



**Universidade Estadual Paulista**  
Instituto de Geociências e Ciências Exatas  
*Campus de Rio Claro*

**REVISÃO CLADÍSTICA - FILOGENÉTICA E CONSIDERAÇÕES  
PALEOBIOGEOGRÁFICAS SOBRE SEBECOSUCHIA (METASUCHIA,  
CROCODYLOMORPHA), DO CRETÁCEO SUPERIOR AO MIOCENO**

**André Eduardo Piacentini Pinheiro**

**Orientador: Prof. Dr. Reinaldo José Bertini**

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

**Rio Claro (SP)  
2007**

# **Livros Grátis**

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

560 Pinheiro, André Eduardo Piacentini  
P654r Revisão cladística-filogenética e considerações  
paleobiogeográficas sobre Sebecosuchia (Metasuchia,  
Crocodylomorpha), do cretáceo superior ao mioceno / André  
Eduardo Piacentini Pinheiro. – Rio Claro : [s.n.], 2007  
267 f. : il., gráfs., tabs., quadros, fots.

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

1. Paleontologia. 2. Filogenia. 3. Monofilia. 4. Análise  
cladística. 5. Dispersão. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI – Biblioteca da UNESP  
Campus de Rio Claro/SP

## O Tempo

*“O tempo corre, eternamente, rico de promessas,  
cavalo com sete rédeas e mil olhos.  
Neste cavalo montam cantores inspirados por Deus;  
as rodas que faz girar são todos os mundos.*

*Trafega com sete rodas e sete cubos,  
seu eixo é a imortalidade.  
O tempo faz surgir todos os seres,  
é evasivo como divindade suprema.*

*O tempo carrega um formoso jarro repleto,  
que vemos freqüentemente diante dos olhos.  
O tempo leva embora todos os seres,  
no alto dos céus lhe dão o nome de destino.*

*O tempo criou o céu lá no alto,  
o tempo deu à luz a terra aqui embaixo.  
Tudo que é, e tudo que será,  
se desenrola por força de seu impulso.*

*O tempo ignora a superfície terrestre;  
nele, no tempo, arde o fogo do Sol;  
só nele, no tempo, o olho pode ver.  
Sim, todos os seres estão subordinados ao tempo”.*  
**(poema indu, Atharvaveda, antes de 1000 A.C.)**

*”A variação não é o tempero da vida...  
...mas sim sua própria essência”*

## AGRADECIMENTOS

Muitas são as pessoas a quem eu gostaria de agradecer. Estes agradecimentos se destinam a todos aqueles que contribuíram de forma direta ou indireta para a realização desse trabalho. A contribuição a que me refiro não se destina estritamente ao trabalho em si, dissertação física, mas também as condições positivas de trabalho e convívio compartilhadas, que me mantiveram “são”.

Com relação às pessoas que forneceram contribuições ao trabalho, primeiramente agradeço a meu orientador, Prof. Dr. Reinaldo José Bertini, por toda a orientação e amparo para a confecção deste. Além do respeito e afetividade cultivados durante nosso tempo de convívio.

Sou grato ao suporte proporcionado pelo programa de Pós-Graduação do IGCE/UNESP Rio Claro, a seu ex-coordenador Prof. Dr. Daniel Marcos Bonotto, e principalmente a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela Bolsa de Estudos concedida.

De imenso valor foi a ajuda e o convívio por parte de dois grandes “mestres-amigos”, o doutorando Marco Brandalise de Andrade e Dr. Rodrigo Miloni Santucci. Amigos que me acompanharam enquanto eu “amadurecia” na Paleontologia, instruindo-me e dividindo horas, que para mim foram de intenso aproveitamento. Destaco Marco B. Andrade, que em muitos aspectos representou o papel de “co-orientador”, além de sua Dissertação, que considero muito valiosa, servir de modelo para esta. Muito obrigado amigos.

Agradeço á todos os docentes do programa de Pós-Graduação, em especial a Profa. Dra. Rosemarie Rohn, Prof. Dr. Antônio Roberto Saad e Prof. Dr. Paulo Milton Barbosa Landim. Os dois últimos, além da cordialidade e das disciplinas ministradas, participaram como examinadores no processo de minha Qualificação.

Agradeço a Lília Dietrich Bertini por todo os amparos computacional e burocrático de emergência.

Ao Prof. Dr. Flávio Manzini, UNESP São José do Rio Preto, por sempre se apresentar disposto a me ajudar e disponibilizar materiais referentes á *Baurusuchus*.

Agradeço ao Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM) do Rio de Janeiro, e ao Prof. Diogenes de Almeida Campos, pelos inúmeros materiais disponibilizados e por sempre me receberem muito bem na Instituição. Gostaria de mencionar as pessoas ds CPRM (Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais),

Rodrigo da Rocha Machado, Alex Aves Souto, Marise Sardenberg Salgado de Carvalho, Márcia Aparecida dos Reis, em especial Rita de Cássia Tardin Cassab, por toda a ajuda despendida.

Agradeço ao Prof. Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner, do Setor de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional do Rio de Janeiro (MN/UFRJ), por me receber e permitir o estudo de materiais, em especial *Stratiotosuchus maxhechti*, “Forma Itaboraí” e DGM 235-R, depositados nesta Instituição. Estendo este agradecimento ao doutorando e amigo Douglas Riff, por ceder valiosa bibliografia, uma cópia de sua Dissertação de Mestrado, além de imagens e informações sobre *S. maxhechti*.

Agradeço aos paleontólogos da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), Prof. Dr. Ismar Souza de Carvalho, por disponibilizar fotos de *Lomasuchus palpebrosus*; Thiago Marinho, pela grande ajuda com materiais metassuquianos, além do companheirismo entre nós; e Felipe Vasconcellos.

Especiais agradecimentos a Profa. Dra. Zulma Nélide Brandoni de Gasparini, División de Paleontología de Vertebrados do Museo de La Plata (La Plata, Argentina); e Prof. Dr. José Fernando Bonaparte, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Ayres, Argentina). A disposição de materiais como *Cynodontosuchus rothi*, e as conversas compartilhadas, foram inestimáveis e essenciais para mim.

A Márcia Emilia Longhim, pela contribuição com processos de Microscopia Eletrônica de Varredura.

Ao Prof. Dr. Augusto Shinya Abe, do Departamento de Zoologia (IB-UNESP Rio Claro), por ceder ao Museu de Paleontologia e Estratigrafia “Paulo Milton Barbosa Landim”, o espécimen URC R.76 (*Caiman crocodylus*), importante material didático-comparativo para o desenvolver deste trabalho. Estendo este agradecimento á minha adorável irmã, a mestranda Sarah Cristina Piacentini Pinheiro, e as amigas da República A.D.A, que cederam espaço e colaboraram com a preparação do referido material; evento que foi compartilhado com os “mestres-amigos” mencionados acima.

Ao Prof. Dr. Norberto Morales (IGCE/UNESP Rio Claro), pelo fornecimento do mapa tectônico-geológico do Paquistão.

A Felipe Alves Elias, pelos magníficos desenhos dos baurussuquianos *Baurusuchus pachecoi* e *Stratiotosuchus maxhechti*, gentilmente cedidos.

Agradeço ao bibliotecário Antônio Carlos, da Biblioteca do Museu Nacional. Seu “*know how*” do acervo resultou em vasta bibliografia relacionada a esta Dissertação, muitas das referências bastante raras.

Especiais agradecimentos são destinados a meus grandes mestres da UNESP de São José do Rio Preto, Prof. Dr. Renato Gregorin, Profa. Dra. Eleni Gomes, Prof. Dr. Flávio Manzini e Prof. Dr. Arif Cais, os quais me impulsionaram no ingresso para a Paleontologia durante o final de minha Graduação, se mostrando mais do que apenas docentes. Por estas pessoas carrego impagáveis consideração e amizade.

Em se tratando das pessoas não envolvidas diretamente neste trabalho, agradeço meus pais, Mirian das Graças Piacentini Pinheiro e José Pio Corrêa Pinheiro, além dos avós maternos, Antônia Coradini Piacentini e Osório Mamede Piacentini. Não há palavras empregáveis para representar amor e gratidão que sinto por vocês. Me orgulho de ser parte de vocês.

Meus incomparáveis irmãos, Marco Aurélio Piacentini Pinheiro e Sarah Cristina Piacentini Pinheiro. “Bróders”...vocês são “perfeitos para mim”.

Agradeço com amor a Juliana Parente de Mello Portugal, por tudo o que passamos juntos. E principalmente por me proporcionar a experiência mais radical e engrandecedora, a paternidade. Beatriz Portugal Pinheiro é o ser mais cheio de graça e vida que apareceu em meu caminho. Meu amor por você “Piquininha” transcende qualquer racionalidade.

Sou muito grato ao amigo Eurípedes Laurindo Júnior e família, por terem me dado asilo em São Paulo durante a Disciplina que cursei na Universidade de São Paulo. Além de todos os conselhos e conversas sobre paternidade, que me aguardava na época.

Aos grandes amigos da Pós-Graduação: Daniel Bezerra, Carlos Eduardo Vieira Toledo, Felipe Alves Elias, Eliane Pinheiro de Souza, Darciléa Ferreira de Castro, Francisco Ricardo Negri, Rodrigo Neregato (“Salsicha”), Verena Cristina de Almeida, Mirian Costa Menegazzo, Liliane Ibrain (“Lili”), Mayra Fernandes Nobre, Ana Cândida, Cleiton Janoni, Alessandra Rodrigues Gomes, Magnólia, Tatiane & Adolfo (“Ligadão”), Robson, Tiago Eloi dos Santos (“Fester”), Fabrício Corradini (“Tito”), Humberto Lima, Marcelo Bonetti Agostinho (“Vulto”), Wilhelm (“Quiabo”), e Duílio Prado Moreno (“Dundee”).

Em especial agradeço ao Doutorando, grande parceiro e infalível amigo Luis Gustavo Ferreira de Oliveira (“Milk”), e sua fiel parceira Elaine. Os quais dividiram comigo tanto as satisfações, como os desencantos, da vida acadêmica.

Com grande satisfação agradeço aos pseudo-irmãos da mítica república unespiana “Degusta”: Felipe Naous (“Malacú”), Fábio Monteiro de Barros, Daniel Martinez (“Folgado”), Rodrigo (“Mateca”), Cauê Oliveira, e André Luis Melo (“Grilo”). A vivência com estes “bróders”, nem sempre tão harmoniosa, foi um dos episódios mais marcantes e intensos na minha jornada rumo ao desconhecido. Estendo o agradecimento à “Dna Odete” (Edna), por “batalhar” na limpeza da república nos dias pós-baladas.

Gostaria de agradecer a todos os outros grandes parceiros que estiveram comigo, majoritariamente nos momentos de descontração e boemia. Principalmente aos amigos e amigas das repúblicas: “La Belle de Jour”, “Catota”, “Caenga”, “Woodstocka”, “Livrância”, “51”, “Comparsas”, “A.D.A.”, “Morada”, “Ninho”, “Passárgada”, “Goma”, “Exílio”, “3 ½”, “Para Poucos”, “Vilinha”, “Chakrinha”, “Metazoa”, “Quilombo”, “Senzala”, “Pardiêro” (“Inferno”), “Kabaré”, “Beco da Cataia”, “Mundo da Lua”, “Kbeças”, “Só Se For Agora”, “Azul Calcinha”, “Tamakatosha”, “Brisa”, “Bananas”, “Caverna”, “Cú da Cobra” e “Curva de Rio”. Além de inúmeros companheiros isolados, como: Carlos Peters (“Lingüiça”) e família, “Sangue”, “Mou”, “Monte”, “Jundiá”, “BH”, “Jerônimo”, “Vaguinão”, “Vaguininho”, Sandra Kussunoki, Carol & Carina, *etc...* Galera, vocês foram demais!!! ....valeu!

Com carinho agradeço as funcionárias do IGCE: Judite, Vânia, Neuzinha, Andréia, Rosângela, Cristina, e Ângela, pela simpatia e profissionalismo como tratam tanto o trabalho como o corpo de pesquisadores.

Finalmente agradeço aos vigias do IGCE, principalmente Darião, Ney, Marcelinho, Chicão, Jeff, Juninho, Costa, Geo, Eduvaldo e Jair, os quais, além de se mostrarem parceiros, me proporcionaram café quente e algumas boas gargalhadas nas madrugadas.

## RESUMO

O presente trabalho aborda a Sistemática Filogenética da Infra-Ordem Sebecosuchia, visando um melhor entendimento sobre a história evolutiva do grupo e igualmente contribuindo para sua Taxonomia. Levantaram-se informações sobre os táxons que constituem o referido grupo enfoque, sendo estas de caracteres paleobiológico, geológico e biocronológico.

Além dos espécimens sebecossuquianos bem documentados, estão incluídos materiais inéditos como “Forma Itaboraí” e “Forma Tiupampa”, e materiais que apesar de não representarem novos táxons, contribuem com dados adicionais na compreensão de tais espécies, como *Stratiosuchus maxhecti*. Também estão incluídos táxons que não são usualmente utilizados neste tipo de investigação, pela falta de informações devido à fragmentação dos espécimens, como é o caso de *Ilchunaia parca* e “Forma *Sebecus* Itaboraí”. Estes táxons, apesar de não poderem revelar informações sólidas, servem para uma prévia aproximação e vislumbre sobre Sistemática, enquanto materiais mais completos não são encontrados.

As análises filogenéticas foram realizadas valendo-se de 46 táxons crocódilomorfianos e 241 caracteres. Os caracteres são referentes a crânio, mandíbula e dentição, regiões anatômicas que respondem mais prontamente as pressões seletivas, refletindo com mais fidelidade as transformações sofridas pelas linhagens. Além do que, com exceção de alguns espécimens de poucas espécies, a maioria dos materiais sebecossuquianos é constituída por fragmentos provenientes destas regiões.

Os resultados, extraídos de análises cladísticas heurísticas, semi-exaustivas e exhaustivas, permitiram entre outros aspectos: 1 - constatação de merofiletismo para “Sebecosuquia”, que seria válido como clado com a inclusão de peirosauromorfos e eussuquianos no referido grupo; 2 - Baurusuchidae se mostra uma família definida que, com a inclusão de “Forma Tiupampa” e *Iberosuchus*, ultrapassa o limite Cretáceo-Paleogeno, alcançanco o Eoceno na Península Ibérica; 3 - informalmente chamamos de Sebecoidea a grande família que contém os táxons dos gêneros *Sebecus*, *Bretesuchus*, *Ayllusuchus*, e *Bergisuchus*, que se mostram relacionados á táxons trematocâmpsidos e eussuquianos; 4 - confirma-se a “Forma Itaboraí” como pertencente à Família Bretesuchidae.

## ABSTRACT

The present study approaches the Phylogenetic Systematic of the Infra-Order Sebecosuchia, seeking a better knowledge about its evolutive history and even helping Taxonomy. Taxon information, Paleobiology, Geology and Biocronology were gain up to the refered group.

Besides well documented sebecosuchian specimens, are added some unpublised materials, like "Foma Itaboraí" and "Forma Tiupampa". Some materials, despite not being new taxons, contributes with complementary data, increasing the comprehension of refered species like *Stratiotosuchus maxhechti*.

Further taxons, not often available in cladistic contributions, were included. This unusual employment is due ton the lack of informations on fragmentary materials. It occurs with *Ilchunaia parca* and "Forma *Sebecus* Itaboraí" for example, both despite do not have much solid data, they are usefull to previous systematic approach, while new more complete materials are not find.

The phylogenetic analisys were made including 46 crocodylomorphian taxa, and 241 characters. These characters are refered to skull, jaw and teeth, which answer selective pressures, reflecting the changes suffered by the lineages. Moreover, with some exceptions, most of the sebecosuchians is constituted by fragments from those anatomies.

The cladistic results, heuristic, semi-exhaustive, and exhaustive, allowed the main conclusions. 1 – "Sebecosuchia" is a merophyletic group, only being valid with addition of peirosauromorphs and eusuchians; 2 - Baurusuchidae is a well supported family, crossing Cretaceous-Paleogene limit by inclusion of two taxa, "Forma Tiupampa" and *Iberosuchus*, ranging until Eocene of the Iberic region; 3 - the informal name Sebecoidea is employed to keep the genera *Sebecus*, *Bretesuchus*, *Ayllusuchus* and *Bergisuchus*, showing relationships to trematochampsids and eusuchians lineages; 4 - "Forma Itaboraí" is confirmed as a morphotype belonging to the Family Bretesuchidae.

## ÍNDICE GERAL

<b>I- INTRODUÇÃO.....</b>	<b>1</b>
<b>II- OBJETIVOS.....</b>	<b>4</b>
<b>III- CARACTERÍSTICAS GERAIS DE CROCODYLOMORPHA.....</b>	<b>5</b>
<b>IV- CONSIDERAÇÕES SOBRE HISTÓRICO DA CLASSIFICAÇÃO DE CROCODYLOMORPHA.....</b>	<b>8</b>
<b>V- SEBECOSSUQUIANOS.....</b>	<b>16</b>
V.1- Histórico da Sistemática.....	20
V.2- Aspectos Filogenéticos.....	22
V.3- Distribuição e Irradiação.....	24
<b>VI- MATERIAIS E MÉTODOS.....</b>	<b>29</b>
<b>VI.1- NOMENCLATURA UTILIZADA.....</b>	<b>29</b>
VI.1.1- Geologia e Estratigrafia.....	29
VI.1.2- Paleontologia e Descrição Geral de Materiais.....	30
VI.1.3- Anatomia e Morfologia.....	30
<b>VI.2- METODOLOGIA FILOGENÉTICA.....</b>	<b>31</b>
VI.2.1- Metodologia Aplicada à Análise Filogenética.....	33
VI.2.2- Terminais e Caracteres.....	34
VI.2.3- Parcimônias.....	35
VI.2.4- Algoritmos e Métodos de Busca.....	36
VI.2.5- DNEs e Grupo Externo.....	37
VI.2.6- Índices e Consensos.....	38
VI.2.7- Métodos de Verificação de Suporte.....	40
VI.2.8- Programas Utilizados e Configuração das Análises.....	41
<b>VII- BACIAS SEDIMENTARES COM RESTOS DE SEBECOSUCHIA.....</b>	<b>43</b>
<b>VII.1- BACIAS BRASILEIRAS.....</b>	<b>43</b>
VII.1.1- Bacia Bauru (SP, MG, GO, MS, PR).....	43
VII.1.1.1- Formação Adamantina.....	45
VII.1.2- Depósito Calcário de Itaboraí (RJ).....	47
<b>VII.2- OUTRAS BACIAS SULAMERICANAS.....</b>	<b>51</b>
<b>VII.2.1- ARGENTINA.....</b>	<b>51</b>
VII.2.1.1- Bacia de Neuquén.....	51
VII.2.1.1.1- Sub-Grupo Río Neuquén.....	51
VII.2.1.1.1.a- Formação Portezuelo.....	52
VII.2.1.1.2- Sub-Grupo Río Colorado.....	53
VII.2.1.1.2.a- Formação Bajo de la Carpa.....	53

VII.2.1.2- Grupo Salta.....	55
VII.2.1.2.1- Sub-Grupo Santa Bárbara.....	55
VII.2.1.2.1.a- <i>Formação Maíz Gordo</i> .....	56
VII.2.1.2.1.b- <i>Formação Lumbrera</i> .....	57
VII.2.1.3- Província de Mendoza.....	58
VII.2.1.3.1- <i>Fomação Divisadero Largo</i> .....	58
<b>VII.2.2- BOLÍVIA</b> .....	60
VII.2.2.1 <i>Formação Santa Lucía</i> .....	60
<b>VII.2.3- COLÔMBIA</b> .....	61
VII.2.3.1 “La Venta Badlands”.....	61
VII.2.3.1.1 Grupo Honda.....	62
VII.2.3.1.1.a- <i>Unidade Monkey</i> .....	62
<b>VII.3- ÁFRICA DO NORTE</b> .....	64
<b>VII.3.1- ARGÉLIA</b> .....	64
VII.3.1.1- <i>Formação El Kohol</i> .....	66
<b>VII.4- BACIAS EUROPEIAS</b> .....	67
<b>VII.4.1- PORTUGAL</b> .....	67
VII.4.1.1 <i>Formação Feligueira Grande</i> .....	67
<b>VII.4.2- ESPANHA</b> .....	69
VII.4.2.1 Bacia de Duero.....	69
VII.4.2.1.a- <i>Setor Salamanca</i> .....	69
VII.4.2.1.b- <i>Setor Zamora</i> .....	70
<b>VII.4.3- FRANÇA</b> .....	71
VII.4.3.1- Depósitos de Issel.....	71
<b>VII.4.4- ALEMANHA</b> .....	72
VII.4.4.1- <i>Formação Messel</i> .....	72
<b>VII.5- BACIA ASIÁTICA/SUBCONTINENTE INDIANO</b> .....	73
<b>VII.5.1- PAQUISTÃO</b> .....	73
VII.5.1.1- <i>Formação Pab</i> .....	73
<b>VIII- TAXONOMIA E SISTEMÁTICA DOS SEBECOSSUQUIANOS FORMALMENTE DESCRITOS EM FAMÍLIAS</b> .....	76
<b>VIII- SEBECOSUCHIA</b> .....	76
<b>VIII.1- FAMÍLIA SEBECIDAE</b> .....	76
VIII.1.1- “Forma Tiupampa”.....	77
VIII.1.2- “Forma <i>Sebecus</i> -Itaboraí”.....	78
VIII.1.3- “Forma Chubut”.....	80

VIII.1.4- “Forma Peru” .....	81
VIII.1.5- <i>Sebecus icaeorhinus</i> .....	81
VIII.1.6- <i>Sebecus huilensis</i> .....	85
VIII.1.7- <i>Sebecus querejazus</i> .....	87
VIII.1.8- <i>Ayllusuchus fernandezi</i> .....	88
VIII.1.9- <i>Ilchunaia parca</i> .....	91
<b>VIII.2- FAMÍLIA BRETESUCHIDAE</b> .....	<b>93</b>
VIII.2.1- “Forma Itaborai” .....	93
VIII.2.2- <i>Bretesuchus</i> .....	95
VIII.2.2.1- <i>Bretesuchus bonapartei</i> .....	97
<b>VIII.3- FAMÍLIA BERGISUCHIDAE</b> .....	<b>97</b>
VIII.3.1- <i>Bergisuchus dietrichbergi</i> .....	99
<b>VIII.4- FAMÍLIA BAURUSUCHIDAE</b> .....	<b>100</b>
VIII.4.1- <i>Baurusuchus pachecoi</i> .....	101
VIII.4.2- <i>Baurusuchus salgadoensis</i> .....	108
VIII.4.3- <i>Cynodontosuchus rothi</i> .....	112
VIII.4.4- <i>Stratiosuchus maxhecti</i> .....	115
VIII.4.5- <i>Pabweshi pakistanensis</i> .....	120
<b>IX- TAXONOMIA E SISTEMÁTICA DOS SEBECOSSUQUIANOS FORMALMENTE DESCRITOS, SEM FAMÍLIAS DEFINIDAS</b> .....	<b>122</b>
IX.1- <i>Iberosuchus macrodon</i> .....	122
IX.2- <i>Iberosuchus crassiproratus</i> .....	126
IX.2.1- Observações sobre algumas formas paleogênicas européias.....	128
IX.3- <i>Eremosuchus elkoholicus</i> .....	128
IX.4- <i>Pehuenchesuchus enderi</i> .....	131
IX.5- “Forma Divisadero-Largo”.....	132
IX.6- Morfótipos zifodontes asiáticos indeterminados.....	134
<b>X- GRUPOS TERMINAIS</b> .....	<b>135</b>
<b>X.1- TÁXONS DO GRUPO EXTERNO (GE)</b> .....	<b>136</b>
<b>X.2- TÁXONS DO GRUPO INTERNO, COM EXCEÇÃO DE SEBECOSUCHIA</b> .....	<b>137</b>
<b>XI- LISTA DE CARACTERES</b> .....	<b>155</b>
XI.1- Características gerais.....	159
XI.2- Região pré-orbital.....	162
XI.3- Região orbital/pós-orbital.....	171
XI.4- Região occipital.....	183
XI.5- Região palatal.....	186

XI.6- Região da articulação crânio/mandíbula.....	192
XI.7- Região mandibular.....	193
XI.8- Dentição.....	199
<b>XII- RESULTADOS FILOGENÉTICOS E DISCUSSÕES.....</b>	<b>206</b>
<b>XII.1- BUSCAS HEURÍSTICAS.....</b>	<b>206</b>
XII.1.1- Análises Verificacionistas de Suporte para Resultados Heurísticos.....	209
XII.1.1.a- “Bootstrap”.....	209
XII.1.1.b- Suporte de Bremer.....	214
<b>XII.2- ANÁLISES SEMI EXAUSTIVAS DO TIPO “BRANCH AND BOUND”.....</b>	<b>215</b>
XII.2.1- Matriz Reduzida.....	215
XII.2.2- Baurussuquianos.....	218
XII.2.3- Sebecoideanos.....	222
XII.2.3.1- Discussões sobre a “Forma Tiupampa”.....	227
<b>XII.3- ANÁLISES EXAUSTIVAS.....</b>	<b>229</b>
<b>XII.4- CONSIDERAÇÕES SOBRE OS RESULTADOS OBTIDOS PARA “NOTOSUCHIA” E</b>	
<b>GAVIALIS.....</b>	<b>232</b>
XII.4.1- “Notosuchia”.....	232
XII.4.2- <i>Gavialis</i> .....	233
<b>XIII- CONCLUSÕES CLADÍSTICO-FILOGENÉTICAS.....</b>	<b>237</b>
<b>XIV- CONSIDERAÇÕES PALEOBIOGEOGRÁFICAS.....</b>	<b>242</b>
<b>XV- REFERÊNCIAS.....</b>	<b>245</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>268</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 01:</b> Diversas linhagens derivadas de Archosauromorpha.....	<b>1</b>
<b>Figura 02:</b> Diferentes configurações de tornozelos para arcossaurianos.....	<b>6</b>
<b>Figura 03:</b> Nível de organização evolutiva exibido pelo pálate nos diversos grupos crocodylomorfianos.....	<b>7</b>
<b>Figura 04:</b> Tipos morfológicos principais de vértebras.....	<b>9</b>
<b>Figura 05:</b> Diagrama simplificado sobre as propostas sistemáticas provenientes do trabalho de Benton & Clark (1988).....	<b>14</b>
<b>Figura 06:</b> Concepção artística de dois sebecossuquianos Baurusuchidae.....	<b>17</b>
<b>Figura 07:</b> Dentição do tipo zifodonte verdadeiro.....	<b>17</b>
<b>Figura 08:</b> <i>Baurusuchus pachecoi</i> . A - ilustração detalhada do quinto dente do ramo mandibular direito; B - ilustração detalhada do quarto dente do ramo mandibular.....	<b>18</b>
<b>Figura 09:</b> Secções diagramáticas de rostros, oreinorrostral e platirrostral.....	<b>20</b>
<b>Figura 10:</b> Hipótese preferida por Benton & Clark (1988) sobre as relações filogenéticas de metassuquianos basais.....	<b>23</b>
<b>Figura 11:</b> Ocorrências de sebecossuquianos.....	<b>25</b>
<b>Figura 12:</b> Mapa da Bacia Bauru.....	<b>44</b>
<b>Figura 13:</b> Formação Adamantina, seção colunar levantada na Fazenda Buriti, Distrito de Prudêncio e Moraes, Município de General Salgado.....	<b>46</b>
<b>Figura 14:</b> Mapa de Localização da Bacia de Itaboraí.....	<b>48</b>
<b>Figura 15:</b> Carta Estratigráfica do Depósito de São José do Itaboraí.....	<b>50</b>
<b>Figura 16:</b> Mapa da Província de Neuquén, Patagônia, Argentina.....	<b>52</b>
<b>Figura 17:</b> Estratigrafia e assembléia de tetrápodos da região Sul da Bacia de Neuquén.....	<b>54</b>
<b>Figura 18:</b> Localização e Carta Estratigráfica do Grupo Salta, Argentina.....	<b>58</b>
<b>Figura 19:</b> Localização, perfil geológico e estratigrafia da Formação Divisadero Largo, Província de Mendoza, Argentina.....	<b>59</b>
<b>Figura 20:</b> Mapa do Noroeste da Colômbia, Departamento de Huila.....	<b>63</b>
<b>Figura 21:</b> Estratigrafia de La Venta, Colômbia.....	<b>64</b>
<b>Figura 22:</b> Localização geográfica da localidade de El Kohol, Argélia.....	<b>65</b>
<b>Figura 23:</b> Seção do depósito continental de El Kohol (região Central dos Atlas Saharianos, Argélia).....	<b>68</b>
<b>Figura 24:</b> Coluna Estratigráfica geral da Bacia de Duero, Espanha.....	<b>70</b>
<b>Figura 25:</b> Localização das províncias de Zamora e Salamanca, Espanha.....	<b>71</b>
<b>Figura 26:</b> Indicação dos depósitos terciários da Península Ibérica.....	<b>72</b>

<b>Figura 27:</b> Localização da Formação Pab, Paquistão.....	<b>74</b>
<b>Figura 28:</b> “Forma Tiupampa” - M.H.N.C. 6672.....	<b>78</b>
<b>Figura 29:</b> “Forma <i>Sebecus-Itaboraí</i> ” - DGM 235-R.....	<b>80</b>
<b>Figura 30:</b> <i>Sebecus icaeorhinus</i> , imagens de réplica sem numeração e figuras de reconstituição por Colbert (1946), a partir de A.M.N.H 3159/3160.....	<b>84</b>
<b>Figura 31:</b> <i>Sebecus huilensis</i> - U.C.M.P. 37877.....	<b>87</b>
<b>Figura 32:</b> <i>Sebecus querejazus</i> - M.H.N.C. - P 3701.....	<b>89</b>
<b>Figura 33:</b> <i>Ayllusuchus fernandezii</i> - M.L.P. 72-IV-4-2.....	<b>91</b>
<b>Figura 34:</b> <i>Ilchunaia parca</i> - M.J.M., P.V. 513.....	<b>92</b>
<b>Figura 35:</b> “Forma Itaboraí” - MCT1730-R / MCT 1730-R / MCT 1748-R / MCT 1733-R / MCT 1734-R / MCT 1735-R / MCT 1731-R / MCT 1732-R /MCT 1724-R / MCT 1728-R / MCT 1726-R.....	<b>96</b>
<b>Figura 36:</b> <i>Bretesuchus Bonaparte i</i> - PVL 4735.....	<b>98</b>
<b>Figura 37:</b> <i>Bergisuchus dietrichbergi</i> - HLMD-Me 7003 / GM XVIII 49.....	<b>101</b>
<b>Figura 38:</b> <i>Baurusuchus pachecoi</i> - DGM 229-R / UFRJ-DG 288-R.....	<b>104</b>
<b>Figura 39:</b> <i>Baurusuchus salgadoensis</i> - MPMA 62-0001-02.....	<b>111</b>
<b>Figura 40:</b> <i>Cynodontosuchus rothi</i> - M.L.P. 64-IV-16-25 (205).....	<b>113</b>
<b>Figura 41:</b> <i>Stratiotosuchus maxhechti</i> - DGM-1477-R.....	<b>118</b>
<b>Figura 42:</b> <i>Stratiotosuchus maxhechti</i> - URC R.73.....	<b>120</b>
<b>Figura 43:</b> <i>Pabwehshi pakistanensis</i> - GSP-UM 2000.....	<b>122</b>
<b>Figura 44:</b> <i>Iberosuchus macrodon</i> .....	<b>123</b>
<b>Figura 45:</b> <i>Iberosuchus</i> cf. - STUS 349 / STUS 13071.....	<b>124</b>
<b>Figura 46:</b> <i>Iberosuchus crassiproratus</i> nov. comb.....	<b>127</b>
<b>Figura 47:</b> <i>Eremosuchus elkoholicus</i> - KA-402 / KB-301.....	<b>129</b>
<b>Figura 48:</b> <i>Pehuenchesuchus enderi</i> - MAU-PV-CRS-440.....	<b>132</b>
<b>Figura 49:</b> Reconstrução do crânio e mandíbula de <i>Terrestriusuchus gracilis</i> .....	<b>136</b>
<b>Figura 50:</b> Reconstrução do crânio e mandíbula de <i>Dibothrosuchus elaphros</i> .....	<b>136</b>
<b>Figura 51:</b> <i>Protosuchus haughtoni</i> - BP/1/4770.....	<b>137</b>
<b>Figura 52:</b> Gobiosuchidae - <i>Zaraasuchus shepardii</i> - IGM 100/1321; <i>Gobiosuchus kielanae</i> - ZPAL Mg.R 11/67.....	<b>138</b>
<b>Figura 53:</b> <i>Alligatorelus beaumonti</i> ( <i>A. beaumonti bavaricus</i> e <i>A. beaumonti beaumonti</i> ).....	<b>139</b>
<b>Figura 54:</b> <i>Hsisosuchus dashanpuensis</i> - ZDM 3405.....	<b>140</b>
<b>Figura 55:</b> <i>Doratodon ibericus</i> MGUV 3201.....	<b>141</b>
<b>Figura 56:</b> <i>Libycosuchus brevirostris</i> .....	<b>142</b>
<b>Figura 57:</b> Reconstrução do crânio de <i>Trematochampsia taqueti</i> .....	<b>143</b>

<b>Figura 58:</b> <i>Itasuchus jesuinoi</i> - DGM 434-R.....	144
<b>Figura 59:</b> Reconstrução do crânio e mandíbula de <i>Caririsuchus camposi</i> .....	145
<b>Figura 60:</b> Reconstrução de crânio e mandíbula de <i>Pelagosaurus typus</i> .....	146
<b>Figura 61:</b> <i>Sarcosuchus imperator</i> - MNN 604.....	147
<b>Figura 62:</b> Reconstrução do crânio de <i>Dyrosaurus phosphaticus</i> .....	148
<b>Figura 63:</b> <i>Calsoyasuchus valliceps</i> - TMM 43631-1.....	148
<b>Figura 64:</b> Peirosauridae - <i>Peirosaurus torminni</i> - DGM 433-R / MOZ.P. 1750 / MOZ.P. 1750; <i>Lomasuchus palpebrosus</i> - MOZ 4084 PV; <i>Uberabasuchus terrificus</i> - CPPLIP 630.....	150
<b>Figura 65:</b> “Notosuchia” - <i>Chimaerasuchus paradoxus</i> - IVPP V8274; <i>Simosuchus</i> <i>clarki</i> - UA 8679; <i>Marillasuchus amarali</i> - UFRJ-DG 50-R; <i>Malawisuchus</i> <i>mwakasyungutiensis</i> - Mal-49/48/45; <i>Sphagesaurus huenei</i> - RCL-100; <i>Araripesuchus gomesii</i> .....	151
<b>Figura 66:</b> Eusuchia - <i>Pristichampsus vorax</i> - FMNH PR 399; <i>Quinkana fortirostrum</i> - AM F.57844; <i>Crocodylus moreletii</i> - TMM M-4980; <i>Gavialis gangeticus</i> ; <i>Caiman</i> <i>crocodylus</i> - URC R.76; <i>Paleosuchus trigonatus</i> - DGM 268-RR.....	153
<b>Figura 67:</b> Distribuição de caracteres utilizados no estudo, apresentada em vista lateral de reconstrução do crânio de <i>Sebecus icaeorhinus</i> .....	156
<b>Figura 68:</b> Distribuição de caracteres relativos à região occipital, utilizados no estudo, apresentada em vista occipital de reconstrução do crânio de <i>Sebecus</i> <i>icaeorhinus</i> .....	156
<b>Figura 69:</b> Distribuição de caracteres relativos à região dorsal e teto craniano, utilizados no estudo, apresentada em vista dorsal de reconstrução do crânio de <i>Sebecus icaeorhinus</i> .....	157
<b>Figura 70:</b> Distribuição de caracteres relativos à região palatina, utilizados no estudo, apresentada em vista palatal de reconstrução do crânio de <i>Sebecus</i> <i>icaeorhinus</i> .....	157
<b>Figura 71:</b> Distribuição de caracteres relativos à mandíbula e dentição, utilizados no estudo, apresentada em vistas superior oclusal e lateral esquerda da mandíbula de <i>Sebecus icaeorhinus</i> .....	158
<b>Figura 72:</b> Distribuição de caracteres dentários utilizados no estudo, apresentada em vista lateral esquerda de reconstrução do crânio de <i>Sebecus icaeorhinus</i> .....	159
<b>Figura 73:</b> Concepção evolutiva de Brochu (2003) para os principais arranjos occlusais.....	161
<b>Figura 74:</b> Tipos morfológicos de rostrum segundo Busbey (1984).....	163
<b>Figura 75:</b> Crista presente no esquamosal (“ <i>squamosal rim</i> ”).....	176

<b>Figura 76:</b> Carenas de dois morfótipos dentários.....	<b>202</b>
<b>Figura 77:</b> Dendrogama d01, Consenso de Maioria para 100 árvores mais parcimoniosas; busca herística (TBR) de matriz sem tendenciamento de táxons.....	<b>211</b>
<b>Figura 78:</b> Dendrogama d02, Consenso de Maioria para 4 árvores mais parcimoniosas; busca herística (TBR) de matriz com tendenciamento de táxons.....	<b>212</b>
<b>Figura 79:</b> Dendrogama consensual (maioria) resultante da análise de Bootstrap com 10.000 replicatas (search=heuristic), realizada para a matriz tendenciada ( <i>Quinkana</i> , “Forma Tiupampa”, “Forma <i>Sebecus</i> -Itaboraí).....	<b>213</b>
<b>Figura 80:</b> Árvore preferida (topologia 1/2), resultante de busca do tipo “Branch and Bound”.....	<b>217</b>
<b>Figura 81:</b> Dendrogama de Consenso Estrito para duas árvores mais parcimoniosas; busca semi-exaustiva “Branch and Bound”.....	<b>220</b>
<b>Figura 82:</b> Dendrogama de Consenso de Maioria para 14 árvores mais parcimoniosas; busca semi-exaustiva “Branch and Bound”.....	<b>225</b>
<b>Figura 83:</b> Árvore mais parcimoniosa produzida por busca semi-exaustiva “Branch and Bound”.....	<b>228</b>
<b>Figura 84:</b> Dendrograma consensual (maioria) de quatro árvores mais parcimoniosas, produzido por busca exaustiva (“altrees”).....	<b>231</b>
<b>Figura 85:</b> Dendrograma consensual (maioria) de três árvores mais parcimoniosas, produzido por busca semi-exaustiva “Branch and Bound”.....	<b>233</b>
<b>Figura 86:</b> . Dendrograma consensual (maioria) de três árvores mais parcimoniosas, produzido por busca semi-exaustiva “Branch and Bound”.....	<b>236</b>
<b>Figura 87:</b> Árvores evolutivas baseadas nos resultados cladísticos e na distribuição biocronológica das espécies do grupo enfoque.....	<b>240</b>
<b>Figura 88:</b> Proposta de Árvore Evolutiva para <i>Crocodylomorpha</i> .....	<b>241</b>

## LISTA DE ABREVIATURAS

<b>an-</b> angular	<b>Fao-</b> fenestra ântero-orbital	<b>j, ju-</b> jugal
<b>ar-</b> articular	<b>fcp-</b> forâmen para artéria carótida posterior	<b>l-</b> lacrimal
<b>bo-</b> basioccipital	<b>fd-</b> fossa diastemática	<b>ls-</b> laterosfenóide
<b>bok-</b> tuberosidade do basioccipital	<b>fg-</b> fossa glenóide	<b>M-</b> forâmen <i>Magno</i>
<b>bs-</b> basisfenóide	<b>Fi-</b> fenestra incisiva	<b>mx, m-</b> maxilar
<b>Ch, ch-</b> abertura das narinas internas ou coanas	<b>Fic-</b> fenestra <i>intramandibularis caudalis</i>	<b>me-</b> meato auditivo externo
<b>Co, co-</b> côndilo occipial	<b>Fip-</b> fenestra Inter.-palpebral	<b>n-</b> nasal
<b>coq-</b> côndilo occipital do quadrado	<b>fin, fi-</b> forâmen intertimpânico	<b>ne-</b> abertura das narinas externas
<b>cmq-</b> côndilo mandibular do quadrado	<b>fle, le-</b> canal de Eustaquio lateral	<b>Or, or-</b> abertura orbital
<b>d-</b> dentário	<b>Fm, fm-</b> fenestra mandibular	<b>p, palp-</b> palpebral
<b>d4-</b> quarto dente mandibular	<b>Fp, Fpl-</b> fenestra palatina	<b>pa, pa a-</b> palpebral anterior
<b>ec, ect-</b> ectopterigóide	<b>Fpt-</b> fenestra pós-temporal	<b>pf, prf-</b> pré-frontal
<b>ex, exo-</b> exoccipital	<b>Fsst-</b> fossa supra-temporal	<b>pl-</b> palatino
<b>f, fr-</b> frontal	<b>Fti-</b> fenestra temporal inferior	<b>pm, pmx-</b> pré-maxilar
<b>Fa-</b> fenestra adicional ou pterigoideana	<b>Fts-</b> fenestra temporal superior	<b>po-</b> pós-orbital
<b>fa-</b> forâmen aéreo	<b>fv-</b> forâmen vagi	<b>pp, pa p-</b> palpebral posterior

**ppar**- processo para-  
occipital

**pr**- parietal

**pret, rar**- processo retro-  
articular (articular)

**pt**- pterigóide

**ptb**- bula pterigoideana

**q**- quadrado

**qj**- quadradojugal

**q r pt**- ramo quadrado do  
pterigóide

**sa**- surangular

**sch**- septo inter-coanal

**sm**- sínfise mandibular

**so**- supra-occipital

**sp**- esplenial

**sq, esq**- esquamosal

**XII**- forâmen para 12°  
nervo craniano



Tradicionalmente os “Mesosuchia”, agrupamento parafilético erigido por Huxley em 1875, caracterizava-se por conter animais que exibem a posição das coanas secundárias não totalmente limitadas pelos ossos pterigóides, além de vértebras com centros anficélicos.

O táxon Sebecosuchia, agrupamento inicialmente incluso em “Mesosuchia”, foi erigido por Simpson (1937), baseado em um peculiar fóssil crocodilomorfo com rostro alto e lateralmente comprimido, dentes serrilhados e comprimidos lateralmente, datando do Eoceno da Argentina, *Sebecus icaeorhinus* Simpson (1937). De início este agrupamento, seguindo classicamente a sistemática lineana, recebeu por Simpson (1937), emendado por Colbert (1946), *status* de subordem. Posteriormente atingiu o nível de infra-ordem com Gasparini (1972) e, mais tarde, com a revisão sistemática de Benton & Clark (1988), foi considerado como pertencente aos Sebecosuchia. Este “clado” está inserido no agrupamento merofilético Metasuchia (Benton & Clark, 1988).

Os Metasuchia constituem uma assembléia de Crocodyliformes continentais terrestres, que tem sofrido críticas sobre sua monofilia, sendo atualmente tratados no nível de famílias e táxons sub-familiares.

As quatro famílias formalmente propostas para Sebecosuchia são:

- Sebecidae Simpson (1937), amplamente distribuídos durante o Terciário na América do Sul;
- Baurusuchidae Price (1945), de ocorrência gonduânica e indo-paquistanesa, restritos ao Cretáceo Superior;
- Bretesuchidae Gasparini *et al.* (1992), família monogenérica que contém um único representante formal, *Bretesuchus bonapartei*, de ocorrência argentina e datando do Paleoceno superior;
- Bergisuchidae Rossmann *et al.* (2000), família monogenérica. *Bergisuchus dietrichbergi* é encontrado em sedimentos alemães de idade Eoceno médio.

Adicionalmente existem possíveis sebecossuquianos que ainda necessitam de uma apropriada investigação á nível de sistemática familiar.

Animais de hábitos terrestres, carnívoros predadores, os representantes sebecossuquianos estão em uma posição isolada entre os mesoeucrocódlios, devido a suas especializações adaptativas (Carroll, 1988). Diferem marcadamente pelo fato de exibirem um crânio relativamente alto e fortemente comprimido lateralmente. Seus dentes se apresentam comprimidos lateralmente e não

raramente serrilhamento em suas carenas, condição denominada “zifodonte” (Price, 1945; Colbert 1946, 1969; Gasparini 1972, 1981, 1984, 1992; Busbey, 1986; Ortega *et al.*, 2000; Wilson *et al.*, 2001; Carvalho *et al.*, 2005; Turner & Calvo, 2005).

Morfótipos metassúquios sebecossuquianos são provenientes de depósitos continentais de América do Sul, Europa, África e Paquistão, sendo os morfótipos sul-americanos os mais abundantes e melhores conhecidos. Na América do Sul são encontrados em Argentina (Cretáceo Superior - Oligoceno), Brasil (Cretáceo Superior), Bolívia (Paleoceno), Colômbia (Mioceno superior) e Peru (Mioceno). Na Europa ocorrem em terrenos que datam de Eoceno a Mioceno de Portugal, Espanha, França e Alemanha (Antunes, 1975; Buffetaut, 1989; Ortega *et al.*, 1996; Rossmann *et al.*, 2000, Wilson *et al.*, 2001). No Norte da África, na Argélia, foram identificados em depósitos eocênicos. No Paquistão foram coletados restos de um baurussúquido em sedimentos lacustre-fluviais datando do Cretáceo Superior. Esta distribuição suporta a noção que Sebecosuchia foi um grupo diversificado, com uma complexa história evolutiva.

A fauna cretácica sulamericana de crocodilomorfos constituía-se especialmente de Mesoeucrocodylia basais. Nos continentes meridionais os Eusuchia representavam o principal componente deste grupo. Isto indica a influência que o isolamento geográfico da América do Sul provocou nas faunas terrestres deste continente nesse período (Riff, 2003).

Muitos autores como Langston (1956), Buffetaut (1980,1991), Gasparini (1984) e Wilson *et al.* (2001) discutem a distribuição paleobiogeográfica dos sebecossuquianos, sugerindo muitos mecanismos dispersivos para esta amplitude, semi-cosmopolita (América do Sul, Norte da África, Europa, Paquistão), caso o grupo seja tratado como uma unidade taxonômica verdadeira.

Muito provavelmente América do Sul foi o centro de origem do grupo, durante o Cretáceo Superior (Gasparini, 1984), evidenciado pelos baurussuquianos brasileiros e argentinos, dispersando-se para Europa via América do Norte durante o final do período (Buffetaut, 1980 a; Rage, 1981), alcançando Norte da África (Buffetaut, 1989) e Paquistão (Wilson *et al.*, 2001) por rotas ainda mal esclarecidas, que serão posteriormente discutidas neste trabalho.

Sebecosuchia é um agrupamento diversificado em morfótipos e distribuição, com uma história evolutiva bastante complexa, tratada no correr do texto.

Muitas questões referentes à quebra do continente Gondwana, durante Cretáceo e Cenozóico, permanecem em aberto, como por exemplo a dispersão dos metassuquianos durante o Terciário. Além da influência dos eventos que provocaram a crise biótica do limite Cretáceo – Paleogeno, sobre a assembléia crocodylomorfiana. Sendo Sebecosuchia um grupo diversificado e disperso, investigações pormenorizadas podem ajudar a solucionar estas questões. Uma hipótese filogenética bem testada para o grupo responderia parte destas questões persistentes (Turner & Calvo, 2005).

## II- OBJETIVOS

Durante a realização do projeto de Iniciação Científica *“Crocodylomorfianos cretácicos da Bacia Bauru. Avaliação de ocorrências e de seu potencial paleobiogeográfico e biocronológico. Ênfase no Clado “Sebecosuchia”*, Processo FAPESP Número 04/ 05128-6, análises de ocorrências e estudos morfológicos mostraram que o número de localidades fossilíferas, e de exemplares, eram maiores que se esperava. Atualmente existem extensos trabalhos prospectivos, os quais nos provêm de inúmeros elementos para estudo e comparações mais detalhadas.

Assim sendo, entre os principais objetivos deste trabalho estão:

- descrição e comparação morfológica dos materiais previamente levantados e coletados durante as últimas escavações de 2003, 2004 e 2005;
- análise filogenética destes materiais, juntamente com outros materiais brasileiros depositados em outras coleções, agregando sebecossuquianos gonduânicos provenientes de Argentina, Colômbia, Bolívia, Peru, Norte da África e Paquistão, além dos morfótipos europeus;
- focar a validade do agrupamento Sebecosuchia e parentescos evolutivos, bem como aspectos filogenéticos, em termos de aquisições e modificações de caracteres e seus estados;
- analisar filogeneticamente o crocodylomorfiano zifodonte, encontrado nos depósitos paleocênicos de São José do Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, referido neste trabalho como “Forma Itaboraí”, constituído por fragmentos cranianos e dentes, depositado no Acervo Paleontológico do Museu de Ciências da Terra, do Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), situado na Cidade do Rio de

Janeiro, que não se encontra descrito, apesar de eventualmente referido na bibliografia especializada;

- determinar com a melhor precisão a distribuição paleobiogeográfica deste peculiar grupo de crocodilomorfianos.

### III- CARACTERÍSTICAS GERAIS DE CROCODYLOMORPHA

Os crocodilomorfos representam, no registro fóssil, um grupo bastante diversificado de arcossauros. Originados no Triássico Médio, apresentam um número atual relativamente pequeno de representantes. Estes últimos, Eusuchia (crocodilidos, aligatoridos e gavialidos), são no entanto pouco representativos da história evolutiva do agrupamento, tanto no aspecto anatômico/morfológico, quanto no ecológico, uma vez que provavelmente representam a descendência de uma única linhagem laurásica (Romer, 1966; Colbert, 1969; Buffetaut 1979, 1982; Carroll, 1988; Pough *et al.*, 1993; Clark, 1994, Sues, 1997; Bertini, 2002).

Em um contexto mais amplo, os Crocodylomorpha estão relacionados a outros grupos de arcossauros, como vários "tecodontes", Pterosauria, Dinosauria (*Fig. 1*). Como outros Crurotarsi (Phytosauria, Aetosauria, Ornithosuchia, Ravisuchia), os crocodilomorfos apresentam tarso crurotarsal, onde o calcâneo está associado à pata e o astrágalo com a tíbia (Sereno, 1991).

Neste padrão anatômico, que favorece locomoção plantígrada, calcâneo e astrágalo atuam como um eixo (*Fig. 02*), resultando em um movimento mais amplo e uma passada mais firme (Gauthier, 1986; Benton & Clark, 1988; Sereno, 1991; Sereno *et al.*, 1993).

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

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

- processo posterior do coracóide alongado.

Ao longo do processo de evolução do grupo, adicionalmente observa-se ainda uma tendência para o desenvolvimento de um pálato secundário (Fig. 03), bem como uma redução do púbis, que deixa de participar do acetábulo.

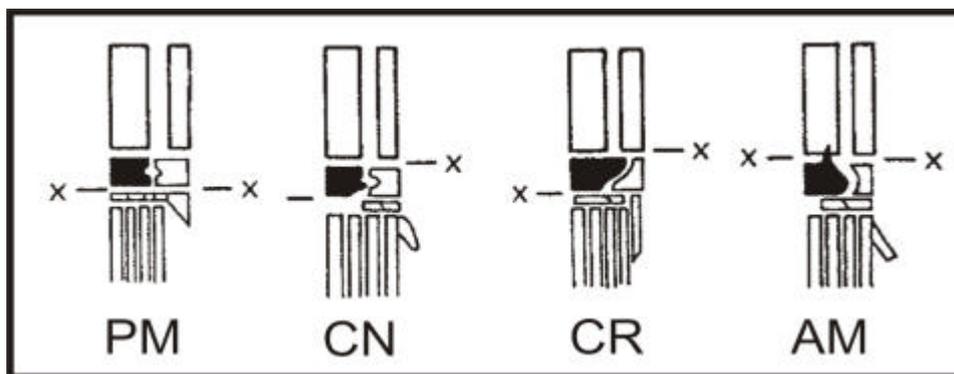


Figura 02. Diferentes configurações de tornozelos apareceram durante a evolução dos arcosaurianos, relacionadas à maximização no deslocamento nestes animais. O tipo mais primitivo é PM - "Primitive Mesotarsal", observado em "tecodontianos" basais; CN - "Crocodyle Normal", exibido pelos animais da linhagem Crurotarsi, incluindo Crocodylomorpha; CR - "Crocodyle Reverse", tornozelo típico de dinossauros ornitíscios; AM - "Advanced Mesotarsal", similar à uma dobradiça, encontrado em dinossauros "teropodomorfos", agrupamento originário das aves. O "x" marca os locais de flexão. Em preto astrágalo e em branco calcâneo (retirado de Cruickhank & Benton, 1985).

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

A variedade de formas em Crocodylomorpha é bastante ampla no registro fóssil, abrangendo de espécies totalmente terrestres a variedades exclusivamente aquáticas. Há uma miríade de hábitos, onde, por exemplo, é sugerida fossorialidade para alguns morfótipos (Romer, 1966; Buffetaut 1979, 1982; Clark, 1994).

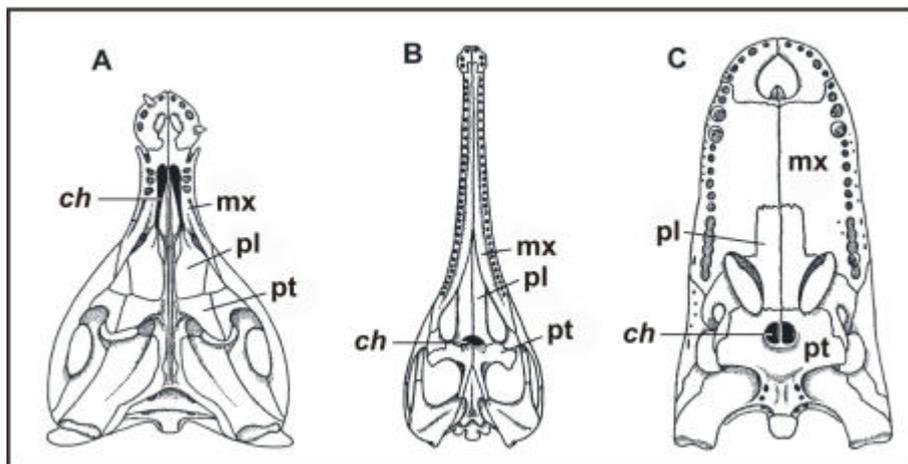


Figura 03. Vista palatal mostrando o nível de organização evolutiva exibido pelo pálate, nos diversos grupos crocodylomorfianos e filogeneticamente próximos. (a) - *Ornithosuchus* (Protosuchia), com as coanas se abrindo na região anterior do focinho; (b) - *Steneosaurus* (Thallatosuchia), com a abertura das coanas mais próxima da faringe, típico de Metasuchia e neossuquianos não Eusuchia; (c) - *Albertochampsa* (Eusuchia), possuidor de “pálato secundário completo”, com as coanas se abrindo nos pterigóides; característico de Eusuchia. Pl - palatal, Pt - pterigóide, m - maxilar (extraído de Buffetaut, 1979).

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

Em contraste, nos crocodylianos contemporâneos observamos apenas formas semi-aquáticas, predadoras generalistas a piscívoras especialistas (Romer, 1966; Buffetaut, 1979; Pough *et al.*, 1993). Isto é resultado destas espécies serem representantes de um pequeno subagrupamento, no âmbito da enorme variedade original (extinta) de formas.

Crocodylomorfos atuais, os Eusuchia, são portanto o fruto da irradiação evolutiva de um grupo de animais previamente bastante especializados, ao final do Cretáceo, praticamente únicos sobreviventes crocodylomorfianos dos eventos de extinção do Cretáceo - Paleogeno (Romer, 1966; Buffetaut 1979, 1982; Clark, 1994).

Além dos eussúquios, os sebecossúquios também sobreviveram a esta crise biótica, desaparecendo ainda durante o Neogeno (Colbert, 1969; Buffetaut 1979, 1980; Gasparini *et al.*, 1992).

Em relação à reprodução, os Eusuchia viventes apresentam cuidado parental com ovos e filhotes, combinado com a construção de ninhos para incubação. Sendo este padrão bem conhecido para outros grupos de Archosauria (Dinosauria, Aves), parece razoável a suposição que este comportamento seria primitivo, herdado pelos Crocodylomorpha (Pough *et al.*, 1993).

#### **IV- CONSIDERAÇÕES SOBRE HISTÓRICO DA CLASSIFICAÇÃO DOS CROCODYLORPHA**

Crocodylia, termo atualmente empregado para designar formas eussuquianas recentes, foi erigido por Gimelin em 1788. Desde o início dos trabalhos de Cuvier (1824), formas fósseis gradualmente foram sendo incluídas, aumentando progressivamente o conteúdo de espécies e famílias da referida ordem. Conteúdo este que viria a variar amplamente nos anos subseqüentes, de acordo com os critérios do pesquisador que o tratava.

Historicamente Linnaeus (1758) classifica os crocodilianos como uma única espécie, *Lacerta crocodilus*, fornecendo uma longa lista de sinônimas e propondo uma ampla distribuição geográfica para a espécie. Em 1768 Laurenti descreve o gênero *Crocodylus*, com quatro espécies: *niloticus*, *americanus*, *africanus* e *terrestris*, no entanto não designando tipos. Blumenbach (1779) descreve duas espécies: *Lacerta crocodilus* e *L. alligator*. Em 1789, na 13ª edição do “Systema Naturae” de Linnaeus (editado por Gmelin), *L. crocodilus*, *L. alligator*, e *L. gangetica* foram as três espécies listadas para a Ordem Crocodylia, a qual se formaliza (Mook & Mook, 1940).

Nos anos seguintes muitas espécies foram descritas, havendo muitas sinônimas entre elas. Cuvier em 1802 comenta em um de seus trabalhos a confusão em que se encontrava o estudo destes animais, evidenciando a contradição de caracteres e nomes utilizados pelos zoólogos da época. Ainda Cuvier, em 1807, vale-se de novos nomes, para a maioria das espécies, em seu tratado acerca das espécies viventes (“Sur les différentes espèces de crocodiles

vivans et sur leur caracteres distinctifs”), fixando o gênero *Crocodylus* (Mook & Mook, 1940).

Devido às subjetividades nos critérios de similaridade adotados, baseados em características consideradas chaves, em muito se diferenciavam as opiniões de diferentes autores sobre o conteúdo de *Crocodylia*. Este nome, e o seu correspondente vernáculo (crocodiliano), foi usado de maneira indiscriminada e variável até fins do Século XX, tanto para formas recentes quanto fósseis, que posteriormente mostraram-se não proximamente relacionadas (Riff, 2003).

Neste contexto, Século XIX e início do XX, houve uma série de nomes empregados e a classificação dos crocodilomorfianos baseava-se majoritariamente em duas características morfológicas:

- forma dos centros vertebrais, especialmente na aquisição da procelia [Molnar, 1993 (Fig. 04)];
- posição das coanas no palato, especialmente em relação aos ossos pterigóides (Fig. 03).

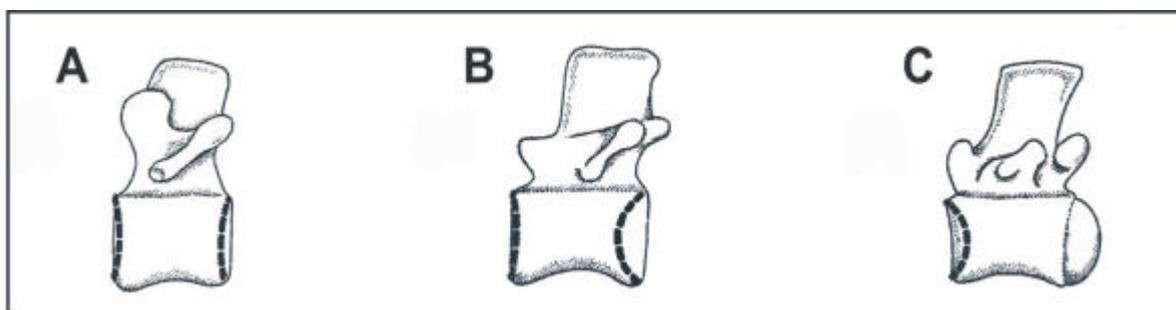


Figura 04. Tipos morfológicos principais de vértebras. A - vértebra anficélica; B - vértebra opistocélica; C - vértebra procélica, típica de crocodilomorfianos mais derivados (retirado de Buffetaut, 1979).

Gray (1844) agrupa os “caimans”, estabelecendo a família *Alligatoridae*, que inclui três gêneros: *Alligator*, *Caiman* e *Jacare* (Mook & Mook, 1940).

Em 1860 Richard Owen inclui três ordens em *Crocodylia*:

- *Opisthocoelia* incluía formas mesozóicas que exibiam vértebras pré-sacrais do tipo opistocélica;

- Amphicoelia incluiria formas mesozóicas com vértebras pré-sacrais anficélicas ou anfipláticas;
- Procoelia incluía formas cenozóicas que apresentavam vértebras pré-sacrais do tipo procélica (*Fig. 04*).

No entanto a investigação adequada de novos materiais revelou que Opisthocoelia era um agrupamento formado por dinossaurianos saurísquios, distantemente relacionados com Crocodylia (Mook, 1934).

A clássica postura zoológica da época gerava conflitos sistemáticos, á medida que as formas fósseis iam se somando.

Huxley (1875) divide a Ordem Crocodylia em três subordens:

- Parasuchia, incluindo os tecodontes etossaurianos e afins;
- Mesosuchia, essencialmente similar á Amphicoelia (Owen, 1860);
- Eusuchia, basicamente similar á Procoelia (Owen, 1860).

Zittel (1890) segue a classificação de Huxley (1875), sendo os Mesosuchia caracterizados pela forma e posição “primitiva” da abertura das narinas internas (coanas); Eusuchia exhibia a abertura em conformação mais especializada (derivada), a qual se encontra encerrada pelos pterigóides fusionados. Parasuchia se estabelece como uma ordem separada daquelas que contém os “verdadeiros crocodilomorfianos”, indo pertencer á Thecodontia. Muito autores posteriores valeram-se da classificação de Huxley (1875), em especial quanto á Mesosuchia e Eusuchia. (Mook, 1934).

Fraas (1902) propôs a Subordem Thalattosuchia, para incluir formas especializadas marinhas. Contém os primeiros crocodiliformes descritos, como *Geosaurus* Cuvier, 1824 e *Teleosaurus* Geoffroy, 1825, propostos em meados do Século XIX, provindos de rochas jurássicas e cretácicas da Europa (Piveteau, 1955).

Em 1918 Zittel omite as subdivisões em subordens, listando somente as famílias de Crocodylia: Teleosauridae, Metriorhynchidae, Macrorhynchidae, Atoposauridae, Goniopholidae, Libycosuchidae, Gavialidae e Crocodilidae (Mook, 1934). Um grande número de classificações vieram em seqüência (Williston, 1925; Hay, 1930; Woodward, 1932; Romer, 1933), as quais tinham como ênfase a taxonomia.

Os estudos sistematizados dos crocodylomorfianos, *Crocodylomorpha* Walker, 1970, *sensu* Benton & Clark (1988), têm início com o trabalho de Mook (1934) o qual propõe:

- Protosuchia, subordem que incluiria pequenos crocodyliformes de hábitos terrestres, em estágio basal na evolução do grupo;
  - Família Protosuchidae Mook, 1934;
- Mesosuchia Huxley, 1875
  - Família Teleosauridae;
  - Família Pholidosauridae;
  - Família Atoposauridae;
  - Família Goniopholidae;
  - Família Dyrosauridae;
  - Família Notosuchidae;
- Thalattosuchia Fraas, 1902
  - Família Metriorhynchidae;
- Eusuchia Huxley, 1875
  - Família Hylaeochampsidae;
  - Família Stomatosuchidae;
  - Família Gavialidae;
  - Família Crocodylidae;
  - Família Alligatoridae.

Walker (1970), revisando o morfótipo *Hallopus victor*, propõem o termo *Crocodylomorpha* em categoria de ordem. Sua classificação é a que se segue:

Ordem *Crocodylomorpha*

- Subordem *Crocodylia*;
  - Infraordem Protosuchia Mook, 1934;
  - Infraordem Mesosuchia Huxley, 1975;
  - Infraordem Eusuchia Huxley, 1975.
- Subordem *Paracrocodylia*, proposta para conter as formas essencialmente cursoriais);
  - Infraordem Pedeticosauria Walker, 1968
  - Infraordem Baurusuchia Walker, 1968
  - Infraordem Hallopoda Marsh, 1881

Whetstone & Whybrow (1983) erigiram o clado Mesoeucrocodylia, o qual passaria a incluir “Mesosuchia” mais Eusuchia; formando assim uma unidade monofilética, tendo em vista que as formas que o compõem seguramente compartilham de ancestral comum exclusivo.

Trabalhos modernos acrescentaram enorme número de caracteres morfológicos utilizados, particularmente com respeito à estrutura da caixa craniana e às regiões do crânio, *e.g.* (Norell, 1989).

Com o avanço das descobertas, e a utilização da cladística, percebeu-se que a preferência por características chaves levava a uma grande confusão sistemática, quando o que se visa obter é a genealogia do grupo (Riff, 2003).

Principalmente com o trabalho de Benton & Clark (1988), a sistemática dos crocodilomorfianos, e afins, estabeleceu-se de maneira razoável, de modo que as modificações posteriores têm sido feitas especialmente no âmbito de grupos internos mais específicos. Entretanto as relações evolutivas de alguns grandes agrupamentos, como Thalattosuchia, “Notosuchia”, e Sebecosuchia, ainda são cercadas de controvérsias (Andrade, 2005).

Na proposta de Benton & Clark (1988), o termo Crocodylia, e em consequência seu par vernáculo – crocodiliano(s), restringe-se agora a um grupo monofilético, formado apenas pelo ancestral comum das formas recentes (famílias Crocodylidae, Alligatoridae e Gavialidae) e todos os seus descendentes. Inclui os fósseis mais relacionados a elas que a outros grupos, inclusos em Crocodylomorpha (*Fig. 05*).

Segundo Benton & Clark (1988), o termo Crocodylomorpha, originalmente proposto por Walker (1970), é resgatado, constituindo assim o grupo monofilético mais inclusivo destes animais. Inclui Sphenosuchia Bonaparte, 1972 como clado basal, mais os demais grupos crocodilomorfianos. As relações filogenéticas entre os Sphenosuchia permanecem pobremente compreendidas, com as análises cladísticas recentes, envolvendo estes Crocodylomorpha basais, sendo pouco resolvidas e sua monofilia posta em dúvida (Clark *et al.*, 2001; Clark & Sues, 2002).

Crocodyliformes é outro novo clado, incluindo protossuquianos, “mesossuquianos” e eussuquianos. O termo substitui Crocodylia.

Devido o fato de “Mesosuchia” se verificar claramente parafilético, o termo Mesoeucrocodylia, proposto por Whetstone & Whybrow (1983), é mantido por Benton & Clark (1988), seguindo-se ao abandono do antigo nome (Clark, 1994).

Metasuchia, novo táxon da referida classificação, passa a incluir os táxons mesoeucrocilianos não talatossuquianos, tendo em vista a posição questionável dos táxons especializados que compõem Thalattosuchia. Trabalhos subsequentes têm discordado da posição basal dos Thalattosuchia, considerando-o um grupo de Crocodyliformes bem mais derivado. Desta forma, caso venha a se confirmar a morfologia derivada destes, Metasuchia torna-se sinônimo de Mesoeucrocodylia.

Neosuchia possui o mesmo conteúdo de Metamesosuchia Hulke (1878 *apud* Benton & Clark, 1988), mais o clado Eusuchia. O novo táxon abriga os grupos de hábitos preferencialmente semi-aquáticos: Atoposauridae, Goniopholidae, Pholidosauridae, Dyrosauridae, *Bernissartia*, *Shamosuchus* e Eusuchia. De acordo com os autores acima muitas características, compartilhadas por Thalattosuchia, dirossauros e folidossauros, quando consideradas independentes, tendem a demonstrar intimidade das linhagens. No entanto estas estariam relacionadas á longirrostria, não refletindo necessariamente relações de proximidade filogenética.

Ainda com relação á classificação de Benton & Clark (1988), Eusuchia se mantém praticamente inalterado. Apesar de ser considerado como monofilético, três de seus táxons: *Hylaeochampsa* Owen, 1874; *Stomatosuchus* Stromer, 1925 e *Leidykosuchus* (Erickson, 1976) apresentam-se duvidosos quanto á inclusão em Crocodylia, podendo representar táxons-irmão ao invés de membros inclusivos deste. *Hylaeochampsa vectiana*, do Cretáceo de Inglaterra, pode representar, embora com controvérsias (Wu & Sues, 1996) o clado basal de Eusuchia (Brochu, 1997; Clark & Norell, 1992), mais os Crocodylia (Riff, 2003).

O termo Crocodylia, e em consequência seu par vernáculo – crocodiliano(s), restringe-se agora a um grupo monofilético formado apenas pelo ancestral comum das formas recentes (Crocodylidae, Alligatoridae e Gavialidae) e todos os seus descendentes. Inclui os fósseis mais relacionados a elas que a outros grupos, inclusos em Crocodylomorpha.

Além da controvérsia sobre a posição de Thalattosuchia, em relação aos demais Crocodyliformes, outra questão diz respeito às relações evolutivas dos “Notosuchia” e Sebecosuchia, ambos inseridos em Metasuchia. “Notosuchia” Gasparini 1971 é um grupo que refere-se a uma série de formas terrestres, especialmente gondwânicas, de tamanho pequeno (cerca de 1m de comprimento) e rostro curto. Sendo considerado monofilético por alguns autores (Gasparini, 1971;

Pol, 1999) é tido, pela maioria das propostas cladísticas, como grupo parafilético basal no âmbito dos Mesoeucrocodylia (Clark, 1994; Wu & Sues, 1996; Ortega *et al.*, 2000; Buckley *et al.*, 2000; Andrade, 2005).

A sistemática de Sebecosuchia, enfoque deste trabalho, é tratada pormenorizada nos próximos capítulos.

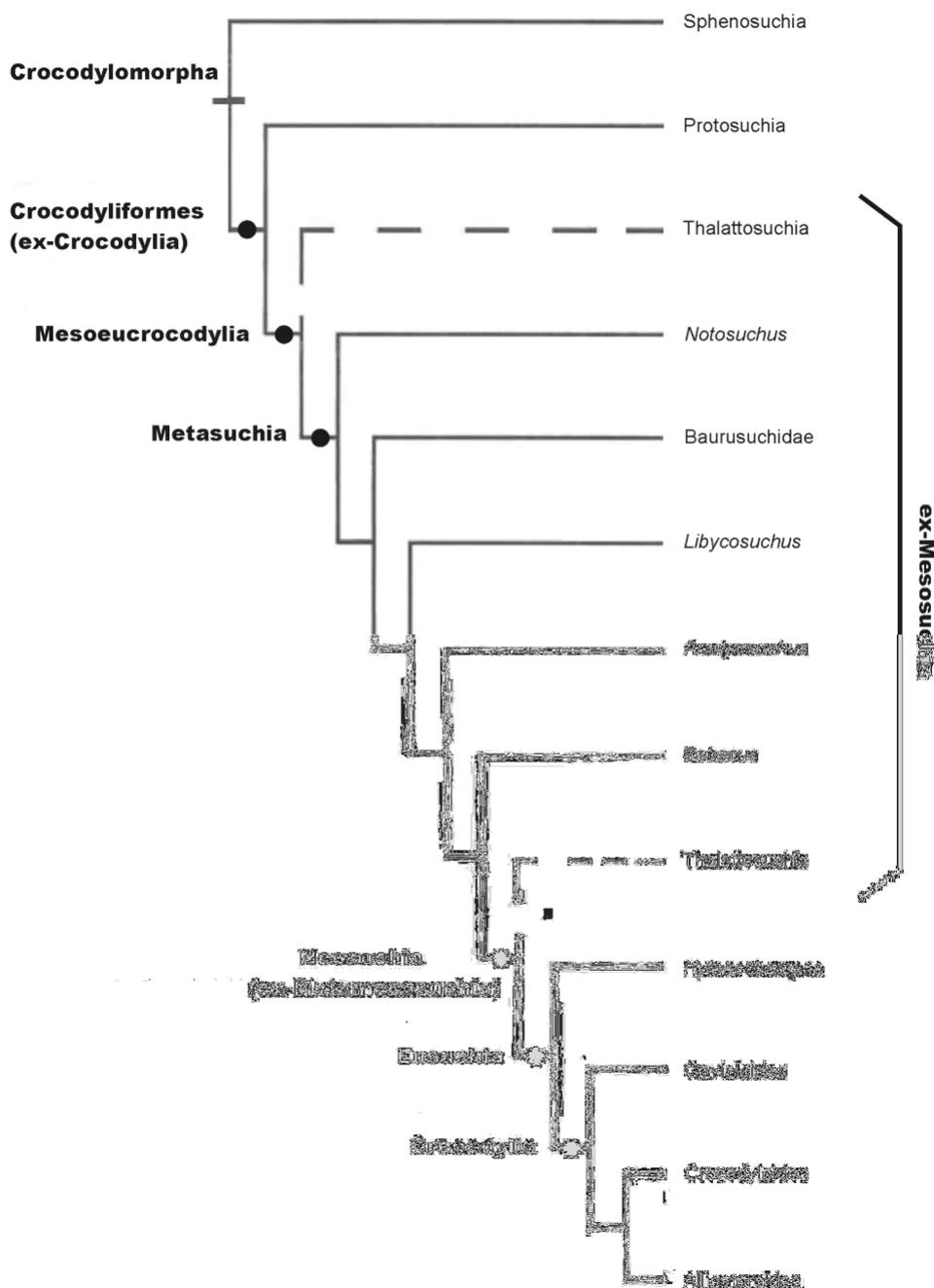


Figura 05. Diagrama simplificado sobre as propostas sistemáticas provenientes do trabalho de Benton & Clark (1988). As linhas tracejadas representam duas hipóteses distintas sobre a posição filogenética de Thalattosuchia, um grupo de Crocodyliformes especializados em nichos aquáticos marinhos (modificado de Benton & Clark, 1988).

Aproximadamente nos últimos 25 anos, com a evolução de técnicas genéticas e biomoleculares, caracteres bioquímicos e relações com parasitas têm sido usados em estudos de filogenias, especialmente nas formas eussuquianas viventes. Contudo avanços na Paleontologia Molecular (Rowley, 1991 *apud* Molnar, 1993) podem conduzir à aplicação de tecnologias similares para espécimens e grupos crocódilomorfianos extintos, com enorme potencial na elucidação de várias questões relacionadas (Molnar, 1993).

## V- SEBECOSSUQUIANOS

Sebecosuchia é um agrupamento extinto de crocodilomorfianos, que possuem como características marcantes:

- rostro comprimido e alto (oreinorrostria);
- dentes com carenas serrilhadas e compressão lateral (zifodontia);
- habitaram os continentes desde o Cretáceo até o Mioceno (Turner & Calvo, 2005).

Outras características osteológicas típicas de Sebecosuchia são:

- narinas externas separadas pelos nasais;
- ausência de fenestra anterorbital;
- órbitas direcionadas lateralmente;
- barra pós-orbital sub-dérmica;
- pequena fenestra supra-temporal, não margeada pelo frontal;
- pálato secundário muito curto, sem envolvimento do pterigóide;
- abertura das coanas muito mais ampla que em típicos crocodilomorfianos;
- quadrado essencialmente perpendicular;
- mandíbula relativamente grande e estreita;
- redução no número de dentes;
- vértebras platicélicas (Colbert, 1946; Romer, 1956).

Sebecossuquianos foram crocodiliformes de médio a grande porte, os maiores morfótipos alcançando aproximados 3,5 a 4m de comprimento corporal total. Apresentavam hábitos mais terrestres que crocodilianos atuais (*Fig. 06*) e grupos extintos como *Thallosuchia* e *Neosuchia*. Habitaram florestas e matas de galerias tropicais e sub-tropicais (Gasparini, 1984). As especializações de crânio e dentição indicam hábito alimentar carnívoro. O poderoso fêmur, e desenvolvimento de um quarto trocânter, suportam a hipótese destes animais terem tido grande habilidade de se locomover em terra (Gasparini, 1984).

Em contraste com as formas existentes, crocodilomorfianos fósseis, como “notossuquianos” e sebecossuquianos, exibem uma grande variedade de morfologias dentárias. Recentes descobertas indicam uma rica variedade de extraordinárias adaptações alimentares para os crocodiliformes mesozóicos (Clark *et al.*, 1989; Carvalho 1993, 1994; Wu *et al.*, 1995; Gomani, 1997; Larsson, 1999; Sidor, 1999; Buckley *et al.*, 2000). A dentição especializada dos sebecossuquianos é do tipo zifodonte (“*true ziphodont*”).

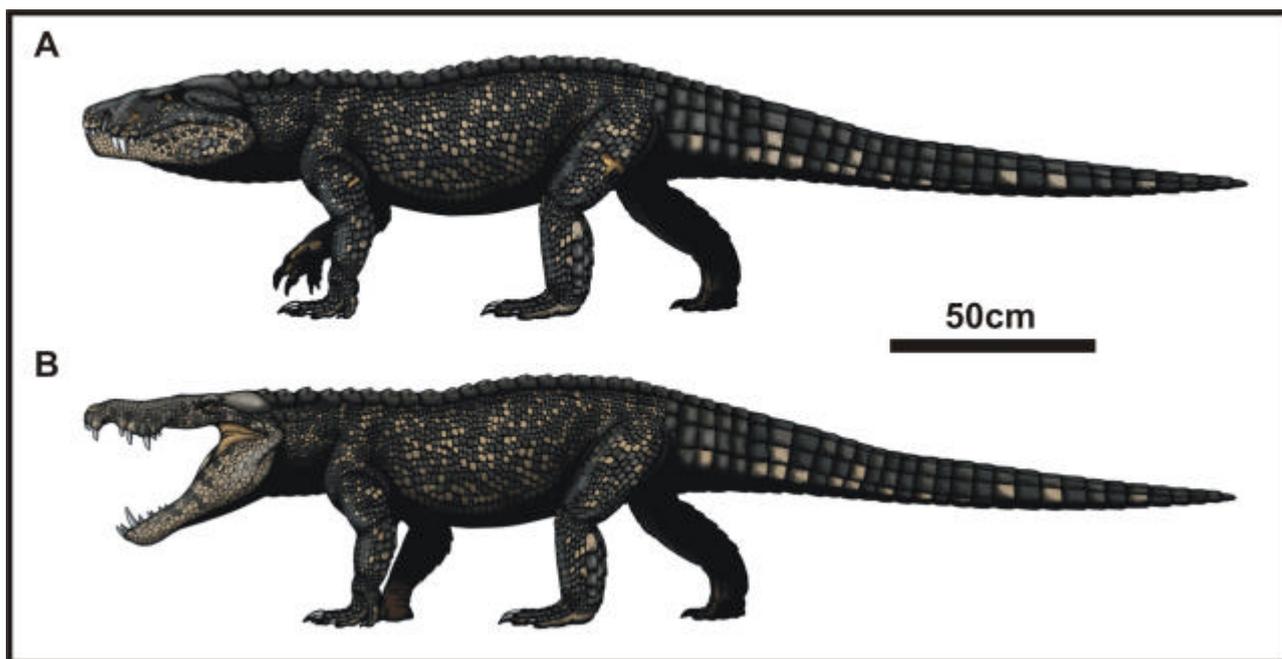


Figura 06. Concepção artística de dois sebecossuquianos da Família Baurusuchidae. A - *Baurusuchus pachecoi*; B - *Stratiotosuchus maxhechti* (cortesia de Felipe Alves Elias).

Zifodonte é um termo definido por Langston (1975) para dentes comprimidos lateralmente, coroas com ápice pontiagudo e curvado distalmente, possuindo ambas as carenas (anterior e posterior) serrilhadas (Figs. 07 e 08), suportando um número variável de denticulos isolados festonados (Prasad & Broin, 2001).

Este tipo de dentição é compartilhada com outros clados. Entre os Crocodyliformes “mesossuquianos”, a zifodontia é evidenciada em sebecossuquianos, trematocâmpsidos (Trematochampsidae Buffetaut, 1974), peirosáuridos (Peirosauridae Gasparini, 1982), *Mahajangasuchus* e *Araripesuchus wegneri*. Em grupos eussuquianos (Crocodylia) este tipo de morfologia evoluiu ao menos duas vezes, em táxons do clado Pristichampsidae e novamente em Mekosuchinae (Turner & Calvo, 2005). Ortega *et al.* (2000), em sua análise cladística baseada em caracteres cranianos e pós-cranianos, criam o novo clado Ziphosuchia, composto pelos morfótipos *Notosuchus*, *Libycosuchus*, *Baurusuchus*, *Iberosuchus*, *Sebecus*, “Forma Itaboraí” e *Bretesuchus*. Os caracteres que os agruparam neste clado não se relacionam com características dentárias, mesmo porque não se pode comprovar zifodontia para *Notosuchus* e *Libycosuchus*.

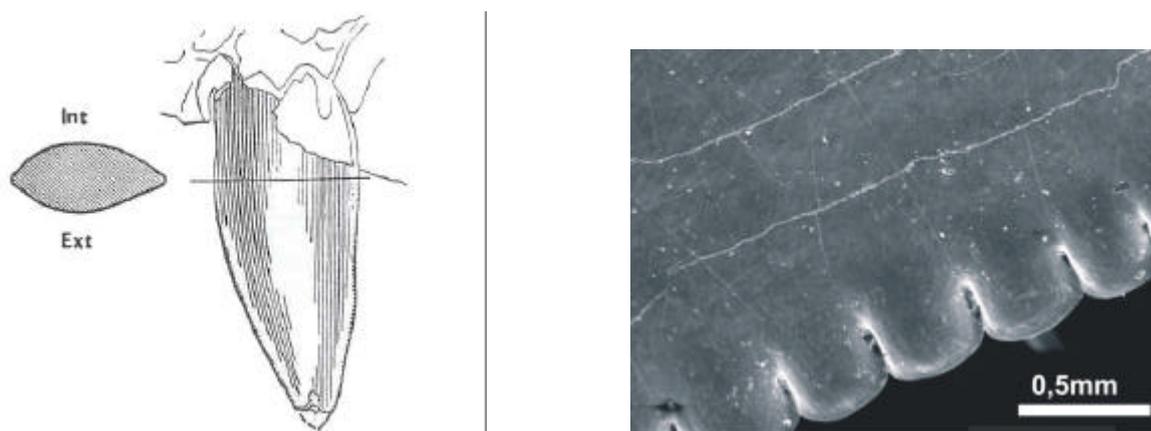


Figura 07. Dentição do tipo zifodonte verdadeiro. À esquerda ilustração esquemática exibindo um típico dente zifodonte, com compressão lateral, levemente curvado posteriormente, com fino serrilhamento em ambas as carenas (Colbert, 1946). À direita detalhe proporcionado por Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), da região da carena de um dos dentes de *Stratiotosuchus maxhechti* (URC R•73), evidenciando os dentículos individualizados.

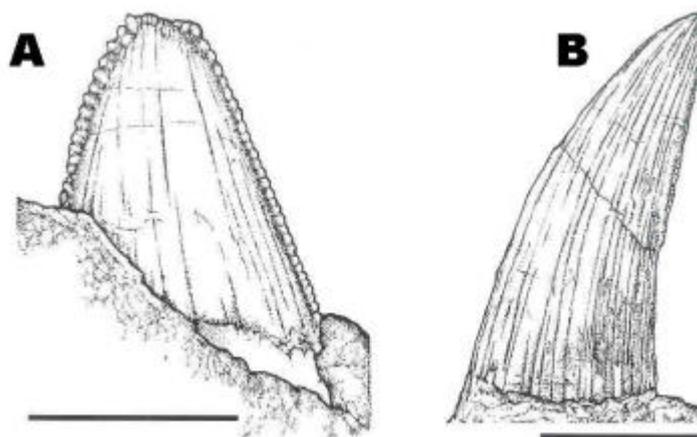


Figura 08. *Baurusuchus pachecoi*. A - ilustração detalhada do quinto dente do ramo mandibular direito. Notar o serrilhamento (escala barra = 5 mm); B - ilustração detalhada do quarto dente do ramo mandibular direito, parcialmente desprovido de esmalte [escala barra = 20 mm (Riff & Kellner, 2001)].

A zifodontia apareceu em diferentes momentos da história evolutiva dos Crocodyliformes, em grupos que não mantêm relações de parentesco e em morfótipos que ocuparam nichos distintos, como *Baurusuchus* e *Peirosaurus* (Gasparini 1982; 1984). A semelhança na morfologia dentária, em diferentes grupos

não relacionados, foi a causa de muitos equívocos entre alguns pesquisadores. Ameghino (1906), por exemplo, sugeriu a persistência de dinossauros predadores, no Terciário da Patagônia. Seriam providos de dentes assemelhados aos zifodontes, no entanto com compressão lateral menos acentuada; chamada dentição teropodomorfa. Especulações mais recentes sugeriram a presença de sebecossuquianos e pristicâmpsidos no Terciário de América do Norte e Europa (Gasparini, 1984).

Antigos trabalhos taxonômicos se equivocaram a respeito, sendo a maioria dos crocodiliformes zifodontes agrupados no âmbito de Sebecosuchia, aumentando assim tanto o número de táxons como também a distribuição geográfica e espacial alcançada por este agrupamento (Langston, 1956; Berg, 1966; Hecht & Archer, 1977). Estes debates originaram-se pelo conhecimento limitado sobre crocodilomorfianos zifodontes (sensu Langston, 1975). Aliado a este motivo há também as naturezas fragmentária e escassa da maioria dos materiais sobre os quais os estudos foram baseados (Gasparini, 1984).

Investigações modernas possibilitaram a observação de duas características que podem ser usadas para este propósito:

- cavidade pulpar do dente,
- ornamentação do esmalte (Prasad & Broin, 2002; Riff & Kellner, 2001).

Busbey (1984) sugere que o rostro platrostral, possuindo certa compressão dorso-ventral, encontrado nos crocodilianos modernos, possui mecanismos musculares diferentes daqueles encontrados em rostro oreinorrostral, alto e comprimido lateralmente. É razoável a hipótese de que os crocodilomorfianos que exibiram tal tipo de rostro, como é o caso de Sebecosuchia, se aliementassem de maneira semelhante a répteis carnívoros, como *Varanus komodoensis*, o qual primeiramente perfura e talha a presa, para subsequentemente rasgá-la, puxando a cabeça para trás. Estes tipos de rostro e mecanismo, aliados à morfologia dentária zifodonte, constitui um meio eficaz na minimização do torque produzido no rostro destes predadores terrestres durante o abate da presa e sua manipulação (Fig. 09) (Busbey, 1984; Turner & Calvo, 2005).

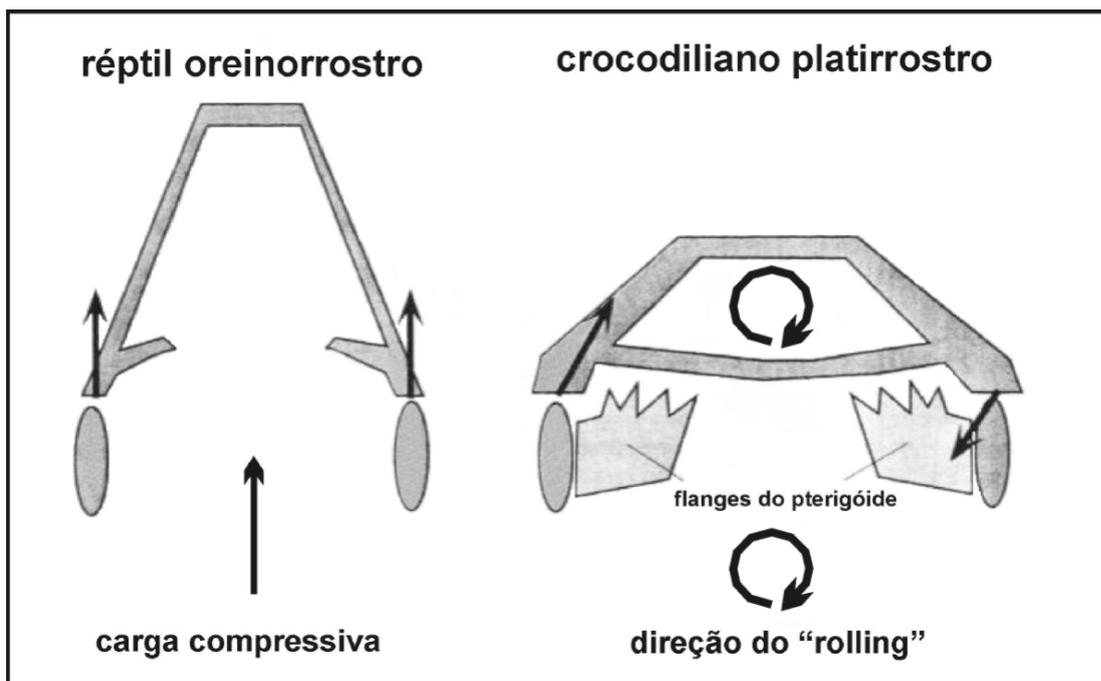


Figura 09. Seções diagramáticas de dois tipos de rostro, oreinorrostral e platirrostral, mostrando a direção das forças compressivas nos diferentes mecanismos de predação e manipulação da presa (modificado de Busbey, 1984).

## V.1- HISTÓRICO DA SISTEMÁTICA

O agrupamento Sebecosuchia foi erigido em 1946 por Colbert para um fóssil crocodiliforme peculiar, exibindo focinho alto, lateralmente comprimido e dentes serrilhados, datando do Eoceno da Argentina, *Sebecus icaeorhinus* Simpson (1937). Price (1945) descreve *Baurusuchus*, outro morfótipo com rostro alto, proveniente da América do Sul, Estado de São Paulo, no Brasil, incluindo-o na nova Família Baurusuchidae. Colbert (1946) inclui esta família, juntamente com os Sebecidae, em Sebecosuchia.

Os exatos membros da Família Baurusuchidae ainda hoje continuam incertos, mas incluiriam ao menos:

- *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945;
- *Stratiotosuchus maxhechti* Campos, Suarez, Riff & Kellner, 2001;
- *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho, Arruda-Campos & Nobre, 2005;

todos do Cretáceo Superior do Brasil.

A Família Baurusuchidae inclui também:

- *Pabwehshi pakistanensis* Wilson, Malkani & Gingerich, 2001, do Cretáceo Superior do Paquistão;
- *Cynodontosuchus rothi* Woodward, 1896, do Cretáceo argentino, considerado por muitos autores como um baurussúquido (Price 1954, 1959; Gasparini 1972, 1981, 1984; Antunes, 1975; Gasparini *et al.*, 1992; Wilson *et al.*, 2001; Carvalho *et al.*, 2005).

Outros táxons sul-americanos são referidos á Sebecosuchia:

- *Ayllusuchus fernandesi* Gasparini, 1984, do Eoceno da Argentina (Gasparini, 1984);
- *Ilchunaia parca* Rusconi 1946, do Eoceno argentino (Rusconi, 1946; Langston, 1956; Gasparini, 1972);
- o morfótipo proveniente de depósitos paleocênicos médios de Itaboraí (Rio de Janeiro, Brasil) nesta Dissertação de Mestrado mencionado como “Forma Itaboraí” (*sensu* Buffetaut, 1982);
- *Bretesuchus bonapartei* Gasparini *et al.*, 1992, proveniente de depósitos argentinos datando do Paleoceno;
- três espécies referidas ao Gênero *Sebecus*:
  - *S. icaeorhinus* Simpson, 1937 (Eoceno da Argentina);
  - *S. querejzus* Buffetaut & Marshall, 1991 (Paleoceno inferior da Bolívia);
  - *S. huilensis* Langston, 1965 (Mioceno da Colômbia).

O primeiro zifodonte “mesossuquiano” encontrado fora da América do Sul, a ser incluído em Sebecosuchia, foi *Bergisuchus dietrichbergi* Berg, 1966 (Berg, 1966; Kuhn, 1968). Foi posteriormente reinvestigado por Buffetaut (1988) e reclassificado como pertencente aos Trematochampsidae.

Antunes (1975) descreve o metassuquiano *Iberosuchus macrodon*, proveniente do Eoceno de Portugal e considerado pelo mesmo autor como sendo um sebecossuquiano.

Posteriormente Buffetaut (1989) descreve *Eremosuchus elkoholicus*, um pequeno crocodiliforme zifodonte, constituído por um ramo mandibular, procedente de depósitos do Eoceno da Argélia (África do Norte). *Eremosuchus* foi referido por Buffetaut (1989) como sendo um morfótipo trematocâmpsido. Contudo Trematochapsidae permanece um clado enigmático, sendo um grupo de composição e validade questionáveis (Buckley & Brochu, 1999; Rasmusson, 2002). Adicionalmente muitas das apomorfias do grupo são compartilhadas por táxons

como *Sebecus* e *Baurusuchus*, não sendo suficientes para sustentar um agrupamento em particular (Stromer, 1914; Turner & Calvo, 2005).

Ortega *et al.* (1996) diverge da classificação de Buffetaut (1989) e, baseado em análises cladísticas, inclui *Eremosuchus* em Sebecosuchia. Turner & Calvo (2005) descrevem *Pehuenchesuchus enderi*, constituído por ramo mandibular direito, proveniente do Cretáceo da Patagônia, o qual não exhibe caracteres suficientes para sua filiação ao nível de uma família, sendo referido apenas como Sebecosuchia. Por sinal compartilha certas características com o ramo mandibular de *Eremosuchus* (Turner & Calvo, 2005).

## V.2- ASPECTOS FILOGENÉTICOS

Sob condições gerais (Colbert, 1946; Gasparini, 1972), a monofilia de Sebecosuchia se sustentaria implicitamente. Clark (1986) foi o primeiro trabalho a testar esta noção e explicitamente suportar o monofiletismo do grupo (Turner & Calvo, 2005). Posteriormente os trabalhos de Benton & Clark (1988) e Clark (1994) contradisseram a validade do referido grupo (*Fig. 10*), propondo Sebecosuchia como unidade parafilética. Mas inúmeros outros trabalhos suportariam a monofilia deste grupo (Gasparini, 1972; Gasparini *et al.*, 1993; Ortega *et al.*, 1996; Buckley & Brochu, 1999; Buckley *et al.*, 2000; Ortega *et al.*, 2000; Sereno *et al.*, 2001; Pol, 2003; Turner & Calvo, 2005).

