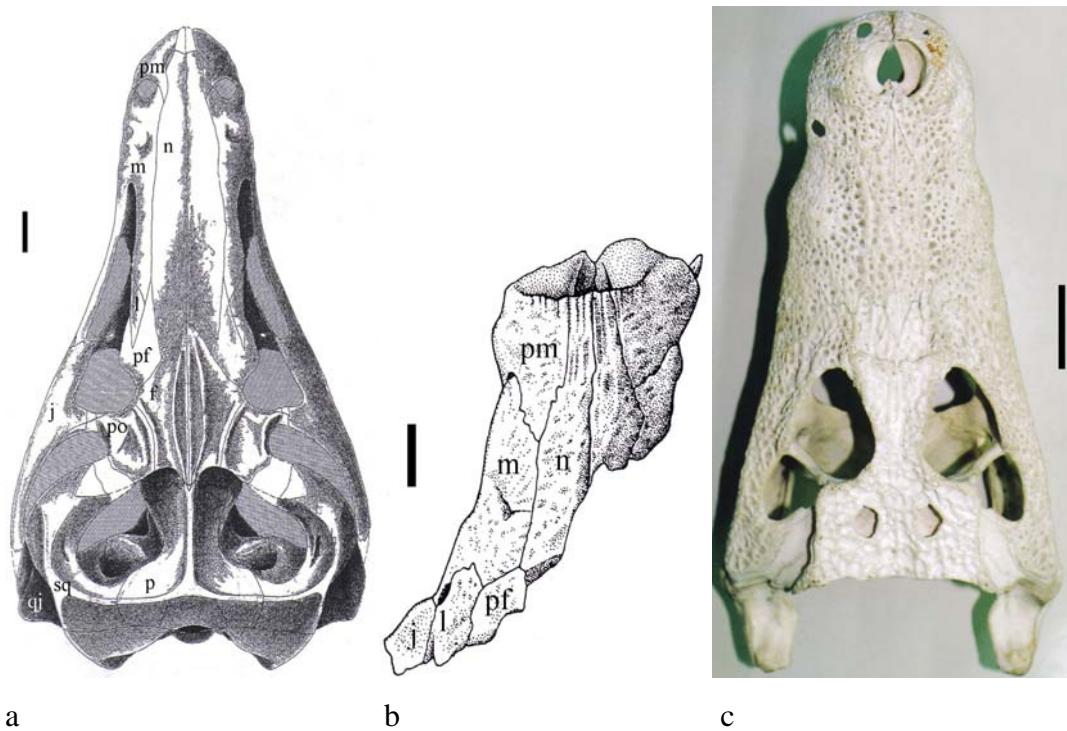


Figura 68 - Superfície dos crânios de *Dibothrosuchus elaphros* (a), mostrando o estado 0, sem ornamentação, *Chimaerasuchus paradoxus* (b), evidenciando o estado 1, com ornamentações rasas, e *Caiman crocodilus yacare*, apresentando o estado 2, com profundos entalhes (modificados de WU & CHATTERJEE, 1993, WU & SUES, 1996 e foto do autor respectivamente). Escalas: 1 cm (a, b); 5 cm (c).

- 2) Osteodermos dorsais: ausentes (0), presentes e arranjados em duas fileiras paralelas longitudinais (1) ou em mais do que duas fileiras (2) (modificado de Clark, 1994 - 97)

Os crocodylomorfos em geral apresentam osteodermos na superfície dorsal. Nos organismos analisados eles não ocorrem apenas em Metriorhynchidae.

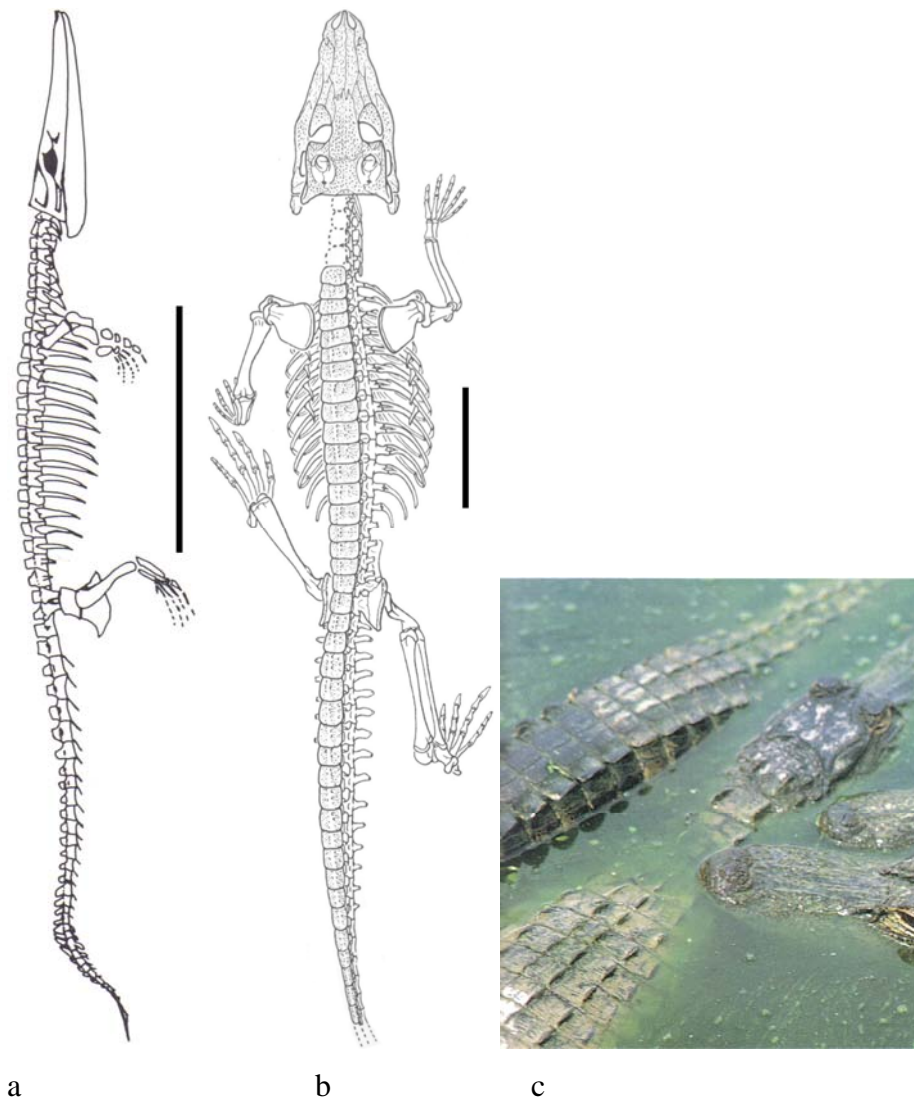


Figura 69 - Vistas lateral de *Metriorhynchus* sp. (a), apresentando o estado 0, sem osteodermos dorsais, dorsal de *Araripesuchus gomesii* (b), mostrando o estado 1, com presença de duas fileiras de osteodermos dorsais (representada na figura apenas a fileira esquerda) e juvenis de *Alligator mississippiensis* (c), evidenciando o estado 2, com mais de duas fileiras de osteodermos dorsais (modificadas de HUA & BUFFETAUT, 1997, HECHT, 1991 e ALDERTON, 1991 respectivamente). Escalas: 1 m (a); 5 cm (b); sem escala (c).

9.2.2 Caracteres cranianos

- 3) Narinas externas: divididas (0) ou confluentes (1) (CLARK, 1994 - 66)

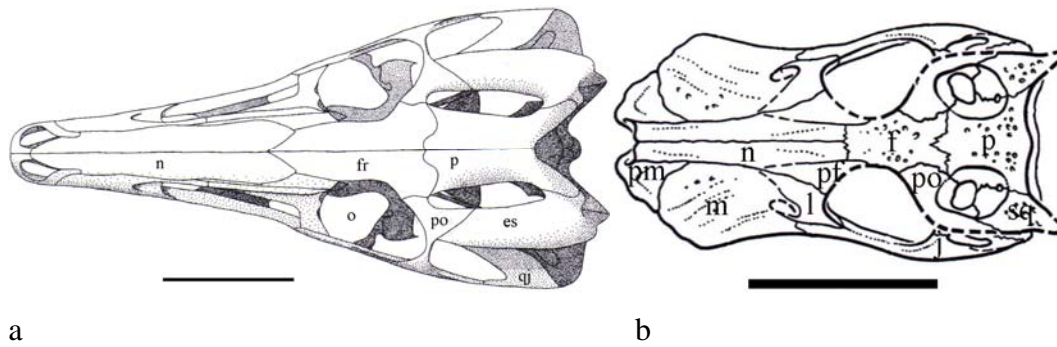


Figura 70 - Crânios em vista dorsal de *Terrestriisuchus gracilis* (a), evidenciando o estado 0, com narinas externas divididas e *Anatosuchus minor* (b), mostrando o estado 1, com narinas confluentes (modificadas de CRUSH, 1984 e SERENO *et al.*, 2003 respectivamente). Escalas: 2 cm (a); 5 cm (b).

- 4) Borda dorsal das narinas externas: formada exclusivamente pelos nasais (0), pelos nasais e pelas pré-maxilas (1), ou apenas pelas pré-maxilas (2) (modificado de POL, 1999 - 136; POL, 2003 - 124)

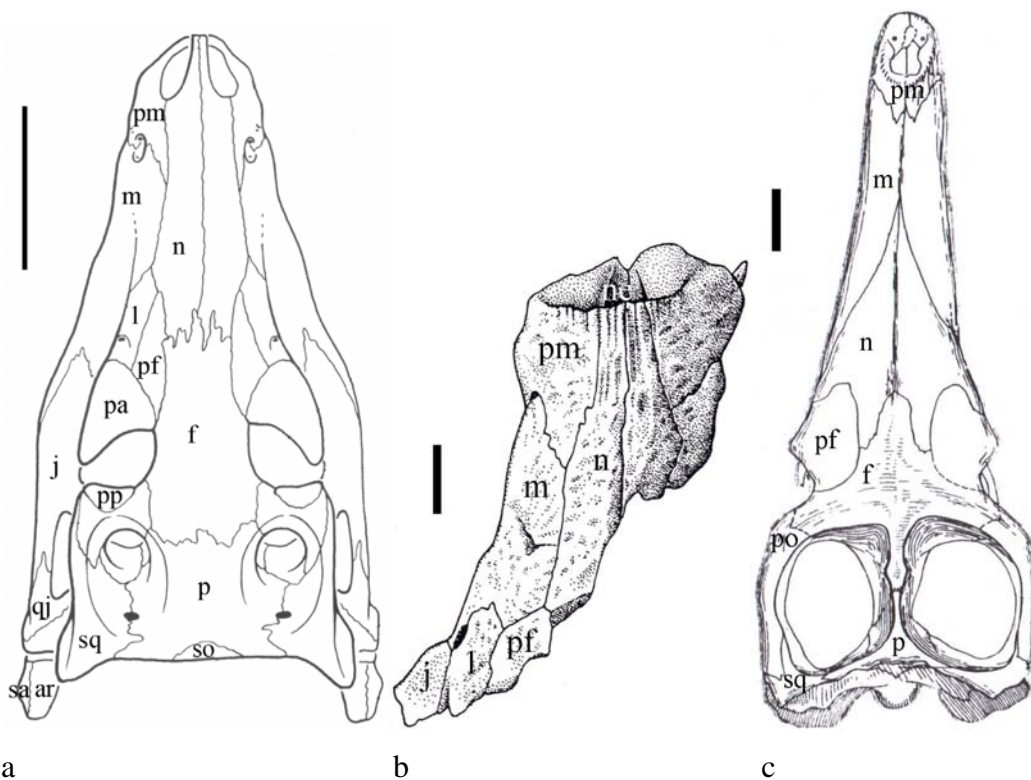


Figura 71 - Crânios em vista dorsal de *Araripesuchus gomesii* (a), mostrando o estado 0, onde a borda dorsal das narinas externas é formada exclusivamente pelos nasais; *Chimaerasuchus paradoxus* (b), onde é formado pelos nasais e pré-maxilas; e *Metriorhynchus casamiquelai* (c), onde a borda dorsal das narinas externas é formada exclusivamente pelas pré-maxilas (modificadas de HECHT, 1991, WU & SUES, 1996 e GASPARINI & DIAZ, 1977 respectivamente). Escalas: 2 cm (a); 1 cm (b); 5 cm (c).

- 5) Rostro mais comprido do que largo, e alto (0), mais comprido do que largo e baixo (1), quase tubular com largura semelhante à altura (2) ou visivelmente mais largo do que longo e baixo (3), ou muito afilado e baixo (4) (modificado de CLARK, 1994 - 3)

O estado 0 pode ser visto em *Araripesuchus gomesii* (Figuras 71a, 77b), onde o rostro é mais comprido do que largo e alto, o estado 1 aparece em *Caiman crocodilus yacare* (Figura 68c), o estado 2 ocorre no Crocodilo II (Figura 29b), o estado 3 em *Comahuesuchus brachybucalis* (Figuras 56 e 57), e o estado 4 em *Metriorhynchus* sp. (Figura 69a, 71c).

- 6) Forame incisivo ausente (0) ou presente (1)

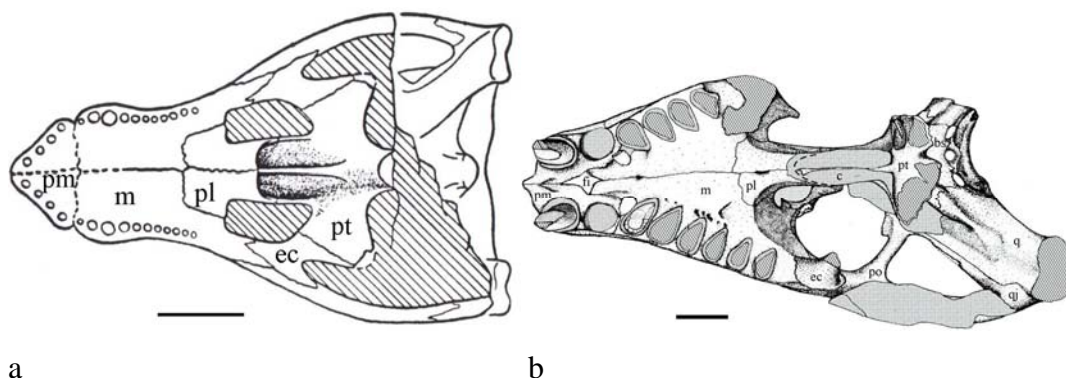


Figura 72 - Crânios em vista ventral de *Araripesuchus gomesii*, apontando o estado 0, onde não ocorre forame incisivo entre pré-maxilas e palatinos, e *Sphagesaurus huenei*, mostrando o estado 1, com a ocorrência do forame incisivo entre pré-maxilas e palatinos (Modificados de PRICE, 1959 e POL, 2003 respectivamente). Escalas: 2 cm.

- 7) Entalhe pronunciado entre pré-maxila e maxila ausente (0) ou presente (1) (ORTEGA *et al.*, 2000 -14)

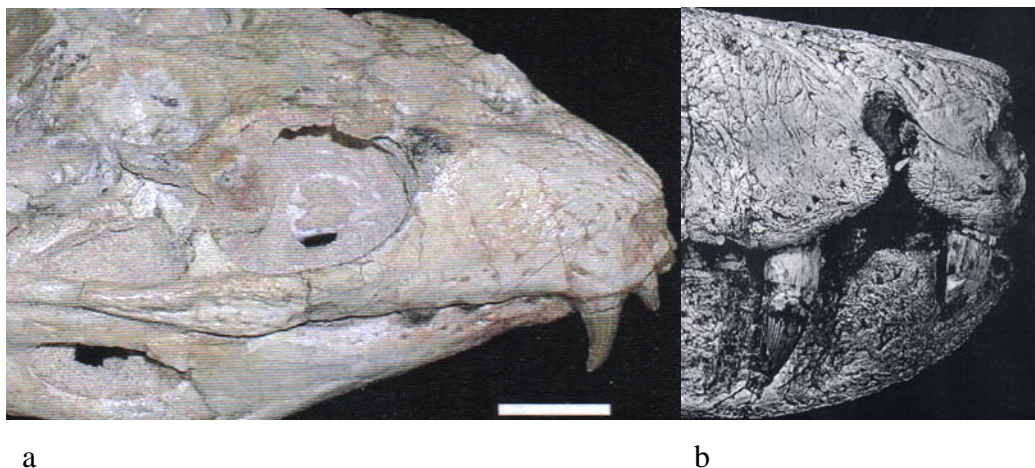


Figura 73 - Crânios em vista lateral direita de *Mariliasuchus amarali* (a), evidenciando o estado 0, sem entalhe entre pré-maxila e maxila e *Baurusuchus pachecoi* (b), mostrando o estado 1, com entalhe entre pré-maxila e maxila (modificados de ANDRADE, 2005 e RIFF & KELLNER, 2001 respectivamente). Escalas: 2 cm (a); 5 cm (b).

- 8) Pequeno forame localizado na sutura pré-maxila-maxila na superfície lateral (não para dente mandibular grande): ausente (0) ou presente (1) (POL, 1999 - 149; ORTEGA *et al.*, 2000 - 13)

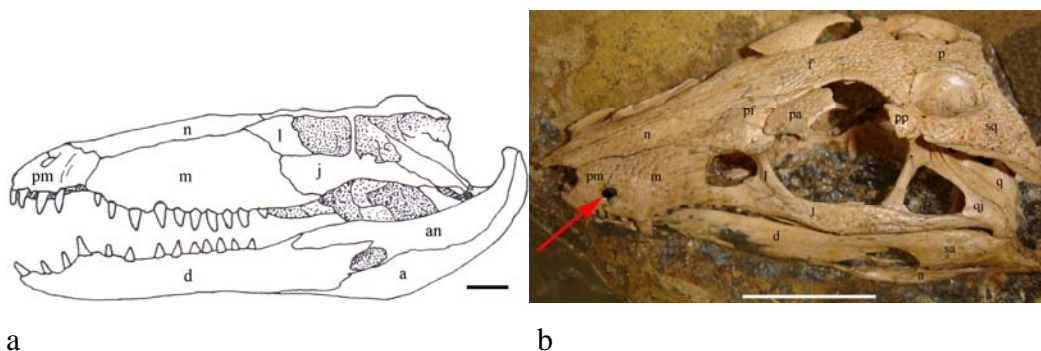


Figura 74 - Crânios de *Sebecus icaeorhinus* (a) em vista lateral, mostrando a ausência do forame na sutura pré-maxila-maxila e *Araripesuchus gomesii* (b) em vista látero-dorsal, apontando a presença de um pequeno forame na sutura pré-maxila-maxila (seta vermelha) (modificada de GASPARINI, 1981 e foto do autor respectivamente). Escalas: 2 cm.

- 9) Nasais contatam pré-maxilas (0) ou não (1) (CLARK, 1994 - 14)

Em geral, nos crocodilomorfos, o nasal contata a pré-maxila, mas em alguns grupos, como Metriorhynchidae, o nasal não contata a pré-maxila porque as maxilas possuem um acentuado desenvolvimento dorsal e se ligam na linha mediana do crânio. O estado 0 pode ser observado em *Araripesuchus gomesii* (Figura 71a) e o estado 1 em *Metriorhynchus casamiquelai* (Figura 71c).

- 10) Contato nasal-frontal: transversal em relação ao eixo principal do crânio (0), inclinado ântero-mesialmente com nasais separados pelas porções proximais dos frontais (1) ou inclinado ântero-lateralmente, com borda anterior dos pré-frontais reduzindo muito o contato nasal-frontal ou até prevenindo-o (2) (modificado de MARTINELLI, 2003 - 36)

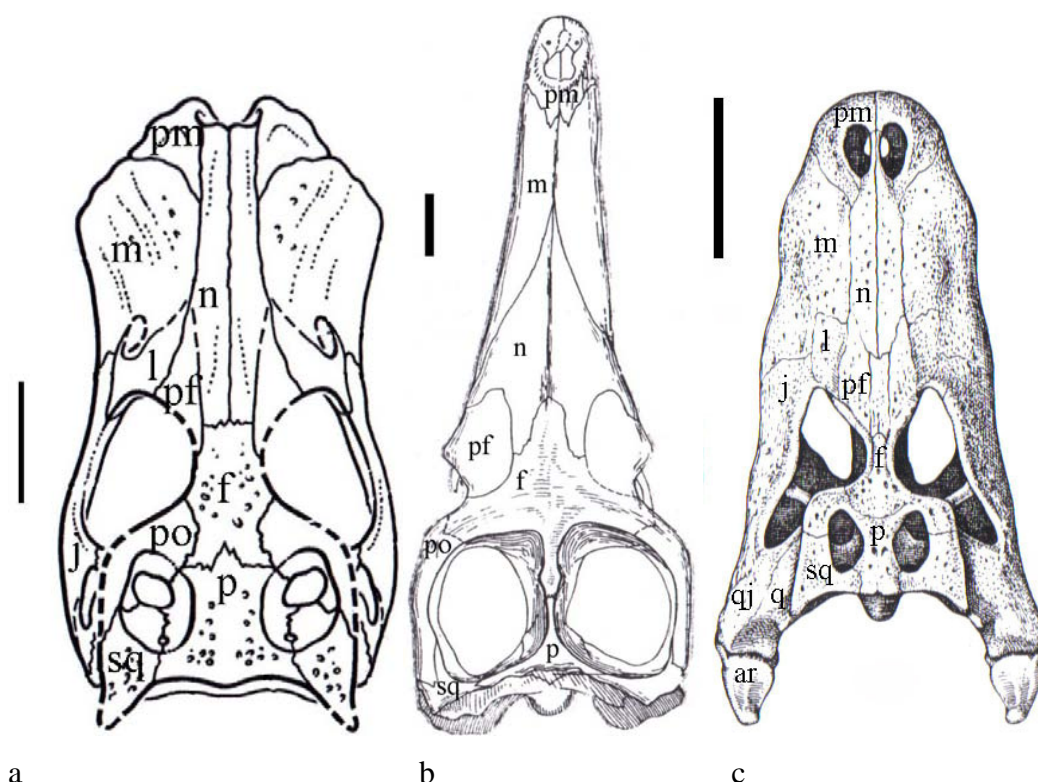


Figura 75 - Crânios em vista dorsal de *Anatosuchus minor* (a), mostrando o estado 0, com contato nasal-frontal transversal em relação ao eixo principal do crânio; *Metriorhynchus casamiquelai* (b), evidenciando o estado 1 com contato nasal-frontal inclinado ântero-mesialmente com nasais separados pelas porções proximais dos frontais; *Alligator mississippiensis* (c), apresentando o estado 2, com contato nasal-frontal reduzido pelos pré-frontais (modificadas de SERENO *et al.*, 2003, e POOLEY & GANS, 1976 respectivamente). Escalas: 2 cm (a, b); 5 cm (c).

- 11) Forames neurovasculares na superfície da maxila: ausentes (0), ou presentes (1) (POL, 1999 - 152; POL, 2003 - 138)

Em algumas formas, ocorrem pequenos forames na superfície da maxila, próximos aos dentes. Estas estruturas estariam ligadas a partes moles, responsáveis por manter a comida na boca enquanto estava sendo processada (BONAPARTE, 1991).

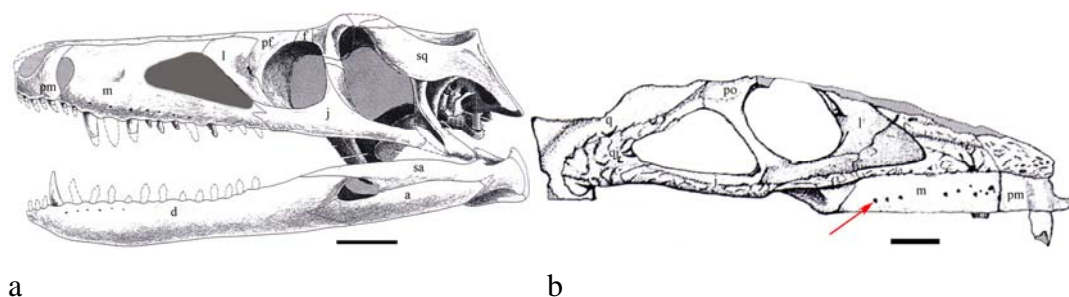


Figura 76 - Crânios em vista lateral esquerda de *Dibothrosuchus elaphros* (a), evidenciando o estado 0, sem forames neurovasculares na superfície da maxila, e lateral direita de *Sphagesaurus huenei* (b), mostrando o estado 2, com presença de forames neurovasculares (seta cinza) na superfície da maxila (modificados de WU & CHATTERJEE, 1993 e POL, 2003 respectivamente). Escalas: 2 cm.

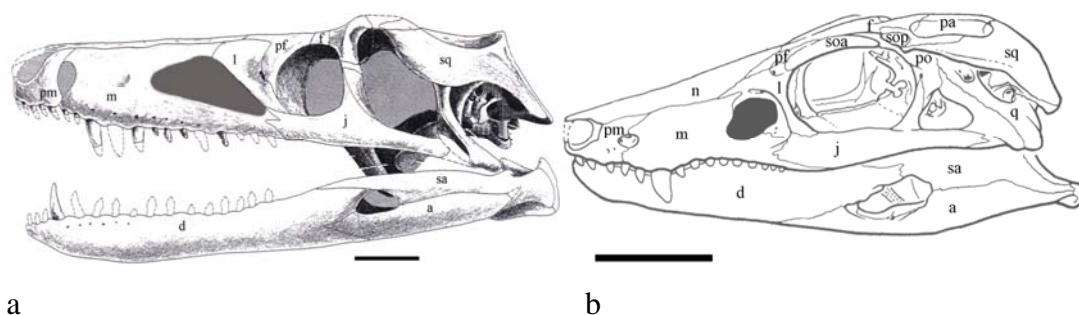
12) Região sem esculturação ao longo da margem alveolar na superfície lateral da maxila e dentário: ausente (0) ou presente (1) (WU & SUES, 1996 - 29)

Em alguns crocodiliformes a presença de uma região sem esculturações pode indicar a presença de tecidos moles que evitariam a perda de alimento quando do processamento na boca (BONAPARTE, 1991), algo raro nestes organismos.

O estado 0 pode ser visto em *Dibothrosuchus elaphros* (**Figura 76a**), e o estado 1 em *Sphagesaurus huenei* (**Figura 76b**).

13) Fenestra pré-orbitária: tão grande / longa quanto a órbita (0), ou aproximadamente metade do tamanho / comprimento da órbita (1), ou muito menor do que a órbita (2), ou ausente (3) (CLARK, 1994 - 67)

O holótipo de *Mariliasuchus* apresenta fenestra pré-orbitária (CARVALHO & BERTINI, 1999), já o adulto não (ANDRADE, 2005; ZAHER *et al.*, 2006). Isto pode apontar para mais de uma espécie ou que a característica se modifica ao longo do desenvolvimento ontogenético do animal, já que o holótipo é um juvenil. Supondo-se que pertencem a uma mesma espécie e que a fenestra no filhote não é um artefato, será considerada para fins de análise a condição presente no adulto.



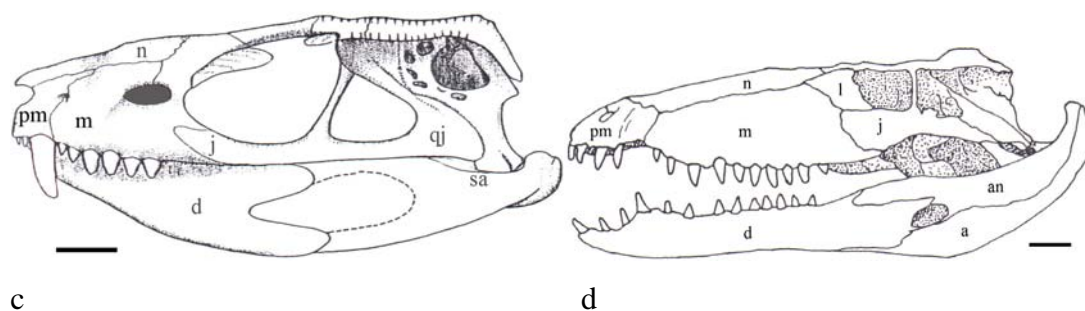


Figura 77 - Crânios em vista lateral esquerda de *Dibothrosuchus elaphros*, evidenciando o estado 0, com fenestra pré-orbitária (em cinza) tão grande quanto a órbita; *Araripesuchus gomesii* (b), mostrando o estado 1; *Notosuchus terrestris* (c), indicando o estado 2, com fenestra pré-orbitária bem menor do que a órbita; *Sebecus icaeorhinus* (d), representando o estado 3, sem fenestra pré-orbitária (modificados de WU & CHATTERJEE, 1993, HECHT, 1991, BONAPARTE, 1991, GASPARINI, 1981 respectivamente). Escalas: 2 cm.

14) Lacrimal: contata o nasal ao longo da borda medial (0), ou não contata (1) (modificado de CLARK, 1994 - 11 e 12)

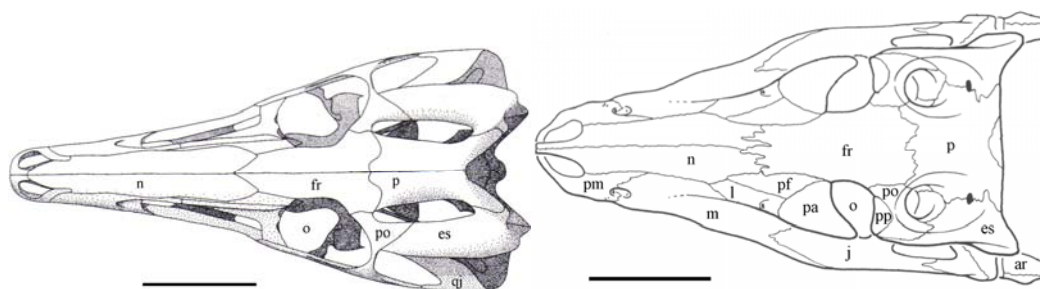
Nos casos em que o lacrimal não contata o nasal, o pré-frontal se intromete entre ambos. O estado 0 pode ser observado em *Sebecus icaeorhinus* (**Figura 77d**) e o estado 1 em *Alligator mississippiensis* (**Figura 75c**).

15) Pré-frontais: amplos transversalmente (0), estreitos e curtos, menores do que a órbita (1), ou estreitos e longos, aproximadamente do mesmo comprimento da órbita (2) (modificado de GOMANI, 1997 - 4)

O estado 0 pode ser verificado em *Metriorhynchus casamiquelai* (**Figura 75b**), o estado 1 ocorre em *Terrestriisuchus gracilis* (**Figura 78a**), e o estado 2 em *Araripesuchus gomesii* (**Figura 78b**).

16) Frontais: não fusionados (0) ou fusionados (1) (CLARK, 1994 - 21)

Frontais fusionados é uma característica que aparece na maioria dos Crocodyliformes.



a b

Figura 78 - Crânios em vista dorsal de *Terrestrisuchus gracilis*, exemplificando o estado 0, com frontais não fusionados e de *Araripesuchus gomesii*, mostrando o estado 1, onde os frontais estão fusionados (modificados de CRUSH, 1984 e HECHT, 1991 respectivamente). Escalas: 2 cm.

17) Sutura frontal-parietal: na porção posterior ou mediana das órbitas, anteriormente às aberturas temporais superiores (0), na porção anterior das aberturas temporais superiores (1) ou entre as aberturas temporais superiores, na porção mediana (2)

O estado 0 pode ser visto em *Alligator mississippiensis* (**Figura 75c**), o estado 1 está representado em *Anatosuchus minor* (**Figura 75a**) e o estado 2 ocorre em *Metriorhynchus casamiquelai* (**Figura 75b**).

18) Processo anterior do jugal: pequeno, no máximo tão amplo quanto o posterior (0), ou aproximadamente o dobro do processo posterior (1) (modificado de CLARK, 1994 - 17)

O estado 0 pode ser observado em *Dibothrosuchus elaphros* (**Figura 77a**), e o estado 1 em *Sebecus icaeorhinus* (**Figura 77d**).

19) Contato pós-orbital-jugal em vista lateral na barra pós-orbital: pós-orbital anterior ao jugal (0), ou pós-orbital medial ao jugal (1), ou pós-orbital posterior ao jugal (2) (modificado de CLARK, 1994 - 16)

Os estados 0 e 1 podem ser observados na figura abaixo e o estado 2 em *Dibothrosuchus elaphros* (**Figura 77a**).

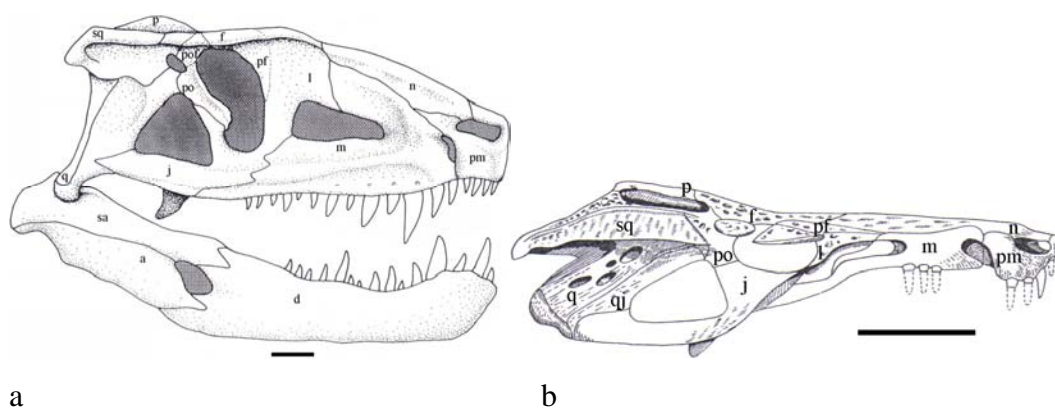


Figura 79 - Crânios em vista lateral de *Postosuchus*, evidenciando o estado 0, onde o pós-orbital está localizado anteriormente ao jugal e *Orthosuchus stormbergi* (b),

indicando o estado 1, com pós-orbital localizado medialmente/internamente em relação ao jugal (modificadas de PARRISH, 1993 e NASH, 1975 respectivamente). Escalas: 5 cm (a); 2 cm (b).

20) Fenestra infratemporal: voltada lateralmente (0), voltada laterodorsalmente (1) (ORTEGA *et al.*, 2000 - 46)

O estado 0 pode ser visto em *Dibothrosuchus elaphros* (Figuras 76a, 72b), e o estado 1 em *Araripesuchus gomesii* (Figuras 77a, 78b).

21) Fenestra supratemporal: mais longa do que a órbita (0), aproximadamente do mesmo comprimento da órbita (1), ou mais curta do que a órbita (2) (modificado de CLARK, 1994 - 68)

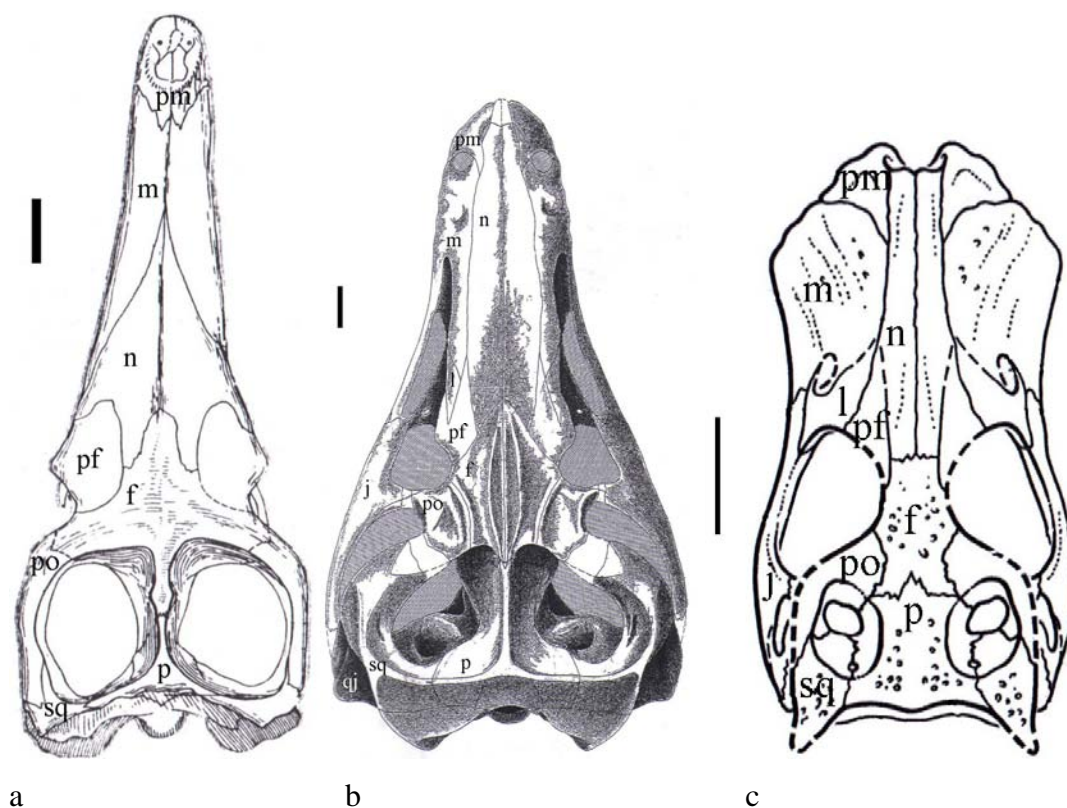


Figura 80 - Crânios em vista dorsal de *Metriorhynchus casamiquelai* (a), apresentando o estado 0, fenestra supratemporal mais longa do que a órbita; *Dibothrosuchus elaphros* (b), mostrando o estado 1, com a fenestra supratemporal aproximadamente do mesmo comprimento da órbita; e *Anatosuchus minor* (c), evidenciando fenestra supratemporal menor do que a órbita (modificadas de GASPARINI & DIAZ, 1977, WU & CHATTERJEE, 1993 e SERENO *et al.*, 2003 respectivamente). Escalas: 2 cm.

22) Superfície palatal: côncava (0) ou plana (1) (ORTEGA *et al.*, 2000 - 175)

Na maioria dos crocodiliformes a superfície do palato é côncava, sendo este estado exemplificado por *Dibothrosuchus elaphros* (**Figura 82a**), enquanto o estado plano está presente em *Araripesuchus gomesii* (**Figura 82b**). Para melhor clareza são mostrados, na figura abaixo, cortes transversais do focinho de dois crocodilomorfos hipotéticos.

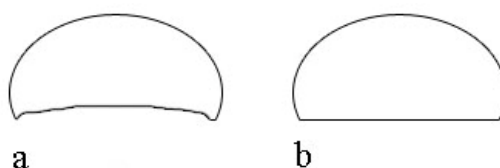


Figura 81 - Esquema de um corte transversal de crânios hipotéticos na altura do focinho em frente às órbitas mostrando o estado 0 (a) e o estado 1 (b) (Esquema do autor). Escala: sem escala.

