

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

**Evolução dos dentes procumbentes em Mesoeucroodylia,  
com a descrição da mandíbula de um possível Baurusuchidae juvenil  
(Crocodyliformes, Mesoeucroodylia)**

Pedro Lorena Godoy

*Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da  
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da  
Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a  
obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.*

RIBEIRÃO PRETO – SP

2011

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

**Evolução dos dentes procumbentes em Mesoeucrocodylia,  
com a descrição da mandíbula de um possível Baurusuchidae juvenil  
(Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia)**

Pedro Lorena Godoy

*Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da  
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da  
Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a  
obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.*

Orientador: Prof. Dr. Max Cardoso Langer

Co-orientador: Ms. Felipe Chinaglia Montefeltro

Ribeirão Preto – SP

2011

## Ficha Catalográfica

**GODOY, Pedro L.**

“Evolução dos dentes procumbentes em Mesoeucrocodylia, com a descrição da mandíbula de um possível Baurusuchidae juvenil (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia)”

*Monografia apresentada ao Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas.*

**Ribeirão Preto, 2011.**

**Orientador:** Langer, Max C.

**Palavras Chave:** 1. *Pissarrachampsia sera* 2. Dentes procumbentes 3. Juvenil  
4. Mesoeucrocodylia

# Índice

<b>LISTA DE FIGURAS</b>	<b>i</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b>	<b>iii</b>
<b>RESUMO</b>	<b>iv</b>
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
<b>1.1 Geologia e Paleontologia da Formação Vale do Rio do Peixe</b>	<b>1</b>
<b>1.2 Relações filogenéticas de Baurusuchidae</b>	<b>3</b>
<b>1.3 Hipótese</b>	<b>4</b>
<b>1.4 Objetivos</b>	<b>5</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>6</b>
<b>2.1 Local da coleta</b>	<b>6</b>
<b>2.2 Material</b>	<b>8</b>
<b>2.3 Metodologia do estudo comparativo</b>	<b>12</b>
<b>3. DESCRIÇÃO COMPARATIVA</b>	<b>16</b>
<b>4. RESULTADOS E DISCUSSÃO</b>	<b>24</b>
<b>5. CONCLUSÕES</b>	<b>33</b>
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>34</b>

## *Lista de figuras*

<b>Figura 1:</b> Relações internas de Baurusuchidae	5
<b>Figura 2:</b> Afloramento de onde provêm os materiais de <i>Pissarrachampsia sera</i>	6
<b>Figura 3:</b> Mapa da região do Triângulo Mineiro-MG, com a localização do afloramento	7
<b>Figura 4:</b> LPRP/USP 0051 em diferentes vistas	8
<b>Figura 5:</b> Um dos espécimes adultos descritos de <i>P. sera</i> , LPRP/USP 0018	9
<b>Figura 6:</b> Espécime adulto (LPRP/USP 0017) de <i>P. sera</i> , não descrito	10
<b>Figura 7:</b> Imagens de LPRP/USP 0018 obtidas a partir de C.T. scan	11
<b>Figura 8:</b> Região anterior do crânio e mandíbula de LPRP/USP 0018	12
<b>Figura 9:</b> Ilustração da porção anterior de LPRP/USP 0051 demonstrando como foram traçadas as retas para a determinação da angulação	14
<b>Figura 10:</b> Gráfico mostrando os valores dos ângulos encontrados para os táxons de Mesoeucrocodylia analisados	15
<b>Figura 11:</b> Ilustrações de LPRP/USP 0051	16
<b>Figura 12:</b> Fotografias mostrando detalhes de LPRP/USP 0051	17
<b>Figura 13:</b> Região sinfiseal da mandíbula de <i>Baurusuchus salgadoensis</i>	19
<b>Figura 14:</b> Região sinfiseal da mandíbula de <i>Baurusuchus pachecoi</i>	20
<b>Figura 15:</b> Região sinfiseal da mandíbula de <i>Stratiosuchus maxhecti</i>	21
<b>Figura 16:</b> Região sinfiseal da mandíbula de <i>Campinasuchus dinizi</i>	22
<b>Figura 17:</b> Fotografia do sétimo dente de LPRP/USP 0051 obtida a partir do estereomicroscópio	23
<b>Figura 18:</b> Filogenia simplificada de Mesoeucrocodylia, ilustrando a evolução dos alvéolos procumbentes, com a ilustração de alguns táxons analisados	24
<b>Figura 19:</b> Ilustração esquemática evidenciando a diferença da angulação entre adultos e juvenis	26
<b>Figura 20:</b> Gráfico dos valores dos ângulos pelo tamanho	27
<b>Figura 21:</b> Ilustração de dois Baurusuchidae, expondo a angulação formada entre os alvéolos e o eixo do ramo mandibular	28
<b>Figura 22:</b> Ilustração de quatro Sebecosuchia, expondo a angulação formada entre os alvéolos e o eixo do ramo mandibular	29
<b>Figura 23:</b> Ilustração de três Peirosauridae, expondo a angulação formada entre os alvéolos e o eixo do ramo mandibular	29
<b>Figura 24:</b> Ilustração de quatro "Notosuchia", expondo a angulação formada entre os alvéolos e o eixo do ramo mandibular	30
<b>Figura 25:</b> Ilustração de dois Sphagesauridae, expondo a angulação formada entre os alvéolos e o eixo do ramo mandibular	31
<b>Figura 26:</b> Fotografias de dois animais atuais com dentes procumbentes	32

## ***Lista de tabelas***

**Tabela 1:** Medida dos dentes do dentário direito, em milímetros \_\_\_\_\_ **22**

**Tabela 2:** Valores, em todos os táxons analisados, da angulação formada \_\_\_\_\_ **25**  
entre o primeiro alvéolo e o eixo longo da mandíbula, além da afinidade desses táxons, a  
determinação se o alvéolo é procumbente (ângulo maior que 140º) e se está evidente no  
fóssil

## Resumo

Expedições de coleta realizadas em Campina Verde-MG forneceram uma série de materiais fossilíferos associados à *Pissarrachampsa sera* (Crocodyliformes, Baurusuchidae). Um desses materiais, composto pela região sinfiseal e parte anterior das hemi-mandíbulas com dentes, destaca-se pelo tamanho reduzido em comparação com os demais indivíduos do táxon. Tal característica, bem como outras feições apresentadas por esse material, sugerem sua associação a um indivíduo juvenil. Neste contexto, o material apresenta uma característica que o diferencia dos demais espécimes de *P. sera*: alvéolos procumbentes na margem anterior do dentário. Tal caráter é observado em diversos táxons basais de Mesoeucrocodylia, mas sua presença ainda não havia sido estudada em um contexto filogenético, o que se torna oportuno com a descrição do espécime em questão. Neste intuito, definimos valores angulares para a presença de alvéolos procumbentes, codificando a característica em vários táxons de Mesoeucrocodylia. Posteriormente, os dados foram analisados para verificar a relação do referido caráter com os fatores discutidos (filogenia, ontogenia ou tamanho). Concluímos que, apesar da observação de padrões em alguns grupos de Mesoeucrocodylia, a presença de alvéolos procumbentes parece não estar relacionada exclusivamente a nenhum desses fatores, uma vez que não foi possível extrapolar as correlações para todos os táxons.

### **1 - Introdução**

Um pequeno afloramento de rochas cretácicas, localizado no município de Campina Verde-MG (Cretáceo Superior, Grupo Bauru), forneceu, em coletas realizadas entre 2008 e 2010, uma série de espécimes fósseis de Crocodyliformes, incluindo o material tipo do baurussuquídeo *Pissarrachampsia sera* (Montefeltro *et al.* 2011), bem como outros fósseis ainda não descritos, tentativamente associados à tal táxon. Um destes espécimes (LPRP/USP 0051), constituído da região sinfiseal e parte anterior da mandíbula com dentes, foi assumido como um juvenil, sendo alvo do presente trabalho.

Apesar da possível associação à *P. sera*, uma característica marcante diferencia LPRP/USP dos adultos de tal táxon, a presença de alvéolos procumbentes na margem anterior do dentário. Esta característica também é observada em outros táxons basais de Mesoeucrocodylia (e. g. Carvalho *et al.* 2005; Turner & Calvo, 2005; Company *et al.* 2005; Zaher *et al.* 2006; Novas *et al.* 2009), porém, até o momento, nenhum estudo analisou comparativamente essa característica em tais táxons. Além disso, a presença de alvéolos procumbentes somente no juvenil de *P. sera* sugere a investigação do provável condicionamento ontogenético dessa característica.

#### **1.1 - Geologia e paleontologia da Formação Vale do Rio do Peixe**

Na região do município de Campina Verde-MG afloram rochas da Formação Vale do Rio do Peixe, unidade estratigráfica que se depositou no contexto da Bacia Bauru (Fernandes, 2004). Com uma área de 370.000 Km<sup>2</sup>, a Bacia Bauru se distribui na região centro-sul da plataforma sul-americana, pelos estados de São Paulo, Paraná, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e Goiás, além da região nordeste do Paraguai

(Soares *et al.* 1980; Fernandes & Coimbra, 1996). Sua origem e desenvolvimento relacionam-se com a ruptura da Gondwana, durante a abertura do Atlântico Sul, e com o evento de compensação isostática posterior ao acúmulo dos derrames basálticos da Formação Serra Geral (Fernandes & Coimbra, 2000). Seus depósitos são subdivididos nos grupos Caiuá e Bauru (Fernandes & Coimbra, 1996), sendo que as rochas do Grupo Caiuá afloram majoritariamente na região ocidental da bacia, enquanto as do Grupo Bauru são mais comuns na região Oriental (Fernandes & Coimbra, 1996).

Nas mais recentes subdivisões do Grupo Bauru (Fernandes & Coimbra, 2000), este é composto pelas formações Vale do Rio do Peixe, Araçatuba, São José do Rio Preto, Presidente Prudente, Uberaba e Marília. A Formação Vale do Rio do Peixe corresponde à grande parte da Formação Adamantina na subdivisão clássica de Soares *et al.* (1980), para a qual são reconhecidas diferentes idades. Dias-Brito *et al.* (2001) apontam uma idade turoniana-santoniana com base em carófitas e ostrácodes, enquanto Gobbo-Rodrigues *et al.* (2003), baseados em ostrácodes, e Santucci & Bertini (2001), baseados na presença do gênero de saurópode *Aeolosaurus* na região de Monte Alto-SP, sugerem idade campaniana-maastrichtiana, idade também aceita por Zaher *et al.* (2006), apesar da recente contestação da associação de tal material à *Aeolosaurus* (Martinelli *et al.* 2011)

No aspecto paleontológico, a Formação Vale do Rio do Peixe apresenta um amplo registro fóssilífero de vertebrados incluindo actinopterígios, sarcopterígios, anuros, lepidossauros, testudinos, dinossauros e crocodiliformes (Gayet & Brito, 1989; Candeiro, 2005), sendo que o registro dos Crocodyliformes configura-se como um dos mais diversos do Cretáceo em escala global (Candeiro & Martinelli, 2006). São seis os representantes de Baurusuchidae descritos até o momento – *Baurusuchus pachecoi*

Price, 1945; *B. salgadoensis* Carvalho *et al.* 2005; *B. albertoi* Nascimento & Zaher, 2010; *Stratiosuchus maxhechti* Campos *et al.* 2001; *Campinasuchus dinizi* Carvalho *et al.* 2011; e *Pissarrachampsia sera* Montefeltro *et al.* 2011 – o que representa a maior diversidade conhecida do grupo em uma única unidade estratigráfica.

### **1.2 – Relações filogenéticas de Baurusuchidae**

Baurusuchidae é um clado de Crocodyliformes reconhecido pela morfologia discrepante de seus membros. O grupo foi originalmente proposto por Price (1945) contendo unicamente *Baurusuchus pachecoi*, descrito em tal trabalho e proveniente do município de Paulo de Faria-SP. Devido a sua condição única e bom estado de preservação, *B. pachecoi* é componente ubíquo das filogenias de Crocodyliformes, possuindo papel central na interpretação dos padrões evolutivos e biogeográficos de crocodiliformes basais (Turner, 2004; Montefeltro *et al.* 2011). A maioria das hipóteses filogenéticas posiciona Baurusuchidae em Ziphosuchia (*sensu* Ortega *et al.* 2000)/Notosuchia (*sensu* Sereno *et al.* 2001); grupo muitas vezes dividido, em um contexto não filogenético, em Sebecosuchia e “Notosuchia” (Gasparini, 1971), estando Baurusuchidae inserido no primeiro grupo (Ortega *et al.* 2000; Pol, 2003; Sereno *et al.* 2003; Pol & Norell, 2004; Gasparini *et al.* 2005; Pol & Apesteguia, 2005; Zaher *et al.* 2006).

Com o recente desenvolvimento dos estudos acerca do grupo, outras espécies de baurussuquídeos foram descritas, mas revisões recentes restringem a abrangência do mesmo ao Cretáceo do Brasil e da Argentina (Turner & Calvo, 2005; Larsson & Sues, 2007; Sereno & Larsson, 2009; Montefeltro *et al.* 2011). Além das já mencionadas espécies da Formação Vale do Rio do Peixe, são também incluídas no grupo duas formas do Cretáceo da Argentina, *Cynodontosuchus rothi*

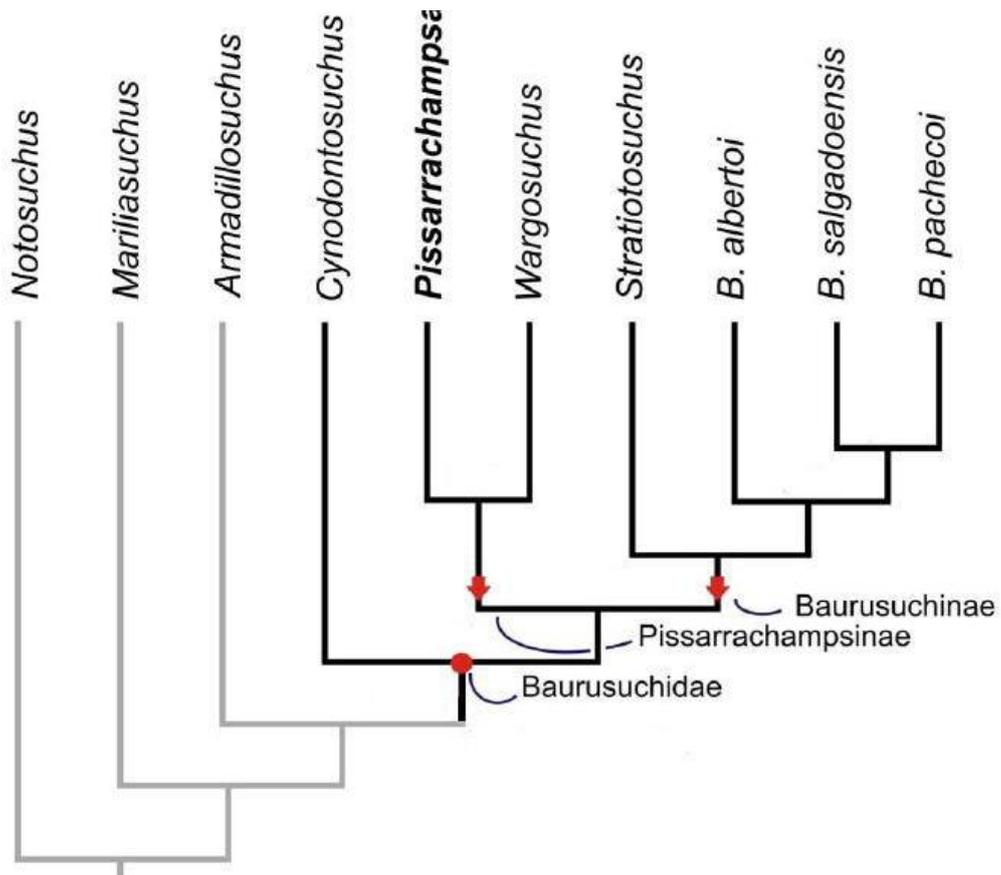
(Woodward, 1896) e *Wargosuchus australis* (Martinelli & Pais, 2008). *Cynodontosuchus rothi*, merece destaque, pois, assim como o espécime aqui descrito, também pode se tratar de um juvenil (Gasparini, 1972; 1981).

