**UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
MUSEU DE ZOOLOGIA**

BRUNO GONÇALVES AUGUSTA

**Revisão sistemática e ontogenética dos materiais cranianos atribuídos ao
gênero *Mariliasuchus* (Crocodyliformes, Notosuchia) e suas implicações
taxonômicas e paleobiológicas**

Volume 1 – Texto

**SÃO PAULO
2013**

BRUNO GONÇALVES AUGUSTA

**Revisão sistemática e ontogenética dos materiais cranianos atribuídos
ao gênero *Mariliasuchus* (Crocodyliformes, Notosuchia) e suas implicações
taxonômicas e paleobiológicas**

Volume 1 – Texto

Dissertação apresentada ao Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências, na área de Sistemática, Taxonomia e Biodiversidade.

Orientador: Prof. Dr. Hussam Zaher

SÃO PAULO

2013

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

I authorize the reproduction and dissemination of this work in part or entirely by any means electronic or conventional, for study and research, provide the source is cited.

Augusta, Bruno Gonçalves

Revisão sistemática e ontogenética dos materiais
cranianos atribuídos ao gênero *Mariliasuchus*
(Crocodyliformes, Notosuchia) e suas implicações
taxonômicas e paleobiológicas / Bruno Gonçalves
Augusta; orientador Hussam Zaher. – São Paulo, SP:
2013.

303 p.

Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós-graduação
em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade, Museu de
Zoologia, Universidade de São Paulo, 2013.

1. Notosuchia–ontogenia. 2. Crocodylomorpha. 3. Morfometria.
4. Cretáceo I. Zaher, Hussam, orient. II. Título.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Para meu sobrinho Lucas Pacheco Augusta, pela inspiração e por me mostrar que é possível amar tão profundamente alguém, de uma maneira que eu sequer concebia,

e

Para meus avós Iolanda e Laerte Augusta, por ajudarem a formar o ser humano que eu sou hoje. O incentivo de vocês é um combustível que me move sem medo para o futuro.

AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho só foi possível graças ao apoio, incentivo e inspiração de muitas pessoas ao longo de uma extensa trajetória. Muitas pessoas estiveram ao meu lado nos momentos mais críticos que passei, e aqui expresso meu muito obrigado a todos. Sua ajuda foi essencial para que eu pudesse dar este importante passo em minha vida profissional.

O desenvolvimento deste trabalho só foi possível graças à infraestrutura a qual tive acesso. Portanto, gostaria de agradecer em primeiro lugar ao Prof. Hussam Zaher por me acolher tão bem no Laboratório de Paleontologia do MZUSP, por acreditar no meu potencial como pesquisador e por me orientar ao longo destes anos com valiosas críticas e sugestões. A Prof. Erika Hingst-Zaher generosamente aceitou ser minha co-orientadora, me auxiliando profundamente a compreender o universo da morfometria, e mesmo que por uma questão burocrática eu não pude incluí-la oficialmente como minha co-orientadora neste trabalho, registro aqui meu muito obrigado por todo o suporte ao longo desta pesquisa.

A equipe de técnicos e funcionários do Museu de Zoologia da USP foi imprescindível para a realização deste trabalho. Tive a honra de fazer parte da primeira turma de alunos do Programa de Pós-Graduação em Sistemática, Taxonomia Animal e Biodiversidade do MZUSP, e durante estes dois anos tive todo o suporte do pessoal da secretaria acadêmica: Marta, Omair e Sônia. Em minhas idas e vindas na Biblioteca do MZUSP, buscando referências para compreender melhor a diversidade, evolução e ontogenia dos crocodilomorfos, sempre fui muito bem atendido pela Dione, pela Marta e pelo Ricardo. A Lara sempre mostrou total disposição para atender a minha demanda no Laboratório de Microscopia Eletrônica do MZUSP, que não foi pouca. Sempre que precisei estudar espécimes de crocodilomorfos atuais tive um atendimento excelente e muito paciente da Carol. Além destes citados, agradeço profundamente a todos os outros funcionários do MZUSP, cujo esforço diário torna possível todos os trabalhos lá realizados.

Agradeço por todo o apoio físico que me foi oferecido ao longo deste Mestrado. Incluo aqui um profundo agradecimento à Universidade de São Paulo e ao Museu de Zoologia da USP, por fornecerem toda a infraestrutura necessária ao desenvolvimento do meu trabalho, e à CAPES, por me conceder uma bolsa de Mestrado sem a qual este trabalho jamais teria sido realizado.

Gostaria de agradecer aos professores cujas disciplinas eu cursei ao longo do Mestrado: Mario de Pinna, Maria Isabel Landim, Hussam Zaher, Luis Fábio Silveira, Mario de Vivo, Mirian Marques e Dante Teixeira. Antes disso, durante minha graduação, muitos

professores forneceram uma extensa base de conhecimento para que eu pudesse trilhar minha carreira: José Luiz Laporta, Mirian Shinzato, Murilo Valle, Eduardo Jacomassi, Luiz Afonso e tantos outros. Obrigado pelas aulas, pelos debates e pelas conversas (dentro e fora de sala), que serviram para meu amadurecimento profissional.

Agradeço profundamente a todos os professores, funcionários e alunos de outras instituições, que com muita cordialidade permitiram meu acesso irrestrito aos materiais de *Mariliasuchus* e *Caiman* em suas coleções. Em Rio Claro, na UNESP, fui muito bem recebido pelo Prof. Reinaldo José Bertini e por seus alunos Caio e Cibele no Laboratório de Paleontologia, e pelo Prof. Augusto Abe e sua equipe de funcionários e alunos do Jacarezário. No Rio de Janeiro, no Museu Nacional tive todo o suporte necessário por parte do Prof. Sérgio Alex de Azevedo e da Prof. Luciana Carvalho, além de sua equipe de alunos, para estudar os materiais de *Mariliasuchus*, e por parte dos professores Ulisses Caramaschi e Paulo Passos para estudar os materiais de *Caiman*. Na UFRJ, o Prof. Ismar Carvalho e o Thiago Marinho foram sempre muito solícitos a todos meus pedidos para estudo de materiais fósseis. Agradeço também a Felipe Vasconcellos que me enviou valiosa bibliografia no início de meu projeto. Em Marília, William Nava esteve sempre à disposição para me mostrar o material de *Mariliasuchus* lá depositado, além de ter me oferecido agradáveis conversas sobre a coleta de todos os outros materiais deste crocodilomorfo na região de Marília. Obrigado mesmo a todos estes profissionais que tornaram possível a realização desta revisão sistemática, ontogenética e taxonômica. Agradeço ao Prof. Martin Sander, da Universidade de Bonn (Alemanha), que gentilmente me enviou pelos correios um compilado de artigos e contribuições de sua autoria relacionados, principalmente, ao estudo da micromorfologia dos cristais de esmalte dentário em répteis. Este auxílio foi essencial para que eu pudesse concluir esta etapa do meu trabalho. O Prof. Atila Osi, da Universidade de Budapeste (Hungria), também forneceu importantes contribuições para o desenvolvimento deste trabalho, principalmente através de conversas e indicações de bibliografia. Marco Brandalise de Andrade sempre foi um grande amigo que me deu valiosos conselhos durante meu amadurecimento profissional.

Esta pesquisa jamais teria sido realizada sem a presença imprescindível do pessoal do Laboratório de Paleontologia do MZUSP. Em primeiro lugar, agradeço especialmente ao Alberto Carvalho, por toda a amizade, conselhos, apoio acadêmico e indicação minha para o Hussam. Beto, este trabalho é seu também! Todos os alunos do laboratório contribuíram substancialmente para o desenvolvimento deste trabalho, seja através de conversas, debates, ideias ou simplesmente pelas piadas (Corre Junin!) que tanto aliviam nosso stress. Então,

muito obrigado aos amigos Paulo “Pirula” Nascimento, Rosely Rodrigues, Melissa Rosa, Natan Brilhante, Wellton “Conde” Pinto, Rafael Delcourt, Ana Bottallo, Natasha Mezzacappa, Karla Moya e Bruno Navarro. Vocês fizeram com que os obstáculos ao longo desta trajetória se tornassem muito menores! Agradeço muito também a Fabio “Lugar” Machado, pois sua paciência e conhecimento profundo me guiaram pelo caminho da morfometria. Obrigado mesmo!

Tive muitos companheiros que foram não só amigos, mas sim verdadeiros irmãos de alma ao longo destes anos. Fernanda Buzzo, Ademir Gerardi, Felipe Miranda e Natália Vieira, além de estarem entre meus melhores amigos de toda a vida, também são meus padrinhos de casamento, tamanha sua importância em minha vida. Vocês me inspiram a seguir em frente! Felipe Elias é um amigo-irmão de longa data, e se eu estou hoje na paleontologia é por conta dos incentivos e conselhos que dele recebi. Nello Orsolon, Denise Alves e Javier Araya são valiosíssimos amigos que me acompanham desde o ensino médio, e mesmo a distância e os desencontros da vida não abalaram o sentimento de amizade que possuo com eles. Agradeço a Ezequiel “Zack” por todos os papos, ideias e trabalhos que tivemos, e por me mostrar que com perseverança e afinho podemos conseguir levar adiante qualquer sonho. Backfield rocks! Matias Basualdo, amigo de longuíssima data, está sempre presente em minha memória, mesmo estando hoje na Argentina. Erika Romanholo e Jefferson “Jefinho” possuem uma luz muito amável, e seu bom humor é contagiante. Barbara Milan e Luís Batista são dois grandes parceiros que pretendo manter sempre ao lado. Césão, Guilherme, Cibele, Eduardo, Luizinho, Chrystão e Jé são grandes amigos desde a época escolar. Aníbal Fonseca e todo o pessoal do projeto “Brinca Ciência” me deram muita inspiração e força para os trabalhos educativos que mantenho. Também agradeço a todas as pessoas que fizeram parte de minha trajetória profissional: o pessoal da FSA, da Sabina e das diferentes exposições que trabalhei. Por fim, só gostaria de reiterar todo meu afeto e respeito a todos meus amigos, pois eu só cheguei onde estou hoje graças ao apoio de muitos ombros amigos que tive durante a vida. Muito obrigado por tudo! Além de seres humanos, tive a companhia de cinco seres de quatro patas que sempre me alegraram quando estive precisando. Muito obrigado às minhas cachorras: Carol, Sara, Babi, Akira e Bela. Vocês encheram meu coração de alegria e esperança por diversas vezes ao longo destes anos.

Agradeço, *in memoriam*, àqueles membros da minha família que já não estão mais neste mundo. Agradeço ao meu tio Amauri, pois seus conselhos e incentivos estarão presentes sempre em meu coração. Agradeço ao meu tio Tião, cuja alegria e bom humor sempre

aqueciam nossas reuniões familiares. Agradeço ao meu cunhado Alexandre Ponchiroli pela inspiração e pelo apoio irrestrito aos estudos e às viagens pelo mundo. As boas pessoas continuam a viver eternamente dentro de nossos corações.

Por fim, e de maneira mais importante, agradeço do fundo do coração toda minha família. A maior base que todos nós temos é a nossa família; é ela que nos apoia quando tem que apoiar e é ela quem nos diz “não” quando precisamos ouvir. Em primeiro lugar, sou grato aos meus pais Célia Gonçalves e Mauricio Augusta, pois só existo graças a eles. Herdei de meu pai um grande lado bem-humorado e até caricato algumas vezes, que me dá forças para diminuir o sofrimento da vida. Herdei de minha mãe todo o afeto, a bondade e a perseverança que moldam meu ser e me fazem seguir em frente, independente dos obstáculos que enfrento. Muito obrigado! Agradeço profundamente três pessoas das quais eu devo grande parte do que sou hoje: meu irmão Mauricio, minha avó Iolanda e meu avô Laerte. Esses três seres humanos estão entre os maiores exemplos que tenho o orgulho de seguir, pois seus ensinamentos me ajudaram a tomar as escolhas certas em minha vida. Sem vocês eu não seria nada. Agradeço muito meu sobrinho Lucas Pacheco Augusta, hoje com três anos de idade, a quem eu considero como um filho, que apenas por existir e sorrir para mim faz com que todo o esforço e luta que passei durante toda minha vida tenha valido a pena. Você me fez amar com uma intensidade que eu sequer imaginava ser possível. Agradeço também a minha avó Tereza, que é um verdadeiro poço de bondade. Suas palavras sempre me inspiram e me dão força. Obrigado, vó! Agradeço a todos os meus tios e tias, que me acompanharam desde a infância, me dando preciosos conselhos. Tia Cida, tio Arnaldo, tia Vera, tio Ildo, tia Neide, tio Bill, tia Lúcia, amo vocês. Minha cunhada Fernanda e todos os meus primos são grandes companheiros de festas, viagens, momentos bons e momentos ruins. Obrigado por existirem! Agradeço a meus sogros Elizabeth e João pelo apoio, pois suas vidas é um verdadeiro exemplo de trabalho, honra e perseverança. Agradeço a todos os irmãos de minha esposa: Paulo, Janete, Janelma e Rubens, por sempre estarem próximos de nós. Por fim, minha esposa Amanda é a grande responsável pelo suporte ao longo deste Mestrado. Sua paciência, seu afeto e seus sonhos (que hoje são nossos sonhos!) formaram a maior parte do combustível que utilizei para seguir em frente, e este trabalho só foi possível graças a sua existência em minha vida. Eu te amo e agradeço profundamente por você aceitar compartilhar comigo parte de sua vida. Ao seu lado, nenhum obstáculo será grande o suficiente para nos parar.

“Ontogeny does not recapitulate Phylogeny: it creates it”

Walter Garstang (1922)

RESUMO

Mariliasuchus amarali Carvalho & Bertini 1999 é um crocodilomorfo Notosuchia do Cretáceo da Bacia Bauru. Este táxon possui um registro fóssil relativamente comum, e diversos espécimes (incluindo animais juvenis) são conhecidos. Portanto, ele representa um dos poucos táxons fósseis que permitem uma análise ontogenética, e seu desenvolvimento foi comparado com o do gênero *Caiman* (incluindo *C. latirostris*, *C. crocodilus* e *C. yacare*), um crocodilomorfo atual de ampla distribuição pela América do Sul. Foram empregadas as seguintes metodologias para comparação das trajetórias ontogenéticas dos táxons fóssil e atual: descrição qualitativa, morfometria linear e morfometria geométrica. Os dados obtidos destacaram trajetórias ontogenéticas comuns aos dois táxons, que foram interpretadas como o resultado de um padrão plesiomórfico aos Crocodyliformes, e distintas trajetórias ontogenéticas que foram relacionadas, principalmente, a diferentes adaptações ecomorfológicas. A ocorrência de tendências ontogenéticas como a manutenção de uma fenestra supratemporal de grandes proporções ao longo da ontogenia, a expansão anterior do articular e do côndilo mandibular do quadrado, o aumento na espessura da camada de esmalte dentário e a alometria positiva das fenestras infratemporal e mandibular sugerem que *Mariliasuchus amarali* aumentava gradativamente seu controle e capacidade de processamento alimentar ao longo de seu desenvolvimento. A análise ontogenética também mostrou fortes evidências de que o espécime UFRJ-DG 56-R, interpretado por Nobre *et al.* (2007a) como uma nova espécie dentro do gênero *Mariliasuchus* (*M. robustus*), é na verdade um indivíduo de *M. amarali* em avançado estágio de desenvolvimento e não uma nova espécie. O espécime MZSP-PV 760 é descrito pela primeira vez no presente trabalho. Suas características anatômicas sugerem que o mesmo não é um indivíduo juvenil de *Mariliasuchus*, como pensado anteriormente, mas parece estar relacionado ao clado que inclui ambos *M. amarali* e *Adamantinasuchus navae* (outro crocodilomorfo da Bacia Bauru). MZSP-PV 760 representa o mais jovem crocodilomorfo pós-embriônico já descrito para o Cretáceo de Gondwana. Uma reanálise da dentição altamente heterodonte em *M. amarali* mostrou a ocorrência de um novo morfótipo dentário (pré-molariforme), descrito pela primeira vez no presente trabalho. Uma coroa de cada morfótipo dentário foi extraída do espécime MZSP-PV 813 para análise da microanatomia do esmalte dentário e do padrão de organização dos cristais de esmalte, descritos pela primeira vez para um Notosuchia. A descrição de um novo morfótipo dentário representa uma inesperada adição para uma já complexa condição heterodonte em *M. amarali*, corroborando com a hipótese de O'Connor *et al.* (2010) de que os Notosuchia podem ter ocupado nichos ecológicos e ecomorfoespaços, durante o Cretáceo do Gondwana, tão complexos quanto os de mamíferos.

Palavras-chave: *Mariliasuchus*, Crocodylomorpha, Ontogenia, Morfometria, Cretáceo.

ABSTRACT

Mariliasuchus amarali Carvalho & Bertini 1999 is a notosuchian crocodyliform from the Cretaceous of Bauru Basin (Brazil). This taxon has a fossil record that is relatively common, and several specimens (including juveniles) are known. Therefore, it represents one of the few fossil *taxa* that allows an ontogenetic approach, and its development was compared with the genus *Caiman* (including *C. latirostris*, *C. crocodilus* and *C. yacare*), a widespread South American crocodyliform. I used the following methodologies for the comparison of the ontogenetic trajectories of the fossil and living *taxa*: qualitative description, traditional morphometrics and geometric morphometrics. The data highlighted common ontogenetic trajectories that were interpreted as the result of a plesiomorphic pattern for Crocodyliformes, and distinct ontogenetic trajectories that were related mainly to different ecomorphological adaptations. The occurrence of ontogenetic trends as the retention of a large supratemporal fenestra along the ontogenetic development, the anterior expansion of the articular and the articular condyle of the quadrate, the thickening of the enamel cap in the teeth crowns, and the positive allometry of both infratemporal and mandibular *fenestrae*, suggest that *Mariliasuchus amarali* gradually increased its control and capacity of food processing along its ontogeny. The ontogenetic analysis also provided compelling evidence that specimen UFRJ-DG 56-R, interpreted by Nobre *et al.* (2007a) as a new species of the genus *Mariliasuchus* (*M. robustus*), is actually an individual of *M. amarali* in an advanced stage of development rather than a new species. Specimen MZSP-PV 760 is described for the first time here. Its anatomical characteristics suggest that this individual is not a juvenile specimen of *Mariliasuchus amarali*, as previously thought, but rather appears to be related to the clade that includes both *M. amarali* and *Adamantinasuchus navae* (another Bauru Basin crocodyliform). MZSP-PV 760 represents the youngest post-hatchling crocodyliform described for the Cretaceous of Gondwana. A reevaluation of the highly heterodont dentition of *M. amarali* showed the occurrence of a new tooth morphotype (premolariform), described here for the first time. A crown from each tooth morphotype was extracted from the specimen MZSP-PV 813 to perform an analysis of the enamel microanatomy and organizational patterns of enamel crystallinities, described for the first time within Notosuchia. The description of a new tooth morphotype represents an unexpected addition to an already complex heterodont condition in *M. amarali*, adding to O'Connor *et al.*'s (2010) hypothesis that Notosuchia could have filled complex niches and ecomorphospaces during the Cretaceous of Gondwana similar to the ones occupied by mammals.

Keywords: *Mariliasuchus*, Crocodylomorpha, Ontogeny, Morphometrics, Cretaceous.

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	v
RESUMO	x
ABSTRACT	xi
1. INTRODUÇÃO	1
1.1. Diversidade e contexto evolutivo dos crocodilomorfos	1
1.1.1. Caracterização de Crocodylomorpha	1
1.1.2. Diversidade de crocodilomorfos fósseis	2
1.1.3. Diversidade atual de Crocodylomorpha	5
1.1.4. Paleobiologia dos Notosuchia	7
1.1.5. <i>Mariliasuchus sp.</i>	9
1.2. Contexto geológico da Bacia Bauru	10
1.2.1. Caracterização e contexto deposicional	10
1.2.2. Registro fóssil de paleovertebrados	13
2. MATERIAIS E MÉTODOS	15
2.1. Material fóssil selecionado	16
2.1.1. MZSP-PV50	16
2.1.2. MZSP-PV51	16
2.1.3. MZSP-PV760	16
2.1.4. MZSP-PV813	17
2.1.5. UFRJ DG 50-R	17
2.1.6. UFRJ DG 56-R	18
2.1.7. UFRJ DG 105-R	18
2.1.8. UFRJ DG 106-R	18
2.1.9. UFRJ DG 115-R	19
2.1.10. MN 6298-V	19
2.1.11. MN 6751-V	19
2.1.12. URC R-67	20
2.1.13. MPM 115-R	20

2.1.14. MPM 116-R	20
2.2. Material neontológico de comparação	20
2.2.1. Espécimes da Coleção de Herpetologia do MZUSP	21
2.2.1.1. <i>Caiman latirostris</i>	21
2.2.1.2. <i>Caiman crocodilus</i>	22
2.2.1.3. <i>Caiman yacare</i>	24
2.2.2. Espécimes do jacarezário da UNESP de Rio Claro	25
2.2.2.1. <i>Caiman latirostris</i>	25
2.2.2.2. <i>Caiman crocodilus</i>	26
2.2.2.3. <i>Caiman yacare</i>	26
2.2.3. Espécimes da Coleção de Herpetologia do Museu Nacional da UFRJ	27
2.2.3.1. <i>Caiman latirostris</i>	27
2.2.3.2. <i>Caiman crocodilus</i>	28
2.2.3.3. <i>Caiman yacare</i>	28
2.3. Análise de aspectos microscópicos da dentição	29
2.3.1. Microdesgaste do esmalte dentário	29
2.3.2. Micromorfologia e organização dos cristais de esmalte	30
2.4. Análise morfométrica dos espécimes	31
2.4.1. Morfometria linear / tradicional	31
2.4.2. Morfometria geométrica	32
3. RESULTADOS	36
3.1. Redescrição da morfologia craniana do holótipo de <i>Mariliasuchus amarali</i>	36
3.1.1. Região rostral	37
3.1.2. Regiões dorsal e temporal	39
3.1.3. Regiões palatal e occipital	41
3.1.4. Mandíbula	41
3.1.5. Dentição	42
3.2. Descrição qualitativa do desenvolvimento ontogenético	43
3.2.1. Anatomia geral do crânio	43

3.2.1.1. Narina externa	44
3.2.1.2. Órbita	44
3.2.1.3. Fenestra supratemporal	45
3.2.1.4. Fenestra infratemporal	45
3.2.1.5. Fenestra suborbital	46
3.2.1.6. Fenestra maxilo-palatina	47
3.2.1.7. Coana	47
3.2.1.8. Cavidade auditiva externa	48
3.2.1.9. Suturas cranianas	48
3.2.1.10. Padrão de ornamentação	49
3.2.2. Anatomia geral da mandíbula	49
3.2.2.1. Fenestra mandibular	51
3.2.2.2. Sínfise mandibular	52
3.2.3. Rostro	52
3.2.3.1. Pré-maxila	52
3.2.3.2. Maxila	54
3.2.3.3. Nasal	55
3.2.3.4. Lacrimal	56
3.2.3.5. Pré-frontal	57
3.2.3.6. Palpebral	57
3.2.4. Regiões dorsal e temporal	58
3.2.4.1. Frontal	58
3.2.4.2. Parietal	59
3.2.4.3. Pós-orbital	60
3.2.4.4. Esquamosal	60
3.2.4.5. Jugal	61
3.2.4.6. Quadradojugal	62
3.2.4.7. Quadrado	63
3.2.4.8. Supraoccipital	64

3.2.5. Região palatal	64
3.2.5.1. Palatino	65
3.2.5.2. Ectopterigóide	65
3.2.5.3. Pterigóide	66
3.2.6. Caixa craniana	67
3.2.6.1. Exoccipital	67
3.2.6.2. Basioccipital	68
3.2.6.3. Basiesfenóide	69
3.2.7. Mandíbula	69
3.2.7.1. Dentário	69
3.2.7.2. Esplenial	70
3.2.7.3. Surangular	71
3.2.7.4. Angular	72
3.2.7.5. Articular	73
3.2.8. Dentição	74
3.2.9. Variação intraespecífica da anatomia em <i>Mariliasuchus amarali</i>	75
3.3. Morfometria linear dos espécimes	77
3.3.1. Medidas isométricas	78
3.3.2. Medidas com alometria positiva	78
3.3.3. Medidas com alometria negativa	80
3.4. Morfometria geométrica dos espécimes	82
3.4.1. Análise em vista dorsal do crânio	82
3.4.1.1. Conjunto de dados: rostro	82
3.4.1.2. Conjunto de dados: pós-rostro	83
3.4.2. Análise em vista ventral do crânio	84
3.4.2.1. Conjunto de dados: pré-coana	84
3.4.2.2. Conjunto de dados: pós-coana	85
3.4.3. Análise em vista lateral do crânio	86
3.4.3.1. Conjunto de dados: rostro	86

3.4.3.2. Conjunto de dados: pós-rostro	87
3.4.4. Análise em vista posterior do crânio	87
3.4.5. Análise da mandíbula	88
3.4.5.1. Conjunto de dados: vista dorsal	88
3.4.5.2. Conjunto de dados: vista lateral	89
3.4.5.3. Conjunto de dados: vista ventral	90
3.5. Aspectos microscópicos da dentição em <i>Mariliasuchus amarali</i>	90
3.5.1. Análise do desgaste da camada externa de esmalte	90
3.5.1.1. Macrodesgaste do incisiforme	91
3.5.1.2. Microdesgaste do caniniforme	91
3.5.1.3. Microdesgaste do pré-molariforme	92
3.5.1.4. Microdesgaste do molariforme	92
3.5.1.5. Variação ontogenética do microdesgaste	93
3.5.2. Microestrutura interna do esmalte dentário	93
3.5.2.1. Incisiforme	94
3.5.2.2. Caniniforme	95
3.5.2.3. Pré-molariforme	95
3.5.2.4. Molariforme	96
3.6. Redescrição do holótipo de <i>Mariliasuchus robustus</i>	98
3.6.1. Região rostral	98
3.6.2. Região palatal	99
3.6.3. Região occipital	99
3.6.4. Mandíbula	100
3.6.5. Dentição	101
4. DISCUSSÃO	103
4.1. Breve histórico da utilização de dados ontogenéticos em Zoologia	103
4.2. Diferenças entre o desenvolvimento ontogenético de <i>Mariliasuchus</i> e <i>Caiman</i>	107
4.2.1. Diferenças na morfologia dos ossos	107
4.2.2. Diferenças nas trajetórias morfométricas	111

4.2.3. Considerações filogenéticas preliminares sobre a ontogenia dos Crocodyliformes	114
4.3. Morfologia funcional da dentição e paleoecologia em <i>Mariliasuchus amarali</i>	116
4.3.1. Dentição maxilar e pré-maxilar	117
4.3.2. Dentição mandibular	120
4.3.3. Anatomia interna do esmalte dentário em <i>M. amarali</i>	122
4.3.4. Interpretação paleoecológica da heterodontia em <i>M. amarali</i>	124
4.4. Considerações taxonômicas sobre <i>Mariliasuchus robustus</i>	126
4.4.1. Robustez do crânio	126
4.4.2. Expansão lateral da região pós-orbital	127
4.4.3. Forte arqueamento da mandíbula	127
4.4.4. Dentição diferenciada	128
4.4.5. Fator diagenético deformador em UFRJ-DG 56-R	129
4.4.6. Considerações sobre a validade de <i>M. robustus</i>	130
4.5. MZSP-PV760: o mais jovem crocodilomorfo (pós-embrionário) do Cretáceo de Gondwana	130
5. CONCLUSÕES	134
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	137
ANEXO I – Lista de medições utilizadas na análise morfométrica linear	155
ANEXO II – Lista de marcos anatômicos utilizados na análise em morfometria geométrica	157
Volume 2 - Figuras	162

1. INTRODUÇÃO

1.1. Diversidade e contexto evolutivo dos crocodilomorfos

1.1.1. Caracterização de Crocodylomorpha

A fauna atual de crocodilomorfos compõe um total de apenas 23 espécies, alocadas em três famílias distintas (Figura 1), todas com semelhantes adaptações morfoecológicas para alimentação carnívora e hábitos de vida semi-aquáticos. Entretanto, sua diversidade taxonômica, morfológica e ecológica já foi muito maior no passado, como mostra o rico registro fóssil do grupo (Benton & Clark, 1988; Parrish, 1993; Erickson & Brochu, 1999; Brochu, 2001; Brochu, 2003; Pough *et al.*, 2003; Benton, 2008; Brusatte *et al.*, 2010). Benton e Clark (1988) reconhecem algumas sinapomorfias inambíguas que definem o clado Crocodylomorpha, como: fenestra supratemporal reduzida ou ausente, perda do elemento pós-frontal, alongamento dos carpais proximais e do processo posterior do coracóide, entre outros.

A origem do clado Crocodylomorpha remonta ao Triássico Superior (Benton, 2008), onde os mais antigos representantes conhecidos do grupo foram encontrados. Entretanto, o registro fóssil de famílias recentes do grupo só começa a aparecer em rochas do Cretáceo Superior (Pough *et al.*, 2003). Um grupo de crocodilomorfos de relações controversas e frequentemente alocado mais basalmente dentro de Crocodylomorpha são os Spheosuchia (Clark *et al.*, 2000; Sereno *et al.*, 2003; Sues *et al.*, 2003; Larsson & Sues, 2007), animais ágeis e de pequeno porte. Embora tratados como um grupo monofilético nos trabalhos supracitados, hipóteses filogenéticas alternativas interpretam os Spheosuchia como um agrupamento parafilético (Clark & Sues, 2002; Clark *et al.*, 2004). A maior diversidade dos crocodilomorfos, entretanto, está localizada dentro do clado Crocodyliformes, e será tratada com mais detalhes nos subitens a seguir.

No final do Cretáceo, o evento K/T ocasionou a extinção em massa de diversos grupos de plantas e animais (incluindo grande parte da diversidade de dinossauros, pterossauros e répteis marinhos que habitavam a Terra), e o fenômeno ocasionou também a extinção da maioria dos crocodilomorfos existentes. Apenas dois grupos do clado sobreviveram ao evento: Sebecidae (extinto durante o Mioceno) e Eusuchia (que apresenta os únicos representantes de crocodilomorfos vivos) (Buffetaut, 1979; Gasparini, 1984; Busbey, 1986a; Gasparini *et al.*, 1993; Benton, 2008).

1.1.2. Diversidade de crocodilomorfos fósseis

A maior parte da diversidade crocodilomorfa fóssil está inserida dentro do clado Crocodyliformes. Um cladograma com as relações entre os principais táxons do grupo está ilustrado na Figura 1.

Protosuchia foi um agrupamento criado originalmente por Brown (1933) com a descoberta de *Protosuchus richardsoni* (Figura 2A), adicionando mais um agrupamento taxonômico aos tradicionais Parasuchia, Mesosuchia e Eusuchia criados por Huxley (1875). Entretanto, alguns destes agrupamentos são hoje classificados como grados e, portanto, formam grupos não naturais; estudos filogenéticos mais recentes demonstraram, por exemplo, o parafiletismo em Protosuchia e Mesosuchia (Benton & Clark, 1988; Wu *et al.*, 1994; Ortega *et al.*, 2000; Sereno *et al.*, 2003; Pol, 2003; Gasparini *et al.*, 2005; Zaher *et al.*, 2006; Fiorelli & Calvo, 2007; Nascimento & Zaher, 2011). “Protosuchia”, portanto, inclui animais de pequeno porte com hábitos de vida terrestres (Pol *et al.*, 2004), e características como palato secundário incompleto e coracóide alongado os posicionam mais basalmente dentro da história evolutiva dos crocodilomorfos (Colbert & Mook, 1951).

O agrupamento Mesoeucrocodylia, como é entendido atualmente do ponto de vista filogenético, foi elaborado por Benton & Clark (1988), embora o termo original tenha sido criado por Whetstone & Whybrow (1983) para unir os grados Mesosuchia e Eusuchia, dentro de uma abordagem não-cladística. Mesoeucrocodylia é um clado altamente corroborado por análises filogenéticas (Benton & Clark, 1988; Wu *et al.*, 1994; Sereno *et al.*, 2003; Zaher *et al.*, 2006; Larsson & Sues, 2007; Turner & Sertich, 2010; Clark, 2011; Nascimento & Zaher, 2011), que inclui grande parte da diversidade crocodiliforme: talatossúquios, notossúquios, sebecídeos e neossúquios (Figura 2).

Thalattosuchia (Figura 2B) é um clado de crocodilomorfos com representantes altamente adaptados à vida aquática (Young *et al.*, 2010), embora alguns autores pontuem evidências de que pelo menos alguns membros possam ter tido hábitos de vida anfíbios (Hua & Buffrenil, 1996). Suas relações filogenéticas são controversas: parte dos autores posiciona os Thalattosuchia como membros basais na filogenia de Mesoeucrocodylia (Sereno *et al.*, 2003; Larsson & Sues, 2007; Young & Andrade, 2009), enquanto outros alocam o grupo numa posição mais derivada, dentro de Neosuchia (Pol & Gasparini, 2009). A principal diversidade morfológica, taxonômica e ecológica dos Thalattosuchia está representada no

clado Metriorhynchoidea (*sensu* Young & Andrade, 2009), que possui membros especializados em piscivoria (Young *et al.*, 2010) e também formas hipercarnívoras (Young *et al.*, 2012).

Notosuchia (Figura 2, C e D) foi um clado definido por Gasparini (1971) a partir de formas gondwânicas semelhantes à *Notosuchus terrestris*. É composto principalmente por indivíduos de pequeno porte, com crânio alto e comprimido anteroposteriormente, membros posicionados abaixo da linha do corpo e frequentemente heterodontes (Gasparini, 1971; Ortega *et al.*, 2000; Andrade, 2005; Turner, 2006; Zaher *et al.*, 2006; Sereno & Larsson, 2009). Apesar de ser conhecida uma forma laurasiana (*Chimaerasuchus paradoxus* Wu *et al.*, 1995), os notossúquios são essencialmente gondwânicos (Andrade, 2005). Aspectos funcionais da paleobiologia dos Notosuchia serão discutidos no item 1.1.4.

Clados com problemas filogenéticos em suas classificações são as formas hipercarnívoras terrestres, como Baurusuchidae (Figura 2D), Peirosauridae e Sebecosuchidae. Price (1945) associou *Baurusuchus* a *Sebecus* principalmente por características como: presença de crânio e focinho altos, dentes comprimidos com bordas serrilhadas (atualmente denominados zifodontes *sensu* Prasad & Broin, 2002) e quadrado direcionado para baixo. Alguns autores consideram uma associação íntima entre Sebecidae e Peirosauridae (Larsson & Sues, 2007; Sereno & Larsson, 2009), enquanto outros unem Sebecidae a Baurusuchidae (Turner & Calvo, 2005; Pol & Powell, 2011). Um táxon frequentemente problemático, principalmente por seu estado de preservação e consequente ausência de dados, é *Pabwehshi pakistanensis* Wilson *et al.*, 2001, que alguns autores classificam como Baurusuchidae (Turner & Calvo, 2005; Nascimento & Zaher, 2011), enquanto outros pontuam uma associação maior com *Sebecus* (Riff, 2007) ou, ainda, como um grupo-irmão do clado {Peirosauridae + Sebecidae} (Larsson & Sues, 2007). Outra divergência de opinião se dá no posicionamento de Sebecidae, dentro de Neosuchia (Larsson & Sues, 2007; Sereno & Larsson, 2009) ou dentro de Notosuchia (Ortega *et al.*, 2000; Pol & Powell, 2011).

Neosuchia engloba a irradiação Jurássica dos Mesoeucrocodylia, contendo tanto as formas modernas como famílias completamente extintas destes crocodilomorfos (Buscalioni *et al.*, 2011; Bronzatti *et al.*, 2012). Atoposauridae é uma família alocada que possui características como focinho curto, redução da fenestra supratemporal, perda da fenestra mandibular externa, narinas septadas, entre outras (Buscalioni & Sanz, 1988; Buscalioni & Sanz, 1990). Seus restos são encontrados em rochas da Europa, Ásia, América do Norte e África (Buscalioni & Sanz, 1988; Lauprasert *et al.*, 2010; Martin *et al.*, 2010). A família Dyrosauridae inclui membros que sobreviveram ao evento K/T (Jouve *et al.*, 2008), e sua

distribuição se dá pelos continentes africano, americano e asiático (Hastings *et al.*, 2011; Jouve *et al.*, 2005). Pholidosauridae inclui membros exclusivamente mesozoicos, do Jurássico Médio ao Cretáceo Superior da Europa, África e América (Serenó *et al.*, 2001; Wu *et al.*, 2001b; Fortier *et al.*, 2011). Embora algumas análises filogenéticas considerem os Pholidosauridae como um grupo monofilético (Fortier *et al.*, 2011), outras abordam o clado como um agrupamento parafilético (Pol & Gasparini, 2009; Andrade *et al.*, 2011). Outra família de crocodilomorfos que não sobreviveu ao evento do final do Cretáceo foi Goniopholididae (Figura 2E), formada por animais de crânio achatado dorsoventralmente, constrição entre a pré-maxila e a maxila, forâmen incisivo em forma de diamante, narinas internas septadas e em forma de “V”, entre outras características (Mook, 1942; Tykoski *et al.*, 2002; Andrade *et al.*, 2011). Sua distribuição cronológica se dá entre o Jurássico Inferior e o Cretáceo Superior, e sua distribuição paleobiogeográfica ocorre pela Ásia, Europa e América do Norte (Tykoski *et al.*, 2002; Maisch *et al.*, 2003; Lauprasert *et al.*, 2007; Andrade *et al.*, 2011).

O registro fóssil de Eusuchia se estende desde o Cretáceo Inferior, através de táxons como *Isisfordia duncani* Salisbury *et al.* 2006 (Figura 2F) e *Hylaeochampsia vectiana* Owen 1874 (Clark & Norell, 1992; Brochu, 2003), embora o registro de grupos modernos só comece a aparecer a partir do Cretáceo Superior (Brochu, 2001). Pol *et al.* (2009) definem como principais características dos Eusuchia a presença de uma coana interna totalmente fechada pelos pterigóides (posteriores às fenestras suborbitais) e a redução da fossa anteromedial da fenestra supratemporal. O clado que compreende a maior diversidade dentro de Eusuchia é Crocodylia, incluindo todas as formas atuais mais diversos táxons fósseis (Brochu, 1997a; Salisbury *et al.*, 2006; Sadleir & Makovicky, 2008). Crocodylia, por sua vez, inclui as três radiações mais abrangentes das formas modernas: Gavialoidea, Alligatoroidea e Crocodyloidea, que incorporam, respectivamente, as atuais famílias Gavialidae, Alligatoridae e Crocodylidae (Brochu, 2009), além de táxons completamente extintos como *Borealosuchus* sp. (Wu *et al.*, 2001a; Brochu *et al.*, 2012) e *Pristichampsus* sp. (Busbey, 1986b). Gavialoidea é amplamente considerado como um clado basal dentro de Crocodylia (Brochu, 1999; Buscalioni *et al.*, 2001; Wu *et al.*, 2001a; Brochu, 2003; Zaher *et al.*, 2006; Delfino & Smith, 2009; Sereno & Larsson, 2009; Nascimento & Zaher, 2011; Holliday & Gardner, 2012), enquanto que Alligatoroidea se relaciona com Crocodyloidea dentro do clado Brevirostres (Brochu, 1997a; Wu *et al.*, 2001a; Brochu, 2003). São conhecidas diversas formas com acentuado gigantismo dentro de Eusuchia, como *Deinosuchus rugosus*, um Alligatoroidea do

Cretáceo Superior da América do Norte (Erickson & Brochu, 1999), *Purussaurus brasiliensis*, um caimaníneo do Mioceno da América do Sul (Aguilera *et al.*, 2006), *Gryposuchus croizati*, um Gavialoidea também do Mioceno da América do Sul (Riff & Aguilera, 2008) e *Rhamphosuchus crassidens*, um tomistomíneo do Mioceno da Índia (Head, 2001).

