

Crocodylomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil

Douglas Riff

Univ. Fed. Uberlândia, Lab. Paleontologia, Inst. Biologia, Uberlândia, MG.

Rafael Gomes de Souza

Univ. Fed. Uberlândia, Lab. Paleontologia, Inst. Biologia, Uberlândia, MG.

Giovanna Mendes Cidade

Univ. São Paulo, Lab. Paleontologia, Fac. Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Ribeirão Preto, SP.

Agustín Guillermo Martinelli

Centro de Pesquisas Paleontológicas L.I. Price, Complexo Cultural e Científico Peirópolis (CCCP/UFTM), Uberaba, MG.

Jonas Pereira de Souza-Filho

Univ. Fed. Acre, Museu de Paleontologia, Campus Univ. Áulio Gélvio Alves de Souza, Rio Branco, AC.

ABSTRACT *Most textbooks and divulgation medias devoted to the teaching of Geosciences and Biosciences explores the apparent familiarity of readers concerning dinosaurs to illustrate the process of fossilization, the paleontological heritage and the geological history of life. However, another lineage of reptiles, the crocodylomorphs, stands out when compared to other iconic fossil groups, and presents a remarkable species diversity, morphological disparity and ecological variety. With about 50 fossil species known in Brazil (almost three times the dinosaur record) and other under study, this group is particularly representative in the country, which also has six living species of caimans. Here we present a contextualized overview of the accumulated knowledge about these remarkable animals and their implications for understanding preterite biota and ecosystems, as well as demonstrating the inadequacy of considering the group as unchanged, or as “living fossils”.*

Citation: Riff D., Souza R.G.de, Cidade G.M., Martinelli A.G., Souza-Filho J.P.de. 2012. Crocodylomorfos: A maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. *Terræ*, 9(1-2):12-40. <<http://www.ige.unicamp.br/terrae/>>.

KEYWORDS: *Crocodylians, Geology, Paleontology, Historical Geology, teaching of Evolution.*

RESUMO *A maior parte dos livros-texto e mídias de divulgação dedicados ao ensino de Geociências e Biociências vale-se da aparente familiaridade dos leitores com dinossauros quando pretende exemplificar o processo de fossilização, o patrimônio paleontológico e a história geológica da vida. No entanto, outra linhagem de répteis, os crocodylomorfos, destaca-se quando comparado a outros grupos fósseis emblemáticos, e apresenta uma notável diversidade de espécies, disparidade de formas e variedade de hábitos de vida. Com cerca de 50 espécies fósseis conhecidas no Brasil (aproximadamente o triplo do registro de dinossauros) e outras em fase de estudo, este grupo é particularmente representativo no país, que inclui ainda seis espécies viventes de jacarés. Neste trabalho apresentamos um panorama contextualizado do conhecimento já acumulado sobre estes notáveis animais, com ênfase no Brasil, e suas implicações para o entendimento das biotas e ecossistemas pretéritos, assim como demonstramos a inapropriedade de considerá-los como formas inalteradas, ou “fósseis-vivos”.*

PALAVRAS-CHAVE: *Crocodylianos, Geologia, Paleontologia, Geologia Histórica, Ensino de Evolução*

Introdução

Ao considerarmos o registro fóssil dos vertebrados, usualmente os dinossauros são o grupo de organismos que mais capturam a atenção pública e também acadêmica. No Brasil, no entanto, ao considerarmos o registro fóssil da grande maioria dos depósitos pós-paleozoicos um outro grupo de répteis fósseis destaca-se, seja pelo número de espécies conhecidas (sua diversidade), as adaptações morfológicas apresentadas (sua disparidade), seus hábitos e habitats (sua paleoecologia) ou se considerarmos simplesmente a quantidade de espécimes conhecidos e qualidade de sua preservação. Este grupo denomina-se *Crocodylomorpha* (ou crocodylomorfos, no vernáculo) e, apesar de incluir linhagens extintas bastante peculiares, possui ainda representantes vivos muito bem conhecidos: os crocodilos, os jacarés e os gaviais. Tal como ocorre com outros grupos de animais com bom registro fóssil e com linhagens sobreviventes, tais como os quelônios ou os lagartos, o conhecimento acumulado a seu respeito amplifica-se pelo fato de dispormos de evidências diretas, observadas *in vivo*, sobre muitos aspectos que dificilmente podem ser extraídos diretamente das rochas e fósseis, incluindo aí dados sobre sua fisiologia, ecologia, e também informações advindas de moléculas, como o DNA. Esses dados, contextualizados sob o panorama histórico-geológico oferecido pelo rico registro fóssil

dos *Crocodylomorpha*, permitem uma apreciação mais completa da evolução do grupo, capacitando-o, assim, a servir de modelo complementar muito útil a outras linhas de pesquisa, como a biogeografia, a sistemática e a tafonomia.

Os crocodylomorfos vivos formam um grupo monofilético, natural, denominado *Crocodylia*, coloquialmente conhecidos também como crocodilianos. Os crocodilianos compõem atualmente um grupo restrito a 23 espécies de répteis arcossauros de médio a grande porte distribuídos ao longo da faixa intertropical do globo. Ocorrem em todos os continentes, exceto a Antártica e a Europa, com a América do Sul apresentando a maior diversidade relativa, possuindo oito espécies em quatro gêneros: *Caiman*, *Melanosuchus*, *Paleosuchus* e *Crocodylus*. De hábitos semi-aquáticos, os crocodilianos vivos ocorrem sempre em localidades costeiras, pantanosas e/ou ribeirinhas. No entanto, a diversidade atual corresponde apenas a uma fração da diversidade de espécies, de hábitos, habitats, tamanho e disparidade morfológica que esta linhagem apresentou ao longo de toda a história geológica (Fig. 1). Como dito acima, os crocodilianos correspondem apenas a um ramo do grupo monofilético maior, mais inclusivo, denominado *Crocodylomorpha* (Fig. 2). A história deste grupo inicia-se há cerca de 225 milhões de anos, entre o Triássico

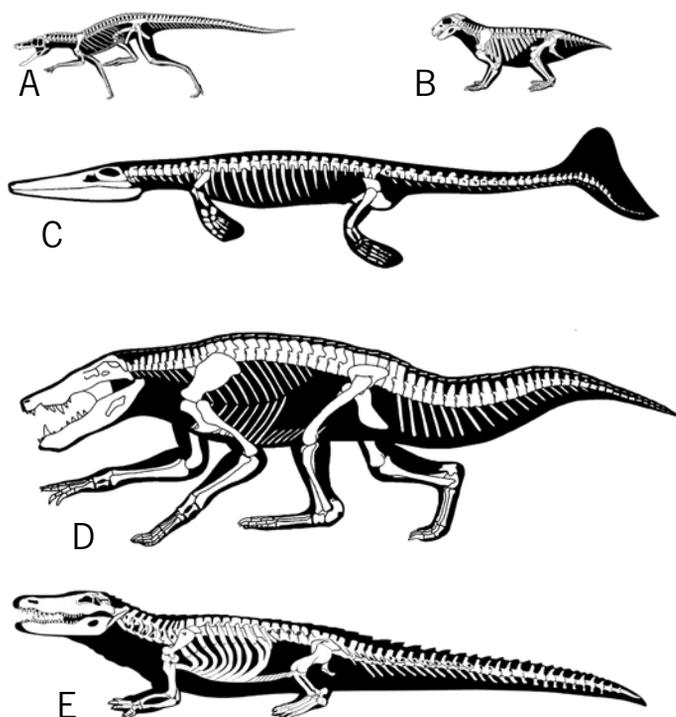


Figura 1. Ilustrações de esqueletos de espécies de diversas linhagens de *Crocodylomorpha*, representando a disparidade de formas e diversidade de hábitos que este grupo apresentou desde sua origem no período Triássico até os dias atuais. A) o crocodylomorfo basal, “esfenossúquio”, *Pseudhesperosuchus jachaleri* Bonaparte, 1969, do Triássico Superior da Argentina, B) o notossúquio basal *Simosuchus clarki* Buckley *et al.*, 2000, do Cretáceo Superior de Madagascar, C) uma forma marinha, o talatossúquio *Metriorhynchus superciliosus* (de Blainville, 1853), do Jurássico Médio a Superior da Europa, D) o baurussúquideo *Stratiotosuchus maxhechti* Campos *et al.*, 2001, do Cretáceo Superior do Brasil, E) uma espécie vivente, o caimaníneo vivente *Melanosuchus niger*, ou jacaré-açu, ocorrente no Brasil e países amazônicos. Silhuetas em escala (barra = 50 cm) produzidas por Caio Bernardes (D) e Karen Carr (E) e extraídas de Parrish 1986 (A), Krause *et al.* 2010 (B) e Motani 2009 (C).

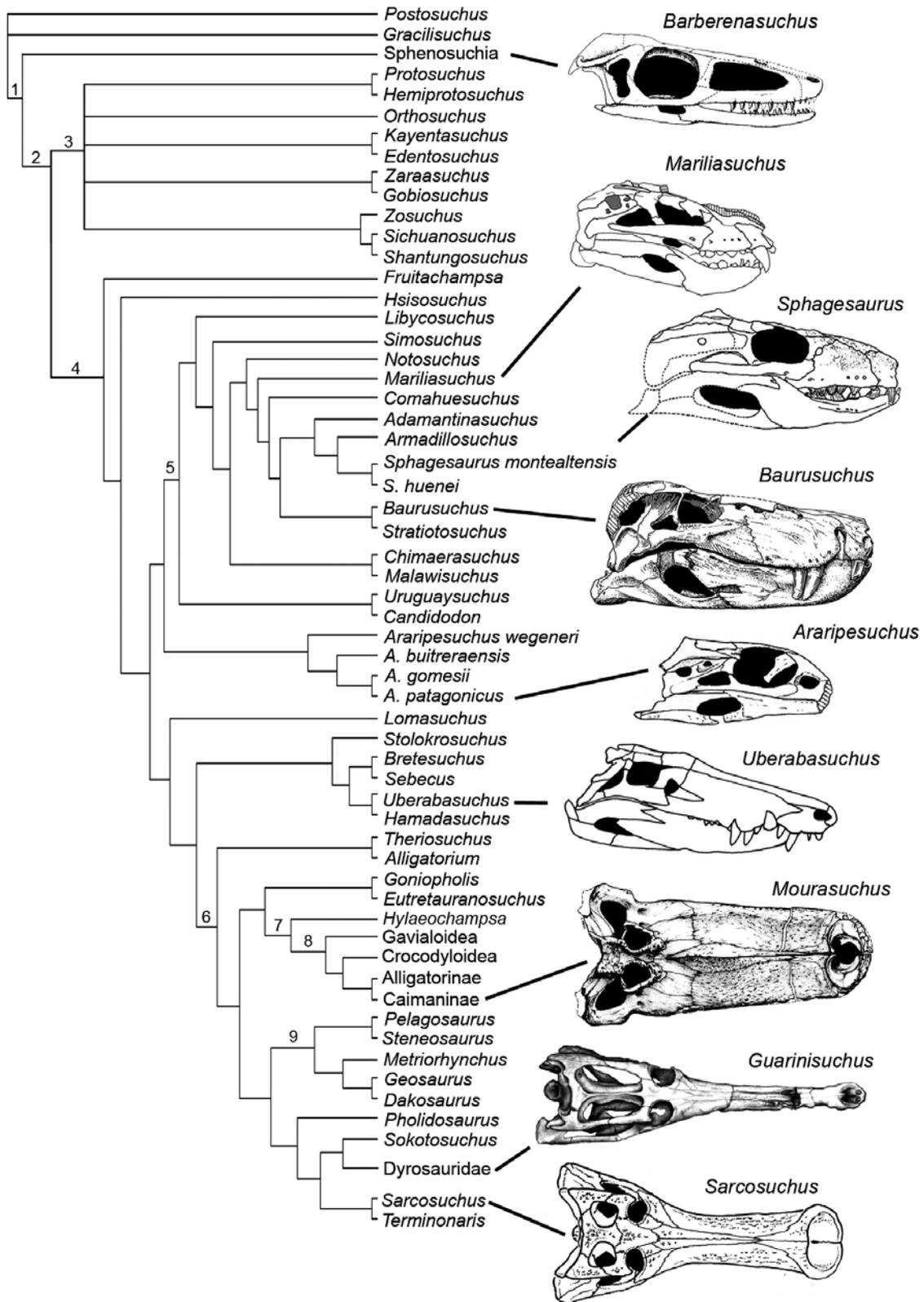


Figura 2. Cladograma com os principais grupos de Crocodylomorpha. Nomes dos clados (nós): 1, Crocodylomorpha. 2, Crocodyliformes. 3, Protosuchia. 4, Mesoeucrocodylia. 5, Notosuchia. 6, Neosuchia. 7, Eusuchia. 8, Crocodylia. 9, Thallatosuchia. Baseado em Riff e Kellner 2011.

Médio (Ladiniano) e o Triássico Tardio (Carniano), e muito desta história, incluídas a origem e diversificação de várias de suas linhagens, além da origem do próprio grupo *Crocodylomorpha* como um todo, teve como palco as terras dos atuais continentes africano e sul-americano, terras estas que até o início do Cretáceo Médio-Superior, há aproximadamente 100 milhões de anos, compunham a parte do supercontinente Gondwana denominada *Gondwana Ocidental*. De fato, muito da história dos crocodylomorfos não só se deu nesta região, como em grande medida foi influenciada pela própria história geológica desta. Os crocodylomorfos mostram-se, assim, muito úteis para estudos biogeográficos, pois são um grupo diversificado, com bom registro fóssil, ampla distribuição geográfica, crescente acúmulo de informações filogenéticas e, excetuando-se os sub-grupos francamente marinhos (*Teleosauridae*, *Metriorhynchidae* e *Dyrosauridae*), são animais essencialmente terrestres, cujos padrões de distribuição são então susceptíveis aos eventos geológicos envolvidos na fragmentação regional e continental. Hoje os crocodylomorfos (especialmente alguns grupos especializados a hábitos terrestres, como *Notosuchia* e *Peirosauridae*) têm sido apontados como valiosos para o entendimento geral da fragmentação final do Gondwana durante o Cretáceo Superior (p. ex. Turner 2004), e a descoberta e estudo de uma fauna de crocodylomorfos em Madagascar muito similar, ainda que menos diversa, à ocorrente na América do Sul durante o Cretáceo Superior, estimulou muitos biogeógrafos a se atentarem para esses animais (Krause et al. 2006). No entanto, mesmo antes de tais descobertas e mesmo antes da disseminação de estudos evolutivos (cladísticos) focando o grupo, crocodylomorfos já eram apontados como exemplo de evidências de biotas ancestrais transatlânticas (ou afro-sul-americanas). Buffetaut & Taquet (1977) e Buffetaut (1981, 1985) ressaltaram o compartilhamento entre as bacias do Recôncavo (no estado da Bahia) e do Araripe (no Ceará) e a Bacia Tegama (no Níger, África), de dois gêneros: *Sarcosuchus* e *Araripesuchus* (Fig. 2). Estes gêneros tornaram-se então exemplos clássicos do compartilhamento de faunas entre os dois continentes durante o Cretáceo. Novas descobertas e novos estudos de fósseis já conhecidos têm ampliado este cenário (para mais detalhes biogeográficos do grupo ver Pinheiro et al. 2012).

Progresso do conhecimento acerca dos crocodylomorfos

Qualquer tentativa de discutir a história da construção do conhecimento existente hoje, seja em qual área for, invariavelmente acaba se submetendo à preferência do autor no que se refere ao enfoque principal. No caso do estudo de organismos (a Biologia), essa preferência se dá principalmente entre as duas grandes divisões desta ciência: o estudo das causas próximas, com abordagens na fisiologia, na bioquímica, no desenvolvimento e no comportamento, e o estudo das causas últimas, históricas, com uma abordagem evolutiva (Mayr 1998). É em função da afinidade por uma dessas duas divisões (que são marcadamente diferentes do ponto de vista metodológico, muitas vezes julgadas como auto-suficientes e até conflitantes) que percebemos “tendências” em um relato da história da Biologia. Esse fato se repete de maneira fractal em todas as subdivisões que se pode fazer dessa ciência. No estudo de um grupo animal, isto não é diferente, e aqui cabe à porção da Biologia que trata das causas últimas (onde se incluem a Paleontologia e a Sistemática) a apresentação do conhecimento deste grupo.