Os táxons atualmente incluídos em Baurusuchidae compartilham um conjunto único de características anatômicas incluindo rostro comprimido lateralmente, ausência de fenestra antorbital, entalhe no rostro para encaixe dos dentes caniniformes do dentário, aproximação mediana dos pré-frontais, barra palatina bem desenvolvida, ectopterigóides participando das margens da abertura das coanas, quadratojugal se estendendo dorsalmente (fazendo contato com grande parte da porção pós-orbital da barra pós-orbital), quadrados verticalizados, dentição com tendência a redução extrema (especialmente na maxila) e dentes zifodontes (Price, 1945; Prasad & Lapparent de Broin, 2002; Carvalho *et al.*, 2005; Turner & Calvo, 2005; Martinelli & Pais, 2008; Montefeltro *et al.* 2011). Ademais, foram propostas recentemente duas subfamílias de Baurusuchidae: Baurusuchinae e Pissarrachampsinae (Montefeltro *et al.* 2011 – Figura 1).

### **1.3 - Hipóteses**

Em ciências históricas, diferentemente das experimentais, são formuladas diversas hipóteses (ao invés de somente uma), sendo que, baseado nas evidências posteriores, uma delas será mais aceita (Cleland, 2001; 2002). Assim, nesse trabalho, formulamos as hipóteses de que a presença de alvéolos procumbentes nos táxons de Crocodyliformes estaria relacionada à:

- **Hipótese 1:** Filogenia
- **Hipótese 2:** Ontogenia
- **Hipótese 3:** Tamanho



**Figura 1.** Relações internas de Baurusuchidae. Modificado de Montefeltro *et al.* (2011).

#### 1.4 - Objetivos

O objetivo primário do presente trabalho é a descrição do material fóssilífero (LPRP/USP 0051) encontrado em Campina Verde e associado à Baurusuchidae. Esse estudo também objetivou investigar se a presença de alvéolos procumbentes nos táxons de Mesoeucrocodylia poderia estar relacionada à filogenia, ontogenia ou tamanho.

## **2 - Material e métodos**

### **2.1 - Local da coleta**

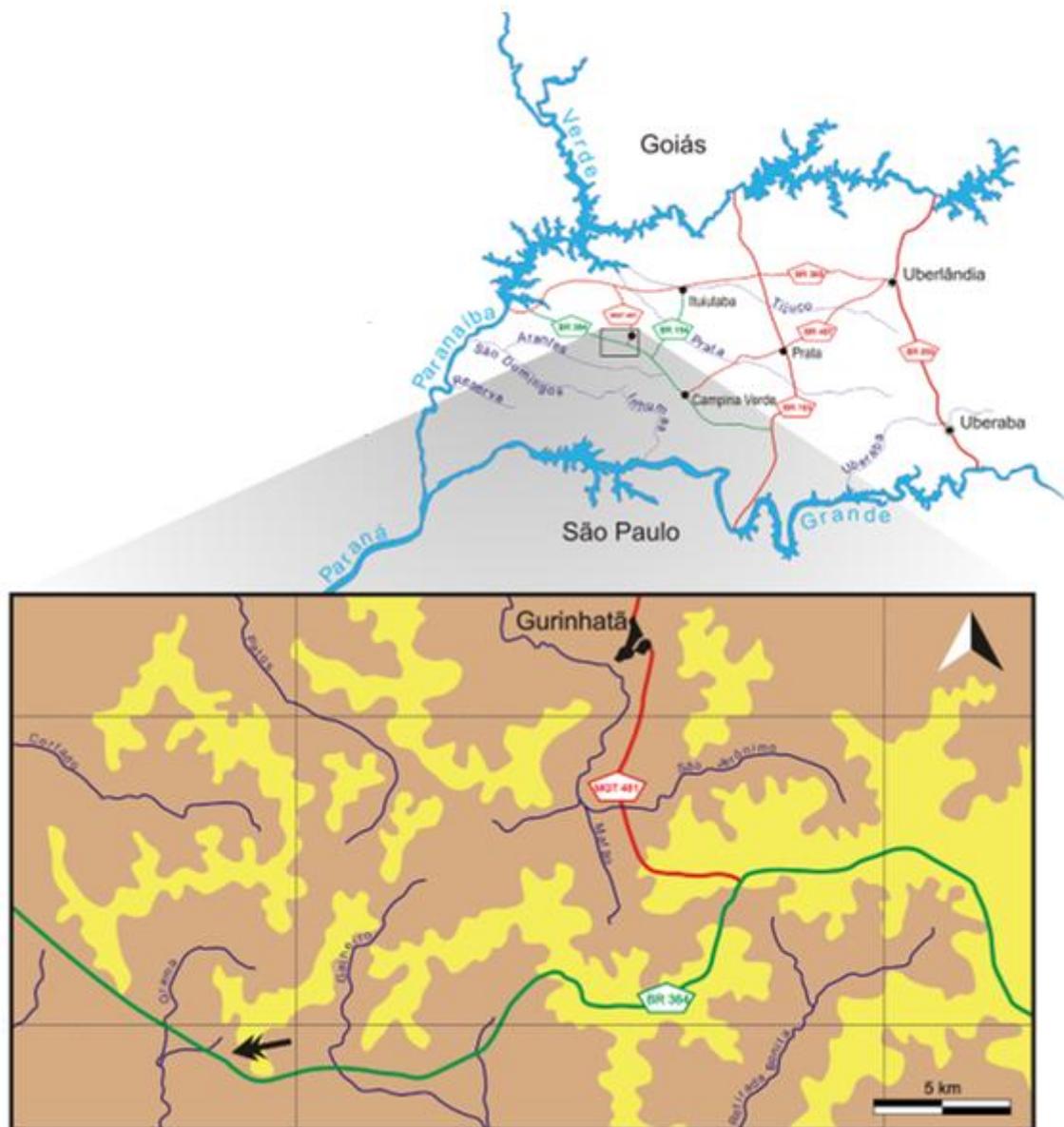
O material de estudo do presente trabalho foi coletado pela equipe do Laboratório de Paleontologia da FFCLRP-USP entre os dias 22 e 29 de julho de 2009, em um afloramento (Figura 2) situado na Fazenda Inhaúmas-Arantes (19°20'41.8" S; 49°55'12,9" O – Figura 3), às margens do quilômetro 120,7 da rodovia BR-364, em Campina Verde-MG (Cretáceo Superior, Formação Vale do Rio do Peixe, Grupo Bauru).



**Figura 2.** Afloramento, em Campina Verde-MG, de onde provêm todos os espécimes conhecidos associados à *Pissarrachampsia sera*, incluindo o material tipo e LPRP/USP 0051.

Estudos geológicos sugerem a inclusão das rochas do afloramento no contexto da Formação Vale do Rio do Peixe. Este inclui arenitos médios a finos, muitas vezes inseridos em uma matriz pelítica e com alguns níveis portando estratificações cruzadas (Fernandes & Coimbra, 2000). Tais características indicariam depósitos de fluxos gravitacionais com contribuição eólica (Fernandes

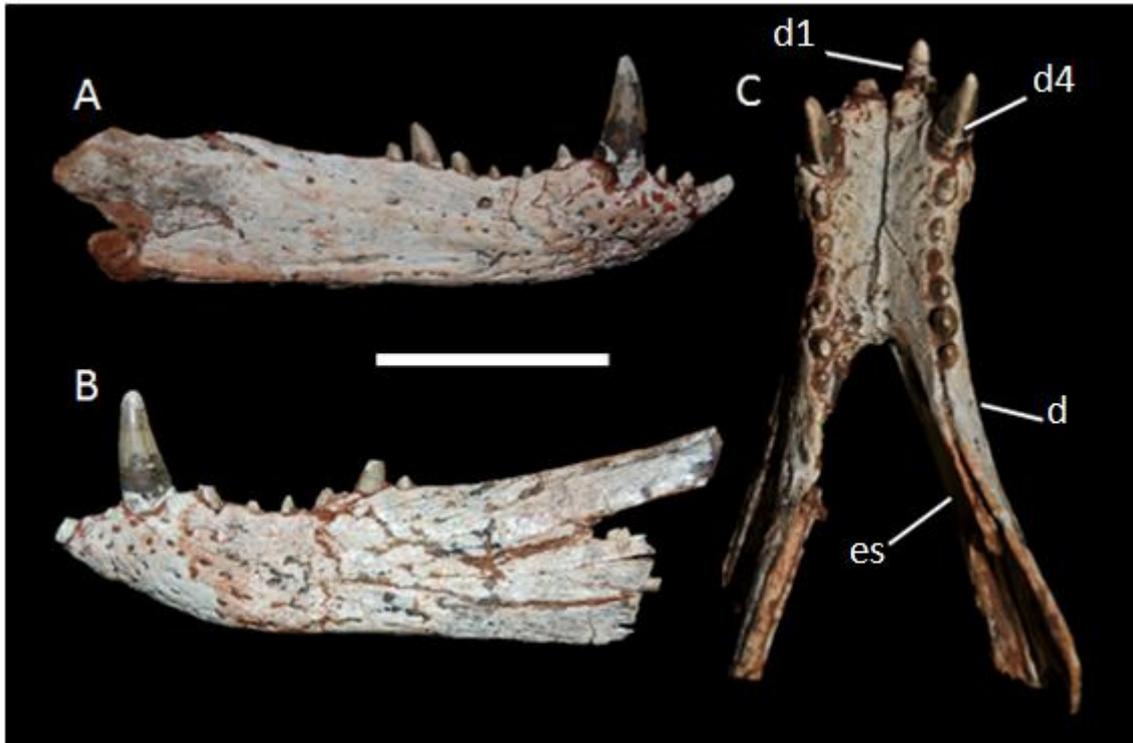
& Coimbra, 2000). Adicionalmente, este afloramento encontra-se em um baixo bordejado por altos estruturais com sedimentos calcários pertencentes à Formação Marília.



**Figura 3.** Mapa do estado da região do Triângulo Mineiro, estado de Minas Gerais. Acima, localização do município de Campina Verde na região (retângulo). Abaixo, localização (seta) do afloramento ( $19^{\circ}20'41.8''$  S;  $49^{\circ}55'12,9''$  O). Modificado de Montefeltro *et al.* (2011).

***2.2 - Material***

O espécime estudado neste trabalho (LPRP/USP 0051) é composto pela região sínfiseal e parte anterior da mandíbula com dentes (Figura 4).

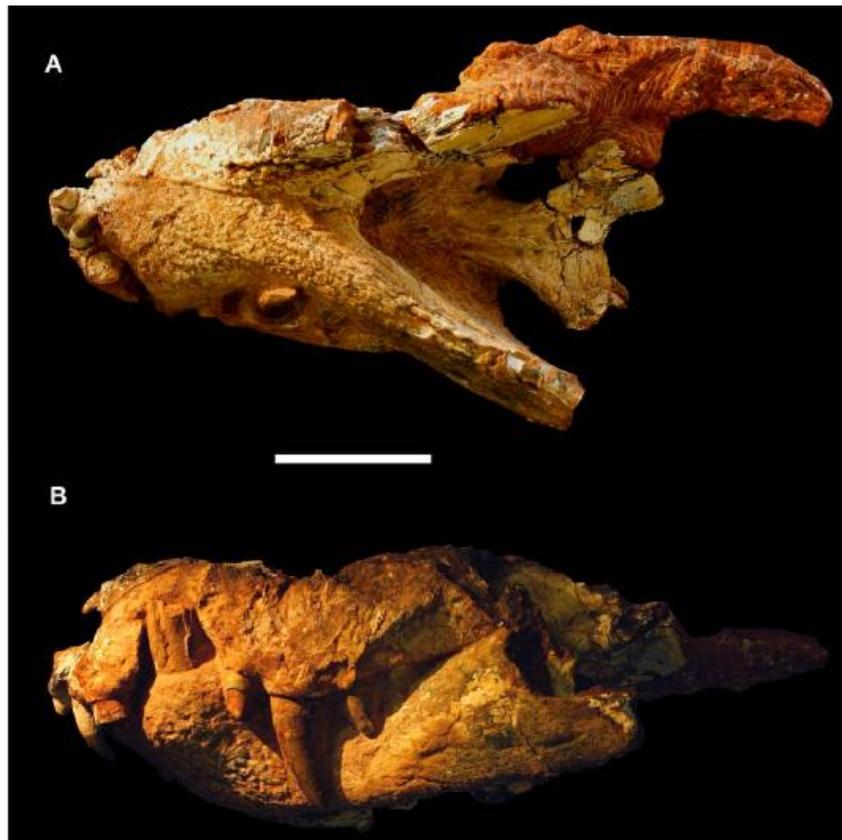


**Figura 4.** Hemi-mandíbulas de LPRP/USP 0051. A) vista lateral direita; B) vista lateral esquerda; C) vista oclusal. Legenda: d, dentário; d1, primeiro dente do dentário; d4, quarto dente do dentário; es, esplenial. Barra de escala = 5 cm.