23) Vômer: exposto no palato (0), encoberto por ramos palatais das maxilas (1) (ORTEGA *et al.*, 2000 - 59)

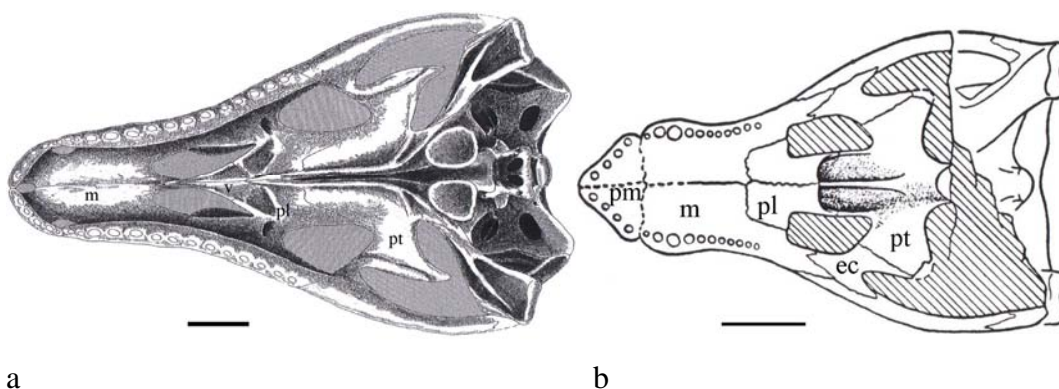


Figura 82 - Vista ventral dos crânios de *Dibothrosuchus elaphros*, mostrando o estado 0, onde o vômer está exposto no palato e de *Araripesuchus gomesii*, evidenciando o estado 1, com as maxilas encobrendo o vômer (modificados de WU & CHATTERJEE, 1993 e PRICE, 1959 respectivamente). Escalas: 2 cm.

24) Fenestra maxilo-palatina: ausente (0) ou presente (1) (ANDRADE, 2005 - 82)

O estado 0 pode ser visto em *Araripesuchus gomesii* (**Figura 77b**), com ausência das fenestras maxilo-palatinas e o estado 1 ocorre no Crocodilo I (**Figura 20 - seta amarela**), com fenestras maxilo-palatinas próximas à linha mediana do palato.

25) Barras palatinas formadas pelas projeções posteriores cilíndricas dos palatinos: ausente (0) ou presente (1) (modificado de ZAHER *et al.*, 2006 - 195)

O estado 0, com ausência da barra palatina pode ser visto em *Araripesuchus gomesii* (Figura 77b) e o estado 1, com presença da barra palatina ocorre no Crocodilo I (Figura 79b).

26) Coana: situada entre maxilas e palatinos (0); entre palatinos e pterigóides (1) ou delimitada inteiramente pelos pterigóides (2) (modificado de CLARK, 1994 - 44)

Este caráter é geralmente utilizado para separar os crocodylomorfos em Protosuchia, Mesosuchia e Eusuchia, dentro de um contexto gradista. A figura abaixo ilustra em vermelho as coanas e a depressão existente após a mesma.

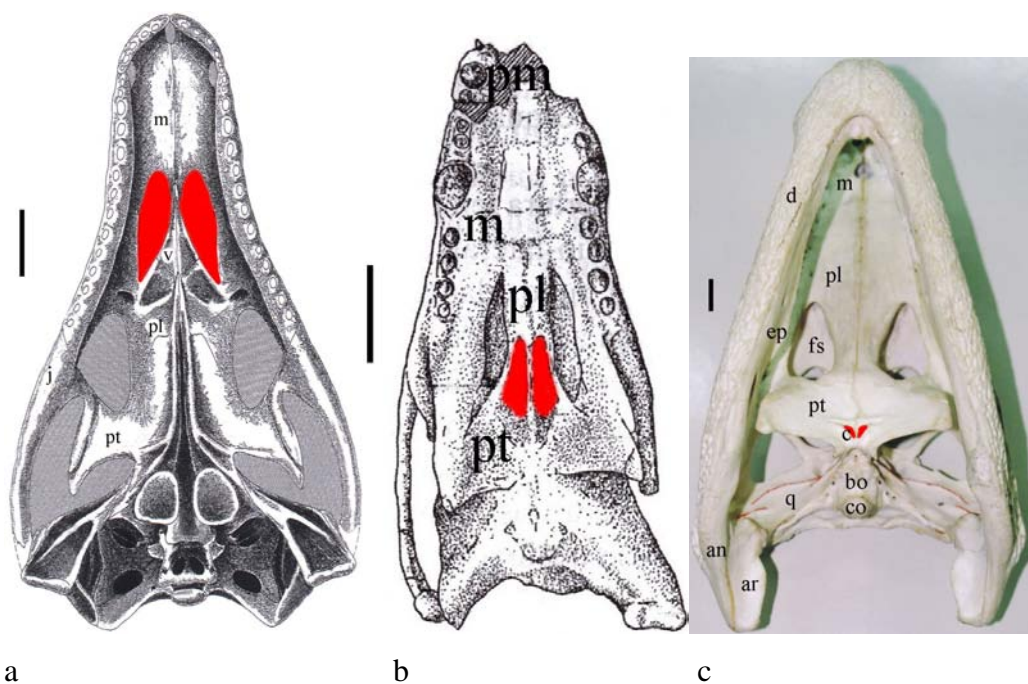


Figura 83 - Crânios em vista ventral de *Dibothrosuchus elaphros* (a), mostrando o estado 0, com coanas entre maxilas e palatinos, *Candidodon itapecuruense* (b), evidenciando o estado 1, com coanas entre palatinos e pterigóides e *Caiman crocodilus yacare* (c), apresentando o estado 2, com coanas encerradas pelos pterigóides (modificadas de WU & CHATTERJEE, 1993, NOBRE & CARVALHO, 2002 e foto do autor respectivamente). Escalas: 2 cm.

27) Coanas: amplamente separadas por estrutura óssea robusta (0); confluentes, mas divididas por um estreito septo (1) ou confluentes com uma única abertura (2) (modificado de CLARK, 1994 - 69)

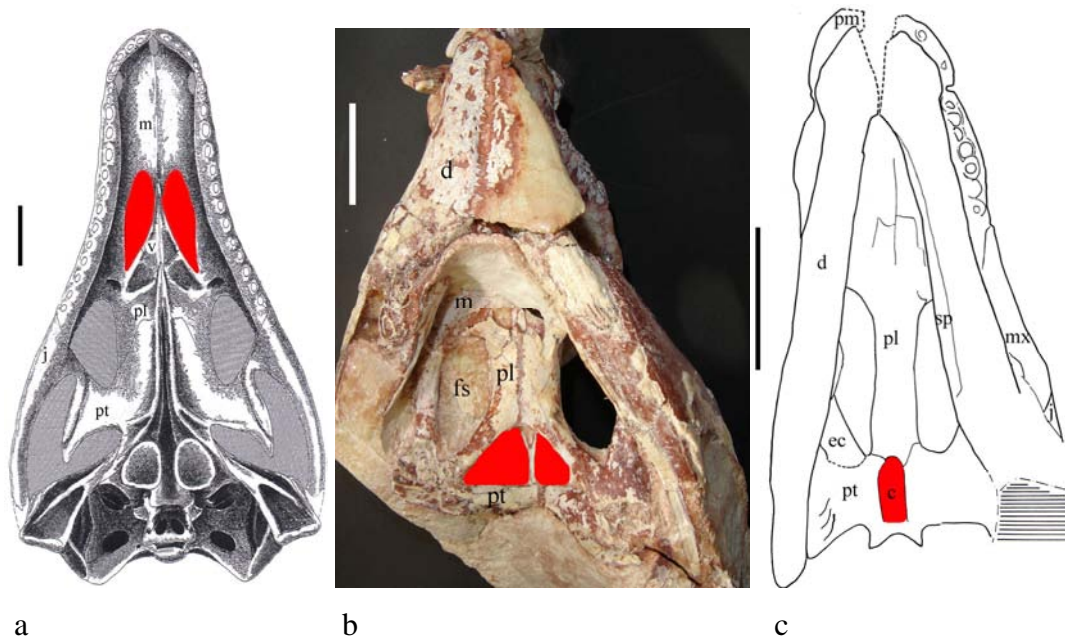


Figura 84 - Crânios em vista ventral de *Dibothrosuchus elaphros* (a), evidenciando o estado 0, onde as coanas e a depressão posterior a elas (em vermelho) são amplamente separadas, Crocodilo I (b), mostrando o estado 1, com as coanas confluentes mas separadas por um septo e *Bernissartia fagesii* (c), apresentando o estado 2 com coanas confluentes sem septo (modificada de WU & CHATTERJEE, 1993, BUSCALIONI & SANZ, 1990 e foto do autor respectivamente). Escalas: 2 cm.

28) Eixo principal do ectopterigóide entre pterigóide e jugal: orientado lateralmente ou levemente anterolateralmente (0), ou anteriormente, subparalelamente ao eixo longitudinal do crânio (1) (modificado de POL *et al.*, 2004 - 164)

O eixo analisado é aquele localizado entre a constrição que separa as porções anterior-lateral e posterior-medial do ectopterigóide.

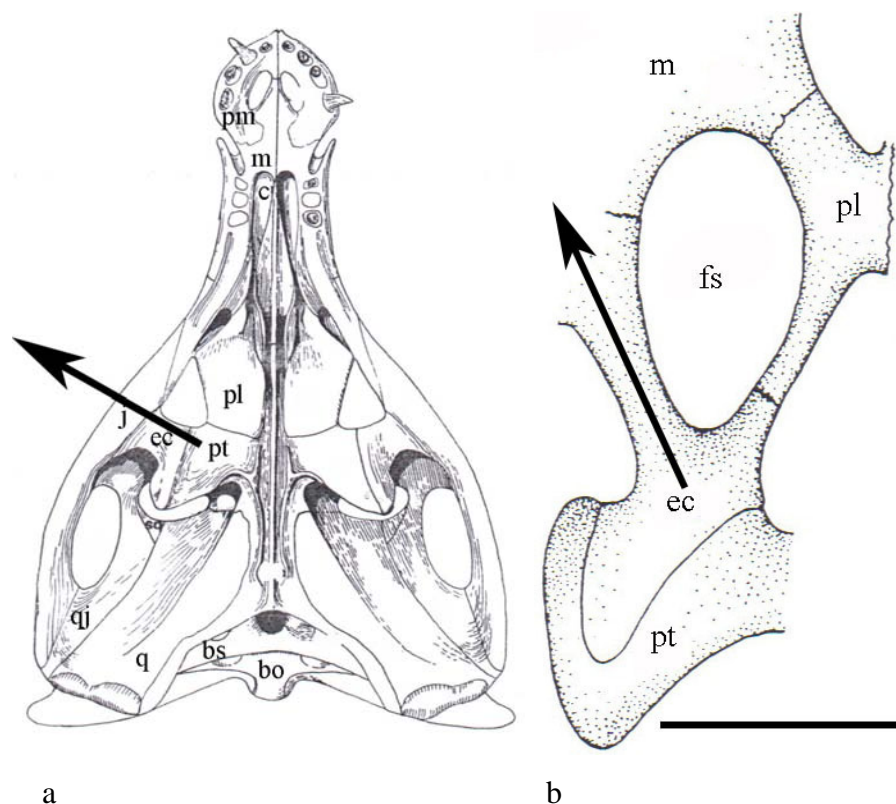


Figura 85 - Vista ventral dos crânios de *Orthosuchus stormbergi* (a), evidenciando o estado 0, com ectopterigóide orientado lateralmente ou levemente anterolateralmente (seta) e *Notosuchus terrestris* (b), mostrando o estado 1, com pterigóide orientado anteriormente, subparalelamente ao eixo longitudinal do crânio (seta) (modificados de NASH, 1975 e MARTINELLI, 2003 respectivamente). Escalas: sem escala (a); 2 cm (b).

29) Pterigóides: se separam posteriormente à coana (0) ou são fundidos (1)
(CLARK, 1994 - 41)

Os pterigóides podem se apresentar separados logo após a coana, independente se a mesma localiza-se em seus limites, ou fundidos.

O estado 0 pode ser visto em *Steneosaurus durobrivensis* (Figura 4b) e o estado 1 em *Albertochampsia langstoni* (Figura 4c).

30) Quadrado não fenestrado (0), ou fenestrado (1) (modificado de CLARK, 1994 - 45)

O estado 0 pode ser visto em *Postosuchus* (Figura 79a) e o estado 1 em *Notosuchus terrestris* (Figura 77c).

31) Cômtilos do quadrado: praticamente alinhados (0), ou cômtilo lateral expandido ventralmente (1), ou cômtilo medial expandido ventralmente (2) (modificado de ORTEGA *et al.*, 2000 - 53)

O estado 0 pode ser visto em *Orthosuchus stormbergi* (Figura 87a), o estado 1 na figura abaixo e o estado 2 em *Comahuesuchus brachybucalis* (Figura 95b).

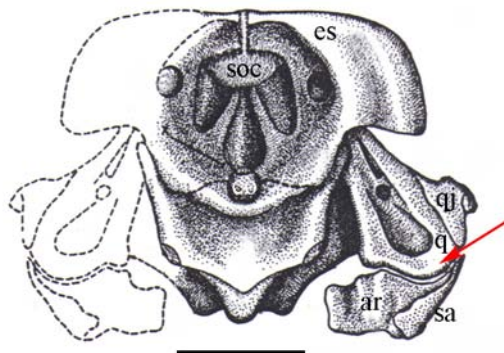


Figura 86 - Crânio de *Hemiprotosuchus leali* em vista occipital, mostrando o estado 1, com cômtilo lateral do quadrado expandido ventralmente (seta) (modificada de BONAPARTE, 1971). Escala: 2 cm.

32) Cômtilo occipital dirigido posteriormente (0) ou dirigido póstero-ventralmente (1) (modificado de GOMANI, 1997 - 32)

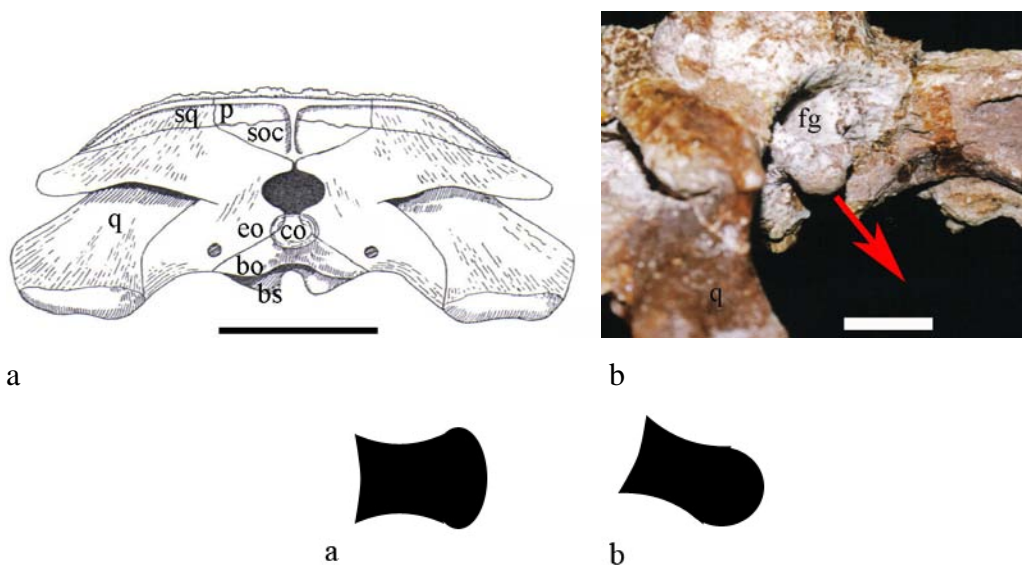


Figura 87 - Vista occipital dos crânios de *Orthosuchus stormbergi* (a), mostrando o estado 0, com o cômtilo occipital dirigido posteriormente e *Notosuchus terrestris* RN-1048 (b), evidenciando o estado 1, com cômtilo occipital dirigido póstero-ventralmente (seta vermelha) (modificado de NASH, 1975 e foto do autor)

respectivamente). Abaixo das figuras, um esquema mostra a inclinação e direção do côndilo nos dois casos em relação ao plano horizontal. Escalas: 2 cm.

9.2.3 Caracteres mandibulares

- 33) Ramos mandibulares: divergentes logo após a sínfise, com aspecto de V, tornando-se quase paralelos apenas na região da articulação (0), ou fortemente divergentes ainda na região da sínfise e paralelos posteriormente, em forma de U (1)

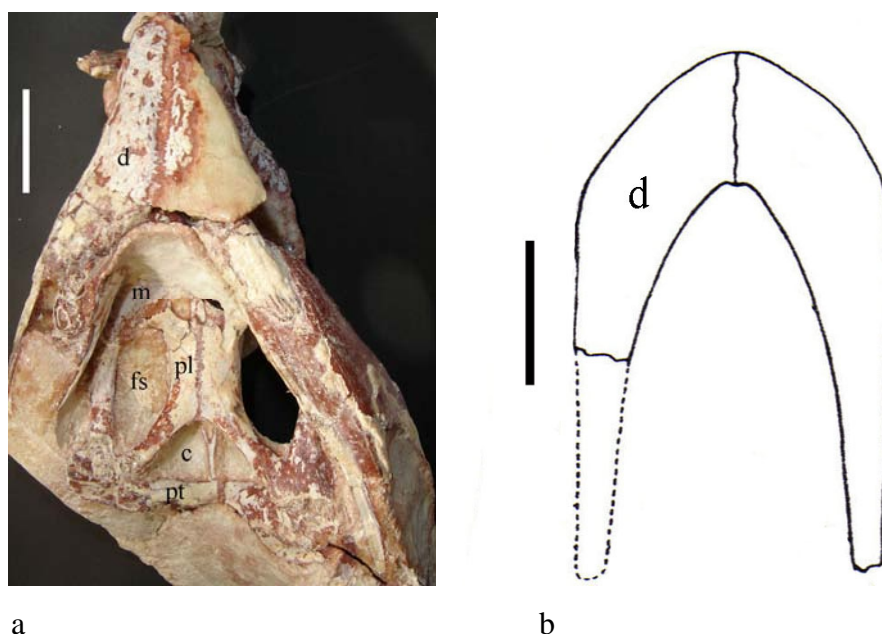


Figura 88 - Vista ventral do crânio do Crocodylo I (a), mostrando o estado 1, com ramos divergentes anteriormente e paralelos posteriormente e mandíbula de *Comahuesuchus brachybucalis* (b), evidenciando o estado 0, com ramos fortemente divergentes anteriormente e paralelos posteriormente (foto do autor e modificada de BONAPARTE, 1991 respectivamente). Escalas: 2 cm.

- 34) Ramos do dentário na região da sínfise: praticamente horizontais (0) ou fortemente inclinados para cima anteriormente (1)

O estado 0 pode ser visto em *Sebecus icaeorhynchus* (Figura 77d), e o estado 1 em *Notosuchus terrestris* (Figura 77c).

- 35) Esplênica: não envolvido na sínfise (0), envolvido levemente, compondo menos da metade do comprimento da sínfise (1), ou envolvido extensivamente,

perfazendo em torno de metade do comprimento da sínfise (2) (modificado de CLARK, 1994 - 77)

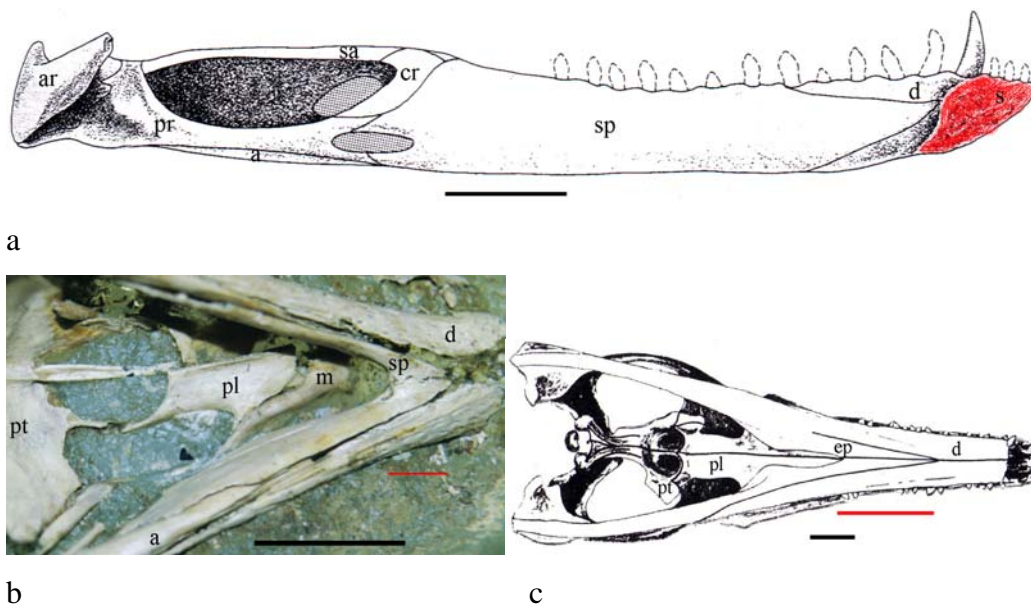


Figura 89 - Vista medial da mandíbula de *Dibothrosuchus elaphros* (a), mostrando o estado 0, onde o esplenial não participa da sínfise (em vermelho), vista ventral do crânio de *Araripesuchus gomesii* (b), apontando o estado 1, com esplenial participando da sínfise e compondo menos da metade desta (barra vermelha), vista ventral do crânio de *Metriorhynchus casamiquelai* (c), evidenciando o estado 2, com esplenial amplamente envolvido na sínfise (barra vermelha) (modificadas de WU & CHATTERJEE, 1993, foto do autor e GASPARINI & DIAZ, 1977 respectivamente). Escalas: 2 cm (a); 5 cm (c).

36) Espleniais: expostos ventralmente (0) ou não expostos ventralmente (1) (modificado de ORTEGA *et al.*, 1996 - 9; POL, 2003 - 119)

O estado 0 pode ser observado em *Araripesuchus gomesii* (**Figura 89b**), onde o esplenial está exposto ventralmente, enquanto o estado 1 pode ser encontrado em *Comahuesuchus brachybucalis* (**Figura 88b**), onde o dentário encobre totalmente o esplenial em vista ventral.

37) Espleniais não fusionados (0) ou fusionados (1)

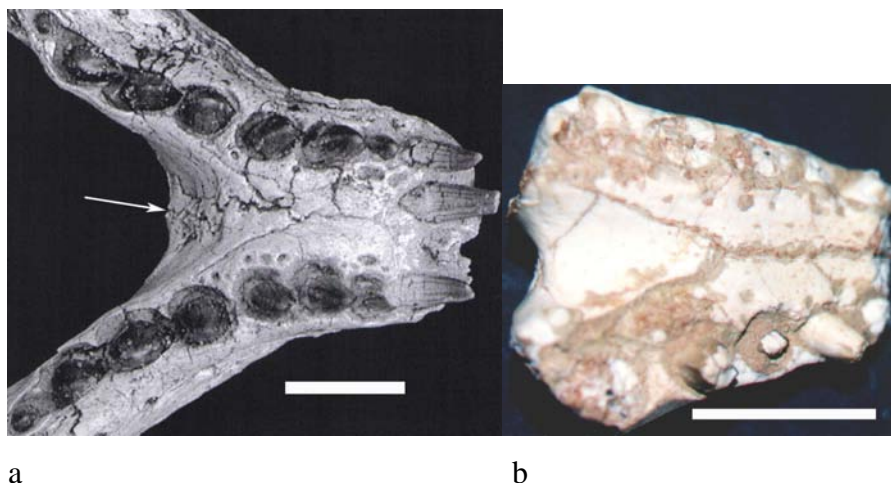


Figura 90 - Mandíbula de *Mariliasuchus amarali* em vista dorsal, evidenciando o estado 1 (a), com espleniais não fusionados, com sutura evidente (seta branca), e sínfise mandibular do Crocodilo II em vista dorsal mostrando o estado 1 (b), com espleniais fusionados (modificado de HUSSAN *et al.*, 2006 e foto do autor respectivamente). Escalas: 2 cm.

- 38) Dentário: comprimido, formado por lâminas lateral e medial quase verticais (0) ou dentário transversalmente expandido (1) (modificado de ORTEGA *et al.*, 2000 - 81)

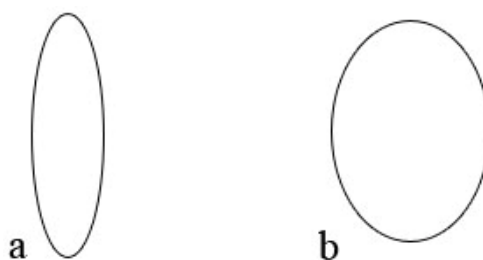
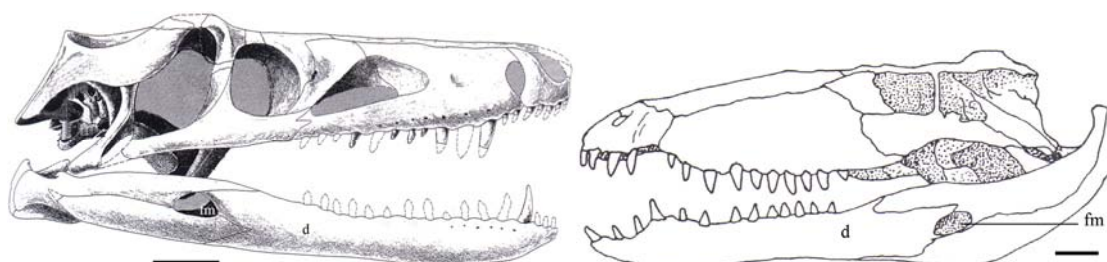


Figura 91 - Esquema de corte transversal da mandíbula em duas situações diferentes, indicando o estado 0 (a), com dentário verticalizado e o estado 1 (b), com o dentário transversalmente expandido (esquema do autor). Escala: sem escala.

- 39) Dentário: projeta-se póstero-ventralmente sob o angular, abaixo da fenestra mandibular em vista lateral (0) ou não (1) (CLARK, 1994 - 70)

Naqueles casos onde a fenestra mandibular não ocorre o estado não é aplicável.



a b

Figura 92 - Crânio de *Dibothrosuchus elaphros* (a), mostrando o estado 0, com o dentário estendendo-se posteriormente abaixo da fenestra mandibular e *Sebecus icaeorhinus* (b), evidenciando o estado 1, onde o dentário não se estende abaixo da fenestra mandibular (modificados de WU & CHATTERJEE, 1993 e GASPARINI, 1981 respectivamente). Escalas: 2 cm (a) e 5 cm (b).

40) Fenestra mandibular presente (0) ou ausente (1) (CLARK, 1994 - 75)

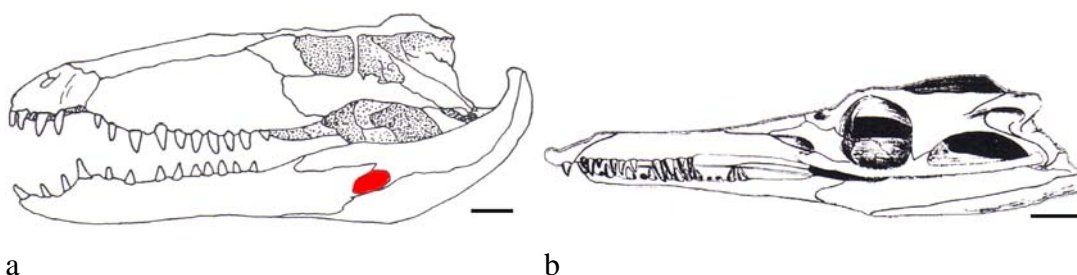


Figura 93 - *Sebecus icaeorhinus* (a), mostrando o estado 0, com presença de fenestra mandibular (em cinza), e *Metriorhynchus casamiquelai* (b), evidenciando o estado derivado que é a ausência de fenestra mandibular (modificados de GASPARINI, 1981 e GASPARINI & DIAZ, 1977 respectivamente). Escalas: 5 cm.

41) Faceta articular para o côndilo do quadrado praticamente igual em tamanho aos côndilos (0), ou quase três vezes o comprimento dos côndilos do quadrado (1) (modificado de WU & SUES, 1996 - 23)

Em geral, nos crocodilomorfos, não há mobilidade ântero-posterior da mandíbula em relação ao crânio. Entretanto, em alguns, como *Malawisuchus*, *Notosuchus* e *Chimaerasuchus* (GOMANI, 1997; BONAPARTE, 1991; WU & SUES, 1996), existe espaço suficiente para esta mobilidade nas facetas articulares para o côndilo do quadrado. Esta condição também é corroborada por desgaste dos dentes em decorrência destes movimentos, em *Notosuchus* e *Sphagesaurus* (BONAPARTE, *op. cit.*; POL, 2003).

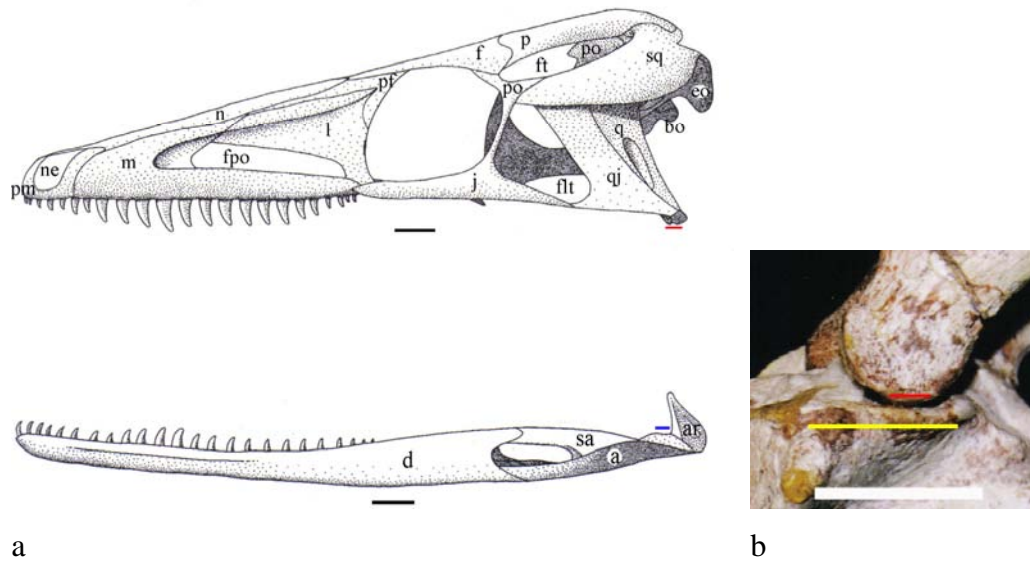
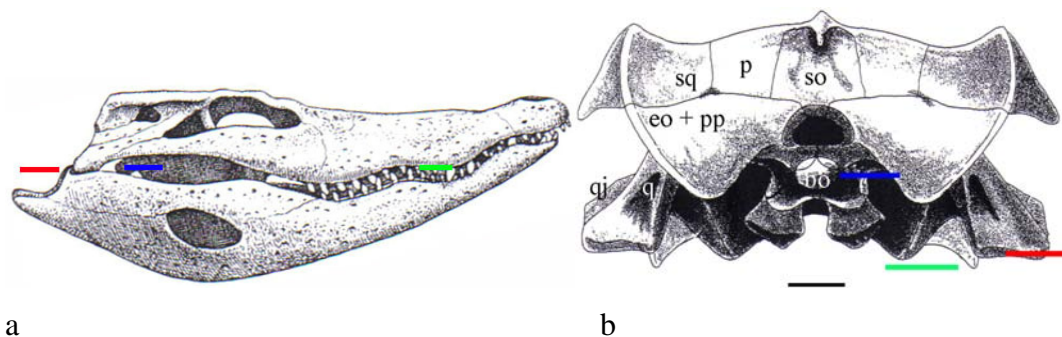


Figura 94 - Crânio de *Terrestriisuchus gracilis* (a), evidenciando o estado 0, com a articulação quadrado (barra vermelha) – articular (barra azul) praticamente do mesmo tamanho, e articulação quadrado (barra vermelha) – articular (barra amarela) em *Notosuchus terrestris* (b), mostrando o estado 1, onde a faceta articular é praticamente três vezes maior do que o côndilo do quadrado (modificado de CRUSH, 1985 e foto do autor). Escalas: 2 cm.

42) Junta mandibular: no mesmo nível do côndilo occipital (0), ou abaixo do côndilo, mas acima do nível da série dentária inferior (1), no mesmo nível da série dentária (2), ou abaixo do nível da série dentária (3) (modificado de WU & SUES, 1996 - 24; POL, 2003 - 104)



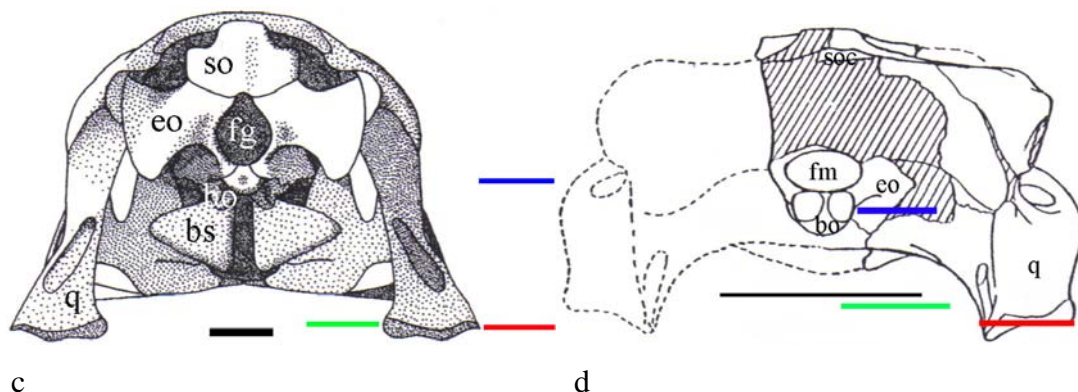


Figura 95 - Vista lateral do crânio de *Alligator mississippiensis* (a), evidenciando o estado 0, com cõndilo e articulação mandibular na mesma altura; vista occipital do crânio de *Dibothrosuchus elaphros* (b), indicando o estado 1, com junta mandibular abaixo do cõndilo, mas acima da série dentária; vista occipital do crânio de *Terrestrisuchus gracilis* (c), mostrando o estado 2, com articulação mandibular abaixo do cõndilo occipital e no mesmo nível da série dentária; vista occipital do crânio de *Comahuesuchus brachybucalis* (d), apontando o estado 3, com junta mandibular abaixo do cõndilo e da série dentária (modificados de POOLEY & GANS, 1976, BONAPARTE, 1991, CRUSH, 1984 e NASH, 1975 respectivamente). Escalas: sem escala (a), 2 cm (b e c), 5 mm (d).

9.2.4 Caracteres dentários

43) Pré-maxila: com cinco ou mais dentes (0), quatro (1), três (2) ou dois apenas (3) (modificado de WU & SUES, 1996 - 27; POL, 2003 - 105)

A quantidade de dentes na pré-maxila é bastante variável em mesoeucrocodilos e dependente também do comprimento do osso.

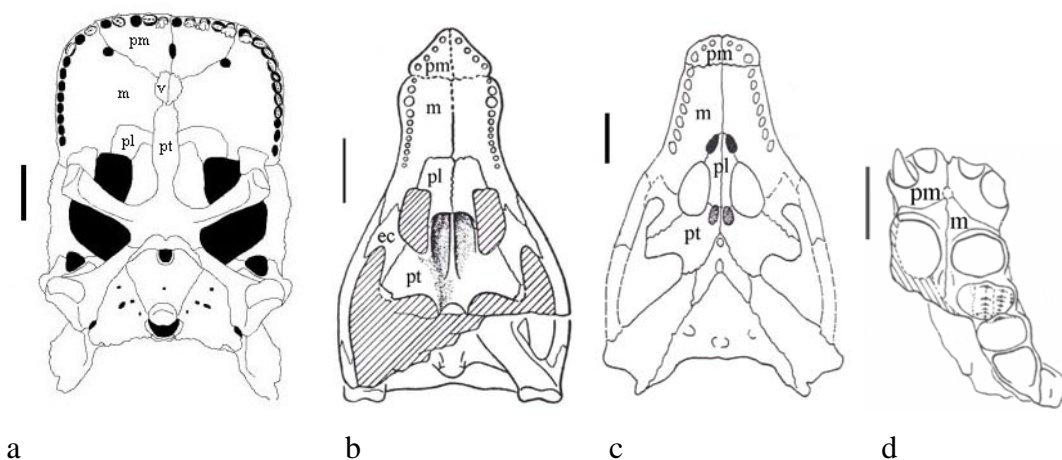


Figura 96 - *Simosuchus clarki*, apontando o estado 0, onde existem 5 dentes na pré-maxila, *Araripesuchus gomesii*, representando o estado 1, com quatro dentes na pré-maxila, e *Notosuchus terrestris* que possui o estado 2, com três dentes na pré-

maxila *Chimaerasuchus paradoxus*, mostrando o estado 3, com apenas dois dentes na pré-maxila (modificados de BUCKLEY *et al.*, 2000, PRICE, 1959, GASPARINI, 1971, WU & SUES, 1996 respectivamente). Escalas: 2 cm.

- 44) Último dente da pré-maxila: praticamente do mesmo tamanho do anterior (0), ou visivelmente menor (1), ou visivelmente maior (2)

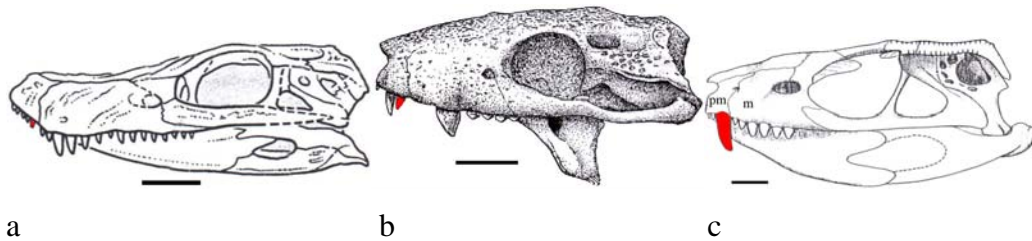


Figura 97 - Crânios em vista lateral esquerda de *Anatosuchus minor*, exemplificando o estado 0, onde o último dente da pré-maxila é do mesmo tamanho dos anteriores, *Candidodon itapecuruense*, com último dente da pré-maxila menor que o anterior, representando o estado 1, e *Notosuchus terrestris*, mostrando o estado 2, onde o dente é maior do que o anterior (modificados de SERENO *et al.*, 2003, NOBRE & CARVALHO, 2002 e BONAPARTE, 1991 respectivamente). Escalas: 2 cm.