O início dos estudos sistematizados dos animais hoje inclusos no grupo monofilético *Crocodylomorpha* deu-se no século XVIII (Mook 1934). Neste período os zoólogos, por influência de Lineu (*Carolus Linnaeus*), centravam-se na classificação e na nomenclatura, a ponto de quase obliterar outros aspectos da história natural (Mayr 1998). E os estudos sobre os crocodylios dedicavam-se apenas às formas viventes, ainda referidas como sendo espécies de grandes lagartos e classificados inicialmente como tais, sendo incluídos no gênero *Lacerta*, espécie *L. crocodylus*, por Lineu em 1758. Blumenbach, em 1779, descreveu mais duas espécies: *Lacerta alligator* e *L. gangetica*. Laurenti, em 1768 realocou a espécie de Lineu no novo gênero *Crocodylus*, incluindo neste mais três espécies: *C. americanus*, *C. africanus* e *C. terrestris*, que foram rearranjadas por autores subsequentes (*C. americanus* = *C. acutus* e as demais foram consideradas não-identificáveis). Estas foram agrupadas na ordem *Crocodylia*, definida por Gmelin na 13ª edição do *Systema Naturae* de Lineu, em 1789. A partir daí uma miríade de nomes (na maioria das vezes sem designação de espécimes-tipos) foi proposta por diversos autores ao longo dos séculos XVIII, XIX e XX (Mook & Mook 1940), chegando ao ponto de Schmidt

(1928) propor a suspensão das regras do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica neste caso para normalizar a situação. A normalização só aconteceria nos fins do século XX, para estabilizar de modo consensual a nomenclatura das espécies viventes para fins de conservação (Groombridge 1987) e, principalmente, com o uso da metodologia cladística, incluindo as formas fósseis (p.ex. Benton & Clark 1988, Norell 1989, Clark 1994).

O impacto da descoberta dos fósseis

As discordâncias a respeito da sistemática de *Crocodylia* aumentaram em muito com a descrição de formas fósseis, que foram incluídas neste grupo inicialmente por Cuvier em 1824, com sua análise do holótipo de *Lacerta gigantea*, espécie descrita por Von Sömmerring, em 1816. Cuvier a renomeou como *Geosaurus giganteus* e a reconheceu como um réptil fóssil marinho do Jurássico Superior da Alemanha e Cretáceo Inferior da França, e um “intermediário” entre os crocodilos e os lagartos. À medida que mais fósseis foram descritos, eram incluídos ou excluídos do grupo baseando-se em quão semelhantes às espécies recentes fossem, refletindo então apenas uma medida intuitiva de similaridade. A postura é absolutamente normal para a época, uma vez que a principal preocupação daqueles “nomenclatores” era a correta identificação e uma classificação prática, e não as relações de parentesco, principalmente porque a maioria não aceitava as idéias evolutivas já correntes na época, como as de Erasmus Darwin e Lamarck (Mayr 1998). Devido ao subjetivo critério de similaridade adotado, baseado em características consideradas «chaves», eram muito distintas as opiniões dos autores a respeito do conteúdo de *Crocodylia*. Este nome e o vernáculo correspondente, crocodilianos, foram usados de maneira indiscriminada e variável até fins do século XX, tanto para as formas viventes quanto para formas fósseis que posteriormente mostraram-se não serem proximamente relacionadas a elas. A confusão na sistemática do grupo não se restringia à definição da categoria taxonômica lineana mais abrangente aceita na época (*Crocodylia*), que correspondia inicialmente a uma Ordem (mas foi referida por muitos autores - p. ex., Richard Owen - como uma Sub-Classe) ou apenas às espécies, mas em todas as categorias intermediárias.

Owen (1860) reconheceu que algumas formas fósseis eram distintas de outras e das formas viventes,

e incluiu três ordens em *Crocodylia*: *Opisthocoeilia*, incluindo formas mesozóicas com vértebras pré-sacrais opistocélicas; *Amphicoeilia*, formas mesozóicas com vértebras pré-sacrais anficélicas ou anfipláticas; e *Procoeilia*, formas principalmente cenozóicas com vértebras pré-sacrais procélicas. Posteriormente notou-se que os restos associados aos chamados *Opisthocoeilia* correspondiam, na verdade, a dinossauros saurópodes titanossauros (Mook 1934). Essas três categorias foram então redefinidas sob uma primeira perspectiva genuinamente evolucionista por Thomas Henry Huxley, em 1875, que dividiu os *Crocodylia* em três sub-ordens: *Parasuchia*, *Mesosuchia* e *Eusuchia*. A primeira incluía os fitossauros, formas triássicas cujo aspecto geral é superficialmente similar aos crocodilianos, mas que atualmente são considerados como um grupo distinto de répteis, muito distantes da ancestralidade dos crocildomorfos. O segundo grupo de Huxley, *Mesosuchia*, essencialmente não difere dos *Amphicoeilia* de Owen e foi por muito tempo o rótulo dado à maioria dos crocildomorfos fósseis conhecidos, identificados como tal por detalhes osteológicos consagrados como características típicas de formas “primítivas” de crocodilianos. Hoje sabemos que os *Mesosuchia* não constituíam um grupo natural, mas uma coleção de linhagens díspares muitas vezes não diretamente aparentadas. Por sua vez, os *Eusuchia*, representando os *Procoeilia* de Owen e tidos hoje como a única categoria clássica a refletir uma linhagem natural de crocildomorfos, foram caracterizados pela presença de determinadas feições anatômicas presentes nas espécies viventes, e por isso consideradas mais “avançadas”. Algumas dessas características tidas como fundamentais para este arranjo taxonômico eram a posição das narinas internas (coanas) e a forma como as vértebras articulavam-se entre si. Com o acúmulo de novas descobertas fósseis e, principalmente, com a aplicação da filosofia e metodologia cladísticas, percebeu-se que a preferência por características “chaves”, valorizada pela escola tradicional de sistemática (a Escola Lineana), bem como pela posterior Escola Gradista, levava a uma grande confusão taxonômica, quando o que se visa obter é a genealogia do grupo. A escola gradista, que teve Huxley como um inspirador, deriva seu nome do termo inglês *grade*, ou “grau”, e organiza a diversidade sob os “grados”, ou graus evolutivos, que tentava reconhecer nos organismos. Esta maneira de organizar a biodiversidade influenciou por um século a maneira como

as descobertas dos fósseis foram contextualizadas taxonômica e evolutivamente.

Um (a)grado a mais para Huxley: Protosuchia

Os Protosuchia englobam espécies de pequeno porte e hábitos terrestres que foram agrupados como outra sub-ordem de Crocodylia no esquema classificatório de Huxley. Por algum tempo foram considerados os representantes mais primitivos do grupo, com suas características “chaves” consideradas próximas das de répteis mais antigos, como a exposição completa das coanas primárias (anteriores) devido à inexistência de um palato secundário, já completamente fechado nas espécies atuais. Compunham essa sub-ordem formas triássicas e jurássicas dos Estados Unidos, Argentina, Lesoto, China e Mongólia. O primeiro exemplar deste sub-grupo só foi encontrado em 1931 e descrito posteriormente com o nome *Protosuchus richardsoni* Brown 1933, encontrado em rochas do Triássico Superior do Arizona, EUA. Por sua constituição óssea grácil e esguia, bem como por uma série de detalhes anatômicos, *Protosuchus* e as linhagens afins são consideradas formas plenamente terrestres e ágeis. Sob a perspectiva do gradismo (escola defendida à essa época por, entre outros, Julian Huxley, neto de T. Huxley) os hábitos terrestres de vida revelados pela anatomia desses fósseis levou a uma consideração das formas aquáticas, atuais, como um grado superior e distinto na evolução dos Crocodylomorpha. Assim os Protosuchia foram encaixados confortavelmente no esquema de classificação original de Huxley e considerados como o grado ancestral dos crocodilomorfos posteriores, os “Mesosuchia” e os Eusuchia.

A classificação tradicional sob a visão do cladismo

Com os trabalhos de Benton & Clark (1988), Clark (1994) e outros, a sistemática dos crocodilianos e dos fósseis afins estabeleceu-se de maneira muito razoável, de modo que as modificações posteriores têm sido feitas principalmente no âmbito de grupos internos, mais específicos. Na proposta de Benton & Clark (1988), o termo Crocodylomorpha, originalmente proposto por Walker (1970), é resgatado para nomear o grupo monofilético total, mais inclusivo destes animais (nó 1 do cladograma apresentado na Fig. 2). O termo clássico Crocodylia, e em consequência seu par

vernáculo, crocodilianos, restringe-se agora a um grupo monofilético específico formado apenas pelo ancestral comum exclusivo das espécies viventes (incluídas nas famílias Crocodylidae, Alligatoridae e Gavialidae), e todos seus descendentes (nó 8 do cladograma apresentado na Fig. 2). Dizemos então que Crocodylia é o grupo-coronal (ou *crown-group*) dos Crocodylomorpha.

Ao adotar um programa de pesquisas baseado na metodologia cladística, Benton & Clark (1988) reconheceram que alguns pequenos arcossauros terrestres triássicos então considerados como parte do grado parafilético conhecido como “tecodontes” (ver abaixo), mais algumas formas descritas nas décadas de 1970 e 80, compartilhavam um ancestral comum mais recente com os modernos crocodilianos do que com outros “tecodontes” do Triássico, representando então os mais antigos e primitivos Crocodylomorpha. Estes animais, conhecidos coletivamente como “Sphenosuchia”, ou “Hallopoda”, assemelham-se muito pouco às formas viventes, por seu pequeno porte (em geral com não mais que um metro de comprimento total), crânios altos e dotados de uma grande fenestra antorbital (característica dos arcossauros, mas reduzida até ser perdida secundariamente nos crocodilianos modernos), e principalmente pela presença de membros gráteis e relativamente alongados e posicionados sob o corpo, o que conferia grande agilidade e capacidade cursorial a estes animais (Fig. 1-A). Estudos sucessivos têm demonstrado que estes crocodilomorfos mais primitivos não formam por si só um grupo monofilético (p. ex. Clark et al. 2004), e por isso são referidos aqui de maneira coletiva e informal como “esfenossúquios”. A presença de várias características em seu estado mais primitivo quando comparadas àquelas dos modernos crocodilianos, e mesmo em relação a todos os Crocodylomorpha não-esfenossúquios (grupo monofilético menos inclusivo denominado Crocodyliformes, representado pelo nó 2 da Fig. 2) causou o relativamente tardio reconhecimento dos esfenossúquios como afins aos crocodilos. Como exemplo pode-se citar a presença do dígito V do pé ainda funcional (os crocodiliformes, mais derivados, mantêm apenas 4 dígitos funcionais nos pés), púbis firmemente articulado ao íleo e bordejando o acetábulo (em formas mais derivadas o púbis não contata o íleo, é móvel e não bordeja o acetábulo), e algumas formas apresentam os ossos parietais do teto craniano pareados, sendo fundidos em um único osso em todos os Crocodyliformes.

Apesar disto, os esfenossúquios compartilham com os crocodilianos e demais crocodylomorfos várias características derivadas e exclusivas (sinapomorfias), as únicas de valor informativo na reconstituição do parentesco. Entre as sinapomorfias mais evidentes, que compõem com outras a diagnose de todo o grupo *Crocodylomorpha*, estão o típico alongamento dos elementos carpais proximais (ossos radial e ulnar, no pulso), que acrescentam um quarto segmento ao membro anterior; a perda do osso pós-frontal no crânio (presente nos arcossauros mais basais, ou “tecodontes”); uma expansão lateral do osso esquamosal em relação ao quadrado e o desenvolvimento de um extenso sistema pneumático na região do basicrânio.

Os “tecodontes”, animais entre os quais foram notados estes que são os mais primitivos *Crocodylomorpha*, compunham uma assembléia heterogênea de arcossauros predadores, em sua maioria quadrúpedes terrestres de médio porte, e que foram relativamente diversificados durante o período Triássico em todo o mundo, mas com um registro fóssil particularmente rico na África, América do Sul, Índia e Rússia. Tradicionalmente, ainda sob num contexto gradista de classificação, tal conjunto de animais foi considerado o estoque basal a partir do qual todos os outros arcossauros (como crocodilos, pterossauros e dinossauros - incluindo as Aves) teriam derivado (Chatterjee 1982). Hoje temos clareza que os “tecodontes”, conforme classicamente reconhecidos, não formam um grupo monofilético, mas alguns dos animais que ali eram incluídos mostraram-se como mais relacionados aos crocodylomorfos do que a outros grupos de arcossauros pela presença de várias sinapomorfias, especialmente nos membros. Entre estas estão a presença de um robusto tubérculo no osso calcâneo (do calcanhar) direcionado para trás (*tuber calcanei*) e a presença de um côndilo semicilíndrico no calcâneo contra o qual se articula a fíbula. Estes animais foram incluídos, juntamente com os *Crocodylomorpha*, num clado que tem sido mais usualmente denominado como *Crurotarsi* (Serenó & Arcucci 1990), mas que, com poucas alterações em seu conteúdo também foi denominado, por diferentes autores, como *Pseudosuchia* e *Crocodylotarsi* (p. ex. Sereno 1991, Brochu 1997). A mais clássica feição morfológica distintiva entre esses animais e os demais arcossauros (como, por exemplo, os dinossauros e pterossauros) é a presença de uma articulação entre os ossos tarsais proximais, o calcâneo e o astrágalo, na forma de uma semiesfera no

astrágalo que se articula a uma profunda concavidade no calcâneo. Esta condição, conhecida como “crocodilo-normal”, difere daquela vista em dinossauros, por exemplo, nos quais a mesma articulação mostra-se invertida (uma semiesfera no calcâneo articulando-se a uma concavidade no astrágalo), e é conhecida como articulação “crocodilo-reversa” (Cruikshank 1979, Chatterjee 1982). Esta feição, no entanto, reúne um conjunto de modificações na morfologia desses ossos tarsais proximais que não podem ser reduzidas a um só caráter (Serenó 1991). Dentre os *Crurotarsi*, um sub-grupo inclui carnívoros quadrúpedes de médio porte como *Rauisuchidae* e *Poposauridae*, herbívoros quadrúpedes de médio porte como os *Aetosauria*, e pequenos e gráceis carnívoros que foram posteriormente percebidos como mais afins aos crocodylomorfos, todos terrestres e cursoriais. Todos estes animais formam, junto com todos os *Crocodylomorpha*, um clado dentre os *Crurotarsi* denominado *Suchia*, definido originalmente por Krebs (1974) e posteriormente refinado por vários autores (Gauthier 1986, Benton & Clark 1988, Sereno 1991). Assim, a ancestralidade dos crocodylomorfos encontra-se na diversificação de um sub-grupo de arcossauros *Suchia* que manteve seus primitivos hábitos alimentares carnívoros, mas especializaram-se em hábitos locomotores cursoriais, ressaltados pela construção grácil de seus corpos e relativo alongamento de seus membros. Considerando-se que os únicos remanescentes vivos dessa linhagem, os modernos crocodilianos, afastaram-se bastante deste plano corporal geral, o reconhecimento de sua ancestralidade dentre arcossauros gráceis e ágeis não foi, de fato, uma tarefa intuitiva.

O grupo monofilético situado um nó acima no cladograma (nó 2 da Fig. 2) foi nomeado como *Crocodyliformes* (*Crocodylomorpha* exceto “*Sphenosuchia*”) e incorpora os grupos clássicos *Protosuchia*, *Mesosuchia* e *Eusuchia*, não com seus conteúdos tradicionais, mas em grupos que refletem as suas relações de parentesco como são até então conhecidas. O termo *Crocodyliformes*, portanto, substitui o termo *Crocodylia* como este era tradicionalmente usado (e crocodiliformes substitui o termo crocodiliano no uso vernáculo, este usado agora apenas para as formas afins às espécies viventes). Dos grupos clássicos, *Mesosuchia*, que incluía a maior parte dos crocodiliformes descritos, mostrou-se claramente parafilético (artificial) e foi o que teve seu conteúdo mais modificado, inclusive com o abandono desse nome (Clark 1994). Whetstone & Whybrow (1983)

erigiram o táxon Mesoeucrocodylia (nó 4 da Fig. 2) abrangendo «Mesosuchia» mais Eusuchia, formando agora um grupo monofilético por incluir todos os descendentes de um ancestral comum exclusivo. A proposta original de Benton & Clark (1988) para este grupo implica que os crocodiliformes mais adaptados à vida aquática, os marinhos Thalattosuchia, formam o clado basal de Mesoeucrocodylia. Os Thalattosuchia incluem os primeiros crocodiliformes fósseis conhecidos, tais como *Geosaurus giganteus* e outros, descritos em sua maioria em meados do século XIX e encontrados em rochas jurássicas e cretácicas da Europa. Destacam-se por serem os arcosauros mais especializados à vida aquática, com linhagens que inclusive modificam seus membros a nadadeiras em forma de remo, e até mesmo desenvolveram uma nadadeira caudal (Fig. 1-C), à semelhança de outros répteis aquáticos mesozoicos, como os ictiossauros, ou aos modernos cetáceos. Sua posição como o grupo mais basal de Crocodyliformes é sustentada por várias análises filogenéticas recentes (Young & Andrade 2009). No entanto, esse resultado vem sendo constantemente desafiado por outras análises, que os situam em posição muito mais derivada na história evolutiva do grupo, e mais aparentados aos atuais crocodilianos do que anteriormente se supunha (Pol & Gasparini 2009, Bronzati et al. 2012), em um posicionamento representado pelo nó 9 do cladograma ilustrado na Fig. 2.