A presença de uma série de características permite associar esse espécime à Baurusuchidae. Entre estas estão algumas tratadas como diagnósticas para Baurusuchidae (Montefeltro *et al.* 2011): carenas dentárias medial e distal serrilhadas; forame *intramandibularis oralis* grande (“slot-like”); margem anterodorsal da sínfise mandibular formando, em vista lateral, um ângulo de aproximadamente 45° com o eixo do ramo mandibular; e presença de depressões posteroventrais na sínfise mandibular. Adicionalmente, outras características encontradas, apesar de não diagnósticas para Baurusuchidae, podem reforçar a afinidade ao grupo, tais como a dentição zifodonte, o número de dentes de cada

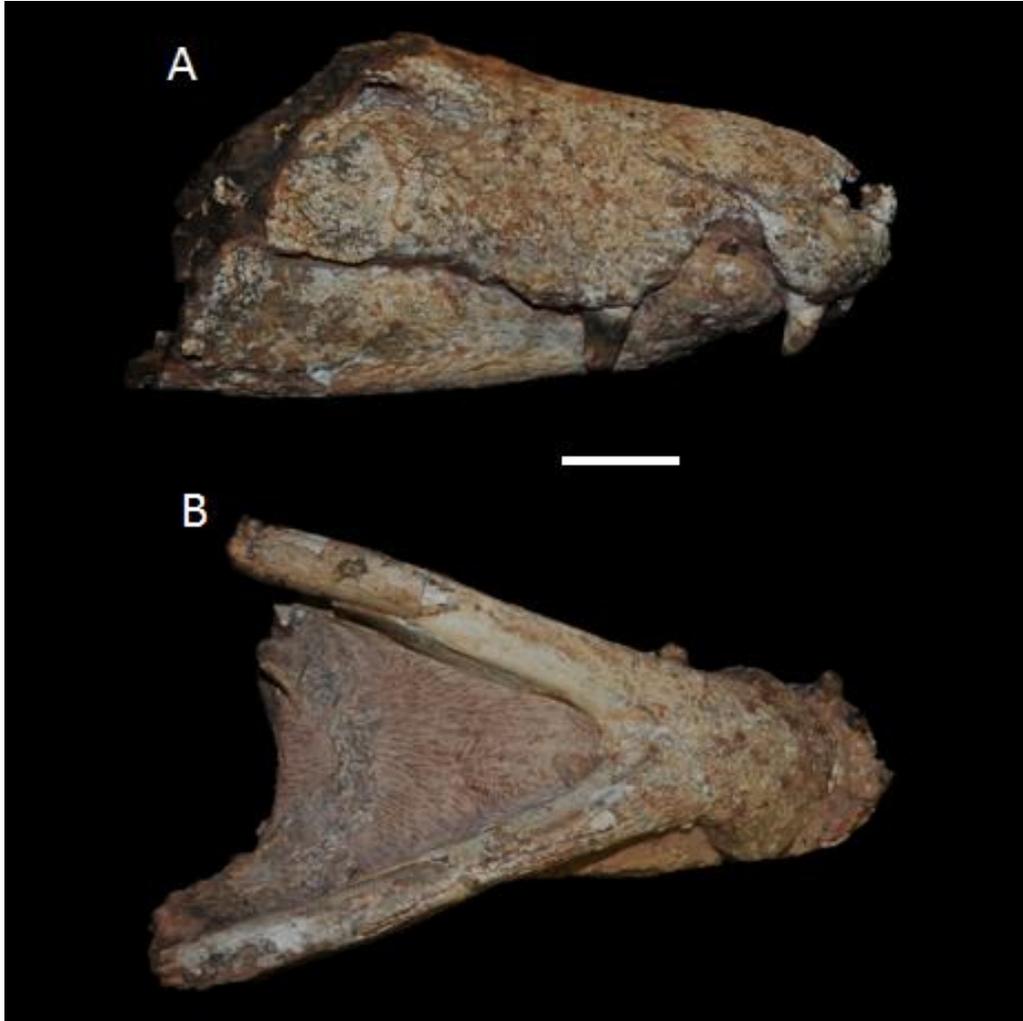
dentário igual a dez, a grande extensão da sínfise mandibular e a orientação sigmoidal das fileiras de dentes.

Associamos então, por topotipia, este espécime à *Pissarrachampsia sera* Montefeltro *et al.* (2011), uma vez que o relativamente pequeno afloramento onde foi coletado trata-se de uma assembléia monotípica, tendo fornecido vários materiais associados unicamente a esse táxon. Entre eles estão: os dois crânios descritos inicialmente para a proposição do táxon (LPRP/USP 0019; LPRP/USP 0018 - Figura 5); a porção rostral de outro crânio, de um adulto (LPRP/USP 0017 - Figura 6); e um crânio completo, ainda em preparação, de um juvenil (LPRP/USP 0049).



**Figura 5.** Um dos espécimes adultos descritos referidos à *P. sera*, LPRP/USP 0018. A) vista ventral; B) vista lateral esquerda. Barra de escala = 5 cm. Retirado de Montefeltro *et al.* (2011).

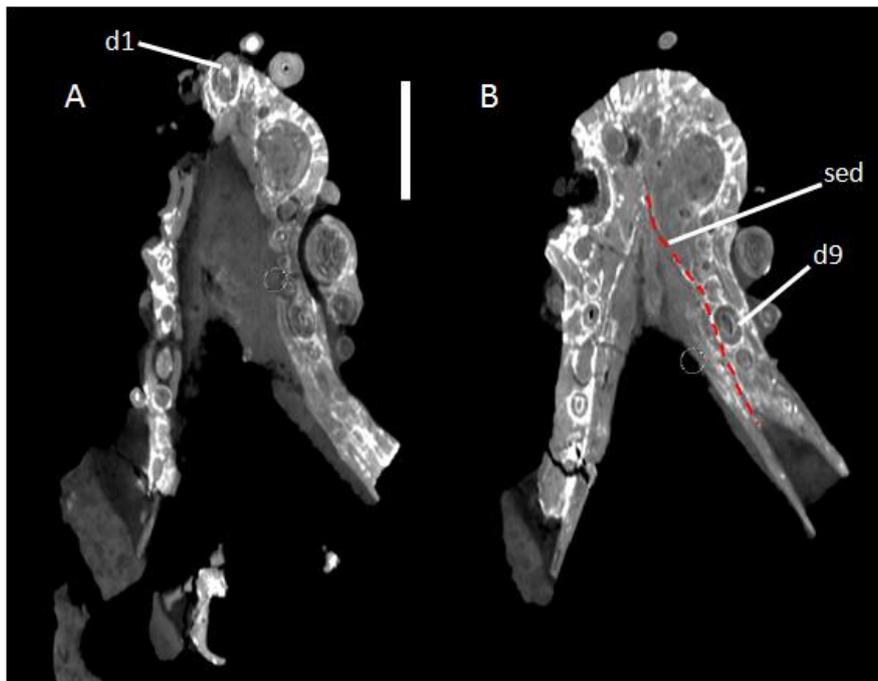
Por fim, assumimos LPRP/USP 0051 como um indivíduo juvenil, principalmente por ser sensivelmente menor que os demais espécimes referidos a esse táxon (Figuras 5 e 6).



**Figura 6.** Espécime adulto (LPRP/USP 0017) associado à *P. sera*, ainda não descrito. A) vista lateral direita; B) vista ventral. Barra de escala = 5 cm.

Além do tamanho, outras características distinguem LPRP/USP 0051 dos espécimes adultos de *P. sera*. A mais evidente, e norteadora deste trabalho, é a presença de alvéolos procumbentes na margem anterior do dentário. A angulação formada entre o alvéolo do primeiro dente do dentário e o eixo longo da mandíbula, em vista lateral, é de aproximadamente  $148^\circ$  em LPRP/USP 0051. Por sua vez, nos dois rostros mais bem preservados de adultos (LPRP/USP 0018 e LPRP/USP 0017), a

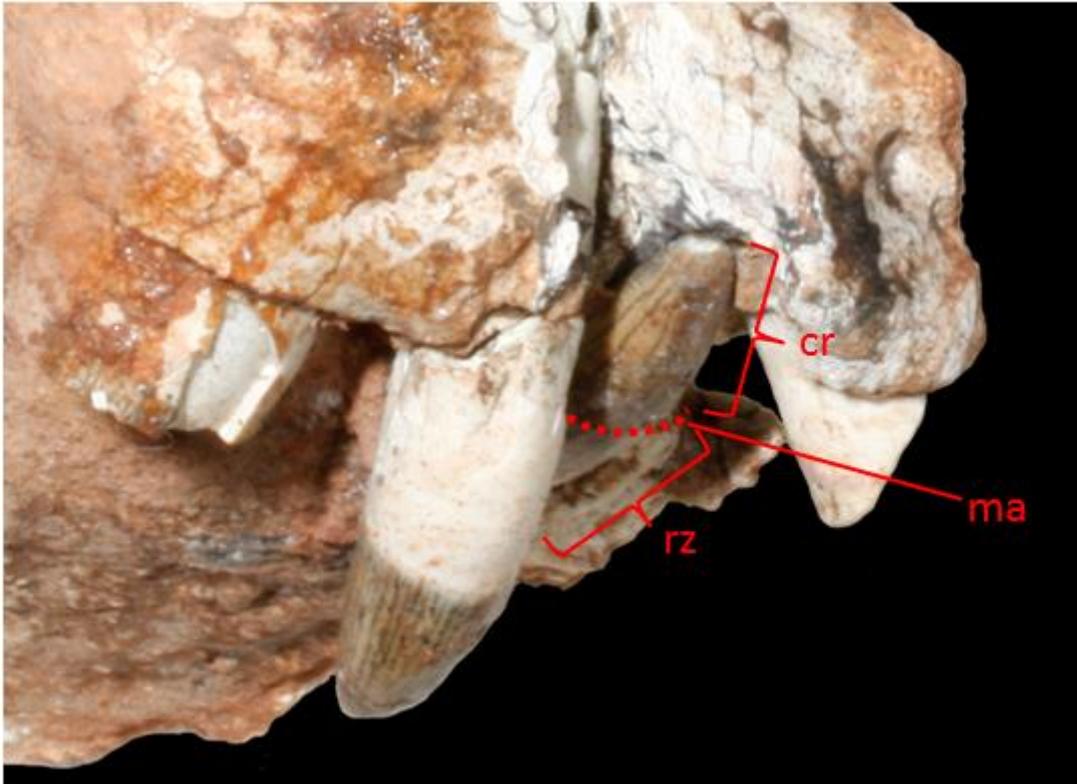
mandíbula se encontra adpressa, impossibilitando a observação superficial de tal angulação. Porém, com as imagens obtidas a partir da tomografia computadorizada (C.T. scan - *vide* Metodologia) foi possível observar que os alvéolos não são procumbentes neste espécime (Figura 7). Além disso, apesar de a margem do alvéolo do primeiro dente do dentário de LPRP/USP 0018 estar quebrada, é possível observar (Figura 8) que este dente não procumbente.



**Figura 7.** Imagens de LPRP/USP 0018 obtidas a partir da tomografia computadorizada. A) vista oclusal, que permite identificar o primeiro alvéolo, não procumbente; B) Vista oclusal, que permite a observação da extensão da sínfise mandibular e da sutura esplenial-dentário. Legenda: d1, primeiro dente do dentário; d9, nono dente do dentário; sed, sutura esplenial-dentário. Barra de escala = 5 cm. Imagens cedidas por Felipe C. Montefeltro.

Adicionalmente, é possível inferir diferentes estágios ontogenéticos para os espécimes a partir da identificação de ornamentações. Em LPRP/USP 0051 (Figura 4), é observado um maior número de “pits” (escavações) nos ossos, porém, nos adultos (Figuras 5 e 6), devido ao maior número de ciclos de reabsorção, existem mais ornamentações, que dificultam a observação dos “pits” (Mook, 1921; Barry, 1957; Buffrénil, 1982; Hill *et al.* 2003). Por fim, outra característica que difere o

juvenil dos adultos é a posição do forame *intramandibularis oralis* em relação à sínfise mandibular, diferença essa melhor detalhada adiante.



**Figura 8.** Região anterior do crânio e mandíbula de LPRP/USP 0018. A margem do alvéolo do primeiro dente do dentário (ma) está quebrada, e este não é procumbente. Legenda: cr, coroa; ma, margem do alvéolo do primeiro dente do dentário; rz, raiz.

### 2.3 – Metodologia do estudo comparativo

A metodologia aplicada para a análise dos padrões de “procumbência” dental em Crocodyliformes teve como etapa inicial a definição dos táxons a serem analisados. O maior número de táxons possível foi incluído na análise (*vide* Tabela 2, Resultados e Discussão), sendo que, com base no conhecimento atual da posição filogenética de *Pissarrachampsia sera* e Baurusuchidae, foi dado maior enfoque aos Mesoeucrocodylia basais. O critério de seleção dos táxons foi estabelecido a partir da disponibilidade de: (1) figuras mais informativas na literatura ou (2) fotografias

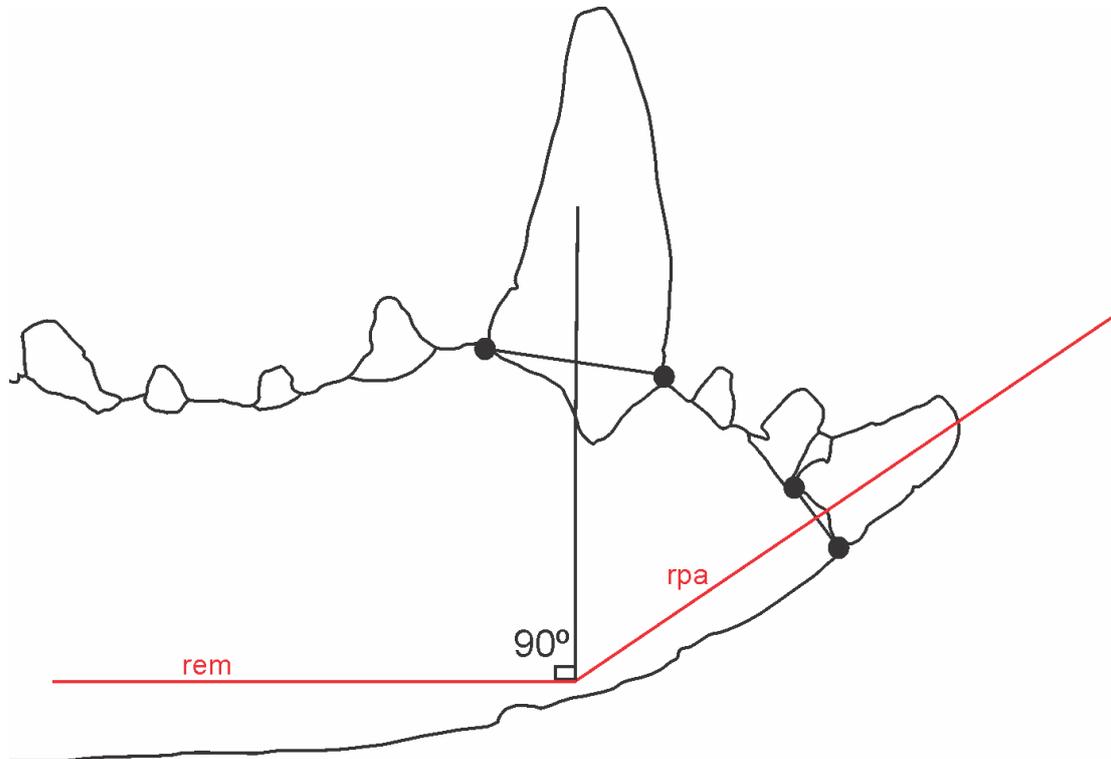
cedidas pelos pós-graduandos Felipe C. Montefeltro e Mário Bronzati Filho. A maioria das espécies foi analisada com base nas fotografias.

Uma exceção foi LPRP/USP 0018 (*Pissarrachampsa sera*), analisado com base no próprio material e a partir de imagens geradas por tomografia computadorizada. As imagens de tomografia computadorizada foram tomadas na Central de Diagnóstico de Ribeirão Preto (CEDIRP), a partir de um tomógrafo médico (GE® LightSpeed VCT 64), com secções transversais de 1 mm. As imagens foram, então, reconstruídas e analisadas através do software Visage Imaging Amira v5.3.3.