- 45) Coroa dos dentes maxilares posteriores: circular ou aproximadamente circular em vista oclusal (0), coroa com face labial mais convexa do que a face lingual e orientada paralelamente ao eixo longitudinal do crânio (1), coroa comprimida orientada paralelamente ao eixo longitudinal do crânio (2), ou coroa comprimida obliquamente disposta (3) (modificado de POL, 1999; ORTEGA *et al.*, 2000 - 104)

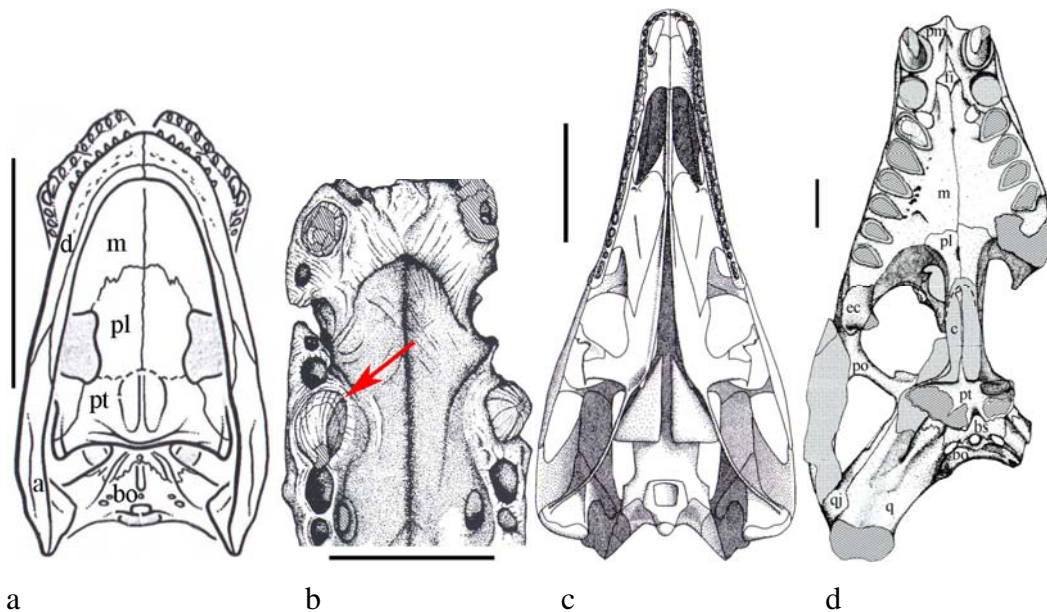


Figura 98 - Vista ventral dos crânios de *Anatosuchus minor* (a), onde ocorre o estado 0, com dentes maxilares de coroa circular; *Baurusuchus pachecoi* (b), mostrando o estado 1, com coroa com face labial mais convexa do que a face lingual (seta cinza); *Terrestriisuchus gracilis* (c), evidenciando o estado 2, com coroas comprimidas e orientadas paralelamente ao eixo principal do crânio; *Sphagesaurus huenei* (d), apontando o estado 3, com coroa comprimida obliquamente disposta (modificados de SERENO *et al.*, 2003, RIFF & KELLNER, 2001, CRUSH, 1984 e POL, 2003 respectivamente). Escalas: 5 cm (a e b); 2 cm (c e d).

46) Dentes da face: sem constrição na base da coroa (0) ou com constrição (1)
(ORTEGA *et al.*, 1996 - 13; BUCKLEY *et al.*, 2000 - 117)

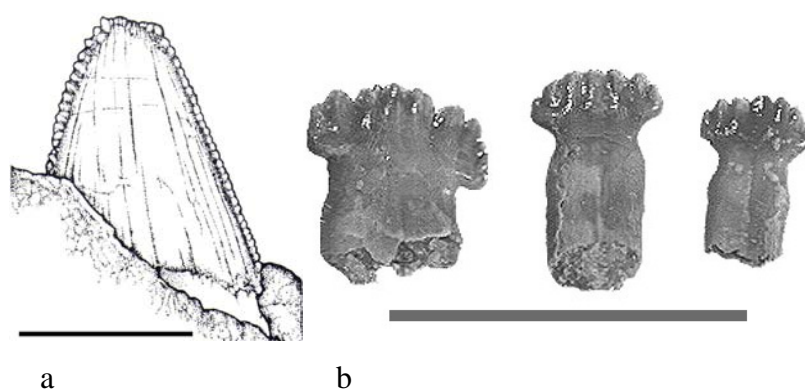


Figura 99 - Dentes sem constrição na base da coroa em *Baurusuchus pachecoi* (a), evidenciando o estado 0, e dentes mandibulares posteriores de *Simosuchus clarki* (b), mostrando o estado 1, dentes com constrição na base da coroa (modificados de RIFF & KELLNER, 2001 e BUCKLEY *et al.*, 2000 respectivamente). Escalas: 5 mm (a); 1 cm (b).

47) Dentes posteriores da face sem carena (0), com carena lisa (1), com carena crenulada (2), ou com carena serrilhada (3) (modificado de ORTEGA *et al.*, 2000 - 100)

São considerados dentes sem carena aqueles de seção arredondada. A serrilha é definida como composta por dentículos bem delimitados, enquanto a crenulação é decorrente de dobras do próprio esmalte, vistas sob ampliação. Em *Candidodon*, existem dentes mais anteriores com carena crenulada, mas para a análise foram considerados os últimos apenas.

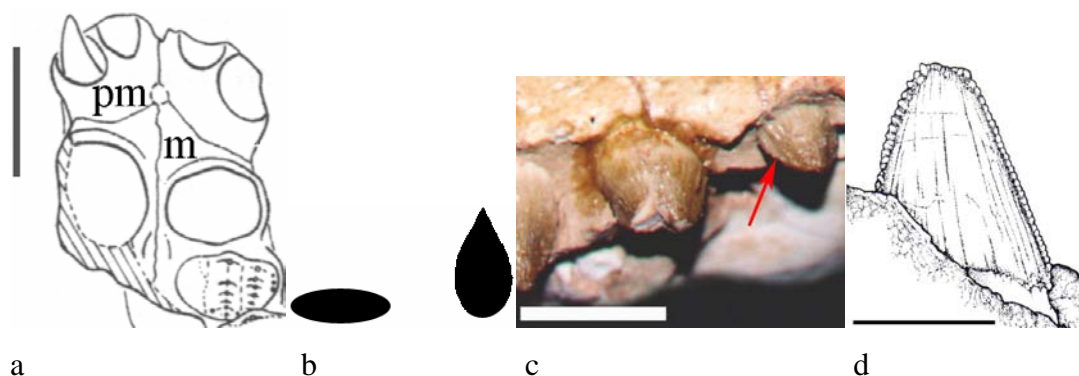


Figura 100 - Vista palatal do crânio de *Chimaerasuchus paradoxus* (a), evidenciando o estado 0 com dentes sem carena, esquema (b), indicando o estado 1, com dentes com carenas lisas (à esquerda seção transversal e à direita formato geral), (c), apresentando o estado 2, com dentes com carenas crenuladas (seta vermelha), e *Baurusuchus pachecoi* (d), mostrando o estado 3, com carenas serrilhadas nos dentes (modificadas de WU & SUES, 1996, esquema do autor, foto do autor e RIFF & KELLNER, 2001 respectivamente). Escalas: 2 cm (a, c); 5 mm (d).

48) Dentes posteriores da face: não multicuspidados (0), multicuspidados com cúspides em uma única fileira (1), multicuspidados com uma cúspide principal e diversas menores arranjadas em um cingulo (2), ou multicuspidados com cúspides em mais do que uma fileira longitudinal (3) (modificado de GOMANI, 1997 - 46)

Nos crocodilomorfos atuais são comuns dentes indiferenciados, mas ao longo da história evolutiva do grupo diversas adaptações ligadas aos dentes são comuns. Em alguns crocodilomorfos aparecem inclusive dentes multicuspidados que apresentam vários padrões.

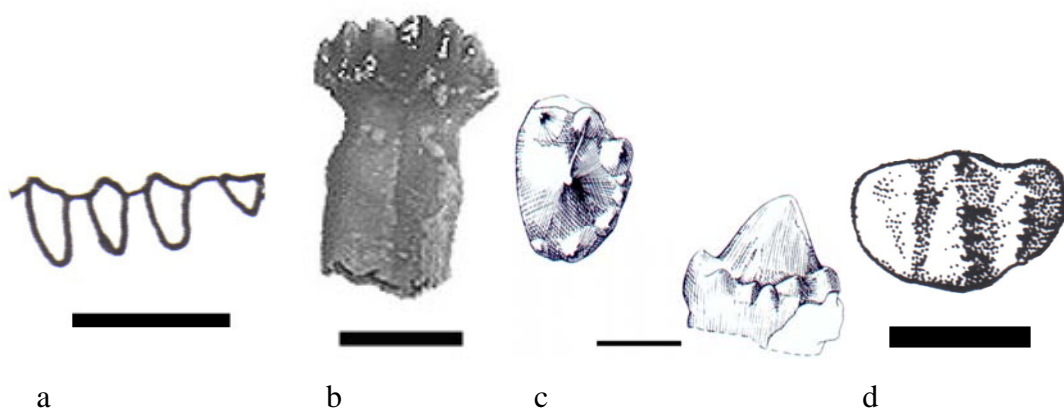


Figura 101 - Dentes maxilares posteriores de *Sebecus icaeorhinus* (a), indicando o estado 0, sem cúspides, *Simosuchus clarki*, apresentando o estado 1, com cúspides arranjadas em linha, *Malawisuchus mwakasyungutiensis* (c), evidenciando o estado 2, com uma cúspide maior no centro e outras menores arranjadas em um cingulo,

Chimaerasuchus paradoxus (d), mostrando o estado 3, com cúspides arranjadas em fileiras longitudinais (modificados de GASPARINI, 1981, BUCKLEY *et al.*, 2000, GOMANI, 1997 e WU & SUES, 1996 respectivamente). Escalas: 5 cm (a), 2 mm (b e c), 2 cm (d).

49) Dentes mandibulares mais anteriores procumbentes: ausentes (0) ou presentes (1) (modificado de GASPARINI *et al.*, 1993 - 26)

Na maioria dos crocodiliformes, os dentes anteriores projetam-se para cima, mas em alguns dos *taxa* analisados, ocorrem dentes anteriores projetados para frente e para fora (procumbentes). Este estado ocorre em *Comahuesuchus*, *Mariliasuchus* e no Crocodilo II.

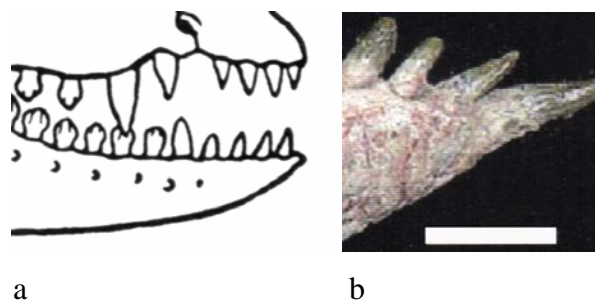


Figura 102 - Dentição anterior de *Uruguaysuchus* sp., evidenciando o estado 0 (a) e *Mariliasuchus amaralis*, mostrando dentes procumbentes, estado 1 (voltados para frente e para fora) (b) (modificados de RUSCONI, 1933 e ANDRADE, 2005, respectivamente). Escalas: sem escala (a); 2 cm (b).

9.2.5 Caracteres do esqueleto axial

Na literatura, a quantidade de caracteres vertebrais e daqueles sobre costelas é bastante reduzida, deixando poucas opções de escolha. Observando-se os trabalhos sobre sistemática de crocodilomorfos, nota-se que quase sempre os mesmos caracteres são utilizados praticamente sem alterações (TIKOSKY *et al.*, 2002; CARVALHO *et al.*, 2004; POL & APESTEGUIA, 2005; entre outros).

50) Espinhos neurais cervicais em seção transversal: ântero-posteriormente amplos (0), ântero-posteriormente amplos sendo que apenas os mais posteriores são curtos e arredondados (1) ou todos ântero-posteriormente curtos e arredondados (2) (modificado de CLARK, 1994 - 90; POL & NORELL, 2004 - 90)

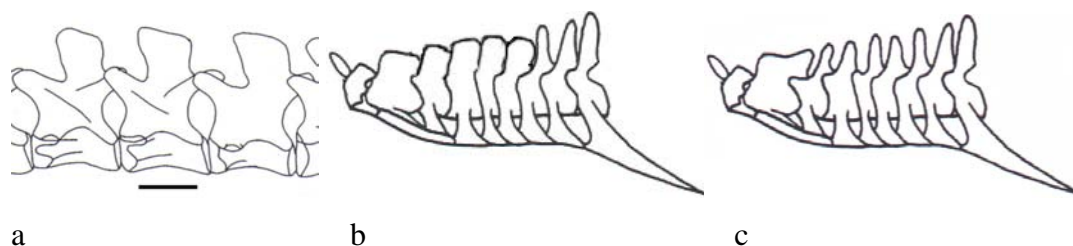


Figura 103 - Vértex cervicais 4 a 6 de *Terrestriisuchus gracilis* (a), mostrando o estado 0, com espinhos neurais cervicais ântero-posteriormente amplos, *Melanosuchus niger* (c), evidenciando o estado 2, com todos os espinhos neurais de seção arredondada (modificadas de Crush, 1984 [a] e Sereno, 1991 [b e c] respectivamente). Escalas: 5 mm (a); sem escala (b e c).

51) Vértex do tronco anfipláticas (0), anficélicas (1), ou procélicas (2) (modificado de CLARK, 1994 - 93)

Basicamente como o esquema da **figura 105**, onde o estado 0 apresenta faces planas, o estado 1 escavações nas faces anterior e posterior da vértebra e o estado 2 apenas na face anterior.

52) Processo transverso das vértebras dorsais posteriores: baixos e laminares (0) ou dorsoventralmente altos (1) (modificado de BUSCALIONI & SANZ, 1988 - 39; POL & NORELL, 2004 - 114)

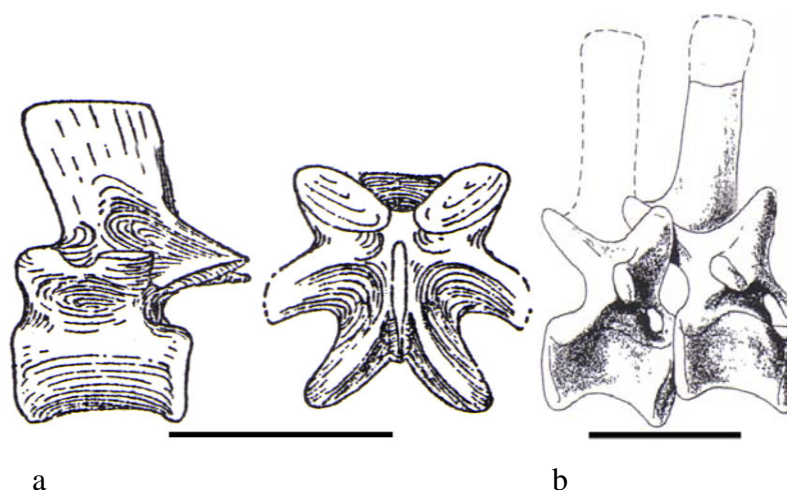


Figura 104 - Vértex dorsais de *Uruguaysuchus aznarezi* (a), em vistas lateral esquerda e dorsal respectivamente, evidenciando o estado 0 com processo transverso baixo e laminar e de *Dibothrosuchus elaphros* (b), em vista lateral direita (vértebra dorsal anterior) mostrando o estado 1, com processo transverso dorsoventralmente alto (modificadas de RUSCONI, 1933 e WU & CHATTERJEE, 1993 respectivamente). Escalas: 2 cm (a); 1 cm (b).

53) Vértex da cauda anficílicas (0), ou procélicas (1) (modificado de CLARK, 1994 - 92)

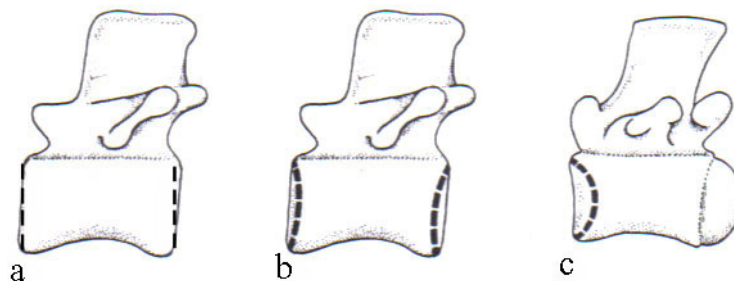


Figura 105 - Esquema de uma vértebra anfiplática (a), anficílica (b) e de uma procélica (c) (modificado de BUFFETAUT, 1979). Sem escala.

9.2.6 Caracteres de membros e cinturas

54) Lâmina escapular: dorsalmente ampla e com bordas anterior e posterior côncavas (0), dorsalmente ampla e com borda anterior côncava, mas bordas posterior retilínea (1), dorsalmente ampla, com borda anterior côncava e posterior convexa (2); dorsalmente estreita, com bordas anterior e posterior retas (3) (modificado de ORTEGA *et al.*, 2000 - 120)

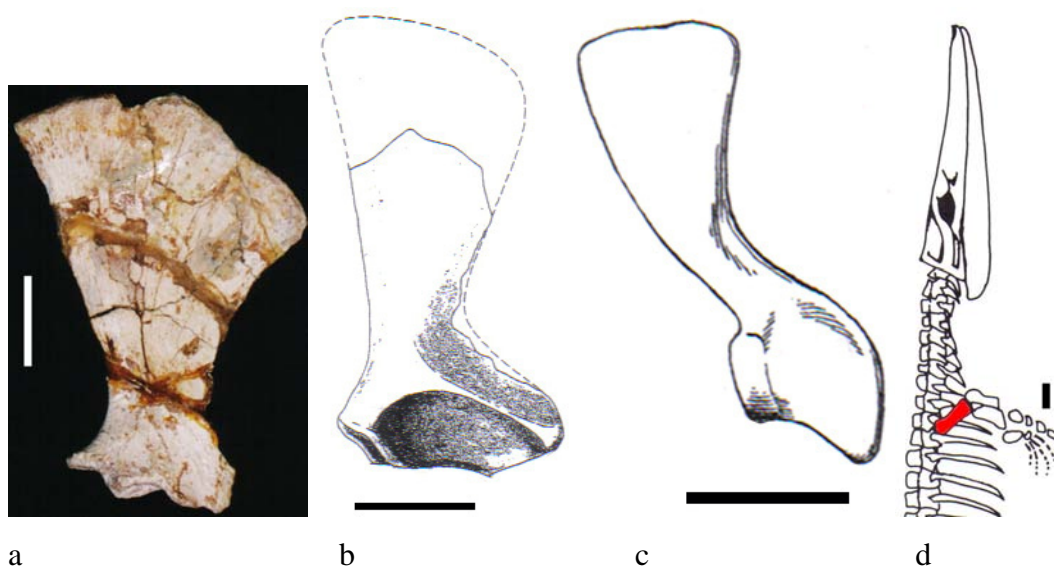


Figura 106 - Escápula direita de *Notosuchus terrestris* (a), representando o estado 0, no qual as bordas anterior e posterior apresentam acentuada concavidade, *Dibothrosuchus elaphros* (b), apresentando o estado 1, onde a borda anterior apresenta acentuada concavidade e a borda posterior é relativamente retilínea, *Protosuchus richardsoni* (c), mostrando o estado 2, onde a borda anterior apresenta

acentuada concavidade e a borda posterior é convexa, e *Metriorhynchus* sp. (d), apontando o estado 3, com bordas anterior e posterior retilíneas (foto do autor em a e as outras figuras modificadas de WU & CHATTERJEE, 1993, COLBERT & MOOK, 1951 e HUA & BUFFETAUT, 1997 respectivamente). Escalas: 2 cm (a, b, c), 10 cm (d).

55) Coracóide: medindo não mais do que metade do tamanho da escápula (0) ou aproximadamente do mesmo tamanho da escápula (1) (CLARK, 1994 - 83)

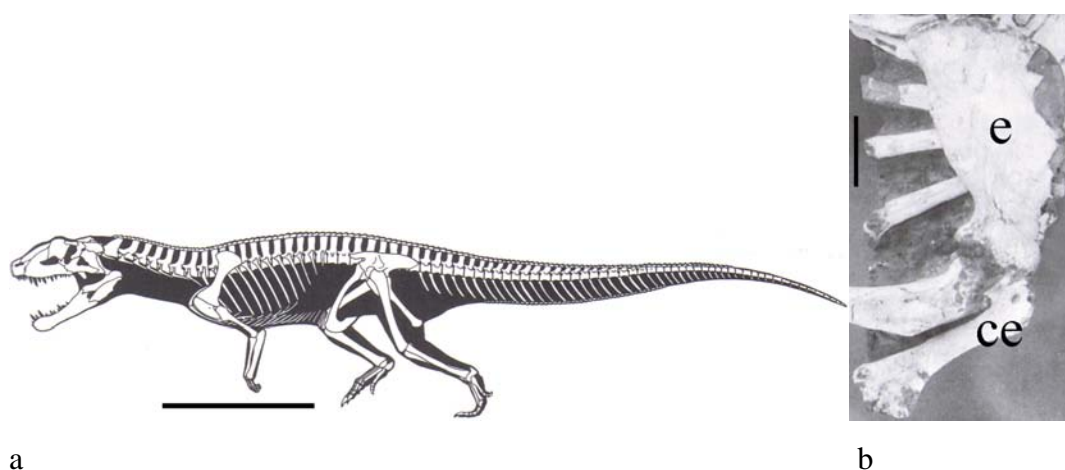


Figura 107 - Esqueleto de *Postosuchus* sp. (a), mostrando o estado 0, com coracóide não mais do que metade do comprimento da escápula e escápula e coracóide direitos de *Baurusuchus* sp. (b), evidenciando o estado 1, com coracóide e escápula praticamente do mesmo tamanho (modificada de FARLOW & BRETT-SURMAN, 1997 e BERTINI *et al.*, 1999 respectivamente). Escalas: 1 m (a); 5 cm (b).

56) Úmero: retilíneo (0) ou sigmoidal, com uma pronunciada curvatura na diáfise (1) (modificado de ORTEGA *et al.*, 2000 - 180)

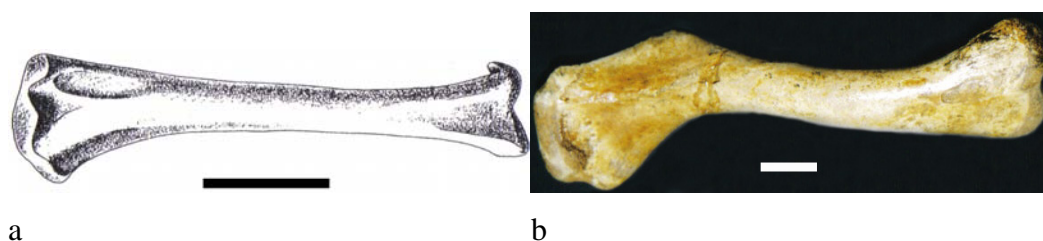


Figura 108 - Úmero direito de *Dibothrosuchus elaphros* (a) em vista posterior, mostrando o estado 0, com diáfise praticamente retilínea, e úmero direito de *Alligator mississippiensis* (b) em vista posterior, evidenciando o estado 1, com curva pronunciada na diáfise. (modificado de WU & CHATTERJEE, 1993 e foto do autor, respectivamente). Escalas: 2 cm.

- 57) Contorno de seção da diáfise da ulna: aproximadamente circular (0) ou comprimida ao menos na sua porção distal (1) (modificado de ORTEGA *et al.*, 2000 - 168)

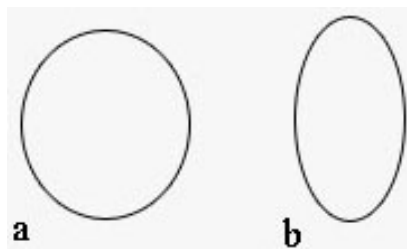


Figura 109 - Esquema de seção da diáfise da ulna mostrando o estado 0 (a), com diáfise aproximadamente circular e o estado 1 (b), com a diáfise algo comprimida (esquema do autor). Escalas: sem escala.

- 58) Radial e ulnar curtos e massivos (0), ou alongados (1) (WU & SUES, 1996 - 40)

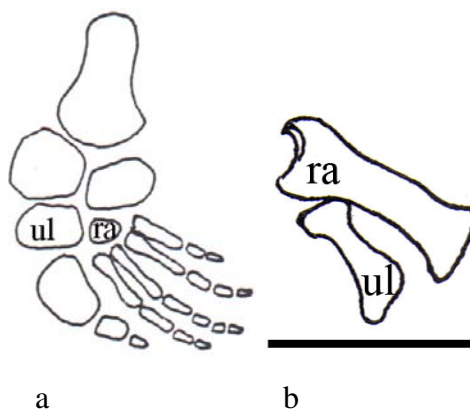


Figura 110 - Detalhe da mão de *Geosaurus* (a), mostrando o estado 0, onde radial e ulnar são curtos e massivos e radial e ulnar de *Uruguaysuchus aznarezi* (b), evidenciando o estado 1, em que são alongados (modificadas de BUFFETAUT, 1982 e RUSCONI, 1933 respectivamente). Escalas: sem escala (a); 2 cm (b).

- 59) Púbis: participando do acetábulo (0) ou excluído do mesmo (1) (CLARK, 1994 - 86)

Tradicionalmente o púbis participa do acetábulo em arcossauros, mas em alguns táxons como *Chimaerasuchus* e *Alligator* o púbis é excluído do acetábulo por uma projeção anterior do ísquio, bastante desenvolvida. Em alguns táxons, como *Protosuchus richardsoni*, esta projeção ocorre, mas não há exclusão do púbis do acetábulo. Em arcossauros mais antigos do que os analisados aqui o púbis possui participação maior no acetábulo.

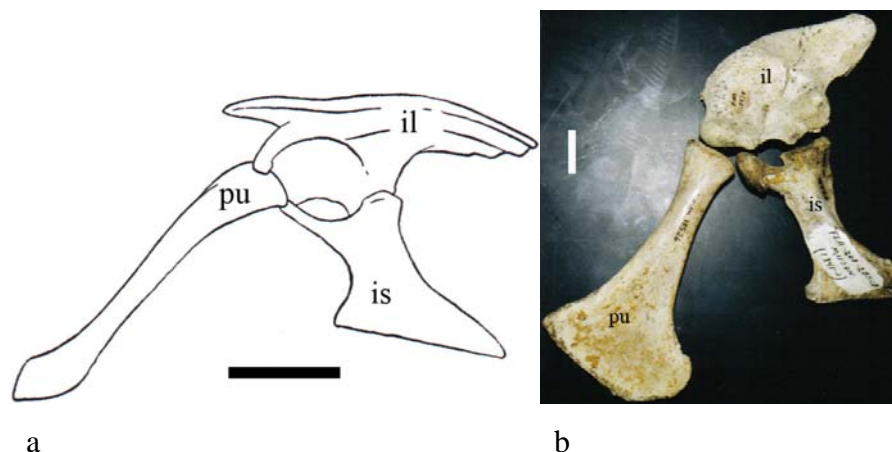


Figura 111 - Esta figura ilustra os estados para os caracteres 59 e 60. Cintura escapular de *Protosuchus richardsoni* espelhada (a), evidenciando o estado 0 para os caracteres 59 e 60, com p bis (  esquerda) exclu do do acet bulo e processo anterior do  lio pronunciado, e de *Alligator mississippiensis* (b), mostrando o estado 1 dos caracteres 59 e 60, com p bis (  esquerda) exclu do do acet bulo e processo anterior do  lio pequeno (modificado de COLBERT & MOOK, 1951 e foto do autor, respectivamente). Escalas: 2 cm.

60) Processo anterior do  lio: pronunciado, similar em tamanho ao processo posterior (0) ou pequeno, representando $\frac{1}{4}$ ou menos do comprimento do processo posterior (1) (CLARK, 1994 - 84)

O processo anterior pronunciado, estado 0 pode ser visto em *Protosuchus richardsoni* (Figura 111a) e processo anterior pequeno, estado 1 ocorre em *Alligator mississippiensis* (Figura 111b).

10. Resultados e Discuss es

10.1 An lise de outras filogenias envolvendo notoss quios

A revis o e discuss o de an lises efetuadas por outros autores, aqui realizada e apresentada - propositalmente - antes de nossa pr pria an lise, tiveram como base a constata o de que muitos caracteres utilizados nas filogenias envolvendo crocodiliformes (mas que pode ser generalizada para outros grupos) s o reproduzidos e acrescentados, em trabalhos sucessivos, quase sem questionamento. Isso inclui a utiliza o de caracteres com defini es amb guas, caracteres duplicados, incoer ncias

entre o texto e a matriz de dados, no que se refere ao estado de determinados caracteres, entre outros problemas. Muitos destes trabalhos apresentam ainda falta de clareza com relação às opções de configuração dos programas adotados pelos autores, o que dificulta a reprodução das análises tal como foram realizadas pelos mesmos.

Para exemplificar esta problemática, selecionamos alguns itens das análises de Martinelli (2003), Pol (2003) e Wu & Sues (1996), além de outros casos citados de modo pontual. Estes trabalhos foram escolhidos aleatoriamente, entre dezenas de outras pesquisas envolvendo crocodiliformes, e utilizam tanto PAUP quanto NONA na resolução do relacionamento.

De maneira geral, os trabalhos analisados - e outros não citados - contêm vários fatores de complicação, vistos aqui como critérios que podem ser utilizados na avaliação dos resultados, pois interferem nas relações:

- a) Apresentam poucas informações a respeito das opções feitas com relação à análise computacional. Este procedimento está bastante disseminado, quando bastaria deixar claro que as opções não discutidas foram utilizadas no padrão do programa (“*default*”);
- b) A matriz de dados, em alguns casos, é apresentada táxon por táxon, com os estados inseridos em seqüência e sem numeração, complicando a compilação e, conseqüentemente, a repetição da análise - como em Pol (2003) ou Carvalho *et al.* (2004) por exemplo;
- c) Frequentemente são utilizados caracteres cuja definição é dúbia ou pouco clara, dificultando, em trabalhos posteriores, a utilização destes caracteres exatamente no mesmo contexto no qual foram propostos: “...anterior and posterior scapular edges symmetrical in lateral view (0) or anterior edge more concave than posterior edge (1), or dorsally narrow with straight edges (2)” (POL, 2003) - neste caso, o estado (0) pode ser considerado igual ao estado (2);
- d) Em alguns casos, os autores esquecem-se de definir estados, ocorrendo falhas na digitação - “splenial involment in symphysis in ventral view (0) or involved slightly in symphysis (1) or extensively involved (2)” (POL, 2003) – pressupõe-se que o estado (0) seja a *não participação* do esplenial na sínfise;
- e) É comum a presença de um número relativamente alto de dados ausentes, especialmente por causa de táxons representados por fragmentos ou

O caráter “Superfície do esplênial em seção transversal: plana (0), ou côncava (1)” traz o problema de dificultar a visualização através de desenhos e conseqüente codificação. Caso o autor não faça referência na descrição seria impossível de discernir em um desenho em duas dimensões sem um corte do crânio.

Podemos também ressaltar a dificuldade de se trabalhar com aquisição de caracteres e estados de caráter a partir de bibliografia e desenhos ou fotos onde as suturas não aparecem. Além disto, desenhos são interpretações e podem conter divergências em relação ao original, especialmente se forem muito antigos (ver WOODWARD, 1896; STROMER, 1914). Ou se acredita na interpretação do autor ou é preciso ver pessoalmente o material.

Com relação à codificação de alguns caracteres é difícil entender a escolha de estado de caráter de alguns autores frente às fontes citadas. Um exemplo desta situação é o caráter 141 de Andrade (2005), codificado o táxon *Bernissartia* como 0 (ausência de constrição entre raiz e coroa em dentes maxilares posteriores e dentários medianos e posteriores), mas de acordo com a bibliografia não há suporte para este estado e sim para o estado 1 (presença de constrições nas mesmas condições acima) (BUSCALIONI & SANZ, 1990, pág. 136).

Com relação às vértebras, e em especial aos caracteres ligados à situação das articulações dos centros, foi bastante difícil codificar os táxons analisados, pois as descrições muitas vezes não são claras sobre este aspecto. Muitas vezes a diferença entre vértebras anficélicas e anfipláticas é tênue e muito arbitrária, trazendo um viés forte à análise. Acredito, assim, ser esta a principal argumentação para a codificação na literatura não fazer distinção entre vértebras anficélicas e anfipláticas, codificadas como um único estado.

Outro problema observado em algumas análises é a presença de caracteres sobre os quais não é simples definir o estado, pois apresentam estrutura não ossificada, como é o caso do processo olecrano da ulna. Neste caso, em táxons onde o processo não está ossificado (dependendo do estado ontogenético) é impossível inferir corretamente o estado.

O fato das análises serem desenvolvidas sob as diferentes visões de cada autor leva a interpretações distintas de um mesmo estado. A partir do momento que esta informação é inserida na matriz ela deveria ser passível de reaproveitamento direto em análises posteriores, mas na prática não é o que ocorre. Este aproveitamento é

característico de autores que produzem trabalhos seqüenciais com um enfoque parecido (SERENO *et al.*, 2001 e SERENO *et al.*, 2003; POL, 2003 e POL & APESTEGUIA, 2005) cuja praticidade está mais do que clara.

Em resumo, a simples escolha de um caráter e não outro resulta em subjetividade implícita na análise. Já que caracteres são frutos de interpretação, resultando em teorias, não parece difícil que diferentes autores apresentem diferentes conjuntos de dados.

Por outro lado, um caráter pode e deve ser modificado, dependendo dos táxons utilizados em cada análise, com adição ou subtração de estados ou mesmo modificação dos estados existentes.

A seguir serão analisados os trabalhos anteriormente citados, sob a ótica das questões acima listadas.

10.1.1 Martinelli (2003)

Martinelli (2003) utilizou o programa NONA, busca heurística com 100 réplicas, com a opção de “tree-bisection-reconnection” (mult* max*). Utilizou 51 caracteres e 11 táxons.

Grupo interno: *Anatosuchus minor*; *Araripesuchus* sp. (*A. gomesii* e *A. patagonicus*); *Chimaerasuchus paradoxus*; *Comahuesuchus brachybucalis*; *Malawisuchus mwakasyungutiensis*; *Notosuchus terrestris*; *Simosuchus clarki*; *Sphagesaurus huenei*.

Grupo externo: *Protosuchus richardsoni* e *Hemiprotosuchus leali*.

Foram obtidas dois cladogramas mais parcimoniosos com 87 passos, CI=0,64 e RI=0,69. O consenso estrito obtido apresenta 88 passos e CI=0,63 e RI=0,68. O cladograma apresentado pelo autor é proveniente de consenso estrito destas duas hipóteses de relacionamento (**Figura 112**).

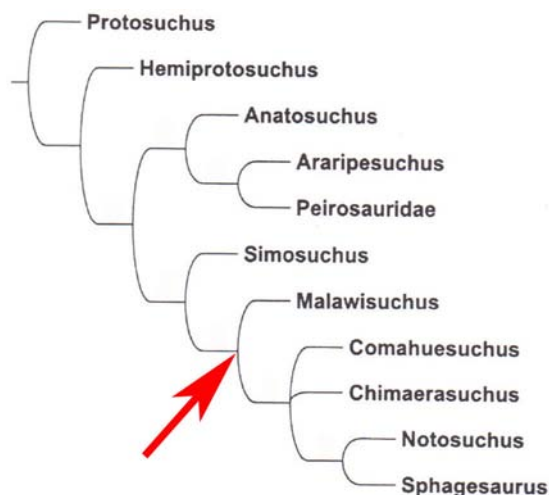


Figura 112 - Cladograma de consenso estrito de 2 cladogramas mais parcimoniosos (MARTINELLI, 2003). Os notossúquios estão representados no nó indicado pela seta de acordo com o autor (sinapomorfias: número reduzido de dentes maxilares; pré-maxila e maxila com dois planos de exposição).

Neste trabalho, como em muitos outros, a listagem dos caracteres não segue uma seqüência ordenada, por regiões do corpo, que facilitaria a consulta e a comparação. Isto reflete, e a nosso ver, o processo de tomar como base uma matriz já pronta e inserir novos caracteres no final, sem preocupação com uma ordenação. Isto facilita a tarefa de quem faz as novas matrizes, mas dificulta para quem as consulta, especialmente se o mesmo processo ocorrer várias vezes (i.é., cada novo autor insere novos caracteres no final da matriz anterior, sucessivamente). No caso específico de Martinelli (2003), como não são muitos caracteres, o problema é minimizado.

Por outro lado, o referido autor utilizou apenas caracteres cranianos, podendo influenciar a análise com esta escolha, deixando de fora outras estruturas significativas.