Os Mesoeucrocodylia incluem também formas anfíbias e terrestres numa seqüência de

grupos-irmãos, e a maior parte dos tradicionais “Mesosuchia”. De fato, dentre os agrupamentos tradicionais, apenas Eusuchia se mostrou monofilético sem maiores discordâncias. Em linhas gerais este clado abrange formas basais, como a espécie *Hylaeochampsia vectiana* Owen, 1874 (do Cretáceo Inferior da Inglaterra), mais os Crocodylia, que por sua vez inclui as famílias viventes (Gavialidae, Crocodylidae e Alligatoridae), e os fósseis incluídos de famílias proximalmente aparentadas, inseridos juntamente às viventes nos respectivos grupos Gavialoidea, Crocodyloidea e Alligatoroidea. A origem destes grupos viventes pode ser rastreada ao menos até o Cretáceo Inferior, com as formas mais basais conhecidas sendo provenientes de depósitos norte-americanos e europeus. No entanto, no Cretáceo do Brasil encontramos morfótipos que, apesar de não serem estritamente aparentados às formas viventes, nem mesmo incluídos em Eusuchia, nos auxiliam a calibrar esta história e melhor compreender a evolução de suas características, através de fósseis que já apresentam a típica condição crocodiliana atual, de hábitos anfíbios, ressaltados por sua anatomia craniana com olhos e narinas voltadas para cima, tal como a espécie *Susisuchus anatotetops* Salisbury et al. 2003, proveniente da Formação Crato da Bacia do Araripe no estado do Ceará, ou *Pepesuchus deiseae* Campos et al. 2011, proveniente da Formação Adamantina da Bacia Bauru no estado de São Paulo (Fig. 3).

Dentre os Mesoeucrocodylia extintos, um

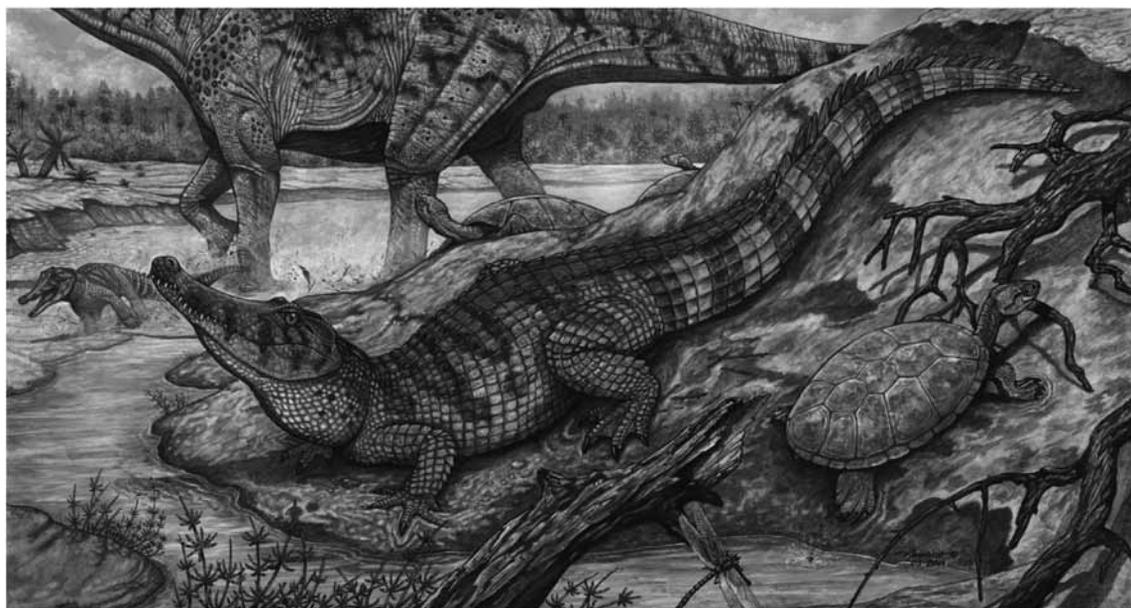


Figura 3. Reconstrução artística de *Pepesuchus deiseae*, crocodiliforme de hábitos aquáticos da Bacia Bauru, Cretáceo do Brasil. Desenho de Maurílio Oliveira (Museu Nacional, Rio de Janeiro).

sub-grupo notabilizou-se por suas especializações ao ambiente terrestre e sua disparidade de hábitos neste ambiente. Os Notosuchia, ou “crocodilos do sul” (nº 5 da Fig. 2) formaram um importante componente nas biotas cretácicas no Gondwana, com particular ênfase na América do Sul, onde irradiaram desde espécies insetívoras e herbívoras com um metro ou menos de comprimento, até grandes predadores de topo de cadeia, com cerca de cinco metros. Enquanto em áreas ao norte do planeta, na Laurásia, esses nichos foram ocupados respectivamente por mamíferos e por dinossauros Theropoda durante o Cretáceo, em diversas regiões do Gondwana os Notosuchia foram os protagonistas nestes nichos, como em Madagascar, na Argentina e especialmente no Brasil. Dotados de membros desenvolvidos e que se posicionavam de maneira ereta sob o corpo (mas de modo quadrúpede), e narinas e órbitas direcionadas para frente, e não para cima como nas formas viventes, destacam-se como exemplos os pequenos *Simosuchus* (Fig. 1-B), *Pakasuchus*, *Armadillosuchus*, *Notosuchus* e *Mariliasuchus* (Fig. 2), que apresentavam dentição especializada muito similar a mamíferos, incluindo a presença de dentes molariformes multicuspídeos (O’Connor et al. 2010), e os avantajados Baurusuchidae (Fig. 1-D), um grupo especializado como grandes predadores, com dentição, membros posteriores e outros atributos muito similares aos de dinossauros Theropoda (Riff & Kellner 2011).

Tem-se assim um panorama da importância dos Crocodylomorpha em qualquer reconstrução paleoambiental, estudo biogeográfico ou paleoecológico que considere desde o Triássico até os dias atuais, tanto nos ambientes marinhos quanto continentais (terrestres ou aquáticos”), bem como da necessidade de contextualizá-los evolutivamente, por meio da sistemática filogenética, para uma mais acurada apreciação de sua diversidade.

As pesquisas com crocodylomorfos fósseis no Brasil

A história das descobertas e pesquisas com crocodylomorfos no Brasil confunde-se com o início da história da paleontologia no país, uma vez que as primeiras descobertas de répteis fósseis realizadas aqui foram de crocodylomorfos, graças a coletas efetuadas em numerosas expedições (principalmente estrangeiras) que percorreram o Brasil no século XIX.

Os primeiros fósseis de crocodylomorfos encontrados constituem-se de dentes isolados e uma vértebra provindos de rochas cretácicas da Bacia do Recôncavo, documentados por Allport em 1859, sendo estes também o primeiro registro de répteis fósseis do Brasil (Kellner 1998). A vértebra, porém, foi inicialmente considerada como pertencente a *Megalosaurus* (dinossauro Theropoda europeu) pelo inglês Richard Owen.

Durante a expedição americana ao Brasil denominada Expedição Thayer (1864-65), da qual participaram o geólogo Charles Frederik Hartt e o paleontólogo especialista em peixes Louis Agassiz, uma grande quantidade de fósseis, incluindo material reptiliano, foi encontrada ao longo de diversos trabalhos de coleta no território nacional, especialmente no Nordeste (Freitas 2002). A partir do material coletado por Hartt na Bacia do Recôncavo (BA), foi feita a primeira descrição formal de répteis fósseis brasileiros, tratando-se de *Crocodylus hartti* (baseado em dentes grandes, finamente sulcados) e *Thoracosaurus bahiensis* (baseado em dentes menores, grosseiramente sulcados), descritos por Marsh (1869) e consideradas por Mawson & Woodward (1907) como sendo do gênero europeu *Goniopholis*. Neste mesmo trabalho, Mawson & Woodward descrevem restos mais completos de um grande crocodylomorfo, compreendendo parte da sínfise mandibular, um osteodermo dorsal e dois dentes, considerando-o também como da espécie *Goniopholis hartii*. Este material, depositado no Museu Britânico de História Natural, em Londres, foi revisto por Buffetaut & Taquet (1977) e comparado com um outro espécime, o holótipo de *Sarcosuchus imperator* Broin & Taquet, 1966, este provindo de rochas cretácicas da Bacia do Tégama, na Nigéria. Esses autores mostraram que o espécime baiano classificado como *Goniopholis hartii* trata-se de uma espécie sul-americana de *Sarcosuchus*, sendo reclassificado, pela última vez, como *S. hartii*. A vértebra ilustrada por Allport (1859) e tratada como um *Megalosaurus* mostrou-se pertencer a esta espécie de crocodyliforme (Campos & Kellner 1991). *Sarcosuchus hartii*, um dos maiores crocodyliformes já encontrados, media até 10 metros de comprimento, e sua espécie-irmã, africana, foi recentemente popularizada através do documentário intitulado *SuperCroc* (produção de *National Geographic Society*).

A segunda espécie descrita por Marsh, *Thoracosaurus bahiensis*, foi revisada por Roxo (1935), sugerindo revalidá-la, baseando-se em dentes e em uma vértebra caudal procélica de origem incerta.

Apesar deste esforço, a presença deste gênero (um gavialóideo encontrado inicialmente em rochas marinhas do Cretáceo Superior dos EUA) na Bacia do Recôncavo, por sua vez formada por rochas fluviais do Cretáceo Inferior, é duvidosa (Antunes 1964). Como nenhuma outra proposta foi formalizada na literatura, o nome *Thoracosaurus bahiensis* permanece válido até o presente, mas após uma reavaliação do material-tipo de *T. bahiensis*, que está depositado no Museu Nacional do Rio de Janeiro, suspeita-se que este conjunto de fósseis pertença a mais de uma espécie distinta (Riff 2003).

Além desses achados pioneiros, fósseis de crocodylomorfos vêm sendo encontrados com relativa abundância no Brasil. Esqueletos, fragmentos, ovos e até coprólitos já foram encontrados em praticamente todas as principais bacias sedimentares brasileiras, e muitos achados se destacam por sua singularidade. Atualmente cerca de 50 espécies diferentes pertencentes aos principais sub-grupos são conhecidas no país, do Triássico ao Quaternário (Tabela 1).

Crocodylomorfos do Mesozoico Brasileiro

A diversidade de Crocodylomorpha no Mesozoico do Brasil é extraordinária, com inúmeras espécies descritas que apresentam uma variedade taxonômica e morfológica notória na história evolutiva deste grupo. Aqui esta história inicia-se com *Barberenasuchus brasiliensis* Mattar, 1987, proveniente de rochas do Triássico Médio (Ladiniano, Formação Santa Maria) do estado do Rio Grande

do Sul. Este registro, o único pré-Cretáceo para o Brasil, representa também o mais antigo registro de Crocodylomorpha (“Sphenosuchia”) do mundo. Outros “esfenossúquideos” e também o protossúquideo *Hemiprotosuchus leali*, que foram encontrados em rochas de idade triássica na Argentina (p. ex. Bonaparte 1971), complementam o registro de crocodylomorfos triássicos sul-americanos.

Até o presente, o registro de Crocodylomorpha do Jurássico é desconhecido para o Brasil, mas este período conta com representantes taxonomicamente díspares, tais como os primitivos “esfenossúquideos” de hábitos terrestres e os marinhos Thalattosuchia, altamente especializados à vida aquática, no Jurássico do Chile e Argentina (p. ex. Gasparini et al. 2006).

A grande maioria das linhagens cretáceas conhecidas no mundo inclui-se no grande grupo Mesoeucrocodylia, havendo poucos remanescentes de linhagens mais basais (“protossúquios”) no Cretáceo da Mongólia, China, Europa e Argentina (Fiorelli & Calvo 2007). No Cretáceo do Brasil, apesar de apenas Mesoeucrocodylia serem conhecidos, a grande diversidade e disparidade de formas conhecidas deste grupo e a abundância de ocorrências os destaca em relação a outros grupos fósseis. Essas ocorrências estão concentradas em bacias das regiões Nordeste e Sudeste do Brasil (vide Tabela 1) e os grupos reconhecidos até o presente são: Susisuchidae, Pholidosauridae, Trematochampsidae, Peirosauridae e Notosuchia, além do gênero *Araripesuchus*, de posicionamento ainda não totalmente resolvido.

Tabela 1. Espécies formalmente descritas e demais ocorrências de Crocodylomorpha no Brasil, incluindo nome, principais referências e depósitos e localidades de origem.

Crocodylomorpha Basal (“Sphenosuchia”)		
<i>Barberenasuchus brasiliensis</i>	Mattar 1987	Fm. Santa Maria, Triássico Médio da Bacia do Paraná em Novos Cabrais (RS)
Mesoeucrocodylia		
<i>Araripesuchus gomesi</i>	Price 1959	Fm. Romualdo, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe em Campos Sales (CE)
Notosuchia		
<i>Candidodon itapecuruense</i>	Carvalho & Campos 1988	Fm. Itapecuru, Cretáceo Médio da Bacia de São Luís em Itapecuru-Mirim (MA)
<i>Mariliasuchus amarali</i>	Carvalho & Bertini 1999	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Marília (SP)
<i>Mariliasuchus robustus</i>	Nobre et al. 2007	Fm. Adamantina, Cretáceo da Bacia Bauru em Marília (SP)
<i>Morrinhosuchus luziae</i>	Iori & Carvalho 2009	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Monte Alto (SP)

<i>Coringasuchus anisodontis</i>	Kellner <i>et al.</i> 2009	Fm. Alcântara, Cretáceo Superior da Bacia de São Luis-Grajaú em São Luís (MA)
<i>Labidiosuchus amicum</i>	Kellner <i>et al.</i> 2011a	Fm. Marília, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Uberaba (MG)
Notosuchia : Baurusuchidae		
<i>Baurusuchus pachecoi</i>	Price 1945	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Riolândia (SP)
<i>Stratiosuchus maxhechti</i>	Campos <i>et al.</i> 2001	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Irapuru e Monte Alto (SP)
<i>Baurusuchus salgadoensis</i>	Carvalho <i>et al.</i> 2005	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em General Salgado (SP)
<i>Baurusuchus albertoi</i>	Nascimento & Zaher 2010	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em General Salgado (SP)
<i>Pissarrachampsia sera</i>	Montefeltro, Larsson & Langer 2011	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Campina Verde (MG)
<i>Campinasuchus dinizi</i>	Carvalho <i>et al.</i> 2011	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Campina Verde (MG)
<i>Gondwanasuchus scabrosus</i>	Marinho <i>et al.</i> 2013	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em General Salgado (SP)
Notosuchia : Sphagesauridae		
<i>Sphagesaurus huenei</i>	Price 1950, Pol 2003	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Presidente Prudente (SP) e Cravinhos (SP)
<i>Adamantinasuchus navae</i>	Nobre & Carvalho 2006	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Marília (SP)
<i>Sphagesaurus montealtensis</i>	Andrade & Bertini 2008	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Monte Alto (SP)
<i>Armadillosuchus arrudai</i>	Marinho & Carvalho 2009	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em General Salgado (SP)
<i>Caipirasuchus paulistanus</i>	Iori & Carvalho 2011	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Monte Alto (SP)
<i>Caryonosuchus pricei</i>	Kellner <i>et al.</i> 2011b	Fm. Presidente Prudente, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Presidente Prudente (SP)
Neosuchia (incluindo Trematochampsidae, Peirosauridae e afins)		
<i>Itasuchus jesuinoi</i>	Price 1955	Fm. Marília, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Uberaba (MG)
<i>Peirosaurus tormini</i>	Price 1955	Fm. Marília, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Uberaba (MG)
<i>Caririsuchus camposi</i>	Kellner 1987	Fm. Romualdo, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe em Santana do Cariri (CE)
<i>Uberabasuchus terrificus</i>	Carvalho, Ribeiro & Avilla, 2004	Fm. Marília, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Uberaba (MG)
<i>Susisuchus anatoceps</i>	Salisbury <i>et al.</i> 2003, Figueiredo & Kellner 2009	Fm. Crato, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe em Nova Olinda e Santana do Cariri (CE)
<i>Montealtosuchus arrudacamposi</i>	Carvalho, Vasconcellos & Tavares 2007	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Monte Alto (SP)