Uma recente reanálise, feita por Sues & Larsson (2002), e Larsson & Sues (2007) do táxon *Hamadasuchus rebouli*, encontrou *Sebecus* mais proximamente relacionado ao clado que contém Peirosauridae, do que com o agrupamento merofilético “Notosuchia”, e *Baurusuchus*. Nesses, *Baurusuchus*, que têm sido tradicionalmente considerado como relacionado à *Sebecus*, se encontra em posição de táxon-irmão do agrupamento (Neosuchia + Sebecia).

Sebecosuchia é um grupo mal compreendido filogeneticamente, evidenciado por diversas questões sobre seus membros constituintes e pelas próprias características que servem de sinapomorfias para o grupo (Turner & Calvo, 2005). Os incertos resultados, obtidos nos diversos trabalhos, resultam da pobre qualidade dos fósseis e por estes serem escassos, incompletos e pouco informativos em muitos animais referidos como Sebecosuchia, como *Sebecus*, *Cynodontosuchus*,

*Ilchunaia*, *Eremosuchus*, *Iberosuchus*, *Pehuenchesuchus*, *Ayllusuchus*, *Bretesuchus*, *Pabwehshi*. Tais materiais fazem com que rigor e compreensão das análises filogenéticas se tornem difíceis, pela limitação do potencial para estabelecimento de características sinapomórficas, resultando assim em topologias mal resolvidas (Turner & Calvo, 2005).

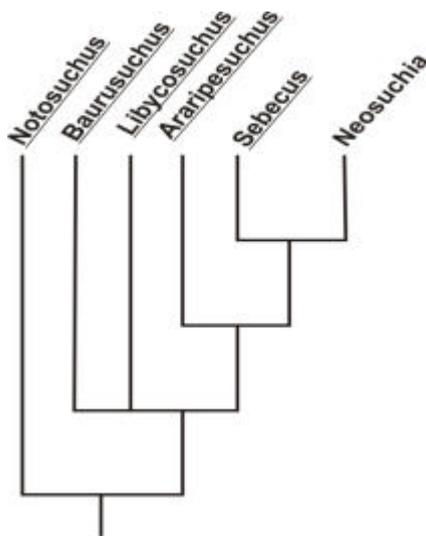


Figura 10. A hipótese preferida por Benton & Clark (1988), sobre as relações filogenéticas de metassuquianos basais.

Adicionalmente, a grande maioria dos trabalhos que analisam espécimens sebecossuquianos não se encontram enfocados em Sebecosuchia, incluindo geralmente apenas os gêneros *Sebecus* e *Baurusuchus* (Gasparini *et al.*, 1991; Buckley & Brochu, 1999; Buckley *et al.*, 2000; Larsson & Gado, 2000). Somente Ortega *et al.* (1996), Ortega *et al.* (2000) e Turner & Calvo (2005) incluem um número razoável de potenciais sebecossuquianos em suas análises.

Andrade (2005), em sua Dissertação de Mestrado, que enfoca a revisão sistemática e taxonômica dos “Notosuchia”, observa que sebecidos e baurussúquidos, incluindo *Baurusuchus pachecoi* e *Stratiosuchus maxhechti*, como representantes da Família Baurusuchidae, não formam uma unidade monofilética. No entanto, como dito anteriormente, as análises de Andrade (2005) se focam em outro agrupamento metassuquiano, “Notosuchia”, que se mostrou claramente parafilético.

### V.3- DISTRIBUIÇÃO E IRRADIAÇÃO

Apesar da espécie tipo do grupo ser um morfótipo argentino, e pela grande quantidade de achados em Argentina e Brasil, Sebecosuchia não é um agrupamento endêmico da América do Sul (Sill, 1968).

Embora mesoeucrocodilianos basais, incluindo os agrupamentos “Notosuchia” e Sebecosuchia, terem sido comuns no Gondwana, a alegação de endemismo tem sido contestada pela descoberta de formas relatadas nas massas continentais de Laurásia (Fig. 11), incluindo Ásia (*Chimaerasuchus* Wu & Sues, 1996; *Pabweshi* Wilson *et al.*, 2001) e Europa (*Iberosuchus* Antunes, 1975; Ortega *et al.*, 1996; *Bergisuchus* Kuhn, 1968). No entanto, a predominância destes metassuquianos na grande massa continental sulista, faz com que sejam de particular importância na análise das consequências bióticas, devido à fragmentação do Gondwana (Wilson *et al.*, 2001).

Sua distribuição sugere que seu centro de origem se deu no Hemisfério Oeste (Sill, 1968). Esta opinião se baseou na presumida presença de sebecossúquidos na América do Norte, descartada posteriormente por Langston (1975). Steel (1973) sugere que o centro de origem e radiação dos sebecossuquianos pode ter sido no Hemisfério Norte, sendo que uma pressão competitiva menor, exercida pela fauna tropical sulamericana, poderia ter permitido e facilitado a migração, dispersão e sobrevivência destes animais pela América do Sul.

As ocorrências brasileiras se restringem aos estados de São Paulo e Rio de Janeiro. No primeiro, na Bacia Bauru, Formação Adamantina (Cretáceo Superior). No segundo no Depósito de Itaboraí (Paleoceno médio).

Na Argentina, sebecossuquianos, especialmente sebecidos (Família Sebecidae), ocorrem nas formações terciárias de Maíz Gordo (Paleoceno superior), Lumbrera (Eoceno inferior), Divisadero Largo (Eoceno superior). O baurussúquido *Cynodontosuchus* Woodward (1896), e o recém descoberto gênero *Pehuenchesuchus* Turner & Calvo (2005), por se basearem apenas em ramos mandibulares isolados, ainda não se inserem em famílias definidas. Ambos são provenientes do Grupo Neuquén, Cretáceo Superior.

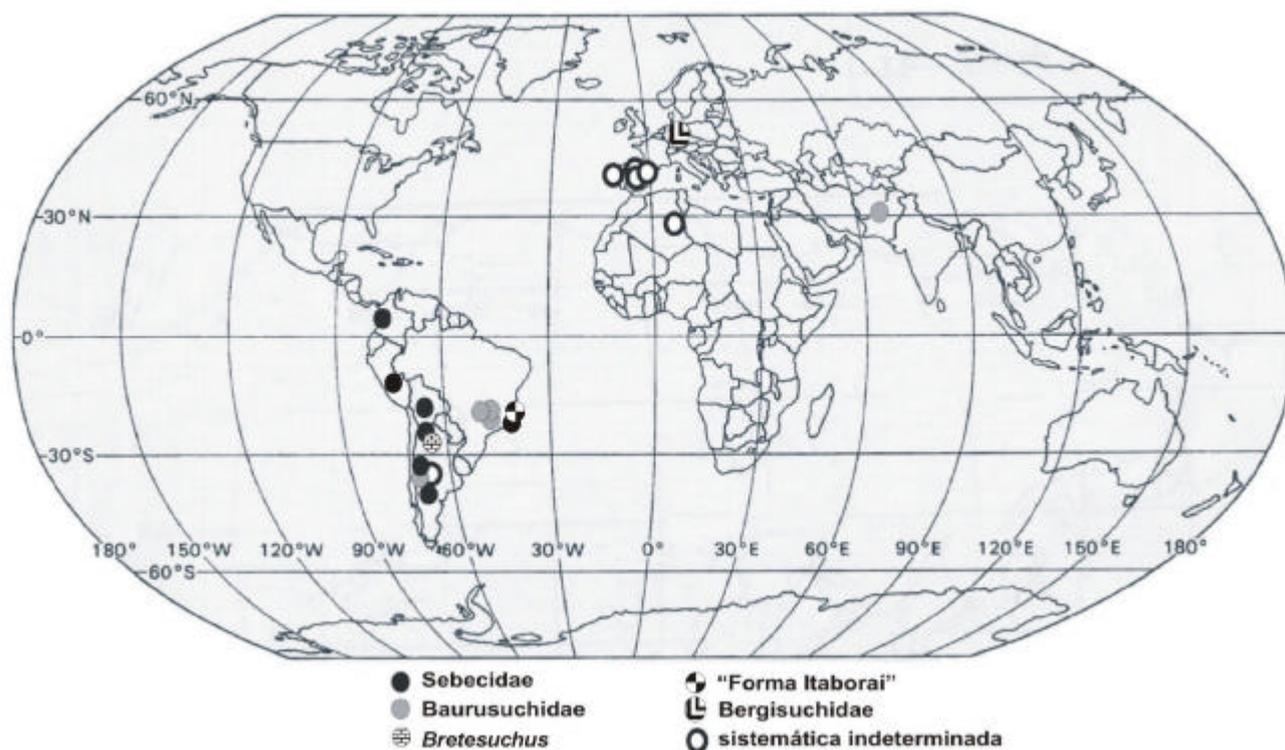


Figura 11. Ocorrências de sebecossuquianos descritos e/ou referidos na literatura, contestando a proposta de endemismo sul-americano.

Na Bolívia foram encontrados sebecidos na Formação Santa Lucía (Paleoceno inferior).

Em Colômbia e Peru são provenientes da paleofauna de vertebrados da Formação La Venta (Mioceno médio).

Na Argélia, Norte da África, foi noticiado, para a Formação El Kohol (Eoceno inferior), *Eremosuchus elkoholicus* Buffetaut (1989).

No Paquistão foram noticiados para depósitos do Cretáceo Superior da região de Pab (Wilson *et al.*, 2001).

Na Europa foram descritos gêneros encontrados em Portugal, Formação Filgueira Grande (Eoceno inferior); França, depósitos de Issel (Eoceno médio); Espanha, Bacia de Duero (Eoceno); Alemanha, depósitos de Messel (Eoceno).

De acordo com Buffetaut (1980, 1982) a Paleobiogeografia dos baurussúquidos mostra uma diversificação histórica, antes da separação entre América do Sul e África durante o Cretáceo Inferior. A origem deste grupo provavelmente ocorreu na América do Sul e, durante o Eoceno, alcançaram Europa via América do Norte.

Antunes (1975) sugere que os baurussúquidos eocênicos da Europa foram imigrantes da América do Sul, sua provável área de origem e irradiação. Haveria probabilidades de alcançarem a Europa via América do Norte, passando por conexões terrestres que ligavam a Groenlândia á esses dois continentes durante o Paleoceno.

Uma hipótese diferente da anterior foi apresentada por Buffetaut (1982). Baseou-se na ocorrência do metassuquiano zifodonte *Eremosuchus elkoholicus*, encontrado em sedimentos da Argélia, Norte da África, e nas propostas paleobiogeográficas de Mourer-Chauviré (1981, 1982) e Rage (1981). Assume que os zifodontianos baurussúquidos alcançaram a Europa migrando através da África, após o início da fragmentação do Gondwana, mesmo após a separação entre América do Sul e África. Esta hipótese se encontra de acordo com as reconstruções paleoceanográficas do Atlântico Sul, apresentadas por Azevedo (2001) e Dias-Brito (1995, 2002), e com propostas de Buffetaut & Taquet (1979) e Calvo & Salgado (1996). Considera válida a hipótese de Rage (1981), de uma conexão terrestre entre América do Sul e África, através da cadeia vulcânica oceânica Walvis e Rio Grande, a qual episodicamente se mostrava emersa durante o Cretáceo Superior, permitindo o intercâmbio biótico entre os dois continentes.

A inclusão do gênero paquistanês *Pabwehshi* Wilson *et al.*, 2001, na Família Baurusuchidae, não modifica o alcance temporal da linhagem (Cretáceo Superior). Porém expande em muito a distribuição espacial, atingindo regiões do Indo-Paquistão.

Apesar da proximidade geográfica, até recentemente baurussúquidos eram ausentes em outras áreas do Gondwana, exceto América do Sul.

Wilson *et al.* (2001), levando em consideração a ausência de espécimens baurussuquianos em depósitos situados entre América do Sul e Sul do Indo-Paquistão, propôs uma distribuição para os Baurusuchidae, levando em conta duas hipóteses mutuamente excludentes:

- (1) dispersão entre Indo-Paquistão e América do Sul através de barreira oceânica;
- (2) dispersão através do Gondwana, ao longo de um corredor continental entre América do Sul e Indo-Paquistão.

Segundo Wilson *et al.* (2001) o modelo (1) exige que os baurussúquidos tenham evoluído separadamente após a ruptura continental do Gondwana, enquanto o (2) prediz o oposto. Adicionalmente o modelo (2) implica que estes animais atravessaram massas de terra onde a ausência de restos baurussuquianos seria

admitida por extinções regionais e/ou pobre registro fóssil. Todo o quadro leva em conta condições de preservação desfavoráveis.

Dispersão através de uma barreira oceânica parece menos provável, uma vez que o mais antigo registro cronológico do grupo (Cretáceo médio) sugere que ainda haveria uma conexão terrestre austral que possibilitasse a migração América do Sul / Indo-Paquistão.

Um corredor entre América do Sul e Indo-Paquistão está presente em duas principais reconstruções paleogeográficas. Smith *et al.* (1994) reconstróem um caminho via Antártica, que teria existido até meados do Andar Hauteriviano (Cretáceo Inferior - 130 milhões de anos). Hay *et al.* (1999) refazem a mesma ponte, porém propõem que durou até Campaniano [(Cretáceo Superior - 80 milhões de anos) Wilson *et al.*, 2001].

Ambos retratam uma conexão de terra entre África e América do Sul até o limite Albiano-Cenomaniano (Cretáceo médio - 100 milhões de anos). Como também uma comunicação entre Indo-Paquistão e Madagascar, que persistiria de maneira fragmentada durante o mesmo período.

De qualquer modo, devido a estas duas reconstruções paleocosteiras indicarem diferenças na duração destas áreas de corredores entre América do Sul e Indo-Paquistão, as hipóteses predizem diferentes massas de terra e uma grande afinidade faunística entre os sub-continentes (Wilson *et al.*, 2001).

A Paleogeografia proposta por Smith *et al.* (1994) tendencia que a fauna cretácica indo-paquistanesa poderia exibir grandes similaridades com aquela de Madagascar. Enquanto aquela defendida por Hay *et al.* (1999) propõe que as similaridades ocorreriam entre faunas sul-americana e antártica. Baseado em sua reconstrução Smith *et al.* (1994) prediz a existência de baurussúquidos em África e Madagascar. Enquanto Hay *et al.* (1999) antecipa a presença destes crocodiliformes na Antártica (Wilson *et al.*, 2001).

A reconstrução de Hay *et al.* (1999) acomoda melhor o registro disponível com a ausência, real ou por remanescentes ainda não descobertos, de baurussúquidos entre as grandes massas de terra, África e Madagascar especialmente, sendo preferível, no presente momento (Wilson *et al.*, 2001).

Afinidades faunísticas crocodilomorfianas entre continentes e sub-continentes serão melhor entendidas com a continuação de trabalhos de prospecção e exploração em Paquistão, Madagascar e África. Como também em Austrália e

Antártica, que potencialmente podem conter mesoeucrocilianos basais do Cretáceo Superior.

*Pabwehshi* provê o primeiro registro de Baurusuchidae fora da América do Sul. Também propõe fortes evidências de Biogeografia intercontinental em diversas linhagens mesoeucrocilianas (Wilson *et al.*, 2001).

## **VI- MATERIAIS E MÉTODOS**

O trabalho desenvolveu-se a partir de observações diretas e estudos bibliográficos, tanto de materiais sebecosuquianos como de outros crocodilomorfianos.

Os exemplares foram estudados em:

- Núcleo de Evolução e Paleobiologia de Vertebrados / DGA / IGCE / UNESP *Campus* Rio Claro;
- Departamento de Química e Geociências - IBILCE / UNESP *Campus* São José do Rio Preto;
- Museu de Ciências da Terra / DNPM, Rio de Janeiro;
- Museu Nacional, Rio de Janeiro;
- Instituto de Geociências / CCMN / UFRJ, Rio de Janeiro;
- Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Ayres, Argentina;
- Museo La Plata, La Plata, Argentina.

A evolução dos Sebecosuchia, bem como sua validade enquanto unidade taxonômica, são aspectos tratados neste estudo, a partir da abordagem cladística de cunho filogenético.

Das publicações utilizadas, algumas forneceram informações a partir de descrições e desenhos, enquanto outras apresentavam análises cladísticas, acompanhadas de descrições, listas de caracteres e matrizes de dados.

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

### **VI.1- NOMENCLATURA UTILIZADA**

#### **VI.1.1- Geologia e Estratigrafia**

A localidade de coleta é citada da referência mais geral para a menos específica (localidade a país). A localização estratigráfica é dada a partir da referência mais ampla disponível (bacia, grupo) até a mais específica, fornecida pela bibliografia (formação, membro) (Andrade, 2005).

As localidades de onde provém os materiais são definidas por um código, de competência da instituição responsável, ou pesquisadores envolvidos. Quando a localidade não está codificada, uma citação é fornecida, a partir da bibliografia. As localidades são, dentro das possibilidades, relacionadas à cidade ou vila próximas.

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

### **VI.1.2- Paleontologia e Descrição Geral de Materiais**

A nomenclatura referente à Paleontologia, e descrição de materiais, segue a bibliografia corrente.

O termo preservação é aqui utilizado como referência ao estado dos materiais, em relação às condições e processos naturais, em situações que antecedem a coleta.

Materiais fósseis noticiados, sem designação binomial formal, são definidos ao longo deste trabalho a partir do termo "Forma", acompanhado da designação geográfica (cidade, região, país) mais próxima relevante, mantendo-se o cuidado de não gerar referências redundantes. Este critério objetiva maior facilidade na leitura, formalizando no âmbito deste trabalho uma prática corrente na bibliografia (Clark *et al.*, 1989; Ortega *et al.*, 1993; Wu & Sues, 1996; Gomani, 1997; Pol, 2003).

Originário da Sistemática Filogenética, o termo clado usualmente é utilizado como sinônimo de grupo ou agrupamento, estando restrito, ao longo deste trabalho, aos grupos, ou agrupamentos, previamente revisados filogeneticamente. Os termos grupo ou agrupamento são usados com conotação mais geral, abarcando grupos válidos ou não, do ponto de vista filogenético. Grado é o termo aplicado para os agrupamentos não-verdadeiros, isto é, aqueles que não compartilham de ancestralidade exclusiva (monofilia) (Andrade, 2005).

### **VI.1.3- Anatomia e Morfologia**

Trabalhos clássicos de anatomia/morfologia animal (Mook, 1921; Romer, 1966; Colbert, 1969; Iordansky *in* Gans, 1981; Carroll, 1988; Benton, 1990; Pough *et al.*, 1993) fornecem a base para o uso da nomenclatura deste estudo. Aquela aplicada às características dentárias segue proposta de Smith & Dodson (2003).

Devido á certa arbitrariedade por parte dos pesquisadores, diferenças nomenclaturais surgem, geralmente em situações restritas. Sendo assim, alguns termos neste empregado, são preferidos em detrimento de outros.

## **VI.2- METODOLOGIA FILOGENÉTICA**

A metodologia de trabalho a ser aplicada neste estudo é a abordagem Cladista de cunho Sistemático Filogenético. Proposta originalmente por Hennig (1966), ampliada e aprimorada em uma série de trabalhos posteriores, por outros autores.

Trabalhos teóricos sobre classificação e evolução de seres vivos indicaram que a abordagem de estudo centrada no uso de uma ou poucas características, denominada gradismo, seria insuficiente, se não parcial, para investigações evolutivas dos seres vivos. Portanto, o gradismo seria incapaz de recuperar a história de sua evolução, tendo em vista que nesta escola, a relevância de determinadas características e sua interpretação, é decidida única e exclusivamente através de avaliação arbitrária por parte do pesquisador (Andrade, 2005).

O estudo cladístico envolve a identificação inicial de analogias e homologias primárias, propondo uma hipótese evolutiva a partir destas informações e das sinapomorfias levantadas. Nesta visão, a Sistemática se basearia na Filogenia, mas não necessariamente exprimindo-a, bastando apenas “ser consistente” com esta (Amorim, 2002).

Naturalmente surgiu a urgência do uso de uma metodologia mais exata, menos arbitrária ou subjetiva, para o estudo dos organismos. Hipóteses científicas necessariamente têm de delimitar um contexto, de resultados experimentais ou observações, em que podem ser demonstradas falsas. De acordo com o método “hipotético dedutivo”, ou empiricismo lógico, “hipóteses nunca podem ser demonstradas verdadeiras, mas podem ser inequivocamente demonstradas falsas” (Vanin & Pinna, 2003).

O conjunto de características intrínsecas dos seres, sejam estas morfo-anatômicas, biomoleculares, comportamentais, “não-convencionais” (essencialmente morfológicas, porém de cunho ultraestrutural, neuranatômico ou que por qualquer outra razão diferem dos caracteres macro-anatômicos normalmente utilizados), seriam então o alvo de análises detalhadas e experimentações, passíveis de serem

falseadas, objetivando basear a classificação dos seres de acordo com sua história evolutiva. Esta escola é denominada Sistemática Filogenética, ou Cladística (Hennig 1950, 1966; Nelson, 1973; Farris, 1976; Sokal, 1976; Nelson & Platnick, 1981; Queiroz & Gauthier, 1990).

As relações de parentesco evolutivo não podem ser lidas diretamente a partir de semelhanças e diferenças observadas entre os organismos, pois os processos evolutivos envolvidos são por demais complexos e variados para permitir tal simplicidade. Os dados “filogeneticamente informativos” (variáveis) têm de ser, por assim dizer, extraídos e filtrados antes que possam ser utilizados para formulações de hipóteses (Amorim, 1997). A hipótese evolutiva final pode incluir relações ancestral/descendente ou de ancestralidade comum entre as espécies estudadas, usualmente representadas em uma árvore evolutiva.

Na Cladística, cada uma das características se apresenta igualmente informativa, sendo apenas necessária uma atenta descrição delas para diferenciação de analogias e homologias, primárias ou secundárias.

O Princípio da Máxima Parcimônia constitui a hipótese mais simples no âmbito de todas aquelas que tentam reconstruir filogenias. Parte da premissa de que cada caráter é uma hipótese de homologia, propondo que a (s) árvore (s) mais parcimoniosa (s) seria (m) aquela (s) que apresentasse (m) o menor comprimento ou número de passos, isto é, o menor número de mudanças de estado para os caracteres em determinado conjunto de dados (Andrade, 2005).

A aplicação do Princípio da Parcimônia, sobre o conjunto de informações, produz hipótese evolutiva, que apresenta homologias secundárias previamente identificadas, ambas representando etapas simultâneas. Esta hipótese assume apenas relações de ancestralidade comum, entre descendentes, representadas em cladogramas ou em diagramas não-enraizados, que podem ser objetivamente avaliados e testados (Andrade, 2005).

Na prática verifica-se a impossibilidade de comprovação entre as relações ancestral/descendente, sendo que não há metodologia segura para a identificação dos “ancestrais”. Relacionamentos de ancestralidade tendam a ser abrangentes, sendo que um descendente, e seu respectivo ancestral, realmente compartilham uma história evolutiva (Andrade, 2005).

Embora duas espécies quaisquer sempre apresentam algum grau de ancestralidade comum, o mesmo não pode ser dito em relação às relações de

ancestral/descendente, sendo que neste caso o problema reside na identificação segura da espécie ancestral e na sua relação direta com a espécie descendente (Maddison *et al.*, 1984).

### **VI.2.1- Metodologia Aplicada à Análise Filogenética**

Na metodologia filogenética é necessária a produção de uma matriz polarizada de dados, que representa o maior número possível de informações sobre as espécies descritas. Pressupõe-se portanto a necessidade de uma etapa anterior de coleta de dados e definição de características a serem observadas, por sua vez precedidas pelo levantamento dos táxons em estudo (Andrade, 2005).

Características morfológicas, usualmente única fonte de informação em espécies fósseis, podem ser descritas por presença ou ausência de estruturas, grau ou tipo de desenvolvimento das mesmas, relações com demais morfologias, entre outras maneiras. Os caracteres obtidos precisam ser informativos, preferencialmente discretos, podendo se apresentar binários ou multiestado (Andrade, 2005).

Cada uma das características obtidas nesta etapa de trabalho forneceria indicações sobre graus de parentesco e evolução das espécies estudadas. Evidentemente caracteres diferentes podem sugerir histórias evolutivas discordantes, em um mesmo grupo de estudo, sendo necessária a diferenciação de analogias, homologias primárias e secundárias (Hennig, 1966; Nelson & Platnick, 1981; Amorim 1997, 2002; Marques, 1997; Kemp, 1999).

O Princípio de Parcimônia garante a congruência dos caracteres. Este pressuposto da análise é resultante da constatação matemática que características verdadeiramente informativas (apomorfias) deverão indicar uma única hipótese evolutiva, sem discordâncias para o grupo trabalhado (Andrade, 2005).

Características homoplásticas (eventos de convergências ou reversões), por outro lado, indicam caminhos aleatoriamente discordantes, sendo incapazes de formar um padrão reconhecível (Hennig, 1966; Nelson & Platnick, 1981; Amorim 1997, 2002; Kemp, 1999). Quando homoplasias ocorrem, os caracteres são denominados ambíguos.

A presença de homoplasias na análise pode ser avaliada pelos índices de Consistência e Retenção (Hennig, 1966; Farris, 1969; Nelson, 1973; Pinna, 1991; Bremer, 1994; Kemp, 1999; Amorim, 2002).

## VI.2.2- Terminais e Caracteres

Os terminais de análise constituem os elementos fundamentais do processo cladístico. Compõem o grupo de estudo e, assim como as espécies a eles relacionadas, fornecem a dimensão temporal à hipótese obtida (Andrade, 2005).

Os terminais podem ser representados por quaisquer categorias taxonômicas utilizadas, usualmente incluindo espécies, gêneros, famílias ou ordens. Considerando fundamental que estes terminais se apresentem como entidades monofiléticas, não podem haver outros terminais definidos por componentes do terminal em questão (Andrade, 2005).

A metodologia de Análise Filogenética impõe que os terminais não possam trocar características com outros, o que seria permitido por processos de hibridação. Para que a parcimônia possa ser efetivamente aplicada, as unidades terminais precisam ser entidades estanques. Eventualmente a divisão nas menores subunidades tende a permitir uma melhor complementação de informações, pela diminuição de características variáveis. No entanto inflaciona o número de terminais e aumenta a complexidade da análise, exigindo um número maior de caracteres (Andrade, 2005).

A definição de caracteres, a partir das características dos organismos, representa outro importante alicerce da metodologia filogenética. São definidos uma vez que forneçam informações relevantes, caso contrário apenas induzem ao aumento de congruência, sem que influenciem os terminais em análise, previsivelmente inflacionando o Índice de Consistência (Andrade, 2005).

Um caráter pode ser considerado potencialmente informativo uma vez que possua mais de um estado, mostre variação em determinado parâmetro analisado e ao menos dois taxons compartilhem cada um destes estados. Portanto uma característica pode ser convertida em caráter uma vez que apresente ao menos dois estados, variáveis no âmbito do grupo de estudo. Características contínuas, por outro lado, encontram aplicação bastante restrita, uma vez que raramente permitem identificação de estados sem sobreposição de categorias (Chappill, 1989).

Usualmente características são convertidas em caracteres binários (dois estados), apresentando apenas dois estados reconhecíveis. Caracteres também podem apresentar três ou mais estados (caracteres multiestado). Neste último caso os estados podem apresentar uma relação de continuidade, sem sobreposição, gerando uma seqüência reconhecível. Caracteres multiestado podem

indiferenciadamente ser tratados como não ordenados, quando cada mudança evolutiva na filogenia é computada como um passo (Andrade, 2005).

Quando existe uma seqüência reconhecível de estados, os caracteres multiestado podem ser tratados como ordenados. Nestes casos o número de passos em uma filogenia depende do tipo de mudança que a característica apresentar. Por exemplo estado 0 ao estado 1 = 1 passo, estado 0 ao estado 2 = 2 passos. A ordenação por similaridade é a mais simples das formas de ordenação, intimamente relacionada à noção pré-cladística de “morfoclinas” (Vanin & Pinna, 2003).

O uso de caracteres multiestado ordenados se mostra particularmente interessante, uma vez que se reconheçam séries de transformação, especialmente quando há consenso sobre elas na bibliografia a respeito do grupo de estudo.

Muito embora a questão seja controversa, alguns autores preferem considerar inadequado o uso de ordenação para séries multiestado, uma vez que introduzem pressuposições na análise, pois a série ordenada pelo pesquisador sempre envolve um grau de arbitrariedade pelo mesmo. A ordenação dos estados pode apenas ser reconhecida *á posteriori* (Hauser & Presch, 1991; Wilkinson, 1992). No entanto a não ordenação de um caráter implica em um desconhecimento total sobre as relações entre seus estados; se há alguma base para ordenação, então a não ordenação estaria obscurecendo dados potencialmente informativos (Vanin & Pinna, 2003).

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

Neste trabalho usaremos a seguinte forma de notação:  $X_{\gamma}$ , sendo  $X$  o número do caráter, vide lista de caracteres, e  $\gamma$  sua transição na referida topologia.

### **VI.2.3- Parcimônias**

São quatro os tipos de parcimônia usualmente considerados no âmbito de análises filogenéticas, sendo que as parcimônias de Fitch e Wagner são mais extensamente utilizadas nos variados trabalhos de Sistemática Filogenética. Em programas de análise avançados, esta escolha pode ser feita individualmente para cada caráter, sendo que nestes casos há caracteres que podem ser avaliados por parcimônias de Dollo ou Kamin & Sokal, de acordo com a situação (Andrade, 2005).

A Parcimônia de Wagner (Farris, 1970) não leva em conta a direção da mudança, em relação aos estados do caráter, mas considera os passos de forma aditiva para os caracteres multiestado. Trata transformações e reversões da mesma forma, pressupondo a ordenação de séries de transformação para caracteres multieestados.

A Parcimônia de Fitch (Fitch, 1971), assim como a de Wagner, não leva em conta a direção da mudança. Porém entende os caracteres multiestado de forma não aditiva. Este tipo considera apenas uma transição em cada caso e representa o procedimento mais livre de pressuposições, entre os adotados; sendo aconselhável como opção inicial em qualquer análise.

As parcimônias de Dollo ou Kamin & Sokal introduzem pressuposições maiores na análise, considerando questões de cunho evolutivo sobre o surgimento dos estados em ocasiões de homoplasias (Farris, 1977).

A Parcimônia de Dollo (Farris, 1977) proíbe a evolução convergente. Assim cada estado novo (apomórfico) necessariamente deverá surgir apenas uma vez na filogenia, podendo apenas reverter à condição ancestral, de forma irrestrita.

A Parcimônia de Camin & Sokal (Camin & Sokal, 1965) por outro lado proíbe reversões. Este tipo considera que um estado, geralmente presença de uma característica, não tornará à sua condição ancestral (ausência do caráter), pressupondo que incongruências representem convergências evolutivas.

Ambas as formas de parcimônia consideram os caracteres multiestado de forma não aditiva, introduzindo pressuposições apenas sobre o processo de evolução. Evidentemente é sempre mais interessante a avaliação de questões referentes a processos evolutivos após a análise, muito embora representem ferramentas interessantes, se usadas em contexto apropriado (Andrade, 2005).

#### **VI.2.4- Algoritmos e Métodos de Busca**

O algoritmo usado também pode representar um efeito importante na análise. Existem algoritmos exatos e heurísticos (NNI, SPR, TBR), que também podem ser usados de forma combinada. Atualmente algoritmos evolutivos (AEs) estão sendo desenvolvidos, como Gaphyl e Phylip. No entanto seus resultados são preliminares e ainda pouco utilizados (Andrade, 2005).

O Método de Busca Exaustiva é o único que usa o algoritmo exato. Avalia a parcimônia de todas as possíveis árvores. No entanto este método se torna impraticável em casos onde o número de terminais é muito elevado, ou seja, mais de 34 mil para 10 terminais, ou mais de 213 trilhões para 15 terminais. Torna-se portanto inviável em hipóteses contendo mais de 10 a 15 terminais (Andrade, 2005).

Na Busca Heurística (“hillclimbing”) utilizam-se algoritmos heurísticos que avaliam aleatoriamente as árvores em busca de alternativas mais parcimoniosas. É considerado o mais inexato dos algoritmos. Na busca heurística é factível a topologia ficar presa á “ótimos locais”, isto é, agrupamentos bem suportados podem mascarar melhores topologias, uma vez que fazem a busca abandonar outras vias consideradas menos parcimoniosas, mesmo que necessariamente não sejam. Evidencia-se que mesmo o algoritmo heurístico pode se mostrar eficiente, desde que um número mínimo de re-ordenamentos seja adotado (Marques, 1997; Kemp, 1999; Amorim, 2002).

No entanto, devido a dificuldades relacionadas ao número de terminais, quantidade e distribuição de caracteres, programa escolhido e computador/processador utilizados, podem representar interessantes instrumentos para avaliações prévias, uma vez que são muito mais rápidos que outros métodos.

Outra possibilidade é o uso do Método de “Branch and Bound”, que combina os algoritmos exato e heurístico. Utiliza inicialmente uma aproximação heurística, que minimiza a busca por delimitar um determinado número de caminhos. Em uma segunda etapa estes caminhos são exaustivamente explorados pelo algoritmo exato, levando à melhor topologia possível, no âmbito de um universo mais restrito de possibilidades (Andrade, 2005).

#### **VI.2.5- DNEs e Grupo-Exteno**

Diagramas não enraizados (DNEs) apresentam somente os táxons definidos como grupo interno, sobre os quais se objetivam as relações em específico. Apresentam a vantagem de mostrar a distribuição de estados na topologia resultante, sem que sejam feitas inferências temporais sobre a série de transformações. Embora topologias não enraizadas sejam menos informativas, uma vez que lhes falta o parâmetro tempo, são também menos sujeitas a erros, representando hipóteses mais abrangentes (Marques, 1997; Amorim, 2002).

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

Segundo Nixon & Carpenter (1993) o grupo externo não necessariamente deva ser grupo-irmão do grupo-interno, tão pouco constituir uma unidade monofilética com este, podendo ser parafilético com relação ao grupo interno. Também o grupo interno não precisa portar características ditas “primitivas” em relação ao grupo interno. A análise computacional, valendo-se da máxima parcimônia e da “raiz” (designada grupo externo), trata de maneira comparativa o problema da polaridade e “primitivismo” dos caracteres.

A presença de duas ou mais raízes diferentes, em um mesmo DNE, indicaria um agrupamento interno taxonomicamente inválido.

Tanto na produção de topologias enraizadas, como nas não enraizadas, são normalmente obtidas várias árvores de mesmo número de passos, consideradas como igualmente parcimoniosas. Para avaliação e escolha são observados índices específicos, sendo escolhida a árvore com os melhores (Hennig, 1966; Marques, 1997; Kemp, 1999; Amorim, 2002).

#### **VI.2.6- Índices e Consensos**

Cladogramas são inicialmente avaliados pelo seu comprimento (número de passos evolutivos), uma vez que cladogramas curtos implicam em menor número de passos e maior congruência de características. Evidentemente o cladograma mais curto é mais parcimonioso (Andrade, 2005).

Com certa frequência cladogramas de topologias distintas podem apresentar comprimentos iguais ou próximos, neste caso o uso de índices representa um elemento discriminativo importante da análise.

Proposto inicialmente por Kluge & Farris (1969), o Índice de Consistência é um dos mais antigos indicadores numéricos atualmente em uso, e também um dos mais simples. Pode-se aplicar a duas situações distintas. A primeira quando expressa o grau de concordância entre um caráter individual e uma hipótese, denominado de *Índice de Consistência Unitário* ou *Individual (ic)*, refletindo a relação entre o número de transições presentes na série de transformação de um determinado caráter ( $m$ ) e

o número de transições reais que este caráter apresenta em determinada topologia (s):  $ic = m/s$ .

O Índice de Consistência também pode ser utilizado para expressar o grau de concordância entre uma hipótese e o conjunto total de caracteres, ou seja, entre uma árvore e sua correspondente matriz de dados. Neste caso não se mede o grau de concordância entre uma árvore e um caráter em específico, mas sim entre uma árvore e todos os caracteres tomados como um conjunto. Assim sendo é denominado de *Índice de Consistência Conjunto* ou *Global (IC)*. Simplificando seria o número máximo de passos ou transições exibidas pelos caracteres em situação ideal, ausência de eventos homoplásticos ( $M$ ) e o número de passos efetivo observado para a árvore resultante ( $S$ ):  $IC = M / S$ . Representa relacionamento entre valores absolutos e é particularmente influenciável pela ocorrência de caracteres não informativos (invariáveis) e caracteres autapomórficos, os quais inflacionam o índice (Kluge & Farris, 1969).

O Índice de Retenção se apresenta como uma ferramenta igualmente interessante, relativa ao número máximo possível de surgimentos de um estado de caráter em determinado cladograma, sendo efetivamente menos sensível a caracteres não informativos.

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

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

Outra opção seria o uso do Consenso Semi-Estrito, ou Consenso de Componentes Combináveis (Bremer, 1990), que inclui agrupamentos não incongruentes, isto é, agrupamentos que não sejam não refutados, ou contraditos, em nenhuma das árvores mais parcimoniosas. Usualmente as topologias resultantes se apresentam idênticas, ou muito similares àquelas produzidas por Consenso Estrito.

Consenso de Maioria (Margush & McMorris, 1981) considera grupos monofiléticos presentes na maioria dos cladogramas (51% ou mais). Críticas podem ser tecidas a respeito de várias questões, como conceito aplicado de maioria, qualidade de informação obtida, entre outros.

Consenso de Adams (Adams, 1972) aplica-se somente a diagramas enraizados, baseados nas topologias mais parcimoniosas. É uma estrutura ou árvore fundamental, isto é, um modelo genérico de topologia para o conjunto de dados. Neste tipo de consenso táxons mal sustentados, aqueles que “saltam entre os ramos”, são evidenciados em politomias sem resolução (Vanin & Pinna, 2003).

Os variados tipos de consenso possuem vantagens e desvantagens, dependendo do tipo de informação que o examinador pretende extrair.

### **VI.2.7- Métodos de Verificação de Suporte**

Para a verificação de sustentabilidade dos ramos, e portanto confiabilidade destes agrupamentos na (s) topologia (s) proposta (s), usualmente são empregados dois principais métodos verificacionistas de suporte: o Método de Bootstrap (“Multistarted Hillclimbing”) e a análise pelo Suporte de Bremer (Análise de Decaimento).

O Método de Bootstrap consiste em uma busca estocástica por reamostragem dos caracteres da matriz, utilizando algoritmo heurístico por adição casual. Neste procedimento são gerados pontos de partida paralelos àqueles que inicialmente o software utilizou para gerar a topologia “aparentemente” mais parcimoniosa. Estes pontos de partida são chamados “seeds”, sendo as respectivas topologias denominadas replicatas. Deste modo comparam-se os agrupamentos das replicatas com aqueles propostos, evidenciando os encontrados na maioria das replicatas e assim estimando sua sustentabilidade por porcentagem de similaridade. Neste procedimento o número de replicatas deve ficar entre máximo e mínimo, para otimizar a verificação. Caso o número de replicatas seja muito pequeno, a verificação pode se mostrar insuficiente, uma vez que muitas das replicatas podem ficar retidas à “ótimos locais”. Em contrapartida, um número extremamente alto de replicatas pode indicar falta de resolução da proposta inicial, uma vez que as “seeds” se distanciam daquelas de maior IC, enviesando dramaticamente as replicatas acima de um certo número. Nesse trabalho o número de replicatas escolhido para uma boa estimativa foi de 1000 e 10.000 (Andrade, 2005).

O Suporte de Bremer implica em verificações de sustentabilidade dos ramos da topologia a ser testada, através de análises aditivas de acréscimo de comprimento. A verificação procede avaliando o número de passos necessários, que devem ser inseridos em um ramo para que este sofra colapso, ou perca resolução gerando politomias. Parte-se da premissa de que se os caracteres se mostrarem solidamente informativos, variando com o menor número de homoplasias, ramos ou clados por eles sustentados resistirão à adição de certo número de passos adicionais. Desta maneira, quanto maior o número de passos para um ramo, Índice de Bremer, mais este se mostra estável na topologia. No presente trabalho utilizou-se o máximo de cinco passos adicionais (Índice de Bremer = 5), extraindo-se uma árvore por Consenso de Adams para cada análise verificacionista, evidenciando assim os táxons e agrupamentos que vão se sustentando ou se colapsam em cada etapa aditiva. O algoritmo utilizado também é o heurístico por adição randômica (Andrade, 2005).

#### **VI.2.8- Programas Utilizados e Configuração das Análises**

As análises foram realizadas utilizando-se o software cladístico PAUP 4.0 b 10 (Swofford, 1992).

Para os resultados obtidos pelo PAUP 4.0 b 10 utilizou-se o Método da Máxima Parcimônia. O programa utiliza a Parcimônia de Fitch (Kitching, 1992) para os caracteres multiestados não ordenados, e Parcimônia de Wagner (Farris, 1970), empregada para os caracteres multiestados ordenados.

Os ramos de comprimento zero, aqueles não suportados por sinapomorfias, foram colapsados (pset collapse = minbrelen), evitando assim que o programa insira ramos em posições adjacentes de maneira arbitrária.

Foi selecionada a opção para os algoritmos de busca usarem o tipo de otimização que selecione o menor número de passos evolutivos entre as otimizações do tipo ACTRAN, que prioriza o estado de caráter com um surgimento e muitas reversões, ou seja, Parcimônia de Dollo (Farris, 1977)] e DELTRAN. Esta opção enfatiza convergências de estados de caráter, ou seja, Parcimônia de Camin & Sokal (Camin & Sokal, 1965). Sendo o conjunto de dados extraídos de um grupo extinto, torna-se pouco possível, a menos que o registro fóssil seja relativamente amplo e informativo, inferir com clareza como ocorreu a série de transformação do caráter em seus diferentes estados nos diferentes táxons.

As análises heurísticas foram realizadas valendo-se do método de embaralhamento de ramos (“branch swapping”), utilizando-se o algoritmo TBR (“Tree Bisection-Reconnection”). No caso dos resultados revelarem mais de uma topologia mais parcimoniosa, foram extraídas árvores de consensos Estrito, Maioria ou Adams, dependendo do caso (Andrade, 2005).

Para o resultado mais parsimonioso, topologia com menor número de passos e melhor IC, foram realizadas discussões e avaliações pertinentes, assim como a aplicação dos métodos verificacionistas de suporte.

Uma vez que a matriz exhibe um número relativamente alto de táxons (48), assim como uma grande quantidade de caracteres (241), com muitos eventos homoplásticos resultantes de caracteres ambíguos, buscas Exaustiva e “Branch and Bound” tornam-se impraticáveis para o conjunto total dos dados; tendo em vista a utilização de computadores domésticos. Neste contexto, buscando a visão mais aproximada sobre as relações entre os terminais, realizaram-se buscas heurísticas para os dados totais e buscas Exaustivas e “Branch and Bound” para fragmentos da matriz, ou grados / clados amplamente discutidos na literatura, e para a matriz total reduzida, escolha de táxons representativos com relativamente poucos caracteres ausentes (Andrade, 2005).

Tendo em vista que inclusão e retirada de terminais alteram a topologia das árvores, esta metodologia enfraqueceria de maneira geral a hipótese por comprometimento da parcimônia. No entanto, quando combinadas, a análise heurística da matriz total, com as análises Exaustivas e “Branch and Bound” de matrizes reduzidas, pode-se obter uma visão geral dos agrupamentos, aliada a certa profundidade nas relações entre táxons irmãos. É impossível uma análise ideal (busca exaustiva da matriz total) neste método, mas quando empregado com cautela e discernimento, se mostra útil em contextos específicos (Andrade, 2005).

São empregados os dois métodos verificacionistas mencionados anteriormente, “Bootstrap” e Suporte de Bremer, para se verificar a confiabilidade das topologias.

## VII- BACIAS SEDIMENTARES COM RESTOS DE SEBECOSUCHIA

### VII.1- BACIAS BRASILEIRAS

#### VII.1.1 - Bacia Bauru (SP, MG, GO, MS, PR)

Das seis espécies de sebecossuquianos conhecidas, do Período Cretáceo, três delas - *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945; *Stratiotosuchus maxhechti* Campos *et al.*, 2001; *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho *et al.*, 2005 - foram encontradas nos arenitos da Bacia Bauru, mais precisamente na Formação Adamantina. Todas as ocorrências destes baurussuquianos estão restritas ao Estado de São Paulo. Mais adiante neste trabalho encontram-se dados sobre as localidades tipo, além de outras adicionais, destes materiais.

A Bacia Bauru compreende uma área de 370.000 Km<sup>2</sup>, com seus depósitos distribuindo-se, no Brasil, pelos estados de São Paulo, Paraná, Mato Grosso do Sul, Goiás, Minas Gerais. Também ocorrem na região Nordeste do Paraguai, constituindo um dos maiores conjuntos deposicionais da América do Sul (*Fig. 12*) (Bertini *et al.*, 1993).

A sedimentação, essencialmente siliciclástica, teria transcorrido durante o Cretáceo Superior, havendo nestes depósitos uma ampla variedade de fósseis de carófitas, moluscos, crustáceos, peixes e tetrápodos (Bertini, 1993; Coimbra & Fernandes, 1994).

A litoestratigrafia do Grupo Bauru, proposta por Suguio (1980) e Soares *et al.* (1980), é composta, no Estado de São Paulo, pelas formações Caiuá, Santo Anastácio, Adamantina e Marília. Esta classificação tem sido considerada como clássica, embora conservadora, para o Grupo Bauru, em função de seu caráter operacional no campo. Ao mesmo tempo consideravam esta unidade como parte integrante da seqüência sedimentar da Bacia do Paraná.

Fernandes (1992), em uma análise litoestratigráfica, abrangendo o Grupo Bauru em nível regional, eleva a Formação Caiuá à categoria de grupo, subdividindo-o nas formações Santo Anastácio, Goio-Erê e Rio do Peixe, as duas últimas propostas formalmente pela primeira vez. Ainda na década de 90 Batezelli (1998) mapeia a Litofácies Araçatuba, anteriormente identificada como parte inferior da Formação Adamantina (Soares *et al.*, 1980), atribuindo-lhe o *status* de formação.

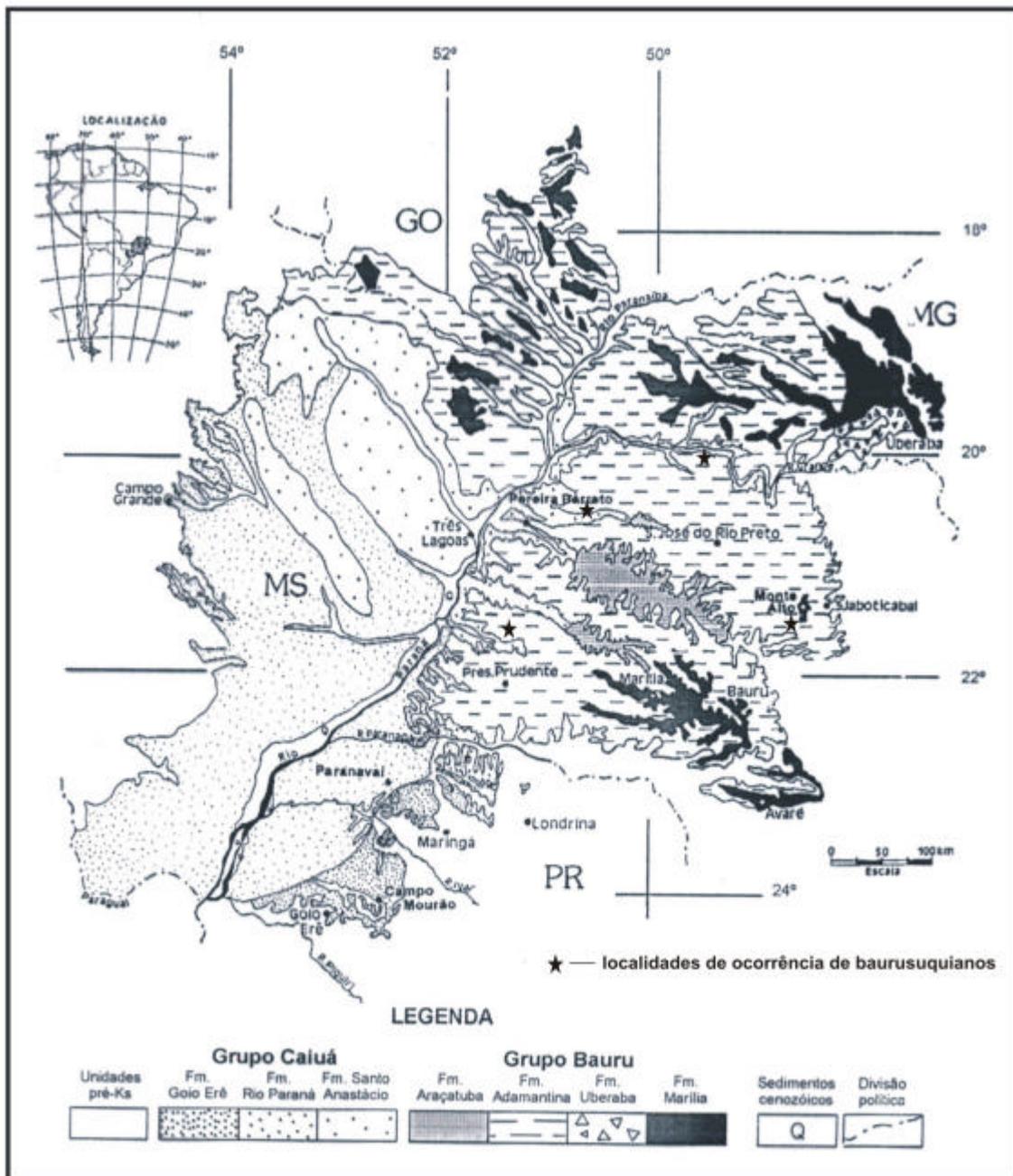


Figura 12. Mapa da Bacia Bauru (extraído de Fernandes, 1998).

A primeira proposta mais precisa para a idade dos depósitos Bauru vem de Huene (1927, 1929), que noticiou saurópodos titanossauros e os relacionou a ocorrências patagônicas, sugerindo uma idade senoniana (Bertini, 1993; Riff, 2003). As datações para o Grupo Bauru são baseadas especialmente no conteúdo fossilífero das formações Adamantina e Marília, visto que as formações Caiuá e

Santo Anastácio (Grupo Caiuá *sensu* Fernandes & Coimbra, 1998) são pobres em fósseis (Leonardi 1977, 1989; Bertini, 1993).

Desde meados da década de 50, muitos autores passaram a utilizar-se de microfósseis, visando estabelecer idades mais precisas para o Grupo Bauru (Riff, 2003). Ao comparar as biotas de carófitas e ostrácodos ornamentados, das formações Adamantina e Marília, com associações do Cretáceo Inferior de bacias brasileiras (Recôncavo-Tucano-Jatobá, Sergipe-Alagoas, Araripe e Campos) ou de outros países (Argentina, Congo, Gabão, França e Mongólia), Gobbo-Rodrigues *et al.* (1998, 1999) identificaram correlações apenas entre Grupo Bauru e a porção cretácica superior da Bacia do Congo (três espécies em comum) e com a Bacia de Neuquén (seis espécies em comum). Outras duas espécies são comuns a estes três depósitos, além de algumas formas que ocorrem nas bacias de Campos e Santos, todas do final do Cretáceo. Todos os morfótipos são correlacionáveis apenas ao intervalo Campaniano-Maastrichtiano.

#### **VII.1.1.1- Formação Adamantina**

Esta unidade estratigráfica foi proposta por Soares *et al.* (1980). Litologicamente corresponde a argilitos avermelhados e bancos de arenitos com lamitos, de origem flúvio-lacustre, ricamente fossilíferos (*Fig. 13*). Na concepção destes autores, estes depósitos estão situados estratigraficamente entre as formações Santo Anastácio e Marília.

A Formação Adamantina tem uma espessura máxima com cerca de 150m, alcançada na faixa mais Ocidental do Estado de São Paulo (Soares *et al.*, 1980; Bertini, 1993; Dias-Brito *et al.*, 2001). É a unidade mais complexa e melhor representada geograficamente em todo o Grupo Bauru (Bertini, 1993; Riff, 2003).

Moldes de cristais salinos, formados sob condições evaporíticas, além de minerais instáveis, indicam clima quente, com semi-aridez, ou secas prolongadas, para os tempos Adamantina (Soares *et al.*, 1980; Fernandes & Coimbra, 1996).

Soares *et al.* (1980) dividiram esta unidade em dois membros:

- São José do Rio Preto, formado por lentes de arenitos com fracas estratificações cruzadas e sedimentos cíclicos síltico-argilosos;
- Araçatuba, arenitos argilosos e siltosos de granulometria muito fina, apresentando localmente lentes delgadas de arenitos médios, correspondendo à Formação Araçatuba de Batezelli (1998).

Petri & Fulfaro (1983) propuseram que seus depósitos sejam derivados especialmente do Arco da Canastra e alcançam espessura com cerca de 190m. Segundo Barcelos (1984), a área de ocorrência destes sedimentos restringe-se entre o Alinhamento do Rio Piqueri e a Flexura de Goiânia a Norte, a Noroeste pelo Arco Bom Jesus de Goiás, a Oeste pelo Arco de Campo Grande.

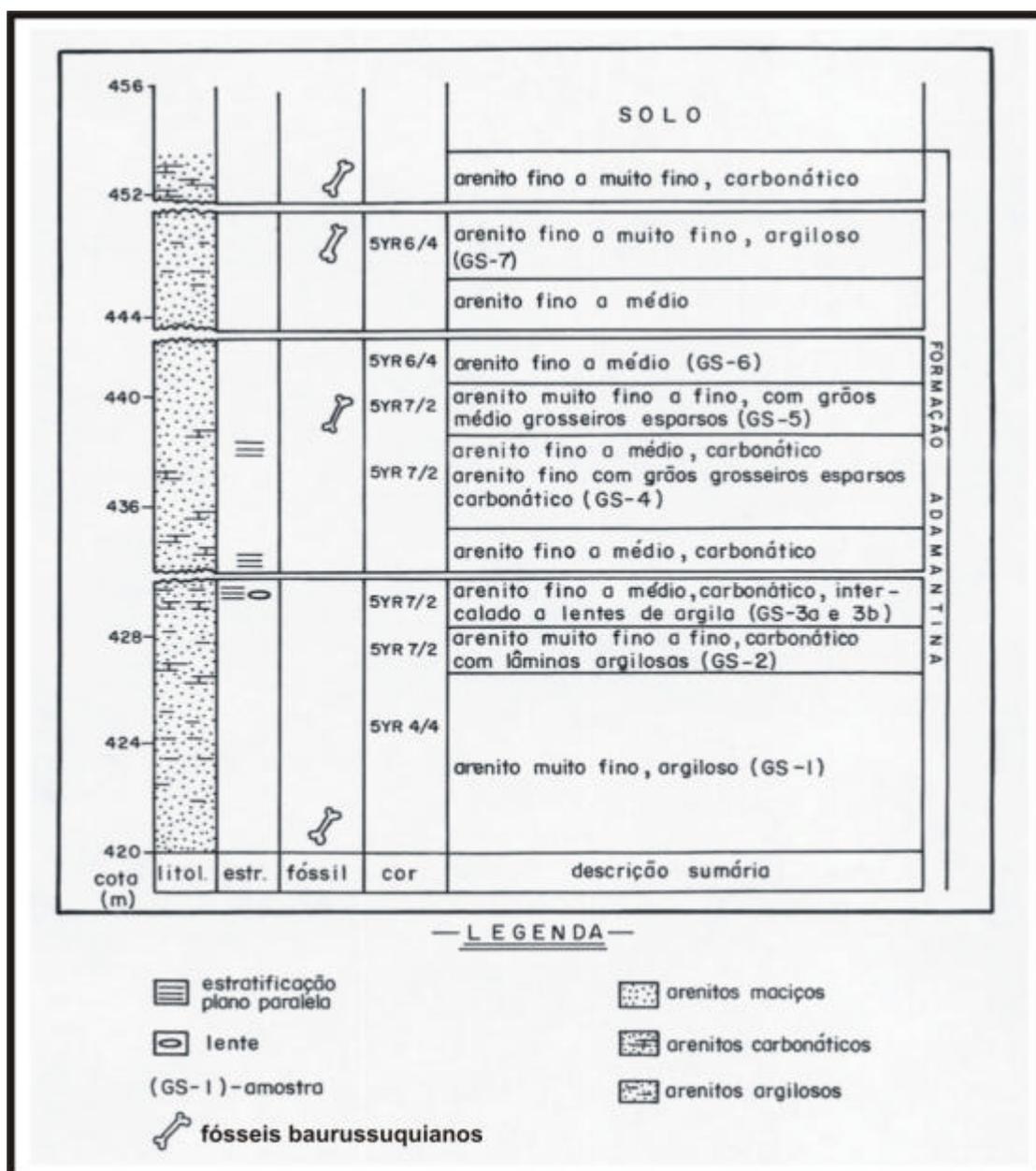


Figura 13. Formação Adamantina, seção colunar levantada na Fazenda Burity, Distrito de Prudência e Moraes, Município de General Salgado, Noroeste do Estado de São Paulo (modificado de Bertini *et al.*, 1999).

Soares *et al.* (1980) consideram que o ambiente deposicional era um sistema meandrante, com predomínio pelítico para Sul, passando para psamítico anastomosado a Leste e Norte. Para Fernandes (1992) e Fernandes & Coimbra (1996) a sedimentação deu-se em sistema fluvial entrelaçado, desenvolvido em clima semi-árido, entre depósitos de lençóis de areias e extra-dunas (Santo Anastácio) e leques aluviais (Marília).

### VII.1.2- Depósito Calcário de Itaboraí (RJ)

A associação dos vertebrados provenientes do Depósito de São José do Itaboraí, localizado próximo da cidade homônima, começou a ser conhecida e estudada a partir da década de 40. Price & Paula Couto (1946 a, b), estudaram uma coleção de répteis e mamíferos provenientes destes sedimentos. Os primeiros foram descritos como *Sebecus* sp e os últimos como *Henricosbornia magellanica* (Notoungulata) e *Trigonostylops apthomasi* (Astrapotheria). Correlacionaram o Depósito de Itaboraí com a Formação Casamayor, Eoceno inferior da Patagônia, Sul da Argentina (Palma & Brito, 1974).

O Depósito Calcário de São José de Itaboraí localiza-se no Estado do Rio de Janeiro, a Sul da Serra dos Órgãos e próximo da Serra da Cassorotiba, porção Norte do Maciço de Niterói (*Fig. 14*). Situa-se no Povoado de São José, Município de Itaboraí, aproximadamente 25km ENE de Niterói (Palma & Brito, 1974). Ocupa parte do vale de afundamento Campo Grande-Guanabara-Rio Bonito, que mede cerca de 1500m em seu eixo maior, de direção E-W, por 500m em seu eixo menor, de direção N-S, com uma profundidade de aproximadamente 100m. Sua forma é elíptica e apresenta-se como uma depressão encravada no embasamento cristalino. Limitada no bordo Sul por uma falha, é preenchida por camadas de diferentes tipos de calcários, com maior espessura nas proximidades da citada falha. No bordo Oeste as camadas apresentam um nítido mergulho de 30° para Sul e 28° na direção Leste e, no lado oposto, uma inclinação de 10° para Leste (Palma & Brito, 1974).

A primeira descrição, com certo detalhamento, dos calcários do Depósito de São José do Itaboraí, foi realizada por Brito *et al.* (1972). A sequência sedimentar apresenta-se, do topo para a base, da maneira que segue.

1 - Camadas aluviais.

2 - Cascalheiros locais com fósseis de vertebrados pleistocênicos.

3 - Calcário argiloso, típico de enxurrada, com seixos relativamente grandes e um tanto angulosos, de quartzo, feldspato, gnaisse, em leitos irregulares.

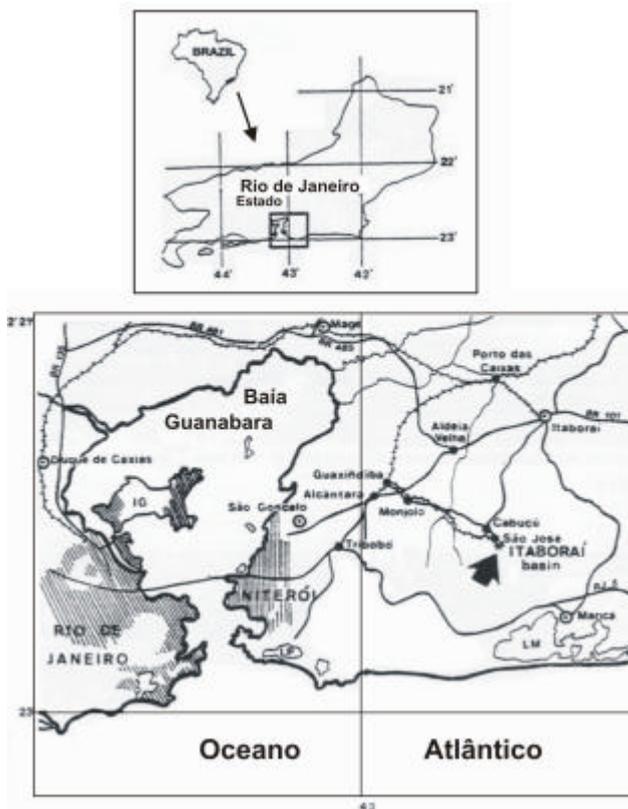


Figura 14. Mapa de Localização da Bacia de Itaboraí (modificado de Francisco & Cunha, 1978 *in* Medeiros & Bergqvist, 1999).

4 - Camadas de calcário fitado, de precipitação rítmica, de coloração castanha-avermelhada, intercaladas com faixas amarelas, ou mesmo brancas. Constitui-se por grandes cristais de calcita, perpendiculares à estratificação nas faixas claras e paralelas nas faixas escuras. Esta camada é intercalada com o calcário argiloso (Camada 3) e possui 1m de espessura. São encontrados minerais detríticos.

5 - Calcário compacto cinza ou amarelado, fino e homogêneo, constituído de calcita, com pequenos minerais detríticos. Apresenta fósseis de gastrópodos, especialmente em grandes aglomerações locais, ocasionalmente observando-se concentrações de oólitos e pisólitos, cujos núcleos podem ser grãos de minerais detríticos, fragmentos de rochas, cristais de calcita, ou mesmo gastrópodos inteiros.

6 - Calcários fitados inferiores de coloração castanha-avermelhada e espessura considerável, com algumas dezenas de metros. São um tanto semelhantes aos calcários fitados superiores e apresentam-se cortados por canais de dissolução preenchidos pelas margas a seguir, ou seja, a Camada 7.

7 - Margas cinza-escuras a pretas, bastante friáveis, com minerais detríticos e restos de vertebrados do Paleoceno, dentre os quais DGM 235-R e “Forma Itaboraí”.

8 - Calcário cristalino metamórfico, de coloração clara, granulação grossa, constituído predominantemente de cristais de calcita, com alguns grãos verdes de piroxênio (diopsídio) e ocasionais cristais de pirita.

9 - Embasamento de biotita gnaisse, com veios de pegmatito (Palma & Brito, 1974).

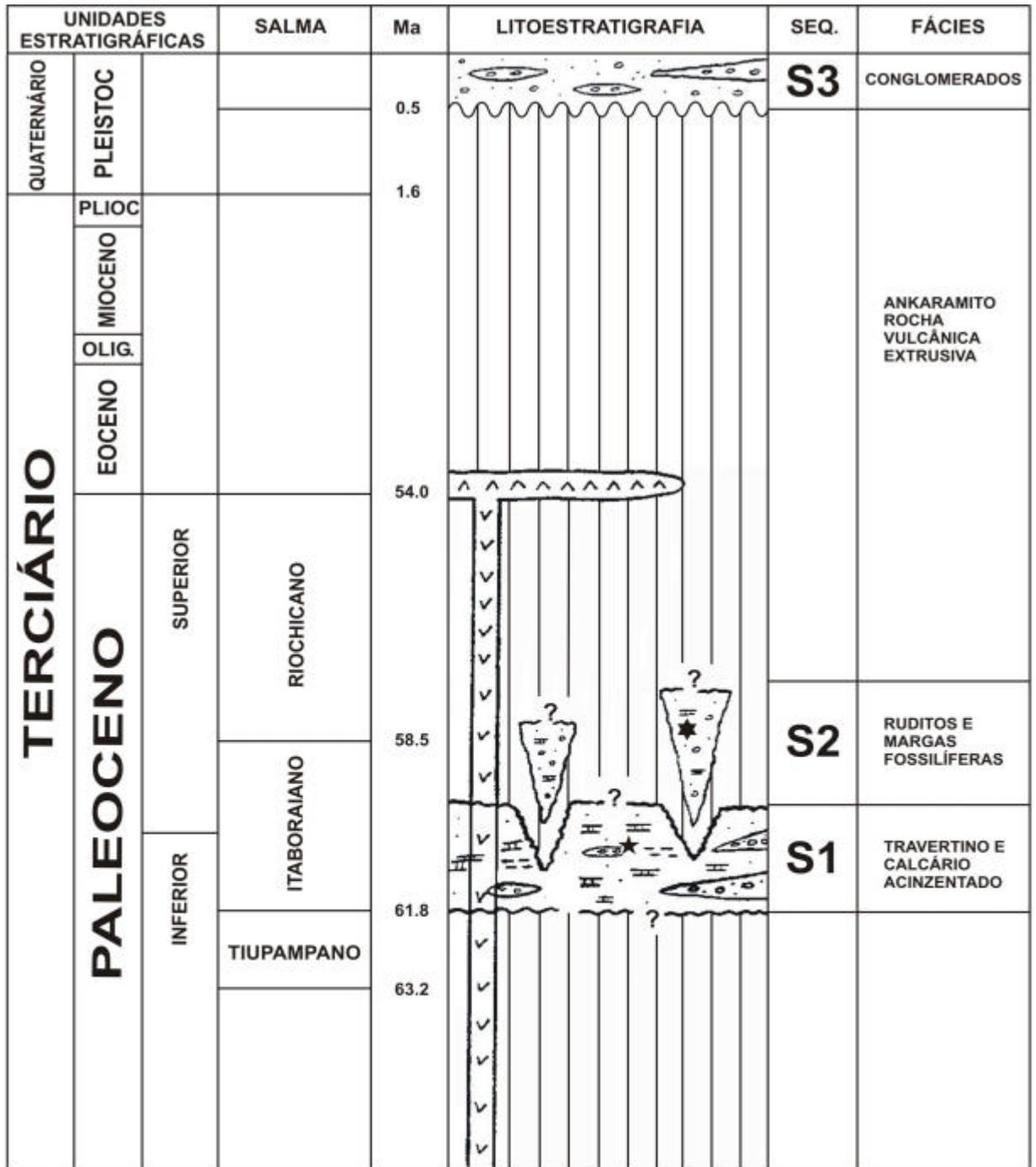
Medeiros & Bergqvist (1999) distinguem associações faciológicas agrupadas em três seqüências estratigráficas: S1, S2, e S3 (Fig. 15). S1 e S2 estão separadas de S3 por uma discordância angular.

A seqüência S1 consiste de carbonatos químicos e clásticos interdigitados. Os clastos variam desde calcirrudito até calcarenito, calcário argiloso e marga, com fósseis de moluscos e restos vertebrados, entre os quais DGM 235-R e “Forma *Sebecus*-Itaboraí”, e vegetais. Considera-se a Sequência S1 originada de depósitos fluviais e fluxos de detritos em um lago raso, onde os carbonatos químicos são travertinos, formados a partir de fontes termais no bordo Sul, tectonicamente ativo. As fácies pisolíticas, a menor porção do depósito, são de origem inorgânica. As camadas de travertinos se espessam para o topo, sugerindo aumento da aridez e diminuição dos depósitos fluviais e detríticos.

A Sequência S1 termina em uma topografia cárstica (Sequência S2), com margas e brechas de colapso preenchendo fissuras (Medeiros & Bergqvist, 1999). S2 é análoga à Sequência 7 de Palma & Brito (1974), sendo esta onde foram coletados os restos sebecossuquianos da denominada “Forma Itaboraí”.

A Sequência S3 é terrígena, com conglomerados, diamictitos e fósseis de vertebrados pleistocênicos, entre estes crocodilianos da Família Alligatoridae. A sedimentação resultante é majoritariamente de fluxos gravitacionais, em um sistema aluvial em direção a meio lacustre. As fácies de S3 se encontram truncadas com a seqüência carbonática (Medeiro & Bergqvist, 1999).

Fica clara a importância paleontológica do Depósito de São José do Itaboraí, com restos de animais e vegetais paleocênicos e pleistocênicos, revelados a partir dos trabalhos de exploração de calcário, a partir de 1934 (Beltrão *et al.*, 2001).



SALMA = South American Land Mammal Ages  
 OLIG. = Oligoceno PLIOC = Plioceno PLEISTOC = Pleistoceno  
 SEQ. = Sequências

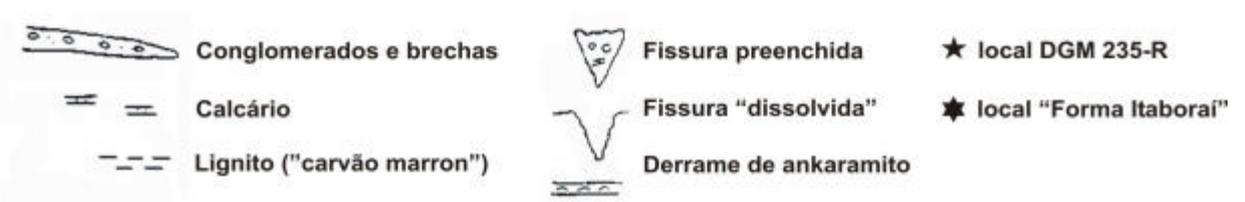


Figura 15. Carta Estratigráfica do Depósito de São José do Itaboraí (modificado de Medeiros & Bergqvist, 1999).

## VII.2- OUTRAS BACIAS SULAMERICANAS

### VII. 2.1- ARGENTINA

#### VII.2.1.1- Bacia de Neuquén

Da Bacia de Neuquén (*Fig. 16*) provém os sebecossuquianos *Cynodontosuchus rothi* (Formação Bajo de la Carpa - Sub-Grupo Rio Colorado) e *Pehuenchesuchus enderi* (Formação Portezuelo - Sub-Grupo Rio Neuquén).

*Cynodontosuchus rothi* foi considerado por Price (1954, 1959) e Gasparini (1972, 1984) como pertencente à Família Baurusuchidae Price, 1945. Foi encontrado por Roth em 1888, juntamente com o holótipo do “notossuquiano” *Notosuchus terrestris* Woodward, 1986.

A Bacia de Neuquén é a mais estudada e melhor conhecida estrutura bacinal da Patagônia. Seus leitos continentais terrestres são dos mais fossilíferos e completos depósitos cretácicos. Têm recebido atenção especial desde o início do Século XX, devido à prospecção de carvão e óleo mineral. Também forneceu os primeiros dinossaurianos da América do Sul. Existe abundância de vertebrados mesozóicos (Leanza *et al.*, 2004).

A bacia é bem desenvolvida nas regiões Centro-Oeste de Argentina e Leste do Chile, entre 34° e 41° S. Em território argentino sua exposição ocorre nas províncias de Neuquén (da qual deriva seu nome), Mendoza, Rio Negro e La Pampa (Leanza *et al.*, 2004).

Remane (2000) divide estratigraficamente a Bacia de Neuquén, da base para o topo, em:

Grupo Mendoza = Formação La Amarga; Formação Lohan Cura;

Grupo Neuquén = Sub-Grupo Rio Limay, Sub-Grupo Rio Neuquén, Sub-Grupo Rio Colorado;

Grupo Malargüe.

#### VII.2.1.1.1- Sub-Grupo Río Neuquén

Constitui a parte média do Grupo Neuquén (*Fig. 17*) sendo amplamente distribuído na região Meridional da Bacia de Neuquén. Afloramentos podem ser encontrados na área circunvizinha das serras Portezuelo e Barrosa (Província de Neuquén), e na região da Planície de Rentería (Província de Río Negro).

O subgrupo é constituído pela formação arenítica de Portezuelo abaixo, de onde foi coletado o holótipo de *Pehuenchesuchus enderi*, e pela unidade lamítico-argilosa de Plottier acima (Leanza *et al.*, 2004). De acordo com recentes estudos geológicos e paleontológicos, a idade é considerada como sendo Turoniano superior-Coniaciano (Leanza & Hugo 1995, 1997; Hugo & Leanza, 2001).

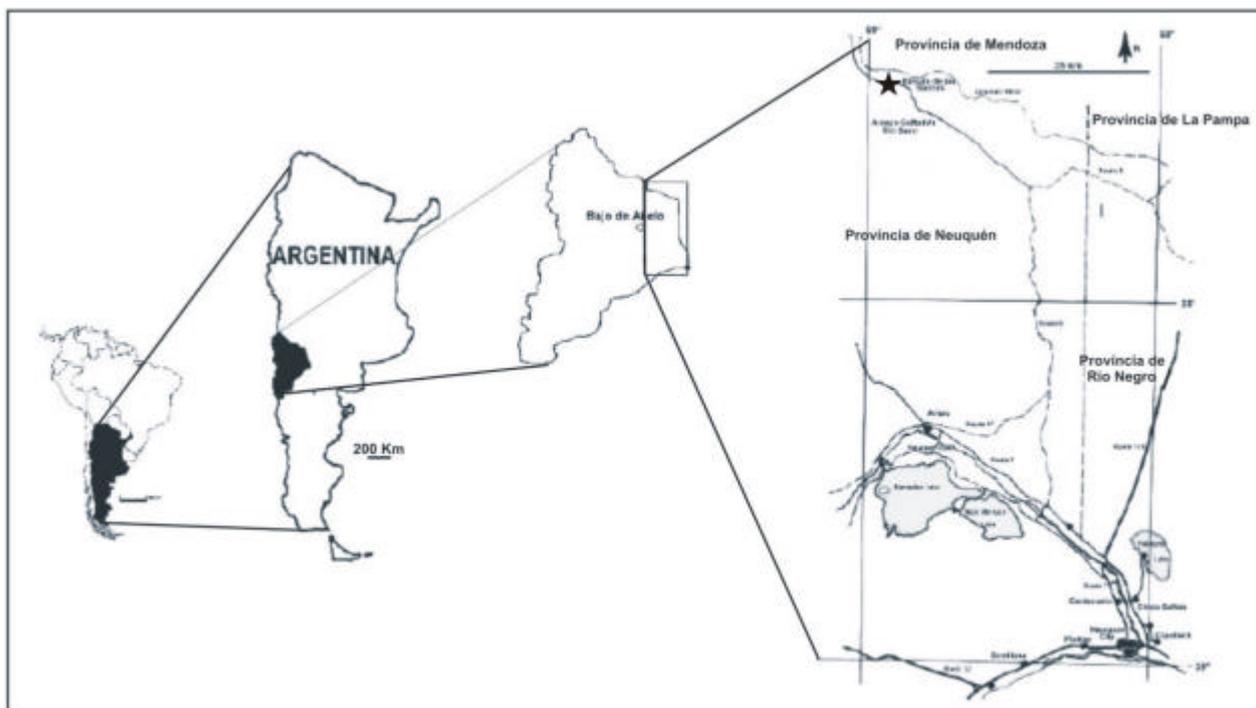


Figura 16. Mapa da Província de Neuquén, Patagônia, Argentina. No detalhe à direita a estrela acima indica o local de onde foi coletado *Pehuenchesuchus enderi* (modificado de Turner & Calvo, 2005).

#### VII.2.1.1.1.a- Formação Portezuelo

A Formação Portezuelo exibe excelentes exposições no Lago Los Barreales. Litologicamente é composta por arenitos de granulometria média, amarelados e marrom-avermelhados, além de siltitos característicos de regimes fluviais, alternados com lamitos pouco avermelhados clareando para o topo, em ritmicidade de finas camadas. Uma característica freqüente é a presença de paleossolos no topo, indicativos de condições estáveis ao longo de períodos extensos de tempo (Leanza *et al.*, 2004). De acordo com Roll (1939) e Leanza & Hugo (1997), a espessura da

Formação Portezuelo varia entre 95 e 130m; com idade considerada como sendo Turoniano superior-Coniaciano inferior.

A assembléia fossilífera de tetrápodos é substancialmente rica, tendo seu registro expandido rapidamente nas últimas décadas. Constituída por dinossauros “teropodomorfos” alvarezsáuridos, maniraptoriformes, celurosáuridos, troodontídeos, saurópodos titanossáuridos. Crocodiliformes são relativamente escassos, no entanto foi coletada a mandíbula do sebecossuquiano *Pehuenchesuchus enderi* e ao menos um mesoeucrocodiliano basal. O registro de testudinos é o mais diversificado, quando comparado com qualquer outro estrato do Grupo Neuquén (Leanza *et al.*, 2004).

#### **VII.2.1.1.2- Subgrupo Río Colorado**

Constitui a parte final do Grupo Neuquén, distribuído no Sul da Bacia de Neuquén. Os afloramentos são encontrados na área situada entre Cidade de Neuquén e Serra Portezuelo (Província de Neuquén), e na região da Planície Rentería (Província de Río Negro). Dividida em duas formações: a arenítica Bajo de la Carpa abaixo, de onde veio o baurussúquido (?) *Cynodontosuchus rothi*, e a argilítica Anacleto, no topo (Leanza *et al.*, 2004).

Leanza (1999) e Hugo & Leanza (2001) creditam idade Santoniano-Campaniano inferior para o sub-grupo, com base em estudos regionais geológicos e paleontológicos.

##### **VII.2.1.1.2.a- Formação Bajo de la Carpa**

Juntamente com a Formação Candeleros constitui a mais homogênea e característica unidade do Grupo Neuquén (Fig. 17). Aflora na Serra Portezuelo, Centro-Sul da Província de Neuquén, estendendo-se até Bajo de Santa Rosa, parte Setentrional da Província de Río Negro (Hugo & Leanza, 2001). Assenta-se concordante sobre a Formação Plottier, igualmente concordante abaixo da Formação Anacleto (Leanza *et al.*, 2004). É a única unidade do Grupo Neuquén assentada a Leste, sobre o embasamento plutônico-vulcânico permiano-triássico-jurássico, do Maciço Norte Patagônico.

É composta por arenitos grossos róseos a roxos-claros, fluviais (Leanza *et al.*, 2004). Marcas de gotas de chuva, nódulos químicos, paleossolos e geodos são abundantes (Leanza *et al.*, 2004). Siltitos avermelhados e argilitos formam finas

camadas, entre as mais espessas de arenitos rudáceos. A espessura pode atingir 105m (Leanza *et al.*, 2004). Bonaparte (1991) considera a idade como Santoniano.

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

Figura 17. Estratigrafia e assembléia de tetrápodos da região Sul da Bacia de Neuquén. As estrelas indicam as formações onde foram encontrados *Cynodontosuchus rothi* e *Pehuenchesuchus enderi* (modificado de Leanza *et al.*, 2004).

A assembléia de tetrápodos inclui “teropodomorfos” alvarezssáuridos e abelissáuridos, aves enantiornitinas, saurópodos. O registro de crocodiliformes é bastante significativo, no entanto o “notossuquiano” *Notosuchus terrestris* é a espécie mais abundante. Também ocorre o “notossúquio” *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte (1991) e peirosáuridos. No Lago Los Barreales, remanescentes crocodiliformes, referidos como Peirosauridae (*Lomasuchus palpebrosus* Gasparini *et al.*, 1991 e *Peirosaurus tormmini* Price, 1955) fazem parte do registro. É incerto se *Cynodontosuchus rothi* provém desta unidade (Leanza *et al.*, 2004). Também figuram testudinos, ofídios e um ninho com ovos, relacionados à ave *Neuquenornis* (Schweitzer *et al.*, 2002).

### **VII. 2.1.2- Grupo Salta**

Depósitos de idade paleogênica evidenciam o clímax do desenvolvimento distensivo bacinal, do Cretáceo Inferior ao Eoceno, do Noroeste argentino. O desenvolvimento rifte mostra uma extensão regional e inclui parte da sedimentação ocorrida contemporaneamente em Bolívia, Paraguai, e Chile (Del Papa & Salfity, 1999).

#### **VII.2.1.2.1- Sub-Grupo Santa Bárbara**

Durante o desenvolvimento bacinal, por subsidência térmica, três seqüências deposicionais foram assentadas. Estas são as formações, da base para o topo Mealla, Maíz Gordo e Lumbrera. Constituem o Subgrupo Santa Bárbara, do Grupo Salta (*Fig. 18*). Estas unidades apresentam características sedimentológicas similares, o que indica uma ciclicidade durante este período deposicional. A distribuição sedimentar, e o arranjo das fácies do Subgrupo Santa Bárbara, apontam para o final do processo deposicional da bacia, com sedimentação aluvial em direção a seus bordos, e a formação de lagos na área central (Del Papa & Salfity, 1999).

Cada formação mostra um particular padrão de sistemas fluviais, cascalhos-arenosos entrelaçados, arenitos finos meandantes, assim como o padrão particular dos lagos ali formados. Reconhece-se que cada depósito lacustrino tenha se iniciado sob condições de acúmulos de águas rasas, em clima árido. Em etapa posterior evoluíram para lagos profundos (Del Papa & Salfity, 1999).

De acordo com Del Papa & Salfity (1999), a coluna sedimentar do Subgrupo Santa Bárbara mostra um padrão recorrente de fácies e ambientes sedimentares, exibindo um arranjo cíclico, característico deste período. Os estudos palinomórficos, e das assembléias de fácies, sugerem flutuações climáticas, desde condições de aridez, vigentes durante o processo deposicional da base da Formação Mealla, a uma situação de alta umidade, vigente na deposição da chamada “Faja Gris”, a qual constitui o topo da unidade. O ciclo climático é repetido durante a deposição das formações Maíz Gordo e Lumbreira.

#### **VII.2.1.2.1.a - Formação Maíz Gordo**

Unidade de onde provém *Bretesuchus bonapartei* Gasparini *et al.* (1992), do Paleoceno.

Esta unidade possui sedimentos de colorações esverdeada e acinzentada, com freqüentes níveis de calcários. Caracteriza-se por clastos verdes e púrpuros, siltitos, intercalações de arenitos esbranquiçados finos e níveis de calcários. Em direção aos bordos da bacia, arenitos e arenitos conglomeráticos são predominantes, siltitos subordinados. A espessura da Formação Maíz Gordo alcança em média cerca de 150 a 200m (Del Papa & Salfity, 1999).

Sobre os limites da formação verifica-se o desenvolvimento de um sistema fluvial conglomerático, com esporádicas alternações de fluxos hiperconcentrados. No limite Sudoeste da formação, onde a unidade assenta-se sobre embasamento pré-Cretáceo, ocorreu predomínio de deltas aluviais com fluxos de detritos. Em geral as fácies marginais são caracterizadas por sistemas fluviais entrelaçados de carga mista. Nas zonas limites, pequenos sistemas deltáicos, e extensões laminares de lamitos, foram formados, se dando também o desenvolvimento de paleossolos e exposição superficial de brechas (Del Papa & Salfity, 1999).

A seqüência das fácies sedimentares revela um arranjo cíclico, e registra sutis inundações, depósitos de argilitos com finas camadas de oólitos basais e progressivo assoreamento (Del Papa, 1992) do leito, como acamamento wavy com estratificação lenticular e crescimento de estromatólitos.

Restos de répteis tem sido encontrados na Formação Maíz Gordo, como testudinos da Família Pelomedusidae e mesoeucrodílios (Bretesuchidae). Bem como peixes Osteichthyes “Teleostei”. A unidade também concentra uma rica paleofauna de insetos coleópteros (Del Papa & Salfity, 1999).

De acordo com a convenção SALMA (South America Land Mammals Age), a Formação Maíz Gordo é atribuída às idades Riochicano-Casamayorano (Pascual *et al.*, 1981).

#### **VII.2.1.2.1.b- Formação Lumbrera**

Desta unidade provém o sebecoideano *Ayllusuchus fernandesi* Gasparini (1984), do Eoceno inferior.

A Formação Lumbrera constitui a unidade superior do Subgrupo Santa Bárbara, Grupo Salta, Cretáceo a Paleogeno, do Noroeste argentino (*Fig. 18*). Sobre a base das associações de fácies, e principais feições sedimentares, reconhecem-se duas seções estratigráficas, inferior e superior, denominadas informalmente de Lumbrera inferior e superior. Lumbrera inferior foi formada por paleo-sistemas fluviais permanentes areno-conglomeráticos e arenosos, além de um sistema lacustre perene (“Faja Verde”). A seção superior é caracterizada por domínio de sedimentação pelítica, com menor proporção areno-conglomerática, depositada em sistemas fluviais efêmeros e lacustres. As mudanças paleoambientais, desde sistemas de rios e lagos perenes, a rios efêmeros, juntamente com o registro fóssil reconhecido, indicam uma brusca mudança climática entre as duas seções, desde condições temperadas e úmidas, na base, a temperadas quentes e secas, na superior. O conjunto de características sedimentológicas e estratigráficas permitem interpretar que esta unidade se acumulou em dois ciclos sedimentares, evidenciados pela descontinuidade sedimentar entre eles. Considera-se que estas diferenças não se referem exclusivamente a mudanças climáticas, tendo em vista que refletem variações na configuração da bacia, como mudanças na taxa de subsidência, assim como na localização dos depocentros (Del Papa, 2006).

A Formação Lumbrera é a unidade que possui o maior conteúdo paleobiológico do Subgrupo Santa Bárbara: Osteictyes das famílias Poeciliidae e Lepidosirenidae, além de espécimens reptilianos das famílias Pelomedusidae, Crocodylidae e Sebecidae. Entre os mamíferos encontram-se Marsupialia, Notoungulata e Astropotheria (Del Papa & Salfity, 1999).

A idade considerada para a Formação Lumbrera é, de acordo como a SALMA, Casamayorano-Mustersano, Eoceno médio/superior, Bartoniano-Priaboniano (Del Papa & Salfity, 1999).

### VII.2.1.3- Província de Mendoza

#### VII.2.1.3.1- Formação Divisadero Largo

A área de Divisadero Largo, 8km a Oeste da Cidade de Mendoza (Fig. 19), Centro-Oeste da República Argentina, constitui depósito conhecido do ponto de vista paleontológico, tanto por níveis triássicos, como por formações cenozóicas. Estas últimas correspondem à associação da Formação Divisadero Largo (Minoprio, 1947; Patterson, 1952; Simpson *et al.*, 1962; López, 2002).

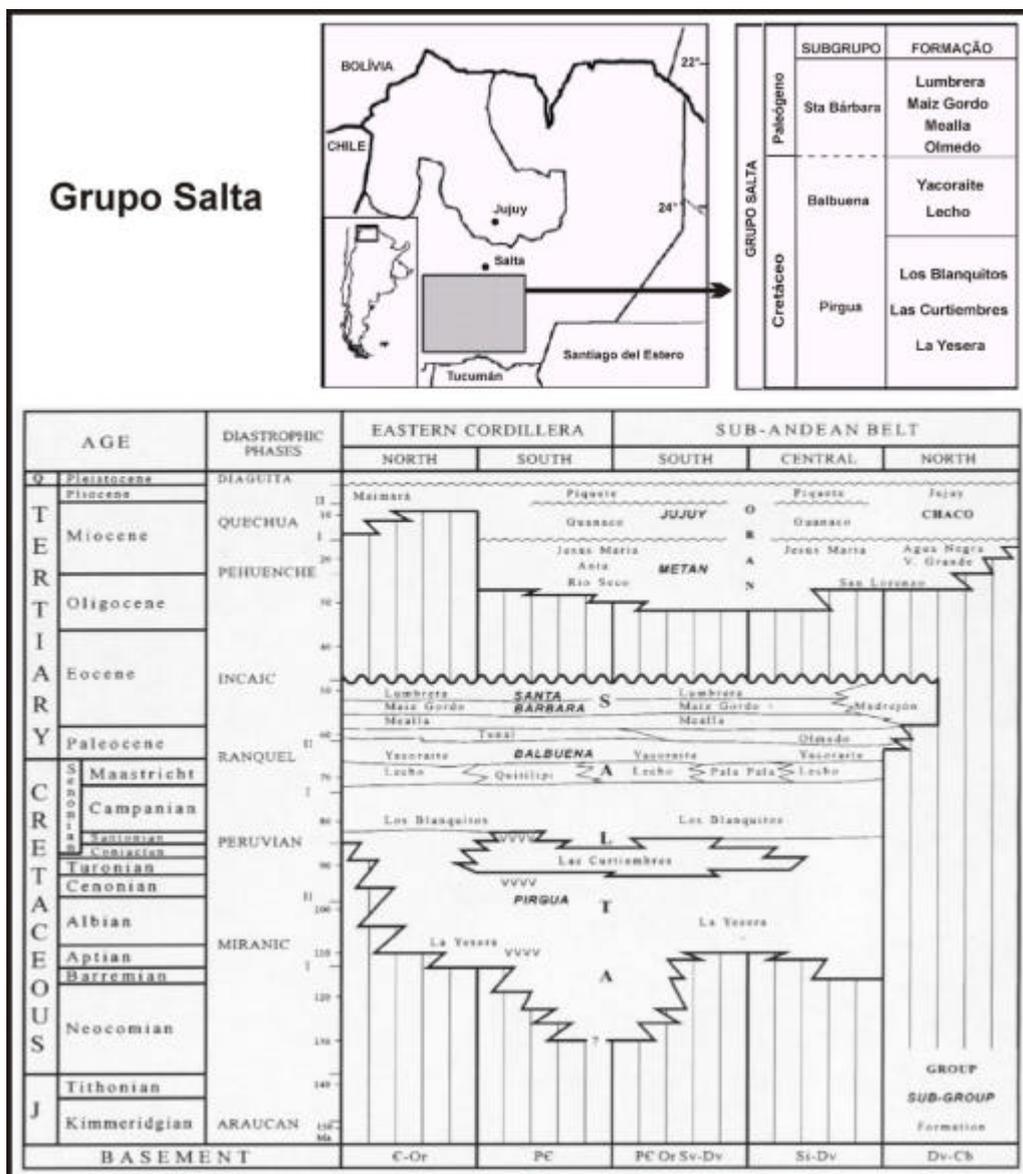


Figura 18. Localização e Carta Estratigráfica do Grupo Salta, mostrando as principais unidades (modificado de Salfity & Marquillas, 1994; Del Papa & Salfity, 1999).

Esta associação de vertebrados compreende vários répteis, aves fursorrácidas, mamíferos. Desta unidade provém os metassuquianos *Sebecus icaeorhinus* Simpson (1937) e *Ilchunaia parca* Rusconi (1946).

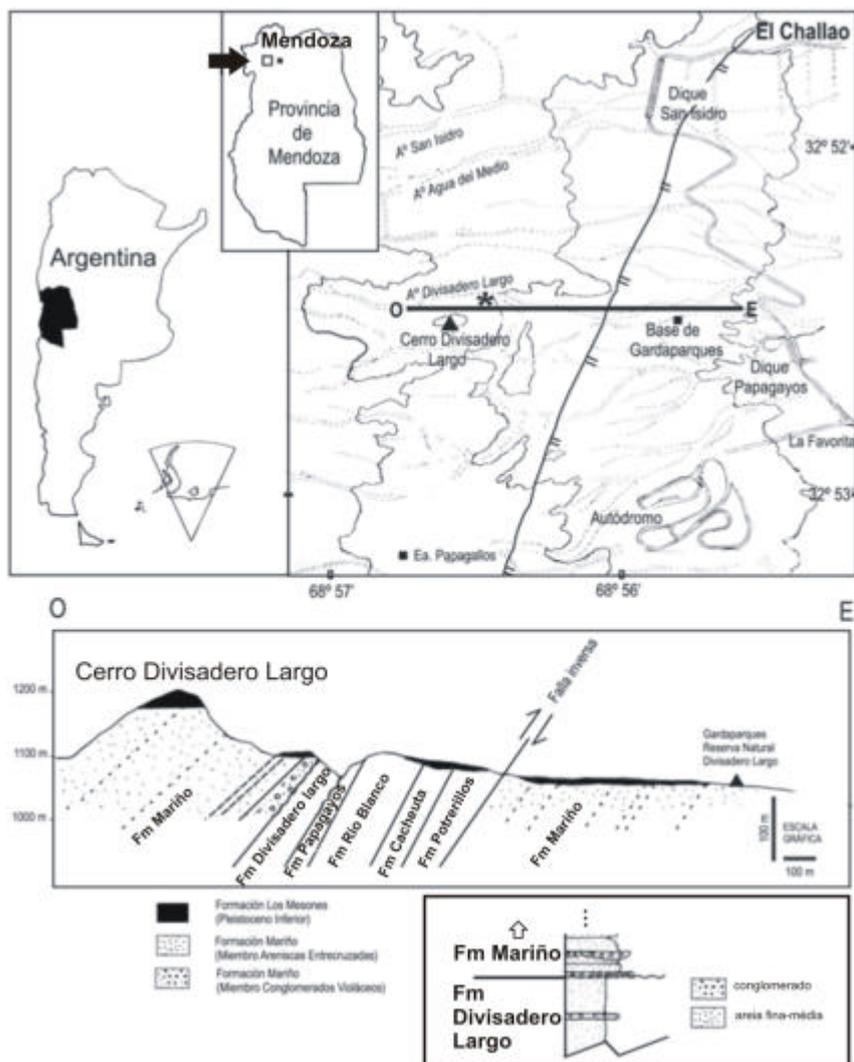


Figura 19. Localização, perfil geológico e estratigrafia da Formação Divisadero Largo, Província de Mendoza, Argentina (modificado de Cerdeño *et al.*, 2006).

Essencialmente sua deposição ocorre em sistema continental de drenagem fluvial, sendo sua litologia composta por sedimentos arenosos finos-médios com poucas intercalações de níveis conglomeráticos.

Sua peculiaridade faunística levou Pascual *et al.* (1965) a definirem a idade mamaliana Divisaderano, considerada como neo-Eoceno a eo-Oligoceno (López, 2002).

## VII.2.2- BOLÍVIA

### VII.2.2.1- Formação Santa Lucía

No âmbito dos metassuquianos sebecossuquianos envolvidos neste estudo, *Sebecus querejazus* (Sebecidae), descrito por Buffetaut & Marshall (1991), e o espécimen neste Mestrado denominado de “Forma Tiupampa”, noticiada por Buffetaut (1991), são provenientes de sedimentos da Formação Santa Lucía, próximo à localidade de Tiupampa, Bolívia. A formação é considerada pelos pesquisadores acima mencionados de idade paleocênica inferior.

A bacia testemunhou variação em sua deposição, com a região Central contendo 7.500m, e a região Leste cerca de 4.500m de sedimentos cenozóicos. Os sedimentos são divididos em formações El Molino, Santa Lucía, Impora (de acordo com De Celles *et al.*, 2003), Cayara, Potoco, San Vicente e Chocaya.