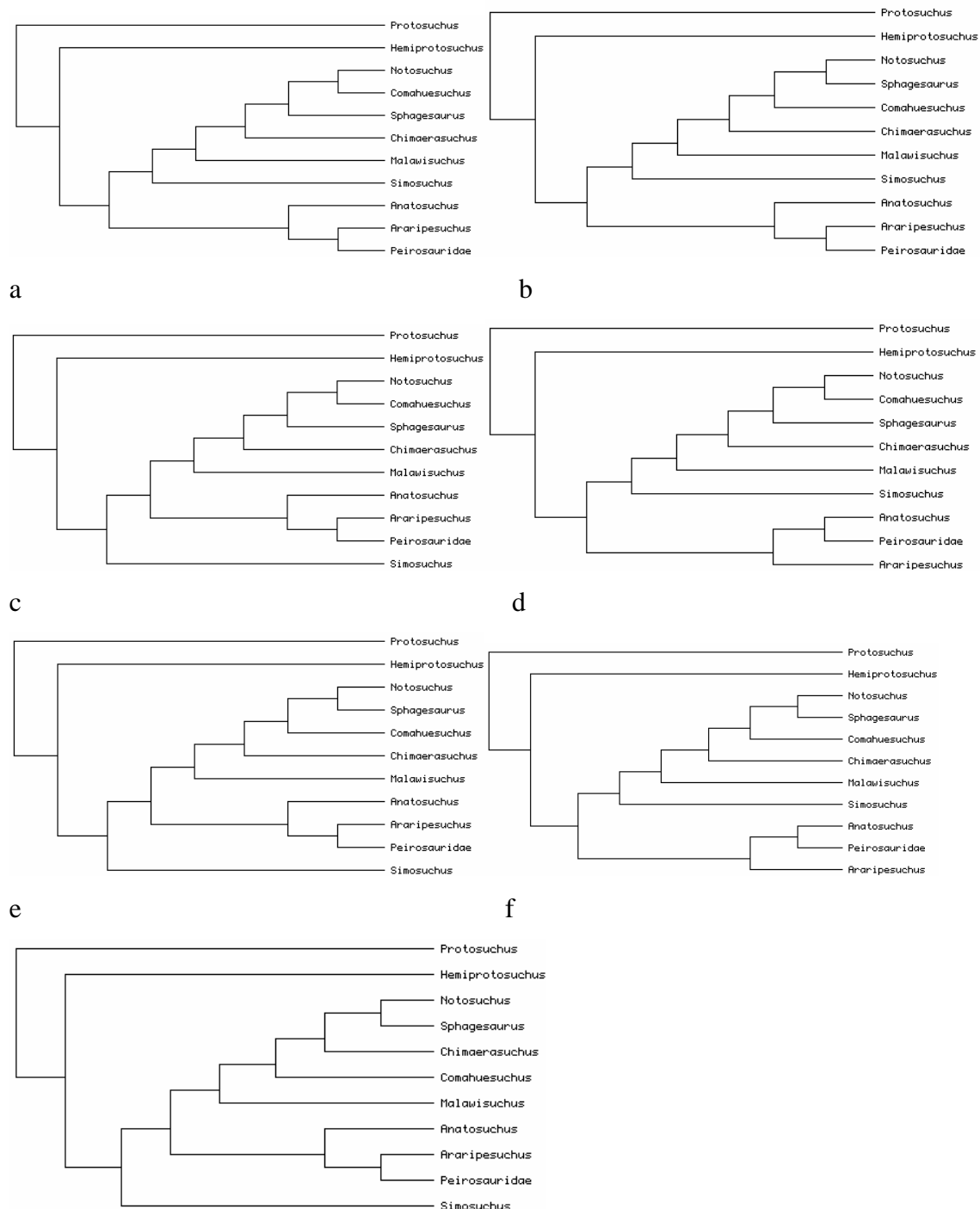
Com relação aos caracteres utilizados por Martinelli (2003), listamos abaixo aqueles que julgamos passíveis de discussão, para demonstrar como diferentes interpretações referentes *aos mesmos caracteres* podem levar a resultados significativamente diferentes (salientando a importância de ilustrar, mesmo que esquematicamente, todas as definições, para um claro entendimento de cada uma delas):

1. No caráter 1 [*Ornamentation of external surface of cranial dermal smooth or formed by grooves and ridges (0), or with circular to subpolygonal pits (1)*] entendemos que a definição poderia ser feita de maneira mais clara da seguinte maneira: Superfície do crânio sem ornamentação (0), com ranhuras e cristas (1), ou com fossas circulares a subpoligonais (2);

2. O caráter 8 [*Frontal extends only slightly or not at all into supratemporal fossa (0), or extends well (1)*] poderia ser dividido em três estados: frontal não faz parte da fossa supratemporal (0), compõe uma pequena parte (1) ou faz parte extensivamente (2);
3. No caráter 23 [*Premaxilla with five or more teeth (0), or less teeth (1)*] o que define o limite de 5 dentes? O autor podia ter comentado. Observando-se os táxons analisados, o número máximo de dente é 5. Desta maneira, este caráter pode ser definido como se segue: Pré-maxila com 5 (0), 4 (1), 3 (2), ou 2 dentes (3);
4. No caráter 25 [*Maxilla with eight or more teeth (0), or seven or fewer teeth (1)*] repete-se a questão levantada no item anterior. Qualquer outro limite estabelecido, porém, seria meramente subjetivo. Em função disto, preferiu-se manter a codificação do autor;
5. No caráter 28 [*Maxillary teeth multicusped: absent (0), in one longitudinal row (1), or in three longitudinal rows (2)*] a definição está confusa. A *ausência* refere-se aos *dentes* ou às *cúspides*?: Dentes com apenas uma cúspide (0), com diversas cúspides arranjadas em uma fileira longitudinal (1), com diversas cúspides arranjadas em três fileiras longitudinais (2), ou com diversas cúspides arranjadas em um cingulo ao redor da cúspide principal (3) - não interfere na codificação;
6. No caráter 31 [*Anterior process of ectopterygoid, developed (0), or reduced-absent (1)*] porque não definir três estados? Além disto, faltou definir mais claramente a diferença entre *bem desenvolvido* e *reduzido* (novamente salientamos a importância de ilustrar estes aspectos), já prevendo o aparecimento de formas com estágios intermediários. Uma vez ilustrado com mais clareza, este caráter poderia, então ser assim definido: Processo anterior do ectopterigóide desenvolvido (0), reduzido (1), ou ausente (2);
7. No caráter 32 [*Posterior process of ectopterygoid, developed (0), or reduced-absent (1)*] repete-se exatamente a discussão do item anterior. O caráter poderia ser assim redefinido: Processo posterior do ectopterigóide desenvolvido em relação ao processo anterior (0), reduzido (1), ou ausente (2);

8. O caráter 33 [*Compressed crown of maxillary teeth oriented parallel to the longitudinal axis of skull (0), or obliquely disposed (1)*] descreve dentes com coroa comprimida. Alguns táxons não apresentam esta morfologia, no entanto, não são codificados como não aplicáveis na matriz, onde recebem o estado 0 (como *Anatosuchus* e *Comahuesuchus*, cujos dentes são essencialmente cônicos). Além disto, apenas *Hemiprotosuchus* recebe a codificação “?” pois o material apresenta péssima preservação neste ponto. Seria necessário recodificar os estados ou acrescentar um novo estado à definição, sendo a segunda opção aqui adotada, evitando-se, assim, o uso de caracteres não aplicáveis: Dentes circulares arranjados em linha em relação ao eixo longitudinal do crânio (0), com coroa comprimida paralela ao eixo principal do crânio (1), ou com coroa comprimida obliquamente disposta em relação ao eixo principal do crânio (2);
9. No caráter 36 [*Nasal-frontal suture transversely oriented (0), or obliquely oriented (1)*] a definição poderia ser melhor estruturada: Sutura nasal-frontal transversalmente orientada em relação ao eixo principal do crânio (0), ou obliquamente orientada em relação ao eixo principal do crânio (1);
10. O caráter 40 [*Size of maxillary teeth: all maxillary teeth similar in size or with the largest alveolus placed at middle of maxillary row (0), or tooth row with waves of size variation (1)*] poderia ser dividido em três estados: todos os dentes maxilares do mesmo tamanho (0), com o maior alvéolo no meio da série (1) ou com ondas de variação de tamanho (2). Entretanto, uma correta interpretação destes estados pressupõe a presença de *alvéolos e dentes* bem preservados, o que se mostrou muito difícil de avaliar na amostra. Além disto, o caráter apresenta sobreposição com o seguinte. Assim sendo, optou-se pela eliminação do mesmo da análise;
11. Na definição do caráter 46 [*Teeth at the anterior part of the maxilla: no prominent tooth (0), or second or third alveoli enlarged (1), or fourth or fifth alveoli enlarged (2)*] aparecem três estados, mas na matriz apenas dois estão representados, mostrando problema na codificação dos estados ou esquecimento de eliminação de um deles: já que o estado 2 não aparece, é descartável, ao menos nesta análise, ficando a definição do caráter da seguinte maneira: dentes da porção anterior da maxila: sem dente proeminente (0) ou segundo ou terceiro alvéolo alargado (1);

O resultado da análise, refeita com as modificações sugeridas na matriz (**Anexo B**) é apresentado na **figura 113**. Foram obtidos 7 cladogramas com 90 passos utilizando-se o PAUP 3.1.1 com *Protosuchus* e *Hemiprotosuchus* como grupo externo. O cladograma foi enraizado fazendo-se o grupo interno monofilético e o grupo externo parafilético em relação ao grupo interno. Para esta análise, apresentamos todos os resultados, em função da comparação entre os programas.



g

Figura 113 - Cladogramas mais parcimoniosos (93 passos; Ci: 0,611; Ri: 0,389) obtidos com as alterações na matriz de Martinelli (2003), de acordo com os critérios mostrados acima, utilizando-se o PAUP 3.1.1.

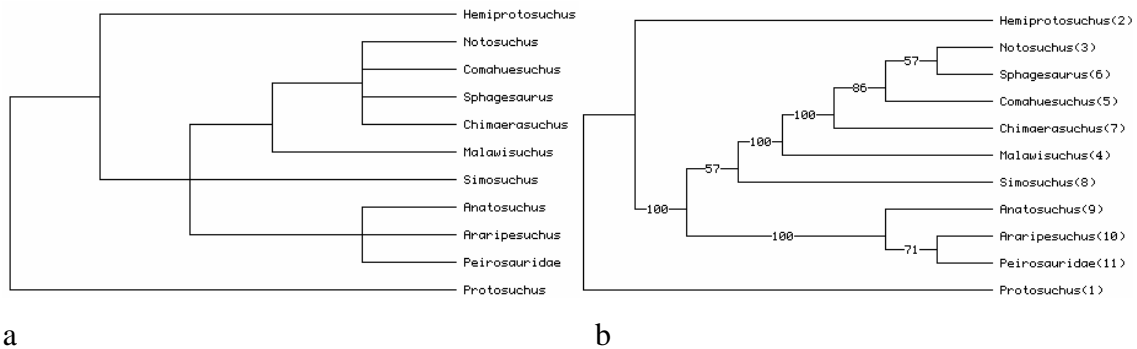


Figura 114 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de consenso de maioria (b) dos sete cladogramas mais parcimoniosos representados na **figura 113**.

Já utilizando o programa NONA 2.0, as modificações introduzidas na matriz de dados de Martinelli (2003) geraram quatro cladogramas mais parcimoniosos (**Figura 115**).

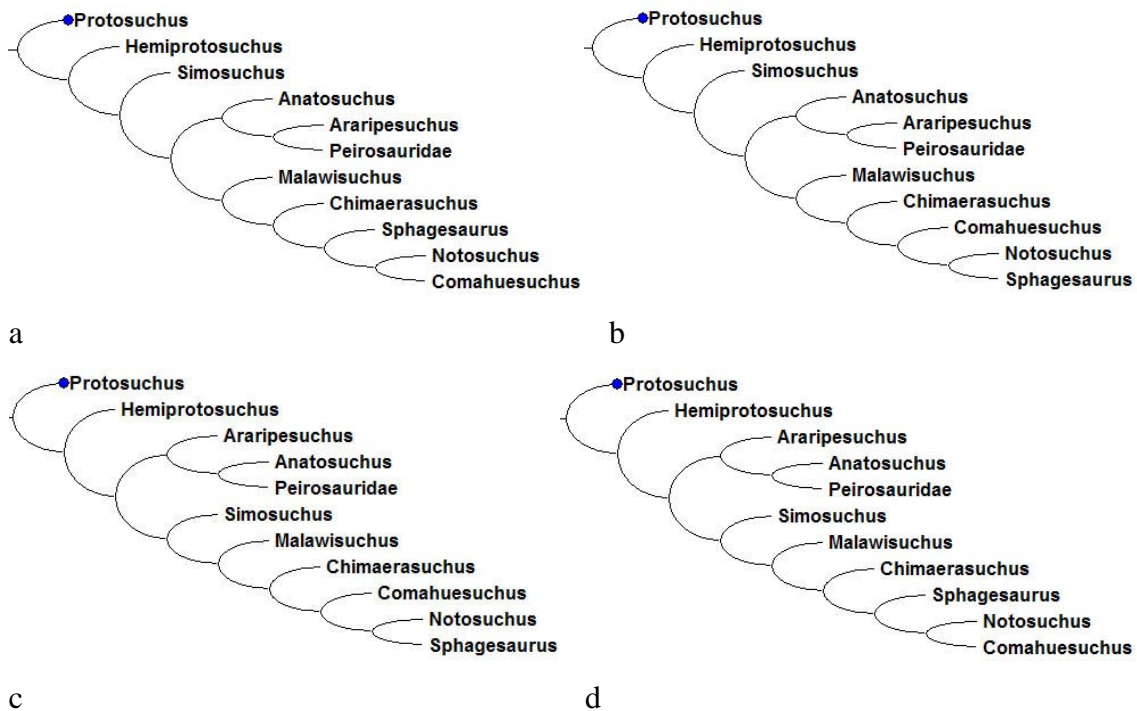


Figura 115 - Cladogramas mais parcimoniosos (92 passos, Ci: 61, Ri: 63) obtidos com as alterações na matriz de Martinelli (2003), de acordo com os critérios mostrados acima, utilizando-se o NONA 2.0.

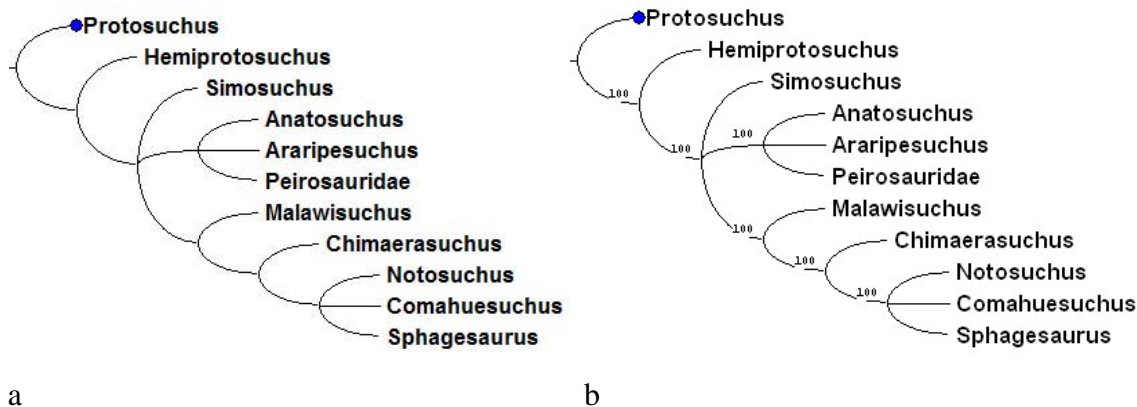


Figura 116 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de maioria (b) (99 passos, Ci: 57, Ri: 55) dos quatro cladogramas mais parcimoniosos representados na **figura 115**.

Os resultados de PAUP 3.1.1 e NONA 2.0 são bastante semelhantes nesta análise (**Figuras 114 e 116**), mostrando que tanto *Anatosuchus* e *Araripesuchus* quanto *Comahuesuchus* e *Sphagesaurus*, com base neste conjunto de dados, não possuem uma posição segura de relacionamento junto aos demais notossúquios.

O cladograma de consenso de maioria gerado pelo PAUP 3.1.1 é a opção mais bem definida dentre todos os cladogramas de consenso estrito e de maioria dos dois programas analisados, não apresentando nenhuma politomia.

Com relação ao cladograma de consenso estrito, a única diferença observada entre os dois programas foi na posição de *Chimaerasuchus*, envolvido em uma politomia pelo PAUP e como grupo irmão de (*Notosuchus*, *Comahuesuchus*, *Sphagesaurus*) no NONA.

Em função da inexistência de dados não aplicáveis, esperar-se-ia obter resultados congruentes entre as análises. Entretanto, os dados analisados pelos diferentes programas geraram diferenças na quantidade de cladogramas e no número de passos.

Em função deste resultado, foi realizada uma busca exaustiva, gerando 7 cladogramas mais parcimoniosos com 90 passos (Ci: 0,611 e Ri: 0,635) (**Figura 117**).

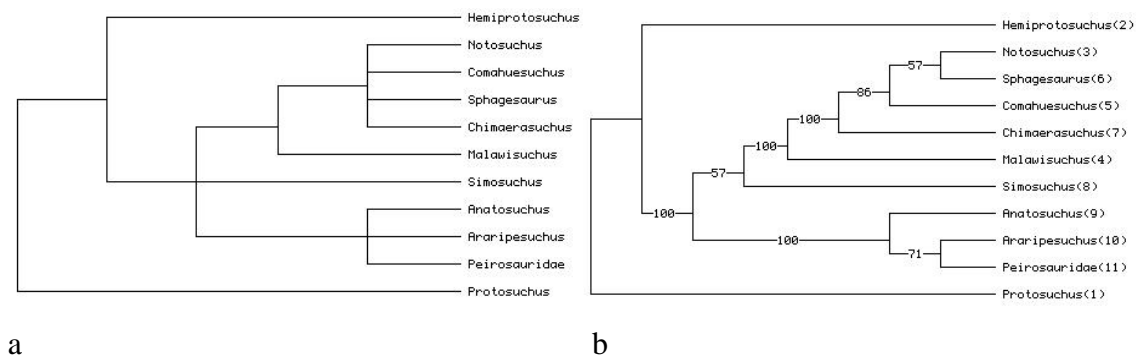


Figura 117 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de consenso de maioria (b) de 7 cladogramas mais parcimoniosos obtidos da análise da matriz de dados modificada de Martinelli (2003) através de busca exaustiva pelo programa Paup 3.1.1.

Com base nestes resultados, é possível observar que a análise heurística, nos dois programas, não encontrou os cladogramas mais parcimoniosos (Paup: 93; Nona: 92). Este fato decorre do caminho inicial não necessariamente ser o melhor. Além disto, em caso de empate entre cladogramas com menor número de passos, o programa escolhe apenas 1 caminho.

O consenso de maioria na busca heurística do Paup atingiu o mesmo resultado do consenso de maioria na busca exaustiva no tocante à topologia, mostrando, neste caso, confiabilidade em relação ao resultado obtido através da busca heurística.

10.1.2 Pol (2003)

Pol (2003) utilizou na análise o programa NONA, com opção de busca heurística com 10.000 réplicas, “*branch swapping*” e “*tree-bisection-reconnection*”, salvando 20 cladogramas por replicação, ramos de comprimento zero foram colapsados. Utilizou 162 caracteres e 37 táxons.

Táxons utilizados na análise: *Alligator mississippiensis*; *Alligatorium*; *Anatosuchus minor*; *Araripesuchus* sp. (*A. gomesii* e *A. patagonicus*); *Baurusuchus pachecoi*; *Bernissartia fagessi*; *Borealosuchus formidabilis*; *Bretesuchus bonapartei*; *Chimaerasuchus paradoxus*; *Comahuesuchus brachybucalis*; *Crocodylus niloticus*; *Dibothrosuchus elaphros*; *Dyrosaurus phosphaticus*; *Eutretauranosuchus delfsi*; “Fruita form”; *Gavialis gangeticus*; *Gracilisuchus stipanicorum*; *Goniopholis*; *Hemiprotosuchus leali*; *Hsisosuchus chungkiensis*; *Hylaeochampsa vectiana*; *Iberosuchus macrodon*; *Malawisuchus mwakasyungutiensis*; Metriorhynchidae; *Notosuchus terrestris*; *Orthosuchus stormbergi*; *Pelagosaurus typus*; *Pholidosaurus decipiens*; *Protosuchus richardsoni*; *Simosuchus clarki*; *Sphagesaurus huenei*; Teleosauridae; *Terrestrisuchus gracilis*; *Theriosuchus pusillus*; *Uruguaysuchus aznarezi*. O autor não deixou claro quais táxons compõem o grupo interno.

Foram obtidos 9 cladogramas mais parcimoniosos com 512 passos, CI=0,39, RI=0,65. O cladograma apresentado pelo autor é proveniente de consenso estrito destas nove hipóteses de relacionamento (**Figura 118**).

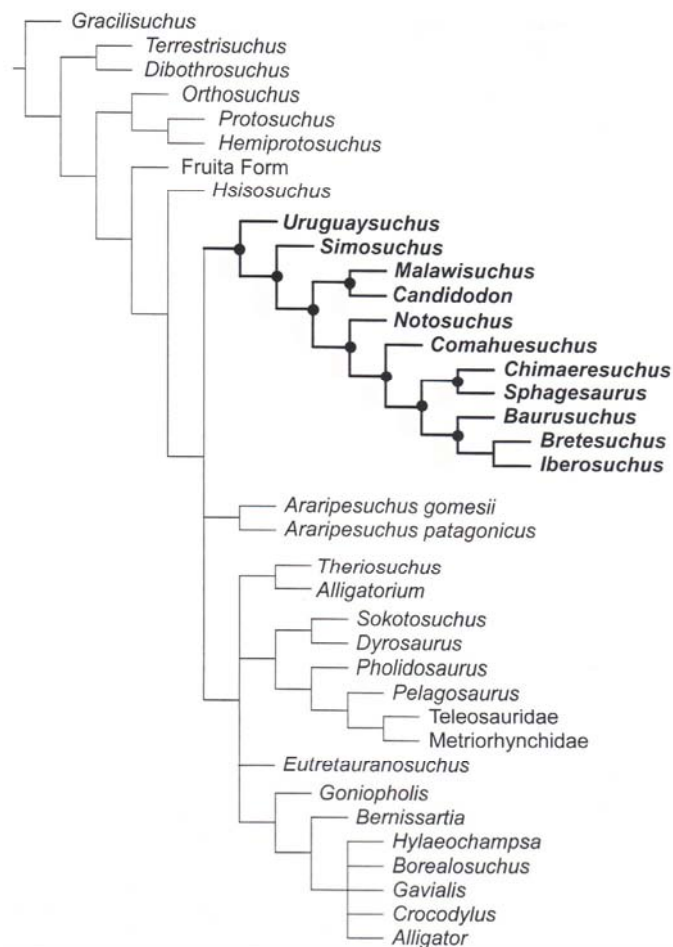


Figura 118 - Cladograma de consenso estrito de 9 cladogramas mais parcimoniosos (POL, 2003). Os notossúquios estão representados em negrito.

No trabalho em questão, um fator complicador, para quem se dispõe a analisá-lo mais detalhadamente, repetindo os procedimentos efetuados pelo autor, é a apresentação dos estados de caráter por táxon, como já foi visto, o que dificulta a leitura e facilita a geração de erros na transcrição dos dados, complicando a reprodução da análise e conseqüente verificação dos resultados.

Com relação aos caracteres, destacamos os listados abaixo como sendo aqueles que apresentam problemas ou são passíveis de modificações:

1. Em alguns caracteres, o autor coloca, ao lado, a informação [Clark, 1994] sem a palavra “modificado”, embora tenha salientado, no início da seção, que todos os caracteres não assinalados como modificados haviam sido retirados de Clark (1994) exatamente da maneira como foram descritos naquele trabalho;

2. No caráter 3 [*Rostrum proportions: much higher than wide (0), or slightly higher than wide (1), or nearly tubular (2) or wider than high (3)*] os estados 1 e 2 são muito parecidos (levemente mais alto do que largo e quase tubular, respectivamente), ficando difícil estabelecer um limite preciso. A seguinte proposta nos parece mais adequada: Rostro visivelmente mais alto do que largo (0), rostro aproximadamente tubular (1), ou rostro mais largo do que alto (2);
3. A definição do caráter 55 [*Basisphenoid shorter than the basioccipital (0) or basisphenoid similar or longer in length than basioccipital and wide (1)*] é problemática. Na definição original do caráter, presente em Ortega *et al.* (2000), ela aparece diferente – *basisfenóide mais curto ou igual ao basioccipital (0) ou basisfenóide mais longo e largo do que o basioccipital (1)*. No grupo estudado, seria preferível dividir este caráter em três estados e evitar a menção à largura dos ossos, trabalhando somente com o comprimento, uma vez que a grande variação resultante aumentaria o número de estados, complicando o relacionamento. Desse modo, o caráter poderia ser assim redefinido: Basisfenóide visivelmente mais curto do que o basioccipital (0), basisfenóide semelhante em tamanho ao basioccipital (1), ou basisfenóide mais longo do que o basioccipital (2);
4. No caráter 77 [*Splénial involvment in symphysis in ventral view (0) or involved slightly in symphysis (1) or extensively involved (2)*] não fica claro se todos os estados são considerados em vista ventral ou mesmo qual seria o estado 0, uma vez que o caráter 119, discute justamente a exposição ventral ou não dos espleniais (não especifica em que região da mandíbula). A definição poderia ser dada da seguinte maneira, eliminando-se, concomitantemente, o caráter 119: Esplénial não envolvido na sínfise (0), levemente envolvido (1), ou extensivamente envolvido (2) como em Clark (1994). Entretanto, os estados deste caráter são difíceis de identificar com segurança apenas com base na bibliografia;
5. A definição do caráter 82 [*Anterior and posterior scapular edges symmetrical in lateral view (0) or anterior edge more strongly concave than posterior edge (1), or dorsally narrow with straight edges (2)*] como está colocada, não esclarece a diferença entre os estados 0 e 2 que, por conta disto, tornam-se confusos. O autor poderia manter a definição como

- consta em Ortega *et al.* (2000): Lâmina escapular dorsalmente ampla e com bordas anterior e posterior côncavas e simétricas (0), dorsalmente ampla e com borda anterior mais fortemente côncava que a borda posterior (1); dorsalmente estreita, com bordas anterior e posterior praticamente retas (2);
6. A definição do caráter 97 [*Two parallel rows of dorsal osteoderms (0), or more than two (1), more than four with “accessory ranges of osteoderms” [sensu Frey, 1988] (2)*] nos parece confusa e arbitrária. O caráter foi redefinido a partir dos caracteres 107 e 108 de Ortega *et al.* (2000), onde também está confuso o caráter 108. Além disto, Metriorhynchidae foi codificado como “?” e não como não aplicável. Os estados 1 e 2 se confundem, pois o não deixa claro o número de fileiras de osteodermos dorsais, e poderiam ser reunidos em apenas um da seguinte maneira: Duas fileiras paralelas de osteodermos dorsais (0), ou mais do que duas fileiras (1);
 7. O caráter 115 [*Number of sacral vertebrae two (0) or more than two (1)*] não varia no grupo de estudo. Os que não apresentam o estado 0, não apresentam informações a respeito. Sugerimos sua retirada já que não acrescenta à resolução, sendo um caráter invariável;
 8. O caráter 119 [*Ventral exposure of splenials absent (0) or present (1)*] foi eliminado em função da modificação no caráter 77, uma vez que este último engloba parte de sua definição.
 9. O caráter 120 [*Tooth margins with denticulate carinae (0) or without carinae or with smooth or crenulated carinae (1)*] poderia ser dividido em 4 estados como se segue, evitando a perda de informações ocasionada por agregar três estados em apenas um: dentes da face sem carenas (0), com carenas lisas (1), com carenas crenuladas (2), ou com carenas denticuladas (3);
 10. No caráter 123 [*Presence of notch in the premaxilla, at 2/3 height of lateral vertical margin of the external nares (1)*] falta o estado 0. Como está codificado na matriz, acreditamos que tenha havido esquecimento deste estado, ocasionado por erro de digitação. Sem alteração da codificação, propomos a seguinte definição: ausência de um entalhe na

pré-maxila, na margem vertical lateral da narina externa (0), ou presença (1);

11. O caráter 131 [*Maxilla-lachrymal contact partially included in antorbital fossa (0), or completely included (1)*] poderia ser mais bem definido. Não fica claro o que significa um contato parcial ou totalmente incluído na fossa pré-orbitária. Além disso, como ficaria este caráter naqueles táxons que possuem a fenestra/fossa? Também não há codificação como “não aplicável”. Em função destes problemas, o caráter poderia ser retirado;
12. Em virtude da dificuldade de se encontrar informações confiáveis na bibliografia optou-se por não alterar a configuração dos caracteres envolvendo as vértebras, o que poderia introduzir mais incertezas. Assim, a morfologia dos centros vertebrais foi dividida em dois estados: anfipláticas ou anficélicas (0) ou procélicas (1).

O resultado da análise, com as modificações sugeridas na matriz (**Anexo C**) é aquele apresentado abaixo, na forma de consenso de 270 cladogramas mais parcimoniosos, com 530 passos, obtidos pelo PAUP 3.1.1. O grupo externo é composto por *Gracilisuchus*, *Dibothrosuchus*, *Terrestrisuchus*, *Orthosuchus*, *Protosuchus*, *Hemiprotosuchus*, “Fruita form” e *Hsisosuchus*. O cladograma foi enraizado fazendo-se o grupo interno monofilético e o grupo externo parafilético em relação ao grupo interno.

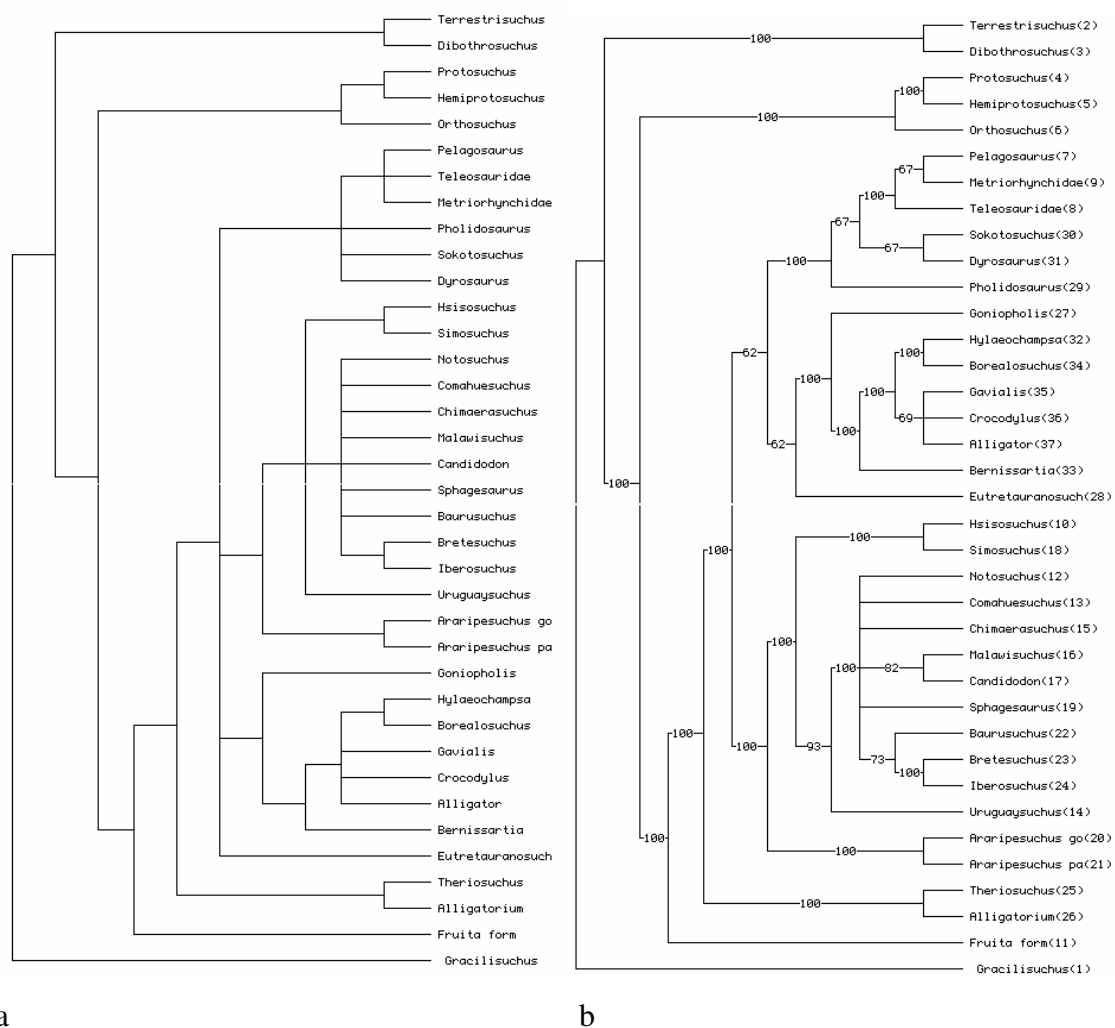


Figura 119 - Consenso estrito (a) e de maioria (b) de 270 cladogramas mais parcimoniosos (528 passos; Ci: 0,449; Ri: 0,640) obtidos pelo PAUP com a análise da matriz modificada de Pol (2003).

O resultado obtido pelo PAUP 3.1.1 mostra um grande aumento de cladogramas mais parcimoniosos em relação ao trabalho original. Em parte, podemos atribuir isto ao fato de que não ter o material em mãos aumenta o número de dados ausentes e, conseqüentemente, altera a interpretação do programa.

O autor apresenta um resultado bem resolvido para os notossúquios, mantendo seguramente o monofiletismo deste grupo. Na análise realizada neste trabalho, podemos afirmar que os dois gêneros de *Araripesuchus* aparecem mais próximos dos notossúquios, podendo ser incluídos neste grupo seguramente. Por outro lado, *Hsisosuchus* aparece proximamente relacionado a este grupo. Em outras análises este táxon aparece basalmente. Os outros táxons apresentam uma situação pouco clara.

O resultado apresentado pelo NONA 2.0 é aquele resumido abaixo, com consensos estrito e de maioria de análise heurística (hold 200; 10 réplicas Mult* N;

Multiple TBR + TBR) (**Figura 120**). O número de réplicas foi determinado em função de restrições do próprio programa a um número maior de réplicas.

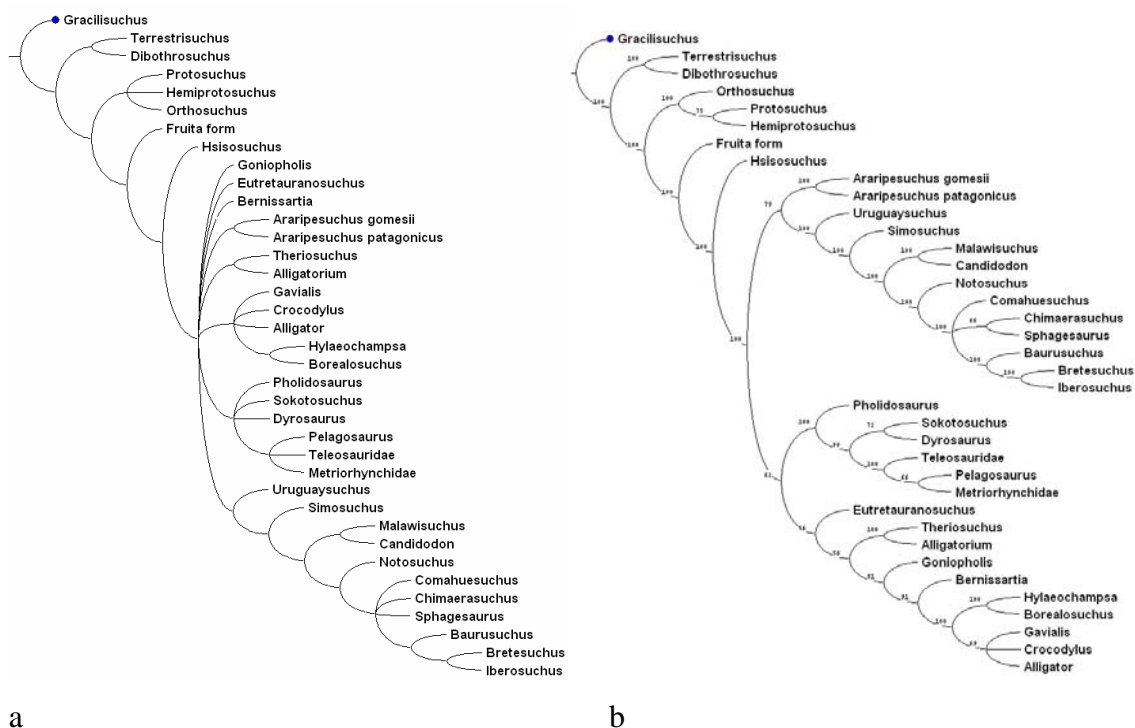


Figura 120 - Consenso estrito (551 passos, Ci: 37, Ri: 57) (a) e de maioria (498 passos, Ci: 41, Ri: 63) (b) de 289 cladogramas mais parcimoniosos (Ci: 41, Ri: 64) obtidos com análise heurística pelo NONA 2.0.

Em relação aos resultados obtidos por Pol (2003), o consenso de maioria (**Figura 120b**) mostra os dois gêneros de *Araripesuchus* na base dos notossúquios, bem definidos e não em uma politomia. Mantém-se também a proximidade entre *Chimaerasuchus* e *Sphagesaurus* apontada por Pol (2003). Para este re-estudo foram mantidos os caracteres aditivos determinados pelo autor (**Anexo C**). Caso os caracteres sejam todos considerados não aditivos (parcimônia de Fitch) o resultado é exatamente igual ao da **figura 120**.

É amplamente reconhecido que dados ausentes podem proporcionar instabilidade aos taxa em análises filogenéticas, levando a múltiplos cladogramas mais parcimoniosos e consensos de resolução pobre, que falham em revelar relações comuns a todas os cladogramas (Wilkinson, 2003). Em virtude da grande quantidade de dados ausentes para *Candidodon itapecuruense* na análise de Pol (2003) optou-se por refazê-la omitindo-se este táxon (**Figura 121**), buscando resultados mais claros.

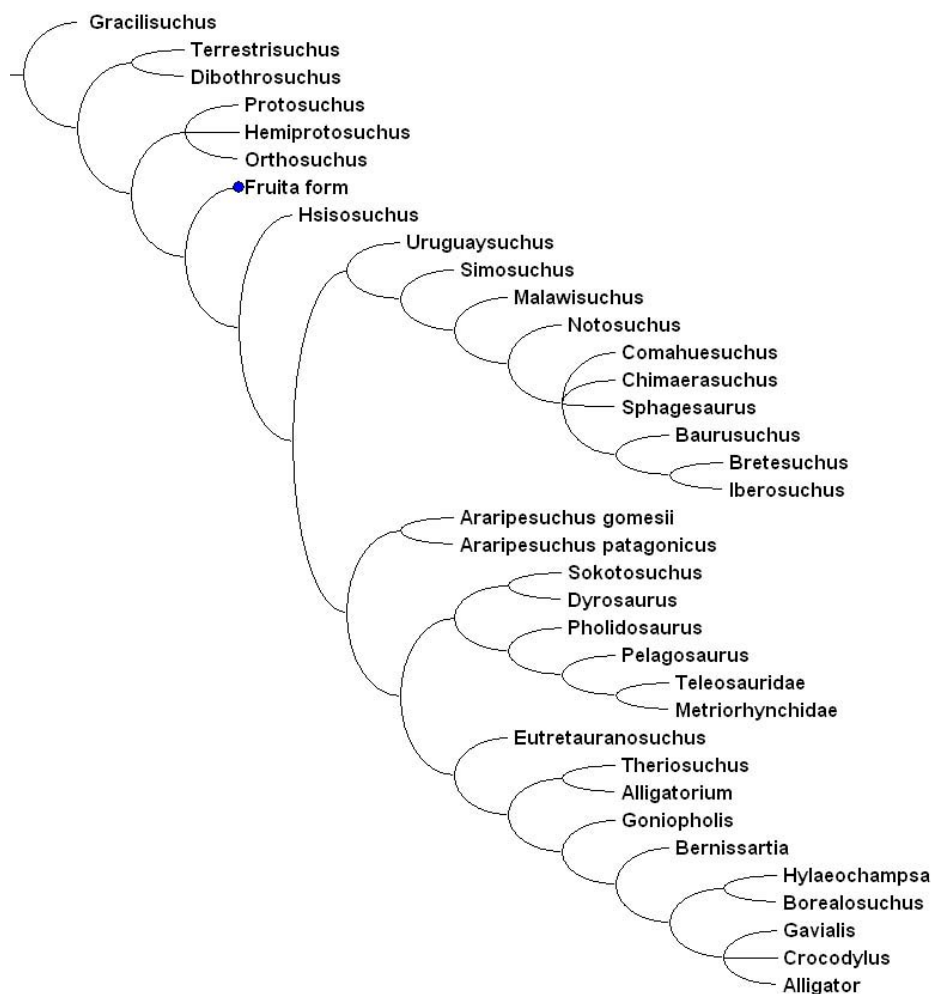


Figura 121 - Análise realizada sem *Candidodon*. Consenso estrito de 30 cladogramas mais parcimoniosos obtidos com o Programa NONA 2.0 (hold 100; 10 réplicas Mult* N; Multiple TBR + TBR).

Com a retirada de *Candidodon*, as relações de outros crocodylomorfos foram alteradas, mas as modificações das relações entre os notossúquios (*Uruguaysuchus* (*Simosuchus* (*Malawisuchus* (*Notosuchus* (*Comahuesuchus*, *Chimaerasuchus*, *Sphagesaurus* (*Baurusuchus* (*Breatesuchus*, *Iberosuchus*)))))) foram mínimas. Chama a atenção a diminuição da politomia na base dos notossúquios, o que, de certa forma, pode afastar os dois gêneros de *Araripesuchus* dos notossúquios.

Neste caso, a escolha de grupos internos e externos diferentes afetou os relacionamentos entre os táxons analisados e o número de hipóteses de relacionamento obtidas. A retirada de *Candidodon* diminuiu de 289 para 30 o número de cladogramas mais parcimoniosos.

10.1.3 Wu & Sues (1996)

Wu & Sues (1996) utilizaram, em sua análise, o programa PAUP 3.1.1 com opção de busca heurística, com “*stepwise addition*” e “*tree-bisection-reconnection*”. Utilizaram 60 caracteres e 20 táxons.