1.1.3. Diversidade atual de Crocodylomorpha

Três famílias atuais são reconhecidas para os crocodilomorfos, todas pertencentes ao clado Eusuchia Huxley 1875: Gavialidae, Alligatoridae e Crocodylidae (Figura 1). Atualmente, são contabilizadas 23 espécies de crocodilos vivos (Brochu, 2003; Kelly, 2006): *Crocodylus niloticus* Laurenti 1768, *Crocodylus porosus* Schneider 1801, *Crocodylus siamensis* Schneider 1801, *Crocodylus acutus* Cuvier 1807, *Crocodylus rhombifer* Cuvier 1807, *Crocodylus intermedius* Graves 1819, *Crocodylus cataphractus* Cuvier 1825, *Crocodylus palustris* Lesson 1831, *Crocodylus moreletti* Bibron & Dumeril 1851, *Crocodylus johnstoni* Krefft 1873, *Crocodylus novaeguineae* Schmidt 1928, *Crocodylus mindorensis* Schmidt 1935, *Osteolaemus tetraspis* Cope 1861, *Tomistoma schlegelii* Müller 1838, *Alligator mississippiensis* Daudin 1801, *Alligator sinensis* Fauvel 1879, *Caiman crocodilus* Linnaeus 1758, *Caiman latirostris* Daudin 1801, *Caiman yacare* Daudin 1801, *Melanosuchus niger* Spix 1825, *Paleosuchus trigonatus* Schneider 1801, *Paleosuchus palpebrosus* Cuvier 1807 e *Gavialis gangeticus* Gmelin 1789, mas estudos moleculares recentes podem ampliar o número total de espécies (Eaton *et al.*, 2009; Hekkala *et al.*, 2011).

Gavialidae é representada por uma única espécie viva, *Gavialis gangeticus*, do norte da Índia (Martin & Bellairs, 1977). Este crocodilo possui o focinho mais estreito dentre todos os crocodilomorfos vivos, com uma sínfise mandibular alongada que se estende até o 23º ou 24º alvéolo do dentário (Pough *et al.*, 2003). Considerando apenas as espécies atuais, *G. gangeticus* é frequentemente interpretado como grupo-irmão dos Brevirostres (Crocodylidae + Alligatoridae), alocado na posição mais basal dentre os crocodilos vivos (Norell, 1989; Brochu, 1999; Molnar *et al.*, 2002; Brochu, 2003; Aguilera *et al.*, 2006; Salisbury *et al.*, 2006; Sereno & Larsson, 2009). Um debate que segue no meio acadêmico se dá em relação ao tempo de divergência de Gavialoidea em relação à Alligatoroidea e Crocodyloidea (Brochu, 2003), se este ocorreu no Cretáceo (Janke *et al.*, 2005) ou no Terciário (Brochu & Densmore, 2001).

Alligatoridae é uma família que inclui sete ou oito espécies de crocodilos vivos (dependendo da consideração de *Caiman yacare* como uma espécie válida ou como uma

subespécie dentro do clado *Caiman crocodilus* – ver King & Burke, 1989), e cujo registro histórico se estende desde o Cretáceo Superior (Brochu, 1999). Sua distribuição ocorre principalmente pelo continente americano, embora *Alligator sinensis* seja uma espécie asiática (Xu & Huang, 1984). *Alligator mississippiensis*, endêmico do sudeste dos Estados Unidos (Fish, 1984), é conhecido por possuir a maior força de mordida dentre todos os animais vivos (Erickson *et al.*, 2003). O gênero *Caiman* inclui três espécies: *C. latirostris*, *C. crocodilus* e *C. yacare*, e é distribuído ao longo da América do Sul e parte da América Central (Monteiro & Soares, 1997; Brochu, 1999). *C. latirostris* possui um crânio mais robusto e com suturas cranianas mais bem definidas do que *C. crocodilus* e *C. yacare* (Monteiro & Lessa, 2000), possivelmente por sua preferência alimentar por itens mais duros, como moluscos (Diefenbach, 1979). Alligatoridae ainda engloba os gêneros *Melanosuchus* (com apenas uma espécie: *M. niger*) e *Paleosuchus* (com duas espécies: *P. palpebrosus* e *P. trigonatus*) (Magnusson *et al.*, 1987). *Melanosuchus niger* é o maior membro de Alligatoroidea, atingindo até quatro ou cinco metros de comprimento (Thoisy *et al.*, 2006), enquanto *Paleosuchus palpebrosus* é o menor membro do grupo, atingindo o comprimento de 1,5m, embora algumas estimativas sugiram que pelo menos alguns indivíduos possam passar dos dois metros totais (Campos *et al.*, 2010). Brochu (1999) reconhece três sinapomorfias não-ambíguas para Alligatoridae: sutura frontoparietal se localiza inteiramente no teto craniano, maxila possui um processo posterior que toca o lacrimal e a sutura pós-orbital/esquamosal se localiza ventromedialmente em relação ao teto craniano.

Crocodylidae engloba a maior parte da diversidade crocodiliana moderna, incluindo 14 espécies viventes distintas (Kelly, 2006), além de diversos táxons fósseis (Myrick, 2001; Brochu, 2007; Brochu & Storrs, 2012; Delfino & Rossi, 2013). O gênero *Crocodylus* é largamente o gênero mais diverso de crocodilos atuais, composto por 12 espécies distintas: *C. acutus*, *C. cataphractus*, *C. intermedius*, *C. johnstoni*, *C. mindorensis*, *C. moreletii*, *C. niloticus*, *C. novaeguineae*, *C. palustris*, *C. porosus*, *C. rhombifer* e *C. siamensis*, embora análises moleculares possam modificar este número (Schmitz *et al.*, 2003; McAliley *et al.*, 2006; Meganathan *et al.*, 2010; Hekkala *et al.*, 2011). Este gênero ocorre em regiões tropicais ao longo de todo o planeta (Kelly, 2006; Oak, 2007). *Crocodylus porosus*, o crocodilo de água salgada que habita desde o Norte da Austrália até parte do sudeste asiático (Oak, 2007), é capaz de percorrer grandes distâncias diárias de até 30Km por dia (Read *et al.*, 2007), um fato notável para um réptil mesmo considerando a facilidade de locomoção em ambientes marinhos. Alguns crocodilídeos possuem uma alta variação zoogeográfica, como *C. acutus*

que ocorre desde o norte da América do Sul até o sul da América do Norte (Kushlan & Mazzotti, 1989) e *C. niloticus*, que ocupa boa parte do continente africano (Schmitz *et al.*, 2003), enquanto outros são altamente endêmicos, como *C. intermedius*, o crocodilo do Orinoco, que ocorre apenas em pequenas porções da Venezuela e Colômbia e é uma das espécies de crocodilos mais ameaçada de extinção atualmente (Thorbjarnarson & Hernández, 1992; Seijas & Chávez, 2000). Outros táxons atuais incluídos no clado Crocodylidae são *Osteolaemus tetraspis*, um pequeno crocodilídeo que ocorre na África central e oeste (Ray *et al.*, 2000), que também pode ser subdividido em mais de uma espécie de acordo com algumas análises moleculares (Eaton *et al.*, 2009), e *Tomistoma schlegelii*, popularmente conhecido como “falso gavial”, que ocorre no sudeste asiático e pode atingir um tamanho de até cinco metros de comprimento (Stuebing *et al.*, 2006).

O principal conflito nas diferentes análises filogenéticas de Crocodylia viventes é a relação entre *Gavialis gangeticus* e *Tomistoma schlegelii*. Ora alocado como um Crocodylidae separado de *Gavialis* em análises morfológicas (Brochu, 1997b; Molnar *et al.*, 2002; Delfino *et al.*, 2005; Aguilera *et al.*, 2006; Shan *et al.*, 2009) e ora interpretado como um grupo-irmão de *G. gangeticus* em filogenias moleculares, invalidando a família Gavialidae (Densmore & Owen, 1989; Gatesy & Amato, 1992; Harshman *et al.*, 2003; Willis *et al.*, 2007; Meganathan *et al.*, 2010), algumas das principais dificuldades no estudo de *T. schlegelii* se dão por conta de seu crânio alongado anteroposteriormente, num padrão convergente ao de *G. gangeticus* (Brochu, 2003). O acréscimo ou a retirada de táxons fósseis numa análise filogenética também podem afetar o posicionamento destes dois táxons (Brochu, 1997b).

1.1.4. Paleobiologia dos Notosuchia

Os notossúquios são amplamente reconhecidos por englobarem membros com acentuada heterodontia e complexa movimentação mandibular durante o processamento alimentar (Pol, 2003; Andrade, 2005; Zaher *et al.*, 2006; Nobre *et al.*, 2007b; Andrade & Bertini, 2008b; O'Connor *et al.*, 2010). Incluindo desde membros claramente hipercarnívoros, como *Baurusuchus* (Nascimento & Zaher, 2010) e *Stratiotosuchus* (Pinheiro *et al.*, 2008), até animais onívoros (Buckley *et al.*, 2000) e, possivelmente, herbívoros (Wu *et al.*, 1995), os notossúquios possivelmente se encaixam como os animais de maior variação ecológica dentro do grupo dos Crocodylomorpha. Essa variação ecomorfológica permitiu que eles ocupassem um amplo número de nichos ecológicos, auxiliando sua dispersão principalmente pelo

Gondwana durante o Cretáceo (O'Connor *et al.*, 2010). A posição frontal da narina externa e a presença dos membros locomotores alocados perpendicularmente abaixo da linha do corpo são características que sugerem que estes animais mantivessem um hábito de vida basicamente terrestre (Gasparini, 1971; Andrade, 2005), embora alguns membros possam ter tido hábitos de vida semi-aquáticos (Price, 1955; Iori & Garcia, 2012).

A forma geral do crânio é bastante variada dentro dos Notosuchia, embora, de uma maneira geral, eles apresentem um padrão de compleição craniana essencialmente oreinirostral (*sensu* Busbey, 1994), com um rostro alto, comprimido lateralmente e apresentando bordas laterais verticalizadas, padrão facilmente observado em animais como *Baurusuchus* (Nascimento & Zaher, 2011), *Notosuchus* (Andrade & Bertini, 2008c), *Caipirasuchus* (Iori & Carvalho, 2011), *Mariliasuchus* (Zaher *et al.*, 2006) e outros. Entretanto, alguns táxons apresentam variações bastante complexas deste padrão: *Simosuchus clarki*, do Cretáceo Superior de Madagascar, possui um rostro extremamente reduzido, com um crânio de aparência achatada anteroposteriormente (Buckley *et al.*, 2000; Turner & Sertich, 2010), enquanto que *Anatosuchus minor* (Figura 2C), do Cretáceo Superior do Níger, apresenta um focinho bastante bizarro para um crocodilomorfo, em formato de “bico de pato” (Sereno *et al.*, 2003; Sereno & Larsson, 2009). Outro notossúquio que também difere substancialmente de outros membros do grupo é *Armadillosuchus arrudai*, que possui uma extensa armadura dérmica cobrindo o pescoço e o dorso do animal (Marinho & Carvalho, 2009).

Formas hipercarnívoras, como Baurusuchidae e Sebecidae, apresentam como característica marcante a presença de uma dentição claramente zifodonte (*sensu* Prasad & Broin, 2002), com uma coroa dentária comprimida lateralmente e carenas com serrilha formada por baterias longitudinais de dentículos, num padrão semelhante à dentição encontrada em Theropoda (Pinheiro *et al.*, 2008; Montefeltro *et al.*, 2011; Riff & Kellner, 2011). Algumas filogenias unem estes táxons hipercarnívoros, como *Baurusuchus* e *Sebecus*, dentro de um clado mais abrangente, como Sebecosuchia (Pol, 2003) ou Baurusuchoidea (Carvalho *et al.*, 2004), enquanto outras não apontam para uma relação próxima entre os dois grupos, deixando os Sebecidae fora de Notosuchia (Sereno & Larsson, 2009; Holliday & Gardner, 2012). Marcas de predação e/ou interação social são conhecidas para o grupo, principalmente pelo registro de marcas de mordida em fósseis do Cretáceo (Avilla *et al.*, 2004; Vasconcellos & Carvalho, 2010).

A morfologia dentária de *Notosuchia* é tão peculiar que uma espécie nova, *Sphagesaurus huenei*, foi descrita baseada em apenas dois dentes isolados (Price, 1950), e somente 53 anos mais tarde foram descritos novos materiais para o táxon, reafirmando o mesmo como uma espécie válida (Pol, 2003). *Chimaerasuchus paradoxus* Wu *et al.* 1995, do Cretáceo Inferior da China, representa um dos notossúquios conhecidos com a dentição mais acentuadamente heterodonte. Dois caniniformes estão presentes na pré-maxila, sendo o segundo muito mais largo e robusto que o primeiro, e na maxila e no dentário estão presentes molariformes compostos por duas baterias de cúspides (Wu & Sues, 1996). Sua anatomia dentária e craniana levou os autores a inferir uma alimentação essencialmente herbívora para a espécie (Wu *et al.*, 1995). Muitos notossúquios possuem uma elaborada capacidade de processamento alimentar (Pol, 2003; Zaher *et al.*, 2006; Marinho & Carvalho, 2009; O'Connor *et al.*, 2010), um padrão incomum dentre os répteis (Romer, 1956). A capacidade de movimentação anteroposterior da mandíbula e a presença de uma acentuada heterodontia podem, inclusive, ter permitido aos *Notosuchia* a ocupação de nichos ecológicos semelhantes aos de mamíferos durante o Cretáceo do Gondwana (O'Connor *et al.*, 2010).

1.1.5. *Marillasuchus* sp.

Marillasuchus amarali Carvalho & Bertini 1999 (Figuras 5 a 59) é um notossúquio do Cretáceo Superior da Bacia Bauru de pequeno porte, que se encontra filogeneticamente relacionado com o gênero *Comahuesuchus* (Figura 3), um notossúquio cronocorrelato da Argentina (Zaher *et al.*, 2006; Pol *et al.*, 2012), embora alguns autores apontem para uma relação mais próxima com *Notosuchus terrestris* (Carvalho & Bertini, 1999; Andrade & Bertini, 2008b). É um táxon relativamente bem representado, com diversos espécimes descritos até o presente momento em diferentes estágios de desenvolvimento, sendo que o próprio holótipo, UFRJ DG 50-R (Figura 31), corresponde a um indivíduo juvenil (Carvalho & Bertini, 1999; Andrade & Bertini, 2005; Vasconcellos & Carvalho, 2005). Zaher *et al.* (2006) reconhecem as seguintes autapomorfias para *M. amarali*: 1) O lacrimal é pobremente visível na superfície lateral do rostro; 2) O ectopterigóide toca extensivamente o jugal e a maxila em sua porção lateral, formando a borda medial de pelo menos o último alvéolo maxilar; 3) Ramos dentários formam uma sínfise mandibular que se projeta anteriormente para formar um alongado e espatulado processo com laterais paralelas; 4) Presença de quatro dentes pré-maxilares, cinco dentes maxilares e nove dentes no dentário, numa dentição heterodonte; 5) Grande parte dos dentes maxilares e dentários apresentando estrias

longitudinais formadas por espessamento da camada de esmalte; 6) Serrilhas bem desenvolvidas nas margens mesial e distal da coroa dentária; e 7) Um a seis tubérculos alinhados na base de cada coroa, que podem ornamentar quase toda a superfície da base da coroa dentária.

Possivelmente, o aspecto mais marcante de *Mariliasuchus amarali* seja sua dentição altamente heterodonte, com a presença de dentes incisiformes (na porção mais anterior da boca, sendo que os mandibulares se projetam, anteriormente, de forma quase paralela à própria mandíbula), caniniformes hipertrofiados e molariformes (na porção mais posterior da boca, com carenas orientadas anteroposteriormente) (Vasconcellos & Carvalho, 2005; Nobre *et al.*, 2007b; Andrade & Bertini, 2008). Todos os dentes apresentam-se cobertos por uma espessa e ornamentada camada de esmalte, e a orientação de seu desgaste (macro e microscópico) sugere a ocorrência de movimentos anteroposteriores mandibulares durante o processamento alimentar (Zaher *et al.*, 2006).

Em 2007, Nobre *et al.* descreveram um novo material de *Mariliasuchus*, coletado nas cercanias da cidade de Marília e descrito como uma nova espécie: *Mariliasuchus robustus* (Figuras 28-30). Segundo os autores, características como uma maior robustez geral do crânio, expansão lateromedial dos elementos cranianos posteriores e um acentuado arqueamento mandibular justificariam a inclusão de um novo táxon dentro do gênero *Mariliasuchus*. Uma reavaliação morfológica acerca da validade taxonômica de *M. robustus* está inserida dentro do presente trabalho.

1.2. Contexto geológico da Bacia Bauru

1.2.1. Caracterização e contexto deposicional

A Bacia Bauru (Figura 4) engloba uma área de aproximadamente 370 000 Km², ocupando, em território brasileiro, parte das regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste (Fernandes & Coimbra, 2000). Sua geomorfologia inclui depósitos sedimentares de arenitos, siltitos e argilitos/folhelhos, depositados sobre diferentes contextos geológicos e formados a partir de um trato de sistemas aluvial/lacustre (Batezelli *et al.*, 2005), apresentando uma sequência sedimentar essencialmente arenosa (Fernandes & Coimbra, 2000).

Não existe um consenso acerca da nomenclatura das unidades geológicas da Bacia Bauru. A primeira proposta de subdivisão estratigráfica da região foi realizada por Soares *et al.* (1980), que nomeou a unidade como Grupo Bauru e a subdividiu em quatro formações:

Caiuá, Santo Anastácio, Adamantina e Marília. Esta proposta foi amplamente aceita nos anos 80, mas nos anos 90 novas interpretações retomaram as discussões sobre a hierarquia litoestratigráfica do Bauru. Fernandes & Coimbra (1996) optaram por considerar a unidade como Bacia Bauru, subdividindo-a em dois grupos: Grupo Caiuá (que engloba as formações Rio Paraná, Goio Erê e Santo Anastácio, ocorrendo nos estados de SP, PR e MS) e Grupo Bauru (contendo as formações Adamantina, Uberaba e Marília, ocorrendo nos estados de SP, MG e PR). Os mesmos autores, posteriormente, subdividem ainda mais o Grupo Bauru, principalmente em relação à antiga Formação Adamantina, e reconhecem seis diferentes formações para o Grupo: Uberaba, Vale do Rio do Peixe, Araçatuba, São José do Rio Preto, Presidente Prudente e Marília (Fernandes & Coimbra, 2000). Por outro lado, alguns autores optam por manter a subdivisão “clássica” do Grupo Bauru, em suas formações Uberaba, Adamantina e Marília (Batezelli, 2003; Garcia *et al.*, 2005). Outros preferem incluir a Bacia Bauru dentro do mesmo contexto geológico da Bacia do Paraná, denominando-a como Grupo Bauru. Neste caso, a Bacia do Paraná passa a ser um imenso conjunto deposicional de 1 400 000 Km², englobando porções do Brasil, Paraguai, Uruguai e Argentina (Milani & Zalan, 1999, Dias-Brito *et al.*, 2001). Alguns autores, ainda, reconhecem elementos que permitiriam a individualização do Grupo Caiuá num contexto hierárquico mais elevado, transformando o mesmo em Bacia Caiuá (Fulfaro *et al.*, 1999). Esta falta de consenso entre as diferentes interpretações acerca da nomenclatura e hierarquia litoestratigráfica da Bacia/Grupo Bauru tem consequências nas análises paleontológicas da região, uma vez que reconstruções paleoambientais e paleoecológicas dos diferentes táxons acabam sendo produtos diretos da escolha de determinados modelos estratigráficos (Pires-Domingues *et al.*, 2007).

A Bacia Bauru tem sua origem no Cretáceo, através de eventos tectônicos relacionados à ruptura do Gondwana, sendo depositada sobre rochas basálticas provenientes de grandes volumes de derramamento vulcânico, hoje correspondentes à Formação Serra Geral da Bacia do Paraná (Riccomini, 1997). A porção mais larga (e com uma seção estratigráfica mais completa) do Bauru preservada atualmente se encontra na região Sudeste do estado de São Paulo (Paula e Silva *et al.*, 2009). Algumas evidências, como o incremento no aporte de sedimentos rudáceos na Formação Marília e o vulcanismo alcalino extrusivo relacionado à borda leste da Bacia, apontam para a presença de um tectonismo deformador ativo durante o desenvolvimento da Bacia Bauru. Estes eventos provavelmente estão relacionados com a megaestruturação geológica do estado de São Paulo (Riccomini, 1997). Dados tafonômicos, como feições indicativas de paleocorrentes e evidências de ciclos de

inundação na preservação fossilífera de crocodilomorfos corroboram com a hipótese de tectonismo ativo na Bacia Bauru (Pires-Domingues *et al.*, 2007).

Sua deposição sedimentar se inicia sobre o substrato basáltico Serra Geral, e pode ser dividida em três sequências deposicionais distintas (*sensu* Paula e Silva *et al.*, 2009). A primeira sequência de sedimentação tem seu principal fluxo oriundo do sentido sudoeste → nordeste, com sedimentos arenosos sobrepondo sedimentos lacustrinos (Paula e Silva *et al.*, 2009). Esta primeira etapa deposicional foi essencialmente desértica, e havia a presença de poucos corpos d'água distribuídos pelo interior da Bacia em formação. Estas condições favoreceram o surgimento de uma larga área pantanosa sobre um regime climático altamente semi-árido, conhecida como paleopântano Araçatuba (Fernandes *et al.*, 2001). O segundo evento deposicional é marcado pela sedimentação fluvial da Formação Santo Anastácio, com retrabalhamento de fácies eólicas (Paula e Silva *et al.*, 2009). Nesta etapa, evidências sedimentológicas e paleopedológicas apontam para uma condição relativamente mais úmida, e a Bacia passa a ter um balanço sedimentar neutro, condição provavelmente ocasionada devido à vegetação presente na região (Batezelli, 2010). O terceiro e último evento foi precedido por mudanças climáticas e por um rearranjo tectônico que elevou as bordas da Bacia e aumentou o aporte de água ao sistema. A sedimentação neste estágio se deu principalmente através de deposições fluviais e deltaicas (Paula e Silva *et al.*, 2009). Estratigraficamente, a Bacia Bauru é formada por rochas lamíticas e arenitos muito finos em sua base, arenitos finos a médios em sua porção intermediária e arenitos médios a grossos, às vezes conglomeráticos, em sua porção mais superior (Batezelli, 2003).

A datação da Bacia Bauru também é motivo de controvérsia entre os autores. Enquanto alguns interpretam o limite inferior da Bacia Bauru como pertencente ao Cretáceo Inferior e o limite superior ao Cretáceo Superior (Soares *et al.*, 1980; Dias-Brito *et al.*, 2001; Batezelli, 2010), outros sugerem que toda a unidade tenha sua origem e evolução dentro do intervalo do Cretáceo Superior (Fernandes & Coimbra, 1996; Dal' Bó *et al.*, 2009; Fernandes & Basilici, 2009). A ausência de dados paleontológicos de valor estratigráfico (como a presença de fósseis-guia específicos que permitam uma melhor correlação estratigráfica) é um dos motivos que contribui para a falta de consenso acerca da idade real da Bacia Bauru (Paula e Silva *et al.*, 2009).

Do ponto de vista ambiental postula-se um clima semi-árido (principalmente nas porções periféricas) e desértico (principalmente nas porções centrais) para o contexto paleoambiental da Bacia Bauru, com períodos alternados de chuva e estiagem (Dias-Brito *et*

al., 2001). Uma análise de paleossolos da Formação Marília também corroborou com a hipótese de um clima semi-árido a árido, com baixa precipitação anual e período de chuvas pontuais (Dal' Bó *et al.*, 2009). No interior da Bacia Bauru, entretanto, as condições paleoclimáticas parecem ser de maior umidade constante na região de Uberaba do que na região de Prata (Goldberg & Garcia, 2000). Apesar de possuir um extenso registro paleontológico, a maior parte dos fósseis em bom estado de conservação encontrados na Bacia Bauru pertence aos mesmos clados: Crocodyliformes, Testudines e Saurischia. Análises tafonômicas detalhadas, que levem em consideração problemas de mistura temporal e espacial específicos das diferentes assembleias fossilíferas (Pires-Domingues, 2006), também são raras. A combinação destes dois problemas forma um cenário que dificulta, ainda mais, uma reconstrução paleoambiental e paleoecológica detalhada da Bacia Bauru (Nascimento, 2008).

1.2.2. Registro fóssil de paleovertebrados

O registro de paleovertebrados fósseis da Bacia Bauru é composto, principalmente, por crocodilomorfos terrestres; ao todo, foram registradas 23 espécies deste grupo: *Baurusuchus pachecoi* Price 1945; *Sphagesaurus huenei* Price 1950; *Itasuchus jesuinoi* Price 1955; *Peirosaurus tormini* Price 1955; *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini 1999; *Stratiosuchus maxhechti* Campos *et al.* 2001; *Uberabasuchus terrificus* Carvalho *et al.* 2004; *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho *et al.* 2005; *Adamantinasuchus navae* Nobre & Carvalho 2006; *Montealtosuchus arrudacamposi* Carvalho *et al.* 2007; *Mariliasuchus robustus* Nobre *et al.* 2007a; *Sphagesaurus montealtensis* Andrade & Bertini 2008a; *Armadillosuchus arrudai* Marinho & Carvalho, 2009; *Morrinhosuchus luziae* Iori & Carvalho, 2009; *Baurusuchus albertoi* Nascimento & Zaher, 2010; *Pepesuchus deiseae* Campos *et al.* 2011; *Campinasuchus dinizi* Carvalho *et al.* 2011; *Caipirasuchus paulistanus* Iori & Carvalho 2011; *Caryonosuchus pricei* Kellner *et al.* 2011a; *Labidiosuchus amicum* Kellner *et al.* 2011b; *Pissarrachampsia sera* Montefeltro *et al.* 2011; *Barreirosuchus franciscoi* Iori & Garcia 2012; e *Gondwanasuchus scabrosus* Marinho *et al.*, 2013. Vasconcellos & Carvalho (2006) propõe que um fator etológico poderia contribuir tafonomicamente para a fossilização de Crocodyliformes na Bacia Bauru: a presença do hábito de escavar fossas rasas perto de corpos d'água, fato observado em membros atuais do grupo. Segundo os autores, este comportamento poderia explicar por que é tão comum encontrar crocodilomorfos fósseis na Bacia Bauru em relação a outros táxons.

Registros fósseis de outros vertebrados incluem: uma espécie de lagarto, cinco espécies de tartarugas, duas espécies de dinossauros e uma de anuro, além de registros de peixes, anuros, testudíneos, serpentes, crocodilomorfos, dinossauros, aves e mamíferos cujo estado de preservação do material encontrado não permitiu uma classificação ao nível específico, ou cuja publicação não resultou numa nomenclatura específica (Candeiro *et al.*, 2006; Candeiro & Rich, 2010). Além das evidências fósseis diretas, também são registrados icnofósseis na Bacia Bauru, como fragmentos de ovos fossilizados e coprólitos (Magalhães-Ribeiro & Souto, 1999; Azevedo *et al.*, 2000; Nobre *et al.*, 2007b).

2. MATERIAIS E MÉTODOS

Abreviações

Institucionais:

MPM, Museu de Paleontologia de Marília, Marília, Brasil;

MN, Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil;

MZSP, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil;

UFRJ, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil;

URC, Museu de Paleontologia e Estratigrafia “Prof. Dr. Paulo Milton Barbosa Landim” da Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, Brasil.

Anatômicas:

ang , angular;	fman , fenestra mandibular;
art , articular;	fr , frontal;
boc , basioccipital;	fso , fenestra suborbital;
bsf , basiesfenóide;	fst , fenestra supratemporal;
cae , cavidade auditiva externa;	inc , dente incisiforme;
can , dente caniniforme;	ju , jugal;
cmq , côndilo mandibular do quadrado;	la , lacrimal;
co , coana;	m , maxila;
coc , côndilo occipital;	mol , dente molariforme;
d , dentário;	ms , sínfise mandibular;
ect , ectopterigóide;	n , nasal;
esp , esplenial;	ne , narina externa;
esq , esquamosal;	o , órbita;
exoc , exoccipital;	p , parietal;
f , <i>foramen</i> ;	palp.a , palpebral anterior;
fi , <i>foramen incisivum</i> ;	palp.p , palpebral posterior;
fit , fenestra infratemporal;	pfr , pré-frontal;
fint , <i>foramen intertimpanicum</i> ;	pl , palatino;
fm , <i>foramen magnum</i> ;	pm , pré-maxila;
	po , pós-orbital;

ppo, processo paraoccipital;
pra, processo retroarticular;
pt, pterigóide;
q, quadrado;

qj, quadradojugal;
soc, supraoccipital;
sur, surangular;

2.1. Material fóssil selecionado

Buscou-se incluir na análise todos os materiais de *Mariliasuchus* já descritos e/ou disponíveis para estudo em coleções nacionais. Os espécimes incluídos no presente estudo estão brevemente descritos abaixo.

2.1.1. MZSP-PV50

Depositado na coleção do Museu de Zoologia da USP, foi descrito em Zaher *et al.* (2006). É composto pelos esqueletos craniano e pós-craniano praticamente completos. As suturas, em sua maioria, estão bem visíveis e a dentição está praticamente completa, com a ausência de alguns dentes pré-maxilares e dentários. O crânio está levemente distorcido no sentido esquerda → direita, ocasionando uma quebra na região temporal do lado direito, que está menos preservada que sua correlata do lado esquerdo (Figuras 5 a 11).

2.1.2. MZSP-PV51

Depositado na coleção do Museu de Zoologia da USP, foi descrito em Zaher *et al.* (2006). É composto por um crânio e mandíbula completos e parte do esqueleto pós-craniano. Embora a distorção tafonômica individual deste espécime seja menor que a do espécime MZSP-PV 50, as suturas do crânio são muito menos visíveis devido ao alto grau de esculturamento craniano e ao maior número de quebras e rachaduras no fóssil (Figuras 12 a 18). As regiões temporais de ambos lados se encontram pouco preservadas e o conjunto do teto craniano pode ser separado do resto do crânio, permitindo a visualização de estruturas internas da caixa craniana. Sua dentição também está praticamente completa, com a falta de um dente pré-maxilar, um do dentário e dos dois últimos dentes maxilares de cada lado.

2.1.3. MZSP-PV760

Depositado na coleção do Museu de Zoologia da USP, ainda não foi descrito oficialmente. É composto por crânio e mandíbula com boa parte de sua osteologia preservada (exceto a região palatal, que se encontra pobremente preservada) (Figuras 19 a 22). Este material é relativo a um indivíduo juvenil, possuindo um comprimento craniano total de

apenas três centímetros, um tamanho próximo ao holótipo de *Mariliasuchus amarali* (UFRJ DG 50-R que é aproximadamente um centímetro maior). Apesar do tamanho semelhante, a anatomia do crânio e da dentição de MZSP-PV760 possui diferenças marcantes em relação ao holótipo de *M. amarali* e outros espécimes do táxon, sugerindo que talvez este material não seja referente ao gênero *Mariliasuchus*. Uma análise morfológica inicial (ver item 4.5.) mostrou que o espécime apresenta afinidades tanto com *Mariliasuchus* como com *Adamantinasuchus navae* Nobre & Carvalho 2006. MZSP-PV760 apresenta uma deformação decorrente de uma forte compressão lateral, no sentido direita → esquerda, durante sua preservação. A região rostral está preservada somente no lado direito do crânio, enquanto que a barra temporal inferior está presente somente no lado esquerdo. As fenestras supratemporal e mandibular são relativamente mais alongadas anteroposteriormente, num padrão bastante distinto daquele observado tanto em *Mariliasuchus* como em *Adamantinasuchus*. Por se tratar de um indivíduo juvenil, as suturas são muito bem demarcadas ao longo de todo o espécime, e a ornamentação é baixa, estando basicamente presente apenas na região dorsotemporal.

2.1.4. MZSP-PV813

Depositado na coleção do Museu de Zoologia da USP, ainda não foi descrito oficialmente. É composto principalmente pelas porções rostrais do crânio e da mandíbula (Figuras 23 a 25) e, baseando-se no tamanho e proporções dos elementos cranianos, pode-se caracterizar o espécime como um indivíduo subadulto ou adulto jovem. A região pós-orbital encontra-se pobremente preservada. A dentição deste espécime está muito bem preservada, e foi utilizada para os estudos de micromorfologia dos cristais de esmalte (ver item 3.5.2.).

2.1.5. UFRJ DG 50-R

Depositado na coleção da Universidade Federal do Rio de Janeiro, foi descrito em Carvalho & Bertini (1999) e é o holótipo de *Mariliasuchus amarali*. É composto por crânio e mandíbula quase completos e boa parte do esqueleto pós-craniano. O material está ligado a sua matriz rochosa e não está totalmente preparado, e o crânio ainda se encontra articulado com a mandíbula (Figuras 26 e 27). A região pós-orbital do lado esquerdo do crânio não se encontra preservada, mas a mesma região do lado direito está relativamente bem conservada. O rosto encontra-se levemente deslocado e distorcido para o lado esquerdo do crânio. O espécime é relativo a um indivíduo juvenil (Vasconcellos & Carvalho, 2005), e sua dentição

está relativamente completa, sendo possível observar uma camada de esmalte menos espessa e mais clara do que em indivíduos de estágios ontogenéticos mais avançados.

2.1.6. UFRJ DG 56-R

Depositado na coleção da Universidade Federal do Rio de Janeiro, foi descrito em Nobre et al. (2007a) como uma nova espécie dentro do gênero *Mariliasuchus* (*M. robustus*), sendo UFRJ DG 56-R o holótipo deste táxon. É composto por um crânio e mandíbula parcialmente preservados, com alto grau de ornamentação e desgaste tafonômico, o que impede consideravelmente a identificação de suturas em todo o espécime (Figuras 28 a 30). A região rostral é a mais completa, estando presentes todos os elementos anteriores ao osso frontal. A região occipital está preservada, com os elementos adjacentes à parte posterior da fenestra supratemporal presentes; entretanto, essa mesma região encontra-se numa posição muito anterior quando comparada com outros materiais de *Mariliasuchus*. Sua dentição possui uma espessa camada de esmalte recobrimdo as coroas dentárias, e os molariformes apresentam alto grau de ornamentação (formado por espessamento de esmalte) em toda sua superfície.

2.1.7. UFRJ DG 105-R

Depositado na coleção da Universidade Federal do Rio de Janeiro, foi descrito em Vasconcellos & Carvalho (2005). É composto por uma mandíbula praticamente completa, associada (e conectada por sedimentos) à porção rostral do crânio (Figuras 31 a 33). Os jugais e o palato estão parcialmente preservados, e os dois palpebrais anteriores estão presentes. Os elementos dorsais do rostro apresentam um alto grau de ornamentação em sua superfície. A dentição do espécime está bem representada, com todos os morfótipos (incisiformes, caniniformes e molariformes) presentes.

2.1.8. UFRJ DG 106-R

Depositado na coleção da Universidade Federal do Rio de Janeiro, foi descrito em Vasconcellos & Carvalho (2005). É composto por crânio e mandíbula completos e totalmente preparados. A ornamentação deste espécime não é tão conspícua quanto em outros espécimes de *M. amarali*, permitindo a observação de suturas pós-orbitárias na superfície dorsal do crânio (as suturas pré-orbitárias encontram-se pouco visíveis) (Figuras 34 a 40). A dentição

está praticamente completa e a mandíbula encontra-se desarticulada do crânio, permitindo a observação de extensas superfícies de macrodesgaste dentário nos molariformes.

2.1.9. UFRJ-DG 115-R

Depositado na coleção da Universidade Federal do Rio de Janeiro, ainda não foi descrito oficialmente. É composto por uma mandíbula parcialmente preservada que, observadas as proporções da sínfise e fenestra mandibulares, possivelmente representa o menor espécime de *Mariliasuchus* conhecido (Figuras 41 a 43). Assim, UFRJ-DG 115-R deve ter pertencido a um indivíduo ainda mais jovem que UFRJ-DG 50-R, o holótipo de *Mariliasuchus amarali*.

2.1.10 MN 6298-V

Depositado na coleção do Museu Nacional da UFRJ, foi descrito em Zaher *et al.* (2006). É composto por crânio e mandíbula completos de um indivíduo subadulto, com suturas muito bem visíveis e delimitadas. O atlas e o áxis encontram-se ainda articulados ao espécime. A dentição está relativamente completa e os dentes encontram-se com suas raízes bastante expostas, provavelmente indicando um avançado estágio de reposição dentária. A camada de esmalte presente na dentição de MN 6298-V é mais clara e menos evidente que em espécimes de maior tamanho. Uma leve ornamentação está presente nas superfícies rostral e dorso-occipital do crânio (Figuras 44 a 50).

2.1.11. MN 6751-V

Depositado na coleção do Museu Nacional da UFRJ, foi descrito em Zaher *et al.* (2006). É composto pelo crânio parcialmente preservado de um indivíduo adulto, com densa ornamentação osteológica por todo o espécime (Figuras 51 a 53). A mandíbula e as porções pós-orbitárias do crânio não estão preservadas. O lado direito do espécime encontra-se em melhor estado de preservação que o lado esquerdo. A dentição está relativamente completa, com cada elemento individual apresentando uma conspícua e densa camada de esmalte dentário. Este espécime foi identificado como MN 6756-V em Zaher *et al.* (2006), mas o nº de tombo correto do material é MN 6751-V (Deise Henriques, comunicação pessoal).

2.1.12. URC R-67

Depositado na coleção da UNESP de Rio Claro, foi descrito em Andrade *et al.* (2006) e Andrade & Bertini (2008b; 2008c). É composto por um crânio completo de um indivíduo jovem, ainda com a mandíbula articulada ao crânio. O material mostra sinais de compressão dorsoventral, provavelmente relacionados a eventos decorrentes do processo de fossilização (Figuras 54 a 57). É um indivíduo subadulto, com ornamentação osteológica e suturas visíveis em boa parte da superfície do espécime.

2.1.13. MPM 115-R

Depositado na coleção do Museu de Paleontologia de Marília, ainda não foi descrito oficialmente. É composto por crânio (sem mandíbula) e elementos pós-cranianos ainda imersos na matriz rochosa (Figura 58). O material é relacionado a um indivíduo jovem (de dimensões semelhantes a UFRJ-DG 50-R), e está atualmente em estudo e preparação pela equipe do Museu Nacional da UFRJ.