A Formação El Molino é constituída por sedimentos estritamente marinhos, ocorrendo do Maastrichtiano ao Paleoceno Inferior, aproximadamente 73 a 60ma. Acima da Formação El Molino ocorre sedimentação continental. A Formação Santa Lucía é resultado de sedimentação aluvial a lacustrina, ocorrendo entre 60 e 58ma. A inconformidade presente na base da Formação Cayara data de 58.2ma. Esta inconformidade separa as superseqüências Puca e Corocoro na Bolívia, coevolúidas com a Sequência Zuni-Tejas da América do Norte (Sempere *et al.*, 1997).

De acordo com De Celles *et al.* (2003), os primeiros 50 a 130m de sedimentos da Formação Santa Lucía consistem de intercalações de arenitos fluviais e lamitos, incluindo menor porção de paleossolos. Este estrato é sobreposto por aproximadamente 50m de lamitos pedogeneticamente alterados, contendo também arenitos; determinando assim a litologia da parte superior da Formação Santa Lucía e a parte inferior da Formação Impora, as quais juntas representam significativamente o intervalo Paleoceno-Eoceno na Bolívia.

O espesso pacote sedimentar, constituído pela Formação Potoco, e os sedimentos da Bacia Camargo, resultam de sedimentação de interior continental, Paleoceno superior-Oligoceno (Sempere *et al.*, 1997).

Durante o Paleoceno, a margem Oeste da bacia foi formada pelo arco magmático Cretáceo-Terciário. Para o Leste a bacia se estende em direção aos depósitos da Bacia Camargo, enquanto para Norte a Bacia Sul-Altiplano se integra com a Bacia Norte-Altiplano. Para o Sul, a bacia possui um sistema deposicional comum com aquela do Noroeste da Argentina. Esta sedimentação contém as formações El Molino e Santa Lucía.

Com o final do Paleoceno, a sedimentação muda sua configuração, devido ao desenvolvimento da parte Oriental da Proto-Cordilleira. A Formação fluvial Cayara teve sua deposição em área continental, localizada a Oeste da Proto-Cordilheira, em formação (González, 2004).

No contexto paleobiológico, a localidade de Tiupampa é de grande importância, principalmente no que diz respeito a paleomastofauna (Muizon *et al.*, 2001).

### **VII.2.3- COLÔMBIA**

Proveniente de sedimentos da unidade Monkey, Grupo Honda, da Bacia Rio Magdalena, região semi-árida de La Venta, *Sebecus huilensis* Langston (1965) constitui o mais recente sebecossuquiano da Família Sebecidae, do Mioceno superior.

#### **VII.2.3.1- “La Venta Badlands”**

As terras áridas de La Venta repousam sobre a porção superior da Bacia Rio Magdalena, a Nordeste de Villavieja, região Setentrional do Departamento de Huila (Fig. 20). Se assentam no complexo de drenagem Tatacoa, Líbano, La Venta, com sua porção inferior alcançando Quebrada La Lajas (Fields, 1959).

A posição geográfica de La Venta é 30<sup>0</sup> 19´ N e 75<sup>0</sup> 8´ W (Fig. 18). Possui uma elevação média de 460m acima do nível do mar (Fields, 1959).

O clima da região de La Venta é semi-árido. Devido à falta de vegetação, exposições de rochas sedimentares ocorrem em toda a área. Como típico de áreas

áridas e semi-áridas, onde as poucas chuvas são torrenciais, e a erosão extrema, se caracteriza por escarpas, aterros e mesas, nas quais suas paredes possuem depósitos contínuos por vários quilômetros (Fields, 1959).

Os sedimentos expostos nesta área fazem parte do complexo deposicional seqüencial denominado Grupo Honda. A seção estratigráfica na região de La Venta compreende mais de 700m de conglomerados, arenitos e lamitos. Muitas feições lito-estruturais interessantes estão presentes, onde talvez a mais destacada seja a massiva presença de grandes concreções alongadas, de formato torpediforme, as quais em certas áreas influenciam de maneira notável a topografia dos terrenos (Fields, 1959).

As rochas expostas na região de La Venta distribuem-se de Triássico a Quaternário. Sua espessura total ultrapassa 300m. As rochas mais antigas afloram em Cerro Gordo, com exposições progressivamente mais jovens a Sul e Oeste. As seções terciárias, do Grupo Honda, são inteiramente continentais (Fields, 1959).

#### **VII.2.3.1.1- Grupo Honda**

Seqüências conglomeráticas, areníticas e lamíticas são aflorantes na Cidade de Honda, Departamento de Tolima. A localidade tipo está situada na Cordilheira San Antonio (Fields, 1959).

O Grupo Honda se expõe por toda a da área de La Venta, exceto ao longo de córregos, onde está soterrado por aluviões do Quaternário. Sobre as mesas está capeado por conglomerados pleistocênicos da camada Mesa Conglomerado (Fields, 1959).

O Grupo Honda nestas áreas é usualmente constituído por camadas areníticas cinzas, cinza-esverdeadas e amareladas; seixos e cascalhos. Também estão presentes siltitos e argilitos avermelhados, vermelho-mosqueados, amarronzados, amarelados, esverdeados, cinza-esverdeados e acinzentados, variando nas sucessões quanto a granulometria. O cimento usual é carbonato de sódio, nem sempre presente. As camadas variam desde finas até maciças, com abundantes ocorrências de estratificações cruzadas e tempestitos (Fields, 1959). A estratigrafia do Grupo Honda é mostrada na *Fig. 21*.

Na parte inferior do Grupo Honda são comuns siltitos. Na porção mediana conglomerados arredondados predominam, mas arenitos grossos se intercalam entre níveis conglomeráticos. A porção superior é constituída por arenitos, argilitos e

lamitos, caracterizada por duas seções de “red beds”, a mais superior com 70m de espessura (Fields, 1959).

#### **VII.2.3.1.1.a- *Unidade Monkey***

Se assenta sobre os Cascalhos Cerbatana. Estes formam um escarpamento, situado a Sul e Sudoeste. Como nos Cascalhos e Argilas Cerbatanas, e as Areias e Argilas El Libano, os arenitos e argilitos da Unidade Monkey gradam lenticulares e lateralmente entre um e outro. A característica mais notável é a presença de concreções grandes e torpediformes, acima da superfície arenítica intemperizada (Fields, 1959).

Siltitos e argilitos fossilíferos predominam, com arenitos, nas camadas mais inferiores, dando lugar a arenitos em direção ao topo. Cada seqüência parece representar ciclo de sedimentação de pequena escala. Acima deste nível ocorrem mais arenitos, sem cimento calcário, que gradam para siltitos arenosos, sucedidos por camadas de siltitos maciços ou argilosos e argilitos. Nas camadas superiores as lâminas se tornam progressivamente finas (Fields, 1959).

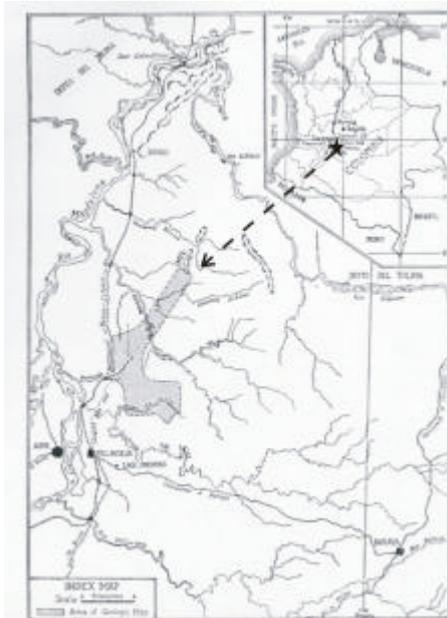


Figura 20. Mapa do Noroeste da Colômbia, Departamento de Huila. A indicação é referente à área de “La Venta Badlands” (modificado de Fields, 1959)

A paleofauna de vertebrados continentais de La Venta constitui assembléia de grande diversidade. Apresenta similaridade cronológica (Andar Friasiano) com paleofaunas argentinas (Hirschfeld & Marshall, 1976). É particularmente significativa, pois mostra animais adaptados para ambientes equatoriais, datando do Mioceno superior. Muita desta fauna é distinta, representada por gêneros e espécies desconhecidas em qualquer outra região da América do Sul (Hirschfeld & Marshall, 1976). Dentre os vários vertebrados destaca-se o material de interesse neste trabalho, *Sebecus huilensis*. Para lista completa da paleofauna de La Venta, consultar Hirschfeld & Marshall (1976).

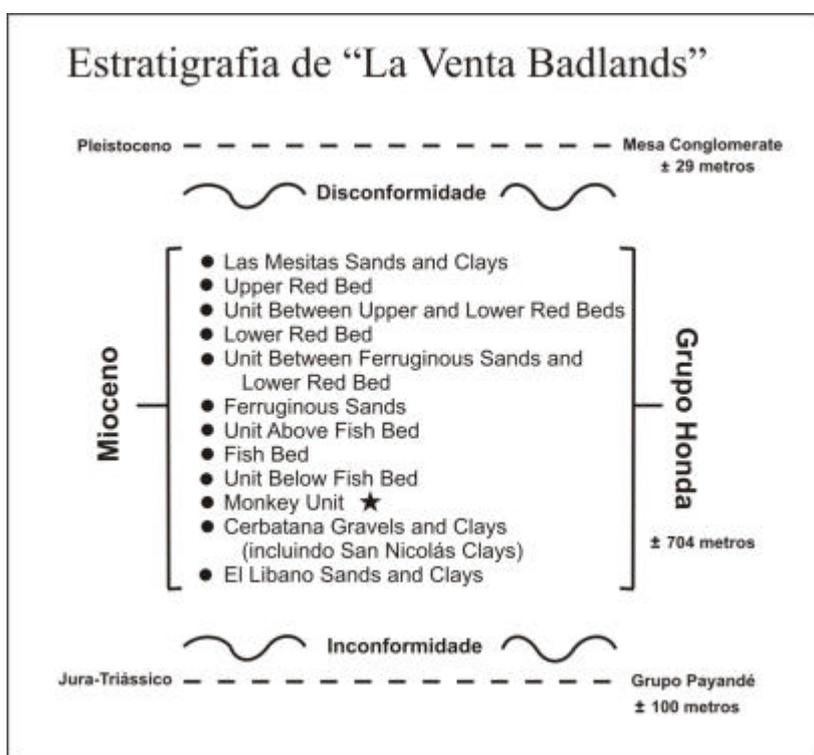


Figura 21. Estratigrafia de La Venta. A estrela indica a unidade de onde provém *Sebecus huilensis* (modificado de Fields, 1959)

### VII.3- ÁFRICA DO NORTE

#### VII.3.1 - ARGÉLIA

Na Argélia, nos depósitos da Formação El Kohol, além de outros vertebrados como "teleósteos", dipnoiformes, anfíbios, lacertiformes, aves e mamíferos, foi

encontrado o crocodiliforme zifodonte *Eremosuchus elkoeholicus*, descrito por Buffetaut (1989). Data do Eoceno e é considerado um metassuquiano sebecossuquiano sem família definida.

As formações continentais de idade pós-turoniana (Cretáceo Superior) da cadeia Atlas sahariana, ainda hoje são pouco conhecidas, pela falta de pesquisas sistemáticas. Poucos autores se arriscaram ao estudo destes depósitos, devido a sua difícil interpretação (Mahboubi *et al.*, 1986). No entanto, os interesses estratigráfico e paleontológico das formações continentais do Paleogeno da África, que os registros vêm incrementando com rapidez, pelas atuais prospecções, têm levado a estudos aprofundados sobre estas unidades (Mahboubi *et al.*, 1986).

As formações continentais de idade pós-turoniana estão expostas nos arredores da Cidade de Brezina, em três localidades diferentes, associadas com anticlinais de Jurássico e Albiano médio. Estes afloramentos estão localizados em:

- El Arouïa, 10km a Norte de Brezina;
- El Maïa, 92km a Sudoeste de Brezina;
- El Kohol, 25km a Sudoeste de Brezina (*Fig. 22*).

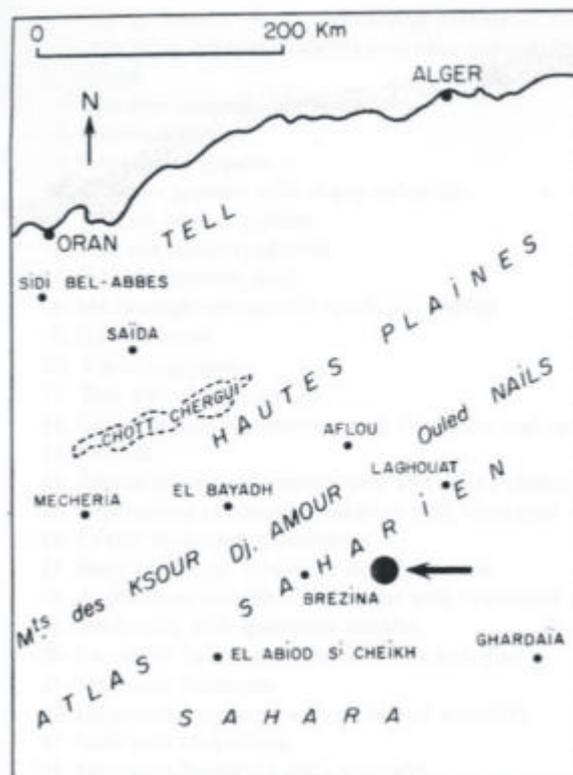


Figura 22. Localização geográfica da localidade de El Kohol, Argélia (Mahboubi *et al.*, 1986)

O último afloramento, localizado em El Kohol, é resultado do anticlinal mais a Sul, situado sobre a borda da plataforma do Sahara. Suas direções são Merídio-Setentrionais, como usual nos Atlas. São rochas dobradas mesozóicas e pós-mesozóicas, pertencentes a dois domínios distintos.

No Domínio Oriental as séries são mesozóicas (Albiano-Turoniano) e se iniciam com arenitos continentais albianos no Centro do anticlinal. São sobrepostos por sedimentação marinha de Cenomaniano-Turoniano, que se iniciam com alternância de argilitos esverdeados e margas, finalizando com margas e calcários.

No Domínio Ocidental, rochas dobradas continentais pós-turonianas formam a terminação perianticlinal. São a "Formação El Kohol" (Mahboubi *et al.*, 1986).

#### **VII.3.1.1- Formação El Kohol**

Constitui espessa série de sedimentos continentais sobreposta (*Fig. 23*), em conformidade, a depósitos marinhos do Turoniano. Em sua série quatro membros tem sido distinguidos:

- membro transicional gipsífero (base),
- membro inferior detrítico avermelhado,
- membro central (intermediário), constituído por calcários e margas,
- membro superior detrítico avermelhado.

Esta série deposicional tem sido dobrada desde aproximadamente o Eoceno, resultante da Fase Atlásica da orogenia dos Alpes (Mahboubi *et al.*, 1986).

Uma rica paleofauna de vertebrados, que inclui *Eremosuchus elkoholicus*, acompanhada por invertebrados e restos de vegetais, especialmente oogônios de carófitas, tem sido coletada no nível 25, na parte média do membro Central de calcários e margas, indicado por uma estrela na coluna litoestratigráfica. A lista completa de fósseis é encontrada em Mahboubi *et al.* (1986).

Eoceno inferior tardio é a idade sugerida por Mahboubi *et al.* (1984,1986) para esta assembléia, baseada em evidências geológicas e paleontológicas (Buffetaut, 1989).

## VII.4- BACIAS EUROPÉIAS

### VII.4.1 - PORTUGAL

A sedimentação cretácica-terciária em Portugal é representada por dois centros deposicionais na direção SW-NE. Na região SW, a Sudoeste de Coimbra, ocorre sedimentação eocênica, Eoceno médio-superior (pré-Lutetiano-Bartoniano). Na região Central de Portugal, em direção NE, ocorre a bacia cretácica-pleiocênica de Mondego, com depósitos majoritariamente aluviais (vide Cunha, 2000).

Os dois centros deposicionais portugueses mencionados são correlacionáveis, assim como estes e estratos da Bacia de Duero, nas províncias espanholas de Zamora e Salamanca (Antunes, 1975; Cunha, 2000).

*Iberosuchus macrodon* Antunes, 1975 foi encontrado no membro inferior do complexo deposicional de Felgueira Grande, Canyon de Nazaré (Fig. 26) depositado á SW de Coimbra. Variados restos metassuquianos, atribuídos como morfótipos afins de *Iberosuchus* (Ortega *et al.*, 1993), foram encontrados também em sedimentos da bacia espanhola de Duero.

#### VII.4.1.1- Formação Felgueira Grande

A Formação Felgueira Grande, também referida como Complexo Greso-Argiloso de Felgueira Grande, compreende duas subdivisões que, devido as diferenças lito-estratigráficas, são consideradas como formações independentes por Antunes (1975).

O membro basal é litologicamente composto por níveis conglomeráticos, areias e argilas avermelhadas; idade considerada como Eoceno inferior, pré-Bartoniano. O membro superior é litologicamente mais heterogêneo, constituído por arenitos amarelados, geralmente grossos, às vezes consolidado, exibindo estratificação cruzada. Evidencia deposição diferenciada para os dois membros da Formação Felgueira Grande (Antunes, 1975). Esta formação, sedimentação aluvial, se correlaciona com a formação eocênica de Coja (membros Casalinho de Cima e Monteiro), da Bacia Central de Mondego (Cunha, 2000).

No período desta deposição, as vertentes Norte e Noroeste da Cadeia Central Ibérica, atuaram como uma resistente barreira aos ventos úmidos provindos do Oceano Atlântico. A precipitação por conseguinte foi intensa, gerando cursos de

água de alta energia, que carrearam grandes volumes de sedimentos, principalmente areias graníticas. Na região Ibérica, durante Eoceno médio / superior, houve predomínio de condições climáticas úmidas e quentes, com breves períodos secos e áridos (Antunes, 1975).

- 1 dolomitos turonianos (K Sup)
- 2 superfície erosional
- 3 gipsos cristalizados
- 4 gipsos esverdeados com esferóides argilosos
- 5 gipsos fibrosos esbranquiçados
- 6 arenitos calcários finos
- 7 margas com gipsitas rosadas
- 8 microconglomerados com seixos quartzosos
- 9 margas com gipsitas
- 10 gipsos fibrosos
- 11 siltes avermelhados (quelônios)
- 12 microconglomerados argilosos (quelônios e troncos calcificados)
- 13 siltes avermelhado
- 14 microconglomerado friável com elementos arredondados
- 15 arenitos com cimento argiláceo com estratificação horizontal
- 16 arenitos argilosos friáveis
- 17 calcarenitos endurecidos contendo clastos
- 18 arenitos com cimento argiláceo com estratificação horizontal
- 19 argilitos areníticos com seixos quartzosos
- 20 calcário lacustrino contendo oncólitos e sílex
- 21 margas (quelônios)
- 22 calcário lacustrino contendo oncólitos (sementes)
- 23 margas (moluscos)
- 24 calcário lacustrino contendo oncólitos
- 25 margas (carófitas, angiospermas, moluscos, crustáceos, vertebrados)
- 26 calcário lacustrino contendo oncólitos
- 27 silte avermelhado com concreções carbonáticas na base, fracamente gipsiáceo no topo (quelônios)
- 28 arenitos fluviais
- 29 conglomerados grosseiros com elementos turonianos
- 30 arenitos grossos com cimento argiláceo
- 31 crosta calcária

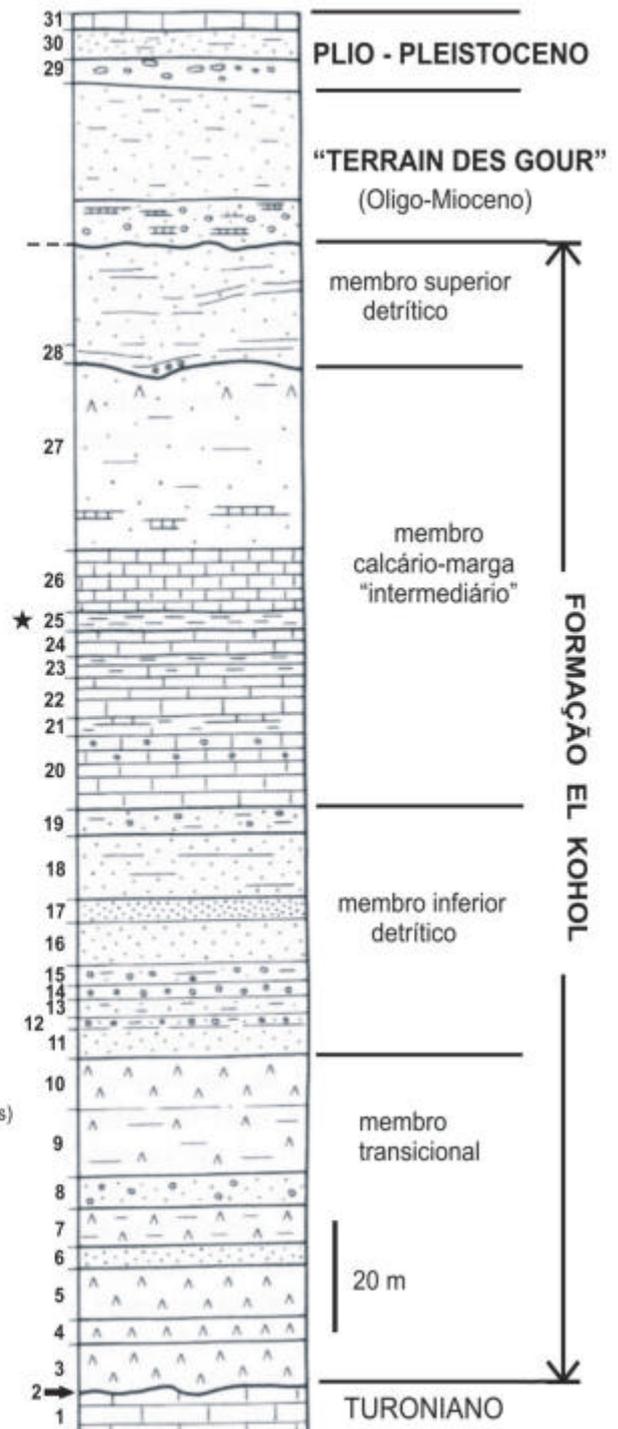


Figura 23. Seção do depósito continental de El Kohol (região Central dos Atlas saarianos, Argélia). Somente os níveis próximos a localidades fossilíferas estão numerados. A estrela indica o nível de onde proveio *Eremosuchus elkoholicus* (Mahboubi et al., 1986).

## VII.4.2- ESPANHA

### VII.4.2.1- Bacia de Duero

A Bacia de Duero (55.000km<sup>2</sup>) se situa ao Norte da Península Ibérica, sendo delimitada pelos altos Sistema Central, Ibérico, Cordilheira Cantábrica e Montes de León. Sua origem data do final do Cretáceo, início do Terciário. Suas características mais importantes são sua marcada assimetria dos estratos, devendo-se a litologia e tectônica diferenciada de suas bordas. Há grande horizontalidade dos estratos, graças a escassa atividade tectônica, após a deposição dos sedimentos terciários (Corrochano, 1986) (*Fig. 24*). A carga sedimentar da bacia aumenta de espessura na direção Leste, chegando a alcançar 2500-3000m. Esta disposição desta grande quantidade de material é resultante da existência de vários leques aluviais, que passam a sistemas fluviais a favor da inclinação, assim como a formação de sistemas lacustres, sobre todo o centro da bacia, presentes em todos os ciclos sedimentares (De La Penã Zarzuelo, 1991).

Durante o Paleógeno, a Bacia de Duero se apresentava como uma série de sub-bacias de evoluções independentes, conseqüência da mencionada litologia e tectônica diferencial de seus bordos; além dos ambientes apresentarem os climas ligeiramente distintos. Como resultado, os afloramentos paleogênicos se mostram descontínuos e desconectados entre si, possuindo características peculiares individuais (Jimenez, *et al.*, 1983).

O Paleogeno do bordo Sudoeste da Bacia de Duero, o qual proveu inúmeros dentes e fragmentos de sebecossuquianos, tidos como afins de *Iberosuchus macrodon* (Ortega *et al.*, 1983), pode ser dividido regionalmente em dois setores (Portero *et al.*, 1982): setores Salamanca e Zamora, ambos nas respectivas províncias (*Fig. 25*).

#### VII.4.2.1.a- Setor Salamanca

O Setor Salamanca pode ser diferenciado em três ou quatro unidades litoestratigráficas:

Arenitos de Salamanca, unidade basal, de idade pré-Lutetiano;

Arenitos de Cabrerizos, intermediário, fossilífero, com abundância de materiais crocodiliformes e testudinos pelomedusidos, idade Lutetiano médio (Antunes, 1975);

Formação Corrales (Corrochano, 1986).

Arenitos de Aldearrubia, superior, de idade Bartoniano superior, fossilífero, com abundância de mamíferos (Antunes, 1975).

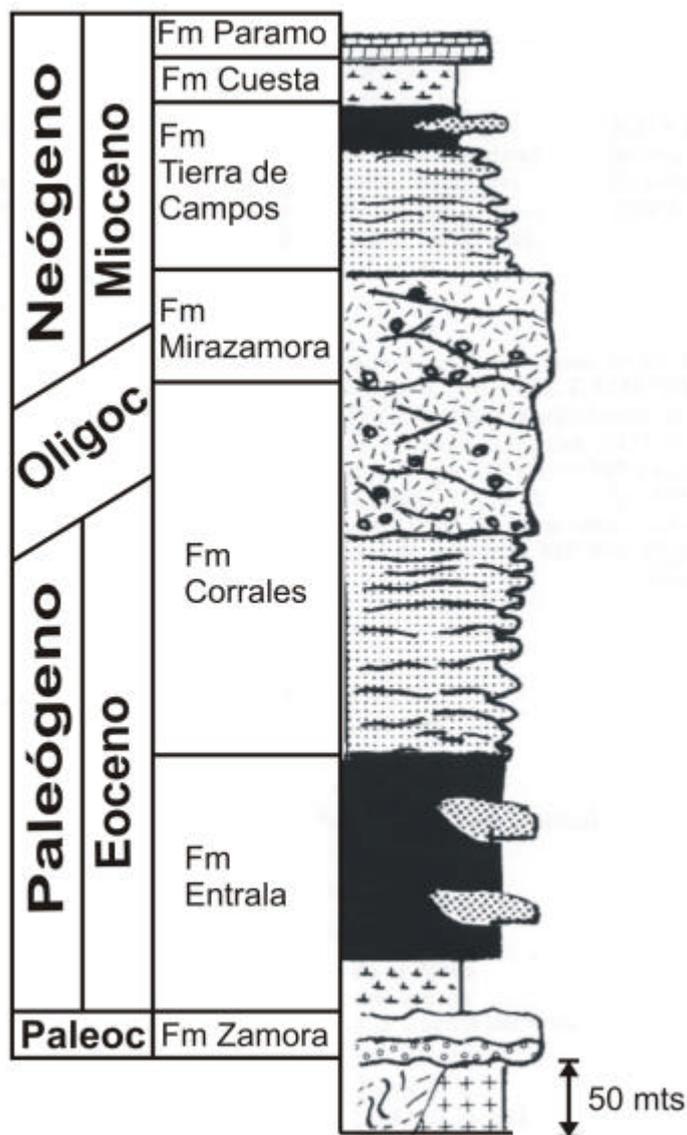


Figura 24. Coluna Estratigráfica geral da Bacia de Duero (modificado de Corrochano, 1986).

#### VII.4.2.1.b- Setor Zamora

A base deste depósito se caracteriza por sedimentação resultante de ambiente fluvial entrelaçado, associado a sistemas de leques aluviais de direção NO (De La Pena Zarzuelo, 1991).

A porção considerada média possui 100m de deposição, com grande variedade litológica, representado pela Formação Entrala. Jimenez *et al.* (1983)

distinguem três biozonas: Sanzoles, definida por peixes Characidae, testudinos, crocodilomorfianos, nível mais representativo da paleofauna paleogênica de Zamora; Corrales II; Teso de La Flecha (De La Penã Zarzuelo, 1991).

A porção superior deste setor está representado pela Formação Corrales, onde podem se distinguir duas áreas. Uma Ocidental, com corpos tabulares de arenitos-conglomeráticos, e uma oriental com arenitos e lamitos, típicas de sedimentação em ambiente fluvial. Segundo Corrochano (1980), estes estratos refletem uma interrupção nas condições anteriores de sedimentação, onde através de reativação de relevos originaram-se novos leques aluviais que, através de retrabalhamento, apresentam o sedimento fonte proveniente dos próprios afloramentos paleogênicos mais antigos.

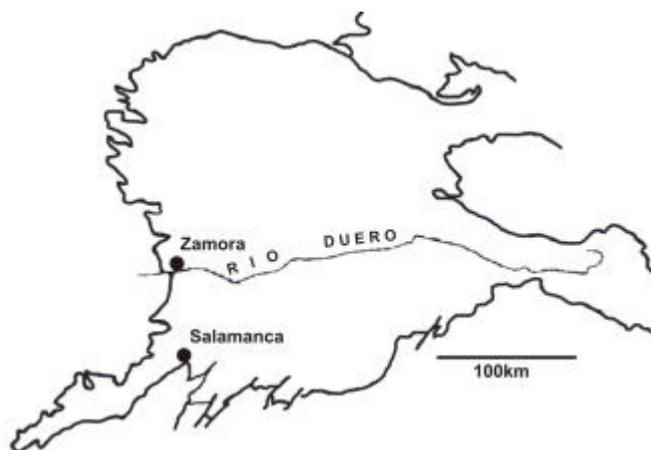


Figura 25. Localização das províncias de Zamora e Salamanca, Espanha (Zarzuelo, 1991)

### VII.4.3- FRANÇA

#### VII.4.3.1- Depósitos de Issel

Os depósitos franceses de Issel, Eoceno, se correlacionam com aqueles de Portugal e Espanha; constituindo assim um grande complexo deposicional de pequenas bacias continentais para a Península Ibérica (Fig. 26).

Provenientes de Issel encontram-se vários fragmentos, principalmente dentes, de morfótipos afins a *Iberosuchus*.

#### VII.4.4 - ALEMANHA

##### VII.4.4.1 - Formação Messel

O “Fosso de Messel” se situa próximo a Vila de Messel, cerca de 35km a Sudeste de Frankfurt am Main, Alemanha. A área possui 1000m de comprimento Norte-Sul, e 700m de largura Leste-Oeste. Os sedimentos da Formação Messel estão depositados sobre rochas datando de 270 e 290ma, constituídas principalmente por arenitos finos avermelhados (“*Old Red Sandstones*”) e camadas magmáticas cristalinas (IUCN/WCMC, 1995).

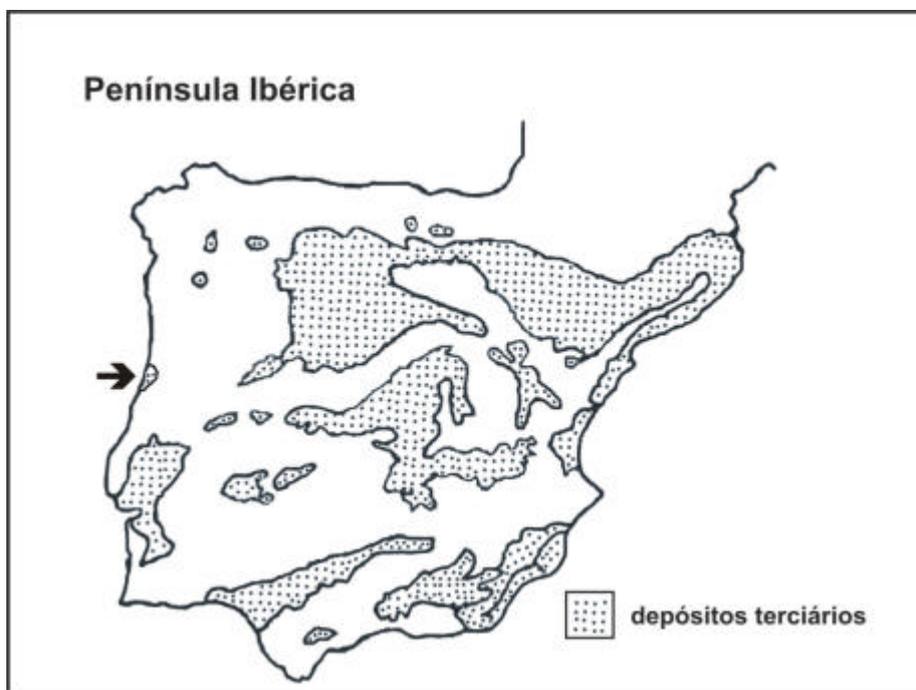


Figura 26. Indicação dos depósitos terciários da Península Ibérica. A seta indica a localização da falésia do Vale Furado (Nazaré, Portugal), de onde proveio o holótipo de *Iberosuchus macrodon* (modificado de Zarzuelo, 1991).

Os depósitos do fosso foram formados durante o Eoceno médio, cerca de 50ma, e constituem um complexo deposicional lacustre pantanoso. Folhelho betuminoso, formado através de deposições lentas em meio argiloso anóxico com abundância de material vegetal, constitui a principal rocha sedimentar destes depósitos, possuindo cerca de 190m de deposição ([www.wikipédia.com](http://www.wikipédia.com)).

Uma série de lagos, cercados por luxuriante biota sub-tropical, de paleoclimas tropical a sub-tropical, suportavam uma incrível diversidade de seres. O principal lago, o Lago de Messel, foi provavelmente o ponto Central de drenagem para os corpos de água adjacentes. A gradual subsidência dos depósitos os preservaram da erosão, enquanto os depósitos que constituíam os rios, que interligavam as bacias (paleolagos) foram completamente erodidos (IUCN/WCMC, 1995).

A principal contribuição destes depósitos é a excepcional preservação e diversidade dos fósseis, constituindo uma das bacias mais importantes com relação ao registro dos mamíferos eocênicos. Além de abundância e riqueza dos fósseis mamalianos, muitos insetos, principalmente coleópteros, peixes, anfíbios, aves e répteis são encontrados ([www.wikipédia.com](http://www.wikipédia.com)).

No âmbito dos crocodilomorfianos encontrados no Fosso de Messel destaca-se o sebecossuquiano *Bergisuchus dietrichbergi* Kuhn, 1968; além dos eussuquianos *Asiatosuchus* Mook, 1940, *Allognathosuchus* Cope, 1873 e *Diplocynodon* Pomel, 1847.

## **VII.5- BACIA ASIÁTICA / SUBCONTINENTE INDIANO**

### **VII.5.1 - PAQUISTÃO**

#### **VII.5.1.1 - Formação Pab**

A Formação Pab consiste de sedimentos aluviais, os quais foram depositados durante o Cretáceo Superior (Maastrichtiano superior), na margem indo-paquistanesa (*Fig. 27*). A porção basal é composta por arenitos maciços provenientes de leques aluviais em um complexo de canais pouco sinuosos, os quais distalmente passam a constituir lobos deltaicos (Eschard *et al.*, 2003). O complexo de canais possui arquitetura variada resultante da amalgamento de diversos canais turbidíticos individuais e seus relativos depósitos de inundação (Eschard *et al.*, 2003).

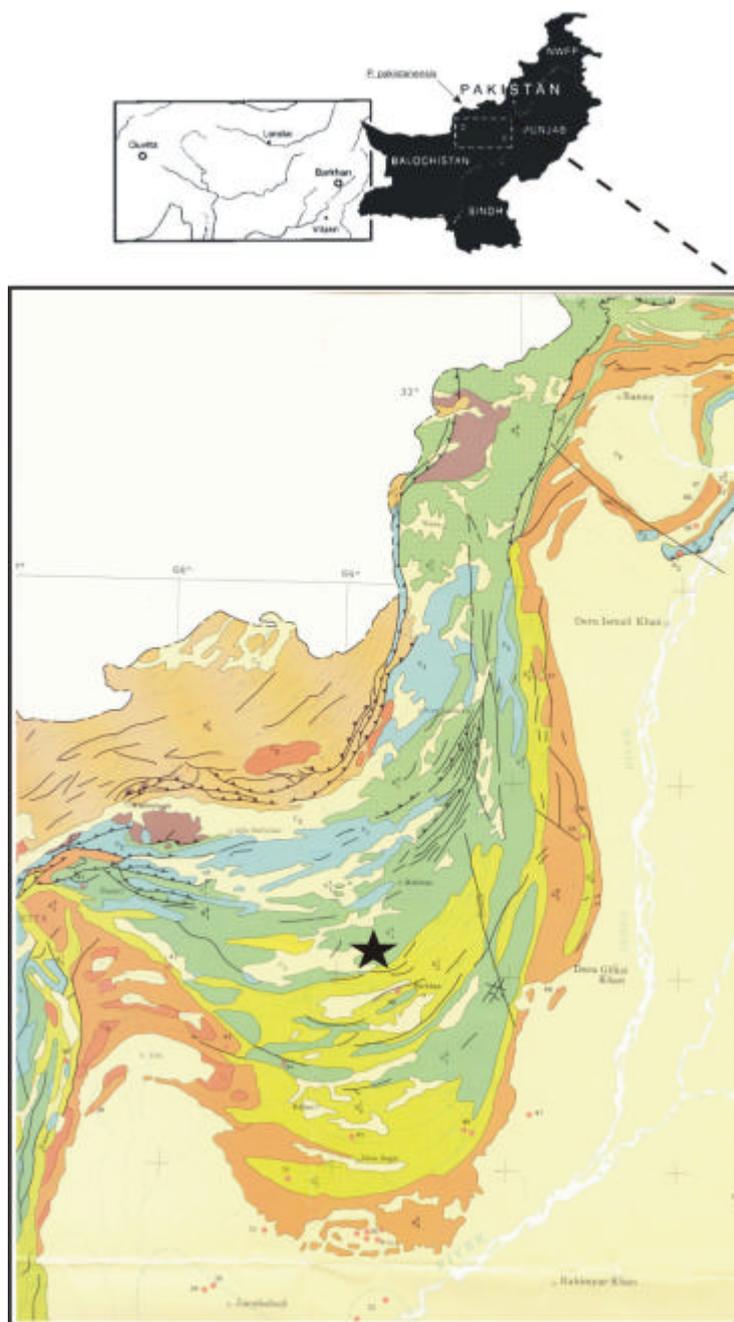


Figura 27. Localização da Formação Pab, Paquistão. A estrela indica posição onde *Pabweshi pakistanensis* foi encontrado. Regiões de coloração esverdeada representam arenitos continentais do Cretáceo (modificado de Wilson *et al.*, 2001).

Os sedimentos da Formação Pab mostram uma grande heterogeneidade, tanto vertical quanto horizontal, proximal-distal da região montante, devido ao grau de fusão dos canais e freqüência/volume dos sedimentos provenientes do fluxo de

inundação associado a estes paleocanais. Esta evolução com frequência sucede um período de moderada sedimentação. Camadas erodidas, constituídas por lamitos e clastos, presentes nas margens das bacias; arenitos quartzosos grosseiros e finas camadas de tubiditos, as quais cobrem a base da formação, também formam significativas barreiras permeáveis a nível de canais individuais (Eschard *et al.*, 2003).

De acordo com Khan *et al.* (2002), a distribuição de fácies e associação de fácies revelam, de maneira geral, um ambiente deposicional fluvial de canais superficiais a rasos. As paleocorrentes predominam nas direções O e NO. A petrografia sugere como fonte alimentadora o embasamento do alto estrutural indiano Leste, sendo os leques aluviais sujeitos a eventos de alta energia.

*Pabwehshi pakistanensis* Wilson *et al.* (2001), constitui um morfótipo baurussuquiano recentemente encontrado na Formação Pab.

## VIII- TAXONOMIA E SISTEMÁTICA DOS SEBECOSSUQUIANOS FORMALMENTE DESCRITOS E SUAS RESPECTIVAS FAMÍLIAS

### VIII- SEBECOSUCHIA Simpson, 1937

**Diagnose.** Crânio com construção crocodiliana, exibindo pálato secundário incompleto, com coanas, bastante amplas, situadas entre palatinos e pterigóides. Todo o crânio, e em especial a região facial, é muito alto e comprimido lateralmente, quando comparado com outros crocodiliformes. Rostro muito alto, contendo uma suave crista dorsal. Órbitas direcionadas lateralmente. Dentes reduzidos em número e geralmente fortemente comprimidos lateralmente, hipertrofiados, com bordos (carenas) serrilhados. As coroas dos dentes são quase indistinguíveis daquelas encontradas em alguns dinossaurianos carnívoros. Vértex fracamente anficélicas.

#### VIII.1 - FAMÍLIA SEBECIDAE Simpson, 1937 (emen. Colbert, 1946; Busbey, 1986)

**Espécie-tipo.** *Sebecus icaeorhinus* Simpson, 1937 (Fig. 30).

**Diagnose da família.** Crânio alto e comprimido lateralmente, especialmente na região maxilar. Narinas internas (coanas) dispostas anteriormente, suas margens anteriores formadas pelos palatinos, enquanto as posteriores pelos pterigóides. Incipiente processo de tubularização nos palatinos. Bem desenvolvida articulação quadrado-jugal/surangular, com quadrado inclinado cerca de 40°. Fenestra supra-temporal preferencialmente pequena, mais larga que comprida longitudinalmente. Quatro dentes no pré-maxilar, dez no maxilar, e treze no dentário, nenhum dos quais muito distinto dos demais em tamanho. Os dentes pré-maxilares e os anteriores do dentário são sub-arredondados quando em seção sagital, enquanto os outros se mostram lateralmente comprimidos, com serrilhamentos bem desenvolvidos em suas margens cortantes (carenas) anteriores e posteriores. Presença de um raso entalhe na região de sutura entre pré-maxilar e maxilar (fossa diastemática) para receber o quarto dente do dentário. Diagnose modificada de Colbert (1946).

Processo articular direcionado pôstero-medianamente, sem curvatura em sua margem dorsal. Bordo medial da superfície glenóide deflacionada ventralmente, ao longo do lado medial do articular. Ausência de surangular curvo, entre angular e articular. Reduzidos e simplificados osteodermos, desprovidos de marcada ornamentação. Diagnose complementar de Busbey (1986).

### VIII.1.1- “Forma Tiupampa”

**Materiais.** M.H.N.C. 6671, parte anterior da mandíbula; M.H.N.C. 6672, região posterior do crânio. Depositados no acervo do MHNC, Cochabamba, Bolívia.

**Estado dos materiais.** M.H.N.C. 6671 é uma mandíbula fragmentada. Os dentes mandibulares anteriores se encontram pobremente preservados, poucos retendo esmalte.

**Localidade.** Formação Santa Lucía, Tiupampa, Bolívia.

**Idade.** Paleoceno inferior.

**Tamanho.** M.H.N.C. 6671 (*Fig. 28*) exibindo dentário com cerca de 28cm de comprimento. Animal de grandes dimensões, com comprimento craniano estimado em pelo menos 50cm (Buffetaut & Marshall, 1991).

**Descrição.** Em M.H.N.C. 6671, cada ramo do dentário suporta treze dentes, o quarto (d4) encontrando-se hipertrofiado. A sínfise mandibular é relativamente longa, alcançando o nível do nono alvéolo. Ocorre uma marcada constrição na mandíbula, ao nível do sexto dente (d6), assim como um diastema nesta região, oferecendo um aspecto piriforme da mandíbula, em vista oclusal. Os dentes anteriores do dentário possuem uma seção sub-circular. Posterior à constrição os dentes se apresentam mais comprimidos lateralmente, em seção elíptica. O esmalte preservado exibe fraco pregueamento irregular. As carenas, anterior e posterior, portam serrilhamento irregular. Buffetaut & Marshall (1991) cunham o termo “protozifodonte”, uma vez que para os autores estes dentes não possuem a significativa compressão lateral, encontrada em dentes zifodontes e terapodomorfos. A região articular se encontra mal preservada, no entanto sugere que o surangular compõe a fossa glenóide, participando da articulação crânio-mandíbula (Buffetaut & Marshall, 1991).

A parte posterior do crânio, M.H.N.C. 6672, exibe superfície occipital bastante verticalizada, se assemelhando a encontrada em *Sebecus icaeorhinus*.

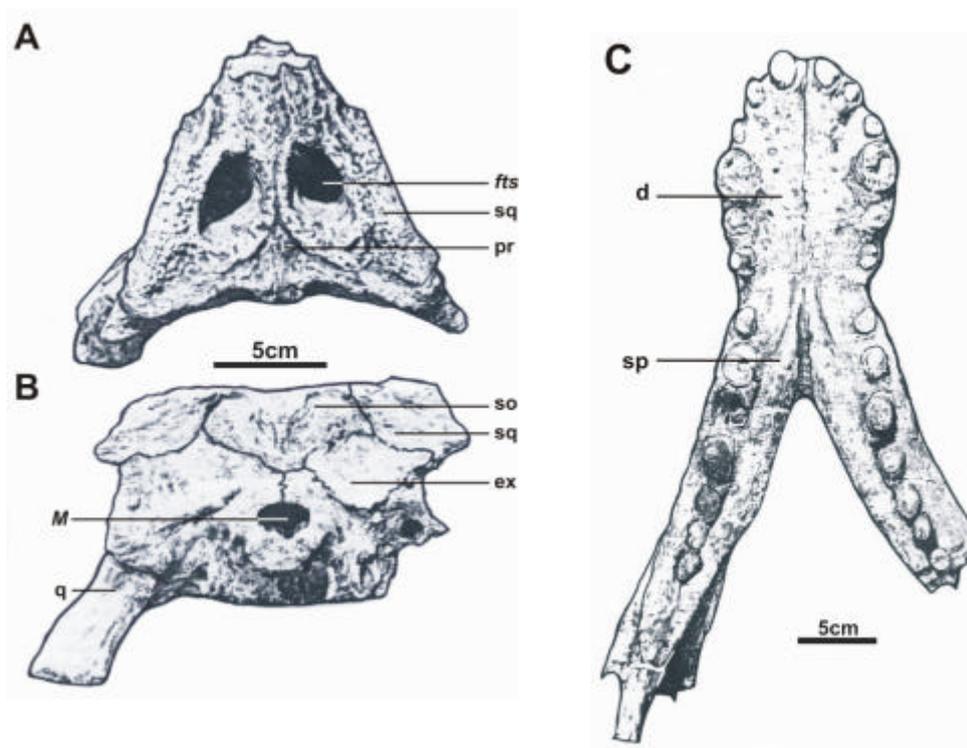


Figura 28. “Forma Tiupampa” M.H.N.C. 6672, A - vista dorsal; B - vista occipital. C - M.H.N.C. 6671 em vista oclusal (Buffetaut & Marshall, 1991).

Em vista dorsal as semelhanças são menos marcantes, as fenestras temporais superiores possuindo uma conformação distinta daquela observada em *Sebecus icaeorhinus*.

**Comentários.** De acordo com Buffetaut & Marshall (1991), a “Forma Tiupampa” representa o morfótipo mais “primitivo” da Família Sebecidae, exibindo algumas das especializações, mostradas pelos morfótipos mais derivados, de maneira incipiente. Para Buffetaut & Marshall (1991) parece representar um animal intermediário entre metassuquianos cretácicos da América do Sul e sebecidos mais recentes, como *Peirosaurus* e *Itasuchus*.

A “Forma Tiupampa” corresponde à evidência mais antiga de um representante da Família Sebecidae.

**Referências disponíveis.** Buffetaut & Marshall, 1991.

### VIII.1.2- “Forma *Sebecus-Itaboraí*”

**Material.** DGM 235-R, parte da maxila direita, contendo oito dentes. Depositado no acervo do MCT-DNPM/RJ, Cidade do Rio de Janeiro, Brasil.

**Estado do material.** DGM 235-R encontra-se fortemente aderido a matriz clástica de calcarenito. Material fragmentado mas diagnóstico.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Depósito calcário de São José do Itaboraí, situado a aproximadamente 15.5km da Cidade de Itaboraí, município homônimo, Estado do Rio de Janeiro. De acordo com Medeiros & Bergqvist (1999) o material é proveniente da primeira seqüência de carbonatos, denominada de S1. Considera-se S1 como originada de depósitos fluviais e fluxos de detritos em um lago raso. A seqüência consiste de carbonatos químicos e clásticos interdigitados, calcirruditos, calcarenitos, calcários argilosos, margas, associados a fósseis de moluscos e tetrápodos.

**Idade.** Considerada como Paleoceno inferior-Itaboraiano.

**Tamanho.** Maxila: maior comprimento = 12cm, maior altura (largura medida do ápice do dente) = cerca de 8cm (*Fig. 29*).

**Descrição.** O espécimen em referência é uma maxila incompleta, do lado direito. O maxilar apresenta oito alvéolos, cada um provido de um dente. Na extremidade anterior observam-se uma intumescência do maxilar e remanescentes da raiz de um dente, os quais, por suas proporções, indicam ter sido maior que os posteriores (hipertrofiado). Na margem posterior observa-se um pequeno dente que, com certeza, é o último dente da série maxilar. A partir do último dente, para a região anterior, estes aumentam gradativamente em tamanho. Os dentes são comprimidos lateralmente, sendo seus ápices ligeiramente recurvados posteriormente, exibindo ambas as carenas, anterior e posterior, guarnecidas de fortes serrilhamentos. No sétimo dente, a partir do último, dente novo de substituição, o serrilhamento parece fazer a volta no ápice. O plano vertical da fila de dentes é quase o mesmo que aquele da parede ascendente da maxila, havendo somente ligeira inclinação do topo da parede em direção ao plano sagital do rostro. A escultura que se vê na superfície externa da maxila é constituída por pequenas valas razas e curtas, assemelhando-se às impressões de sistema vascular em superfície óssea (Price & Paula Couto, 1946).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** O material foi examinado por Roxo em 1934, que o identificou como pertencente a um crocódilomorfo. Posteriormente uma fotografia do espécimen foi remetida a Maury, juntamente com os restos de gastrópodos que a mesma descreveu em 1935. A pedido de Maury a fotografia da maxila foi examinada por Mook, que afirmou ser o exemplar semelhante ao maxilar

do atual aligatorio *Caiman spix* Maury (1935). Revendo o material Price & Paula Couto (1946) ressaltam a verticalização do maxilar e os dentes, claramente zifodontes, como caracteres diagnósticos peculiares a *Sebecus icaeorhinus* (Eoceno de Formação Casa Mayor, Argentina) e *Baurusuchus pachecoi* (Cretáceo Superior da Formação Bauru, São Paulo). No entanto, devido à redução dentária, evidenciada em *Baurusuchus*, os autores incluem provisoriamente DGM 235-R no Gênero *Sebecus*.

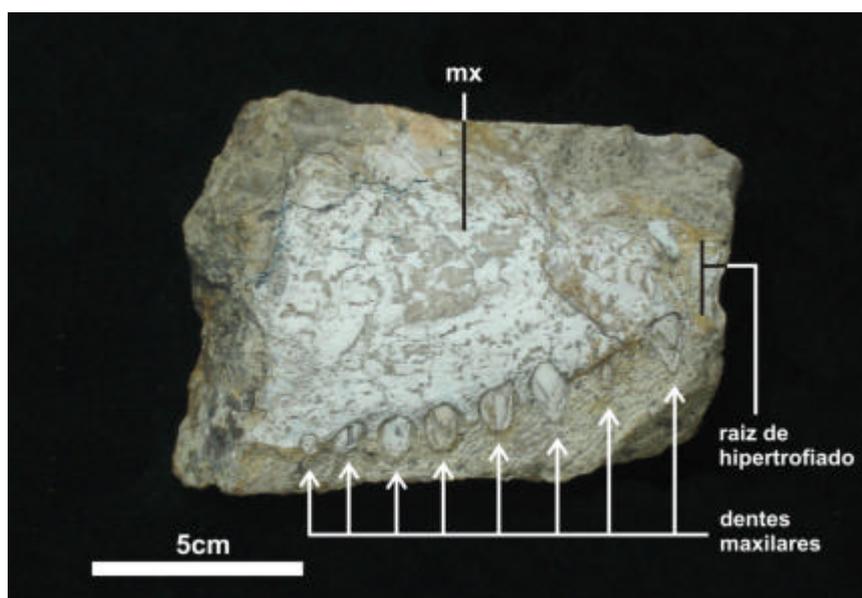


Figura 29. DGM 235-R, “Forma *Sebecus*-Itaboraí”.

**Referências disponíveis.** Maury, 1935; Price & Paula Couto, 1946; Palma & Brito, 1974; Gasparini, 1984; Medeiros & Bergqvist, 1999.

### VIII.1.3- “Forma Chubut”

**Material.** M.L.P. 75-II-6-23, um frontal. Depositado no Museo de La Plata, Argentina.

**Localidade, horizonte.** El Pajarito (43° 45´S; 69° 35´W) Oeste da Província de Chubut. Seção média da Formação Sarmiento.

**Idade.** Oligoceno inferior-Deseadano.

**Descrição e comentário.** Uma elevada crista sagital na superfície dorsal do frontal identifica este elemento como pertencente a um sebecido. Sua ornamentação é característica daquela encontrada nos demais Sebecidae, formada por pequenas fossas e rasos entalhes. Ventralmente ocorrem impressões dos bulbos olfatórios. Diagnose de Gasparini (1984).

Gasparini (1984) destaca que este é o registro mais recente de um sebecido na Argentina, encorajando prospecções em rochas oligocênicas ou mesmo mais novas.

Devido à falta de elementos adicionais, a “Forma Chubut” não será incluída nas análises cladísticas filogenéticas. Ficando neste trabalho registrado como o mais recente sebecido argentino.

**Referências disponíveis.** Gasparini, 1984.

#### **VIII.1.4- “Forma Peru”**

Proveniente de depósitos de idade Mioceno médio da região de Alto Ucayali, Peru, trata-se de um rostró referido por Buffetaut & Hoffstetter (1977) como pertencente à *Sebecus cf. S. huilensis*. No entanto, de acordo com Busbey (1986), o fato deste espécimen possuir os alvéolos dentários exibindo espaçamento mínimo, e o amplo rostró sugerir uma região sinfiseal provavelmente ampla, este material se assemelharia mais à *S. icaeorhinus* que a *S. huilensis*. Gasparini (1993) compartilha da mesma opinião.

Devido ao trabalho de Buffetaut & Hoffstetter (1977) não se disponibilizar durante a execução deste trabalho, e nenhum outro trazer maiores informações e/ou ilustrações sobre este material, o mesmo fica aqui registrado como a primeira ocorrência de Sebecidae para depósitos peruanos. Obviamente não será incluso nas análises cladísticas.

#### **VIII.1.5- *Sebecus icaeorhinus* Simpson, 1937**

**Holótipo.** A.M.N.H. 3160, elementos cranianos e mandibulares (*Fig. 30*). Depositado no American Museum of Natural History, Cidade de New York, Estados Unidos da América.

**Hipodigmas.** A.M.N.H. 3159, depositado no AMNH, Cidade de New York, Estados Unidos da América.

M.M.P. 235, depositado no MMP, região Centro-Leste da Argentina. Espécimen compreendendo grande parte do esqueleto pós-craniano e fragmentos do maxilar direito com alguns elementos dentários, reportado por Pol & Puerta (2003).

**Etimologia.** Gênero *Sbk* ou *Sebek*, latinização arbitrária do hieróglifo original para o nome do deus crocodilóide egípcio. Espécie *icaeorhinus*, derivado da palavra grega

latinizada *eikaios*, significando aleatório, casual e *rhinos*, significando focinho, em alusão ao distinto rosto deste crocodilomorfo.

**Estados dos materiais e disponibilidade.** A maior parte de crânio e mandíbula do holótipo, A.M.N.H. 3160, encontra-se em excelentes condições de preservação. Todos os fragmentos mostram-se equivalentes em proporção para um crocodilomorfo, sem elementos duplicados, indicando pertencerem somente a um indivíduo. Encontra-se desarticulado e pouco espalhado, contudo foi escavado *in situ*, contendo alguns elementos articulados.

A.M.N.H. 3159 é composto por restos cranianos e pós-cranianos. O conjunto estava aflorando e disperso por uma pequena área. Encontravam-se junto ao espécimen elementos alóctones, carregados por águas correntes, exibindo sinais de intemperismo hídrico. Não se sabe ao certo se o conjunto, sob o número de catálogo A.M.N.H. 3159, pertence somente a um indivíduo. No entanto, apesar de certos elementos serem considerados duplicados, não há sinais de restos de outras espécies, reptilianas ou não.

M.M.P. 235 é espécimen composto por restos de crânio e mandíbula em boas condições de preservação. Espécimen reportado por Pol & Puerta (2003), constando de vinte e quatro vértebras (dezoito pré-sacrais, uma sacral e cinco caudais), elementos das cinturas pélvica e escapular, grande parte dos membros anteriores e posteriores, fragmento do maxilar direito, elementos dentários.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** A.M.N.H. 3160 é procedente de Cañadón Hondo, Sul da Província de Chubut, Patagônia, Argentina. Estrato da Formação Casamayor, peculiar por litologicamente conter bentonitas esverdeadas.

**Idade.** Eoceno inferior (Casamayorano).

**Localidades adicionais.** A.M.N.H. 3159 e M.M.P. 235 provenientes de Cañadón Vaca, Sul da Província de Chubut, Patagônia, Argentina. Sedimentos da Formação Casamayor; Eoceno inferior (Casamayorano).

**Tamanho.** Crânio de A.M.N.H. 3160 medindo cerca de 46,5cm de comprimento, da extremidade anterior do pré-maxilar ao bordo posterior do esquamosal. Crânio de M.M.P. 235 medindo cerca de 22cm de comprimento, da extremidade anterior do pré-maxilar ao côndilo occipital. Provavelmente o animal adulto chegava próximo dos 3,5m de comprimento total.

**Diagnose.** Mesma da Família Sebecidae (Colbert, 1946; Busbey, 1986).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** Simpson (1937), diante das peculiaridades de *Sebecus icaeorhinus* (Fig. 30), erige nova subordem do até então clado Crocodylia, contendo uma nova família. Propunha o nome Sebecidae para a divisão familiar inclusa na nova “Subordem Sebecosuchia”, também proposta.

Gasparini (1972) sistematiza “Sebecosuchia” como infraordem da “Subordem Mesosuchia”. Neste contexto inclui o peculiar táxon *Ilchunaia parca* Rusconi (1946) em Sebecosuchia, porém com ressalvas quanto este pertencer à Família Sebecidae.

Considerando-se características gerais e definições abrangentes (Colbert, 1946; Gasparini 1972, 1981) a monofilia de “Sebecosuchia” se mostrava implícita. Clark (1986) foi o primeiro a testar esta hipótese, sendo que neste trabalho a monofilia do grupo se suportava.

Dois anos mais tarde Benton & Clark (1988) revisam a sistemática dos crocodilomorfianos, sendo estabelecida de maneira razoável, de modo que as modificações posteriores têm sido feitas especialmente no âmbito de grupos internos mais específicos. Benton & Clark (1988) propõem uma nova classificação e erigem o termo Metasuchia, que inclui morfótipos mesoeucrocodilianos anfíbios e terrestres, onde *Sebecus* seria incluso. Ainda em Benton & Clark (1988) “Sebecosuchia” foi considerado como um agrupamento parafilético, estando *Sebecus* mais relacionado com linhagens neossuquianas. Neosuchia seria agrupamento abrangendo formas aquáticas e semi-aquáticas, morfologicamente próximas a Eusuchia.

Clark (1994), e mais recentemente Larsson & Sues (2007), também consideram Sebecosuchia merofilético. No entanto a enorme maioria dos trabalhos cladísticos filogenéticos, subseqüentes a Gasparini (1972), suportam Sebecosuchia como um agrupamento verdadeiro, clado válido (Gasparini *et al.* 1991,1992; Ortega *et al.*, 1996; Buckey & Brochu, 1999; Buckey *et al.*, 2000; Ortega *et al.*, 2000; Sereno *et al.*, 2001; Ávilla, 2002; Tykoski *et al.*, 2002; Pol, 2003, Carvalho *et al.*, 2005; Company *et al.*, 2005; Turner & Calvo, 2005). No entanto a maioria destas contribuições não enfocava diretamente a filogenia de Sebecosuchia, sendo que em suas análises constavam poucas espécies sebecossuquianas, majoritariamente *Sebecus* e *Baurusuchus*. A exceção foi Turner & Calvo (2005), que descrevem um novo táxon sebecosuchiano argentino: *Pehuenchesuchus enderi*.

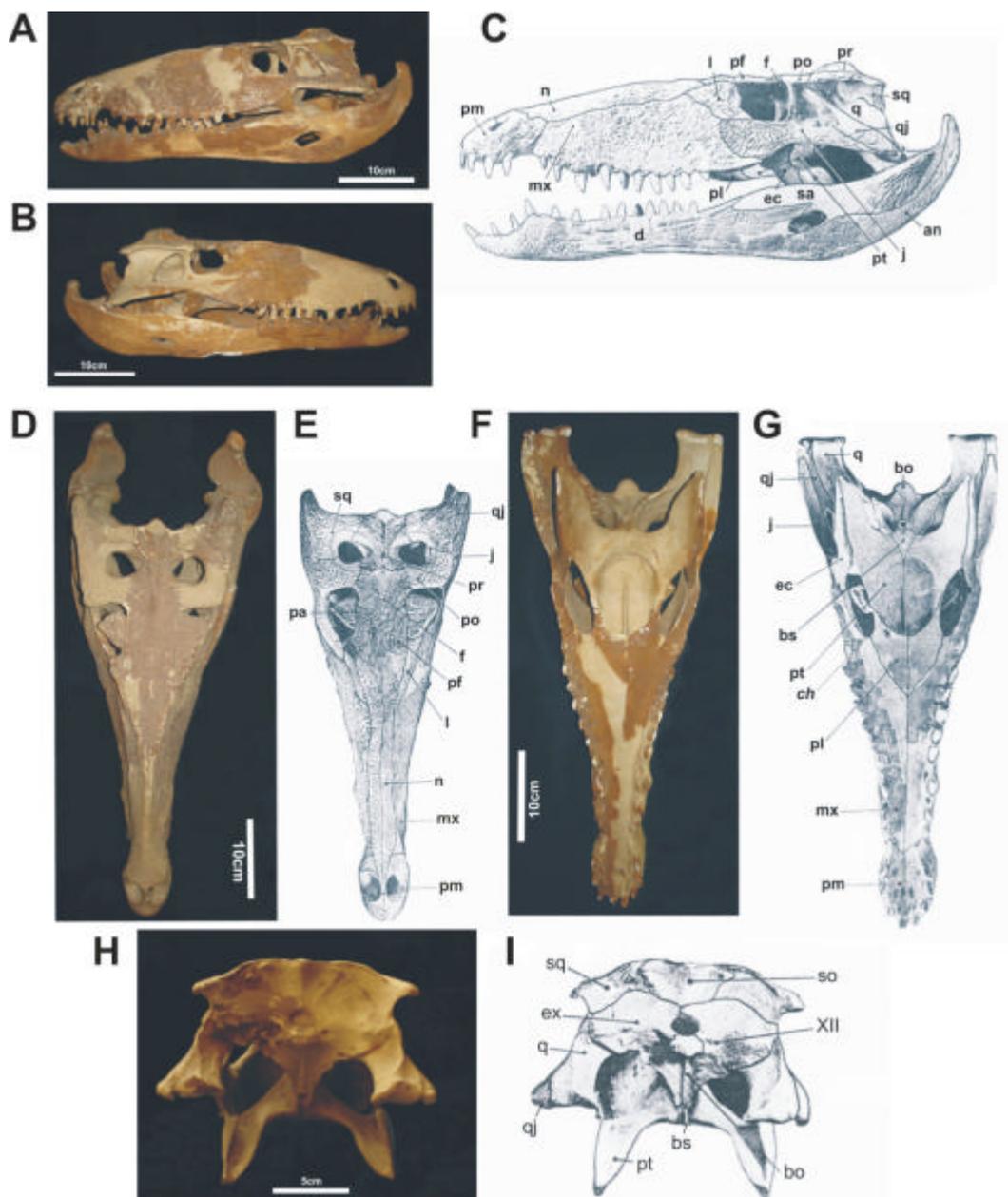


Figura 30. *Sebecus icaeorhinus*. A, B, D, F, H, imagens de réplica sem numeração, depositada no MCT-DNPM-RJ. A - vista lateral esquerda; B - vista lateral direita; D - vista dorsal; F - vista palatal; H - vista occipital. C, E, G, I, figuras de reconstituição por Colbert (1946), a partir de A.M.N.H 3159/3160. C - vista lateral esquerda; E - vista dorsal; G - vista palatal; I - vista occipital.

Andrade (2005), em sua Dissertação de Mestrado, que enfoca a revisão sistemática e taxonômica dos “Notosuchia”, observava que baurussúquidos e sebecidos não formam uma unidade monofilética. No entanto, como dito

anteriormente, as análises de Andrade (2005) não enfocaram especificamente Sebecosuchia.

**Referências disponíveis.** Simpson, 1937; Colbert, 1946; Rusconi, 1946; Stirton, 1953; Langston 1965, 1975; Paula Couto, 1970; Buffetaut & Hoffstetter, 1977; Buffetaut 1980, 1991; Gasparini 1981, 1984; Busbey, 1986; Clark, 1986; Benton & Clark, 1988; Buffetaut & Marshall, 1991; Gasparini *et al.* 1991, 1992; Legasa *et al.*, 1994; Ortega *et al.* 1996, 2000; Buckley & Brochu, 1999; Buckley *et al.*, 2000; Sereno *et al.*, 2001; Ávilla, 2002; Tykoski *et al.*, 2002; Pol, 2003; Pol & Puerta, 2003; Andrade, 2005; Carvalho *et al.*, 2005; Company *et al.*, 2005; Turner & Calvo, 2005; Larsson & Sues, 2007.

#### **VIII.1.6- *Sebecus huilensis* Langston, 1965**

**Holótipo.** U.C.M.P. 37877 (*Fig. 31*), parte anterior do dentário direito, incluindo a sínfise mandibular, cinco dentes incompletos e um alvéolo. Depositado no UCMP, Cidade de Berkeley, Estado da Califórnia, Estados Unidos da América.

**Hipodigma.** T.M.M. 41658-8, depositado no acervo do TMM, Estados Unidos da América.

**Etimologia.** Espécie *huilensis*, derivado do Departamento de Huila, Colômbia.

**Estado dos materiais e disponibilidade.** Holótipo de material fragmentado, parte anterior da mandíbula e dentes. T.M.M. 41658-8 é constituído por elementos cranianos e pós-cranianos desarticulados, muitos fragmentados. Material constituído por porção anterior do pré-maxilar esquerdo; fragmento posterior do pré-maxilar esquerdo (?); fragmento da região mediana do maxilar esquerdo; fragmento do esplenial; jugal esquerdo parcial; quarta porção posterior do suspensorium, compreendendo porções de quadrado-jugal, quadrado, opistótico e esquamosal; processos retro-articulares esquerdo e direito parcial; osteoderma fragmentado. Todos os elementos encontrados associados no mesmo ponto.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Localidade de Monkey, Huila, 4,1 km a Nordeste de Villavieja, poucos metros a Norte da estrada Villavieja-San Afonso e a 645m a Nordeste da edificação chamada La Venta. Membro Monkey da Formação La Venta, Grupo Honda, Colômbia. Litologia composta por 8m de argilitos acinzentados que recobrem arenitos conglomeráticos, situados na porção mediana da seção Honda. Lateralmente o lamito grada para arenitos (interdigitação de fácies).

**Idade.** Mioceno superior.

**Localidade adicional.** T.M.M. 41658-8, região Central da Colômbia; Mioceno superior (Friasano). Dados específicos sobre a localidade de coleta se encontram no Vertebrate Paleontology Laboratory do Texas Memorial Museum (Busbey, 1986).

**Tamanho.** Fragmento mandibular do holótipo medindo cerca de 18,8cm de comprimento.

U.C.M.P. 37877 constitui espécimen 68% maior que a mesma porção mandibular de *Sebecus icaeorhinus* A.M.N.H. 3160. Dimensões totais difíceis de especular.

**Diagnose.** *Sebecus huilensis* é maior que *S. icaeorhinus*, com os três primeiros dentes mandibulares, na porção anterior do dentário, mais lateralmente comprimidos, longos e curvos meso-distalmente, quando comparados com *S. icaeorhinus*. Dentes com espaçamentos pronunciados, diastema entre segundo e terceiro dentes do dentário mais significativo que os diastemas (inter-alveolares) da região anterior da mandíbula de outros sebecossúquios. Margem dentária na região da sínfise mandibular bastante festonada. Ornamentação não pronunciada. Diagnose original de Langston (1965).

A análise do espécimen T.M.M. 41658-8 revelou que as duas feições diagnósticas mais importantes de *Sebecus huilensis* são o amplo espaçamento inter-alveolar (diastemas), indicando grande redução no número de dentes ao longo da série dentária, além da estreita sínfise mandibular em formato de pá, indicativo de um rosto muito estreito (Busbey, 1986).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** Apesar de se mostrar maior e com características distintas, *Sebecus huilensis* figura no âmbito da Família Sebecidae, juntamente com *S. icaeorhinus*, *S. querejazus* e *Ayllusuchus fernandezi* (Gasparini, 1984).

Até o momento Gasparini *et al.* (1992) constitui o único trabalho sistemático filogenético, usando cladística, que envolve *Sebecus huilenses*. O cladograma obtido sugere Sebecosuchia como um grupo monofilético restrito à América do Sul, sendo a Família Sebecidae composta por *S. icaeorhinus*, *S. huilensis* e *S. querejazus*. *Ayllusuchus* não foi incluído nesta análise (Gasparini *et al.*, 1992), devido a muitos dos caracteres analisados estarem ausentes neste espécimen.

**Referências disponíveis.** Buffetaut & Hoffstetter, 1977; Busbey, 1986; Gasparini, 1984; Gasparini *et al.*, 1992; Langston, 1965.

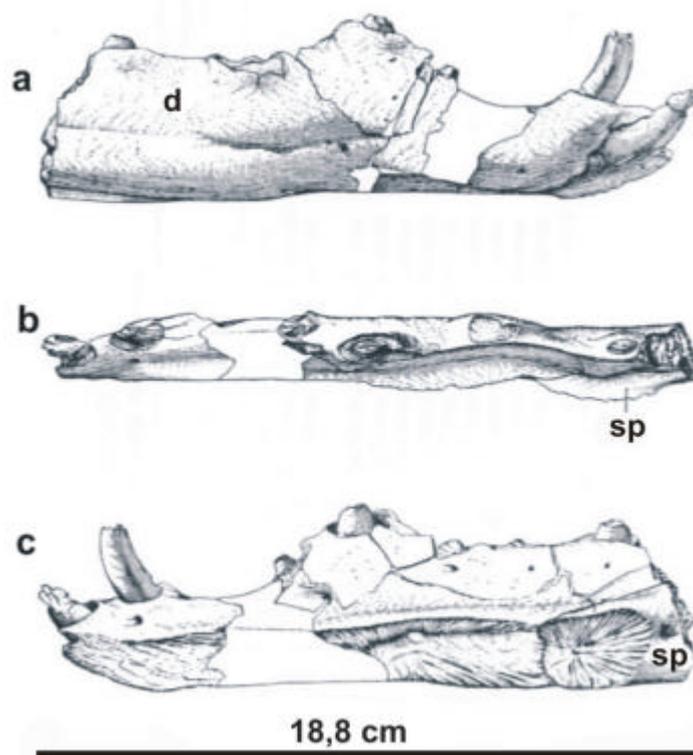


Figura 31. *Sebecus huilensis* U.C.M.P. 37877. a - vista lateral externa; b - vista superior oclusal; c - vista lateral interna (extraída de Langston, 1965).

#### VIII.1.7- *Sebecus querejzus* Buffetaut & Marshall, 1991

**Holótipo.** M.H.N.C. - P 3701, crânio incompleto (Fig. 32); não apresentando o pré-maxilar, a série dentária direita do maxilar, e uma significativa porção da região posterior. Depositado no MHNC, Bolívia.

**Hipodigma.** Não há outros espécimens descritos ou relatados.

**Etimologia.** Espécie *querejzus*, em homenagem ao Sr. Roy Querejazu, de Cochabamba, Bolívia. Esta pessoa obteve o espécimen-tipo e gentilmente o disponibilizou para descrição e estudo.

**Estado dos materiais e disponibilidade.** O holótipo sofreu alguma deformação *post-mortem*, no entanto está bem preservado e muitas das suturas entre elementos ósseos são claramente visíveis.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** O espécimen é proveniente da localidade de Vila-Vila, cerca de 90km a Sudeste de Cochabamba, Província de Mizque, Distrito de Cochabamba, Centro-Sul da Bolívia. Preservado em sedimentos da Formação

Santa Lucia, cerca de 6km a Noroeste da localidade de Tiupampa. O fóssil foi encontrado cerca de 160m acima da base da seção.

**Idade.** Considerada Paleoceno inferior (Tiupampano).

**Tamanho.** Fragmento de dimensões medianas, cerca de 23,5cm de comprimento, medida da região anterior do maxilar a porção final do flanco pterigoideano.

**Diagnose.** *Sebecus* com dentes comprimidos lateralmente, com ápices obtusos ou bulbosos no final da série dentária maxilar, apresentando serrilhamento mal definido em suas carenas, as quais sustentam somente irregulares crenulações do esmalte. Provavelmente dez dentes no maxilar. Forte crista longitudinal no nasal. Entalhe amplo e fundo no pré-frontal, para inserção de um palpebral. Fenestra palatal estreita. Profundo recesso presente no pterigóide. Diagnose original de Buffetaut & Marshall (1991).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** Segundo Buffetaut & Marshall (1991) difere *Sebecus querejazus*, de outros representantes mais recentes do gênero, principalmente pela dentição, considerada pelos autores como do tipo “pré-zifodonte”, consistindo de dentes comprimidos, ápices obtusos e possuindo débil serrilhamento em suas carenas. *S. querejazus*, ainda segundo Buffetaut & Marshall (1991), é considerado o mais primitivo membro conhecido da endêmica fauna de metassuquianos sebecidos da América do Sul. Sugerem que a morfologia dentária aponta para uma ancestralidade trematocampsiana. *S. querejazus* filogeneticamente seria uma linhagem derivada de crocodiliformes neocretácicos do clado Trematochampsidae. Poucos trabalhos enfocam a sistemática de *S. querejazus*.

**Referências disponíveis.** Buffetaut & Marshall, 1991; Gasparini *et al.*, 1992.

#### **VIII.1.8- *Ayllusuchus fernandezii* Gasparini, 1984**

**Holótipo.** M.L.P. 72-IV-4-2, rostro e porção posterior do crânio (*Fig. 33*). Depositado no MLP, Argentina.

**Hipodigma.** Não há outros espécimens descritos na literatura.

**Etimologia.** Gênero *Ayllu*, proveniente da língua quéchua, significando ancestral; *souchos*, derivação grega do nome egípcio para o deus ântropo-zoomorfo com cabeça de crocodilo. Espécie *fernandezii*, homenagem ao Sr. Jorge Fernández, o qual encontrou o material-tipo e contribuiu para o aumento das coleções de vertebrados terciários da Argentina.

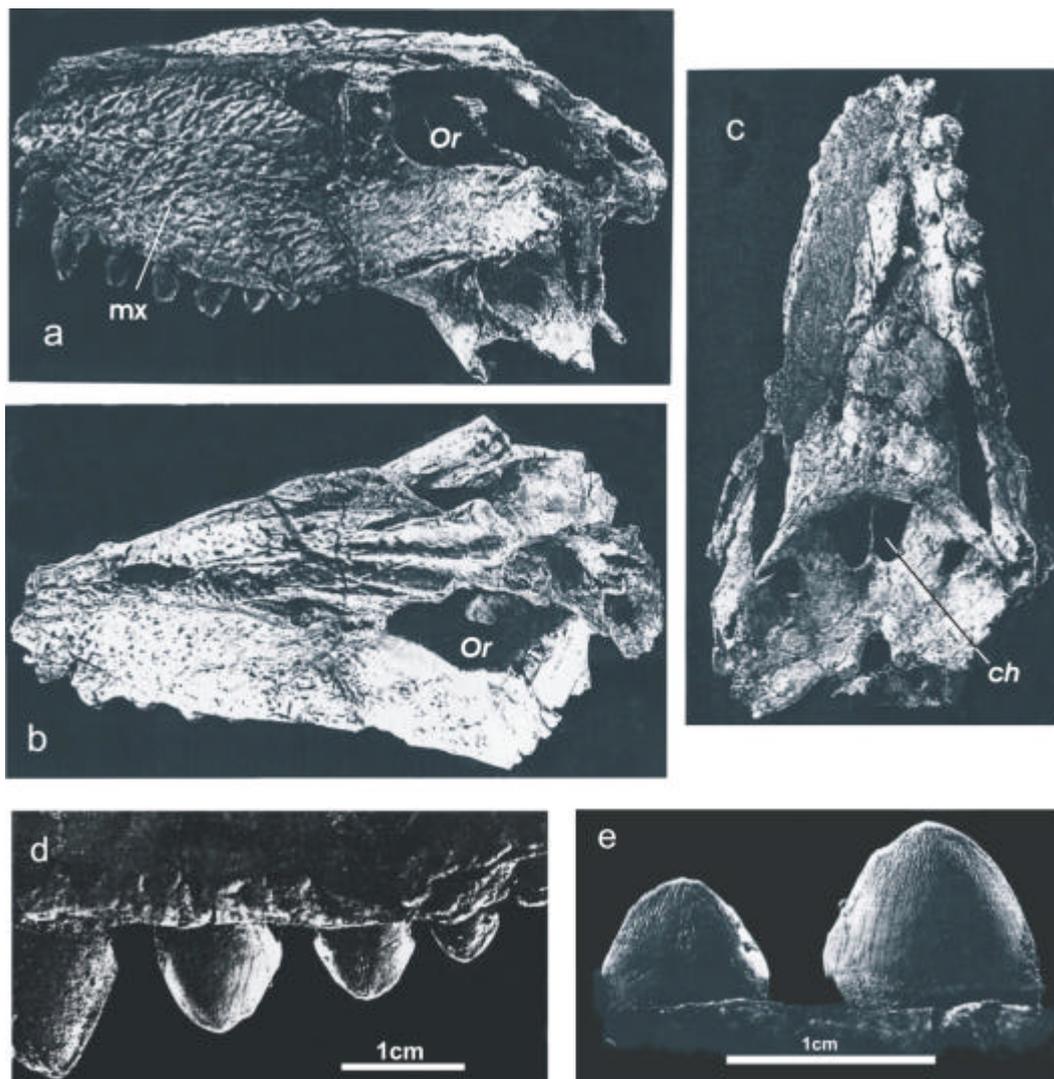


Figura 32. *Sebecus querejazus* M.H.N.C. - P 3701: a - vista lateral esquerda; b - vista dorsal; c - vista palatal; d, e - detalhes dos dentes maxilares. Espécimen (em a, b e c) medindo cerca de 24cm de comprimento (extraído de Buffetaut & Marshall, 1991).

**Estados dos materiais e disponibilidade.** Holótipo em condições precárias de preservação, material bastante fragmentado.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Confluência dos rios Laguna e Casa Grande (23° 15'S; 65° 35'W) próximo a Mina Aguilar, Província de Jujuy, Argentina. Formação Lumbrera.

**Idade.** Eoceno inferior.

**Tamanho.** Fragmento do rosto medindo cerca de 26cm de comprimento, possivelmente um animal de proporções medianas. Poucas suturas são visíveis no

rosto, sugerindo ter sido um animal adulto/senil. Assim sendo *Ayllusuchus fernandesi* era uma espécie menor que *Sebecus icaeorhinus* Simpson (1937) (Gasparini, 1984).

**Diagnose.** Rostro alto e estreito, menos comprimido lateralmente quando comparado com *Sebecus*, porém com ornamentações mais grosseiras que aquelas presentes em *Sebecus*. Maxila alta, contudo não tão verticalizada quanto aquela de *Sebecus*. Quatro dentes no pré-maxilar, o primeiro pequeno, os três restantes possuem alvéolos 2,5 vezes mais amplos que o alvéolo do primeiro dente pré-maxilar. Narinas externas mais lateralizadas, quando comparadas com aquelas de *Sebecus*. Ventralmente a sutura pré-maxilar/maxilar encontra-se em forma de arco; com o ápice deste “arco” atingindo o nível anterior do bordo alveolar do quarto dente do pré-maxilar. Em *Sebecus* esta sutura possui um formato em “W”, a qual estende-se consideravelmente posterior ao quarto dente do pré-maxilar. O rosto se encontra levemente constrito após o quarto dente do pré-maxilar. Como em *Sebecus*, os dentes maxilares são mais comprimidos lateralmente que os pré-maxilares. Diagnose original de Gasparini (1984).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** O número de dentes no pré-maxilar, a localização das narinas externas, e a localização da série dentária maxilar, em relação a fenestra sub-orbital (fenestra palatina), evidenciam que *Ayllusuchus* pertence ao agrupamento Sebecosuchia. Estes caracteres distinguem sebecossuquianos de eussuquianos do clado Pristichampsidae, os quais possuem cinco dentes pré-maxilares, narinas externas em posição dorso-frontal e a série dentária maxilar se estendendo além dos limites anteriores da fenestra palatina (Gasparini, 1984).

Gasparini *et al.* (1992), na descrição de *Bretesuchus bonapartei*, realizam uma análise cladística com quatro táxons terminais (*Baurusuchus pachecoi*, *Sebecus icaeorhinus*, *S. huilensis* e *Bretesuchus bonapartei*) perante 31 caracteres crânio-mandibulares. No entanto, apesar de referir *Ayllusuchus* à Família Sebecidae, não o incluem na análise, devido a grande quantidade de caracteres não preservados (“missing data”). Provavelmente devido ao mesmo fato, *Ayllusuchus* não foi sistematicamente analisado por outros pesquisadores.

**Referências disponíveis.** Gasparini, 1984; Gasparini *et al.*, 1993.

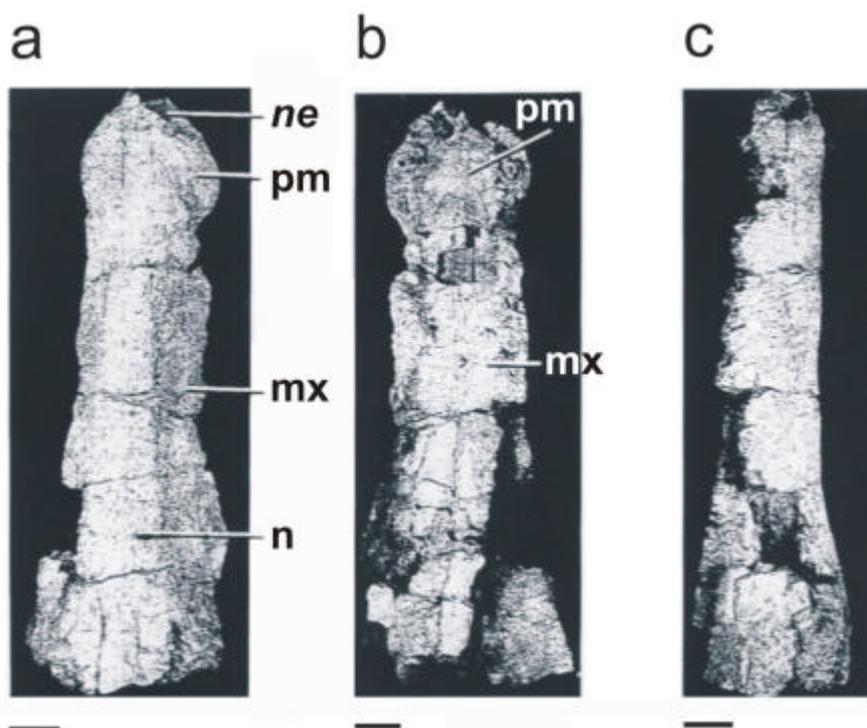


Figura 33. *Ayllusuchus fernandezi* M.L.P. 72-IV-4-2. A - vista dorsal do rostró; b - vista palatal; c - vista lateral esquerda. Escala barra = 2 cm (extraída de Gasparini, 1984)

#### VIII.1.9- *Ilchunaia parca* Rusconi, 1946

**Holótipo.** M.J.M.; P.V. 513, fragmento de pré-maxilar esquerdo com quatro dentes (Fig. 34). Depositado no MJM, Província de Mendoza, Argentina.

**Hipodigma.** Rusconi (1946) descreve como um possível *Ilchunaia* restos de sínfise mandibular pertencentes a um crocodilomorfo encontrado próximo a localidade-tipo. No entanto, devido sua fragmentação, é muito difícil determinar se efetivamente este material corresponde a este gênero. Gasparini (1972) não crê tratar-se do gênero *Ilchunaia*, devido ao aplainamento da região da sínfise mandibular não corresponder a um pré-maxilar alto, característico deste gênero.

**Estado dos materiais e disponibilidade.** Material bem preservado. Da dentição se conserva o alvéolo do primeiro dente do pré-maxilar. Segundo e terceiro dentes do pré-maxilar estão quase completos, faltando-lhes o ápice. O terceiro dente do pré-maxilar possui remanescentes de esmalte. Restos da base do quarto dente do pré-maxilar também acham-se presentes, precedendo um grande diastema.

Infelizmente este material se encontra perdido.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Localidade de Mina Atala, Norte da Província de Mendoza, Argentina. Formação Divisadero Largo.

**Idade.** Eoceno superior (Divisaderano).

**Tamanho.** Fragmento do pré-maxilar com 2,6cm de comprimento. Altura de 1,4 cm da coroa do terceiro do pré-maxilar, com seu diâmetro ântero-posterior com 0,7cm.

**Diagnose.** Pré-maxilar contendo quatro dentes. Presença de fossa diastemática entre pré-maxilar/maxilar, onde em oclusão se aloja um grande dente mandibular, provavelmente o quarto do dentário. Como em Sebecidae, os dentes do pré-maxilar são comprimidos lateralmente. Seus bordos ântero-posteriores (mésio-distais) possuem uma diferenciação, comparados com *Sebecus*. Em *Ilchunaia* cada face (mesial e distal) possui duas carenas cada, de modo que em seção transversal apresenta-se ligeiramente quadrangular. Evidencia-se ao menos um bordo posterior (uma das carenas da face distal) serrilhado, segundo se observa do esmalte do terceiro dente pré-maxilar (Gasparini, 1972).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** *Ilchunaia parca* foi originalmente descrito por Rusconi (1946) como um aligatorido (Neosuchia). Langston (1956) tentativamente inseriu o gênero na então Subordem Sebecosuchia. Posteriormente Gasparini (1972) examinou o material-tipo e verificou que este possuía quatro dentes com carenas serrilhadas no pré-maxilar, uma característica não observada por Rusconi (1946). Portanto reclassificou *Ilchunaia* como pertencente aos Sebecosuchia, com dúvidas sobre o material pertencer à Família Sebecidae.

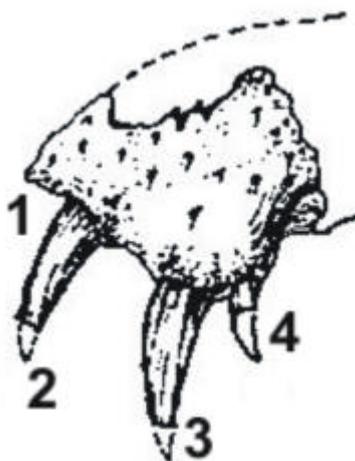


Figura 34. *Ilchunaia parca* M.J.M., P.V. 513. Fragmento do pré-maxilar em vista lateral esquerda. Material medindo cerca de 2,6cm de comprimento longitudinal (extraído de Gasparini, 1972).

Gasparini (1972) ressalta que, mesmo se conhecendo pouco sobre *Ilchunaia parca*, podemos convir que os caracteres se empregam para o designar como um sebecossúquio: 1 - rostro alto e comprimido lateralmente, 2- dentes lateralmente comprimidos com carenas serrilhadas. Não obstante Gasparini (1972) não descarta a possibilidade de que, como destaca Berg (1966), estes caracteres não serem exclusivos de Sebecosuchia.

Poucos autores mencionam *Ilchunaia* em seus trabalhos, e a grande maioria não discute sua posição sistemática, sendo que não há trabalhos cladísticos que incluem este gênero.

**Referências disponíveis.** Langston, 1956; Berg, 1966; Gasparini 1972, 1981, 1984; Antunes, 1975; Buffetaut, 1980; Busbey, 1986; Buffetaut & Marshall, 1991; Turner & Calvo, 2005.

## **VIII.2- Família Bretesuchidae GASPARINI ET AL., 1993**

**Gênero-tipo.** *Bretesuchus* Gasparini et al., 1993.

**Diagnose da família.** Metassuquiano mesorrostrino com focinho robusto, alto e comprimido lateralmente. Pré-maxila curva ventralmente, com uma forte constrição entre pré-maxilar e maxilar (fossa-diaستمática). Maxila marcadamente festonada, não participando das margens da fenestra palatina. Porção posterior do jugal bastante alto, com barra pós-orbital externa e aplainada. Pterigóides fusionados, formando um estreito e côncavo flanco que se arqueia ventralmente. Presença de fenestra pterigoideana. Basisfenóide com tuberosidade látero-ventral. Região da sínfise mandibular com formato piriforme. Processo retro-articular horizontal, amplo e medialmente curvado. Dentes com seção semi-circular, apresentando serrilhamento em ambas as carenas. Há discreta heterodontia. Diagnose original por Gasparini et al. (1993).

### **VIII.2.1- “Forma Itaborai”**

**Materiais.** MCT 1730-R , crânio e mandíbula parcialmente completos (*Fig. 35*); MCT 1724-R, MCT 1725-R, MCT 1726-R, dentes caniniformes zifodontes (ápices pouco recurvados posteriormente, apresentando serrilhamento em ambas as carenas, e comprimidos lateralmente); MCT 1727-R, MCT 1728-R, MCT 1729-R, dentes globosos, comprimidos lateralmente, apresentando serrilhamentos em ambas as

carenas; MCT 1731/1-R, MCT 1731/2-R, MCT 1732/1-R, MCT 1732/2-R, fragmentos de pré-maxilar; MCT 1733-R, MCT 1734-R, MCT 1735-R, fragmentos de maxilar; MCT 1736-R, palpebral; MCT 1737-R, frontal; MCT 1738/1-R, MCT 1738/2-R, fragmentos da região posterior do crânio (esquamosal, parietal, supraoccipital, quadrado); MCT 1739-R, MCT 1740-R, fragmentos de jugal; MCT 1741-R, fragmento esquerdo da região articular do crânio; MCT 1742-R, MCT 1743-R, MCT 1744-R, MCT 1745-R, MCT 1746-R, fragmentos de pterigóide; MCT 1747/1-R, MCT 1747/2-R, MCT 1748/1-R, MCT 1748/2-R, fragmentos de ramos mandibulares; MCT 1749-R, fragmento de angular; MCT 1750/1-R, MCT 1750/2-R, MCT 1751/1-R, MCT 1751/2-R, fragmentos de surangular e articulares. Os materiais estão depositados no acervo do MCT-DNPM-RJ, Cidade do Rio de Janeiro, Brasil.

Todos os materiais se encontram parcialmente fragmentados, porém em bom estado de preservação.

**Localidade de origem, litologia.** Depósito calcário de São José do Itaboraí, situada a aproximadamente 15.5km da Cidade de Itaboraí, município homônimo, Estado do Rio de Janeiro. A litologia das lentes irregulares, onde os materiais foram encontrados, é composta por brechas e margas de preenchimento de fissura, bastante friáveis e de colorações cinza-escura a preta. Seqüência denominada de S2 por Medeiros & Bergqvist (1999).

**Idade.** Paleoceno médio, andar Itaboraiano.

**Tamanho.** Crocodiliforme de porte médio a grande. Crânio de MCT 1730-R estimado em 42cm de comprimento. Especula-se 3 a 3,5m de comprimento total para este animal.

**Comentário e interpretação sistemática na bibliografia.** O primeiro registro de ocorrência de crocodiliformes para o Depósito de Itaboraí vem de Price & Paula Couto (1946), sendo o material classificado como *Sebecus* sp. Trata-se do espécimen DGM 235-R, no presente trabalho referido como “Forma *Sebecus*-Itaboraí”. Desde então diversos materiais sebecossuquianos, e mais raramente eussuquianos (níveis pleistocênicos), foram coletados. Ocorrem remanescentes de um morfótipo que Gasparini *et al.* (1993) atribuiu à Família Bretesuchidae, por julgá-los relacionados à *Bretesuchus bonapartei*, Paleoceno superior da Formação Maiz Gordo, Província de Salta, Argentina.

Até o momento o material “Forma Itaboraí” não encontra-se formalmente descrito, sendo referido apenas a nível familiar. Sequer análises cladísticas filogenéticas, incluindo este material, foram realizadas.

**Referências disponíveis.** Gasparini, 1984; Buffetaut & Marshall, 1991; Gasparini *et al.*, 1993; Vasconcellos & Marinho, 2005.

### **VIII.2.2- *Bretesuchus* Gasparini, Fernandez & Powell, 1993**

**Espécie-tipo.** *Bretesuchus bonapartei* Gasparini *et al.*, 1993.

**Etimologia.** *Brete*, proveniente do nome “Rancho El Brete”; *souchus*, derivação grega do nome egípcio para o deus ântropo-zoomorfo com cabeça de crocodilo.

**Materiais.** PVL 4735 (*Fig. 36*), crânio e mandíbula parcialmente completos. Depositado no acervo do PVL, San Miguel de Tucumán, Argentina.

MLP 73-III-15-1, pré-maxilar. Depositado no Museo de La Plata. División Paleontología Vertebrados, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.

**Estados dos materiais disponíveis.** PVL 4735 encontra-se em boas condições de preservação. MLP 73-III-15-1 trata-se de material bastante incompleto e razoavelmente preservado.

**Localidades.** PVL 4735, “Rancho El Brete”, Província de Salta, Noroeste da Argentina. Formação Maíz Gordo, Grupo Santa Bárbara. MLP 73-III-15-1 coletado nas cercanias da Cidade de Mendoza (32° 30’S; 68° 00’W), Província de Mendoza, Centro-Oeste da Argentina. Formação Divisadero Largo.

**Idades.** PVL 4735, Paleoceno superior. MLP-III-15-1, Eoceno superior.

**Diagnose do gênero.** Mesma da família. Quatro dentes no pré-maxilar, dez no maxilar e treze em cada ramo mandibular. Primeiros três pares de dentes mandibulares proeminentes, especialmente os pares segundo e terceiro (Gasparini *et al.*, 1993).