Posteriormente, foi determinado quais táxons possuíam alvéolos procumbentes, pois, apesar de muito citada na literatura, a característica “alvéolos procumbentes” ou “dentes procumbentes” nunca havia sido definida de modo preciso. Assim, buscamos estabelecer tal definição, a partir da medição do ângulo formado entre o alvéolo do primeiro dente do dentário e o eixo longo da mandíbula. Optou-se por utilizar a angulação do primeiro alvéolo, em detrimento daquela do primeiro dente, para eliminar a influência da curvatura presente em alguns dentes. Além disso, a escolha dos alvéolos para determinar a angulação também permitiu aumentar o número de táxons amostrados, dada a alta incidência de materiais fósseis sem dentes preservados.

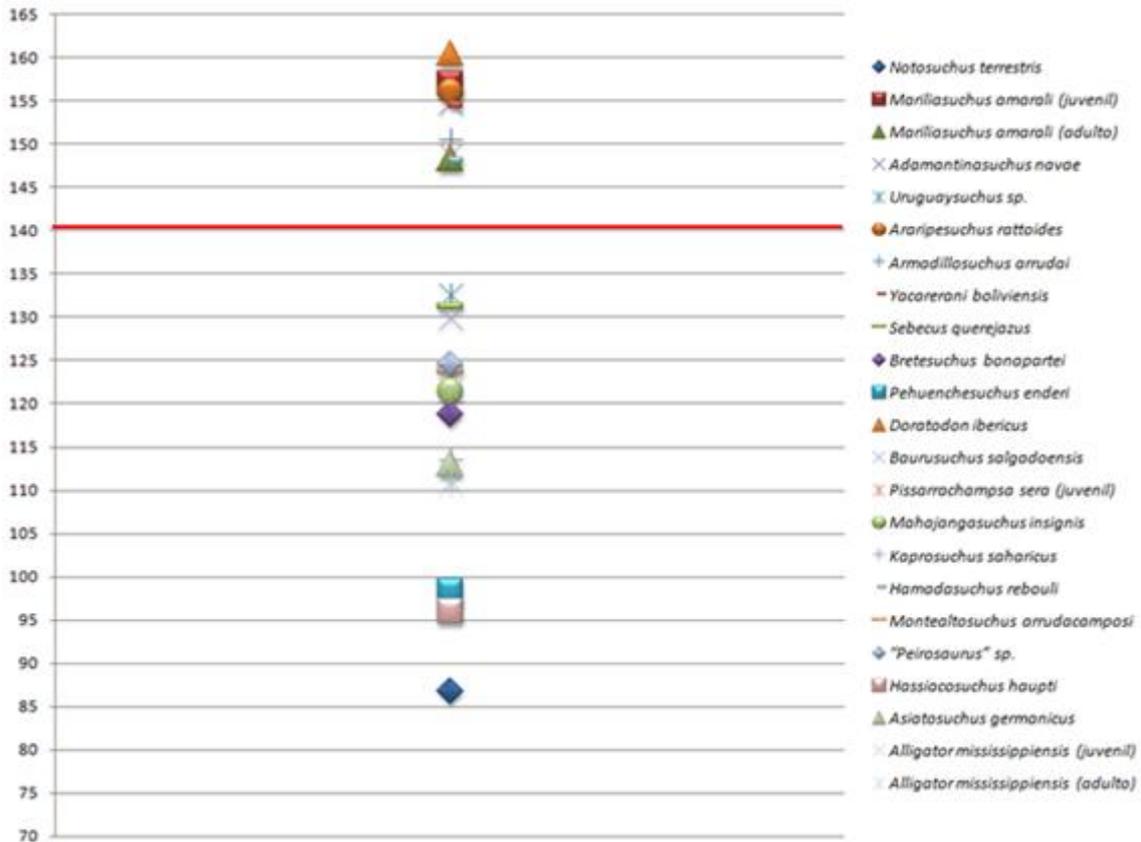
Para a obtenção das angulações, foi utilizado o software CorelDraw®X5, com o auxílio da ferramenta “Dimensão angular”, que calcula o ângulo formado entre duas retas. No caso, uma das retas representa a inclinação do primeiro alvéolo e foi traçada no ponto médio de uma outra reta formada entre os dois extremos do alvéolo do primeiro dente do dentário, perpendicularmente a esta (Figura 9). Já a outra reta, representa a extensão do eixo mandibular e foi traçada

perpendicularmente a reta do eixo do quarto dente do dentário, por sua vez traçada no ponto médio da reta formada entre os dois extremos (anterior e posterior) do alvéolo desse dente (Figura 9). Tais retas e pontos foram determinados em vista lateral estrita.



**Figura 9.** Ilustração da porção anterior de LPRP/USP 0051, demonstrando como foram traçadas as retas a partir das quais foi determinada a angulação do alvéolo do primeiro dente do dentário. A reta da inclinação do primeiro alvéolo (rpa) foi traçada perpendicularmente àquela que une os dois pontos extremos do alvéolo do primeiro dente. Já a reta que representa a extensão do eixo longo da mandíbula (rem), foi traçada perpendicularmente à reta que representa o eixo do quarto dente do dentário, por sua vez traçada no ponto médio da reta formada entre os pontos extremos do alvéolo desse dente.

Após medir todos os táxons pré-definidos, foi possível determinar o ângulo limite para se determinar o caráter “alvéolos procumbentes na margem anterior do dentário”. Para isso, distribuímos (Figura 10) os valores obtidos e observamos uma lacuna na faixa entre  $135^{\circ}$  e  $145^{\circ}$ , aproximadamente. Deste modo, determinamos um limite para essa angulação, estabelecendo que alvéolos procumbentes seriam aqueles formando angulação maior que  $140^{\circ}$ .



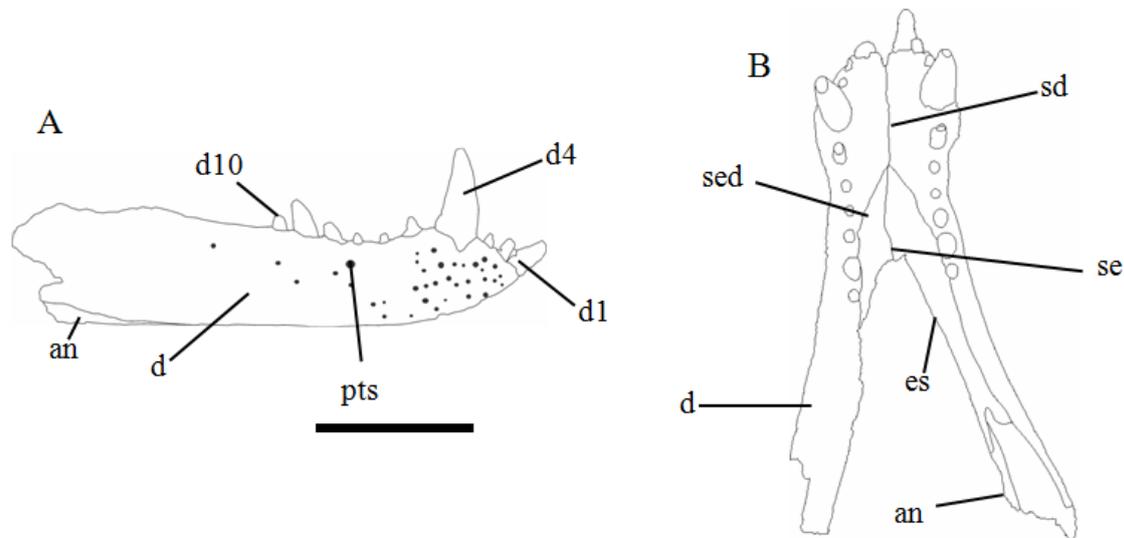
**Figura 10.** Gráfico mostrando os valores dos ângulos encontrados para os táxons de Mesoeucrocodylia analisados. Eixo Y: valores, em graus, da angulação entre o primeiro alvéolo e o eixo longo da mandíbula. Cada símbolo representa um táxon. A linha vermelha mostra o valor limite (140°), acima do qual os alvéolos foram considerados procumbentes.

Consideramos como não possuindo alvéolos procumbentes os táxons com mandíbula em oclusão em que os primeiros dentes da pré-maxila estão muito próximos do dentário. Em LPRP/USP 0018, a angulação não pode ser calculada, porém, este não possui dentes procumbentes (Figura 8). Para o caso de materiais fragmentários, o diagnóstico para a presença de alvéolos procumbentes foi dado pela observação de dentes próximos ao primeiro alvéolo.

Após a determinação de quais táxons possuem alvéolos procumbentes, os dados foram tentativamente relacionados à filogenia. Para tal, foi realizada a otimização dos estados do caráter (Fitch, 1971) com base em hipóteses filogenéticas propostas recentemente para Mesoeucrocodylia basais (Serenó & Larsson, 2009; Turner & Sertich, 2010).

### **3 – Descrição comparativa**

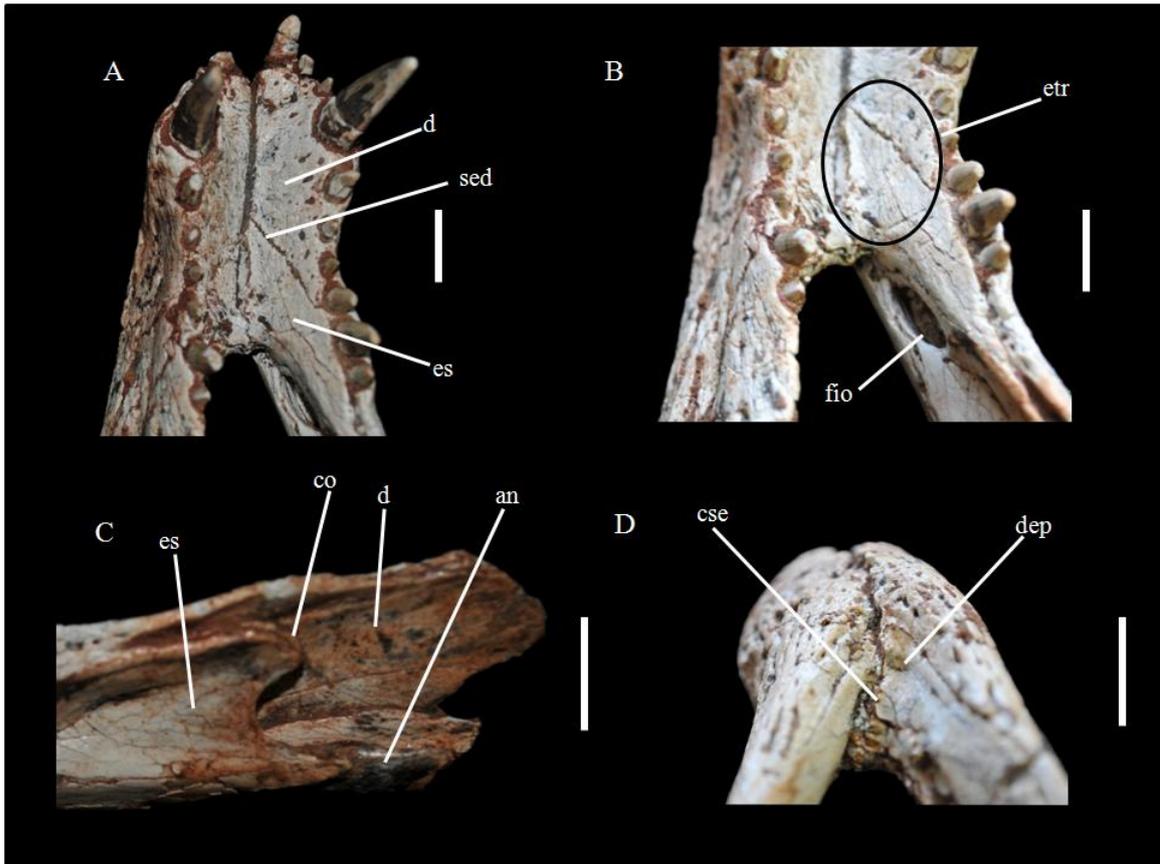
As duas hemi-mandíbulas apresentam os dentários praticamente completos (Figura 11), além das porções anteriores dos espleniais e dos angulares (Figuras 11 - 12) e uma pequena porção do coronóide (Figura 12C), bem como os dez dentes em cada dentário preservados nos respectivos alvéolos.



**Figura 11.** Ilustrações de LPRP/USP 0051. A) vista lateral direita; B) vista oclusal. Legenda: an, angular; d, dentário; d1, primeiro dente do dentário; d4, quarto dente do dentário; d10, décimo dente do dentário; es, esplenial; pts, “pits” ou escavações; se, sutura esplenial-esplenial; sed, sutura esplenial-dentário; sd, sutura dentário-dentário. Barra de escala = 5 cm.

Em vista lateral (Figura 11A), o dentário, na sua margem ventral, se estende anteriormente em uma linha praticamente horizontal, até a altura do quinto dente. Nesta região, inicia uma ascensão, formando um ângulo de aproximadamente 45° entre a margem anteroventral da porção terminal do dentário e o longo das hemi-mandíbulas. A margem dorsal, em vista lateral, possui ondulações que acompanham a posição dos dentes. Já na margem dorsal do dentário, da altura do primeiro ao quarto dente esta se estende anteriormente, também formando um ângulo de aproximadamente 45° formado com o eixo mandibular. Na altura do quarto dente há uma depressão, relacionada ao maior tamanho desse em relação

aos demais. Posteriormente ao quarto dente em diante, a margem dorsal do dentário segue em ligeira ascensão até a porção mais posterior da mandíbula. Ambos os dentários, nas porções mais posteriores de cada ramo, estão incompletos pouco antes de onde se iniciaria a fenestra mandibular.



**Figura 12.** Fotografias mostrando detalhes de LPRP/USP 0051. A) Sínfise mandibular, em vista oclusal; B) Detalhe da sínfise, em vista oclusal, para observação do forame *intramandibularis oralis* e das estrias na sínfise; C) Porção posterior do ramo direito da mandíbula, em vista medial; D) Sínfise mandibular, em vista posteroventral. Legenda: an, angular; ces, crista da sutura esplenial-esplenial; co, coronóide; d, dentário; dep, depressões na sínfise; es, esplenial; etr, estrias longitudinais na região sinfiseal do esplenial; fio, forame *intramandibularis oralis*; sed, sutura esplenial-dentário. Barra de escala = 2 cm.