2.1.14. MPM 116-R

Depositado na coleção do Museu de Paleontologia de Marília, ainda não foi descrito oficialmente. É composto por crânio e mandíbula, bem como alguns elementos pós-cranianos, ainda associados à matriz rochosa (Figura 59). Sua superfície tem uma coloração escurecida e uma ornamentação osteológica que lembram muito o padrão encontrado em UFRJ-DG 56-R, holótipo de *Mariliasuchus robustus*. O material está em preparação pela equipe do Museu de Paleontologia de Marília.

2.2. Material neontológico de comparação

Uma vez que todos os Eusuchia viventes encontram-se igualmente distantes filogeneticamente de *Mariliasuchus* (Figura 3), optou-se pela escolha de um gênero atual de crocodilo que fosse facilmente observado em coleções herpetológicas de instituições brasileiras, e cujo número de espécimes disponíveis para estudo fosse relativamente grande, permitindo a observação de animais em diferentes estágios de desenvolvimento. O gênero *Caiman*, amplamente distribuído pela América do Sul (Brochu, 1999), se encaixou perfeitamente nas necessidades técnicas do presente trabalho e foi escolhido para servir de modelo de comparação com o desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus*.

Foram estudados 98 materiais cranianos de *Caiman* (*C. latirostris*, *C. crocodilus* e *C. yacare*) das Coleções de Herpetologia do Museu de Zoologia da USP (MZUSP), do Museu Nacional da UFRJ (MN-UFRJ) e do jacarezário da Universidade Estadual Paulista – *Campus* de Rio Claro (UNESP-RC). Buscou-se analisar a maior quantidade possível de espécimes em diferentes estágios ontogenéticos, a fim de obter dados sólidos para a análise do desenvolvimento anatômico craniano em Crocodylomorpha. Os espécimes encontram-se listados e brevemente descritos nos itens a seguir.

2.2.1. Espécimes da Coleção de Herpetologia do MZUSP

Foram estudados 50 espécimes ao total desta coleção. Quatro espécimes (MZSP-2144, MZSP-2248, MZSP-2313 e MZSP-2352) foram preparados osteologicamente (utilizando remoção manual de músculos e escamas após banho em água quente) para o desenvolvimento do presente trabalho. Estes materiais foram selecionados por serem relativos a indivíduos recém-eclodidos, de alta importância para complementar a série ontogenética estudada aqui. Os espécimes encontram-se brevemente descritos a seguir.

2.2.1.1. *Caiman latirostris*

Foram estudados 5 espécimes de *C. latirostris* na Coleção de Herpetologia do Museu de Zoologia da USP.

MZSP-2134: Possui um comprimento craniano total de 12,7 cm. A mandíbula encontra-se separada em duas hemimandíbulas e o crânio está completamente preservado, embora a região temporal direita esteja levemente danificada.

MZSP-2313: Possui um comprimento total de 4,8 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados. Este espécime foi preparado osteologicamente durante o desenvolvimento do presente trabalho, com o objetivo de completar a série ontogenética deste táxon para as análises morfométrica e qualitativa.

MZSP-2321: Possui um comprimento craniano total de 9,1 cm. A mandíbula e o crânio estão presentes, mas a região posterior do crânio encontra-se bastante danificada.

MZSP-2325: Possui um comprimento craniano total de 3,2 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2326: Possui um comprimento craniano total de 17,7 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

2.2.1.2. *Caiman crocodilus*

Foram estudados 31 espécimes de *C. crocodilus* na Coleção de Herpetologia do Museu de Zoologia da USP.

MZSP-2014: Possui um comprimento craniano total de 19,6 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2015: Possui um comprimento craniano total de 11,3 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2016: Possui um comprimento craniano total de 14,5 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2075: O crânio está pobremente preservado e não foi incluído na análise. A mandíbula está completamente preservada e possui um comprimento total de 27,6 cm.

MZSP-2090: Possui um comprimento craniano total de 16,1 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2092: Possui um comprimento craniano total de 20,2 cm. A mandíbula encontra-se separada em duas hemimandíbulas e o crânio está completamente preservado, embora a região orbital e elementos adjacentes estejam levemente danificados.

MZSP-2103: Possui um comprimento craniano total de 25,2 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2113: Possui um comprimento craniano total de 18,3 cm. A mandíbula encontra-se separada em duas hemimandíbulas e o crânio está completamente preservado.

MZSP-2114: Possui um comprimento craniano total de 23,6 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2122: Possui um comprimento craniano total de 17,6 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2155: Possui um comprimento craniano total de 18,5 cm. A mandíbula encontra-se separada em duas hemimandíbulas e o crânio está bem preservado, embora uma quebra na região temporal direita esteja presente.

MZSP-2168: Possui um comprimento craniano total de 10,2 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2169: Possui um comprimento craniano total de 10,8 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2170: Possui um comprimento craniano total de 11,4 cm. Apenas a mandíbula está preservada.

MZSP-2195: Possui um comprimento craniano total de 17 cm. Apenas a mandíbula está preservada.

MZSP-2197: Possui um comprimento craniano total de 14,7 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2202: Possui um comprimento craniano total de 15,8 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2219: Possui um comprimento craniano total de 13,2 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2220: Possui um comprimento craniano total de 12,8 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2221: Possui um comprimento craniano total de 14,5 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2225: Possui um comprimento craniano total de 7,2 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2226: Possui um comprimento craniano total de 19 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2233: Possui um comprimento craniano total de 15,9 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2237: Possui um comprimento craniano total de 17,4 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2239: Possui um comprimento craniano total de 22,4 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2240: Possui um comprimento craniano total de 22,4 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2243: Possui um comprimento craniano total de 12,5 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2248: Possui um comprimento total de 3,4 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados. Este espécime foi preparado osteologicamente durante o desenvolvimento do presente trabalho, com o objetivo de completar a série ontogenética deste táxon para as análises morfométrica e qualitativa.

MZSP-2327: O crânio não está completamente preservado. A mandíbula está completamente preservada e possui um comprimento total de 22,2 cm.

MZSP-2335: Possui um comprimento craniano total de 20,5 cm. O crânio está parcialmente preservado e a mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2352: Possui um comprimento total de 4,8 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados. Este espécime foi preparado osteologicamente durante o desenvolvimento do presente trabalho, com o objetivo de completar a série ontogenética deste táxon para as análises morfométrica e qualitativa.

2.2.1.3. *Caiman yacare*

Foram estudados 14 espécimes de *C. yacare* na Coleção de Herpetologia do Museu de Zoologia da USP.

MZSP-2144: Possui um comprimento total de 4,6 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados. Este espécime foi preparado osteologicamente durante o desenvolvimento do presente trabalho, com o objetivo de completar a série ontogenética deste táxon para as análises morfométrica e qualitativa.

MZSP-2225: Possui um comprimento craniano total de 28,4 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2270: Possui um comprimento craniano total de 27,6 cm. Apenas o crânio está preservado.

MZSP-2271: Possui um comprimento craniano total de 22,6 cm. Apenas o crânio está preservado.

MZSP-2272: Apenas o crânio está preservado, e o mesmo se encontra com os ápices anterior e posterior danificados.

MZSP-2273: Possui um comprimento craniano total de 27 cm. Apenas o crânio está preservado.

MZSP-2274: Possui um comprimento craniano total de 13,9 cm. A mandíbula e o crânio estão presentes, mas o material está bastante danificado.

MZSP-2275: Possui um comprimento craniano total de 20,7 cm. A mandíbula encontra-se separada em duas hemimandíbulas.

MZSP-2278: Possui um comprimento craniano total de 17,3 cm. Apenas o crânio está preservado.

MZSP-2280: Possui um comprimento craniano total de 29 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2281: Possui um comprimento craniano total de 27,3 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2282: Possui um comprimento craniano total de 27,6 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MZSP-2284: A mandíbula e o crânio estão preservados, mas o crânio tem seus ápices anterior e posterior danificados.

MZSP-2304: Possui um comprimento craniano total de 27,4 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

2.2.2. Espécimes do jacarezário da UNESP de Rio Claro

Foram estudados 25 espécimes ao total desta coleção. Os espécimes não se encontram tombados em coleção científica (foram preparados osteologicamente pela equipe do jacarezário, mas não foram incorporados a uma coleção) e, portanto, não possuem um nº de identificação oficial. Para facilitar a discussão dos resultados no presente trabalho, foi criado um simples sistema de nomenclatura dos espécimes, utilizando a sigla JAC-RC seguida de um nº de identificação. Como os animais eram todos provenientes de criadouro, era sabido que eles pertenciam ao gênero *Caiman*. Os materiais foram identificados a nível específico com o auxílio de técnicos locais.

2.2.2.1. *Caiman latirostris*

Foram estudados 11 espécimes de *C. latirostris* no jacarezário da UNESP-RC.

JAC-RC 01: Possui um comprimento craniano total de 16,8 cm. A mandíbula encontra-se separada em duas hemimandíbulas.

JAC-RC 02: Possui um comprimento craniano total de 17,5 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 03: Possui um comprimento craniano total de 17,9 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 04: Possui um comprimento craniano total de 18,5 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 05: Possui um comprimento craniano total de 20,2 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 06: Possui um comprimento craniano total de 20,6 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 07: Possui um comprimento craniano total de 22,6 cm. A mandíbula encontra-se separada em duas hemimandíbulas.

JAC-RC 08: Possui um comprimento craniano total de 18,4 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 09: Possui um comprimento craniano total de 18,4 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 10: Possui um comprimento craniano total de 17,9 cm. A mandíbula tem a hemimandíbula esquerda parcialmente preservada, e o crânio está completamente preservado.

JAC-RC 11: Possui um comprimento craniano total de 19,9 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

2.2.2.2. *Caiman crocodilus*

Foram estudados oito espécimes de *C. crocodilus* no jacarezário da UNESP-RC.

JAC-RC 18: Possui um comprimento craniano total de 17 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 19: Possui um comprimento craniano total de 17,6 cm. A mandíbula está ausente e o crânio está completamente preservado.

JAC-RC 20: Possui um comprimento craniano total de 17 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 21: Possui um comprimento craniano total de 17,6 cm. A mandíbula está parcialmente preservada, estando ausentes os elementos mais posteriores de cada hemimandíbula. O crânio está completamente preservado.

JAC-RC 22: Possui um comprimento craniano total de 18,6 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 23: Possui um comprimento craniano total de 19,8 cm. A mandíbula encontra-se separada em duas hemimandíbulas.

JAC-RC 24: Possui um comprimento craniano total de 23,2 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 25: Possui um comprimento craniano total de 24,2 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

2.2.2.3. *Caiman yacare*

Foram estudados seis espécimes de *C. yacare* no jacarezário da UNESP-RC.

JAC-RC 12: Possui um comprimento craniano total de 13 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

JAC-RC 13: Possui um comprimento craniano total de 16 cm. A mandíbula não está presente e o crânio está completamente preservado.

JAC-RC 14: Possui um comprimento craniano total de 15,9 cm. A mandíbula não está presente e o crânio está completamente preservado.

JAC-RC 15: Possui um comprimento craniano total de 16,7 cm. A mandíbula não está presente e o crânio está completamente preservado.

JAC-RC 16: Possui um comprimento craniano total de 17,9 cm. A mandíbula não está presente e o crânio está completamente preservado.

JAC-RC 17: Possui um comprimento craniano total de 24,2 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados, embora uma quebra na barra temporal inferior direita esteja presente.

2.2.3. Espécimes da Coleção de Herpetologia do Museu Nacional da UFRJ

Foram estudados 23 espécimes ao total desta coleção. Alguns materiais não encontravam-se identificados taxonomicamente, e foram classificados com o auxílio de técnicos locais. Um dos materiais não possuía número de tombo, e foi atribuído a ele o número “X-01”, após o prefixo MNRJ, apenas para facilitar o desenvolvimento do presente trabalho.

2.2.3.1. *Caiman latirostris*

Foram estudados 11 espécimes de *C. latirostris* na Coleção de Herpetologia do Museu Nacional da UFRJ.

MNRJ-69: Possui um comprimento craniano total de 14,4 cm. A mandíbula encontra-se separada em duas hemimandíbulas.

MNRJ-1019: Possui um comprimento craniano total de 20,2 cm. A mandíbula encontra-se separada em duas hemimandíbulas.

MNRJ-1031: Possui um comprimento craniano total de 6,8 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MNRJ-1041: Possui um comprimento craniano total de 14,1 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MNRJ-1255: Possui um comprimento craniano total de 18,7 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MNRJ-1256: Possui um comprimento craniano total de 17,4 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados, embora uma quebra na porção mais posterior da hemimandíbula direita esteja presente.

MNRJ-1258: Possui um comprimento craniano total de 21,4 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados, embora uma quebra na porção mais posterior da hemimandíbula direita esteja presente.

MNRJ-1445: Possui um comprimento craniano total de 14,2 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MNRJ-2340: Possui um comprimento craniano total de 14,7 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MNRJ-2395: Possui um comprimento craniano total de 22,2 cm. A mandíbula encontra-se separada em duas hemimandíbulas.

MNRJ-9756: Possui um comprimento craniano total de 27,9 cm. A mandíbula não está presente e o crânio está completamente preservado.

2.2.3.2. *Caiman crocodilus*

Foram estudados 2 espécimes de *C. crocodilus* na Coleção de Herpetologia do Museu Nacional da UFRJ.

MNRJ-71: Possui um comprimento craniano total de 18,6 cm. A mandíbula não está presente e o crânio está pobremente preservado, bastante danificado principalmente em sua porção palatal.

MNRJ-1030: Possui um comprimento craniano total de 9,5 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

2.2.3.3. *Caiman yacare*

Foram estudados 10 espécimes de *C. yacare* na Coleção de Herpetologia do Museu Nacional da UFRJ.

MNRJ-04: Possui um comprimento craniano total de 21,5 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MNRJ-10: Possui um comprimento craniano total de 28,2 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados, embora uma quebra na asa do pterigóide esquerda esteja presente.

MNRJ-11: Possui um comprimento craniano total de 27,8 cm. A mandíbula não está presente e o crânio está completamente preservado.

MNRJ-12: Possui um comprimento craniano total de 23,5 cm. A mandíbula não está presente e o crânio está completamente preservado.

MNRJ-18: Possui um comprimento craniano total de 25,6 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MNRJ-68: Possui um comprimento craniano total de 32,8 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MNRJ-1259: Possui um comprimento craniano total de 27,8 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MNRJ-6267: Possui um comprimento craniano total de 25,2 cm. A mandíbula não está presente e o crânio está completamente preservado.

MNRJ-9754: Possui um comprimento craniano total de 25,9 cm. A mandíbula e o crânio estão completamente preservados.

MNRJ-X01: Este material não possui um nº de identificação oficial e, portanto, foi adotada a nomenclatura X01 para identificá-lo. Possui um comprimento craniano total de 23 cm. A mandíbula não está presente e o crânio está completamente preservado.

2.3. Análise de aspectos microscópicos da dentição

2.3.1. Microdesgaste do esmalte dentário

Para a análise do microdesgaste dentário foram realizadas cópias, em resina epóxi, de dentes fósseis provenientes dos materiais estudados (principalmente MZSP-PV50 e MZSP-PV51). Para a produção destas cópias foram utilizados materiais de moldagem odontológicos, todos da marca Futura AD, através de silicones de adição. Inicialmente, foi aplicado um fluido regular (também chamado de pasta fluida), com o auxílio de um dispensador e de uma ponteira misturadora (necessária para juntar os dois fluidos do refil), para manufatura dos moldes dentários nos espécimes selecionados.

Após um tempo de espera de cerca de 5 minutos, os moldes foram removidos dos dentes e recobertos externamente por fluidos densos (base de cor lilás) para manutenção da

estrutura física dos moldes. A utilização do fluido denso se dá pela união de dois compostos (um branco e outro lilás) que, quando misturados, podem ser modelados e endurecem rapidamente. Após a secagem do fluido denso (cerca de 5 minutos), os moldes foram preenchidos internamente com resina de epóxi, marca Avipol, modelos 1901-A e 1901-B. Esse tipo de resina tem um tempo de secagem relativamente longo e, para obter resultados mais precisos, as cópias dos dentes só foram extraídas dos moldes de silicone no dia seguinte à sua aplicação. O procedimento de moldagem dentária utilizando silicones de adição e preenchimento em resina epóxi garante uma precisão micrométrica para as cópias (Fiorillo, 1998; Franco-Rosas, 2004; Osi, 2009, 2013)

A utilização inicial do fluido regular para o posterior acréscimo do fluido denso segue o sentido inverso da metodologia utilizada em centros de odontologia, que utilizam primeiro a base densa e depois a base fluida. Tendo em vista a natureza mais frágil do material fóssil, esta inversão se mostrou extremamente necessária para evitar quebras e rachaduras nos dentes originais, uma vez que o fluido denso se aderiu muito firmemente ao material fóssil e dificultava sua posterior remoção.

As cópias dos dentes foram metalizadas num aparelho Bal-Tec, modelo SCD-050, durante 300 segundos e uma corrente de 50 mA. Dois dentes fósseis isolados já metalizados também se encontravam na coleção do MZUSP, e foram incluídos na análise. As cópias realizadas foram feitas a partir de diversos morfótipos dentários distintos dos diferentes espécimes de *Mariliasuchus amarali* (Figura 60).

2.3.2. Micromorfologia e organização dos cristais de esmalte

Para analisar a micromorfologia dos cristais de esmalte foi seguida a metodologia proposta por Sander (1999). Ela inclui a análise tridimensional do padrão de deposição dos cristais de esmalte, utilizando imagens em microscopia eletrônica obtidas através de cortes anatômicos dos dentes em três planos distintos: longitudinal, transversal e tangencial (Figura 61). No presente trabalho buscou-se avaliar, também, a variação da micromorfologia do esmalte dentário ao longo da série dentária em *Mariliasuchus amarali*. Esse estudo foi possível através do corte anatômico de diferentes morfótipos dentários provenientes de um mesmo espécime: incisiforme, caniniforme, pré-molariforme (ver item 4.2. para descrição deste morfótipo) e molariforme. O espécime MZSP-PV 813 foi escolhido por apresentar uma dentição bastante conservada e por não ser um espécime muito completo de *Mariliasuchus*.

Inicialmente, quatro dentes foram extraídos da arcada superior do espécime (Figura 62). Após isolados, os elementos dentários foram embebidos em resina epóxi para facilitar os cortes anatômicos. Foi utilizada uma lâmina de corte fino (*thin cut*) da marca Dremel, modelo EZ-Lock, para realizar os cortes anatômicos dos materiais fósseis. Após o corte, o material foi polido com a utilização de lixas d'água, utilizando primeiro uma lixa de número 600 e subsequentemente uma lixa de número 1000. Esta etapa teve por objetivo tornar a superfície a ser estudada em MEV o mais plana possível. Depois do polimento, o material foi observado numa Lupa de marca Leica, modelo M80, com o objetivo de observar macrometricamente a anatomia interna da camada de esmalte e a participação da dentina em possíveis ornamentações da coroa. Após a anotação de observações anatômicas, o material foi causticado (*etching* na descrição original de Sander (1999)) utilizando ácido clorídrico (HCL) a uma concentração de 10%, sendo banhado num período de aproximadamente 20 segundos, para dissolver alguns cristais de esmalte e tornar as imagens mais claras. O último procedimento foi banhar o material numa lavadora ultrassônica, marca Unique, modelo USC 750, durante 30 segundos. O objetivo desta etapa foi remover cristais de esmalte soltos na superfície do dente durante os procedimentos de corte, polimento e causticação. Após preparados, os materiais foram metalizados num aparelho Bal-Tec, modelo SCD-050, durante 300 segundos a uma corrente de 50 mA. Diversas imagens foram tomadas dos materiais finalizados, obtidas através de Microscopia Eletrônica de Varredura. Posteriormente, um segundo dente molariforme foi extraído do espécime MZSP-PV 813, cujo objetivo foi fotografar em lupa diferentes cortes anatômicos e evidenciar a natureza de formação dos denticulos da carena (se estes eram formados com ou sem a participação da dentina). Os resultados estão expostos no item 3.5.2.

2.4. Análise morfométrica dos espécimes

2.4.1. Morfometria linear / tradicional

Algumas medições lineares foram feitas nos crânios analisados. Estas têm por objetivo a quantificação de alguns dados mais gerais da anatomia craniana dos crocodylomorfos, podendo evidenciar possíveis padrões biológicos mais difíceis de serem notados unicamente pela descrição qualitativa.

Ao todo, foram selecionadas 19 medições lineares do crânio e mandíbula dos espécimes (ver ANEXO I para a descrição das medidas e Figura 63 para ilustração do local

das medidas). Algumas medidas foram selecionadas a partir do trabalho de Vasconcellos & Carvalho (2005), enquanto outras foram inseridas exclusivamente para a presente análise. As medições foram realizadas sempre utilizando um paquímetro digital. Para diminuir a variação dos dados obtidos por erros na medição, as medidas foram tomadas três vezes para cada espécime de *Mariliasuchus*, e então uma média das três medidas foi calculada e utilizada na presente análise.

Os dados foram posteriormente compilados num arquivo do programa Microsoft Excel, com o objetivo de organizar a análise e montar comparações entre a variação das medidas na ontogenia de *Caiman* e *Mariliasuchus*. Para facilitar a observação em gráfico da trajetória ontogenética de cada medida, o valor medido em cada espécime foi transformado logaritmicamente para obter uma reta ao invés de uma curva. Os logs de cada medida obtida foram plotados num gráfico de dispersão contra os logs do comprimento craniano total em cada espécime, através do próprio Microsoft Excel, onde o eixo “x” representa os valores do comprimento craniano total e o eixo “y” representa os valores da medida avaliada. Quando as medidas eram relacionadas à mandíbula foram utilizados no eixo “x” os valores do comprimento mandibular total, ao invés dos valores do comprimento craniano máximo. Uma linha de tendência foi inserida em todos os gráficos para o conjunto de dados lineares em *Mariliasuchus* e, em alguns casos, também para o conjunto de dados lineares em *Caiman crocodilus*. Um conjunto de dados hipotéticos indicando uma linha de isometria (crescimento com mesma proporção durante a ontogenia) foi inserido para facilitar a análise de alometria das diferentes medições. Essa linha de isometria foi criada a partir da inserção de dados com os mesmos valores para os eixos “x” e “y” (0,5 e 0,5, 1 e 1, 1,5 e 1,5, etc). A linha de tendência e a linha de isometria têm por objetivo facilitar a visualização da trajetória ontogenética de cada medição avaliada. Os gráficos obtidos estão expostos nas Figuras 105, 106 e 107.

2.4.2. Morfometria geométrica

A morfometria geométrica é amplamente utilizada no estudo do desenvolvimento ontogenético dos Amniota, pois ela pode demonstrar variações morfológicas não perceptíveis a olho nu. Inicialmente, os espécimes de *Caiman* e *Mariliasuchus* estudados no presente trabalho foram fotografados em vistas dorsal, ventral, lateral e posterior do crânio e dorsal, lateral e ventral da mandíbula. Para evitar distorções na morfologia dos espécimes

provenientes de artefatos fotográficos, foi seguido um rígido protocolo para a tomada de fotografias dos materiais.

Foi utilizada uma câmera profissional Cannon, modelo 60D, e uma estativa com iluminação externa para a tomada de fotos. A câmera foi nivelada na estativa utilizando um nível (*bubble level*) e foi mantida mais afastada possível em relação ao material fotografado, para evitar distorções relacionadas às bordas da lente da câmera. Os materiais osteológicos foram enquadrados na foto utilizando o zoom óptico da máquina fotográfica. Para evitar distorções relacionadas à inclinação do material, os fósseis foram nivelados no mesmo plano da lente da câmera (utilizando massa de modelar para posicionar corretamente o espécime) com um critério diferente para cada posição anatômica:

- Em vista dorsal do crânio, o material foi nivelado paralelamente com o plano da câmera de acordo com o teto craniano (Figura 64);
- Em vista ventral do crânio (observação do palato), o material foi nivelado paralelamente com o plano da câmera de acordo com a porção anterior do jugal (Figura 65);
- Em vista lateral do crânio, o material foi nivelado paralelamente com o plano da câmera de acordo com as suturas entre as pré-maxilas, maxilas e palatinos (Figura 66);
- Em vista posterior do crânio, o material foi nivelado paralelamente com o plano da câmera de acordo com a superfície externa dos exoccipitais (Figura 67);
- Em vista dorsal da mandíbula, o material foi nivelado paralelamente com o plano da câmera de acordo com as superfícies anteriores do dentário e do surangular (Figura 68);
- Em vista lateral da mandíbula, o material foi nivelado paralelamente com o plano da câmera de acordo com a sínfise mandibular (Figura 69);
- Em vista ventral da mandíbula, o material foi nivelado paralelamente com o plano da câmera de acordo com a superfície ventral do angular (Figura 70);

O fundo escolhido para a tomada de fotos sempre foi um pano preto, para facilitar a edição das imagens (aumentando o contraste entre o fundo e os ossos) no programa Photoshop CS 5. As fotografias sempre continham um papel com uma “legenda” (contendo o nome da espécie e o nº de tombo da instituição) e uma régua (postada no mesmo nível do foco da câmera) para servir de escala.

Os marcos anatômicos escolhidos foram referentes a pontos morfológicos importantes em crocodilomorfos que representassem a morfologia craniana e mandibular geral dos espécimes. Estes marcos foram modificados ao longo do desenvolvimento do trabalho, de acordo com a necessidade de representar melhor a anatomia craniana dos crocodilomorfos.

Devido à natureza incompleta dos fósseis foi necessário separar os marcos anatômicos em diferentes conjuntos de dados para cada vista anatômica, além de utilizar apenas um lado do material para pontuar os marcos anatômicos. O lado escolhido foi sempre o lado melhor preservado no espécime, e muitas imagens foram invertidas e/ou rotacionadas para que todos os marcos anatômicos ficassem do mesmo lado do crânio ou mandíbula. Os marcos anatômicos finais, utilizados no presente trabalho, estão descritos no ANEXO II e ilustrados nas Figuras 71 a 80.

As imagens de *Caiman* e *Mariliasuchus* foram preparadas na série de programas TPS (F. J. Rohlf, <http://life.bio.sunysb.edu/morph>) para a análise morfométrica. Inicialmente foi utilizado o programa TPSUtil para construir os arquivos .tps através da compilação das imagens de uma mesma vista anatômica (foi criado um arquivo .tps para cada conjunto de dados dentro de cada táxon). Os arquivos .tps foram, então, editados no programa TPSDig2 para posicionar os diferentes marcos anatômicos nos espécimes bem como para marcar a escala nas diferentes imagens.

As análises morfométricas foram realizadas no programa MorphoJ (Klingenberg, 2011, http://www.flywings.org.uk/morphoj_page.htm). Inicialmente foi criado um projeto dentro do programa para cada conjunto morfológico estudado (vista dorsal: rostro, vista dorsal: pós-rostro, vista ventral: pré-coana, etc), e em cada projeto foram inseridos quatro conjuntos de dados (ou seja, um para cada táxon). A superimposição de Procrustes (Rohlf & Slice, 1990), que tem por objetivo remover da análise variações relacionadas ao tamanho, posição e rotação dos espécimes, foi rodada para cada táxon. As coordenadas de Procrustes resultantes da superimposição foram, então, utilizadas para gerar uma matriz de covariação entre as coordenadas de Procrustes e o log dos centroides, que é necessária no estudo de dados multivariados. A partir dessa matriz foi feita uma análise de regressão linear, cujos resultados foram visualizados num gráfico de *wireframe* para cada táxon (Figuras 108-127), permitindo a comparação da variação morfológica ao longo do desenvolvimento ontogenético de cada espécie.

Numa segunda etapa, um novo conjunto de dados (para cada conjunto morfológico) foi criado dentro dos projetos no MorphoJ. Essa análise compilou os dados dos quatro táxons dentro de apenas um conjunto de dados, permitindo comparações entre os grupos. A superimposição de Procrustes, a matriz de covariação e a análise de regressão linear foram novamente tomadas, desta vez para o conjunto de dados compilado. Foi obtido um gráfico de

regressão linear para cada conjunto morfológico, que mostra a tendência de desenvolvimento ontogenético para cada táxon.

3. RESULTADOS

3.1. Redescrição da morfologia craniana do holótipo de *Mariliasuchus amarali*

Mariliasuchus amarali foi uma espécie descrita em 1999 por Carvalho & Bertini a partir do material UFRJ-DG 50-R. No trabalho original, poucas figuras estavam presentes e a descrição da anatomia do espécime foi superficial. Em 2006, Zaher *et al.* redescreveram a anatomia craniana de *M. amarali* a partir de quatro espécimes adicionais pertencentes à espécie e coletados na localidade tipo: MZSP-PV 50, MZSP-PV 51, MN 6298-V e MN 6751-V (este último citado no trabalho como MN 6756-V). Entretanto, uma redescrição criteriosa do holótipo de *M. amarali* nunca foi realizada e mostra-se importante para uma melhor compreensão do táxon. Abaixo, apresenta-se uma redescrição detalhada do crânio do holótipo UFRJ-DG 50-R, ilustrada por novas imagens dos exemplares, como forma de preencher esta importante lacuna no entendimento da morfologia e taxonomia da espécie. A análise do esqueleto pós-craniano de *Mariliasuchus* não faz parte do escopo do presente trabalho e, portanto, sua descrição não será realizada para o espécime UFRJ-DG 50-R.

O crânio de UFRJ-DG 50-R encontra-se parcialmente preservado, tendo o rostro praticamente completo e a região temporal do lado esquerdo do crânio bastante danificada (Figura 26). O crânio é curto e elevado dorsoventralmente (Figura 27), sendo facilmente categorizado como oreinirostral (*sensu* Busbey, 1994). O crânio e a mandíbula sofrem uma forte expansão lateral em sua metade posterior, a partir das órbitas até a região da articulação mandibular, fazendo com que o formato geral do crânio seja aproximadamente triangular em vista dorsal (Figura 26). As dimensões totais do crânio, a presença de uma quilha medial no frontal (ver item 3.2.4.1.) e as grandes proporções relativas das órbitas em relação ao resto do crânio levam a crer que este espécime tenha pertencido a um indivíduo juvenil, uma interpretação corroborada pela literatura (Andrade & Bertini, 2005; Vasconcellos & Carvalho, 2005; Zaher *et al.*, 2006). A mandíbula encontra-se articulada com o crânio, e o espécime como um todo não está completamente preparado, estando ainda parcialmente imerso em sua matriz rochosa.

A narina externa está posicionada anteriormente no crânio, frontalmente orientada no rostro. As fenestras temporais estão presentes apenas no lado direito do crânio, com destaque para a fenestra supratemporal de forma arredondada que apresenta grandes proporções relativas (Figura 26). As fenestras infratemporal e mandibular apresentam-se alinhadas em relação à fenestra supratemporal em vista lateral do crânio (Figura 27). A cavidade auditiva

externa também só é preservada do lado direito do crânio e apresenta-se coberta com sedimentos, impedindo uma análise morfológica criteriosa de sua morfologia. Apesar de ser um indivíduo juvenil, as suturas cranianas em UFRJ-DG 50-R não são tão claras como em outros espécimes de *M. amarali*. O crânio e a mandíbula são pobremente ornamentados.

A região palatal do crânio e a região dorsal da mandíbula não podem ser avaliadas em UFRJ-DG 50-R devido à preparação parcial do material. A mandíbula apresenta uma robusta e alongada sínfise mandibular, além de uma fenestra mandibular ovalada (Figura 27). A mandíbula sofre uma curvatura anterodorsal em sua metade anterior até a região onde se encontram o 2º e o 3º dentes maxilares. A partir deste ponto sua curvatura diminui drasticamente, fazendo com que ela se alinhe novamente ao eixo sagital. Diversos *foramina* neurovasculares estão presentes próximos à dentição tanto na mandíbula como na maxila e pré-maxila. A dentição do espécime é heterodonte, sendo possível observar ao menos três morfótipos dentários distintos: incisiformes mais anteriores, caniniformes hipertrofiados na porção mais posterior da pré-maxila e molariformes globosos na maxila. Como o crânio e a mandíbula estão unidos entre si, a fórmula dentária exata do espécime não pode ser descrita.

3.1.1. Região rostral

A abertura da narina externa é margeada lateral e ventralmente pelas pré-maxilas, e dorsalmente pelos nasais em UFRJ-DG 50-R. Ela se apresenta frontalmente orientada na porção mais anterior do rostro. O rostro é pobremente ornamentado, principalmente quando comparado a outros materiais de *M. amarali* (Figura 81).

A pré-maxila forma a porção mais anterior do rostro, se prolongando desde a metade do nasal até a ponta do focinho (Figura 26). Na altura do terceiro dente pré-maxilar, o caniniforme hipertrofiado, a pré-maxila forma uma convexidade em sua parede lateral, para poder acomodar a raiz deste que é o maior elemento dentário presente no táxon. Dorsalmente ela forma um extenso contato com o nasal, e lateralmente ela contacta a maxila numa sutura dorsoventralmente orientada, perpendicular ao eixo sagital em UFRJ-DG 50-R. Ventralmente, as pré-maxilas de cada lado do crânio se unem e formam um processo anterior de forma triangular que se projeta anteriormente no crânio, sendo bem visível neste espécime uma vez que a margem ventral da narina externa é bastante exposta dorsalmente (Figura 26).

Em vista lateral do crânio, a maxila compõe a maior parte do rostro (Figura 27). Dorsalmente ocorre uma extensa sutura com o nasal, desde a porção mediana até a região posterior do rostro, onde a maxila toca posterodorsalmente o lacrimal. Uma pequena projeção

anterodorsal do lacrimal, que conecta este elemento com o nasal, impede o contato entre a maxila e o pré-frontal. A partir de sua porção mais posterior no topo do rosto, a maxila projeta-se posteroventralmente em direção à parede lateral do crânio, onde contacta o jugal. Ela participa consistentemente da porção anteroventral da circunferência externa da órbita em UFRJ-DG 50-R. Na região mais posterior de sua parede lateral a maxila apresenta diversos *foramina* neurovasculares presentes próximos à denteição.

Os nasais são elementos ósseos visíveis principalmente em vista dorsal do crânio, onde contactam lateralmente a pré-maxila e a maxila em suturas levemente oblíquas ao eixo sagital, além de participarem de boa parte da porção posterior da narina externa (Figura 26). A porção mediana do nasal é alargada lateromedialmente, com a amplitude máxima desta região localizada no contato entre o nasal e o lacrimal. Após a zona de máximo alargamento, os nasais se afinam e, posterolateralmente, tocam o pré-frontal de cada lado do crânio. Posteriormente, os nasais contactam o frontal numa ampla sutura que é sutilmente côncava no nasal e sutilmente convexa no frontal.

O lacrimal é um elemento muito pouco visível em UFRJ-DG 50-R. Em vista dorsal (Figura 26) seu limite não é observável, enquanto que em vista lateral (Figura 27) ele é fracamente delimitável. É possível observar uma pequena projeção posteroventral do lacrimal em vista lateral do crânio, que se direciona para dentro da órbita mas não chega a tocar o jugal.

O pré-frontal é um elemento relativamente maior no teto craniano do que o lacrimal, mas menor do que elementos como o nasal e o frontal. Ele forma a maior parte da porção anterodorsal da órbita e, a partir de seu ponto mais posterior (na circunferência externa da órbita) os pré-frontais de cada lado do crânio se projetam anteromedialmente para contactar o nasal, gerando uma constrição da porção anterior do frontal (Figura 26). Lateralmente o pré-frontal é margeado pelo lacrimal numa sutura oblíqua ao eixo sagital que vai desde o contato triplo entre o nasal, lacrimal e pré-frontal até o ponto mais anterior da circunferência externa da órbita. Apenas o palpebral anterior encontra-se preservado em UFRJ-DG 50-R, apresentando forma triangular em vista dorsal. Este elemento se articula com o pré-frontal, embora pelo menos o palpebral direito parece estar deslocado lateralmente, impedindo a observação de seu ponto de articulação exato.

3.1.2. Regiões dorsal e temporal

A superfície da circunferência externa da órbita é formada anteriormente pelo pré-frontal e pelo lacrimal, medialmente pelo frontal, lateralmente pelo jugal e posteriormente pelo pós-orbital. A posição da órbita é frontal no crânio, e as dimensões das órbitas são relativamente grandes em relação ao resto do crânio, formando uma evidência de que UFRJ-DG 50-R é um material associado a um indivíduo juvenil. A cavidade auditiva externa é circundada dorsalmente pelo esquamosal e ventralmente pelo quadrado. Em UFRJ-DG 50-R essa região está presente apenas do lado direito e está coberta por sedimentos, impedindo uma análise criteriosa de sua anatomia.

A fenestra supratemporal é circundada medialmente pelo parietal, lateroanteriormente pelo pós-orbital e posteriormente pelo esquamosal, e apresenta uma forma essencialmente circular e grandes proporções relativas (Figura 26). A fenestra infratemporal possui um contorno triangular, sendo mais larga (eixo anteroposterior) do que alto (eixo dorsoventral) em vista lateral (Figura 27), e é formada anteroventralmente pelo jugal, posterodorsalmente pelo quadradojugal e dorsalmente pelo pós-orbital.

O frontal é um dos elementos que isoladamente mais participa da circunferência externa da órbita, formando a maior parte de sua porção medial. Anteriormente, o frontal é comprimido lateralmente pelos pré-frontais de cada lado do crânio, mas chega a formar um contato com o nasal relativamente bem extenso. Posteriormente, o frontal forma uma extensa sutura com o parietal que corre lateralmente até tocar o pós-orbital. O frontal não chega a participar da abertura da fenestra supratemporal em UFRJ-DG 50-R.

Anteriormente o parietal contacta o frontal numa sutura interdigitada e extensa transversalmente, enquanto que posteriormente ele contacta o supraoccipital numa sutura relativamente menor e menos interdigitada (Figura 26). Os ramos laterais do parietal contactam anteriormente o pós-orbital, medialmente a abertura interna da fenestra supratemporal e posteriormente o esquamosal. O ramo posterior do parietal toca extensamente o esquamosal em sua porção lateral (embora seu limite exato não possa ser definido em UFRJ-DG 50-R devido às condições de preservação do material) e posteriormente forma uma sutura com o supraoccipital.

O pós-orbital participa da maior parte da região posterior da órbita e da porção anterolateral da fenestra supratemporal. Anteromedialmente, este elemento contacta o frontal numa pequena sutura, de onde parte posteriormente para encontrar o parietal e formar o contato triplo entre esses dois elementos e a abertura interna da fenestra supratemporal.

Posteriormente o pós-orbital toca extensamente o esquamosal, enquanto que na parede lateral do crânio o pós-orbital toca posteromedialmente o quadrado, posteroventralmente o quadradojugal e anteroventralmente o jugal, participando principalmente da porção anterodorsal da fenestra infratemporal. O pós-orbital forma toda a porção dorsal da barra pós-orbital, enquanto que o jugal forma a porção ventral desta mesma estrutura.

O esquamosal é um elemento bastante extenso dorsalmente na anatomia craniana de *Mariliasuchus amarali*, formando todo o canto posterolateral do teto craniano (Figura 26). Medialmente o esquamosal forma uma extensa sutura com o parietal, enquanto que posteriormente a este contato ele toca sutilmente o supraoccipital no teto craniano, numa sutura que continua ventralmente na caixa craniana em vista posterior do crânio. Infelizmente, a preparação parcial de UFRJ-DG 50-R impede a análise em vista posterior do crânio. O esquamosal participa da região posterolateral da fenestra supratemporal e forma toda a parede dorsal da cavidade auditiva externa (Figura 27).