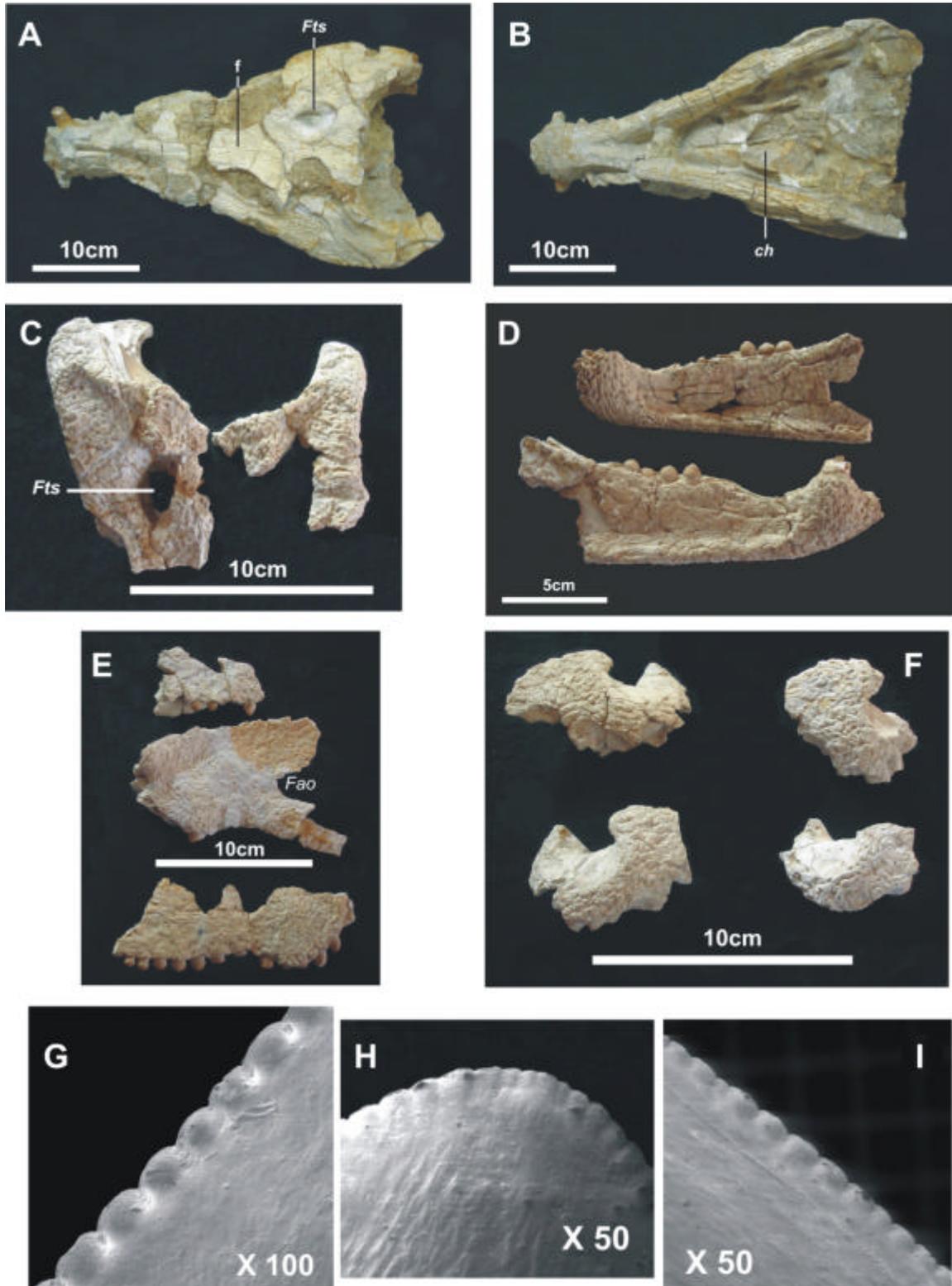


Figura 35. “Forma Itaboraí”. A - MCT1730-R, vista dorsal; B - MCT 1730-R, vista palatal; C - fragmento de teto craniano, MCT 1738-R; D - ramos mandibulares, MCT 1748-R; E - maxilares, MCT 1733-R / MCT 1734-R / MCT 1735-R; F - pré-maxilares, MCT 1731-R / MCT 1732-R; G, H, I, microscopia eletrônica de varredura dentária, evidenciando as carenas serrilhadas, MCT 1724-R / MCT 1728-R / MCT 1726-R.

#### **VIII.2.2.1 - *Bretesuchus bonapartei* Gasparini, Fernandez & Powell, 1993**

**Holótipo.** PVL 4735, crânio e mandíbula parcialmente completos (*Fig. 36*). Depositado no Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán, Argentina.

**Etimologia.** Espécie *bonapartei*, em homenagem ao paleontólogo argentino José Fernando Bonaparte, grande contribuidor para o entendimento da herpetofauna mesosóica da América do Sul.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia, paleoecologia.** Margem direita do Córrego González, “Rancho El Brete”, Província de Salta, Noroeste da Argentina. Formação Maíz Gordo, Grupo Santa Bárbara. Litologia composta por arenitos finos marron-avermelhados. Depósitos de planícies de inundação.

**Idade.** Paleoceno superior.

**Tamanho.** Holótipo de grandes dimensões, fragmento craniano com cerca de 65 cm de comprimento, da ponta do focinho a extremidade do flanco do pterigóide.

**Diagnose.** Mesma do Gênero *Bretesuchus* Gasparini *et al.*, 1993.

**Interpretação sistemática na bibliografia.** Gasparini *et al.* (1993) consideram *Sebecocuchia* como um clado válido, onde *Bretesuchus bonapartei* se encontra incluso. A análise cladística realizada no mesmo trabalho considera *Bretesuchus* como grupo-irmão do Gênero *Sebecus*, dividindo com este sete sinapomorfias (Gasparini *et al.*, 1992). Em Turner & Calvo (2005) a análise filogenética permite fraco suporte, em termos de características compartilhadas, para o Clado *Baurusuchidae*, constituído por *Baurusuchus*, *Pabweshshi* e *Bretesuchus*.

**Referências disponíveis.** Gasparini, 1984; Gasparini *et al.*, 1993; Turner & Calvo, 2005.

#### **VIII.3- FAMÍLIA BERGISUCHIDAE Rossmann, Rauhe & Ortega, 2000**

**Espécie-tipo.** *Bergisuchus dietrichbergi* Kuhn, 1968. Família monotípica.

**Diagnose da família.** Crocodiliforme apresentando rostro marcadamente alto e comprimido látero-medialmente, com ausência de festonamento maxilar. Maior alvéolo dentário sendo aquele relativo ao quarto dente mandibular, este 2,5 vezes mais largo em diâmetro meso-distal que os maiores alvéolos restantes.

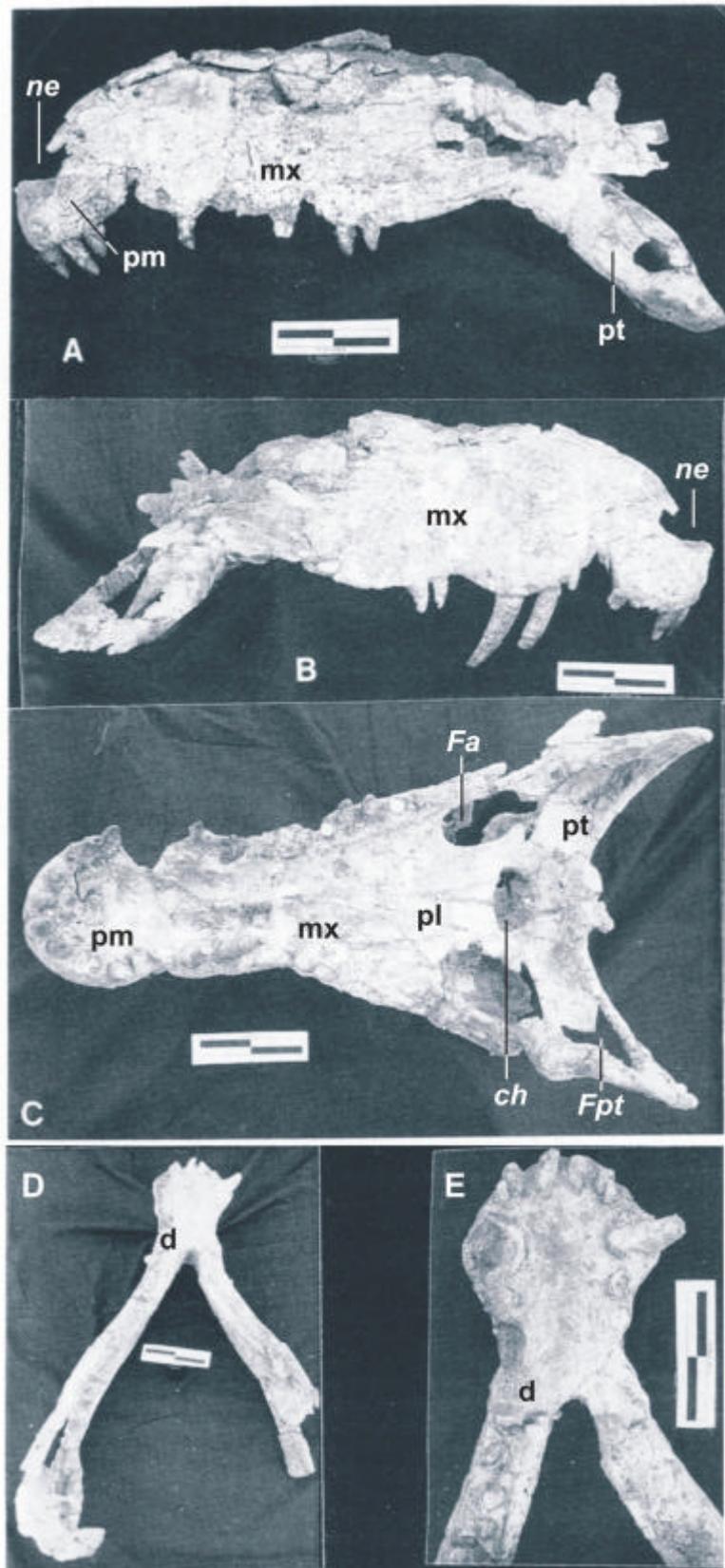


Figura 36. *Bretesuchus bonapartei* PVL 4735. A - vista lateral esquerda; B - vista lateral direita; C - vista palatal; D - mandíbula em vista oclusal; E - detalhe da região sinfissial da mandíbula. Escala barra = 10 cm (modificado de Gasparini *et al.*, 1992).

Quarto dente mandibular (caniniforme d4) alojando-se em profunda fossa-diastemática presente na maxila superior, próximo a sutura pré-maxilar-maxilar. Dorsalmente à fossa-diastemática ocorre um intumescimento ósseo do rosto. Terceiro alvéolo maxilar ligeiramente maior que outros alvéolos maxilares, estes últimos possuindo dimensões similares. Provavelmente não mais que dez dentes maxilares e treze mandibulares. Coroas dentárias fracamente comprimidas lábio-lingualmente (razão = 1.5). Dentes apresentando ambas as carenas serrilhadas - zifodontes verdadeiros. Reduzida fenestra ântero-orbital. Nasais orientados dorso-medialmente (diagnose de Rossmann *et al.*, 2000).

### **VIII.3.1- *Bergisuchus dietrichbergi* Kuhn, 1968**

**Holótipo.** HLMD-Me 7003 (*Fig. 37*), parte anterior do ramo mandibular esquerdo e fragmento do rosto. Depositado no HLMD, Cidade de Darmstadt, Alemanha.

**Hipodigma.** GM XVIII-49 (*Fig. 37*), parte anterior do ramo mandibular direito. Depositado no acervo do GM, Cidade de Halle an der Saale, Alemanha.

**Etimologia.** Gênero *Bergi*, e espécie *dietrichbergi*, em homenagem ao Prof. Dr. Dietrich E. Berg; *souchos* (sufixo genérico), do grego, relativo ao deus egípcio ântropo-crocodilóide.

**Estados dos materiais e disponibilidade.** Ambos os espécimens consistem de elementos fragmentados, em precário estado de preservação. A má preservação dos espécimens, em particular do holótipo, pode ser atribuída a longo transporte sofrido em corpos de água, ação de organismos escavadores, ou processos fóssil-diagenéticos. Os ossos estão em contato sutural, sem possíveis deformações decorrentes de processos tafonômicos (Rossmann *et al.*, 2000).

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** HLMD-Me 7003 procede do depósito de "Grube Messel", próximo de Darmstadt, Alemanha.

**Idade.** Eoceno médio (Lutetiano inferior).

**Localidade adicional.** GM XVIII-49 proveniente da mina de carvão de Geiselthal, em Neumark-Süd, Alemanha.

**Idade.** Eoceno médio (Lutetiano - Bartoniano).

**Tamanho.** Rosto de HLMD-Me 7003 estimado em 17cm de comprimento. Os dois espécimens conhecidos de *Bergisuchus* possuem aproximadamente as mesmas dimensões. Comprimento total estimado em 1,5m. A ornamentação bem marcada, e

desenvolvida, dos ossos dérmicos de HLMD-Me 7003 indica provável animal adulto (Rossmann *et al.*, 2000).

**Diagnose.** Mesma da Família Bergisuchidae.

**Interpretação sistemática na bibliografia.** O enigmático *Bergisuchus* foi originalmente referido como um baurussúquido/sebecido por Berg (1966). Nomeado por Kuhn (1968), este o inseriu em sua própria família, confirmando também a relação com “Sebecosuchia”. Steel (1973) por outro lado inseriu *B. dietrichbergi* na Família Baurusuchidae, proposta esta acatada por Molnar (1978). No entanto Molnar (1981) considera-o como um zifodonte *incertae sedis*, opinião concordante com Gasparini (1984). Buffetaut (1988) concluiu que *B. dietrichbergi* mostra mais similaridades com mesoeucrocodilianos trematocâmpsidos que sebecossuquianos. Rossmann *et al.* (2000) propõem a Família Bergisuchidae, pertencente à Infraordem Sebecosuchia. A análise cladística de Company *et al.* (2005) aponta duas soluções para *B. dietrichbergi*. A primeira o coloca como taxon-irmão de Sebecosuchia, apontando o grupo como monofilético. A outra aponta *Bergisuchus* como taxon-irmão de Sebecidae, incluso em Sebecosuchia.

**Referências disponíveis.** Berg, 1966; Kuhn, 1968; Steel, 1973; Molnar 1978, 1981; Gasparini, 1984; Buffetaut, 1988; Rossmann *et al.*, 2000; Company *et al.*, 2005.

#### **VIII.4- FAMÍLIA BAURUSUCHIDAE Price, 1945**

**Espécie-tipo.** *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945

**Diagnose da família.** Crocodiliformes com crânio alongado e comprimido lateralmente. Quadrados verticalizados. Dentição diferenciada, com tendência à extrema redução, especialmente na maxila. Dentes semelhantes àqueles de dinossaurianos carnívoros. Pálato secundário do tipo “mesosuquiano”. Ectopterigóides largos e participando dos bordos da abertura das narinas internas: coanas (diagnose original de Price, 1945).

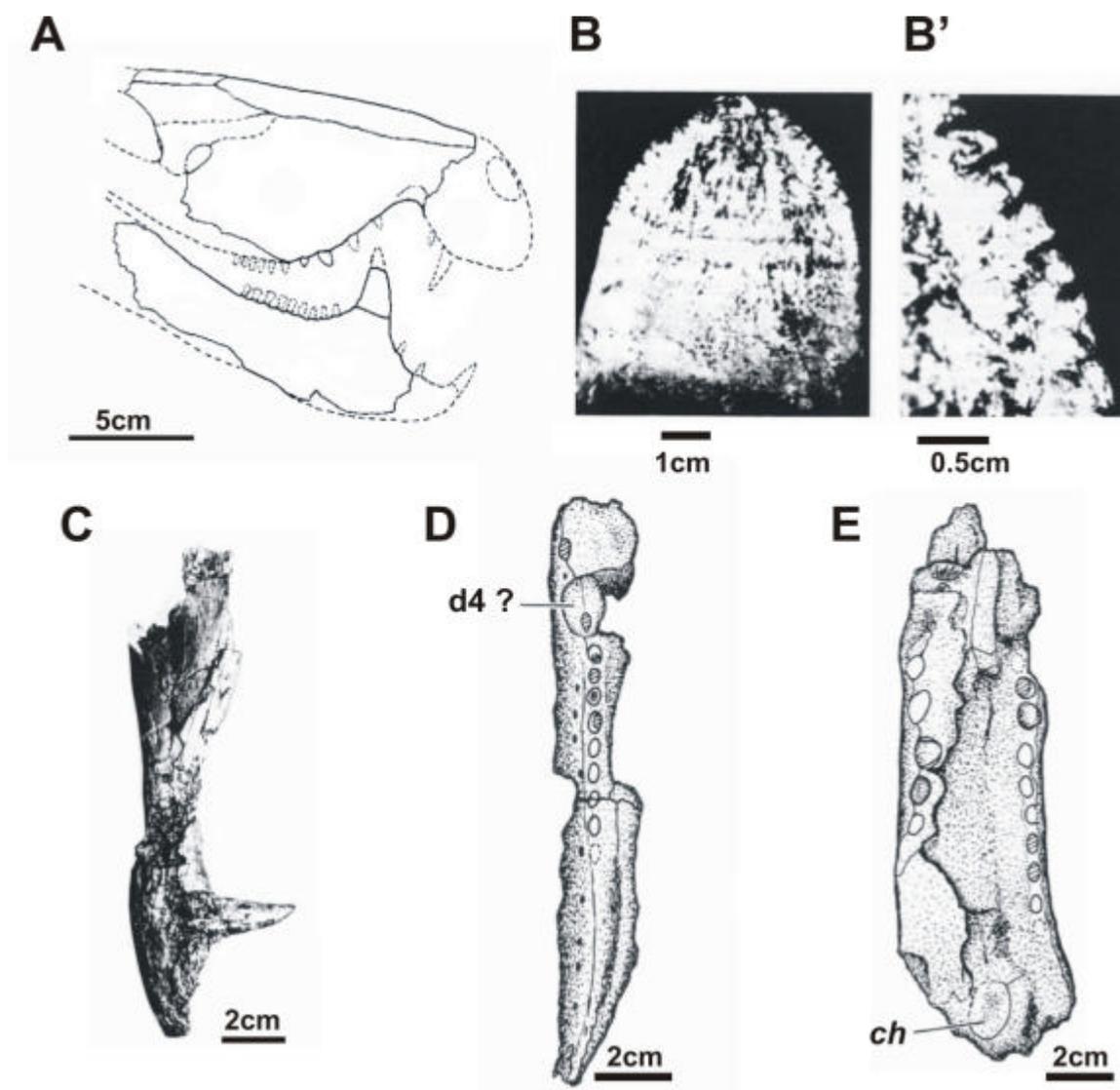


Figura 37. *Bergisuchus dietrichbergi*. A - reconstrução feita por Rossmann *et al.* (2000); B e B' - HLMD-Me 7003, dente serrilhado; C - GM XVIII 49, vista lateral direita; D - HLMD-Me 7003, vista oclusal; E - HLMD-Me 7003, vista palatal (retirado de Rossmann *et al.*, 2000).

#### VIII.4.1- *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945

**Holótipo.** DGM 229-R (*Fig. 38*) crânio e mandíbula, lado esquerdo parcialmente destruído. Depositado no Museu de Ciências da Terra (MCT) do Departamento Nacional da Produção Mineral (DNPM), Cidade do Rio de Janeiro, Brasil.

**Hipodigmas.** URP RC-1, URP RC-2, URP RC-3 (1) e URP RC-3 (2), URP RC-4 (1), URP RC-4 (2), URP RC-4 (3) e URP-RC 4 (4), URP RC-5 depositados no acervo da UNESP *Campus* de São José do Rio Preto.

UFRJ-DG 255-R, UFRJ-DG 262-R, UFRJ-DG 285-R, UFRJ-DG 288-R depositados no acervo do IGEO / UFRJ, Rio de Janeiro.

MN 5027-V depositado na coleção do MN, Rio de Janeiro.

**Etimologia.** Gênero *Bauru*, referente ao Grupo Bauru, que contém os arenitos da Formação Adamantina, onde a espécie-tipo foi preservada; *souchos* derivação grega do nome egípcio para o deus ântropo-zoomorfo com cabeça de crocodilo. O termo é masculino em gênero. Espécie *pachecoi*, em homenagem ao Dr. Joviano Pacheco, “cujo interesse no desenvolvimento da Paleontologia brasileira sempre merecerá nossa sincera admiração” (Price, 1945).

**Estado dos materiais e disponibilidade.** Holótipo constituído de crânio e mandíbula, em excelentes condições de preservação. URP RC-1 trata-se de material razoavelmente preservado, constituído de fragmento craniano não completo, correspondendo à porção frontal. Pré-maxilar com oito dentes na face direita, a partir da sutura frontal. Dentário direito incompleto.

URP RC-2, membro posterior parcial, constituído por fêmur, tíbia e fíbula, em excepcional estado de conservação (Bertini, 1993; Bertini *et al.*, 1999).

URP RC-3 (1) e URP RC-3 (2) constituem o conjunto de dois fragmentos da porção rostral de crânio e mandíbula, a dentição no ramo mandibular direito apresenta cinco dentes preservados, e no esquerdo restam apenas dois elementos dentários observáveis. No crânio aparecem nove dentes do lado direito e seis no esquerdo. Material bem preservado (Bertini, 1993; Bertini *et al.*, 1999).

URP RC-4 (1), URP RC-4 (2), URP RC-4 (3) e URP-RC 4 (4) correspondem a um conjunto de seções parciais da coluna vertebral, associável aos espécimens URP RC-3 (1) e URPRC-3 (2). Representam um conjunto de dez vértebras torácicas e lombares (pré-sacrais), junto a aproximadamente quinze costelas completas e partes de outras, pelo menos uma placa dérmica e alguns fragmentos de ossos, provavelmente de um dos membros posteriores (Bertini, 1993; Bertini *et al.*, 1999).

URP RC-5 é conjunto osteológico constituído de escápula e coraçoide direitos, articulados ao úmero correspondente (de um lado), porção epipodial mais metacarpais e carpais do membro anterior esquerdo (na outra face), associados a um conjunto de oito vértebras torácicas e dez costelas e fragmentos de outras. Também identificados cinco osteodermos (Bertini, 1993; Bertini *et al.*, 1999).

UFRJ-DG 255-R é fragmento de osso longo bem preservado.

UFRJ-DG 262-R é um esqueleto pós-craniano completo, em perfeito estado de preservação.

UFRJ-DG 285-R inclui elementos unguiais e restos apendiculares, em bom estado de preservação.

UFRJ-DG 288-R é constituído por fragmentos de ossos cranianos, incluindo um osso palpebral (UFRJ-DG 288-R/2), ramos mandibulares, um dente isolado, uma vértebra do tronco isolada, vários ossos apendiculares (úmero, rádio, íleo, astrágalo), série de osteodermos dorsais. A cauda articulada está quase completa, possuindo dezenove vértebras caudais, contendo hemapófises e duas fileiras de osteodermos. Material em excelente estado de preservação.

MN 5027-V é material constituído de rosto; fragmento do maxilar superior contendo sete dentes visíveis; fragmento anterior da mandíbula em sua porção da sínfise mandibular, contendo quatro dentes; fragmento mandibular com um dente teropodomorfo isolado. Todo o material em razoável estado de preservação.

Muitos outros exemplares de *Baurusuchus* foram encontrados e estão depositados em acervos científicos e exposicionais, especialmente nas coleções paleontológicas da Universidade Estadual Paulista, *campi* São José do Rio Preto e Rio Claro; Universidade de São Paulo *Campus* Ribeirão Preto, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Departamento Nacional da Produção Mineral - Museu de Ciências da Terra, Museu Nacional, os dois últimos no Rio de Janeiro. No entanto muitos destes fósseis se encontram em fase de estudo e publicação.

Destaque para um conjunto constituído de cintura pélvica, vértebras sacrais, lombares e caudais e fêmur esquerdo fragmentado (Bertini, 1993; Manzini *et al.*, 1996), depositado na UNESP São José do Rio Preto.

Juntamente com o espécimen UFRJ-DG 262-R encontram-se mais sete espécimens individualizados, constituídos de crânios, partes de esqueletos axiais e apendiculares desarticulados e animais completos (Arruda-Campos *et al.*, 2004), em fase de preparação e estudo na Universidade Federal do Rio de Janeiro.

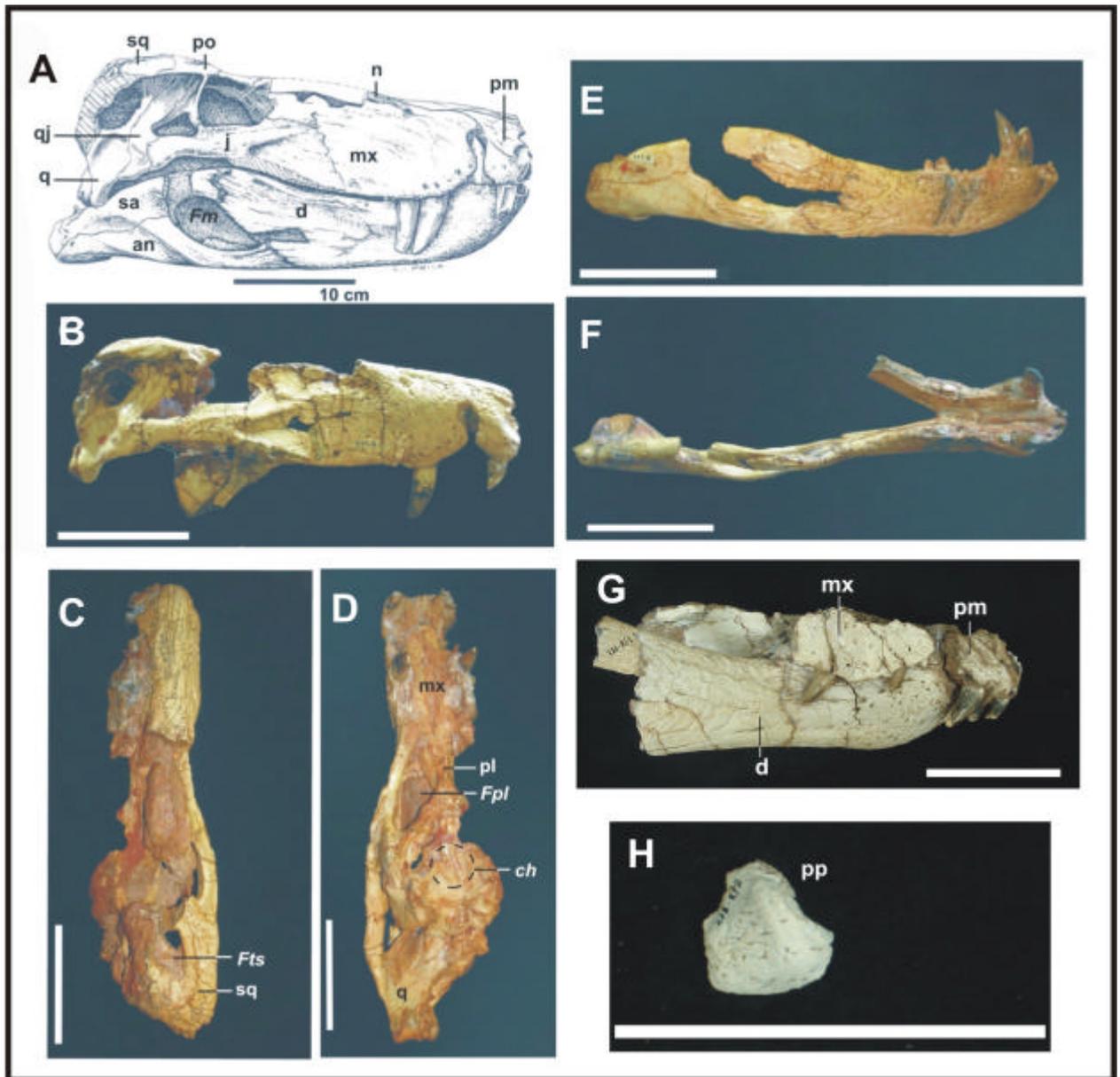


Figura 38. *Baurusuchus pachecoi*, A / F- DGM 229-R; G e H - UFRJ-DG 288-R (1/2). A - desenho feito por Price (1945); B - vista lateral direita do crânio; C - vista dorsal do crânio; D - vista palatal do crânio; E - vista lateral direita da mandíbula; F - vista oclusal da mandíbula; G - vista lateral direita do rosto; H - vista dorsal de palpebral posterior esquerdo. Barra escala = 10cm.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Cerca de 12 léguas a Sudoeste da Vila de Veadinho, Município de Paulo de Faria, Estado de São Paulo. Arenitos da Formação Adamatina, Grupo Bauru da Bacia Bauru (Price, 1945).

**Idade.** Cretáceo Superior.

**Localidades adicionais.** URP RC-1 e URP RC-2, proximidades do Córrego Buriti, Fazenda Buriti, Distrito de Prudêncio e Moraes, Município de General Salgado, Estado de São Paulo. Sedimentos das porções médias e superiores da Formação Adamantina (Bertini, 1993; Bertini *et al.*, 1999).

URP RC-3 (1), URP RC-3 (2), URP RC-4 (1), URP RC-4 (2), URP RC-4 (3), URP-RC 4 (4) e URP RC-5 encontrados nos arredores do Distrito de Prudêncio e Moraes, Município de General Salgado, Noroeste do Estado de São Paulo. Arenitos finos avermelhados da Formação Adamantina (Bacia Bauru) (Bertini, 1993).

UFRJ-DG 255-R e UFRJ-DG 288-R, Fazenda Furnas, Município de Jales, Estado de São Paulo. Litologia composta de arenitos, siltitos e conglomerados calcários (Formação Adamantina).

UFRJ-DG 262-R escavado na Fazenda Buriti ( $20^{\circ} 33'57,23''S$  e  $50^{\circ} 28'03,97''W$ ), Distrito de Prudêncio e Moraes, Município de General Salgado. Litologia composta por arenitos finos a médios avermelhados, dispostos em camadas com estratificações cruzadas tabular e plano-paralela, contendo intraclastos de argilito, muitas vezes permineralizados por manganês ou ferro, com presença de bioturbações (Formação Adamantina).

UFRJ-DG 285-R, Município de General Salgado, Estado de São Paulo.

MN 5027-V, sem informações sobre corretas localização e litologia (Formação Adamantina).

**Tamanho.** Holótipo com crânio medindo 36,5cm, da extremidade anterior do pré-maxilar ao bordo posterior do esquamosal; 12,5cm de altura, da superfície articular do quadrado até o topo do crânio. No entanto alguns exemplares ultrapassam os 45cm de comprimento craniano. Animal de grande porte, os maiores provavelmente alcançavam próximos 3m de comprimento total, da ponta do focinho ao final da cauda.

**Diagnose.** Crânio caracterizado por rostro longo, alto e muito comprimido lateralmente. Os quadrados são dirigidos perpendicularmente para baixo e um pouco para trás. A narina externa é única e terminal. Fenestra anterorbital inexistente. As órbitas são dirigidas lateralmente. A fenestra infra-temporal é separada da órbita por uma barra pós-orbital delgada, não esculpida e pouco deprimida. O quadrado é fixo e a face látero-temporal do crânio é escavada da

“maneira crocodiliana” (Price, 1945). A fenestra supra-temporal é ampla e mais longa que larga, sendo aproximadamente do tamanho da órbita. Os ossos nasais estendem-se anteriormente até à narina. Não é possível verificar, no holótipo, a existência de um osso palpebral, no entanto muito provavelmente este elemento deveria estar presente. A superfície do crânio é esculpida irregularmente, não apresentando a ornamentação em pequenas depressões, típica de eussuquianos. Entre pré-maxilar e maxilar existe uma profunda reentrância (fossa diastemática) que recebe um grande caniniforme mandibular. O pálate secundário é semelhante ao encontrado em mesoeucrocodilianos, composto de maxilas e palatinos. A porção palatina é tubular e situada entre as fenestras sub-orbitais (fenestras palatinas).

A mandíbula é muito robusta e alta, sua sínfise sendo reforçada. Os espleniais, muito desenvolvidos, unem-se em sutura na sínfise mandibular. A fenestra mandibular, entre angular, surangular e dentário, é grande. O processo retro-articular é forte e expande-se mesialmente.

As narinas internas (coanas), situadas no bordo posterior dos palatinos, abrem-se largamente para trás e acima. Seus bordos anteriores estão situados um pouco antes dos bordos posteriores das fenestras palatinas. Seus bordos laterais são formados em grande parte pelos ectopterigóides, os quais se encontram muito expandidos. Seus bordos posteriores e mesiais são constituídos pelos pterigóides.

Os pterigóides são unidos por sinóstose, formando uma ampla chapa que se estreita anteriormente em uma barra, que separa as narinas internas. Não participam do “pálate secundário” e não participam dos bordos das fenestras palatinas, sendo excluídos pela expansão dos ectopterigóides (modificado de Price, 1945).

Baseado no número de alvéolos, este táxon possui um total de trinta e oito dentes, a maioria não preservada. Enquanto na maxila a margem alveolar é quase paralela, a mandíbula mostra uma constrição, com a porção mais estreita no nível do sétimo alvéolo dentário. Em cada lado a dentição é formada por quatro dentes pré-maxilares, cinco maxilares e dez mandibulares. O tamanho destes dentes varia tremendamente, sendo o terceiro dente maxilar, e o quarto do dentário, os maiores (caniniformes hipertrofiados). Em contrapartida o primeiro dente maxilar, e o terceiro do dentário, são os menores. Todos os dentes tendem a uma maior convexidade na superfície labial, que na lingual. Muitos dos dentes do holótipo estão fragmentados em diferentes partes, no entanto todos exibem carenas serrilhadas (Riff & Kellner,

2001). “Os dentes são comprimidos lateralmente, e suas quilhas anteriores e posteriores são finamente serrilhadas, aspecto de dentes de dinossauros carnívoros. As raízes são do tipo crocodiliano” (Price, 1945).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** *Baurusuchus pachecoi* foi comparado por Price (1945) com *Sebecus icaeorhinus* Simpson, 1937. No entanto Price (1945), apesar de apontar similaridades entre os gêneros, manteve uma postura neutra quanto sua sistemática. Nesta contribuição (Price, 1945) consta a seguinte afirmação: “*Baurusuchus* é tão distinto dos “Mesosuchia” conhecidos que qualquer comparação se torna desnecessária na presente nota”.

Colbert (1946) inclui Baurusuchidae, juntamente com Sebecidae Simpson (1937), na então Subordem Sebecosuchia Simpson, 1937. Gasparini (1972) rebaixa o clado Sebecosuchia, constituído por Baurusuchidae e Sebecidae, para o nível de infraordem, contida na “Subordem Mesosuchia”.

Walker (1970) insere *Baurusuchus*, juntamente com Pedeticosauria e Hallopoda, na Infraordem Paracrocodylia, a qual é erigida para conter os morfótipos essencialmente cursoriais. Apresenta como algumas características diagnósticas do grupo crânio alto na região posterior, larga fenestra temporal superior, quadrado pouco inclinado, presença de fossa-diaستمática.

Considerando-se características gerais e definições abrangentes (Colbert, 1946; Gasparini 1972, 1981) a monofilia de Sebecosuchia se mostrava implícita. Clark (1986) foi o primeiro a testar esta hipótese, neste trabalho a monofilia do grupo se suportando.

Dois anos mais tarde Benton & Clark (1988) revisam a sistemática dos crocodylomorfianos, sendo estabelecida de maneira razoável, de modo que as modificações posteriores têm sido feitas especialmente no âmbito de grupos internos mais específicos. Benton & Clark (1988) propõem uma nova classificação e criam o termo Metasuchia, que inclui morfótipos mesoeucrocodylios anfíbios e terrestres, onde *Baurusuchus* seria incluso. Também consideram Sebecosuchia como agrupamento parafilético, estando *Baurusuchus* mais relacionado com o gênero europeu *Lybicosuchus*. *Sebecus* por outro lado se mostrou mais próximo das linhagens neossuquianas, agrupamento abrangendo formas aquáticas e semi-aquáticas morfologicamente próximas a Eusuchia.

Clark (1994), e mais recentemente Larsson & Sues (2007), consideram Sebecosuchia merofilético. No entanto a enorme maioria dos trabalhos cladísticos filogenéticos, subseqüentes a Gasparini (1972), suportam Sebecosuchia como um agrupamento verdadeiro (Gasparini *et al.* 1991,1992; Ortega *et al.*, 1996; Buckey & Brochu, 1999; Buckey *et al.*, 2000; Ortega *et al.*, 2000; Sereno *et al.*, 2001; Ávilla, 2002; Tykoski *et al.*, 2002; Pol, 2003; Carvalho *et al.*, 2005; Company *et al.*, 2005; Turner & Calvo, 2005). No entanto a maioria destas contribuições não enfocava diretamente a filogenia de Sebecosuchia, sendo que em suas análises constavam poucas espécies sebecossuquianas, majoritariamente *Baurusuchus* e *Sebecus*.

Andrade (2005), em sua Dissertação de Mestrado, que enfoca revisões sistemática e taxonômica dos “Notosuchia”, observa que sebecidos e baurussúquidos, incluindo *Baurusuchus pachecoi* e *Stratiosuchus maxhechti*, como representantes da Família Baurusuchidae, não formam uma unidade monofilética. No entanto, como dito anteriormente, as análises de Andrade (2005) se focam em outro agrupamento metassuquiano, “Notosuchia”, que se mostrou claramente parafilético.

**Referências disponíveis.** Simpson, 1937; Price, 1945; Colbert, 1946; Arid *et al.*, 1962; Walker, 1970; Gasparini 1972, 1981; Clark 1986, 1994; Benton & Clark, 1988; Mezzalira, 1989; Bertini *et al.* 1991, 1993, 1999; Brandt Neto *et al.*, 1991; Bertini 1993, 1994, 2000, 2002; Manzini *et al.*, 1996; Ortega *et al.* 1996, 2000; Gomani, 1997; Buckley *et al.*, 2000; Campos *et al.*, 2001; Riff & Kellner, 2001; Sereno *et al.*, 2001; Wilson *et al.*, 2001; Ávilla 2002, 2003, 2004; Tykoski *et al.*, 2002; Pol, 2003; Arruda-Campos *et al.*, 2004; Vasconcellos *et al.*, 2004; Andrade, 2005; Carvalho *et al.*, 2005; Company *et al.*, 2005; Pol & Apesteguia, 2005; Turner & Calvo, 2005; Turner, 2006; Larsson & Sues, 2007.

#### **VIII.4.2- *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho, Arruda Campos & Nobre, 2005**

**Holótipo.** MPMA 62-0001-02 (*Fig. 39*), crânio e mandíbula. Depositado no MPMA, Cidade de Monte Alto, Estado de São Paulo, Brasil.

**Hipodigma.** Elementos pós-cranianos associados ao holótipo.

**Etimologia.** Espécie “*salgadoensis*”, referente à Cidade de General Salgado (Noroeste do Estado de São Paulo), de onde provém o espécimen tipo.

**Estado dos materiais e disponibilidade.** Holótipo bem preservado. No momento não há informações sobre elementos pós-cranianos. Estudos estariam em andamento.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Fazenda Buriti, Distrito de Prudêncio e Morais, Cidade de General Salgado, Noroeste do Estado de São Paulo, Brasil. 20° 33' 57,23" S e 50° 28' 03,97"W. Formação Adamantina da Bacia Bauru. A litologia é composta por arenitos finos avermelhados (Carvalho *et al.*, 2005).

**Idade.** Cretáceo Superior.

**Tamanho.** Animal de grandes proporções, ultrapassando os 3m de comprimento quando adulto. Crânio medindo 43cm, entre côndilo occipital e extremidade do rosto.

**Diagnose.** Crânio longo e rosto comprimido lateralmente. Teto craniano um pouco deprimido em relação à margem dorsal do rosto. Ocorre pequena e elíptica fenestra ântero-orbital no maxilar, alinhada com o bordo superior da órbita. Há outra pequena depressão arredondada no jugal esquerdo. Órbitas elipsóides e lateralmente posicionadas. Cada órbita está protegida em seu bordo superior por dois ossos supra-orbitais (palpebrais). Entre estes há pequena fenestra elíptica, com eixo principal perpendicular ao crânio.

Fenestras supra-temporais grandes e triangulares, pouco maiores que as órbitas. Suas margens, em contato com os parietais, se encontram convexas, mas retilíneas na margem oposta. Limites da fenestra supra-temporal ultrapassando limites da fenestra infra-temporal, alcançando a margem posterior do crânio. Fenestras infra-temporais quadrangulares, separadas das órbitas por finas e aplainadas barras pós-orbitais.

Ocorre uma grande redução no número de dentes: quatro no pré-maxilar, cinco no maxilar e dez em cada ramo mandibular (dentário). A série dentária, tanto mandibular como maxilar, finalizam-se anteriormente a fenestra ântero-orbital.

Superfície do crânio esculpida por fossetas e sulcos vermiformes. Na extremidade anterior do rosto se abrem as narinas externas, frontalmente orientadas e separadas por delgada barra óssea. Nasais participam das margens das narinas externas, projetando de seus extremos anteriores fina lâmina óssea, que produz parede inter-narial, dividindo o canal nasal em duas narinas. Este septo contata uma projeção dorsal do pré-maxilar. Posteriormente os nasais encontram o pré-frontal por duas finas projeções laterais.

O contato entre pré-maxilar e maxilar produz lateralmente fossa diastemática, de formato clavado, abrigando grande caniniforme mandibular, o quarto dente do dentário.

Supra-orbital duplo. Palpebrais anterior e posterior, externos às órbitas, cobrindo sua região superior. Pré-frontal triangulóide e mais elevado em relação a nasais e frontal. Frontal fundido, triangular e margeado por pré-frontais, palpebrais anteriores, parietais e pós-orbitais. Área do frontal deprimida em relação ao bordo posterior do pré-frontal.

Parietais estreitos e trirradiados, participando das margens internas das fenestras supra-temporais. Estão em posição mais elevada em relação ao frontal. Quadrado-jugal verticalizado e longo, com processo ascendente que delimita a margem posterior da fenestra infra-temporal. Quadrado também verticalizado, na mesma angulação do quadrado-jugal, com dois côndilos terminais dispostos além do nível do côndilo occipital.

O quadrado contata quadrado-jugal, esquamosal, basisfenóide e processo para-occipital do exoccipital. A superfície troclear se expõe pôstero-ventralmente. O supra-occipital tem forma romboidal, contatando parietal, esquamosal e exoccipital. Este apresenta projeção dorso-medial que alcança o teto craniano, separando parietais da margem posterior do crânio. Exoccipitais limitam a margem superior do forâmen magnum e se estendem lateralmente, para formarem os processos para-occipitais, que contatam o quadrado. Cada exoccipital forma um processo para-occipital. O côndilo occipital é arredondado e relativamente grande, limitando a margem ventral do forâmen magnum.

Mandíbula alta, levemente projetada frontalmente e expandida anteriormente. Espleniais participam da sínfise-mandibular. Contorno externo da mandíbula reto, em vista lateral, mostrando quase a mesma altura ao longo da extensão longitudinal. Mandíbula menos esculpida que o teto craniano. Dentário formando a maior parte da mandíbula, com dez dentes. Extremidade anterior ultrapassada pelo pré-maxilar, a região anterior relativamente achatada, suportando seis dentes de seção cônica.

O maior dente mandibular, o quarto, se abriga na fossa diastemática presente entre pré-maxilar e maxilar. Posteriormente o dentário apresenta uma constrição, no nível do terceiro dente maxilar, verticalizada e comprimida lateralmente. Ocorrem mais quatro dentes cônicos de tamanhos variados, os dois últimos, nono e décimos, os maiores.

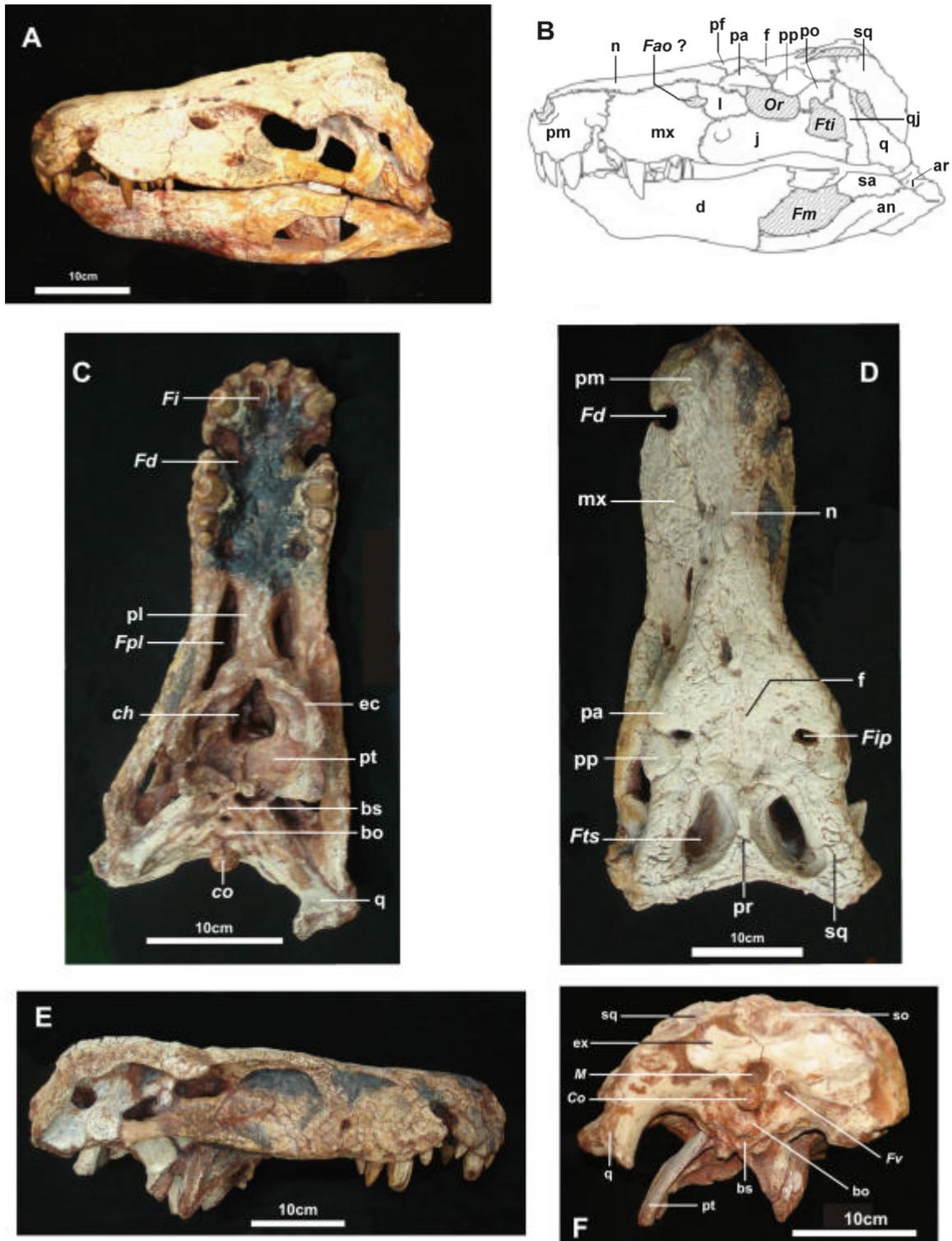


Figura 39. *Baurusuchus salgadoensis*. A - holótipo MPMA 62-0001-02 em vista lateral esquerda; B - esquema de vista lateral esquerda (Carvalho *et al.*, 2005); C - vista palatal do plastótipo; D - vista dorsal do plastótipo; E - vista lateral direita do plastótipo; F - vista occipital de plastótipo.

O dentário se estende para além dos limites anteriores da fenestra mandibular. A superfície ventral do dentário apresenta uma longa sínfise mandibular, que segue para além dos níveis dos quarto ou oitavo dentes do dentário.

Há poucos dentes mandibulares com serrilhamento em suas carenas.

A fenestra mandibular é muito ampla, localizada na mesma direção de órbita e fenestra infra-temporal, contudo sua margem posterior se estende além dos limites posteriores da fenestra infra-temporal.

Angular bastante longo, com superfícies dorsais e ventrais quase alinhadas com os contornos do restante anterior da mandíbula. Posteriormente angular reto, com suave ascendência que forma o processo pós-articular. Surangular levemente convexo na região da órbita, compondo o limite superior da fenestra mandibular e margeando dentário, angular e articular. Sutura surangular/angular reta e vertical. Articular esquerdo quase completo, sua superfície glenóide com duas distintas fossas para articulação dos côndilos dos quadrados. Há largo processo retro-articular, com superfície côncava, alinhado com a margem superior do surangular (Carvalho *et al.*, 2005).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** Carvalho *et al.* (2005) atribuem o espécimen a *Baurusuchus* Price (1945), devido ao padrão craniano, mas a osteologia definindo-o como nova espécie. Pela publicação recente do material, e semelhança com *Baurusuchus pachecoi*, não há trabalhos que tratam de filogenia e sistemática de *B. salgadoensis*.

**Referências disponíveis.** Arruda-Campos *et al.* (2004); Carvalho *et al.* (2005).

#### **VIII.4.3- *Cynodontosuchus rothi* Woodward, 1896**

**Holótipo.** M.L.P. 64-IV-16-25 (205) (Fig. 40) fragmento de rostro e mandíbula unidos por oclusão; depositado no MLP, Cidade de La Plata, Argentina.

**Hipodigma.** Não há outros espécimens.

Os restos que Woodward (1896) atribuiu ao esqueleto pós-craniano de *Cynodontosuchus rothi* não foram encontrados na coleção do Museo de La Plata (Gasparini, 1972).

A presença de *Cynodontosuchus* foi mencionada para a Formação Vila-Vila, Cretáceo Superior da Bolívia por Buffetaut (1980), no entanto este material não foi ainda estudado com maior detalhamento, sendo mais provável pertencer a um outro crocodilomorfo zifodonte do Paleoceno.

**Etimologia.** Gênero *Cynodontosuchus*, referente à disposição dos dentes caniniformes no rostró. Espécie *rothi*, em homenagem ao Sr. Santiago Roth, descobridor do exemplar.

**Estado dos materiais e disponibilidade.** Holótipo levemente fragmentado, mas em bom estado de preservação. No entanto nenhum dos dentes se encontra completo nem preservando o esmalte, razão pela qual é impossível se observar se ocorrem crenulações e/ou serrilhamentos nas carenas destes dentes.

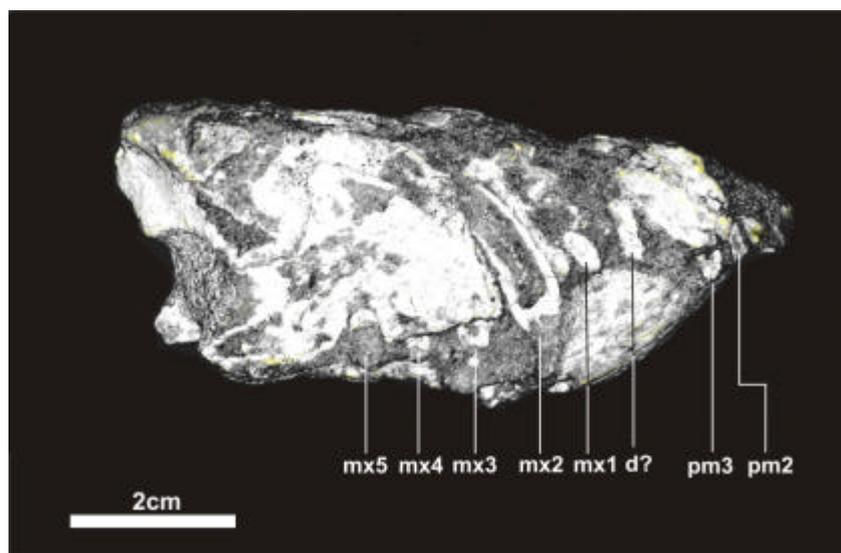


Figura 40. *Cynodontosuchus rothi* M.L.P. 64-IV-16-25 (205), vista lateral direita.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Localidade de Paso del Sapo, margem esquerda do Rio Pichi Picún Leufú, próximo a sua desembocadura no Rio Limay. Formação Pichi Picún Leufú, parte superior do Grupo Neuquén, Província de Neuquén, Argentina.

**Idade.** Cretáceo Superior (Coaniaciano - Santoniano).

**Tamanho.** Rostro curto, medindo cerca de 7,7cm de comprimento, da extremidade anterior do rostró ao bordo anterior da órbita. Altura do maxilar, no nível do terceiro dente do maxilar, 2cm.

**Diagnose.** Crocodilomorfo de rostró curto e bastante comprimido lateralmente, sem fenestras ântero-orbitais. Maxilares e mandíbulas com um dente hipertrofiado em cada, segundo dente do maxilar e quarto dente do dentário. Número de dentes

reduzido (Gasparini, 1972). Pré-maxilares contendo três dentes e presença de cinco dentes nos maxilares, que diferem entre si por forma e tamanho.

Os ramos mandibulares são estreitos e altos. Na região da sínfise mandibular se distinguem duas regiões, uma posterior curta e proporcionalmente plana, e outra anterior expandida, elevada no nível dos pré-maxilares. No extremo anterior da mandíbula se distingue um dente pequeno que se encaixa em um diastema entre primeiro e segundo dentes do pré-maxilar. Ocorre um caniniforme hipertrofiado, menos hipertrofiado quando comparado com o segundo dente do maxilar, supostamente o quarto do dentário, se alojando em uma fossa diastemática entre pré-maxilar e maxilar.

**Interpretação sistemática na bibliografia.** Roth (1888) extraiu, do que se conhecia como “Estratos con Dinosaurios”, de Neuquén, Argentina, abundantes restos de uma fauna que incluía testudinos, ofídios, crocodilomorfianos e dinossauros.

Woodward (1896) revisou o material correspondente aos restos crocodilianos, descobrindo duas novas espécies de “Mesosuchia”: *Notosuchus terrestris* e *Cynodontosuchus rothi*. Reconhecia certas semelhanças entre as duas, sem no entanto as atribuir à família alguma em específico. Posteriormente Dollo (1924) propôs a Família Notosuchidae para incluir o material descrito por Woodward (1896). Mook (1934) inclui *Cynodontosuchus*, juntamente com *Notosuchus*, *Uruguaysuchus*, e *Libycosuchus*, na Família Notosuchidae. Simpson (1937) põe em dúvida a relação entre *Notosuchus* e *Cynodontosuchus*. Finalmente Price (1954, 1959) considerou os gêneros distintos, como integrantes de famílias igualmente diferentes, *Notosuchus* pertencendo à Família Notosuchidae e *Cynodontosuchus* pertencente à Baurusuchidae.

Gasparini (1972) considera *Cynodontosuchus* um baurussúquido, no entanto aponta diferenças com *Baurusuchus* como maxila de *Baurusuchus* contendo sete dentes, enquanto *Cynodontosuchus* possui somente cinco; os três dentes pré-maxilares de *Cynodontosuchus* são de tamanho similar, enquanto em *Baurusuchus* o segundo dente do pré-maxilar é ligeiramente maior; *Cynodontosuchus* possui o segundo dente maxilar hipertrofiado, seguido de um terceiro dente maxilar de dimensões muito menores, que não ocorrem em *Baurusuchus*.

Gasparini (1972) finaliza seu comentário com a afirmação de que “o achado de novos restos determinará se as diferenças anotadas são suficientes para

considerar os gêneros diferentes ou se são espécies distintas do mesmo gênero. Nesta hipótese *Cynodontosuchus* seria o gênero sênior".

Antunes (1975), em sua descrição de *Iberosuchus macrocon*, considera *Cynodontosuchus* um Baurusuchidae, sem discutir sua sistemática.

Gasparini (1984) e Buffetaut (1980, 1982) concordam com a opinião de que os especializados *Baurusuchus*, e os animais da Família Sebecidae, provavelmente derivaram de formas mais gerais precedendo *Baurusuchus* e *Cynodontosuchus*. Gasparini (1996) e Gasparini *et al.* (1992) consideram provável que *Cynodontosuchus* e *Baurusuchus* sejam cogenéricos.

Wilson *et al.* (2001), Riff (2003) e Carvalho *et al.* (2005), nas respectivas descrições de *Pabwehswi pakistanensis*, *Stratiosuchus maxhechti* e *Baurusuchus salgadoensis*, consideram estes, juntamente com *Cynodontosuchus rothi* e *Baurusuchus pachecoi*, como pertencentes a Baurusuchidae.

Não há, até o presente, trabalhos que incluam *Cynodontosuchus* em análises cladísticas de âmbito filogenético.

**Referências disponíveis.** Woodward, 1896; Simpson, 1937; Price 1954, 1959; Gasparini 1972, 1981, 1984, 1996; Antunes, 1975; Buffetaut, 1980; Gasparini *et al.*, 1992; Wilson *et al.*, 2001; Riff, 2003; Carvalho *et al.*, 2005.

#### **VIII.4.4- *Stratiosuchus maxhechti* Campos, Suarez, Riff & Kellner, 2001**

**Holótipo.** DGM-1477-R (*Fig. 41*) esqueleto quase completo, com crânio, mandíbula parcialmente preservada, grande parte da coluna vertebral (exceto parte da cauda) e membros. Depositado no MCT-DNPM, Cidade do Rio de Janeiro, Brasil.

**Hipodigmas.** Topotipo MCT 1714-R, depositado juntamente com o holótipo.

URC R.73 (*Fig. 42*), depositado na UNESP *Campus* Rio Claro, Rio Claro, Brasil.

**Etimologia.** Gênero composto da palavra grega *stratiotes*, significando gladiador; e *souchus*, derivação grega do nome egípcio para o deus ântropo-zoomorfo com cabeça de crocodilo. O termo é masculino em gênero. Espécie *maxhechti*, homenagem ao Sr. Max H. Hecht, "que forneceu grandes contribuições ao estudo da Paleontologia de Vertebrados, especialmente dos crocodilomorfos" (Campos *et al.*, 2001).

**Estado dos materiais e disponibilidade.** Todo o esqueleto do holótipo foi recuperado (exceto parte da cauda), apresentando-se parcialmente articulado. DGM-

1477-R está muito bem preservado, não havendo distorções dos ossos e ocorrendo uma deformação muito restrita. Apresenta-se íntegro em vistas dorsal e lateral esquerda, com sua porção direita posterior parcialmente preservada. A região ventral apresenta-se erodida, com as projeções ventrais da caixa craniana sendo rebaixadas ao plano do pálato secundário. Os ossos foram permineralizados, apresentando coloração branca, uma característica comum aos vertebrados fósseis do Grupo Bauru (Bertini, 1993; Riff, 2003). Os limites entre os ossos são difíceis de delinear, visto que as suturas são densamente justapostas. Estas feições indicam que o espécimen em questão representa um animal adulto.

MCT 1714-R consiste de dois fêmures incompletos extras, que apresentam as mesmas características e dimensões dos fêmures do holótipo, indicando pertencerem ao mesmo táxon. Entre os demais elementos do esqueleto não há evidências de um outro indivíduo além desses fêmures.

URC R.73 é material composto por um crânio quase completo, exceto pela região rostral, articulado com um fragmento posterior da mandíbula esquerda. Infortunadamente o exemplar sofreu forte deformação. A região rostral está perdida, porém a porção dorsal posterior encontra-se bem preservada, onde é possível observar a característica fenestra supra-temporal, assim como os ossos do teto craniano. Talvez a maior contribuição deste novo espécimen seja a boa preservação das coanas (narinhas internas), estrutura que não se encontra preservada no crânio do holótipo. Quando comparado em tamanho ao holótipo é possível concluir que URC R.73 fosse um animal juvenil sub-adulto (Pinheiro *et al.*, 2005).

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Afloramento no perímetro urbano de Irapuru (21° 34'S; 51° 21'O), Estado de São Paulo, Brasil. O fóssil foi preservado em arenitos grossos de cor esbranquiçada, Formação Adamantina na região de Presidente Prudente, Álvares Machado e Ibirá, Estado de São Paulo, Brasil, Grupo Bauru da Bacia Bauru. Análises de microfósseis sugerem idade Cretáceo Superior, pós-Cenoniano a pré-Campaniano (Dias-Brito *et al.*, 1998). No entanto análises baseadas em ostrácodos apontam para uma idade Campaniano a Maastrichtiano inferior (Gobbo-Rodrigues *et al.*, 1999).

**Localidades adicionais.** URC R.73 provém de arenitos avermelhados da Formação Adamantina, Bacia Bauru, arredores da Cidade de Monte Alto, região Central do Estado de São Paulo, Brasil. Idade Cretáceo Superior (Campaniano - Maastrichtiano).

**Tamanho.** Quanto ao porte, *Stratiotosuchus* atingia grandes dimensões quando comparado à maioria dos Crocodylomorpha (Riff, 2003). Comprimento craniano do holótipo, distância da margem posterior do teto craniano ao ápice do rostró: 45,3cm. Distância entre as margens dorsais das órbitas: 13,3cm.

**Diagnose.** Baurusuchidae com as seguintes autapomorfias: desenvolvido flanco lateral no jugal; marcada depressão na superfície pôstero-dorsal do frontal; margens laterais das maxilas infladas.

O crânio destaca-se pela robustez de sua construção, pela compressão lateral sofrida principalmente por rostró e dentição, além da pesada ornamentação dos ossos dérmicos. Em vista dorsal seu rostró é estreito, com uma leve constrição na porção posterior das maxilas. Esta constrição é um produto do abaulamento (expansão lateral) da parede das maxilas em sua porção anterior, produzido pelo acomodamento das bases dos terceiros grandes dentes maxilares. Ainda em vista dorsal, entre as maxilas e pré-maxilas, há uma considerável constrição (fossa diastemática) devido à presença de um amplo sulco nas laterais do crânio, na região de sutura entre estes dois ossos, onde aloja-se o maior dente mandibular quando em oclusão.

As margens labiais das maxilas são fracamente festonadas, não apresentando o festonamento típico dos crânios de Eusuchia. A pré-maxila é um osso curto que suporta somente três dentes. A maxila possui um formato retangular, com sua superfície lateral essencialmente vertical, formando a maior parte lateral do rostró. Baseado no número de alvéolos existem somente cinco dentes maxilares. Todos os dentes preservados tendem a ser comprimidos lateralmente, com suas carenas finamente serrilhadas, na condição zifodonte.

As narinas externas estão separadas por um pequeno septo ósseo. Estão posicionadas fronto-dorsalmente, localizadas em uma área ligeiramente deprimida do pré-maxilar. O nasal é um elemento longo, que participa do bordo posterior das narinas externas.

O lacrimal possui forma sub-triangular, elemento suavemente côncavo, formando os bordos anterior e ântero-dorsal da órbita. Em *Stratiotosuchus*, além de um palpebral (supra-orbital) posterior, há um palpebral anterior parcialmente fundido ao pré-frontal. Por esta razão não é possível definir precisamente a extensão posterior da superfície dorsal do pré-frontal, sendo que este provavelmente não forma a margem dorsal das órbitas.

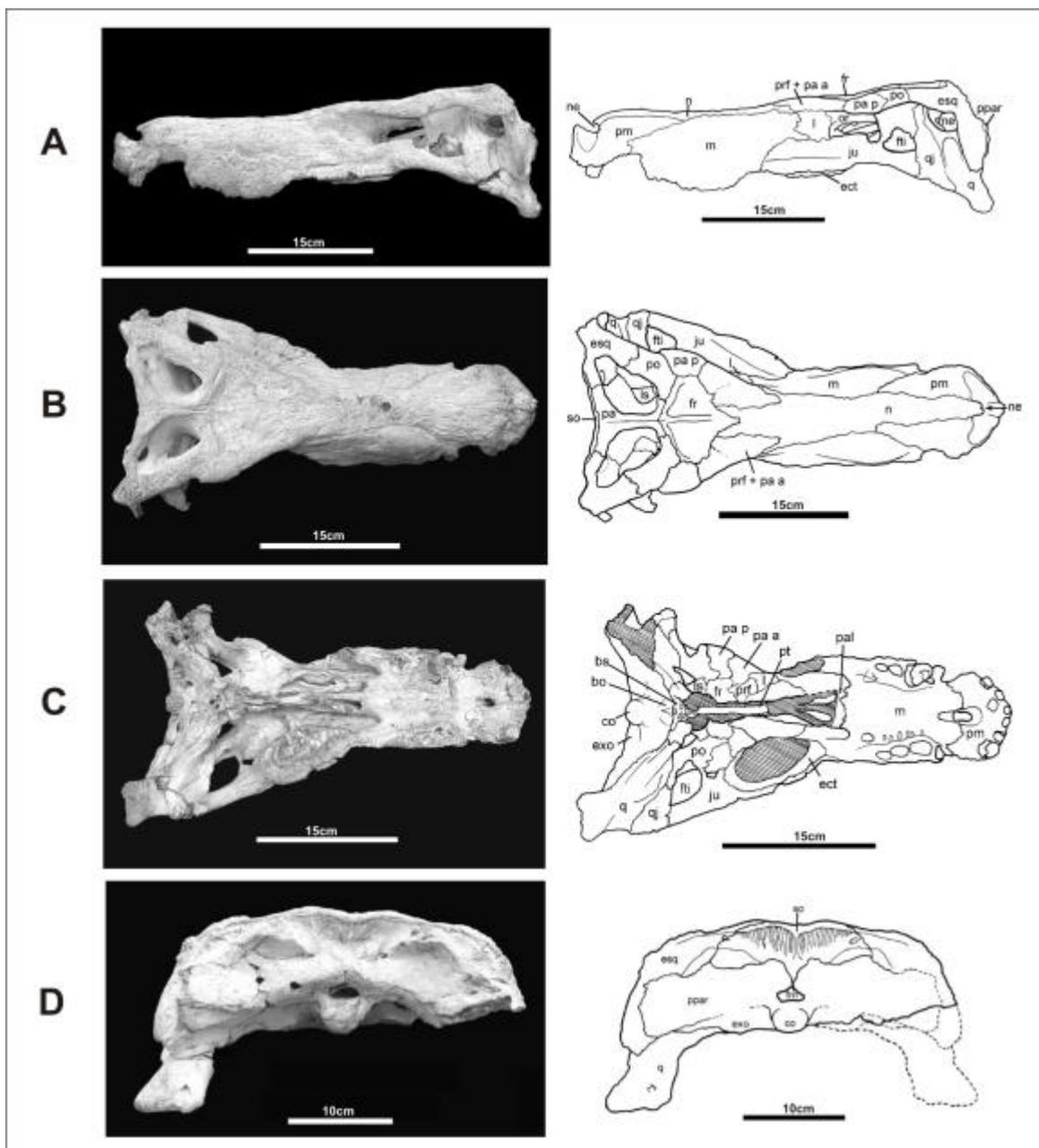


Figura 41. *Stratiotosuchus maxhechti* DGM-1477-R. A - vista lateral esquerda; B - vista dorsal; C - vista palatal; D - vista occipital (cortesia de Douglas Riff).

A órbita possui um formato retangular e constitui o maior orifício craniano. A fenestra supra-temporal é ampla e com formato piriforme. A fenestra infra-temporal possui formato sub-triangular, sendo menor que a supra-temporal. Os frontais estão fortemente fusionados, formando um elemento amplo, mostrando uma pronunciada área deprimida em sua porção posterior. O contato frontal com parietais é retilíneo.

Os parietais são estreitos e possuem, cada um, uma crista central. O quadrado-jugal é alongado, formando a margem posterior da fenestra infra-temporal. O quadrado direciona-se pôstero-ventralmente, mostrando uma pronunciada ranhura para fixação da musculatura adutora da mandíbula. Ventralmente destaca-se pela concavidade do seu pálato, tanto na pré-maxila quanto na maxila.

A porção rostral do crânio é bastante alta, comprimida lateralmente, mas não tanto quanto em outras espécies de crocodylomorfos de crânios altos, como *Baurusuchus* e *Sebecus*. Devido a esta feição, o teto craniano é contínuo à margem dorsal do rostro, sem o marcado declive presente entre as porções anterior e posterior do crânio, típico das espécies viventes, de crânios comprimidos dorso-ventralmente. Também é moderadamente longa, sendo a proporção rostro/comprimento do crânio aproximadamente 0,64.

Como comprimento do crânio considera-se aqui a distância cêndilo occipital/ápice do rostro, e como rostro toda a porção do crânio anterior às órbitas. A proporção comprimento do rostro/comprimento do crânio em *Baurusuchus pachecoi* é 0,57, porém neste espécimen falta a porção da pré-maxila, anterior a narina externa, sendo este valor um pouco inferior à medida real.

Ao contrário da região rostral, a caixa craniana de *Stratiotosuchus* é bastante expandida lateralmente, como nas espécies viventes. Na região posterior pode-se destacar que o cêndilo occipital situa-se atrás do plano vertical dos processos paraoccipitais, com a placa do basioccipital apontando ventralmente. As superfícies dos ossos dérmicos são densamente ornamentadas com cristas e sulcos irregulares, não apresentando as pequenas concavidades típicas das ornamentações dos ossos dérmicos em Eusuchia. No caso das pré-maxilas e maxilas, a ornamentação se mantém inclusive na superfície palatal (Campos *et al.*, 2001; Riff, 2003). A região das coanas possui um formato romboidal, relativamente ampla e encontra-se limitada pelos palatinos, ectopterigóides e pterigóides (Pinheiro *et al.*, 2005).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** Os poucos trabalhos que discutem a posição sistemática de *Stratiotosuchus* o consideram como um Metasuchia da Família Baurusuchidae, compartilhando várias apomorfias com *Baurusuchus* (Campos *et al.*, 2001; Riff, 2003; Arruda-Campos *et al.*, 2004; Carvalho *et al.*, 2005).

Em Ávilla (2002) *Stratiotosuchus* foi incluído em uma análise cladística de caráter filogenético; onde compartilha monofilia com *Baurusuchus*, ambos inclusos na Família Baurusuchidae. No entanto este trabalho é prévio a Riff (2003), que

descreve morfologicamente o crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*. Campos *et al.* (2001) consiste em uma descrição preliminar do espécimen, onde algumas características, especialmente com relação à osteologia de lacrimais, pré-frontais e palpebrais (anteriores e posteriores), foram equivocadamente tratadas.

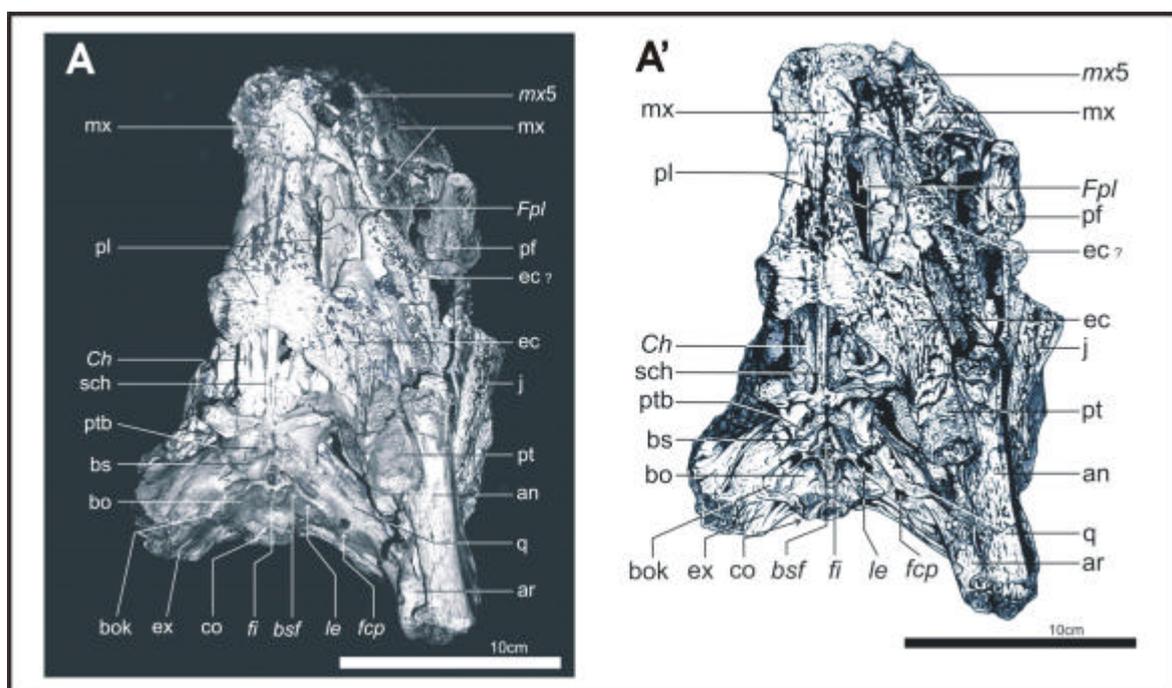


Figura 42. *Stratiotosuchus maxhechti* URC R.73. Vista palatal (A - foto, A' - desenho).

**Referencias disponíveis.** Campos *et al.*, 2001; Ávilla, 2002; Riff, 2003; Arruda-Campos *et al.*, 2004; Carvalho *et al.*, 2005; Pinheiro *et al.*, 2005.

#### VIII.4.5 - *Pabwehshi pakistanensis* Wilson, Malkani & Gingerich, 2001

**Holótipo.** GSP-UM 2000 (Fig. 43), rostró isolado contendo pré-maxilares completos e porções de maxilares, nasais, vômer, dentários e esplenial direito; depositado na coleção do GSP, Quetta, Paquistão.

**Hipodigma.** U.M. 14127, plastótipo, depositado na coleção do UM, Estados Unidos da América.

**Etimologia.** Gênero *Pab*, nome da formação à qual este crocodiliforme foi encontrado; *wehshi*, nome indu para besta. Espécie: *pakistanensis*, referência ao país de origem.

**Estado dos materiais e disponibilidade.** Holótipo em boas condições de preservação, provavelmente um animal adulto.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Encontrado em Dhaola Range, próximo à Vila de Vitakri, Leste da Província do Baluquistão, Paquistão. Depósitos fluviais da Formação Pab. Litologia composta por arenitos marron-avermelhados, matriz composta por siltitos na base e lamitos próximos ao topo. Sedimentação de bancos de areia, exibindo fina granulação em direção ao topo, com arenitos mal selecionados, com progressivo aumento na granulação em direção ao leito. Suas feições exibem estratificações cruzadas.

**Idade.** Considerada como Maastrichtiano, Cretáceo Superior.

**Tamanho.** Fragmento rostral do holótipo com cerca de 9cm de comprimento, sendo a altura do rosto, ao nível do segundo dente do maxilar, 6,95cm. Crocodiliforme de proporções medianas.

**Diagnose.** Metasuchia dividindo com *Baurusuchus* as seguintes apomorfias: reduzida porção anterior do rosto, retendo somente três dentes pré-maxilares, o terceiro deles hipertrofiado e sobrepondo o dentário; primeiro dente do maxilar reduzido e posicionado na margem posterior da fossa diastemática, formada por pré-maxilar e maxilar; segundo dente maxilar caniniforme e hipertrofiado.

*Pabwehshi pakistanensis* é caracterizado pelas autapomorfias: primeiro dente do pré-maxilar inserido em posição fronto-dorsal, alvéolo em posição mais dorsal quando comparado com os demais da série do pré-maxilar; presença de proeminente lobo no pré-maxilar, que se projeta sobre as aberturas das narinas externas; presença de um divertículo no canto pôstero-dorsal das narinas externas; sexto dente mandibular apresentando-se como caniniforme hipertrofiado; quarto e quinto dentes do dentário reduzidos; presença de uma segunda fossa diastemática posicionada logo após o segundo dente do maxilar. Diagnose original de Wilson *et al.* (2001).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** Baseados nos caracteres diagnósticos de rosto e dentição, Wilson *et al.* (2001) sugerem a inclusão de *Pabwehshi* na Família Baurusuchidae, até então composta pelos gêneros *Baurusuchus* e *Cynodontosuchus*. Carvalho *et al.* (2005), em sua descrição de *Baurusuchus salgadoensis*, considera válido o clado Baurusuchidae e igualmente válida a inclusão de *Pabwehshi* nesta família. As análises cladísticas realizadas por Turner & Calvo (2005) fornecem fraco suporte para o clado Baurusuchidae, que neste trabalho inclui

*Baurusuchus*, *Bretesuchus* e *Pabwehshi*. No entanto, poucos trabalhos até o momento tratam de *Pabwehshi*.

**Referências disponíveis.** Wilson *et al.*, 2001; Riff, 2003; Carvalho *et al.*, 2005; Turner & Calvo, 2005.

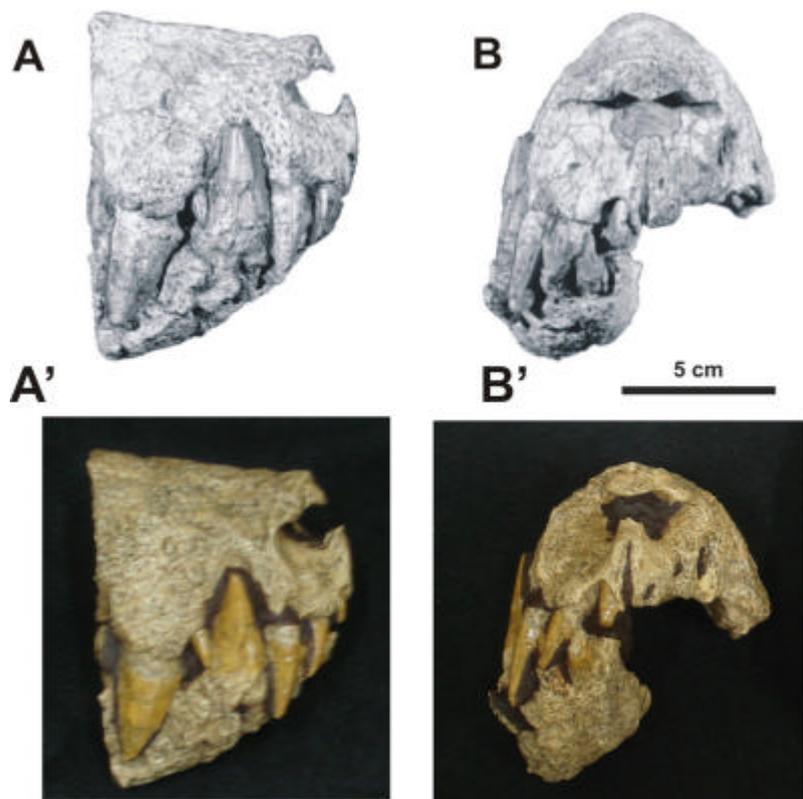


Figura 43. *Pabwehshi pakistanensis*, em cima foto do holótipo GSP-UM 2000, abaixo, foto de plastótipo. A e A' - vistas laterais direitas; B e B' - vistas frontais (extraído de Wilson *et al.*, 2001; réplica fotografada no IGEO-UFRJ).

## IX- TAXONOMIA E SISTEMÁTICA DOS SEBECOSSUQUIANOS FORMALMENTE DESCRITOS, SEM FAMÍLIAS DEFINIDAS

### IX.1 - *Iberosuchus macrodon* Antunes, 1975

**Holótipo.** Parte anterior do rosto e dentes isolados (*Fig. 44*). Sem número de catálogo. Rosto depositado no Museu dos Serviços Geológicos de Portugal, Cidade de Lisboa, Portugal. Dentes isolados se encontram no Instituto Provincial de Paleontologia de Sabadell, Escuela Industrial, Cidade de Sabadell, Espanha.

**Hipodigma.** STUS 349 (*Fig. 45*); STUS 13071 (*Fig. 45*); STUS; 1259, depositados na “Sala de las Tortugas” da Universidad de Salamanca. Província de Salamanca, Espanha. Outros remanescentes crocodilomorfianos, dubiamente identificados como *Iberosuchus macrodon*, foram encontrados através da Península Ibérica, Europa. No entanto estes restos não foram publicados, quando muito foram mencionados. Dentes isolados, que não se sabe ao certo se pertencem a *Iberosuchus*, ou ao gênero eussuquiano *Pristichampsus*, se encontram na coleção privada da Universidad de Salamanca, Província de Salamanca, Espanha.

**Etimologia.** Gênero *Ibero*, derivado de Ibéria, antiga denominação para a atual Península Ibérica (Oeste da Europa), *souchus* derivação grega do nome egípcio para o deus ântropo-zoomorfo com cabeça de crocodilo. Espécie *macrodon*, alusão à presença de grandes dentes “caniniformes” no rosto do holótipo.

**Estado dos materiais e disponibilidade.** Rostro do holótipo em condições razoáveis de preservação, sendo o lado esquerdo mais preservado, mostrando os quatro primeiros alvéolos pré-maxilares, o quinto dente do pré-maxilar, a fossa diastemática e o primeiro dente do maxilar. O lado direito evidencia somente os dois alvéolos posteriores da pré-maxila. Os dentes isolados se encontram em variado estado de conservação.

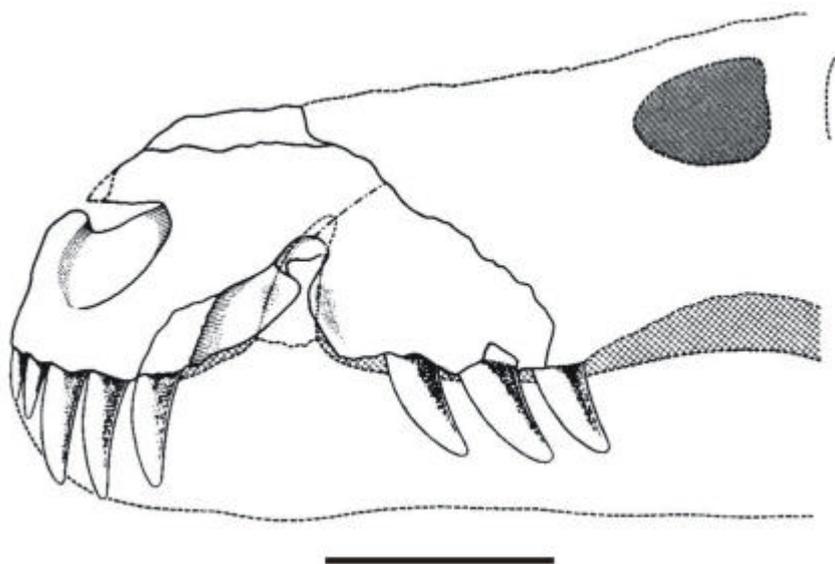


Figura 44. *Iberosuchus macrodon*. Desenho do fragmento do rosto em vista lateral esquerda. Escala barra = 8 cm (extraída de Antunes, 1975).

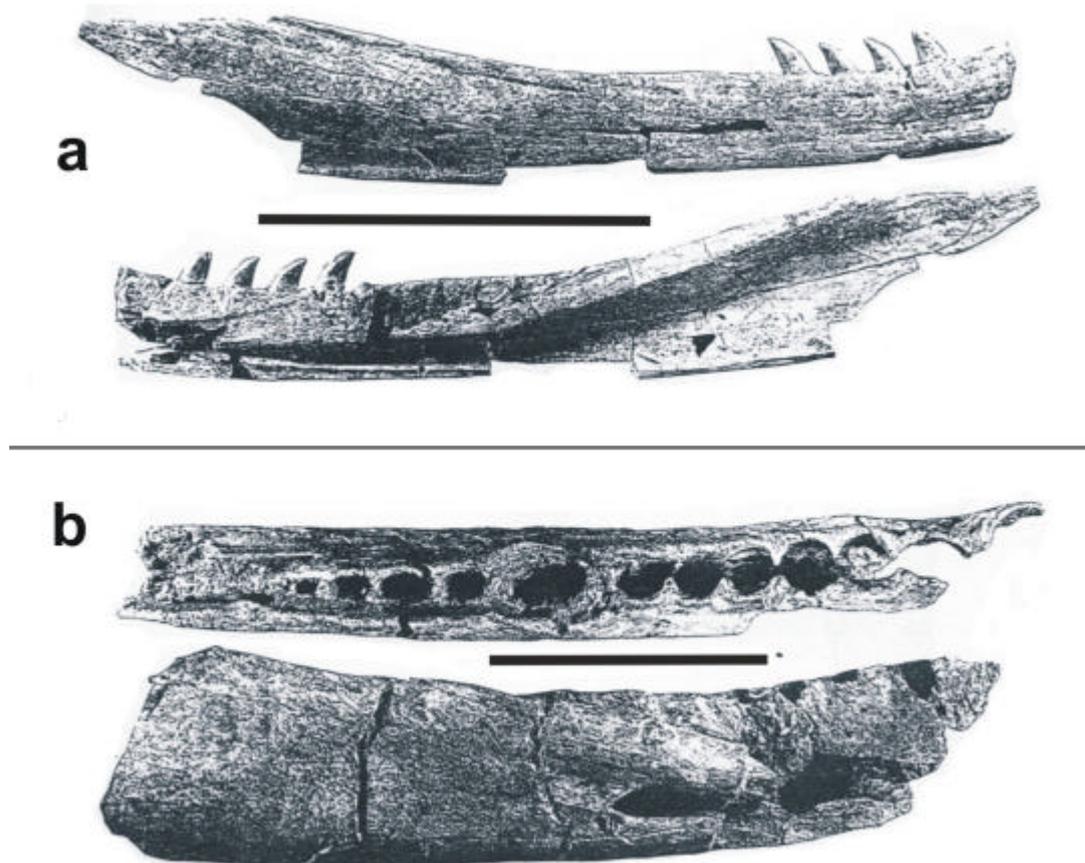


Figura 45. *Iberosuchus* cf. a - STUS 349, acima vista lateral externa do ramo direito, abaixo vista lateral interna do mesmo; b - STUS 13071, acima vista oclusal, abaixo vista lateral externa do mesmo (ramo mandibular direito). Escala barra = 10 cm (extraído de Ortega *et al.*, 1999).

STUS 349 é dentário direito, com a região da sínfise mandibular ausente, bem preservado, provavelmente referente á um espécimen juvenil.

STUS 13071 é fragmento da área mediana do dentário direito, contendo parte do esplênial direito associado.

STUS 1259 é fragmento do articular esquerdo, faltando o processo retro-articular.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Tipo encontrado em falésia ao Sul da praia entre São Pedro de Moel e Feligueira Grande, 250m a Norte do Vale Furado, Nazaré, Portugal. Formação Feligueira Grande, membro basal. A litologia do nível onde o tipo foi coletado é composta por arenitos amarelados e grossos.

**Idade.** Eoceno.

**Localidades adicionais.** STUS 349, STUS 13071 e STUS 1259 provém da localidade de Caenes Cabrerizos, Bacia de Duero (Eoceno), Província de Salamanca, Espanha. Dentes isolados encontrados nas províncias espanholas de Zamora e Salamanca (Eoceno).

**Tamanho.** Rostro do holótipo (pré-maxilar e fragmento anterior do maxilar) medindo 19cm de comprimento. Altura do rostro, no nível do quinto dente do pré-maxilar, 9cm. Quinto dente do pré-maxilar, com comprimento base/ápice de 4cm. Medidas de um crânio de medianas a grandes proporções.

Fragmento do dentário do espécimen STUS 349 medindo 24,3cm de comprimento.

STUS 13071 medindo 22cm de comprimento.

**Diagnose.** Crocodiliforme com rostro bastante alto, não tão largo, com alargamento ao nível do pré-maxilar. Abertura das narinas externas em posição frontal. Dentes robustos, comprimidos lateralmente e serrilhados em ambas as carenas, estas finas e cortantes. Exceção para os primeiros dentes pré-maxilares e para talvez o primeiro dente do dentário, arredondados em seção transversal. Grande entalhe na fossa diastemática entre pré-maxilar e maxilar, correspondendo a um grande dente mandibular, o quarto do dentário (caniniforme). Escassa ornamentação externa dos ossos (Antunes, 1975).

Pelas análises de STUS 349, STUS 13071 e STUS 1259 evidenciam-se as seguintes características quanto a dentário, espleniais e articular: prolongamento dorsal do dentário ascendendo após a série dentária; presença de compressão lateral do dentário; espleniais robustos; presença de um grande forâmen intramandibularis; fossa glenóide do articular alongada ântero-posteriormente (modificado de Ortega *et al.*, 1996).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** Segundo Antunes (1975) as características de *Iberosuchus macrocon* remetem-no a Sebecosuchia, mais intimamente a Baurusuchidae. É claramente distinto de outros sebecossuquianos, e igualmente em relação ao único eussuquiano que possui dentes similarmente serrilhados e comprimidos lateralmente, *Pristichampsus rollinatti*.

Na análise realizada por Ortega *et al.* (1996), somente valendo-se de caracteres mandibulares, *Iberosuchus* se inclui dentre os tradicionais membros de Sebecosuchia (*Baurusuchus* e *Sebecus*), sendo grupo-irmão de *Baurusuchus* por compartilhar similaridades como o forâmen intramandibularis e a robustez do

esplénial. Ainda segundo Ortega *et al.* (1996), as relações filogenéticas, baseadas apenas em características mandibulares, de *Iberosuchus* com outros táxons previamente associados a este, como Trematochampsidae, Metasuchia e Neosuchia, são questionáveis.

Na análise cladística de Pol (2003) *Iberosuchus* se encontra no clado monofilético Sebecosuchia, constituído por 3 táxons: *Baurusuchus*, *Bretesuchus* e *Iberosuchus*. Os dois últimos se encontram intimamente relacionados como grupo irmãos.

A análise de Turner & Calvo (2005) exhibe um resultado similar a Pol (2003), a diferença está na inclusão dos táxons *Pehuenchesuchus*, *Eremosuchus*, *Sebecus* e *Pabwehshi*. Sebecosuchia também seria monofilético em Turner & Calvo (2005).

**Referências disponíveis.** Astre, 1931; Antunes, 1975; Buffetaut, 1980; Ortega & Buscalioni, 1992; Ortega *et al.*, 1996, Pol, 2003; Turner & Calvo, 2005

### **IX.2- *Iberosuchus crassiproratus* (Astre, 1931)**

**Holótipo.** Fragmento anterior da mandíbula contendo a região da sínfise mandibular e o a região anterior de ambos os ramos do dentário (*Fig. 46*), sem número de catálogo. Depositado no Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, Cidade de Toulouse, França.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Localidade de Issel, Sul da França (Departamento de Aude).

**Idade.** Eoceno médio.

**Discussão.** Astre (1931), examinando remanescentes crocodylomorfianos provenientes da localidade de Issel (França), propõe o Gênero *Atacisaurus*, contendo as duas espécies *A. glareae* e *A. crassiproratus*.

*Atacisaurus glareae* constitui-se de um crânio, depositado no Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse (França). A segunda espécie, *A. crassiproratus*, foi incluída no Gênero *Atacisaurus*, com base em alargamento da sínfise mandibular e variação morfológica dentária. Contudo a descrição original não foi totalmente acurada, e características relevantes foram omitidas. Revisões sistemáticas e taxonômicas posteriores consideraram *A. crassiproratus* como sinônimo do eussuquiano *Asiatosuchus germanicus* Berg, 1966. Contudo a sinonímia se baseou somente no comprimento da sínfise mandibular, sendo que nenhuma outra característica suportou esta sinonímia.

Após preliminar preparação Ortega *et al.* (1996) revisaram o espécimen, verificando interessantes características, comparáveis àquelas encontradas em *Iberosuchus macrodon* Antunes, 1975. O holótipo de *Atacisaurus crassiproratus* foi redescrito pelos mesmos, assumindo-se as similaridades previamente observadas, indicativas que *Atacisaurus crassiproratus* e *Iberosuchus macrodon* pertencem ao mesmo táxon. Critérios paleobiogeográficos e cronoestratigráficos ajudaram a corroborar a inferência. Ortega *et al.* (1996) consideraram *Atacisaurus crassiproratus* como sinônimo sênior de *Iberosuchus macrodon*. No entanto, de acordo com a prioridade de publicação, e a dificuldade taxonômica nomenclatura a nível de espécie, as modificações levaram á uma nova combinação: *Iberosuchus crassiproratus* (Ortega *et al.*, 1996).

**Referências disponíveis.** Astre, 1931; Berg & Crusafont, 1970; Antunes, 1975; Ortega & Buscalioni, 1992; Vasse, 1992; Ortega *et al.*, 1996.

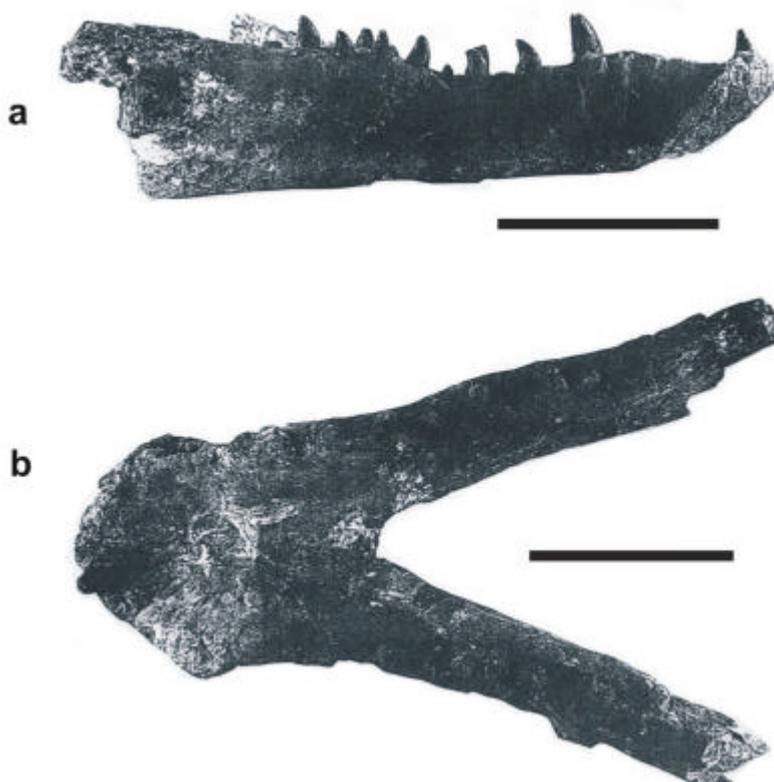


Figura 46. *Iberosuchus crassiproratus* nov. comb. a - vista lateral direita; b - vista oclusal do mesmo. Escala barra = 10 cm (extraído de Ortega *et al.*, 1995).