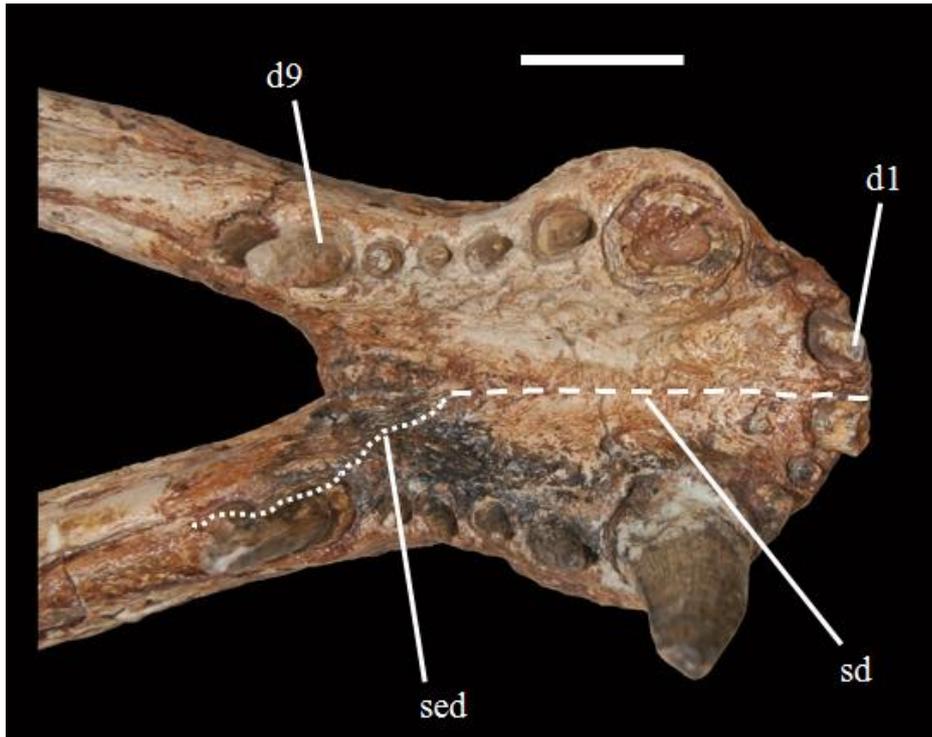
Nos adultos de *P. sera*, é possível observar, em vista ventral (Figuras 5 e 6), uma expansão latero-medial do dentário, que envolve externamente o quarto dente, que é mais desenvolvida se comparada com o juvenil de *P. sera*. Essa observação está de acordo com o aumento em tamanho dos caniniformes ao longo

da ontogenia de Crocodyliformes, sendo a diferenciação entre caniniformes e os demais dentes menos marcada em juvenis (Mook, 1921; Lecuona & Pol, 2008; Montefeltro *et al.* 2011). Esse aumento no tamanho dos dentes durante o desenvolvimento também pode ser observado com base no entalhe, no dentário, para o encaixe do terceiro dente da pré-maxila. Nos adultos de *P. sera* esse entalhe é mais desenvolvido que no juvenil.

Com relação ao esplenial, é possível notar, em vista medial (Figura 12C), que em ambas hemi-mandíbulas, apenas uma pequena porção postero-dorsal não está preservada. Também em vista medial da porção posterior da hemi-mandíbula direita, nota-se uma concavidade voltada posteriormente, onde provavelmente se articulava o restante do coronóide (Figura 12C). Somente uma pequena porção do coronóide direito está presente, observado entre o esplenial e o dentário (Figura 12C). Por fim, somente uma pequena porção anterior do angular é observada em vista medial (Figura 12C), em ambas as hemi-mandíbulas, sendo também visível em vista lateral na hemi-mandíbula direita (Figura 11A).

Já em relação às escavações (“pits”) encontradas, é possível notar, em vista lateral (Figura 4A–B, 11A), que estas estão mais concentradas na porção anterior do dentário, e diminuem em número ao longo dos ramos mandibulares.

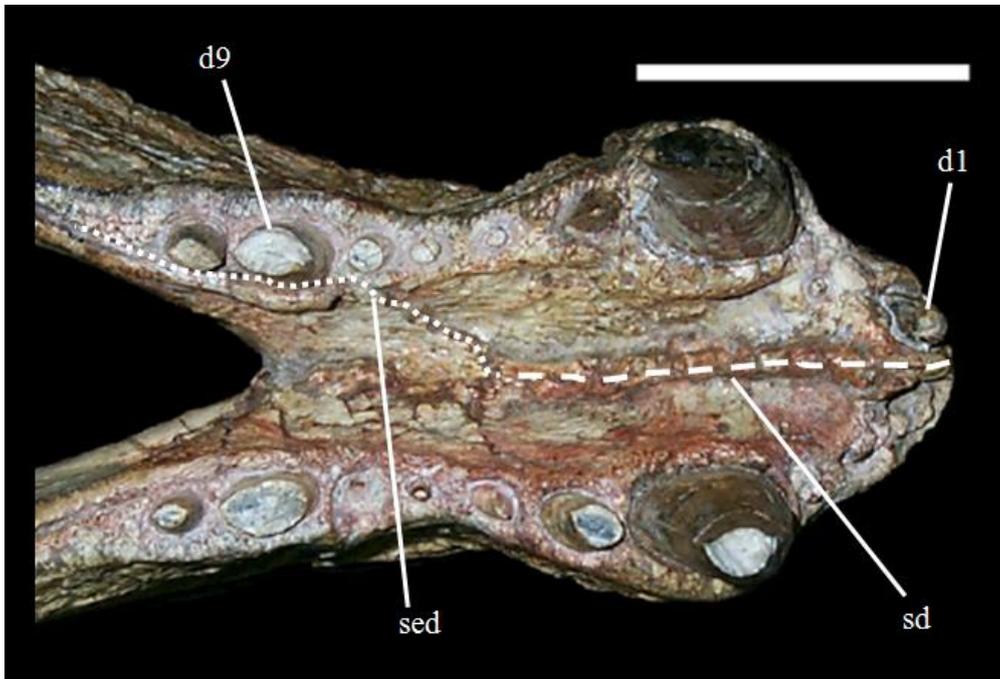
No que concerne à sínfise mandibular, composta em grande parte pelos dentários, esta se estende posteriormente até a altura do nono dente (Figura 12A), condição também observada nos adultos de *P. sera* (Figura 7). Em *Baurusuchus salgadoensis*, a sínfise também se estende posteriormente à altura do nono dente (Figura 13), mesma condição observada em *Baurusuchus pachecoi* (Figura 14), *Stratiotosuchus maxhechti* (Figura 15) e *Campinasuchus dinizi* (Figura 16).



**Figura 13.** Regi3o sinfiseal da mandbula de *Baurusuchus salgadoensis* (MPMA 62-0001-02), em vista oclusal. Legenda: d1, primeiro dente do dent3rio; d9, nono dente do dent3rio; sed, sutura esplenial-dent3rio; sd, sutura dent3rio-dent3rio. Barra de escala = 5 cm. Fotografia cedida por Felipe C. Montefeltro.

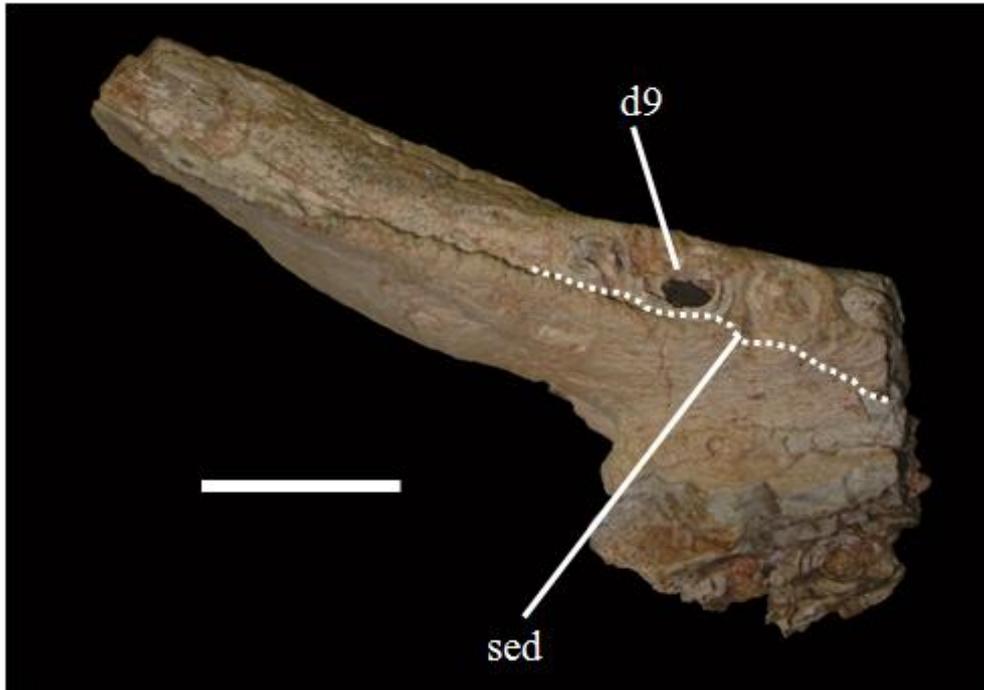
Os espleniais t3m comp3em a s3nfise mandibular, sendo que a sutura esplenial-dent3rio em LPRP/USP 0051, em vista oclusal (Figura 12B), se inicia anteriormente na altura do sexto dente e forma as margens dos alvéolos do oitavo ao d3cimo dente, mesma condi33o encontrada em *B. pachecoi* (Figura 14). Nos adultos de *P. sera*, a condi33o 3 diferente, sendo que a sutura se inicia na altura do quarto dente e come3a a fazer parte das margens dos alvéolos a partir do s3timo dente (Figura 7). Por3m, as imagens obtidas a partir C.T. scan podem mostrar a sutura em um n3vel mais profundo e n3o na superf3cie dorsal da s3nfise, o que pode ter gerado tal diferen3a. Em *C. dinizi*, assim como em *B. pachecoi* e no juvenil de *P. sera*, a sutura se inicia na altura do sexto dente, mas s3 faz parte da margem dos alvéolos dos dois 3ltimos dentes (Figura 16). J3 em *B. salgadoensis*, a sutura se inicia na altura do s3timo dente e t3m s3 faz parte das margens dos alvéolos

dos dois últimos dentes (Figura 13). Por fim, em *S. maxhecti* não é possível observar onde a sutura se inicia, mas nota-se que esta forma a margem dos três últimos dentes (Figura 15).



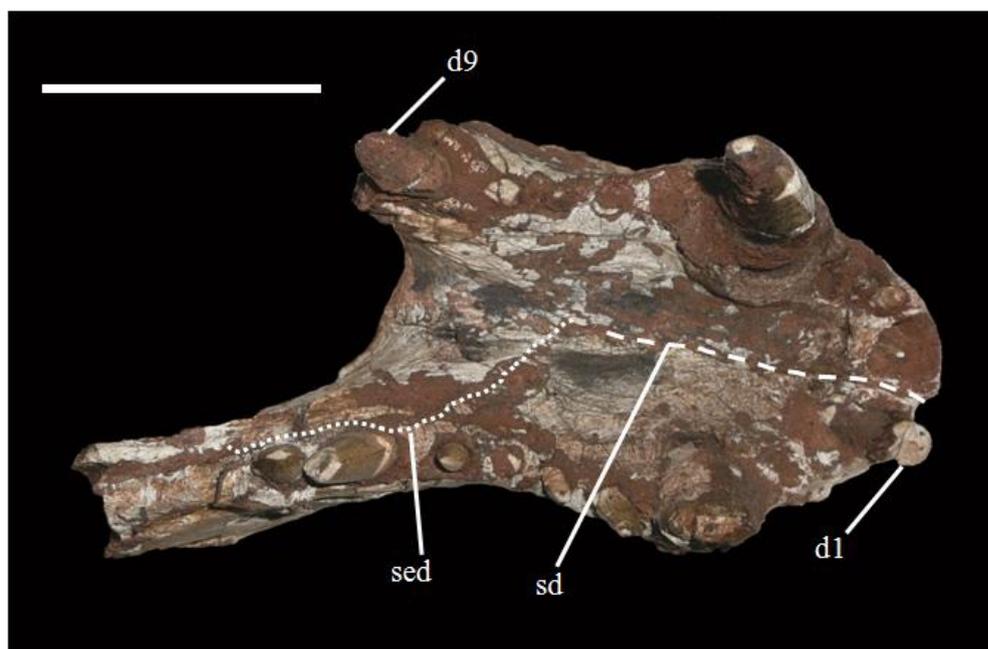
**Figura 14.** Região sinfiseal da mandíbula de *Baurusuchus pachecoi* (DGM 299-R), em vista oclusal. Legenda: d1, primeiro dente do dentário; d9, nono dente do dentário; sed, sutura esplenial-dentária; sd, sutura dentário-dentário. Barra de escala = 5 cm. Modificado de Riff & Kellner (2001).

Em vista oclusal (Figura 12B), LPRP/USP 0051 apresenta estrias longitudinais na região sinfiseal do esplenial, que se estendem anteriormente até o dentário. Tal condição também é encontrada em *B. salgadoensis* (Figura 13). Já na porção posterior da sínfise, em LPRP/USP 0051, é possível observar a sutura entre os espleniais formando uma crista (Figura 12D), condição essa presente em outros “Notosuchia”, como *Mariliasuchus amarali* (Montefeltro *et al.* 2011), *Baurusuchus pachecoi* (Figura 14), *Stratiosuchus maxhecti* (Figura 15) e *Campinasuchus dinizi* (Figura 16).



**Figura 15.** Região sínfiseal da mandíbula de *Stratiotosuchus maxhecti* (DGM 1477-R), em vista oclusal. Legenda: d9, nono dente do dentário; sed, sutura esplenial-dentário. Barra de escala = 5 cm. Fotografia cedida por Felipe C. Montefeltro.

Outra estrutura presente em LPRP/USP 0051 é o forame *intramandibularis oralis*, na margem anterior dos espleniais, em vista medial (Figura 12B). Esta característica é considerada diagnóstica para Baurusuchidae (Montefeltro *et al.* 2011), sendo notavelmente grande e “slot-like” (em forma de fenda) nesses táxons. Entretanto, é possível observar diferenças entre os adultos de *P. sera* e LPRP/USP 0051. Nos primeiros, o forame se estende anteriormente até a sínfise, enquanto este não alcança a sínfise em LPRP/USP 0051. Em *S. maxhecti* e *B. pachecoi*, a condição encontrada é semelhante à de LPRP/USP 0051.