O jugal é um elemento extenso em forma de barra que toca anteriormente a maxila, anteroventralmente o ectopterigóide, dorsalmente o pós-orbital e posteriormente o quadradojugal. O jugal apresenta um grande *foramen* em sua porção anterior, próximo ao contato jugal/maxila. Anteriormente, um processo do jugal oblitera parte da porção posterior da maxila, enquanto que posteriormente um processo em forma de < avança sobre a porção anterior do quadradojugal (Figura 27). A região posterodorsal do jugal forma o limite anteroventral da fenestra infratemporal.

O quadradojugal é um elemento visível principalmente em vista lateral do crânio, onde ele toca anteriormente o jugal, anterodorsalmente o pós-orbital e posterodorsalmente o quadrado. Ele apresenta um processo posterior em forma de “ponta” que avança posteriormente sobre o quadrado, assim como o próprio quadradojugal recebe um processo de forma e tamanho semelhantes do jugal na parede lateral do crânio. O quadradojugal participa de boa parte da superfície posterodorsal da fenestra infratemporal.

O quadrado é um extenso elemento ósseo que pode ser observado em vistas lateral, posterior e ventral do crânio, mas em UFRJ-DG 50-R ele pode ser observado apenas em vista lateral. Dorsalmente o quadrado é delimitado pelo esquamosal, e anteriormente, na parede lateral do crânio, o quadrado participa da maior parte da superfície ventral da cavidade auditiva externa e forma, em sua porção mais anterior, um pequeno contato com o pós-orbital. Ventralmente a partir deste ponto, o quadrado forma um extenso contato com o

quadradojugal, se estendendo posteroventralmente até próximo do côndilo mandibular do quadrado (que é a articulação entre este elemento e a mandíbula).

Tanto o supraoccipital como o exoccipital, em UFRJ-DG 50-R, só podem ser observados em vista dorsal do crânio e apenas parcialmente, uma vez que suas suturas não são claramente visíveis neste material. Anteriormente, o supraoccipital toca o parietal, numa sutura que é convexa para o supraoccipital e côncava para o parietal. Lateralmente ao contato com o parietal, o supraoccipital contacta o esquamosal numa sutura que se estende ventralmente até a região posterior do crânio. Ventralmente, o supraoccipital é comprimido lateralmente pelos exoccipitais de cada lado do crânio e não chega a tocar o *foramen magnum*.

3.1.3. Regiões palatal e occipital

UFRJ-DG 50-R apresenta seu crânio unido tanto com a mandíbula como com a coluna vertebral, impedindo a análise morfológica de suas regiões palatal e occipital. Portanto, as mesmas não podem ser descritas no presente trabalho. Uma descrição complementar destas regiões, bem como da anatomia dorsal e ventral da mandíbula, encontra-se presente ao longo do item 3.2., baseando-se em outros espécimes dentro do táxon *M. amarali*.

3.1.4. Mandíbula

A mandíbula pode ser vista apenas em vista lateral do crânio, e será descrita limitadamente devido a este fato. A circunferência externa da fenestra mandibular é margeada dorsalmente pelo surangular, ventralmente pelo angular e anteriormente pelo dentário (Figura 27). Ela apresenta uma forma circular/ovalada, e encontra-se alinhada dorsoventralmente com as fenestras infratemporal e supratemporal. A conexão entre as duas hemimandíbulas, em UFRJ-DG 50-R, é formada por uma extensa e bem definida sínfise mandibular (Figura 102B).

O dentário participa de uma porção anterodorsal da fenestra mandibular. Dorsalmente a este ponto ele recebe um processo anterior do surangular em forma de “ponta”, e ventralmente à fenestra mandibular ele toca o angular numa sutura orientada dorsoventralmente. O dentário apresenta uma curvatura anterodorsal em sua metade posterior que fica proporcionalmente menos curvada em sua metade anterior (Figura 27). Ventralmente ele é bastante ornamentado, e uma extensa e robusta sínfise mandibular está presente no contato entre os dois ramos mandibulares (Figura 102B).

O surangular forma a maior parte da parede dorsal da metade posterior dos ramos mandibulares, sendo um elemento bastante alongado anteroposteriormente em *Mariliasuchus*.

Ventralmente o surangular contacta o angular numa sutura anteroposteriormente orientada que é imediatamente posterior à fenestra mandibular. Ele forma a maior parte do limite dorsal da fenestra mandibular.

O angular forma a borda ventral da porção posterior da mandíbula em *Mariliasuchus*, se estendendo ventralmente tanto quanto o surangular se estende dorsalmente. Na parede lateral da mandíbula o angular forma um contato com o dentário que se inicia na região anterior da fenestra mandibular. Posteriormente à fenestra, o angular contacta extensamente o surangular em sua porção dorsal, numa sutura que se estende posteriormente.

3.1.5. Dentição

Apenas alguns elementos dentários são visíveis em UFRJ-DG 50-R, e todos eles parcialmente (devido à presença de sedimentos cobrindo parte do material). É possível notar três morfótipos dentários distintos presentes no espécime: incisiformes, caniniformes e molariformes.

Os incisiformes são os elementos mais anteriormente alocados na dentição. Na pré-maxila eles são dorsoventralmente postados, enquanto que na mandíbula eles se encontram situados anteroposteriormente, em alvéolos procumbentes (Figura 102B). Os dois primeiros incisiformes mandibulares se projetam anteriormente e se posicionam entre o primeiro e o segundo incisiformes pré-maxilares. Estes elementos são pouco recurvados e apresentam estrias longitudinais ornamentando toda a coroa.

O caniniforme hipertrofiado se localiza na pré-maxila, próximo ao contato entre este elemento e a maxila (Figura 27). Ele é mais comprido e apresenta uma seção transversal mais espessa do que os incisiformes da arcada superior. Os caniniformes de ambos os lados do crânio estão danificados, quebrados pela metade, e este fato impede a análise de características como a curvatura do dente e a morfologia do ápice deste morfótipo. A ornamentação da coroa é constituída apenas por estrias longitudinais, assim como nos incisiformes.

Os últimos morfótipos da série dentária são os molariformes, elementos mais curtos (menores em seu eixo apicobasal) e robustos do que os incisiformes e caniniformes (Figura 102B). Além das características estrias longitudinais, estes elementos também apresentam pequenos tubérculos de esmalte recobrindo a coroa dentária. Possuem seção transversal

arredondada, e apenas os molariformes da arcada superior podem ser vistos em UFRJ-DG 50-R.

3.2. Descrição qualitativa do desenvolvimento ontogenético em *Mariliasuchus* e *Caiman*

3.2.1. Anatomia geral do crânio

O crânio de *Mariliasuchus amarali* mantém uma forma essencialmente triangular em vista dorsal durante todo seu desenvolvimento ontogenético, com uma fenestra supratemporal circular que sempre participa de boa parte do teto craniano (Figura 81). Em MZSP-PV 760, a fenestra supratemporal é alongada anteroposteriormente (Figura 19) ao invés de possuir um formato circular como em *M. amarali*. É possível observar que as porções mais laterais do esquamosal e do exoccipital se projetam posteriormente de maneira mais acentuada em estágios ontogenéticos avançados (Figura 82). O rostro também se torna proporcionalmente mais longo em relação ao resto do crânio, embora este alongamento seja muito menos evidente como o que ocorre em *Caiman* (Figura 83). Em *Caiman* é notável observar, também em vista dorsal do crânio, que a metade mais posterior do crânio tem um formato levemente convexo em estágios iniciais de desenvolvimento (Figura 83A) e levemente côncavo em estágios mais avançados (Figura 83F). Em *Mariliasuchus*, o formato dessa região se mantém convexo durante todo o desenvolvimento (Figura 81).

As fenestras supratemporal e infratemporal são alinhadas num mesmo eixo em vista lateral em indivíduos juvenis e, conforme o desenvolvimento ontogenético avança, a fenestra supratemporal se desloca posteriormente em relação à fenestra infratemporal (Figura 88). É possível observar, tanto em *Mariliasuchus* como em *Caiman*, uma expansão lateral do jugal durante o desenvolvimento ontogenético que expõe cada vez mais a fenestra infratemporal em vista dorsal (Figuras 81; 83).

A abertura da narina externa é frontal durante todas as etapas de desenvolvimento em *M. amarali* e dorsal durante todas as etapas de desenvolvimento pós-embrionário em *Caiman*. A circunferência externa da órbita, em vista lateral, passa de uma forma circular em estágios iniciais de desenvolvimento para uma forma mais “retangular” (comprimida dorsoventralmente) em estágios mais avançados (Figura 88).

Em vista posterior do crânio, a característica que mais chama a atenção em *Mariliasuchus* durante o desenvolvimento ontogenético é o crescimento e expansão lateral do

quadrado (Figura 90). Em contrapartida, em *Caiman* é notável o desenvolvimento da asa do pterigóide e a migração dorsal do *foramen magnum* (Figura 92).

A dentição é acentuadamente heterodonte desde as formas mais juvenis de *Mariliасuchus*, sendo possível perceber que a camada de esmalte recobrindo a coroa dentária se torna cada vez mais espessa e escurecida (Figura 102). A dentição observada em MZSP-PV 760 é notavelmente diferenciada da dentição presente em *Mariliасuchus*, onde nem mesmo é possível observar se há algum tipo de heterodontia no espécime (uma vez que as porções mais anteriores da pré-maxila e do dentário não estão preservadas nos materiais) (Figura 21). No holótipo de *M. robustus*, a dentição observável é idêntica aos demais espécimes de *M. amarali* (Figura 30B). Em *Caiman*, embora a dentição seja relativamente homodonte durante todo o desenvolvimento, é possível observar o crescimento desigual de alguns dentes, principalmente os mais posteriores da pré-maxila e os mais anteriores da maxila (Figura 89).

3.2.1.1. Narina externa

Em *Caiman latirostris*, assim como em *Mariliасuchus*, o nasal sempre participa da abertura externa da narina. Em *C. crocodilus* e *C. yacare* é comum que a margem da narina externa seja formada apenas pelas pré-maxilas, principalmente em estágios ontogenéticos mais avançados.

Em *Mariliасuchus*, a narina externa mantém sempre uma posição frontal no crânio, posicionada na região mais anterior do rostro, em todos os estágios ontogenéticos (Figura 89). Este padrão é observado também em UFRJ-DG 56-R (holótipo de *M. robustus*) (Figura 29) e MZSP-PV 760 (Figura 19). Em *Caiman*, a narina externa mantém uma posição dorsal na parte mais anterior do rostro desde os primeiros estágios de desenvolvimento pós-embrionário (Figura 83A).

3.2.1.2. Órbita

Durante o desenvolvimento ontogenético de *Mariliасuchus*, é possível observar que a órbita passa a ter um tamanho relativo cada vez menor em vista dorsal (Figura 82) e uma forma cada vez mais alongada (comprimida dorsoventralmente), ao invés de circular, em vista lateral (Figura 88).

Em *Caiman* é possível observar a mesma tendência de desenvolvimento, embora a compressão dorsoventral da órbita em vista lateral do crânio seja muito mais conspícua (Figura 89). Outra diferença entre os táxons é que a forma da órbita de *Caiman*, em vista

dorsal, é levemente comprimida lateralmente (Figura 83), enquanto que em *Mariliasuchus* ela se mantém circular durante todo seu desenvolvimento (Figura 81).

A posição da órbita é frontal em ambos os táxons no início do desenvolvimento ontogenético, se mantendo nesta condição durante toda a vida em *Mariliasuchus* (Figura 87) e migrando sutilmente para uma posição mais dorsal em *Caiman* (Figura 89). A constrição interorbital também é muito mais acentuada em *Caiman* (Figura 83) do que em *Mariliasuchus* (Figura 81), durante todas as etapas de desenvolvimento ontogenético pós-embriônico.

3.2.1.3. Fenestra supratemporal

A forma da fenestra supratemporal se mantém relativamente circular durante todo o desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus*, diferindo substancialmente de MZSP-PV 760, que possui uma fenestra supratemporal bastante alongada anteroposteriormente (Figura 19). Esta forma alongada em MZSP-PV 760 pode estar ligada ao fato do espécime pertencer a um indivíduo bastante juvenil, uma vez que em *Caiman*, por exemplo, a fenestra supratemporal passa de um formato alongado anteroposteriormente para uma forma subcircular durante o desenvolvimento ontogenético do táxon (Figura 83). Entretanto, em *Mariliasuchus*, a fenestra supratemporal mantém uma forma circular mesmo nos espécimes pertencentes a indivíduos bem juvenis (como UFRJ-DG 50-R), sugerindo que MZSP-PV 760 pode pertencer a um outro táxon. É possível observar que, em vista lateral do crânio, a fenestra supratemporal fica cada vez menos exposta durante a ontogenia, tanto em *Mariliasuchus* (Figura 96), como em *Caiman* (Figura 89). Embora o frontal nunca participe da circunferência interna da fenestra, em alguns casos ele pode participar da porção anteromedial da circunferência externa em *Mariliasuchus* (Figura 82B; 82D).

Em alguns espécimes de *Caiman latirostris* provenientes do jacarezário da UNESP de Rio Claro foi observado o total fechamento da fenestra supratemporal em vista dorsal do crânio, mas esta característica pode estar ligada ao fato dos animais terem vivido em cativeiro durante toda sua vida.

3.2.1.4. Fenestra infratemporal

A fenestra infratemporal mantém basicamente o mesmo formato e proporção durante todo o desenvolvimento ontogenético em *Mariliasuchus*, possuindo um contorno triangular mais largo do que alto em vista lateral (Figura 87). Existe variação intraespecífica no percentual de participação dos ossos na fenestra infratemporal, mas de uma maneira geral ela

é circundada principalmente pelo jugal (anteroventralmente) e pelo quadradojugal (posterodorsalmente), com o pós-orbital participando, em menor escala, da porção mais dorsal da fenestra (Figura 88). Uma diferença entre a fenestra infratemporal de *Mariliasuchus* e *Caiman* é que, no primeiro, a fenestra mantém uma base mais larga (no eixo anteroposterior) do que alta (no eixo dorsoventral), enquanto que em *Caiman* ela é sempre mais alta do que larga. Em vista lateral do crânio existe a impressão de que a fenestra infratemporal de *Caiman* passa a ser mais larga do que alta durante seu desenvolvimento ontogenético (Figura 90), mas esta impressão é gerada pelo desenvolvimento lateral (para “fora” do crânio) do jugal. A distância entre o ponto mais posterior e o ponto mais dorsal da fenestra é sempre maior do que a distância entre seu ponto mais posterior e o mais anterior. Em MZSP-PV 760, a fenestra infratemporal mantém uma forma semelhante à observada em *Mariliasuchus* (Figura 21). Em UFRJ-DG 56-R (holótipo de *M. robustus*), a região temporal não se encontra bem preservada, impossibilitando a observação das fenestras temporais.

Vasconcellos & Carvalho (2005) concluíram que a fenestra infratemporal (fenestra laterotemporal na descrição do artigo) se desloca caudalmente em relação a fenestra mandibular durante o desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus*. Entretanto, é possível observar que, na verdade, é a fenestra mandibular que fica proporcionalmente mais anterior em relação ao resto do crânio durante o crescimento do animal, uma vez que em UFRJ-DG 50-R (Figura 27) a mesma se posiciona na mesma altura que a porção mais posterior do jugal, enquanto que num indivíduo em avançado estágio de desenvolvimento (como UFRJ-DG 105-R - Figura 33) a fenestra mandibular chega quase à linha de sutura entre o jugal e a maxila.

3.2.1.5. Fenestra suborbital

Diversas diferenças podem ser notadas entre as fenestras suborbitais de *Caiman* e *Mariliasuchus*. Em *Mariliasuchus*, essa fenestra é margeada basicamente pelo palatino na porção medial e pelo ectopterigóide na porção lateral, com a maxila participando de uma porção anterior mínima (Figura 85). Em *Caiman*, a maxila participa muito mais da fenestra, formando praticamente toda sua circunferência anterior (Figura 86). Em *Caiman*, ainda, há uma mínima participação do pterigóide na porção posterior da fenestra, que não ocorre em *Mariliasuchus*.

A forma da fenestra suborbital sofre uma leve alteração durante o desenvolvimento ontogenético de *Caiman*: em estágios iniciais ela é um pouco mais circular (Figura 86A), enquanto que em estágios mais avançados ela sofre uma leve compressão lateral e passa a ser

mais alongada anteroposteriormente (Figura 86F). Tal fato está relacionado ao alongamento de todo o crânio, principalmente do rostro, durante o crescimento no táxon. Em *Mariliasuchus*, essa região está frequentemente danificada por processos tafonômicos, e é comum que as fenestras suborbitais estejam parcialmente colapsadas, impedindo uma análise criteriosa da mudança de forma da fenestra durante sua ontogenia.

Em *Mariliasuchus*, a fenestra suborbital possui uma relativamente alta inclinação, uma vez que ela participa da porção anterior da asa do pterigóide (Figura 84). Essa participação ocorre por conta do ectopterigóide, que no táxon forma grande parte da asa do pterigóide e acaba “puxando” a fenestra para uma posição mais inclinada. Em contrapartida, a condição observada em *Caiman* é uma fenestra muito menos inclinada, já que a asa do pterigóide é formada em sua maior parte pelo próprio pterigóide, que pouco participa da fenestra suborbital.

Ambos MZSP-PV 760 e UFRJ-DG 56-R (*M. robustus*) possuem a região palatal em volta da fenestra suborbital pobremente preservada, impedindo a observação adequada desta estrutura nos espécimes.

3.2.1.6. Fenestra maxilo-palatina

Entre a maxila e o palatino, próximo à linha mediana das suturas palatais, é possível observar em *Mariliasuchus* uma pequena fenestra maxilo-palatina de cada lado do crânio (Figura 85). Essa região também sofre facilmente deformações decorrentes de processos tafonômicos, estando danificada em praticamente todos os espécimes estudados e impedindo uma análise detalhada de sua ontogenia. Em *Caiman* não há nenhum vestígio de uma fenestra maxilo-palatina em nenhum estágio de desenvolvimento ontogenético pós-embrionário (Figura 86).

3.2.1.7. Coana

A abertura coanal de *Mariliasuchus* é relativamente grande, sendo circundada pelos pterigóides e pelos palatinos. Em formas que sofreram pouca compressão lateral, como URC-R67, é possível observar que a forma de cada coana é semelhante a um triângulo cortado ao meio (Figura 85B), embora neste espécime a coana pareça muito maior do que em outros materiais, fato aqui atribuído à forte compressão dorsoventral ocorrida durante sua preservação (Figura 56), que pode ter forçado as estruturas do teto craniano e do palato secundário para uma posição mais “ampla” lateralmente. Um processo dos pterigóides se

projeta anteriormente a partir da linha mediana sagital, conectando-se com a porção dorsal do palato secundário e formando um septo bem desenvolvido que divide a coana ao meio (Figura 82).

Em *Caiman*, a abertura coanal é bem menor relativamente, e é circundada apenas pelos pterigóides (Figura 86). Outra diferença significativa entre os dois táxons é que, durante o desenvolvimento ontogenético de *Caiman*, é possível observar um deslocamento caudal da coana, se posicionando de maneira muito mais posterior em estágios ontogenéticos mais avançados (Figura 86 E, F) do que em estágios ontogenéticos mais iniciais (Figura 86 A, B). Apesar do septo da coana em *Caiman* se desenvolver durante sua ontogenia, ele ainda é bem menor do que em *Mariliasuchus*, mesmo em indivíduos de maior porte.

3.2.1.8. Cavidade auditiva externa

Tanto em *Mariliasuchus* (Figura 87) como em *Caiman* (Figura 89) a cavidade auditiva externa é circundada dorsalmente pelo esquamosal e ventralmente pelo quadrado. Embora em *Mariliasuchus* essa região esteja frequentemente coberta por sedimentos, impossibilitando a localização exata de sua circunferência, é possível observar que há uma diminuição relativa de seu tamanho ao longo de seu desenvolvimento ontogenético (Figura 88). Em *Caiman*, a cavidade auditiva externa também diminui de tamanho relativo conforme o desenvolvimento avança, mas esse recuo de volume é menos significativo do que em *Mariliasuchus* (Figura 90).

3.2.1.9. Suturas cranianas

Como em qualquer vertebrado, as suturas cranianas são muito mais visíveis nos estágios iniciais de desenvolvimento do que em animais adultos, tanto em *Mariliasuchus* como em *Caiman*. As suturas do teto craniano e do rosto, em estágios mais desenvolvidos, passam a se tornar menos visíveis, tanto por um aumento gradativo de sua fusão como pelo surgimento de uma densa ornamentação osteológica. Entretanto, algumas suturas são mais visíveis durante toda a vida de *Mariliasuchus*. Dentre elas, podemos destacar principalmente as suturas do teto craniano transversais ao eixo sagital, como as suturas entre os nasais e o frontal, entre o frontal e o parietal e entre o parietal e o supraoccipital. Essas suturas são bem mais visíveis em *Mariliasuchus* do que em *Caiman*, e mesmo em indivíduos com alto grau de ornamentação craniana (como MZSP-PV 51 e UFRJ-DG 106-R) elas ainda se mantêm

facilmente visíveis (Figura 81). Estas suturas também são muito mais interdigitadas no táxon fóssil do que no táxon atual.

Em vista lateral do crânio, as suturas do rostro tendem a se tornar relativamente cada vez menos visíveis, enquanto que as suturas do pós rostro se mantêm bem visíveis durante toda a ontogenia. Esse padrão foi observado tanto em *Mariliasuchus* (Figura 87) como em *Caiman* (Figura 89). Em vistas ventral e posterior do crânio não foram observadas mudanças significativas no padrão de suturas ao longo do desenvolvimento ontogenético dos crocodilomorfos estudados.

3.2.1.10. Padrão de ornamentação

De uma maneira geral, tanto *Caiman* quanto *Mariliasuchus* se tornam mais ornamentados dorsalmente no crânio durante seu desenvolvimento. A ornamentação craniana se concentra principalmente na região rostral do crânio e na porção mais anterior e ventral da mandíbula. Entretanto, em *Mariliasuchus* parece existir um fator de variação intraespecífica relacionado à ornamentação craniana que aparentemente não existe em *Caiman*. Enquanto no táxon atual, de uma maneira geral, indivíduos maiores e mais velhos são mais ornamentados do que indivíduos menores e mais jovens (Figura 83), em *Mariliasuchus* há variação no grau de ornamentação, com a presença de indivíduos mais velhos e relativamente menos ornamentados (como MZSP-PV 50) bem como a presença de indivíduos menores (mas já adultos) e relativamente mais ornamentados (como MZSP-PV 51 e MN-6751 V) (Figura 81). Essa variação pode indicar algum tipo de dimorfismo intraespecífico relacionado à ornamentação craniana, como por exemplo dimorfismo sexual. Essa variação também foi notada, de uma maneira mais sutil, na porção ventral da mandíbula (Figura 99).

3.2.2. Anatomia geral da mandíbula

Em vista dorsal, a mandíbula de *Mariliasuchus* mostra uma anatomia curta e robusta (principalmente em sua porção anterior), com uma sínfise mandibular acentuadamente alongada (Figura 93). Esse padrão difere substancialmente da mandíbula observada em *Caiman*, que é proporcionalmente menos ampla lateromedialmente e mais alongada anteroposteriormente (Figura 95). Em vista dorsal, os espleniais ficam bem expostos em *Mariliasuchus* (Figura 94), ao contrário de *Caiman* (Figura 95). Uma diferença substancial entre a ontogenia dos táxons é a expansão anterior do articular durante o desenvolvimento ontogenético em *M. amarali* (Figura 94). *Caiman*, por outro lado, mantém a superfície de

articulação mandibular basicamente com as mesmas proporções durante seu desenvolvimento, mas é possível observar um aumento relativo do processo retroarticular em estágios mais desenvolvidos (Figura 95), possivelmente para acompanhar um aumento relativo da musculatura adutora relacionada.

A porção mais anterior da mandíbula em *Mariliasuchus* é levemente elevada anterodorsalmente, posicionando os elementos dentários de maneira com que eles tenham um melhor contato entre si (os mandibulares com os maxilares e pré-maxilares) durante o processamento alimentar (Figura 96). Essa forma básica se mantém ao longo de sua ontogenia. Por outro lado, *Caiman* apresenta uma porção anterior bastante horizontal durante toda sua vida, mas sua porção posterior da mandíbula adquire uma inclinação dorsoposterior ao longo de seu desenvolvimento ontogenético (Figura 98), acompanhando a migração dorsal da região temporal do crânio (Figura 89). Tal mudança na posição da articulação craniomandibular e no aumento relativo do processo retroarticular podem indicar mudanças ecomorfológicas no táxon. A fenestra mandibular é relativamente maior em *Mariliasuchus* (Figura 96) do que em *Caiman* (Figura 98), e em espécimes do táxon fóssil que possuem a mandíbula e o crânio preservados é possível observar uma sutil migração anterior da fenestra mandibular ao longo do desenvolvimento ontogenético de *M. amarali* (Figura 96).

Em vista ventral da mandíbula, nota-se uma diminuição relativa no comprimento total da sínfise mandibular em *Mariliasuchus* (Figuras 99, 100). Essa diminuição não é observada em *Caiman* (Figura 101), onde a sínfise mandibular mantém seu mesmo comprimento relativo ou até mesmo chega a ficar sutilmente maior durante a ontogenia. Outra diferença no desenvolvimento ontogenético dos dois táxons é a exposição cada vez maior dos espleniais em vista ventral do crânio (Figura 100). Em *Caiman*, os espleniais não são muito visíveis nem em vista dorsal (Figura 95) nem em vista ventral (Figura 101).

Não foi observada nenhuma evidência da presença do osso coronóide em *Mariliasuchus*. Zaher *et al.* (2006) inferiram que a porção anterior do surangular que se localiza próximo à abertura interna da fenestra mandibular pudesse ser correlacionada ao coronóide, que se fusionaria ao surangular durante o curso da ontogenia, mas essa afirmação não pôde ser testada no presente trabalho devido ao fato de outros animais mais juvenis, além de MN 6298-V (que foi descrito em Zaher *et al.* (2006)), não possuírem essa região livre para observação (UFRJ-DG 50-R e URC-R 67 apresentam o crânio ainda articulado com a mandíbula, enquanto que UFRJ-DG 115-R tem a metade posterior dos dois ramos mandibulares bastante danificada).

As suturas mandibulares são muito bem definidas em vista dorsal e lateral da mandíbula, tanto em *Mariliasuchus* (Figuras 93, 96) como em *Caiman* (Figuras 95, 98). A porção ventral da mandíbula, nos dois táxons (Figuras 99, 101) concentram a maior parte da ornamentação presente na mandíbula, tornando as suturas um pouco menos visíveis.

A dentição mandibular é substancialmente diferente nos dois táxons estudados. Em *Mariliasuchus* há uma acentuada heterodontia, com molariformes na porção posterior da dentição, incisiformes posicionados em alvéolos procumbentes e anteriormente orientados e pré-molariformes na zona de transição entre incisiformes e molariformes (Figuras 93, 96). Em *Caiman*, os dentes posteriores são mais arredondados e robustos, em contraste aos dentes anteriores mais caniniformes (Figura 98). Em *Caiman*, os dentes anteriores só são inclinados anteriormente em espécimes provenientes de criadouros (como na Figura 95E), claramente uma condição artificial ocasionada por diferenças no hábito de vida em relação a animais livres.

3.2.2.1. Fenestra mandibular

A forma da fenestra mandibular varia ao longo do desenvolvimento ontogenético em *Mariliasuchus*. Em estágios ontogenéticos iniciais, ela possui um formato mais arredondado (Figura 97 A-D), enquanto que em estágios mais avançados ela adquire um formato mais comprimido dorsoventralmente e alongado anteroposteriormente (Figura 97 E-H). A posição relativa da fenestra mandibular também varia ao longo da ontogenia de *Mariliasuchus*, conforme discutido no item anterior. Em *Caiman* não foram observadas mudanças significativas na forma e nem na posição relativa da fenestra mandibular ao longo do desenvolvimento ontogenético (Figura 98). O que foi observado no táxon atual foi uma leve inclinação dorsoposterior da fenestra, justamente para acompanhar a mesma inclinação de toda a região posterior da mandíbula no táxon (Figura 98).

Em MZSP-PV 760, a fenestra mandibular é bastante diferenciada da observada tanto em *Mariliasuchus* como em *Caiman*, sendo muito mais alongada anteroposteriormente e comprimida dorsoventralmente neste espécime (Figura 21). Sua extensão também é relativamente maior neste crocodilomorfo do que em *Mariliasuchus*, onde ela se alonga desde quase a metade da órbita até pouco mais da metade da fenestra infratemporal (Figura 21), se caracterizando por ser mais extensa do que a fenestra observada em qualquer estágio ontogenético de *Mariliasuchus* (Figura 97). Em UFRJ-DG 56-R, a região posterior da

mandíbula não se encontra preservada em nenhum dos dois lados do crânio (Figura 29), impossibilitando uma análise adequada da anatomia da fenestra mandibular.

3.2.2.2. Sínfise mandibular

Participam da sínfise mandibular os dentários (em sua porção mais anterior), responsáveis por incluir a maior parte da sínfise, e os espleniais (em sua porção mais posterior) (Figuras 94, 100). Em *Caiman*, a sínfise mandibular também tem a participação do dentário e do esplenial, mas este último é pobremente visível tanto em vista dorsal (Figura 95) como em vista ventral (Figura 101) da mandíbula.

Ao longo do desenvolvimento ontogenético, é possível notar que a sínfise mandibular em *Mariliasuchus* fica relativamente menor no seu comprimento total (Figuras 94, 100). Em *Caiman*, a sínfise mandibular mantém seu tamanho relativo, mas é interessante notar que a conexão entre as duas hemimandíbulas forma uma quilha ventralmente direcionada em estágios iniciais de desenvolvimento, conforme pode ser visto na Figura 98A e, em menor proporção, na Figura 98B.

Em vista ventral da mandíbula do espécime MZSP-PV 760, é possível notar que sua sínfise mandibular se assemelha à observada em estágios ontogenéticos iniciais de *Mariliasuchus*, com a participação do esplenial (que é pouco exposto em vista ventral) na porção posterior da sínfise (Figura 20). O holótipo de *M. robustus* apresenta uma sínfise mandibular alongada, com espleniais bem expostos em vista ventral da mandíbula (Figura 28B), que é bem semelhante à condição observada em estágios mais avançados de *M. amarali* (Figura 100).

3.2.3. Rostro

3.2.3.1. Pré-maxila

A pré-maxila, em *Mariliasuchus*, compõe a maior parte da narina externa (porções ventral e laterais) e engloba quase metade dos alvéolos de toda a dentição (sendo responsável por formar quatro alvéolos dentro de um total de nove). A sutura entre a pré-maxila e o nasal mantém seu formato geral em praticamente toda a ontogenia, embora fique progressivamente menos visível, tanto em vista dorsal (Figura 81) como em vista lateral (Figura 87), ao longo do desenvolvimento ontogenético por conta da extensa ornamentação rostral (MZSP-PV 50 é uma exceção nesse sentido por ser um animal de relativa baixa ornamentação craniana). Por

outro lado, a sutura entre a pré-maxila e a maxila muda substancialmente ao longo da ontogenia de *Mariliasuchus*: em estágios iniciais de desenvolvimento, essa sutura corre quase perfeitamente perpendicular ao eixo sagital em vista lateral do crânio (Figura 88 A, B, C), enquanto que em estágios mais avançados ela progressivamente muda sua orientação para um sentido mais posterodorsal (Figura 88 D, E, F). Essa mudança também é visível em vista dorsal do crânio (Figura 82). Tal condição parece ocorrer devido à projeção anterior da porção lateroventral da maxila, que avança sobre a pré-maxila durante o desenvolvimento de *Mariliasuchus* até formar a condição descrita em Zaher *et al.* (2006) de uma lâmina curta da maxila anteriormente orientada, observada em *Mariliasuchus* e *Notosuchus*. Ventralmente, as pré-maxilas se unem no eixo sagital para formar uma sutura claramente visível em todos os estágios ontogenéticos, onde são responsáveis, também, pela formação da metade anterior do *foramen incisivum* (Figura 85) que aparece em todos os espécimes exceto MZSP-PV 50. Zaher *et al.* (2006) descrevem que não há nenhum traço observável desta estrutura neste espécime, e aqui se atribui esta condição ao fato de uma forte compressão lateral tafonômica no rosto de MZSP-PV 50, colapsando a maxila e a pré-maxila direitas sobre suas contrapartes do lado esquerdo do crânio e bloqueando a visualização do *foramen incisivum* (Figura 6). Em vista ventral, é possível observar também que a pré-maxila se projeta posteromedialmente para englobar seu 4º alvéolo, o primeiro após o caniniforme hipertrofiado (Figura 85). A pré-maxila se apresenta muito mais ornamentada em sua porção dorsal do que em sua porção lateral (Figura 87), num padrão que acompanha a condição observada em todo o crânio de *Mariliasuchus*.

Em *Caiman*, a pré-maxila participa muito mais da abertura da narina externa, claramente formando mais de 90% de sua circunferência e deixando a participação dos nasais restrita a apenas um pequeno contato medial na superfície posterior da narina (Figura 83). Na série ontogenética de *C. latirostris*, por exemplo, foi observado que o nasal sempre participa da abertura da narina externa, enquanto que em *C. crocodilus* e *C. yacare* é possível observar em alguns indivíduos mais velhos uma projeção medial das pré-maxilas que oblitera completamente o contato dos nasais com a narina externa. Ao contrário do que ocorre em *Mariliasuchus*, em *Caiman* a sutura entre a pré-maxila e a maxila mantém basicamente a mesma orientação dorsoposterior em vista lateral durante todo o desenvolvimento ontogenético do animal (Figura 89). Em *Caiman*, o *foramen incisivum* também está presente em todos os estágios ontogenéticos (Figura 86; em 86A, o mesmo encontra-se presente, porém na fotografia sua visualização é impedida pela presença de tecido orgânico cobrindo a

abertura), é possível notar um sutil aumento relativo de tamanho deste *foramen* ao longo do desenvolvimento do animal. Em *Caiman* é possível notar, também, uma diferença no *foramen incisivum* em relação à *Mariliasuchus*: enquanto no táxon atual o *foramen* está inserido apenas entre as pré-maxilas (Figura 86), no táxon fóssil ele se localiza entre o contato quádruplo das pré-maxilas e maxilas dos dois lados do crânio (Figura 85). Em *Caiman*, também, a pré-maxila é bem menor e menos participativa relativamente do rostro, incluindo aproximadamente $\frac{1}{4}$ dos alvéolos dentários presentes (Figura 86), ao contrário de aproximadamente metade dos alvéolos presentes na dentição em *Mariliasuchus*.

3.2.3.2. Maxila

A maxila contacta anteriormente a pré-maxila numa extensa sutura que vai desde o nasal até a porção ventral do crânio, onde a maxila forma a porção posterior do *foramen incisivum* (Figura 85). Lateralmente no crânio, uma projeção ventral da maxila se projeta gradativamente sobre a maxila durante a ontogenia de *Mariliasuchus*, conforme discutido no item anterior. Como há variação intraespecífica na extensão total do lacrimal (isto é, em alguns casos ele toca o jugal e em outros não, ver item 3.2.3.4.), em alguns espécimes a maxila participa da porção anteroventral da órbita e em outros ela não participa. Ventralmente, na região do palato, a maxila apresenta um processo que corre posterolateralmente para englobar o alvéolo do último molariforme da dentição (Figura 85). No contato mediano entre a maxila e o palatino é possível observar uma fenestra maxilo-palatina de pequenas proporções. Uma sutil variação ontogenética pode ser observada em vista ventral do crânio: em estágios ontogenéticos mais jovens (como MN 6298-V e MN 6751-V, Figuras 85A e 52B, respectivamente), a sutura entre a maxila e os elementos ectopterigóide e palatino corre diagonalmente orientada, com a borda do último alvéolo maxilar estando posteriormente alocada em relação ao contato sagital entre as maxilas e os palatinos. Durante a ontogenia de *M. amarali* parece haver uma migração cranial da região posterior da maxila, possivelmente por uma projeção anterior do ectopterigóide. Em estágios ontogenéticos mais avançados, como UFRJ-DG 106-R (Figura 85E) e MZSP-PV 50 (Figura 85F) é possível observar que o último alvéolo da maxila é praticamente paralelo ao contato sagital entre as maxilas e os palatinos. Em *Mariliasuchus*, uma projeção posteromedial toca sutilmente a porção anterior da fenestra suborbital, impedindo um contato anterior entre o ectopterigóide e o palatino. Assim como a pré-maxila, a maxila também apresenta uma

ornamentação gradativamente maior ao longo de sua ontogenia, principalmente em sua porção dorsal.

Em *Caiman*, a maxila apresenta uma trajetória ontogenética distinta de *Mariliasuchus*: embora em estágios ontogenéticos iniciais ela componha uma proporção do rostro semelhante com a do táxon fóssil (Figura 89A), é possível observar claramente que durante o crescimento do animal ela é a principal responsável pelo alongamento do rostro, formando em indivíduos adultos mais de 80% dessa região (Figura 89). Ventralmente, a maxila é muito mais significativa na formação da fenestra suborbital do que em *Mariliasuchus*, onde no táxon atual ela participa de praticamente toda a metade anterior da fenestra. Na região do palato, duas diferenças podem ser distinguidas em relação aos dois táxons: em primeiro lugar não há nenhum vestígio de uma fenestra maxilo-palatina em *Caiman*; em segundo lugar, a mudança na orientação da porção mais posterolateral da maxila em relação ao contato sagital entre as maxilas e os palatinos, durante o desenvolvimento ontogenético, parece não ocorrer no táxon atual. Outras diferenças são que, em *Caiman*, a maxila compreende a maior parte dos alvéolos dentários e ela não participa de nenhuma porção do *foramen incisivum*.

3.2.3.3. Nasal

Os nasais são certamente alguns dos elementos ósseos que mais se alongam durante o desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus* (Figura 82). Anterodorsalmente eles participam de boa parte da porção posterior da abertura nasal externa, onde podem formar, em alguns espécimes, uma quilha anteriormente orientada, como em URC-R 67 (Figura 82C) e MZSP-PV 813 (Figura 23). Os nasais se alargam posteriormente, em vista dorsal do crânio, através de projeções laterais sobre as maxilas que são bem conspícuas em alguns indivíduos (como UFRJ-DG 106-R, Figura 82E). Posteriormente a essas projeções, os nasais se direcionam posteromedialmente para contactar o frontal e formar uma evidente sutura, com alto grau de interdigitação, que é facilmente delimitável em quase todos os espécimes estudados. Posteriormente à projeção lateral do nasal sobre a maxila e anteriormente à sutura com o frontal, o nasal forma um pequeno contato posterolateral com o lacrimal e um mais extenso contato, posteromedialmente orientado, com o pré-frontal. Fora o alongamento proporcional do nasal durante o crescimento relativo do rostro, nenhuma outra mudança ontogenética parece ocorrer com este elemento. Características como maior ou menor espessura relativa dos nasais e maior ou menor grau de interdigitação na sutura com o frontal

parecem estar mais relacionadas à variação intraespecífica no táxon do que à variação ontogenética.