### **IX.2.1- Observações sobre algumas formas paleogênicas européias**

Ortega *et al.* (1993) relatam materiais muito fragmentados, que atribuem à “primitivos zifodontes”, ocorrendo no Paleoceno da Bélgica, depósitos eocênicos pré-Pirineus espanhol; depósitos eocênicos pré-Pirineus da França e remanescentes eocênicos da Bacia de Duero. Segundo Ortega *et al.* (1993) estes exemplares têm sido classicamente referidos a sebecossuquianos, de acordo com a presença de certas similaridades compartilhadas entre estas formas européias e Sebecosuchia. No entanto, a precariedade dos materiais impedem o estabelecimento mais exato de possíveis relações com os materiais formalmente descritos. Ortega *et al.* (1993) referem-se coletivamente aos materiais como “Forma Iberoccitana”.

A “Forma Iberoccitana” é analisada cladisticamente e, de acordo com o resultado de Ortega *et al.* (1993), forma o seguinte grupo, compartilhando de monofilia: (“Forma Iberoccitana” + (*Baurusuchus pachecoi* + *Eremosuchus elkoholicus*)). Este morfótipo não será aqui analisado, devido à falta de maiores informações e ilustrações, e também por se considerar que muitos destes materiais podem representar sinônimos do Gênero *Iberosuchus*.

### **IX.3- *Eremosuchus elkoholicus* Buffetaut, 1989**

**Holótipo.** KB-301 (*Fig. 47*), dentário direito quase completo, contendo um dente em perfeito estado de preservação. Depositado na coleção do Departement de Geologie de l’Universite d’Oran, Argélia, África do Norte.

**Hipodigmas.** Outros elementos crocodylomorfianos como: diversos dentes isolados, provavelmente posteriores na serie dentária (KA-402); diversos dentes contendo coroas altas e ápices pontiagudos (KA-117, KA-118); diversos centros vertebrais anficélicos torácicos; um centro vertebral anficélico caudal (KA-407); uma alongada e esguia fíbula (KA-114); dois osteodermos; sem números de catalogo.

Provavelmente todos estes elementos estão relacionados a *Eremosuchus elkoholicus*. Todos os espécimens acima mencionados foram encontrados na localidade-tipo e estão depositados juntamente com o holótipo.

**Etimologia.** Gênero *Eremo*, derivado do grego deserto; *souchus* derivação grega do nome egípcio para o deus ântropo-zoomorfo com cabeça de crocodilo. Espécie *elkoholicus*, localidade de El Kohol, onde o holótipo foi encontrado.

**Estado dos materiais disponíveis.** Holótipo em razoável condição de preservação. KA-401, um fragmento mandibular da região articular, consistindo da porção

posterior do dentário, uma parte significativa do surangular, fragmentos de angular e articular completos. Encontra-se mal preservado.

KA-402 compreende diversos dentes da série dentária em bom estado de preservação, alguns deles exibindo coroas baixas, comprimidos lateralmente, de aspecto bulboso, ápice obtuso, carenas serrilhadas e esmalte contendo sulcos irregulares.

KA-117 e KA-118 dizem respeito a diversos dentes contendo coroas altas e ápices pontiagudos, fracamente comprimidos lateralmente, ornamentações menos pronunciadas que os dentes menores, considerados posteriores, e também possuem serrilhamento em suas carenas. Materiais em estado razoável de preservação.

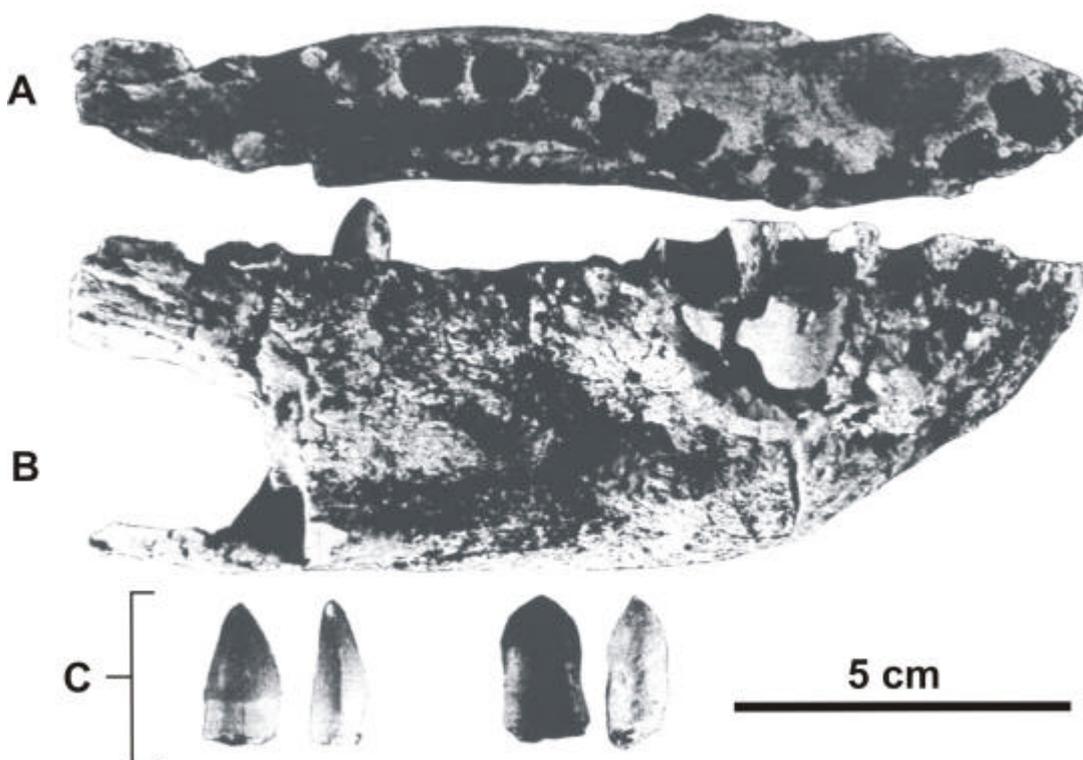


Figura 47. *Eremosuchus elkoholicus*. A - KB-301 em vista superior oclusal; B - KB-301 em vista lateral externa (ramo direito); C - KA-402, dentes isolados (extraído de Buffetaut, 1989).

KA-407 é um centro vertebral anficélico, exibindo desenvolvida faceta articular para o arco hemal (chevrão).

KA-114 é alongada e esguia fib ula, que não difere significativamente daquela encontrada em crocodilianos modernos; em bom estado de preservação.

Os dois osteodermos possuem formatos retangulares, são finos e mostram reduzida ornamentação, composta por pequenas fossas e sulcos irregulares.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** O fóssil foi encontrado em El Kohol, flanco Sul da cadeia Atlas sahariana, próximo à Cidade de Brezina, Sudoeste da Argélia, Formação El Kohol, “membre marno-calcaire intermédiaire” (Buffetaut, 1989). O horizonte fossilífero constitui um nível composto por calcário e mármore intercalado em uma espessa série continental, assentado sobre sedimentos marinhos datando do Turoniano (Cretáceo Superior).

**Idade.** Considerada como Eoceno inferior.

**Diagnose.** Crocodiliano com mandíbula alta e estreita, comprimida lateralmente. Doze dentes próximos entre si no dentário, primeiro e quarto dentes do dentário sendo os maiores da série. Dentes levemente comprimidos lateralmente, com carenas anteriores e posteriores serrilhadas. Dente posterior não reduzido, com ápice obtuso e esmalte ornamentado. Surangular sustentando a cavidade glenóide e fazendo parte da articulação crânio-mandibular. Vértex anficélicas. Vértex caudais com centros altos e lateralmente comprimidas. Diagnose original de Buffetaut (1989).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** Inicialmente Buffetaut (1989) inseriu *Eremosuchus* na Família Trematochampsidae. Buffetaut (1989) argumenta que *Eremosuchus* e *Bergisuchus* são formas remanescentes de linhagens trematocampsianas cretácicas, que aparentemente evoluíram de filogenias distintas, que sofreram certo grau de paralelismo.

Ortega *et al.* (1995), em sua análise filogenética, inclui *Eremosuchus* no clado Sebecosuchia, considerado válido para estes autores, relacionando *Eremosuchus* com *Baurusuchus* em uma monofilia, suportada pela pronunciada série dentária mandibular de aspecto sigmoidal, que contrasta com a margem ventral do dentário, que se encontra semi-retilínea.

Turner & Calvo (2005) apontaram similaridades entre os fragmentos de *Pehuenchesuchus* e *Eremosuchus*, cuja análise filogenética inclui este último no clado Sebecosuchia, também considerado válido por estes autores, compartilhando monofilia terminal com o Gênero *Sebecus*.

**Referências disponíveis.** Buffetaut, 1989; Ortega *et al.*, 1995; Turner & Calvo, 2005.

#### **IX.4- *Pehuenchesuchus enderi* Turner & Calvo, 2005**

**Holótipo.** MAU-PV-CRS-440 (*Fig. 48*), isolado dentário direito. Depositado no MUC, Argentina.

**Hipodigma.** Não há outros espécimens.

**Etimologia.** Gênero *Pehuenche*, nome da região onde o holótipo foi encontrado, na língua mapuche; *souchus* derivação grega do nome egípcio para o deus antropozoomorfo com cabeça de crocodilo. Espécie homenagem a Ender Wiggin.

**Estado dos materiais disponíveis.** Holótipo razoavelmente preservado.

**Localidade-tipo, horizonte, litologia.** Formação Rio Neuquén (Grupo Neuquén). O fóssil provém da localidade de Cañadon Río Seco, 2km a Norte de Rincón de los Sauces, Província de Neuquén, Patagônia, Argentina.

**Idade.** De acordo com Leanza & Hugo (2001) a formação data do Cretáceo Superior, Turoniano superior a Coniaciano.

**Tamanho.** Dentário medindo cerca de 20,6cm, provavelmente um animal de grandes dimensões.

**Diagnose.** Crocodiliforme com mandíbula alta e comprimida lateralmente. Dezesesseis dentes em cada dentário, primeiro e quarto maiores que os demais, sendo o primeiro ligeiramente proeminente. Série dentária sigmoidal quando em vista dorsal. A superfície externa do dentário possui uma depressão longitudinal, anterior a fenestra mandibular. *Pehuenchesuchus* difere de outros sebecossuquianos, pelo fato de possuir dentes comprimidos lateralmente com carenas desprovidas de serrilhamento (diagnose original de Turner & Calvo, 2005).

**Interpretação sistemática na bibliografia.** *Pehuenchesuchus*, por se tratar apenas de um dentário, descrito recentemente, não foi ainda trabalhado por outros pesquisadores. Turner & Calvo (2005), em sua análise filogenética, consideram *Pehuenchesuchus enderi* como um membro basal do clado Sebecosuchia.

**Referências disponíveis.** Turner & Calvo, 2005.

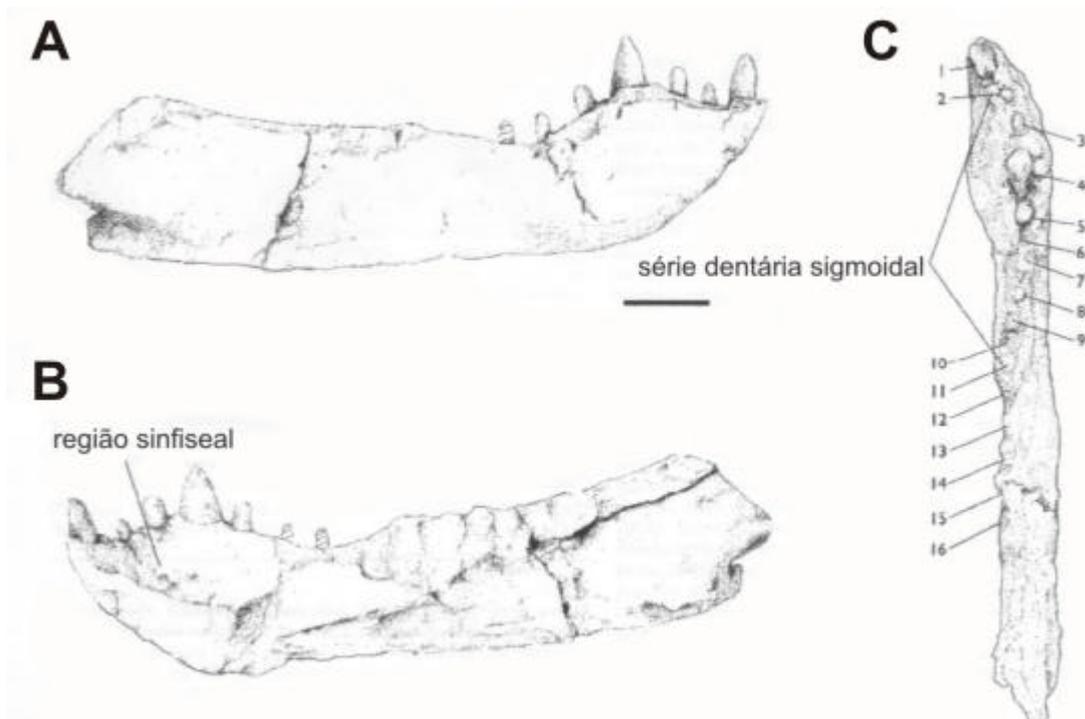


Figura 48. *Pehuenchesuchus enderi* MAU-PV-CRS-440. A - vista lateral externa; B - vista lateral interna; C - vista superior oclusal. Barra escala = 2,5 cm (extraída de Turner & Calvo, 2005).

### IX.5- “Forma Divisadero-Largo”

**Material.** M.L.P. 73-III-15-1, pré-maxila unida à parte anterior da mandíbula. Depositado no MLP, Cidade de La Plata, Argentina.

**Localidade, horizonte.** Arroio de Divisadero Largo (32° 30' S; 68° 00' W), Província de Mendoza, Argentina. Formação Divisadero Largo, nível contendo anidritas, cerca de 50-60m acima do contato com a Formação Los Papagayos.

**Idade.** Eoceno superior (Pascual & Odreman Rivas, 1971).

**Descrição.** Pré-maxilar levemente ornamentado, encontrando-se adiante da mandíbula devido á processos *post-mortem*. Cada pré-maxilar contém quatro dentes, os anteriores relativamente pequenos, enquanto os posteriores são maiores, especialmente o hipertrofiado pm4. Posteriormente ao pm4, a pré-maxila contrai, para dar espaço para um provável quarto caniniforme hipertrofiado mandibular (d4). O único dente preservado na pré-maxila é o pm4. Este se acha robusto, levemente comprimido lateralmente e inclinado posteriormente. Sua cobertura de esmalte se perdeu, sendo impossível verificar a existência de serrilhamento nas carenas. As narinas externas se situam ântero-lateralmente, característico de sebecossuquianos.

Mandíbula lateral e ventralmente esculpida por pequenas fossas e curtos sulcos. Quando em vista ventral, a região sinfial exibe aspecto piriforme, intumescendo ao nível do d4. Dorsalmente os ramos mandibulares formam um profundo canal medial, uma feição pouco freqüente em crocodilomorfianos. Os dentes são fortemente comprimidos lateralmente, assim como em *Sebecus*, no entanto o quarto mandibular (d4) é comparativamente maior que aquele encontrado em *Sebecus*. Assim como em *Sebecus*, o primeiro dente mandibular (d1) se encontra inclinado anteriormente. Em *S. icaeorhinus* a sínfise mandibular se estende até o nível do sexto (d6) ou sétimo dentes (d7), no entanto em M.L.P. 73-III-15-1 a sínfise provavelmente se estende além do oitavo dente (d8), o qual é o último a ser preservado na série. Os espleniais participam da sínfise neste nível. Oito alvéolos foram preservados, porém além do quarto dente mandibular (d4) os alvéolos se acham pequenos e mal preservados, não sendo descritos. Entre os quinto e sexto dentes mandibulares (d5 e d6) visualiza-se na parede externa do dentário, uma cicatriz oclusal correspondente à um hipertrofiado maxilar. Descrição de Gasparini (1984).

**Discussão.** Devido à porção das narinas externas, o quarto dente pré-maxilar hipertrofiado, e as alturas de rosto e mandíbula, este fragmento é referido como um *Sebecosuchia*. Difere de *Sebecus icaeorhinus* devido a este último não apresentar dentes hipertrofiados no pré-maxilar. Também difere de *S. huilensis* por este possuir um hipertrofiado dente pré-maxilar, que é o terceiro (pm3) e não o quarto (pm4). Igualmente difere de *Ayllusuchus fernandezii*, uma vez que *A. fernandezii* possui os três últimos dentes pré-maxilares similares em tamanho. A hipertrofia do quarto dente mandibular (d4) também é vista em *S. huilensis*, *Baurusuchus* e outros zifodontes, como *Iberosuchus macrodon* Antunes (1975) e *Bergisuchus dietrichbergi* Kuhn (1968). Infelizmente hipertrofia em um único dente não é um caráter diagnóstico satisfatório (Gasparini, 1984).

Na opinião de Gasparini (1984), e neste presente trabalho, a “Forma Divisadero-Largo” constitui um morfótipo condizente com aquele dos sebecossuquiomorfos. Provavelmente se trata de um novo táxon que, devido à insuficiência de materiais e ausência de definições claras de famílias, encontra-se indefinido em nível taxonômico de família. Também não será avaliado nas análises cladísticas filogenéticas, uma vez que seria um táxon com grande número de caracteres ausentes (“*missing-data*”), e somente com tendenciamentos. Não é

prudente, vista a incerteza taxonômica, gerar hipóteses, as quais, altamente falseáveis, instáveis e provavelmente incorretas.

#### **IX.6- Morfótipos zifodontes asiáticos ideterminados**

Elementos dentários apresentando-se como morfótipos zifodontes têm sido relatados do subcontinente indiano, provenientes do Cretáceo Superior de Naskal, Índia (Prasad & Broin, 2002); Eoceno médio da Formação Subathu (Sahni *et al.*, 1978), e da Formação Kuldana, Paquistão (Buffetaut, 1978). Sedimentos eocênicos de Nepal e China (Sah & Schleich, 1990).

Os elementos dentários descritos por Sahni *et al.* (1978) são considerados como afins daqueles encontrados em *Pristichampsus*. Buffetaut (1978) afirma que os três morfótipos dentários pertenceriam a táxons eussuquianos da Subfamília *Pristichampsinae*, assim como os dentes provenientes do Eoceno do Nepal. No entanto, devido à falta de outros elementos, e o evidente desgaste nestes morfótipos dentários nepalenses, é impossível a atribuição deles à *Pristichampsinae*, ou a outros morfótipos não zifodontes (Prasad & Broin, 2002). No âmbito das variadas morfologias apresentadas pelos dentes de Naskal, Índia, aquelas formas zifodontes são consideradas por Prasad & Broin (2002) como similares aos dentes de *Mahajangasuchus* Bucley & Brochu (1999), um *Metasuchia incertae sedis* do Cretáceo de Madagascar, e *Hamadasuchus* Buffetaut (1994), um trematocâmpside de Camarões, África. Hipótese consistente com as propostas histórico paleobiogeográficas dos continentes formadores do Gondwana. Prasad & Broin (2002), no entanto, consideram como um novo táxon.

Legasa *et al.* (1994) acreditam que dentes portando serrilhas, exibindo coroas com compressão lateral e distalmente recurvados, possam ser uma sinapomorfia para Archosauria. A grande maioria dos trabalhos concorda que este padrão dentário, zifodonte/teropodomorfo, some e reaparece em diversas linhagens e subclados de Archosauria, gerando muitos eventos de reversões e paralelismos.

Zifodontia é um importante caráter discriminativo entre os táxons, no entanto não suficiente por si (Prasad & Broin, 2002).

## X- GRUPOS TERMINAIS

Foram inclusos 48 táxons terminais, sendo três deles tratados como grupo externo para parâmetro e balizamento de informações. O restante considerado como grupo interno, sendo o grupo de enfoque Sebecosuchia representado por dezoito táxons, dezessete formalmente descritos e um, “Forma Itaboraí”, não descrito, porém amplamente mencionado na literatura especializada.

Os táxons estão representados por espécies ou clados supraespecíficos, sendo que algumas linhagens sistematicamente bem definidas estão consideradas como um único terminal, sem distinção entre seus componentes específicos: Atoposauridae, Gobiosuchidae, Goniopholidae, *Araripesuchus*, *Iberosuchus*, *Trematochampsia*.

### X.1- TÁXONS DO GRUPO-EXTERNO (GE)

Sphenosuchia é considerado, pela unanimidade dos trabalhos, como a linhagem transicional entre tecodontes Crurotarsi Crocodylotarsi “pseudossuquianos” e Crocodyliformes. No entanto, pelo fato de sua monofilia ser contestável [Clark (1986 in Benton & Clark, 1988); Parrish (1991)], nos valem de dois táxons esfenossúquidos para a constituição do grupo exteno: *Terrestrisuchus gracilis* Crush, 1984 (Fig. 49) e *Dibothrosuchus elaphros* Simmons, 1956 (Fig. 50). De acordo com Clark *et al.* (2000) representariam duas espécies das duas principais linhagens da Família Sphenosuchidae Houghton, 1924: ((*Terrestrisuchus* + *Saltoposuchus* + *Hesperosuchus*) + (*Dibothrosuchus* + *Sphenosuchus*)).

*Terrestrisuchus gracilis* é proveniente de Gales, Reino Unido, sendo primeiramente encontrado em sedimentos de preenchimento de fatura em camadas carbonáticas, datando do Triássico Superior. *Dibothrosuchus elaphros* data do Jurássico Inferior da China. Esfenossúquidos exibem os ossos dérmicos do crânio desprovidos da ornamentação crocodiliforme característica, justificando sua permanência, assim como outros elementos plesiomórficos, como grupo irmão de Crocodyliformes de acordo com Benton & Clark (1988).

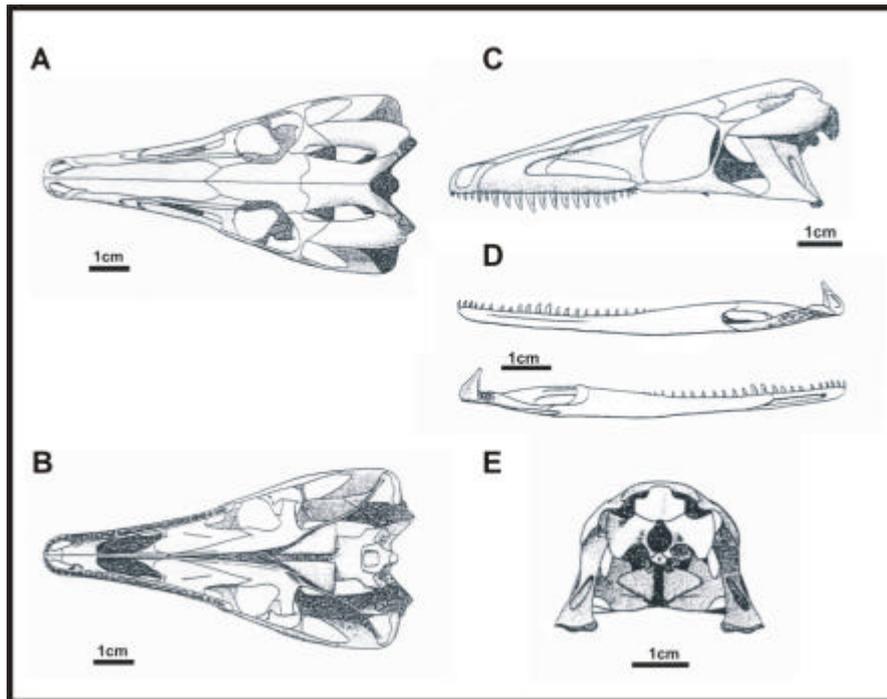


Figura 49. Reconstrução de crânio e mandíbula de *Terrestrisuchus gracilis*. A - vista dorsal; B - vista palatal; C - vista lateral esquerda; D - ramo mandibular esquerdo, em cima vista externa, em baixo vista interna; E - vista occipital (modificado de Crush, 1984).

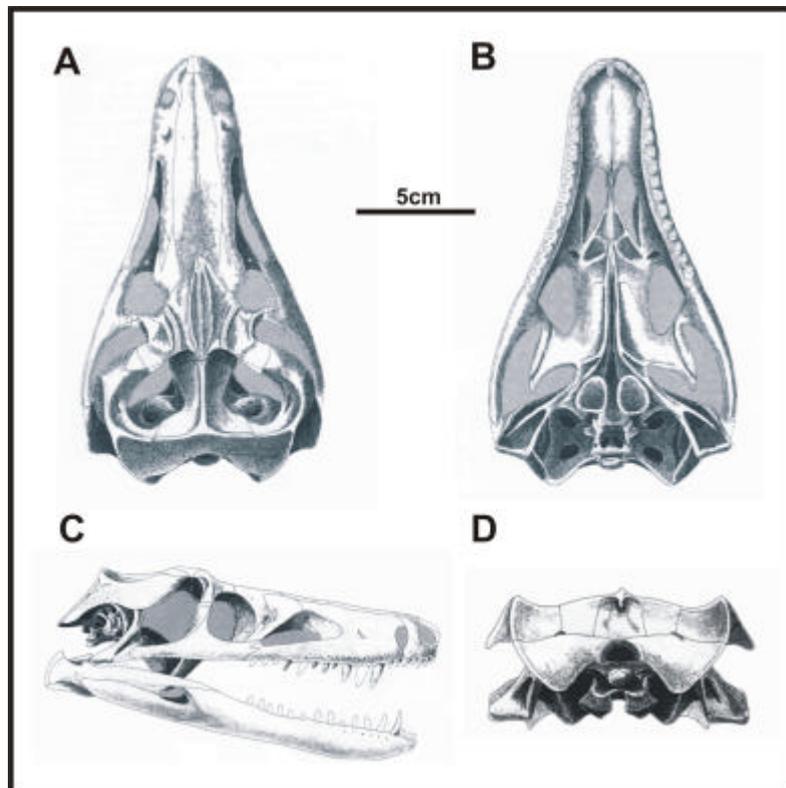


Figura 50. Reconstrução de crânio e mandíbula de *Dibothrosuchus elaphros*. A - vista dorsal; B - vista palatal; C - vista lateral direita; D - vista occipital (modificado de Wu & Chatterjee, 1993).

O terminal *Protosuchus haughtoni* Busbey & Gow, 1984 (Fig. 51) foi coletado no Jurássico Inferior da África do Sul, constituindo táxon constituinte do grupo externo. De acordo com Gow (2000) é morfótipo exibindo poucos caracteres derivados, distintos dos encontrados em *Protosuchus richardsoni*, espécie-tipo do gênero. Segundo Colbert & Mook (1951) *Protosuchus* é um crocodiliforme, devido o crânio se apresentar curto e o teto craniano aplainado e expandido lateralmente, principalmente através dos elementos ósseos esquamosal e pós-orbital.

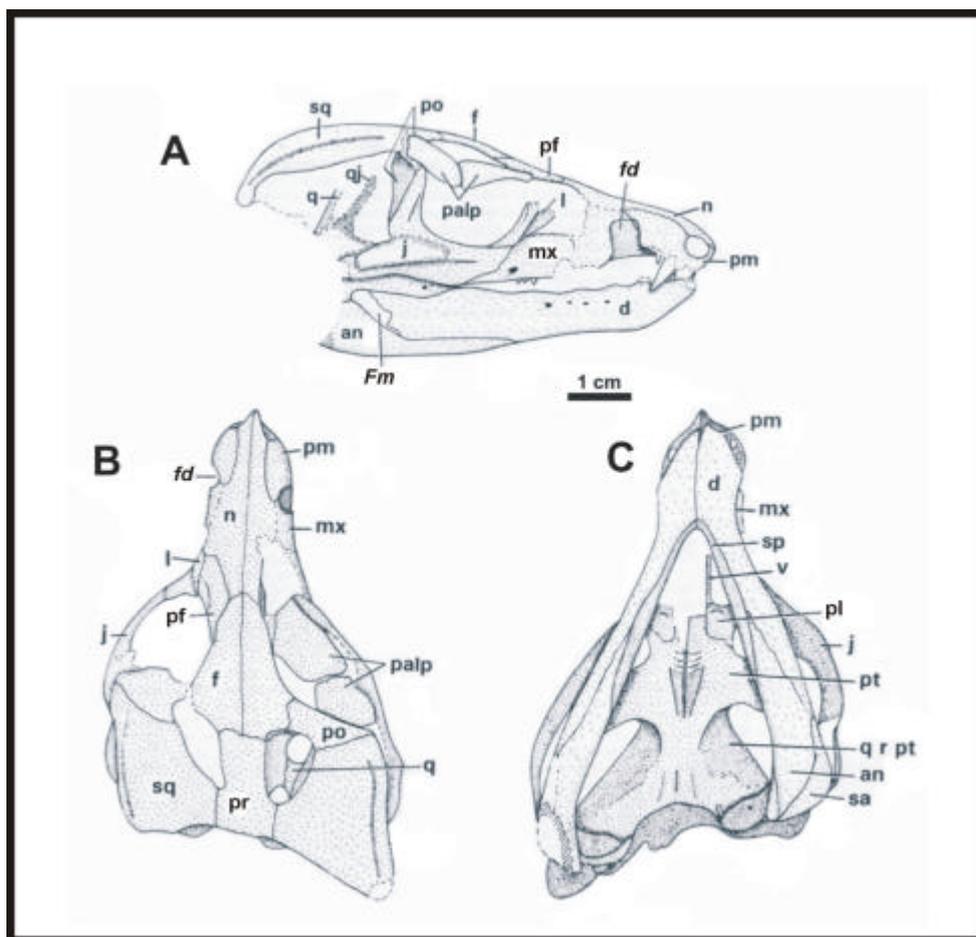


Figura 51. *Protosuchus haughtoni* BP/1/4770. A - vista lateral direita; B - vista dorsal; C - vista palatal (retirado de Gow, 2000)

## X.2- TÁXONS DO GRUPO-INTERNO, COM EXCEÇÃO DE SEBECOSUCHIA

Gobiosuchidae Osmólska, 1972 constitui um grupo basal de crocodiliformes cretácicos, cujo centro de dispersão foi Eurásia, principalmente China e Mongólia. São considerados como descendentes diretos de uma linhagem protossuquiana (Osmólska, 1972; Efimov 1983; 1988;). Gobiosuchidae neste trabalho inclui os

táxons *Gobiosuchus kielanae* Osmólska, 1972 e *Zaraasuchus shepardi* Pol & Norell, 2004 (Fig. 52), um espécimen complementando caracteres ausentes no outro, tendo em vista o clado que formam no âmbito do grupo (Pol & Norell, 2004b). Estes crocodiliformes apresentam completo fechamento secundário da fenestra temporal superior, pneumatização dos ossos cranianos, ausência secundária de fenestra mandibular e extensiva armadura dérmica corpórea.

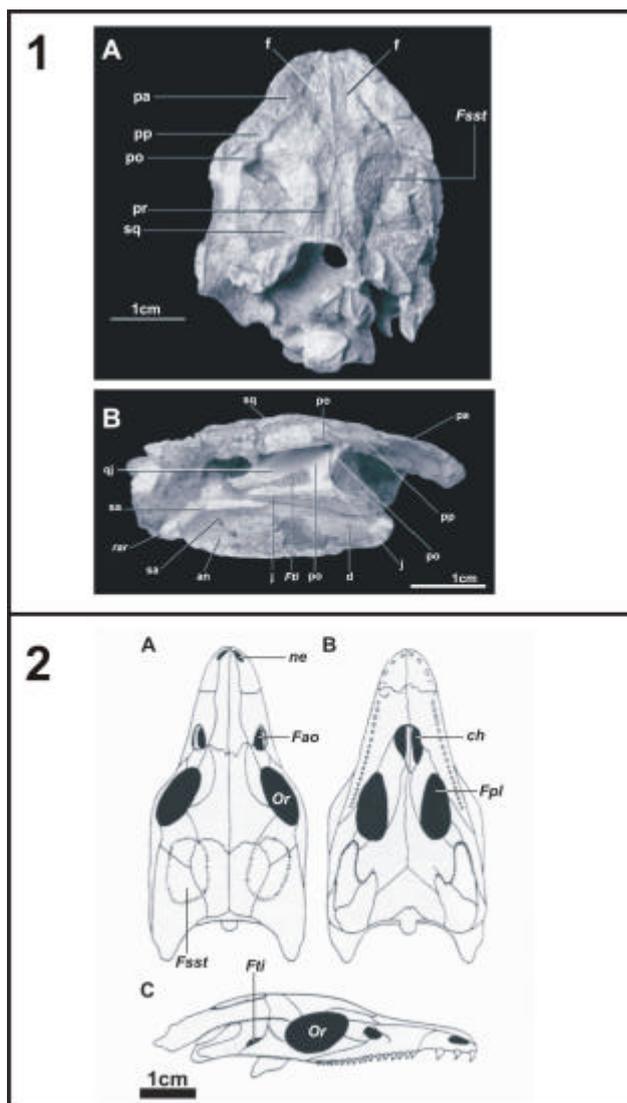


Figura 52. Gobiosuchidae. 1. *Zaraasuchus shepardi* IGM 100/1321, A - vista dorsal; B - vista lateral direita. 2. *Gobiosuchus kielanae* ZPAL Mg.R 11/67, A - vista dorsal; B - vista palatal; C - vista lateral direita (modificado de Pol & Norell, 2004; Osmólska, 1972).

Atoposauridae Buscalioni & Sanz, 1988 é constituído por pequenos mesoeucrocilianos europeus não marinhos, que datam do Jurássico Superior-Cretáceo Inferior. Exibem brevirrostria, grandes órbitas e moderada cobertura dérmica. Atoposauridae é representado por *Montsecosuchus depereti* (Buscalioni & Sanz, 1990) e *Alligatorellus beaumonti* Gervais, 1871 (Fig. 53), ágeis predadores que forrageavam em terra (Wellnhofer, 1971). Atoposauridae é inserido em Neosuchia por Benton & Clark (1988), no entanto estes autores analisaram *Theriosuchus pusillus* Owen, 1879 e *Alligatorium meyeri* Wellnhofer, 1971, tidos por Wellnhofer (1971) como morfótipos de hábitos anfíbios.

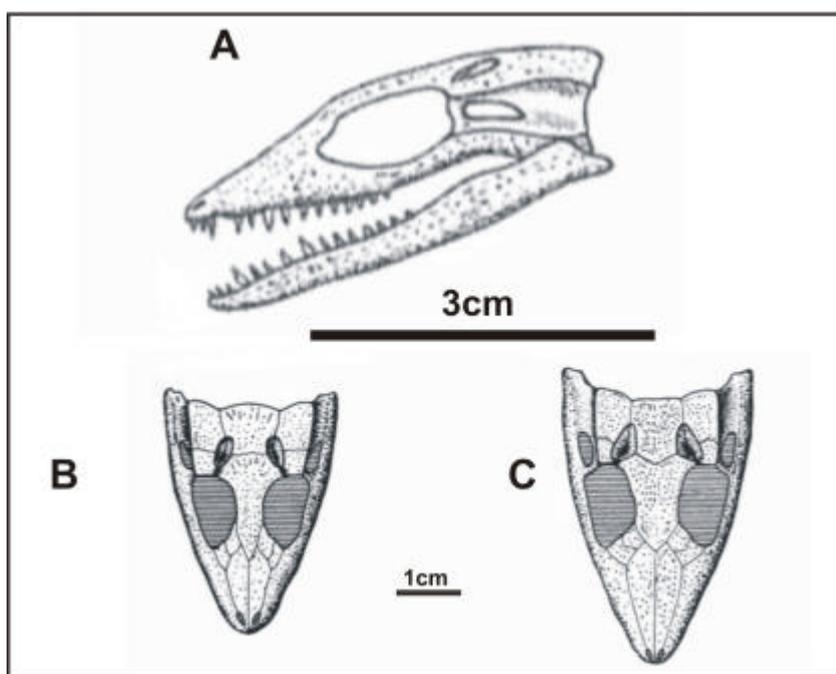


Figura 53. *Alligatorellus beaumonti*. A - reconstrução do crânio, em vista lateral esquerda, de *A. beaumonti bavaricus*. B - vista dorsal do crânio de *A. beaumonti beaumonti*; C - vista dorsal do crânio de *A. beaumonti bavaricus* (modificado de Wellnhofer, 1971).

*Hsisosuchus dashanpuensis* Gao, 2001, Família Hsisosuchidae Young & Chow, 1953, é tido como um mesoeucrocodilo que possui abertura das coanas anterior, margeada por palatinos e maxilares, com redução da fenestra palatal e dentes zifodontes (Gao, 2001). Gênero proveniente de depósitos jurássicos chineses (Fig. 54). Segundo Buffetaut (1979) e Molnar (1981) *Hsisosuchus* poderia estar relacionado aos táxons zifodontes sebecossuquianos e pristicâmpsidos. De acordo

com a hipótese da radiação cosmopolita de Sebecosuchia, proposta por Langston (1956), o mesmo aponta *Hsisosuchus* como possível táxon ancestral na linhagem sebecossuquiana.

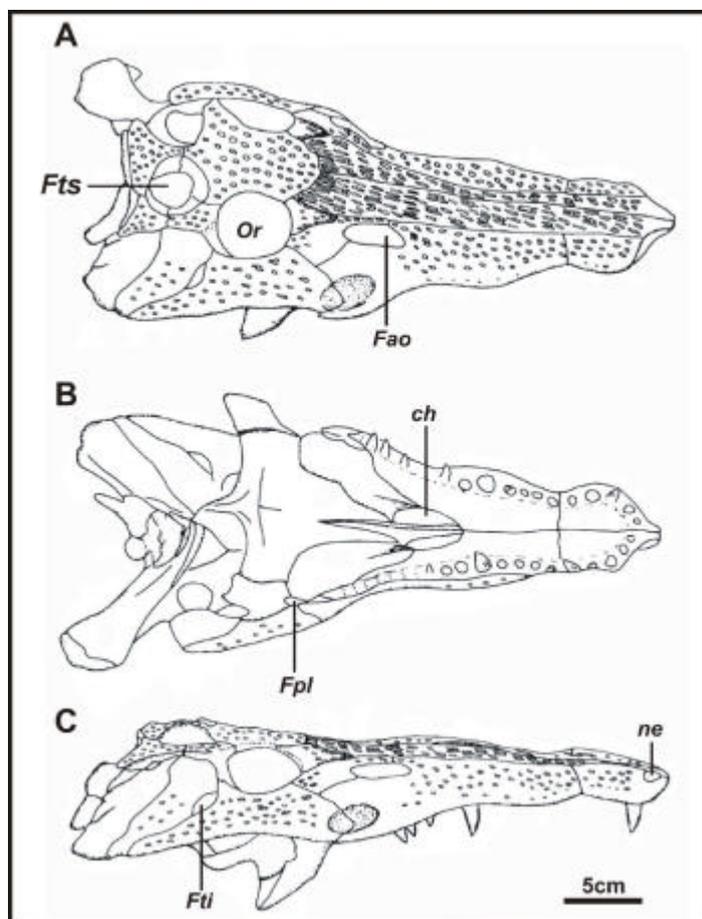


Figura 54. *Hsisosuchus dashanpuensis* ZDM 3405. A - vista dorsal; B - vista palatal; C - vista lateral direita (modificado de Gao, 2001)

*Doratodon* Seeley, 1881 é conhecido apenas por materiais fragmentários mandibulares e dentários (dentição zifodonte), provenientes do Cretáceo Superior da Europa; *D. carcharidens* Bunzel, 1871 da Áustria, e *D. ibericus* Company *et al.*, 2005 proveniente de Espanha (Fig. 55). Os espécimens foram previamente considerados como goniofólidos (Mook, 1934), hsisossúquidos (Buffetaut, 1979), e táxons possuindo afinidades com *Notosuchus* (Nopcsa, 1926). De acordo com a análise cladística feita por Company *et al.* (2005), *Doratodon* aparece como um mesoeucrodilo zifodonte, táxon irmão de Sebecosuchia, considerado monofilético.

*Libycosuchus brevirostris* Stromer, 1914 (Fig. 56) é uma espécie pouco conhecida devido à raridade dos materiais. *Libycosuchus* é um morfótipo brevirrostro, exibindo moderada oreinorrostria e relativamente grandes órbitas e fenestra mandibular. Encontrado em depósitos do Cretáceo de diversas regiões do Norte da África; sendo o holótipo proveniente do Cenomaniano inferior de Baharija, Egito.

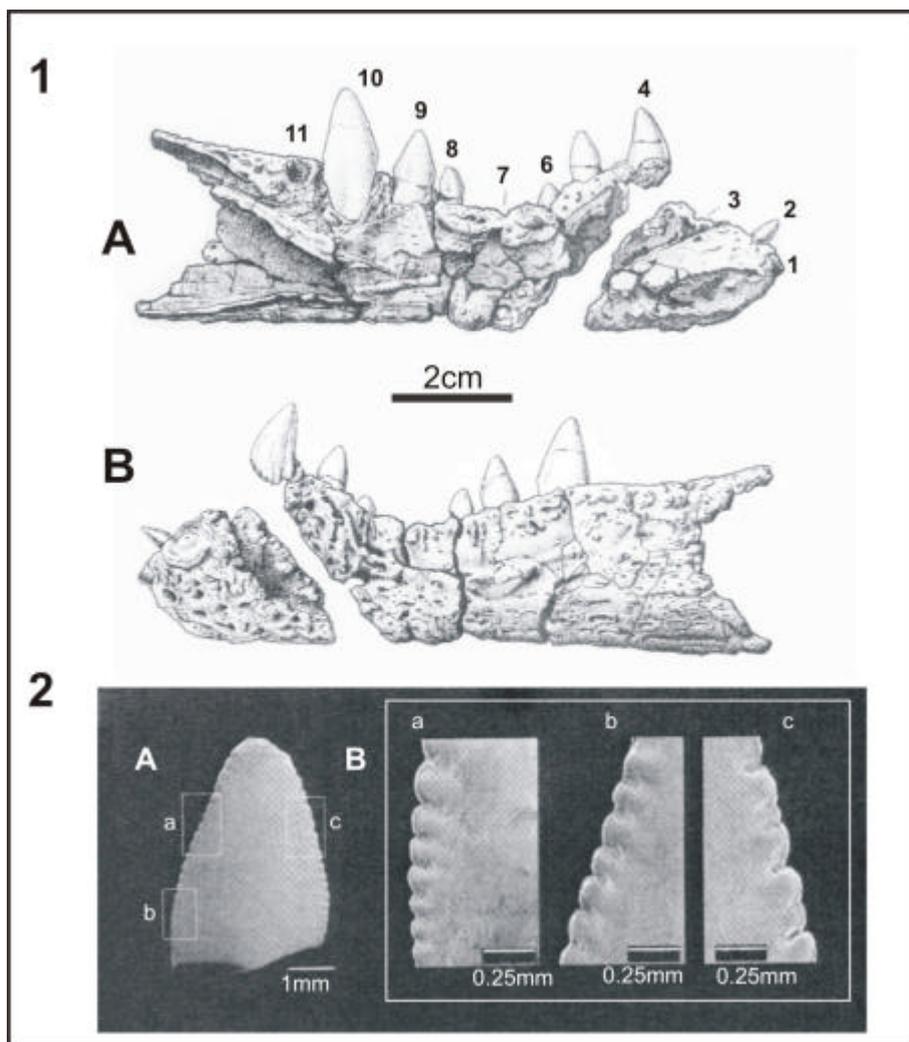


Figura 55. *Doratodon ibericus* MGUV 3201. 1. A - dentário esquerdo em vista lateral interna; B - dentário em vista lateral externa. 2. A - segundo dente mandibular em vista lingual; B - detalhe das carenas, serrilhadas, do segundo dente mandibular (retirado de Company *et al.*, 2005)

Na descrição de *Libycosuchus* Stromer (1914) menciona uma abertura oval transversal, localizada próxima à abertura do forâmen intertimpânico, considerando-a como coana. As coanas nesta espécie estariam localizadas posteriormente e

encerradas pelos pterigóides, como ocorre em Eusuchia. Abel (1919) considerou *Libycosuchus* como representante basal da linhagem que culmina em Crocodylidae, opinião não aceita. Buffetaut (1976b) indica vários caracteres plesiomórficos, que indicam *Libycosuchus* como provável mesoeucrocodiliano, sendo impossível colocá-lo como possível ancestral dos crocodilianos modernos. *Libycosuchus* foi apontado como “notossuquiano” norte-africano por Mook (1934), von Huene (1956) e Romer (1966). Inferido como membro basal de Sebecosuchia por Ortega *et al.* (2000), Carvalho *et al.* (2004), Company *et al.* (2005). Benton & Clark (1988) concluem que as relações entre *Libycosuchus*, *Sebecus*, *Baurusuchus* e *Araripesuchus* são obscurecidas por mosaico no padrão de distribuição dos caracteres.

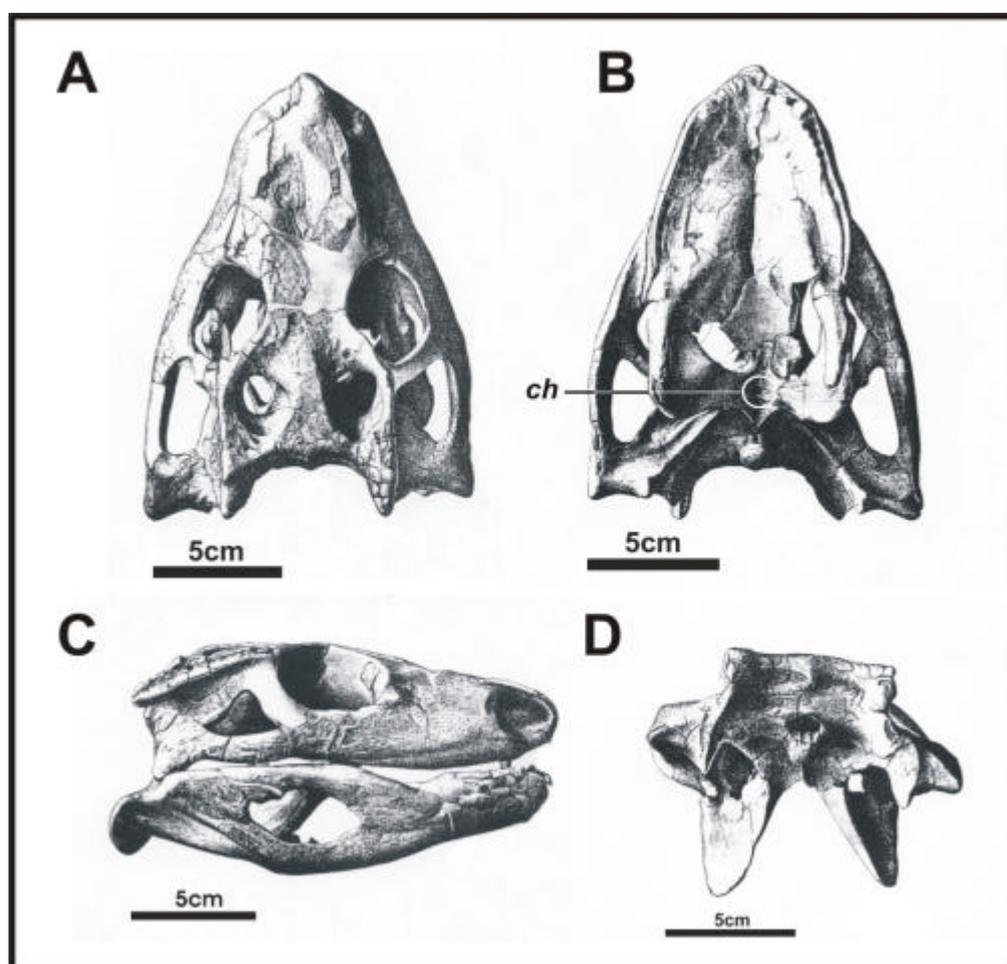


Figura 56. *Libycosuchus brevirostris*. A - vista dorsal; B - vista palatal; C - vista lateral direita; D - vista occipital (retirado de Stromer, 1914).

Trematochampsidae Buffetaut, 1974 constitui uma assembléia de mesoeucrocilianos cretácicos, que exibem oreinorrostria branda e provavelmente ocuparam nicho semi-aquático. As ocorrências se restringem a Brasil, Argentina, África e Madagascar. Nas análises deste trabalho *Trematochampsia* está representado por *Trematochampsia taqueti* Buffetaut, 1974 (Fig. 57), do Senoniano inferior do Níger, África e *Trematochampsia oblita* Buffetaut & Taquet, 1979, proveniente do Campaniano de Madagascar. *Trematochampsia* possui como principais características dentição anterior mandibular: d1 médio + d2, d3 reduzidos + d4 hipertrofiado, seguido por dois a quatro dentes pequenos, em seguida a série se constitui por grandes dentes posteriores. Além de dentição não reduzida; dentes não comprimidos lateralmente; maxilar festonado; e presença de pequena fenestra anterorbital.

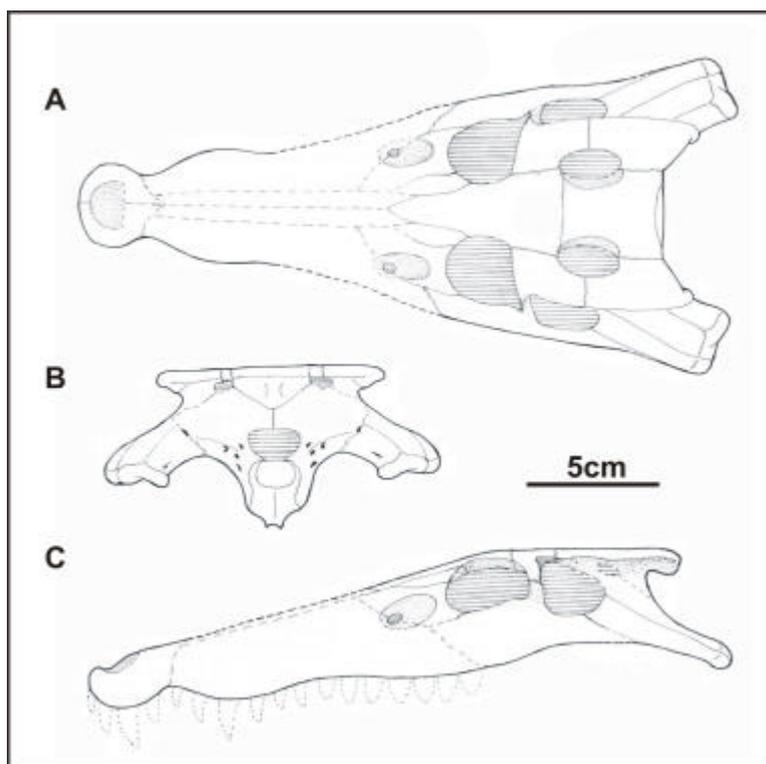


Figura 57. Reconstrução do crânio de *Trematochampsia taqueti*; A - vista dorsal; B - vista occipital; C - vista lateral esquerda (extraído de Buffetaut, 1976).

Outro trematocâmpsido aqui considerado é *Itasuchus jesuinoi* Price, 1955 (Fig. 58), encontrado na Bacia Bauru, Cretáceo Superior de Minas Gerais, Brasil. *Itasuchus* foi primeiramente classificado como goniopholidae por Price (1955), sendo posteriormente considerado como trematocâmpsido (Buffetaut, 1985; Chiappe, 1988; Buffetaut, 1991). Este morfótipo exibe dentição do tipo falso zifodonte (Prasad & Broin, 2002) e ornamentação craniana semelhante àquela de *Crocodylia*. Trematochampsidae no entanto não é um grupo muito bem definido em termos de sinapomorfias, uma vez que a maioria dos espécimens se encontra fragmentados, sendo uma família que levanta discussões em termos de sua suposta monofilia.

Primeiramente classificado como *Mesoeucrocodylia* de família incerta, *Caririsuchus camposi* Kellner, 1987 (Fig. 59), foi considerado como possível Trematochampsidae, exibindo possíveis relações de parentesco com *Itasuchus*. Buffetaut (1991) afirma não haver razões para separar *Caririsuchus* de *Itasuchus*, considerando, portanto, *Itasuchus* como sinônimo júnior. *Caririsuchus* foi encontrado em rochas da Formação Santana, Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Brasil.

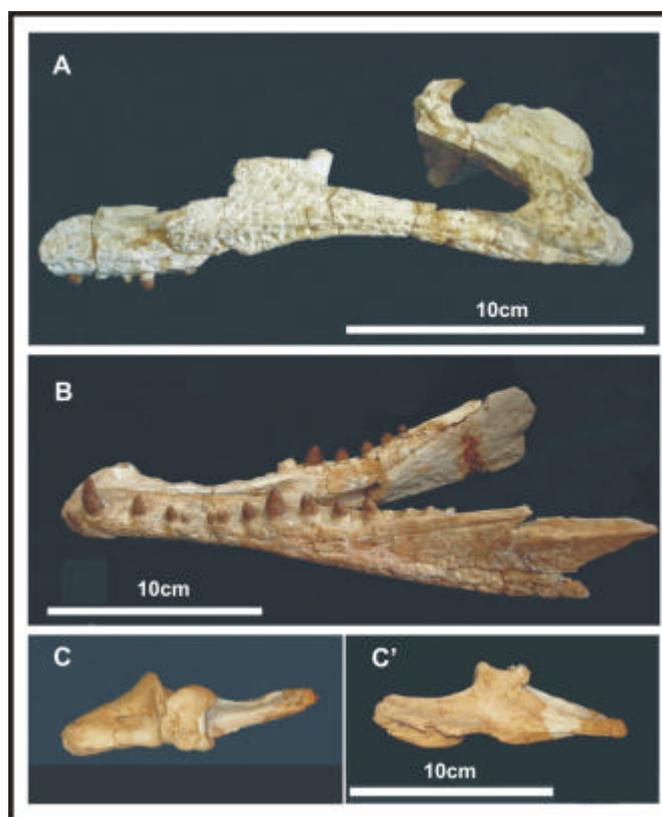


Figura 58. *Itasuchus jesuinoi* DGM 434-R. A - fragmento de região látero-posterior do crânio; B - fragmento da mandíbula; C - articular direito em vista oclusal; C' - articular direito em vista lateral interna.

O termo “longirrostrinos”, empregado por Clark (1994), é utilizado aqui para referir os mesoeucrocilianos de rostro alongado, geralmente exibindo platirrostria tubular. Os táxons longirrostrinos incluídos nas análises são *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841, *Sarcosuchus imperator* Broin & Taquet, 1966, *Dyrosaurus fosphaticus* Thomas, 1893 e Goniopholidae Cope, 1875.

*Pelagosaurus typus* (Fig. 60) representa a linhagem Thalattosuchia Frass, 1901, grupo que compreende formas adaptadas a hábito estritamente aquático marinho, ocorrendo durante o Jurássico Inferior pela costa do Mar de Thetys, onde atualmente situa-se o Oeste europeu.

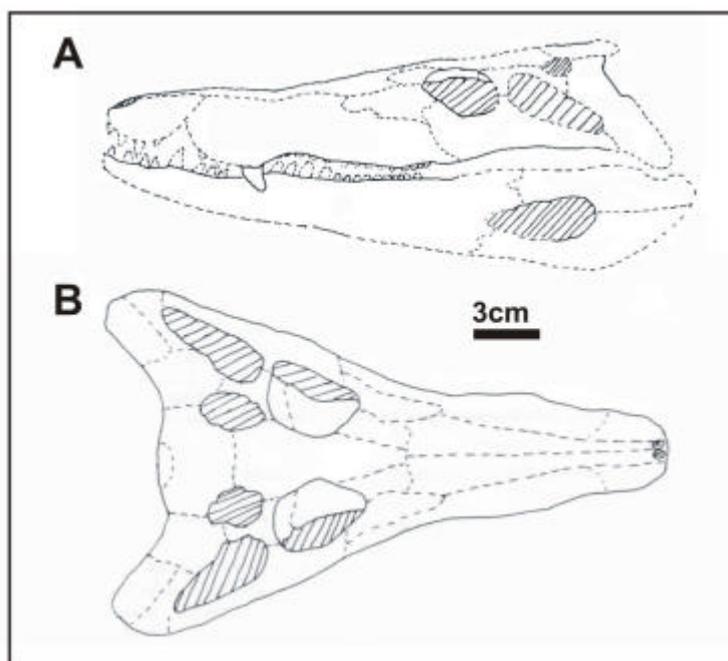


Figura 59. Reconstrução de crânio e mandíbula de *Caririsuchus camposi*. A - vista lateral esquerda; B - vista dorsal (modificado de Kellner, 1987).

*Sarcosuchus imperator* (Fig. 61) pertence à Família Pholidosauridae Zittel & Eastman, 1902. Foi neossuquiano grande, constituindo um morfótipo de hábito semi-aquático, em ambiente continental fluvial-lacustre, predador generalista de vertebrados de médio – grande portes (Sereno *et al.*, 2001). O Gênero *Sarcosuchus* é proveniente do Cretáceo Inferior do Recôncavo baiano (Brasil), Nigéria e Argélia.

*Dyrosaurus phosphaticus* (Fig. 62), Família Dyrosauridae de Stefano, 1903, foi encontrado em sedimentos evaporíticos do Eoceno inferior do Norte da África, Tunísia e Argélia. Neosuquiano marinho de hábitos costeiros e águas rasas. Sua descrição craniana só há pouco tempo foi concluída, com a descrição da caixa-craniana feita por Jouve (2005); que também propõe o monofiletismo da família.

Goniopholidae é família monofilética de mesoeucrocilianos, com táxons exibindo especializações em paralelo com Eusuchia, com distribuição temporal de Jurássico Inferior ao Cretáceo Superior. Família representada por dois táxons, *Eutretauranosuchus delfsi* Mook, 1967 (Jurássico norte-americano) e *Calsoyasuchus valliceps* Tykoski *et al.*, 2002 (Jurássico Inferior norte-americano). De acordo com os resultados por Tykoski *et al.* (2002), utilizando-se de “High-Resolution X-Ray CT Analysis”, *Calsoyasuchus* (Fig. 63) exibe extenso sistema de canais pneumáticos para-nasais no rosto, característica distinta de modernos crocilianos.

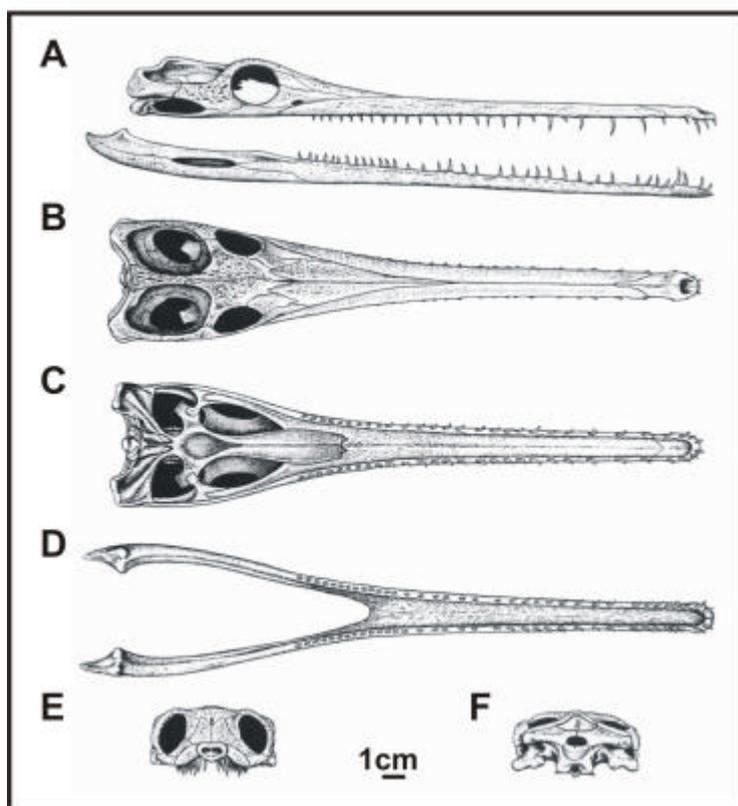


Figura 60. Reconstrução de crânio e mandíbula de *Pelagosaurus typus*. A - vista lateral direita; B - vista dorsal; C - vista palatal; D - vista oclusal da mandíbula; E - vista frontal do crânio; F - vista occipital (retirado de Pierce & Benton, 2006).

Peirosauridae Gasparini, 1982, constitui um grupo formado por metassuquianos cretácicos que apresentam como principais características cranianas: oreinorrostria moderada, dentes zifodontes, fossa-narinal e processo-nasal do pré-maxilar. Peirosauridae encontra-se representado por *Peirosaurus torminni* Price, 1955, (Fig. 64), Grupo Bauru de Minas Gerais, Brasil; idade Cretáceo Superior; *Uberabasuchus terrificus* Carvalho *et al.*, 2004 (Fig. 64), Grupo Bauru de Minas Gerais, Brasil, Cretáceo Superior; *Lomasuchus palpebrosus* Gasparini *et al.*, 1991 (Fig. 64), Grupo Neuquén, Província de Neuquén, Argentina; Cretáceo Superior. Romer (1966) inclui *Peirosaurus* na família Sebecidae, enquanto Langston (1965), Steel (1973), Bonaparte (1978) e Gasparini (1980) o designam como táxon pertencente a Baurusuchidae.

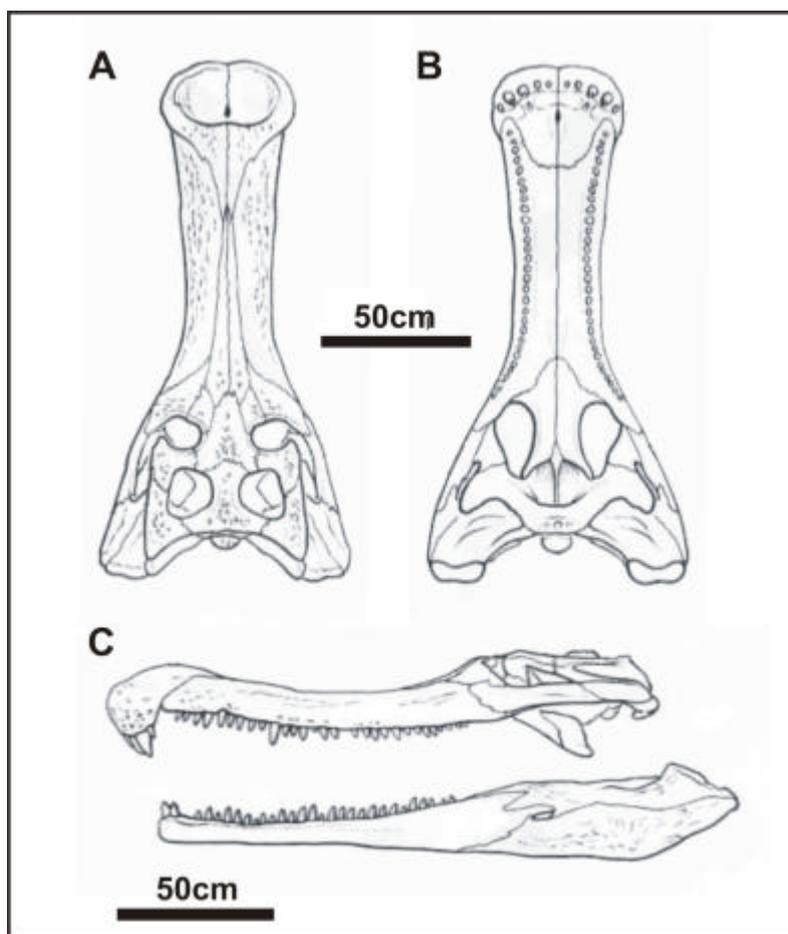


Figura 61. *Sarcosuchus imperator* MNN 604. A - vista dorsal; B - vista palatal; C - vista lateral esquerda de crânio e mandíbula (modificado de Sereno *et al.*, 2001).

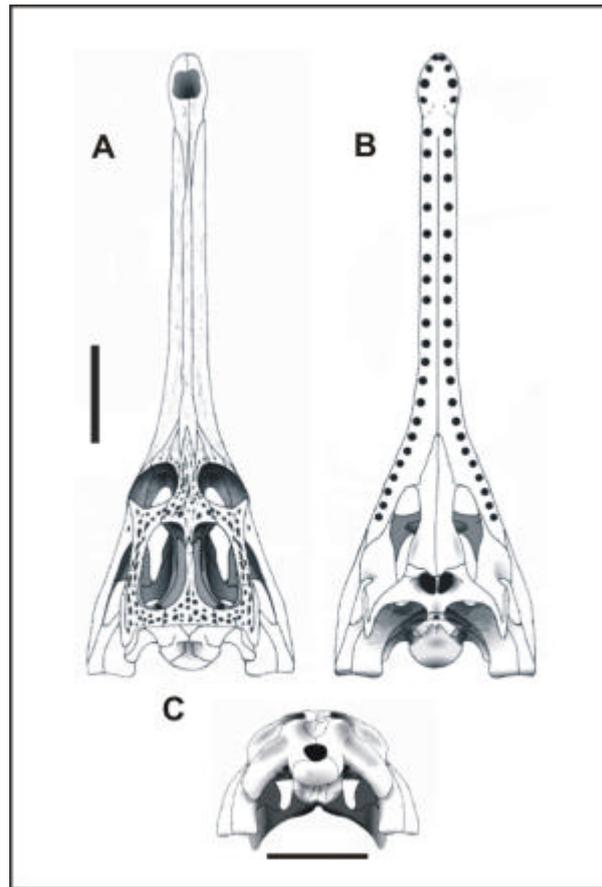


Figura 62. Reconstrução do crânio de *Dyrosaurus phosphaticus*. A - vista dorsal; B - vista palatal; C - vista occipital (modificado de Jouve, 2005).

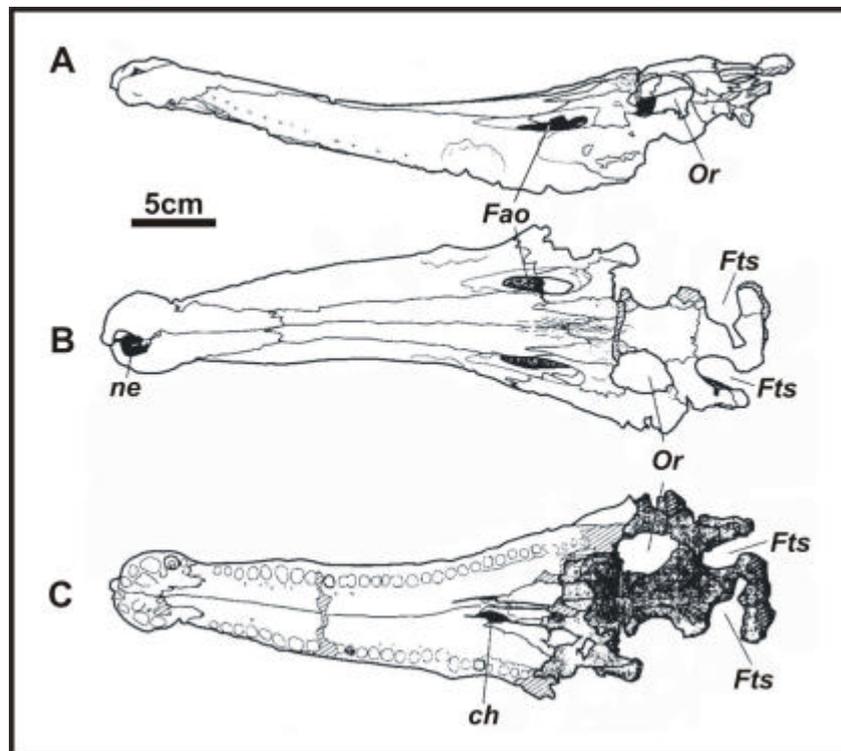


Figura 63. *Calsoyasuchus valliceps* TMM 43631-1. A - vista lateral esquerda; B - vista dorsal; C - vista palatal (modificado de Tykoski *et al.*, 2002).

“Notosuchia” Gasparini, 1971 foi inicialmente proposto como infraordem, para conter metassuquianos cretácicos de pequeno – médio portes, exibindo vários caracteres derivados como redução da fenestra ânterorbital, dentição evidentemente heterodonte, brevirrostria moderada, coanas grandes e situadas em posição sub-orbital. Análises cladísticas envolvendo “Notosuchia” (Gomani, 1997; Ortega *et al.*, 2000; Pol, 2003; Pol & Apesteguia, 2005; Turner & Calvo, 2005; Andrade, 2006; Turner, 2006) evidenciaram tratar de um grupo não natural, não monofilético. “Notosuchia”, por ter muitos de seus táxons amplamente referidos na bibliografia como possuindo possíveis relações de parentesco e/ou ancestralidade com táxons sebecossuquianos, está aqui representado por seis gêneros cuidadosamente escolhidos.

*Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999 (Fig. 65) e *Sphagesaurus huenei* Price, 1950 (Fig. 65), ambos provenientes de sedimentos do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil.

*Araripesuchus*, polarizado de acordo com os dados presentes em *Araripesuchus gomesii* Price, 1959, proveniente da Formação Santana, Cretáceo Inferior-Superior, Norte e Nordeste brasileiro e *Araripesuchus patagonicus* Ortega *et al.*, 2000, Albiano-Cenomaniano da Argentina, Grupo Neuquén.

*Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997; morfótipo que apresenta forte diferenciação dentária, exibindo dentes caniniformes e molariformes, encontrado em sedimentos do Cretáceo Inferior de Malawi, Sudeste africano.

*Simosuchus clarki* Buckley *et al.*, 2000 (Fig. 65), um aberrante metassuquiano que exhibe platirrostria, brevirrostria, grandes órbitas e dentes multicuspidados; encontrado em sedimentos do Cretáceo Superior de Madagascar.

*Chimaerasuchus paradoxus* Wu *et al.*, 1995 (Fig. 65), forma provavelmente de hábito alimentar herbívoro, devido ao fato de apresentar redução dentária, dentes grandes e molariformes, encontrado em sedimentos de idade Aptiano-Albiano, Província de Hubei, China.

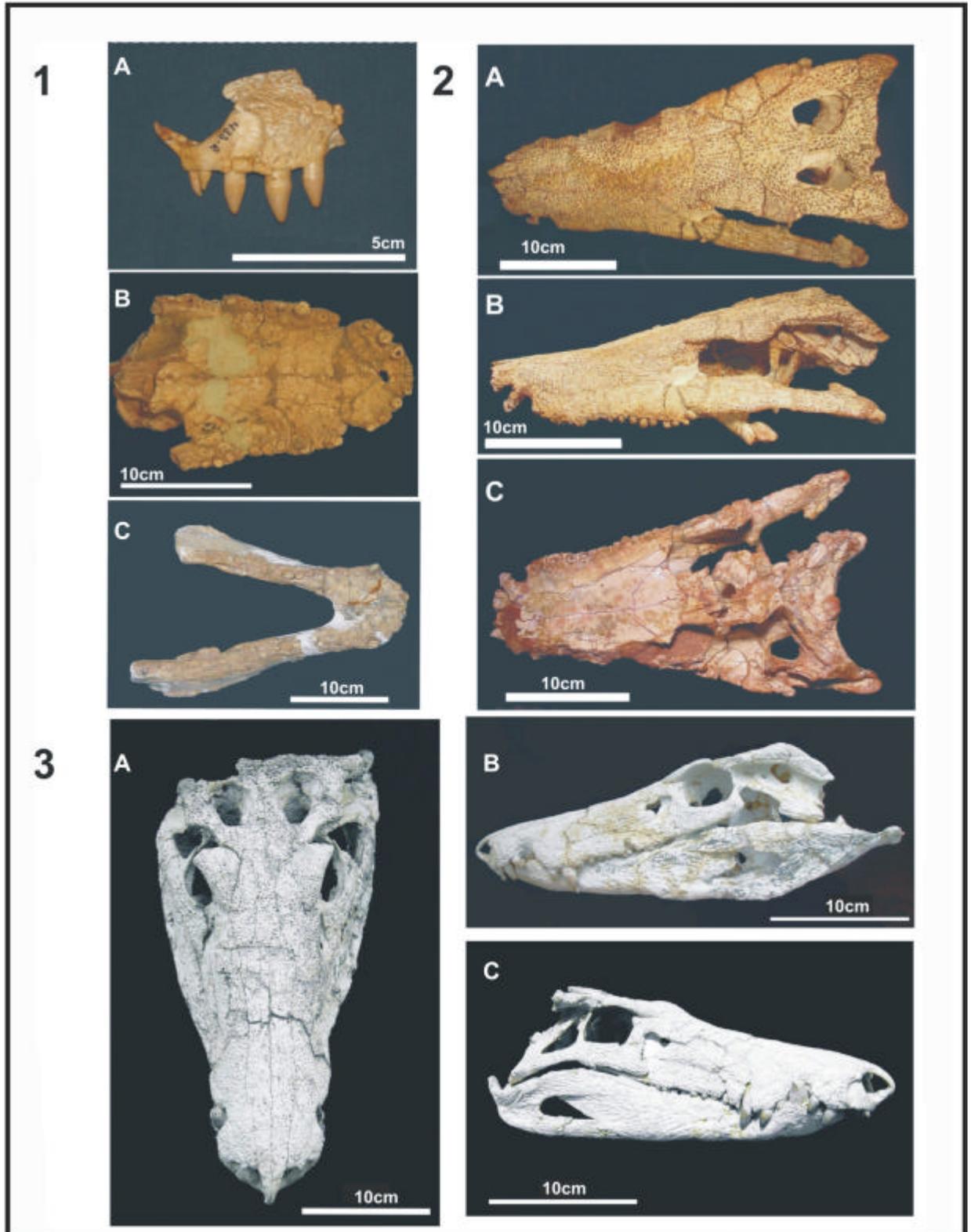


Figura 64. Peirosauridae. 1. *Peirosaurus torminni*, A - vista lateral esquerda de DGM 433-R; B - vista palatal de MOZ.P. 1750; C - vista oclusal da mandíbula de MOZ.P. 1750. 2. *Lomasuchus palpebrosus* MOZ 4084 PV, A - vista dorsal; B - vista lateral esquerda; C - vista palatal. 3. *Uberabasuchus terrificus* CPPLIP 630, A - vista dorsal; B - vista lateral esquerda; C - vista lateral direita.

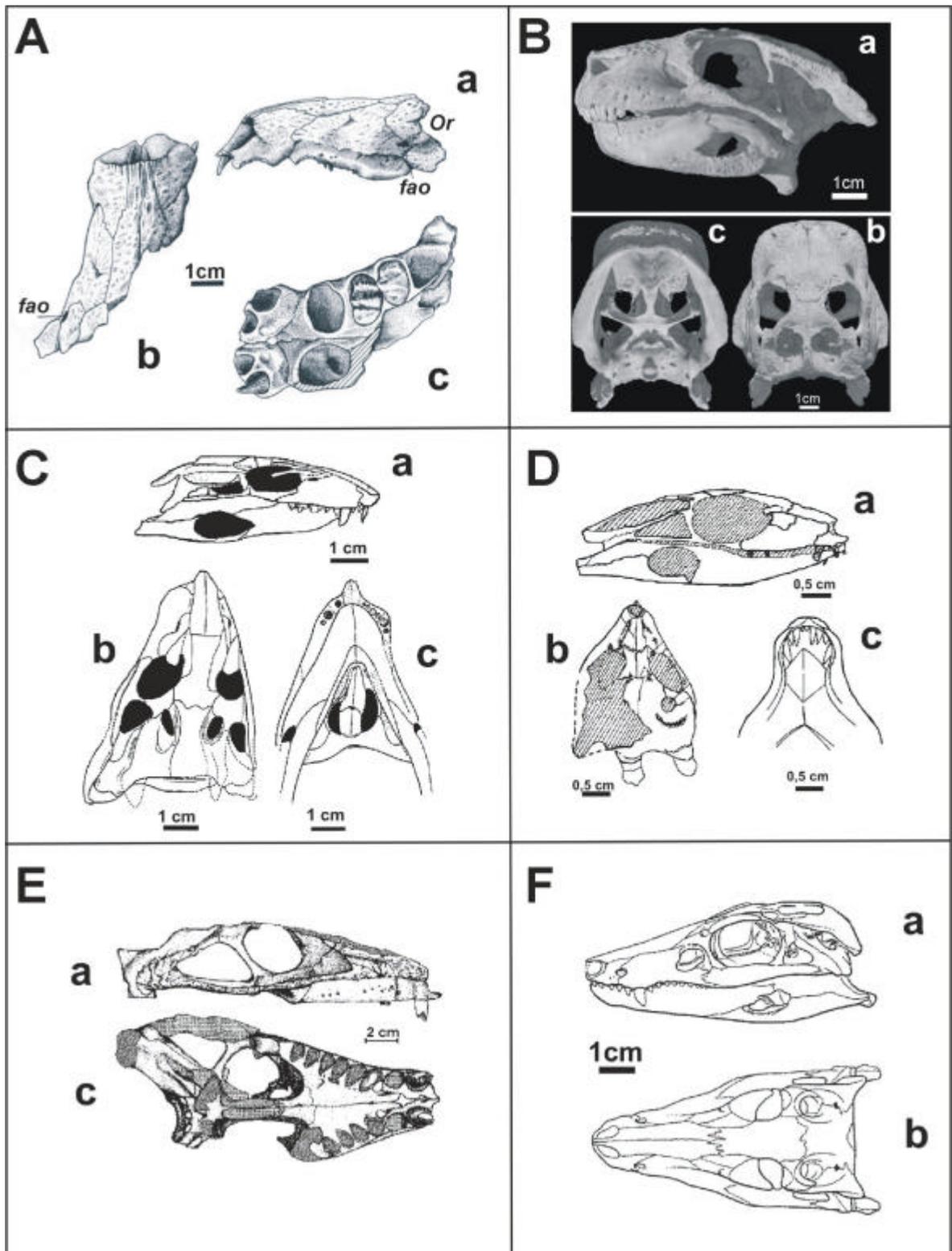


Figura 65. “Notosuchia”; Em a - vista lateral (direita em C, D e E; esquerda em A, B e F); b - vista dorsal; c - vista palatal. A - *Chimaerasuchus paradoxus* IVPP V8274; B - *Simosuchus clarki* UA 8679; C - *Malawisuchus mwakasyungutiensis* Mal-49/48/45; D - *Mariliasuchus amarali* UFRJ-DG 50-R; E - *Sphagesaurus huenei* RCL-100; F - *Araripesuchus gomesii* (modificado respectivamente de Wu & Sues, 1996; [www.digimorph.org](http://www.digimorph.org); Gomani, 1997; Carvalho & Bertini, 1999; Pol, 2003 e Andrade, 2005).

Tradicionalmente Eusuchia Huxley, 1875 é considerado como um grupo de mesoeucrodilianos altamente derivados, agrupados de acordo com as sinapomorfias coana inteiramente envolvida pelos pterigóides, barra pós-orbital emergindo em posição sub-dérmica e centros vertebrais procélicos. São seis os táxons considerados eussuquianos inclusos nas análises.

Pristichampsinae Kuhn, 1968 está representado por *Pristichampsus vorax* (Troxell, 1925) (Fig. 66) Eoceno norte-americano; táxon que exhibe oreinorrostria moderada e dentes zifodontes característicos, filogeneticamente considerado como pertencente a Família Crocodylidae Cuvier, 1807 (*sensu* Kälin, 1933), de acordo com Langston (1975). Atualmente têm se considerado pristicâmpsinos como morfótipos mais terrestrializados em comparação com outros crocodilianos, possivelmente sofrendo modificações adaptativas no preenchimento do nicho deixado vago pelos terópodomorfos não avianos com o fim do Mesozóico (Brochu, 2003). São amplamente encontrados nos depósitos paleogênicos de América do Norte e Eurasia (Brochu, 2002b).

*Quinkana* Molnar, 1981 está representado pela espécie *Q. fortirostrum* Molnar, 1981 (Fig. 66) encontrado em depósitos pleistocênicos de Queensland, Austrália, inicialmente classificado como pertencente à Família Crocodylidae Cuvier, 1807, relacionado a Pristichampsinae. Brochu (2001b), Mead *et al.* (2002), entre outros, classificam *Quinkana* como um táxon da subfamília eussuquiana Mekosuchinae Balouet & Buffetaut, 1987. Mekosuchinae constitui o último grupo de crocodilomorfos terrestres; surgindo durante o Mioceno inferior, sobrevivendo até o Pleistoceno na Austrália (*Quinkana* e *Pallimnarchus* De Vis, 1886) e até o aparecimento de populações humanas nas ilhas do Pacífico Sul Fiji, Novas Caledônias e Vanuatu (Mead *et al.*, 2002). *Quinkana* exhibe dentes zifodontes; rostro mais largo que aqueles presentes em *Pristichampsus* e outros sebecossuquianos, no entanto mais alto que aquele encontrado para Alligatorinae e Crocodylinae; narinas externas em posição fronto-dorsal; ornamentação típica de Crocodylia. Molnar (1981) afirma que nenhum outro crocodiliano exhibe a combinação de caracteres encontrado em *Quinkana*.

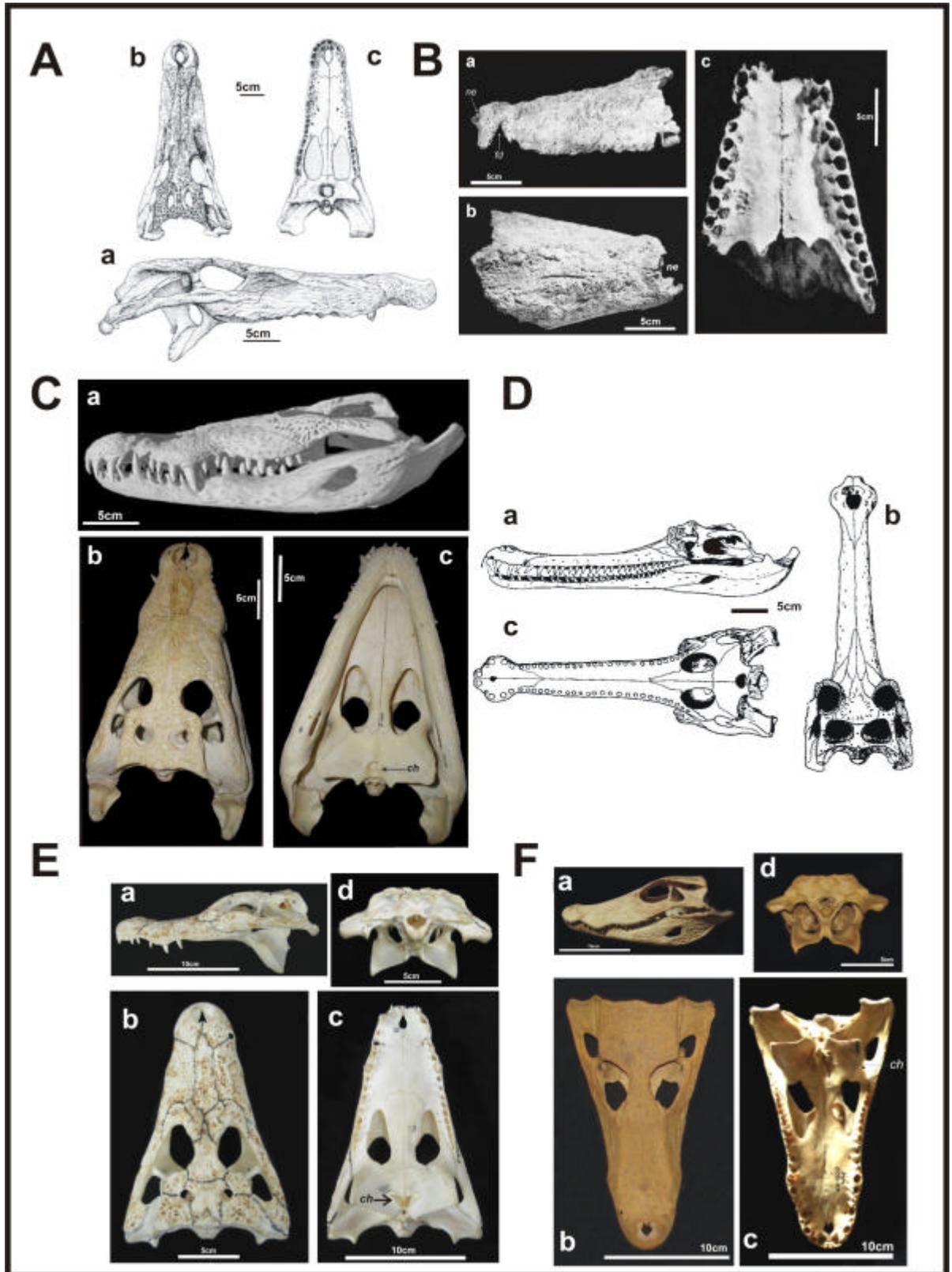


Figura 66. Eusuchia. Em a - vista lateral (direita em A; esquerda em B, C, D, E e F); b - vista dorsal; c - vista palatal; d - vista occipital. A - *Pristichampsus vorax* FMNH PR 399; B - *Quinkana fortirostrum* AM F.57844; C - *Crocodylus moreletii* TMM M-4980; D - *Gavialis gangeticus*; E - *Caiman crocodylus* URC R.76; F - *Paleosuchus trigonatus* DGM 268-RR. Extraído de A - Langston, 1975; B - Molnar, 1981; C - [www.digimorph.org](http://www.digimorph.org); D - Gans, 1973.

*Gavialis gangeticus* Gmelin, 1789 (Fig. 66), crocodiliano longirrostrino tubular, exibindo adaptações para hábito alimentar piscívoro; atualmente restrito a rios da Índia. *Crocodylus moreletii* Bibron & Dumeril, 1851 (Fig. 66) exibindo platirrostria, atualmente encontrado em bacias hidrográficas do Sul do México, Belize e Guatemala. *Caiman crocodylus* Linnaeus, 1758 (Fig. 66) aligatrido que exhibe rostro platirrostro, atualmente endêmico de Centro e Sudeste do Brasil. *Paleosuchus*, polarizado de acordo com *Paleosuchus trigonatus* Schneider, 1801 e *Paleosuchus palpebrosus* Cuvier, 1807, espécies que exibem oreinorrostria moderada e são restritos a drenagens de Centro, Norte e Nordeste do Brasil.

## XI- LISTA DE CARACTERES

Os caracteres utilizados para esta investigação foram aqueles referentes a crânio, mandíbula e dentição. Foi assim efetuado tendo em vista que muitos dos táxons sebecossuquianos estudados não possuem um esqueleto pós-craniano preservado, e aqueles o possuindo recebem uma descrição restrita na literatura referente.

A correlação entre estruturas maxilo-mandibulares, dentárias e rostrais, com o hábito alimentar, é muito bem ilustrada por crocodilianos (Iordansky 1963, 1973). Dentes são estruturas sensíveis, que naturalmente respondem às influências ou mudanças na dieta (Langston, 1973). De acordo com Brochu (2001b), nas linhagens crocodiliformes, a maioria dos efeitos filogenéticos se traduz em mudanças cranianas; sendo o pós-crânio visto como um complexo menos plástico quando em comparação com o crânio.

Vê-se, portanto, que o conjunto de dados aqui considerado e levantado seria o melhor conjunto, mas longe de ser o único, para se inferir filogenias.

Os caracteres foram compilados a partir de análise de bibliografia (textos e figuras) e da observação direta de materiais, tanto fósseis quanto réplicas.

A lista de caracteres produzida, embora baseada na bibliografia, busca maior coerência na distribuição desses; incluindo caracteres reinterpretados e outros novos.

Vários autores (Buckley *et al.*, 2000; Ortega *et al.* 1996, 2000; Tykoski *et al.*, 2002; Pol, 2003; Carvalho *et al.*, 2004; Pol & Norell, 2004; Andrade, 2005; Pol & Apesteguia, 2005; Turner & Calvo, 2005; Turner, 2006;) em trabalhos mais recentes sobre crocodilomorfos, vêm apenas ampliando a base de dados de Clark (1994).

Algumas características foram mantidas em sua forma original. Outras tiveram alteração na estrutura do texto, de forma a facilitar a compreensão do caráter. Recodificações de estado mostram-se algo freqüentes e a redefinição de caracteres levou a criação de características multiestado a partir de binárias co-dependentes, ou mesmo a divisão daquelas originalmente multiestados, interpretadas como sem representarem possível morfocline, em binárias.

A distribuição de características segue uma ordem anatômica determinada.

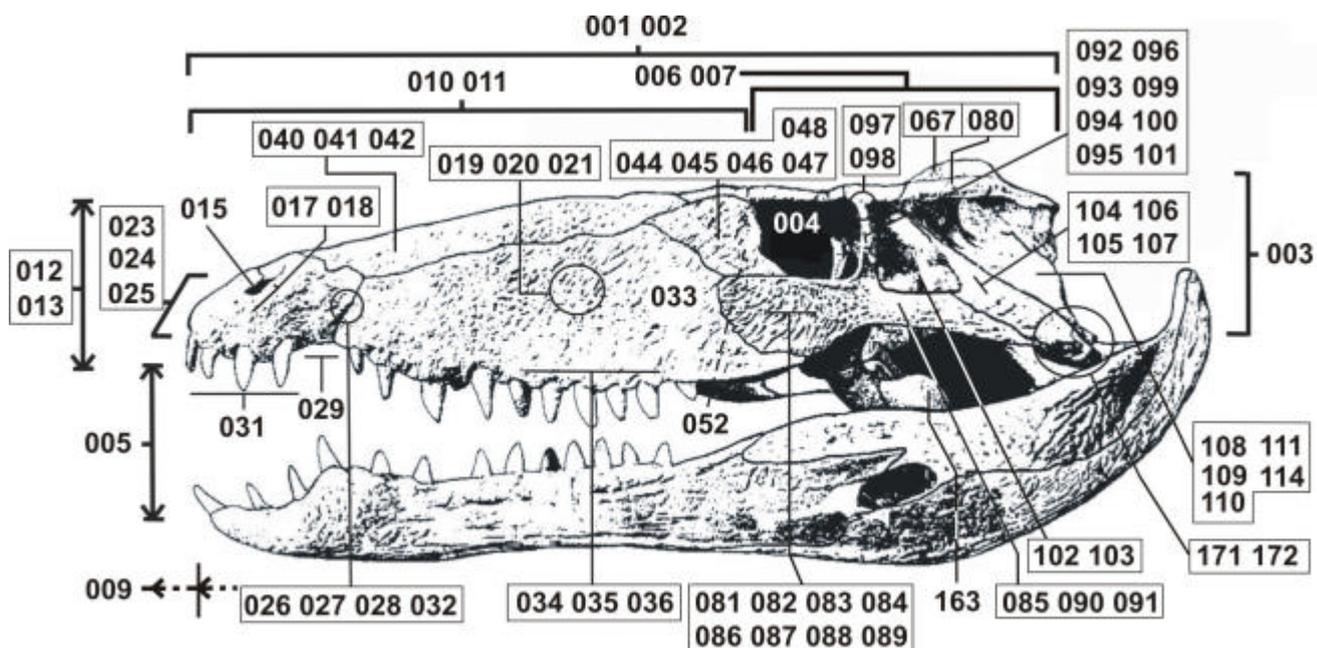


Figura 67. Distribuição de caracteres utilizados no estudo, apresentada em vista lateral de reconstrução do crânio de *Sebecus icaeorhinus*. Além de caracteres gerais estão representados características das regiões rostral e orbital/pós-orbital (modificado de Colbert, 1946).

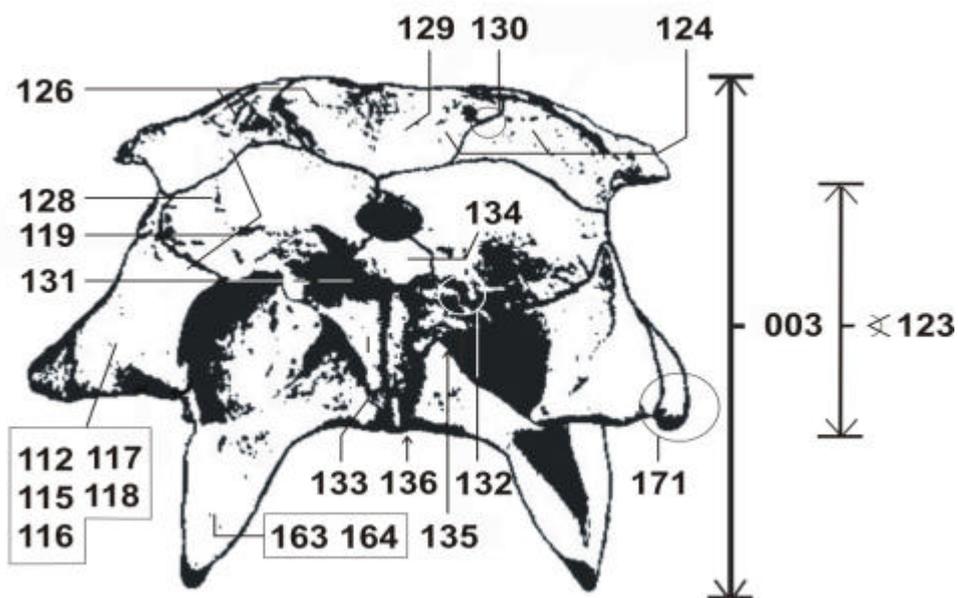


Figura 68. Distribuição de caracteres relativos à região occipital, utilizados no estudo, apresentada em vista posterior de reconstrução do crânio de *Sebecus icaeorhinus* (modificado de Colbert, 1946).