<i>Susisuchus jaguaribensis</i>	Fortier & Schultz 2009	Bacia de Lima Campos, Cretáceo Inferior em Icó (CE)
<i>Pepesuchus deiseae</i>	Campos <i>et al.</i> 2011; Iori <i>et al.</i> 2011	Fm. Presidente Prudente, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Presidente Prudente e Catanduva (SP)
<i>Barreirosuchus franciscoi</i>	Iori & Garcia, 2012	Fm. Presidente Prudente, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Monte Alto (SP)
Neosuchia : Pholidosauridae		
<i>Sarcosuchus hartti</i>	Marsh 1869	Grupo Bahia, Cretáceo Inferior da Bacia do Recôncavo em Salvador (BA)
Neosuchia : Dyrosauridae		
<i>Hyposaurus derbianus</i>	Cope 1886	Bacia da Paraíba. Obs.: Inicialmente dito como cretácica, esta ocorrência é considerada paleocênica (ver texto). Localidade desconhecida.
<i>Guarinisuchus munizi</i>	Barbosa <i>et al.</i> 2008	Fm. Maria farinha, Paleoceno Inferior da Bacia da Paraíba em Recife (PE).
Neosuchia : Sebecidae		
Sebecídeo nov. sp.	Gasparini <i>et al.</i> , 1993, Pinheiro <i>et al.</i> 2011a, 2011b	Bacia de São José de Itaboraí, Paleoceno Superior em Itaboraí (RJ)
Crocodylia : Crocodyloidea		
<i>Charactosuchus fieldsi</i>	Langston 1965; Souza-Filho 1993	Fm. Solimões, Mioceno da Bacia do Acre em Senador Guimard (AC)
<i>Charactosuchus mendesi</i>	Souza-Filho & Bocquentin-Villanueva 1989, Souza-Filho <i>et al.</i> 1993	Fm. Solimões, Mioceno da Bacia do Acre em Senador Guimard (AC)
<i>Charactosuchus sansaoi</i>	Souza-Filho 1991	Fm. Solimões, Mioceno da Bacia do Acre em Senador Guimard (AC)
Crocodylia : Alligatoridae		
<i>Purussaurus brasiliensis</i>	Rodrigues 1892	Fm. Solimões, Mioceno da Bacia do Acre em todo o estado do Acre e regiões limítrofes do Amazonas e Bolívia.
<i>Mourasuchus amazonensis</i>	Price 1964	Fm. Solimões, Mioceno da Bacia do Acre em Cruzeiro do Sul (AC)
<i>Mourasuchus arendsi</i>	Bocquentin-Villanueva, 1984, Souza-Filho & Guilherme 2011	Fm. Solimões, Mioceno da Bacia do Acre em Feijó (AC)
<i>Mourasuchus nativus</i>	Gasparini, 1985, Bocquentin-Villanueva & Souza-Filho 1990	Fm. Solimões, Mioceno da Bacia do Acre em Senador Guimard (AC)
<i>Caiman brevisrostris</i>	Souza-Filho 1987	Fm. Solimões, Mioceno da Bacia do Acre em Sena Madureira e Manuel Urbano (AC)
<i>Caiman tremembensis</i>	Chiappe 1988	Fm. Tremembé, Oligoceno da Bacia de Taubaté em Taubaté (SP)

<i>Caiman niteroiensis</i>	Souza-Filho & Bocquentin-Villanueva 1991	Fm. Solimões, Mioceno da Bacia do Acre em Senador Guimard (AC)
<i>Eocaiman itaboraiensis</i>	Pinheiro <i>et al.</i> , 2013	Bacia de São José de Itaboraí, Paleoceno Superior em Itaboraí (RJ)
Crocodylia : Gavialoidea		
<i>Gryposuchus jessei</i>	Gürich 1912	Fm. Solimões, Mioceno da Bacia do Acre em localidade desconhecida junto ao Rio Pauini no estado do Amazonas
<i>Hesperogavialis</i> nov. sp.	Bocquentin-Villanueva & Buffetaut, 1981, Souza-Filho 1998	Fm. Solimões, Mioceno da Bacia do Acre em Senador Giomard (AC)
Espécies baseadas em material fragmentário e de validade e afinidade duvidosas		
<i>Thoracosaurus bahiensis</i>	Marsh 1869	Grupo Bahia, Cretáceo Inferior da Bacia do Recôncavo em Salvador (BA)
<i>Brasileosaurus pachecoi</i>	Huene 1931	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em Presidente Bernardes (SP)
<i>Goniopholis paulistanus</i>	Roxo 1936	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru em diversas localidades do estado de São Paulo

No Brasil, *Araripesuchus* está representado pela espécie *A. gomesii* Price, 1959 do Cretáceo Inferior da Formação Romualdo da Bacia do Araripe. Na Argentina, são reconhecidas as espécies *A. patagonicus* Ortega *et al.*, 2000 e *A. buitreaensis* Pol & Apesteguía, 2005, do Cretáceo Superior. Na África foram descritas as espécies *A. wegneri* Buffetaut, 1981 do Cretáceo Inferior do Níger, *A. rattoides* Sereno & Larsson, 2009, proveniente do Marrocos, e *A. tsangatsangana* Turner, 2006, de Madagascar, sendo as duas últimas do Cretáceo Superior. Todas essas espécies tem porte pequeno, com crânios com 10 a 15 cm de comprimento, e apresentam características morfológicas que apontam terem hábitos de predadores oportunistas nos ambientes terrestres. Apesar das incertezas filogenéticas entre as espécies do gênero e seu posicionamento junto aos demais Mesoeucrocodylia, o monofiletismo do gênero é consensual e sua grande amplitude temporal e geográfica o torna um importante representante do Cretáceo de todo o Gondwana. Originalmente o gênero *Araripesuchus* foi embutido na família Uruguaysuchidae por Price (1959), juntamente com *Uruguaysuchus*, do Cretáceo Inferior do Uruguai, proposta que obteve respaldo filogenético em algumas análises recentes (Soto *et al.* 2011). Vários autores indicaram, no entanto, uma posição como mais afim aos Neosuchia (Ortega *et al.* 2000) ou aos Notosuchia (Fig. 2).

Os folidossaurídeos (Pholidosauridae) são um grupo de neossúquios longirostros extintos de grande tamanho e hábito principalmente aquático continental (Sereno *et al.* 2001). Análises filogenéticas tem demonstrado, no entanto, que a integridade taxonômica deste grupo (seu monofiletismo) é garantida apenas se uma outra linhagem de crocodiliformes aquáticos, mas de hábitos marinhos costeiros (os dirossaurídeos), for incluída neste grupo (Fig. 2). Os folidossaurídeos estão representados no Brasil pelo gigantesco *Sarcosuchus hartii*, do Cretáceo Inferior da Bacia do Recôncavo, no estado da Bahia (ver acima e Fig. 2). Seu holótipo e única ocorrência constitui-se de um rostro parcial, dentes e osteodermas. Roxo (1929) propõe o nome *Pholidosaurus milwardi* para uma coleção de dentes cônicos provenientes de diversas localidades do interior de São Paulo que expõem os sedimentos cretácicos Bacia Bauru sem, entretanto, oferecer uma diagnose, descrição ou figurá-los, o que torna este nome inválido, de modo que *Sarcosuchus hartii* é o único testemunho válido para os folidossaurídeos no Brasil.

Os susisuquídeos (Susisuchidae) foram neossúquios de pequeno tamanho, hábitos aquáticos e rostro largo e relativamente longo. Filogeneticamente são formas muito importantes, já que se posicionam bem próximas à origem dos Eusuchia. No Brasil foram encontradas duas espécies no Cre-

táceo Inferior: *Susisuchus anatoceps*, representada por dois espécimes provenientes da Formação Crato da Bacia do Araripe (Figueiredo & Kellner 2009) e *S. jaguaribensis* Fortier & Schultz, 2009, da Bacia de Lima Campos, ambas no estado do Ceará.

Os trematocampsídeos (Trematochampsidae) são crocodiliformes gondwânicos aquáticos que se caracterizam por possuir uma extensa armadura dérmica, a qual cobre toda a cauda e parte dos membros. Ainda possuem relações filogenéticas incertas, já que os exemplares sobre os quais foi baseada a família são muito incompletos (Buffetaut 1985, Simons & Buckley 2002). Nela foram incluídas duas espécies do Brasil: *Caririsuchus camposi* Kellner, 1987, proveniente do Cretáceo Inferior da Formação Romualdo da Bacia de Araripe, e *Itasuchus jesuinoi* Price, 1955, do Cretáceo Superior da Formação Marília da Bacia Bauru no estado de Minas Gerais. *Caririsuchus camposi* foi reclassificado por Buffetaut (1991) para o gênero *Itasuchus*, que manteve ambos na família Trematochampsidae, mas Kellner (1994) levantou alguns caracteres revalidando a diferenciação genérica entre estas duas formas trematocampsídeas brasileiras. A relação dessas espécies com outros trematocampsídeos não é conclusiva e ultimamente têm sido relacionados à família Peirosauridae (Campos et al. 2011, Martinelli et al. 2012).

Os peirosaurídeos (Peirosauridae) são um grupo de crocodiliformes de porte médio, similares aos trematocampsídeos, mas de construção muito mais grácil, cujos representantes sul-americanos apresentam uma morfologia craniana bastante conservadora (Gasparini et al. 1991). Algumas espécies, porém, apresentam características pós-cranianas que sugerem que este grupo contenha ao menos alguns representantes mais aptos a ocuparem os ambientes terrestres, ainda que apresentem menos especializações para isso do que outras formas predadoras terrestres, como os Baurusuchidae. As relações filogenéticas dos peirosaurídeos são ainda muito incertas, pois nenhuma análise incluindo concomitantemente todas as espécies atribuídas ao grupo foi conduzida, e seus representantes tem variavelmente sido relacionados aos Neosuchia, aos terrestres sebecídeos, ou próximos a Notosuchia (Carvalho et al. 2004, Larsson & Sues 2007, Turner & Buckley 2008, Leardi & Pol 2009). No Brasil estão representados por vários esqueletos quase completos, embora ainda apenas parcialmente estudados, todos sendo provenientes do Cretáceo Superior da Bacia Bauru nos estados de

Minas Gerais e São Paulo (vide Tabela 1). Membros desta família foram descritos também no Cretáceo da Argentina (Gasparini et al. 1991, Leardi & Pol 2009, Martinelli et al. 2012) e da África (Larsson & Sues 2007).

Os notosúquios (Notosuchia) são o grupo mais diversificado do Cretáceo Superior da América do Sul. Dentro deste grupo são incluídos inúmeros gêneros de posicionamento variável (ex. *Notosuchus*, *Candidodon*, *Mariliasuchus*, *Adamantinasuchus*) além das famílias Sphagesauridae e Baurusuchidae. Os gêneros citados são animais de pequeno porte (com crânios medindo de cerca de 10 a 25 cm) e que se destacam por sua dentição especializada, com dentes posteriores dotados de cúspides múltiplas e mandíbulas capazes de movimento propalinal (antero-posterior), ou seja, de uma mastigação mais eficaz. Estas feições levam a tratar estes animais como formas onívoras ou mesmo herbívoras, com capacidade de processamento do alimento mais similar a um mamífero do que aos modernos crocodilianos (Pol 2003).

Os Notosuchia incluem também os esfagessaurídeos (Sphagesauridae), um grupo endêmico do Cretáceo Superior do Sudeste do Brasil, unicamente conhecidos na Formação Adamantina da Bacia Bauru (vide Tabela 1). Com morfologia corporal similar aos demais notosúquios de pequeno porte, os esfagessaurídeos destacam-se pela robustez de seu crânio, bem como por sua peculiar dentição. Dotados de relativamente longos dentes caniniformes na parte anterior do crânio (pré-maxila e mandíbula), os dentes posteriores são baixos, ornamentados com grossos dentículos, espesso esmalte e dispostos num padrão oblíquo, de modo que a borda anterior dos dentes volta-se para fora (lateralmente) e a borda posterior direciona-se para dentro da cavidade oral (medialmente). As características dentárias deste grupo, convergentemente muito similares a alguns cinodontes, sugerem tratar-se de um grupo com hábitos carniceiros.

Os baurussuquídeos (Baurusuchidae) são formas especializadas a hábitos predadores, de médio a grande porte, abundantes no registro fóssil do Cretáceo Superior da Bacia Bauru, tanto em São Paulo quanto em Minas Gerais, e tal como os esfagessaurídeos, nesta Bacia são conhecidos apenas na Formação Adamantina. Outros integrantes dos baurussuquídeos foram descritos para o Cretáceo Superior da Argentina: *Cynodontosuchus rothi* Woodward, 1896 e *Wargosuchus australis* Martinelli & Paes, 2008. Espécies provenientes do Cretáceo

Superior do Paquistão e da Europa têm sido tentativamente atribuídas a este grupo (Wilson et al., 2001), mas o estado fragmentário dos seus espécimes impede uma análise mais conclusiva.

A partir da descrição de *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945, baseado num crânio proveniente da Formação Adamantina (Cretáceo Superior) no município de Riolândia (estado de São Paulo), os paleontólogos têm percebido neste táxon a presença de várias características especializadas convergentes às de dinossauros Theropoda, como um crânio alto e comprimido lateralmente, com narinas externas abrindo-se anteriormente, órbitas posicionadas latero-anteriormente e dentes também comprimidos, com carenas finamente serrilhadas. Durante décadas o único material representativo destes crocodylomorfos foi o holótipo de *Baurusuchus*, escassamente conhecido em função da brevidade de sua descrição original. Dada a disparidade deste material em relação aos crocodylomorfos viventes e à maioria das formas extintas, tal escassez de informações não impediu que hipóteses sobre seus hábitos de vida fossem levantadas. A posição das narinas e órbitas num crânio de rostro alto, além da dentição similar à de terópodes, sugerem que *Baurusuchus* ocupasse um nicho de predador ativo em ambiente terrestre, diferentemente dos atuais crocodylomorfos, de hábitos anfíbios e de tocaia (Riff & Kellner 2001). Recentemente, a descrição do esqueleto do espécime-tipo de um segundo gênero deste grupo, *Stratiosuchus*, mostrou que as convergentes características teropodomorfas dos Baurusuchidae estendem-se para além do crânio, e sustentam mais solidamente as hipóteses iniciais de seus hábitos de vida como predadores ativos e plenamente terrestres das paisagens do Cretáceo sul-americano, especialmente do Sudeste do Brasil (Riff & Kellner 2011).

Além da morfologia dentária, craniana e pós-craniana, a relativa frequência de espécimes de Baurusuchidae nos depósitos da Formação Adamantina do Grupo Bauru (com dezenas de espécimes já resgatados), postula um papel preponderante deste grupo na ocupação de um nicho de predadores de topo, aliada a notória escassez de outros competidores neste mesmo depósito que pudessem ocupar tal nicho ecológico, como dinossauros Theropoda de porte pequeno a médio. Mesmo após décadas de esforços de coleta na Formação Adamantina, bem como na Formação Marília, não mais que coleções de dentes isolados e alguns ossos também isolados atribuíveis a Theropoda de

médio porte (Abelisauridae e Maniraptora) foram encontrados (Bertini et al. 1993, Novas et al. 2005, Machado et al. 2008, Bittencourt & Langer, 2011), e apenas três registros de Theropoda de grande porte foram reconhecidos até o momento, incluindo apenas uma forma descrita, *Pycnonemosaurus nevesi* Kellner & Campos, 2002, proveniente de uma unidade indiferenciada do Grupo Bauru no estado de Mato Grosso, além de ossos isolados de um abelissaurídeo na Formação Marília em Minas Gerais (Novas et al. 2008) e uma vértebra atribuída a Megaraptora na Formação Adamantina em São Paulo (Méndez et al. 2012). Por outro lado, registra-se uma relativa abundância de espécies e espécimes de Sauropoda Titanosauridae, com sete táxons descritos até o momento (*Aeolosaurus*, *Gondwanatitan*, *Maxakalisaurus*, *Baurutitan*, *Adamantissaurus*, *Trigonosaurus* e *Uberabatitan*), representados por ossos isolados a esqueletos parciais encontrados em muitas localidades do Grupo Bauru (Kellner & Azevedo 1999, Kellner & Campos 2000, Santucci & Bertini 2001, Kellner et al. 2005, 2006, Salgado e Carvalho 2008, Santucci & Arruda-Campos, 2011, Costa et al. 2012).