Grupo interno: *Alligatorinae*; *Araripesuchus gomesii*; *Bernissartia fagessi*; *Chimaerasuchus paradoxus*; *Comahuesuchus brachybucalis*; *Goniopholis lucasii*; *Hsisosuchus chungkingensis*; *Libycosuchus brevirostris*; *Leidyosuchus formidabilis*; *Malawisuchus mwakasyungutiensis*; *Notosuchus terrestris*; *Protosuchus richardsoni*; *Shantungosuchus hangjinensis*; *Sunosuchus hangjinensis*; *Theriosuchus pusillus*; *Uruguaysuchus* sp.

Grupo externo: *Dibothrosuchus elaphros*; *Gracilisuchus stipanicorum*; *Postosuchus kirkpatricki*; *Sphenosuchus acutus*.

Os autores não atribuíram pesos aos caracteres e os caracteres multi-estado foram tratados como não ordenados.

Foram obtidos 16 cladogramas mais curtos com 135 passos, CI=0,607 e RI=0,750. O cladograma apresentado pelos autores (**Figura 122**) é proveniente de consenso estrito destes 16 cladogramas.

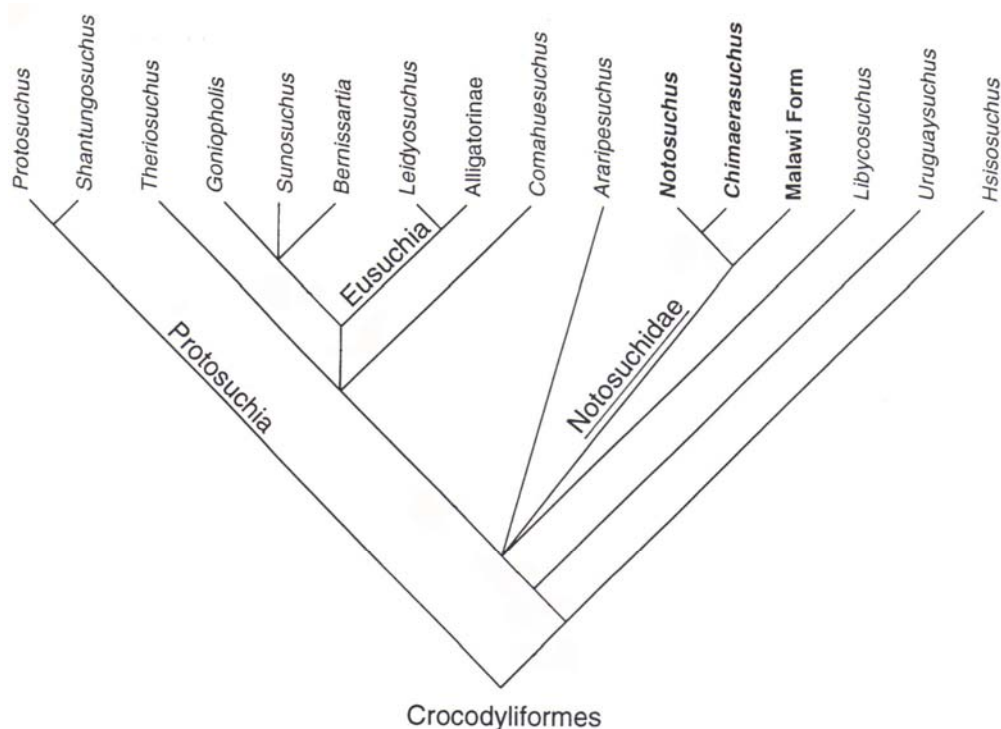


Figura 122 - Consenso estrito de 16 cladogramas mais parcimoniosos (WU & SUES, 1996). Os autores não consideram o clado Notosuchia e os crocodiliformes

atribuídos à Família Notosuchidae são representados em negrito. O grupo externo não foi representado.

Compilando-se os dados e realizando nova análise filogenética com o programa Paup 3.1.1 verificou-se as seguintes inconsistências: o polimorfismo ilustrado para o táxon *Alligatorium*, representado por números abaixo da linha dos outros no apêndice II (WU & SUES, 1996), se aplicado nas análises, leva a um resultado divergente do publicado pelos autores; a maneira como foi colocado o método de busca confunde (busca heurística com “*stepwise addition*” e “*tree-bissection-reconnection*”), na verdade deveria ter sido escrito busca heurística com os métodos “*stepwise addition*” com opção “*simple*” (inferido) e “*branch swapping*” com opção “*tree-bissection-reconnection*”; curiosamente, foram excluídos do cladograma apresentado os táxons utilizados como grupo externo.

Na descrição do método, muitas vezes os autores se esquecem de que nem todas as pessoas estão acostumadas com a sistemática filogenética e isto acaba dificultando possíveis testes com as análises já feitas.

Caso a análise seja realizada desconsiderando-se o polimorfismo, o resultado é idêntico ao apresentado pelos autores (16 cladogramas mais parcimoniosos com 135 passos); do contrário, o resultado é de 10 cladogramas mais parcimoniosos com 137 passos.

Com relação aos caracteres utilizados, destacamos os seguintes pontos para colocar em discussão:

1. Os caracteres poderiam, para facilitar o acesso de quem analisa o trabalho, ter sido organizados em sentido antero-posterior, aparecendo os caracteres cranianos anteriores, depois os posteriores, seguidos daqueles referentes à coluna e então aqueles referentes às cinturas e membros. Até aproximadamente a metade dos dados há uma organização, em quanto daí para o fim caracteres cranianos aparecem entre caracteres do pós-crânio.
2. O caráter 4 [*Snout higher than wide and longer than remainder of skull (measured from tip of rostrum to occipital condyle) (0), or higher than wide and shorter than remainder of skull (1), or high, relatively broad, and shorter than remainder of skull (2), or broader than high and longer than remainder of skull (3), or low, broader than long, and shorter than remainder of skull (4)*] envolve os estados do caráter 3 [*Snout higher than*

- wide (0) or wider than high (1)*], dando peso 2 a esta característica – acreditamos que seja desnecessário manter o caráter 3;
3. O caráter 4 é conflitante com o caráter 6 [*Premaxilla-maxilla segment longer than (0) or shorter than (1) remainder of skull in lateral view*] e poderia ser excluído;
 4. O caráter 7 [*Dorsal portion of premaxilla vertical, external nares laterally oriented (0), or dorsal portion of premaxilla nearly horizontal, external nares dorsolaterally or dorsally oriented (1), or external nares facing directly forwards (2)*] apresenta definição estranha. Os estados (0) e (1) se referem à pré-maxila e à narina externa, enquanto o estado (2) enfoca apenas a narina externa, não levando em consideração a situação da pré-maxila. Poderia ser reescrito da seguinte maneira, sem modificação da codificação: porção dorsal da pré-maxila vertical, narina externa lateralmente orientada (0), ou porção dorsal da pré-maxila praticamente horizontal, com narinas externas orientadas dorsalmente ou dorsolateralmente (1), ou pré-maxila com orientação vertical e narinas externas voltadas anteriormente (2);
 5. No caráter 27 [*Premaxilla with four or more teeth (0) or three or fewer (1)*], além do critério de corte não estar claro, apenas *Chimaerasuchus* apresenta o estado 1 nesta matriz, definido como pré-maxila com três ou menos dentes, apresentando, efetivamente, 2 dentes (*Gracilisuchus* e *Notosuchus* são codificados como 0, mesmo contendo 3 dentes na pré-maxila). Neste caso seria preferível adotar a seguinte definição: pré-maxila com cinco (0), quatro (1), três (2), ou dois dentes (3).
 6. No caráter 30 [*Maxilla with eight or more teeth (0) or seven or fewer teeth (1)*] qual o critério que define a separação das classes? Porque não dividir em mais classes como nos caracteres 4 ou 10? Um dos motivos para não fazê-lo poderia ser a utilidade desta divisão em classes. Poderíamos tentar dividir os dados em classes, mas o procedimento seria arbitrário. Observando-se a quantidade de dentes nos táxons analisados percebe-se uma separação clara, com diversos táxons apresentando 5 ou 7 dentes e outros tantos 11 ou mais. Apenas *Uruguaysuchus* apresenta uma condição intermediária, com 9 dentes (*U. aznarezi*). Desta forma, optamos por manter a codificação dos autores perante a argumentação acima;

7. O caráter 36 [*Pubis forming anterior half of ventral margin of acetabulum (0) or púbis at least partially excluded from acetabulum by anterior process of ischium (1)*] poderia ter sido dividido em 3 estados: púbis formando a metade da margem anterior do acetábulo (0), púbis parcialmente excluído do acetábulo pelo processo anterior do ísquio (1), ou púbis totalmente excluído do acetábulo pelo processo anterior do ísquio (2);
8. Os caracteres 38 [*Cervical vertebrae amphicoelous or amphiplatyan (0) or procoelous (1)*] e 39 [*Trunk vertebrae amphicoelous or amphiplatyan (0) or procoelous (1)*] não são divididos em 3 estados? No geral os trabalhos mantêm esta forma de divisão dos estados, e a codificação é dificultada com a divisão destes caracteres em três estados, pois não existem informações consistentes sobre este assunto. Como a matriz é pequena e os táxons apresentam informações mais consistentes na bibliografia, tentou-se a codificação da seguinte maneira, lembrando que aumentou a quantidade de dados ausentes: vértebras anfipláticas (0), anficélicas (1), ou procélicas (2);
9. Os caracteres 58 [*Pterygoid not enclosing choanae (0) or enclosing choanae (1)*] e 59 [*Choanae situated near anterior edge of pterygoid (or anteriorly) (0) or in middle of pterygoid (1)*] poderiam ser um só, evitando aumentar situações onde o caráter não é aplicável, ficando definidos desta maneira: coanas localizadas entre maxilas e palatinos (0); entre palatinos e pterigóides (1); limitadas apenas pelos pterigóides (2). Além disto, o conceito de "enclosing" parece não estar claro, pois *Bernissartia*, codificada como 1 (*choana enclosed by the pterygoid*) não apresenta coanas encerradas completamente pelos pterigóides (Norell & Clark, 1990 pág. 119; Buscalioni & Sanz, 1990 pág. 135), mas pelos pterigóides e palatinos anteriormente.

O resultado da análise com as modificações sugeridas na matriz (**Anexo D - matriz de dados modificados**) é aquele apresentado abaixo, na forma de consenso de 44 cladogramas mais parcimoniosos obtidos pelo PAUP 3.1.1. O grupo externo é composto por *Postosuchus*, *Gracilisuchus*, *Dibothrosuchus* e *Sphenosuchus*. O

cladograma foi enraizado fazendo-se o grupo interno monofilético e o grupo externo parafilético em relação ao grupo interno.

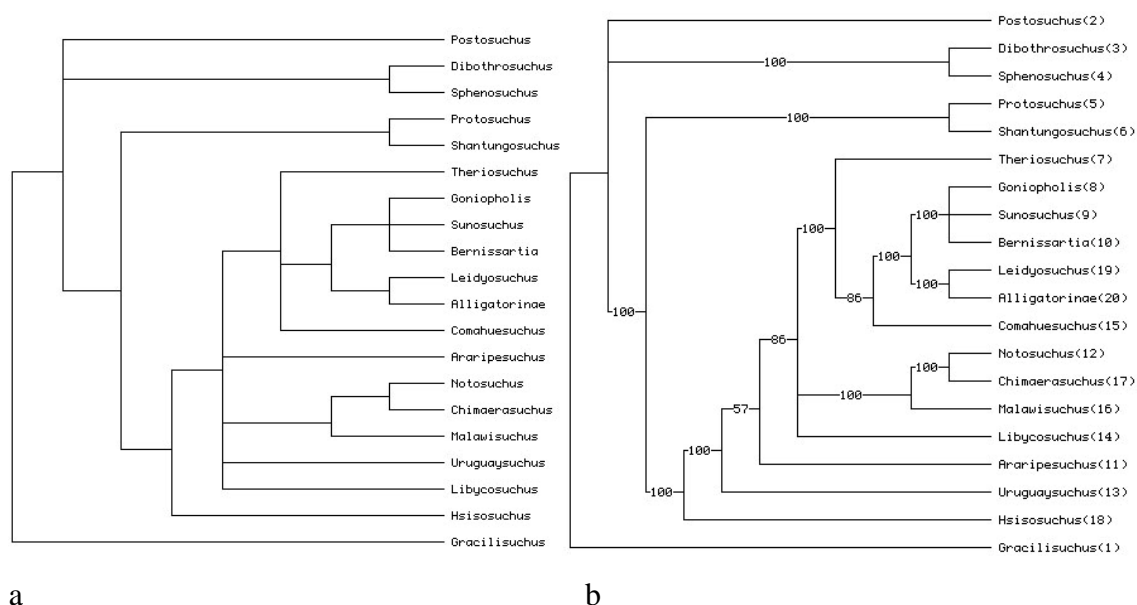


Figura 123 - Cladogramas de consenso estrito (a), consenso semiestrito (b) e consenso de maioria (c) de quarenta e quatro cladogramas mais parcimoniosos (147 passos; Ci: 0,599; Ri: 0,739) obtidos pelo PAUP com as alterações feitas na matriz de Wu & Sues (1996).

Como nas análises anteriores, o resultado é diferente do proposto pelos autores. Neste caso, há uma grande diferença em relação ao número de cladogramas mais parcimoniosos obtidos. Nesta análise, são vinte e oito a mais, com quatro passos a mais.

Foram utilizados os mesmos parâmetros apontados pelos autores, inclusive o uso de duas abordagens na análise heurística, “*stepwise addition*” e “*tree-bisection-reconnection*”. Ambas apontaram o mesmo resultado, como esperado.

Nesta nova análise, *Comahuesuchus*, no consenso de maioria, está proxicamente ligado aos Notosuchidae (Malawi form (*Notosuchus*, *Chimaerasuchus*)) de Wu & Sues (1996). *Libycosuchus* e *Araripesuchus* continuam aparecendo em uma politomia basal, como na proposta dos autores supracitados.

As diferenças entre os grupos de estudo são evidentes e isto traz diferenças nos resultados. Em geral análises mais recentes trazem mais táxons, utilizando-se materiais recentemente descritos.

Três trabalhos escolhidos aleatoriamente para reprodução mostraram diferentes visões sobre os notossúquios. Para Martinelli (2003) são notossúquios (*Malawisuchus* (*Comahuesuchus*, *Chimaerasuchus* (*Notosuchus*, *Sphagesaurus*))). Para Pol são

notossúquios (2003) (*Uruguaysuchus* (*Simosuchus* (*Malawisuchus* (*Notosuchus* (*Comahuesuchus*, *Chimaerasuchus*, *Sphagesaurus* (*Baurusuchus* (*Bretesuchus*, *Iberosuchus*)))))). Wu & Sues (1996) utilizam o termo Notosuchia (entre aspas) e definem apenas a Família Notosuchidae (Malawi form (*Notosuchus*, *Chimaerasuchus*)). “Malawi form” era a antiga designação para *Malawisuchus*, antes da publicação de Gomani (1997).

De maneira geral, foram percebidas diversas dificuldades e/ou potenciais problemas na reprodução das análises de Martinelli (2003), Pol (2003) e Wu & Sues (1996).

É importante lembrar que também em outras análises cladísticas consultadas, não reproduzidas aqui por questão de espaço e de tempo, encontramos erros de codificação, definição de caracteres e outros. Tais análises (e isso vale para análise de quaisquer outros grupos), deveriam igualmente ser testadas e modificadas, visando sempre enriquecer, com dados bem fundamentados e seguros, análises posteriores. Em alguns casos ocorrem sobreposições de caracteres, em outros a definição dos mesmos não está clara. Além disso, cada autor utiliza diferentes conjuntos de táxons para compor os grupos interno e externo.

Em alguns casos, as figuras e as descrições apresentadas não foram suficientes para permitir uma correta codificação dos caracteres em trabalhos posteriores, como em Carvalho & Bertini (1999) sobre *Mariliasuchus amarali*. Caso não se tenha acesso aos materiais ainda não descritos ou mesmo ao holótipo, a inclusão deste táxon poderia complicar a análise, com muitos dados ausentes no lugar de características acessíveis.

Outra questão a ser considerada é a de que, normalmente, um autor não tem acesso às mesmas informações que outro sobre um mesmo animal. Como exemplo podemos citar Pol (2003) com relação a *Candidodon*. A quantidade de dados ausentes chega a mais de 96%, podendo atrapalhar a obtenção da melhor hipótese de relacionamento. Neste ponto, esta grande quantidade de dados ausentes afetou apenas os relacionamentos na base do grupo (**Figuras 120a, 120b e 121**). Desta maneira, mesmo trabalhando com uma mesma matriz de dados, se a aquisição de estados for independente pode haver discrepâncias.

No geral faltam nestes trabalhos caracteres sobre a coluna vertebral, sendo bastante comuns caracteres sobre dentição e crânio em geral.

Devemos considerar que as diferentes análises contem diferentes visões, interpretações distintas. Ocorre muita subjetividade, tanto na escolha dos caracteres

como na interpretação dos estados. Podemos com esta análise observar os diferentes resultados de um mesmo conjunto de organismos sob diferentes pontos de vista, não necessariamente certos ou errados, mas acima de tudo diferentes.

Outra questão problemática quando se refaz análises prévias diz respeito aos materiais aos quais se tem acesso. Sem acesso aos mesmos materiais fica difícil de se obter todos os estados e aumenta o número de “missing data”. Este fato certamente leva ao aumento de hipóteses de relacionamento, que se reflete na diferença de cladogramas mais parcimoniosos encontrados nesta re-análise de trabalhos prévios, com uma quantidade maior de ramos não resolvidos.

Os resultados mostram que além de bem definidos os caracteres precisam ser bem selecionados para que os resultados sejam aceitáveis. Desta maneira, a escolha de caracteres deve ser feita segundo critérios específicos de relacionamento, com a seleção de caracteres importantes. Isto faz sentido uma vez que se não estiverem presentes na análise caracteres pertinentes a todos os agrupamentos analisados permanecerão diversas relações não resolvidas, logo o que parecia subjetividade pode na realidade representar uma escolha consciente.

Apesar do método em si ser passível de teste, a análise manual é muito subjetiva, com sua escolha de caracteres e codificação dependendo das diferentes concepções dos autores e dos táxons utilizados.

Os dois novos crocodilos do Mato Grosso pertencem aos Mesoeucrocodylia por apresentarem as seguintes feições:

- Palato secundário composto por maxilas e palatinos;
- Pterigóides fusionados posteriormente à coana (Crocodilo I).

As descrições destes dois novos materiais do Mato Grosso mostraram que eles se aproximam morfologicamente dos notossúquios, possuindo as seguintes características:

- Crânios altos e curtos, com rostro curto;
- Sínfise mandibular com participação do esplênial;
- Dentição heterodonte em algum grau.

10.2 Análise filogenética realizada neste trabalho

Antes de passarmos aos resultados da análise cladística efetuada no presente trabalho, consideramos importante salientar alguns problemas de ordem prática que foram enfrentados quando da realização da mesma, uma vez que vários caracteres utilizados foram reproduzidos de outras análises:

- 1) Trabalhos que apresentam dados, para um mesmo caráter e táxon, que são incongruentes, como por exemplo: vértebras de *Bernissartia*, caráter 117 (*centros cervicais e dorsais: anficélicos - 0; procélicos - 1*); Segundo Ortega *et al.* (2000) o estado do caráter 117 para aquele táxon é (1), enquanto para Norell & Clark (1990) o mesmo caráter 117 foi codificado como estado (0).
- 2) A dificuldade de acesso a alguns materiais originais e a existência apenas de desenhos pouco claros referentes aos mesmos atrapalharam na codificação dos caracteres para alguns táxons, como por exemplo: as representações de *Chimaerasuchus paradoxus* em Wu *et al.* (1996) e *Uruguaysuchus* em Rusconi (1933). A participação de *Uruguaysuchus* em análises filogenéticas é bastante restrita, uma vez que o material tipo está inacessível, em uma coleção particular no Uruguai, e parte do material descrito foi perdido, além das dúvidas em relação ao restante levantadas por Andrade & Bertini (2005b).

O resultado da análise realizada neste trabalho, com 31 táxons e 60 caracteres (sendo 24 multi-estado, com caracteres 1, 13, 26 e 35 ordenados e com todos não ordenados) é apresentado nas **figuras 124 a 126**.

Foram obtidos 16 cladogramas com 246 passos utilizando-se o programa Paup 3.1.1, utilizando *Postosuchus*, *Dibothrosuchus*, e *Terrestrisuchus* como grupo externo sem ordenamento dos caracteres (**Anexo A - matriz de dados**). Para busca do cladograma mais parcimonioso em todos os casos foi utilizado o algoritmo de busca heurística, com opções “*stepwise addition*” (“*random*”, com 100 repetições) e “*tree-bisection-reconnection*” (TBR). Os cladogramas foram enraizados fazendo-se o grupo interno monofilético e o grupo externo parafilético em relação ao grupo interno. Foram feitas diversas repetições para confirmação dos resultados.



a

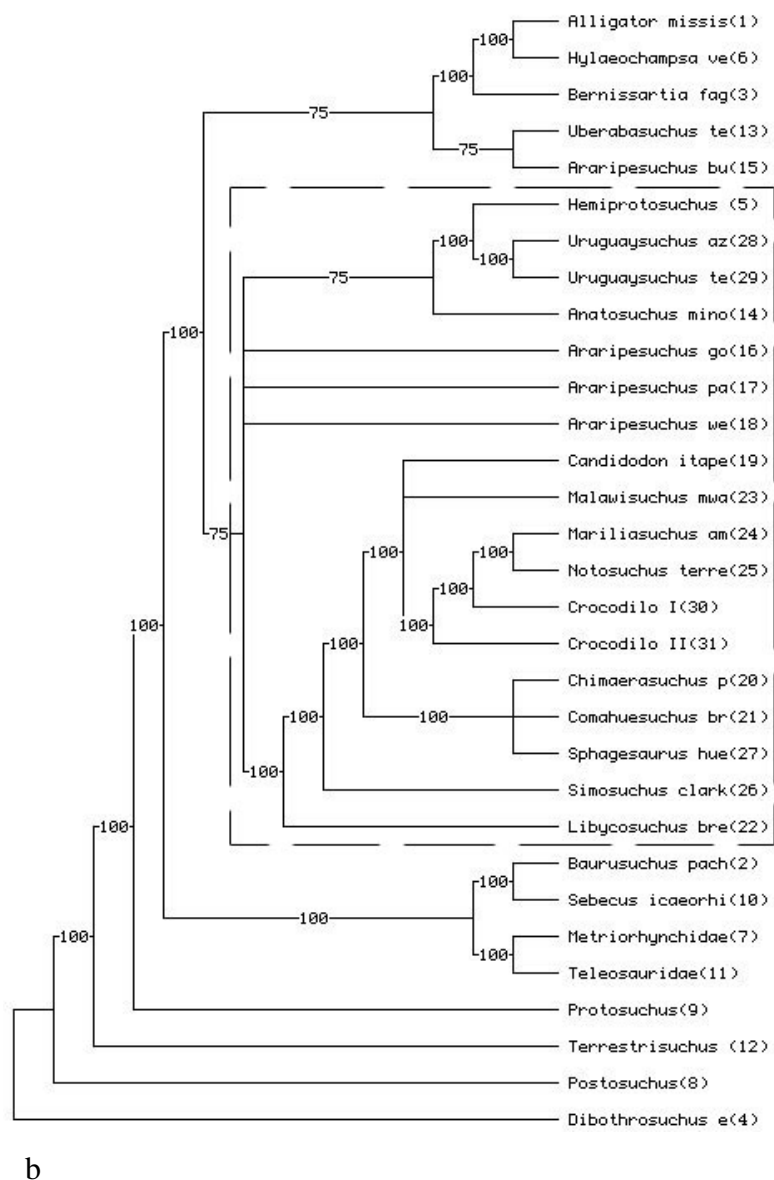


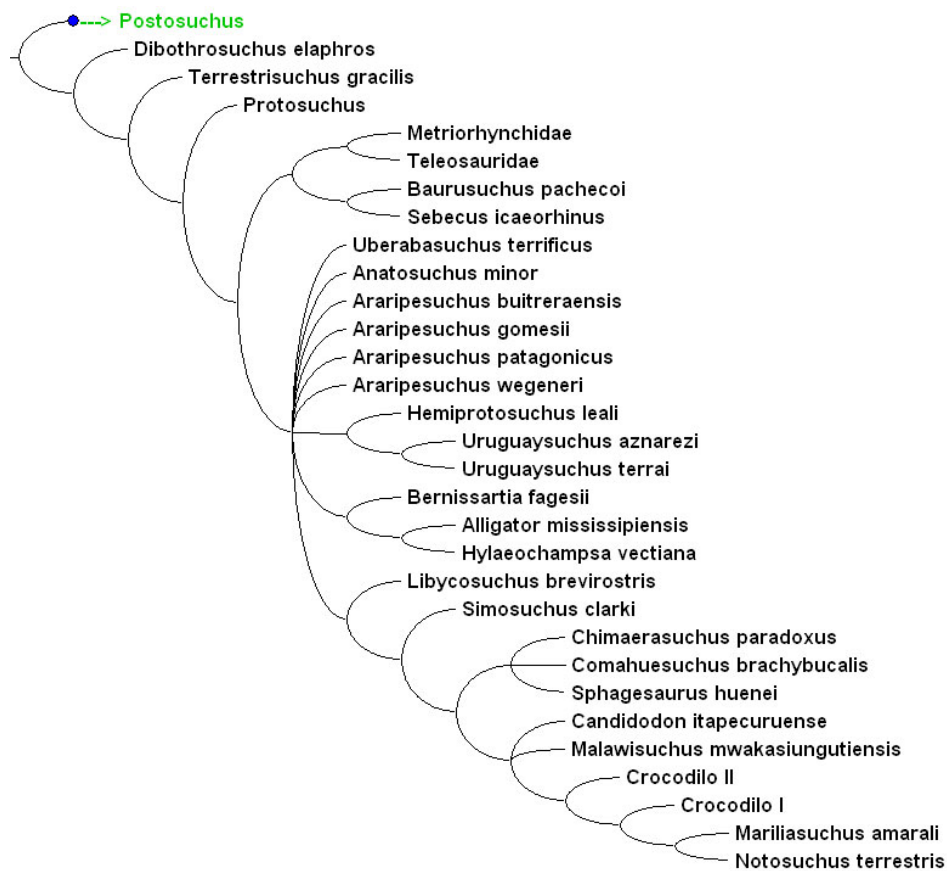
Figura 124 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de consenso de maioria (b) de 16 cladogramas mais parcimoniosos (246 passos; Ci: 0,411; Ri: 0,552) gerados sem ordenamento dos estados de caráter nesta análise pelo programa Paup 3.1.1. Os notossúquios estão agrupados dentro do retângulo.

A opção “*random*” na estratégia “*brach swapping*” se destacou frente às outras testadas por encontrar os cladogramas mais curtos. Apesar de diversas repetições utilizando-se a opção “*as is*”, em todos os casos os resultados foram cladogramas de 247 passos. Isto pode ser explicado pelo fato da opção “*random*” encontrar diferentes “ilhas” em buscas aleatórias.

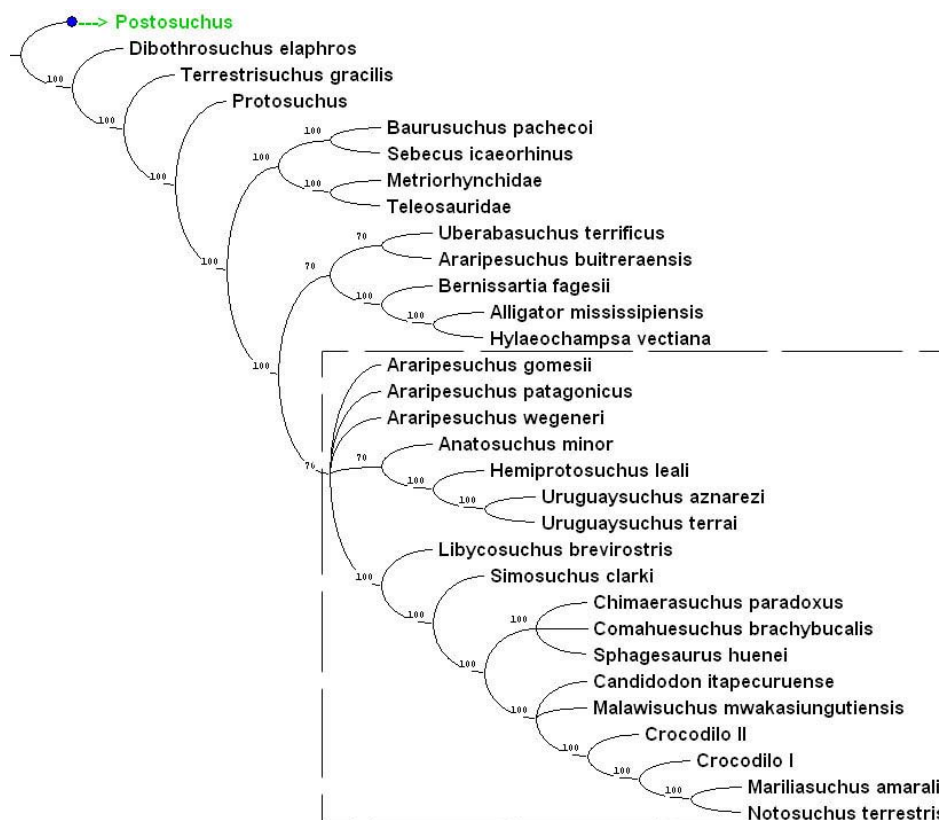
Todos os dezesseis cladogramas obtidos mostram relacionamento do Crocodilo I e Crocodilo II com *Notosuchus* e *Mariliasuchus* (Crocodilo II (Crocodilo I (*Mariliasuchus*, *Notosuchus*))), sendo, portanto, congruentes neste sentido.

Nesta análise, os notossúquios estariam restritos ao grupo apontado no arranjo como grupo irmão dos eusuchia (consenso de maioria, **figura 124b**).

Além disso, os resultados apontam relacionamento próximo entre *Uruguaysuchus* e *Anatosuchus*. No cladograma de maioria gerado pelo Paup (**Figura 124b**) *Araripesuchus buitreaensis* aparece mais proximamente relacionado aos eussúquios. Isto pode significar que nem todas as espécies descritas de *Araripesuchus* pertencem ao mesmo gênero ou simplesmente, com a utilização de mais caracteres, haveria a aproximação de todas as espécies.



a



b

Figura 125 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de consenso de maioria (b) de 16 cladogramas mais parcimoniosos gerados pelo Nona (240 passos; Ci: 0,390; Ri: 0,550). Os notossúquios estão agrupados dentro do retângulo.

A análise realizada pelo programa Nona, utilizando-se o algoritmo heurístico, com 10 replicações e TBR (mult*max*), gerou 16 cladogramas mais parcimoniosos com 240 passos (**Figura 125**). Esta diferença em relação ao Paup pode refletir a diferença de tratamento para caracteres não aplicáveis (caráter 39). Esta análise também mantém o agrupamento (Crocodilo II (Crocodilo I (*Mariliasuchus*, *Notosuchus*))).

Neste caso, os notossúquios seriam representados pelo grupo com a politomia basal na qual aparecem *A. gomesii*, *A. patagonicus* e *A. wegneri*. *Araripesuchus buitreaensis* alojou-se proximamente aos eussúquios (consenso de maioria, **figura 125b**).

Em maior ou menor grau, a pequena quantidade de caracteres pode ter afetado o posicionamento de outros táxons também, como *Postosuchus*, por exemplo, em posição inesperada no cladograma da **figura 124b** e *Hemiprotosuchus* nos dois cladogramas da **figura 125**. Por outro lado, acrescentando-se apenas um único passo nos cladogramas obtidos, *Hemiprotosuchus* pode ser o grupo irmão dos Crocodyliformes, em relação aos cladogramas da **figura 124**. Desta maneira, podemos dizer que os resultados, em

relação aos notossúquios principalmente, apontam para a necessidade de análises que contenham uma maior quantidade de caracteres, desde que bem definidos e não sobrepostos.

A politomia gerada no consenso estrito mostra pouca relação com a situação observada por outros autores, com eussúquios sem definição em meio aos notossúquios.

Em relação ao consenso estrito obtido pelo Nona (**Figura 125a**), as espécies do gênero *Araripesuchus* aparecem em uma politomia basal nos notossúquios. O consenso de maioria registra posição de *Araripesuchus buitreaensis* mais próxima aos eussúquios.

Foi testado o relacionamento destes crocodiliformes ordenando-se quatro caracteres com base em semelhança morfológica, estratigrafia e seqüência lógica:

1) Superfície externa dos ossos cranianos e mandibulares: lisa (0) → formada por rugosidades e sulcos rasos (1) → ou pesadamente ornamentada, com entalhes profundos e escavações (2)

13) Fenestra pré-orbitária: tão grande / longa quanto a órbita (0) → ou aproximadamente metade do tamanho / comprimento da órbita (1) → ou muito menor do que a órbita (2), ou ausente (3)

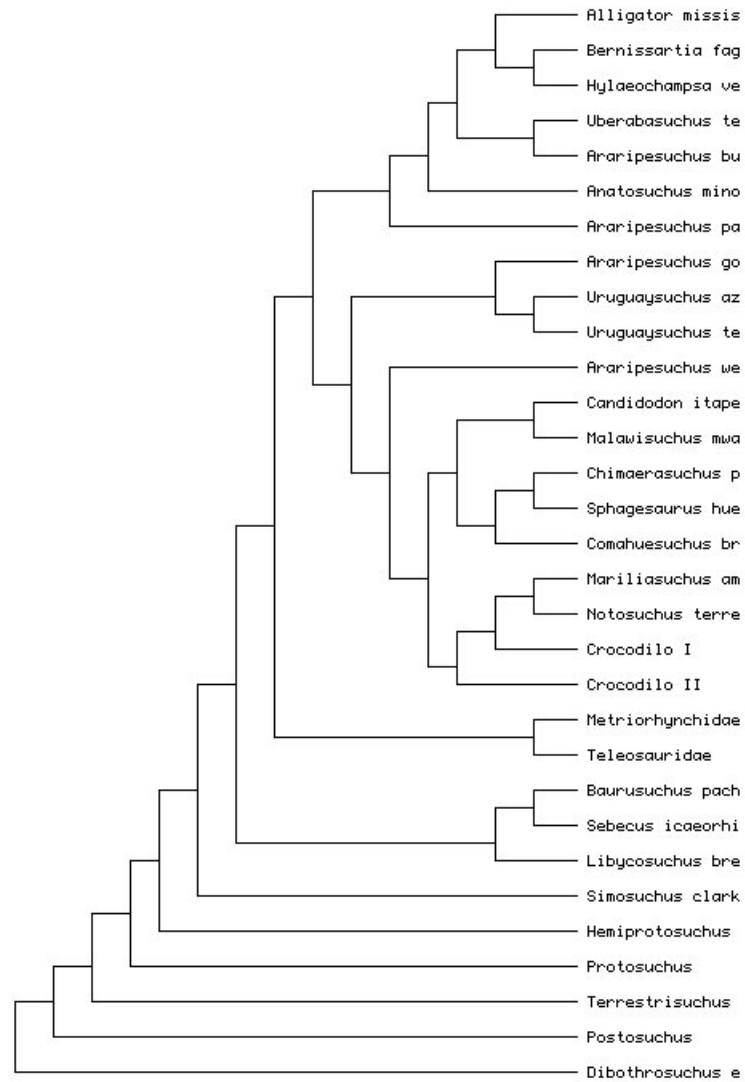
26) Coana: situada entre maxilas e palatinos (0) → entre palatinos e pterigóides (1) → ou delimitada inteiramente pelos pterigóides (2)

35) Esplênica: não envolvido na sínfise (0) → envolvido levemente, compondo menos da metade do comprimento da sínfise (1) → ou envolvido extensivamente, perfazendo em torno de metade do comprimento da sínfise (2)

A análise ordenada, mantendo-se as opções citadas anteriormente para o Paup, gerou 8 cladogramas mais parcimoniosos com 248 passos em que todos apresentam Crocodilo II e Crocodilo I como grupos irmãos sucessivos de *Mariliasuchus* e *Notosuchus* (Crocodilo II (Crocodilo I (*Mariliasuchus*, *Notosuchus*))).

Com este resultado, os notossúquios estariam restritos ao grupo (*Araripesuchus gomesii* (*Uruguaysuchus aznarezi*, *Uruguaysuchus terrai*)) (*Araripesuchus wegeneri* (Crocodilo II (Crocodilo I (*Mariliasuchus*, *Notosuchus*))) ((*Candidodon*, *Malawisuchus*) (*Chimaerasuchus*, *Comahuesuchus*, *Sphagesaurus*))), enquanto *Anatosuchus*, *Araripesuchus buitreaensis*, *Araripesuchus patagonicus* e *Libycosuchus* e *Simosuchus*,

estariam alocados fora do grupo. As sinapomorfias equívocas que suportam este resultado são: 10 (0); 19 (2); 26 (1).



a

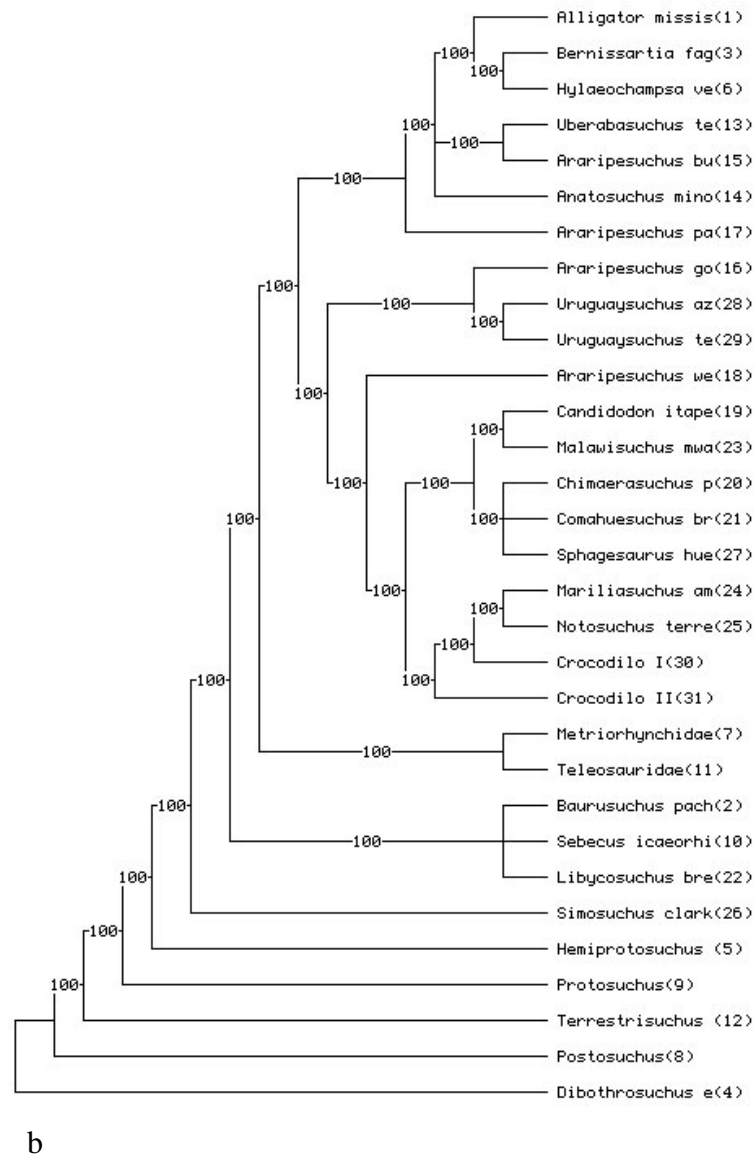


Figura 126 - Cladogramas de consenso estrito (a) e de consenso de maioria (b) de oito cladogramas mais parcimoniosos (248 passos; Ci: 0,407; Ri: 0,550) obtidos com ordenamento dos caracteres 1, 13, 26 e 35 pelo programa Paup 3.1.1.