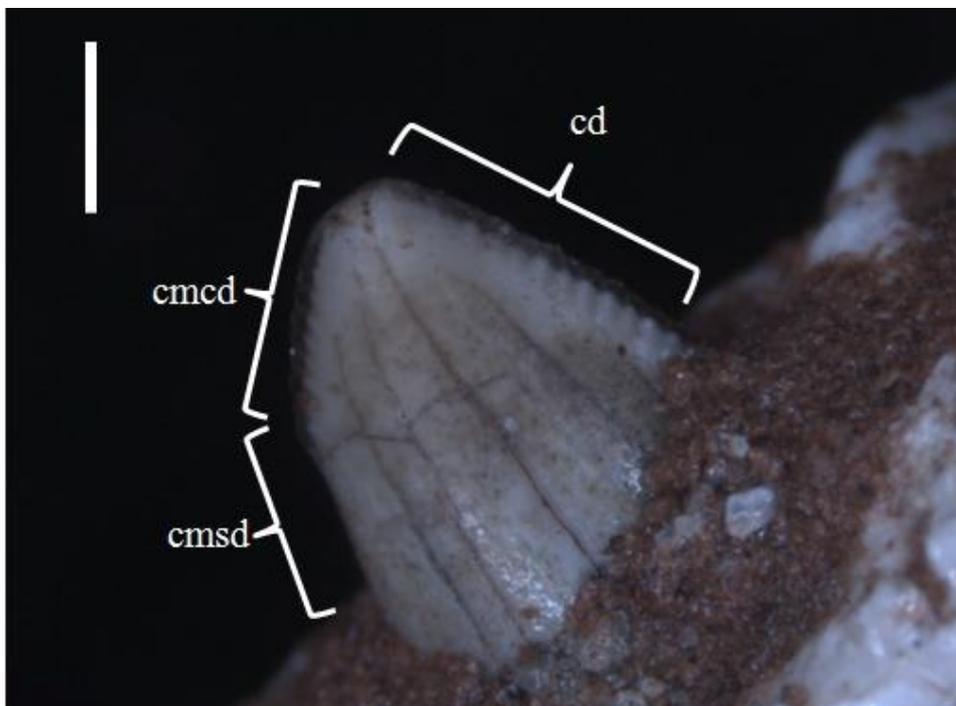
**Figura 16.** Região sinfiseal da mandíbula de *Campinasuchus dinizi* (espécime ainda não descrito), em vista oclusal. Legenda: d1, primeiro dente do dentário; d9, nono dente do dentário; sed, sutura esplenial-dentário; sd, sutura dentário-dentário. Barra de escala = 5 cm. Fotografia cedida por Felipe C. Montefeltro.

Com relação à dentição, as medidas dos dentes preservados em LPRP/USP 0051 estão sumarizadas na Tabela 1. Os três primeiros pares de dentes apresentam secção transversal circular, enquanto que os pares mais posteriores apresentam-se fortemente comprimidos lábio-lingualmente. Ainda, em vista dorsal, pode ser observada ao perfil sigmoidal das fileiras de dentes, também presente em outros Ziphosuchia/Notosuchia, como *Eremosuchus elkoholicus*, *Baurusuchus salgadoensis* e *Pehuenchesuchus enderi* (Buffetaut, 1989; Carvalho *et al.* 2005; Turner & Calvo, 2005).

**Tabela 1.** Medida dos dentes do dentário direito, em milímetros. \*Largura do menor eixo do dente, medida na base da coroa. \*\* Largura do maior eixo do dente.

Dente	1º	2º	3º	4º	5º	6º	7º	8º	9º	10º
Altura	12	5	4	24	5	3	3	5	12	4
Largura menor*	7	4	2	9	4	2	2	4	5	3
Largura maior**	7	4	2	13	6	2	2	5	7	5

Uma característica típica de dentição zifodonte (*sensu* Prasad & Lapparent de Broin, 2002) é a presença de dentículos nas carenas dentárias. Em LPRP/USP 0051, os dentículos estão presentes nas coroas do quarto ao décimo dente. Nesses dentes é possível observar um padrão de distribuição de dentículos diferente dos apresentados em outros Baurusuchidae, como *Stratiotosuchus maxhecti*, *B. salgadoensis* e *B. pachecoi*, nos quais os dentículos estão presentes em toda extensão das carenas mesial e distal (Campos *et al.* 2001; Carvalho *et al.* 2005; Riff & Kellner, 2001). Em LPRP/USP 0051, os dentículos estão dispostos ao longo de toda a carena distal, porém, na carena mesial estão presentes somente na metade superior, não alcançando a base da coroa (Figura 17). Por fim, a presença de dentes procumbentes em LPRP/USP 0051 é evidente em vista lateral, sendo que, com base nas imagens obtidas a partir da tomografia computadorizada, tal característica não está presente nos adultos (*vide* Resultados e Discussão).

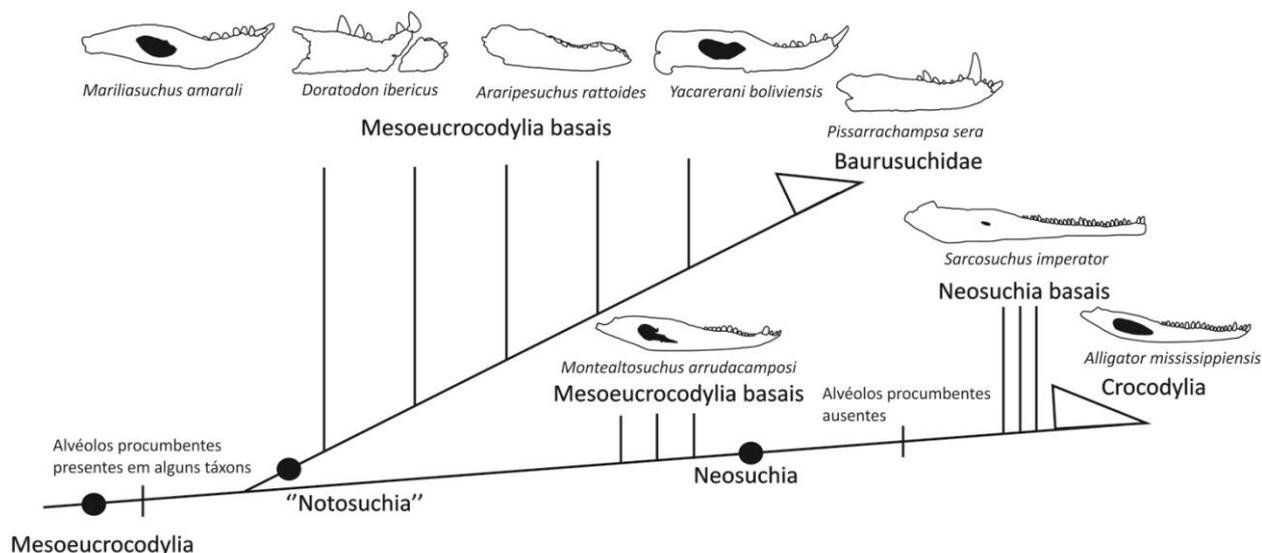


**Figura 17.** Fotografia obtida a partir do estereomicroscópio Leica® DFC295. Detalhe do sétimo dente do dentário direito, mostrando os dentículos em toda a carena distal e somente na metade da mesial. Legenda: cd, carena distal; cmcd, carena mesial com dentículos; cmsd, carena mesial com dentículos. Barra de escala = 2 mm.

#### 4 - Resultados e Discussão

Na Tabela 2 estão apresentados os valores do ângulo formado entre o primeiro alvéolo e o eixo do ramo mandibular em todos os táxons analisados, bem como a afinidade dos táxons, a determinação se o alvéolo é procumbente e se esse alvéolo está evidente no fóssil.

Tentou-se, então, correlacionar a presença de alvéolos procumbentes aos três fatores discutidos: filogenia, ontogenia e tamanho. Com correlação à filogenia, observamos que alvéolos procumbentes não são mais observados a partir de Neosuchia, ou seja, nenhum táxon do grupo possui angulação do primeiro alvéolo com o eixo mandibular maior que  $140^\circ$  (Figura 18). Diferentemente, essa característica está presente em muitos táxons basais de Mesoeucrocodylia (Ziphosuchia/Neosuchia). Entretanto, a característica surge e é perdida diversas vezes na evolução do grupo, não representando uma sinapomorfia para nenhum dos sub-grupos Ziphosuchia/Notosuchia.



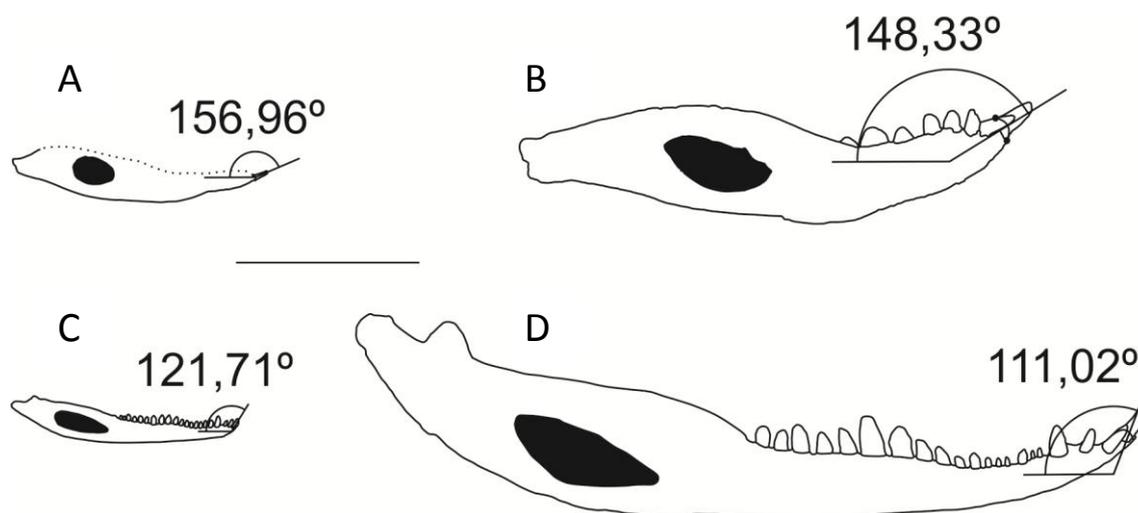
**Figura 18.** Filogenia simplificada de Mesoeucrocodylia, ilustrando a evolução dos alvéolos procumbentes, com a ilustração de alguns táxons analisados nesse trabalho.

## Resultados e discussão

**Tabela 2.** Valores, em todos os táxons analisados, da angulação formada entre o primeiro alvéolo e o eixo longo da mandíbula, além da afinidade desses táxons, a determinação se o alvéolo é procumbente (ângulo maior que 140°) e se está evidente no fóssil.

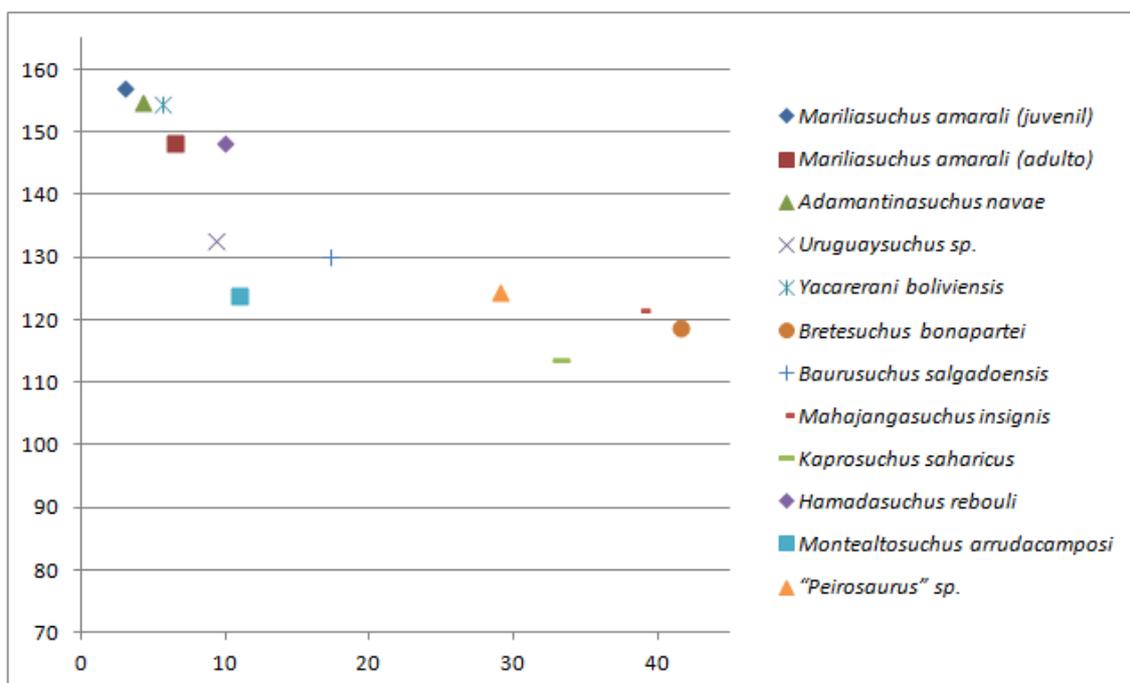
Espécie	Afinidade	Angulação	Alvéolo procumbente	Alvéolo evidente
<i>Notosuchus terrestris</i> MACN-PV-RN-1038	"Notosuchia"	86,80°	Não	Sim
<i>Mariliasuchus amarali</i> UFRJ DG 50-R (juvenil)	"Notosuchia"	156,96°	Sim	Sim
<i>Mariliasuchus amarali</i> UFRJ-DG-106-R (adulto)	"Notosuchia"	148,33°	Sim	Sim
<i>Adamantinasuchus navae</i> UFRJ-DG 107-R	"Notosuchia"	154,81°	Sim	Não, dentes colados na maxila
<i>Uruguaysuchus</i> sp. FC-DPV 2320	"Notosuchia"	132,66°	Não	Sim
<i>Anatosuchus minor</i> MNN GAD17	"Notosuchia"	-	Não	Não, em oclusão
<i>Candidodon itapecuruense</i> UFRJ-DG-114R	"Notosuchia"	-	Não	Não, material fragmentado
<i>Comahuesuchus brachybuccalis</i> MACN-PV-31	"Notosuchia"	-	Não	Não, material fragmentado
<i>Araripesuchus rattoides</i> CMN 41893	"Notosuchia"	156°	Sim	Sim
<i>Armadillosuchus arrudai</i> MPMA-64-0001-04	Sphagesauridae	150,59°	Sim	Não, alvéolo não evidente
<i>Yacarerani boliviensis</i> MNK-PAL5063	Sphagesauridae	154,45°	Sim	Sim
<i>Sebecus icaeorhinus</i> AMNH 3160	Sebecidae	-	Não	Não, material fragmentado
<i>Sebecus querejazus</i> MHNC-13491 (juvenil)	Sebecidae	131,25°	Não	Não, alvéolo não evidente
<i>Bretesuchus bonapartei</i> PVL 4735	Bretesuchidae	118,7°	Não	Sim
<i>Pehuenchesuchus enderi</i> MAU-PV-CRS-440	"Sebecosuchia"	98,31°	Não	Sim
<i>Doratodon ibericus</i> MGUV 3201	"Sebecosuchia"	160,39°	Sim	Sim
<i>Baurusuchus salgadoensis</i> MPMA 62-0001-02	Baurusuchidae	129,97°	Não	Sim
<i>Pissarrachampsia sera</i> LPRP/USP 0018 (adultos)	Baurusuchidae	-	Não	Sim
<i>Pissarrachampsia sera</i> LPRP USP/0051 (juvenil)	Baurusuchidae	148,86°	Sim	Sim
<i>Cynodontosuchus rothi</i> MLP 64-IV-16-25 (205)	Baurusuchidae	-	Não	Não, em oclusão
<i>Mahajangasuchus insignis</i> UA 9737	Mahajangasuchidae	121,43°	Não	Sim
<i>Kaprosuchus saharicus</i> MNN IGU12	Mahajangasuchidae	113,60°	Não	Sim
<i>Hamadasuchus rebouli</i> ROM 52045	Peirosauridae	148,15°	Sim	Sim
<i>Montealtosuchus arrudacamposi</i> MPMA-16-0007-04	Peirosauridae	123,82°	Não	Sim
" <i>Peirosaurus</i> " sp. MOZ-1750	Peirosauridae	124,50°	Não	Sim
<i>Hassiacosuchus haupti</i> HLMD-ME 5261	Neosuchia	96°	Não	Sim
<i>Asiatosuchus germanicus</i> (sem número de coleção)	Neosuchia	113°	Não	Sim
<i>Alligator mississippiensis</i> (juvenil)	Neosuchia	121,71°	Não	Sim
<i>Alligator mississippiensis</i> (adulto)	Neosuchia	111,02°	Não	Sim

Com relação à ontogenia, são poucos os táxons fósseis com indivíduos adultos e juvenis associados, o que dificulta a realização de extrapolações amplas. Por outro lado, nos três táxons analisados com base em juvenis e adultos (*Pissarrachampsia sera*, *Mariliasuchus amarali* e *Alligator mississippiensis*) observamos uma maior angulação nos juvenis (Figura 19). Em *M. amarali*, apesar da diminuição da angulação durante a ontogenia, observa-se que ambos, adulto e juvenil, possuem alvéolos procumbentes. Já na espécie vivente *A. mississippiensis*, assim como em todos os Neosuchia analisados, tanto adulto quanto juvenil carecem de alvéolos que ultrapassem a angulação limite. Em *P. sera*, é observado um padrão não encontrado em nenhum outro táxon analisado. O juvenil possui alvéolos procumbentes, sendo tal característica perdida no adulto. Adicionalmente, no material analisado de *Sebecus querejazus*, um possível juvenil, não são observados alvéolos procumbentes.