Esta tafocenose não se apresenta, portanto, como um artefato preservacional em detrimento seletivo do registro de dinossauros Theropoda, mas uma condição paleoecológica real da fauna do Cretáceo Superior do Sudeste do Brasil, de modo que os nichos ecológicos geralmente ocupados por dinossauros Theropoda na maioria do globo eram ocupados no Sudeste do Brasil principalmente pelos crocodylomorfos Baurusuchidae. No mesmo período, inclusive, o Grupo Neuquén, na Patagônia Argentina, têm fornecido um registro muito rico de dinossauros Theropoda de pequeno a médio porte, bem como dinossauros Sauropoda, e diversos crocodylomorfos. Estes últimos, no entanto, raramente apresentam táxons que possam ser considerados predadores de topo (Leanza et al. 2004). As duas únicas formas argentinas atribuíveis aos baurusuquídeos, *Wargosuchus* e *Cynodontosuchus*, são inclusive notavelmente distintas daquelas do Grupo Bauru, especialmente por seu tamanho diminuto (crânio com não mais que 15 cm de comprimento), certamente ocupando nichos específicos distintos das formas muito mais robustas ocorrentes no Grupo Bauru. A exemplo dessas têm-se *Stratiosuchus maxhechti* Campos et al., 2001 (ver também Riff & Kellner, 2011) que com um crânio com 47 cm de comprimento e um corpo estimado entre 4 e 5 metros e dotado de

especializações para uma postura ereta, capacidade cursorial e dentição similar à dos dinossauros Theropoda e com dentes caniniformes muito desenvolvidos, foi hábil a ocupar um nicho de predador de topo nas guildas ecológicas do Cretáceo Superior, competindo diretamente com dinossauros, e mesmo os predando, revivendo naquele período a dominância que previamente os arcossauros Crurotarsi tiveram nos ecossistemas terrestres apenas durante o Triássico (Fig. 4).

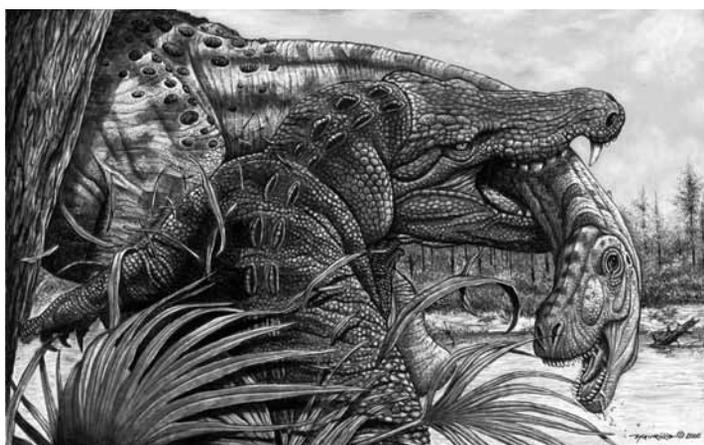


Figura 4. Reconstrução artística do baurusuquídeo *Stratiotosuchus maxhechti*, crocodiliforme de hábitos terrestres da Bacia Bauru, Cretáceo do Brasil, predando um titanossauro juvenil. Desenho de Maurílio Oliveira (Museu Nacional, Rio de Janeiro).

Crocodylomorfos do Cenozoico

A transição Cretáceo-Terciário (K-T) foi caracterizada por uma profunda mudança na composição dos ecossistemas do globo que afetou profundamente muitos grupos de organismos. Alguns grupos não conseguiram transpassar o limite K-T e outros, embora tenham sobrevivido, mostraram uma decadência posterior, o que levou a uma alteração na composição taxonômica dos nichos ecológicos vacantes (Archibald & Fastovsky 2004). Neste complexo panorama biótico, os diferentes grupos de crocodylomorfos foram afetados distintivamente, embora detalhados estudos sejam ainda escassos. De todo modo, dentre os muitos grupos de Crocodylomorpha apenas os Dyrosauridae, os Sebecia e os Eusuchia podem ser encontrados em depósitos Cenozoicos, sendo que durante o Terciário os dois primeiros grupos também se extinguíram. Os crocodylomorfos eusúquios tiveram uma radiação global notória no Cenozoico (Brochu 1999, 2001, 2003), com uma grande diversificação ocorrendo na América do Sul durante o Neógeno (Riff et al. 2010). Mas mesmo os eussúquios declinaram em diversidade ao longo do Cenozoico para as 23 espécies vivas atualmente de Crocodylia, e abaixo apreciamos a ascensão e queda das linhagens cenozóicas conhecidas no Brasil.

Mesmo não contando mais com os grupos que se fizeram importantes durante o Cretáceo, especialmente os Notosuchia e Peirosauridae, os crocodiliformes são ainda frequentes no Cenozoico do Brasil e da América do Sul como um todo. O registro fóssil nos mostra que o grupo continuou a ter um papel preponderante na dinâmica dos

ecossistemas, ocupando nichos de predadores nos ambientes continentais, tanto lacustres e fluviais, bem como nos mares. Também durante o Terciário nenhum outro grupo de répteis apresentou um registro fóssil equivalentemente rico. Apesar dos depósitos marinhos mesozoicos brasileiros não registrarem os super-especializados Thalattosuchia (discutidos acima), o registro cenozoico inicia-se, no Paleoceno, com outra linhagem marinha de crocodiliformes: os dirossaurídeos (Dyrosauridae). Este foi um grupo de neossúquios marinhos de crânios alongados e dentição numerosa, especializados à piscivoria, que surge no registro fóssil no Cretáceo Superior e extingue-se no Eoceno, tendo sido coletados em todo o mundo, exceto na Oceania e Antártica. As regiões atuais que representam as bordas da reminiscência cenozóica do Mar Tethys, especialmente o norte e oeste da África, foram o principal palco de diversificação do grupo, e onde também as espécies mais antigas e mais basais foram encontradas.

O primeiro registro do grupo no Brasil se deu com a descrição de *Hyposaurus derbianus* Cope, 1886. Como o material-tipo tratava-se de um esqueleto parcial com uma mandíbula quase completa, esta foi a ocorrência mais esclarecedora até então conhecida para o entendimento deste gênero pois, desde sua proposição, feita pelo inglês Richard Owen (1849), os fósseis conhecidos limitavam-se a vértebras isoladas e fragmentos muito pouco informativos. Em sua descrição resumida e sem ilustrações o autor, o americano Edward Cope, não especifica a procedência do material, afirmando apenas provir do Cretáceo do estado de Pernambuco. Este e

outros espécimes, originalmente depositados no Museu Nacional do Rio de Janeiro e enviados sob empréstimo a Cope nos Estados, Unidos acabaram por se perder ou se dispersar em outras coleções após seu falecimento. Dada a falta da procedência precisa e ao fato de outros materiais de dirossaurídeos não ocorrerem no Cretáceo, mas no Paleoceno do estado de Pernambuco (ver abaixo), Barbosa et al. (2008) sugerem que o espécime-tipo de *H. derbianus* deva advir de níveis mais recentes do que o aventado por Cope. Têm-se assim que o registro brasileiro melhor conhecido atualmente deste grupo é o exemplar-tipo da espécie *Guarínisuchus munitzi* Barbosa et al. 2008 (Fig. 2), proveniente da Formação Maria Farinha da Bacia da Paraíba, exposta no município de Recife (PE). Além destas ocorrências, duas outras espécies de dirossaurídeos são bem conhecidas em depósitos paleocênicos da Colômbia e um espécime fragmentário é proveniente do Paleoceno da Bolívia. Como cada uma das espécies sul-americanas descritas aparenta-se mais a espécies africanas do que entre si, sugere-se que os dirossaurídeos tenham alcançado a América do Sul a partir de sucessivas migrações de estoques ancestrais africanos ocorridas durante o Paleoceno (Hastings et al. 2011).

O exemplar-tipo da espécie *Guarínisuchus munitzi* provém de uma camada bioestratigraficamente datada em cerca de 62 milhões de anos, situada pouco acima do contato entre a cretácica Formação Gramame e a paleocênica Formação Maria Farinha, contato este que representa o mais nítido registro do limite K-T no Brasil. Na Formação Gramame ocorrem fósseis que, apesar de fragmentários, atestam a presença de ao menos quatro grupos de Mosasauria, uma linhagem de grandes lagartos marinhos predadores e que foram extintos ao fim do Cretáceo. Isto posto, a presença de *Guarínisuchus* na Formação Maria Farinha, bem como a diversificação dos dirossaurídeos no Paleoceno nas demais regiões do mundo, sugerem que estes crocodiliformes marinhos passaram a ocupar o nicho de predadores aquáticos aberto pela extinção dos mosassauros, pois durante cerca de 30 milhões de anos a partir do final do Cretáceo estes crocodiliformes passaram a ser os mais comuns fósseis de vertebrados tetrápodes nos depósitos costeiros relacionados ao antigo mar Tethys.

No ambiente continental o registro dos crocodiliformes paleógenos é muito mais modesto do que aquele do Cretáceo, mas neste período outro grupo altamente especializado deixou um teste-

munho que, apesar de escasso, é relevante para o entendimento das biotas terrestres cenozóicas sul-americanas: os sebecídeos. Este grupo (Sebecia) é composto por animais de médio a grande porte conhecidos principalmente a partir de esqueletos provenientes do Paleoceno e Eoceno da Argentina. A espécie-tipo, *Sebecus icaeorhinus* Simpson, 1937, é proveniente de depósitos eocênicos de Chubut, Argentina (Formação Casamayor) e despertou muito interesse desde sua descrição feita pelo americano George G. Simpson, dada a peculiaridade de sua morfologia. Até aquele momento, todos os crocodylomorfos fósseis conhecidos eram ao menos superficialmente similares aos crocodilianos modernos: formas aquáticas com rostros alongados, largos ou tubulares e dotados de dentição simples, composta por dentes cônicos e lisos. Com um rosto alto e estreito e dentes muito comprimidos e dotados de serrilhas cortantes, bem como por outras particularidades (como a presença de uma dupla articulação mandibular), *Sebecus* mostrou-se tão dissimilar do padrão morfológico familiar que Simpson considerou então que uma nova sub-ordem da tradicional ordem Crocodylia deveria ser reservada para esse animal, chamando-a Sebecosuchia, sem descartar, no entanto, a possibilidade de *Sebecus* representar até mesmo um novo grupo de Archosauria. Em sua revisão da espécie, Colbert (1946) vinculou *Sebecus* a *Baurusuchus*, do Cretáceo do Brasil (ver acima), inserindo também este gênero na então sub-ordem Sebecosuchia especialmente por ambos apresentarem crânios altos e dentição teropodomorfa, ou seja, similares aos dentes dos dinossauros Theropoda (entre os crocodylomorfos, esta dentição é também denominada *zifodonte*). Outro fator interessante atrelado à descoberta de *Sebecus* é que este crocodiliforme mostrou-se ser o fornecedor dos dentes isolados que levaram o célebre paleontólogo argentino Florentino Ameghino (1906) a supor que dinossauros Theropoda ainda ocorriam no Terciário da Patagônia Argentina, um dos problemas que estimularam a organização da *Scarritt Patagonian Expedition*, do Museu Americano de História Natural de Nova York, e que percorreu várias localidades fossilíferas na Patagônia Argentina entre 1930 e 1931 (Simpson, 1932).

Novas descobertas posteriores revelaram que o registro fóssil dos Sebecia é relativamente disseminado em toda a América do Sul, com formas associadas ao grupo provenientes desde depósitos do Cretáceo Superior da Patagônia ao Mioceno Médio da Venezuela (p. ex. Langston, 1965, Gaspa-

rini 1972, Turner & Calvo 2005, Paollilo & Linares 2007, Pol & Powell 2011). No Brasil, o registro de sebecídeos é ainda restrito, com três crânios ainda inéditos provenientes do Paleoceno da Bacia de Itaboraí, no estado do Rio de Janeiro. Inicialmente reconhecido como afins à espécie *Bretesuchus bonapartei* Gasparini *et al.*, 1993, do Paleoceno do norte da Argentina, um detalhamento na descrição destes exemplares itaboraienses mostra que um deles aproxima-se mais a *Sebecus icaeorhinus* (Pinheiro *et al.* 2011a), enquanto os demais assemelham-se a *Sebecus huilensis* Langston, 1965, espécie do Mioceno Médio da Colômbia (Pinheiro *et al.* 2011b). O posicionamento filogenético do grupo como um todo, no entanto, é ainda muito debatido. Alguns estudos concluem que os sebecídeos constituem uma linhagem afim aos notossúquios do Cretáceo, ou mesmo que se tratam de notossúquios derivados, estreitamente aparentados aos baurussuquídeos (p. ex. Pol & Powell 2011), sustentando o grupo Sebecosuchia, e assim a classificação pioneira proposta por Colbert (1946). Outras análises concluem terem os sebecídeos um posicionamento bem mais próximo às linhagens viventes do que anteriormente suposto, aproximando-os dos Peirosauridae e posicionando ambos mais proximamente aos Neosuchia (p. ex. Larsson & Sues 2007, Riff & Kellner 2011). Note o posicionamento de *Sebecus* na Fig. 2). Tidos como crocodiliformes terrestres a partir de sua anatomia craniana (rosto alto e estreito, narinas posicionadas anteriormente), os sebecídeos são hoje compreendidos como crocodiliformes com um espectro morfológico e ecológico mais amplo do que o suposto anteriormente, panorama vislumbrado pela recente descoberta de formas primitivas do grupo em depósitos do Paleoceno da Argentina e que contam com rostros mais baixos, narinas externas abertas dorsalmente e dentes sem bordas serrilhadas (Pol & Powell, 2011), sugerindo terem ocupado também nichos aquáticos similares às espécies modernas. Mas as formas eocênicas, como *Sebecus*, bem como aquelas do Mioceno Médio do norte da América do Sul (Colômbia, Peru e Venezuela) incluem animais com crânios altos e comprimidos típicos de animais terrestres. Sua dentição zifodonte sugere fortemente tratar-se de predadores ativos, e seu tamanho considerável (crânios com 50 cm a 1 m de comprimento) habilita estes sebecídeos a competirem diretamente com os principais predadores terrestres do Terciário, como os mamíferos marsupiais predadores (Sparassodont) ou as aves terrícolas de grande porte (Phorusrha-

cidae). É Interessante notar que no depósito no qual o maior dos sebecídeos é conhecido (*Barinasuchus arveloi* Paollilo & Linares, 2007, da Formação Barinas, Mioceno Médio da Venezuela), fósseis desses outros grupos de vertebrados predadores não foram encontrados até o momento. Os sebecídeos aparentemente extinguem-se ao final do Mioceno Médio (há cerca de 12 milhões de anos), coincidindo com drásticas mudanças paleoambientais impostas pelos últimos pulsos de soerguimento da Cordilheira dos Andes, que ao longo do Mioceno drenaram as extensas áreas alagadiças que dominavam a paisagens da atual região amazônica ocidental (Hoorn *et al.* 2010, Hoorn & Wesselingh 2010).

Esse sistema lacustre amazônico que perdurou até o Mioceno Médio era drenado por rios que rumavam para o norte, contando com uma ampla área de contato com o mar do Caribe, e deixou um registro sedimentar conhecido como Sistema Pebas. Seu declínio, controlado pelo fechamento do contato caribenho através do rápido soerguimento dos Andes Venezuelanos (Cadeia de Mérida), bem como pela formação de imensos leques aluviais (*mega-fans*) resultantes do soerguimento das cadeias Central e Setentrional dos Andes (Colômbia e Equador), levou ao estabelecimento, no Mioceno Superior, de uma nova paisagem dominada por amplas áreas alagadas sem qualquer contato importante com o mar e drenada por rios que passaram a correr de leste para oeste, denominada Sistema Acre. Com o desaparecimento dos sebecídeos nos depósitos pan-amazônicos formados no contexto do Sistema Acre, e por estes animais aparentemente terem ocupado nichos de predadores de topo de cadeia (usualmente os animais mais ecologicamente susceptíveis a drásticas mudanças ambientais), a associação da extinção deste grupo com tal crise ambiental é uma hipótese bastante plausível, ainda que suas causas mais próximas e precisas não sejam conhecidas (Riff, 2011). No entanto, essa extinção pode ter sido apenas regional. Ainda que sebecídeos já não ocorram em depósitos mais austrais (na Argentina) desde o Oligoceno, um dente isolado e incompleto, mas com a forma típica dos dentes dos sebecídeos, foi coletado em afloramento da Formação Guabirota, Mioceno/Plioceno da Bacia de Curitiba, no estado do Paraná (Liccardo & Weinschütz, 2010). Se novos e mais completos fósseis confirmarem a presença deste grupo neste depósito datado do final do Neógeno, seriam estes sebecídeos paranaenses os últimos crocodiliformes não-Eusuchia do mundo, dado que todas as

demais ocorrências mundiais de crocodiliformes conhecidos a partir do Mioceno Superior são de eussúquios.