Em *Caiman*, o nasal também é um dos elementos do rostro que mais se alonga durante a ontogenia do animal, formando a maior parte da porção dorsal do rostro (Figura 83). Após a projeção lateral do nasal sobre a maxila (bem mais sutil do que a observada em *Mariliasuchus*), os nasais de *Caiman* sofrem uma forte constrição lateral pelos pré-frontais, e acabam por formar um contato muito menos expressivo entre o nasal e o frontal do que no táxon fóssil. Assim como em alguns espécimes de *Mariliasuchus*, os nasais de *Caiman* também formam uma espécie de quilha em seu contato anterior no eixo sagital, onde contactam minimamente a abertura externa da narina. Conforme discutido no item 3.2.1.1., em alguns espécimes (em avançados estágios ontogenéticos) de *Caiman* o nasal não chega a participar da abertura externa da narina, sendo totalmente obliterados por projeções mediais da pré-maxila.

3.2.3.4. Lacrimal

O lacrimal foi, de longe, o elemento ósseo craniano menos visível em todos os espécimes estudados (tanto em *Mariliasuchus* como em *Caiman*). Devido a este fato, diversas ilustrações dos espécimes fósseis apresentadas neste trabalho possuem as suturas entre o lacrimal e outros elementos ósseos apenas estimadas através de linhas pontilhadas (Figura 82), e não perfeitamente pontuadas em seus locais exatos. O lacrimal em *Mariliasuchus* toca sutilmente o nasal em sua porção anteromedial e, a partir deste ponto, ele se expande posteriormente (Figuras 82 e 88), dividindo uma sutura com o pré-frontal em sua face medial e com a maxila em sua face lateral. Sua face mais posterior forma parte da região anterior da órbita, e uma projeção do lacrimal se desloca posterolateralmente, ao longo da parede lateral do rostro, em direção à parte mais anterior do jugal. A extensão exata desta projeção sofre variação intraespecífica, onde em alguns espécimes (como URC-R 67 e MZSP-PV 51, Figura 88C e D) ela toca sutilmente o jugal, enquanto que na maioria dos outros espécimes ela se encerra antes de alcançar o jugal; nestes casos, a maxila se projeta posteroventralmente na parede lateral do rostro e impede o contato entre o lacrimal e o jugal. Em MZSP-PV 760, o lacrimal forma um contato muito mais bem definido e amplo com o jugal do que o observado na maioria dos espécimes de *M. amarali*. O lacrimal é um elemento muito pouco participativo da anatomia craniana em *Mariliasuchus*, e nenhuma mudança ontogenética relacionada a este

osso foi notada. A baixa visibilidade de suas suturas também contribui para impedir uma análise criteriosa de sua forma ao longo do desenvolvimento ontogenético de *M. amarali*.

Em *Caiman*, o lacrimal é um elemento muito mais participativo da anatomia craniana, formando boa parte da parede anterior da órbita (Figura 83). Lateralmente no crânio, sua projeção posteroventral sempre contacta a porção anterior do jugal, numa sutura que aumenta levemente sua extensão total ao longo do desenvolvimento ontogenético do táxon (Figura 87).

3.2.3.5. Pré-frontal

Um fato que atrapalha a análise exata das suturas do pré-frontal e do lacrimal, e consequentemente suas trajetórias ontogenéticas ao longo do desenvolvimento de *M. amarali*, é a presença do palpebral, que se articula parcialmente sobre os dois elementos e às vezes está deslocado anteriormente por processos tafonômicos, bloqueando a visão dessas estruturas nos espécimes em que o palpebral não está desarticulado do resto do crânio (Figura 82). Mudanças ontogenéticas na anatomia do pré-frontal não foram notadas na presente análise. O pré-frontal do espécime MZSP-PV 760 parece muito mais alongado do que o mesmo elemento em *M. amarali*, mas uma análise exata de sua forma não pôde ser realizada com um critério adequado, pois este elemento só está presente de um lado do crânio, e diversas fraturas atrapalham a definição de sua sutura exata (Figura 19).

Ao contrário da condição observada em *Mariliassuchus*, em *Caiman* o pré-frontal é um elemento relativamente menor do que o lacrimal (Figura 83). Outra diferença que pode ser notada é que, durante o desenvolvimento ontogenético do táxon atual, o pré-frontal amplia sutilmente sua face anteromedial e gradativamente aumenta a constrição do frontal. Em espécimes de *Caiman* em estágios ontogenéticos avançados foi possível observar que, em alguns deles, os pré-frontais de cada lado do crânio obliteram completamente o contato entre o frontal e o nasal, formando uma sutura medial no eixo sagital que impede o contato entre esses dois elementos.

3.2.3.6. Palpebral

Nem todos os espécimes de *Mariliassuchus* estudados apresentam os palpebrais preservados. MN 6751-V, UFRJ-DG 106-R e MPM 116-R não apresentam nenhum palpebral preservado, enquanto que UFRJ-DG 50-R, MZSP-PV 813, MZSP-PV 51 e UFRJ-DG 105-R apresentam apenas o palpebral anterior presente e MN 6298-V, URC R-67, MZSP-PV 50 e MPM 115-R apresentam tanto o palpebral anterior como o posterior preservados. O palpebral

anterior é um elemento que se articula anteromedialmente com o lacrimal e com o pré-frontal, fixando-se no teto craniano e projetando-se laterodorsalmente sobre a órbita (Figura 82). Ele possui uma curvatura posteriormente ornamentada, e é frequentemente bem ornamentado por diversas rugosidades (Figura 81). O palpebral posterior é um elemento relativamente menor do que o palpebral anterior, e possui um formato geral mais robusto e menos alongado. Nenhuma mudança ontogenética na forma dos palpebrais foi observada no presente estudo, embora este fato possa estar ligado à ausência (total ou parcial) destes elementos em diversos espécimes analisados. Em MZSP-PV 760 os palpebrais não estão preservados.

Em *Caiman* os palpebrais não encontraram-se preservados junto aos espécimes das diferentes coleções científicas estudados no presente trabalho.

3.2.4. Regiões dorsal e temporal

3.2.4.1. Frontal

As suturas do frontal que são perpendiculares ao eixo sagital em *Mariliasuchus* são muito bem definidas e claramente visíveis em praticamente todos os espécimes, tanto a sutura frontal-nasal quanto a sutura frontal-parietal (Figura 81). Na maioria dos espécimes o frontal não participa da abertura externa da fenestra supratemporal, mas em MZSP-PV 51 é possível notar que uma mínima porção posterolateral do frontal participa de uma pequena região anteromedial da fenestra (Figura 82). Em MN 6298-V (Figura 91B), o frontal acompanha o limite externo da fenestra supratemporal, mas não chega a participar internamente de sua estrutura. Ontogeneticamente é possível observar que o frontal apresenta alometria negativa: em animais juvenis (Figura 82A, B) ele é relativamente maior em relação ao resto do crânio do que em animais de estágio ontogenético mais avançado (Figura 82F). Uma quilha medial do frontal está presente em indivíduos juvenis, sempre acompanhando a linha sagital do animal, como em UFRJ-DG 50-R e MZSP-PV 760, embora ela também esteja presente em MZSP-PV 51 que é um animal mais avançado ontogeneticamente (Figura 81). No espécime MZSP-PV 760, o frontal é um elemento bastante alongado, lembrando a condição observada nos espécimes mais juvenis de *Mariliasuchus* (Figura 19). Além disso, neste espécime o frontal não participa em nenhuma porção da circunferência externa da fenestra supratemporal.

Em *Caiman* é possível observar uma trajetória ontogenética do frontal semelhante à observada em *M. amarali* (Figura 83). Em indivíduos juvenis (Figura 83A) o frontal é bastante significativo na formação do teto craniano, participando de mais de 40% de sua

extensão total. Em indivíduos mais avançados (Figura 83E, F), com o alongamento do rostro e a diminuição relativa da órbita, o frontal passa a formar aproximadamente 25% da extensão total do teto craniano. Ele também sofre uma maior constrição relativa de sua porção anterior, devido à expansão medial dos pré-frontais, durante seu crescimento do que a observada em *M. amarali*. No táxon atual também é possível observar uma quilha medial do frontal pobremente desenvolvida em indivíduos juvenis.

3.2.4.2. Parietal

Assim como o frontal, o parietal também apresenta alometria negativa em relação ao resto do crânio durante o desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus* (Figura 82). Entretanto, essa alometria negativa é mais sutil do que a observada no frontal. Em estágios ontogenéticos iniciais (Figura 82B, C; em 82A, no espécime UFRJ-DG 50-R, o limite lateral do parietal não é claramente visível) é possível observar que este elemento possui uma forma aproximada de “T”, com dois amplos ramos laterais em sua metade mais anterior. Com o crescimento do táxon, os ramos laterais do parietal (que participam da fenestra supratemporal) continuam amplos, mas a metade posterior (a base do “T”) fica relativamente menor. Isso faz do parietal um elemento mais curto e robusto em estágios ontogenéticos mais avançados (Figura 82E, F). As suturas do parietal com o frontal e com o supraoccipital são altamente visíveis em praticamente todos os espécimes estudados. Existe variação morfológica não relacionada à ontogenia no parietal, tanto em relação à sua ornamentação como em relação à constrição dorsal de seu ramo posterior. Tanto num indivíduo subadulto, URC-R 67 (Figura 81C), como num adulto avançado ontogeneticamente, MZSP-PV 50 (Figura 81F), foi observado que o parietal apresenta uma forte constrição dorsal em seu ramo posterior, onde as fenestras supratemporais de cada lado do crânio avançam medialmente para deixar uma fina e pouco ornamentada lâmina dorsal do parietal exposta no teto craniano. Em todos os outros espécimes, a porção exposta dorsalmente do parietal que se localiza entre as fenestras supratemporais é muito mais ampla lateromedialmente e relativamente mais ornamentada também (Figura 81). Tal observação pode indicar algum tipo de dimorfismo entre os diferentes espécimes. Em MZSP-PV 760, o parietal não apresenta a característica forma de “T” observada em *Mariliasuchus*, e a sutura de seus ramos laterais corre posteriormente de maneira oblíqua, mas reta, em relação ao eixo sagital (Figura 19). Ele também não apresenta constrição de seu ramo posterior, uma vez que as fenestras supratemporais neste espécime

apresentam forma e tamanho bem distintas das observadas em *M. amarali*. A superfície dorsal do parietal em MZSP-PV 760 é relativamente bem ornamentada.

Curiosamente, o parietal em *Caiman* apresenta uma mudança ontogenética de forma exatamente inversa à observada em *Mariliasuchus*. Enquanto que em estágios iniciais ele é um elemento mais robusto, sem compressão do ramo posterior, em indivíduos mais velhos ele adquire gradativamente a forma de “T”, com dois ramos laterais e um ramo posterior facilmente delimitáveis (Figura 83). Tal fato parece estar ligado à mudança de forma da fenestra supratemporal no táxon atual, onde ela inicia seu desenvolvimento pós-embriônico numa forma comprimida lateralmente e oblíqua em relação ao eixo sagital (Figura 83A) e conclui sua ontogenia numa forma arredondada e de pequenas proporções (Figura 83E, F).

3.2.4.3. Pós-orbital

A região mais posterior do pós-orbital toca extensamente o esquamosal, numa sutura de contornos bastante variáveis (Figura 82) e, frequentemente, possuindo uma projeção posterior sobre o esquamosal. Nenhuma mudança ontogenética significativa da forma do pós-orbital foi notada em *M. amarali* na presente análise. Em MZSP-PV 760 é possível notar que o pós-orbital forma um contato relativamente mais extenso com o frontal do que o observado em *Mariliasuchus* (Figura 19), além de possuir uma projeção posterior sobre o esquamosal mais significativa. *M. robustus*, UFRJ-DG 56-R, não apresenta a região pós-orbital preservada (Figura 28).

O pós-orbital é um elemento relativamente menor em *Caiman* do que em *Mariliasuchus* (Figuras 83, 89) e, assim como ocorre no táxon fóssil, nenhuma mudança significativa de sua forma foi notada durante a ontogenia deste animal.

3.2.4.4. Esquamosal

Em vista posterior do crânio, o esquamosal toca extensamente o exoccipital numa sutura oblíqua, e avança lateroventralmente até contactar o quadrado. O contato esquamosal-quadrado se estende pela parede lateral do crânio até tocar o pós-orbital, sendo interrompido medialmente pela presença da cavidade auditiva externa (Figura 89). Algumas mudanças ontogenéticas podem ser notadas em relação a este elemento durante o desenvolvimento de *Mariliasuchus*. Em vista dorsal do crânio, a principal mudança anatômica é o aumento da projeção posterolateral do esquamosal para “fora” do crânio durante a ontogenia do táxon (Figura 83). Essa mudança aumenta o aspecto curvado da porção posterior do crânio, uma vez

que os dois esquamossais de cada lado do crânio aumentam sua projeção posterolateral. Ainda em vista dorsal do crânio, é possível observar que o esquamosal amplia relativamente seu comprimento anteroposterior durante a ontogenia, acompanhando a ampliação de toda a porção posterior do teto craniano (Figura 81) e expondo cada vez menos os exoccipitais em vista dorsal. Em vista posterior do crânio não foi observada nenhuma mudança ontogenética em relação ao esquamosal, embora a análise deste elemento fique comprometida devido ao fato desta região estar frequentemente deformada por processos tafonômicos. Em vista lateral do crânio também não foi observada nenhuma mudança ontogenética significativa do esquamosal, embora notou-se uma variação morfológica intraespecífica: nos espécimes URC-R 67 e MZSP-PV 50 e, em menor escala em UFRJ-DG 50-R, a parede externa do esquamosal (e toda a região posterior do crânio) é levemente convexa, enquanto que em todos os outros espécimes essa região é levemente côncava (Figura 87).

O esquamosal de *Caiman* também compartilha com *Mariliasuchus* a trajetória ontogenética de possuir sua projeção posterolateral gradativamente mais alongada posteriormente durante o crescimento no táxon (Figura 83). Entretanto, uma condição não observada no táxon fóssil é a mudança de convexidade na parede lateral do esquamosal em vista dorsal do crânio. Em indivíduos juvenis de *Caiman*, a parede lateral do esquamosal (e de todo o teto craniano) em vista dorsal é levemente convexa (Figura 83A, B), enquanto que em indivíduos mais avançados ontogeneticamente ela passa a ser levemente côncava (Figura 83D-F). Há uma maior migração dorsal de toda a região temporal/occipital em *Caiman*, e o esquamosal segue essa tendência de migração dorsal. Essa mudança de posicionamento é visível tanto em vista lateral (Figura 89) como em vista posterior (Figura 92) do crânio.

3.2.4.5. Jugal

Em vista dorsal do crânio, é possível observar que o jugal apresenta uma forte expansão lateral, expondo cada vez mais a fenestra infratemporal em estágios ontogenéticos mais avançados (Figura 81). O *foramen* anterior do jugal está presente em todos os estágios ontogenéticos de *Mariliasuchus* (Figura 88) e também em MZSP-PV 760, embora neste ele esteja presente em menor volume (Figura 21). Também em sua porção anterior o jugal apresenta um processo que avança anteriormente sobre a maxila e se modifica ao longo da ontogenia. Em estágios iniciais esse processo é constituído apenas por uma fina e pontuda projeção, que não avança mais anteriormente do que o limite da órbita (Figura 89A, B), enquanto que em estágios ontogenéticos mais desenvolvidos essa projeção adquire uma

compleição mais arredondada e robusta, avançando anteriormente para além do limite anterior da órbita (Figura 82E, F). Apesar de MZSP-PV 760 ser um indivíduo juvenil, ele apresenta uma condição do processo anterior do jugal que lembra a observada em indivíduos mais velhos de *Mariliasuchus*, com uma projeção mais robusta e mais deslocada anteriormente, estando localizada aproximadamente no limite anterior da órbita (Figura 21). Este espécime apresenta, também, um tipo de “quilha” no jugal formada por uma dobra de sua porção dorsal (Figura 21A), lembrando a condição observada em *Adamantinasuchus navae* (Nobre & Carvalho, 2006 – ver item 4.5.).

Em *Caiman*, o jugal apresenta a mesma tendência de expansão lateral em vista dorsal do crânio observada em *Mariliasuchus* (Figura 83). Também foi notado o aumento relativo do processo anterior do jugal, embora sem nenhuma mudança relacionada à forma deste processo (Figura 89). Tanto em *Mariliasuchus* como em *Caiman* é possível observar, então, um aumento relativo do comprimento do jugal em vista lateral do crânio, mostrando que este elemento apresenta uma alometria positiva em relação ao resto do crânio. Uma diferença entre os dois táxons ocorre ao observar os crânios em vista ventral, onde em *Mariliasuchus* o jugal mantém uma parede lateral levemente convexa durante todo seu desenvolvimento (Figura 84), enquanto que em *Caiman* essa parede se inicia convexa e, durante a ontogenia, passa a ficar cada vez mais reta (Figura 86).

3.2.4.6. Quadradojugal

Em vista ventral do crânio, o quadradojugal forma uma extensa e oblíqua (em relação ao eixo sagital) sutura com o quadrado, que avança anteromedialmente até tocar o pós-orbital (Figura 84). O quadradojugal parece apresentar as mesmas tendências ontogenéticas que o jugal, se tornando um elemento relativamente maior durante a ontogenia de *Mariliasuchus* (Figura 89) e também apresentando uma leve expansão lateral em vista dorsal do crânio (Figura 82). Foram notadas variações morfológicas, principalmente no processo posterior do quadradojugal, que parecem estar mais ligadas à variação intraespecífica do que à variação ontogenética.

Este mesmo elemento em *Caiman* apresenta um padrão semelhante ao observado no táxon fóssil. Entretanto, é interessante notar que o processo posterior do quadradojugal avança mais ventralmente e chega a tocar boa parte da parede lateral do côndilo mandibular do quadrado (Figura 89), ao contrário do observado em *M. amarali*, onde o processo apenas toca sutilmente essa mesma estrutura (Figura 87). Contudo, em nenhum dos dois táxons o

quadradojugal chega a participar da articulação direta com a mandíbula. As mesmas tendências ontogenéticas do quadradojugal observadas em *Mariliasuchus* (isto é, uma sutil alometria positiva e uma maior expansão lateral) são observadas também em *Caiman* (Figuras 83, 89).

3.2.4.7. Quadrado

Em *Mariliasuchus* o quadrado é um amplo elemento que se estende pela porção lateroventral do crânio. Dorsalmente ele é delimitado pelo esquamosal, em vista lateral do crânio (Figura 88), e pelo exoccipital, em vista posterior do crânio (Figura 91). Em vista ventral do crânio (Figura 85) é possível observar que o quadrado contacta o pterigóide numa pequena sutura localizada em sua porção mais anteromedial e, posteriormente a partir deste ponto, ele toca em sequência o basiesfenóide, o basioccipital e o exoccipital. O côndilo mandibular do quadrado se mantém posicionado ventralmente durante todo o desenvolvimento ontogenético de *M. amarali*, ao contrário da posição ventrolateral observada em muitos neossúquios (Zaher *et al.*, 2006). Dorsalmente ao côndilo mandibular do quadrado é possível observar um largo e bem desenvolvido *foramen aereum* (Figura 90). Alometricamente é possível notar que o quadrado em si fica sutilmente maior durante o desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus* (Figuras 88, 91), embora uma análise mais criteriosa de sua mudança de forma fique comprometida pelo fato dos espécimes mais juvenis terem problemas nessa região (UFRJ-DG 50-R e URC-R 67 estão com o crânio ainda associado à mandíbula, enquanto que MN 6298-V possui toda a região occipital comprimida lateralmente). Em MZSP-PV 760 o crânio não está separado da mandíbula e o quadrado apresenta, ainda, diversas quebras e rachaduras, impedindo uma análise adequada de sua estrutura (Figuras 19-22). Nos pontos em que ele é visível, ele forma claramente os mesmos contatos osteológicos observados em *Mariliasuchus*.

O côndilo mandibular do quadrado observado em indivíduos adultos de *Caiman* é posicionado lateroventralmente no crânio (Figura 92E, F), como esperado para um Neosuchia. Entretanto, ao observar a ontogenia do táxon atual, é possível notar que a condição observada em indivíduos juvenis é a de um côndilo mandibular do quadrado posicionado mais ventralmente do que lateroventralmente (Figura 92A, B), mostrando que possivelmente a condição lateroventral do côndilo é apomórfica em relação à condição ventral de posicionamento desta estrutura. Em *Caiman*, ainda, é possível notar um aumento muito mais

significativo do quadrado (incluindo o côndilo) do que o observado em *M. amarali* (Figuras 86, 92).

3.2.4.8. Supraoccipital

O supraoccipital é um pequeno elemento que encerra a porção mais posterior do teto craniano (Figura 82) e a porção mais dorsal da região occipital (Figura 91). Ele é mais exposto dorsalmente em alguns espécimes do que em outros (Figura 82), mas essa diferença não é completamente clara se pertence à variação intraespecífica ou a fatores ontogenéticos. No teto craniano, ele toca extensamente o parietal numa sutura visualmente convexa e interdigitada, facilmente observada nos diferentes espécimes de *M. amarali* (Figura 81) e até no holótipo de *M. robustus* (Figura 28). Nenhuma mudança ontogenética significativa foi observada em relação à este elemento durante o desenvolvimento de *Mariliasuchus*.

Em *Caiman*, o supraoccipital apresenta uma morfologia geral bastante semelhante à observada em *M. amarali*. Entretanto, duas diferenças claras podem ser notadas no táxon atual: 1) o supraoccipital é claramente mais exposto dorsalmente em estágios ontogenéticos mais juvenis (Figura 83), sem a dúvida que existe em *Mariliasuchus* se esta variação é intraespecífica ou ontogenética; 2) no contato triplo entre o supraoccipital, o esquamosal e o exoccipital há uma abertura que é comprimida lateralmente e disposta em diagonal, chamada por Iordansky (1973) de fenestra pós-temporal (Figura 92). Essa fenestra se estende dorsalmente até quase atingir o teto craniano, e nenhuma evidência dessa estrutura foi observada ao longo do desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus*.

3.2.5. Região palatal

3.2.5.1. Palatino

O palatino é um elemento visível apenas em vista ventral do crânio (Figura 85). Anteriormente ele forma um extenso contato transversal com a maxila, e medialmente neste contato ele forma a maior parte da fenestra maxilo-palatina. Lateralmente, o palatino participa de toda a parede medial da fenestra suborbital, onde avança posteriormente até formar um ramo lateral que toca o ectopterigóide numa sutura oblíqua ao eixo sagital. O palatino toca o pterigóide em dois pontos distintos: um na porção mais posterior de seu ramo lateral e outro na região medial do contato entre os dois palatinos, que toca o processo anteromedial do pterigóide (o septo da coana). O palatino é firmemente suturado entre si e forma boa parte do

palato secundário presente em *Mariliasuchus*, além de participar, com seus ramos laterais, da porção anteromedial da asa do pterigóide e da porção anterolateral da coana (Figura 84). Ontogeneticamente é possível observar que o palatino sofre uma expansão lateral e um encurtamento anteroposterior, se tornando um elemento mais robusto durante o desenvolvimento de *M. amarali* (Figura 85). Tanto em MZSP-PV 760 como em UFRJ-DG 56-R a região palatal como um todo encontra-se pobremente preservada, impossibilitando uma análise adequada de sua anatomia.

Em *Caiman* os palatinos são elementos mais expandidos anteriormente (avançando até regiões mais anteriores que a borda da fenestra suborbital) e mais curtos posteriormente (não participando da asa do pterigóide) (Figura 86). Neste táxon, o palatino não participa da coana e não apresenta nenhum vestígio de uma fenestra maxilo-palatina, nem em estágios ontogenéticos menos desenvolvidos. Ontogeneticamente o palatino de *Caiman* parece se tornar um elemento apenas sutilmente mais robusto, e mais avançado anteriormente, em contraste com o padrão observado em *Mariliasuchus* onde o palatino fica claramente mais curto e robusto.

3.2.5.2. Ectopterigóide

O ectopterigóide é um elemento bastante significativo na anatomia de *Mariliasuchus*, compondo quase toda a porção anterior da asa do pterigóide (Figura 85). Anteriormente, ele toca a maxila numa ampla sutura transversal ao eixo sagital, se estendendo lateralmente até o contato triplo entre estes elementos e o jugal. Antes de atingir o jugal, medialmente, o ectopterigóide forma a borda posterior do último alvéolo maxilar e, em alguns casos, também participa da borda do penúltimo alvéolo maxilar (como em MZSP-PV 51 e UFRJ-DG 106-R). A partir do contato triplo entre o ectopterigóide, a maxila e o jugal, o ectopterigóide forma um contato posteriormente direcionado com o jugal que é paralelo ao eixo sagital. Posteroventralmente, o ectopterigóide é firmemente suturado com o pterigóide, participando amplamente da asa do pterigóide (Figura 88). Próximo à sua porção mais ventral, o ectopterigóide forma um contato com o palatino que se estende anterodorsalmente até atingir a borda mais posterior da fenestra suborbital, onde ele participa de toda a metade lateral desta fenestra (Figura 85). O ectopterigóide apresenta uma trajetória ontogenética semelhante à observada no palatino, com uma sutil diminuição do comprimento anteroposterior e um leve aumento em sua dimensão lateromedial.

Em *Caiman*, o ectopterigóide apresenta uma trajetória ontogenética distinta da observada no táxon fóssil: ao longo do desenvolvimento este elemento fica mais alongado anteroposteriormente, com pouca ou nenhuma alteração na largura lateromedial (Figura 86). Em *Caiman*, também, o ectopterigóide participa relativamente bem menos da asa do pterigóide, formando apenas uma parte de sua porção lateral.

3.2.5.3. Pterigóide

Os pterigóides são completamente fusionados em todos os espécimes estudados menos em MN 6298-V, onde é possível observar o pterigóide do lado direito do crânio (o que fica do lado esquerdo em vista ventral) sobrepondo o pterigóide do lado esquerdo do crânio (Figura 45) e expondo um processo anterior do basiesfenóide que não está visível nos outros espécimes (Figura 85). Infelizmente os espécimes mais juvenis não possuem essa região visível (UFRJ-DG 50-R não está totalmente preparado e MZSP-PV 760 possui os pterigóides bastante danificados), impossibilitando afirmar com certeza se a condição observada em MN 6298-V é oriunda de variação ontogenética ou de variação intraespecífica. Em *Mariliasuchus*, o pterigóide forma toda a parede posterior da asa do pterigóide (Figura 88), e participa anteriormente da maior parte da coana, margeando toda sua metade posterior e sua parede medial (Figura 85). Na linha de fusão entre os dois pterigóides, seguindo a linha sagital do crânio, estes elementos se unem e formam um processo que se estende anteriormente até contactar os palatinos, formando um septo bem desenvolvido (e levemente alargado anteriormente) da coana (Figura 84). Lateralmente, o pterigóide forma um segundo contato com o palatino e um extenso contato que segue dorsalmente com o ectopterigóide. Posteriormente, o pterigóide toca medialmente o basiesfenóide numa sutura que é côncava para o pterigóide e convexa para o basiesfenóide. Lateralmente a esse contato, o pterigóide ainda toca sutilmente o quadrado. Ontogeneticamente, o pterigóide parece acompanhar a mesma trajetória de desenvolvimento observada nos outros elementos do palato (descritos acima), se tornando um elemento mais robusto e maior lateromedialmente em indivíduos mais desenvolvidos ontogeneticamente (Figura 85). Fora isso, nenhuma outra mudança ontogenética significativa foi observada para este elemento.

O pterigóide em *Caiman* é um dos elementos que mais se diferencia de seu correlato em *Mariliasuchus*. Ele participa da grande maioria da asa do pterigóide, e encerra completamente a coana no táxon atual, ao contrário da condição observada em *M. amarali* (onde há participação do palatino nessa estrutura). O contato entre o pterigóide e o quadrado

também não é visível em vista ventral do crânio (Figura 86) devido à expansão posterior da asa do pterigóide, que no táxon atual fica posicionada de maneira muito mais posterior do que no táxon fóssil. O pterigóide é um elemento que tem uma clara e forte alometria positiva em *Caiman*, ficando proporcionalmente maior durante a ontogenia, tanto em vista lateral (Figura 89) como em vista posterior (Figura 92) do crânio. Essa forte tendência alométrica positiva não é observada em *M. amarali*.

3.2.6. Caixa craniana

3.2.6.1. Exoccipital

Em *Mariliasuchus*, os exoccipitais são elementos alongados lateromedialmente que são visíveis principalmente em vista posterior do crânio (Figura 91). Medialmente, eles se fusionam entre si, tocando ventralmente a borda dorsal do *foramen magnum* e dorsalmente a região ventral do supraoccipital. A sutura entre o exoccipital e o supraoccipital corre lateralmente até tocar o esquamosal, onde o exoccipital avança lateroventralmente e forma, em sua porção mais lateroventral, um amplo processo paraoccipital. A partir deste ponto, o exoccipital avança medialmente e toca, em sequência, o quadrado, o basioccipital e o côndilo occipital. O exoccipital forma todas as bordas laterais e dorsal do *foramen magnum*, além de formar parte de sua borda ventral. Diversas passagens cranianas, ligadas a trajetos neurovasculares, estão presentes no exoccipital, com destaque para uma ampla passagem crânio-quadrado (*cranio-quadrata passage*) presente logo abaixo (ventralmente) do processo paraoccipital. É possível observar uma sutil rotação anteroventral de toda a região occipital durante a ontogenia de *Mariliasuchus* (Figura 87). Essa rotação fica clara ao observar a posição dos exoccipitais: em vista dorsal do crânio (Figura 82) estes elementos são gradativamente menos expostos durante o desenvolvimento do táxon, ao passo que em vista ventral do crânio (Figura 85) os exoccipitais migram ontogeneticamente para uma posição onde são mais expostos em indivíduos mais velhos. Em MZSP-PV 760, a posição dos exoccipitais lembra a observada em indivíduos mais velhos de *Mariliasuchus*, com estes elementos bem mais expostos em vista ventral do crânio (Figura 20) do que em vista dorsal (Figura 19). Em UFRJ-DG 56-R, toda a região occipital está pobremente preservada e os exoccipitais não são delimitáveis no espécime (Figura 30A).

Em *Caiman* os exoccipitais não são visíveis em vista dorsal do crânio em praticamente nenhum estágio ontogenético (Figura 83). Entretanto, é interessante notar uma trajetória ontogenética da região occipital oposta à observada em *M. amarali*: no táxon atual

há uma migração dorsal, e não ventral, da região occipital como um todo (Figura 89). Isso faz com que os exoccipitais sejam ontogeneticamente cada vez menos visíveis em vista ventral do crânio (Figura 86), ao contrário de cada vez mais visíveis nesta vista em *Mariliasuchus*.

3.2.6.2. Basioccipital

O basioccipital é o elemento que forma a maior parte do côndilo occipital (há uma pequena participação dos exoccipitais neste elemento também), localizado na região mais posteromedial do crânio (Figura 85). Ele forma um extenso contato lateroposterior com os exoccipitais, além de tocar lateralmente os quadrados e anteriormente formar uma longa sutura, transversalmente orientada, com o basiesfenóide. Essa sutura é levemente convexa em relação ao basioccipital e levemente côncava em relação ao basiesfenóide. Medialmente nessa sutura se insere um amplo e bem desenvolvido *foramen intertympanicum* (Figura 84). Lateralmente ao *foramen intertympanicum* se insere um *foramen* de Eustáquio de cada lado do crânio, cuja localização exata sofre variação intraespecífica: em MN 6298-V e MZSP-PV 50 ele está incluído entre o basioccipital e o quadrado, com pouca ou nenhuma participação do basiesfenóide, enquanto que em MZSP-PV 51 e UFRJ-DG 106-R ele se insere entre o basioccipital e o basiesfenóide, com pouca ou nenhuma participação do quadrado (Figura 85). A posição exata do *foramen intertympanicum* em relação aos *foramina* de Eustáquio também parece sofrer certa variação intraespecífica: em MN 6298-V os três *foramina* estão bem alinhados transversalmente, enquanto que em MZSP-PV 51 o *foramen intertympanicum* está situado mais posteriormente e em MZSP-PV 50 ele está alocado mais anteriormente em relação aos *foramina* de Eustáquio. Zaher *et al.* (2006) notaram a presença de uma crista medial, em forma de “Y”, no basioccipital, e sugeriram que essa crista sofre variação ontogenética em relação ao seu desenvolvimento. Essa afirmação faz sentido (uma vez que MZSP-PV 760 não apresenta nenhum sinal dessa crista e UFRJ-DG 106-R, um indivíduo adulto, apresenta uma crista bem desenvolvida) mas, infelizmente, não pode ser confirmada com certeza no presente trabalho pois esta condição não é observada em outros espécimes mais juvenis de *M. amarali* além de MN 6298-V (UFRJ-D 50-R não está completamente preparado e os espécimes URC-R 67 e MZSP-PV 51 possuem essa região bastante danificada). Outras variações morfológicas do basioccipital presentes nos diferentes espécimes também não podem indubitavelmente ser relacionadas à variação ontogenética ou à variação intraespecífica. O basioccipital participa, também, da margem ventral do *foramen magnum* (Figura 91).

Em *Caiman* o basioccipital sofre uma forte migração dorsal durante a ontogenia, assim como toda a região occipital neste táxon (Figura 89), ficando cada vez menos exposto em vista ventral do crânio (Figura 86). Outras variações ontogenéticas de forma e/u posicionamento deste elemento não foram notadas no presente trabalho. Em *Caiman* o *foramen intertympanicum* está completamente inserido dentro do basiesfenóide, sem a participação do basioccipital.

3.2.6.3. Basiesfenóide

O basiesfenóide é um elemento pouco exposto em vista posterior do crânio em *Mariliasuchus* (Figura 91), com uma forma geral semicircular que é bem visível em vista ventral do crânio (Figura 85). Anteriormente ele lança um processo sobre os pterigóides fusionados que não chega a atingir a coana. A partir do ponto mais anterior deste processo, o basiesfenóide corre lateroposteriormente numa sutura curvada, que dá a característica arredondada de seu semicírculo. Essa sutura contacta extensamente o pterigóide (anteromedialmente) e o quadrado (lateroposteriormente). Posteriormente, o semicírculo do basiesfenóide se “fecha” e sua sutura corre medialmente, tocando longamente o basioccipital e frequentemente participando dos *foramina intertympanicum* e de Eustáquio. A variação morfológica do basiesfenóide em *Mariliasuchus* parece estar mais ligada à variação intraespecífica do que a fatores ontogenéticos.

Em *Caiman* o basiesfenóide sofre uma forte rotação que muda seu posicionamento ao longo da ontogenia no táxon (Figura 86). Inicialmente, este elemento é bem exposto em vista ventral do crânio (Figura 86A, B), mas gradativamente vai assumindo uma posição mais verticalizada na caixa craniana (Figura 86C, D) até ficar quase completamente não visível em vista ventral do crânio (Figura 86E, F).

3.2.7. Mandíbula

3.2.7.1. Dentário

Em *Mariliasuchus*, o dentário é um elemento robusto e largo lateromedialmente, com sua porção posterior participando anteriormente da convexidade da mandíbula (Figura 94). Ele engloba todos os alvéolos da mandíbula, ao contrário dos alvéolos da arcada superior que são divididos entre a pré-maxila e a maxila. Medialmente, o dentário encerra as porções dorsal (Figura 94) e ventral (Figura 100) do esplenial, circundando este elemento quase por

completo. Na linha de fusão entre os dois ramos do dentário ocorre uma longa e conspícua sínfise mandibular que se estende desde a porção mais anteromedial do dentário até a porção mais posteromedial do esplenial (Figura 93). Em vista ventral da mandíbula é possível observar que o dentário é o único elemento ornamentado da mandíbula (Figura 99), apresentando diversos pequenos buracos e entalhes em sua superfície externa. Alguns espécimes apresentam menor grau de ornamentação por variação ontogenética (como UFRJ-DG 115-R e MN 6298-V) enquanto que outros são menos ornamentados por variação intraespecífica (como URC-R 67 e MZSP-PV 50). Dorsolateralmente, diversos *foramina* neurovasculares se posicionam no dentário, medialmente localizados em relação aos alvéolos mandibulares (Figura 94). O dentário é um elemento inclinado anterodorsalmente em sua porção mais anterior (Figura 96) e, durante o desenvolvimento ontogenético de *M. amarali*, é possível observar um aumento gradativo em seu grau de inclinação. Um efeito causado por essa maior inclinação do dentário pode ser observado na posição relativa do esplenial, que fica gradativamente menos exposto dorsalmente (Figura 94) e mais exposto ventralmente (Figura 100). MZSP-PV 760 apresenta condições que lembram um espécime juvenil de *Mariliasuchus*, com um dentário pouco ornamentado e o esplenial pouco exposto em vista ventral do crânio (Figura 20). UFRJ-DG 56-R apresenta um dentário bastante ornamentado, mas o grau de preservação do espécime não permite inferir exatamente onde se localiza o limite entre o dentário e o esplenial.

O dentário de *Caiman* é um elemento menos robusto e mais alongado do que o observado em *Mariliasuchus* (Figura 95), sendo o principal elemento mandibular a se alongar anteroposteriormente para acompanhar a longirostrinidade do crânio. Ventralmente a sínfise mandibular forma uma quilha em estágios ontogenéticos mais juvenis (Figura 98A, B) que se desfaz ao longo da ontogenia do táxon atual. Essa quilha não é observada em nenhum estágio ontogenético de *M. amarali*. A porção anterior do dentário em *Caiman* não é recurvada anterodorsalmente como ocorre em *Mariliasuchus* e, portanto, não há variação dorsal ou ventral na exposição do esplenial. O dentário é o elemento mais ornamentado da mandíbula em *Caiman* mas, ao contrário de *M. amarali*, não é o único elemento mandibular a receber ornamentação em sua superfície externa (Figura 101).

3.2.7.2. Esplenial

Em *Mariliasuchus*, o esplenial é constituído por uma fina lâmina que se insere medialmente na mandíbula próximo à sínfise mandibular, participando da porção mais

posterior da sínfise (Figura 94). Ele se projeta anteriormente sobre o dentário, assumindo uma forma triangular em vista dorsal do crânio. Posteriormente, ele lança um processo que toca dorsalmente o surangular (Figura 94) e ventralmente o angular (Figura 100). Em UFRJ-DG 106-R o processo posterior do esplenial é ainda mais alongado, chegando a tocar a porção mais anterior do articular (Figura 94D). A porção posterodorsal do esplenial contribui com a parede medial dos últimos alvéolos mandibulares, num número exato que varia ontogeneticamente: em UFRJ-DG 115-R, o indivíduo mais juvenil de *M. amarali* estudado no presente trabalho, o esplenial forma a parede medial dos últimos cinco alvéolos, enquanto que em MZSP-PV 50 ele forma a parede medial dos últimos três alvéolos (com uma leve participação num quarto alvéolo). Na maior parte dos espécimes, o esplenial participa de quatro alvéolos mandibulares. Essa observação mostra que, durante a ontogenia de *Mariliasuchus*, o esplenial sofre não apenas uma mudança em sua rotação e posicionamento relativo (já discutido no item anterior), mas também sofre um recuo anteroposterior em seu comprimento, com um avanço posterior da região medial do dentário. MZSP-PV 760 e UFRJ-DG 56-R apresentam a mandíbula ainda associada ao crânio, impedindo a análise dessa condição nestes espécimes.