**Figura 19.** Ilustração esquemática evidenciando a diferença da angulação entre adultos e juvenis. A) *Mariliasuchus amarali* juvenil (UFRJ DG 50-R); B) *Mariliasuchus amarali* adulto (UFRJ-DG-106-R); C) *Alligator mississippiensis* juvenil; D) *Alligator mississippiensis* adulto. Barra de escala = 5 cm.

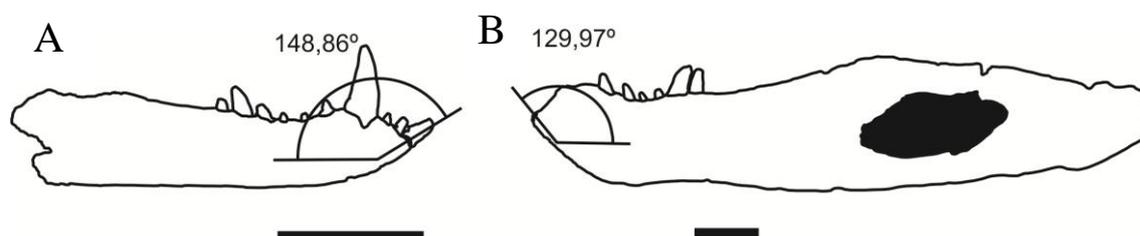
Por fim, foi investigado se a presença dos alvéolos procumbentes possui alguma correlação direta com o tamanho dos indivíduos, sendo a hipótese inicial de que essa característica seria própria de indivíduos pequenos. Os resultados obtidos mostram que os táxons com presença de alvéolos procumbente são, de maneira geral, menores que aqueles que não apresentam (Figura 20). Entretanto, nem todos os espécimes menores possuem alvéolos procumbentes, como atestam *Cynodontosuchus rothi*, *Sebecus querejazus*, *Uruguaysuchus* sp. e *Montealtosuchus arrudacamposi*.



**Figura 20.** Gráfico dos valores dos ângulos encontrados para alguns táxons de Mesoeucrocodylia analisados, em graus (Eixo Y) pelo tamanho, ou seja, a extensão do primeiro dente do dentário até o ponto mais anterior da margem da fenestra mandibular, em centímetros (Eixo X).

Os dados obtidos também permitiram analisar de modo mais detalhado a presença de alvéolos procumbentes em alguns grupos de Mesoeucrocodylia. Em Baurusuchidae, por exemplo, a única ocorrência de alvéolos procumbentes parece ser em LPRP/USP 0051, sendo que nos três materiais adultos analisados (*Baurusuchus salgadoensis*, *Cynodontosuchus rothi*, *Pissarrachampsa sera*) tal

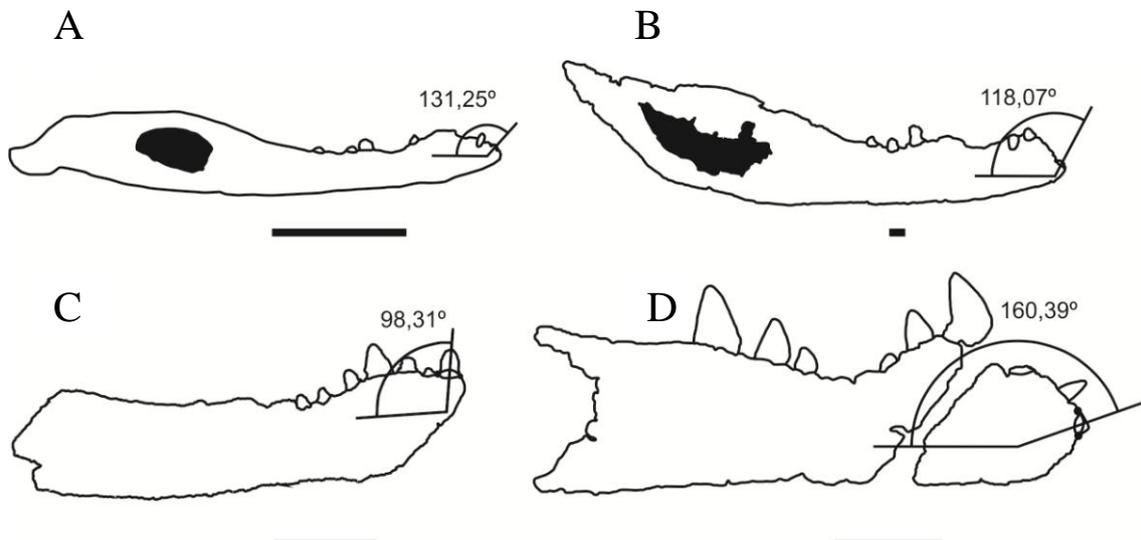
caráter não está presente (Figura 21). Em *C. rothi* e *P. sera* (adulto) a mandíbula está em oclusão, e a determinação da ausência do caráter foi feita pela observação de os dentes da pré-maxila são muito próximos do dentário, dificultando a presença de alvéolos procumbentes. O holótipo de *C. rothi* é um exemplar pequeno quando comparado a outros Baurusuchidae, levantando a possibilidade de se tratar de um juvenil (Gasparini, 1972; 1981). A presença de alvéolos procumbentes nesse táxon poderia corroborar sua associação a um juvenil, uma vez que essa condição é vista no espécime juvenil de *P. sera*, sugerindo a associação dessa característica aos juvenis em Baurusuchidae. Porém, a ausência desse caráter em *C. rothi* não reforça nenhuma das duas hipóteses. Já *B. salgadoensis* foi descrito como possuindo “dentes procumbentes” (Carvalho *et al.* 2005), porém estes não possuem a angulação aqui determinada como limite para a presença de tal condição.



**Figura 21.** Ilustração de dois Baurusuchidae, expondo a angulação formada entre o primeiro alvéolo e o eixo mandibular de A) *Pissarrachampsia sera* (juvenil), LPRP/USP 0051(procumbentes) e B) *Baurusuchus salgadoensis*, MPMA 62-0001-02 (não procumbentes). Barra de escala = 5 cm.

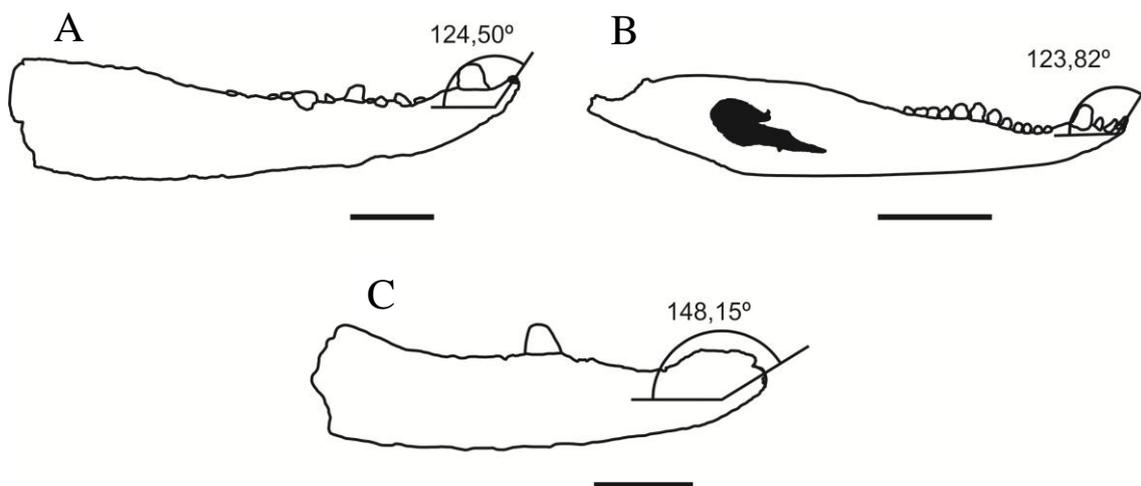
Em outros Sebecosuchia, alvéolos procumbentes são observados em *Doratodon ibericus*, mas não em *Sebecus icaeorhinus*, *Sebecus querejazus* e *Bretesuchus bonapartei* (Figura 22). *Pehuenchesuchus enderi* foi descrito como possuindo o primeiro dente do dentário ligeiramente procumbente (Turner &

Calvo, 2005), porém, seguindo a definição aqui adotada, essa característica não está presente neste táxon.



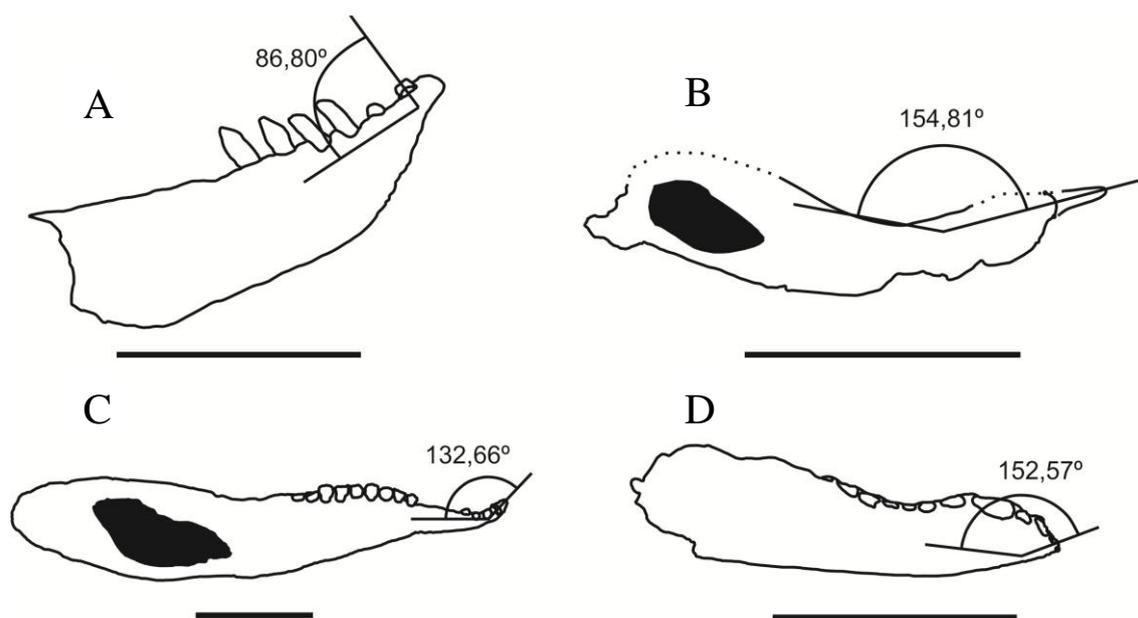
**Figura 22.** Ilustração de quatro Sebecosuchia, expondo a angulação formada entre o primeiro alvéolo e o eixo mandibular de A) *Sebecus querejazus*, MHNC-13491 (não procumbentes), B) *Bretesuchus bonapartei*, PVL 4735 (não procumbentes), C) *Pehuenchesuchus enderi*, MAU-PV-CRS-440 (não procumbentes) e D) *Doratodon ibericus*, MGUV 3201 (procumbentes). Barra de escala = 5 cm.

Já entre os Peirosauridae, somente *Hamadasuchus rebouli* possui alvéolos procumbentes, sendo que a análise foi realizada com base em material não descrito, depositado no Royal Ontario Museum (Figura 23).



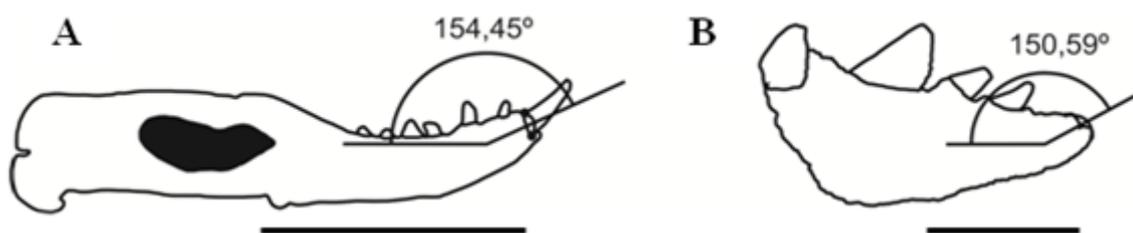
**Figura 23.** Ilustração de três Peirosauridae, expondo a angulação formada entre o primeiro alvéolo e o eixo mandibular de A) *Peirosaurus* sp., MOZ-1750 (não procumbentes), B) *Montealtosuchus arrudacamposi*, MPMA-16-0007-04 (não procumbentes) e C) *Hamadasuchus rebouli*, ROM 52045 (procumbentes). Barra de escala = 5 cm.

Em outros “Notosuchia” basais, o caráter está presente em *Mariliasuchus amarali* (juvenil e adulto), em *Araripesuchus rattoides* e em *Adamantinasuchus navae* (Figura 24). Com relação à *Mariliasuchus amarali* (Figura 19), a presença de alvéolos procumbentes foi sugerida como relacionada ao comportamento de escavação, como observado em *Suoidea* (porcos e javalis) viventes (Nobre *et al.* 2008). Em *Adamantinasuchus navae*, os primeiros dentes do dentário estão colados aos dentes da pré-maxila, e os alvéolos não estão evidentes na imagem utilizada como base. Apesar da aparente procumbência, tal condição preservacional pode ter influenciado no cálculo da angulação.



**Figura 24.** Ilustração de quatro “Notosuchia”, expondo a angulação formada entre o primeiro alvéolo e o eixo mandibular de A) *Notosuchus terrestris*, MACN-PV-RN-1038 (não procumbentes), B) *Adamantinasuchus navae*, UFRJ-DG 107-R (procumbentes), C) *Uruguaysuchus* sp., FC-DPV 2320 (não procumbentes) e D) *Araripesuchus rattoides*, CMN 41893 (procumbentes). Barra de escala = 5 cm.