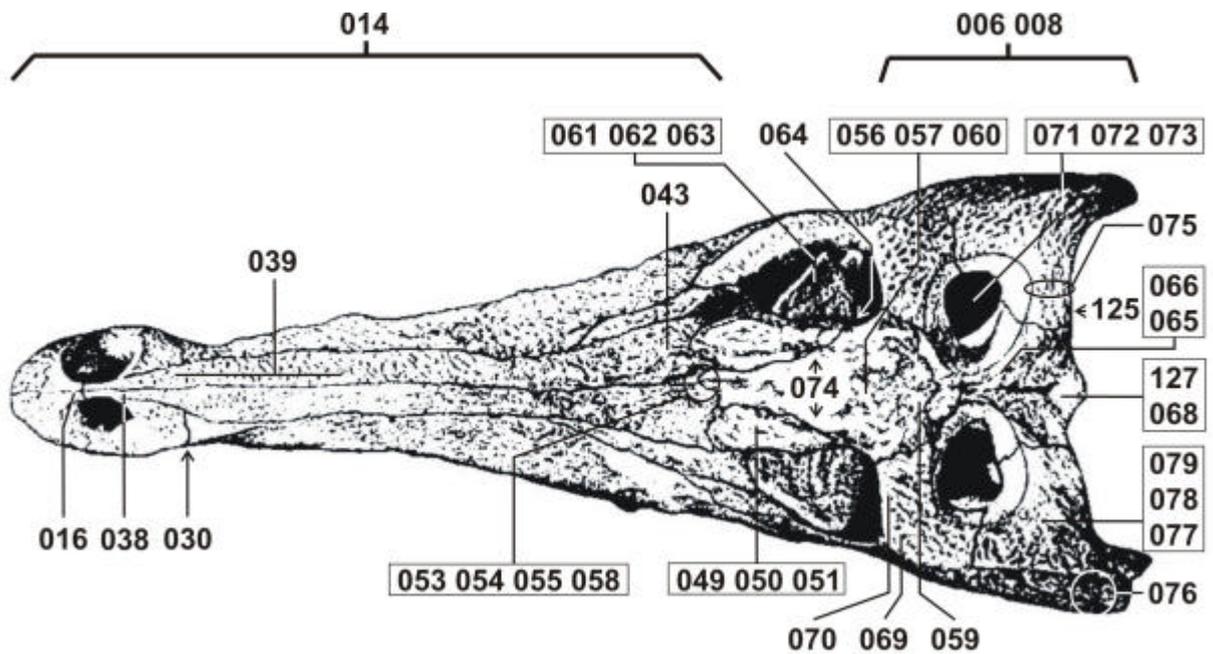


Figura 69. Distribuição de caracteres relativos à região dorsal e teto craniano, utilizados no estudo, apresentada em vista dorsal de reconstrução do crânio de *Sebecus Icaeorhinus* (modificado de Colbert, 1946).

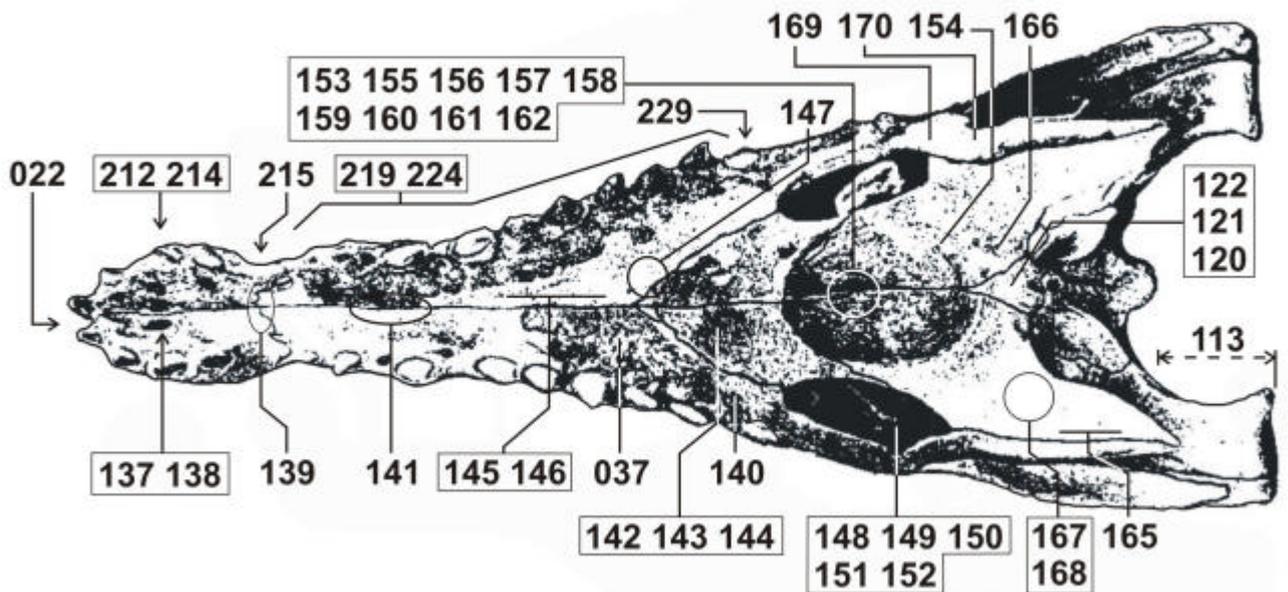


Figura 70. Distribuição de caracteres relativos à região palatina, utilizados no estudo, apresentada em vista palatal de reconstrução do crânio de *Sebecus icaeorhinus* (modificado de Colbert, 1946).

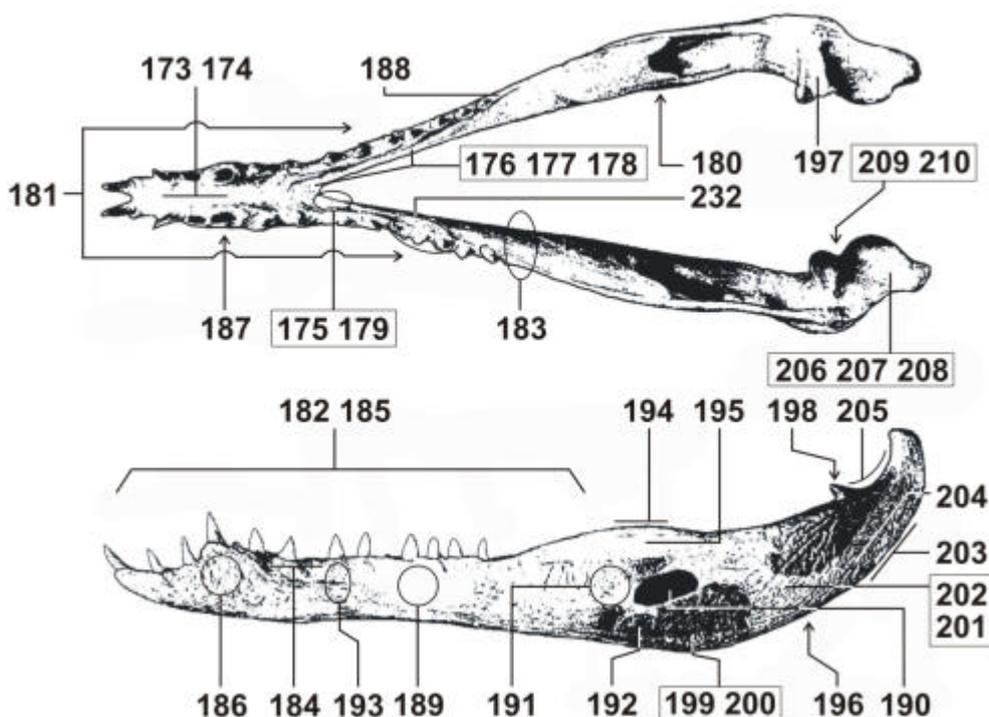


Figura 71. Distribuição de caracteres relativos à mandíbula e dentição, utilizados no estudo, apresentada em vistas superior oclusal e lateral esquerda da mandíbula de *Sebecus icaeorhinus* (modificado de Colbert, 1946).

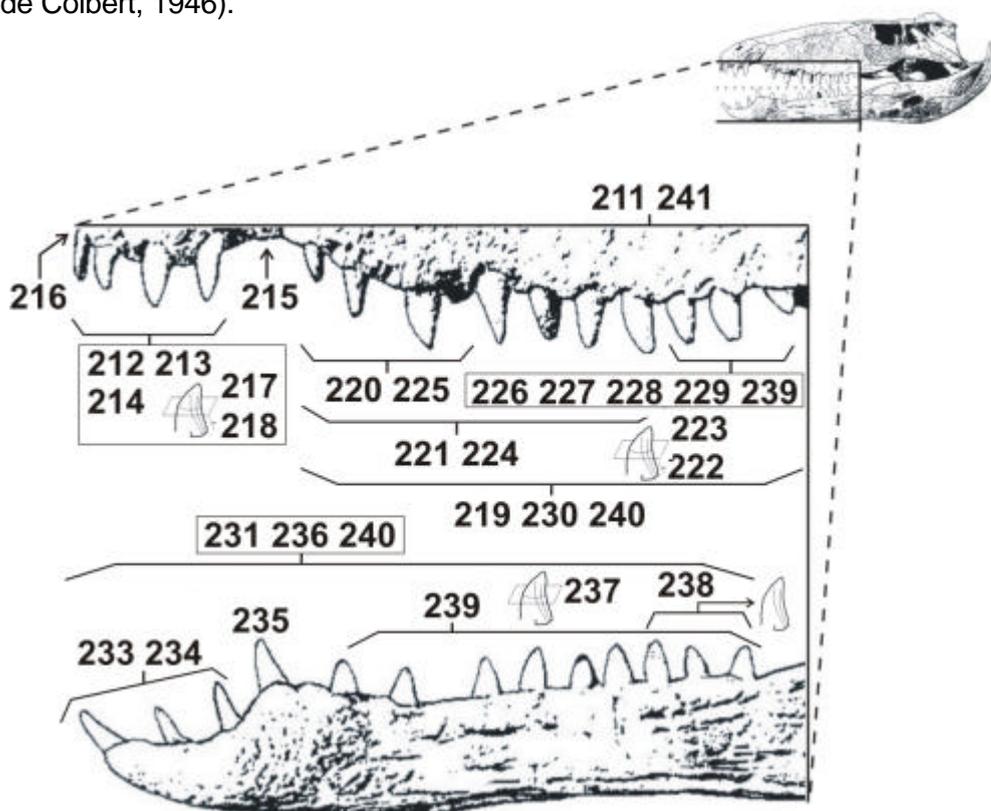


Figura 72. Distribuição de caracteres dentários utilizados no estudo, apresentada em vista lateral esquerda de reconstrução do crânio de *Sebecus icaeorhinus* (modificado de Colbert, 1946).

De maneira geral os estados foram organizados, para cada caráter, de acordo com seu grau de desenvolvimento ou presença, estando codificados como “0” por seu estado basal, plesiomorfismo, de acordo com os estados dos táxons do Grupo Externo, e por “1”, “2” ou mais, pela sua derivação. Considerou-se esta forma de codificação mais adequada, por permitir uma melhor visualização dos estados dos caracteres da matriz, discriminando de uma maneira rápida e geral estados plesiomórficos ou apomórficos. Caracteres com estados variáveis no terminal, irreconhecíveis ou ausentes, se encontram representados com “?”.

Os caracteres formulados inéditos, e aqueles caracteres multiestados ordenados, estão indicados como (**ord**), (novo) ou (**ord/novo**), após a menção do caráter a ser analisado.

Como em Andrade (2005) foi dada preferência à codificação de características como caracteres binários, buscando-se evitar a influência de pressuposições não embasadas na análise.

A lista de caracteres abaixo foi utilizada na construção da matriz de análise filogenética. Caso se julgue proveitoso realizar-se-ão comentários sobre certos caracteres.

### **XI.1- Características gerais**

001) Ornamentação da superfície óssea dorsal do crânio:

- (0) lisa (polida) ou fracamente marcada;
- (1) ornamentada por rugosidades e sulcos vermiformes irregulares, compondo um padrão anastomosado;
- (2) ornamentada por fossetas circulares ou subpoligonais, mais eventualmente por sulcos que não se cruzam.

---

002) Ornamentação craniana (**ord**):

- (0) crânio liso, desprovido de ornamentação;
- (1) crânio com ornamentação, evidentemente mais densa na região fronto-parietal;
- (2) crânio com ornamentação homogênea.

003) Altura do crânio, em vista occipital:

(0) mais alto que largo ou subquadrado;

(1) mais largo que alto.

---

004) Posição das órbitas:

(0) lateral;

(1) látero-dorsal.

---

005) Oclusão dentária, em vista lateral (novo):

(0) do tipo “overbite” (aligatoróide);

(1) do tipo “overbite”, no entanto um, ou alguns poucos dentes mandibulares, geralmente caniniformes hipertrofiados, se projetam nas laterais da maxila superior, característica intermediária entre as condições “0” e “2”.

(2) do tipo “interbite” (crocodilóide).

A característica tem como fundamento os trabalhos de Brochu (1997, 2003), os quais registram uma condição ancestral, protagonizada por *Leidykosuchus canadensis* Lambe, 1907 (*Fig. 73*) onde a oclusão dentária seria intermediária entre aquela encontrada em Alligatoidea (“overbite”, onde os dentes da maxila superior cobrem àqueles da mandíbula na oclusão) e de Crocodyloidea (“interbite”, na qual os dentes quando em oclusão se sucedem alternadamente na arcada). No entanto a característica não foi ordenada, visto que o trabalho de Brochu (2003) se baseia em Crocodylia, e o registro inicia-se com morfótipos que exibem oclusão do tipo “overbite”. É possível que, para os metassuquianos cretácicos, a condição intermediária possa ter sido derivada de uma “overbite”. Deste modo, ante a questão, preferiu-se a não ordenação.

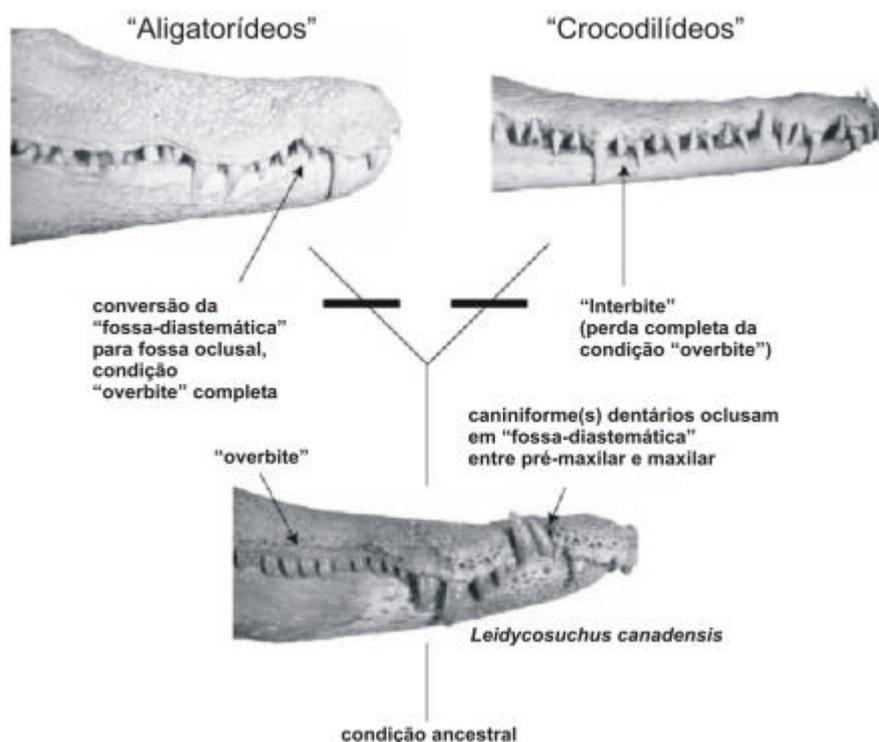


Figura 73. Concepção evolutiva de Brochu (2003) para os principais arranjos oclusais. *Leidykosuchus canadensis* estaria na ancestralidade eussuquiana entre uma oclusão do tipo “overbite”, e aquela “interbite” (modificado de Brochu, 2003).

---

006) Teto craniano na região supra-temporal, em vista látero-dorsal:

- (0) teto craniano mal desenvolvido;
- (1) aplainado, desenvolvimento de teto craniano quadrangulóide característico.

---

007) Teto craniano, em vista lateral:

- (0) levemente convexo;
- (1) superfícies pós-orbito-esquamosal e fronto-parietal no mesmo plano;
- (2) levemente côncavo, superfície dorsal pós-orbito-esquamosal em plano mais baixo que a superfície dorsal fronto-parietal.

---

008) Teto craniano, em vista dorsal:

- (0) possuindo eixo longitudinal (ant-post) dominante;
- (1) quadrangulóide com eixo transversal dominante.

---

009) Comprimento mandíbula versus rostro, em vista lateral (novo):

- (0) mandíbula de mesmo comprimento àquele do rostro;

(1) rostró distintamente maior que mandíbula.

---

## **XI.2- Região pré-orbital**

010) Comprimento do rostró:

(0) mediano, rostró compondó 50 a 65% do comprimento total do crânio;

(1) curto (brevirrostría), rostró compondó 40 a 45% do comprimento total do crânio;

(2) longo (longirrostría), rostró compondó acima de 65-70% do comprimento total do crânio.

---

011) Margem dorsal do rostró, partindo do bordo anterior da órbita, em vista lateral:

(0) retilíneo descendente ou levemente arqueado convexamente em direção às narinas externas;

(1) retilíneo horizontalizado;

(2) côncavo;

(3) convexo.

---

012) Tipo morfológico de rostró:

(0) platirrostrino tubular;

(1) platirrostrino “narrow”;

(2) platirrostrino “broad”;

(3) oreinorrostrino.

Característica formulada de acordo com a diferenciação dos tipos morfológicos exibidos pelo rostró, proposta por Busbey (1994) (*Fig. 74*). Platirrostría seria o tipo morfológico exibindo nítida compressão dorso-ventral. A variedade tubular seria o caso onde os comprimentos dorso-ventral e lateral (vistos dorsalmente) do rostró seriam equivalentes. “Narrow” apresentaria o comprimento lateral cerca de 1,2 a 1,9 vezes o comprimento dorso-ventral do rostró. “Broad” apresenta o comprimento lateral mais de duas vezes o comprimento dorso-ventral. Por oreinorrostría entende-se o tipo de rostró que tende a verticalização, sendo o comprimento dorso-ventral maior que o lateral. Mesmo sem os termos usados por Busbey (1994), a

característica sobre o tipo de rostro é encontrada em outros trabalhos, como Clark (1994), Buckley *et al.* (2000), Turner & Calvo (2005).

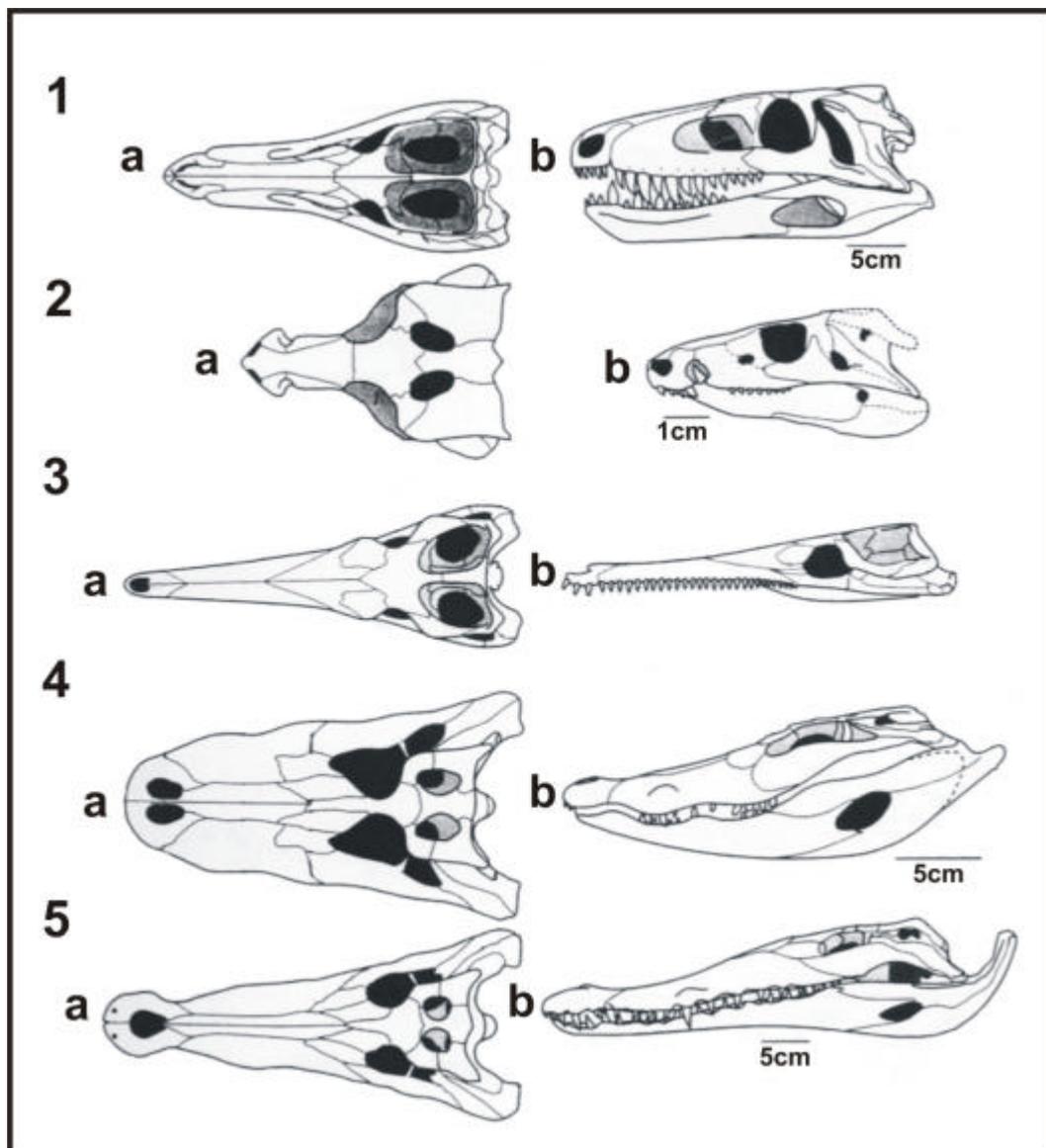


Figura 74. Tipos morfológicos de rostro segundo Busbey (1984). Em a - vista dorsal, b - vista lateral esquerda; 1 - oreinorostria, *Sphenosuchus acutus*; 2 - oreinorostria, *Protosuchus richardsoni*; 3 - platirostria tubular, *Metriorhynchus superciliosum*; 4 - platirostria "broad", *Alligator mississippiensis*; 5 - platirostria "narrow", *Crocodylus acutus* (modificado de Busbey, 1984).

013) Tipo morfológico de rostro II:

- (0) oreinorostrino moderado, verticalização com cerca de 60°;
- (1) platirostrino característico,
- (2) oreinorostrino acentuado, verticalização acima de 60°.

Esta característica seria uma derivação da anterior, tendo em vista que ocorrem morfótipos exibindo oreinorrostria mais ou menos acentuada. No entanto a tendência a oreinorrostria é indicativa da exploração de nichos mais terrestres.

---

014) Rostro III, em vista dorsal:

- (0) gradualmente se adequa ao contorno do restante do crânio, assumindo uma aparência geral triangular;
  - (1) evidentemente destacado em relação à região pós-orbital do crânio.
- 

015) Narinas externas:

- (0) laterais ou frontais semi-laterais;
  - (1) frontais terminais;
  - (2) ântero-superiores ou superiores.
- 

016) Barra inter-narinal (**ord**):

- (0) larga;
  - (1) grácil, estreita;
  - (2) ausente ou incompleta.
- 

017) Bordo das narinas externas (novo):

- (0) não se elevando em relação à superfície óssea adjacente;
- (1) sobressaindo-se elevado em relação à superfície óssea adjacente.

Principalmente em formas semi-aquáticas, exibindo narinas em posição dorsal, os bordos das narinas externas podem se encontrar elevados em relação às suas adjacências.

---

018) Região adjacente látero-ventral (pré-maxilar) das narinas externas:

- (0) sem modificação em relação ao restante do pré-maxilar;
- (1) área levemente deprimida e lisa, desprovida da ornamentação característica, fossa narinal.

A fossa narinal é encontrada em muitos metassuquianos, principalmente baurussuquianos e peirossauromorfos. Não se sabe ao certo que tipo de estrutura tecidual se localizava nesta região (órgão sensorial, válvulas epidérmicas nasais, órgão odorífero), porém deveria estar relacionada à aquisição de hábito de vida terrestre e dieta.

---

019) Fossa anterorbital:

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

Fossa anterorbital é referida como uma depressão, geralmente ampla, existente no rosto, pouco anterior ao bordo anterior da órbita. Pode conter ou não a fenestra-anterorbital.

---

020) Fenestra anterorbital:

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

021) Fenestra anterorbital II (**ord**):

- (0) tão larga quanto a órbita;
- (1) exibindo cerca da metade da dimensão da órbita;
- (2) fortemente reduzida;
- (3) ausente.

022) Pré-maxilares, em vista ântero-ventral:

- (0) se encontram na extremidade anterior, compondo um bordo horizontal contínuo;
- (1) se encontram na extremidade anterior, formando uma chanfradura medial.

A referida chanfradura medial, quando em vista anterior, se assemelharia a um lábio leporino.

---

023) Porção anterior do pré-maxilar, na região anterior e abaixo das narinas externas:

- (0) estreita, nitidamente menor que a parte lateral do pré-maxilar;
  - (1) larga.
- 

024) Processo nasal:

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

O processo nasal seria uma expansão anterior do pré-maxilar, ultrapassando o contorno labial, se assemelhando a um arco ou argola quando em vista lateral. Característico de peirosauriformes.

---

025) Pré-maxilar:

- (0) formando ao menos a metade ventral da barra inter narinal;
  - (1) não participando do processo, ou formando pouco da barra inter narinal.
- 

026) Forâmen na sutura pré-maxilar/maxilar, em vista lateral:

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

027) Sutura pré-maxilar/maxilar:

- (0) pré-maxilar sobrepujando-se ao maxilar na face (sutura esquamosal);
  - (1) pré-maxilar/maxilar em contato de sutura serreada.
- 

028) Sutura pré-maxilar/maxilar, em vista lateral:

- (0) curva ou formada em dois planos, inferior vertical, superior diagonal;
  - (1) reta, diagonal, região inferior à frente da superior;
  - (2) reta, vertical;
  - (3) maxilar se projetando em “cunha” sobre o pré-maxilar.
- 

029) Extremidade inferior da sutura pré-maxilar/maxilar, em vista lateral:

- (0) sem constrição, com região essencialmente plana entre pré-maxilar e maxilar;
  - (1) com constrição acentuada e evidente.
-

030) Sutura pré-maxilar/maxilar, em vista dorsal:

- (0) sem constrição, com região essencialmente plana;
  - (1) constrição pouco pronunciada, área de sutura em cunha;
  - (2) constrição abrupta, acentuada e evidente, fossa diastemática evidente dorsalmente;
  - (3) rostro constricto no contato pré-maxilar/maxilar, formando larga concavidade.
- 

031) Bordo ventral do pré-maxilar, em vista lateral:

- (0) horizontalizado, no mesmo nível ou pouco acima do bordo ventral do maxilar;
  - (1) arqueado ventralmente.
- 

032) Fossa diastemática formada no contato entre pré-maxilar e maxilar:

- (0) inexistente;
- (1) presente, bem desenvolvida.

A fossa diastemática seria uma chanfradura acentuada e profunda, desprovida de elemento dentário, situada na região de sutura entre pré-maxilar e maxilar. Esta estrutura acomoda um dente hipertrofiado mandibular, presente na porção anterior do dentário.

---

033) Maxilar:

- (0) não participa da borda da órbita;
  - (1) participa da borda da órbita.
- 

034) Forâmens neurovasculares no maxilar:

- (0) pequenos e próximos da margem ventral do maxilar;
  - (1) forâmens bem visíveis, claramente distintos da ornamentação característica craniana, localizados pouco acima da margem ventral do maxilar.
- 

035) Margem inferior do maxilar:

- (0) ornamentada, sem diferenciação em relação à superfície restante do maxilar;
- (1) mais lisa, inclinada mesialmente.

Woodward (1986) e Bonaparte (1991) associam a margem lisa do maxilar como evidência de tecidos moles ou estruturas comparáveis a lábios.

Embora Woodward (1986) comparasse a situação aos lábios de mamíferos, muitos lacertílios e ofídios possuem estruturas labiais frouxas, podendo representar um modelo mais coerente para compreender os tecidos frouxos destes crocodilomorfos (modificado de Andrade, 2005).

---

036) Margem inferior do maxilar, em vista lateral:

- (0) retilínea ou fracamente intumescida;
- (1) côncava na região mais anterior e convexa na mais posterior;
- (2) convexa na região mais anterior e côncava ou reta na mais posterior;
- (3) convexa na região mais anterior, côncava na média e novamente convexa na posterior;
- (4) convexa na região mais anterior, apresentando uma abrupta constrição em sua terça parte final, retomando configuração convexa.

---

037) Porções posteriores do maxilar, em vista palatal:

- (0) não se encontrando anteriormente aos palatinos;
- (1) se encontrando, fechados anteriormente aos palatinos.

---

038) Bordo anterior dos nasais, em vista dorsal:

- (0) moderadamente desenvolvido, projetando-se sobre a narina na forma de uma lâmina estreita, sem recobri-la completamente;
- (1) curto, ou eventualmente sem contato com a narina, com pequena projeção estiliforme sobre esta;
- (2) bem desenvolvido, abrangendo ampla área da margem posterior das narinas externas.

---

039) Forma geral dos nasais, em suas porções anterior e média, em vista dorsal:

- (0) retangulóide ou triangular, com largura na região posterior maior que na anterior;
- (1) triangular, com largura na região anterior nitidamente maior que na posterior.

040) Região de sutura entre os nasais:

- (0) planar ou levemente deprimida;
  - (1) formando uma crista mediana, nasais orientados dorso-medialmente.
- 

041) Nasal:

- (0) contata lacrimal;
  - (1) não contata lacrimal.
- 

042) Nasal II:

- (0) contata pré-maxilar;
  - (1) não contata pré-maxilar.
- 

043) Extremidade posterior dos nasais, em vista dorsal:

- (0) posteriormente nasais separados por projeção sagital do frontal;
  - (1) posteriormente nasais convergem para o plano sagital.
- 

044) Lacrimal (**ord**):

- (0) sem contato com o nasal, prevenido por amplo contato entre pré-frontal e maxilar;
  - (1) com pequeno contato com o nasal;
  - (2) com extenso contato com o nasal, muitas vezes prevenindo contato entre pré-frontal e maxilar.
- 

045) Tamanho relativo do lacrimal:

- (0) amplo, bem desenvolvido;
  - (1) pequeno, geralmente quadrangulóide.
- 

046) Forma do lacrimal:

- (0) estrelada ou vermiforme
  - (1) quadrangulóide, trapezoidal ou subcircular;
- 

047) Crista do lacrimal (**nov**):

- (0) ausente;

(1) presente, em algumas formas com aspecto em “L” invertido.

A característica foi elaborada após a constatação da referida crista em alguns metassuquianos como *Sebecus querejazus*, *Araripesuchus*, *Pristichampsus* e *Quinkana*.

---

048) Processo lateral descendente do lacrimal:

- (0) colunar, estreito;
  - (1) laminar;
  - (2) não exibe processo descendente.
- 

049) Pré-frontais, em vista dorsal:

- (0) estreitos e longos;
  - (1) largos, quadrangulares;
  - (2) estreitos e curtos.
- 

050) Posição relativa da margem anterior do pré-frontal:

- (0) à frente do bordo anterior do frontal, no entanto o frontal contata os nasais;
  - (1) à frente do bordo anterior do frontal, prevenindo contato entre frontal e nasais;
  - (2) aproximadamente na mesma altura do bordo anterior do frontal.
- 

051) Margem posterior do pré-frontal:

- (0) curta, compondo apenas o bordo ântero-superior da órbita;
  - (1) alongado, estendendo-se ao bordo superior da órbita.
- 

052) Pilares pré-frontais:

- (0) área de contato entre extremidade inferior do pré-frontal e palatino mais estreita que na região de emergência dos referidos pilares, conformação similar a um triângulo invertido;
  - (1) área de contato entre extremidade inferior do pré-frontal e palatino mais larga que na região de emergência dos pilares, conformação similar a um triângulo.
-

053) Área de contato nasal-frontal, em vista dorsal (novos):

- (0) plana;
  - (1) levemente deprimida.
- 

054) Forma do bordo anterior do frontal:

- (0) triangular ou estiliforme;
  - (1) reto, truncado.
- 

055) Sutura do bordo anterior do frontal, geralmente frontais-nasais, em vista dorsal:

- (0) lisa ou com pouca interdigitação (sutura escamosa);
  - (1) fortemente interdigitada (sutura serreada).
- 

### **XI.3- Região orbital / pós-orbital**

056) Superfície dorsal do frontal:

- (0) superfície dorsal do frontal nivelada em relação aos outros elementos ósseos circundantes;
  - (1) regiões central ou posterior do frontal levemente deprimidas.
- 

057) Crista sagital do frontal:

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

058) Bordo anterior do frontal, em vista dorsal:

- (0) localizado anterior às órbitas;
  - (1) localizado na altura do bordo orbital anterior;
  - (2) localizado entre as órbitas.
- 

059) Bordo posterior do frontal, em vista dorsal:

- (0) desenvolvido, amplo contato com pós-orbital, no entanto não participa, ou participa de maneira discreta, das margens da fenestra supratemporal, apresentando terminação aguda;
- (1) muito desenvolvido, nitidamente participando da fenestra supratemporal.

060) Porção inter-orbital dos frontais, em vista dorsal:

- (0) similar em largura aos nasais;
  - (1) ampla, cerca de duas vezes a largura dos nasais;
  - (2) estreita, nasais mais largos.
- 

061) Palpebral (supra-orbital):

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

062) Palpebral II (**ord**):

- (0) ausente;
  - (1) presente, como um pequeno elemento;
  - (2) um largo palpebral;
  - (3) presente, dois elementos, palpebrais anterior e posterior.
- 

063) Palpebral III (nov):

- (0) ausente;
  - (1) apenas um elemento;
  - (2) dois elementos suturados ou fusionados por completo antero-posteriormente;
  - (3) dois elementos separados ou exibindo fenestra interpalpebral.
- 

O ineditismo da característica consiste na formulação do estado 3, elementos exibindo fenestra interpalpebral. O termo foi aqui cunhado devido à verificação de que, no contato entre os elementos palpebrais anterior e posterior, pode ocorrer uma pequena fenestra, claramente identificável. Em *Araripesuchus* e *Caririsuchus* ocorre uma lacuna entre os elementos. No Gênero *Baurusuchus* no entanto a fenestra é evidenciada, se mostrando completamente encerrada pelos elementos palpebrais.

---

064) Fossa supraorbital, em vista dorsal (nov):

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

O termo aqui cunhado, fossa supraorbital, designa a presença de uma fossa, ou espaço, existente entre a margem interna do (s) elemento (s) palpebral (is) e o bordo externo, supra-ocular, do frontal. Evidenciado para *Protosuchus haughoni*, *Araripesuchus*, *Malawisuchus* e *Mariliasuchus*.

---

065) Parietal, em vista dorsal:

- (0) amplo na região entre as fenestras supratemporais;
  - (1) estreito, em formato de “T” invertido.
- 

066) Parietal, em vista dorsal (novo):

- (0) não exhibe cristas;
  - (1) exibindo crista, crista medial sagital ou cristas para-sagitais.
- 

067) Parietal; vista lateral (novo):

- (0) marcadamente intumescido dorsalmente em sua porção médio-posterior.
  - (1) estando no mesmo nível ou, principalmente em sua região mediana, pouco deprimido (côncavo) em relação aos outros ossos adjacentes;
- 

068) Pós-parietal (dermosupraoccipital), em vista dorsal:

- (0) não distinto, fusionado ao parietal;
  - (1) apresentando-se como elemento distinto.
- 

Esta característica precisa ser vista com cautela, tendo em vista que a fusão de certos elementos ósseos, em crânios crocódilomorfianos, pode ser mais indicativa da avançada idade do animal, que possível informação discriminante entre táxons (Mook, 1921; Lordansky, 1973).

---

069) Pós-orbital, em vista dorsal:

- (0) sem processo ântero-lateral;
  - (1) apresentando processo ântero-lateral.
- 

070) Barra óssea entre órbita e fenestra supratemporal:

- (0) larga e sólida, grosseiramente ornamentada em sua superfície dorsal;
- (1) estreita, com ornamentação somente em sua porção mais anterior.

071) Eixo de orientação do bordo interno da fenestra supratemporal, em vista dorsal:

- (0) ântero-posterior, claramente identificável, fenestra oblíqua;
  - (1) látero-lateral, claramente identificável, fenestra perpendicular ao eixo longitudinal do crânio.
  - (2) não identificável, fenestra circular ou subcircular;
  - (3) fenestra ausente.
- 

072) Orientação da margem externa da fenestra supratemporal, em vista dorsal:

- (0) elipsóide coincidente com o eixo longitudinal do crânio, ou circular;
  - (1) horizontalizada, perpendicular com o eixo longitudinal do crânio;
  - (2) maior eixo diagonalmente fechado ântero-posteriormente;
  - (3) maior eixo diagonal aberto ântero-posteriormente.
- 

073) Dimensão geral da fenestra supratemporal:

- (0) pouco menor que órbita;
  - (1) maior ou similar à órbita;
  - (2) muito reduzida ou fechada por completo.
- 

074) Distância interorbital/inter-fenestra supratemporal:

- (0) distância interorbital maior ou igual à distância entre as fenestras supratemporais;
  - (1) distância interorbital menor que a distância entre as fenestras supratemporais.
- 

075) Área posterior a fenestra-supratemporal, na região da sutura entre parietal e ramo mesial do esquamosal:

- (0) superfície pouco ampla, podendo se encontrar intumescida, exibindo estreita crista que margeia o bordo posterior do teto craniano;
  - (1) com superfície ampla e aplainada;
  - (2) superfície relativamente ampla, exibindo encristamento parassagital na região de sutura, ou próximo, entre parietal e esquamosal.
- 

076) Ramo lateral inferior do *suspensorium*, em vista dorsal:

(0) pouco desenvolvido;

(1) bem desenvolvido, projetando-se lateralmente, expondo seu contato com o quadrado em vista dorsal.

Entende-se por *suspensorium* a robusta estrutura na região occipital, formada pelo processo descendente do esquamosal, o ramo ascendente do quadrado, e o processo paraoccipital (otoccipital + porção lateral do exoccipital).

---

077) Esquamosal, porção látero-posterior, em vista dorsal:

(0) sem lobo extra;

(1) apresentando lobo.

---

078) Margem posterior do esquamosal:

(0) levemente aplainado/côncavo;

(1) se arqueando e projetando posteriormente um longo processo.

---

079) Crista do esquamosal (novo):

(0) presente, encristamento do esquamosal na região da margem externa da fossa supratemporal;

(1) ausente.

Sereno & Wild (1992) consideram a crista exibida pelo esquamosal, que margeia pôstero-lateralmente a fenestra-supratemporal, como uma sinapomorfia para *Sphenosuchia* (Fig. 75) No entanto *Baurusuchus* e *Stratiotosuchus* exibem um encristamento do esquamosal que igualmente margeia a fenestra supratemporal. As estruturas são semelhantes. No entanto, devido a algumas diferenças, e a distância temporal entre estes táxons, é muito provável que a presença de tal estrutura em *Baurusuchidae* seja resultado de paralelismo.

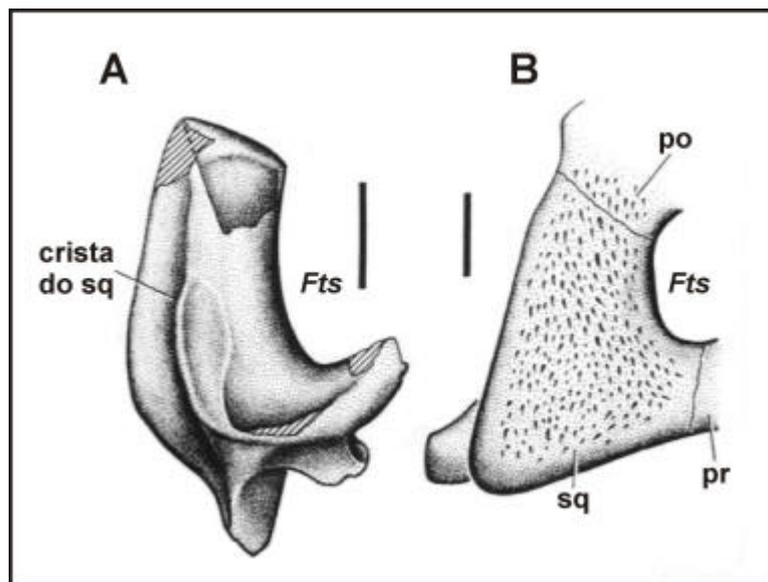


Figura 75. Crista presente no esquamosal. Barra escala = 2cm (modificado de Sereno & Wild, 1992).

---

080) Sulco (s) longitudinal (is) no bordo lateral posterior do esquamosal, em vista lateral.

(0) ausente;

(1) presente.

A ocorrência de tal característica sugere a presença de válvulas auriculares (Busbey & Gow, 1984). Geralmente considerada como uma adaptação para vida aquática/semi-aquática (Shute & Bellairs, 1955), válvulas deste tipo, assim como amplos elementos palpebrais, podem ter inicialmente evoluído puramente como uma proteção mecânica, para estruturas sensíveis nas linhagens terrestres basais (Gow, 2000).

---

081) Forma do ramo anterior do jugal, em vista lateral (**ord**):

(0) constante ao longo de sua extensão sub-orbital, eventualmente alargado no contato com o maxilar;

(1) gradualmente se alargando anteriormente;

(2) abruptamente alargado desde a base sub-orbital, apresentando forma de folha.

---

082) Ramo anterior do jugal, em vista lateral:

- (0) tão alto, ou pouco mais alto, que o ramo posterior;
  - (1) cerca de duas vezes mais alto que o ramo posterior;
  - (2) significativamente mais baixo que o ramo posterior.
- 

083) Forâmen neurovascular na porção anterior do ramo anterior do jugal:

- (0) presente, dois ou mais forâmens, pequenos e voltados ventralmente;
  - (1) ausente;
  - (2) presente, único, bem desenvolvido e voltado ântero-ventralmente.
- 

084) Porção anterior do jugal, em vista lateral:

- (0) não deprimida;
  - (1) exibindo marcada depressão cuneiforme.
- 

085) Jugal, ramo posterior, abaixo da fenestra látero-temporal:

- (0) lateralmente comprimido;
  - (1) pouco comprimido, em formato de barra.
- 

086) Comprimento do ramo anterior do jugal, em vista lateral:

- (0) longo, alcançando ou ultrapassando a margem anterior da órbita;
  - (1) curto, margem anterior não alcançando a margem anterior da órbita.
- 

087) Bordo ventral do ramo anterior do jugal:

- (0) disposto horizontalmente, ou arqueado para cima;
  - (1) diagonal, anteriormente inclinado para baixo.
- 

088) Crista lateral externa do ramo anterior do jugal:

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

089) Jugal, superfície que margeia a órbita (novo):

- (0) exibindo feição similar com o restante do jugal;
  - (1) apresentando leve sulcamento na extensão sub-orbital que margeia a órbita.
-

090) Ramo posterior do jugal, em vista lateral:

- (0) reto;
  - (1) levemente arqueado para baixo;
  - (2) arqueado para cima.
- 

091) Superfície lateral do ramo posterior do jugal, em vista palatal (novo):

- (0) não intumescida;
  - (1) intumescida, projetando-se lateralmente.
- 

092) Porção jugal da barra pós-orbital:

- (0) emerge acompanhando a superfície lateral do jugal;
  - (1) mesialmente deslocada; uma crista no bordo dorsal do jugal separa a barra pós-orbital da superfície lateral do jugal.
- 

093) Barra pós-orbital, porção mediana da extensão:

- (0) retilínea;
  - (1) levemente flexionada no sentido ântero-posterior.
- 

094) Barra pós-orbital em relação ao ectopterigóide, em vista pálateo-lateral interna (novo):

- (0) ectopterigóide distante da barra pós-orbital;
  - (1) ectopterigóide alcançando base da barra pós-orbital.
- 

095) Estrutura relativa da barra pós-orbital:

- (0) grácil;
  - (1) robusta.
- 

096) Inclinação da barra pós-orbital, em vista lateral:

- (0) inclinada posteriormente;
  - (1) inclinada anteriormente;
  - (2) verticalizada.
- 

097) Porção final, dorsal, da barra pós-orbital:

- (0) alargando dorsalmente, contínua com a parte ventral do pós-orbital;

(1) apresentando constrição, distinta da parte dorsal do pós-orbital.

---

098) Abertura vascular na região mais dorsal da barra pós-orbital:

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

099) Seção transversal da barra pós-orbital:

- (0) subcircular/colunar;
  - (1) elíptica, com evidente compressão, podendo se apresentar torcida.
- 

100) Implantação da extremidade proximal da barra pós-orbital:

- (0) no bordo externo do pós-orbital;
  - (1) na região mais ventral do pós-orbital.
- 

101) Inserção do pós-orbital na barra pós-orbital, em vista lateral:

- (0) anterior ao jugal;
  - (1) posterior ao jugal;
  - (2) medial/mesial ao jugal.
- 

102) Fenestras látero-temporais:

- (0) orientadas lateralmente;
  - (1) orientadas látero-dorsalmente.
- 

103) Fenestra látero-temporal, quanto ao maior eixo:

- (0) mais profunda que longa;
  - (1) mais longa que profunda.
- 

104) Margem anterior do ramo ascendente do quadrado-jugal, compondo o bordo pósterolateral da fenestra látero-temporal em vista lateral:

- (0) lisa;
- (1) exibindo processo "*spina quadratojugalis*".

Em Goniophoridae, *Gavialis* e *Crocodylidae* (à exceção de *Osteolaemus*), um fino e agudo processo ("*spina quadratojugalis*"), se projeta na fenestra látero-

temporal, partindo da margem anterior do quadrado-jugal. Em Alligatoridae e *Osteolaemus* o processo é ausente ou representado por pequena edentação (modificado de Lordansky, 1973).

---

105) Desenvolvimento do ramo ascendente do quadrado-jugal, em vista lateral (**ord**):

- (0) largo e robusto;
- (1) estreito;
- (2) mal desenvolvido, não ascendendo.

---

106) Ramo superior anterior do quadrado-jugal, em vista lateral:

- (0) apresenta contato com a região posterior do pós-orbital;
- (1) não apresenta contato com o pós-orbital.

---

107) Processo anterior da extremidade inferior do quadrado-jugal:

- (0) ausente ou mal desenvolvido, sutura quadrado-jugal/jugal no vértice posterior da fenestra látero-temporal;
- (1) presente; sutura quadrado-jugal/jugal na base (porção médio-posterior) da fenestra látero-temporal.

---

108) Fenestras na superfície do quadrado (**ord**):

- (0) no máximo uma fenestra antro-mastóide;
- (1) multifenestrado, mais de duas aberturas;
- (2) duas fenestras, antro-mastóide + abertura do sifônio.

Hecht & Tarsitano (1983) apontam a superfície lateral externa do quadrado como altamente fenestrada; resultante de uma alta pneumaticidade do elemento ósseo. Este estado é compartilhado por *Marillasuchus amarali* e *Simosuchus clarki*, este último exibindo redução nas fenestras. Zaher *et al.* (2006) se referem à superfície do quadrado de *Marillasuchus* como portadora da abertura antro-mastóide e mais quatro forâmens pneumáticos acessórios. Hecht & Tarsitano (1983) afirmam uma íntima afinidade entre as linhagens protossuquianas e as “notossuquianas”.

Sebecosuchia e eussuquianos exibem duas aberturas, o antro-mastóide e a abertura do sifônio, um sistema pneumático de regulação de pressão na região timpânica. A abertura do sifônio se conecta ao forâmen aéreo, que se abre na

superfície póstero-dorsal do quadrado, logo acima dos côndilos do quadrado, conectando o quadrado ao articular (Iordansky 1963, 1973). Caráter compartilhado com aves (Hecht & Tarsitano, 1983).

---

109) Superfície lateral externa do quadrado, em vista lateral (novo):

- (0) exibindo forte depressão semi-esferoidal/oblonga;
- (1) liso, sem depressão.

Foi verificado, para Baurusuchidae, que a superfície lateral externa do quadrado apresenta uma profunda e ampla concavidade oblonga, que se estende dorsalmente até a margem inferior da abertura antro-mastóide (modificado de Riff, 2003). Este caráter se mostra também em *Libycosuchus*, *Gavialis gangeticus* e nos táxons esfenossúquidos. Revela-se uma característica homoplástica para Crocodylomorpha.

---

110) Bordo médio-dorsal do quadrado (novo):

- (0) não formando incisura ótica;
- (1) formando incisura ótica.

111) Margem póstero-dorsal do ramo látero-posterior do quadrado, em vista lateral inferior:

- (0) estreita, dorsalmente contactando o otoccipital, fortemente côncava;
- (1) larga, expandida mesialmente em direção à região timpânica, levemente côncava.

112) Superfície dorsal do ramo látero-posterior do quadrado:

- (0) plana ou convexa, alisada;
- (1) exibindo crista longitudinal, crista dorsal, a partir da base do processo para-occipital, se estendendo até o bordo da superfície troclear.

113) Ramo látero-posterior do quadrado, em vista ventral:

- (0) curto;
  - (1) longo, ultrapassando o plano limite do côndilo occipital.
-

114) Inclinação do quadrado (menor ângulo com plano horizontal longitudinal do crânio), em vista lateral:

- (0) ângulo crânio/quadrado maior que 45°.
  - (1) ângulo crânio/quadrado em 45° ou menor.
- 

115) Posição relativa dos côndilos do quadrado, em vista látero-posterior:

- (0) abaixo do côndilo occipital, aproximadamente na mesma altura da fileira de dentes;
  - (1) abaixo da fileira de dentes, bem abaixo do côndilo occipital;
  - (2) na mesma altura do côndilo occipital, nitidamente acima da fileira de dentes;
  - (3) abaixo do côndilo occipital, acima da fileira de dentes.
- 

116) Eixo de rotação da superfície troclear do quadrado, em vista occipital (novo):

- (0) horizontalizado;
- (1) oblíquo.

De acordo com Langston (1975), em crocodylomorfianos atuais, a forma da superfície troclear é levemente variável entre indivíduos de mesma espécie. Diferenças consideráveis podem existir em indivíduos de espécies distintas, com diferenças intergenéricas pronunciadas. Segundo o mesmo autor estas variações afetam o tamanho relativo e a convexidade do côndilo mesial do quadrado.

---

117) Côndilos do quadrado:

- (0) alinhados horizontalmente;
  - (1) côndilo mesial mais ventral que o côndilo mandibular;
  - (2) côndilo lateral mais ventral que o côndilo occipital.
- 

118) Superfície troclear (novo):

- (0) possuindo côndilo em sua porção média;
- (1) porção média côncava ou retilínea.

Nas formas mais derivadas a superfície troclear exhibe uma concavidade em sua região média, fossa intercondilar (Langston, 1975). Em formas menos apomórficas a superfície pode aparecer aplainada. No entanto em *Terrestrisuchus*

*gracilis* e *Hsisosuchus dashanpuensis* foi constatada a presença de uma intumescência óssea nesta região, similar a um côndilo.

---

119) Quadrado/esquamosal/otoccipital (**ord**):

- (0) elementos não se encontrando para encerrar a passagem crânio quadrado;
- (1) encerrando passagem crânio quadrado, próximo à margem lateral do crânio, “*suspensorium*” pouco desenvolvido;
- (2) três elementos se encontrando de modo amplo, lateralmente à passagem, “*suspensorium*” desenvolvido.

---

120) Basiesfenóide, em vista palatal:

- (0) exposto;
- (1) virtualmente excluído da superfície do basicrânio.

---

121) Basisfenóide, em vista palatal:

- (0) maior ou similar em comprimento transversal ao basioccipital;
- (1) mais curto que o basioccipital, ou excluído, ou quase, da superfície ventral.

---

122) Paraesfenóide, como um elemento distinto:

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

Na maioria dos grupos arcossaumorfos o paraesfenóide se encontra como elemento fusionado ao basisfenóide, formando a porção rostral deste. Em crocodiliformes este elemento é igualmente indistinto. Riff (2003) reconhece a presença de um paraesfenóide individualizado para o holótipo de *Stratiotosuchus maxhechti*. As análises mostram que, além de *Stratiotosuchus*, *Hsisosuchus dashanpuensis* também traz o elemento como distinto (vide Gao, 2001).

---

#### **XI.4- Região occipital**

123) Orientação do conjunto formado por basisfenóide e basioccipital, inclinação do basicrânio (**ord**):

- (0) não verticalizado;
- (1) inclinado aproximadamente 60°;
- (2) verticalizado.

Este caráter foi modificado de Ortega *et al.* (2000). Na História Evolutiva de Crocodyliformes, o crânio eussuquiano adota uma orientação verticalizada, a qual afeta a região de Eustáquio, o *sinus* periótico, e a aplicação da força da musculatura mandibular adutora, por rearranjo dos pontos de inervação (Tarsitano, 1985). No entanto, a distinção entre clados e táxons, exibindo orientação não verticalizada, ou verticalizada, se mostra um tanto simplista, tendo em vista que muitos grupos exibem uma condição pró verticalizada, como é o caso de *Sebecus icaeohrinus*, *Libycosuchus*, *Protosuchus* e os táxons logirrostrinos neossuquianos. Sendo provável a verticalização do crânio derivar de um linhagem que exibiria um crânio com a condição em estado latente, e/ou incipiente. Considerados os estados do basicrânio como uma série de transformação (série morfoclinal).

---

124) Superfície de fixação de musculatura na porção occipital externa do esquamosal/exoccipital, em vista occipital:

- (0) plana ou levemente flexionada;
- (1) região escavada.

---

125) Porção occipital externa do esquamosal/supra-occipital/exoccipital, em vista dorsal:

- (0) orientada verticalmente, dorsalmente não visível;
- (1) oblíqua pôstero-dorsalmente, dorsalmente visível.

---

126) Ornamentação na margem pôstero-dorsal do parietal, occipital do esquamosal e supra-occipital (novo):

- (0) lisa ou mal marcada;
- (1) grosseira e fortemente estriada, relacionada à aponeurose da forte musculatura nugal.

Na descrição do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti* Riff (2003) destaca o grosseiro estriamento nestes elementos, que estariam relacionados à aponeurose de

forte musculatura nugal, tendo em vista constituir um morfótipo terrestre cursorial. URC R.73 corrobora a o estado. Análises posteriores revelaram que *Baurusuchus* também exibe similar feição.

---

127) Margem superior posterior do parietal/supraoccipital, em vista superior (**ord**):

- (0) inclinada, em "V", projetando-se na região occipital;
- (1) reta ou côncava;
- (2) formando um "V" invertido, cunha, com vértice projetado na região parietal.

---

128) Supraoccipital:

- (0) formando a margem dorsal do *foramen magnum*;
- (1) exoccipitais se contactando de maneira ampla, acima do *forâmen magnum*, excluindo o supraoccipital da margem.

---

129) Superfície occipital do supraoccipital (novo):

- (0) aplainada, suavizada;
- (1) exibindo marcadas depressões bilaterais, separadas por crista mediana descendente.

---

130) Fenestra pós-temporal (novo):

- (0) presente (aberta);
- (1) fechada, ou presente muito reduzida.

---

131) Otoccipital:

- (0) possuindo larga porção ventro-lateralmente ao processo paraoccipital;
- (1) carente de larga porção ventro-lateral.

---

132) Passagem dos nervos cranianos:

- (0) nervos IX-XI passando pelo largo forâmen comum *vagi*, no exoccipital;
- (1) nervo IX passando medial aos nervos X e XI, em passagem separada.

---

133) Basioccipital:

- (0) suportando largas e pendulares tuberosidades;
- (1) carente de tuberosidades bilaterais bem desenvolvidas.

134) Côndilo occipital:

- (0) orientado póstero-ventralmente;
  - (1) orientado posteriormente.
- 

135) Aberturas laterais do Sistema de Eustáquio, e mediana para intertimpânico (novo):

- (0) forâmen intertimpânico abrindo-se ligeiramente em posição mais ventral;
  - (1) as três aberturas situadas no mesmo plano, ou próximo.
- 

136) Abertura laterais do Sistema de Eustáquio, e mediana para intertimpânico II, em vista pôstero-ventral (novo):

- (0) abrindo próximas umas das outras, aproximadamente lineares ou com conformação próxima de “U”, com o forâmen intertimpânico disposto na região mais ventral.
- (1) relativamente distantes do forâmen intertimpânico, aproximando de uma conformação alar da região.

Foi notado que táxons com a região do basicrânio menos verticalizada apresentam as aberturas do Sistema de Eustáquio, e o forâmen intertimpânico, dispostos de maneira mais espreada, em conformação semelhante à alar. Provavelmente a verticalização, e o estreitamento desta região, sejam a causa do rearranjo destas aberturas.

---

#### **XI.5- Região palatal**

137) Fenestra naso oral (fenestra incisiva), em vista palatal:

- (0) presente, delimitada pelas porções palatinas de pré-maxilar e maxilar;
  - (1) presente, delimitada pela porção palatina do pré-maxilar;
  - (2) ausente.
- 

138) Fenestra naso-oral II (**ord** / novo):

- (0) separadas;

- (1) confluentes na linha média sutural;
- (2) ausente, fechada.

---

139) Sutura pré-maxilar/maxilar, em vista palatal:

- (0) horizontal retilínea, ou levemente côncava;
- (1) em “W” ou “V invertido”;
- (2) em “M” ou “V”.

---

140) Desenvolvimento dos ramos palatinos dos maxilares, em vista palatal:

- (0) pouco desenvolvidos ou inexistentes;
- (1) bem desenvolvidos, correndo lateralmente aos palatinos.

---

141) Vômer:

- (0) exposto na superfície palatal;
- (1) não exposto.

---

142) Palatinos:

- (0) não se encontrando no pálato, abaixo da passagem aérea;
- (1) se encontrando ventralmente à passagem aérea, formando o pálato secundário.

Historicamente o fechamento do pálato secundário, juntamente com o retro-deslocamento das coanas, têm sido considerado como uma tendência evolutiva para Crocodylomorpha. De acordo com Busbey (2001b) o desenvolvimento do pálato secundário é possivelmente a mais significativa adaptação em direção a um fortalecimento do rosto, frente a um comportamento predatório de médias a grandes presas. Análogas porém não homólogas às adaptações recaídas sobre o rosto de testudinos, fitossauros e mamíferos.

---

143) Palatinos II:

- (0) divergindo lateralmente, exibindo aspecto em barra em sua porção caudal;
  - (1) correndo parassagitalmente ao longo da linha média, exibindo extensão por igual.
-

144) Porção anterior dos palatinos, na região de contato com os maxilares, em vista palatal:

- (0) região transversalmente plana/chata, ou suavemente convexa;
  - (1) região aguda e fina e/ou em formato de “seta”, dividindo marcadamente os maxilares.
  - (2) região invaginada em sua área central, maxilares dividindo os palatinos.
- 

145) Superfície óssea do pálato secundário:

- (0) reta ou ligeiramente convexa;
  - (1) côncava em seu centro, possuindo muitas vezes sulcamento longitudinal.
- 

146) Superfície palatal, especialmente maxilares e palatinos:

- (0) lisa;
  - (1) grosseiramente ornamentada.
- 

147) Fenestra maxilo-palatina, região de contato entre palatinos e maxilares, em vista palatal:

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

148) Fenestra palatina:

- (0) abertura desenvolvida, dimensão maior que nas coanas;
  - (1) mal desenvolvida ou fechada, dimensão menor que nas coanas.
- 

149) Forma do bordo anterior da fenestra palatina:

- (0) arredondada;
  - (1) chanfrada.
- 

150) Composição do bordo externo da fenestra palatina:

- (0) jugal constitui um dos elementos;
  - (1) formado por maxilar e ectopterigóide, com exclusão do jugal.
- 

151) Composição do bordo interno da fenestra palatina:

- (0) formado por palatino e pterigóide;

(1) recebendo contribuição do ramo palatino do maxilar, na forma de um processo dirigido posteriormente, usualmente estreito e alongado.

(2) exclusivamente pelos palatinos.

---

152) Composição do bordo posterior das fenestras palatinas:

(0) com pterigóide tomando parte;

(1) formado por palatino e ectopterigóide, com exclusão do pterigóide, ou estreito contato com este.

---

153) Morfologia das coanas, em vista palatal:

(0) elíptica ou sub-retangular;

(1) circular;

(2) sub-triangular com vértice anterior e base posterior, ou losangulóide;

(3) triangular invertida ou elipsóide, geralmente pequena.

---

A formulação desta característica segue os morfótipos propostos por Andrade *et al.* (2006); segundo o qual a morfologia exibida pelas coanas pode representar importante informação nas análises filogenéticas. O morfótipo sub-triangular ou triangular (coana de ampla dimensão), é característico de *Mariliasuchus*, *Sphagesaurus*, *Baurusuchus*, *Stratiotosuchus*. O padrão presente em *Sebecus icaeorhinus*, *Bergisuchus*, *Bretesuchus*, “Forma Itaboraí” e alguns neossuquianos é circular.

---

154) Bordos externos das coanas:

(0) suavizados, mal definidos;

(1) com margens se destacando dos elementos ósseos circundantes.

---

155) Posição das coanas:

(0) situadas anteriormente ou próximas à margem anterior dos pterigóides;

(1) abertura encerrada pelos pterigóides.

---

156) Região posterior das coanas:

(0) anterior em relação ao bordo posterior da fenestra palatina;

(1) posterior em relação ao bordo posterior da fenestra palatina.

157) Tamanho relativo das coanas:

(0) tamanho moderado, comprimento transversal, coronal, menos de  $\frac{1}{4}$  da largura do crânio, em sua maior largura.

(1) larga, comprimento transversal, coronal, aproximadamente  $\frac{1}{2}$  a ? da largura do crânio, em sua maior largura.

---

158) Coanas, quanto a septo:

(0) divididas por septo robusto, formado por vômer, palatinos ou pterigóides;

(1) divididas por septo grácil, formado por vômer, palatinos ou pterigóides;

(2) confluentes, septo ausente.

---

159) Superfície do septo divisor das coanas:

(0) marcada por sulco longitudinal;

(1) lisa;

(2) marcada por crista longitudinal;

(3) septo ausente.

---

160) Margem anterior das coanas formada por (**ord**):

(0) maxilares ou palatinos em posição ântero-orbital;

(1) palatinos em posição sub-ocular ou posterior;

(2) pterigóides.

---

161) Posição da margem posterior das coanas (**ord**):

(0) anterior, entre fileira de dentes no rosto;

(1) mediana, posição sub-ocular;

(2) nitidamente posterior, abaixo da região do basicrânio.

O ponto máximo do retro-deslocamento das coanas é exibido pelas formas eussuquianas, onde as coanas se encerram pelos pterigóides e se situam em posição ventral à região posterior do basicrânio. Este deslocamento é considerado por Langston (1973) como um perfeito exemplo de progressão simples evolutiva. No entanto o mesmo ressalta a possibilidade do caráter se apresentar homoplático por eventos de paralelismos.

162) Depressões para-coanais:

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

Na superfície ventral dos pterigóides, ladeando as coanas, em posições ligeiramente mais posterior e externa, pode ocorrer um par de depressões circulares. Muito provavelmente estariam relacionadas à fixação de tendões ou feixes musculares (Andrade, 2005). Depressões para-coanais são encontradas em *Baururuchus*, *Stratiotosuchus*, *Mariliasuchus* e *Sphagesaurus*.

---

163) Tamanho e orientação dos ramos ventrais dos pterigóides:

- (0) pequenos e pouco verticalizados, menor que 45°, menor angulação;
  - (1) bem desenvolvidos, oblíquos ou semi-verticais, maior que 45°, menor angulação.
- 

164) Estrutura dos ramos ventrais dos pterigóides:

- (0) ramos ventrais em geral agudos na terminação, com pouca compressão dorso-ventral, conformação intermediária entre “robustos” e “laminares”;
  - (1) ramos ventrais robustos, com conformação colunar;
  - (2) ramos ventrais laminares, agudos e recurvados ou amplos e chatos.
- 

165) Margem lateral do ramo ventral do pterigóide (novo):

- (0) sem torção;
  - (1) exibindo torção, recurvado ventralmente.
- 

166) Pterigóides:

- (0) separados posteriormente às coanas;
  - (1) fusionados posteriormente às coanas.
- 

167) Fenestra adicional ou fenestra pterigoideana:

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

Os ectopterigóides contribuem para a formação da fenestra palatina, e em muitas formas este elemento repousa de maneira ampla sobre o pterigóide. Nesta opção ambos os elementos formam uma discreta barreira, que separa a fenestra palatina da fenestra adicional, pterigoideana (Gasparini *et al.*, 1993). Foi verificada a presença de tal estrutura em *Bretesuchus bonapartei*, “Forma-Itaboraí” e *Sebecus querejazus*.

---

168) Depressão no ramo ventral do pterigóide (novo):

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

A presença de tal depressão confere um aspecto côncavo amplo para o ramo ventral do pterigóide, quando em vista palatal.

---

169) Ramo ântero-mesial do ectopterigóide:

- (0) presente, tomando parte do bordo das coanas, não isolando palatinos e pterigóides;
  - (1) presente, tomando parte do bordo das coanas, isolando o palatino, prevenindo seu contato com o pterigóide;
  - (2) excluído do bordo das coanas.
- 

170) Ramo descendente, palatal, mediano do ectopterigóide:

- (0) simples;
  - (1) distalmente bifurcado.
- 

#### **XI.6- Região da articulação crânio/mandíbula**

171) Quadrado-jugal:

- (0) não ajudando a formar o côndilo lateral, não contribuindo com a superfície troclear;
  - (1) formando parte do côndilo lateral, cerca de  $\frac{1}{4}$ , contribuindo com a superfície troclear.
-

172) Surangular:

- (0) formando somente a parede lateral da fossa glenóide;
- (1) formando cerca de ? da fossa glenóide.

Entende-se por fossa glenóide a superfície de articulação entre crânio e mandíbula; sendo seus principais componentes articular e quadrado.

---

### **XI.7- Região mandibular**

173) Comprimento da sínfise mandibular (**ord**):

- (0) curto, limitado à porção anterior do rosto, à altura do bordo posterior de pré-maxilar e fenestra naso-oral;
  - (1) moderadamente longo, se estendendo posteriormente, além da sutura de pré-maxilar/maxilar, em posição equivalente entre segundo e quarto dentes do maxilar;
  - (2) bastante longa, alcançando a metade, ou mais, da extensão do maxilar, atingindo e/ou ultrapassando o d7.
- 

174) Estrutura da sínfise mandibular, em vista dorsal oclusal:

- (0) rasa, espatulada anteriormente;
  - (1) profunda.
- 

175) Emergência do ramo mandibular do nervo trigêmeo pela “fenestra intramandibularis oralis”:

- (0) englobado pela sínfise mandibular;
  - (1) posterior à sínfise mandibular.
- 

176) Envolvimento dos espleniais na sínfise mandibular:

- (0) discretamente/fracamente envolvido na sínfise, não visível na sínfise em vista ventral;
  - (1) não participando;
  - (2) participando extensivamente da sínfise.
-

177) Espleniais:

- (0) delgados, laminares posteriormente à sínfise mandibular;
  - (1) robustos, posteriormente à sínfise mandibular.
- 

178) Superfície do esplênial:

- (0) plana;
  - (1) convexa.
- 

179) "*Forâmen intramandibularis oralis*":

- (0) pequeno ou ausente, englobado pela sínfise mandibular.
  - (1) relativamente desenvolvido, aspecto fendiforme.
- 

180) "*Forâmen intramandibularis caudalis*" (nov):

- (0) pequeno;
  - (1) relativamente amplo e elipsóide.
- 

181) Disposição dos ramos mandibulares, nas porções média e anterior:

- (0) muito próximos, paralelos;
  - (1) confluentes, dispostos em "V" ou "Y" (piriformes);
  - (2) distantes entre si, formando um arco em forma de "U".
- 

182) Dentário, em aspecto lateral (**ord**):

- (0) com partes anterior e média tão profundas quanto a posterior, pouca diferença;
  - (1) com ramo posterior do dentário em plano mais elevado que o anterior, apresentando alargamento gradual;
  - (2) com ramo posterior do dentário mais alto que o anterior, apresentando ascensão abrupta.
- 

183) Superfície lateral externa do dentário:

- (0) comprimida lateralmente, apresentando margem lateral reta;
  - (1) transversalmente expandido, quase tão largo quanto alto.
- 

184) Margem superior do dentário, externa e adjacente à superfície do maxilar,

quanto a ornamentação:

- (0) sem diferenciação em relação à superfície restante do maxilar;
- (1) mais lisa, inclinada mesialmente.

---

185) Dentário; vista lateral (**ord**):

- (0) margem dorsal linear;
- (1) possuindo amplo festonamento côncavo; uma onda de concavidade, principalmente após hipertrofiado;
- (2) margem dorsal possuindo duas regiões festonadas côncavas; duas ondas de concavidade.

A ondulação, ou festonamento de maxilar e mandíbula, possui particular importância em captura e aprisionamento de presas fortes. Feição que exibe máximo desenvolvimento em crocodiliformes de rostro relativamente curto, predadores de animais relativamente grandes (Iordansky, 1973).

---

186) Porção óssea que margeia e suporta o possível hipertrofiado mandibular, em vista lateral (nov):

- (0) não elevada, ou hipertrofiado ausente;
- (1) elevada/intumescida.

---

187) Porção óssea que margeia o possível hipertrofiado mandibular II, em vista dorsal/oclusal (nov):

- (0) não intumescida, ou hipertrofiado ausente;
- (1) intumescida lateralmente.

---

188) Ramo dorso-posterior do dentário, em vista oclusal:

- (0) dentário estendendo-se posteriormente além do último dente da série dentária mandibular;
- (1) dentário terminando com o final da série dentária mandibular.

---

189) Ornamentação da superfície externa mediana do dentário:

- (0) similar à ornamentação que ocorre no restante do dentário;
- (1) diferenciada, região com ornamentação mais suave/branda.

190) Fenestra mandibular (**ord**):

- (0) presente, relativamente ampla;
  - (1) presente, mal desenvolvida, fechando;
  - (2) ausente.
- 

191) Dentário, região externa imediatamente anterior a fenestra mandibular:

- (0) contínua, sem depressão; ou área sulcada/deprimida longitudinalmente;
  - (1) região exibindo depressão ou marcado sulcamento longitudinal.
- 

192) Dentário, em vista lateral externa:

- (0) estendendo posteriormente abaixo da fenestra mandibular;
  - (1) dentário não estendendo abaixo da fenestra mandibular, ou fenestra ausente.
- 

193) Dentário II, em vista lateral externa:

- (0) margem lateral do dentário ao nível do d7 lisa, ou com ornamentação típica;
  - (1) apresentando marcada cicatriz oclusal ao nível do d7.
- 

194) Margem dorsal do surangular:

- (0) achatada/aplainada;
  - (1) dorsalmente arqueada.
- 

195) Porção superior do surangular, adjacente ao bordo dorsal (nov):

- (0) apainado, exibindo ornamentação característica;
  - (1) apresentando crista longitudinal.
- 

196) Pré-articular:

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

197) Fossa glenóide, em vista oclusal:

- (0) mais larga que comprida;
- (1) mais comprida que larga.

198) Bordo posterior da fossa glenóide, em vista lateral:

- (0) bem desenvolvido;
- (1) incipiente ou ausente.

O bordo posterior da fossa glenóide usualmente apresenta uma crista posterior alta, transversal, demarcando nitidamente seu limite. A presença desta saliência impede o movimento do côndilo lateral do quadrado em direção ao processo retroarticular, limitando a mobilidade da mandíbula. Efetivamente uma fossa glenóide, com bordo posterior baixo, permite algum movimento posterior do côndilo do quadrado. No entanto a área posterior à fossa é ocupada pelo *musculus depressor mandibulae*, que está fixado na superfície superior do processo retroarticular, impedindo uma regressão acentuada do côndilo lateral do quadrado (Andrade, 2005). O estado “1” é encontrado em muitas formas “notossuquianas”, para as quais freqüentemente é especulada herbivoria.

---

199) Ramo anterior do angular, em vista lateral externa:

- (0) gradualmente afinando anteriormente;
  - (1) truncado, abruptamente terminalizado.
- 

200) Comprimento do ramo anterior do angular (**ord**):

- (0) curto, não ultrapassando o bordo anterior da fenestra mandibular;
  - (1) estendendo-se pouco à frente da fenestra mandibular;
  - (2) longo, estendendo-se significativamente à frente da fenestra, ou fenestra mandibular ausente.
- 

201) Porção posterior do angular I, em vista lateral:

- (0) extenso, geralmente maior que o comprimento do eixo ântero-posterior da fenestra mandibular;
  - (1) pouco extenso.
- 

202) Porção posterior do angular II, em vista lateral:

- (0) elevada, sutura côncava com surangular;
- (1) elevada, sutura retilínea ou convexa com surangular;

(2) pouco elevada.

---

203) Margem pôstero-vental do angular, em vista lateral:

(0) retilínea ou côncava;

(1) curvada, ascendendo em direção à articulação crânio-mandíbular.

---

204) Margem póstero-ventral do angular, em vista lateral:

(0) aplainada, contendo ornamentação característica;

(1) exibindo crista longitudinal.

---

205) Processo retroarticular do articular, em vista lateral (**ord**):

(0) curto e truncado;

(1) desenvolvido, retilíneo ou pouco inclinado;

(2) desenvolvido, dorsalmente arqueado.

O processo retroarticular seria a projeção óssea após a fossa glenóide, formado majoritariamente pelo articular. Ponto de inserção para o *musculus depressor mandibulae*. Morfologia e inclinação influenciam diretamente na biomecânica de oclusão e movimentação mandibular.

---

206) Processo retro-articular do articular II, em vista dorsal (**ord**):

(0) fortemente inclinado mesialmente, aproximadamente 80 a 90°;

(1) moderadamente inclinado mesialmente, aproximadamente 60°;

(2) pouco ou nada inclinado mesialmente.

---

207) Comprimento ântero-posterior do processo retroarticular do articular, em vista dorsal:

(0) maior ou igual em relação ao comprimento longitudinal da fossa glenóide;

(1) menor que comprimento longitudinal da fossa glenóide.

---

208) Comprimento ântero-posterior do processo retroarticular do articular II, em vista dorsal (**nov**):

(0) maior que o comprimento transversal da fossa glenóide;

(1) menor ou similar ao comprimento transversal da fossa glenóide.

209) Fossa glenóide, em vista lateral interna (novo):

(0) articular mantendo fossa glenóide elevada, alta;

(1) fossa glenóide escorregando mesialmente.

---

210) Área de inserção para o *musculus pterigoideus posterior* na porção lateral interna do angular, em vista lateral interna:

(0) ausente;

(1) presente.

---

### **XI.8- Dentição**

211) Superfície dos dentes pré-maxilares, maxilares e dentários:

(0) lisa;

(1) com grande número de estriações finas;

(2) com estriações macroscópicas grosseiras, compostas por estrias sem relevo;

(3) exibindo muitas cristas longitudinais, linhas de reforço, marcando o relevo da coroa;

(4) poucas linhas de reforço muito marcadas, conferindo aspecto poligonal ao dente, quando em seção transversal.

---

212) Número total de dentes no pré-maxilar:

(0) cinco ou mais;

(1) quatro;

(2) três;

(3) dois.

O número de dentes é um caráter freqüentemente empregado para delimitar táxons supra-específicos. Se mostra um caráter seguro para a maioria dos agrupamentos familiares, no entanto plástico o bastante, em resposta à variações em dieta e rostro.

---

213) Dente (s) pré-maxilar (es), posterior (es) ao caniniforme hipertrofiado:

- (0) caniniforme hipertrofiado ausente;
  - (1) presente;
  - (2) ausente.
- 

214) Distribuição dos dentes no pré-maxilar:

- (0) espaçamento normal, distância inter-dentária possuindo comprimento de meia coroa dentária normal.
- (1) alvéolos justapostos;
- (2) espaçamento pronunciado.

Caráter informativo. No entanto deve-se ter em mente que variações no espaçamento dentário, derivado da idade dos animais, ocorre entre muitos crocodilianos. Animais pré-eclodidos e jovens apresentam espaçamento muito próximo; vindo este a aumentar com a idade dos animais (Busbey, 1986).

---

215) Diastema entre pré-maxilar e maxilar:

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

Na maioria dos casos, entre metassuquianos e “neossuquianos”, ocorre um diastema na região alveolar, entre pré-maxilar e maxilar, associado especialmente à oclusão de um pronunciado dente mandibular. Otimizando a imobilização de possível presa.

---

216) Alvéolo do primeiro dente do pré-maxilar:

- (0) mesmo nível dos demais;
  - (1) abrindo-se em posição superior em relação aos demais da série.
- 

217) Dentes pré-maxilares em seção transversal:

- (0) comprimidos lateralmente;
  - (1) subcirculares.
- 

218) Carenas dos dentes pré-maxilares:

- (0) serrilhadas;
- (1) lisas ou falsamente serrilhadas.

---

219) Número total de dentes no maxilar:

- (0) mais de sete, dez ou mais;
- (1) até sete.

A redução do número de dentes é visto como uma derivação do caráter, visto que a diminuição do número de dentes é freqüentemente acompanhada de aumento na complexidade dos elementos dentários, progredindo em especialização em resposta à dieta. Freqüentemente evidente em linhagens mamalianas e arcossauromorfianas. *Baurusuchidae* e *Chimaerasuchus* exibem pronunciada redução dentária, por conta de extrema especialização para carnivorismo do primeiro e herbivorismo para *Chimaerasuchus*.

---

220) Dentição anterior do maxilar, três ou quatro primeiros dentes maxilares (novos):

- (0) dentes isodontes;
- (1) presença de hipertrofiado (s).

---

221) Dentição anterior e média do maxilar:

- (0) não apresenta dente hipertrofiado no maxilar;
- (1) segundo ou terceiro dente maxilar hipertrofiado;
- (2) dente hipertrofiado após mx3, especialmente mx4 ou mx5.

---

222) Dentes maxilares:

- (0) exibindo carenas serrilhadas, ou do tipo “zifodonte verdadeiro”;
- (1) com superfície lisa, linha de corte homogênea, carenas lisas, podendo portar ornamentação superficial da dentina; ou molariformes;
- (2) do tipo “falso zifodonte”.

Caráter baseado nos trabalhos de Prasad & Broin (2002) e Legasa *et al.* (1994) (*Fig. 76*). Zifodonte verdadeiro seria uma morfologia que exibe linha de corte, portanto serrilhamento por dentículos verdadeiros, acompanhado de compressão lateral e recurvamento posterior do ápice da coroa. Falso zifodonte exibe linha de

corte heterogênea, formada por tubérculos, disposta usualmente em apenas um dos bordos do dente, carenas crenuladas ou pregueadas.

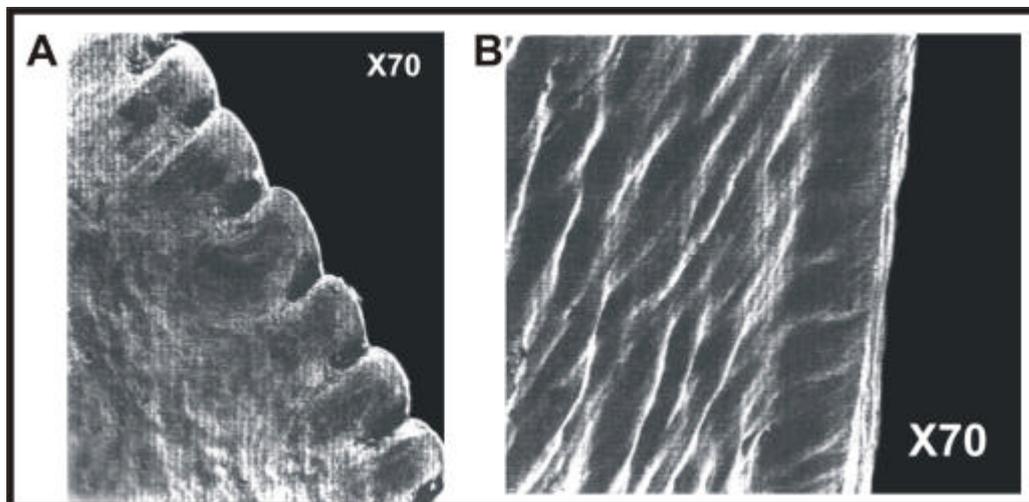


Figura 76. Carenas de dois morfótipos dentários, em: A - morfologia zifodonte verdadeira, evidenciando dos dentículos na carena de dente mandibular de *Hamadasuchus rebouli*; B - morfologia falso zifodonte, onde vê-se a carena pregueada pelo esmalte, em dente de *Trematochampsia taqueti* (modificado de Prasad & Broin, 2002).

---

223) Dentes maxilares anteriores e medianos, quanto à seção transversal da coroa:

- (0) exibindo compressão lateral;
- (1) subcirculares ou não comprimidos lateralmente.

---

224) Implantação dos dentes maxilares anteriores e medianos:

- (0) dispostos em alvéolos isolados;
- (1) dispostos em uma calha única, estando as raízes separadas apenas por tecidos não resistentes.

---

225) Segundo dente maxilar (mx2):

- (0) mesmo tamanho ou pouco maior ou menor que os demais dentes maxilares;
- (1) hipertrofiado e muito maior que os outros da série maxilar.

---

226) Dentes maxilares posteriores, quanto ao ápice das coroas:

- (0) agudas;
- (1) obtusas/arredondadas;
- (2) molariformes.

Dentes exibindo os dentes posteriores obtusos/rombudos, como nos atuais crocódilianos do clado Globidonta Brochu, 1999 (Caimaninae + Alligatorinae). São considerados morfótipos mais generalistas em termos de dieta, podendo processar alimentos tanto de origem animal como vegetal fibroso (Brito *et al.*, 2002; Brito, 2003). Morfótipos exibindo molariformes seriam os mais especializados em se tratando de herbivoria; convergentemente a Mammalia.

---

227) Dentes maxilares posteriores, quanto à seção transversal:

- (0) comprimidos lateralmente;
- (1) circulares, sub-circulares.

---

228) Dentes posteriores do maxilar:

- (0) não exibindo constrição entre coroa e raiz;
- (1) exibindo constrição.

---

229) Posição relativa do último dente maxilar:

- (0) mais posterior, alcançando ou ultrapassando a altura da margem anterior da fenestra palatina;
- (1) mais anterior, não alcançando a margem anterior da fenestra palatina.

---

230) Plano de desgaste em dentes maxilares e dentários:

- (0) ausente;
- (1) presente, ântero-posterior.

Embora padrão de desgaste dentário não apresente base genética, é utilizado aqui como evidência de movimentação da mandíbula durante o processamento do alimento, reflexo de características biomecânicas herdadas (Andrade, 2005).

---

231) Numero de dentes no dentário:

- (0) superior a dez;

(1) até dez.

---

232) Série dentária mandibular; vista superior oclusal:

(0) série seguindo a orientação do dentário, retilínea ou suavemente curva;

(1) série com orientação ovalada/sigmoidal ou sinusoidal, exibindo concavidade mesial.

O estado 1 se mostra pouco usual para crocodilomorfos. No âmbito dos sebecossuquianos considerados, *Eremosuchus elkoholicus* e *Pehuenchesuchus enderi* exibem o estado; compartilhado com *Trematochampsia*.

---

233) Implantação dos dentes dentários anteriores:

(0) vertical;

(1) inclinados anteriormente, estando o primeiro par inclinado em ângulo aproximadamente igual a 45° ou maior.

---

234) Espaçamento dos primeiros dentes mandibulares (novo):

(0) espaçamento normal; distância inter dentária possuindo comprimento de meia coroa dentária normal;

(1) espaçamento justaposto;

(2) espaçamento pronunciado.

Caráter informativo. No entanto deve-se ter em mente que variações no espaçamento dentário, derivados da idade dos animais, ocorrem entre muitos crocodilianos. Animais pré-eclodidos e jovens apresentam espaçamento muito próximo; vindo este a aumentar com a idade dos animais (Busbey, 1986).

---

235) Tamanho do dente dentário que se oclui junto à sutura pré-maxilar/maxilar:

(0) no máximo moderadamente maior que outros dentes dentários adjacentes;

(1) hipertrofiado, ao menos duas vezes maior que os dentes dentários adjacentes.

---

236) Caniniforme hipertrofiado mandibular:

(0) ausente, dentição mandibular desprovida de hipertrofiado;

- (1) presente, sendo o quarto dente do dentário (d4) o hipertrofiado, no caso de haver mais de um hipertrofiado, um deles ser o d4;
- (2) presente, exceto o d4.

---

237) Seção transversal da coroa dos dentes dentários medianos e posteriores:

- (0) exibindo compressão lateral;
- (1) circular a subcircular, não exibindo compressão.

---

238) Dentes mandibulares posteriores, quanto a ápice e carenas:

- (0) agudos, com serrilhamento;
- (1) agudos, sem serrilhamento;
- (2) obtusos ou arredondados, sem serrilhamento verdadeiro;
- (3) obtusos ou arredondados, com serrilhamento verdadeiro;
- (4) molariformes.

---

239) Constrição demarcando a transição entre coroa e raiz, em dentes maxilares posteriores e dentários medianos e posteriores:

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

---

240) Raízes de dentes maxilares e dentários:

- (0) tão largas quanto, ou mais estreitas, que as coroas;
- (1) raízes infladas, mais largas que coroas.

---

241) Inclinação do ápice da maioria dos dentes, principalmente ântero-medianos, de maxilar e dentário:

- (0) posterior ou pôstero-lingualmente inclinado;
- (1) inexistente ou inclinação lingual.

=====

## XII- RESULTADOS FILOGENÉTICOS E DISCUSSÕES

### XII.1- BUSCAS HEURÍSTICAS

Objetivando resultados que envolvam o contexto geral dos dados foram realizadas buscas heurísticas para a matriz total (48 táxons, 241 caracteres). Justificadas uma vez que, devido ao grande número de terminais e caracteres que potencialmente se apresentam como ambíguos, buscas mais exatas tornam-se impraticáveis para o algoritmo do software utilizado, aliado ao fato do trabalho ter sido conduzido em microcomputadores de processador PENTIUM IV. Em uma etapa subsequente, análises semi-exaustivas do tipo “Branch and Bound”, bem como análises exaustivas, foram realizadas, reduzindo-se o número dos táxons.

As buscas heurísticas por embaralhamento de ramos (“branch swapping”), valeram-se do algoritmo TBR, devido à suas permutações serem menos locais que os algoritmos NNI e SPR.

Os índices de Consistência dos resultados heurísticos não foram elevados, ficando em torno de 0.2. Este fato é devido principalmente ao número de caracteres ausentes e muitos homoplásticos. Os caracteres ausentes (“*missing data*”), fazem com que os táxons que os contenham, em grande número, permaneçam de maneira instável no interior dos agrupamentos, geralmente inclusos em politomias ou saltando entre os agrupamentos das árvores, dependendo da ambigüidade do caráter; comprometendo a confiabilidade dos resultados. Muitos dos referidos táxons mal informativos estão relacionados ao ramo que conduz à Família Sebecidae, como *Ilchunaia parca*, *Ayllusuchus fernandesi*, *Sebecus huilensis*, *Doratodon*, *Bergisuchus dietrichbergi*, “Forma *Sebecus*-Itaboraí”, “Forma Tiupampa”; além de outros terminais considerados como potenciais sebecossuquianos, como *Eremosuchus elkoholicus*, *Pehuenchesuchus enderi*, *Pabweshi pakistanesis*, *Cynodontosuchus rothi*, *Quinkana fortirostrum* e *Doratodon*.

Tendo em vista o enfoque sobre Sebecosuchia, estes terminais, devido à importância e relevância histórica na literatura específica, não foram excluídos das análises, na tentativa de se obter uma visão preliminar sobre suas relações filogenéticas, enquanto não há disponibilidade de materiais mais informativos.

No âmbito das duas análises heurísticas realizadas, dendrogramas de Consenso referidos como d01 e d02, d01 exprime o resultado da matriz bruta, sem qualquer tendenciamento quanto aos táxons com elevado número de caracteres ausentes (“*missing-data*”). O segundo resultado, d02, é derivado da análise da matriz tendenciada, onde os caracteres ausentes em *Quinkana fortirostrum* foram substituídos por aqueles polarizados para *Crocodylus moreletii*, uma vez que *Quinkana* é tido como um representante eussuquiano pertencente à Família Crocodylidae, que exhibe oreinorrostria (Molnar 1981, 1993). Caracteres ausentes na “Forma Tiupampa” foram polarizados de acordo com aqueles similares em *Sebecus icaeorhinus*, tendo em vista que é considerado por Buffetaut (1991) o mais basal membro (Paleoceno inferior) da Família Sebecidae. A “Forma *Sebecus*-Itaboraí” teve seus caracteres ausentes polarizados de acordo com *S. icaeorhinus*. Foi empregado este tendenciamento para DGM 235-R, devido ao seu maxilar exibir morfologia diagnóstica para *Sebecus*, além de suas importâncias biocronológica, estratigráfica e paleobiogeográfica no grupo. Este espécimen é o primeiro, e até o momento o único, sebecido (Família Sebecidae) relatado no Brasil, proveniente do Depósito calcário de Itaboraí, Rio de Janeiro.

Comparando-se as topologias adquiridas, juntamente com seus suportes, verifica-se que o resultado da matriz não tendenciada (d01) exhibe um comprimento de 1566, e um Índice de Consistência de 0,2135. Seu IC possui valor pouco mais alto quando comparado com o segundo resultado, devido a que mesmo a ausência de caracteres fazer com que aqueles presentes possam se mostrar falsamente ambíguos (homoplásticos), os dados ausentes não contando passos, omitindo muitos caracteres realmente ambíguos. O segundo resultado (d02) exhibe melhor comprimento  $P = 1564$  (IC= 0,2129). Os dois resultados (figs. 77 e 78) exibem diferenças topológicas, no entanto possuem certas similaridades quanto a alguns agrupamentos.

As principais concordâncias entre os resultados podem ser resumidos:

- 1 - Sebecosuchia se mostra como um agrupamento merofilético;
- 2 - Baurusuchidae se confirma como unidade monofilética,
- 3 - *Iberosuchus* encontra-se inserido na linhagem que conduz a Baurusuchidae, mais precisamente como táxon basal e táxon irmão do grupo ((*Baurusuchus pachecoi* + *B. salgadoensis*) + (*Stratiotosuchus* + *Pabweshi*));
- 4 - táxons sebecoideanos constituem uma unidade evolutiva verdadeira;

- 5 - *Sebecus querejazus* está mais relacionado com *Bretesuchus* que com o Gênero *Sebecus*;
- 6 - “Notosuchia” se mostra merofilético polifilético;
- 7 - *Peirosaurus* e *Lomasuchus* compartilham ancestralidade, validando a Família Peirosauridae erigida por Gasparini (1982);
- 8 - Neosuchia, proposto por Benton & Clark (1988), se mostra merofilético, pela exclusão de Atoposauridae e inclusão de *Itasuchus* e *Trematochampsia*, estes últimos não considerados por Benton & Clark (1988);
- 9 - *Gavialis gangeticus* se encontra fora de Eusuchia, compartilhando ancestralidade com *Sarcosuchus imperator* e *Dyrosaurus phosphaticus*, sendo que Thallatosuchia, representado por *Pelagosaurus typus*, se mostra como grupo irmão do referido agrupamento (*Dyrosaurus* + (*Gavialis* + *Sarcosuchus*));
- 11 - *Itasuchus* e *Caririsuchus* não compartilham filogenia;
- 12 - caso se considere *Caririsuchus* e/ou *Itasuchus* como pertencentes à Família Trematochampsidae (Buffetaut, 1991), então esta família perde validade como clado, uma vez que não compartilha ancestralidade com *Trematochampsia*;
- 13 - *Itasuchus* se insere na base da linhagem que conduz à Eusuchia, se excluindo da Família Goniopholidae, como inicialmente propôs Price (1955);
- 14 - Metasuchia, agrupamento também proposto por Benton & Clark (1988), não possui validade filogenética ou gradista;
- 15 - *Lybicosuchus* não aparece como táxon basal ou derivado de “sebecossuquianos”, tão pouco do principal grupo “notossuquiano”, sendo este constituindo uma linhagem exclusiva, que porta muitos caracteres em estados plesiomórficos e alguns críticos, como aquele relacionado às coanas em estado derivado (Buffetaut, 1976);

Em contrapartida os resultados discordam nos principais pontos:

- 1 - *Simosuchus clarki* evidencia-se fora de Mesoeucrocodylia, se mostrando como membro basal do referido agrupamento em d02;
- 2 – em d02 *Atoposauridae* e *Hsisosuchus* seriam os membros basais do agrupamento Crocodyliformes, grupo erigido por Benton & Clark (1988) para incluir os morfótipos protossuquianos, “mesosuquianos” e eussuquianos e, uma vez que exclui táxons esfenossúquidos, possui validade filogenética;

3 - em d01, a linhagem que conduz aos sebecoideanos constitui grupo irmão da unidade (peirosauromorfos + (*Caririsuchus* + (Baurusuchidae + *Quinkana*))), em d02 a mesma linhagem aparecendo como grupo irmão de Neosuchia;

4 - em d01, a unidade monofilética “notossuquiana”, formada por ((*Marillasuchus* + *Sphagesaurus*) *Chimaerasuchus*) está proximamente relacionada com os neossuquianos, apresentando *Araripesuchus* como táxon irmão, o que não ocorre em d02;

5 - *Quinkana fortirostrum* se apresenta como táxon irmão de Baurusuchidae no diagrama d01, e em d02, como se previu, *Quinkana* aparece formando clado com *Crocodylus moreletii*.

Sobre *Quinkana fortirostrum*, os caracteres que sustentam a posição do táxon em d01 dizem respeito principalmente a oreinorrostria e a condição zifodonte inferida para a dentição; possuindo grande influência no resultado, visto o grande número de caracteres ausentes que *Quinkana* traz. Em d02, com o tendenciamento do táxon, este forma clado, bem suportado pelas análises verificacionistas, com o eussuquiano *Crocodylus moreletii*.

Molnar (1981) afirma que *Quinkana* seria um morfótipo crocodiliano detentor de oreinorrostria, caráter compartilhado também com *Paleosuchus* e *Osteolaemus tetraspis* Cope (1861) e zifodontia. A topologia dos resultados, a análise das figuras de Molnar (1981), aliados às discussões presentes, nos coloca em posição de concordância com Brochu (2002b) sobre a sistemática de *Quinkana fortirostrum* (Crocodylia, Eusuchia, Mekosuchinae).

## **XII.1.1 - Análises Verificacionistas de Suporte para Resultados Heurísticos**

### **XII.1.1.a- Bootstrap (“Multistarted Hillclimbing”)**

A Análise de Bootstrap foi realizada para as topologias obtidas por busca heurística. O número de replicatas estipulado foi 10.000, para maior confiabilidade nos resultados.

Os resultados obtidos (Fig. 79) foram semelhantes para os dois dendrogramas e evidenciam falta de resolução para a maioria dos agrupamentos, sendo este resultado corroborado pelo baixo valor do Índice de Consistência. Ficando claro que o grande número de caracteres ausentes, principalmente para

aqueles táxons relacionados aos sebecoideanos, e o alto índice de caracteres homoplásticos (ambíguos), influiu para a perda de resolução.