À exceção deste único e fragmentário registro atribuído aos sebecídeos, o registro de crocodiliformes no Brasil a partir do fim do Paleoceno inclui apenas representantes dos Eusuchia, especificamente dos Crocodylia (nó 8 da Fig. 2). Mas entre o Paleoceno e o Mioceno Médio esse registro é praticamente nulo, com apenas uma espécie descrita: *Caiman tremembensis* Chiappe, 1988. Baseada em material muito fragmentado proveniente da Formação Tremembé (Oligoceno Superior) da Bacia de Taubaté no estado de São Paulo, este fóssil representaria o mais antigo registro do gênero *Caiman*, que ainda conta com as espécies viventes *C. latirostris*, *C. yacare* e *C. crocodilus*, todas ocorrentes no Brasil (veja abaixo mais sobre os caimaníneos). Esta atribuição taxonômica, no entanto, é tentativa, dada a carência de novos e melhores espécimes. Este hiato amostral no registro paleógeno brasileiro é, no entanto, condizente com uma sub-amostragem no registro de Mesoeucrocodylia percebida em todo o mundo, controlada pela disponibilidade e acessibilidade do registro geológico continental. Hiatos temporais na amostragem de táxons ocorrem também em outros períodos e podem ser ainda mais extensos, como os depósitos mesozoicos pré-Aptiano, nos quais o registro de crocodiliformes é ainda mais rarefeito. Novas descobertas em depósitos desta idade acabam por ter grande potencial para modificar as hipóteses correntes sobre a filogenia e biogeografia dos crocodiliformes (Riff & Kellner 2008).

Ao fim do Terciário, mais especificamente no Mioceno Superior, o registro de crocodiliformes no Brasil volta a ser tão numeroso e diversificado quanto aquele do Cretáceo Superior, ainda que concentrado em quase sua totalidade nos níveis superiores da Formação Solimões da Bacia do Acre e conhecidos também em depósitos correlatos no Peru, Bolívia, Colômbia e Venezuela. Estes depósitos continentais do norte da América do Sul, ou pan-amazônicos, possuem uma espantosa variedade e quantidade de fósseis de todos os principais grupos de vertebrados, sendo os crocodiliformes usualmente os mais frequentes nas centenas de sítios paleontológicos que, no caso do estado do Acre, são em sua maioria barrancas expostas pela ação erosiva dos rios e igarapés da região. Como representam a deposição flúvio-lacustre resultante do estabelecimento do Sistema Acre, esses depó-

sitos não contam mais com representantes dos terrestres sebecídeos. Estes depósitos do Mioceno Superior da Amazônia preservaram, no entanto, o mais prolífico registro de Crocodylia no Brasil, com formas que estão incluídas nos três grupos viventes: Gavialoidea, Crocodyloidea e Alligatoroidea.

O grupo dos Gavialoidea atualmente é representada por apenas uma espécie vivente, *Gavialis gangeticus* (família Gavialidae), que ocorre apenas no sub-continentes Indiano. Historicamente ocorria na Índia, Paquistão, Myanmar, Bangladesh, Butão e Nepal, nas bacias dos rios Indus, Ganges, Brahmaputra e Mahanadi. No entanto, devido à ação humana populações viáveis são encontradas hoje apenas no Nepal e Índia, especialmente na bacia do Rio Chambal. Com apenas cerca de 200 adultos remanescentes fora de santuários e parques, a espécie é considerada pela *International Union for Conservation of Nature* (IUCN) como criticamente ameaçada de extinção (Choudhury *et al.* 2007). Embora a sua distribuição atual seja restrita, a história evolutiva do grupo é ampla, com registros desde o Cretáceo Superior dos Estados Unidos, Europa e Norte da África. Os registros mais antigos na América do Sul datam do Oligoceno, mas foi no Mioceno da Amazônia que os gavialóideos experimentaram sua maior diversificação. Os principais registros no continente provêm do Mioceno Médio da Venezuela, Peru e Colômbia e do Mioceno Superior da Argentina, Venezuela e Brasil (estes sendo comuns na Formação Solimões do estado do Acre), e no Plioceno do Peru, somando dez espécies descritas em seis gêneros distintos (Riff *et al.* 2010). Registros mais esparsos são provenientes também de depósitos da Formação Solimões no estado do Amazonas, e em depósitos do Mioceno Médio do estado do Pará (Formação Pirabas). Assim como a única espécie vivente do grupo, todos os gavialóideos caracterizam-se pela presença de um rostró tubular bastante alongado e crivado de dentes cônicos simples. Essa é uma especialização que permite rápidos movimentos da cabeça dentro d'água, tanto lateral quanto verticalmente, o que torna os gaviais piscívoros muito eficientes. De fato, *G. gangeticus* é o mais aquático dos crocodilianos viventes, sendo encontrado preferencialmente em trechos calmos e junto a bancos de areia em rios amplos e profundos, não sendo capazes de predação em terra firme, e também não ocorrendo em lagos ou áreas pantanosas (Whitaker & Basu 1983, Thorbjarnarson 1992). Esta preferência de habitat da espécie vivente é coerente com o início de um

sistema predominantemente fluvial que imperou no Mioceno Superior na Amazônia (Sistema Acre), quando os gavialóideos prosperaram na região. Mesmo sendo um dos maiores crocodilianos atuais, podendo medir seis a sete metros de comprimento, a espécie indiana vivente pode ser considerada mediana frente a formas gigantescas que ocorreram na Amazônia durante o Mioceno. Praticamente todos os espécimes conhecidos possuem crânios que se aproximam ou mesmo ultrapassam 1 m de comprimento. A maior espécie já descrita provém do Mioceno Superior da Venezuela e é nomeada *Gryposuchus croizati* Riff & Aguilera, 2008. Com um dos espécimes conhecidos contando com 1,4 m de comprimento craniano (Fig. 5), estima-se um comprimento corporal total de cerca de 10 metros e uma massa de cerca de 1.700 Kg, fazendo desta espécie um dos maiores crocodiliformes de todos os tempos. Exemplares de uma espécie distinta do gênero *Gryposuchus* e com tamanho similar a *G. croizati* foram encontrados na Formação Solimões no estado do Acre, estando atualmente sob estudo. Mas nem todos os fósseis de gavialóideos acreanos são gigantes. Uma pequena mandíbula coletada próximo à fronteira com a Bolívia, medindo cerca de 30 cm de comprimento e não aparentando tratar-se de um indivíduo juvenil sugere a existência de uma espécie de pequeno porte (Souza et al. 2012). Ainda que sejam necessários exemplares mais completos para atestar que este espécime corresponde a um indivíduo adulto, a ocorrência de outra mandíbula diminuta no Mioceno Médio da Formação Pirabas (Moraes-Santos et al. 2011) aponta para

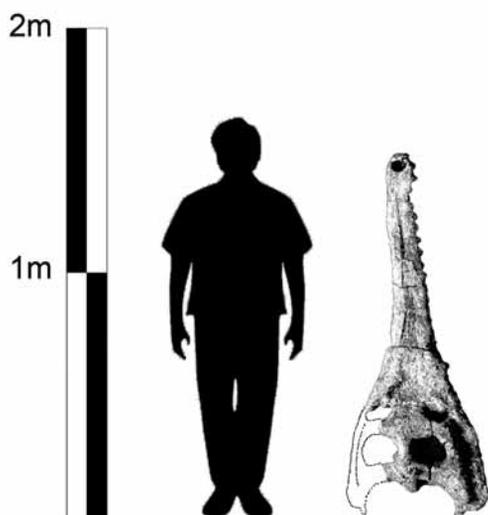


Figura 5. Ilustração do crânio de *Gryposuchus croizati*, do Mioceno Superior da Venezuela, maior gavialóideo conhecido.

uma diversidade ainda maior do que a conhecida para o grupo na América do Sul.

Crocodilianos longirrostrós e de pequeno porte, mas distintos dos gavialóideos, também ocorrem nos depósitos do Mioceno da Amazônia, representados pelo enigmático gênero *Charactosuchus*. Originalmente proposto para a espécie *C. fieldsi* Langston, 1965 a partir de uma mandíbula proveniente de depósitos do Mioceno Médio da Colômbia, esta espécie foi posteriormente registrada no Brasil, em depósitos do Mioceno Superior do estado do Acre (Souza-Filho 1993), assim como dois outros morfótipos reconhecidos preliminarmente como espécies distintas e nomeadas como *C. mendesi* (Souza-Filho & Bocquentin-Villanueva 1989, Souza-Filho et al. 1993) e *C. sansaoi* (Souza Filho 1991). Todas as ocorrências atribuídas a este gênero baseiam-se apenas em mandíbulas isoladas, que compartilham uma longa sínfise e uma peculiar evaginação de seus alvéolos dentários. Apesar da escassez de material, *Charactosuchus* tem sido atribuído aos Crocodyloidea (Langston 1965, Riff et al. 2010).

Os Alligatoroidea ocorrentes no registro fóssil brasileiro pertencem a um grupo muito bem sucedido e dotado de uma longa história na América do Sul: os Caimaninae (caimaníneos). Esta linhagem inclui todas as seis espécies de jacarés viventes no Brasil, e pode ser rastreada no continente desde o Paleoceno da Bacia de São José de Itaboraí, no estado do Rio de Janeiro, bem como da Argentina, de onde provêm as mais antigas espécies descritas para o grupo: *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 e *Eocaiman palaeocenicus* Bona, 2007. Os espécimes de Itaboraí, restritos a fragmentos mandibulares, foram associados a este último gênero e reconhecidos como uma nova espécie e mais antigo caimaníneo do Brasil: *E. itaboraiensis* Pinheiro, Fortier, Pol, Campos e Bergqvist, 2013. O registro fóssil dos caimaníneos segue fragmentário ao longo do Paleógeno, havendo apenas uma espécie pouco conhecida de caimaníneo de pequeno porte proveniente do Oligoceno da Bacia de Taubaté (*Caiman tremembensis*, ver acima). Entretanto, o zênite da diversidade do grupo é registrado nos depósitos miocênicos da Amazônia Ocidental associados ao Sistema Acre. De lá são conhecidas três espécies do gênero *Caiman*, sendo duas extintas e a espécie *C. yacare*, ainda vivente (Fortier et al. 2009). Uma das espécies extintas diferencia-se das atuais por possuir um rostro muito curto, enquanto a segunda destaca-se pela presença de chifres formados

pelos ossos posteriores do crânio (Souza-Filho & Bocquentin-Villanueva 1991, Riff et al. 2010). Mas o maior acréscimo que os depósitos miocênicos amazônicos oferecem à compreensão da diversidade passada dos caimaníneos são os fósseis de uma linhagem peculiaríssima formada pelos extintos gêneros *Purussaurus* e *Mourasuchus*. Este último possui quatro espécies distintas conhecidas a partir de crânios e outros ossos provenientes da Colômbia, Venezuela, Argentina e Brasil, onde há três espécies registradas no estado do Acre: *M. amazonensis* Price, 1964, *M. arendsi* Bocquentin-Villanueva, 1984 e *M. nativus* (Gasparini, 1985). Estes são animais de grande porte, cujos crânios contam com cerca de 1 m de comprimento e se caracterizam por possuírem um rostro muito alongado e alargado (Fig. 2), com a espécie *M. nativus* contando ainda com desenvolvidas tuberosidades cranianas similares a chifres arredondados (Bona et al. 2013, Cidade et al. 2011, Bocquentin e Souza-Filho 1990). Dotados de mandíbulas frágeis e dentição numerosa mas diminuta, e sendo ainda incapazes de uma forte e rápida flexão do pescoço devido às suas curtas e peculiares vértebras cervicais, as espécies de *Mourasuchus* parecem então ter ocupado um nicho ecológico bastante distinto para um crocodiliano, atuando possivelmente como um filtrador passivo, ao invés de um predador (Langston 2008).

Contrastando com *Mourasuchus*, as espécies do gênero *Purussaurus* possuem o crânio e mandíbula muito robustos. A presença de uma enorme narina externa é a característica mais conspícua na morfologia craniana das três espécies conhecidas do gênero: *P. neivensis* Langston, 1965 (Mioceno Médio da Colômbia), *P. mirandai* Aguilera, Riff e Bocquentin-Villanueva 2006 (Mioceno Superior da Venezuela) e *P. brasiliensis* Rodrigues, 1892 (Mioceno Superior do estado do Acre, no Brasil), sendo que nas duas últimas espécies a narina externa ocupa cerca da metade do comprimento do rostro. Todas as três espécies são agigantadas, com o crânio da espécie colombiana contando com 85 cm de comprimento e o crânio, da espécie venezuelana com 1,2 m (Aguilera et al. 2006). A espécie acreana, *P. brasiliensis*, é a maior conhecida, e também pode ser considerada o maior crocodylomorfo de todos os tempos, pois a partir do exemplar mais completo conhecido, que conta com 1,4 m de comprimento craniano e comparando-se com as proporções dos crocodilianos vivos, é possível estimar o comprimento total de *P. brasiliensis* em cerca de 12 m, e uma massa corpórea entre 8 e 10 toneladas (Aguilera et al. 2006,

Riff & Aguilera 2008). Fósseis de *P. brasiliensis* são dos mais comumente encontrados nos depósitos da Formação Solimões no estado do Acre, com dezenas de espécimes conhecidos, incluindo restos que atestam a presença de indivíduos ainda maiores, sendo o maior exemplar registrado representado por uma mandíbula proveniente da região do Alto Rio Juruá, e que possui 1,7 m de comprimento (Price 1967). São conhecidos também crânios de indivíduos juvenis, que já apresentam as características diagnósticas da espécie (Souza et al. 2010). Contando com tais dimensões corpóreas, e uma dentição avantajada, com dentes com até 10 cm de altura e contando com bordas serrilhadas cortantes, *Purussaurus brasiliensis* foi o maior predador do Mioceno, e um dos maiores de todos os tempos (Fig. 6).

Após apreciar tal diversidade de espécies, morfologias, tamanhos e estratégias ecológicas no registro fóssil dos Crocodylomorpha, com destaque para os representantes encontrados no Brasil, fica evidente que este grupo não deve ser considerado um exemplo de “fóssil-vivo”, termo tão inapropriadamente utilizado de um modo geral (Romano et al. 2009) e especialmente neste caso. Não obstante os crocodilianos atuais serem representantes modernos de uma linhagem que pode ser remontada a depósitos do Cretáceo de todo o mundo (os Crocodylia), ela representa apenas uma fração sobrevivente de um grupo muito maior, mais diverso e disseminado, sendo que apenas muito recentemente, no Quaternário, as diversas faunas de crocodylomorfos passam a ser praticamente idênticas às atuais, tanto em número de espécies (diversidade) quanto em representatividade de grupos (disparidade). Este declínio é muito claro também no território brasileiro, mesmo considerando-se apenas as três famílias existentes de Crocodylia. Se os últimos gaviais amazônicos foram extintos após o estabelecimento da moderna bacia hidrográfica do Amazonas, ao fim da vigência do Sistema Acre no fim do Mioceno (Riff et al. 2010), durante o Pleistoceno ainda ocorriam espécies da família Crocodylidae (e do gênero *Crocodylus*), encontrados em depósitos da Formação Rio Madeira, Pleistoceno do estado de Rondônia (Fortier et al., 2011). Esta família extinguiu-se no país, aparentemente no Pleistoceno, e ocorre atualmente na América do Sul apenas da bacia do Rio Orinoco, na Venezuela, à costa da Colômbia. No entanto, o registro fóssil no Quaternário continuou significativo para os caimaníneos, com fósseis associados aos gêneros vivos *Caiman*, *Melanosuchus* e *Paleosuchus* sendo



Figura 6. Reconstrução artística de paisagem do Mioceno da Amazônia, com *Purussaurus* em primeiro plano predando um toxodontídeo, mamífero do porte de um hipopótamo moderno. Desenho de Orlando Grilo (Museu Nacional, Rio de Janeiro) e extraído de Hoorn & Wesselingh 2010. Note também um *Mourasuchus* repousando sua cabeça sobre um cágado (*Chelus*) no segundo plano à direita.

encontrados em diversos sítios pleistocênicos no país (p. ex. Hsiou & Fortier 2007). Após testemunhar a irradiação dos *Crocodylomorpha* em uma miríade de formas desde seus mais antigos testemunhos, no Triássico, chegamos assim aos dias atuais com apenas esta sub-família no Brasil, os *Caimaninae*, e suas seis espécies viventes de jacarés.

Agradecimentos

Expressamos nossos agradecimentos ao suporte editorial oferecido pelo Dr. Celso Dal Ré Carneiro. Este trabalho valeu-se de suporte financeiro proporcionado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) a D.R. (APQ-00581-09) e a R.G.S (IC-2012-0150), pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) a G.M.C (13/04516-1) e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) a D.R. (401843/2010-6). Os autores agradecem aos colegas Daniel Fortier (UFPI) e Felipe Montefeltro (USP) pelas contribuições a este manuscrito.