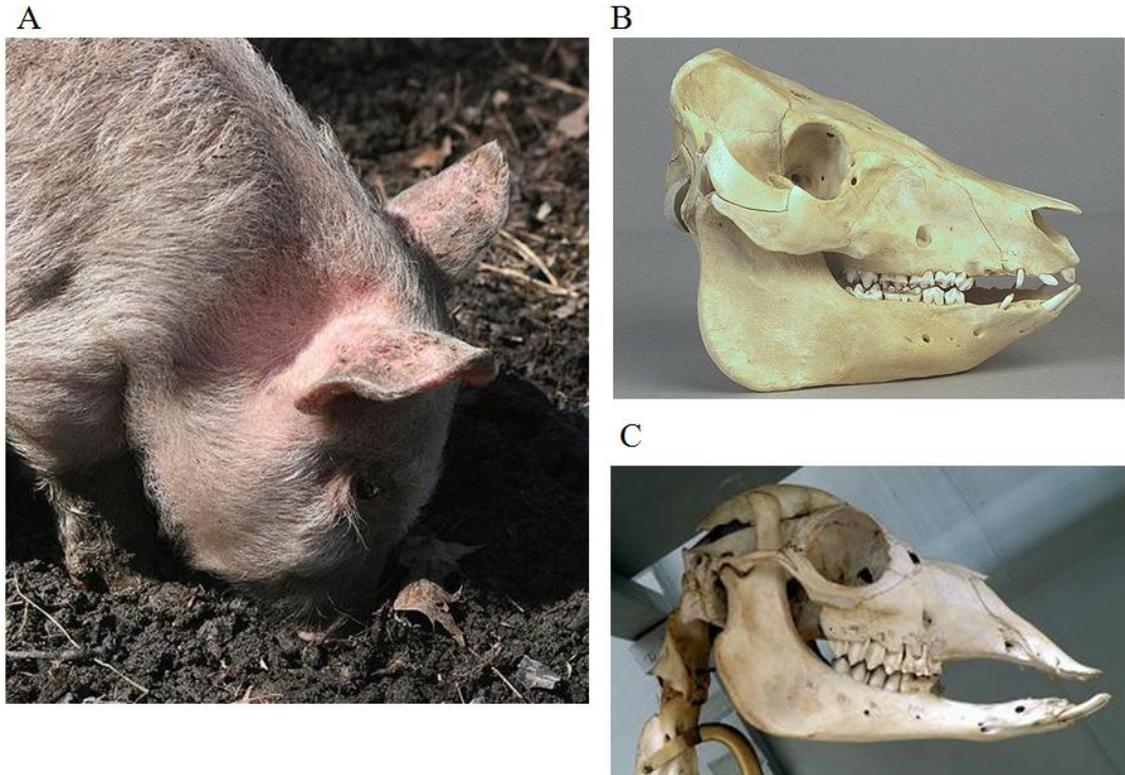
Em Sphagesauridae, os dois táxons analisados (*Armadillosuchus arrudai* e *Yacarerani boliviensis*) possuem alvéolos procumbentes (Figura 25). O primeiro alvéolo de *A. arrudai* é de difícil identificação, o que pode ter influenciado no valor do ângulo obtido. O fato de os dois táxons possuírem alvéolos procumbentes sugere a presença deste caráter como apomórfico para o grupo. Mas, o baixo número de espécimes avaliados não permite inferência segura.



**Figura 25.** Ilustração de dois Sphagesauridae, expondo a angulação formada entre o primeiro alvéolo e o eixo mandibular de A) *Yacarerani boliviensis*, MNK-PAL5063 (procumbentes) e B) *Armadillosuchus arrudai*, MPMA-64-0001-04 (procumbente). Barra de escala = 5 cm.

Apesar dos padrões mencionados e expostos acima, a presença de muitas homoplasias não permite traçar uma relação estrita entre a presença de alvéolos procumbentes e a filogenia de Ziphosuchia/Notosuchia. Além disso, também não parece haver relação exclusiva com ontogenia ou tamanho. Desse modo, fatores como o comportamento de escavação encontrado em suínos, utilizado para buscar de alimento no solo, podem estar relacionados com a presença de dentes procumbentes, como sugerido para *Marillasuchus amarali* (Nobre *et al.* 2008) (Figura 26). Também são encontrados dentes incisiformes procumbentes em Ungulata viventes, como em *Vicugna vicugna* (Figura 26), estando associados, nesse caso, ao comportamento de pastagem. Porém, estudos realizados a partir de

sua dentição (e. g. Riff & Kellner, 2001, Andrade & Bertini, 2008) sugerem que os Ziphosuchia/Notosuchia eram basicamente carnívoros, descartando a possibilidade dos dentes procumbentes estarem relacionados com a pastagem.



**Figura 26.** Imagens de duas espécies viventes com dentes procumbentes. A) Comportamento de escavação em busca de alimento em *Sus scrofa* (Suidae); B) Crânio de *Sus scrofa*; C) Crânio de *Vicugna vicugna*, animal pastador assim como outros Ungulata.

## **5 - Conclusões**

A associação do espécime aqui descrito à *Pissarrachampsia sera* é suportada com base no princípio de topotipia. Já a associação a um indivíduo juvenil do táxon é suportada pelo tamanho e pelas ornamentações dos ossos.

Em relação às hipóteses elaboradas nesse trabalho, ou seja, de que a presença de alvéolos procumbentes estaria correlacionada a fatores como filogenia, ontogenia ou tamanho, concluímos que:

→ No contexto filogenético, essa característica não está presente em nenhum Neosuchia, sendo observada de forma estocástica em diversos táxons de Ziphosuchia/Notosuchia.

→ No que concerne à relação com a ontogenia, percebemos que, em alguns dos táxons analisados, o primeiro alvéolo passa a formar um ângulo mais agudo com o eixo longo da mandíbula ao longo da ontogenia. Porém, nem todos os juvenis possuem alvéolos procumbentes, e são observados adultos com tal condição. Portanto, a presença de alvéolos procumbentes não pode ser tratada como uma característica exclusivamente dependente da ontogenia.

→ Com relação ao tamanho, ficou claro que a presença de alvéolos procumbentes não parece relacionada a indivíduos menores ou maiores.

**6 - Referências bibliográficas**

- Andrade, M. B. & Bertini, R. J.** (2008) Morphology of the dental carinae in *Mariliasuchus Amarali* (Crocodylomorpha, Notosuchia) and the pattern of tooth serration among basal Mesoeucrocodylia. *Arquivos do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, 66:63-82.
- Barry, T.H.** (1957) On the significance of tuskless specimens of *Dicynodon grimbeeki* Broom. *Palaeontologia Africana*, 5: 57-66.
- Buffrénil, V.** (1982) Morphogenesis of bone ornamentation in extant and extinct crocodylians. *Zoomorphology*, 99: 155-166.
- Buffetaut, E.** (1989) A new ziphodont mesosuchian crocodile from the Eocene of Algeria. *Palaeontographica*, 208:1-10.
- Campos, D. A.; Suarez, J. M.; Riff, D. & Kellner, A. W. A.** (2001) Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional*, 57:1-8.
- Candeiro, C. R. A.** (2005) Bauru Group (Late Cretaceous) vertebrates from Triângulo Mineiro region and western São Paulo State, Brazil: an introduction. *Sociedade & Natureza*, 17:27-35.
- Candeiro, C. R. A. & Martinelli, A. G.** (2006) A review of paleogeographical and chronostratigraphical distribution of mesoeucrocodylian species from the upper Cretaceous beds from the Bauru (Brazil) and Neuquén (Argentina) groups, Southern South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 22:116-129.
- Carvalho, I. S.; Campos, A. C. A. & Nobre, P. H.** (2005) *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research*, 8:11-30.
- Carvalho, I. S.; Teixeira, V. P. A.; Ferraz, M. L. F.; Ribeiro, L. C. B.; Martinelli, A. G.; Neto, F. M.; Sertich, J. J. W.; Cunha, G. C.; Cunha, I. C. & Ferraz, P. F.** (2011) *Campinasuchus dinizi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. *Zootaxa*, 2871:19-42.
- Cleland, C. E.** (2001) Historical science, experimental science, and the scientific method. *Geology*, 29:987-990.
- Cleland, C. E.** (2002) Methodological and epistemic differences between historical science and experimental science. *Philosophy of Science*, 69:474-496.
- Company, J.; Suberbiola, X. P.; Ruiz-Omeñaca, J. I. & Buscalioni, A. D.** (2005) A New Species of *Doratodon* (Crocodyliformes: Ziphosuchia) from the Late Cretaceous of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:343-353.

- Dias-Brito, D.; Musacchio, E. A.; Castro, J. C.; Maranhão, M. S. A.; Suarez, J. M. & Rodrigues, R.** (2001) Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo do Brasil –concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. *Revue Paléobiologique*, 20:245-304.
- Fernandes, L. A.** (2004) Mapa litoestratigráfico da parte oriental da Bacia Bauru (PR, SP, MG), escala 1:1.000.000. *Boletim Paranaense de Geociências* 55:53-66.
- Fernandes, L. A. & Coimbra, A. M.** (1996). A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 68:105-195.
- Fernandes, L. A. & Coimbra, A. M.** (2000) Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). *Revista Brasileira de Geociências* 30:717-728.
- Fitch, W.M.** (1971) Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic zoology*, 20:406-416.
- Gasparini, Z.** (1971) Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo Infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana*, 8:83-103.
- Gasparini, Z.** (1972) Los Sebecosuchia (Crocodylia) del territorio argentino. Consideraciones sobre su “status” taxonomico. *Ameghiniana*, IX: 23–34.
- Gasparini, Z.** (1981) Los Crocodylia fosiles de la Argentina. *Ameghiniana*, XVIII:177–205.
- Gasparini, Z.; Pol, D. & Spalletti, L. A.** (2005). An Unusual Marine Crocodyliform from the Jurassic-Cretaceous Boundary of Patagonia. *Science*, 311:70-73.
- Gayet, M. & Brito, P.** (1989) Ichtyofaune nouvelle du Crétacé Supérieur du Groupe Bauru (É tats de São Paulo et Minas Gerais, Brésil). *Géobios*, 22:841-847.
- Gobbo-Rodrigues, S. R.; Coimbra, J. C.; Petri, S. & Bertini, R. J.** (2003) Kwango Series (Congo), Bauru Group (Brasil) and Neuquén Basin (Argentina) ages, based on ostracodes and vertebrates. In: *XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia*. Brasília. 1:152-153.
- Hill, R. V.; Witmer, L. M. & Norell, M. A.** (2003) A new specimen of *Pinacosaurus granger* (Dinosauria: Ornithischia) from the Late Cretaceous of Mongolia: ontogeny and phylogeny of ankylosaurs. *American Museum Novitates*, 3395: 1–29.
- Larsson, H. C. E. & Sues, H-D.** (2007) Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Morocco. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149:533-567.

- Lecuona, A. & Pol, D.** (2008) Tooth morphology of *Notosuchus terrestris* (Notosuchia: Mesoeucrocodylia): New evidence and implications. *Comptes Rendus Palevol*, 7:407-417.
- Martinelli, A. G. & Pais, D. F.** (2008) A new baurusuchid crocodyliform (Archosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Systematic Palaeontology*, 7:371-381.
- Martinelli, A. G.; Riff, D. & Lopes, R. P.** (2011) Discussion about the occurrence of the genus *Aeolosaurus* Powell 1987 (Dinosauria, Titanosauria) in the Upper Cretaceous of Brazil. *Journal of Geoscience*, 7:34-40.
- Montefeltro, F. C.; Larsson, H. C. E. & Langer, M. C.** (2011) A new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of Baurusuchidae. *PLoS ONE* 6-1:26.
- Mook, C. C.** (1921) Individual and age variations in the skulls of recent Crocodylia. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 44: 51-66.
- Nascimento, P. M. & Zaher, H.** (2010) A new species of *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described for the family Baurusuchidae. *Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo)*, 50:323-361.
- Nobre, P. H.; Carvalho, I. S.; Vasconcellos, F. M. & Souto, P. R.** (2008) Feeding behavior of the Gondwanic Crocodylomorpha *Mariliasuchus amarali* from the Upper Cretaceous Bauru Basin, Brazil. *Gondwana Research*, 13:139-145.
- Novas, F. E.; Pais, D. F.; Pol, D.; Carvalho, I. S.; Scanferla, A.; Mones, A.; & Riglos, M. S.** (2009) Bizarre notosuchian crocodyliform with associated eggs from the Upper Cretaceous of Bolívia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29:1316-1320.
- Ortega, F.; Gasparini, Z.; Buscalioni, A. D. & Calvo, J. O.** (2000) A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20:57-76.
- Pol, D.** (2003) New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23:817-831.
- Pol, D. & Apesteguía, S.** (2005) New *Araripesuchus* remains from the Early Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates*, 3490:1-38.
- Pol, D. & Norell, M. A.** (2004) A new Gobiosuchid Crocodyliform taxon from the Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates*, 3458:1-31.

- Prasad, G. V. R. & Lapparent de Broin, F.** (2002) Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. *Annales de Paléontologie*, 82:19-71.
- Price, L. I.** (1945) A new reptile from the Cretaceous of Brazil. *Notas Preliminares e Estudos. Divisão de Geologia e Mineralogia. Ministério da Agricultura. Rio de Janeiro, Brasil* 25:1-8.
- Riff, D. & Kellner, A. W. A.** (2001) On the dentition of *Baurusuchus pachecoi* Price (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional*, 59: 1-15.
- Santucci, R. M & Bertini, R. J.** (2001) Distribuição paleogeográfica e biocronológica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências*, 31:307-314.
- Sereno, P. C. & Larsson, H. C. E.** (2009) Cretaceous Crocodyliforms from the Sahara. *Zookeys*, 28:1-143.
- Sereno, P. C.; Sidor, C. A.; Larsson, H. C. E. & Gado, B.** (2003) A new Notosuchian from the early Cretaceous of Niger. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23:477-482.
- Soares, P. C.; Landim, P. M. B.; Fulfaro, V. J. & Sobreiro Neto, A. F.** (1980) Ensaio de caracterização do Cretáceo no Estado de São Paulo: Grupo Bauru. *Revista Brasileira de Geociências*, 10:177-185.
- Turner, A.** (2004) Crocodyliform biogeography during the Cretaceous: biogeographical analysis. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271:2003-2009.
- Turner, A. & Calvo, J. O.** (2005) A new Sebecosuchian Crocodyliform from the late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:87-98.
- Turner, A. H. & Sertich, J. J. W.** (2010) Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30: 177-236.
- Woodward, A. S.** (1896) On two Mesozoic crocodilians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (genus novum) from the red sandstones of the territory of Neuquén (Argentina). *Anales Museo de La Plata*, 4:1-20.
- Zaher, H.; Pol, D.; Carvalho, A. B.; Riccomini, C.; Campos, D. A. & Nava, W. R.** (2006) Redescription of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and Its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). *American Museum Novitates*, 3512:1-40.