O esplenial de *Caiman* é menos exposto dorsal ou ventralmente na região sinfiseal, mas é um elemento relativamente muito mais alongado do que o observado em *M. amarali* (Figura 95). Ele não sofre a rotação ventral que ocorre no táxon fóssil, mas segue a mesma tendência ontogenética de menor participação nas bordas mediais dos últimos alvéolos mandibulares: em indivíduos juvenis ele chega a participar dos últimos 7 a 8 alvéolos, enquanto que em indivíduos mais avançados ontogeneticamente apenas 5 ou 6 alvéolos possuem participação medial do esplenial.

3.2.7.3. Surangular

O surangular lança dois processos sobre o dentário: um menor, anterolateralmente localizado, imediatamente dorsal à fenestra mandibular (Figuras 94, 97) e outro maior, anteromedialmente localizado, que se projeta anteriormente sobre o surangular e chega a participar da borda de pelo menos o último alvéolo mandibular (Figura 94). Esse processo anteromedial, mais alongado, sofre variação ontogenética relacionada à sua extensão: em estágios menos desenvolvidos, como UFRJ-DG 115-R e MN 6298-V, o processo anteromedial do surangular participa da borda dos dois últimos alvéolos mandibulares, enquanto que nos outros espécimes ele participa apenas da borda do último alvéolo. Existe,

ainda, variação intraespecífica relacionada à forma e tamanho do processo anteromedial do surangular, e essa variação é visível principalmente em vista lateral da mandíbula (Figura 97). A presença dos dois processos anteriores do surangular tornam interdigitada a sutura entre este elemento e o dentário. Posteriormente, o surangular toca medialmente a borda lateral do articular, numa sutura que vai desde a porção mais anterior do articular até quase a porção mais posterior do processo retroarticular (Figura 93). Em MZSP-PV 760 o surangular não é visível dorsalmente pelo fato de que, neste espécime, o crânio ainda está associado à mandíbula. Em UFRJ-DG 56-R o surangular parece possuir uma curvatura muito maior do que nos outros espécimes de *Mariliасuchus*, mas a anatomia deste espécime (incluindo a morfologia do surangular) é mais detalhadamente discutida nos itens 3.6. e 4.4.

Em *Caiman* o surangular é um elemento bem menor em seu eixo anteroposterior do que em *Mariliасuchus* (Figura 95), apesar de ainda formar boa parte da parede dorsal da metade posterior da mandíbula. Uma mesma tendência ontogenética deste elemento em *M. amarali* é observada em *Caiman*: em estágios ontogenéticos mais juvenis o processo anteromedial do surangular participa de pelo menos dois alvéolos mandibulares mais posteriores, enquanto que em indivíduos mais velhos ele participa de apenas o último alvéolo. A região posterior do surangular também migra dorsalmente durante a ontogenia, devido à elevação acarretada pelo desenvolvimento diferenciado do angular (Figura 98, ver próximo item).

3.2.7.4. Angular

O angular lança um processo anteroventral na base da mandíbula, que se insere entre o dentário (lateralmente) e o esplenial (medialmente). Esse processo é visível apenas em vista ventral do crânio. A partir do contato triplo entre o angular, o surangular e o articular, a sutura do angular migra ventralmente para formar a porção mais posteroventral deste elemento e da mandíbula (Figura 100). O angular em *Mariliасuchus* é totalmente livre de ornamentação osteológica. Ontogeneticamente, a única mudança morfológica observada em relação ao angular foi um sutil aumento posterior de sua estrutura, com este elemento se tornando levemente maior em seu eixo anteroposterior, em vista lateral do crânio (Figura 97), durante o desenvolvimento de *M. amarali*. MZSP-PV 760 apresenta apenas uma pequena variação do angular, em sua porção posterior, que é mais recurvada posteroventralmente por obliteração do surangular (Figura 21). UFRJ-DG 56-R não apresenta a região posterior da mandíbula preservada.

Em *Caiman* o angular é extensamente ornamentado em sua superfície ventral (Figura 101), ao contrário de *Mariliasuchus* onde ele é liso. O grau de ornamentação, assim como o do dentário, também sofre variação ontogenética, sendo menos ornamentado em indivíduos mais jovens e mais ornamentado em indivíduos mais velhos. Outra variação ontogenética observada no táxon atual que não ocorre no táxon fóssil é o aumento da curvatura posterior do angular, que se torna dorsalmente orientada durante a ontogenia (Figura 98) para acompanhar a migração dorsal de toda a região posterior do crânio durante o desenvolvimento (Figura 89). Essa curvatura eleva dorsalmente a articulação da mandíbula.

3.2.7.5. Articular

O articular é exposto principalmente em vista dorsal da mandíbula (Figura 94), e é o elemento responsável pela articulação da mandíbula com o quadrado. Ele fica localizado na parede medial da porção posterior de cada ramo mandibular, tocando apenas outros dois elementos: o surangular (anterodorsalmente) e o angular (anteroventralmente). Posterior à região de articulação entre o articular e o quadrado, um curto e robusto processo retroarticular se expande posteriormente para “fora” da mandíbula. A região de articulação com o côndilo mandibular do quadrado é levemente convexa e lisa, sem a presença de uma característica crista longitudinal anterior que mantém a mandíbula numa posição fixa e não permite movimentação anteroposterior em formas modernas (Figura 95). Durante o desenvolvimento ontogenético de *M. amarali* é possível observar uma significativa expansão do articular, tanto em relação ao seu processo anterior (Figura 94) como em relação à expansão medial de sua superfície de articulação, visível principalmente ao analisar as mandíbulas dos diferentes espécimes em vista ventral (Figura 100). Essas mudanças fornecem uma área de articulação mandibular gradativamente maior durante o desenvolvimento ontogenético do táxon.

Em *Caiman*, o articular é significativamente diferente do mesmo elemento observado em *Mariliasuchus*. Há uma crista longitudinal que torna côncava a superfície de articulação mandibular (Figura 95), mantendo a mandíbula numa posição fixa durante a oclusão. A superfície de articulação também é bem menor relativamente do que no táxon fóssil. Uma trajetória ontogenética que não é observada em *M. amarali* e que ocorre em *Caiman* é a expansão do processo retroarticular, que no táxon atual aumenta significativamente tanto sua dimensão anteroposterior como sua dimensão lateromedial (Figura 95). Esse aumento relativo na área do processo retroarticular pode estar relacionado a um aumento da massa muscular

associada a essa região durante a ontogenia de *Caiman*. Outra diferença é que a expansão da superfície de articulação observada em *Mariliasuchus* não ocorre no táxon atual.

3.2.8. Dentição

A morfologia dentária em *Mariliasuchus* é caracterizada por um acentuado grau de heterodontia, tendo pelo menos três distintos morfótipos dentários já reconhecidos na literatura (Carvalho & Bertini, 1999; Vasconcellos & Carvalho, 2005; Andrade & Bertini, 2008b; Osi, 2013). As arcadas superior e inferior apresentam nove dentes de cada lado, dezoito considerando toda a arcada e vinte e seis considerando o número total de dentes no indivíduo.

Existe na literatura uma falta de consenso acerca do número exato de dentes presentes na pré-maxila e na maxila em *Mariliasuchus amarali*. Carvalho & Bertini (1999), na descrição original do táxon, noticiam a presença de três dentes pré-maxilares e seis dentes maxilares, o mesmo número observado em Vasconcellos & Carvalho (2005). Zaher *et al.* (2006) redescrevem o táxon *M. amarali*, pontuando a ocorrência de quatro dentes pré-maxilares e cinco dentes maxilares. Nobre *et al.* (2007a) discordam da interpretação presente em Zaher *et al.* (2006), afirmando que ocorrem apenas três dentes na pré-maxila. A análise do presente trabalho, com a observação de todos os espécimes de *Mariliasuchus* disponíveis para estudo (com elementos cranianos e mandibulares preservados) mostrou que a interpretação correta é a de Zaher *et al.* (2006), com o número correto de dentes na arcada superior sendo igual a quatro dentes na pré-maxila e cinco dentes na maxila. Notou-se que essa confusão se dá pela morfologia da maxila, que se projeta anterolateralmente sobre a pré-maxila (Figura 88), causando a impressão que a sutura entre a pré-maxila e a maxila se encerra logo após o caniniforme hipertrofiado (que é o 3º elemento dentário da arcada superior). Entretanto, ao analisar a morfologia da região palatal dos diferentes espécimes (observando os crânios em vista ventral), é facilmente notada a presença de quatro dentes pré-maxilares, uma vez que a sutura entre a maxila e a pré-maxila se estende posteromedialmente para “englobar” o quarto alvéolo pré-maxilar (Figura 85).

Os morfótipos dentários incisiforme, caniniforme e molariforme já são conhecidos na literatura (Vasconcellos & Carvalho, 2005; Andrade & Bertini, 2008c), e aqui acrescenta-se um novo morfótipo dentário para o táxon, também se valendo de nomenclatura semelhante à

existente para mamíferos: **pré-molariforme**. Este morfótipo está presente com dois elementos individuais na arcada superior, um no último alvéolo da pré-maxila e outro no primeiro alvéolo da maxila (Figura 103), posicionando-se entre o caniniforme hipertrofiado e o primeiro molariforme da série dentária, e com dois elementos na mandíbula, situando-se entre o segundo incisiforme e o primeiro molariforme no dentário (Figura 104). Este morfótipo pode ser facilmente distinguido dos caniniformes por possuir um formato cônico com a porção apical mais recurvada posteroventralmente (nos elementos da arcada superior) ou posterodorsalmente (nos elementos da arcada inferior), além de estrias longitudinais menos evidentes que o caniniforme, e pode ser distinguido também dos molariformes por apresentar tubérculos de esmalte ornamentando a coroa muito menos evidentes e também um macrodesgaste do esmalte essencialmente apical (semelhante ao observado no caniniforme hipertrofiado), ao invés do característico desgaste apicolateral com orientação anteroposterior.

Ao longo de seu desenvolvimento ontogenético, é possível observar que a dentição de *Mariliasuchus amarali* adquire uma compleição cada vez mais robusta e reforçada. A camada de esmalte envolvendo a coroa dentária se torna cada vez mais espessa e, conseqüentemente, os elementos dentários passam a se tornar cada vez mais escurecidos em sua coloração (Figura 102). A ornamentação da coroa também aumenta progressivamente durante o desenvolvimento ontogenético do animal, apresentando poucas estrias e protuberâncias em estágios iniciais e com um padrão altamente ornamentado, com diversos tubérculos (principalmente nos molariformes) em estágios ontogenéticos mais avançados. Um padrão que é observado em todos os estágios ontogenéticos em *Mariliasuchus* é a presença de diversas estrias longitudinais ornamentando o esmalte dentário. Essas estrias seguem uma orientação apical-basal e estão presentes em todos os elementos dentários. A macromorfologia da coroa dentária se preserva ao longo de todo o desenvolvimento ontogenético do táxon, com os elementos dentários aumentando sua robustez geral e espessamento do esmalte, mas mantendo o mesmo formato básico. O elemento dentário que mais se diferencia durante o crescimento de *Mariliasuchus* é o caniniforme hipertrofiado da arcada superior, que fica proporcionalmente maior, em relação aos outros dentes, durante o desenvolvimento ontogenético (Figura 102).

3.2.9. Variação intraespecífica da anatomia em *Mariliasuchus amarali*

Durante a análise qualitativa das mudanças ontogenéticas sofridas por *M. amarali* ao longo de seu desenvolvimento foi notada a presença de uma série de características que

sofrem variação intraespecífica nos diferentes espécimes estudados. As principais destas características serão listadas abaixo com o intuito de destacar quais mudanças morfológicas não estão relacionadas a fatores ontogenéticos e/ou filogenéticos, estando presentes em mais de uma condição possível dentro do mesmo táxon.

Mariliasuchus e *Caiman* possuem uma tendência ontogenética de aumento no grau de ornamentação craniana (superfície dorsal, Figuras 81 e 83) e mandibular (superfície ventral, Figuras 99 e 101). Entretanto, no táxon fóssil, é possível notar que alguns indivíduos adultos apresentam notavelmente um grau de ornamentação relativamente menor do que outros. MZSP-PV 50 (Figura 81F) e URC-R 67 (Figura 81C) apresentam uma superfície craniana e mandibular muito menos ornamentada do que espécimes como MZSP-PV 50 (Figura 81D) e UFRJ-DG 106-R (Figura 81E). Os espécimes MZSP-PV 50 e URC-R 67 compartilham, ainda, características únicas entre si (considerando espécimes mais desenvolvidos ontogeneticamente) como uma maior constrição da parede dorsal do parietal (Figura 81), na região entre as fenestras supratemporais, e uma maior convexidade da parede posterior do esquamosal (Figura 87), demonstrando que estes indivíduos podem compartilhar algum tipo de dimorfismo intraespecífico entre si que não está presente em outros espécimes.

Um elemento ósseo que sofre uma relativamente alta variação intraespecífica em sua morfologia é o nasal (Figura 83). Em alguns espécimes o nasal possui um maior alargamento posterior, na região próxima ao contato entre este elemento com o lacrimal e a maxila, como em MZSP-PV 51 e UFRJ-DG 106-R (Figura 82D, E), formando um tipo de processo que avança sobre a maxila, enquanto que em outros espécimes a parede posterior do nasal é mais reta, como em MN 6298-V e MZSP-PV 50 (Figura 82B, F). A sutura entre o nasal e o frontal também sofre certa variação intraespecífica, sendo mais interdigitada em espécimes como MN 6298-V, MZSP-PV 51 e MZSP-PV 50 (Figura 82B, D, F) e mais “lisa” em espécimes como UFRJ-DG 50-R, URC-R 67 e UFRJ-DG 106-R (Figura 82A, C, E). Em UFRJ-DG 50-R e UFRJ-DG 106-R o frontal, ainda, forma um tipo de processo anterior convexo que avança sobre o nasal, distinguindo-se do padrão orientado transversalmente observado na sutura entre esses elementos nos outros espécimes (Figura 82A, E).

Apesar do lacrimal ser um elemento pouco visível em alguns espécimes, foi possível notar também variação intraespecífica neste elemento. Em alguns indivíduos, como URC-R 67 e MZSP-PV 51, a projeção posteroventral do lacrimal avança até contactar sutilmente a porção anterior do jugal (Figura 88C, D), enquanto que nos outros indivíduos essa projeção se encerra antes de tocar o jugal (Figura 88).

Os molariformes em *Mariliasuchus* são invariavelmente os elementos mais robustos da dentição no táxon, mas também sofrem certa variação. Frequentemente os molariformes mais robustos são o 2º ou 3º na maxila, mas em MZSP-PV 50 o 1º molariforme é o elemento mais robusto (Figura 84F). Na mandíbula, o 2º e o 4º molariformes são normalmente os elementos mais robustos, mas em MN 6298-V e UFRJ-DG 106R o 3º molariforme é mais alargado (Figura 93B, D). Em MZSP-PV 50, ainda, o 2º pré-molariforme é mais robusto (maior diâmetro e menor curvatura do ápice) do que o observado em outros espécimes (Figura 84F), lembrando a morfologia de um molariforme rudimentar.

Em vista ventral do crânio é possível observar outra variação intraespecífica, relacionada ao alinhamento entre o *foramen intertimpanicum* e o *foramen* de Eustáquio de cada lado do crânio. Em MN 6298-V os três *foramina* estão alinhados paralelamente entre si e transversais em relação ao eixo sagital do crânio (Figura 85A). Já em MZSP-PV 51 o *foramen intertimpanicum* está alocado mais posteriormente em relação aos *foramina* de Eustáquio (Figura 85C), enquanto que em UFRJ-DG 106-R e MZSP-PV 50 ele está situado mais anteriormente em relação aos outros *foramina* (Figura 85E, F).

3.3. Morfometria linear dos espécimes

Foram tomadas 19 medidas totais em todos os espécimes estudados (a lista completa está descrita no Anexo I). Duas delas são medidas utilizadas como base para a análise das outras variáveis: a medida 01, que é o comprimento máximo do crânio, e a medida 15, que é o comprimento máximo da mandíbula. Por isso, estas medições não serão avaliadas individualmente quanto à suas trajetórias ontogenéticas. Todas as outras foram classificadas de acordo com três comportamentos ontogenéticos possíveis: A) Medidas isométricas, que mantêm a mesma proporção de tamanho durante o desenvolvimento de *Mariliasuchus*; B) Medidas com alometria positiva, que ficam proporcionalmente maiores durante o desenvolvimento; e C) Medidas com alometria negativa, que ficam proporcionalmente menores com o desenvolvimento. Uma linha de isometria hipotética (utilizando as mesmas coordenadas nos eixos x e y e mantendo necessariamente a mesma proporção de crescimento) foi inserida para facilitar a observação das trajetórias ontogenéticas das diferentes medidas. As medições encontram-se descritas abaixo de acordo com a categoria de alometria em que se encaixam.

3.3.1. Medidas isométricas

Seis medidas distintas foram classificadas como isométricas na presente análise (Figura 105). São elas: 02 (altura máxima do crânio); 05 (comprimento máximo da porção posterior do crânio); 09 (largura máxima do rostro na região nasal); 14 (comprimento máximo da fenestra suborbital); 16 (comprimento máximo do processo retroarticular); e 17 (largura máxima do processo retroarticular). As medidas 02, 05, 09 e 16 apresentam um comportamento ontogenético que é virtualmente idêntico tanto em relação à isometria quanto em relação aos táxons de *Caiman* e, portanto, não serão discutidas em detalhes.

O comprimento máximo da fenestra suborbital em *Mariliasuchus* (medida 14) apresenta isometria, mas seu comportamento ontogenético é sutilmente distinto daquele observado em *Caiman*. Os pontos relacionados ao táxon fóssil estão deslocados à direita no gráfico (Figura 105D), significando que indivíduos maiores de *M. amarali* possuem um tamanho de fenestra suborbital proporcionalmente menor do que em *Caiman*. Esta observação pode ser notada pelo fato dos pontos referentes aos indivíduos de *Mariliasuchus* estarem deslocados no eixo y em relação aos pontos referentes a *Caiman*. No gráfico, indivíduos de *Caiman* situados no mesmo ponto do eixo x que indivíduos de *Mariliasuchus* (isto é, com o mesmo tamanho total) apresentam um maior valor no eixo y, mostrando que a fenestra suborbital é proporcionalmente maior no táxon atual. Isso se deve ao fato de *Caiman* apresentar uma maior longirostrinidade do que *Mariliasuchus*, com a fenestra suborbital participando do aumento relativo do comprimento total do rostro.

Já a medida 17 (largura máxima do processo retroarticular) apresenta um comportamento ontogenético oposto ao observado na medida 14. No gráfico (Figura 105F), é possível observar que os dados referentes à *Mariliasuchus* estão deslocados para o lado esquerdo dos dados de *Caiman*, mostrando que animais menores do táxon fóssil possuem uma largura do processo retroarticular que se assemelha mais à dimensão desta estrutura observada em animais maiores de *Caiman*. Esses resultados confirmam a observação visual de que *Mariliasuchus* possui um processo retroarticular relativamente mais largo e robusto do que o observado em *Caiman*.

3.3.2. Medidas com alometria positiva

Também seis medidas foram classificadas como alométricas positivas durante o desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus*: 03 (largura máxima do crânio); 04 (comprimento máximo do rostro); 08 (largura máxima do crânio nos exoccipitais); 11 (altura

máxima do *foramen magnum*); 13 (comprimento máximo da fenestra infratemporal); 19 (comprimento máximo da fenestra mandibular).

O crânio fica proporcionalmente mais largo ao longo do desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus*, tanto ao analisar a medida 03 (Figura 106A) quanto ao analisar a medida 08 (Figura 106C). Tais resultados demonstram que *M. amarali* adquire um crânio gradativamente mais amplo e robusto durante sua ontogenia, enquanto que *Caiman* mantém aproximadamente a mesma proporção de largura craniana durante seu desenvolvimento.

Em relação ao comprimento do rostro (medida 04), ambos *Caiman* e *Mariliasuchus* apresentam alometria positiva (Figura 106B) durante seu desenvolvimento. Embora o táxon atual apresente um rostro notavelmente mais alongado do que o táxon fóssil, é importante observar que *M. amarali* também sofre um alongamento proporcional de sua porção rostral durante a ontogenia. *Mariliasuchus* possui uma trajetória ontogenética do comprimento rostral que se “encaixa” sobre a trajetória ontogenética do rostro em *Caiman* (Figura 106B), com os dados se sobrepondo nos dois táxons, e é interessante notar que indivíduos adultos do táxon fóssil se assemelham em proporção do rostro a indivíduos jovens e/ou subadultos de *Caiman*.

Uma das medidas que apresentou uma forte tendência alométrica positiva em *M. amarali* foi a medida 11 (altura máxima do *foramen magnum*). No gráfico (Figura 106D) é possível observar que *Caiman* apresenta uma sutil alometria negativa nesta medição, enquanto que *Mariliasuchus* apresenta uma significativa alometria positiva, contrastando enormemente com o padrão do táxon fóssil. Entretanto, tal resultado é desconsiderado na presente análise, uma vez que diversos espécimes do táxon fóssil apresentam a região occipital bastante danificada e deformada por processos tafonômicos (Figura 90). Essa deformação afeta enormemente a forma e o tamanho do *foramen magnum*, que é uma pequena abertura na região occipital, ao quebrar suas paredes e colapsar sua estrutura. Devido a este fato, as medições realizadas nesta estrutura não são plenamente confiáveis e, portanto, são aqui desconsideradas.

A fenestra infratemporal fica levemente maior durante o desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus amarali* (Figura 106E). Através da análise da medida número 13, foi observada uma trajetória ontogenética distinta entre esta estrutura nos dois táxons analisados. *Mariliasuchus* apresenta uma sutil alometria positiva na região, enquanto que *Caiman* apresenta uma sutil alometria negativa no mesmo local. A ontogenia da fenestra

mandibular (medida 19) parece se comportar de maneira semelhante à ontogenia da fenestra infratemporal (Figura 106F) em *M. amarali*. Enquanto que *Caiman* apresenta isometria em relação ao desenvolvimento desta fenestra durante sua ontogenia, *Mariliasuchus* apresenta uma leve tendência alométrica positiva para a região. As diferenças observadas na ontogenia destas fenestras podem indicar um maior uso da musculatura adutora da mandíbula no táxon fóssil em relação ao táxon atual.

O espécime MZSP-PV 760 apresenta um interessante comportamento morfométrico, ora se alocando nas trajetórias ontogenéticas de *Mariliasuchus* e ora se alocando nas trajetórias ontogenéticas de *Caiman*. Nas medidas 11 e 13, o pequeno crocodilomorfo parece se comportar de maneira mais próxima a um *Caiman* juvenil (Figura 106D, E), enquanto que na medida 19 ele claramente se posiciona mais próximo à trajetória ontogenética de *Caiman* (Figura 106F). Obviamente, o espécime é filogeneticamente mais próximo de *Mariliasuchus* do que de *Caiman*, mas os resultados morfométricos obtidos reforçam a hipótese de que MZSP-PV 760 pertence a um outro táxon fóssil que não *Mariliasuchus*.

3.3.3. Medidas com alometria negativa

Cinco medidas apresentaram alometria negativa durante o desenvolvimento ontogenético de *M. amarali*: 06 (comprimento máximo da órbita); 07 (constricção interorbital); 10 (largura máxima do *foramen magnum*); 12 (comprimento máximo da fenestra supratemporal); 18 (comprimento máximo da sínfise mandibular).

A alometria negativa do comprimento máximo da órbita (medida 06) era um padrão esperado para os dois táxons, uma vez que a diminuição da órbita ao longo da ontogenia é uma tendência entre os animais. No gráfico (Figura 107A), é possível observar que tanto *Mariliasuchus* como *Caiman* possuem trajetórias ontogenéticas bastante similares relacionadas a esta medida. Já em relação à constricção interorbital (medida 07) há uma diferença entre os táxons: *Mariliasuchus* apresenta uma sutil alometria negativa em relação ao desenvolvimento ontogenético desta região, enquanto que *Caiman*, de maneira oposta, apresenta uma sutil alometria positiva desta medida (Figura 107B).

O comprimento máximo, em largura, do *foramen magnum* nos dois táxons apresenta uma idêntica trajetória ontogenética (Figura 107C). Tanto *Mariliasuchus* como *Caiman* apresentam alometria negativa da medida de número 10.

A trajetória ontogenética da fenestra supratemporal (medida 12) tem um interessante comportamento morfométrico. Mesmo com a observação da manutenção de uma fenestra

supratemporal de grandes proporções durante toda a ontogenia de *M. amarali* (ver item 3.2.1.3.), foi notado que esta fenestra apresenta uma sutil alometria negativa (que beira a isometria) no táxon fóssil. Entretanto, ao comparar a trajetória ontogenética desta fenestra com a observada em *Caiman*, fica claro que a alometria negativa apresentada pelo táxon atual é extremamente mais evidente do que a observada no táxon fóssil (Figura 107D). No gráfico, notam-se ainda alguns pontos alocados totalmente fora da linha de tendência ontogenética (indicada em 107D pela seta roxa). Estes pertencem a indivíduos de *Caiman* que possuem uma fenestra supratemporal extremamente reduzida em sua anatomia, com tendência ao fechamento desta estrutura, principalmente relacionados à *C. latirostris*. Os pontos que estão posicionados bem em cima do eixo x se referem a indivíduos onde a fenestra supratemporal se fecha completamente, que são alguns *C. latirostris* observados no jacarezário da UNESP de Rio Claro.

Por fim, o comprimento da sínfise mandibular (medida 18) apresenta uma tendência de alometria negativa em *M. amarali*, enquanto que em *Caiman* a tendência é isométrica (Figura 107E). Entretanto, é importante notar que o conjunto de dados desta medida para *Mariliassuchus* está alocado, no gráfico, do lado esquerdo do mesmo conjunto de dados para *Caiman*, mostrando que a sínfise mandibular é proporcionalmente maior no táxon fóssil do que no táxon atual.

Da mesma maneira que nas medidas que apresentam alometria positiva, discutidas no item prévio, as medidas que apresentam alometria negativa mostram um interessante comportamento morfométrico para o espécime MZSP-PV 760. Em relação à constrição interorbital, este espécime claramente se comporta de maneira mais próxima à tendência ontogenética de *Mariliassuchus* (Figura 107B), enquanto que no comprimento da fenestra supratemporal ele se comporta como um indivíduo juvenil de *Caiman* (Figura 107D). O comportamento como um indivíduo juvenil de *Caiman* relacionado ao tamanho da fenestra supratemporal em MZSP-PV 760 se dá pelo fato de que esta estrutura, no espécime fóssil, é muito mais semelhante à observada em indivíduos juvenis de *Caiman* do que em indivíduos juvenis de *Mariliassuchus* (Figura 19). Curiosamente, em relação à sínfise mandibular MZSP-PV 760 parece não se adequar a nenhuma das trajetórias ontogenéticas, nem de *Caiman* nem de *Mariliassuchus*, mostrando que o morfoespaço ocupado por esta estrutura parece único neste espécime (Figura 107E).

3.4. Morfometria geométrica dos espécimes

Foram obtidos gráficos de regressão linear e *wireframes* de transformação ontogenética para cada conjunto de dados. Os gráficos de regressão linear mostram no eixo “x” a variação de tamanho dos espécimes, obtida através do log do tamanho do centroide (quanto mais para a direita, maior são os espécimes), e no eixo “y” a variação de forma nos indivíduos (pontos na parte de baixo do gráfico indicam espécimes com forma juvenil, enquanto que pontos na parte de cima indicam espécimes com forma adulta). Já os *wireframes* de transformação mostram a deformação sofrida por aquela região anatômica durante a ontogenia, e mostram a migração dos marcos anatômicos durante o desenvolvimento dos diferentes táxons. Nestes gráficos, as linhas de cor azul clara representam a forma de indivíduos juvenis, enquanto que as linhas de cor azul escura representam a forma de indivíduos adultos. Cada conjunto de dados terá seu gráfico de regressão linear e seus gráficos de deformação ontogenética descritos abaixo. Em algumas análises, *Mariliasuchus* apresenta um gráfico de transformação ontogenética bastante deformado, e isso ocorre principalmente por falta de espécimes para compor adequadamente a análise e por deformações tafonômicas nos fósseis.

3.4.1. Análise em vista dorsal do crânio

3.4.1.1. Conjunto de dados: rostro

De uma maneira geral, *Mariliasuchus amarali* apresenta um rostro em vista dorsal que se assemelha ao rostro de um *Caiman* juvenil. Tal observação pode ser feita ao analisar o gráfico de regressão linear (Figura 108B) deste conjunto de dados. No gráfico, é possível notar que os espécimes de *Mariliasuchus* ocupam uma região no eixo y que é bem inferior à ocupada por indivíduos de *Caiman*. Assim, espécimes do crocodilo atual que possuem o mesmo tamanho que os espécimes de *Mariliasuchus* (ou seja, que estão localizados na mesma região do eixo x) possuem uma forma do rostro bastante modificada (bem acima no eixo y). Das três espécies de *Caiman*, *C. latirostris* parece ocupar um morfoespaço mais semelhante à *M. amarali* do que *C. crocodilus* e *C. yacare* (que são mais elevadas no eixo y do que *C. latirostris*). Dois espécimes de *Mariliasuchus* parecem estar deslocados morfometricamente da trajetória ontogenética observada no táxon, estando aparentemente mais alocados na trajetória ontogenética de *Caiman* (Figura 108B). Estes espécimes são UFRJ-DG 50-R e MZSP-PV 813, animais cujas suturas não são muito visíveis. Erros na colocação dos marcos

anatômicos devido à falta de visibilidade das suturas provavelmente são as razões para estes espécimes apresentarem este comportamento morfométrico. O espécime MZSP-PV 760 se aloca exatamente onde seria esperado para um crocodilomorfo juvenil: no canto inferior esquerdo do gráfico. Sua trajetória ontogenética parece se conectar mais com a observada em *M. amarali* do que a de *Caiman*.

Mariliasuchus apresenta um rostro mais largo e robusto do que o observado em *C. crocodilus* e *C. yacare* (Figura 109). Entretanto, *C. latirostris* apresenta um rostro tão largo e robusto como o do táxon fóssil. Em *Mariliasuchus* é possível observar que o alongamento do rostro ocorre principalmente pela ampliação do nasal (onde os marcos anatômicos 2 e 3 se distanciam durante a ontogenia), enquanto que a maxila é o elemento que mais reduz seu tamanho proporcional durante a ontogenia (observar a aproximação entre os marcos 4 e 8 e os marcos 5 e 6), sendo obliterada principalmente pelo avanço anterior do jugal (migração anterior do marco 8). Em *Caiman* é notável observar que *C. latirostris* praticamente mantém a mesma proporção do rostro durante sua ontogenia, se mantendo com um rostro robusto e com uma leve diminuição da maxila assim como ocorre em *Mariliasuchus*, enquanto que *C. crocodilus* e *C. yacare* apresentam trajetórias ontogenéticas que diferem do táxon fóssil, ficando com um rostro cada vez menos largo e proporcionalmente mais alongado, com ampliação da participação da maxila observada principalmente em *C. crocodilus* (Figura 109).

3.4.1.2. Conjunto de dados: pós-rostro

Infelizmente apenas três espécimes de *Mariliasuchus* puderam ser utilizados para marcação indubitável dos marcos anatômicos deste conjunto de dados. Grande parte dos espécimes fósseis encontra-se com a região pós-orbital bastante danificada por processos tafonômicos. O que é interessante notar é que a variação morfológica e a trajetória ontogenética do pós-rostro são muito mais semelhantes entre *Mariliasuchus* e *Caiman* do que são estes mesmos itens do conjunto rostro (Figura 110). Uma importante tendência ontogenética em *Caiman* pode ser observada ao analisar a regressão linear do conjunto pós-rostral do crânio. Enquanto que o rostro parece ter uma rápida mudança anatômica, variando morfológicamente principalmente nos primeiros estágios de desenvolvimento e depois mantendo uma forma aproximadamente semelhante em indivíduos adultos (Figura 108, observar a variação dos pontos ao longo do eixo y), o pós-rostro possui uma variação de forma contínua ao longo da ontogenia (Figura 110, observar a variação dos pontos ao longo do eixo y), continuando sua mudança de forma mesmo depois da vida adulta.

O gráfico de transformação ontogenética do conjunto pós-rostro de *Mariliasuchus* ficou bastante deformado (Figura 111). Isso ocorre porque puderam ser utilizados apenas três espécimes neste conjunto de dados, e o indivíduo mais juvenil, ainda, foi MN 6298-V, um espécie que sofreu uma forte compressão lateral durante sua preservação. Portanto, as considerações sobre a transformação de forma sofrida por *M. amarali* durante sua ontogenia serão apenas generalizadas. É possível notar, basicamente, um aumento na largura do pós-rostro e uma sutil diminuição em seu comprimento. Esta mesma tendência é observada nas três espécies de *Caiman*, onde é possível notar que o alargamento do pós-rostro ocorre principalmente por expansão lateral do jugal e do quadradojugal (observar distanciamento do marco anatômico 11 na Figura 111), enquanto que a diminuição do comprimento da região ocorre por um recuo proporcional do parietal e do supraoccipital (encurtamento dos marcos 1 e 2). Outra tendência ontogenética compartilhada pelos quatro táxons é a diminuição relativa da fenestra supratemporal. Embora *Mariliasuchus* mantenha uma fenestra grande e comprida anteroposteriormente, *Caiman* possui uma forte redução do volume total da fenestra onde, nos casos mais extremos (em *C. latirostris*), há o total fechamento desta fenestra (Figura 111).

3.4.2. Análise em vista ventral do crânio

3.4.2.1. Conjunto de dados: pré-coana

A ontogenia da porção ventral do rostrum sofre menos modificação morfológica do que a ontogenia da porção dorsal do rostrum. Esse fato pode ser constatado ao observar a baixa variação, ao longo do eixo y, no gráfico de regressão linear deste conjunto de dados (Figura 112B). A baixa amostragem de espécimes de *Mariliasuchus* afeta a análise adequada de sua mudança de forma, mas é possível notar que o táxon fóssil ocupa um morfoespaço bastante distinto do táxon atual neste conjunto de dados, semelhante ao observado na análise em vista dorsal do rostrum (Figura 108B). Também coincidentemente com a análise em vista dorsal do rostrum, o estudo morfométrico da região pré-coana mostra que o táxon atual que ocupa um morfoespaço mais semelhante com *M. amarali* é *C. latirostris*, com *C. crocodilus* e *C. yacare* estando deslocados mais acima do eixo y. Assim como nos outros gráficos de regressão linear, é possível notar que as três espécies de *Caiman* iniciam suas trajetórias ontogenéticas em morfoespaços próximos entre si, mas vão se distanciando conforme a ontogenia avança (Figura 112B).

Os gráficos de transformação ontogenética (Figura 113) mostram que *Mariliasuchus* possui um alargamento lateromedial da região ventral do rostró (distanciamento entre os marcos 9 e 6) durante seu desenvolvimento. Este mesmo alargamento é notado em *C. latirostris*, mas não em *C. crocodilus* ou *C. yacare*. A fenestra suborbital também sofre distintas trajetórias ontogenéticas nos quatro táxons estudados: em *M. amarali* ela parece manter a mesma proporção durante a ontogenia, enquanto que em *C. latirostris* e *C. crocodilus* ela sofre uma sutil diminuição de seu volume e em *C. yacare* ela sofre uma considerável redução de tamanho (Figura 113). A série dentária se mantém proporcionalmente do mesmo tamanho em todos os táxons estudados.

3.4.2.2. Conjunto de dados: pós-coana

Assim como a região pós-rostral em vista dorsal, a região pós-coana em vista ventral apresentou um desenvolvimento ontogenético contínuo e prolongado durante a vida adulta (Figura 114B). As trajetórias ontogenéticas entre *Mariliasuchus* e *Caiman* também são semelhantes neste conjunto de dados, mas o morfoespaço ocupado pelos indivíduos do táxon fóssil é bem distinto do ocupado pelos indivíduos do táxon atual. A região da pós-coana de indivíduos adultos de *Mariliasuchus* se aproxima morfometricamente dessa mesma região em indivíduos juvenis de *Caiman* (Figura 114B, notar a variação dos pontos ao longo do eixo y). Tal fato pode estar relacionado principalmente devido à migração posterior da coana (Figura 115), que ocorre fortemente no táxon atual (o marco 3 de indivíduos adultos migra aproximadamente até a posição do marco 4 em indivíduo juvenil; ver também a descrição qualitativa da coana no item 3.2.1.7.) mas apenas sutilmente no táxon fóssil.

De uma maneira geral, essa região sofre um encurtamento anteroposterior e um alargamento lateromedial durante sua ontogenia (Figura 115). Entretanto, é importante notar que a mudança brusca sofrida por *Mariliasuchus* visível em seu gráfico de deformação certamente é afetada pela baixa amostragem e pela deformação tafonômica nos diferentes espécimes. Em *Caiman*, é possível observar a migração posterior da coana principalmente ao analisar a migração dos marcos anatômicos 3 e 4, que avançam posteriormente durante a ontogenia, e a aproximação entre os marcos 4 e 12, que quase colapsam em *C. latirostris* e *C. yacare*. O marco 12 se refere ao *foramen intertympanicum*, que basicamente mantém sua posição ao longo do desenvolvimento, mas o avanço do posterior pterigóide (discutido no item 3.2.1.7.) vai “carregando” a coana para uma posição mais caudal, aproximando enormemente estes dois pontos. Outro ponto que evidencia bem o desenvolvimento

alométrico positivo do pterigóide é o marco 5, que avança posterolateralmente tanto em *Caiman* como em *Mariliasuchus* (Figura 115). O côndilo mandibular do quadrado, responsável pela articulação entre o crânio e a mandíbula, também avança lateralmente durante a ontogenia (marcos 7 e 8).

3.4.3. Análise em vista lateral do crânio

3.4.3.1. Conjunto de dados: rostro

A análise do rostro em vista lateral do crânio pôde ser realizada com uma amostragem mais adequada de espécimes de *Mariliasuchus* devido à maior preservação desta estrutura nos diferentes espécimes. Em vista lateral, o rostro de *M. amarali* apresenta um comportamento morfométrico que se assemelha com o comportamento da mesma estrutura em vista dorsal do crânio, com os indivíduos adultos de *Mariliasuchus* apresentando uma forma de rostro que se parece com a forma desta estrutura em indivíduos juvenis de *Caiman* (Figura 116B). No táxon atual, o rostro apresenta uma rápida mudança de forma e depois parece estabilizar quanto a sua forma, aumentando apenas o tamanho, enquanto que no táxon fóssil esta estrutura continua se modificando mesmo nos indivíduos mais avançados ontogeneticamente. Novamente, *C. latirostris* ocupa um morfoespaço mais próximo de *Mariliasuchus* do que ocupam *C. crocodilus* e *C. yacare*. O espécime MZSP-PV 760, curiosamente, parece se encaixar mais na trajetória ontogenética de *Caiman* do que na de *Mariliasuchus* (Figura 116B), embora bem alocado no morfoespaço de um crocodilomorfo juvenil.