Referências

- Aguilera O.A., Riff D., Bocquentin-Villanueva J. 2006. A new giant *Purussaurus* (Crocodyliformes, Alligatoridae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Journal of Systematic Paleontology*, **4**:221-232.
- Allport S. 1859. On the discovery of some fossil remains near Bahia in South America. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **16**:263-268.
- Ameghino F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Annales del Museo Nacional de Buenos Aires*, **15**:1-568.
- Andrade M.B, Bertini R.J. 2008. A new *Sphagesaurus* (Mesocrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. *Historical Biology*, **20**:101-136.
- Antunes M.T. 1964. Les *Tomistoma* (reptiles) et leur évolution. *Instituto 'Lucas Mallada', Cursos y Conferencias*, **9**:171-173.
- Archibald J.D., Fastovsky D.E. 2004. Dinosaur extinction. In: Weishampel, D.B., Dodson, P.E Os-mólska, H. eds. 2004. *The Dinosauria*. Berkeley: University of California Press. p. 672-684.
- Barbosa J.A., Kellner A.W.A., Viana M.S.S. 2008. New dyrosaurid crocodylomorph and evidences for faunal turnover at the K-P transition in Brazil. *Proceedings of the Royal Society B*, **275**:1385-1391.
- Benton M.J., Clark J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: Benton, M.J ed. 1988. *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Oxford: Clarendon Press, Systematics Association Special Volume, 35A. p. 295-338.
- Bertini R.J., Marshall L.G., Gayet M., Brito P.M. 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (Upper Bauru Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **188**:71-101.
- Bittencourt J.S, Langer M. 2011. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**(1):23-60.

- Blumenbach J. F. 1779. *Handbuch der Naturgeschichte*. Göttingen: Johann Christian Dieterich. p. 254-246.
- Bocquentin-Villanueva J. 1984. Um nuevo Nettosuchidae (Crocodylia Eusuchia) proveniente de la Formación Urumaco (Mioceno Superior), Venezuela. *Ameghiniana*, **21**(1):3-8.
- Bocquentin-Villanueva J., Buffetaut E. 1981. *Hesperogavialis cruxenti* n. gen. n. sp., nouveau gavialidae (Crocodylia, Eusuchia) du Miocène supérieur (Huayquerien) d'Urumaco (Venezuela). *Geobios*, **14**:415-419.
- Bocquentin J.C., Souza-Filho J.P. 1990. O crocodyliano sul-americano *Carandaisuchus* como sinonímia de *Mourasuchus* (Nettosuchidae). *Revista Brasileira de Geociências*, **20**(1-4):230-233.
- Bona, P. 2007. Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana*, **44**(2):435-445.
- Bona P., Degrange F.J., Fernández M.S. 2013. Skull anatomy of the bizarre crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *Anatomical Record*, **296**(2):227-239.
- Bonaparte J.F. 1969. Dos nuevos "faunas" de reptiles triásicos de Argentina. In: IUGS Symposium 1967. *Gondwana Stratigraphy*. Paris: UNESCO. p. 283-306.
- Bonaparte J.F. 1971. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior). *Opera Lilloana*, **22**:1-183.
- Brochu C.A. 1997. Synonymy, redundancy, and the name of the crocodile stem-group. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**(2):448-449.
- Brochu C.A. 1999. Phylogenetic, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, **6**:9-100.
- Brochu C.A. 2001. Crocodylian snouts in space and time: phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *American Zoologist*, **41**:564-585.
- Brochu C.A. 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **31**:357-397.
- Broin F.L., Taquet P. 1966. Découverte d'un Crocodylien nouveau dans le Crétacé inférieur du Sahara. *Comptes-Rendu hebdomadaires de Séances de l'Académie de Science de Paris*, **262**(D):2326-2329.
- Bronzati M., Monteféltro F.C., Langer, M.C. 2012. A species-level supertree of Crocodyliformes. *Historical Biology*, **1**(2012):1-9.
- Brown B. 1933. An ancestral crocodile. *American Museum Novitates*, **638**(29):1-80.
- Buckley G.A., Brochu C.A., Krause D.W., Pol D. 2000. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, **405**:941-944.
- Buffetaut E. 1981. Die biogeographische Geschichte der Krokodilier, mit Beschreibung einer neuen Art, *Araripesuchus wegneri*. *Geologische Rundschau*, **70**(2):611-624.
- Buffetaut E. 1985. Présence de Trematochampsidae (Crocodylia, Mesosuchia) dans le Crétacé supérieur de Brésil. Implications paléobiogéographiques. *Comptes Rendus de L'Académie des Sciences de Paris Série 2*, **301**:1221-1224.
- Buffetaut E. 1991. *Itasuchus* Price, 1955. In: Maisey, J.G. ed. 1991. *Santana fossils*. New York: Neptune T.F.H. p. 348-350.
- Buffetaut E., Taquet P. 1977. The giant crocodylian *Sarcosuchus* in the early cretaceous of Brazil and Niger. *Palaeontology*, **20**(1):203-208.
- Campos D.A., Kellner A.W.A. 1991. Dinosaurs of the Santana Formation with comments on other Brazilian occurrences. In: Maisey, J.G. ed. 1991. *Santana fossils*. New York: Neptune T.F.H. p. 372-375.
- Campos D.A., Suárez 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, Nova Série, Geologia*, **57**: 1-7.
- Campos D.A., Oliveira G.R., Figueiredo R.G., Riff D., Azevedo S.A.K., Carvalho L.B., Kellner A.W.A. 2011. On a new peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous, Bauru Group, southeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83**(1):317-327.
- Carvalho I.S., Campos D.A. 1988. Um mamífero triconodonte do Cretáceo Inferior do Maranhão, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **60**(4):437-446.
- Carvalho I.S., Bertini R.J. 1999. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Geologia Colombiana*, **24**:83-105.
- Carvalho I.S., Ribeiro L.C.B., Avilla L.S. 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research*, **7**(4):975-1002.
- Carvalho I.S., Campos A.C.A., Nobre P.H. 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research*, **8**(1):11-30.
- Carvalho I.S., Vasconcellos F.M., Tavares S.A.S. 2007. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. *Zootaxa*, **1607**:36-46.
- Carvalho I.S., Teixeira V.P.A., Ferraz M.L.F., Ribeiro L.C.B., Martinelli A.G., Neto F.M., Sertich 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.
- Chatterjee S. 1982. Phylogeny and classification of thecodontian reptiles. *Nature*, **295**:317-320.

- Chiappe L.M. 1988. Un nuevo Caiman (Crocodylia, Alligatoridae) de la Formación Tremembé (Oligoceno), Estado de São Paulo, Brasil, y su significado paleoclimático. *Paula-Coutiana*, **3**:49-66.
- Choudhury B.C., Singh L.A.K., Rao R.J., Basu D., Sharma R.K., Hussain S.A., Andrews H.V., Whitaker N., Whitaker R., Lenin J., Maskey T., Cadi A., Rashid S.M.A., Choudhury A.A., Dahal B., Win Ko Ko U., Thorbjarnarson J., Ross J.P. 2007. *Gavialis gangeticus*. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. URL: <www.iucnredlist.org>. Acesso: 15.10.2012.
- Cidade G., Riff D., Souza-Filho J.P. 2011. Preliminary morphometric analysis of the squamosal hypertrophies of *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *Ameghiniana*, **48**(4,Suplemento):R80.
- Clark J.M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. In: Fraser, N.C., Sues H-D eds. 1994. *In the Shadow of the Dinosaurs*. New York: Cambridge University Press. p. 84-97.
- Clark J.M., Xu X., Forster C.A., Wang Y. 2004. A Middle Jurassic 'sphenosuchian' from China and the origin of the crocodylian skull. *Nature*, **430**:1021-1024.
- Colbert E.H. 1946. *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil crocodylian from Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **87**(4):217-270.
- Cope E.D. 1886. A contribution to the vertebrate paleontology of Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **23**(121):1-21.
- Costa A.C.S., Gonçalves A.M.P., Riff D., Batezelli A., Machado E.B. 2012. New record of Titanosauridae remains (Dinosauria: Sauropoda) from Campina Verde Municipality, Minas Gerais State, Brazil. *Boletim Paleontologia em Destaque*, Edição Especial de Agosto de 2012:34-34.
- Cruikshank A.R.I. 1979. The ankle joint in some early archosaurs. *South African Journal of Science*, **77**:307-308.
- Cuvier G. 1824. *Recherches sur les ossements fossiles où l'on rétablit les caractères de plusieurs espèces d'animaux dont les révolutions du globe ont détruites les especes*. 2^a éd. Paris: Dufour et D'Occagne Libraries. p. 338-349.
- de Blainville H.D. 1853. Lettre de Monsieur de Blainville. In: Deslongchamps, E. ed. 1853. *Lettres sur les Crocodiles vivants et fossiles. Mémoires Société Linnéenne de Normandie*, **9**: 103-138.
- Figueiredo R.G., Kellner A.W.A. 2009. A new crocodylomorph specimen from the Araripe Basin (Crato Member, Santana Formation), northeastern Brazil. *Paläontologische Zeitschrift*, **83**:323-331.
- Fiorelli L.E., Calvo J.O. 2007. The first "protosuchian" (Archosauria: Crocodyliformes) from the Cretaceous (Santonian) of Gondwana. *Arquivos do Museu Nacional*, **65**(4): 417-459.
- Fortier D.C. Schultz C.L. 2009. A new neosuchian crocodylomorph (Crocodyliformes, Mesocrocodylia) from the Early Cretaceous of north-east Brazil. *Palaeontology*, **52**:991-1007.
- Fortier D., Brochu C., Souza-Filho J. 2009. The oldest record of *Caiman yacare*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29** (3, Supplement):97A.
- Fortier D., Nascimento E., Holanda E., Góis F., Schultz C.L. 2011. In the land of the caiman, the crocodile is king: on the presence of *Crocodylus* in the Quaternary of Brazil. *Ameghiniana*, **48**(4, Suplemento):R83.
- Freitas M.V. 2002. *Charles Frederick Hartt, um naturalista no império de Pedro II*. Belo Horizonte: Editora UFMG e Humanitas. 282 p.
- Gasparini Z. 1972. Los Sebecosuchia (Crocodylia) del Territorio Argentino: consideraciones sobre su "status" taxonomico. *Ameghiniana*, **9**(1):23-34.
- Gasparini Z. 1985. Un nuevo cocodrilo (Eusuchia) del Cenozoico de América del Sur. In: Campos, D.A. (ed.). 1985. *Coletânea de trabalhos paleontológicos*. Volume 2. Brasília: MME-DNPM. p 51-53.
- Gasparini Z., Chiappe L.M., Fernandez M. 1991. A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11**(3):316-333.
- Gasparini Z., Fernandez M., Powell J. 1993. New Tertiary Sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: phylogenetic implications. *Historical Biology*, **7**:1-19.
- Gasparini Z., Pol D., Spalletti L.A. 2006. An unusual marine crocodyliform from the Jurassic-Cretaceous boundary of Patagonia. *Science*, **311**:70-73.
- Gauthier J.A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *California Academy of Sciences Memoir*, **8**: 1-55.
- Groombridge B. 1987. The distribution and status of world crocodylians. In: Webb G.J.W., Manolis S.C., Whitehead P.J. eds. 1987. *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Sydney: Surrey Beatty and Sons. p. 9-21.
- Gürich G., 1912. *Gryposuchus jessei*, ein neues schmalschmauziges Krokodile aus dens jüngeren Ablagerungen des oberen Amazonas-Gebietes. *Jahrbuch der Hamburgischen Wissenschaftlichen Anstalten*, **29**:59-71.
- Hastings A.K., Bloch J.I., Jaramillo C.A. 2011. A new longirostrine dryosaurid (Crocodylomorpha, Mesocrocodylia) from the Paleocene of north-eastern Colombia: biogeographic and behavioural implications for new-world Dryosauridae. *Palaeontology*, **54**:1095-1116.
- Hoorn C., Wesselingh F.P. eds. 2010. *Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past*. London:Wiley-Blackwell Publishing. 464 p.
- Hoorn C., Wesselingh F.P., Ter Steege H., Bermudez M.A., Mora A., Sevink J., Sanmartin I., Sanchez-

- Meseguer A., Anderson C.L., Figueiredo J.P., Jaramillo C., Riff D., Negri F.R., Hooghiemstra H., Lundberg J., Stadler T., Sarkinen T., Antonelli A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, **330**:927-931.
- Hsiou A.S., Fortier D. 2007. Primeiro registro de *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea*, **3**:37-44.
- Huxley T.H. 1875. On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodylia. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **31**:423-438.
- Iori F.V., Carvalho I.S. 2009. *Morrinhosuchus luziae*, um novo Crocodylomorpha Notosuchia da Bacia Bauru, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **39**(4):717-725.
- Iori F.V., Carvalho I.S. 2011. *Caipirasuchus paulistanus*, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian–Santonian), Bauru Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**(6):1255-1264.
- Iori F.V., Carvalho I.S., Santos E.F., Doro L.F., Campos A.C.A. 2011. Ocorrência de *Pepesuchus deiseae* (Crocodyliforme) no município de Catanduva, estado de São Paulo (Bacia Bauru, Cretáceo Superior). In: XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Natal. *Atas*. p. 728-730.
- Iori F.V., Garcia K.L. 2012. *Barreirosuchus franciscoi*, um novo Crocodylomorpha Trematochampsidae da Bacia Bauru, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, **42**(2):397-410.
- Kellner A.W.A. 1987. Ocorrência de um novo crocodilo no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, nordeste do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **59**(3):219-232.
- Kellner A.W.A. 1994. Comments on the paleobiogeography of Cretaceous archosaurs during the opening of South Atlantic Ocean. *Acta Geologica Leopoldensia*, **39**(2):615-625.
- Kellner A.W.A., Azevedo S.A.K. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. *Natural Science Museum Monographs*, **15**:111-142.
- Kellner A.W.A., Campos, D.A. 2000. Brief review of dinosaur studies and perspectives in Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **72**(4):509-538.
- Kellner A.W.A., Campos, D.A. 2002. On a theropod dinosaur (Abelisauria) from the continental Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, **60**:163-170.
- Kellner A.W.A., Campos D.A., Trotta M.N.F. 2005. Description of a titanosaurid caudal series from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, **63**:529-564.
- Kellner A.W.A., Campos D.A., Azevedo S.A.K., Trotta M.N.F., Henriques D.D.R., Craik M.M.T., Silva H.P. 2006. On a new titanosaur sauropod from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia*, **74**:1-32.
- Kellner A.W.A., Pinheiro A.E.P., Azevedo S.A.K., Henriques D.D.R., Carvalho L.B., Oliveira, G.R. 2009. A new crocodyliform from the Alcântara Formation (Cenomanian), Cajual Island, Brazil. *Zootaxa*, **2030**:49-58.
- Kellner A.W.A., Figueiredo R.G., Azevedo S.A.K., Campos D.A. 2011a. A new cretaceous notosuchian (Mesoeucrocodylia) with bizarre dentition from Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**:S109-S115.
- Kellner A.W.A., Campos D.A., Riff D., Andrade M.B. 2011b. A new crocodylomorph (Sphagesauridae, Notosuchia) with horn-like tubercles from Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**:S57-S65.
- Krause D.W., O'connor P.M., Rogers K.C., Sampson S.D., Buckley G.A., Rogers R.R. 2006. Late Cretaceous terrestrial vertebrates from Madagascar: implications for Latin American biogeography. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **93**:178-208.
- Krause D.W., Sertich J.J.W., Rogers R.R., Kast S.C., Rasoamiamanana S.C., Buckley G.A. 2012. Overview of the discovery, distribution, and geological context of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, **10**:4-12.
- Krebs B. 1974. Die Archosaurier. *Naturwissenschaften*, **61**:17-24.
- Langston W., Jr. 1965. Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *University of California Publications in Geological Sciences*, **52**:1-157.
- Langston W., Jr. 2008. Notes on a partial skeleton of *Mourasuchus* (Crocodylia: Nettosuchidae) from the Upper Miocene of Venezuela. *Arquivos do Museu Nacional*, **66**:125-144.
- 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.
- Laurenti J.N. 1768. *Specimen medicum, exhibens synopsin reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austriacorum*. Viena: Trattner. p. 53-55.
- Leanza H.A., Apesteguia S., Novas F.E., de la Fuente M.S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research*, **25**(1):61-87.
- Leardi J.M., Pol D. 2009. The first crocodyliform from the Chubut Group (Chubut Province, Argentina) and its phylogenetic position with-