No entanto esta análise verificacionista evidenciou alguns clados bem suportados:

- 1 - Crododylifformes se confirma como unidade monofilética, estando bem suportada por 97% das replicatas;
- 2 - *Gavialis gangeticus* e *Sarcosuchus* são suportados como clado por 78% das replicatas, a posição de *Gavialis* discutida mais adiante;
- 3 - o agrupamento “notossuquiano” formado por ((*Marillasuchus* + *Sphagesaurus*) *Chimaerasuchus*) se confirma como verdadeiro e bem suportado (57% replicatas);
- 4 - Eusuchia, com exceção de *Gavialis*, também se acha corroborado;
- 5 - Baurusuchidae se confirma como verdadeiro, tendo como táxons irrefutáveis *Baurusuchus*, *Stratiotosuchus maxhechti* e *Pabweshi pakistanensis*. *B. pachecoi* e “*B. salgadoensis*”, constituem dois morfótipos bem informativos em termos de caracteres, diferindo em somente cinco características anatômicas. Esse fato, além do elevado suporte (94%), levanta algumas questões sobre provável sinonímia, que será discutida em breve.

50% Majority-rule consensus of 100 trees

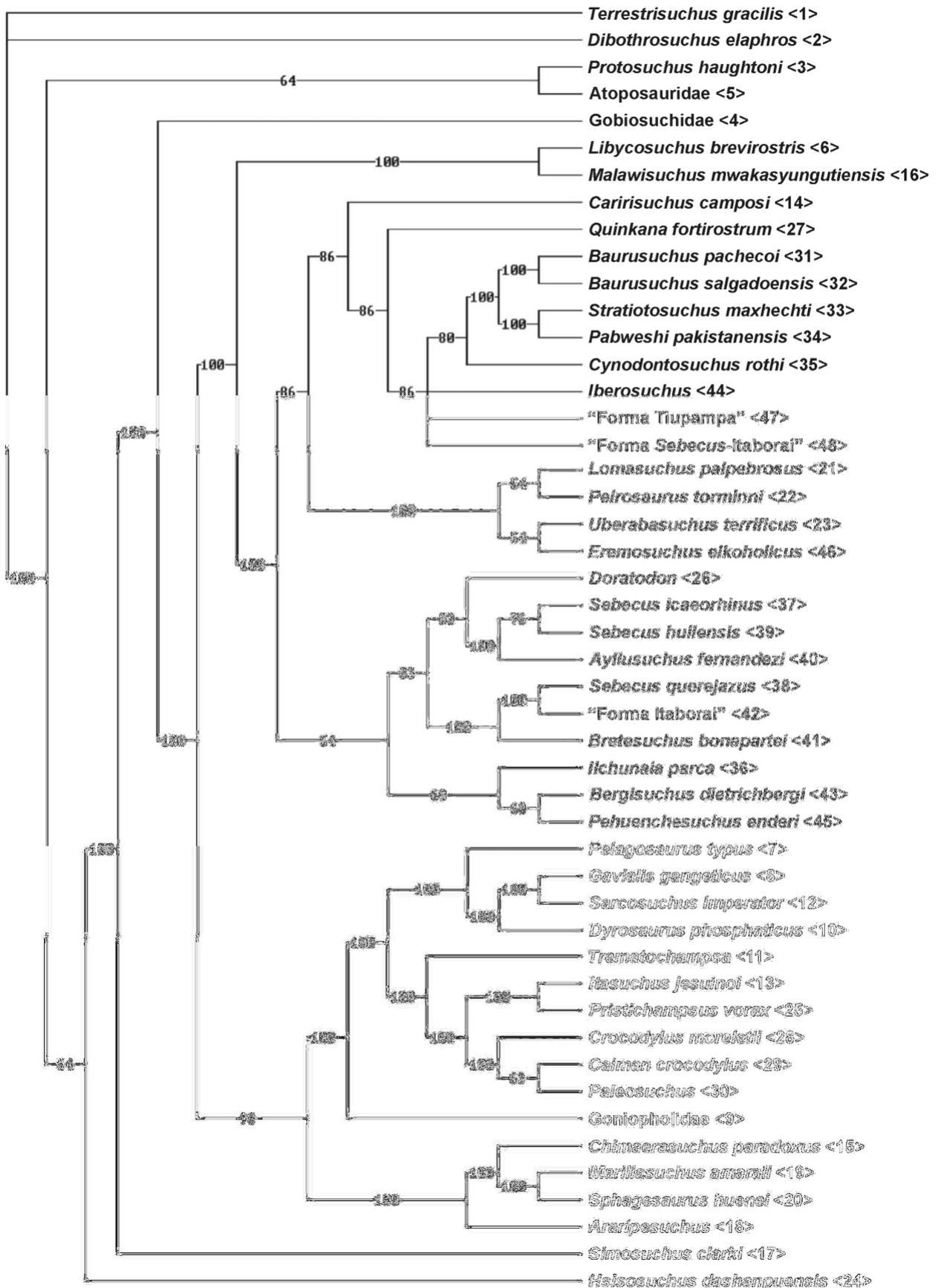


Figura 77. Dendrograma d01, Consenso de Maioria para 100 árvores mais parcimoniosas. Busca heurística (TBR) de matriz sem tendenciamento de táxons. P = 1566 e IC = 0,2135.

50% Majority-rule consensus of 4 trees

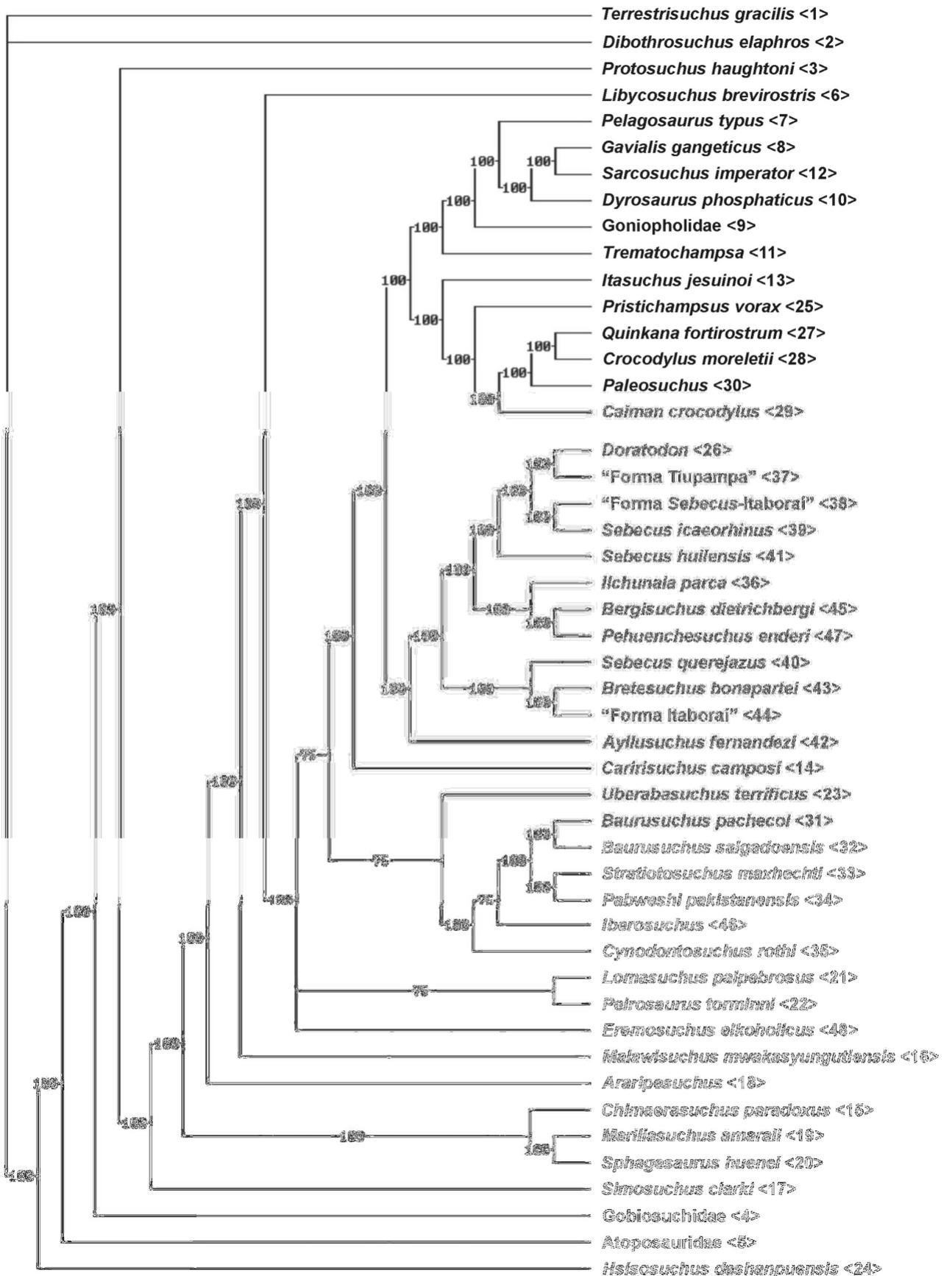


Figura 78. Dendrograma d02, Consenso de Maioria para 4 árvores mais parcimoniosas. Busc heurística (TBR) de matriz com tendenciamento de táxons. P = 1564, IC = 0,2129, e IR = 0,4892.

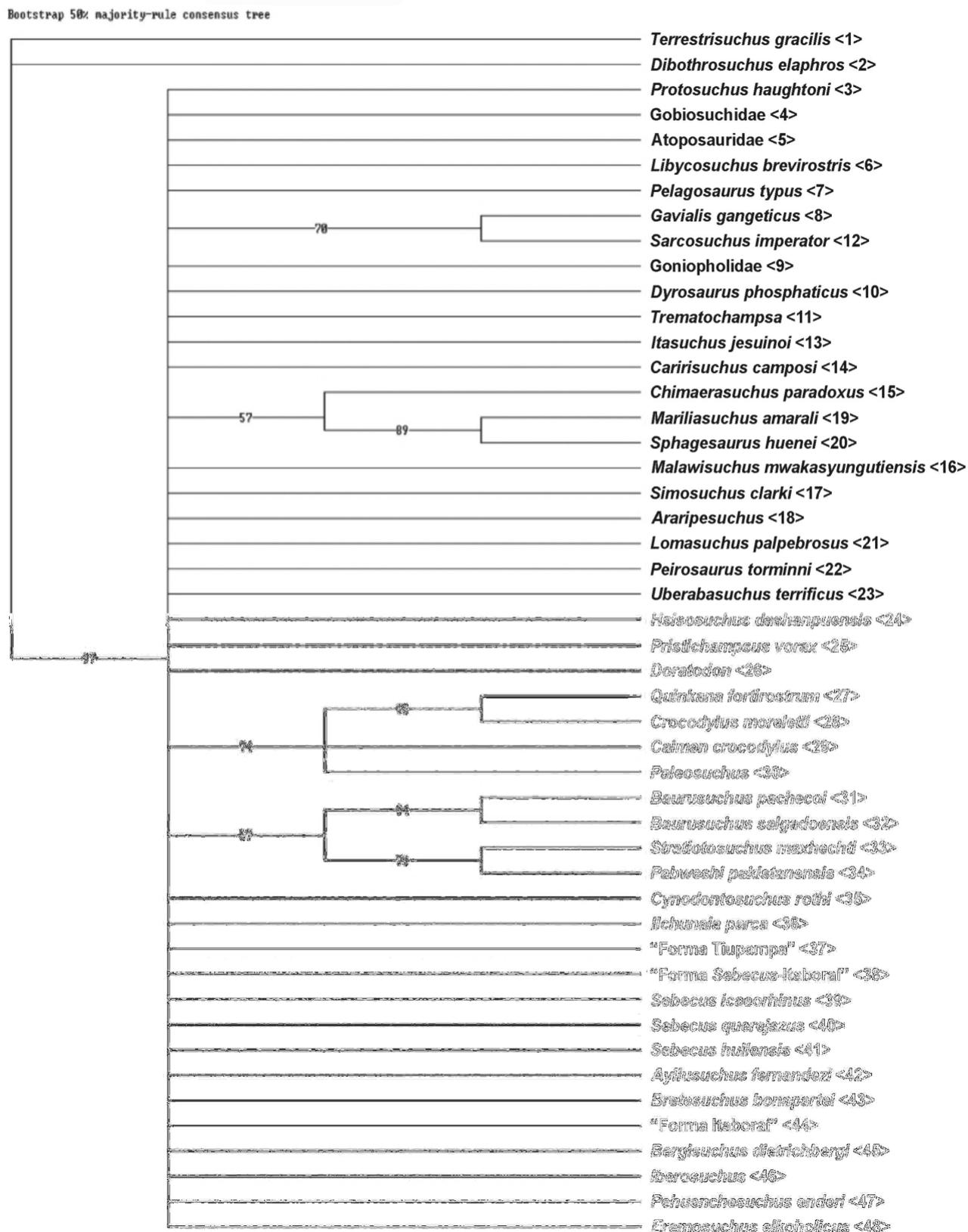


Figura 79. Dendrograma consensual (maioria) resultante da análise de Bootstrap, com 10.000 replicatas ("search = heuristic"), realizada para a matriz tendenciada (Quinkana, "Forma Tiupampa", "Forma Sebecus-Itaboraí").

### XII.1.1.b- Suporte de Bremer (Análise de Decaimento)

As análises de Suporte de Bremer foram realizadas utilizando-se o conjunto de dados tendencionado, o mesmo conjunto utilizado para a geração da topologia denominada acima de d02, minimizando assim caracteres ausentes. O consenso usado para a verificação foi de Adams.

De acordo com as análises de Decaimento, a topologia se mantém genericamente estável até o Índice de Bremer = 3 (adição de três passos). Após o terceiro passo adicional a estruturação interna dos grupos começa a colapsar. De acordo com Andrade (2005), uma topologia bem suportada, derivada de um conjunto significativo de dados, apresentaria um Índice de Bremer = 5, onde após a adição de 5 passos adicionais, somente árvores que contenham a grande maioria dos seus caracteres informativos, e não ambíguos, se mostram suportadas.

As principais considerações são:

- 1 - a linhagem que culmina nos táxons sebecoideanos perde resolução com Índice de Bremer = 2. O baixo índice provavelmente se deve ao grande número de caracteres ausentes, exibidos por muitos dos taxos desse clado;
- 2 - Baurusuchidae possui um Índice de Bremer = 4, apresentando, portanto, bom suporte para o clado com todos os seus táxons inclusivos. Porém com a adição do cinco passos *Cynodontosuchus rothi* colapsa, permanecendo suportados o restante dos táxons, principalmente (*Baurusuchus*) + (*Stratiotosuchus* + *Pabweshi*);
- 3 - Peirosauromorfos se mostram fracamente suportados. Com a adição de apenas um passo o agrupamento colapsa. *Uberabasuchus* salta para a linhagem baurussuquiana em uma politomia basal, enquanto *Peirosaurus* e *Lomasuchus* colapsaram totalmente;
- 4 - com a adição de 4 passos Neosuchia, com exclusão de Atoposauridae, perde resolução e aparece merofilético, no entanto o alto índice infere um bom suporte para o clado;
- 5 - com Índice de Bremer = 5 ainda se mantém o agrupamento (*Gavialis* + *Sarcosuchus*) juntamente com *Pelagosaurus* e *Dyrosaurus*, em uma politomia.

Verifica-se, pela análise de Suporte de Bremer, um suporte razoável para a topologia em questão.

As análises de Suporte de Bremer, combinadas com a Análise de Bootstrap, proporcionam uma boa visão sobre a sustentabilidade dos ramos. Enquanto a primeira é mais gradual, verificando-se paulatinamente a perda de resolução com a

adição dos passos, a Análise de Bootstrap (10.000 replicatas) é menos sensível, mostrando apenas os agrupamentos otimamente suportados.

Em suma, o Suporte de Bremer aponta sustentabilidade apenas razoável para a topologia geral, enquanto de acordo com o resultado de Bootstrap, o conjunto de dados levantados é insuficiente e/ou pouco informativo quando tratado de maneira heurística, para testar a hipótese de filogenia para Sebecosuchia.

Esta constatação implica na necessidade de realização de buscas, utilizando-se algoritmos que façam testes por permutações mais aprofundadas, ou uma mudança no conjunto de dados levantados, seja nos caracteres ou na escolha dos táxons.

Os caracteres se encontram em acordo com a maioria dos caracteres formulados para crânio, mandíbula e dentição, presentes nas listas de trabalhos específicos (Benton & Clark, 1988; Ortega *et al.* 1995, 2000; Gomani, 1997; Pol, 2003; Carvalho *et al.*, 2004; Pol & Apesteguia, 2005; Turner & Calvo 2005, 2006). Os táxons são representativos para o grupo de enfoque, ainda que muitos contenham poucas informações morfo-anatômicas. Portanto optou-se por buscas do tipo semi-exaustivas (“Branch and Bound”) e exaustivas (“alltrees”) para matrizes reduzidas.

Apesar da parsimônia total da hipótese se enfraquecer, informações mais acuradas são aproveitadas na tentativa da formulação filogenética do grupo em questão.

## **XII.2- ANÁLISES SEMI-EXAUSTIVAS DO TIPO “BRANCH AND BOUND”**

### **XII.2.1 - Matriz reduzida**

Pelos motivos expostos acima foi feita uma redução com relação ao número de táxons na matriz total, reduzindo-se de 48 para 16 táxons. Os táxons presentes nesta análise foram selecionados visando àqueles representativos dos principais agrupamentos postulados, que contenham o maior número de caracteres informativos, além do interesse em certas relações filogenéticas específicas.

Devido à necessidade de se reduzir o número de táxons, o Grupo Externo, que na matriz total é constituído por *Terrestrisuchus gracilis*, *Dibothrosuchus elaphros* e *Protosuchus haughtoni*, sofreu experimentações, onde o único táxon que

permaneceu constante no GE foi *P. haughtoni*, juntamente com um dos dois esfenossúquios para parâmetro de análise.

As topologias obtidas foram semelhantes: dois cladogramas mais parcimoniosos, resultantes da matriz que reteve *Terrestrisuchus* e um mais parcimonioso, da matriz que reteve *Dibothrosuchus*. Sendo as topologias praticamente idênticas, o cladograma preferido foi aquele com maior Índice de Consistência e menor comprimento, que possui o Grupo Externo constituído pelos gêneros *Terrestrisuchus* e *Protosuchus*,  $P = 737$  e  $IC = 0,4301$  (Fig. 80)

O resultado apresenta duas árvores mais parcimoniosas, que diferem entre si apenas pelas relações do terminal Atoposauridae. Em uma das árvores se apresenta como táxon irmão do restante dos mesoeucrodilomorfos e na outra como táxon irmão dos neossuquianos, aparentemente validando “Neosuchia”.

As principais relações presentes nessa topologia são:

- 1 – “Sebecosuchia” parafilético;
- 2 - agrupamento: (((*Baurusuchidae*) + *Marillasuchus*) + *Libycosuchus*);
- 3 - *Lomasuchus* como táxon irmão de Sebecoidea + *Caririsuchus*;
- 4 - *Pelagosaurus* como grupo irmão dos demais Neosuchia.

De acordo com a consideração feita por Benton & Clark (1988), Metasuchia se verifica como sinônimo de Mesoeucrocodylia, uma vez que Thalattosuchia se encontra inclusivo, grupo irmão do agrupamento ((*Crocodylus* + *Gavialis*) + *Dyrosaurus*).

Não há sinapomorfias exclusivas que sustentem o clado *Baurusuchus* + *Iberosuchus*, representativo de *Baurusuchidae*. No entanto os caracteres não ambíguos, com melhor Índice de Consistência, que o suportam, sobre oreinorrostria e presença de ornamentação palatal, esta última compartilhada com *Pelagosaurus typus* (03<sub>0</sub>, 13<sub>2</sub>, 28<sub>0</sub>, 30<sub>1</sub> e 146<sub>1</sub>).

Faz-se aqui uma observação. Referimos como caracteres não ambíguos aqueles que exibem o mínimo número de transições, para que sua distribuição nos terminais seja explicada. Consideramos aqui elevado Índice de Consistência Unitário, aquele com valores = 0.5.

O ramo que conduz ao clado Sebecoidea, **Ramo S**, neste resultado representado por: ((*Sebecus icaeorhinus* + *Bergisuchus*) *Bretesuchus*), é suportado por duas sinapomorfias: em vista lateral margem dorsal do rosto se apresentando convexa (11<sub>3</sub>); região de sutura entre os nasais formando uma crista mediana (40<sub>1</sub>).

Também é suportado pelos principais caracteres não ambíguos: 13<sub>2</sub> (presença de oreinorrostria) e 234<sub>2</sub> (espaçamento pronunciado dos primeiros dentes mandibulares).

*Libycosuchus brevirostris* e *Mariliasuchus amarali* (“Notosuchia”) se encontram como táxons basais do ramo que conduz aos baurussúquidos. O ramo (((Baurusuchidae) + *Mariliasuchus*) + *Libycosuchus*) não é determinado por sinapomorfias, sendo os caracteres: 53<sub>1</sub>, 117<sub>1</sub> e 202<sub>1</sub> aqueles com melhor Índice de Consistência.

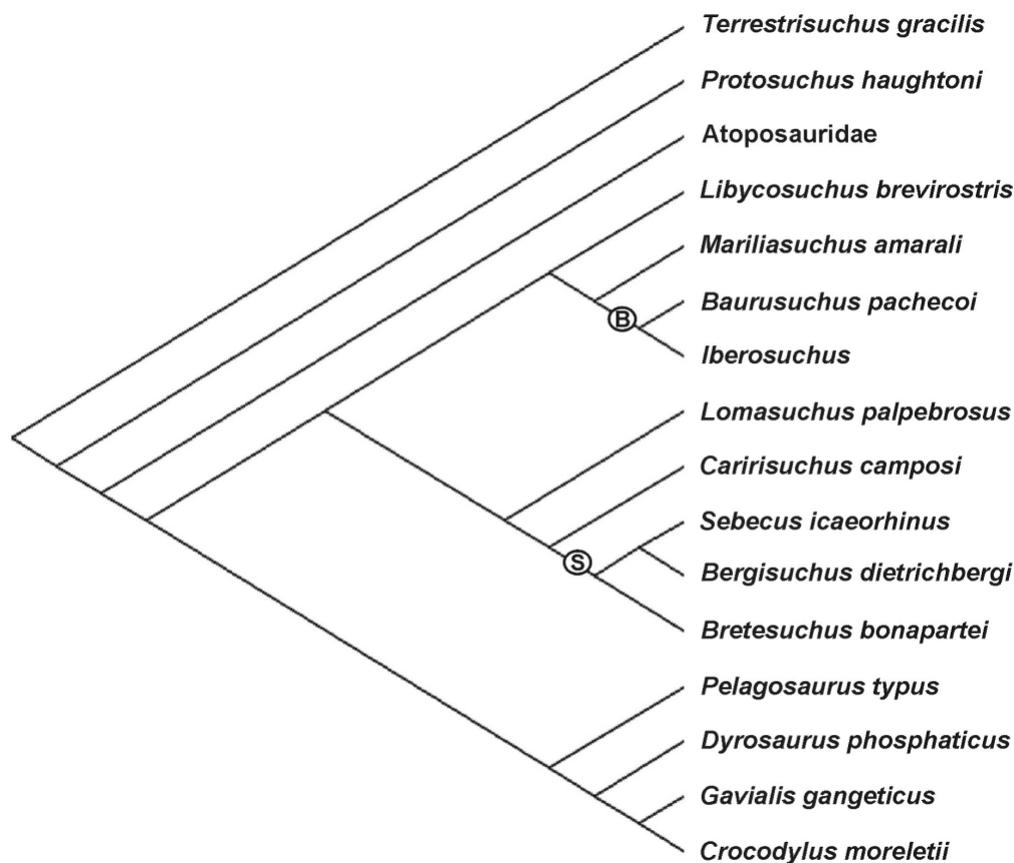


Figura 80. Árvore preferida (topologia 1 / 2), resultante de busca do tipo “Brand and Bound”. Ramo B indica clado baurussuquiano, ramo S clado sustenta clado formado pelos táxons sebecoideanos. **P = 737, IC = 0,4301 e IR = 0,3904.**

*Lomasuchus palpebrosus* e *Caririsuchus camposi*, táxons cretácicos sulamericanos que exibem oreinorrostria moderada e dentes com carenas serrilhadas, se encontram em posição basal no ramo que conduz a Sebecoidea: (((*Bergisuchus* + *Sebecus icaeorhinus*) + *Bretesuchus*) + *Caririsuchus*) +

*Lomasuchus*). Não há sinapomorfias que sustentem este ramo, no entanto os caracteres não ambíguos, com maior Índice de Consistência, são 11<sub>2</sub>, 13<sub>1</sub>, 161<sub>1</sub>, 188<sub>1</sub> e 237<sub>1</sub>.

## XII.2.2- Baurussuquianos

Para a verificação dos táxons tradicionalmente considerados da Família Baurusuchidae: *Baurusuchus pachecoi* (Price, 1945), + *Cynodontosuchus rothi* (Gasparini, 1972; Riff & Kellner, 2001), + *Pabweshi pakistanensis* (Wilson *et al.*, 2001), + *Stratiotosuchus maxhechti* (Campos *et al.*, 2001; Riff, 2003), + “*Baurusuchus salgadoensis*” (Carvalho *et al.*, 2005), a matriz total foi reduzida para vinte táxons, a fim de se realizarem buscas semi-exaustivas do tipo “Branch and Bound” (Fig. 81). Os táxons selecionados, além de Baurusuchidae são:

Grupo Externo (*Terrestriisuchus* ou *Dibothrosuchus* e *Protosuchus*), *Libycosuchus*, *Caririsuchus*, *Quinkana*, *Paleosuchus*, *Sebecus icaeorhinus*, *Bretesuchus*, *Lomasuchus*, *Uberabasuchus*, *Eremosuchus*, *Mariliasuchus*, *Malawisuchus*, *Pehuenchesuchus* e *Iberosuchus*.

Testes com o Grupo Externo revelaram que as topologias não diferem quanto às relações entre os táxons sebecossuquianos, variando na topologia de táxons isolados como *Libycosuchus*, *Malawisuchus* e a posição dos peirosauromorfos (baixo suporte). Verifica-se, portanto, a sensibilidade destes táxons perante o conjunto reduzido dos táxons, e principalmente perante o balizamento causado pelo GE. Nestas análises os caracteres ausentes em *Quinkana fortirostrum* foram polarizados, segundo aqueles similares informativos para *Crocodylus moreletii*.

Deu-se preferência á discussão da topologia de menor comprimento e melhor Índice de Consistência. Topologia esta resultante da análise que conserva *Terrestriisuchus* e *Protosuchus* como o respectivo Grupo Externo.

De maneira geral o resultado evidencia:

- 1 – “Sebecosuchia” não possui validade monofilética, se apresentando polilético;
- 2 - Sebecoidea, representado por *Bretesuchus* e *Sebecus icaeorhinus*, se apresenta como clado irmão de (*Caririsuchus* + (*Quinkana* + *Paleosuchus*));
- 3 - Peirosauridae, juntamente com *Eremosuchus*, como clado irmão de (Sebecoidea + (*Caririsuchus* + (*Crocodylia*)));

4 - o ramo que conduz aos Baurusuchidae é composto por (*Cynodontosuchus* + (*Iberosuchus* + ((*Baurusuchus*) + (*Stratiosuchus* + *Pabweshi*))));

5 - *Marillasuchus* forma agrupamento com *Pehuenchesuchus*, sendo grupo irmão do ramo baurussuquiano;

6 - *Libycosuchus* se encontra como táxon-irmão dos agrupamentos mais inclusivos, não se relacionando explicitamente com nenhuma das duas linhagens “sebecossuquianas”. No entanto na topologia que mantém *Dibothrosuchus* no Grupo Externo, este se relaciona intimamente com *Bretesuchus*;

7 - (*Pehuenchesuchus* + *Marillasuchus*) como grupo irmão de Baurusuchidae + *Iberosuchus*.

A linhagem baurussuquiana, **Ramo B**, não é suportada por nenhum estado de caráter sinapomórfico. Sendo determinada por cinco caracteres e destes três possuem os melhores índices de Consistência e dizem respeito ao rosto (13<sub>2</sub>, 30<sub>1</sub>, e 28<sub>0</sub>).

O clado que sustenta (*Iberosuchus* + ((*Baurusuchus*) + (*Stratiosuchus* + *Pabweshi*))) é definido pela sinapomorfia superfície palatal grosseiramente ornamentada (146<sub>1</sub>).

O clado que sustenta ((*Baurusuchus*) + (*Stratiosuchus* + *Pabweshi*)) é fortemente suportado pela Análise de Bootstrap (57% das 10.000 exibem o clado). Encontra-se definido por três sinapomorfias:

1 - presença de crista dorsal no esquamosal, um caráter plesiomórfico (79<sub>0</sub>) evidenciado para esfenossúquios (*Sphenosuchus*, *Dibothrosuchus*, *Pseudhesperosuchus*, *Pedeticosaurus*, e *Saltoposuchus*). No entanto *Terrestriisuchus* não exhibe a crista devido ao esquamosal se encontrar pobremente preservado (Serenó & Wild, 1992);

2 - superfície occipital do esquamosal exibindo forte estriamento (126<sub>1</sub>), estando relacionado á aponeurose da forte musculatura nugal, associado ao provável hábito terrestre cursorial desses animais;

3 - ramo ântero-mesial do ectopterigóide tomando parte do bordo das coanas, isolando o palatino do contato com o pterigóide (169<sub>1</sub>).

*Cynodontosuchus rothi* se apresenta como membro basal do clado, **Ramo B**. Este táxon possui um grande número de caracteres ausentes, sendo assim sua posição pode se encontrar enviesada. Porém devido às topologias da maioria das

árvores experimentadas, *Cynodontosuchus* se confirma como um baurussuquiano, pertencente à Família Baurusuchidae.

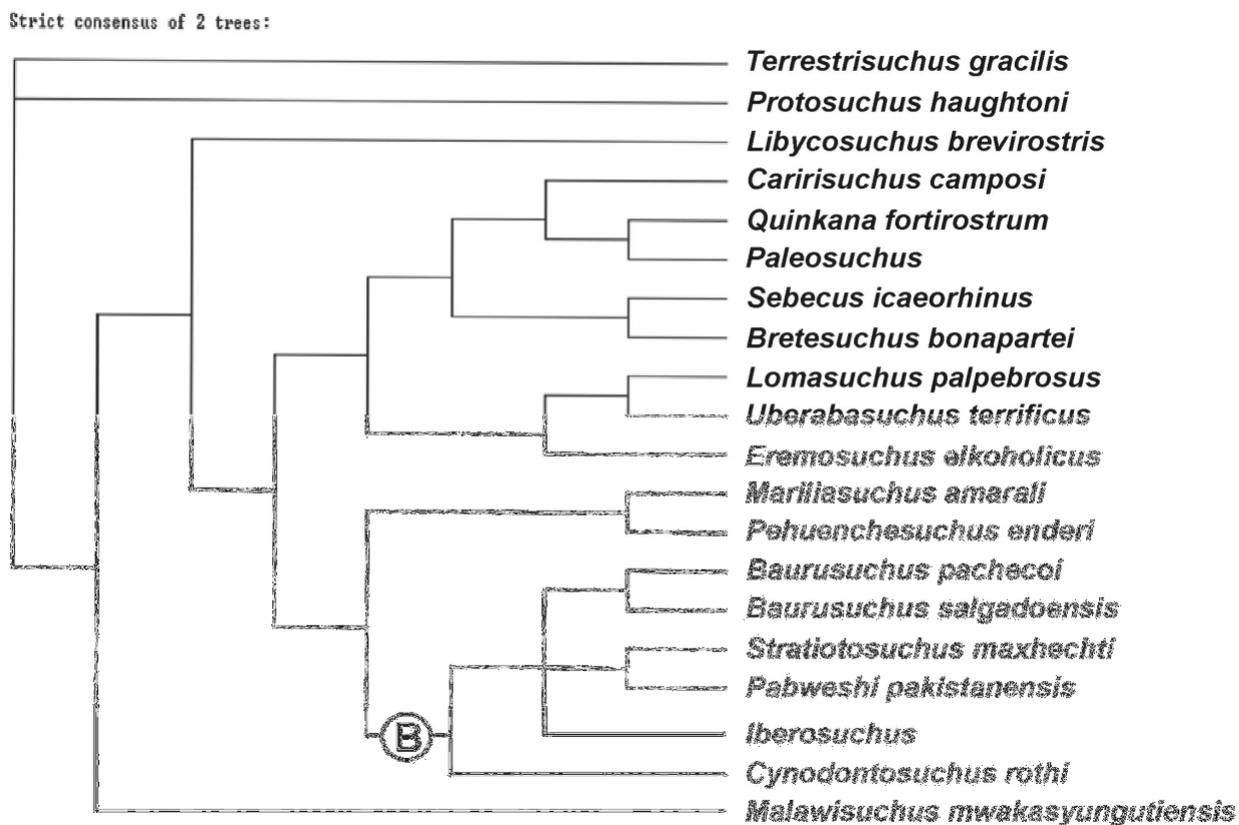


Figura 81. Dendrograma de Consenso Estrito para duas árvores mais parcimoniosas. Busca semi exaustiva “Branch and Bound”. Ramo B suporta clado baurussuquiano. **P = 733**, **IC = 0,4297**, e **IR = 0,4344**.

Apesar da ornamentação de *Cynodontosuchus* se mostrar branda, e da pequena dimensão do espécimen, os dados não confirmam, mas também não refutam, a suposição de Gasparini (1972, 1981), na qual *Cynodontosuchus* pode ser um indivíduo juvenil e provável sinônimo-sênior de *Baurusuchus*.

*Iberosuchus macrodon* é outro morfótipo com considerável número de caracteres ausentes. No entanto é confirmada sua relação com Baurusuchidae (Antunes, 1975; Ortega *et al.* 1993, 1995), situando-se na base do clado cretácico formado por ((*Baurusuchus*) + (*Stratiotosuchus* + *Pabweshi*)). Pelo fato de *Iberosuchus* ser proveniente do Eoceno da Península Ibérica, duas hipóteses tentam explicar sua posição basal:

1 - influência dos dados ausentes, relativos principalmente à região pós-orbital do crânio, mascarando possível táxon derivado;

2 - gênero apresentando retenção de caracteres simplesiomórficos para o grupo.

*Stratiotosuchus maxhechti* e *Pabweshi pakistanensis* formam clado suportado principalmente por dois caracteres dentários:

1 - dente (s) pré-maxilar (es) posterior (es) ao caniniforme hipertrofiado (s) ausente (s) (213<sub>2</sub>);

2 - espaçamento pronunciado dos primeiros dentes mandibulares (234<sub>2</sub>).

Este clado se encontra bem suportado, de acordo com a Análise de Bootstrap, onde 78% das 10.000 replicatas o corroboraram.

*Baurusuchus pachecoi* e *B. salgadoensis* formam clado irrefutável pelas análises de suporte, confirmando o gênero.

Dos caracteres presentes para as duas espécies, apenas cinco diferem: 36, 73, 144, 23 e 237. O fato de 94% das 10.000 replicatas de Bootstrap suportarem o clado, aliado ao fato de somente cinco caracteres, dos 241, diferirem entre as espécies, proporciona discussões e certo ceticismo quanto à diferenciação entre estes morfótipos.

O holótipo de *Baurusuchus salgadoensis* (MPMA 62-0001-02), em aspecto geral, se apresenta como um indivíduo adulto, talvez senil (marcada ornamentação, fusões em várias suturas ósseas) e mais robusto quando comparado com DGM 299-R. A diferença nos estados dos caracteres 73, 223 e 237 pode ser devida ao fato de MPMA 62-0001-02 ser um animal mais velho que DGM 299-R, apresentando assim estados de caracteres que podem ser resultantes mais da avançada idade do animal que diferenças inter-específicas: redução na amplitude da fenestra-temporal superior (73<sub>0</sub>); dentes menos comprimidos lateralmente (223<sub>1</sub> e 237<sub>1</sub>). Também o fato da margem inferior do maxilar de *B. salgadoensis* possuir uma abrupta constrição (36<sub>4</sub>) diferentemente de *B. pachecoi*, que exhibe a margem convexa sem constrição (36<sub>2</sub>) pode ser devida a dimorfismo sexual entre os morfótipos. Sendo assim MPMA 62-0001-02 pode ser um espécimen senil, e de sexo distinto de DGM 299-R. No entanto ainda é cedo para se afirmar esta suposição, esperando que novas descobertas, principalmente de tafocenoses, elucidem esta questão.

### XII.2.3- Sebecoideanos

As análises semi-exaustivas, para os táxons sebecoideanos, foram processadas de modo semelhante daquelas para os baurussuquianos. Mantiveram-se todos os táxons historicamente relacionados à *Sebecus icaeorhinus* e alguns táxons representativos de Mesoeucrocodylia, que possam informar sobre a história filogenética do grupo.

Muitas experimentações foram realizadas até se chegar a uma topologia mais parcimoniosa e menos tendenciosa. Foi selecionada a topologia mais parcimoniosa (P = 598 / IC = 0,5050), e que apresenta o táxon “Forma Tiupampa” sem tendenciamento (dados ausentes sendo mantidos).

A matriz total foi reduzida para dezenove táxons, sendo o principal grupo inclusivo constituído pelos sebecoideanos.

Chamaremos informalmente de “sebecoideanos” os táxons classicamente relacionados à *Sebecus icaeorhinus*:

Família Sebecidae constituída por *Sebecus icaeorhinus* (Simpson, 1937), + *S. huilensis* (Langston, 1965; Busbey, 1986) + *S. querejazus* (Buffetaut & Marshall, 1991),

“Forma Tiupampa” (Buffetaut, 1991),

“Forma *Sebecus*-Itaboraí” (Price, 1946), + *Ayllusuchus fernandezi* (Gasparini, 1984), + ? *Ilchunaia parca* (Gasparini, 1972),

Família Bretesuchidae constituída por *Bretesuchus bonapartei* (Gasparini *et al.*, 1993), + “Forma Itaboraí” (Gasparini *et al.*, 1993),

Família Bergisuchidae constituída por *Bergisuchus dietrichbergi* (Rossmann *et al.*, 2000).

Os resultados obtidos pela árvore consensual, quatorze árvores mais parcimoniosas (Fig. 82), seguem:

1 - “Sebecosuchia” merofilético;

2 - 93% das árvores exibem a formação de um clado (**Ramo SU**) constituído pelos táxons sebecoideanos mais Eusuchia (*Pristichampsus* + *Crocodylus*);

3 - **Ramo S**, exibido por 64% das árvores, constituído por ((Bretesuchidae + “Forma *Sebecus*-Itaboraí”) + *Ayllusuchus* + (*Sebecus icaeorhinus* + *S. huilensis*));

4 - 100% das 14 árvores suportam o clado (*Sebecus querejazus* + (Eusuchia));

5 - *Bergisuchus* em politomia com o **Ramo S**;

6 - *Ilchunaia parca* em politomia com ramo que conduz à (*Sebecus querejazus* + (Eusuchia));

7 - 100% das árvores exibindo a “Forma Tiupampa” formando um agrupamento com *Baurusuchus salgadoensis*;

8 - *Pehuenchesuchus* formando agrupamento com *Mariliasuchus*;

9 - *Eremosuchus* táxon-irmão de (*Lomasuchus* + ((*Baurusuchus* + “Forma Tiupampa”) + (*Mariliasuchus* + *Pehuenchesuchus*))).

Nesta topologia o **Ramo SU**, que conduz aos sebecoideanos mais Eusuchia, se encontra suportado por quatro sinapomorfias:

1 - jugal apresentando leve sulcamento na extensão que margeia a órbita (89<sub>1</sub>);

2 - abertura vascular na região mais dorsal da barra pós-orbital presente (98<sub>1</sub>);

3 - em vista palatal basisfenóide mais curto que basioccipital, excluído ou quase da superfície basicranial (121<sub>1</sub>);

4 - superfície lisa do septo divisor das coanas (159<sub>1</sub>).

Os caracteres não ambíguos, e com menor Índice de Consistência, são 185<sub>2</sub>, 62<sub>1</sub>, 57<sub>1</sub>, 11<sub>3</sub>.

De acordo com a árvore 1 (1/14), topologia preferida, *Ilchunaia parca*, táxon problemático pelo grande número de caracteres ausentes, se insere como táxon irmão do agrupamento formado pelo **Ramo S**, basicamente suportado por dois caracteres de Índice de Consistência = 0,5: 13<sub>2</sub> e 28<sub>2</sub>.

Três sinapomorfias definem o **Ramo S**, que conduz ao clado mais inclusivo, formado por ((Bretesuchidae + “Forma *Sebecus*-Itaboraí) + Sebecidae):

1 - pós-orbital apresentando processo ântero-lateral (69<sub>1</sub>);

2 - porção superior do surangular logo abaixo do bordo dorsal, apresentando crista longitudinal (195<sub>1</sub>);

3 - espaçamento dos primeiros dentes mandibulares apresentando espaçamento pronunciado (234<sub>2</sub>).

Os melhores caracteres não ambíguos, com Índice de Consistência maior ou igual são 25<sub>0</sub>, 75<sub>2</sub>, 91<sub>1</sub>, 112<sub>1</sub>, 134<sub>1</sub>, 171<sub>1</sub>, 211<sub>1</sub>, e 233<sub>1</sub>.

O clado (*Bretesuchus bonapartei* + “Forma Itaboraí”) corrobora a Família Bretesuchidae, erigida por Gasparini (1993), apesar da “Forma Itaboraí” ainda não se encontrar descrita formalmente. Neste resultado encontra-se em politomia com a “Forma *Sebecus*-Itaboraí”, discutida em breve.

De acordo com a topologia aqui discutida, Bretesuchidae é definido pela seguinte sinapomorfia, nesta topologia: quando em vista lateral, o ramo anterior do jugal se apresenta significativamente mais baixo que o posterior (82<sub>2</sub>). Os caracteres que melhor suportam o clado são 31<sub>1</sub>, 137<sub>2</sub>, 165<sub>1</sub>, 167<sub>1</sub>, e 221<sub>1</sub>. Sobre o estado do caráter 167<sub>1</sub> (presença de fenestra adicional) (fenestra pterigoideana), evidenciado por Gasparini *et al.* (1993) para *Bretesuchus*, “Forma-Itaboraí”, *Sebecus querejazus*, *Baurusuchus*, *Notosuchus*, *Gobiosuchus* e *Hylaeochampsia*, relata-se que não foi verificado para a “Forma-Itaboraí”, quando da observação pessoal de MCT 1740-R (Fig. 82). No entanto, considerando que os pterigóides do espécimen se encontram pouco deformados, e com ao menos duas depressões em sua “flange” esquerda, considerou-se válida a alegação feita pela pesquisadora e colaboradores, até que a descrição detalhada do espécimen resolva esta questão. Para *Baurusuchus*, a polarização foi “0” (ausência), uma vez que nenhum trabalho define ou ilustra esta estrutura, sendo o julgamento de sua presença equivocado.

A confirmação do clado traz informações sobre uma das paleofaunas mais significativas do Brasil; proveniente do Depósito Calcário de São José do Itaboraí, Rio de Janeiro (Price & Paula Couto, 1946; Paula Couto, 1950; Palma & Brito, 1974; Medeiros & Bergqvist, 1999; Beltrão *et al.*, 2001). Possivelmente durante o Paleoceno médio esta região apresentou condições paleoecológicas similares àquelas da Formação Maiz Gordo, Província de Salta, Argentina.

Bretesuchidae, família que data de meso-neo/Paleoceno, se encontra como clado basal dos grupos provenientes do **Ramo S**.

A “Forma *Sebecus*-Itaboraí”, apesar de exibir maxilar diagnóstico para *Sebecus*, possui um caráter que se mostra simplesiomórfico para os táxons terminais do **Ramo S**, a presença do primeiro dente maxilar como um zifodonte hipertrofiado (Price & Paula Couto, 1946). Em *Sebecus icaeorhinus*, *S. huilensis* e *S. querejazus* os dentes maxilares não se apresentam hipertrofiados, evidenciando a tendência do grupo de reverter o caráter, visto que compartilham a ausência do estado com táxons protossuquianos. O estado do caráter 221<sub>1</sub> (Índice de Consistência = 0,5), dentições anterior e média do maxilar apresentando primeiro, segundo ou terceiro dentes maxilares hipertrofiados, também é compartilhado com Bretesuchidae, *Baurusuchus* e *Lomasuchus*.

Pelo fato do grande número de caracteres ausentes para a “Forma *Sebecus*-Itaboraí”, sua idade meso-paleocênica (Itaboraiano) e sua simplesiomorfia, seu

maxilar sebecidiano, e a dentição claramente zifodonte, consideramos o táxon como um morfótipo basal na linhagem que culmina em *S. icaeorhinus* e *S. huilensis*. Se apresenta na politomia com Bretesuchidae, devido à forte influência que o caráter 221 exerce sobre o restante dos dados neste táxon, exageradamente mal informativo. Tem-se portanto o único registro sebecidiano (táxon da Família Sebecidae) para depósitos brasileiros.

O clado presente na árvore 1 (*Bergisuchus* + (Sebecidae)) não é definido por sinapomorfias, sendo quatro os caracteres que os agrupam e destes, apenas 229<sub>1</sub> e 51<sub>1</sub> possuem um Índice de Consistência razoável (0,5). Na árvore consensual *Bergisuchus* compartilha uma politomia com o **Ramo S**. *Bergisuchus* encontra-se fragmentado e detentor de muitos caracteres ausentes, sendo que muitos dos seus estados de caracteres foram inferidos através do desenho, até certo ponto tendenciado, de Rossmann *et al.* (2000). Em todo caso se confirma a posição de Rossmann *et al.* (2000), na qual *Bergisuchus* possui mais similaridades com o Gênero *Sebecus* e outros “sebecossuquianos”, que com mesoeucrododilianos da assembléia Trematochampsidae, como proposto por Buffetaut (1988).

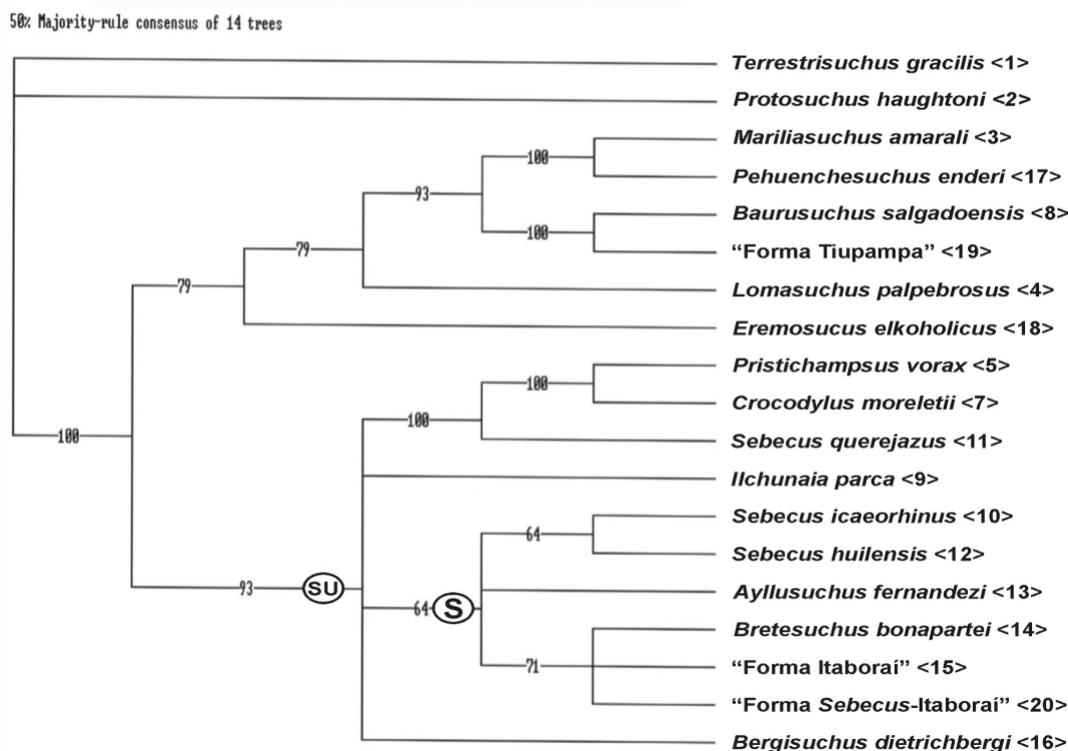


Figura 82. Dendrograma de Consenso de Maioria para quatorze árvores mais parcimoniosas; busca semi-exaustiva “Branch and Bound”. Ramo SU suporta clado (sebecoideanos + (Eusuchia)), ramo S suporta ramo sebecoideano (*Sebecus querejazus* e *Ilchunaia*). **P = 598, IC = 0,5050, e IR = 0,3996.**

O ramo que conduz à Família Sebecidae, (*Ayllusuchus* + (*Sebecus icaeorhinus* + *S. huilensis*)), não é definido por sinapomorfias, sendo os melhores caracteres que o definem (Índice de Consistência = 0,5) 28<sub>1</sub>, 30<sub>3</sub>, 71<sub>1</sub> (ambíguo) e 72<sub>1</sub> (ambíguo).

*Ayllusuchus fernandezii* é visto como um táxon plesiomórfico comparado a *Sebecus icaeorhinus* e *S. huilensis*, pelo fato de exibir oreinorrostria menos acentuada e ausência da crista formada na junção dorsal dos nasais (Gasparini, 1984). A polarização do caráter 13, referente à altura do rosto, foi 2, oreinorrostro acentuado. Deve ser considerado mais alto que aqueles verificados para “notossuquianos” e peirossauromorfos, mesmo sendo pouco mais baixo quando comparado com o rosto de *S. icaeorhinus* e *Bretesuchus*. Considerado por Gasparini (1984) como uma espécie menos especializada, possuidora de hábito mais semi-aquático que o restante dos membros da família.

O clado (*Sebecus icaeorhinus* + *S. huilensis*) é mantido por caracteres de baixo Índice de Consistência (< 0,5) e nenhuma sinapomorfia. Os caracteres e suas polarizações são 95<sub>1</sub> (ambíguo), 99<sub>1</sub> (ambíguo), 217<sub>0</sub>, e 236<sub>0</sub> (ambíguo).

Interessante é o fato de 100% das quatorze árvores sustentarem o grupo (*Sebecus querejzus* + (Eusuchia)). No entanto, apesar de todas as árvores exibirem esta topologia, o ramo é mal suportado. Não há sinapomorfias, e dos nove caracteres que sustentam o grupo, somente dois deles possuem um Índice de Consistência razoável (= 0,5): 30<sub>1</sub> e 15<sub>8</sub>.

Tendo em vista o relativo suporte, evidenciado tanto pelas análises de Suporte de Bremer quanto Bootstrap, o número relativamente alto de caracteres ausentes, a falta de sinapomorfias e, o baixo Índice de Consistência dos caracteres que suportam o grupo, é cedo para concluir qualquer relação direta de *Sebecus querejzus* com Eusuchia. Análises experimentais, utilizando-se da “Forma Tiupampa”, tendenciada para *S. icaeorhinus*, colocam *S. querejzus* na base da Família Sebecidae. Portanto no momento concordamos com a afirmação feita por Buffetaut & Marshall (1991) de que MHNC-P 3701 constitui o registro mais antigo (Paleoceno inferior) e o táxon mais basal e plesiomórfico pertencente à Família Sebecidae. *S. querejzus* possui conformação e ornamentação do rosto muito similar àquela vista em *S. icaeorhinus*, no entanto sua região palatal, mais precisamente coanas e dentição, do tipo falso-zifodonte (Prasad & Broin, 2002), diferem significativamente.

*Pehuenchesuchus* é visto formando agrupamento com *Mariliasuchus* (100% das quatorze árvores). Isto se deve ao fato de um caráter se apresentar sinapomórfico: espleniais discretamente/fracamente envolvidos na sínfise mandibular (176<sub>0</sub>). No entanto este caráter perde o status de sinapomorfia, quando se utiliza *Dibothrosuchus* como Grupo Externo, que compartilha do estado, enfraquecendo a hipótese. Nas análises heurísticas *Pehuenchesuchus* aparece como táxon irmão de *Bergisuchus*, outro táxon mal informativo. Devido ao altíssimo número de caracteres ausentes, e ao relativo suporte, não se pode concluir muito sobre a posição filogenética do táxon, mantendo a posição de Turner & Calvo (2005), que classifica-o como “sebecossuquiano” *incertae sedis*, exibindo tendências de afinidade com táxons sebecoideanos.

A “Forma Tiupama”, classificada como Sebecidae indet., se relaciona com *Baurusuchus salgadoensis*. Este grupo é suportado por um caráter em estado sinapomórfico: esplenial robusto após a sínfise mandibular (177<sub>1</sub>). Os caracteres não ambíguos, com Índice de Consistência maior que 05, que auxiliam na sustentação do clado são 13<sub>2</sub>, 71<sub>0</sub>, e 72<sub>3</sub>. De posse desta topologia, uma análise semi-exaustiva subsequente foi realizada com os táxons baurussuquinos e a “Forma Tiupampa”. Os resultados são discutidos mais adiante.

*Doratodon*, incluso no agrupamento Ziphosuchia Ortega *et al.* (2000), por Company *et al.* (2005), se encontra dentro da Família Sebecidae [análises heurísticas (Fig. 77) e experimentais]. Isto é devido à similaridade das poucas características, sobre mandíbula e dentição zifodontiana, que as espécies deste gênero trazem. No entanto, devido à falta de maiores dados, admitimos sua afinidade com sebecoidea, porém considerando posição e relação filogenética como incertas.

### **XII.2.3.1- Discussões sobre a “Forma Tiupampa”**

A “Forma Tiupampa”, classificado como um morfótipo pertencente à Família Sebecidae por Buffetaut (1991), se mostra surpreendente, uma vez que além de não se relacionar com a referida família, nem com outros táxons sebecoideanos, aparece nas análises como táxon basal baurussuquiano, relacionado á *Iberosuchus macrodon*. Esta hipótese é evidenciada tanto pela análise heurística não

tendenciada, como pelas análises semi-exaustivas, enfocando os táxons sebecoideanos.

Quando em análise comparativa, este táxon se mostra uma forma quimera, exibindo caracteres ora similares a *Sebecus*, ou a Bretesuchidae e Baurusuchidae. Seu teto craniano difere tanto de *Baurusuchus* como de *Sebecus icaeorhinus*. No entanto se aproxima mais de uma conformação baurussuquiana, sua superfície occipital também ficando entre conformações sebecidiana e baurussuquiana. Sua mandíbula também apresenta aspectos intermediários, sendo que o grande número de dentes se assemelharia a *Sebecus*. No entanto o caniniforme d4, assim como a conformação da região sinfial, em vista oclusal, se assemelham mais à Baurusuchidae e Bretesuchidae.

Buffetaut (1991) observa esta questão, presumindo uma forma intermediária entre os sebecoideanos e táxons sul-americanos cretácicos, como *Peirosaurus* e *Itasuchus*.

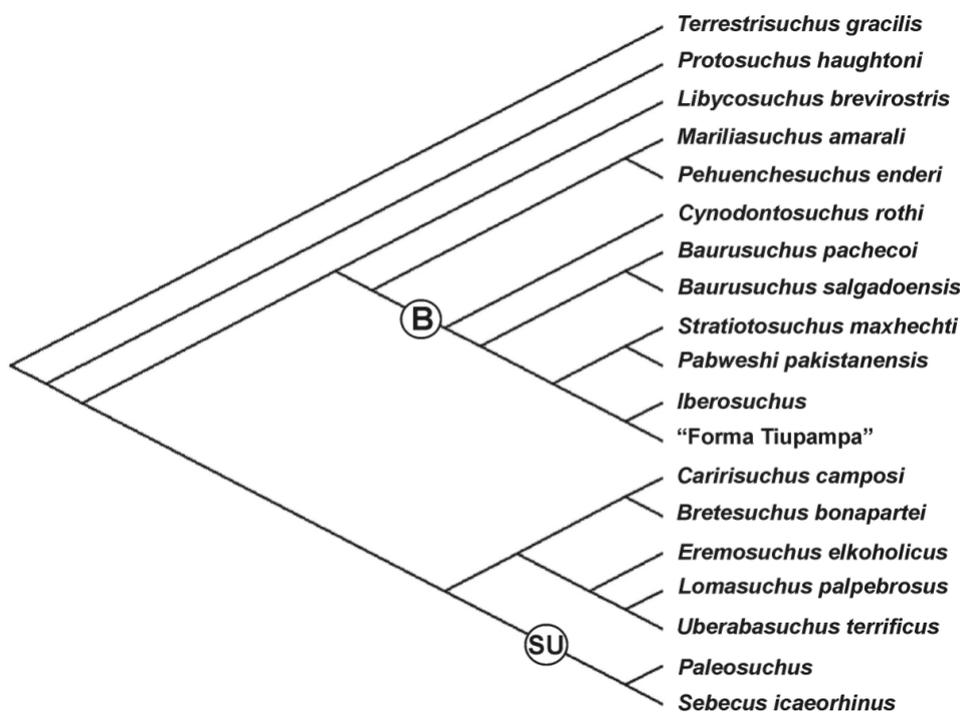


Figura 83. Árvore mais parcimoniosa produzida por busca semi exaustiva "Branch and Bound". Ramo B suporta clado baurussuquiano mais a "Forma Tiupampa; SU suporta clado formado por (*Paleosuchus* + *Sebecus icaeorhinus*). **P = 657, IC = 0,4718, e IR = 0,4207.**

Foi realizada uma análise semi-exaustiva, onde foram inseridos os táxons baurussuquianos juntamente com a "Forma Tiupampa", para verificação das

topologias resultantes das análises anteriores. O resultado foi uma árvore mais parcimoniosa ( $P = 657 / IC = 0,4718 / IR = 0,4207$ ), que corrobora as topologias prévias para a “Forma Tiupampa” (Fig. 83).

Observa-se a formação do clado (“Forma Tiupampa” + *Iberosuchus*). Este no entanto é fracamente suportado, tendo em vista que somente um estado de caráter os sustenta (Índice de Consistência = 0,33): número de dentes no dentário superior à 10 (231<sub>0</sub>).

Caso futuros achados venham a confirmar a hipótese de que a “Forma Tiupampa” seja um táxon baurussuquiano, compartilhando de ancestralidade exclusiva com *Iberosuchus*, a distribuição espacial de Baurusuchidae se expande, com o clado atingindo Brasil, Argentina, Bolívia, Paquistão e Península Ibérica. Assim como uma lacuna temporal existe entre os baurussuquianos cretácicos e *Iberosuchus* (eocênico).

O estado derivado (redução dentária) claramente diagnóstico para *Baurusuchus*, *Cynodontosuchus* e *Stratiosuchus*, não se verifica para *Iberosuchus* e “Forma Tiupampa”. Diante disto, caso seja confirmada *a posteriori* a relação destes dois táxons, duas hipóteses surgem na tentativa de explicar esse fato:

- 1 - *Iberosuchus* e “Forma Tiupampa” seriam duas linhagens basais na evolução de Baurusuchidae, irmãs daquelas que culminam nos morfótipos mais derivados. Se apresentam como linhagens fantasmas, uma vez que o registro não fornece outros materiais destes táxons, provenientes de depósitos cretácicos;
- 2 - o caráter se mostraria revertido (homoplástico), com a especiação que ocorreria após o limite Cretáceo-Paleogeno, talvez levado a tal por pressões advindas da brusca mudança na biota e meio; resultantes do evento extintivo.

A “Forma Tiupampa” não é aqui considerada como um táxon ancestral entre possível linhagem Baurusuchidae - Sebecoidea (Sebecidae + Bretesuchidae + Bergisuchidae), devido às análises não apontarem “Sebecosuchia” como monofilético.

### **XII.3- ANÁLISES EXAUSTIVAS**

Com o intuito de se chegar próximo da relação de ancestralidade, entre os táxons de enfoque neste trabalho, foram realizadas algumas buscas exaustivas.

Estas buscas exibem um número máximo de doze táxons, para que o algoritmo do “software” aqui empregado consiga examinar todas as possibilidades de combinação.

Foram experimentadas e analisadas sete topologias que variaram na inclusão de alguns táxons, no entanto as resultantes não se mostraram contraditórias. Uma observação se faz sobre os representantes peirosauromorfos. Estes se mostraram consistentes entre si, *Peirosaurus torminii* e *Lomasuchus palpebrosus*, corroborando a Família Peirosauridae, enquanto *Uberabuschus*, em algumas topologias aparecendo como táxon irmão do ramo baurussuquiano. No entanto variaram diante dos demais táxons classicamente metassuquianos e neossuquianos. Era de se esperar certa inconsistência destes táxons, uma vez que as análises verificacionistas evidenciaram seu baixo suporte, diante dos dados aqui empregados e dos táxons inclusos, mais nítido pelas análises de Suporte de Bremer.

Os principais indicadores de parcimônia das árvores resultantes foram: árvore 01, P = 607 / IC = 0,5025; árvore 02, P = 609 / IC = 0,4959; árvore 03, P = 597 / IC = 0,5042; árvore 04, P = 608 / IC = 0,4967; árvore 05, P = 623 / IC = 0,4808; árvore 06, P = 587 / IC = 0,4974; e árvore 07, P = 574 / IC = 0,5139.

Foi escolhido, para discussões e inferências filogenéticas, o resultado mais parcimonioso, a árvore 07 (P = 574 / IC = 0,5139), a qual contém os doze táxons a saber: *Dibothrosuchus elaphros* e *Protosuchus haughtoni* (ambos como Grupo Externo); *Libycosuchus brevisrostris*; *Trematochampsia*, *Itasuchus jesuinoi*; *Pristichampsus vorax*; *Sebecus icaeorhinus*; “Forma Itaboraí”; *Lomasuchus palpebrosus*; *Baurusuchus salgadoensis*; *Stratiosuchus maxhechti* e *Araripesuchus*.

O resultado culminou em quatro árvores mais parcimoniosa, onde a discussão se baseará na árvore produzida por Consenso de Maioria (Fig. 84).

A topologia evidencia:

- 1 - *Libycosuchus brevisrostris* se verifica como grupo irmão do agrupamento inclusivo;
- 2 - *Araripesuchus* como táxon irmão de (*Trematochampsia* + ((*Baurusuchidae* + *Lomasuchus*) + (Sebecoidea + (*Itasuchus* + *Pristichampsus*))));
- 3 - *Baurusuchidae* em politomia com *Lomasuchus*, como ramo irmão de (Sebecoidea + (*Itasuchus* + *Pristichampsus*));
- 4 - formação do clado (Sebecoidea + (“Neosuchia”));
- 5- “Sebecosuchia” claramente merofilético.

O **Ramo M**, que sustenta o agrupamento (*Trematochampsia* + ((*Baurusuchidae* + *Lomasuchus*) + (Sebecoidea + (*Itasuchus* + *Pristichampsus*))) é definido por duas sinapomorfias:

1 - quando em vista lateral, extremidade inferior da sutura pm/mx exibindo evidente constrição (29<sub>1</sub>);

2 - em vista lateral, porção óssea mandibular elevada e intumescida, que margeia e suporta o possível hipertrofiado (186<sub>1</sub>, caráter ambíguo). Os caracteres com melhor Índice de Consistência (= 0,5) são 10<sub>0</sub>, 23<sub>1</sub>, 71<sub>0</sub>, 187<sub>1</sub> e 213<sub>1</sub>.

O Ramo BP, mantenedor do agrupamento (*Lomasuchus* + *Baurusuchidae*), possui como sinapomorfia única nasal não contatando lacrimal (41<sub>1</sub>). Os caracteres com melhor Índice de Consistência (= 0,5) são 63<sub>2</sub>, 93<sub>1</sub>, e 136<sub>1</sub>.

50% Majority-rule consensus of 4 trees

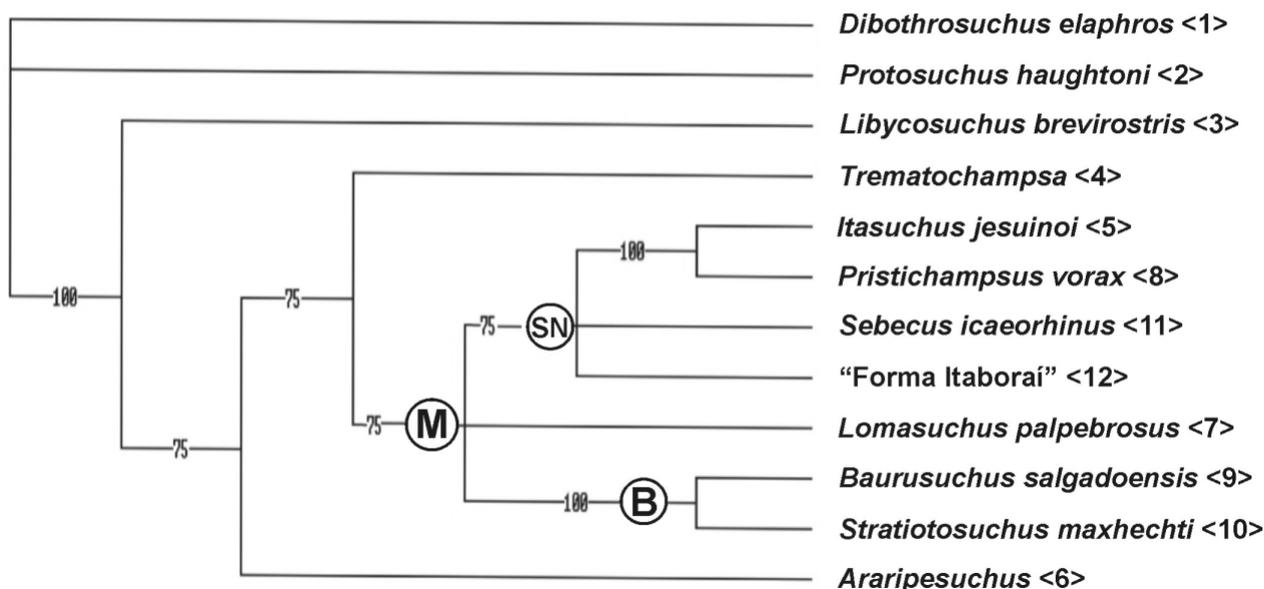


Figura 84. Dendrograma consensual (maioria) de quatro árvores mais parcimoniosas, produzido por busca exaustiva ("altrees"). Ramo B suporta clado baurussuquiano mais a "Forma Tiupampa; SN suporta clado formado por ((*Sebecus icaeorhinus* + "Forma Itaboraí") + (neossuquianos)); Ramo M suporta (*Trematochampsia* + ((*Baurusuchidae* + *Lomasuchus*) + (Sebecoidea + (*Itasuchus* + *Pristichampsus*))). **P = 574**, **IC = 0,5139**, e **IR = 0,3908**.

O Ramo SN, que suporta o clado (Sebecoidea + (*Itasuchus* + *Pristichampsus*)), definido por três sinapomorfias:

1 - jugal apresentando leve sulcamento em sua extensão que margeia a órbita (891);

- 2 - em vista palatal, morfologia circular das narinas internas (coanas) (1531);
- 3 - porção superior do surangular adjacente ao bordo dorsal, apresentando crista longitudinal.

Os caracteres com melhor Índice de Consistência (= 0.5) são 11<sub>3</sub>, 185<sub>2</sub>, 205<sub>2</sub>, 211<sub>1</sub> (ambíguo) e 237<sub>0</sub>.

#### **XII.4- CONSIDERAÇÕES SOBRE OS RESULTADOS OBTIDOS PARA “NOTOSUCHIA” E GAVIALIS**

##### **XII.4.1 - “Notosuchia”**

Foram realizadas análises semi-exaustivas (“Branch and Bound”), onde reuniram-se os táxons considerados “Notosuchia” (*sensu lato*) juntamente com “Sebecosuchia”. Estas análises foram experimentadas variando-se o Grupo Externo, de acordo com o realizado para as anteriores. A topologia resultante da análise, conservando *Dibothrosuchus* e *Protosuchus*, resultou em duas árvores mais parcimoniosas, dando preferência para a árvore 1 / 2 (P = 722 / IC = 0,4349). A topologia resultante da análise, conservando *Terrestrisuchus* e *Protosuchus*, resultou em três árvores mais parcimoniosas, dando-se preferência para a árvore de Consenso de Maioria [P = 717 / IC = 0,4407 (Fig. 85)].

Analisando conjuntamente as topologias verifica-se que os resultados concordam em grande parte com aqueles produzidos por Andrade (2005). Os principais apontamentos seguem:

- 1 - “Notosuchia” se mostra claramente merofilético;
- 2 - *Araripesuchus* não se verifica na linhagem que conduz diretamente aos sebecoideanos;
- 3 - formação bem suportada do clado (*Chimaerasuchus* + (*Marialiasuchus* + *Sphagesaurus*)), visto que possui um suporte Bootstrap de 57%;
- 4 - *Simosuchus* nunca apresenta relação de parentesco com *Chimaerasuchus*;
- 5 - *Malawisuchus* apresenta posição variável entre as topologias. Nos resultados, mantendo-se *Dibothrosuchus*, este se insere no ramo que culmina em (*Lomasuchus* + (*Crocodylus* + *Sebecus icaeorhinus*)). Na árvore de Consenso que mantém *Terrestrisuchus*, este se evidencia em uma politomia (*Malawisuchus* + *Simosuchus* + *Araripesuchus*), irmã do restante dos grupos e táxons inclusivos.

Verifica-se, portanto, um clado (*Chimaerasuchus* + (*Mariliasuchus* + *Sphagesaurus*)), bem suportado.

Concordamos com Andrade (2005) na consideração de *Malawisuchus* e *Simosuchus* como *Metasuchia incertae sedis*, com a adição de *Araripesuchus* também nesta categoria.

Em ambas as análises “Sebecosuchia” se mostra merofilético; sendo que *Sebecus icaeorhinus* forma clado com *Crocodylus moreletii*. *Baurusuchus pachecoi* mostra certa relação com *Libycosuchus brevirostris*. Na análise mantendo *Dibothrosuchus*, o clado (*Chimaerausuchus* + (*Mariliasuchus* + *Sphagesauru*)) se encontra no mesmo ramo que conduz aos baurussuquianos.

50% Majority-rule consensus of 3 trees

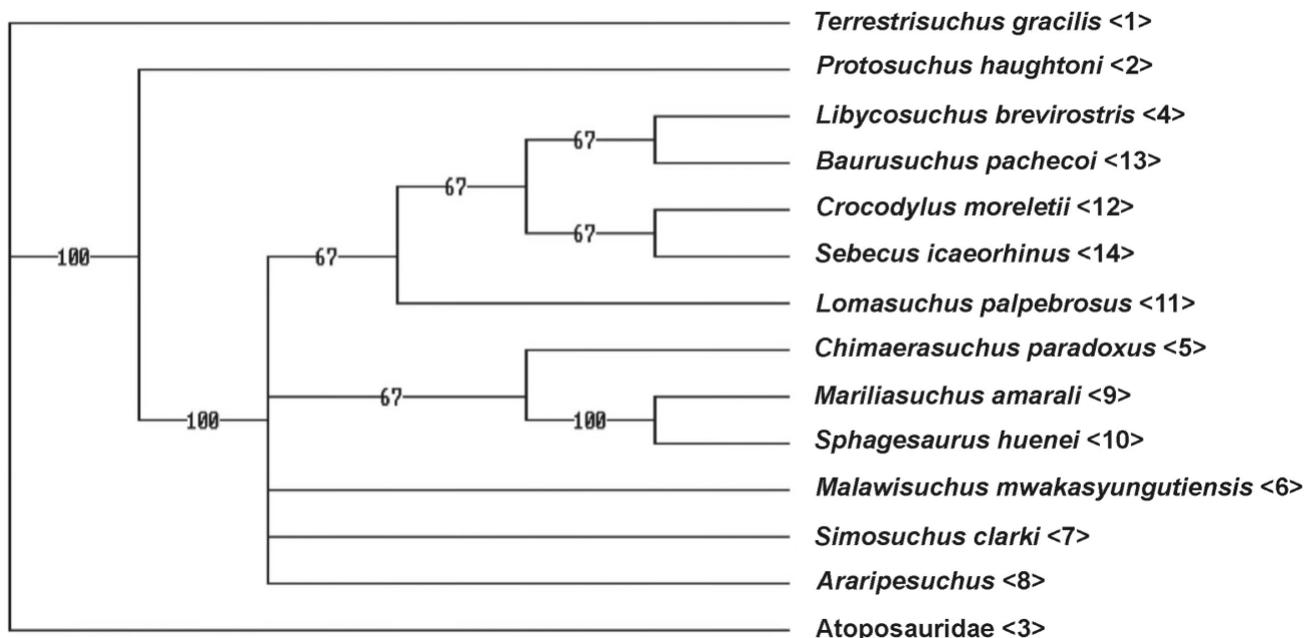


Figura 85. Dendrograma consensual (maioria) de três árvores mais parcimoniosas, produzido por busca semi-exaustiva “Branch and Bound”.  $P = 717$ ,  $IC = 0,4407$  e  $IR = 0,3405$ .

#### XII.4.2- *Gavialis*

Testes realizados usando-se análises semi-exaustivas, envolvendo táxons eussuquianos e neossuquianos, confirmaram os resultados previamente obtidos pelas análises heurísticas, e pela Análise verificacionista Bootstrap. Em todas as topologias *Gavialis gangeticus* se manteve fora de Eusuchia (Fig. 86), formando um

clado juntamente com o folidossauro cretácico *Sarcosuchus imperator* e o dirossauro eocênico *Dyrosaurus phosphaticus*: (*Dyrosaurus* + (*Gavialis* + *Sarcosuchus*)). O clado (*Gavialis* + *Sarcosuchus*) foi suportado por 70% das 10.000 replicatas da Análise de Bootstrap.

Nas análises realizadas por Clark (1994), os resultados obtidos por análises heurísticas, onde *Thalattosuchia* primeiramente foi considerado como Grupo Externo de todos os crocodiliformes, e subseqüentemente, juntamente com protossuquianos, como GE de *Metasuchia*, resultaram em topologia idêntica: (*Dyrosauridae* + (*Pholidosaurus* + *Gavialis*)). No entanto o pesquisado considerou a análise, mais parcimoniosa, na qual *Thalattosuchia* aparece no grupo inclusivo *Metasuchia* (sinonímia portanto de *Mesoeucrocodylia*), onde *Gavialis* aparece em uma politomia mal resolvida com *Eusuchia* (*Alligatorinae* + *Gavialis* + *Crocodylidae*). Concluindo que muito dos caracteres sinapomórficos dos táxons longirrostrinos (*Pholidosauridae*, *Goniopholidea*, *Dyrosauridae*, *Thalattosuchia*) evoluíram de maneira independente da linhagem que culmina no terminal *Gavialidae*.

Segundo Brochu & Densmore (2000), apesar de evidências moleculares sugerirem a divergência do ramo gavialino durante o Neo-Terciário, *Gavialis* têm sido considerado por muitos pesquisadores (Kälin 1931; Norell, 1989; Brochu, 1997; Tarsitano *et al.*, 1999) como uma linhagem basal e talvez derivada de mesoeucrocodilianos jurássicos, independente daquela que culminou nos eussuquianos.

Análises cladísticas, através de dados morfo-anatômicos, utilizando táxons fósseis, continuam a suportar uma divergência antiga para *Gavialidae*, com os fósseis mais antigos, datando do Cretáceo, relacionados mais a este táxon que os outros eussuquianos vivos. Indiferente se gaviais modernos são considerados ou não eussuquianos (Brochu, 1997).

Este é um incomum caso de conflito temporal. A maioria das disputas celebradas na Paleontologia, como origem de metazoários e divergências de modernos mamalianos e aves, envolve divergências entre métodos, sendo comum o método molecular estimar uma data mais antiga que aquela suportada pelo registro fóssil. De um lado se invocam imprecisões dos relógios moleculares; do outro, falhas no registro fóssil (Brochu, 2001).

*Eusuchia* é definido historicamente por duas sinapomorfias:

1 - vértebras procélicas;

2 - coanas encerradas pelos pterigóides.

No entanto a questão das coanas merece melhor análise e talvez reconsideração. Seu deslocamento posterior, juntamente com o fechamento do palato, é considerado uma tendência evolutiva para Crocodyliformes, sendo que os pterigóides acabam por encerrá-las nos táxons considerados mais derivados.

Aceita-se que em crocodylomorfianos, e mais geralmente em Crocodyliformes, a maioria dos eventos cladogenéticos atuam modificando caracteres cranianos (Brochu, 2001). Muitas características cranianas e dentárias se mostram homoplásticas no âmbito de Crocodyliformes. Como por exemplo, o surgimento, em diferentes linhagens desde *Protosuchus* à Pristichampsidae, de dentes zifodontes (Gasparini 1984, 1993); rostros exibindo oreinorrostria e platirrostria (Brochu, 2001); variações quanto a presença e número de elementos palpebrais, entre outros menos evidentes. A longirrostria, como resposta aos hábitos de vida e alimentar, evoluiu independentemente ao menos em oito linhagens mesoeucrocodylianias, e ainda não está claro quais caracteres presentes nestas formas se mostram homoplásticos por paralelismo, e quais aqueles que realmente refletem homologias (Molnar, 1993).

No entanto uma questão levanta controvérsias, a possibilidade de *Libycosuchus brevirostris* exibir as coanas reduzidas e encerradas totalmente pelos pterigóides. Stromer (1914) acrescenta que infelizmente o desenvolvimento da coana em *Libycosuchus* não aponta seguramente em nenhuma direção.

Caso futuros materiais comprovem esta hipótese, então o retro-deslocamento das coanas seria um evento homoplástico no âmbito de Mesoeucrocodylia (Buffetaut, 1976), forçando uma revisão sistemática holística para o grupo.

A migração posterior do palato têm sido considerada uma especialização para hábito de vida aquático, semi-aquático, e/ou um requisito para o comportamento alimentar em crocodylianios modernos (Busbey, 1994). *Gavialis* ser classificado de acordo com a posição das coanas deveria ser re-analisado e visto com maior cautela.

Surgem duas hipóteses portanto para explicar a posição de *Gavialis* fora de Eusuchia, nas análises do presente trabalho:

- 1 - *Gavialis* é produto de um ramo antigo, divergente durante Jurássico-Cretáceo, não estando relacionado filogeneticamente aos eussuquianos;
- 2 - o fato da não inclusão nas análises de caracteres pós-cranianos pode ter enviesado a topologia do táxon, caso a procelia tenha surgido somente uma vez na

História Evolutiva de Crocodyliformes, independente da coana ser ou não uma estrutura homoplástica.

A morfologia das coanas, quando se analisa Mesoeucrocodylia como um todo, indica esta ser uma estrutura bastante conservativa e prontamente reconhecível entre os clados (Brocchu 1997, 2003). Evidencia-se como um bom caráter distintivo (gradista) para os táxons eussuquianos no âmbito dos Mesoeucrocodylia. No entanto traz poucas informações sobre a História Evolutiva de Eusuchia (Andrade *et al.*, 2006).

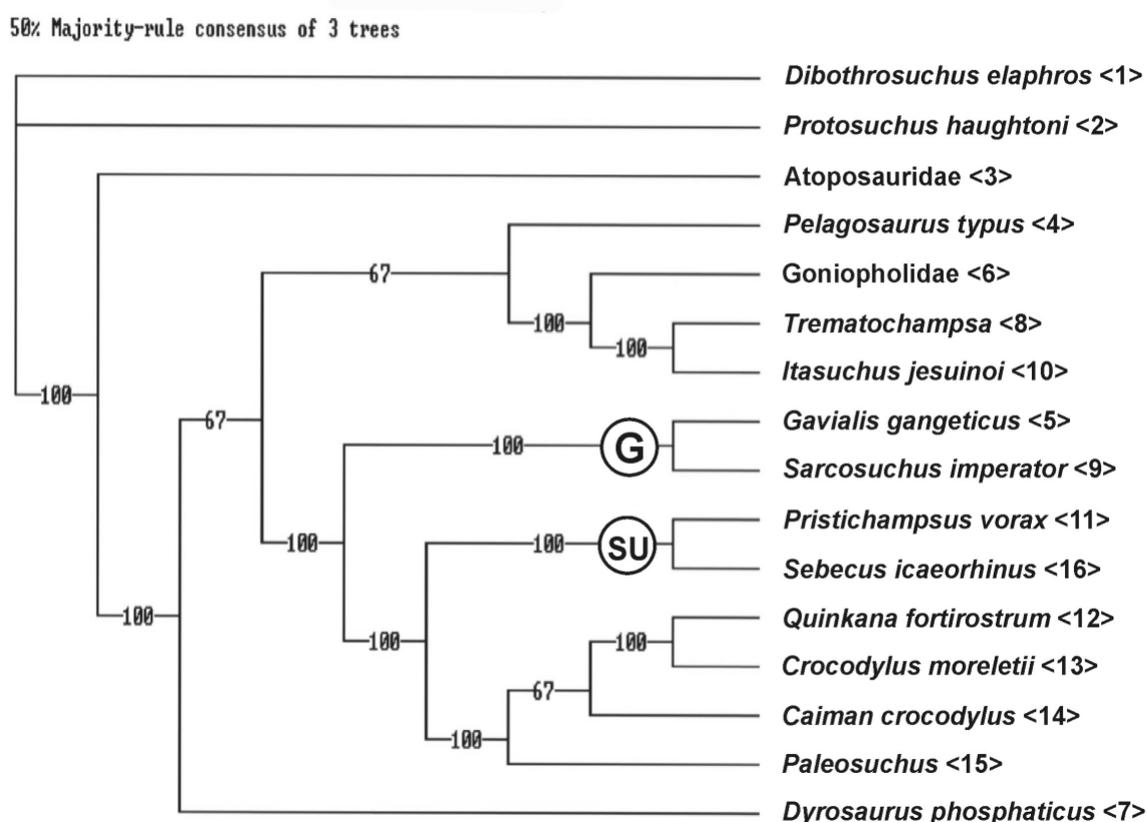


Figura 86. Dendrograma consensual (maioria) de três árvores mais parcimoniosas, produzido por busca semi-exaustiva “Branch and Bound”. Ramo G suporta clado (*Gavialis* + *Sarcosuchus*), ramo SU suporta clado (*Pristichampsus* + *Sebecus*). IC = 0,5214, e IR = 0,4008.

### XIII- CONCLUSÕES CLADÍSTICO - FILOGENÉTICAS

De posse de todos os resultados cladísticos resultantes dos dados referente a crânio, mandíbula e dentição, as conclusões extraídas sobre o grupo enfoque Sebecosuchia, são listadas abaixo.

01 - Em todos os resultados envolvendo sebecossuquianos, eussuquianos e peirosauromorfos, Sebecosuchia se mostra merofilético. Parafilético caso sejam desconsiderados os táxons *Eremosuchus elkoholicus* e *Pehuenchesuchus enderi*. Polifético considerando os mesmos como “sebecossuquianos”. Portanto os táxons considerados como pertencentes à “Sebecosuchia” não compartilham de ancestralidade exclusiva, sendo o grupo desconsiderado como clado.

O termo “Sebecosuchia” talvez seja útil em um contexto paleoecológico, designando os morfótipos que exibem as características convergentes por pressão ambiental na exploração de nichos similares, ou seja, hábito predador carnívoro em ambiente terrestre. A consideração acima concorda com Benton & Clark (1988), Clark (1994), Tykoski *et al.* (2002), Andrade (2006). No entanto se mostra discordante de Gomani (1997), Ortega *et al.* (2000), Pol (2003), Sereno *et al.* (2003), Carvalho *et al.* (2004), Company *et al.* (2005), Turner & Calvo (2005).

02 - *Hsisosuchus dashanpuensis* é visto como táxon irmão de Mesoeucrocodylia, não se mostrando como possível táxon basal de nenhum dos dois agrupamentos “sebecossuquianos”. Compartilhando a opinião de Langston (1956) quanto à *Hsisosuchus*, certos aspectos palatais são difíceis de serem explicados, no entanto, de posse de descrição e ilustrações, pode-se interpretar como um possível morfótipo convergente com a linhagem “sebecossuquiana”. Discordando de Molnar (1981).

03 - Baurusuchidae se verifica como clado; família que inclui *Baurusuchus pachecoi*, *B. salgadoensis*, *Stratiosuchus maxhecti*, *Pabweshi pakistanensis*, *Cynodontosuchus rothi*, *Iberosuchus*, e “Forma Tiupampa”. Este último foi classificado por Buffetaut (1991) como pertencente à Família Sebecidae.

A inclusão da “Forma Tiupampa”, e a confirmação de *Iberosuchus*, expande as distribuições espacial e temporal do grupo. Considera-se, portanto, que Baurusuchidae ultrapassa o limite Cretáceo-Paleogeno, atingindo o Eoceno (*Fig.*

87). Distribui-se por Brasil, Argentina e Paquistão durante Cretáceo Superior e Bolívia e Península Ibérica durante respectivamente Paleoceno médio e Eoceno.

04 - *Baurusuchus salgadoensis* é provável sinonímia de *Baurusuchus pachecoi*, especulando-se certas diferenças devido à possível dimorfismo sexual. Hipótese que necessita de mais materiais e melhores considerações.

05 - A linhagem baurussuquiana possui relações com aquela culminando no clado formado por (*Chimaerasuchus* + (*Mariliasuchus* + *Sphagesaurus*)), sugerindo que a possível linha “notossuquiomorfa”, relacionada a *Mariliasuchus* e *Sphagesaurus*, possa se encontrar como ancestral da linhagem que culmina em *Baurusuchidae*. Topologia concordante com Busbey (1994).

06 - *Libycosuchus* se mostra linhagem estéril e independente. Os resultados sugerem uma longínqua, no entanto não conclusiva, relação de *Libycosuchus* com a linha baurussuquiana e aquela relacionada a *Mariliasuchus* e *Sphagesaurus*. Este táxon diverge muito cedo, possivelmente no Eo-Cretáceo, da linhagem ancestral baurussuquiana. Em acordo com Gomani (1997) e Turner & Calvo (2005).

07 - É confirmada a “Forma Itaboraí” como relativo à *Bretesuchus bonapartei*, constituindo com este a Família *Bretesuchidae*, formulada por Gasparini *et al.* (1993). Clado basal do grupo sebecoideano.

08 - Sebecoidea é termo aqui empregado com fins práticos, para referir os táxons das famílias *Sebecidae*, *Bretesuchidae*, *Bergisuchidae* e *Ilchunaia parca*. Constitui um grupo verdadeiro, apesar de fracamente suportado. Verificou-se a relação evidente deste clado com *Neosuchia*, mais especificamente *Eusuchia*, *Pristichampsinae* [Langston (1956) assume *Sebecus* e *Pristichampsus* em uma mesma família]. Tudo indica que uma linhagem neossuquiana basal, possivelmente uma linha trematocâmpsida cretácica, tenha originado os dois grupos, que compartilhariam, portanto, ancestralidade. No entanto nenhum táxon se mostrou como provável membro basal desta suposta linhagem. Concordante com a hipótese cladística preferida de Benton & Clark (1988).

09 - Verifica-se a urgência de novos achados e estudos mais profundos sobre este grupo, assim como uma revisão da Família Sebecidae, tendo em vista as topologias do táxon *Sebecus querejazus*.

10 - *Amargasuchus minor* Chiappe, 1988 (Trematochampsidae, Cretácio Inferior da Argentina) pode se mostrar um táxon relacionado à ancestralidade de Sebecoidea. *Amargasuchus* não foi tratado nas análises cladísticas, devido à falta de materiais informativos. Foi encontrado somente maxilar direito, exibindo alvéolos maxilares comprimidos lateralmente. Novos materiais de *Amargasuchus* iluminarão esta questão.

11 - Não se verifica o “notossuquiano” *Araripesuchus* próximo da linhagem ancestral sebecoideana.

12 – O metassuquiano *Doratodon* mostra-se afim com Sebecoidea.

13 - *Pehuenchesuchus enderi* se mostra inconclusivo no momento, considerado aqui como *Metasuchia incertae sedis*. Sua proximidade com *Marillasuchus*, provavelmente é ilusória, enviesada pelo altíssimo número de caracteres ausentes.

14 - *Eremosuchus ekoholicus* aparece relacionado aos táxons da Família Peirosauridae, excluindo-se dos dois agrupamentos “sebecossuquianos”, igualmente de Trematochampsidae, como propôs inicialmente Buffetaut (1989).

15 - Peirosauridae (*Peirosaurus torminii*, *Lomasuchus palpebrosus*, e *Uberabasuchus terrificus*) é validado, apesar do baixo suporte e de *Uberabasuchus* variar em algumas topologias. Dados e táxons aqui empregados se mostram insuficientes para a determinação da posição filogenética deste clado em relação aos demais metassuquianos; apresentando afinidades com a linhagem Sebecoidea ou com Baurusuchidae. Não refutando, mas também não corroborando, o clado Sebecia (Sebecidae + Peirosauridae), erigido por Larsson & Sues (2007) na osteologia craniana de *Hamadasuchus rebouli*, peirosauromorfo do Cretáceo marroquino.

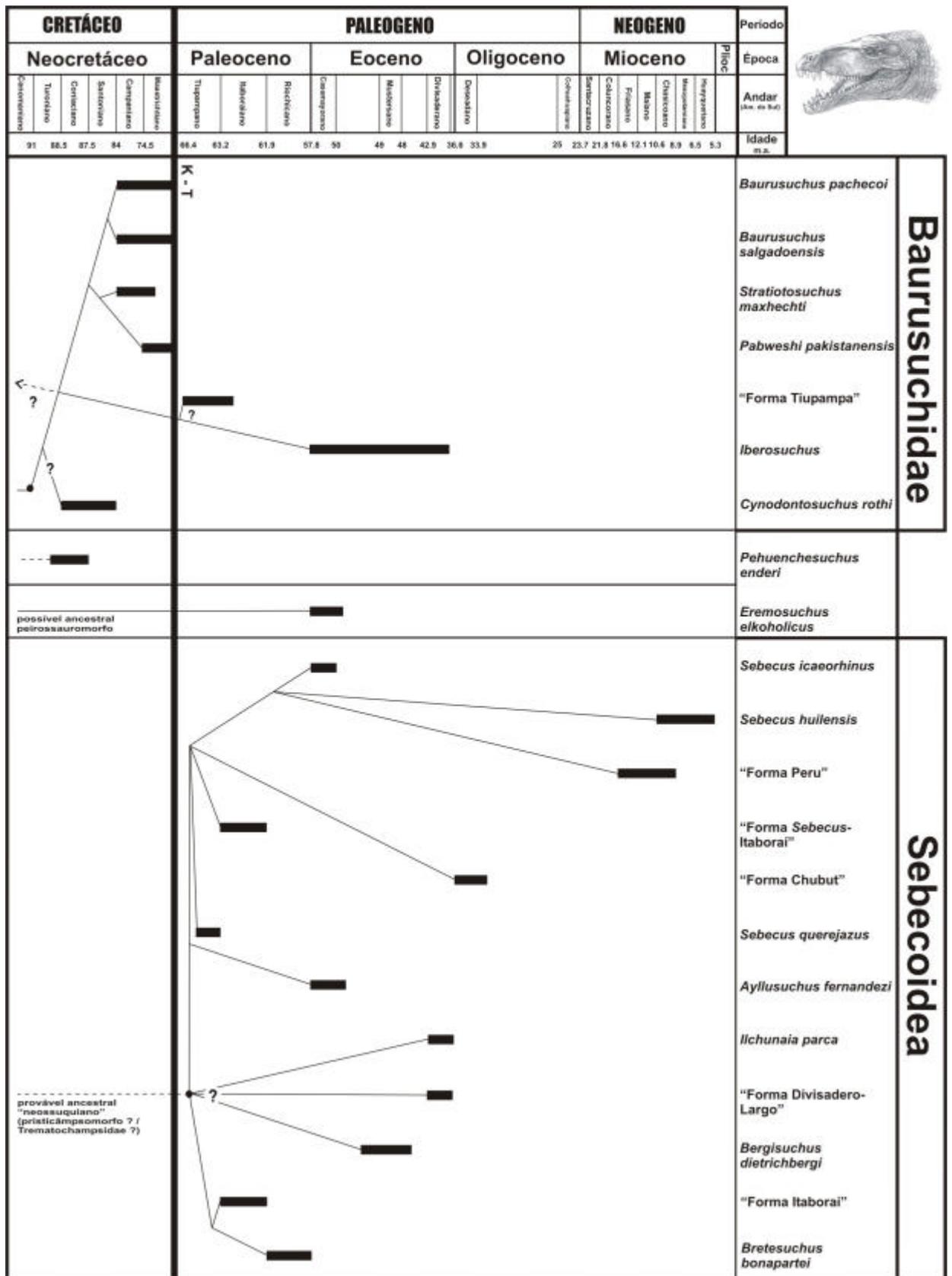


Figura 87. Árvores evolutivas baseadas nos resultados cladísticos e na distribuição biocronológica das espécies do grupo enfoque.