Inserindo os dois novos crocodilos nas análises de Andrade (2005) e Zaher *et al.* (2006) (**Anexo E**) foram obtidos os resultados apresentados nas **figuras 127 e 128** respectivamente.

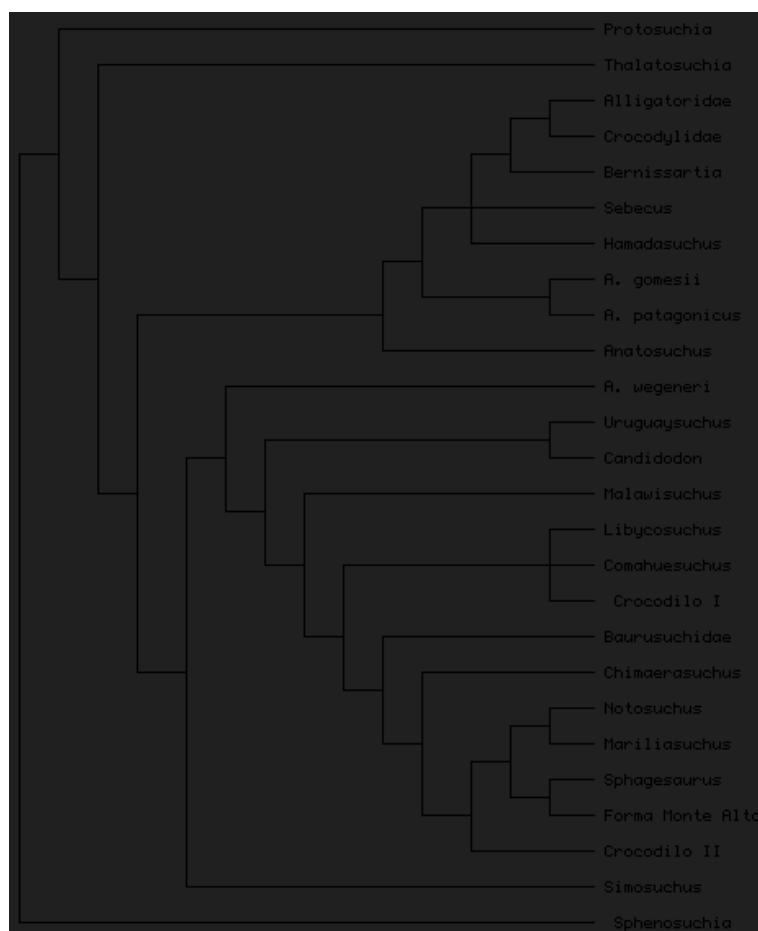


Figura 127 - Cladograma de consenso estrito de 6 cladogramas mais parcimoniosos gerados pelo PAUP 3.1.1 acrescentando-se Crocodilo I e Crocodilo II à análise de Andrade (2005). Táxons com mais de um estado foram considerados polimórficos. Foi utilizada a estratégia de busca heurística, “*stepwise addition*” opção “*as is*”, “*branch swapping*” com TBR. Os grupos externos são Sphenosuchia e Protosuchia. (L: 524; Ci: ; Ri:).

Inserindo-se os dois novos crocodilos do Mato Grosso na análise de Andrade (2005), o Crocodilo I acomodou-se em uma politomia com *Comahuesuchus* e *Libycosuchus* em um arranjo bastante inusitado. Já o Crocodilo II acomodou-se na base de um grupo contendo ((*Notosuchus*, *Marillasuchus*) (*Sphagesaurus*, Forma Monte Alto)). De qualquer maneira, o posicionamento dos dois indica tratar-se de notossúquios, apesar do autor (ANDRADE, 2005) considerar os notossúquios parafiléticos pela posição de *Araripesuchus* e Baurusuchidae.

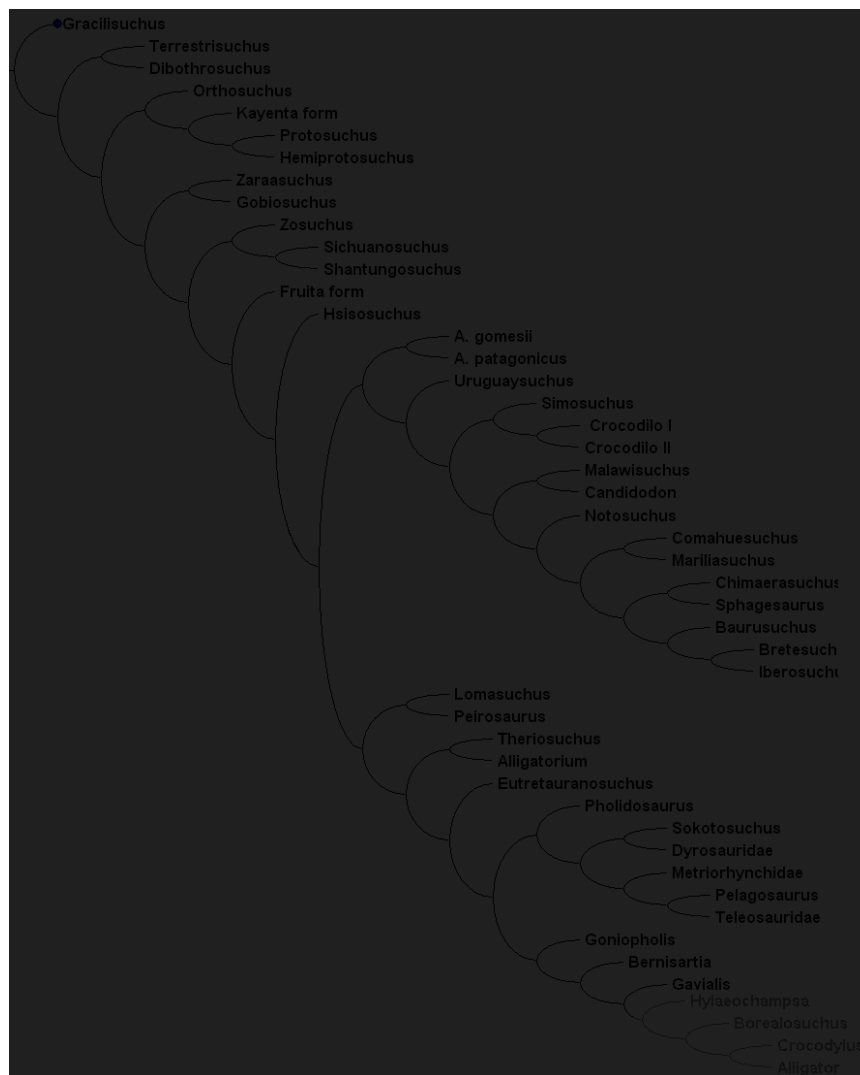


Figura 128 - Cladograma de consenso estrito de 325 cladogramas mais parcimoniosos gerados pelo Nona, acrescentando-se Crocodilo I e Crocodilo II à análise de Zaher *et al.* (2006) (L: 635; Ci: 0,38; Ri: 0,67).

A inserção dos dois novos crocodiliformes do Mato Grosso na análise de Zaher *et al.* (2006) levou ao encontro de 325 cladogramas mais parcimoniosos com 635 passos (os autores haviam encontrado apenas 12 cladogramas mais parcimoniosos). Os dois crocodilos se alojaram como grupo irmão de *Simosuchus*, dentro dos notossúquios que para os autores são *Araripesuchus gomesii* e *Araripesuchus patagonicus* e seu grupo irmão.

A utilização de diferentes grupos externos, caracteres e táxons em geral levou a posicionamentos diferentes em análises de outros autores. Esta situação era esperada, visto que pequenas modificações operacionais podem levar a grandes diferenças de posicionamento.

Independente do posicionamento específico dentro do grupo, é importante ressaltar que ambos são representantes dos notossúquios em todos os casos, havendo congruência em todas as análises.

10.3 Comparações morfológicas entre Crocodilo I, Crocodilo II e os demais Notossúquios

Os dois materiais foram encontrados em locais distintos, ambos provêm de blocos distintos e com alguns elementos articulados no caso do Crocodilo I. Isto aliado ao fato de não haver repetição de peças ósseas é um bom indício de que se trata de ossos de um mesmo indivíduo nos dois casos.

No tocante à preservação, os dois materiais apresentam excelentes condições, estando representados por fragmentos, pois a coleta não foi feita por paleontólogos.

10.3.1 Crânio

Apesar de não estar preservada, a porção mais anterior do crânio do Crocodilo II, indica narinas terminais ou subterminais. No Crocodilo I, apesar de o focinho estar danificado em sua porção mais anterior, as narinas foram terminais. Estas características tem sido associadas à uma vida terrícola (WOODWARD, 1896; GASPARINI, 1971; BONAPARTE, 1991).

O focinho tanto no Crocodilo I quanto no Crocodilo II apresenta-se mais alto do que largo, sendo quase tubular no segundo. Estas características são conspícuas em notossúquios como *Mariliasuchus*, *Notosuchus*, *Sphagesaurus* e *Uruguaysuchus*.

Em *Notosuchus*, uma ampla zona acima da borda alveolar na maxila é desprovida de ornamentação, indicando a presença de tecidos moles que virtualmente fechariam a boca e impediriam a perda de alimento durante o processamento. A projeção medial e interna da borda alveolar indica a existência de lábios bem desenvolvidos (BONAPARTE, 1991). Esta característica tem sido identificada em outros notossúquios como *Mariliasuchus* e Crocodilo II.

A fenestra pré-orbitária em notossúquios parece apresentar uma tendência à diminuição e ao completo desaparecimento. Os mais basais como *Araripesuchus*

(lembrando que o referido táxon não figura em todas as análises como notossúquio basal), apresentam uma fenestra ampla em relação à órbita, enquanto alguns como *Mariliasuchus* e *Comahuesuchus* não apresentam a estrutura. O holótipo (UFRJ-DG-50-R), um exemplar juvenil, apresenta algo que parece ser uma fenestra pré-orbitária, mas os exemplares adultos não (URC-67 e URC-68). Outros apresentam uma fenestra de tamanho bem menor que a órbita, como *Anatosuchus*, *Candidodon* e *Malawisuchus*. No Crocodilo I esta estrutura está presente, mas é bem menor do que a órbita.

A fenestra temporal superior é mais ampla em *Notosuchus* do que em *Araripesuchus*. Em *Simosuchus* a estrutura é bastante modesta. Em geral esta estrutura apresenta-se bastante variável no grupo.

O palato do Crocodilo I é muito semelhante aos de *Notosuchus* (exemplar MUCPV 35) e de *Mariliasuchus* (como figurado por Andrade, 2005). A fenestra subocular é parecida no formato, apresentando borda anterior arredondada e borda posterior afilada. Os três também apresentam fenestras maxilo-palatinas, indicando possível relacionamento. No geral, o palato de *Araripesuchus* e Crocodilo II parecem ser mais amplos (mais largo e mais longo) que o do Crocodilo I.

O caráter 23 (exposição do vômer no palato) em *Simosuchus* apresenta o estado 0 (vômer exposto entre pré-maxilas e maxilas), mas de maneira derivada. Neste caso, o vômer está exposto no palato, pois separando a porção posterior das maxilas está uma projeção anterior do pterigóide. Em *Protosuchus* e *Dibothrosuchus* as porções posteriores das maxilas não se encontram e permitem ao vômer estar exposto no palato.

As fenestras suborbitais no Crocodilo I são mais amplas do que em *Mariliasuchus*, apresentando formato semelhante.

As coanas do Crocodilo I são bastante semelhantes àquelas observadas em *Mariliasuchus*, com formato triangular e margem anterior mais baixa do que a margem posterior (ANDRADE, 2005; ANDRADE & BERTINI, 2005). O septo que separa as coanas no Crocodilo I é dividido na porção anterior e bastante fino ao longo de seu comprimento, enquanto em *Mariliasuchus* é mais largo e não apresenta divisão.

As coanas do Crocodilo I são muito amplas, uma vez que as projeções posteriores dos palatinos que formam a borda anterior seguem em direção descendente e os pterigóides que formam a borda posterior estão em posição mais elevada. Em geral, as coanas de outros notossúquios como *Araripesuchus* e *Sphagesaurus* apresentam-se alongadas, apesar de, no último, a região estar bastante danificada.

O palatino no Crocodilo I é semelhante ao de *Mariliasuchus*, sendo projetado em forma de laça entre o ectopterigóide e o pterigóide em vista ventral. Já em *Notosuchus*, o ectopterigóide não permite o contato entre palatino e pterigóide, intrometendo-se na barra palatina.

O côndilo occipital do Crocodilo II é semelhante ao de *Notosuchus* (**Figura 75b**), voltado para baixo e pequeno e delicado em relação ao tamanho do crânio.

Julgando-se pelo desenho da estrutura do basioccipital e exoccipitais, e pela base do forame magno do Crocodilo II, podemos determinar que o côndilo está voltado para baixo como em outros notossúquios apesar da estrutura estar isolada.

O aparente côndilo duplo do Crocodilo II na verdade representa os exoccipitas, que recobrem parte do basioccipital lateralmente emprestando aspecto dividido. A estrutura se apresenta da mesma maneira como figurado por Bonaparte (1991) em *Comahuesuchus* (**Figura 49**).

10.3.2 Mandíbula

A mandíbula nos notossúquios, acompanhando a estrutura do crânio, apresenta diversas formas em vista ventral: em forma de V bastante afilada na região anterior, ou em forma de U, lembrando uma ferradura.

A mandíbula dos dois novos crocodilos afila abruptamente no contato dos dentários, na altura entre o 5° e 6° dentes do dentário.

Em geral são altas na região da fenestra e baixas anteriormente, ainda que inclinadas para cima em alguns gêneros. Em *Anatosuchus*, *Simosuchus* e *Comahuesuchus* possuem forma de U, sendo os ramos muito divergentes. Já no Crocodilo I, Crocodilo II, *Mariliasuchus* e *Notosuchus*, a mandíbula é bastante afilada na ponta e inclinada para cima. Em *Sphagesaurus* esta estrutura é afilada na região da sínfise e bastante robusta quando comparada com os anteriores.

Em *Simosuchus* a mandíbula chega a ter um contorno quadrangular e é alta em toda sua extensão, apresentando uma morfologia aberrante mesmo dentro do contexto dos notossúquios com toda sua variabilidade.

A condição vista no esplênio do Crocodilo I e Crocodilo II é semelhante àquela de *Araripesuchus gomesii*, *Araripesuchus wegneri* e *Uruguaysuchus aznarezi*, com este osso participando da sínfise de maneira expressiva.

Em todos os táxons analisados, os espleniais não estão fundidos. Quando estes ossos alcançam a sínfise estão ligados por uma sutura bastante evidente. Apenas no Crocodilo II estes ossos são fusionados, sendo então uma apomorfia para este táxon.

Na superfície lateral do dentário do Crocodilo I e Crocodilo II como em outros notossúquios (e.g., *Mariliasuchus*) ocorre uma região sem esculturação abaixo da série dentária. E no limite inferior desta faixa ocorrem pequenos forames. Esta característica como já citado pode estar ligada às partes moles responsáveis por impedir a perda de alimento durante o processamento.

10.3.3 Dentição

Com relação à dentição, devemos salientar uma discussão a respeito dos termos multicuspidado, serrilhado e crenulado. Todos os três aparecem na bibliografia e, se não definidos, remetem o leitor a uma idéia errônea a respeito de seu significado. Além disto, trabalhos antigos não deixam claro o conceito de crenulado, que parece ser o mesmo que serrilhado.

O termo multicuspidado remete a grandes estruturas projetadas em relação ao layout do dente. Serrilhado refere-se a pequenas estruturas em série, fornecendo ao dente uma superfície em linha cortante. Já o termo crenulado representa pequenas projeções mais distantes umas das outras, mas também em linha, que não teriam uma função de corte tão pronunciada quanto a anterior. No entanto, a diferença pode ser apenas com relação ao tamanho, sendo a ordem decrescente: multicuspidado; serrilhado; crenulado. Os termos devem ser definidos com cuidado, pois podem remeter a análises cujos resultados podem não ser confiáveis.

Não é possível comprovar se o corte do alimento no Crocodilo I ocorria como em *Mariliasuchus*, mas podemos cogitar que sim por conta da implantação dos dentes maxilares da face ser semelhante.

Os dois crocodilos do Mato Grosso apresentam dentes maxilares e dentários posteriores semelhantes aos de *Mariliasuchus*, com a diferença de que os do Crocodilo I são mais delicados, de coroa mais estreita (lado labial mais convexo e lingual mais plano), os do Crocodilo II são mais robustos (lado labial mais convexo e lingual mais plano) e os de *Mariliasuchus* bastante bulbosos e intumescidos.

O padrão de estriações no Crocodilo I é mais delicado do que o apresentado por *Mariliasuchus* (Zaher *et al.*, 2006).

Os dois dentes mais anteriores do dentário no Crocodilo I e Crocodilo II são procumbentes, apontando para frente e para fora (indicados pela inclinação da raiz do dente quando este não apresenta a coroa).

No dentário os três últimos dentes estão implantados em uma calha única no Crocodilo I, visíveis no lado direito, como ocorre em *Araripesuchus gomesii*, *Araripesuchus buitreaensis* (POL & APESTEGUIA, 2005) e *Notosuchus terrestris*.

Em *Notosuchus*, a fileira de dentes mandibulares, longe da borda externa do dentário, é ladeada por uma grande área sem ornamentação, como em dinossauros saurísquios e terápsidos Traversodontidae, certamente uma adaptação para o desenvolvimento de tecidos moles que fecham lateralmente a cavidade bucal, impedindo a perda de alimento no processamento (BONAPARTE, 1991).

No dentário direito bem preservado do Crocodilo I é possível observar esta feição, ou seja, a porção do dentário próxima à borda alveolar está voltada medialmente e não possui ornamentação, especialmente na porção posterior, o que pode indicar a presença de lábios, principalmente nesta área onde ocorrem os dentes inclinados em relação ao eixo principal do corpo.

A diferenciação dentária indica funções distintas para cada dente. De modo geral, dentes anteriores procumbentes, projetados para frente e para fora, serviriam apenas para apreender, enquanto os caniniformes serviriam para apreender, perfurar, rasgar e segurar a presa. Os pós-caninos, por sua vez, teriam a função de processar o alimento. Estes últimos são os que mais variam. Existem espécies em que os pós-caninos são especializados para corte e outras onde os mesmos servem para moer, ou simplesmente cortar folhas (RUSCONI, 1933; CARVALHO, 1988; GOMANI, 1997; BONAPARTE, 1991; BUCKLEY *et al.*, 2000).

Dentes pós-caninos espatulados, com raízes mais largas, teriam servido para suportar uma maior pressão, levando a uma maior estabilidade. Neste sentido, em qualquer dos táxons analisados, o alargamento dos dentes, incluindo aí um alargamento da raiz deve representar um avanço no sentido de suportar forças verticais desenvolvidas quando as séries são aproximadas, apesar de nem sempre ocorrer oclusão. Esta feição é observada em *Malawisuchus* (GOMANI, 1997). Esta interpretação pode indicar uma dentição especializada não só em processar alimento,

mas quebrar ossos e obter alimento altamente nutritivo, já que estas funções exigiriam estabilidade e força.

A raiz dos dentes em *Uruguaysuchus* apresenta uma compressão lateral e em alguns casos é percorrida por um profundo sulco do ápice à base no lado lingual (**Figura 130b**). Esta feição pode significar uma incipiente divisão da raiz (RUSCONI, 1933), mas não chega de fato a ser dividida.

Notossúquios, cujos dentes se aproximam de um padrão reptiliano, mantendo basicamente a mesma morfologia e variando apenas em tamanho e levemente na forma, são raros, como o Crocodilo II (dentes com lado labial mais convexo do que o lado lingual) e *Araripesuchus* (dentes comprimidos lateralmente), sendo a maioria fortemente heterodonte.

Em geral, as séries dentárias em notossúquios (exceto em *Comahuesuchus* e *Anatosuchus*) são divergentes e mais largas atrás. Nos notossúquios há uma tendência ao paralelismo das séries dentárias superiores e inferiores, e pode ser observada em *Sphagesaurus* e *Chimaerasuchus*, essencialmente na porção anterior do focinho, no caso. Na porção posterior, as séries dentárias superiores destes *táxons* são abertas, mas não se conhece a porção posterior da mandíbula, no Crocodilo II caso, e no segundo, o que se conhece não permite uma inferência segura.

Dentre as diversas morfologias dentárias apresentadas pelos notossúquios, as mais derivadas em relação a um padrão reptiliano cônico parecem ser as de *Candidodon* e *Malawisuchus*, que tendem para um padrão mamaliano carnívoro e *Chimaerasuchus*, que apresenta especializações no sentido da herbivoria, fato raríssimo entre os crocodylomorfos. Outros, como o Crocodilo I e *Notosuchus*, apresentam dentes achatados lateralmente e serrilhados, com função de corte por cisalhamento. *Sphagesaurus* possui dentes em forma de gota, com a superfície mais estreita voltada para dentro, semelhante ao sistema de corte apresentado por *Notosuchus*.

De acordo com Buckley *et al.* (2000), dentes multicuspidados ocorrem em *Candidodon*, *Chimaerasuchus*, *Malawisuchus*, *Simosuchus* e *Uruguaysuchus*. Apesar dos dentes de *Uruguaysuchus* não terem sido descritos como multicuspidados, existem cúspides distintas arranjadas em uma única fileira, como em *Simosuchus*.

Desta maneira, a morfologia dentária dos pós-caninos de grande diversidade entre os notossúquios apresenta os seguintes padrões:

1. dentes com uma cúspide central e um cingulo cuspidado em *Malawisuchus* e *Candidodon*;

2. dentes multicuspidados semelhantes aos de tritilodontes (**Figura 129**), como em *Chimaerasuchus*;
3. dentes com coroa comprimida e obliquamente disposta, como em *Notosuchus* e *Sphagesaurus*;
4. dentes crenulados semelhantes com face labial mais convexa e face lingual mais plana, como em *Mariliasuchus*, Crocodilo I e Crocodilo 2;
5. dentes em forma de folha, como em *Simosuchus* e, em menor grau, em *Uruguaysuchus*;
6. dentes essencialmente cônicos para apreensão, como em *Anatosuchus* e *Comahuesuchus*;
7. dentes essencialmente achatados labio-lingualmente, serrilhados ou não, como *Araripesuchus buitreaensis*, *A. gomesii*, *A. patagonicus* e *A. wegneri*.

Os dentes molariformes de *Chimaerasuchus* lembram os pós-caninos superiores dos Tritylodontidae (**Figura 129**), cinodontes não-mamalianos do Eo e Mesojurássico. As cúspides dos molariformes inferiores provavelmente acomodavam-se entre as fileiras dos superiores. Como nos Tritylodontes, as bordas cortantes côncavas reversas devem ter se encontrado durante o fechamento da mandíbula, aproximando-se e fechando um espaço ovóide durante a oclusão. Esta reversão da curvatura limitou a área de contato e maximizou a pressão entre os dentes e a comida (WU *et al.*, 1995) (**Figura 129**).

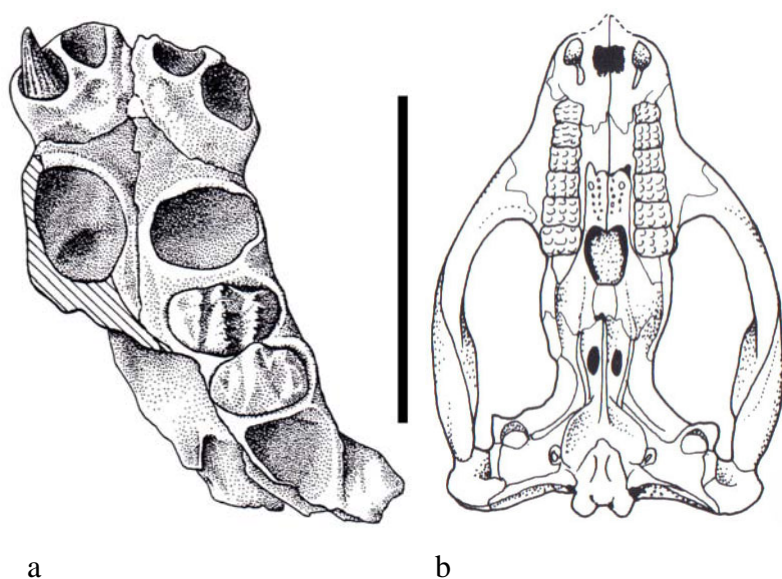


Figura 129 - Comparação dos dentes pós-caninos de *Chimaerasuchus* com os de *Oligokyphus*, um tritilodonte, crânios em vista ventral (modificadas de WU & SUES, 1996 e BENTON, 2000 respectivamente). Escalas: 5 cm.

A morfologia dentária de *Sphagesaurus* apresenta uma série de características indicando um mecanismo de alimentação inesperado para um crocodiliforme, como o contato dos dentes na oclusão (como ocorre também em *Notosuchus*), o movimento ânteroposterior da mandíbula e um padrão de oclusão unilateral alternado, onde cada lado da mandíbula poderia sofrer oclusão de cada vez, uma feição característica de mamíferos. De acordo com Pol (2003), isto está evidenciado pelo padrão de facetas de desgaste e pelo tipo de estriação observada nas superfícies da dentina e do esmalte, bem como no encaixe de apenas um lado da fileira de dentes maxilares por vez, por serem mais abertas e separadas das séries inferiores.

Os dentes de *Simosuchus* e *Uruguaysuchus* parecem-se bastante com os pós-caninos do cinodonte *Riograndia* (BONAPARTE *et al.*, 2001), achatados buco-lingualmente (**Figura 130**).

Em relação à dentição, os mais mamalianos dos crocodilomorfos analisados são *Candidodon* e *Malawisuchus*, que possuem uma dentição molariforme com uma cúspide central e uma espécie de cingulo (CARVALHO, 1994; CARVALHO & CAMPOS, 1988; GOMANI, 1997), altamente adaptada ao processamento de alimentos (**Figura 131a, b e c**). Os dois padrões dentários são bastante parecidos com os de cinodontes avançados como aqueles pertencentes ao grupo dos triteledontes (GOW, 1980; BENTON, 2000) (**Figura 131**).

A causa desta convergência estaria ligada aos hábitos alimentares destes dois gêneros, com um processamento maior do alimento antes da ingestão, mostrando uma grande distância das formas reptilianas que normalmente não costumam processá-lo na boca.

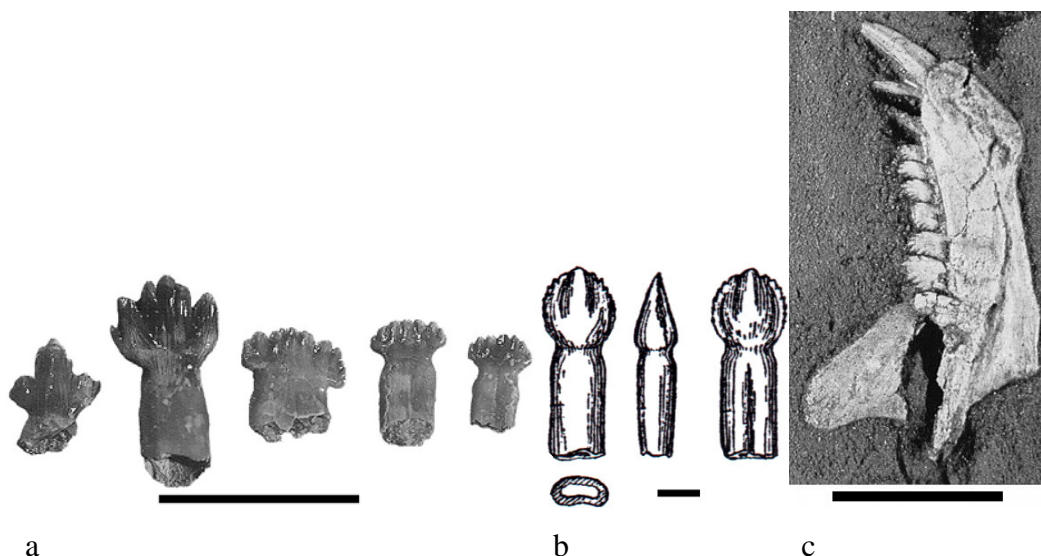


Figura 130 - Comparação entre dentes de *Simosuchus* (a), mostrando a série dos mais anteriores (esquerda) para os mais posteriores (direita) e dente pós-canino de *Uruguaysuchus* (b) em vistas labial, mesial, lingual (da esquerda para a direita) e corte na altura da raiz com os pós-caninos do cinodonte *Riograndia* (c) mostrando achatamento buco-lingual e cúspides arranjadas em fileira (modificadas de BUCKLEY *et al.*, 2000, RUSCONI, 1933 e BONAPARTE *et al.*, 2001 respectivamente). Escalas: 1 cm (a, c); 2 mm (b).

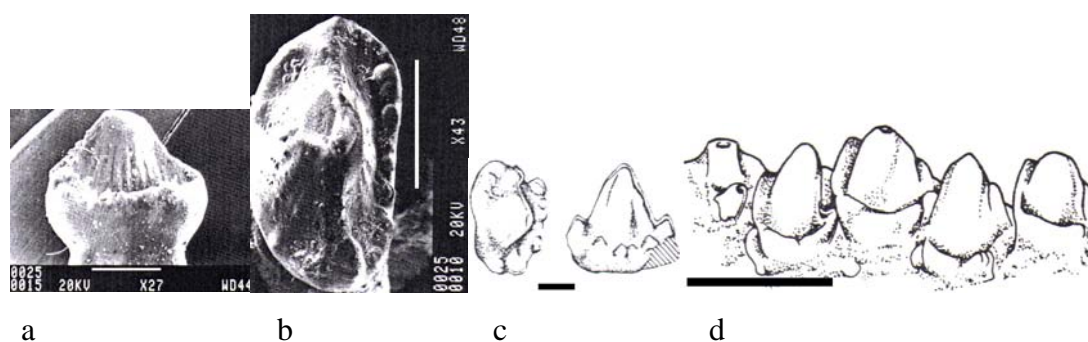


Figura 131 - Dentes pós-caninos de *Candidodon* (a, b) em vistas medial e oclusal, dente multicuspidado do dentário de *Malawisuchus* (c) em vistas oclusal e bucal, comparados com os dentes pós-caninos superiores do cinodonte *Pachygenelus* (d) (modificadas de CARVALHO, 1994, GOMANI, 1997 e BENTON, 2000 respectivamente). Escalas: 1 mm (a, b, d); 2 mm (c).

Neste ponto, não apenas as semelhanças entre os notossúquios, mas as convergências dentárias e cranianas com os cinodontes podem apontar para um metabolismo elevado nos notossúquios, tal como é proposto para os últimos, uma vez que o processamento da comida já na boca aceleraria o processo de digestão, disponibilizando mais rapidamente - e de maneira mais eficiente - o alimento.

Contrariamente ao que seria normal para os répteis, alguns notossúquios (e.g., *Notosuchus* e *Sphagesaurus*) podem ter desenvolvido poucas ou apenas uma dentição.

Esta conclusão possui base no intenso desgaste, que só poderia ter sido provocado depois de considerável tempo de oclusão. Além do que, esta característica mostra uma oclusão bastante precisa, com extremo controle sobre a mastigação. É necessário lembrar que uma substituição como a dos répteis certamente levaria a imperfeições na linha de corte e diminuição da funcionalidade do sistema como um todo.

Como observado por Ortega *et al.* (2000) em *Araripesuchus patagonicus*, não existem variações de tamanho nas séries dentárias referentes à substituição como ocorre nos Eusuchia. Esta afirmação está de acordo com o proposto acima.

Um achado recente (NYDAM *et al.*, 2000) mostra dentes mamaliformes em um lagarto do Cretáceo e os autores sugerem o retardamento da substituição como um importante fator para um processamento oral mais eficiente do alimento. Desta maneira a proposta de notossúquios com uma única ou poucas denticões não foge ao observado em outros répteis.

Os dentes superiores de alguns exemplares de *Notosuchus* (s/nº Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”) desgastados internamente e os inferiores desgastados externamente (BONAPARTE, 1991) podem apontar para pouca substituição dentária, uma vez que são de tamanho relativamente uniforme e possuem as faces desgastadas em série, formando um plano de corte. Isto implica que seria necessário que todos os dentes se desgastassem igualmente (o que levaria um certo tempo) para que o sistema de corte funcionasse corretamente.

Com relação à substituição dentária, mamíferos são caracterizados por um padrão limitado, enquanto répteis, por outro lado, tipicamente substituem seus dentes continuamente ao longo da maior parte de suas vidas (HOPSON, 1964).

Em *Thrinaxodon*, a substituição dentária é alternada e contínua durante toda a vida (CROMPTON, 1995), porém, em tritilodontes, a substituição dos dentes pós-caninos é grandemente reduzida (HOPSON, 1964).

No Crocodilo I, aparece um dente de substituição abaixo do e internamente ao caniniforme superior direito, como em *Thrinaxodon* (o dente de substituição não está posicionado lingualmente em relação ao mais velho). O fato de o dente antigo ser eliminado, conforme o dente novo se desenvolve, pode significar que o animal não poderia ficar sem a função exercida pelo dente, ou seja, assim que o antigo cai o novo desponta e assume seu lugar, minimizando efeitos indesejáveis decorrentes da demora no desenvolvimento de um novo dente.

No Crocodilo II, dentes de tamanho muito distinto como observado entre o terceiro e o quarto do dentário direito podem indicar substituição típica de crocodilianos, porém, devemos lembrar que os dentes posteriores não estão preservados e é neles que está concentrada boa parte da funcionalidade do sistema dentário.

Em cinodontes como *Thrinaxodon*, quando as mandíbulas eram fechadas, os pós-caninos inferiores ficavam medialmente em relação aos superiores, mas não entravam em contato. Eles serviam apenas para perfurar a comida (CROMPTON, 1995). De um modo análogo, em notossúquios, a dentição inferior fica medialmente em relação à superior, mesmo em casos em que existe oclusão, como *Sphagesaurus* (POL, 2003).

Mariliasuchus apresenta os dentes anteriores da pré-maxila e dentário fortemente procumbentes, praticamente em posição horizontal. Esta condição também aparece, embora em um grau menor, no Crocodilo I e Crocodilo II, como indicado pela seção transversal da raiz. Ainda não existe uma explicação satisfatória para este aspecto da biologia dos notossúquios, mas aparenta estar ligado à apreensão de itens alimentares. Vasconcelos & Nobre (2001) atribuem esta feição à apreensão de alimentos como nos suínos, em que os dentes servem para revolver o solo em busca de alimento. O desgaste observado em dentes do dentário de *Mariliasuchus* (MZSP-PV 50), formando uma faceta ventral do ápice à metade do dente aproximadamente, permite sustentar que tenham servido para escavação.

Esta condição de dentes anteriores procumbentes ocorre também em vários cinodontes, tais como *Riograndia guaibensis* (BONAPARTE *et al.*, 2001), bem como em *Langobardisaurus* um lagarto fóssil do Triássico (RENESTO & DALLA VECHIA, 2000) (**Figura 132**).

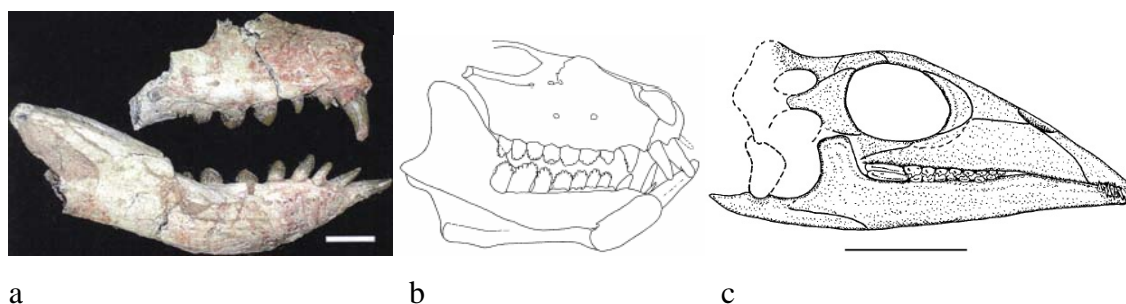


Figura 132 - Dentição procumbente em (a) *Mariliasuchus* (notossúquio), (b) *Riograndia* (cinodonte) e (c) *Langobardisaurus* (lagarto) (modificados de ANDRADE, 2005; BONAPARTE *et al.*, 2001; RENESTO & DALLA VECHIA, 2000). Escalas 1 cm (a e c) e sem escala (b).

Os dentes maxilares posteriores do Crocodilo I apresentam uma característica bastante diferente e que não pode ser observada com facilidade em outros exemplares por necessitar uma seção longitudinal na altura da raiz. Este táxon apresenta raiz inclinada em relação ao eixo principal do corpo, mas linha de corte (bordas crenuladas) longitudinal a este eixo.

No Crocodilo II, a dentição levemente heterodonte lembra a dos cinodontes carnívoros mais antigos, nos quais a dentição pós-canina não era muito diferenciada (em comparação com cinodontes mais avançados) (**Figuras 130 e 131**) e os dentes não possuíam superfícies de desgaste derivadas de oclusão.

Os dentes do Crocodilo II são mais facilmente comparáveis com os de baurussúquios ou dinossauros terópodos (e.g., *Albertosaurus*), que em seção lateral também apresentam a porção lingual mais plana e a porção labial mais convexa (FARLOW & BRINKMAN, 1994). Sua função era então relacionada ao dilaceramento de carne.

Com relação a esta seção, podemos concluir que as formas dentárias em notossúquios são extremamente diversificadas, mas continuam sendo formas crocodilianas, com raiz única e cúspides mais modestas do que em cinodontes.

10.3.4 Esqueleto axial

Mais raramente preservados, ou preservados, mas não figurados nas descrições, restos pós-cranianos poderiam ajudar a compreender a evolução dos notossúquios, grupo cuja variação morfológica é enorme em relação ao crânio, mandíbula e dentição.

Nos crocodylomorfos analisados, algumas vezes é possível setorizar a coluna e distinguir entre regiões torácicas (com costelas livres) e “lombares” (com costelas fundidas ou sem costelas) (HOFFSTELTER & GASC, 1969) quando o esqueleto axial se encontra preservado (e.g., *Araripesuchus gomesii*, *Notosuchus terrestris*). Esta informação é particularmente verdadeira no caso dos notossúquios.