O gráfico de transformação ontogenética mostra que *M. amarali* sofre uma compressão dorsoventral do rostro durante sua ontogenia (Figura 117), embora tal transformação possa estar superestimada devido à presença de espécimes com deformação tafonômica. A tendência de encurtamento da maxila em vista dorsal do crânio (Figura 109) não é visível em vista lateral do crânio, mostrando que esse encurtamento pode ser uma impressão causada pelo avanço anterodorsal do jugal. Uma interessante tendência ontogenética observada em todos os Crocodyliformes estudados é a redução proporcional do frontal, observada na Figura 117 através do encurtamento da distância entre os marcos 5 e 6 (esta redução também foi descrita qualitativamente no item 3.2.4.1.). O nasal parece ser um dos principais elementos responsáveis por este encurtamento. Outro elemento que parece

sofrer redução durante a ontogenia é o pós-orbital, que sofre compressão dorsoventral durante o desenvolvimento (observar aproximação dos marcos 6 e 7), principalmente em *Caiman*.

3.4.3.2. Conjunto de dados: pós-rostro

Como em outros conjuntos de dados relacionados à caixa craniana, o pós-rostro em vista lateral do crânio apresenta trajetórias ontogenéticas semelhantes entre *Mariliasuchus* e *Caiman* (Figura 118B). Neste conjunto de dados, assim como no pós-rostro em vista dorsal do crânio (Figura 110), é possível notar uma contínua e gradual modificação de forma ao longo do desenvolvimento ontogenético dos crocodilomorfos (Figura 118), ao invés da rápida mudança seguida de um período de estabilidade do rostro (Figura 116). O espécime MZSP-PV 760 se aloca na base da trajetória ontogenética, junto com outros crocodilomorfos juvenis.

Diversas mudanças de forma podem ser observadas no gráfico de transformação ontogenética (Figura 119). A fenestra infratemporal mantém aproximadamente o mesmo tamanho relativo em *Mariliasuchus* (fica até sutilmente maior no táxon fóssil), mas sofre uma diminuição relativa nas três espécies de *Caiman* (que foi notada, também, através da análise em morfometria linear; ver item 3.3.2.). A asa do pterigóide se desenvolve em todos os táxons, onde é possível notar a migração ventral do marco 2. O côndilo mandibular do quadrado amplia sua área de articulação em *Mariliasuchus* (notar distanciamento entre os marcos 7 e 8), enquanto que em *Caiman* ele mantém basicamente a mesma área, mas é possível observar no táxon fóssil uma ampliação posteroventral do quadrado (Figura 119). Parece haver uma diminuição da cavidade auditiva externa em *M. amarali* que não é notada nos táxons atuais, mas tal observação pode estar comprometida pelo fato desta região estar frequentemente danificada nos espécimes fósseis. É possível notar uma ampliação anterior do jugal em todos os táxons estudados, através da observação da migração anterior do marco anatômico 1. O crânio também fica menos convexo durante a ontogenia de todos os táxons, e tal fato é notado pela migração ventral do marco 13 (Figura 119).

3.4.4. Análise em vista posterior do crânio

Seguindo a tendência de todos os conjuntos de dados ligados à caixa craniana, a ontogenia do crânio em vista posterior apresenta uma trajetória ontogenética gradual e contínua durante a vida dos quatro táxons analisados (Figura 120B). *Mariliasuchus*, *C. latirostris*, *C. crocodilus* e *C. yacare* apresentam trajetórias ontogenéticas deste conjunto de dados extremamente semelhantes entre si.

Observando a mudança ontogenética de forma é possível notar que o gráfico relacionado à *Mariliasuchus* ficou bastante distorcido (Figura 121). Isso provavelmente ocorreu devido à baixa amostragem que pôde ser utilizada neste conjunto de dados, além do fato do menor espécime utilizado nesta amostra ter sido MN 6298-V, que é um indivíduo bastante deformado nesta região devido à forte compressão lateral sofrida durante sua preservação (Figura 90), possuindo toda a região occipital muito mais alongada dorsoventralmente do que deveria ser. Portanto, as considerações morfológicas deste conjunto de dados serão realizadas apenas para os táxons atuais. Em relação à *Caiman*, é possível notar a migração dorsal do *foramen magnum* durante a ontogenia, principalmente nas espécies *C. crocodilus* e *C. yacare* (Figura 119). Além disso, o perfil dorsoventral da porção posterior do crânio parece se encurtar ao longo da ontogenia, principalmente pelo recuo do tamanho do supraoccipital (encurtamento da distância entre os marcos 1 e 2) e da migração dorsal do *foramen magnum*. Além disso, o côndilo mandibular do quadrado se amplia lateralmente (o marco 10 migra lateralmente durante a ontogenia), aumentando a largura do crânio.

3.4.5. Análise da mandíbula

3.4.5.1. Conjunto de dados: vista dorsal

A análise morfométrica da mandíbula em vista dorsal mostrou um interessante padrão que não foi observado em nenhum outro conjunto de dados: a forma da mandíbula de *M. amarali* em vista dorsal se assemelha à forma da mandíbula observada em indivíduos mais desenvolvidos de *Caiman* (Figura 122B), ao invés de lembrar a forma de indivíduos mais juvenis do táxon atual (como ocorre na análise do rostrum em vistas dorsal e lateral). Tal padrão deve ocorrer pelo fato de *Mariliasuchus* apresentar uma mandíbula de robusta compleição em sua anatomia. Outro dado importante é que a mandíbula, pelo menos em vista dorsal, demonstra ser uma estrutura de constante desenvolvimento ontogenético, assim como o pós-rostrum, durante toda a vida dos crocódilomorfos estudados.

O gráfico de transformação ontogenética (Figura 123) mostra que *Mariliasuchus* adquire gradualmente uma mandíbula mais larga e robusta durante seu desenvolvimento, embora essas mudanças também podem estar superestimadas pela baixa amostragem e pelo fato do espécime MN 6298-V ser o indivíduo mais juvenil presente na amostra. As três principais diferenças entre *M. amarali* e *Caiman* são a diminuição relativa da sínfise mandibular (aproximação dos marcos 1 e 2) durante a ontogenia do táxon fóssil, não

observada no táxon atual, o extenso avanço anterior do articular (migração anterior do marco 5), fornecendo uma maior superfície de articulação mandibular no táxon fóssil, e a ampliação lateromedial do processo retroarticular, que também só ocorre em *Mariliasuchus* e não em *Caiman*. Poucas mudanças podem ser notadas entre as espécies do táxon atual, as que mais chamam a atenção são a maior ampliação do processo retroarticular em *C. latirostris* e o maior “afinamento” lateromedial da mandíbula em *C. crocodilus* (observado pela migração medial dos marcos 3 e 4).

3.4.5.2. Conjunto de dados: vista lateral

O gráfico de regressão linear deste conjunto de dados mostrou uma alta dispersão dos indivíduos (Figura 124B), possivelmente ocasionada por alta variação intraespecífica na posição dos marcos anatômicos utilizados. De uma maneira geral, é possível notar uma tendência ontogenética contínua no desenvolvimento deste conjunto de dados, assim como o observado em vista dorsal da mandíbula. Também é possível observar que a forma da mandíbula em *Mariliasuchus* parece se assemelhar mais à forma da mandíbula vista em indivíduos mais desenvolvidos de *Caiman* (Figura 124), mas esta tendência é mais sutil do que a observada em vista dorsal da mandíbula (Figura 122).

O gráfico de transformação ontogenética ficou bastante deformado para *Mariliasuchus* (Figura 125), e mesmo após três tentativas de remarcação dos dados (foram criados três arquivos .tps distintos, marcada a escala e os marcos anatômicos novamente em cada um deles) o gráfico relacionado ao táxon fóssil continuava mostrando a mesma deformação. A baixa amostragem (apenas quatro indivíduos puderam ser utilizados neste conjunto de dados) parece ser a principal razão para a deformação artificial em alguns gráficos. Como o gráfico de transformação ontogenética não apresenta dados confiáveis para *M. amarali*, apenas os resultados referentes a *Caiman* serão discutidos. Em *C. latirostris*, por exemplo, é possível observar um aumento dorsoventral do perfil lateral da mandíbula (notar a migração dorsal do marco 3 e a migração ventral do marco 6), enquanto que *C. yacare* parece manter o mesmo tamanho deste perfil e *C. crocodilus* mostra uma leve diminuição desta estrutura (notar a migração dorsal do marco 6 neste táxon). A fenestra mandibular apresenta uma forma mais semelhante entre *C. latirostris* e *C. yacare* do que entre estas espécies e *C. crocodilus*, mas no primeiro táxon ela mantém aproximadamente o mesmo tamanho relativo durante a ontogenia, enquanto que no segundo ela sofre uma sutil diminuição de seu volume. Em *C. crocodilus* a fenestra mandibular também parece diminuir levemente de tamanho relativo.

3.4.5.3. Conjunto de dados: vista ventral

Este foi o conjunto de dados que menos sofreu alterações ontogenéticas durante o desenvolvimento dos crocodilomorfos analisados (Figura 126B). É interessante notar, no gráfico de regressão linear, que a trajetória ontogenética não apresenta quase nenhuma variação ordenada ao longo do eixo y durante o desenvolvimento, principalmente em *Caiman*. A dispersão dos pontos ao longo do eixo y parece estar mais relacionada à variação intraespecífica da anatomia nos indivíduos do que à variação ontogenética. *Mariliasuchus* apresenta, ainda, uma dispersão de seus pontos menos ordenada que a observada em *Caiman*, beirando a aleatoriedade (Figura 126). A baixa amostragem também pode interferir nos dados aqui observados.

Analisando o gráfico de transformações ontogenéticas é possível observar que a porção ventral da mandíbula realmente pouco se altera durante o desenvolvimento (Figura 127). Em *Mariliasuchus*, chama a atenção a diminuição relativa da sínfise mandibular (marcos 1 e 2) e o aumento da superfície do articular (marcos 6, 7 e 8). As três espécies de *Caiman* sofrem ainda menos modificações, mantendo basicamente a mesma proporção das estruturas em vista ventral da mandíbula. A mandíbula parece ficar um pouco mais larga em *C. yacare* do que nos outros táxons, enquanto que a superfície articular da mandíbula parece se desenvolver proporcionalmente um pouco mais em *C. latirostris* (Figura 127). O espécime MZSP-PV 760, neste conjunto de dados, parece se comportar mais próximo à morfologia observada em *Mariliasuchus* do que em *Caiman*.

3.5. Aspectos microscópicos da dentição em *Mariliasuchus amarali*

3.5.1. Análise do desgaste da camada externa de esmalte

Diversas cópias de dentes, provenientes de diferentes espécimes, foram realizadas ao longo do presente estudo, seguindo o protocolo apresentado no item 2.3.1. Notou-se que os contramoldes dos dentes feitos a partir de resina epóxi obtiveram um grau de resolução micrométrica muito melhor do que os feitos a partir de resina de poliuretano.

Osi (2013) realizou um extenso estudo comparativo entre aspectos morfofuncionais da dentição em diferentes grupos de Crocodyliformes heterodontes, incluindo *Mariliasuchus amarali*, e o microdesgaste dentário foi extensivamente comparado entre diversos táxons. Portanto, a presente análise restringir-se-á principalmente à variação do desgaste de esmalte entre os diferentes morfótipos dentários presentes na dentição de *M. amarali*. Informações

sobre a diferença entre o desgaste dentário de *Mariliasuchus* e outros Crocodyliformes podem ser vistas em Osi (2013). Infelizmente, nenhuma das cópias do morfótipo incisiforme ficou criteriosamente adequada para uma boa análise do microdesgaste (por problemas no molde e/ou no contramolde), ficando sua análise no presente trabalho restrita apenas ao padrão de macrodesgaste observado. Abaixo encontram-se descritos os padrões de desgaste observados nos diferentes morfótipos dentários de *Mariliasuchus amarali*.

3.5.1.1. Macrodesgaste do incisiforme

Na arcada superior, os incisiformes apresentam pequenas faces de macrodesgaste apicais, com frequentes extensões anterobasais (Figuras 84, 102B) principalmente no elemento mais anterior da pré-maxila. As faces de desgaste dos primeiros incisiformes mandibulares, por outro lado, apresentam as mais extensas faces de desgaste de toda a dentição em *M. amarali*, frequentemente ocupando mais de 60% da superfície ventral da coroa e expondo amplamente a camada interna de dentina. Esses elementos, possivelmente ligados a hábitos de forrageio, mostram um intenso contato entre a coroa dentária e o ambiente que ocorria durante a vida de *Mariliasuchus*. O segundo incisiforme do dentário tem uma face de desgaste bem menor e menos evidente do que o primeiro, e esta face tem uma orientação basicamente apical.

3.5.1.2. Microdesgaste do caniniforme

O caniniforme é o maior elemento dentário presente em *M. amarali*, e seu desgaste está mais ligado ao contato entre o dente e a comida do que entre o dente pré-maxilar e outro(s) dente(s) mandibular(es). As ranhuras e entalhes (*enamel scratches and grooves*) provenientes de desgaste não apresentam um padrão de orientação definido, estando todas um pouco emaranhadas e presentes em todas as orientações possíveis (apicobasal, mesiodistal, em diagonal, etc) (Figura 128). Por possuir uma coroa dentária muito longa, alguns dentes fossilizados deste morfótipo apresentam longas linhas de rachaduras longitudinalmente orientadas (Figura 128A), não por processos de oclusão dentária mas sim por processos tafonômicos posteriores à sua morte. Diversos buracos e pequenas depressões (*enamel pits*) podem ser observados neste morfótipo, de variados tamanhos e aleatória distribuição ao longo da coroa dentária (Figura 128B-D). As ranhuras e entalhes são frequentemente alongadas, facilmente passando de 200µm de comprimento total (Figura 128C). Uma face de

macrodesgaste essencialmente apical (frequentemente prolongada anterobasalmente) está presente em diversos caniniformes observados (Figura 102).

3.5.1.3. Microdesgaste do pré-molariforme

O pré-molariforme apresenta um padrão de desgaste do esmalte bastante diferenciado daquele observado no caniniforme hipertrofiado. O macrodesgaste da coroa costuma ser essencialmente apical (Figura 129A), ao invés de apical e prolongado anterobasalmente como no caniniforme (Figura 102). Em relação ao microdesgaste, é possível observar que este possui uma orientação preferencial, com as ranhuras e os entalhes verticalizados e frequentemente alinhados no eixo apicobasal (Figura 129), ao contrário do padrão aleatório observado no caniniforme (mas com diferente angulação daquela observada em molariformes – ver próximo item). Essas “linhas” de desgaste também possuem um comprimento bem menor do que nos caniniformes, com uma média de aproximadamente 30µm a 80µm em seu comprimento total. *Enamel pits* estão presentes no pré-molariforme, mas em extensão bem menor do que no caniniforme (Figura 129C). Grandes fraturas na camada de esmalte já não costumam ocorrer neste elemento dentário, que é mais robusto e reforçado que seus antecessores na dentição.

3.5.1.4. Microdesgaste do molariforme

Extensas faces de macrodesgaste dentário, anteroposteriormente orientadas, já são amplamente conhecidas na literatura para os molariformes de *M. amarali* (Vasconcellos & Carvalho, 2005; Zaher *et al.*, 2006; Nobre *et al.*, 2007b; Andrade & Bertini, 2008b; Osi, 2013). Como são os elementos dentários mais robustos de toda a dentição, responsáveis pelo processamento direto do alimento através de uma oclusão dentária precisa (Osi, 2013), é esperado que estes morfótipos apresentem as maiores faces de macrodesgaste. Devido à posição de contato dos dentes durante a oclusão, os molariformes da arcada superior apresentam sua face de desgaste na porção lingual da coroa, enquanto que os molariformes da arcada inferior apresentam a face de desgaste na porção labial da coroa.

Entalhes e ranhuras são sutilmente mais alongados nos molariformes do que nos pré-molariformes, com comprimento total frequentemente passando dos 100µm. Ainda assim, eles são bem menores do que os observados nos caniniformes. Buracos e depressões na camada de esmalte são bem menos frequentes do que nos outros elementos dentários, mesmo considerando que os molariformes possivelmente são os dentes que sofrem o maior stress

durante a mastigação no táxon. Tal observação pode estar ligada à diferente natureza de formação entre ranhuras e buracos no esmalte dentário (Lucas, 2004).

Um detalhe interessante observado no presente trabalho é a sutil mudança na angulação do microdesgaste observado nos molariformes. Enquanto os molariformes mais posteriores apresentam um microdesgaste com ranhuras essencialmente alinhados no eixo anteroposterior (Figura 130B-D), o primeiro molariforme (segundo dente maxilar) apresenta um desgaste intermediário entre os pré-molariformes e os molariformes: suas ranhuras e entalhes estão orientadas diagonalmente, nem tanto verticais como nos pré-molariformes nem horizontais como nos molariformes (Figura 130A). Esse padrão observado é condizente com as diferentes fases de processamento alimentar reconhecidas por Osi (2013), com os dentes mais anteriores da maxila participando de uma fase de maior “pinçamento” ao invés de maior “processamento” como os molariformes mais posteriores.

3.5.1.5. Variação ontogenética do microdesgaste

Não foram observadas mudanças significativas no padrão de desgaste do esmalte dentário ao longo do desenvolvimento ontogenético em *Mariliasuchus amarali* que embasassem uma hipótese de mudança de hábitos alimentares ao longo de seu desenvolvimento. Entretanto, é possível observar externamente um aumento gradativo na espessura do esmalte recobrindo a coroa dentária (como visto no item 3.2.7. e na Figura 102), que pode estar relacionado a um aumento relativo da capacidade de processamento alimentar intraoral durante o desenvolvimento do táxon.

3.5.2. Microestrutura interna do esmalte dentário

Inicialmente, quatro dentes foram extraídos do material MZSP-PV 813, um pertencente a cada morfótipo dentário (incisiforme, caniniforme, pré-molariforme e molariforme), para a análise de suas respectivas microestruturas do esmalte. Posteriormente, um segundo molariforme foi extraído do mesmo espécime, cujo objetivo foi preparar adequadamente o material para evidenciar a natureza de formação de seus dentículos (Figura 62).

Como não há uma tradução adequada para diversos termos técnicos expostos em Sander (1999), como *incremental lines*, *basal unit layer* e *schmelzmuster*, optou-se aqui por descrever a micromorfologia do esmalte utilizando termos técnicos não-traduzidos. Os padrões serão descritos para cada morfótipo dentário presente em *Mariliasuchus*.

3.5.2.1. Incisiforme

A camada de esmalte da coroa dentária neste morfótipo apresenta uma espessura que varia entre aproximadamente 100µm a 200µm. A coroa apresenta baixa ornamentação, e isso é visível pela camada externa do esmalte ser praticamente paralela em relação à junção entre o esmalte e a dentina (EDJ, do original em inglês *enamel dentin junction*) (Figura 131 I). Os cristais de esmalte partem perpendicularmente em relação ao EDJ até a porção mais externa da camada de esmalte (Figura 131 II). Esse tipo de organização estrutural é conhecida como *parallel crystallite enamel*, onde os cristais são paralelos entre si (Sander, 1999). Entretanto, é interessante notar que os cristais não são perfeitamente paralelos entre si, formando frequentemente núcleos de convergência/divergência e, em alguns pontos, chegam a formar pacotes relativamente curvos de cristais (Figura 131 III). Este padrão lembra um tipo de organização encontrada exclusivamente em dinossauros ornitópodes, principalmente em hadrossauros, conhecido como *wavy enamel* (Sander, 1999; Hwang, 2005). Como o padrão *wavy enamel* não apresenta *incremental lines* visíveis (que são linhas paralelas à EDJ formadas por crescimento diferencial do esmalte), e as *incremental lines* são visíveis no esmalte dentário de *Mariliasuchus* (principalmente no caniniforme – ver Figura 132), enfraquece-se a hipótese de que *Mariliasuchus* possa ser o primeiro táxon fora de Euornithopoda a apresentar *wavy enamel*. Por outro lado, o padrão curvado dos cristais “paralelos” observados aqui lembra a descrição de Hwang (2005) para um outro padrão, não reconhecido por Sander (1999), que Hwang descreveu como *diverging parallel crystallite enamel*. O autor reconheceu a ocorrência deste padrão para diferentes clados de dinossauros: terópodes basais e prossaurópodes.

Abaixo da camada de cristais paralelos, próximo à EDJ, é possível observar uma *basal unit layer* (BUL) bem desenvolvida (Figura 131 IV). A BUL é composta por unidades poligonais de cristais de esmalte, e representa provavelmente o primeiro estágio de amelogenese do esmalte dentário (Sander, 1999). Embora a BUL seja normalmente melhor observada em cortes transversais da coroa dentária, alguns cortes longitudinais também evidenciaram bem sua presença (Figura 131 II). Esse fato se dá pela causticação diferenciada entre o esmalte e a dentina: a dentina, por ser um tecido bem menos mineralizado que o esmalte, sofre maior ação do ácido clorídrico durante a preparação do material para observação em MEV, e “abre” mais espaço para a visualização da base da camada de esmalte (Sander, 1999). O corte transversal mostra, também, a ausência de bordas poligonais bem

definidas entre pacotes de cristais de esmalte; essa ausência, junto com a não distinção de zonas bem definidas de convergência/divergência dos cristais em cortes longitudinais, descarta a possibilidade do tipo de esmalte presente ser classificado como *columnar enamel*.

3.5.2.2. Caniniforme

Foi extraído apenas o ápice do caniniforme para o presente estudo (Figura 62), uma vez que o dente completo é muito comprido para ser analisado dentro do aparelho de microscopia eletrônica. A espessura observada do esmalte no ápice do caniniforme variou de 100µm a 180µm, embora seja razoável supor que a espessura do esmalte em porções mais medianas/basais do caniniforme possa ser muito maior, uma vez que a coroa dentária do caniniforme é mais ornamentada que a do incisiforme, além do fato que o caniniforme representa o maior elemento dentário presente em *Mariliasuchus amarali*.

Uma característica única do caniniforme, não observada em nenhum outro morfótipo dentário de *Mariliasuchus*, é a presença de *incremental lines* bem desenvolvidas, distribuídas ao longo de toda a camada de esmalte. Embora as *incremental lines* estejam presentes também em outros morfótipos dentários, no caniniforme elas são muito mais numerosas e evidentes (Figura 132 II-IV). Alguns túbulos de esmalte (*enamel tubules* em Sander, 1999) estão presentes, e são visíveis principalmente próximos à BUL (que é pouco desenvolvida no caniniforme) e à EDJ. Esses túbulos são passagens não mineralizadas que partem da EDJ em direção às camadas internas do esmalte, e podem estar relacionados à deposição de cristais de esmalte (Sander, 1999). *Enamel tubules* são bastante comuns, também, em mamíferos (Koenigswald & Sander, 1997). O preenchimento da camada de esmalte, no caniniforme, também é feito por uma camada bem desenvolvida de *parallel crystallite enamel*, e aqui os cristais de esmalte são levemente menos ondulados quando comparados àqueles do incisiforme (Figura 132 III).

3.5.2.3. Pré-molariforme

O pré-molariforme selecionado para o estudo de sua anatomia interna do esmalte foi o 1º pré-molariforme pré-maxilar (o último elemento dentário da pré-maxila). Este dente possui carena com tubérculos de esmalte apenas em sua superfície distal, na porção posterior da coroa dentária. Através do corte longitudinal anatômico pode-se perceber que, neste elemento, a serrilha da carena é formada apenas por espessamentos diferenciados da camada de esmalte, sem a participação da dentina (Figura 133 I). Em répteis, a presença de carena serrilhada

formada por dentículos com participação ou não da dentina é bem variada (Sander, 1999). Prasad & Broin (2002) dividem diversos grupos de crocodilos em “zifodontes verdadeiros” e “zifodontes falsos”, onde uma das diferenças entre os grupos é que os falsos zifodontes apresentam carena formada apenas pelo prolongamento da camada de esmalte (ou seja, sem a participação da dentina), num padrão que eles designaram como dentículos falsos. A carena serrilhada no pré-molariforme é formada apenas por espessamento de esmalte, sem a participação da dentina e, portanto, no pré-molariforme não há a presença de dentículos verdadeiros. Entretanto, *Mariliassuchus* não pode ser designado como um crocodilo falso zifodonte pois apresenta um padrão único em sua dentição, que Andrade & Bertini (2008c) classificaram como zifomorfo.

A espessura da camada de esmalte no pré-molariforme variou de 100µm (no ápice, próximo à zona de desgaste) a 160µm (próximo à base). Próximo ao ápice, os cristais paralelos mudam sua angulação para poder acompanhar a curvatura do dente (Figura 133 II). Notou-se, também, que curvatura dos cristais de esmalte é menos evidente do que a observada nos morfótipos dentários anteriores. A BUL é pobremente desenvolvida neste morfótipo, sendo representada apenas por uma fina camada, e os *enamel tubules* são ainda mais frequentes (Figura 133 III). *Incremental lines* são fracamente visíveis em corte longitudinal, e foram melhor observadas apenas em um único trecho mediano da camada de esmalte em corte transversal (Figura 133 IV).

3.5.2.4. Molariforme

Este morfótipo apresentou a camada de esmalte mais espessa dentre todos da série dentária, como seria esperado para o elemento responsável pela oclusão dentária e processamento alimentar. Nos pontos onde a camada de esmalte é mais fina ela tem aproximadamente 100µm (o que parece ser o limite mínimo de espessura observado em todos os morfótipos dentários), enquanto que em seus pontos de maior espessura (como em ornamentações e próximo ao ápice) ela atinge pouco mais de 300µm. Esse alto valor coloca *Mariliassuchus* entre um dos répteis com a camada de esmalte mais espessa conhecida (levando em consideração as extensas revisões de Sander, 1999 e Hwang, 2005), ainda mais se for considerado o fato de MZSP-PV 813 provavelmente pertencer a um indivíduo subadulto de menor porte.

O corte anatômico permitiu a observação da natureza de formação da carena serrilhada do molariforme, que é motivo de debate entre os pesquisadores. Zaher *et al.* (2006)

consideram que a serrilha é constituída pelo espessamento do esmalte, formando tubérculos globosos de esmalte e não dentículos verdadeiros. Andrade & Bertini (2008b), analisando a morfologia externa da coroa dentária a partir de imagens de Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), concluem que a serrilha em *Mariliasuchus* é formada por elementos individualizados, com participação da dentina e, conseqüentemente, podendo ser caracterizados como dentículos verdadeiros. Um dos objetivos do presente trabalho também era testar estas diferentes hipóteses a partir de cortes anatômicos em dentes de *Mariliasuchus*, com o objetivo de observar se a carena serrilhada dos molariformes era formada apenas por espessamento da camada de esmalte ou se a dentina participava da formação destas estruturas. A ocorrência de dentículos “verdadeiros” e dentículos “falsos” está amplamente distribuída nos répteis (Sander, 1999), sendo um caráter altamente homoplástico para o grupo. Os cortes anatômicos aqui realizados demonstraram um padrão único e extremamente interessante: a serrilha na carena de *Mariliasuchus* é parcialmente formada por dentículos verdadeiros e parcialmente formada por tubérculos de esmalte sem a participação da dentina. A porção mais apical das carenas no molariforme mostrou ser formada apenas por espessamento da camada de esmalte, e essa característica ficou especialmente evidente em corte transversal da porção superior da coroa (Figura 135). O corte longitudinal da coroa dentária mostrou que a porção mais basal da serrilha tem sua serrilha formada por pelo menos alguns dentículos verdadeiros, onde a dentina participa da ornamentação da coroa (Figura 135B). Esse padrão de carena (parcialmente formada por dentículos verdadeiros e parcialmente formada por dentículos “falsos”) parece ser único, até o momento, para *Mariliasuchus* (e, conseqüentemente, única para o padrão zifomorfo).

Algumas mudanças fundamentais em relação à microestrutura do esmalte de outros morfótipos dentários podem ser observadas no molariforme. Primeiro, neste elemento os cristais de esmalte apresentam pouca ou nenhuma ondulação, sendo muito mais paralelos entre si do que em outros elementos dentários (Figura 134 III). Segundo, a presença de *enamel tubules* é exponencialmente maior no molariforme do que em outros dentes, onde essas estruturas praticamente dominam a morfologia de toda a base da camada de esmalte em alguns pontos (Figura 134 III). Terceiro, numa observação de um corte longitudinal em posição oblíqua notou-se a presença de uma *columnar unit* pobremente desenvolvida, com seu característico formato poligonal (no caso, triangular) presente (Figura 134 II). Em quarto lugar, em corte transversal do molariforme, foi possível observar a ocorrência de *major discontinuities* na anatomia interna do esmalte (Figura 134 III). Essas estruturas são regiões

da camada de esmalte onde os cristais, antes perpendiculares à EDJ, se inclinam em distintas angulações para acompanhar a curvatura decorrente de ornamentação na coroa dentária. Como a superfície externa do esmalte é modificada para formar diferentes ornamentações na coroa, ocorre a formação de um “relevo” diferenciado em sua estrutura (Figura 134 IV). Os cristais continuam perpendiculares à EDJ em regiões não ornamentadas, mas em locais onde há a presença de *enamel ridges* eles se tornam inclinados devido à elevação da estrutura central de ornamentação (Sander, 1999). A consequência disso é o deslocamento dos cristais de esmalte, ora convergindo entre si (*major convergences*, indicados por setas pretas na figura 134 III) e ora divergindo entre si (*major divergences*, indicados por setas brancas na figura 134 III, IV).

3.6. Redescrição do holótipo de *Mariliasuchus robustus*

O espécime UFRJ-DG 56-R foi descrito por Nobre *et al.* (2007a) como pertencente a uma nova espécie dentro do gênero *Mariliasuchus*. Os autores batizaram o espécime como *M. robustus*, e justificaram sua validade taxonômica através de uma série de características (que serão discutidas no presente trabalho), porém sem uma diagnose baseada em apomorfias e sem uma análise filogenética disponível.

O espécime UFRJ-DG 56-R encontra-se com boas partes de seu crânio preservadas, principalmente a região rostral. Entretanto, a qualidade de preservação do fóssil é bastante ruim, estando quebrado em diversas regiões e aparentemente deformado por processos tafonômicos. Este também é um espécime com alto grau de ornamentação craniana, distribuído ao longo de todo o crânio. Uma redescrição de sua anatomia está presente abaixo, severamente limitada devido à quase nula observação de suas suturas ósseas.

3.6.1. Região rostral

O teto craniano encontra-se muito quebrado e irregularmente montado (Figura 28A), não sendo possível distinguir individualmente seus elementos ósseos. O contato entre os diversos fragmentos ósseos dorsais não parece se encaixar com perfeição, existindo falta de continuidade entre os padrões ósseos de ornamentação em alguns pontos, levantando dúvidas se os mesmos encontram-se posicionados de maneira correta. A região orbital tem ausentes os elementos mais laterais, impedindo a análise de seu tamanho e forma totais. A parede lateral da maxila e da pré-maxila é relativamente mais alta em UFRJ-DG 56-R do que em outros

espécimes de *M. amarali* (Figura 137), mas tal fato pode estar relacionado a fatores tafonômicos e a erros durante a preparação do material (ver item 4.4.5.).

Os jugais de cada lado do crânio encontram-se quebrados em suas porções anteriores, estando unidos ao crânio por uma camada visivelmente espessa de cola, que também aparenta não estar colada em seu ponto exato (Figura 29). Os jugais projetam-se latero-posteriormente, ampliando a largura da parte posterior do crânio e formando uma geometria craniana triangular em vista dorsal, típica do grupo (Figura 136), em contraste com as formas longirostrinas recentes (Brochu, 2001). As porções posteriores dos jugais, bem como os ossos quadradojugal e quadrado, estão ausentes em UFRJ-DG 56-R.

Das fenestras cranianas visíveis em vista dorsal é possível observar apenas parte das paredes medial e posterior da fenestra supratemporal. A sutura entre o parietal e o supra-occipital encontra-se preservada, porém pobremente visível (assim como a sutura entre o frontal e o nasal). O pós-orbital está completamente ausente, e o esquamosal tem presente apenas sua porção posteromedial, que contacta dorsalmente o parietal e o supra-occipital.

3.6.2. Região palatal

A observação de estruturas do palato em UFRJ DG 56-R está comprometida pelo fato do crânio e mandíbula do espécime se encontrarem articulados e também pela pobre preservação dessa região (Figura 28B).

Os palatinos estão representados apenas por uma fina lâmina óssea, e se encontram recobertos por uma grande quantidade de sedimento. Partes dos elementos pterigóide e ectopterigóide se encontram presentes apenas do lado esquerdo do crânio e somente na porção em que formam a asa do pterigóide, formando uma estrutura ampla e achatada que se projeta posteroventralmente no espécime (Figura 29A). A fenestra suborbital é pobremente visível, estando quase que totalmente recoberta por sedimentos. A região da coana não está preservada em *Mariliasuchus robustus*.

3.6.3. Região occipital

Toda a região occipital, de uma maneira geral, se encontra pobremente preservada. Nenhuma sutura é visível nesta vista, sendo difícil delimitar o contato exato entre os exoccipitais com o supraoccipital e o basioccipital. O *foramen magnum* é pobremente delimitável, mas pode se observado sendo circundado medial e dorsalmente pelos exoccipitais

e ventralmente pelo basioccipital (Figura 30A). Os exoccipitais formam uma concavidade na região medial, próximos ao *foramen magnum*. O côndilo occipital não se encontra preservado.

Um fato que chama a atenção é a posição de toda a região occipital em *Mariliasuchus robustus*. O crânio parece mais robusto do que realmente é principalmente porque essa região está colada no espécime de maneira equivocada, estando numa posição muito mais anterior do que deveria estar. Tal colagem equivocada pode ser notada ao se observar a posição da região occipital e dos elementos pterigóide e ectopterigóide em UFRJ DG 56-R (Figura 29A) e em outros espécimes de *Mariliasuchus* (Figura 137). A falta de encaixe dos fragmentos dorsais posteriores do teto craniano (Figura 28A) também é uma evidência que corrobora com a hipótese de colagem equivocada dessa região.

Outro fato que demonstra que toda a região occipital de *Mariliasuchus robustus* está localizada anatomicamente de maneira errada pode ser notado na Figura 29. Em vista lateral, é possível observar que a mandíbula do espécime não se encontra completa (estando ausentes as porções posteriores do surangular e do angular, e completamente ausentes os elementos articular e coronóide), e mesmo assim ela atinge em comprimento o final do crânio de UFRJ DG 56-R. Caso a mandíbula estivesse completa no material em questão, a porção posterior da mesma terminaria numa posição muito dorsal e posterior depois do final do crânio, impossibilitando qualquer articulação plausível entre o quadrado e o articular.

3.6.4. Mandíbula

A forma geral da mandíbula de UFRJ DG 56-R em vista ventral segue o mesmo padrão observado em *Mariliasuchus amarali*: os dois ramos mandibulares convergem anteriormente de maneira acentuada e formam uma longa sínfise mandibular, que se estende por boa parte da região rostral (Figura 28B). A estrutura anterior da mandíbula tem aspecto robusto para todos os espécimes de *Mariliasuchus* observados, possivelmente demonstrando uma alta capacidade de resistência ao stress físico do processamento alimentar.

O dentário é robusto e ornamentado principalmente em sua porção ventral. Sua porção posterior se projeta lateralmente, acompanhando o formato triangular do crânio (Figura 28B). Assume-se que ele possua nove dentes em sua estrutura (seguindo o mesmo número de dentes da arcada superior), embora os únicos dentes mandibulares visíveis em UFRJ DG 56-R sejam os incisiformes, projetados anteriormente e alocados dentro de alvéolos procumbentes, numa condição altamente autapomórfica para *Mariliasuchus amarali* (Zaher *et al.*, 2006).

Os espleniais são pouco visíveis, mas reforçam a estrutura mediana da mandíbula no ponto onde os ramos mandibulares se unem, iniciando a porção posterior da sínfise mandibular. Os angulares formam a porção ventral posterior da mandíbula, bem como a borda ventral da fenestra mandibular. O articular não se encontra preservado em nenhum dos lados de UFRJ DG 56-R. A fenestra mandibular também não se encontra totalmente preservada, sendo impossível delimitar claramente seu tamanho e forma.

Em vista lateral, é possível observar que o surangular esquerdo de *Mariliasuchus robustus* é altamente arqueado (Figura 29A), alcançando em altura a metade da órbita do espécime. Essa condição constituiu um dos argumentos de Nobre *et al.* (2007a) para justificar a criação de um novo táxon. Entretanto, ao observar o mesmo osso do lado direito do crânio de UFRJ DG 56-R (Figura 29B) é possível notar que este elemento não possui o mesmo arqueamento acentuado que seu correlato do lado esquerdo do crânio, levantando a hipótese de que o surangular esquerdo encontra-se colado de maneira errada no espécime.

3.6.5. Dentição

Como as suturas são pouco visíveis por todo o crânio, é difícil delimitar exatamente quantos dentes pertencem a alvéolos pré-maxilares e quantos pertencem a alvéolos maxilares. Entretanto, é possível notar a existência de nove dentes na arcada superior (Figuras 29, 30) e possivelmente nove dentes na arcada inferior (o número exato de dentes presentes no dentário não pode ser confirmado, uma vez que a mandíbula e a maxila não foram desarticuladas durante a preparação do fóssil), o mesmo número total de dentes observado em *Mariliasuchus amarali*. Cada dente possui uma espessa e densa camada de esmalte recobrindo a coroa, de coloração bastante escurecida.

UFRJ-DG 56-R, assim como *M. amarali*, não apresenta o padrão zifodonte (dentes comprimidos lateralmente com serrilhas anterior e posterior formadas por dentículos afiados), típico de formas carnívoras em Crocodylomorpha (Prasad & Broin, 2002). Ao invés disso, ele apresenta um padrão zifomorfo (*sensu* Andrade & Bertini, 2008c), onde há a presença de dentes (em *Mariliasuchus*, os elementos mais posteriores da série dentária) cuja ornamentação da coroa não participa da carena, e cujas serrilhas são formadas por dentículos tuberosos, anisomorfos e bem espaçados entre si.

Os quatro diferentes morfótipos dentários presentes em *M. amarali* podem ser observados em *M. robustus* (Figuras 29 e 30): incisiformes, alocados anteriormente na série dentária; caniniformes hipertrofiados; pré-molariformes; e molariformes, alocados

posteriormente na série dentária. Os incisiformes são elementos cônicos, sendo os mandibulares orientados horizontalmente em relação ao plano do dentário e apresentando uma grande face de desgaste em sua porção ventral. Os incisiformes pré-maxilares também são cônicos, mas orientados anteroventralmente, levemente recurvados e apresentando desgaste apenas em sua porção apical. O caniniforme hipertrofiado está presente somente na “Upper Jaw”, e é o maior elemento de toda série dentária. Ele se encontra recurvado posteroventralmente, e uma série de estrias longitudinais ornamentam sua coroa. Os pré-molariformes são os dois elementos imediatamente posteriores ao caniniforme hipertrofiado, e apresentam anatomia intermediária entre um caniniforme e um molariforme, sendo mais cônicos e menos ornamentados que os molariformes. Os molariformes são os dentes alocados mais posteriormente, e possuem uma característica forma globosa e zifomorfa. A face lingual de cada molariforme maxilar encontra-se com a face labial de um correlato molariforme mandibular durante a oclusão dentária em *Mariliassuchus*, originando faces de desgaste orientadas anteroposteriormente devido a movimentos complexos de processamento alimentar em *M. amarali* (Vasconcellos & Carvalho, 2005; Zaher *et al.*, 2006; Nobre *et al.*, 2007b; Andrade & Bertini, 2008c). Estas extensas faces de desgaste não podem ser observadas detalhadamente em UFRJ DG 56-R devido ao fato da mandíbula ainda se encontrar articulada com o crânio. Entretanto, a superfície labial dos molariformes maxilares se encontra bastante exposta, permitindo a observação de sua estrutura. Diversos tubérculos de esmalte (presentes em maior número do que em outros espécimes de *Mariliassuchus*) e algumas estrias ornamentam a coroa dentária dos molariformes.