- in basal Mesoeucrocodylia. *Cretaceous Research*, **30**(6):1376-1386.
- Liccardo A., Weinschütz L.C. 2010. Registro inédito de fósseis de vertebrados na Bacia Sedimentar de Curitiba (PR). *Revista Brasileira de Geociências*, **40**(3):330-338.
- Linnaeus C. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. 10^a. ed., tomo I. Holmiae (Estocolmo): Imprensas direct Laurentii Salvii. p. 200.
- Machado E.B., Campos D.A., Kellner A.W.A. 2008. On a theropod scapula (Upper Cretaceous) from the Marília Formation, Bauru Group, Brazil. *Paläontologische Zeitschrift*, **82**:308-313.
- Marinho T.S., Carvalho, I.S. 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **27**(1):36-41.
- Marinho T.S., Iori F.V., Carvalho I.S., Vasconcellos F.M. 2013. *Gondwanasuchus scabrosus* gen. et sp. nov., a new terrestrial predatory crocodyliform (Mesoeucrocodylia: Baurusuchidae) from the Late Cretaceous Bauru Basin of Brazil. *Cretaceous Research*, DOI: 10.1016/j.cretres.2013.03.010.
- Marsh O.C. 1869. Notice of some new reptilian remains from the Cretaceous of Brazil. *American Journal of Sciences and Arts*, **47**:1-3.
- Martinelli A.G., Pais D.F. 2008. A new Baurusuchidae crocodyliform (Archosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Comptes Rendus Palevol*, **7**: 371-381.
- Martinelli A.G., Sertich J.J.W., Garrido A.C., Praderio A.M. 2012. A new peirosaurid from the Late Cretaceous of Argentina: implications for specimens referred to *Peirosaurus torminni* Price (Crocodyliformes: Peirosauridae). *Cretaceous Research*, **37**:191-200.
- Mattar L.C.B. 1987. Sobre *Barberenasuchus brasiliensis* gen. et sp. nov., do mesotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. I. Diagnoses genérica e específica. In: X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro. *Anais*. **1**: 77-84.
- Mawson J., Woodward A.S. 1907. On the cretaceous formation of Bahia (Brazil), and on the vertebrate fossils contained therein. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **63**:128-139.
- Mayr E. 1998. *O Desenvolvimento do Pensamento Biológico*. Brasília: Editora Universidade de Brasília. 1107p.
- Méndez A.H., Novas F.E., Iori, F.V. 2012. First record of Megaraptora (Theropoda, Neovenatoridae) from Brazil. *Comptes Rendus Palevol*, **11**(4):251-256.
- Montefeltro F.C., Larsson H., 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. 1934. The evolution and classification of the Crocodylia. *The Journal of Geology*, **42**(3):295-304.
- Mook C.C., Mook G.E. 1940. Some problems in crocodylian nomenclature. *American Museum Novitates*, **1098**: 1-10.
- Moraes-Santos H., Bocquentin-Villanueva J., Toledo P.M. 2011. New remains of a gavialoid crocodylian from the late Oligocene-early Miocene of the Pirabas Formation, Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**:S132-S139.
- Motani R. 2009. The evolution of marine reptiles. *Evolution: Education and Outreach*, **2**:224-235.
- Nascimento P.M., Zaher H. 2010. A new Baurusuchidae from the Upper Cretaceous of Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **50**:323-361.
- Nobre P.H., Carvalho I.S. 2006. *Adamantinasuchus navae*: a new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Gondwana Research*, **10**(3-4):370-378.
- Nobre P.H., Carvalho I.S., Vasconcellos F.M., Nava W.R. 2007. *Mariliasuchus robustus*, um novo Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) da Bacia Bauru, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências*, **30**(1):32-42.
- Novas F.E., Ribeiro L.C.B., Carvalho I.S. 2005. Maniraptoran theropod ungual from the Marília Formation (Upper Cretaceous), Brazil. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, **7**:31-36.
- Novas F.E., Carvalho I.S., Ribeiro L.C.B., Méndez A.H. 2008. First abelisaurid bone remains from the Maastrichtian Marília Formation, Bauru Group, Brazil. *Cretaceous Research*, **29**:625-635.
- Norell M.A. 1989. The higher level relationships of the extant Crocodylia. *Journal of Herpetology*, **23**(4):325-335.
- O'Connor P.M., Sertich J.J.W., Stevens N.J., Roberts E.M., Gottfried M.D., Hieronymus T.L., Jinnah Z.A., Ridgely R., Ngasala S.E., Temba J. 2010. The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana. *Nature* **466**:748-751.
- Ortega F., Gasparini Z., Buscalioni A.D., Calvo J.O. 2000. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20**(1):57-76.
- Owen R. 1849. Notes on remains of fossil reptiles discovered by Prof. Henry Rodgers of Pennsylvania, U.S., in Greensand Formations of New Jersey. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **5**:380-383.
- Owen R. 1860. On the Orders of fossil and recent Reptilia with their distribution in time. *Report of the 29th Meeting of the British Association for the Ad-*

- vancement of Science*, p. 153-166.
- Owen R. 1874. Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Supplement VI, Crocodilia (Hylaeochampsia). *Palaeontographical Society Monographs*, **27**:1-7.
- Paolillo A., Linares O. 2007. Nuevos cocodrilos sebecosuchia del cenozoico suramericano (Mesosuchia: Crocodylia). *Paleobiologia Neotropical*, **3**: 1-25.
- Parrish J.M. 1986. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia. *Hunteria*, **1**:1-35.
- Pinheiro A.E.P., Campos D.A., Kellner A.W.A. 2011a. A new Sebecia (Metasuchia, Crocodyliformes) from the Itaboraí Basin (Paleogene), Rio de Janeiro, Southeast Brazil. *Ameghiniana*, **48**(4,Suplemento):R91.
- Pinheiro A.E.P., Campos D.A., Bergqvist L.P. 2011b. The presence of *Sebecus* cf. *huilensis* Langston (Sebecia, Metasuchia) in the Middle Paleocene of the Itaboraí Basin, Rio de Janeiro State, Southeastern Brazil. *Ameghiniana*, **48**(4,Suplemento):R91-R92.
- Pinheiro A.E.P., Fortier D.C., Pol D., Campos D.A.C., Bergqvist L.P. 2013. A new Eocaiman (Alligatoridae, Crocodylia) from the Itaboraí Basin, Paleogene of Rio de Janeiro, Brazil. *Historical Biology*, **25**(3): 327-337.
- Pinheiro A.E.P., Figueiredo R.G., Riff D. 2012. Diversidade, evolução e biogeografia dos Crocodylomorpha da América do Sul e África durante o Mesozóico. In: Gallo V., Brito P.M., Silva H.M.A., Figueiredo F.J. orgs. 2012. *Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África*. Rio de Janeiro: Editora Interciência. p. 243-278.
- Pol D. 2003. New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**(4):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., Gasparini Z.B. 2009. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. *Journal of Systematic Palaeontology*, **7**(2):163-197.
- Pol D., Powell J.E. 2011. A new sebecid mesoeucrocodylian from the Rio Loro Formation (Paleocene) of north-western Argentina. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**:S7-S36.
- Price L.I. 1945. A new reptile from the Cretaceous of Brazil. *Divisão de Geologia e Paleontologia, Notas Preliminares e Estudos*, **25**:1-8.
- Price L.I. 1950. On a new crocodylian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the state of São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **22**(1):77-85.
- Price L.I. 1955. Novos crocodilídeos dos arenitos da Série Bauru, Cretáceo do estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **27**(4):487-498.
- Price L.I. 1959. Sobre um crocodilo notossúquio do Cretáceo brasileiro. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, **188**: 1-55.
- Price L.I. 1964. Sobre o crânio de um grande crocodilídeo extinto do Alto Rio Juruá, Estado do Acre. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **36**(1):59-66.
- Price L.I. 1967. Sobre a mandíbula de um gigantesco crocodilídeo extinto do alto Rio Juruá, Estado do Acre. In: Simpósio sobre a Biota Amazônica, Belém. *Atas (Geociências)*. **1**: 359-371.
- Riff D. 2003. Os Crocodylomorpha fósseis do Brasil. In: III Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Rio de Janeiro. *Livro de Resumos*. p. 49.
- Riff D. 2011. Amazonian crocodylians through time: diversification, extinction and associated landscape revolutions. *Ameghiniana*, **48**(4, Suplemento):R93.
- 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, Nova Série, Geologia*, **59**:1-15.
- Riff D., Kellner A.W.A. 2008. Homoplasias e incongruências biogeográficas na história evolutiva dos Mesoeucrocodylia: problemas na amostragem de táxons. *Boletim Paleontologia em Destaque* (Edição Especial de Maio de 2008):172-173.
- Riff D., Aguilera O.A. 2008. The world's largest gharials *Gryposuchus*: Description of *G. croizati* n. sp. from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift*, **82**:178-195.
- Riff D., Romano P.S.R., Oliveira G.R., Aguilera O.A. 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in Northern South America. In: Hoorn C., Wesselingh F. eds. 2010. *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. London: Wiley-Blackwell. p. 259-280.
- Riff D., Kellner A.W.A. 2011. Baurusuchid crocodyliforms as theropod mimics: clues from the skull and appendicular morphology of *Stratiotosuchus maxhechti* (Upper Cretaceous of Brazil). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**:S37-S56.
- Rodrigues J.B. 1892. Les reptiles fossiles de la Vallée de l'Amazonie. *Véllosia*, **2**:41-56.
- Romano P.S.R., Riff D., Oliveira G.R. 2007. Porque um fóssil vivo não pode existir: dedução lógica através de abordagem sistemática. In: Carvalho I.S., Cassab R.C.T., Schwanke C., Carvalho M.A., Fernandes A.C.S., Rodrigues M.A.C., Carvalho M.S.S., Arai M., Oliveira M.E.Q. eds. 2007. *Paleontologia: Cenários de Vida*. Volume 2. Rio de Janeiro: Interciência. p. 51-59.

- Roxo M.G.O. 1929. *Pequenos guias da coleção de paleontologia do Museu Nacional (Reptis). II- Crocodilianos*. Rio de Janeiro: Mendonça, Machado & C. p. 18.
- Roxo M.G.O. 1935. Revalidação de *Thoracosaurus bahiensis* e considerações sobre a idade da Serie da Bahia. *Boletim do Museu Nacional*, **12**:59-72.
- Roxo M.G.O. 1936. On a new species of fossil Crocodilia from Brazil, *Goniopholis paulistanus* sp. n. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **8**(1): 33-34.
- Salgado L., Carvalho I.S. 2008. *Uberabatitan ribeiroi*, a new titanosaur from the Marília Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Palaentology*, **51**:881-901.
- Salisbury S.W., Frey E., Martill D.M., Buchy M.C. 2003 A new crocodilian from the Lower Cretaceous Crato Formation of northeastern Brazil. *Paleontographica Abteilung A*, **270**:3-47.
- 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**(3): 307-314.
- Santucci R.M., Arruda-Campos A.C. 2011. A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Acolosaurini. *Zootaxa*, **3085**: 1-33.
- Schmidt K.P. 1928. Notes on South American caimans. *Field Museum of Natural History, Zoological Series*, **7**: 205-231.
- Sereno P.C. 1991. Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, **2**:1-53.
- Sereno P.C., Arcucci A.B. 1990. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **180**:21-52.
- Sereno P.C., Larsson H.C., Sidor C.A., Gado B. 2001. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. *Science*, **294**:1516-1519.
- Sereno P.C., Larsson H.C.E. 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys*, **28**:1-143.
- Simpson G.G. 1932. The supposed association of dinosaurs with mammals of Tertiary type in Patagonia. *American Museum Novitates*, **566**:1-21.
- Simpson G.G. 1937. New reptiles from the Eocene of South America. *American Museum Novitates*, **927**:1-3.
- Simons E.L.R., Buckley G.A. 2009. New material of "*Trematochampsia*" obliterata (Crocodyliformes, Trematochampsidae) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**(2):599-604.
- Souza R.G., Riff D., Maciente A., Souza-Filho J.P. 2010. Novo registro de espécime juvenil de *Purusaurus* (Crocodylia: Caimaninae) do Mioceno Superior do Estado do Acre. *Boletim Paleontologia em Destaque* (Edição Especial de Julho de 2010):117.
- Souza R.G., Riff D., Campos D.A. 2012. Análise e descrição da primeira mandíbula atribuída ao táxon Gavialoidea proveniente da formação Solimões, Acre (Mioceno Superior). *Boletim Paleontologia em Destaque* (Edição Especial de Agosto de 2012): 68.
- Souza-Filho J.P. 1987. *Caiman brevirostris* sp. nov., um novo Alligatoridae da Formação Solimões (Pleistoceno) do estado do Acre, Brasil. In: X Congresso Brasileiro de Paleontologia, Rio de Janeiro. *Anais*. p. 173-180.
- Souza-Filho J.P. 1991. *Charactosuchus sansaoi*, uma nova espécie de Crocodilidae (Crocodylia) do Neógeno do Estado do Acre, Brasil. In: XII Congresso Brasileiro de Paleontologia, São Paulo. *Resumos*, **1**: 36.
- Souza-Filho J.P. 1993. Ocorrência de *Charactosuchus fieldsi* e *Charactosuchus* n. sp. (Crocodylia, Crocodilidae) no Neógeno da Amazônia brasileira. *Ameghiniana*, **30**(1): 113.
- Souza-Filho J.P. 1998. *Novas formas fósseis de Crocodylia (Alligatoridae e Gavialidae) da Formação Solimões, Cenozóico do Estado do Acre-Brasil, representadas por materiais cranianos e mandibulares*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. 163 p.
- Souza-Filho J.P., Bocquentin-Villanueva J.C. 1989. *Brasilosuchus mendesi*, n. g., n. sp., um novo representante da Família Gavialidae do Neógeno do Acre, Brasil. In: XI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Curitiba. *Anais*, **1**: 457-463.
- Souza-Filho J.P., Bocquentin-Villanueva J. 1991. *Caiman niteroiensis* sp. nov., Alligatoridae (Crocodylia) do Neógeno do estado do Acre, Brasil. In: XIII Congresso Brasileiro de Paleontologia e I Simpósio de Paleontologia do Cone Sul, São Leopoldo. *Resumos*, p. 37.
- Souza-Filho J.P., Bocquentin J., Silva E.G. 1993. Novas interpretações do gênero *Brasilosuchus* (Crocodylia) do Neógeno do Estado do Acre, Brasil. In: XIII Congresso Brasileiro de Paleontologia e I Simpósio de Paleontologia do Cone Sul, São Leopoldo. *Resumos*, p. 130.
- Souza-Filho J.P., Guilherme E. 2011. Ampliação da diagnose e primeiro registro de *Mourasuchus arendsi* (Crocodylia-Nettosuchidae) no Neógeno da Formação Solimões, Amazônia sul-ocidental. In: Carvalho I.S., Srivastava N.K., Strochschoen Jr. O., Lana C.C. eds.. 2011. *Paleontologia: Cenários da Vida*. Volume 4. Rio de Janeiro: Editora Inter-ciência. p. 399-408.
- Soto M., Pol D., Perea D. 2011. A new specimen of *Uruguaysuchus aznarezi* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the middle Cretaceous of Uruguay and its phylogenetic relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**:S173-S198.

- Thorbjarnarson J.B. 1992. *Crocodiles: An action plan for their conservation*. Gland: IUCN/SSC Crocodile Specialist Group, World Conservation Union. 136 p.
- Turner A.H. 2004. Crocodyliform biogeography during the Cretaceous: evidence of Gondwanan vicariance from biogeographical analysis. *Proceedings of Royal Society of London B*, 271:1461-1465.
- Turner A.H. 2006. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Historical Biology*, 2006:1-115.
- Turner A.H., Calvo J.O. 2005. A new sebecosuchian crocodyliform from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(1):87-98
- Turner A.H., Buckley G.A. 2008. *Mahajangasuchus insignis* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) cranial anatomy and new data on the origin of the eusuchian-style palate. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2):382-408.
- von Huene F. 1931. Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Sudamerika. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abteilung A*, 66:181-198.
- von Sömmerring S.T. 1816. Ueber die *Lacerta gigantea* der Vorwelt. *Denkschriften der Königlichen Akademie der Wissenschaften*, 6:37-59.
- Walker A.D. 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 257(816):323-372.
- Whetstone K.N., Whybrow P.J. 1983. A 'cursorial' crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of University of Kansas*, 106:1-37.
- Whitaker R., Basu D. 1983. The gharial (*Gavialis gangeticus*): a review. *Journal of the Bombay Natural History Society*, 79:531-548.
- Wilson J.A., Malkani M.S., Gingerich P.D. 2001. New crocodyliform (Reptilia, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous Pab Formation of Vitakri, Balochistan (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology*, 30(12):321-336.
- Woodward A. S. 1896. On two Mesozoic crocodylians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (genus novum) from the red sandstones of the Territory of Neuquén (Argentine Republic). *Anales del Museo de La Plata (Paleontología)*, 4:1-20.
- Young M.T., Andrade M.B. 2009. What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 157:551-585