Comparadas com as de *Araripesuchus* (AMNH 24450) e *Notosuchus* (POL, 2005), as vértebras do Crocodilo I parecem ser dorsais anteriores, não apenas pela presença de longas costelas dicocéfalas, mas pela presença de dois pequenos tubérculos na borda anterior do centro, em vista ventral, que indicam a base da hipapófise, que deveria ter sido de pequenas dimensões nestas vértebras. De acordo com Pol (*op. cit.*)

para *Notosuchus terrestris*, a diapófise muda gradualmente de posição ao longo da coluna e a orientação de seu maior eixo passa de lateroventral na 4^a para lateral na 8^a e 9^a. Na 4^a vértebra a diapófise está logo acima da sutura neurocentral, enquanto na 8^a está bem mais acima, na metade do caminho entre a sutura neurocentral e a base do arco neural. Além disso, Na 4^a vértebra, a diapófise está próxima da margem anterior do arco neural, passando a ter posição mais central na 8^a. A estrutura da diapófise, na primeira vértebra preservada de Crocodilo I (**Figura 26**), mais estreita, de posição alta no arco e voltada lateralmente, permite sustentar a posição de que a mesma seria uma dorsal anterior.

Julgando-se pelas proporções e pela distância entre tubérculo e capítulo no Crocodilo I, as costelas parecem ser de posição truncal anterior, corroborando as informações que indicam vértebras dorsais anteriores.

O canal neural, nas vértebras do Crocodilo II, é bastante amplo, como no Crocodilo I, sendo o arco neural bastante alto nas vértebras cervicais e dorsais.

A vértebra inclinada do Crocodilo II (**Figuras 35a, 36a, e 38**) aparenta ser uma cervical anterior, apesar de estar deformada e faltando diapófises e parapófises. Aquelas com diapófises robustas e projetadas para baixo indicam serem cervicais posteriores. Aquelas com parapófises amplas e de alta inserção no centro apontam para vértebras dorsais anteriores, na comparação com *Araripesuchus gomesii* e *Notosuchus terrestris* (Pol, 2005).

As vértebras mais curtas do Crocodilo II (**Figura 36**) apresentam estrutura mais robusta e uma grande quilha ventral, que atravessa o osso anteroposteriormente, de uma superfície articular à outra, enquanto as mais longas não apresentam a quilha e são mais estreitas e de constituição leve. Esta quilha é bastante estreita no meio do centro, tornando-se mais larga conforme se dirige à superfície articular. Em três das quatro vértebras mais curtas parcialmente preservadas do Crocodilo II é possível perceber uma graduação entre a distância da parapófise à diapófise, com parapófise em posição baixa no centro. Certamente, por conta destas características, pode-se assumir que são cervicais posteriores.

As primeiras cervicais possuem parapófises em posição muito baixa e diapófises voltadas para baixo, no lado anteroventral do centro (BUCKLEY & BROCHU, 1999), indicando que algumas das vértebras encontradas pertencem a esta porção da série. Da mesma maneira, vértebras cervicais posteriores de *Notosuchus terrestris* (Pol, 2005)

assemelham-se às do Crocodilo II, apresentando diapófises voltadas para baixo e parapófises de posição relativamente baixa.

As outras vértebras, mais estreitas e longas parecem ser dorsais posteriores (**Figura 37**), pois não possuem parapófise na superfície lateral do centro e também não possuem as superfícies ventrais para ligação do arco hemal. Comparadas com as de *Araripesuchus* (AMNH 24450), as vértebras mais alongadas do Crocodilo II parecem ser posteriores na série, pelo formato.

Nas vértebras dorsais posteriores do Crocodilo II o canal neural é mais estreito e na superfície ventral não ocorre uma crista mediana característica das vértebras mais anteriores (cervicais e dorsais anteriores).

Com relação à maturidade do Crocodilo II, pode ser dito de acordo com Brochu (1996), que o fato das vértebras pré-sacrais posteriores apresentarem sutura entre arco e centro fechada indica idade adulta apesar das cervicais / dorsais anteriores ainda não estarem fechadas.

O fato do fechamento das suturas neurocentrais mostrar uma distinta seqüência póstero-anterior nos dá um critério independente do tamanho para acessar maturidade relativa (HOFFSTELTER & GASC, 1969; BROCHU, 1996).

Nos dois novos crocodiliformes encontrados, as vértebras preservadas, tanto cervicais posteriores e dorsais anteriores quanto dorsais posteriores, apresentam suturas neurocentrais abertas.

10.3.5 Membros e cinturas

Crocodilos vivos utilizam uma grande variedade de posturas durante a locomoção. Por intercalarem postura ereta e espreguiçada (**Figura 133**), os crocodilos vivos têm sido considerados, freqüentemente, como intermediários funcionais entre os antigos répteis com postura do tipo espreguiçado e dinossauros e pássaros com postura ereta (BRINKMAN, 1980 *apud* PARRISH, 1987).

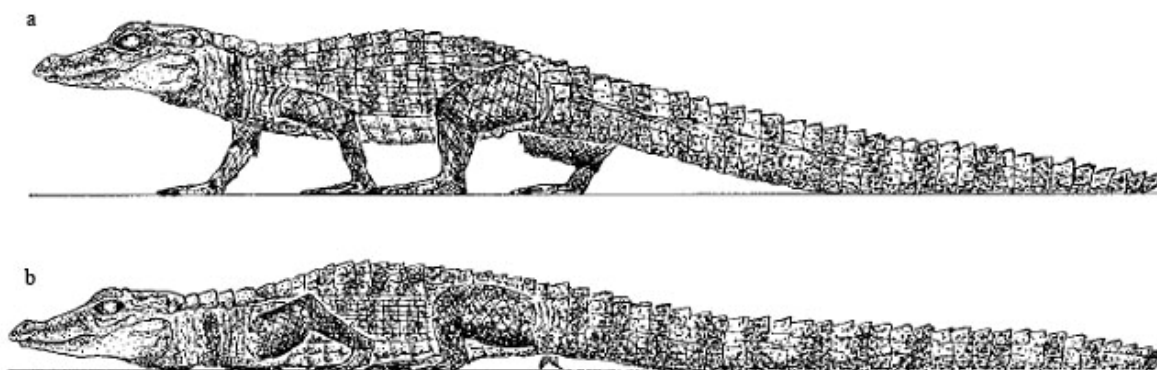


Figura 133 - Andar alto (a) e andar espreguiçado (rastejante) (b) em aligátore durante a locomoção. A postura elevada geralmente é utilizada em deslocamentos em terra firme, enquanto a segunda é comum em substratos molhados (REILLY & ELIAS, 1998).

Entretanto, os crocodylomorfos mais antigos e os notossúquios já se encaixam em um paradigma locomotor ereto. Em arcossauros de andar ereto, as três juntas do tornozelo (superior: entre tibia-fíbula e astrágalo-calcâneo; média: entre astrágalo-calcâneo e tarsais proximais; inferior: entre tarsais proximais e tarsais distais) estão num mesmo plano, paralelo ao plano sagital, permitindo apenas movimentos simples e num mesmo plano, como os de uma dobradiça (PARRISH, 1987). Este arranjo mecânico indica que os membros, nesses crocodilos primitivos, se moviam paralelamente à coluna vertebral (e esta deveria ondular verticalmente, como ocorre nos mamíferos), já em formas como *Terrestriisuchus* e *Protosuchus*. Por outro lado, nos crocodilos atuais, as três juntas do tornozelo são oblíquas umas em relação às outras (PARRISH, *op. cit.*) refletindo o andar preferencialmente rastejante, com as patas projetadas lateralmente e a coluna ondulando no plano horizontal (REILLY & ELIAS, 1998).

Os membros anteriores de *Notosuchus* não são muito menores do que os posteriores, como ocorre em *Araripesuchus*. Esta característica certamente reflete diferenças de postura entre os dois táxons e levanta a questão de que podem existir diferenças posturais dentro do grupo.

O úmero do Crocodilo I é muito semelhante ao de *Araripesuchus* e ao de *Mariliasuchus*, em forma e proporções, sendo também bastante grácil e indicando locomoção similar.

A crista deltopeitoral é bem desenvolvida em *Candidodon* e *Malawisuchus* (NOBRE, 2004; GOMANI, 1997) e em *Mariliasuchus*. Infelizmente a estrutura não se encontra preservada nem no Crocodilo I e nem no Crocodilo II.

O úmero em *Candidodon* (NOBRE, 2004) e *Malawisuchus* (GOMANI, 1997) apresenta a epífise proximal mais discreta do que em formas como Crocodilo I, Crocodilo II e *Uruguaysuchus* (RUSCONI, 1933). Nestas formas a porção anterior do úmero apresenta expansão medial pronunciada, com forma triangular.

Em comparação com Crocodilo I, a porção proximal do úmero de Crocodilo II é mais robusta. A articulação proximal é maior e a superfície articular medial, inclinada em relação à principal, é menos inclinada do que no Crocodilo I e próxima da situação observada em *Alligator mississippiensis* (**Figura 134**).

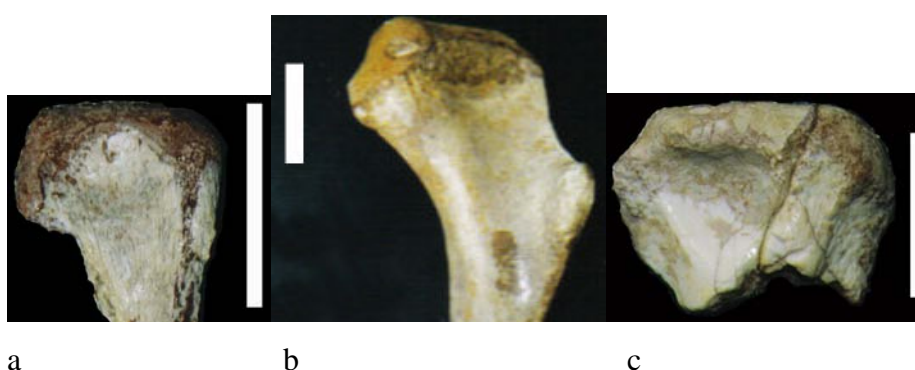


Figura 134 - Epífise proximal dos úmeros esquerdo do Crocodilo I (a), esquerdo de *Alligator mississippiensis* (b) e direito do Crocodilo II (c) em vista anterior (a e b) e posterior (c), mostrando a inclinação da superfície articular medial (fotos do autor). Escala: 2 cm.

A fossa na região ântero-dorsal / posterior do úmero do Crocodilo II possui formato triangular com um de seus vértices voltado para trás e é bastante escavada. Em comparação com o Crocodilo I, o úmero do Crocodilo II possui uma fossa muito mais pronunciada na superfície ventral (medial). Porém, outros crocodiliformes como *Mariliasuchus amarali* possuem uma fossa bastante pronunciada.

Os caracteres 59 e 60 são em parte concordantes, mas trata-se de duas estruturas distintas, o processo anterior do ílio e a exclusão do púbis do acetábulo respectivamente. Em crocodilos onde o processo anterior do ílio é pequeno, o púbis participa do acetábulo e onde o processo anterior do ílio é grande, o púbis pode ou não participar do acetábulo, mostrando que o grupo suportado por estes dois caracteres não indica necessariamente sobreposição.

Os s Crocodylomorpha, em relação aos antigos arcosauros (e.g., *Proterosuchus*) possuem acetábulo mais profundo - e mesmo perfurado - em alguns grupos, além de uma proeminente porção anterior da lâmina ilíaca, projetando a origem do músculo

iliofemoralis anteriormente e incrementando sua vantagem mecânica como protrator do fêmur. Também a expansão dos elementos pélvicos ventralmente, movendo a origem dos protratores e retratores femorais, aumentava sua vantagem mecânica. Nestes animais, leves e ágeis, o ílio era verticalmente orientado e o acetábulo colocado lateralmente (PARRISH, 1987). Todas estas características estão associadas com o aumento de mobilidade e andar ereto. Nos notossúquios, as cinturas pélvicas preservadas (RUSCONI, 1933; HECHT, 1991; WU & SUES, 1996; ORTEGA *et al.*, 2000) indicam que o ílio era uma placa relativamente ampla, sugerindo uma grande área para ligação muscular do *iliotibialis* e do *iliofemoralis*. O ísquio, também amplo e longo, possuía uma grande superfície para ligação do músculo adutor do fêmur (*aductor femoris*). Em conjunto, estas características apontam para uma ampla agilidade.

As formas de crocodilomorfos com andar ereto apresentam, no fêmur, o desenvolvimento de uma cabeça distinta, medialmente dirigida, e proeminentes côndilos distais posteriormente dirigidos (PARRISH, 1987). Estas características são visíveis naqueles notossúquios onde este osso está preservado, como *Malawisuchus* (GOMANI, 1997) e *Uruguaysuchus* (RUSCONI, 1933).

A escápula em notossúquios possui forma de leque (e.g., *Araripesuchus*, Crocodilo I, *Notosuchus*), com a porção dorsal expandida e uma constrição na base. Já em crocodilos atuais, é alongada dorsoventralmente, formando uma tira lateral com ampla área para ligação muscular na borda anterior e não possui a borda dorsal muito mais amplo do que o ventral.

Estas características mostram que os notossúquios são muito diferentes dos crocodilianos atuais, possuindo características que apontam para grande mobilidade e algum controle da temperatura, além de mecanismos acessórios para aumento da ventilação pulmonar, todas características compatíveis com animais mais ágeis.

10.3.6 Convergências morfológicas entre os notossúquios: reflexo de endotermia?

De acordo com algumas das características apresentadas pelos notossúquios, e. g., corpos leves e ágeis com postura ereta dos membros locomotores e diferenciação da coluna em regiões lombar e torácica e ainda dentição heterodonte, com indicação de processamento de alimento na boca, seria possível cogitar que estes animais (e

eventualmente outros crocodiliformes primitivos) fossem endotérmicos? Em caso afirmativo, esta eventual endotermia poderia ser a causa (por convergência) de um conjunto de feições morfológicas que estariam levando a um falso monofiletismo dos notossúquios? Além disso, todas as características listadas acima (além de outras) ocorrem também - e aí certamente de forma convergente - em outro grupo de tetrápodes sobre o qual se discute uma eventual endotermia: os sinápsidos cinodontes.

Endotermos são aqueles organismos que possuem altas taxas metabólicas em repouso, permitindo a manutenção de uma temperatura corpórea usualmente mais alta do que o ambiente. Eles usam mais oxigênio e precisam de mais “combustível” do que os ectotermos como peixes, lagartos e sapos, por exemplo, com suas baixas e mais variáveis temperaturas corpóreas. Como consequência, os endotermos ganharam capacidade para atividade física extenuante prolongada sem igual nos ectotermos (SUMMERS, 2005). Em senso estrito, endotermia significa manter uma elevada temperatura corpórea pela geração de calor em processos metabólicos. Neste sentido, não é exclusiva de aves e mamíferos, ocorrendo em répteis, peixes, insetos e até plantas (KOTEJA, 2004).

Seymour *et al.* (2004) apontam os corpos ágeis, com ossos delicados e postura ereta - eventualmente bípede - dos crocodilomorfos primitivos cursoriais como características indicativas de endotermia. Porém, este tema é bastante controverso e existem autores que não concordam com estas afirmações (HILLENIUS & RUBEN, 2004).

De acordo com Summers (2005) os ancestrais crocodilianos do Triássico teriam um *diaphragmaticus*, músculo que infla os pulmões, puxando o fígado para trás, da mesma maneira que nos crocodilianos atuais. Logo, Summers (*op. cit.*) sustenta a idéia de que os crocodilos atuais ectotermos, com capacidade limitada para atividade prolongada, podem ter possuído ancestrais endotermos ativos, com artifícios para aumentar a ventilação pulmonar.

O coração dos crocodilianos recentes possui quatro câmaras e também um sistema de desvio da corrente sanguínea, diferente do de outros répteis. Seymour *et al.* (2004) propuseram que os ancestrais dos modernos crocodilos e aligátors foram endotérmicos, motivo pelo qual necessitavam, tal como aves e mamíferos, de um coração de quatro câmaras, para separação da pressão. De acordo com Hillemius & Ruben (2004a), porém, a separação das pressões pulmonar e sistêmica também ocorre em lagartos

monitores e na *Python*, sendo que a presença de um coração de quatro câmaras, apenas, não seria um argumento válido como comprovação de endotermia.

Se tomarmos como base os aligátos recentes, podemos perceber que estes possuem pelo menos quatro músculos primária ou inteiramente envolvidos com a ventilação pulmonar. Estes músculos ajudam a fazer a respiração, independente da locomoção (FARMER & CARRIER, 2000). Em descanso, a expiração é basicamente passiva, mas, durante o exercício, a expiração é claramente um processo ativo. Por outro lado, a inspiração é um processo ativo tanto em descanso quanto em exercício (FARMER & CARRIER, *op. cit.*). Desta maneira, (FARMER & CARRIER, *op. cit.*) suspeitam que estas especializações para a ventilação refletem uma forte seleção, no início da evolução da linhagem dos crocodilianos, para um metabolismo voltado para alta atividade metabólica e uma habilidade de correr e respirar ao mesmo tempo. Assim, a respiração nos aligátos lembra mais a ventilação dos mamíferos ou das aves do que a dos lagartos, sendo que o fluxo de ar inspirado não é interrompido pela locomoção.

Outro argumento que poderia indicar endotermia seria o de que os pássaros utilizam movimento dorsoventral da pelve para efetivar a ventilação da mesma maneira que nos crocodilianos atuais, mostrando que alguma forma de aspiração pélvica pode ser plesiomórfica para os arcossauros (FARMER & CARRIER, 2000).

A respiração diafragmática dos crocodilianos é análoga à dos mamíferos (endotermos), pois os dois sistemas aumentam o volume das cavidades pleurais, deslocando as vísceras caudalmente (FARMER & CARRIER, 2000).

Porém, não há marcadores osteológicos claros da presença de diafragma em fósseis, apenas a inferência de um contraste entre o tamanho das costelas, o que leva a pensar em uma compartimentalização das porções pleural e abdominal. Alternativamente, a morfologia das costelas lombares é correlacionada com especializações posturais e locomotoras em terápsidos, como o advento da flexão dorsoventral (JENKINS, 1971). Esta flexão pode ter ajudado na ventilação pulmonar. Apesar disto, estas características não são provas inequívocas da presença de um diafragma (HILLENUS & RUBEN, 2004b).

Entretanto, Hillenius & Ruben (2004a) acham razoável inferir que o grau de atividade dos crocodilomorfos do Triássico e começo do Jurássico estivesse associado a refinamentos fisiológicos, ao invés de assumir que já fossem endotérmicos.

De acordo com o modelo de evolução da endotermia que enfoca a capacidade aeróbica (BENNETT & RUBEN, 1979 *apud* KOTEJA, 2004) a seleção agiu

diretamente na capacidade de manter um alto nível de atividade locomotora, suportado por mecanismo aeróbico, talvez em um ambiente termicamente neutro. Os ganhos imediatos foram um aumento da habilidade de escapar de predadores e capturar presas (KOTEJA, *op. cit.*), o que seria facilmente selecionável.

De acordo com as características morfológicas apresentadas para os notossúquios é bastante provável que estes possuíssem alguma forma de controle de temperatura e/ou ventilação pulmonar.

HILLENIOUS & RUBEN (2004b) propuseram uma outra maneira de se inferir a presença de endotermia em organismos fósseis, baseada na presença dos turbinais respiratórios. Estes ossos, em endotermos, não funcionam meramente para reduzir a perda de água, mas são essenciais para o resfriamento do cérebro durante períodos de exercício e também agem para reduzir marcadamente a perda de calor, que pode ser associada a elevadas taxas de ventilação pulmonar. Eles permitem maior controle sobre o calor produzido e trocas de água pela respiração e são apresentados por todos os endotermos terrícolas, independentemente do clima que habitam (HILLENIOUS & RUBEN, 2004a, b). Os mesmo autores sustentam ainda que a distribuição desta característica sugere que a mesma foi adquirida independentemente e que a sua redução ou perda é secundária, em cetáceos e pelecaniformes, associadas com certas especializações. Em contraste, nenhum ectotermo possui turbinais. Entre fósseis de mamíferos e sinápsidos não-mamalianos (terocefálios e cinodontes avançados), a presença de turbinais nasais, bem como sua função, é revelada pelo padrão característico de cristas ósseas e cicatrizes de ligação que estão presentes nas paredes da cavidade nasal (HILLENIOUS & RUBEN, 2004b; RODRIGUES, 2006).

Porém, muitas vezes, os turbinais permanecem cartilaginosos e seus contatos ósseos com as paredes internas das maxilas não são tão evidentes. Entretanto, em endotermos atuais, a presença dos turbinais respiratórios é fortemente correlacionada com a expansão, em seção transversal, da área da porção respiratória da cavidade nasal (RUBEN *et al.*, 1996 *apud* HILLENIOUS & RUBEN, 2004b).

Até o momento, não foram encontrados turbinais em crocódilomorfos, mas os notossúquios apresentam a porção respiratória da cavidade nasal bastante ampla e alta, em alguns casos adquirindo, como em *Araripesuchus*, *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, *Crocódilo II* e outros. Este padrão morfológico é muito semelhante ao que se observa também nos cinodontes. Assim sendo, a semelhança morfológica entre os crânios, nos dois grupos, poderia estar refletindo uma convergência fisiológica, com a presença, em

notossúquios, de amplas áreas para abrigar turbinais na região rostral (não necessariamente ossificados) (**Figura 135**).

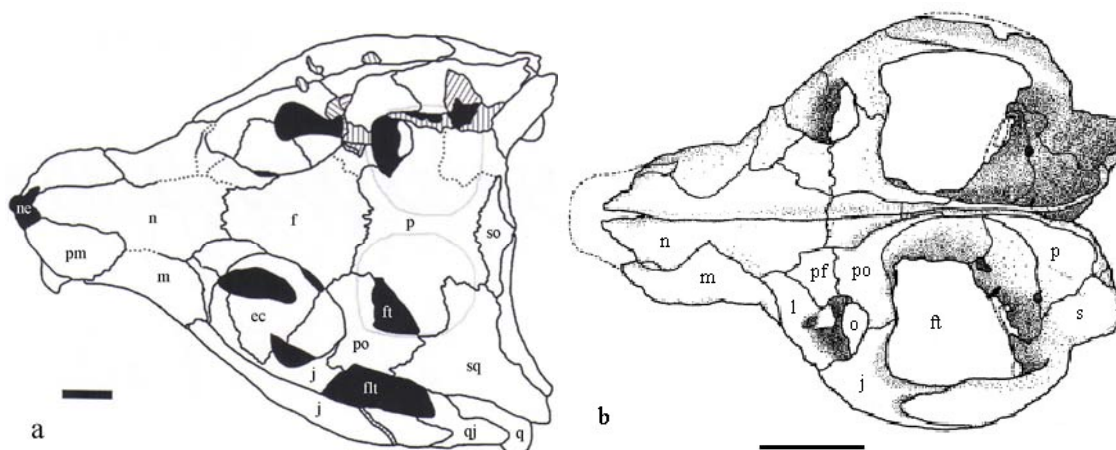


Figura 135 - Crânios de *Mariliasuchus amarali* (a) e *Belesodon magnificus* (b) em vista dorsal (modificados de Zaher *et al.*, 2006 e Abdalla & Giannini, 2002). Escalas: 1 cm (a); 4 cm (b).

Além disso, as epífises totalmente ossificadas dos úmeros dos crocodiformes encontrados no Mato Grosso (**Figura 134**) indicam um crescimento determinado, típico (mas não exclusivo) de organismos endotermos, ao invés do crescimento contínuo característico dos crocodilianos atuais, ectotermos.

A dentição diferenciada verificada nestes crocodiliformes analisados (e.g., *Sphagesaurus*, *Mariliasuchus*, *Candidodon*, *Malawisuchus* e outros) (**Figuras 53, 59, 60, 65**) indica funções diversas como apreensão, corte e inclusive processamento do alimento ainda na boca através de maceração, permitindo ao animal a extração mais rápida da energia contida no mesmo. Esta informação está de acordo com a idéia de que os notossúquios teriam apresentado alguma característica no sentido da endotermia.

Em resumo, os notossúquios (e outros crocodiliformes) apresentam características osteológicas e posturais que apontam para uma fisiologia diferenciada no sentido de manutenção de maiores taxas metabólicas, levando-se em consideração suas relações filogenéticas com crocodilianos modernos e aves. Nesse contexto, uma série de características morfológicas que têm sido consideradas como sinaporfias, em análises envolvendo os crocodiliformes, poderia estar refletindo, na verdade, uma convergência no sentido de um modo de vida mais ativo em diferentes táxons dentro do grupo. Essa questão mereceria uma análise mais aprofundada, em trabalhos futuros.

11. Conclusões

Este trabalho traz uma contribuição ao melhor conhecimento da evolução e da biogeografia dos Mesouecrocodylia basais, com a descrição de duas novas espécies, uma reavaliação das análises filogenéticas pré-existentes sobre os notossúquios e a proposição de uma nova análise.

Os dois crocodilos estudados enquadram-se seguramente entre os notossúquios *sensu* Pol & Apesteguiá (2005), no sentido de possuírem as seguintes características dentro do grupo:

Crocodilo I - junta quadrado-articular localizada ventralmente ao nível da fileira dentária; presença de uma superfície distintamente lisa, acima da margem alveolar, na superfície lateral do maxilar; sete ou menos dentes maxilares; presença de uma barra palatina pósterolateral em forma de bastão.

Crocodilo II - presença de uma superfície distintamente lisa, acima da margem alveolar, na superfície lateral do maxilar, acima da qual ocorrem forames; sete ou menos dentes maxilares.

Uma comparação morfológica entre os diversos táxons de notossúquios revela a ocorrência de diversos tipos de dentição, apontando para as mais diversas dietas, desde a utilização de vegetais a invertebrados, com a configuração de coroas mais complexas naquelas formas apontadas como herbívoras ou onívoras (e.g., *Candidodon*, *Chimaerasuchus* e *Sphagesaurus*). Esta variabilidade, aliada à distribuição estratigráfica dos mesmos táxons, observada na **figura 13**, permite concluir que a dentição é extremamente plástica e evoluiu rapidamente em resposta à pressão seletiva. Nos dois novos crocodilos, as coroas são relativamente simples em comparação com *Candidodon* ou *Chimaerasuchus*, por exemplo.

Estas características relativas à dentição, somadas a outras como postura, presença de uma cavidade nasal relativamente ampla e outras convergências com cinodontes, apontam para uma fisiologia diferenciada, ressaltando que é prudente aguardar a conclusão de estudos mais aprofundados (por exemplo, a partir de tomografias dos crânios de notossúquios) para uma confirmação.

A diminuição do tamanho da fenestra pré-orbitária parece ter sido uma tendência na evolução dos notossúquios, até atingir seu completo desaparecimento em formas como *Candidodon* e *Mariliasuchus* (adultos).

Com relação às análises filogenéticas examinadas, foi possível observar que os resultados tendem a ser bastante influenciados pela metodologia e pelo conjunto de dados analisados, o que, por sua vez, implica na escolha de caracteres que sejam significativos de acordo com o grupo analisado. Desta maneira, fica difícil evitar subjetividade nas análises, pinçando aleatoriamente caracteres de análises anteriores. Isto fica claro observando-se o resultado de outros autores em face daqueles obtidos com as modificações aqui introduzidas. As diferenças, em face da mudança de pontos de vista, podem refletir esta questão, deixando claro que as análises envolvem uma componente subjetiva bastante influente.

Em função dos resultados obtidos através da reanálise da matriz de Martinelli (2003) podemos concluir que tanto o Paup quanto o Nona não encontraram os cladogramas mais parcimoniosos. Porém, o cladograma de consenso de maioria, no Paup, a partir de cladogramas obtidos por busca heurística, foi idêntico ao construído através dos cladogramas obtidos pela busca exaustiva.

As relações filogenéticas evidenciadas nesta análise mostram proximidade das formas do Mato Grosso com *Notosuchus* e *Mariliasuchus*, resumida na relação a seguir: (Crocodilo II (Crocodilo I (*Notosuchus*, *Mariliasuchus*))).

Já a respeito da discussão sobre quais táxons são - e quais não são - notossúquios, nossa análise apontou, como formando um grupo monofilético, os seguintes táxons: ((*Anatosuchus* (*Hemiprotosuchus* (*Uruguaysuchus aznarezi*, *Urugauysuchus terrai*))) *Araripesuchus gomesii*, *Araripesuchus patagonicus*, *Araripesuchus wegneri* (*Libycosuchus* (*Simosuchus* ((*Chimaerasuchus*, *Sphagesaurus*, *Comahuesuchus*) (*Candidodon*, *Malawisuchus* (Crocodilo II (Crocodilo I (*Mariliasuchus*, *Notosuchus*)))))). Restam duas questões para serem resolvidas: primeiramente, a inclusão de *Hemiprotosuchus* nesse grupo, um táxon que não é incluído entre os notossúquios por nenhum autor (possivelmente, características plesiomórficas não utilizadas na análise influenciaram neste resultado), provavelmente representa um artefato gerado pela pequena quantidade de caracteres; a segunda questão refere-se ao fato de *Araripesuchus buitreaensis* ter se alocado mais proximamente ao grupo dos eusuchia do que ao dos notossúquios. Esta segunda situação pode ser decorrente da combinação dos caracteres 4, 19, e 43, que levou *A. buitreaensis* a se distanciar das outras espécies.

Com relação à posição de *Hemiprotosuchus*, o caráter 16-1 (frontais fusionados) mostra que este gênero não faz parte do grupo dos Crocodyliformes.

Para os objetivos do presente trabalho, a análise mostrou que os novos crocodilos descobertos no Mato Grosso são notossúquios, embora o posicionamento de alguns dos outros táxons dentro do grupo ainda possa ser questionado. Para atingir um melhor detalhamento das relações entre os outros notossúquios, entretanto, caracteres mais importantes em sua determinação devem ser definidos para figurar na análise. O fato de, neste trabalho, não terem sido escolhidos caracteres em função de sua “importância” dentro da filogenia do grupo implicou em uma dificuldade de se obter sinapomorfias não-ambíguas para os notossúquios.

A quantidade de novos táxons descritos recentemente e em processo de descrição demonstra que muitas hipóteses podem ainda ser formuladas antes que se atinja uma estabilidade nos resultados.

A posição filogenética dos táxons encontrados no Mato Grosso, proximamente relacionados a *Mariliasuchus* e *Notosuchus*, porém mais basais em relação a estes, sugere um posicionamento estratigráfico das camadas em que os mesmos foram encontrados no Cretáceo Superior, provavelmente a partir do Turoniano. Uma vez que não existem outras propostas de datação - de nenhum tipo - para os referidos níveis, que possam corroborar ou refutar esta conclusão entendemos que a mesma deva ser considerada uma hipótese de trabalho, a ser testada mais adiante, com base em outros métodos de datação ou através da descoberta de novos fósseis que permitam uma avaliação mais precisa.

12. Bibliografia

Abdala, F.; Giannini, N. P. (2002) Chiniquodontid cinodonts: Systematic and morphometric considerations. *Palaeontology*, London, 45 (6): 1151 - 1170.

Alderton, D. (1991) *Crocodiles & Alligators of the world*. Blandford Publishing, London. 190 p.

Amorim, D. S. (2002) *Fundamentos de Sistemática Filogenética*. Holos Editora: Ribeirão Preto. 156 p.

Andrade, M. B. (2005) *Revisão sistemática e taxonômica dos Notosuchia (Metasuchia, Crocodylomorpha)*. Dissertação de Mestrado. UNESP - Rio Claro. 238 p.

Andrade, M. B. & Bertini, R. J. (2005a) Morphological and anatomical observations about *Mariliasuchus amarali* e *Notosuchus terrestris* (Mesoeucrocodylia) and their phylogenetical relationships with other “notosuchians” from South America. II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados. Boletim de Resumos. Museu Nacional, Rio de Janeiro. p. 23 - 24.

Andrade, M. B. & Bertini, R. J. (2005a) Bibliographic revision of *Uruguaysuchus* (Mesoeucrocodylia: Crocodylomorpha): is *Uruguaysuchus terrai* a valid species? II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados. Boletim de Resumos. Museu Nacional, Rio de Janeiro. p. 21 - 22.

Barbosa, O. 1966. Geologia estratigráfica estrutural e econômica do Projeto Araguaia. Monografia. DGM. Rio de Janeiro. 19: 1 - 94.

BARROS, A. M.; DA SILVA, R. H.; CARDOSO, O. R. F. A.; FREIRE, F. A.; DE SOUZA Jr., J. J.; RIVETTI, M.; DA LUZ, D. S.; PALMEIRA, R. C. de B.; TASSINARI, C. C. G. (1982) Folha Cuiabá, *SD. 21*, Projeto RadamBrasil, Ministério das Minas e Energia, Rio de Janeiro, v. 26, 540p.

Benton, M. J. (2000) Vertebrate Paleontology. Blackwell Science. Second Edition. Oxford. 452 p.

Benton, M. J.; Clark, J. M. (1988) Arcosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Vol. 1. Amphibians, Reptiles, Birds (ed. M. J. Benton). Clarendon Press, Oxford. Systematics Association Special Volume, n° 35A. pp. 295 - 338.

Bertini, R. J. (1994) Comments on the fóssil amniotes from the Adamantina and Marília Formations, continental Upper Cretaceous of the Paraná Basin, southeastern Brazil (part 1: Introduction, Testudines, Lacertilia, Crocodylomorpha). *Boletim do 3° Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil*, UNESP, Rio Claro, p. 97 - 100.

Bertini, R. J.; Manzini, F. F.; Brandt Neto, Max (1999) Novas ocorrências de Baurusuchidae (Sebecosuchia: Crocodylomorpha) na região de General Salgado, Formação Adamantina (Cretáceo Superior) do Grupo Bauru na região noroeste do Estado de São Paulo. *Acta Geológica Leopoldensia*, São Leopoldo, 23 (49): 29 - 38.

Bonaparte, J. F. (1971) Los tetrapodos del sector superior de la Formacion Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior) - I Parte. *Opera Lilloana* XXII, Tucuman. 596 p.

Bonaparte, J. F. (1991) Los vertebrados fosiles de la Formacion Rio Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanias, Cretacico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* (Paleontologia), Buenos Aires, 4 (3):. 123 p.

Bonaparte, J. F.; Ferigolo, J.; Ribeiro, A. M. (2001) A primitive Late Triassic "ictidosaur" from Rio Grande do Sul, Brazil. *Paleontology*, London, 44 (4): 623 - 635.

Brochu, C. A. (1997) A review of "Leidyosuchus" (Crocodyliformes, Eusuchia) from the Cretaceous through Eocene of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 17 (4): 679 - 697.

Buckley, G. A.; Brochu, C. A.; Krause, D. W. (1997) Hyperdiversity and the paleobiogeographic origins of the Late Cretaceous crocodyliforms of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 17 (suppl. 3), 35 A.

Buckley, G. A.; Brochu, C. A.; Krause, D. W.; Pol, D. (2000) A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, London, 405: 941 - 944.

Buffetaut, E. (1976) Der land-Krokodilier *Libycosuchus* Stromer und die Familie Libycosuchidae (Crocodylia, Mesosuchia) aus der Kreide Afrikas. *Mitteilungen Bayerische Staatssammlung Fur Paläontologie und Historische Geologie*, München, 16: 17 - 28.

Buffetaut, E. (1979) The evolution of the crocodylians. *Scientific American*, New York, 241 (4): 130 - 144.

Buffetaut, E. (1981) Die biogeographische Geschichte der Krokodilier, mit Beschreibung einer neuen Art, *Araripesuchus wegneri*. *Geologischen Rundschau*, Stuttgart, 70 (1-2): 611 - 624.

Buffetaut, E. (1982) Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodyliens méso-suchiens. *Mémoires de la Société Géologique de France (Nouvelle Série)*, Paris, 142 : 1 - 88.

Buffetaut, E. (1989) A new ziphodont mesosuchian crocodile from the eocene of Algeria. *Paleontographica Abt. A*, Stuttgart, 208: 1 -10.

Buffetaut, E.; Taquet, P. (1979) An early Cretaceous terrestrial crocodylian and the opening of the South Atlantic. *Nature*, London, 280: 486 - 487.

Buscalioni, A. D.; Sanz, J. L. (1990) The small crocodile *Bernissartia fagesii* from the Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). *Bulletin de L'institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, Sciences de la Terre, Paris, 60: 129 - 150.

Carvalho, I. S. (1994) *Candidodon*: um crocodilo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo Inferior). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro. 66 (3): 331 - 346.

Carvalho, I. S.; Bertini, R. J. (1999) *Mariliasuchus* um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Geologia Colombiana*, Bogotá. 24: 83 - 105.

Carvalho, I. S.; Bertini, R. J. (2000) Contexto geológico dos notossúquios (Crocodylomorpha) cretácicos do Brasil. *Geologia Colombiana*, Bogotá. 25: 163 - 184.

Carvalho, I. S.; Campos, D. A. (1988) Um mamífero triconodonte do Cretáceo Inferior do Maranhão, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro. 60 (4): 437 - 446.

Carvalho, I. S.; Nobre, P. H. (2001) Um crocodylomorpha (? Notosuchia) da Bacia de Uiraúna (Cretáceo Inferior), nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, Porto Alegre, 2: 123 - 124.

Carvalho, I. S.; Campos, A. C. A.; Nobre, P. H. (2005) *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research*, Kochi, 8 (1): 11 - 30.

Clark, J. M. (1994) Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. In: N. C. Fraser and H.-D. Sues (eds.), *In the shadows of dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 84 - 97.

Clark, J. M.; Jacobs, L. L.; Downs, W. R. (1989) Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. *Science*, Washington, 244: 1064 - 1066.

Clark, J. M.; Norell, M. A. (1992) The early Cretaceous crocodylomorph *Hylaeochampsia vectiana* from the Wealden of the Isle of Wight. *American Museum Novitates*, New York, 3032: 1 - 19.

Clemens, W. A.; Wilson, G. P.; Molnar, R. E. (2003) An enigmatic (Synapsid?) tooth from the Early Cretaceous of New South Wales, Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 23 (1): 232 - 237.

Colbert, E. H. (1946) Sebecus, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodylia from Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 87: 221 - 270.

Colbert, E. H. & Mook, C. C. (1951) The ancestral crocodylian *Protosuchus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, 97: 143 - 182.

de Pinna, M. C. C. (1991) Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, London, 7: 367 - 394.

Dupuis, C. (1984) Willi Hennig's impact on taxonomic thought. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 1 - 24.

Edmund, A. G. (1969) Dentition. *In: Biology of the Reptilia* (Gans, C. Bellairs, A. d'A. & Parsons, T. S., eds.). Vol. 1 Morphology A. Academic Press. London & New York. Pp. 117 - 200.

Farlow, J. O.; Brinkman, D.L. (1994) Wear surfaces on the teeth of Tyrannosaurs. *In: Dino Fest* (eds. Rosemberg, G, D. & Wolberg, D. L.). The paleontological Society Special Publication, n° 7. The University of Tennessee, Knoxville. p. 165 - 179.

Farris, J. (1982) The logical basis of phylogenetic analysis. *In: Advances in Cladistics: Proceedings of the Second Meeting of the Willi Hennig Society* (eds. Platnick, N. & Funk, V.). Columbia University Press. New York, p. 7 - 36.

Fiorelli, L. E. & Calvo, J. O. (2005) Nuevos restos de *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896 (Crocodyformes: Mesoeucrocodylia) del Cretácico Superior (Santoniano) de la Provincia de Neuquén, Patagônia, Argentina. *Boletim de Resumos do II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados*. Museu Nacional, Rio de Janeiro. p. 110 - 111.

Galloway, W. E.; Hobday, D. K. (1983) Terrigenous Clastic Depositional Systems - Applicattions to Petroleum, Coal and Uranium exploration. Springer-Verlag, New York, 423 p.