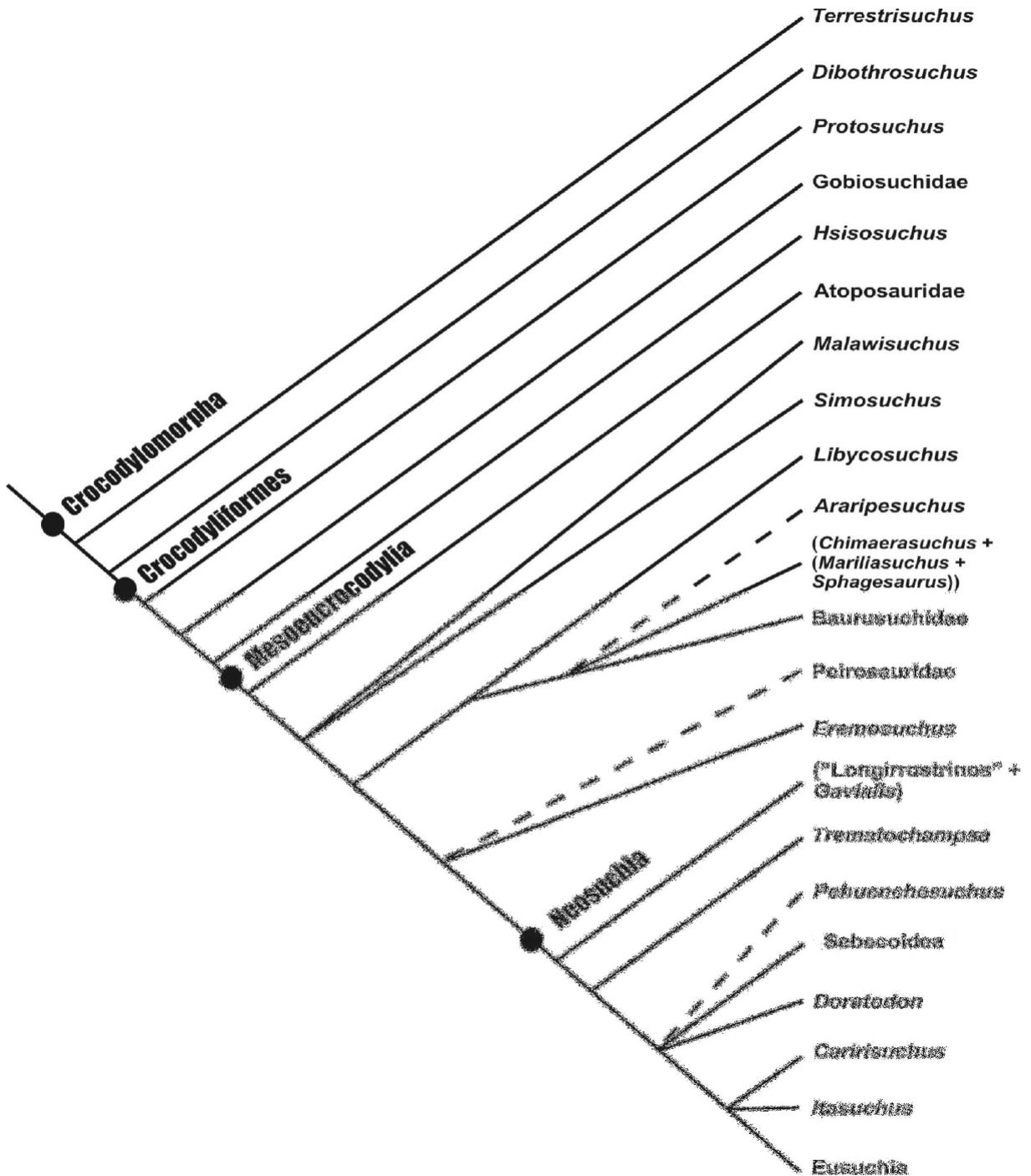


Figura 88. Proposta de Árvore Evolutiva para Crocodylomorpha. Idealizada de acordo com os resultados das análises cladísticas realizadas durante o presente trabalho. Neosuchia está sendo considerado como grado; Sebacoidea seria o termo informal aqui usado para designar o clado composto por Sebacoidea + Bretesuchidae + Bergisuchidae; Baurusuchidae inclui *Iberosuchus* e "Forma Tiupampa"; Longirrostrinos se refere coletivamente aos táxons *Pelagosaurus*, *Goniopholidae*, *Sarcosuchus* e *Dyrosaurus*; Eusuchia está incluindo *Pristichampsus*, *Crocodylus*, *Quinkana*, *Caiman* e *Paleosuchus*, menos *Gavialis*. As linhas tracejadas indicam especulação grosseira, tendo em vista a falta de suporte de tais linhagens.

#### XIV- CONSIDERAÇÕES PALEOBIOGEOGRÁFICAS

Trataremos de “Sebecosuchia” a nível de grupo artificial, contendo os agrupamentos Sebecoidea e Baurursuchidae.

Os resultados não sugerem “Sebecosuchia” como um grupo cosmopolita, tendo em vista a ausência, até o momento, de materiais em América do Norte, África, Ásia e Austrália. Em acordo com Sill (1968) e Gasparini (1984).

Caso se confirme que a linhagem culminando nos representantes sebecóides tenha origem monofilética com a linhagem eussuquiana Pristichampsinae, então seu centro de origem e radiação provavelmente foi América do Norte, dispersando-se através de conexão terrestre entre as Américas, existente durante Cretáceo Superior-Paleoceno. Na América do Sul se difundiram durante o Paleogeno, experimentando amplas distribuições espacial e temporal, aproximadamente durante 60 milhões de anos. No entanto houve modesta radiação adaptativa morfológica, ajudando a corroborar Langston (1956) e Still (1973). No entanto, caso a linhagem tenha se originado de uma trematocâmpsida, relacionada à *Amargasuchus minor*, então seu centro de origem seria na própria América do Sul.

De acordo com Still (1973) a ampla distribuição dos sebecoideanos na América do Sul, durante o Período Terciário, foi resultado da competição exercida por estes, frente à uma fauna tropical carnívora menos competitiva (mais arcaica). Materiais sebecoideanos sul-americanos são encontrados em Brasil (“Forma *Sebecus*-Itaboraí”, “Forma Itaboraí”); Argentina (*Sebecus icaeorhinus*, *Ayllusuchus*, “Forma Chubut”, “Forma Divisadero Largo”, *Ilchunaia parca* e *Bretesuchus*); Peru (“Forma-Peru”); Colômbia (*Sebecus huilensis*); Bolívia (*Sebecus querejazus*).

Quanto a *Bergisuchus dietrichbergi*, este táxon mostra afinidades com os restantes táxons sebecoideanos, no entanto os dados ainda são insuficientes para um melhor apontamento filogenético. Caso futuros materiais confirmem a relação entre estes táxons, então sua distribuição pela Europa Ocidental, durante o Eoceno médio, seria resultado de uma divergência basal entre as linhagens. Aquela que culmina em *Bergisuchus*, ao invés de migrar, ou permanecer na América do Sul, teria migrado via América do Norte, região de Behring, Ásia, Europa Ocidental. Esta migração é difícil de assumir, devido à ausência no registro fóssil desta linhagem enigmática. Rossmann *et al.* (2000), em seu estudo sistemático e biológico de *Bergisuchus dietrichbergi*, não menciona nada sobre Paleobiogeografia e dispersão desta espécie.

Baurusuchidae possui os membros mais derivados em termos de morfologia, restritos á depósitos cretácicos de Brasil, Argentina e Paquistão (*Baurusuchus*, *Cynodontosuchus*, *Pabweshi* e *Stratiotosuchus*). Os resultados revelaram que o clado possui no mínimo mais dois morfótipos inclusos. Morfótipos estes que apresentam idade paleogênica e exibem características consideradas plesiomórficas para Baurusuchidae (Price, 1945; Langston, 1956; Gasparini 1972, 1981; Molnar 1981, 1993; Buffetaut, 1980; Riff & Kellner, 2001; Riff, 2003; Carvalho *et al.*, 2004).

Wilson *et al.* (2001), na explicação sobre distribuição e possível rota dispersiva para *Pabweshi pakistanensis*, se baseia no trabalho de Hay *et al.* (1999), os quais propõem um corredor terrestre dispersivo entre América do Sul e Indo-Paquistão via Antártica, que teria durado durante o Cretáceo, de Hauteriviano até Campaniano.

Os resultados apontam que Baurusuchidae ultrapassa o limite Cretáceo-Terciário através dos táxons *Iberosuchus* (Península Ibérica) e “Forma Tiupampa” (Bolívia).

Na menção dos restos “sebecossuquianos”, denominados de “Forma Iberoccitana” (possíveis materiais sinônimos de *Iberosuchus*) por Ortega *et al.* (1993), é creditada uma hipótese que sugere uma linhagem antecessora cretácica sul-americana para as formas baurussuquianas européias. Linhagem que segundo Antunes (1975) e Buffetaut (1980), teria se dispersado através da América do Norte; hipótese na qual Ortega *et al.* (1993) apontara a falta de evidências no registro. No mesmo trabalho, que considera a formação do “Clado E”, composto por ((“Forma Iberoccitana” + (*Baurusuchus pachecoi* + *Eremosuchus elkoholicus*)) + ((*Sebecus icaeorhinus* + *Sebecus huilensis*) + *Bretesuchus*)), é considerado que o “Clado F”: (“Forma Iberoccitana” + (*Baurusuchus* + *Eremosuchus*)), represente uma rápida radiação gondwânica, originando antecessores independentes para as formas de Cretáceo sul-americano, Eoceno africano e europeu. No entanto não explicita possíveis rotas dispersivas.

Tendo em vista a falta de evidência no registro, e que do Cretáceo Superior ao Eoceno inferior o subcontinente Indo-Paquistão ficou isolado de qualquer outra massa continental, desconsideramos que possível linhagem Baurusuchidae iberossuquiana tenha permanecido em isolamento durante este período e, durante Eoceno médio-superior, com a ligação com Ásia, rapidamente se dispersado até atingir a Península Ibérica.

Restam duas possibilidades dispersivas para o a linhagem que culmina em *Iberosuchus* e afins, nas quais o registro fóssil ainda é insuficiente para testá-las:

1 - dispersão via América do Norte durante Cretáceo-Paleoceno (região de Behring-Ásia-Europa), hipótese sem nenhuma sustentação no momento, uma vez que relativos baurussuquianos são completamente ausentes no registro norte-americano;

2 - dispersão através da África durante Cretáceo. Do Cretáceo Inferior têm-se *Libycosuchus* no registro norte-africano, mas nenhum remanescente baurussuquiano. No Cretáceo Superior a migração se daria por rotas austrais, uma vez que a barreira oceânica (Oceano Atlântico) se formara, separando América do Sul e África (Birmingham, 1981).

O Cretáceo foi um período muito ativo, referente à movimentação das placas, momento no qual têm início dispersões significativas de vertebrados de Laurásia e Gondwana. O nível oceânico sobe drasticamente a partir de Albiano, atingindo seu pico durante Campaniano, seguido por uma abrupta queda durante Maastrichtiano (Hancock & Kauffman, 1979). O efeito combinado de tectônica, com subida nos níveis oceânicos, pode ter contribuído significativamente para o decréscimo de migrações intercontinentais entre os organismos terrestres (Birmingham, 1981). Também se desconhece o real impacto provocado na fauna cretácica sulamericana / africana, em consequência da abertura do Oceano Atlântico Sul (Kellner, 1993).

Considerando o fato de *Iberosuchus* possuir caracteres menos derivados que os relativos cretácicos, especulamos uma cladogênese precoce para a linhagem baurussuquiana-iberossuquiana, provavelmente um momento pré-Cretáceo Superior. Uma dispersão via África, mesmo que sem suporte pelo registro, seria a melhor opção a considerar no momento, visto que a conexão entre América do Sul e África, até Aptiano (Barron, 1987) ou Albiano (Reyment & Dingle, 1987) é bem amparada, tanto pelo registro geológico quanto por evidências paleontológicas crocodilomorfanias: *Sarcosuchus* e *Araripesuchus* ocorrendo em ambos os continentes (Gasparini, 1991).

Futuros materiais e trabalhos, enfocando caracteres pós-cranianos e outros dados, como não convencionais e bioestratigráficos, auxiliarão proximidades ainda maiores sobre História Evolutiva e Paleobiogeográfica distributiva deste grupo. Corroborarão ou discordarão dos resultados e conclusões fornecidos por este trabalho.

## XV- REFERÊNCIAS

ABEL, O. **Die Stämme der Wibelthiere.** Abt. Heilung, 914-S, 1919. 669 p.

AMEGHINO, F. Les formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie. **Anales del Museo de Historia Natural de Buenos Aires**, v. 8, n. 3, p. 1-568, 1906.

AMORIM, D. S. **Elementos básicos de Sistemática Filogenética.** Holos & Sociedade Brasileira de Entomologia, 1997. 276p.

AMORIM, D. S. **Fundamentos de Sistemática Filogenética.** Holos, 2002. 156p.

ANDRADE, M. B. **Revisões sistemática e taxonômica dos Notosuchia (Metasuchia, Crocodylomorpha)**, 2005. 239f. Dissertação de Mestrado – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2005.

ANDRADE, M. B.; BERTINI, R. J.; PINHEIRO, A. E. P. Observations on the palate and choanae structures in Mesoeucrocodylia (Archosauria, Crocodylomorpha). Phylogenetic Implications. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Rio de Janeiro, v.9, n 3, p. 323-332, 2006.

ANTUNES, M. T. *Iberosuchus*, crocodyle Sebecosuchien nouveau, l'Eocène Ibérique au Nord de la Chaîne Central, et l'origine du Canyon de Nazaré. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*. v. 59, p. 285- 330. 1975.

AVILLA, L. S. **Análise filogenética dos Mesoeucrocodylia basais da América do Sul e a evolução do Gondwana (Archosauria: Crocodyliformes)**, 2005. 91p. Dissertação de Mestrado – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2005.

AZEVEDO, R. M. L. **O Albiano no Atlântico Sul: Estratigrafia, Paleoceanografia e relações globais**, 2001. 2v. 265f. Tese (Doutorado em Geociências) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2001.

BARRON, E. J. Cretaceous plate tectonic reconstructions. **Palaeontology, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam. v. 59, p. 3-29, 1987.

BATEZELLI, A. **Análise da sedimentação cretácica no Triângulo Mineiro e sua correlação com áreas adjacentes**, 2003.183f. Tese (Doutorado em Geologia Regional) – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2003.

BENTON, M. J. (ed.). **The phylogeny and classification of the tetrapods**, Vol. 1. Clarendon Press, 1988.

BENTON, M. J. **Vertebrate Paleontology**. Harper/Collins, 1990. 377p.

BENTON, M. J.; CLARK, J. M. Archosaur phylogeny and the relationships of Crocodylia. *In*: Benton, M. J. (ed.). **The Phylogeny and classification of the tetrapods**, Vol. 1. Clarendon Press. p. 295-338, 1988.

BERG, D. E. Die Krododile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus?*, aus dem Eozan Von Messel bei Darmstadt-Hessen. **Abt. Handlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung Heft**, v. 52, p. 1-105, 1966.

BERTINI, R. J. **Paleobiologia do Grupo Bauru, Cretáceo Superior continental da Bacia do Paraná, com ênfase em sua fauna de amniotas**. 497p. 1993. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

BERTINI, R. J. Os fósseis da Bacia Sergipe-Alagoas. **Phoenix**, Ano 4, n.42, 2002. 4p.

BERTINI, R. J. Répteis. **Paleontologia**. *In*: Carvalho, I. S. (ed.). Interciência: p. 781-816, 2004.

BERTINI, R. J.; MARSHALL, L. G.; GAYET, M.; BRITO, P. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (Upper Baurú Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context.

**Neues Jahrbuch. Geologie Paläontologie Abtheilung**, v.188, n.1. p. 71-101, 1993.

BIRMINGHAM, A. H. Biogeographic relations between the Northern and Southern continents during the Mesozoic and Cenozoic. **Sonderdruck aus der Geologischen Rundschau**, v. 70,n. 2, p. 583-595, 1981.

BONAPARTE, J. F. Los tetrapodos del sector superior de la Formacion Los Colorados, La Rioja, Argentina. (Triásico Superior). **Opera Lilloana**, Tucuman. v. 22, 1971. 184p.

BONAPARTE, J. F. El Mesozoico de America del Sur y sus tetrapodos. **Opera Lilloana**, Tucuman, v. 26, 548p. 1978.

BONAPARTE, J. F. El intercambio faunístico de vertebrados continentales entre Américas del Sur y del Norte a fines del Cretáceo. In: Congresso Latinoamericano de Paleontologia, 3. **Anais...**,1984. p. 438-450.

BONAPARTE, J. F. History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. Simposio sobre evolución de los vertebrados mesozóicos. In: Congresso Argentino de Paleontologia y Bioestratigrafia, 4, 1986. **Anais...**p. 63-95.

BONAPARTE, J. F. Los vertebrados fosiles de la Formacion Rio Colorado, de la Ciudad de Neuquen y cercanias, Cretáceo Superior, Argentina. **Revista del Museo Argentino de Ciências Naturales**, v.4, n.3, p. 31-63, 1991.

BONAPARTE, J. F. Cretaceous tetrapods of Argentina. **Münchner Geowiss**, Münchner n.30, p. 73-130, 1996.

BREMER, K. Branch support and tree stability. **Cladistics**, Westport, n.10, p. 295-304, 1994.

BRITO, P. S.; ANDRADE, D. V.; ABE, A. S. Do caimans eat fruit ? **Herpetological Natural History**, v. .9, n.1, p. 95- 96, 2002.

BROCHU, C. A.. A review of "*Leidyosuchus*" (Crocodyliformes, Eusuchia) from the Cretaceous through Eocene of North America. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, n.17 (4), p. 679-697, 1997.

BROCHU, C. A. Phylogenetics, Taxonomy, and Historical Biogeography of Alligatoroidea. In: Rowe, T.; Brochu, C. A.; Kishi, K (editores). **Cranial morphology of *Alligator mississippiensis* and Phylogeny of Alligatoroidea**. Society of Vertebrate Paleontology Memoir v. 6, p. 9-100, 1999.

BROCHU, C. A.. Progress and future directions in Archosaur phylogenetics. **Journal of Paleontology**, Ithaca, v. 75, n.6, p. 1185-1201, 2001.

BROCHU, C. A. Crocodylian snouts in space and time: Phylogenetic approaches toward adaptative radiation. **American Zoologist**, Thousand Oaks, v. 41, p. 564-585, 2001b.

BROCHU, C. A. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. **Annals Review Earth Planet Science** v. 31, p. 357-397. 2003.

BROCHU, C. A.; BOUARÉ, M. L.; SISSOKO, F.; ROBERTS, E. M.; O'LEARY, M. A. A dyrosaurid crocodyliform braincase from Mali. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 76, n. 6, p. 1060-1071, 2002.

BUCKLEY, G. A.; BROCHU, C. A. Campanian (Upper Cretaceous) crocodyliforms from Madagascar and their biogeographic implication. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles. Abstracts... Society of Vertebrate Paleontology Meeting, 56. v. 16, n.3, 24p., 1996.

BUCKLEY, G. A.; BROCHU, C. A. An enigmatic new crocodyliform from the Upper Cretaceous of Madagascar. **Palaeontology**, Cambridge, v. 60, p.149-75. 1999.

BUCKLEY, G. A.; BROCHU, C. A.; KRAUSE, D. W. Hyperdiversity and the paleobiogeographic origins of the Late Cretaceous crocodyliforms of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, Abstracts...Society of Vertebrate Paleontology Meeting, 57. v. 17, n.3, 35p., 1997.

BUCKLEY, G. A.; BROCHU, C. A.; KRAUSE, D. W.; POL, D. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. **Nature** v. 405, p. 91-94, 2000.

BUFFETAUT, E. *Trematochampsia taqueti*, un crocodylien nouveau du Sénonien inférieur du Niger. Paris: **Comptes Rendus de l' Académie des Sciences** 279 (D), p.1749-752, 1974.

BUFFETAUT, E. Ostéologie et affinités de *Trematochampsia taqueti* (Crocodylia, Mesosuchia) du Sénonien inférieur d'In Beceten (Republique Du Niger). **Géobios**, Lyon, v. 9, n.2, p.143-197, 1976.

BUFFETAUT, E. Der land-krokodilier *Libycosuchus* Stromer und die Familie Libycosuchidae (Crocodylia, Mesosuchia) aus der Kreide Afrikas. **Geologischen Rundschau** v. 70, n.2, p. 611-624, 1976b

BUFFETAUT, E. Crocodylian remains from the Eocene of Pakistan. **Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Abteilung** v. 156, n.2, p. 262-283, 1978.

BUFFETAUT, E. The evolution of the crocodyllians. **Scientific American**. v. 241, v.4, p.130-144, 1979.

BUFFETAUT, E. Crocodylians from the continental Upper Cretaceous of Europe: new finds and interpretations. **Mesozoic Vertebrate Life**. v. 1, p. 5-14, 1980.

BUFFETAUT, E. Die Biogeographische Geschichte der Krokodilier, mit Beschreibung einer neuen Art, *Araripesuchus wegeneri*. **Geologischen Rundschau**. v. 70, n.2, p. 611-624, 1981.

BUFFETAUT, E. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodyliens méso-suchiens. **Memoires de la Société Géologique de France**. v. 142, 88p. 1982.

BUFFETAUT, E.. A new ziphodont Mesosuchian crocodile from the Eocene of Algeria. **Palaeontographica Abteilung**. v. 208, p. 1- 10, 1989.

BUFFETAUT, E. *Itasuchus* Price, 1955. In: Maisey, J. G. (editor). **Santana Fossils: an illustrated atlas**. T. F. H. Publications: p.348-350, 1991.

BUFFETAUT, E.. A new crocodylian from the Cretaceous of Southern Morocco. **Compte Rendus de L'Académie des Sciences**, Série II, v. 319, n.12, p.1563-1568, 1994.

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

BUFFETAUT, E.; MARSHALL, L. G. 1991. A new crocodylian, *Sebecus querejazus* nov. sp. (Mesosuchia, Sebecidae) from the Santa Lucía Formation (early Paleocene) at Vila Vila, South-Central Bolivia. In: R. Suarez-Soruco (editor) Fósiles y Facies de Bolivia - Vol. I Vertebrados. **Revista Técnica de YPFB**, v. 12, p. 545-557, 1991.

BUSBY, A. B. New material of *Sebecus cf. huilensis* (Crocodylia: Sebecosuchidae) from the Miocene La Venta Formation of Colombia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 6, p. 20-27, 1986.

BUSBY, A. B. The structural consequences of skull flattening in crocodylians. In: **Functional morphology in Vertebrate Paleontology**. Thomason, J. London: Cambridge University Press. p.171-192, 1995.

BUSBY, A. B. ; GOW, C. E. A new protosuchian crocodyle from the Upper Elliot Formation of South Africa. **Palaeontologia Africana** . v. 25, p.127-149, 1984.

BUSCALIONI, A. D.; SANZ, J. L. Phylogenetic relationships of the Atoposauridae (Archosauria, Crocodylomorpha). **Historical Biology**, Chur, v.1, p. 233-250, 1988.

BUSCALIONI, A. D.; SANZ J. L. *Montsecosuchus depereti* (Crocodylomorpha, Atoposauridae), new denomination for *Alligatorium depereti* Vidal, 1915 (Early Cretaceous, Spain): redescription and phylogenetic relationships. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 10, n.2, p. 244-254, 1990.

BUSCALIONI, A. D.; SCHULP, A. S.; JAGT, J. W. M.; HANNA; S. S.; HARTMAN, A. F. Late Cretaceous neosuchian crocodyles from the Sultanate of Oman. **Cretaceous Research**, London, v. 25, p. 267-275, 2004.

CALVO, J. O.; GAZZERRA, E. E. Paleoecología en el sector inferior del Miembro Candeleros (Fm Rio Limay, Grupo Neuquén, Cretácico) en el área del Lago Exequiel Ramos Mexia, Provincia de Neuquén, Patagonia, Argentina. IV **Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados**. p. 3-5, 1989.

CALVO, J. O.; SALGADO, L. A land bridge connection between South America and Africa during Albian-Cenomanian times, based on sauropod dinosaur evidence. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 39, 1996, Salvador.. **Anais...** Salvador: Sociedade Brasileira de Geologia - Núcleo Bahia-Sergipe, 1996. p. 392- 393.

CAMIN, J. H.; SOKAL, R. R. A method for deducing branching sequences in Phylogenetic. **Evolution**. v. 19, p. 291-296, 1965.

CAMPOS, D. A.; SUAREZ, J. M.; RIFF, D.; KELLNER, A. W. A. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museu Nacional**, Nova Série, Geologia v. 57, p.1-7, 2001.

CARROLL, R. L. **Vertebrate Paleontology and Evolution**. Freeman: 698p. 1988.

CARVALHO, A. L. Os jacarés do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 42, p. 127-152, 1951.

CARVALHO, I. S. (ed.). 2000. Paleontologia. Interciência: 628p.

CARVALHO, I. S. (ed.). 2004. Paleontologia - Vol. I. Interciência: 861p.

CARVALHO, I. S. (ed.). 2004. Paleontologia - Vol. II. Interciência: 258p.

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

CARVALHO, I. S.; RIBEIRO, L. C.; ÁVILLA, L. S. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**, v. 7, n.4, p. 975-1002, 2004.

CARVALHO, I. S.; ARRUDA-CAMPOS, A. C.; NOBRE, H. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**, v. 8, n.1, p. 11-30, 2005.

CERDEÑO, E.; GONZALES RIGA, B.; BORDONARO, O. First discovery of mammals from Mariño Formation (Mioceno) in Divisadero Largo (Mendoza, Argentina). **Ameghiniana**, v. 43, n.1, p. 205-214, 2006.

CHAPPIL, A. A. Quantitative characters in Phylogenetic Analysis. **Cladistics**, Westport, v. 5, p. 217-234, 1989.

CLARK, J. M. **Phylogenetic relationships of the crocodylomorph archosaurs**. Unpublished Ph. D. Dissertation, University of Chicago, 1986.

CLARK, J. M. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. In: Fraser, N. C. & Sues, H-D. (editores.). **In the shadows of dinosaurs: early Mesozoic tetrapods**. London:Cambridge University Press. p.84-97, 1994.

CLARK, J. M.; NORELL, M. A. The Early Cretaceous crocodylomorph *Hylaeochampsia vectiana* from the Wealden of the Isle of Wight. **American Museum Novitates**, New York, v. 3032, p.1-19, 1992.

CLARK, J. M.; SUES, H-D. Two new basal crocodylomorph archosaur from the Lower Jurassic and the monophyly of the Sphenosuchia. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 136, p. 77- 95, 2002.

CLARK, J. M.; SUES, H-D.; BERMAN, D. S. A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of basal crocodylomorph archosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 20, n.4, p. 683-704, 2001.

CLEMENS, W. A., WILSON, G. P.; MOLNAR, R. E. An enigmatic (synapsid ?) tooth from the Early Cretaceous of New South Wales, Australia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 23, n.1, p. 232-237, 2003.

COELHO, S. Fóssil de crocodilo primitivo é encontrado em São Paulo. **Ciência Hoje**, p.48-49, 2001.

COLBERT, E. H. *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodylia from Patagonia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 87, n.4, p. 219-271, 1946.

COLBERT, E. H. **Evolution of the vertebrates**. John Wiley & Sons,1969. 535p.

COLBERT, E. H.; MOOK, C. G. The ancestral crocodylian *Protosuchus*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 97, n.3, p.147-182, 1951.

COLIN, J. K.; JACOBS, L. L. On the age of the Malawi Dinosaur beds: evidence from ostracodes. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris**, Series II, v. 331, p. 1025-1029, 1990.

COLIN, J. K.; BRUNET, M.; CONGLETON, J. D.; DEJAX, J.; FLYNN, L. J.; HELL, J.; JACOBS, L. L. Ostracodes lacustres des bassins d`âge Crétacé Inférieur de Nord Cameroun: Hama-Koussou, Koum et Babouri-Figuil. **Revue de Paléobiologie**, v. 11, p. 357-372, 1992.

COMPANY, J; SUBERBIOLA, X. P.; RUIZ-OMENACA, J. I.; BUSCALIONI, A. D. A new species of *Doratodon* (Crocodyliformes: Ziphosuchia) from the Late Cretaceous of Spain. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 25, n.2, p. 343-353, 2005.

CORROCHANO, A. Los sistemas de abanicos aluviales de Paleógeno de Zamora. Congresso Nacional de Sedimentologia, 9, 1980, Salamanca. **Guia de Sesiones de Campo**, 1980, p.48-77.

CORROCHANO, A. Anomalias y diferencias en la evolución sedimentaria de las Cuencas del Duero Occidental Portuguesa y Lousã (Península Ibérica). **Studia Geológica Salamanticensis**, v. 22, p. 309-326, 1986.

CUNHA, P. P. Litoestratigrafia do Terciário da região Miranda do Corvo-Viseu (Bacia de Montego, Portugal). **Ciências da Terra (UNL)**, v. 14, p.131-146, 2000.

DE CELLES, P. G.; HORTON, B. K. Early to Middle Tertiary Foreland Basin development and the History of Andean crustal shortening in Bolivia. **Geological Society of America Bulletin**, v. 115, n.1, p. 58-77, 2003.

DE LA PENÃ ZARZUELO, A. La ictiofauna del Eoceno Medio del Yacimiento de Santa Clara (Zamora, Cuenca del Duero, España). **Coloquios de Paleontología**. Zamora: Universidad Complutense, v. 43, p. 9-33, 1991.

DEL PAPA, C. E. Ciclos de somerización en la secuencia Maiz Gordo (Terciario Inferior), Noroeste argentino. Reunión Argentina de Sedimentologia, 4, 1992. **Actas...**1992, v. 1, p. 41-45.

DEL PAPA, C. E. Estratigrafia y paleoambientes de la Formación Lumbrera, Grupo Salta, Noroeste argentino. **Revista de la Asociación Geológica Argentina**, v. 61, n.3, p. 313-327, 2006.

DEL PAPA, C. E.; SALFITY, J. A. Non-marine gene sequences, Salta Group, Northwest Argentina. **Acta Geologica Hispanica** , v. 34, n.2-3, p.105-121, 1999.

DIAS-BRITO, D. **Calcisferas e microfácies em rochas carbonáticas pelágicas mesocretáceas**. 1995. 688p. Tese (Doutorado em Geociências). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 1995.

DIAS-BRITO, D. Registros de calpionelídeos no Cretáceo do Atlântico Sul: significado paleocenográfico e implicações. **Boletim do VI Simpósio Sobre o Cretáceo do Brasil**. Rio Claro: UNESP, p.311-316, 2002.

DIAS-BRITO, D.; MUSACCHIO, E. A.; CASTRO, J. C.; MARANHÃO, M. S. A. S.; SUÁREZ, J. M.; RODRIGUES, R. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo do Brasil - concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. **Revue de Paléobiologie**, v. 20, n.1, p. 245-304, 2001.

EDMUND, A. G. Dentition. In: **Biology of Reptilia**. GANS., C., BELLAIRS, A. D'A.; PARSONS, T. S. (eds.) Vol. 1: Morphology A. Academic Press, p. 117-200, 1969.

EFIMOV, M. B. [Review of fossil crocodylians from Mongolia.] Trudy Sovmestnoi Sovetsko-Mongol'skoi Paleontologicheskoi Ekspeditsii, v.24, p. 79-96, 1983.

EFIMOV, M. B. [On the fossil crocodylians from Mongolia and USSR] Trudy Sovmestnoi Sovetsko-Mongol'skoi Paleontologicheskoi Ekspeditsii, v. 34, p. 82-86, 1988.

FARRIS, J. S. A successive approximations approach to character weighting. **Systematic Zoology**, Washington , v. 18, p. 374-385, 1969.

FARRIS, J. S. Methods for computing Wagner trees. **Systematic Zoology**, Washington, v. 19, p. 83-92, 1970.

FARRIS, J. S. Phylogenetic classification of fossils with recent species. **Systematic Zoology**, Washington , v. 25, p. 271-282, 1976.

FARRIS, J. S. Phylogenetic analysis under Dollo's law. **Systematic Zoology**, Washington, v. 26, p. 77-88, 1977.

FARRIS, J. S. Outgroups and Parsimony. **Systematic Zoology**, Washington , v. 31, p. 328-334, 1982.

FERGUSON, M. W. J. Reproductive Biology and Embriology of the crocodylians. In: **Biology of Reptilia**. GANS., C.; PARSONS, T. S. (editores.).- Vol. 11: Morphology F. Academic Press: 1981.475p.

FERGUSON, M. W. J. Cranio-facial development in *Alligator mississippiensis*. **Zoological Symposium of the Zoological Society of London**, v. 52, p. 223-273, 1984.

FERNANDES, L. A. 1992. **A cobertura cretácica suprabasáltica no Estado do Paraná e Pontal do Paranapanema (SP): os grupos Bauru e Caiuá**. 1992. 171p. Dissertação ( Mestrado) - Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1992.

FERNANDES, L. A. ; COIMBRA, A. M.. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 68, n.2, p.195-205, 1996.

FIELDS, R. Geology Of The La Venta Badlands Colômbia, South América. **University of California Publications in Geological Sciences**, v. 32, n. 6, p. 405- 444, 1959.

FITCH, W. M. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. **Systematic Zoology**, Washington , v. 20, p. 406-416, 1971.

FRAAS, E. Die Meer-Krokodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura unter spezieller Berücksichtigung von *Dacosaurus* und *Geosaurus*. **Palaeontographica**, p. 1-72, 1902.

FRASER, N. C.; SUES, H-D. (eds.). **In the shadows of dinosaurs: early Mesozoic tetrapods**. Cambridge University Press. 1994. 435p.

FULFARO, V. J.; PERINOTTO, J. A. J. A Bacia Bauru: estado da arte. Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, 4, 1996, Rio Claro. **Anais...**Rio Claro: UNESP, 1996, p. 297-303.

GANS., C.; BELLAIRS, A. D'A.; PARSONS, T. S. (eds.) **Biology of Reptilia** - Vol. 1: Morphology A. Academic Press. 1969. 373p.

GANS., C. & PARSONS, T. S. (editores) **Biology of Reptilia** - Vol. 4: Morphology D. Academic Press: 1973. 539p.

GANS., C. & PARSONS, T. S. (editores) **Biology of Reptilia** - Vol. 11: Morphology F. Academic Press: 1981. 475p.

GAO, Y. [A new species of *Hsisosuchus* (Mesoeucrocodylia) from Dashanpu, Zigong Municipality, Sichuan Province]. **Vertebrata Palasiatica**, v. 39, n.3, p. 177-184, 2001. [em chinês]

GASPARINI, Z. B. Los Notosuchia del Cretacico de America del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). **Ameghiniana**, v. 8, n.1. p.83-103, 1971.

GASPARINI, Z. B. Los Sebecosuchia (Crocodylia) del territorio argentino: consideraciones sobre su "status" taxonômico. **Ameghiniana**, v. 9, n.1, p. 23 - 34, 1972.

GASPARINI, Z. B. Los Crocodylia fosiles de la Argentina. **Ameghiniana**, v. 18, n.3-4, p.177-205, 1981.

GASPARINI, Z. B. Una nueva família de cocodrilos zifodontes cretacicos de América del Sur. In: Congresso Latinoamericano de Geologia, 5, 1982. **Actas...**, 1982. p. 317- 329.

GASPARINI, Z. B. New Tertiary Sebecosuchia (Crocodylia: Mesosuchia) from Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 4, p. 85-95, 1984.

GASPARINI, Z. B.; BUSCALIONI, A. D.; ORTEGA, F.; CALVO, J. O. Una nueva especie de *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) del Cretacico temprano de Patagonia (Argentina). Congresso Uruguayo de Geologia, 2. **Actas...**, 1998. p.177-182.

GASPARINI, Z. B.; BUSCALIONI, A. D.; ORTEGA, F.; CALVO, J. O. Un nuevo *Araripesuchus* (Crocodylomorpha) del Cretacico Inferior de Patagonia. **Ameghiniana** (Resumos de las XIV Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados). v. 36. n.1, 101p. 1999.

GASPARINI, Z. B.; CHIAPPE, L. M.; FERNANDEZ, M. A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 11, n.3, p. 316-333, 1991.

GASPARINI, Z. B.; DELLAPÉ, D. Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formacion Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la Provincia de Neuquén (República Argentina). Primer Congreso Geológico Chileno, 1, 1976. **Anais...** c1-c21.

GASPARINI, Z. B.; FERNANDEZ, M.; POWELL, J. New Tertiary sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: phylogenetic implications. **Historical Biology**, Chur, v. 7, p. 1-19, 1992.

GAUTHIER, J. Saurischian monophyly and the origin of birds. **Memoirs of the California Academy of Sciences**, v. 8, p. 1-56, 1986.

GEOFFROY, E., 1825. Recherches sur l'organisation des gavilas, sur leurs affinités naturelles desquelles résulte la nécessité d'une autre distribution générique: *Gavialis*, *Teleosaurus*, *Steneosaurus*. **Mémoires Museum d'Histoire Naturelle Paris**, v. 12, p. 97-155.

GAMELIN, J. **Linnei Systema Naturae**. Edition 13, 1788. 1108p.

GOBBO-RODRIGUES, S. R. **Carófitas e ostrácodos do Grupo Bauru, Cretáceo Superior Continental do Sudeste do Brasil**. 2001. 137p. Dissertação (Mestrado em Geologia Regional) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2001.

GOMANI, E. M. **A crocodyliform from Early Cretaceous Dinosaur Beds from Mwakasyunguti area, Karonga District, Northern Malawi**. 1993. 87p. Dissertação de Mestrado - Southern Methodist University,

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

GONZÁLEZ, P. S. **The Tertiary South-Altiplano-Basin (Bolivia): Sedimentology and Tectonic Implications**. 2004. 125p. Dissertação, FU Berlim, Alemanha, 2004.

GOW, C. E. The skull of *Protosuchus haughtoni*, an Early Jurassic Crocodyliform From Southern África. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 20, n. 1, p. 49 - 56, 2000.

HANCOCK, J. M.; KAUFFMAN, E. G. The great transgression of the Late Cretaceous. **Journal Geological Society London**, London, v. 136, p. 175 - 189, 1979.

HAUSER, D. L.; PRESCH, W. The effect of ordered characters on phylogenetic reconstruction. **Cladistics**, Westport, v. 7, p. 243-265, 1991.

HAY, O. P. Second Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America. **Carn. Inst. Wash. Pub**, v. 2, n.2, 1930. 1074p.

HAY, W. W.; DECONTO, R. M.; WOLD, C. N.; WILLSON, K. M.; VOIGT, S.; SCHULZ, M.; WOLD-ROSSBY, A.; DULLO, W.-C.; RONO, A. B.; BALUKHOVSKY, A. N.; SOEDLING, E., 1999. An alternative global Cretaceous Paleogeography. In: Evolution of the Cretaceous ocean-climate system. BARRERA, E.; JOHNSON, C. (Ed.) **Geological Society of America Special Paper**, v. 332, p. 1-48, 1999.

HECHT, M. K. *Araripesuchus* Price, 1959. In: Maisey, J. G. (editor) **Santana fossils**. T. F. H. p. 340-347, 1991.

HECHT, M.; Archer, M. Presence of ziphodont crocodylians in the Tertiary and Pleistocene of Australia. **Alcheringa**, v. 1, p. 383-385, 1977.

HENNIG, W. Grundzüge einer theorie Phylogenetischen Systematik. **Deutscher Zentralverlag**. 1950. 263p.

HENNIG, W. **Phylogenetic Systematics**. Illinois: University of Illinois Press. 1966. 263p.

HIRSCHFELD, S. E.; MARSHALL, L. G. **Journal of Paleontology**, Ithaca, v. 50, n.3, p. 433- 436, 1976.

HOFFSTETTER, R.; GASC, J-P. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: (editores) **Biology of Reptilia**. GANS., C.; BELLAIRS, A. D'A.; PARSONS, T. S. Vol. 1: Morphology A. Academic Press. p. 201-310, 1969.

HUENE, F. VON Los saurisquios y ornitisquios del Cretáceo Argentino. Anales del Museo de La Plata, **Paleontologia Argentina**, v. 3, n.2, p. 1-196, 1929.

HUENE, F. VON Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. **Abtheilung**, 761-S, 689, 1956.

HUXLEY, T. H. On *Stagonolepis robertsoni* and the evolution of the Crocodylia. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v. 31, p. 423-438, 1875.

IRDANSKY, N. N. Some functional peculiarities of the crocodile skull (in russian). **Nautschn. Dokl. Visch. Schk., Biolog.**, v. 3, p. 42-46, 1963.

IRDANSKY, N. N. The skull of the Crocodylia. In: Gans., C.; Parsons, T. S. (eds.) **Biology of Reptilia** - Vol. 4: Morphology D. Academic Press. p. 201-262, 1973.

IUCN / WCMC World Heritage Nomination – IUCN summary: Messel Pit Fossil Site (Germany). Baseado na documentação submetida pelo governo da Alemanha e Land Hesse. p. 11-20. 1995.

JIMENEZ, E.; CORROCHANO, A.; GAVILAN, A. G. **El Paleógeno de la Cuenca del Duero**. Libro Jubilar J. M. Geología de España, v. 2, p. 489-494, 1983.

JOUBE, S. A new description of the skull of *Dyrosaurus phosphaticus* (Thomas, 1893) (Mesoeucrocodylia, Dyrosauridae) from the lower Eocene of North Africa. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 42, p.323-337, 2005.

KELLNER, A. W. Ocorrência de um novo crocodiliano no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 59, n.3, p. 219-232, 1987.

KELLNER, A. W. A. Comments on the Paleobiogeography of Cretaceous archosaurs during the opening of the South Atlantic Ocean. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 17, p. 615-625, 1994.

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

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A; PRICE, L. I. Material of *Sphagesaurus* (Sphagesauridae, Crocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. Congresso Brasileiro de Paleontologia, 14, 1995. **Atas...**: 1995. p. 70-71.

KEMP, T. S. **Fossils and Evolution**. London: Oxford University Press. 1999. 284p.

KUHN, O. **Die vorzeitlichen Krokodile**. Verlag Oeben: Krailling bei Munchen. 1968. 124p.

LANGSTON JR., W. The Sebecosuchia: cosmopolitan crocodylians? **American Journal of Science**, v. 254, p. 605-614, 1956.

LANGSTON JR., W. Fossil Crocodylian from Colombia and the Cenozoic History of the Crocodylia in South America. University of California Publications. **Geological Sciences**, v. 52, p. 1-157, 1965.

LANGSTON, W. Ziphodont crocodyles: *Pristichampsus vorax* (Troxell), a new combination, from the Eocene of North America. **Fieldiana (Geology)**, v. 33, p. 291-314, 1975.

LANGSTON, W.. The crocodylian skull in historical perspective. In: Gans., C. & Parsons, T. S. (editores) **Biology of Reptilia** - Vol. 4: Morphology D. Academic Press. p.263-284, 1973.

LARSSON, H. C.; SIDOR, C. A. Unusual crocodyliform teeth from the Late Cretaceous (Cenomanian) of South-Eastern Morocco. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 19, p. 398-401, 1999.

LARSSON, H. C.; GADO, B. A new Early Cretaceous crocodyliform from Niger. Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaentologie, **Abhandlungen**, v. 217, p. 131-141, 2000.

LARSSON, H. C.; SUES, H-D. Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Morocco. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 149, p. 533-567, 2007.

LEANZA, H. A.; APESTEGUÍA, S.; NOVAS, F. E.; FUENTE, M. S. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. **Cretaceous Research**, London, v. 25, p. 61-87, 2004.

LEGASA, O.; BUSCALIONI, A. D.; GASPARINI, Z. The serrated teeth of *Sebecus* and the Iberocctanian Crocodyle. A morphological and ultrastructural comparison. **Studia Geologica Salmanticensia**, v. 29, p. 127-144, 1994.

LÓPEZ, G. Redescrición de *Ethegotherium carettei* (Notoungulata, Hegetotheriidae) de la Formación Divisadero Largo de la Provincia de Mendoza, Argentina. **Ameghiniana**, v. 39, p. 295- 306, 2002.

LINEU, C. VON **Systema Naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cun characteribus, differentiis, synonymis, locis**. 10ed. T. I. Imprensis Direct\_Laurentii Salvii, 1758. 200p.

MAHBOUBI, M.; AMEUR, R.; CROCHET, J. Y.; JAEGER, J. J. Implications paléobiogéographiques de la découvert d' une nouvelle localité éocène á vertébrés continentaux em Afrique Nord-Occidentale: El Kohol (Sud-Oranais, Algérie). **Geobios**, Lyon, v. 17, n. 5, p. 625- 629, 1984.

MAHBOUBI, M., AMEUR, R., CROCHET, J. Y.; JAEGER, J. J. EL KOHOL (Saharan Atlas, Algeria): a new Eocene Mammal locality in Northwestern Africa. **Palaeontographica Abteilung**, v. 192, p. 15- 49, 1986.

MAISEY, J. G. (editor) **Santana fossils: an illustrated atlas**. T. F. H., 1991. 459p.

MARGUSH, T.; MCMORRIS, F. R. Consensus n-trees. **Bulletin of Mathematical Biology**, v.43, p. 239-244, 1981.

MARQUES, A. C. **Evolução basal nos Metazoa, com ênfase nas relações entre os Cnidaria**. 1997. 415p. Tese de Doutorado - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1997.

MATTAR, L. C. B.; BARBERENA, M. C. 1987. Considerações sobre a evolução e filogenia dos tecodontes esfenossuquídeos mesotriássicos da América do Sul. Congresso Brasileiro Paleontologia, 10, 1987. **Anais...** v. 1, 1987. p. 87-98.

MAYR, E. **O desenvolvimento do pensamento biológico**. Brasília: Editora UnB, 1998. 1107p.

MEAD, J. I.; STEADMAN, D. W.; BEDFORD, S. H.; BELL, C. J.; SPRINGS, M. New extinct Mekosuchine Crocodyle from Vanuatu, South Pacific. **Copeia**, Lawrence, v. 3, p. 632-641, 2002.

MOLNAR, R. E. Pleistocene ziphodont Crocodylians of Queensland. **Records of the Australian Museum**, v. 33, n. 19, p. 803-834, 1981.

MOLNAR, R. E. A catalogue of fossil amphibians and reptiles In Queensland. **Memoirs Queensland Museum**, v. 20, n. 3, p. 613-633, 1982.

MOLNAR, R. E. Biogeography and Phylogeny of the Crocodylia. In: Glasby, C. J.; Graham, J. B.; Ross; Beesley, P. L. (editores). **Fauna of Australia, 2 A - Amphibia & Reptilia**. Sidney: Australian Government Publishing Service Press Publication, 1993. 439p.

MOOK, C. C. Individual and age variations in the skulls of Recent Crocodylia. **Bulletin American Museum of Natural History**, v. 44, n. 7, p. 51- 66, 1921.

MOOK, C. C. The evolution and classification of the Crocodylia. **The Journal of Geology**, v. 42, p. 295-304, 1934.

MOOK, C. C.; MOOK, G. E. Some problems in crocodylian nomenclature. **American Museum Novitates**, New York, v.1098, p. 1- 10, 1940.

MOOK, C. C. Preliminary description of a new Goniopholid Crocodylian. Kirtlandia, **The Cleveland Museum Of Natural History**, v. 2, p. 2- 10, 1967.

MOREIRA, J. K. R.; SARAIVA, A. A. F.; KELLNER, A. W. A. Ocorrência de um crocodilomorfo no Membro Crato (Aptiano) da Formação Santana, Bacia do Araripe, Ceará. Congresso Brasileiro de Paleontologia, 18, 2003. **Resumos...**, 2003.

MOURER-CHAUVIRÉ, C. Première indication de la présence de Phorusrhacids, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans l'ère Tertiaire Européen: *Ameghinornis* nov. gen. (Aves, Ralliformes) des phosphorites du Quercy (France). **Geobios**, Lyon, v.14, p. 637- 646, 1981.

MOURER-CHAUVIRÉ, C. Réponse de C. Mourer-Chauviré. **Geobios**, Lyon, v.15, p. 268- 269, 1982.

MUIZON, C. ; CIFELLI, R. A new basal "Didelphoid" (Marsupialia, Mammalia) from the early Paleocene of Tiupampa (Bolivia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 21, n. 1, p. 87- 97, 2001.

NELSON, G. ; PLATNICK, N. **Systematics and Biogeography**. Columbia University Press. 567p. 1981.

NELSON, G. The higher level phylogeny of vertebrates. **Systematic Zoology**, Washington, v.22, n. 3, p. 87-91, 1973.

NIXON, K. C.; CARPENTER, J. M. On outgroups. **Cladistics**, Westport, v.9, p. 413-426, 1993

NORELL, M. A. The higher level relationships of the extant Crocodylia. **Journal of Herpetology**, v.23, n. 4, p. 325- 335, 1989.

NOPCSA, F. Die Reptilien der Gosau in neuer Beleuchtung. **Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie**, v. 14, p. 520- 522, 1926.

MADDISON, W. P.; DONOGHUE, M. J.; MADDISON, D. R.. Outgroup Analysis and Parsimony. **Systematic Zoology**, Washington , v.33, n. 1, p. 83- 103, 1984.

MAISEY, J. G. **Santana Fossils: an illustrated Atlas**. John G.Maisey (ed.). 1991. 459 p.

ORTEGA, F.; BUSCALIONI, A.; FUENTES, E. J. El cocodrilo de El Viso (Eoceno, Zamora): consideraciones acerca de los "zifodontos" (Metasuchia, ? Sebecosuchia) del Eoceno de la Cuenca del Duero. **Anuário do Instituto de Estudios Zamoranos "Florián de Ocampo"**, p. 600-613, 1993.

ORTEGA, F.; BUSCALIONI, A.; GASPARINI, Z. Reinterpretation and new denomination of *Atacisaurus crassiproratus* (middle Eocene; Issel, France) as cf. *Iberosuchus* (Crocodylomorpha, Metasuchia). **Geobios**, Lyon, v. 29, n. 3, p. 353-364, 1996.

ORTEGA, F.; GASPARINI, Z.; BUSCALIONI, A.D.; CALVO, J. O. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 20, n. 1, p. 57-76, 2000.

OSMÓLSKA, H. Preliminary note on a crocodylian from the Upper Cretaceous of Mongolia. **Palaeontologia Polonica**, Warsaw, v. 27, p. 33- 47, 1972.

PALMA, J. M. C.; BRITO, I. M. Paleontologia e Estratigrafia da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. **Anais da Academia Brasileira Ciências**, Rio de Janeiro, v. 46, n. 2-3, p. 383- 406, 1974.

PASCUAL, R.; ORTEGA, E. J.; GONDAR, D.; TON, E. P. Las edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquéllos del territorio bonaerense. **Anales de la Comisión de Investigación Científica de Buenos Aires**, v.6, p. 165-193, 1965.

PASCUAL, R.; BOND, M.; VUCETICH, M. El Subgrupo Santa Bárbara (Grupo Salta) y sus vertebrados, cronología, paleoambientes y paleobiogeografía. Actas do VIII Congresso Geológico Argentino, 7, 1981. **Actas...**, 1981. v. 3, p. 143- 178.

PIERCE, S. E.; BENTON, M. J. *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841 (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) from the upper Lias (Toarcian, Lower Jurassic) of Somerset, England. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 26, n. 3, p. 621- 635, 2006.

PINHEIRO, A. E. P.; BERTINI, R. J. A new specimen of *Stratiotosuchus* sp (Mesoeucrocodylia, Baurusuchidae) from the Adamantina Formation (Bauru Basin), Upper Cretaceous, Central São Paulo State (Southeastern Brazil). Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados, 2, 2005, Rio de Janeiro. **Boletim...** Rio de Janeiro, 2005. p. 202- 203.

PINNA, M. C. C. Concepts and tests of Homology in the cladistic paradigm. **Cladistics**, Westport, v.7, p. 367-394, 1991.

PIVETEAU, J. **Traité de Paléontologie V**. Paris: Maisson et Cie Éditeurs. 1955. 1113p.

POL, D. Basal mesoeucrocodylian relationships: new clues to old conflicts. **Journal of Vertebrate Paleontology** Los Angeles, (Abstracts to the 59<sup>th</sup> Society of Vertebrate Paleontology Meeting), v. 19, n. 3, 69A, 1999.

POL, D. New remains of *Sphagesaurus* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brasil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, n. 4, p. 817-831, 2003.

POL, D.; NORELL, M. A. A new crocodyliform from Zos Canyon, Mongolia. **American Museum Novitates**, New York, 3445, p. 1-36, 2004.

POL, D.; NORELL, M. A. A new Gobiosuchid Crocodyliform taxon from the Cretaceous of Mongolia. **American Museum Novitates**, New York, 3458, p. 1-31, 2004b.

POL, D.; APESTEGUIA, S. New *Araripesuchus* remains from the early Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Patagonia. **American Museum Novitates**, New York, 3490, p. 1-38, 2005.

PORTERO, J. M.; DEL OLMO, P.; RAMIREZ DEL POZO, J.; VARGAS, I. Síntesis del Terciario continental de la Cuenca del Duero. **Temas Geológicos y Mineros**, Madrid. v. 6, n. 1, p. 11-37, 1982.

POUGH, F. H.; HEISER, J. B.; MCFARLAND, W. N. **A vida dos vertebrados**. São Paulo: Atheneu, 1993. 839p.

PRASAD, G. V. R.; BROIN, F. L. Late Cretaceous crocodyle remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. **Annales de Paléontologie**, v. 88, p. 19-71, 2002.

PRICE, L. I. A new reptil from the Cretaceous of Brazil. **Notas Preliminares, Estudos DGM**, v. 25, 1945. 8p.

PRICE, L. I. On a new crocodylian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the State of São Paulo, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 22, n. 1, p. 77-85, 1950a.

PRICE, L. I. Os crocodilídeos da fauna da Formação Bauru, do Cretáceo terrestre do Brasil Meridional. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 22, n. 4, p. 473-491, 1950b.

PRICE, L. I. Sobre um crocodilídeo notossúquio do Cretáceo brasileiro.

**Departamento Nacional de Produção Mineral**, Boletim 188, p. 1-55, 1959.

QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. **Systematic Zoology**, Washington, v. 39, n. 4, p. 307-322, 1990.

RAGE, J. C. Les continents péri-atlantiques au Crétacé Supérieur: migrations des faunes continentales et les problèmes paléogéographiques. **Cretaceous Research**, London, v. 2, p. 65- 84, 1981.

RASSMUSSEN, E. L. **New material of *Trematochampsia oblita* (Crocodyliformes, Trematochampsidae) from the Late Cretaceous of Madagascar, with a review and cladistic analysis of the family Trematochampsidae**. Unpublished PhD Thesis, Michigan State University, 2002. 64p.

REYMENT, R. A.; DINGLE, R. Paleogeography of Africa during the Cretaceous period. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 59, p. 93- 116, 1987.

RIFF, D. G. **Descrição morfológica do crânio e mandíbula de *Stratiotosuchus maxhechti* (Crocodylomorpha, Cretáceo Superior do Brasil) e seu posicionamento filogenético**. 2003. 173p. Dissertação de Mestrado.

RIFF, D.; KELLNER, A. W. A. On the Dentition of *Baurusuchus pachecoi* Price (Crocodyliformes, Metasuchia) From the Upper Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 59, p. 1-15, 2001.

ROHN, R. Uso estratigráfico dos fósseis e tempo geológico. In: CARVALHO, I. DE S. (Org.). **Paleontologia**. 2 ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2004, v. 1, p. 61-73.

ROMER, A. S. **Vertebrate Paleontology**. Chicago: University of Chicago Press. 1933. 446p.

ROMER, A. S. **Osteology of reptiles**. Chicago: Chicago University Press. 1966. 468p.

ROSSMANN, T. K.; RAUHE, M.; ORTEGA, F. Studies on Cenozoic crocodyles: 8. *Bergisuchus dietrichbergi* Kuhn (Sebecosuchia: Bergisuchidae n. fam.) from the middle Eocene of Germany, some new systematic and biological conclusions. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 74, n. 3, p. 379-392, 2000.

ROWE, T.; BROCHU, C. A.; KISHI, K. Cranial morphology of *Alligator mississippiensis* and Phylogeny of Alligatoroidea. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 19, n. 2, 1999.

ROWE, T. 2004 **Digital Morphology: a National Science Foundation digital library at the University of Texas at Austin**. Austin, University of Texas. Disponível em: <<http://www.digimorph.org>>. Acesso em: dez. 2004.

RUSCONI, C. Sobre reptiles cretáceos del Uruguay (*Uruguaysuchus aznarezi*, n.g. n. sp.) y sus relaciones com los notosúchidos de Patagonia. **Boletín del Instituto de Geología y Perforaciones**, Montevideo, v. 19, n. 8, p. 1-64, 1933.

RUSCONI, C. Ave y reptil oligocenos de Mendoza. **Boletín Paleontológico Buenos Aires**, Buenos Aires, v. 21, p. 1-3, 1946.

SAEZ, M. D. Crocodiloideos fosiles argentinos: un nuevo crocodilo del Mesozoico argentino. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 1-2, p. 48-50, 1957.

SAH, R. B. ; SCHLEICH, H. H. An Eocene crocodile record from Bhainskati Khola (Dumri Area). South Nepa. Mitt. Bayer. Staatsslg. Palaont. **Historical Geology**, v.30, p. 51- 56, 1990.

SAHNI, A.; SRIVASTAVA, M. C.; D` SOUZA, R. Eocene Ziphodont Crocodylia from Northwestern Índia. **Geóbios**, Lyon, v. 11, n. 5, p. 779-785, 1978.

SANTUCCI, R. M.; BERTINI, R. J. Distribuição paleogeográfica e biocronológica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do Sudeste Brasileiro. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 31, n. 3, p. 307-314, 2001.

SCHUMACHER, GH. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodylians. In: Gans., C. ; Parsons, T. S. (ed.) **Biology of Reptilia** - Vol. 4: Morphology D. Academic Press: 101-199.

SEMPERE, T.; BUTLER, R. F.; RICHARDS, P. R.; MARSHALL, L. G.; SHARP, W.; SWISHER, C. C. 1997. Stratigraphy and Chronology of Upper Cretaceous-

lower Paleogene Strata in Bolivia and Northwest Argentina. **The Geological Society of America Bulletin**, New York, v. 109, n. 6, p. 709-727, 1997.

SERENO, P. C. Basal Archosaurs. **Society of Vertebrate Paleontology** 11, Memoir, 2, 1991.

SERENO, P. C.; WILD, R. *Procompsognathus*: Theropod, "thecodont" or both ? **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 12, n. 4, p. 435-458, 1992.

SERENO, P. C.; FORSTER, C. A.; ROGERS, R. R.; MONETTA, A. M. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. **Nature**, London, v. 361, p. 64-66, 1993.

SERENO, P. C.; LARSSON, H. C. E.; SIDOR, C. A.; GADO, B. The giant Crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of África. **Nature**, London, v. 294, p. 1516-1519, 2001.

SHUTE, C. C.; BELLAIRS, I. The external ear in Crocodylia. **Proceedings of the Zoological Society of London**, London, v. 124, p. 741- 749, 1955.

SILL, W. D. The Zoogeography of the Crocodylia. **Copeia**, Lawrence, v. 1, p. 76-88, 1968.

SIMÕES, M. G.; HOLZ, M.. Tafonomia: processos e ambientes de fossilização. *In*: Carvalho, I. S. (editor). 2004. **Paleontologia**, Recife. V1, p.19-45, 2004.

SIMPSON, G. G. **New reptiles from the Eocene of South America** , 927, 1937.

SMITH, E. **Black opal fossiles of Lightning Ridge: treasures from the Rainbow Billabong**. Kangaroo Press. 1999.112p.

SMITH, A. G.; SMITH, D. G.; FUNNELL, B. M. **Atlas of Mesozoic and Cenozoic coastlines**. Cambridge University, 1994. 99p.

SMITH, J. B.; DODSON, P. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossile vertebrate dentitions. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 23, n. 1, p. 1-12, 2003.

SOARES, P. C.; LANDIM, P. M. B.; FULFARO, V. J.; SOBREIRO NETO, A. F. Ensaio de caracterização do Cretáceo do Estado de São Paulo: Grupo Bauru. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, v. 10, n. 3, p. 177-185, 1980.

SOKAL, R. R. Mayr or cladism - and his critics. **Systematic Zoology**, Washington, v. 25, p. 257-262, 1976.

SPRECHMANN, P.; BOSSI, J.; SILVA, J. Cuencas del Jurasico y Cretacico del Uruguay. In: **Comité Sudamericano del Jurasico y Cretácico**. Cuencas sedimentares del Jurasico y Cretácico de América del Sur, Buenos Aires, v. 1, p. 239-270, 1981.

STEEL, R. Crocodylia. In: Kuhn, O. (editor) **Encyclopedia of Palaeoherpetology**. Gustav Fisher Verlag, v. 16, 1973. 116p.

STORRS, G. W.; EFIMOV, M. B. Mesozoic Crocodyliforms of North-Central Eurasia. In: Benton M. J. et al (ed.) **The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia**, p. 402- 419, 2000.

STROMER, E. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptnes. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 1: Einleitung und 2. *Libycosuchus* - Abhandlungen der Königlich Bayerischen **Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Physikalische Klasse**, v. 27, p. 1- 15, 1914.

SUES, H.D. Continental tetrapods of the Early Mesosoic. In: Farlow, J. O.; Surman, M. K. B. (ed.). **The complete dinosaur**. Indiana University Press, 1997.

SUES, H.D. Cranial structure and phylogenetic relationships of the enigmatic crocodyliform *Hamadasuchus rebouli* from the Cretaceous of Morocco. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles (Abstracts to SVP Meeting), 2002.

SUES, H.-D.; LARSSON, H. C. E. Cranial structure and phylogenetic relationships of the enigmatic crocodyliform *Hamadasuchus rebouli* from the Cretaceous of Morocco. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 22, 112A, 2002.

SUGUIO, K.; FULFARO, V. J.; AMARAL, G.; GUIDORZI, L. A. Comportamentos estratigráficos e estrutural da Formação Bauru nas regiões administrativas 7 (Bauru), 8 (São José do Rio Preto) e 9 (Araçatuba) no Estado de São Paulo. In: Simpósio de Geologia Regional. **Anais...**São Paulo, Sociedade Brasileira de Geologia/Núcleo SP, v. 1, p. 231-247, 1977.

SWOFORD, D. L. **PAUP\*: Phylogenetic Analysis using Parsimony (and other methods)** - Version 4.0b2a. Sinauer Association, Sunderland, 1999.

TAQUET, P. The Aptian fossil locality of Gadoufaoua in the Republic of Niger. **National Geographic Reports**, v. 14, p. 649-653, 1982.

TARSITANO, S. F. Cranial metamorphosis and the origin of the Eusuchia. **Neues Jahrbuch Geologie Paläontologie Abteilung**, v. 170, n.1, p. 27- 44, 1985.

THOMASON, J. **Functional Morphology in Vertebrate Paleontology**. Cambridge University Press, 1995. 277p.

TURNER, A. H. Osteology and Phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Historical Biology**, Chur, p. 1-115, 2006.

TURNER, A. H.; CALVO, J. O. A new sebecosuchian crocodyliform from the Late Cretaceous Of Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 25, n. 1, p. 87-98, 2005.

TYKOSKI, R. S.; ROWE, T. B.; KETCHAM, R. A.; COLBERT, M. W. *Calsoyasuchus valliceps*, a new crocodyliform from the Early Jurassic of Kayenta Formation of Arizona. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 22, n.3, p. 593-611, 2002.

VANIN, S. A.; PINNA, M. C. C. **Princípios de Sistemática e Biogeografia**. Apostila didática organizada pelos docentes do Instituto de Biociências da USP, 2003. 121p.

VASCONCELLOS, F. M.; CARVALHO, I. S. Desenvolvimento ontogenético de elementos anatômicos cranianos de *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini,

1999, *Crocodylomorpha do Cretáceo do Brasil*. 2003. Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, 3, 2003. **Resumos...**v. 62, 2003.

VASCONCELLOS, F. M.; ARRUDA, J. T.; BARBOSA, O. R.; CARVALHO, I. S. Falanges ungueais de crocodylomorfos da Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anuário do Instituto de Geociências**, Rio de Janeiro, v. 27, p. 55-65, 2004.

WALKER, A. D. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodyles. **Philosophical Transactions of the Royal Society London**, Series B, 257, p. 323-372, 1970.

WELLNHOFER, P. [The Atoposauridae (Crocodylia, Mesosuchia) of the Upper Jurassic Plattenkalke in Bavaria]. **Palaeontographica Abtheilung A**, v.138, p. 133-165, 1971.

WHETSTONE, K. N.; WHYBROWN, P. J. A "cursorial" crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), Southern Africa. **Occasional Papers of the Museum of Natural History**, v. 106, p. 1-37, 1983.

WILLISTON, S. W. **The osteology of the Reptiles**. Ed. W. K. Gregory. 1925. 300p.

WILKINSON, M. Ordered versus unordered characters. **Cladistics**, Westport, v. 8, p. 375-385, 1992.

WILSON, J. A.; MALKANI, M. S.; GINGERICH, P. D. New crocodyliform (Reptilia, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous Pab Formation of Vitakri, Balochistan (Pakistan). **Contributions from the Museum of Paleontology of the University of Michigan**, v.30, p. 321-336, 2001.

WOODWARD, A. S. On two Mesozoic crocodylians, *Notosuchus* (*genus novum*) and *Cynodontosuchus* (*genum novum*) from the red sandstones of the Territory of Néuquen (Argentine Republic). **Anales del Museo de La Plata, Paleontologia Argentina**, v. 4, n. 1-2, p. 1-20, 1896.

WOODWARD, A. S. **Revision of "Text-Book of Palaeontology"**, by Zittel-Eastman (1930), p. 352-368, 1932.

WU, X-C.; CHATTERJEE, S. *Dibothrosuchus elaphros*, a crocodylomorph from the Lower Jurassic of China and the Phylogeny of the Sphenosuchia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 13, n. 1, p. 58- 89, 1993.

WU, X-C.; SUES, H-D. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 16, n. 4, p. 688-702, 1996.

WU, X-C.; SUES, HD; Sun, A. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. **Nature**, London, v. 376, p. 678-680, 1995.

ZAHER, H.; POL, D.; CARVALHO, A. B.; RICCOMINI, C.; CAMPOS, D. A.; NAVA, W. 2006. Redescription of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and its Phylogenetic Affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). **American Museum Novitates**, New York, 3512, p. 1-40, 2006.

ZITTEL, K. A. VON Handbuch der Palaeontologie I. Abteilung: **Palaeozoologie**, v. 3, 1890.

ZITTEL, K. A. VON. **Grundzüge der Palaeontologie**, p. 304- 317, 1918.

#### ENDEREÇOS DE REFERÊNCIA CONSULTADOS NA WORLD WIDE WEB

Ciência Hoje (<http://www2.uol.com.br/cienciahoje/chdia/n070.htm>)

Digimorph (<http://www.digimorph.org>)

Dinosauricon (<http://dino.im.com>)

Paleomap Project (<http://www.scotese.com>)

The Bibliography of Crocodylian Biology  
(<http://utweb.ut.edu/facultymmeers/bcb/index.html>)

Tree of Life (<http://tolweb.org/tree>)

The University of Texas General Libraries (<http://www.lib.utexas.edu/maps/>)

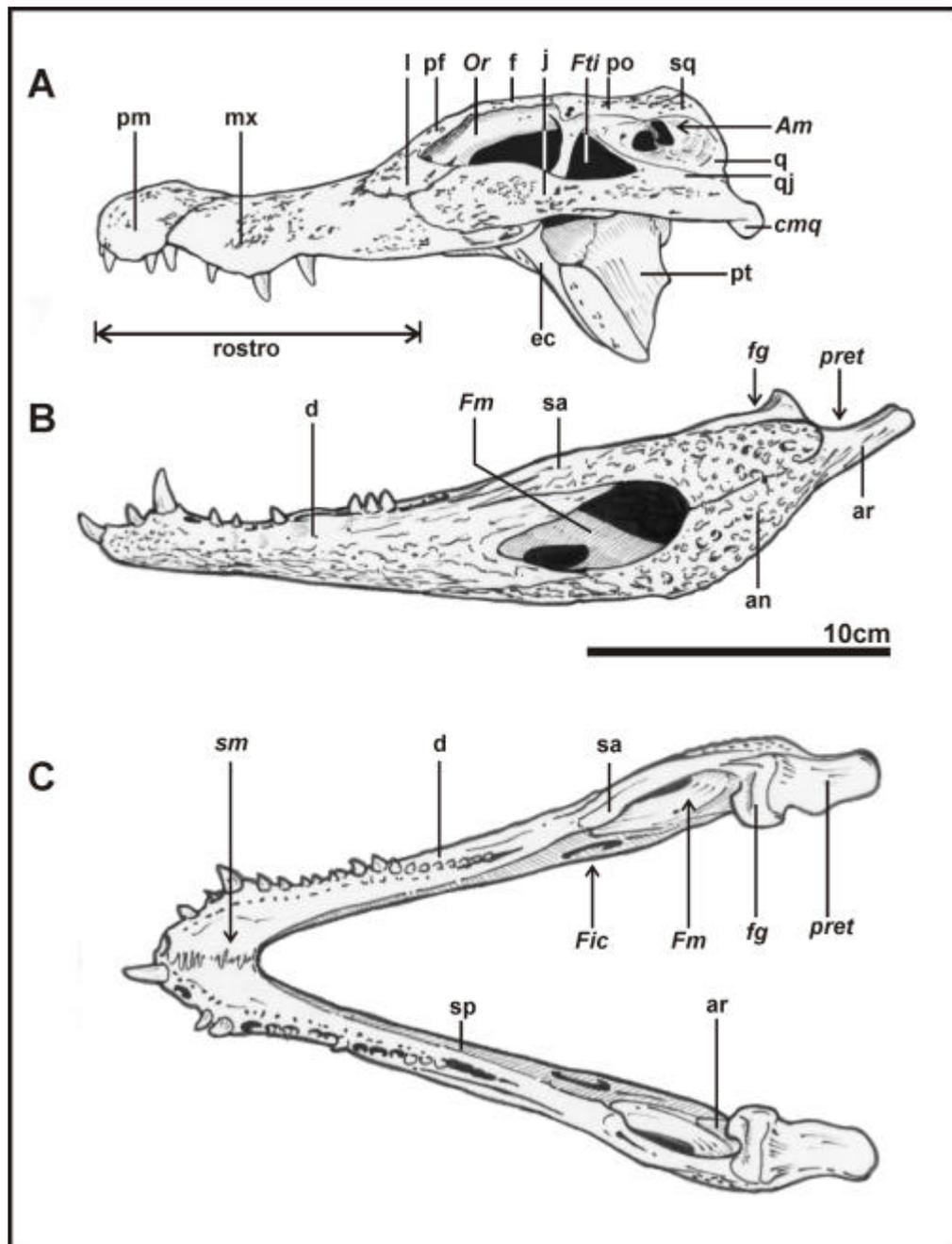
The Polyglot Paleontologist (<http://www.uhmc.sunysb.edu/anatomicalsci/paleo>)

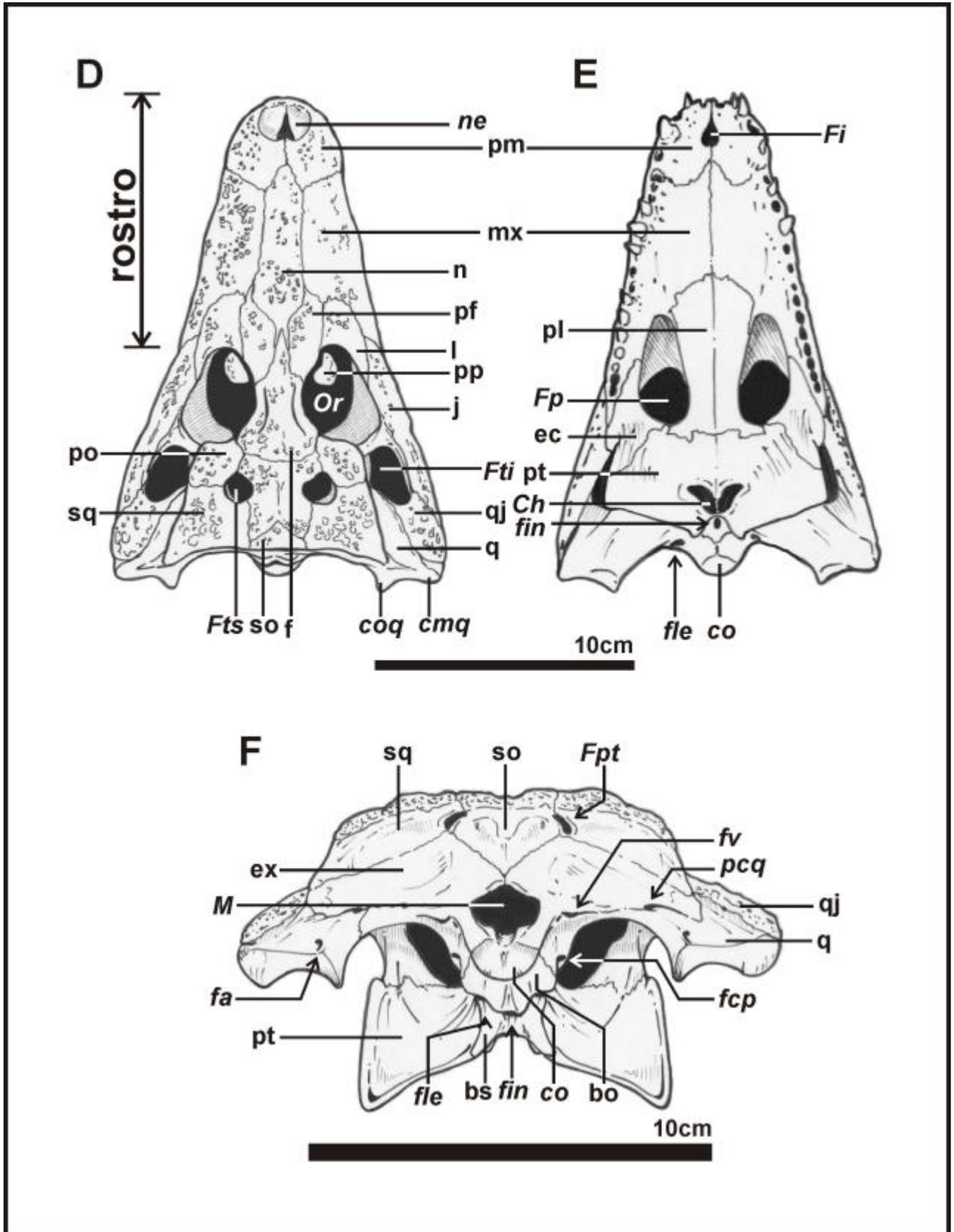
Wikipédia (<http://pt.wikipedia.org>)

# **ANEXOS**

### ANEXO 01

Principais ossos e aberturas cranianas e mandibulares de *Caiman crocodylus* (Eusuchia, Crocodylia, Alligatoridae). Baseado no espécimen URC R.73 e desenhado pelo autor. A - vista lateral esquerda do crânio; B - vista lateral esquerda da mandíbula; C - vista oclusal da mandíbula; D - vista dorsal do crânio; E - vista palatal do crânio; F - vista occipital do crânio. Abreviaturas no início da Dissertação de Mestrado.





## ANEXO 02

Lista de caracteres cranianos e pós-cranianos diagnósticos, associados a Crocodylomorpha, e seus principais agrupamentos internos. Seguindo Andrade (2005), e baseada principalmente em Benton & Clark (1988), corroborada e complementada a partir de bibliografia adicional (Romer, 1966; Walker, 1970; Pough, 1993; Wu *et al.*, 1994; Buckley *et al.*, 2000; Sereno *et al.*, 2003,). Elemento anatômico a que se refere o caracter ressaltado em negrito, para facilitar a identificação do mesmo.

### ➤ CROCODYLOMORPHA

- **crânio** acinético, de estrutura maciça, devido à posição verticalizada do quadrado, bem como longas junções entre os elementos cranianos posteriores, como quadrado, esquamosal, parietal, jugal, quadrado-jugal, entre outros;
- **fenestra mandibular** bem desenvolvida;
- **fenestra temporal inferior** (lateral) de formato triangular;
- curta barra óssea entre as **fenestras temporais inferiores**;
- **chanfradura ótica** fechada posteriormente;
- **pterigóide** robusto e amplo, ajudando a conferir rigidez craniana;
- presença de **fenestra anteorbital**;
- fileiras de **osteodermos dorsais**, em geral ao menos duas presentes, sobre a coluna vertebral, operando como elementos de proteção, sustentação e/ou termorregulação;
- junção dos **elementos locomotores** às cinturas em um padrão próprio, permitindo a manutenção de posturas quadrúpedes diferentes, de eretas à não eretas em um mesmo indivíduo, de acordo com a situação;
- **forâmen supracoracóide** presente;
- amplo contato entre **coracóide** e **escápula**;
- **púbis** de constituição grácil, com pouca ou nenhuma participação no acetábulo.

➤ **CROCODYLIFORMES**

- **topo do crânio** aplainado na região temporal dorsal (“skull table”);
- **fenestra anterorbital** nitidamente menor que órbita;
- presença de um par de **ossos palpebrais (dermosupraorbitais)** bem desenvolvidos;
- **pós-orbital** em posição medial ao jugal, na barra pós-orbital;
- **quadrado** pneumatizado, apresentando fenestra (s) na porção dorsal;
- cabeça dorsal do **quadrado** em contato com **lâtero-esfenóide**;
- **pterigóide** se estendendo dorsalmente, formando bordo ventro-lateral para o forâmen trigêmeo (“trigeminal forâmen”);
- junta do **basipterigóide** fechada por sutura;
- **otoccipital** em contato com a parte ventro-medial do quadrado, abrigando a artéria carótida e formando passagem para os nervos cranianos IX -XI;
- **otoccipitais** em contato dorsal ao forâmen magnum;
- **antrum mastóide** se estendendo pelo supra-occipital;
- **tubos de Eustáquio** abrigados entre basiesfenóide e basioccipital;
- processo cultriforme do **basiesfenóide** expandido dorsalmente;
- **escápula** fortemente alargada em sua porção dorsal;
- parte ventro-medial do **coracóide** expandido anteroposteriormente, sendo o bordo anterior côncavo;
- reduções da porção occipital de **parietal** e **processo basipterigóide**;
- ausência do **pós-frontal**.

➤ **MESOEUCROCODYLIA**

- **pálato secundário** composto por maxilares e palatinos;
- **pterigóides** fusionados posteriormente à coana;
- **passagem crânio-quadrado** servindo nervo cranial VII e veia têmporo-orbital, abrigado por quadrado, esquamosal e otoccipital;
- **canal para nervos cranianos IX - XI** situado claramente no otoccipital;
- redução do processo anterior do **íleo**.

➤ **METASUCHIA**

- **frontais** fusionados;

- **palatinos** em contato ao longo da linha média, sem divergência na porção posterior;
- **quadrado** e **pterigóide** fortemente suturados;
- porção exposta do **basiesfenóide** menor que a porção exposta do **basioccipital**, na caixa craniana;
- **passagem crânio-quadrado** servindo nervo cranial VII e veia têmporo-orbital, amplamente bordejado por quadrado, esquamosal e otoccipital;
- **surangular** arqueado dorsalmente, como em Protosuchia;
- **maxilar** com porção única de **dentes** maiores, formando uma onda em vista lateral;
- reduções do processo anterior do **íleo** (ínfimo) e da parte ventro-lateral do **otoccipital**;

➤ **NEOSUCHIA**

- **maxilares** subverticais;
  - **processo retroarticular** estreito, direcionado posteriormente;
  - **maxilares** e **dentários** com duas porções de **dentes** maiores, formando ondas em vista lateral.
-

## ANEXO 03

Lista de materiais referentes a Crocodylomorpha, observados diretamente ao longo do estudo.

**Sphenosuchia**

<i>Cerritosaurus binsfeldi</i>	<b>DGM 334-R</b> (plastótipo), examinado no DNPM - RJ
--------------------------------	---

**“Sebecosuchia”**

<i>Sebecus icaeorhinus</i>	<b>M.H.N.C. 6671</b> (plastótipo), examinado no DNPM - RJ.
Sebecidae indet. (dentes)	<b>MACN CH 1209, MACN CH 1127, MACN CH 1128</b> , examinados no MACN, Buenos Ayres, Argentina.
“Forma <i>Sebecus</i> -Itaboraí”	<b>DGM 235-R</b> , examinado no MN - RJ.
“Forma Itaboraí”	<b>MCT 1730-R e MCT 1751/2-R</b> , materiais inéditos examinados e depositados no DNPM - RJ.
<i>Cynodontosuchus rothi</i>	<b>M.L.P. 64-IV-16-25 (205)</b> (holótipo), examinado no MLP, La Plata, Argentina.
<i>Baurusuchus pachecoi</i>	<b>DGM 229-R</b> (holótipo), examinado no MCT - DNPM; <b>URP RC-1, URP RC-2, URP RC-3 (1), URP RC-3 (2), URP RC-4 (1), URP RC-4 (2), URP RC-4 (3), URP-RC-4 (4), URP RC-5</b> , depositados no acervo da UNESP São José do Rio Preto; <b>MN 5027-V</b> , examinado e depositado no IGEO - UFRJ.
<i>Baurusuchus salgadoensis</i>	<b>MPMA 62-0001-02</b> (plastótipo), examinado e depositado no IGEO - UFRJ.

<i>Stratiotosuchus maxhechti</i>	<b>MCT 1714-R</b> (holótipo), examinado no MN (RJ) depositado no MCT - DNPM; <b>URC R•73</b> (homeótipo), acervo da UNESP Rio Claro.
<i>Pehuenchesuchus enderi</i>	<b>MAU-PV-CRS-440</b> (plastótipo), examinado e depositado no IGEO - UFRJ.
<i>Pabweshi pakistanensis</i>	<b>GSP-UM 2000</b> (plastótipo), examinado e depositado no IGEO - UFRJ.

“**Notosuchia**” (sensu Gasparini, 1971)

<i>Sphagesaurus</i> sp.	<b>MPMA-25-1/90</b> , examinado na UNESP Rio Claro, depositado no MPMA, SP.
<i>Sphagesaurus huenei</i>	<b>RCL-100</b> (holótipo), examinado no MACN, Buenos Ayres, Argentina; réplica de <b>RCL-100</b> , depositada na UNESP Rio Claro.
<i>Marillasuchus amarali</i>	<b>URC R•67, URC R•68, URC R•69</b> , examinados e depositados na UNESP Rio Claro.
<i>Araripesuchus gomesii</i>	<b>DNPM 423-R</b> (holótipo), examinado e depositado no MCT – DNPM.
<i>Araripesuchus patagonicus</i>	<b>MUCPv-269</b> (plastótipo), coleção particular.
<i>Simosuchus clarki</i>	<b>UA-8679</b> (holótipo), modelo digital em Rowe, 2004.
<i>Notosuchus terrestris</i>	<b>MLP-64-IV-16-5 (253)</b> , examinado e depositado no MLP, La Plata, Argentina.
<i>Comahuesuchus brachybuccalis</i>	<b>MACN N-31, MOZ P-6131</b> , examinado no MACN, Buenos Ayres, Argentina

**Outros mesoeucrodilianos**

Metasuchia indet.	<b>MCT 1723-R, MCT 1724-R, MCT 1725-R</b> , examinados no DNPM - RJ.
<i>Peirosaurus torminni</i>	<b>DGM 433-R</b> (holótipo), examinado e depositado no MCT - DNPM; réplica de <b>MOZ.P.1750</b> examinada no MLP, La Plata, Argentina.
<i>Itasuchus jesuinoi</i>	<b>DGM 434-R</b> (holótipo), <b>DGM-432-R</b> , examinado e depositado no MCT – DNPM.
<i>Caririsuchus camposi</i>	<b>MN-4812-V</b> , examinado no MN - RJ.
<i>Calsoyasuchus valliceps</i>	<b>TMM 43631-1</b> (holótipo), modelo digital em Rowe, 2004.
? <i>Goniopholis paulistanus</i>	<b>DGM 255-R, DGM 258-R, DGM 259-R</b> , examinado no DNPM - RJ.
<i>Caiman crocodylus</i>	<b>URC R•76</b> , depositado na UNESP Rio Claro.
<i>Caiman latirostris</i>	exemplar s/n°, empréstimo pelo DZ-IB-UNESP Rio Claro; <b>DGM 156-RR</b> , examinado do DNPM - RJ.
<i>Paleosuchus trigonatus</i>	<b>DGM 268-RR, DGM 269-RR, DGM 270-RR</b> , depositados e examinados no DNPM - RJ.
<i>Melanosuchus niger</i>	<b>DGM 305-RR</b> , examinado no DNPM - RJ; exemplar s/n°, empréstimo de coleção particular.
<i>Crocodylus</i> sp.	<b>DGM 274-RR e DGM 275-RR</b> , examinado e depositado no DNPM - RJ.
<i>Crocodylus moreletii</i>	<b>TMM M-4980</b> , modelo digital em Rowe, 2004.
<i>Tomistoma schlegelii</i>	<b>DGM 290-RR</b> , examinado no DNPM - RJ; <b>TMM M-6342</b> , modelo digital em

	Rowe, 2004.
<i>Gavialis gangeticus</i>	<b>TMM M-5490</b> , modelo digital em Rowe, 2004.

As demais espécies de Crocodylomorpha, inclusas neste trabalho, foram examinadas e estudadas através das respectivas descrições na literatura especializada.

---

**ANEXO 04**

O quadro abaixo apresenta, em ordem alfabética, as siglas referentes às diversas instituições brasileiras citadas ao longo deste estudo. As siglas em negrito representam instituições visitadas para realização de observações de materiais.

<b>sigla</b>	<b>Instituição</b>
<b>DGM</b>	Departamento Nacional da Produção Mineral (RJ)
<b>DNPM</b>	Departamento Nacional da Produção Mineral (RJ)
<b>DZ-UNESP</b>	Departamento de Zoologia, UNESP/ Campus Rio Claro (SP)
<b>IBILCE/UNESP</b>	Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, UNESP Campus São José do Rio Preto
<b>CCMN/IGEO/UFRJ</b>	Centro de Ciências Matemáticas e da Natureza, Instituto de Geociências da UFRJ (RJ)
<b>NEPV/DGA/IGCE/UNESP</b>	Núcleo de Evolução e Paleobiologia de Vertebrados, Departamento de Geologia Aplicada, Instituto Geociências e Ciências Exatas, UNESP/ Campus Rio Claro
<b>MCT/DNPM</b>	Museu de Ciências da Terra do DNPM (RJ)
<b>MN</b>	Museu Nacional do Rio de Janeiro
MPMA	Museu de Paleontologia de Monte Alto (SP)
<b>UFRJ</b>	Universidade Federal do Rio de Janeiro
<b>UNESP</b>	Universidade Estadual Paulista
<b>URC</b>	Coleção Paleontológica do Departamento de Geologia Aplicada do IGCE, UNESP/ Campus Rio Claro

**ANEXO 05**

O quadro abaixo apresenta, em ordem alfabética, as siglas referentes às diversas instituições estrangeiras citadas ao longo deste estudo. As siglas em **negrito** representam instituições visitadas para realização de observações de material.

<b>sigla</b>	<b>Instituição</b>
AMNH	American Museum of Natural History (EUA)
GSP	Geological Survey of Pakistan (Paquistão)
GM	Geiseltalmuseum, Halle an der Saale (Alemanha)
HLMD	Hessisches Landesmuseum Darmstadt (Alemanha)
<b>MACN</b>	Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Ayres, Argentina)
MAU	Museo Municipal Argentino Urquiza (Neuquén, Argentina)
MHNC	Museo de Historia Natural de Cochabamba (Cochabamba, Bolívia)
MJM	Museo J. C. Moyano de Mendoza (Mendoza, Argentina)
<b>MLP</b>	Museo de La Plata (La Plata, Argentina)
MMP	Museo Municipal de Mar del Plata (Mar del Plata, Argentina)
MNHN	Muséum National d’Histoire Naturelle (Paris, França)
MOZ	Museo “Profesor Dr. Juan A. Olsacher” (Zapala, Argentina)
MUC	Museo de la Universidad Nacional del Comahue (Neuquén, Argentina)
STUS	Sala de las “Tortugas”, Universidad de Salamanca (Espanha)
PVL	Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán (San Miguel de Tucumán, Argentina)
TMM	Texas Memorial Museum of Science and History (EUA)
UCMP	Museum of Paleontology, Univerisity of Califórnia, Berkeley (EUA)
UM	University of Michigan, Museum of Paleontology (EUA)











	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221	222	223	224	225	226	227	228	229	230	231	232	233	234	235	236	237	238	239	240	241					
<i>Terrestrisuchus gracilis</i>	0	0	0	0	0	?	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
<i>Dibothrosuchus elaphros</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	?	0	0	0	0	1	1	1	?	1	?	?					
<i>Protosuchus haughtoni</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	?	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	?	0				
Gobiosuchidae	0	?	1	1	?	1	?	?	0	?	?	2	0	2	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	?	0	0	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	0				
Atoposauridae	?	?	0	0	0	2	0	0	?	0	0	1	1	2	1	1	?	1	0	1	0	1	?	0	0	0	?	?	?	?	0	0	0	0	?	1	?	1	?	?	?	1				
<i>Libycosuchus brevisrostris</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	?	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	?	0	1	0	?	0	?	1	?	?	0	?	?	0	0	?	?	?	?	?	0				
<i>Pelagosaurus typus</i>	0	1	1	0	2	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0				
<i>Gavialis gangeticus</i>	0	0	1	0	2	2	0	0	0	?	0	0	0	2	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	0	0	1	1	0	?	0	?	0				
Goniopholidae	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	3	0	1	0	1	0	1	1	0	0	2	2	0	0	0	1	1	?	0	?	?	0	0	0	0	?	1	?	1	?	?	?	0			
<i>Dyrosaurus phosphaticus</i>	?	2	0	0	?	?	?	?	?	?	3	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	?	?	0	0	0	?	?	0	0	1	1	0	?	0		
<i>Trematochampsa</i>	?	?	1	?	1	1	0	1	0	1	3	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1	?	?	0	0	1	1	0	1	1	1	2	1	0	0		
<i>Sarcosuchus imperator</i>	0	0	1	0	?	0	?	?	?	?	1	0	2	0	1	0	1	1	0	0	2	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	1	0	?	0	0			
<i>Itasuchus jesuinoi</i>	?	1	1	0	2	2	0	0	1	1	3	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	?	?	1	0	1	?	0	0	0	1	0	1	1	0	2	1	?	1		
<i>Caririsuchus camposi</i>	0	0	1	0	0	1	?	1	?	?	?	1	0	0	1	0	?	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	?	?	?	?	0	?	0	0	1	2	?	3	?	1	0	?			
<i>Chimaerasuchus paradoxus</i>	1	?	?	1	0	1	1	0	?	?	4	3	2	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	?	?	1	0	?	?	0	0	?	4	?	?	?	0				
<i>Malawisuchus mwakasyungutiensis</i>	0	0	0	0	0	2	1	?	0	?	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	0	1	1	?	1	0	?	?	0	0	?	4	1	1	0	?			
<i>Simosuchus clarki</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	?	0	0	0	1	0	0	0	4	1	0	1			
<i>Araripesuchus</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	?	1	0	2	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	?	?	0	?	?	2	1	?	?	0				
<i>Marillasuchus amarali</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	4	2	2	0	0	0	1	1	0	0	2	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1	1	1			
<i>Sphagesaurus huenei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	4	3	2	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	2	1	1	1	1		
<i>Lomasuchus palpebrosus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	1	0	0	1	1	0	1	0	?	1	0	1	0	?	0	0	?	?	1	1	?	3	?	?	?	1		
<i>Pelrosaurus tomnini</i>	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	3	1	0	0	?			
<i>Uberabasuchus terrificus</i>	0	1	1	0	2	2	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	?	?	0	0	0	0	1	1	1	3	1	?	?	?	?	1		
<i>Hsisosuchus dashanpuensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	0		
<i>Fristichampsus vorax</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Doratodon</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Quinkana fontirostrum</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Crocodylus moreletii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Caiman crocodylus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paleosuchus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Baurusuchus pachecoi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Baurusuchus saigadoensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Stratiotosuchus maxhechti</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pabweshi pakistanensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cynodontosuchus rotini</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Uchunaia parca</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Sebecus itacambinus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Sebecus querejazus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Sebecus huilensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Ayllusuchus fernandezii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bretosuchus bonapartei</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Formalaborzi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Bergisuchus dietrichbergi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Iberosuchus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pehuenchesuchus enderi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Eremosuchus elkohticus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Forma Tiupampa</i>	?																																													

- matriz tendenciada: *Quinkana fortirostrum* polarizado á partir de *Crocodylus moreletii*; “Forma *Sebecus-Itaborai*” e “Forma *Tiupampa*” polarizados á partir de *Sebecus icaeorhinus*

	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	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	
<i>Quinkana fortirostrum</i>	2	2	1	0	2	1	1	1	0	0	0	3	0	0	2	2	1	0	1	1	3	0	1	0	1	0	1	0	1	2	0	1	1	0	1	2	1	1	0	0	
“Forma <i>Sebecus-Itaborai</i> ”	1	2	0	0	1	1	1	1	0	0	3	3	2	0	0	0	1	0	1	1	3	0	1	0	0	0	1	1	1	3	0	0	0	1	1	2	1	0	0	1	
“Forma <i>Tiupampa</i> ”	1	2	0	0	1	1	?	0	0	0	3	3	2	0	?	?	?	?	0	1	3	?	?	?	?	?	1	?	1	3	?	0	0	?	1	2	1	?	0	1	
	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	
<i>Quinkana fortirostrum</i>	0	0	1	0	0	1	1	2	2	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0	1	1	0	0	1	1	
“Forma <i>Sebecus-Itaborai</i> ”	1	0	1	2	1	1	0	2	0	2	1	?	0	0	0	1	1	1	0	2	1	1	1	0	0	1	2	0	1	0	1	1	0	0	2	0	0	1	0	0	
“Forma <i>Tiupampa</i> ”	1	0	0	2	0	1	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	?	?	1	1	?	1	?	0	0	3	0	0	2	0	0	0	1	?	
	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	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	117	118	119	120	
<i>Quinkana fortirostrum</i>	2	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	2	1	1	1	0	1	1	2	0	1	1	2	1	
“Forma <i>Sebecus-Itaborai</i> ”	2	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	2	0	0	2	1	1	1	1	1	0	3	0	0	1	1	1	
“Forma <i>Tiupampa</i> ”	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	?	?	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	?	0	0	1	1	0
<i>Quinkana fortirostrum</i>	[Image: Corrupted data row]																																								
“Forma <i>Sebecus-Itaborai</i> ”	[Image: Corrupted data row]																																								
“Forma <i>Tiupampa</i> ”	[Image: Corrupted data row]																																								
<i>Quinkana fortirostrum</i>	[Image: Corrupted data row]																																								
“Forma <i>Sebecus-Itaborai</i> ”	[Image: Corrupted data row]																																								
“Forma <i>Tiupampa</i> ”	[Image: Corrupted data row]																																								

-----  
 -----

# Livros Grátis

( <http://www.livrosgratis.com.br> )

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)  
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)  
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)  
[Baixar livros de Matemática](#)  
[Baixar livros de Medicina](#)  
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)  
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)  
[Baixar livros de Meteorologia](#)  
[Baixar Monografias e TCC](#)  
[Baixar livros Multidisciplinar](#)  
[Baixar livros de Música](#)  
[Baixar livros de Psicologia](#)  
[Baixar livros de Química](#)  
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)  
[Baixar livros de Serviço Social](#)  
[Baixar livros de Sociologia](#)  
[Baixar livros de Teologia](#)  
[Baixar livros de Trabalho](#)  
[Baixar livros de Turismo](#)