Garcia, K. L.; Avilla, L. S.; Nobre, P. H. & Fittipaldi, F. (2005) A new short-snouted crocodylomorph from Adamantina Formation, Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim de Resumos do II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados*. Museu Nacional, Rio de Janeiro. p. 120.

Gasparini, Z. B. (1971) Los Notosuchia del Cretaceo de America del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana*, Buenos Aires, 8 (1): 83 - 103.

Gasparini, Z. B. (1972) Los Sebecosuchia (Crocodylia) del territorio argentino. Consideraciones sobre su "status" taxonomico. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 9 (1): 23 - 34.

Gasparini, Z. B. (1980) South american mesozoic crocodiles. *Mesozoic Vertebrate Life*, San Diego, 1: 66 - 72.

Gasparini, Z. B. (1981) Los Crocodylia fosiles de la Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 18 (3 - 4): 177 - 205.

Gasparini, Z. B. (1996) Biogeographic evolution of the south american crocodylians. *Münchner Geowiss. Abh. A*, München, 30: 159 - 184.

Gasparini, Z. B.; Chiappe, L. M.; Fernandez, M. (1991) A new Senonian Peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 11 (3): 316 - 333.

Gasparini, Z. B.; Fernandez, M.; Powell, J. (1993) New Tertiary sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: phylogenetic implications. *Historical Biology*, (7): 1 - 19.

Gomani, E. M. (1997) A Crocodyliform from the Early Cretaceous dinosaur beds, northern Malawi. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 17 (2): 280 - 294.

Goñi, Ricardo (1987) "Metriorhynchus 'aff.' *M. durobrivensis*" (Crocodylia, Thalattosuchia), un cocodrilo marino de la Formacion Vaca Muerta, Mendoza, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Paleontología, Buenos Aires, 4 (1): 1 - 8.

Hauser, D. L.; Presch, W. (1991) The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. *Cladistics*, Oxford, 7: 243 - 265.

Hecht, M. K. (1991) *Araripesuchus* Price, 1959. In: Santana Fossils, an illustrated atlas (Maisey, J. G. ed.). T. F. H. Publications, Neptune City, New Jersey. p. 342 - 347.

Hecht, M. K.; Tarsitano, S. F. (1983) On the cranial morphology of the Protosuchia, Notosuchia e Eusuchia. *N. Jb. Geol. Paläont.*, Stuttgart, (9): 544 - 556.

Hennig, W. (1965) Phylogenetic Systematics. *Annual Review of Entomology*, Palo Alto, 10: 97 - 116.

Hillenius, W. L.; Ruben, J. A. (2004a) Getting warmer, getting colder: reconstructing crocodylomorph physiology. *Physiological and Biochemical Zoology*, Chicago, 77 (6): 1068 - 1072.

Hillenius, W. L.; Ruben, J. A. (2004b) Evolution of endothermy in terrestrial vertebrates: Who? When? Why? *Physiological and Biochemical Zoology*, Chicago, 77 (6): 1019 - 1042.

Holz, M. & Simões, M. G. (2002) Elementos fundamentais de tafonomia. Porto Alegre: Editora Universidade / UFRGS. 231 p.

Hua, S.; Buffrenil, V. (1996) Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 16 (4): 703 - 717.

Hua, S.; Buffetaut, E. (1997) Crocodylia: Introduction. In: Ancient Marine Reptiles (eds. Callaway, J. M. & Nicholls, E. L.). Academic Press, California. 501 p.

Jacobs, L. L.; Winkler, D. A.; Kaufulu, Z. M.; Downs, W. R. (1990) The Dinosaur Beds of northern Malawi, Africa. *National Geographic Research*, 6 (2): 196 - 204.

Janvier, P. Cladistics: Theory, Purpose, and Evolutionary Implications. In: Pollard, J. W. (Ed.). *Evolutionary Theory: Paths into the Future*. New York: John Wiley & Sons, 1984. p. 39 - 75.

Jenkins, Jr., F. A. (1971) The postcranial skeleton of african cinodonts. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*. 216 p.

Juul, L. (1994) The phylogeny of basal archosaurs. *Palaeontologia Africana*, Johannesburg, 31: 1 - 38.

Hoffstelter, R; Gasc, J.-P. (1969) Vertebrae and ribs of modern reptiles. *In: Biology of the Reptilia* (Gans, C. Bellairs, A. d'A. & Parsons, T. S., eds.). Vol. 1 Morphology A. Academic Press. London & New York. Pp. 201 - 310.

Kälin, J. A. (1933) Beiträge zur vergleichenden osteologie des crocodilidenschädels. *Zoologische Jahrbücher (Anatomische)*, 57 (4): 525 - 714.

Kellner, A. W. A.; Campos, D. A. (1999) Vertebrate paleontology in Brazil - a review. *Episodes*, 22 (3): 238 - 251.

Koteja, P. (2004) The evolution of concepts on the evolution of endothermy in birds and mammals. *Physiological and Biochemical Zoology*, Chicago, 77 (6): 1043 - 1050.

Lacerda Filho, J. V.; Abreu Filho, W.; Valente, C. R.; Oliveira, C. C. de; Albuquerque, M. C. (2004) *Geologia e Recursos Minerais do Estado de Mato Grosso*, Escala 1: 1.000.000, Convênio CPRM/SICME, Goiânia, 200p.

Leanza, H. A.; Apesteguía, S.; Novas, F. E.; Fuente, M. S. (2004) Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research*, Dorset, 25: 61 – 87.

Maddison, D. R. 1991. The discovery and importance of multiple islands of most-parsimonious trees. *Systematic Zoology*, 40:315-328.

Marconato, L. P.; Rubert, R. R.; Silva, G. D.; Oliveira, L. A.; Coelho, R.S. 2003. Primeira ocorrência de Notosuchia (Crocodylomorpha) no Cretáceo da Bacia dos Parecis, Mato Grosso - Brasil. *Livro de Resumos do 3º Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*. Rio de Janeiro. p. 41 - 42.

Marconato, L. P.; Rubert, R. R.; Oliveira, L. A.; Schultz, C. L. 2004. The first and the second “notosuchian” crocodiles (Crocodylia: Mesoeucrocodylia) from Mato Grosso, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 24 (suppl. 3), 88 A.

Martinelli, A. G. (2003) New cranial remains of the bizarre notosuchid *Comahuesuchus brachybucalis* (Archosauria, Crocodyliformes) from the Late Cretaceous of Rio Negro Province (Argentina). *Ameghiniana*, Buenos Aires, 40 (4): 559 – 572.

METAMAT – Relatório Interno. 2003. Projeto Caulim do Xingú – Quarta Fase: Mapeamento geológico e pesquisa mineral preliminar. Cuiabá. 116p.

Mickevich, M. F.; Weeler, S. J. (1990) Evolutionary character analysis: tracing character change on a cladogram. *Cladistics*, Oxford, 6: 137 - 170.

Mook, C. C. (1921) Skull characters of recent Crocodylia, with notes on the affinities of the recent genera. *Bulletin of American Museum of Natural History*, New York, 44: 123 - 268.

Nash, D. S. (1975) The morphology and relationships of a crocodylian, *Orthosuchus stormbergi*, from the Upper Triassic of Lesotho. *Annals of the South African Museum*, Cape Town, 67 (7): 227 - 329.

Nava, W. (2004) Marília: uma nova região fossilífera para a Bacia Bauru. *4º Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, UNESP - Rio Claro. p. 45.

Nixon, K. C.; Carpenter, J. M. (1993) On outgroups. *Cladistics*, Oxford, 9: 413 - 426.

Nobre, P. H. (2000) Morfologia pós-craniana de Notosuchia (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) do Cretáceo do Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2000. 82 p.

Nobre, P. H. (2001) O registro fóssil de *Mariliasuchus amarali* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) da Bacia Bauru - Cretáceo Superior do Brasil. XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio Branco, p. 147.

Nobre, P. H. (2004) Morfologia pós-craniana de Notosuchia (Crocodylomorpha, Mesosuchia) do Cretáceo do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, Rio de Janeiro, 7 (1): 87 - 92.

Nobre, P. H.; Carvalho, I. S. (2002) Osteologia do crânio de *Candidodon itapecuruense* (Crocodylimorpha, Mesoeucrocodylia) do Cretáceo do Brasil. *Boletim do 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil / 2º Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur*, São Pedro, p. 77 - 82.

Norell, M. A.; Clark, J. M. (1990) A reanalysis of *Bernissartia fagesii*, with comments on its phylogenetic position and its bearing on the origin and diagnosis of the Eusuchia.

Bulletin de L'institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre, Bruxelles, 60: 115 - 128.

Nydam, R. L.; Gauthier, J. A.; Chiment, J. J. (2000) The mammal-like teeth of the Late Cretaceous lizard *Peneteius aquilonius* Estes 1969 (Squamata, Teiidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 20 (3): 628 - 631.

Ortega, F.; Buscalioni, A. D.; Gasparini, Z. (1996) Reinterpretation and new denomination of *Atacisaurus crassiproratus* (Middle Eocene; Issel, France) as *cf. Iberosuchus* (Crocodylomorpha: Metasuchia). *Geobios*, Villeurbanne, 29: 353 - 364.

Ortega, F.; Buscalioni, A. D.; Calvo, J. O. (2000) A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagônia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 20 (1): 57 - 76.

Parrish, J. M. (1987) The origin of crocodylian locomotion. *Paleobiology*, 13 (4): 396 - 414.

Parrish, J. M. (1993) Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 13 (3): 287 - 308.

Pinho, M. A. S. B.; Rupert, R. R.; Chemale Jr., F.; Ducin, (2004) Dados petrográficos, geoquímicos e Idades U-Pb das Vulcânicas Félsicas do Grupo Iriri na porção nordeste de Mato Grosso Serra dos Magalhães. *Anais do XLII Congresso Brasileiro de Geologia*, Araxá, p. 51.

Pol, D. (2003) New remains of *Sphagesaurus* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 23 (4): 817 - 831.

Pol, D. (2005) Restos postcraneanos de *Notosuchus terrestris* Woodward (Archosauria: Crocodyliformes) del Cretácico superior de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, Buenos Aires, 42 (1): 21 - 38.

Pol, D.; Norell, M. A. (2004) A New Crocodyliform from Zos Canyon, Mongolia. *American Museum Novitates*, New York, 3445: 1 - 36.

Pol, D.; Apesteguia, S. (2005) New *Araripesuchus* remains from the Early Late Cretaceous (Cenomanian - Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates*, New York, 3490: 1 - 38.

Pooley, A. C.; Gans, C. (1976) The Nile crocodile. *Scientific American*, 234 (4):114 - 124.

Prasad, G. V. R.; Broin, F. L. (2002) Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. *Annales de Paléontologie*, Amsterdam, 88: 19 - 71.

Price, L. I. (1950a) On a new crocodylian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the State of São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 43 (1): 77 - 85.

Price, L. I. (1950b) Os crocodilídeos da Formação Bauru, do Cretáceo terrestre do Brasil meridional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 22 (4): 473 - 490.

Price, L. I. (1955) Novos crocodilídeos dos arenitos da série Bauru, Cretáceo do Estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro, 27: 487 - 498.

Price, L. I. (1959) Sobre um crocodilídeo notossúquio do Cretácico brasileiro. Departamento Nacional de Produção Mineral – Divisão de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro. 63 p.

Reilly, S. M.; Elias, J. A. (1998) Locomotion in *Alligator mississippiensis*: kinematic effects of speed and posture and their relevance to the sprawling-to-erect paradigm. *Journal of Experimental Biology*, Cambridge, 201: 2.559 - 2.574.

Renesto, S.; Dalla Vecchia, F. M. (2000) The unusual dentition and feeding habits of the prolacertiform reptile *Langobardisaurus* (Late Triassic, northern Italy). *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 23 (4): 817 - 831.

Riff, D.; Kellner, A. W. A. (2001) On the dentition of *Baurusuchus pachecoi* Price (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, Rio de Janeiro, 59: 1 - 15.

Rodrigues, Pablo G., 2005. Endotermia em cinodontes não-mamalianos: a busca por evidências osteológicas, *Dissertação de Mestrado*, Programa de Pós-graduação em Geociências, UFRGS, Porto Alegre, 133 p.

Romer, A. S. (1966) *Osteology of Reptiles*. Chicago University Press. Chicago. 468 p.

Rubert, R. R.; Silva, G. D.; Barros, A. J. P.; Araújo, R. A. R. (2004) O registro de sedimentação flúvio-lacustre do Cretáceo da bacia dos Parecis na região nordeste mato-grossense. *Anais do XLII Congresso Brasileiro de Geologia*, Araxá, p.112.

Rusconi, C. (1933) Sobre reptiles Del Uruguay (*Uruguaysuchus aznarezi*, n. g. n. sp.) y sus relaciones com los notossúquidos de Patagônia. *Instituto de Geologia y Perforaciones*, Montevideo, 19 (8): 1 - 16.

Scotese, C. R. (2005) Paleomap Project. Arlington: University of Texas. Disponível em: <http://www.scotese.com>. Acesso em Junho de 2005.

Sereno, P. (1991) Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 11 (Suplement to number 4): 1 - 52.

Sereno, P. C.; Larson, H. C. E.; Sidor, C. A.; Gado, B. (2001) The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. *Science*, Washington, 294: 1516 - 1519.

Sereno, P. C.; Sidor, C. A.; Larson, H. C. E.; Gado, B. (2003) A new notosuchian from the Early Cretaceous of Níger. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 23 (2): 477 - 482.

Seymour, R. S.; Bennett-Stamper, C. L.; Johnston, S. D.; Carrier, D. R.; Grigg, G. C. (2004) Evidence for endothermic ancestors of crocodiles at the stem of archosaur evolution. *Physiological and Biochemical Zoology*, Chicago, 77 (6): 1051 - 1067.

Silva, G. D.; Rubert, R. R.; Barros, A. J. P. DE. (2003) Projeto Caulim do Xingu: mapeamento geológico, escala 1: 100.000, Relatório Técnico, METAMAT – Companhia Mato-grossense de Mineração, Cuiabá, 88p, mapas anexos, (inédito).

Siqueira, L. P. (1989) Bacia dos Parecis. *Boletim de Geociências da Petrobrás*. Rio de Janeiro, 3(1): 3-16.

Smith, J. B.; Dodson, P. (2003) A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 23 (1): 1 - 12.

Steel, R. (1968) Crocoylia. In: Handbuch der Paläoherpetologie (Oskar Kuhn, ed.). Stuttgart, 16: 1 -116.

Stromer, E. (1914) Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman) 1. Einleitung und 2. *Libycosuchus*. *Abhandlungen Bayerischen Akademie Wissenschaften math. Nat. Abt.*, München, 27: 1 - 16.

Strong, E. E.; Lipscomb, D. (1999) Character coding and inapplicable data. *Cladistics*, Oxford, 15: 363 - 371.

Sues, H. D.; Shubin, N. H.; Olsen, P. E.; Amaral, W. W. (1996) On the cranial structure of a new protosuchid (Archosauria: Crocodyliformes) from the McCoy Brook Formation (Lower Jurassic) of Nova Scotia, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 16 (1): 34 – 41.

Summers, A. P. (2005) Warm-heated crocs. *Nature*, London, 434: 833 – 834.

Swofford, D. L. 1991. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.1 Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

Swofford, D. L.; Begle, D. P. (1993) PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Version 3.1 User's manual.

Taquet, F. (1970) Sur le gisement de dinosauriens et crocodiliens de Gadoufaoua (République du Niger). *C. R. Acad. Sc. Paris. Série D*, Paris, 271: 38 - 40.

Tumarkin-Deratzian, A.; Grandstaff, B.; Lamanna, M.; Smith, J. (2004) New material of *Libycosuchus brevirostris* from the Cenomanian Bahariya Formation of Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 24 (suppl. 3), 123 A.

Turner, A. (2004) A new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 24 (suppl. 3), 123 A.

Vasconcelos, F. M.; Nobre, P. H. (2001) Análise comparativa da dentição de Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo. *XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Rio Branco. p. 148.

Vasconcelos, F.; Carvalho, I. S. (2003) Desenvolvimento ontogenético de elementos anatômicos cranianos de *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999, Crocodylomorpha do Cretáceo da Bacia Bauru. *III Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*. Livro eletrônico, resumo 47.

Vasconcelos, F.; Carvalho, I. S. (2005) Estágios de desenvolvimento de *Mariliasuchus amarali*, Crocodyliformes Mesoeucrocodylia da Formação Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru. *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, Rio de Janeiro. 28 (1): 49 - 69.

Vasconcelos, F.; Carvalho, I. S. (2006) Inferências morfofuncionais e ontogenéticas sobre o crânio de *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999, Crocodylomorpha cretácico da Formação Araçatuba/Adamantina, Bacia Bauru, Brasil. In: *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*, GALLO, V.; BRITO, P. M.; SILVA, H. M. A. & FIGUEIREDO, F. J. (eds.). Rio de Janeiro, p. 229-239

Wiley, E. O. (1981) *Phylogenetics: the Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. New York: John Wiley & Sons. 439 p.

Wilkinson, M. (1992) Ordered versus unordered characters. *Cladistics*, Oxford, 8: 375 - 385.

Wilkinson, M. (2003) Missing entries and multiple trees: instability, relationships, and support in parsimony analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 23 (2): 311 - 323.

Woodward, A. S. (1896) On two Mesozoic crocodylians *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (genus novum) from the red sandstones of the territory of Neuquen (Argentine Republic). *Anales del Museo de La Plata*, Paleontologia Argentina, La Plata, 4: 1 - 20.

Wu, X.; Chatterjee, S. (1993) *Dibothrosuchus elaphros*, a crocodylomorph from the Lower Jurassic of China and the phylogeny of the Sphenosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 13 (1): 58 - 89.

Wu, X.; Sues, H. D.; Sun, A. (1995) A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. *Nature*, London, 376: 678 - 680.

Wu, X. & Sues, H. D. (1996) Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 16 (4): 688 – 702.

Wu, X.; Sues, H. D.; Dong, Zhi-Ming (1997) *Sichuanosuchus shuhanensis*, a new ?early Cretaceous protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China), and the monophyly of Protosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Lawrence, 17 (1): 89 – 103.

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*, New York, 3512: 1- 40.

Anexo A - Matriz de caracteres produzida nesta análise

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
<i>A. mississippiensis</i>	2	2	0	1	1	1	0	0	0	2	0	0	3	1	2	1	0	1	1	1	2	1	1	0	2	1	1	0	1	1	
<i>B. pachecoi</i>	0	?	0	0	0	0	1	1	0	?	1	0	3	?	0	1	1	1	1	1	?	1	?	0	1	?	0	0	1	0	
<i>Bernissartia fagessi</i>	2	2	1	?	1	1	1	0	0	1	?	0	3	0	0	1	1	?	1	1	2	1	1	0	2	2	0	1	1	?	
<i>D. elaphros</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. leali</i>	?	1	?	0	0	?	?	?	?	0	?	0	1	?	0	0	1	0	2	1	0	?	?	?	?	?	0	?	?	1	
<i>H. vectiana</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	1	0	1	1	?	?	?	1	1	1	0	2	2	0	0	1	1	
Metriorhynchidae	0	0	1	2	4	?	0	1	1	1	0	0	2	0	0	1	2	0	1	1	0	1	1	0	1	1/2	?	1	1	1	
<i>Postosuchus</i>	0	?	0	1	0	?	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	?	0	0	0	0	?	?	0	0	
<i>Protosuchus</i>	1	1	0	0	0	?	0/1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0/1	1	1	2	0	0	0	0	?	?	?	0	0/1	
<i>Sebecus icaeorhinus</i>	1	?	0	?	0	0	1	1	0	?	?	0	3	0	0	1	?	1	?	1	?	1	1	0	1	?	?	?	1	?	
Teleosauridae	0	1	1	2	4	?	0	1	1	1	0	0	2	0	2	1	2	0	?	0	0	1	?	?	1	2	?	?	1	?	
<i>T. gracilis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	1	0	?	0	1	?	0	0	0	0	0	?	0	0	
<i>U. terrificus</i>	1	?	?	1	0	?	0	?	0	1	1	1	?	?	?	?	1	?	?	1	2	0	?	0	1	1	?	0	?	1	
<i>Anatosuchus minor</i>	2	?	1	0	3	?	0	0	0	0	?	0	2	1	2	1	1	0	?	1	2	1	1	0	1	1	0	0	1	1	
<i>A. buitreaensis</i>	2	?	0	1	0	1	1	0	0	0	?	0	2	0	2	1	1	1	1	1	2	?	?	?	?	2	?	?	?	1	
<i>A. gomesii</i>	2	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	2	0	1	1	1	1	2	1	2	0	1	0	1	1	0	0	1	1	
<i>A. patagonicus</i>	2	1	?	?	0	?	?	1	0	0	1	0	2	0	1	1	1	0	0	1	2	1	?	0	1	1	?	0	1	1	
<i>A. wegeneri</i>	2	?	?	?	0	?	0	1	?	?	?	1	2	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?	?	?	?	
<i>C. itapecuruense</i>	1	?	?	0	0	?	1	?	0	?	1	1	2	?	?	1	?	1		1	2	?	?	0	1	2	1	0	?	1	
<i>C. paradoxus</i>	1	?	1	1	0	1	0	0	0	?	?	1	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	?
<i>C. brachybucalis</i>	1	?	1	0	3	?	0	0	0	0	1	1	3	1	1	1	0	?	?	?	2	0	1	0	1	?	1	?	?	?	
<i>L. brevirostris</i>	1	?	0	?	0	0	0	1	0	?	?	?	3	?	?	1	?	1	?	1	2	1	?	?	1	?	1	?	?	?	
<i>Malawisuchus mwakasyungutiensis</i>	1	?	?	0	0	?	0	0	0	0	?	?	2	0	2	1	0	0	2	1	2	?	1	0	1	1	?	0	1	1	
<i>M. amarali</i>	1	?	1	1	0	0/1	0	0	0	0	1	1	3	0	1	1	1	1	?	1	2	1	1	1	1	2	1	0	1	1	
<i>N. terrestris</i>	1	?	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0	0	1	1	1	?	1	2	1	1	1	1	2	1	0	1	1	
<i>Simosuchus clarki</i>	1	1	0	0	3	0	0	1	0	0	?	1	2	0	2	1	0	0	3	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	
<i>S. huenei</i>	1	?	1	1	0	1	0	0	?	?	1	1	3	?	?	?	?	0	?	1	?	1	1	0	1	1	?	?	1	?	
<i>U. aznarezi</i>	2	?	1	0	0	?	0	1	0	1	1	0	1	?	?	1	?	0	?	1	2	?	?	0	1	1	?	0	1	1	
<i>U. terrai</i>	2	?	1	0	0	?	0	1	0	1	1	0	?	1	2	1	1	0	?	1	2	1	1	0	1	1	?	0	1	?	
Crocodilo I	1	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?
Crocodilo II	1	?	?	?	2	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?

Anexo B - Matriz de caracteres modificados de Martinelli (2003)

	1	8	23	25	28	31	32	33	36	40	46
<i>Prot</i>	0	0/1	1	0	0	?	?	0	0	R	0
<i>Hemi</i>	0	1	?	0	0	?	?	0	0	E	0
<i>Noto</i>	0	0	2	1	0	0	0	1	1	T	0
<i>Mala</i>	0	0	1	1	1	?	?	0	0	I	1
<i>Coma</i>	0	0	?	1	0	?	?	0	1	R	1
<i>Spha</i>	0	?	3	1	0	?	?	1	?	A	?
<i>Chim</i>	0	?	3	1	2	?	?	0	?	D	?
<i>Simo</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	O	0
<i>Anat</i>	1	0	0	0	0	?	0	0	0	-	1
<i>Arar</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	0	-	1
<i>Peir</i>	1	0	0	0	0	?	?	0	1	-	1

Anexo C - Matriz de caracteres modificados de Pol (2003)

	3	55	77	82	97	106	115	119	120	123	131	156
<i>Grac</i>	0	1	0	2	0	0	R	R	?	M	R	0
<i>Terr</i>	0	2	0	0	0	0	E	E	3	A	E	0
<i>Dibo</i>	0	1	0	1	?	0	T	T	3	N	T	0
<i>Prot</i>	0	2	1	1	0	1	I	I	3	T	I	1
<i>Hemi</i>	0	2	?	?	0	?	R	R	3	E	R	?
<i>Orth</i>	0	2	1	1	0	1	A	A	0	R	A	?
<i>Pela</i>	1	1	2	?	0	0	D	D	?	-	D	0
<i>Tele</i>	1	1	2	2	-	0	O	O	?	C	O	0
<i>Metr</i>	1	1	2	2	0	0	-	-	0	O	-	0
<i>Hsis</i>	1	1	0	1	0	0	-	-	3	M	-	?
<i>Frui</i>	1	?	1	1	?	0	-	-	?	O	-	1
<i>Noto</i>	1	1	1	1	0	1	-	-	0	-	-	1
<i>Coma</i>	2	?	1	?	?	1	-	-	0	E	-	?
<i>Urug</i>	0	?	1	?	?	0	-	-	0	S	-	1
<i>Chim</i>	1	?	0	?	?	1	-	-	0	T	-	1
<i>Mala</i>	1	0	1	?	?	1	-	-	0	A	-	1
<i>Cand</i>	1	?	?	?	?	?	-	-	0	-	-	?
<i>Simo</i>	2	0	0	?	1	1	-	-	0	1	-	1
<i>Spha</i>	1	1	?	?	?	1	-	-	0	1	-	1
<i>Ara g</i>	1	1	1	1	0	0	-	-	1	0	-	0
<i>Ara p</i>	1	0	1	1	0	0	-	-	1	-	-	?
<i>Baur</i>	0	1	1	?	0	0	-	-	3	-	-	0
<i>Bret</i>	0	?	1	?	?	0	-	-	3	-	-	?
<i>Iber</i>	0	0	1	1	0	0	-	-	3	-	-	?
<i>Ther</i>	1	1	1	?	0	0	-	-	?	-	-	0
<i>Alli</i>	?	1	1	?	0	?	-	-	?	-	-	?
<i>Goni</i>	2	1	1	1	0	0	-	-	1	-	-	0
<i>Eutr</i>	1	1	1	1	?	?	-	-	0	-	-	?
<i>Phol</i>	1	1	2	?	?	?	-	-	?	-	-	0
<i>Soko</i>	1	?	?	?	?	?	-	-	?	-	-	?
<i>Dyro</i>	1	1	2	?	?	?	-	-	0	-	-	?
<i>Hyla</i>	?	0	?	?	?	?	-	-	?	-	-	?
<i>Bern</i>	2	1	?	?	1	0	-	-	?	-	-	0
<i>Bore</i>	2	0	1	1	?	0	-	-	?	-	-	0
<i>Gavi</i>	1	1	1	0	1	0	-	-	0	-	-	0
<i>Croc</i>	2	1	0/1	1	1	0	-	-	?	-	-	0
<i>Alli</i>	2	1	1	1	1	0	-	-	3	-	-	0

Anexo D - Matriz de caracteres modificados de Wu & Sues (1996)

	3	4	6	7	27	30	36	38	39	58	59
<i>Grac</i>	R	R	0	0	2	0	0	?	1	R	0
<i>Post</i>	E	E	0	0	1	0	0	?	?	E	0
<i>Dibo</i>	T	T	0	0	0	0	0	1	1	T	0
<i>Sphe</i>	I	I	0	0	?	0	?	?	?	I	0
<i>Prot</i>	R	R	0	0	1	0	1	0	0	R	0
<i>Shan</i>	A	A	1	0	?	0	?	?	?	A	0
<i>Ther</i>	D	D	1	1	1	0	?	2	1	D	0
<i>Goni</i>	O	O	0	1	1	0	?	1	1	O	1
<i>Suno</i>	-	-	0	1	?	0	?	1	1	-	1
<i>Bern</i>	-	-	0	1	?	0	?	1	1	-	1
<i>Arar</i>	-	-	1	1	1	0	1	1	1	-	1
<i>Noto</i>	-	-	1	2	2	1	?	1	1	-	1
<i>Urug</i>	-	-	0	1	1	0	2	1	1	-	1
<i>Liby</i>	-	-	1	0	?	0	?	1	1	-	1
<i>Coma</i>	-	-	1	1	?	1	?	?	?	-	1
<i>Mala</i>	-	-	1	1	1	1	?	1	1	-	1
<i>Chim</i>	-	-	1	2	3	1	2	1	1	-	?
<i>Hsis</i>	-	-	0	0	1	0	?	1	?	-	1
<i>Leid</i>	-	-	0	1	0	0	?	1	1	-	2
<i>Alli</i>	-	-	0	1	0	0	2	1	1	-	2

Anexo E - Estados para Crocodilo I e Crocodilo II nas matrizes de Andrade (2005) e Zaher et al. (2006)

Tax/car	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Croc I	1	1	2	?	?	0	?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Croc II	1	?	2	?	?	0	?	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tax/car	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
Croc I	?	?	?	?	?	?	2	?	0	0	1	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Croc II	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tax/car	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90
Croc I	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	?	?	?	?	0	?	?	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Croc II	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tax/car	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	
Croc I	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	1	2	?	?	?	?	?	?	1	1	?	?
Croc II	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	3	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?

Tax/car	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140
Croc I	?	1	1	1	?	?	?	?	?	1	?	?	0	?	?	?	0	0	0	?	0	1	1	1
Croc II	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	0	1	1	1

Tax/car	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164
Croc I	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	?	?	?	?	0	?	?	?
Croc II	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	?	?	?	?	0	?	?	?

Tax/car	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182	183	184	185	186	187	188
Croc I	?	1	?	0	?	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Croc II	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Tax/car	189	190	191	192	193	194	195	196	197	198
Croc I	?	?	?	?	?	1	1	0	0	?
Croc II	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?

Anexo F - Número de catálogo e deposição dos espécimes estudados neste trabalho através de observação direta ou pela bibliografia

Em ordem alfabética estão listados todos os crocódilomorfos analisados, incluindo notossúquios e outros relacionados além dos dois novos materiais descritos neste trabalho, para obtenção de características e codificação dos estados na análise. Os materiais citados incluem tanto espécimes observados pessoalmente quanto materiais descritos em trabalhos citados na seqüência de sua publicação para cada táxon:

- Crocodilo I: sem número de coleção, UFMT, Universidade Federal de Mato Grosso (Cuiabá, Brasil). Publicações: Marconato *et al.* (2003); Marconato *et al.* (2004).
- Crocodilo II: sem número de coleção UFMT, Universidade Federal de Mato Grosso (Cuiabá, Brasil). Publicações: Marconato *et al.* (2004).
- *Alligator mississippiensis*: AMNH (dezenas de materiais), FAMNH 17300 a FAMNH 18526 American Museum of Natural History (Nova York, Estado Unidos da América). Publicações: Mook (1921); Kälin (1933); Steel (1973); Pooley & Gans (1976); Clark (1994); Brochu (1997).
- *Anatosuchus minor*: MNN GDF-603, Musée National du Niger (Niamey, República do Níger). Publicações: Sereno *et al.* (2003).
- *Araripesuchus buitreaensis*: MPCA-PV 235, Museo Carlos Ameghino (Cipoletti, Argentina). Publicações: Pol & Apesteguia (2005).
- *Araripesuchus gomesii*: DNPM 423-R, Departamento Nacional de Produção Mineral (Rio de Janeiro, Brasil); AMNH 24450, American Museum of Natural History (Nova York, Estado Unidos da América). Publicações: Price (1959); Hecht (1991).
- *Araripesuchus patagonicus*: MUCPv-267, MUCPv-268, MUCPv-269, MUCPv-270, MUCPv-283, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional Del Comahue (Neuquén, Argentina). Publicações: Ortega *et al.* (2000).
- *Araripesuchus wegneri*: MNHN GDF-700, Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, França). Publicações: Buffetaut & Taquet (1979); Buffetaut (1981).
- *Baurusuchus pachecoi*, *Baurusuchus salgadoensis*, *Baurusuchus* sp.: DGM 299 R, Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral

(Rio de Janeiro, Brasil). Publicações: Price (1945); Bertini *et al.* (1999); Carvalho *et al.* (2005).

- *Bernissartia fagessi*: R-46, Institut Royal des Sciences Naturelles (Bruxelas, Bélgica); CR82-000 a CR82-003, CR82-01 a CR82-06, Universidad Autónoma de Madrid (Madri, Espanha). Publicações: Buscalioni & Sanz (1990); Norell & Clark (1990a).
- *Candidodon itapecuruense*: MN-4154V, Museu Nacional do Rio de Janeiro; UFRJ-DG-114-R, Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (Rio de Janeiro, Brasil). Publicações: Carvalho & Campos (1988); Carvalho (1994); Nobre & Carvalho (2002); Nobre (2004).
- *Chimaerasuchus paradoxus*: IVPP-V8274, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology (Beijing, República Popular da China). Publicações: Wu *et al.* (1995); Wu & Sues (1996).
- *Comahuesuchus brachybucalis*: MUCPv-202, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional Del Comahue (Neuquén, Argentina); MACN-30 e MACN-31, Museu Argentino de Ciências Naturales (Buenos Aires, Argentina). Publicações: Bonaparte (1991); Martinelli (2003).
- *Dibothrosuchus elaphros*: CUP 2081, CUP 2084, CUP 2106, CUP 2489, Field Museum of Natural History (Chicago, EUA); IVPP V 7907, Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology (Beijing, República Popular da China). Publicações: Wu & Chatterjee (1993).
- *Hemiprotosuchus leali*: PVL 3833, PVL 3843, Fundación - Instituto M. Lillo (Tucumán, Argentina). Publicações: Bonaparte (1971).
- *Hylaeochampsia vectiana*: BMNH R 177, British Museum (Natural History) (Londres, Inglaterra). Publicações: Clark & Norell (1992).
- *Libycosuchus brevirostris*: não foram atribuídos números de catálogo nas publicações examinadas Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie zu München (Alemanha); Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, França). Publicações: Stromer (1914); Buffetaut (1976); Tumarkin-Deratzian *et al.* (2004).
- *Malawisuchus mwakasyungutiensis*: Mal-45, Mal-46, Mal-49, Department of Antiquities (Lilongwe, Malawi). Publicações: Clark *et al.* (1989); Gomani (1997).

- *Mariliasuchus amarali*: UFRJ-DG-50-R, Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (Rio de Janeiro, Brasil); URC-67 a URC-69, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista - Rio Claro (Rio Claro, Brasil); MZSP-PV 50 e MZSP-PV 51, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (São Paulo, Brasil). Publicações: Carvalho & Bertini (1999); Andrade (2005); Zaher *et al.* (2006).
- Metriorhynchidae: *Metriorhynchus casamiquelai* - IIG1-080573, Instituto de Investigaciones Geológicas (Antofagasta, Chile); PV-344, Museo de Historia Natural (Mendoza, Chile). Publicações: Gasparini & Diaz (1977); Goñi, (1987).
- *Notosuchus terrestris*: MLP-253, Museo de La Plata (La Plata, Argentina); MACN-N 22, MACN-N 23, MACN-N 24, MACN-RN1037, MACN-RN1038, MACN-RN1039, MACN-RN1040, MACN-RN1043, MACN-RN1044, MACN-RN1045, MACN-RN1047, Museo Argentino de Ciencias Naturales (Buenos Aires, Argentina); MUCPv-35, MUCPv-118, MUCPv-137, MUCPv-147, MUCPv-149, MUCPv-198, MUCPv-267, Museo de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional Del Comahue (Neuquén, Argentina). Publicações: Woodward (1896); Gasparini (1971); Bonaparte (1991); Martinelli (2003).
- *Postosuchus*: Publicações: TTU 9000, TTU 9002, Texas Tech Museum (Lubbock, Estados Unidos da América). Sereno (1991); Parrish (1993).
- *Protosuchus haughtoni*, *Protosuchus micmac*, *Protosuchus richardsoni*: AMNH 3024 a AMNH 3028, AMNH 3056 e AMNH 3057, American Museum of Natural History (Nova Iorque, Estados Unidos); BP/1/4770, Publicações: Colbert & Mook (1951); Sues *et al.* (1996); Gow (2000).
- *Sebecus icaeorhinus*: MMP-235, Museo Municipal de Mar del Plata (Mar del Plata, Argentina). Publicações: Colbert (1946); Gasparini (1972); Gasparini *et al.* (1993).
- *Simosuchus clarki*: UA-8679, Universidade de Antananarivo (Antananarivo, Madagascar). Publicações: Buckley *et al.* (2000).
- *Sphagesaurus huenei*: DGM-332-R, Departamento Nacional de Produção Mineral (Rio de Janeiro, Brasil); RCL-100, Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (Minas Gerais, Brasil). Publicações: Price (1950); Pol (2003).

- Teleosauridae: AMNH 5138, American Museum of Natural History (Nova Iorque, Estados Unidos). Publicações: Buffetaut (1982); Clark (1994); Hua & Buffetaut (1997).
 - *Terrestrisuchus gracilis*: P 47/21 e P 47/22, Departamento de Zoologia e Anatomia Comparada (Londres, Inglaterra). Publicações: Crush (1984).
 - *Uberabasuchus terrificus*: CPPLIP 630, Centro de Pesquisas Paleontológicas Llewellyn Ivor Price (Minas Gerais, Brasil). Publicações: Carvalho *et al.* (2004).
 - *Uruguaysuchus aznarezi*: sem número, Coleção Particular de Jorge Aznarez (Bella Vista, Uruguai). Publicações: Rusconi (1933); Gasparini (1971).
- Uruguaysuchus terrai*: sem número, Coleção Particular de Jorge Aznarez (Bella Vista, Uruguai). Publicações: Rusconi (1933); Gasparini (1971).

Anexo G – Lista de abreviações

Angular - a	Jugal - j
Arco neural - an	Lacrimar - l
Articular - ar	Maxila - m
Basioccipital - bo	Narina externa - ne
Basisfenóide - bs	Nasal - n
Canal neural - cn	Órbita - o
Centro vertebral - cv	Otoccipital - ot (exoccipital + opistótico)
Coana - c	Palatino - pl
Côndilo occipital - co	Palpebral - pal
Coracóide - ce	Palpebral anterior - pa
Coronóide - cr	Palpebral posterior - pp
Costela - ct	Parietal - p
Crista deltopeitoral - cd	Pós-frontal - pof
Dentário - d	Pós-orbital - po
Ectopterigóide - ec	Pós-zigapófise - poz
Escápula - e	Pré-zigapófise - prz
Espinho neural - en	Pré-articular - pr
Esplénial - ep	Pré-frontal - pf
Esquamosal - es	Pré-maxila - pm
Exoccipital - eo	Processo retroarticular - pra
Exoccipital + processo paraoccipital - eo + pp	Processo transverso - ptr
Fenestra látero-temporal -flt	Pterigóide - pt
Fenestra mandibular - fm	Púbis - pu
Fenestra maxilo-palatina - fmp	Quadrado - q
Fenestra pré-orbitária - fp	Quadrado-jugal - qj
Fenestra suborbital - fs	Rádio - r
Fenestra supratemporal - ft	Radial - ra
Forame eustáquio - fe	Septo da coana - sc
Forame incisivo - fi	Sínfise - s
Forame intertimpânico - fit	Superfície de desgaste - sd
Forame magno - fg	Suprangular - sa
Forame neurovascular - fn	Supraoccipital - soc
Fossa - fo	Supraorbital - so
Fossa paracanina - fc	Vértebra - ve
Fossa pré-orbitária - fpo	Vômer - v
Fossa supratemporal - fot	Ulna - u
Frontal - fr	Ulnar - ul
Ílio - Il	Úmero - um
Ísquio - Is	