4. DISCUSSÃO

4.1. Breve histórico da utilização de dados ontogenéticos em Zoologia

O crescimento e desenvolvimento diferenciado entre os seres vivos sempre foi uma questão importante na pesquisa em ciências biológicas. Embora a ontogenia não reconstrua perfeitamente a filogenia, como diziam os defensores da Teoria da Recapitulação (Garstang, 1922), alguma relação entre estas duas ciências certamente existe, talvez mais para a correlação entre estados de caracteres (derivados e primitivos) do que para a correlação entre indivíduos ancestrais e descendentes.

As raízes da utilização de dados ontogenéticos para a compreensão da biodiversidade provavelmente tem suas raízes em pensadores gregos. Entretanto, foi apenas no século XIX que a ontogenia passou a se desenvolver substancialmente (Gould, 1977). Com o aprimoramento das ideias evolucionistas, levantadas principalmente por Charles Darwin em seu livro “A Origem das espécies”, alguns autores se utilizaram de aspectos da Filosofia Natural para correlacionar o desenvolvimento dos indivíduos (ontogenia) com o desenvolvimento das espécies dentro de uma perspectiva evolutiva. Entre eles, se destaca o naturalista alemão Ernst Haeckel (1834 – 1919), um dos principais defensores das ideias de Darwin e grande popularizador de seus livros na Alemanha, que afirmava que a “ontogenia é uma pequena recapitulação da filogenia”, e que “a filogenia é a causa mecânica da ontogenia” (De Beer, 1940). Haeckel não foi o primeiro a propor a Teoria da Recapitulação, mas foi um dos grandes popularizadores dessa teoria que ficaria conhecida, também, como Lei Biogenética (Richardson & Keuck, 2002).

O Recapitulacionismo recebeu muitas críticas de alguns autores, e a mais notável delas certamente veio de Von Baer (1792 – 1876), naturalista russo. Von Baer afirmava que o desenvolvimento é individual, e jamais um embrião de um animal poderia ser relacionado com o estágio adulto de outro animal, uma vez que a ontogenia representa a diferenciação dos animais adultos a partir de um padrão comum embriológico e não uma recapitulação de ancestrais adultos nos embriões em formação (Richards, 1992). De acordo com Gould (1977), Von Baer defendia os seguintes argumentos contrários à Teoria da Recapitulação:

- 1) Várias características dos embriões não estão presentes nos animais adultos (exemplo: a placenta é um órgão presente somente na fase de vida intrauterina de um animal);

- 2) O modo de vida de um embrião não recapitula nenhum modo de vida de um animal adulto “inferior”: um embrião de um mamífero, vivendo imerso no líquido amniótico, jamais se transformaria num pássaro ou num inseto;
- 3) Não ocorre, em nenhum momento do desenvolvimento de um animal, um estágio que seja morfológicamente idêntico à fase adulta de outro animal; não há correlação perfeita. De fato, um embrião de galinha possui, num determinado estágio ontogenético, um coração bastante parecido com o coração de um peixe, mas ao mesmo tempo faltam para a galinha uma série de outras características que somente os peixes possuem;
- 4) Utilizando uma lógica reversa à lógica utilizada pelos recapitulacionistas, características de transição na ontogenia de animais “inferiores” aparecem em indivíduos adultos de animais “superiores”: por exemplo, os estágios iniciais de desenvolvimento de um miriápode apresentam três pares de patas, uma característica tida como “exclusiva” de insetos adultos;
- 5) Estruturas em comum possuídas entre embriões de animais “superiores” e “inferiores” nem sempre se desenvolvem, nos embriões, na mesma ordem em que elas se apresentam na história evolutiva (dentro de um contexto de evolução linear) de um grupo;
- 6) Partes de um organismo que caracterizam grupos superiores tendem a aparecer tardiamente na embriologia, mas a regra nem sempre é válida. A coluna vertebral de uma galinha, por exemplo, se desenvolve muito cedo na ontogenia deste animal.

Utilizando esses argumentos contrários à Recapitulação, e valendo-se de estudos anatômicos e embriológicos detalhados, Von Baer cunhou quatro afirmações que ficariam conhecidas posteriormente como “As 4 Leis de Von Baer” (Gould, 1977), formando a base da embriologia moderna:

- 1) As características mais gerais de um grupo de animais tendem a aparecer mais cedo na ontogenia desse grupo do que as características mais específicas;
- 2) Características menos gerais são derivadas de características mais gerais na embriologia;
- 3) Cada embrião de cada animal, ao invés de passar por estágios de outros grupos, tende a se afastar progressivamente destes últimos (ou seja, tende a se especializar cada vez mais);

- 4) Fundamentalmente, o embrião de um animal superior nunca será como o adulto de um animal inferior, mas sim parecido com o embrião de um animal inferior para um dado estágio de desenvolvimento.

No final do século XIX e início do século XX, um naturalista alemão se destacou em diversos estudos evolutivos, alguns deles na área de embriologia. August Weismann (1834-1914) se interessou principalmente pela teoria de recapitulação e pelo mecanismo de transmissão de caracteres entre os organismos (Churchill, 1968). Segundo Weismann (1882), haviam três princípios básicos que deveriam ser levados em conta em estudos ontogenéticos:

- 1) O desenvolvimento de um organismo começa com um estágio de simplicidade máxima, e avança gradualmente para uma complexidade progressiva;
- 2) Novas características devem necessariamente aparecer primeiro nos estágios de desenvolvimento mais tardios;
- 3) Estas novas características, gradualmente, vão migrando para estágios ontogenéticos mais juvenis, até substituírem completamente características antigas no desenvolvimento de um animal.

Em 1932, Julian Huxley (1887-1975) publicou o trabalho “Problems on Relative Growth”, onde detalhava aspectos importantes do crescimento relativo das espécies. Alguns anos antes, em 1924, ele havia estudado o desenvolvimento da quela extremamente hipertrofiada do caranguejo *Uca pugnax*, concluindo que o animal era capaz de desenvolver um membro anterior tão grande por conta da diferente taxa de crescimento deste membro em relação ao resto do corpo, onde a quela acelerava sua taxa de crescimento em determinados estágios ontogenéticos (Shingleton, 2010). Outros autores já haviam percebido o mesmo efeito em diferentes estruturas de outros organismos (Gayon, 2000), mas foi Huxley quem melhor detalhou todo o processo, culminando na descrição deste efeito através da equação $y = a * x^b$, que pode ser traduzida para uma função de reta $\log y = a \log x + \log b$, onde **y** corresponde ao tamanho do órgão, **x** corresponde ao tamanho do corpo, **b** é uma constante e **a** é o coeficiente alométrico: quando $a > 1$, diz-se que a estrutura tem alometria positiva, ou seja, ela aumenta sua taxa de crescimento em relação ao resto do corpo (ver Figura 4); quando $a < 1$, diz-se que ela tem alometria negativa, ou seja, ela diminui sua taxa de crescimento em relação ao resto do corpo; quando $a = 1$, diz-se que a estrutura tem isometria, ou seja, ela mantém a mesma taxa de crescimento que o restante do corpo (Huxley, 1932). Esta equação alométrica é utilizada até hoje em diferentes estudos de crescimento animal e vegetal (Vidal & Theisen, 1999; Santos *et al.*, 2001; Masunari & Dissenha, 2005; Carvalho *et al.*, 2007). Em

1936, Huxley e Teissier definiram formalmente o termo alometria e outros termos relacionados ao desenvolvimento ontogenético dos organismos.

Na década de 60, o paleontólogo Stephen Jay Gould fez uma grande revisão da relação entre ontogenia, filogenia e alometria, estudando quais padrões alométricos encontrados nos seres vivos refletiam diretamente padrões biológicos e quais refletiam apenas uma relação física entre massa x volume (Gould, 1966). Seus estudos na área foram incorporando novos dados e acabaram se transformando num clássico livro, lançado na década de 70, que resumizava o conhecimento entre ontogenia e filogenia reunido até então (Gould, 1977). Gould também traria algumas contribuições sobre como a morfometria poderia auxiliar no estudo entre a forma e o tamanho na ontogenia e na filogenia (Alberch *et al.*, 1979).

Uma recente ferramenta que vem sendo bastante utilizada atualmente para complementar as informações a respeito do desenvolvimento ontogenético dos organismos é a morfometria, tradicionalmente a partir da morfometria linear (Alberch *et al.*, 1979; Marcus, 1990; Brooks, 1991; Purnell, 1994; Vasconcellos & Carvalho, 2005) e, mais recentemente, a partir da morfometria geométrica (Bookstein, 1991; Zelditch *et al.*, 1992; Rohlf, 1998; Zelditch *et al.*, 2004; Mitteroecker & Bookstein, 2009; Goswami *et al.*, 2012). Enquanto a morfometria linear se foca basicamente em medições de estruturas de um organismo, a morfometria geométrica utiliza o conceito de marcos anatômicos, que são pontos de interesse na morfologia de um organismo, analisados como coordenadas espaciais (Hammer & Harper, 2006). Os marcos anatômicos, ou *landmarks* (termo original em inglês), podem ser subdivididos em três categorias distintas: Tipo I (ponto de encontro entre estruturas, como suturas de ossos), Tipo II (pontos extremos de uma estrutura, como maior depressão, maior concavidade, borda mais externa, etc) e Tipo III (também chamados de *semi-landmarks*, são correspondentes matemáticos de pontos construídos a partir de uma relação topológica em uma superfície, como a borda externa de uma estrutura, por exemplo. Os *semi-landmarks* devem ser pontos igualmente espaçados entre si) (Bookstein, 1991). Diversas análises estatísticas podem ser utilizadas para analisar, refinar e visualizar os dados morfométricos existentes (Bookstein, 1991; Rohlf, 1998; Zelditch *et al.*, 2004; Hammer & Harper, 2006). Juntas, morfometria linear e morfometria geométrica podem fornecer uma sólida base para a análise do desenvolvimento ontogenético de um organismo, auxiliando na detecção de padrões biológicos que não são aparentes a olho nu.

4.2. Diferenças entre o desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus* e *Caiman*

4.2.1. Diferenças na morfologia dos ossos

Diversas pequenas diferenças relacionadas à morfologia dos elementos ósseos foram notadas nas trajetórias ontogenéticas de *Mariliasuchus* e *Caiman*. Aqui serão discutidas apenas as principais mudanças, que podem ter significados filogenéticos, ecológicos e/ou funcionais.

As suturas do teto craniano transversais à linha sagital do crânio (isto é, as suturas entre os nasais e o frontal, entre o frontal e o parietal e entre o parietal e o supraoccipital) são mais visíveis e mais interdigitadas em estágios ontogenéticos mais avançados em *Mariliasuchus* do que em *Caiman*. Tal fato pode estar relacionado à capacidade de processamento alimentar e movimentação anteroposterior da mandíbula no táxon fóssil, exigindo adaptações para uma maior resistência ao estresse da mastigação em toda estrutura craniana.

Ao longo da ontogenia, tanto em *Mariliasuchus* como em *Caiman*, é possível observar uma expansão lateral do jugal em vista dorsal (Figuras 81, 83) que expõe dorsalmente cada vez mais a fenestra infratemporal. Essa mudança pode demonstrar um aumento relativo da massa muscular associada a esta fenestra nos dois táxons. Já em relação à fenestra supratemporal há uma grande diferença em sua trajetória ontogenética nos dois táxons: enquanto que em *Mariliasuchus* ela se mantém relativamente grande em todos os estágios de desenvolvimento (Figura 81), em *Caiman* ela fica proporcionalmente menor ao longo da ontogenia (Figura 83). A fenestra supratemporal serve de base para a fixação dorsal do *musculus adductor mandibulae externus profundus* (MAMEP), um dos músculos adutores da mandíbula que se fixa na região entre a circunferência externa e a circunferência interna da fenestra (Osi, 2013). A presença de uma fenestra supratemporal de grandes proporções relativas em *Mariliasuchus* desde os primeiros estágios ontogenéticos sugere que o MAMEP participa consistentemente do controle de fechamento da mandíbula ao longo de toda a vida no táxon, auxiliando *M. amarali* a ter uma oclusão precisa de seus elementos dentários.

As diferenças na ornamentação craniana observadas em *Mariliasuchus* podem indicar algum tipo de dimorfismo intraespecífico, como por exemplo dimorfismo sexual. De uma maneira geral, os espécimes mais juvenis são menos ornamentados que os espécimes mais desenvolvidos, mas há certa variação no grau de ornamentação. MZSP-PV 50, por exemplo, é um dos maiores espécimes observados de *M. amarali*, mas apresenta um relativo baixo grau

de ornamentação craniana e mandibular. Outras características, ainda, reforçam a presença de dimorfismo intraespecífico no táxon: os espécimes UFRJ-DG 50-R, URC-R 67 e MZSP-PV 50 apresentam a parede externa do esquamosal levemente convexa em vista lateral do crânio (Figura 87), ao contrário da condição levemente côncava observada nos outros espécimes. Essa condição em UFRJ-DG 50-R pode estar ligada ao fato do espécime ter pertencido a um animal juvenil e, portanto, possuir uma região encefálica relativamente maior do que em indivíduos mais velhos. Entretanto, URC-R 67 e MZSP-PV 50 são indivíduos mais avançados ontogeneticamente e, ainda, compartilham a variação intraespecífica de possuir uma maior constrição dorsal do parietal e uma menor ornamentação craniana. É possível que esse conjunto de diferenças morfológicas observadas nestes dois espécimes indique algum tipo de dimorfismo entre os dois indivíduos. Neste caso, a convexidade da parede posterior do esquamosal poderia, por exemplo, indicar um maior espaço intracraniano para o desenvolvimento de alguma região específica do encéfalo, que não seria tão desenvolvida nos outros espécimes. Entretanto, estudos mais detalhados nessa área são necessários para elucidar adequadamente esta questão.

A trajetória ontogenética de alguns ossos está intrinsecamente ligada com o desenvolvimento de algumas estruturas cranianas. Por exemplo, a observada alometria negativa do frontal durante o desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus* e *Caiman* está ligada à extensa participação deste elemento na órbita. Como a órbita fica relativamente menor durante o crescimento nos táxons, o frontal também acompanha essa mudança de tamanho relativo, e fica progressivamente menor quando comparado ao resto do crânio em animais mais desenvolvidos. Outro exemplo pode ser observado no parietal, onde o comprimento total deste elemento fica relativamente menor durante a ontogenia, mas seus ramos laterais se mantêm amplos em todos os estágios de desenvolvimento devido à participação destas estruturas na fenestra supratemporal (que mantém um tamanho relativamente grande durante toda a vida de *M. amarali*).

Algumas diferenças ontogenéticas entre *Mariliasuchus* e *Caiman* parecem estar ligadas a adaptações ecomorfológicas distintas entre os táxons. Por exemplo, a maxila se amplia anteroposteriormente muito mais em *Caiman*, além de participar mais da fenestra suborbital no táxon atual. *Caiman* é um táxon notavelmente mais longirostrino em sua compleição craniana do que é *Mariliasuchus*, e um dos elementos do rostro certamente haveria de se desenvolver relativamente mais para acompanhar o extenso desenvolvimento anterior desta estrutura. Aparentemente, a maxila é o elemento que mais contribui

ontogeneticamente para a construção da longirostrinidade em *Caiman*. O parietal também é distinto nos dois táxons: em *Mariliassuchus* ele é um elemento alongado anteroposteriormente e em forma de “T” em estágios ontogenéticos iniciais, enquanto que em animais mais desenvolvidos ele passa a ser um elemento mais curto e robusto (Figura 82). Em *Caiman*, a trajetória ontogenética é exatamente oposta, com o parietal sendo um elemento robusto, em forma de quadrado em estágios iniciais e gradativamente migrando para uma condição semelhante a um “T” (Figura 83). Tal diferença de trajetórias ontogenéticas parece estar ligada à manutenção de uma fenestra supratemporal de grandes proporções em *M. amarali* durante todos os estágios de desenvolvimento, com a consequência de manter amplos ramos laterais do parietal em sua anatomia. Outra diferença com possível raiz ecomorfológica na ontogenia dos táxons é a migração caudal da coana em *Caiman*. No táxon atual a abertura da coana inicia seu desenvolvimento bem próximo à borda posterior da fenestra suborbital, mas gradativamente sofre uma migração posterior de sua localização (Figura 86), situando-se mais próxima à região occipital em indivíduos mais velhos. Essa migração não ocorre em *Mariliassuchus*, e parece estar ligada à gradativa adaptação do táxon atual para um hábito de vida semiaquático. Embora recentemente Nobre e Carvalho (2013) tenham proposto um modelo de vida semiaquático para *M. amarali*, a maioria dos autores postula um hábito de vida terrestre para o táxon (Vasconcellos & Carvalho, 2005; Zaher *et al.*, 2006; Andrade & Bertini, 2008c; Osi, 2013). *Mariliassuchus* e *Caiman* possuem, ainda, um palato secundário bem desenvolvido, mas a participação e a proporção dos elementos que formam essa estrutura sofrem extensa variação morfológica (ver item 3.2.5.).

Outra diferença significativa nas trajetórias ontogenéticas dos dois táxons está relacionada à mudança de posicionamento da caixa craniana e da região occipital ao longo do desenvolvimento. Em *Mariliassuchus* ocorre uma sutil rotação anteroventral dessa região (Figura 88), enquanto que em *Caiman* ocorre uma situação oposta, com a migração dorsal da caixa craniana e região occipital associada (Figura 89). Como a região da caixa craniana tende a ser mais conservativa morfológicamente durante a evolução dos répteis (Romer, 1956), para preservar uma boa manutenção do encéfalo, as diferenças entre as regiões nos dois táxons podem estar de alguma maneira ligadas a seus diferentes hábitos de vida. A mudança de posicionamento dessa região é bem mais conspícua no táxon atual, sendo possível observar uma mudança não só da caixa craniana, mas de toda a região posterior do crânio, incluindo a migração dorsal do côndilo mandibular do quadrado (Figura 89) e da região de articulação da mandíbula (Figura 98).

Algumas diferenças morfológicas relacionadas à ontogenia podem ser notadas, também, em relação à mandíbula nos dois táxons. Em *Caiman* é possível observar, apenas em estágios ontogenéticos iniciais, a presença de uma quilha central na região da sínfise mandibular, no ponto de contato ventral entre os dois dentários (Figura 98). Essa quilha desaparece em estágios ontogenéticos mais avançados de *Caiman*, e nenhuma evidência dela foi observada nem em estágios iniciais de *Mariliasuchus* tampouco no crocodilomorfo juvenil MZSP-PV 760. Outra diferença na ontogenia dos táxons está relacionada à inclinação da região anterior ou posterior da mandíbula. Em *M. amarali*, a região da mandíbula que sofre inclinação dorsal é a região anterior, que fica sutilmente mais curvada anterodorsalmente durante a ontogenia (Figura 96), expondo o esplênio cada vez menos em vista dorsal (Figura 94) e cada vez mais em vista ventral (Figura 100). Essa inclinação anterodorsal permite um contato oclusivo preciso entre os elementos dentários do táxon fóssil. Já em *Caiman*, a região mandibular que sofre inclinação dorsal é a região posterior (Figura 98), que acompanha a migração dorsal da região posterior do crânio para permitir o contato entre o côndilo mandibular do quadrado e o articular. O articular, em *Caiman*, apresenta uma crista longitudinal que fixa o côndilo mandibular do quadrado numa posição fixa, impedindo movimentação anteroposterior da mandíbula. Em *Mariliasuchus*, o articular não apresenta esta crista, permitindo a ocorrência de amplos movimentos anteroposteriores da mandíbula. A ausência da crista longitudinal do articular, bem como a presença de uma superfície de articulação mandibular estendida anteriormente, certamente são adaptações ligadas à habilidade em *Mariliasuchus* de realizar movimentos complexos da mandíbula, permitindo que a mandíbula se movimente mais livremente na articulação com o côndilo mandibular do quadrado e gerando um eficiente processamento alimentar no táxon.

De uma maneira geral, *Mariliasuchus amarali* não parece apresentar mudanças ecomorfológicas significativas durante seu desenvolvimento ontogenético (como mudanças na alimentação entre animais jovens e adultos). Talvez essas mudanças não fossem necessárias, uma vez que *M. amarali* parece ter possuído uma alimentação bastante generalista durante toda sua vida. Assim, a sobreposição de nichos ecológicos entre jovens e adultos não seria significativamente prejudicial para a sobrevivência do táxon. Entretanto, observações como a manutenção de uma fenestra supratemporal de grandes proporções durante toda sua vida, a expansão anterior do articular, o aumento na espessura da camada de esmalte dentário e na ornamentação das coroas dentárias indicam que *Mariliasuchus* adquiria uma capacidade e controle cada vez maiores de processamento alimentar durante sua vida,

provavelmente para consumir uma quantidade gradativamente maior de nutrientes com seu maior tamanho. Num ambiente semi-árido, como é postulado para a Bacia Bauru (Dias-Brito *et al.*, 2001; Dal' Bó *et al.*, 2009), com períodos de estiagem e provável falta de recursos em algumas épocas do ano, a capacidade de capturar e processar uma gama variada de alimentos pode ter sido uma grande vantagem adaptativa para *Mariliasuchus*. Tal vantagem ajudaria a explicar, também, porque os restos fósseis deste crocodilomorfo são tão comuns na região de Marília.

4.2.2. Diferenças nas trajetórias morfométricas

A morfometria geométrica foi muito mais eficiente na distinção das trajetórias ontogenéticas e mudanças de forma entre *Mariliasuchus* e *Caiman* do que foram as análises em morfometria linear/tradicional e descrição qualitativa. Embora as medições lineares forneceram importantes dados sobre a anatomia geral do crânio, apenas a morfometria geométrica pôde distinguir até mesmo as variações mais sutis de forma entre os táxons, além de ter sido a única análise capaz de demonstrar as diferenças ontogenéticas entre as espécies de *Caiman*, sendo capaz até mesmo de separar morfometricamente a variação morfológica entre *C. crocodilus* e *C. yacare*, que são duas espécies muito semelhantes entre si. Alguns autores, inclusive, defendem que *C. crocodilus* e *C. yacare* são a mesma espécie (King & Burke, 1989). Os resultados coletados no presente trabalho apontam para diferenças entre os dois grupos que, embora sutis, fornecem uma importante evidência para a hipótese de que estes dois táxons realmente formam duas espécies distintas, algo que Monteiro *et al.* (1997) já havia notado.

A baixa amostragem (devido à falta de espécimes disponíveis para estudo) de *Mariliasuchus* afetou negativamente a análise morfométrica de alguns conjuntos de dados. Embora 14 espécimes totais tenham sido analisados no presente trabalho, muitos apresentavam problemas como deformação tafonômica, quebra de região anatômica e preparação parcial do material. Entretanto, *M. amarali* constitui um importante táxon para o estudo ontogenético dos Crocodyliformes, uma vez que mesmo com os problemas encontrados ele ainda possui uma quantidade de espécimes disponíveis para estudo muito maior do que a maioria dos outros crocodilomorfos fósseis existentes.

O desenvolvimento ontogenético de alguns elementos ósseos possui implicações morfológicas para outras estruturas no crânio dos crocodilomorfos. Por exemplo, a maxila é o elemento que mais se desenvolve durante o crescimento do rosto em *Caiman crocodilus*

(Figura 109), e isso se reflete também na presença de uma fenestra suborbital relativamente maior neste táxon do que em *Mariliasuchus* (Figura 105D), uma vez que a maxila tem uma participação na fenestra suborbital muito mais significativa em *Caiman* do que em *Mariliasuchus*.

Tanto a morfometria linear como a morfometria geométrica mostraram uma tendência de aumento relativo do comprimento do rostro ao longo da ontogenia, tanto em *Mariliasuchus* como em *Caiman*, embora em *C. crocodilus* e *C. yacare* este aumento relativo é muito mais conspícuo. Este alometria positiva do rostro é comum não só para os Crocodyliformes, mas também para os outros arcossauros, embora as aves possivelmente tenham sofrido um processo de pedomorfose para a manutenção de uma proporção rostral semelhante à de um arcossauro juvenil (Bullar *et al.*, 2012). Em menor escala, *C. latirostris* (Monteiro *et al.*, 1997) e *Mariliasuchus* também mantêm um rostro menor e mais semelhante a indivíduos juvenis durante sua ontogenia, ao contrário dos outros táxons de *Caiman*. Esta observação mostra que processos pedomórficos podem ter desempenhado uma função importante na evolução não só das aves, mas de diversos grupos de arcossauros. Já a diminuição da região pós-rostral foi notada principalmente pela morfometria geométrica (Figuras 111, 115 e 119).

Algumas diferenças nas trajetórias ontogenéticas das fenestras supratemporal, infratemporal e mandibular entre os espécimes fósseis e atuais foram notadas. As fenestras infratemporal e mandibular apresentaram alometria positiva durante seu desenvolvimento em *Mariliasuchus*, enquanto que em *Caiman* elas apresentaram alometria negativa (fenestra infratemporal) e isometria (fenestra mandibular). A fenestra supratemporal apresentou alometria negativa em ambos táxons fóssil e atual, mas em *Mariliasuchus* ela mantém uma forma de grandes proporções durante toda sua vida. Estas diferenças parecem indicar um maior uso e/ou controle da musculatura adutora da mandíbula ao longo do desenvolvimento ontogenético em *Mariliasuchus* do que em *Caiman*. Tal fato está de acordo com as evidências de um eficiente processamento alimentar no táxon, uma vez que estas fenestras fornecem passagens e pontos de fixação musculares. Já a fenestra suborbital, que não participa da musculatura adutora da mandíbula, apresenta um comportamento ontogenético oposto, sendo proporcionalmente maior ao longo da ontogenia de *Caiman* do que em *M. amarali*.

De uma maneira geral, *Mariliasuchus* apresenta um rostro que se assemelha mais com o de *C. latirostris* do que com o de *C. crocodilus* e *C. yacare* (Figuras 108, 109 e 116). Tal fato se deve possivelmente à convergência morfológica que estes táxons apresentam nesta região, possuindo um rostro mais curto, largo e robusto do que outros crocodylomorfos. Pierce

et al. (2008), ao correlacionar aspectos morfométricos e biomecânicos do crânio em crocodilomorfos atuais (relacionados principalmente ao *stress* mecânico da alimentação) notou que, de uma maneira geral, a longirostrinidade de alguns crocodilos está relacionada a uma alimentação que inclui presas menores e mais rápidas, permitindo um aumento do número total de elementos dentários e uma maior velocidade em movimentos laterais do crânio, enquanto que a brevirostrinidade está relacionada a uma maior variabilidade alimentar, permitindo que o crânio suporte uma maior quantidade de *stress* durante a captura e o processamento alimentar. *C. latirostris* possui uma alimentação que inclui itens durofágicos (Diefenbach, 1979), e uma associação ecomorfológica entre esta espécie e *M. amarali* pode indicar algum tipo de proximidade entre a alimentação nos dois táxons, fornecendo mais uma evidência de que *Mariliasuchus* possuía uma alimentação com a inclusão de itens durofágicos durante sua vida. Em *Mariliasuchus* podem ser notadas algumas mudanças morfométricas na ontogenia relacionadas à capacidade de processamento alimentar no táxon, como a expansão da área do côndilo mandibular do quadrado e a ampliação anterior da superfície articular da mandíbula. Estas evidências reforçam a hipótese de que *M. amarali* adquiria gradativamente uma maior e mais eficiente capacidade de processamento alimentar durante sua vida.

O rostro apresenta um rápido desenvolvimento de forma, atingindo certa estabilidade morfológica em indivíduos adultos (Figuras 108 e 116). Já o pós-rostro apresenta um desenvolvimento menos brusco e mais contínuo durante a ontogenia dos crocodilomorfos (Figuras 110 e 118). O rápido desenvolvimento do rostro pode estar ligado à rápida modificação ecomorfológica necessária para cada táxon ocupar um nicho ecológico distinto, mesmo em estágios ontogenéticos iniciais. Essa mesma tendência foi observada no desenvolvimento ontogenético de *Sotalia guianensis*, um Delphinidae sul-americano atual (Sydney *et al.*, 2012), e os autores deste trabalho também relacionaram o rápido desenvolvimento do rostro com a necessidade de adaptações ecomorfológicas em estágios mais juvenis.

O comportamento morfométrico do espécime MZSP-PV 760 variou bastante ao longo das análises. Tanto na morfometria linear como na morfometria geométrica foi possível observar que ora este espécime se aloca mais próximo à trajetória ontogenética de *Mariliasuchus* (Figuras 106F, 107B e 126) e ora se aloca mais próximo à trajetória ontogenética de *Caiman* (Figuras 106D, E, 107D, E e 116). Embora sua morfologia claramente mostre que o espécime é um Notosuchia, o comportamento ontogenético distinto

de *M. amarali* em algumas análises reforça a hipótese de que este pequeno crocodilomorfo não pertence ao gênero *Mariliasuchus*.

A análise morfométrica mostrou que a ontogenia da caixa craniana tende a ser mais conservativa nos dois táxons, apresentando trajetórias ontogenéticas bastante similares entre si, e esta tendência parece ser comum aos crocodilomorfos. Piras *et al.* (2010), ao comparar as trajetórias ontogenéticas entre o rostro e o pós-rostro de diversos crocodilos atuais, também notaram que o pós-rostro muda muito pouco ontogeneticamente entre os diferentes táxons atuais, exceto em *Gavialis* que é um táxon alocado basalmente nas filogenias morfológicas dos Eusuchia. As principais mudanças ontogenéticas entre *Mariliasuchus* e *Caiman* ocorrem no rostro, mostrando que essa região é a principal responsável pela variação morfológica observada nos dois táxons e possivelmente é a região responsável por abrigar a maior parte da variação morfológica dentre todos os Crocodyliformes. O desenvolvimento ontogenético da região rostral parece ter desempenhado uma função essencial na geração de variação morfológica que permitiu com que os crocodilomorfos ocupassem um grande número de nichos ecológicos distintos durante o Cretáceo do Gondwana.

4.2.3. Considerações filogenéticas preliminares sobre a ontogenia dos Crocodyliformes

Utilizando os conceitos apresentados no item 4.1., serão discutidos aqui alguns caracteres filogenéticos, utilizados em Zaher *et al.* (2006) na filogenia de *Mariliasuchus*, que podem ser interpretados sob a luz do desenvolvimento ontogenético observado no presente trabalho, tanto em *Mariliasuchus* como em *Caiman*. O trabalho de Zaher *et al.* (2006) foi utilizado apenas como base para um exemplo, uma vez que as considerações filogenéticas aqui presentes são preliminares e superficiais. Um trabalho extenso, comparando a morfologia de diferentes crocodilomorfos com os dados ontogenéticos aqui obtidos, é necessário para reavaliar adequadamente a ontogenia dos Crocodyliformes sob a ótica da ontogenia. Será utilizado o conceito de que características novas (apomorfias) surgem mais tardiamente no desenvolvimento, conforme discutido no item 4.1. do presente trabalho. Assim, condições que se iniciam de maneira “X” e migram para um padrão “Y” durante a ontogenia são interpretadas filogeneticamente, onde “X” pode indicar uma condição plesiomórfica para um dado caráter e “Y” uma condição apomórfica para o mesmo caráter.

Os caracteres filogenéticos podem ser concordantes, conflitantes ou não aplicáveis com a ontogenia descrita aqui. Consideram-se aqui caracteres não aplicáveis aqueles onde a

ontogenia não fornece nenhuma pista sobre sua polarização, seja porque os caracteres já iniciam o desenvolvimento ontogenético pós-embriônico numa dada condição que não se altera durante o crescimento ou pelo fato da condição em si não estar presente em nenhum dos táxons analisados. A maior parte dos caracteres utilizados em Zaher *et al.* (2006) foi classificada aqui como não aplicável e, portanto, não será discutida.

Ao todo, nove caracteres foram concordantes com a ontogenia (seguindo a mesma polarização que ocorre sequencialmente durante a ontogenia de *Mariliassuchus* e/ou de *Caiman*), e serão mencionados aqui seguindo a ordem de numeração utilizada em Zaher *et al.* (2006). São eles: A) Caráter 1, superfície externa dos ossos do teto craniano: lisa (0), levemente ornamentada (1) ou densamente ornamentada (2); B) Caráter 13, contribuição do nasal para a borda externa da narina: sim (0) ou não (1); C) Caráter 19, processo dorsal do quadradojugal: estreito, tocando apenas uma pequena parte do pós-orbital (0) ou amplo, tocando extensivamente o pós-orbital (1); D) Caráter 36, processo posterolateral do esquamossal: pouco desenvolvido (0), alongado e não disposto ventralmente (1) ou alongado e disposto ventralmente (2); E) Caráter 44, borda anterior da coana: localizada próxima à borda posterior da fenestra suborbital (0) ou localizada próxima à borda posterior da asa do pterigóide (1); F) Caráter 56, basiesfenóide: exposto ventralmente na caixa craniana (0) ou virtualmente excluído pela superfície ventral do pterigóide e do basioccipital (1); G) Caráter 68, fenestra supratemporal: relativamente grande (0) ou relativamente curta (1); H) Caráter 71, processo retroarticular: ausente ou reduzido (0), curto e robusto (1), com uma superfície arredondada e ampla posteroventralmente (2) ou alongado posteriormente, com formato triangular (3); I) Caráter 77, participação do esplênico na sínfise mandibular em vista ventral: não envolvido (0), pouco envolvido (1) ou extensamente envolvido (2). A concordância da ontogenia com a polarização destes caracteres reforça os mesmos como caracteres bem consolidados para utilização na filogenia dos crocodilomorfos.

Três caracteres filogenéticos de Zaher *et al.* (2006) foram classificados como conflitantes por estarem relacionados à variação intraespecífica, enquanto que um foi considerado conflitante pela ontogenia mostrar uma sequência de mudanças de condições exatamente oposta à polarização do caráter. A presença de variação intraespecífica de determinadas condições filogenéticas foi considerada conflitante devido ao fato de diferentes caracteres, apresentando duas ou mais condições na filogenia, estarem presentes dentro do mesmo táxon em diferentes indivíduos. Isso indica, por exemplo, que uma dada condição em um táxon que só possui um ou dois espécimes conhecidos não pode ser indubitavelmente

designada como uma condição para toda a espécie ou como uma condição presente somente naquele(s) espécime(s). É importante notar que não se propõe aqui a exclusão desses caracteres em análises filogenéticas futuras, mas busca-se trazer discussão relevante à utilização e/ou pesagem desses caracteres em estudos posteriores. Os caracteres conflitantes por variação intraespecífica são, respectivamente: A) Caráter 33, região do parietal entre as janelas supratemporais: larga e densamente ornamentada (0) ou curta, formada apenas por uma crista sagital (1); B) Caráter 52, tubos de Eustáquio: não englobados pelo basioccipital e pelo basiesfenóide (0) ou totalmente englobados por estes elementos (1); C) Caráter 55, superfície ventral do basiesfenóide: menor que a do basioccipital (0) ou igual e/ou maior à do basioccipital (1). Apenas um caráter foi conflitante devido à polarização inversamente interpretada em relação às condições que aparecem na ontogenia. Ele é o caráter 22 de Zaher *et al.* (2006), superfície dorsal do frontal e do parietal: achatada (0) ou com a presença de uma crista longitudinal (1). Todos os indivíduos mais juvenis de crocodilomorfos estudados aqui, sendo relacionados a *Mariliasuchus*, *Caiman* e MZSP-PV 760, apresentaram uma crista medial nestes elementos, localizada sobre a linha sagital do crânio, enquanto que indivíduos mais desenvolvidos ontogeneticamente perdem essa crista.

Ainda, as observações ontogenéticas aqui realizadas permitem a discussão de potenciais novos caracteres filogenéticos que podem ser utilizados em estudos futuros. Algumas sugestões de novos caracteres incluem: A) Contato lateral entre a maxila e a pré-maxila: reto e dorsoventralmente orientado (0) ou com a presença de um processo anterolateral da maxila sobre a pré-maxila (1); B) Contato medial entre o frontal e o nasal: amplo e interdigitado (0), curto (1) ou ausente, obliterado pelos pré-frontais (2); C) Parede lateral do jugal: convexa (0) ou reta (1); D) Processo anterodorsal do surangular: participa de dois ou mais alvéolos mandibulares posteriores (0), participa do último alvéolo (1) ou não participa dos alvéolos mandibulares (2). As mudanças de condições morfológicas observadas aqui podem indicar sinais filogenéticos, mas apenas uma análise mais ampla, incluindo a observação de mais táxons, pode avaliar se estas condições representam caracteres filogenéticos úteis e coerentes.

4.3. Morfologia funcional da dentição e paleoecologia em *Mariliasuchus amarali*

Mariliasuchus amarali é reconhecido por possuir uma heterodontia bastante complexa, com a presença de diferentes morfótipos dentários (Carvalho & Bertini, 1999; Vasconcellos & Carvalho, 2005; Zaher *et al.*, 2006; Andrade & Bertini, 2008b; Osi, 2013).

Observou-se a existência de quatro morfótipos dentários presentes na arcada superior (três já reconhecidos na literatura e um novo, descrito no presente trabalho) e três morfótipos dentários presentes na arcada inferior. A descoberta de um novo morfótipo dentário (pré-molariforme) não representa um fato propriamente inédito para *Mariliasuchus*, uma vez que sua heterodontia é bastante conhecida e documentada, mas representa uma contribuição relevante ao adicionar ainda mais complexidade à morfologia dentária do táxon, corroborando com a hipótese de O'Connor *et al.* (2010) de que os Notosuchia podem ter ocupado nichos ecológicos semelhantes aos mamíferos durante o Cretáceo do Gondwana.

Esses morfótipos foram classificados principalmente a partir da morfologia externa da coroa dentária, da posição e orientação do macrodesgaste do esmalte, do padrão de microdesgaste dentário e da micromorfologia dos cristais de esmalte. O reconhecimento em detalhes de diferentes morfótipos dentários pode, ainda, auxiliar na identificação de elementos dentários isolados (não associados diretamente a um crânio ou mandíbula), relacionados à *Mariliasuchus*, presentes em coleções científicas do país. Uma descrição detalhada e atualizada da dentição em *Mariliasuchus amarali* está presente abaixo.

4.3.1. Dentição maxilar e pré-maxilar

A dentição da arcada superior sobrepõe a dentição da arcada inferior, com os elementos da maxila e da pré-maxila cobrindo externamente a maioria dos elementos do dentário quando o animal mantém a boca fechada (Figura 97 B, D e H), com exceção dos primeiros dentes da mandíbula, que se projetam anteriormente e se expõe externamente, passando entre os primeiros dentes da pré-maxila. Os dois primeiros elementos dentários da arcada superior são os incisiformes (Figura 84), que possuem um formato cônico e o ápice recurvado ventralmente. O primeiro incisiforme se direciona anteroventralmente do alvéolo, posicionando-se muito próximo ao primeiro incisiforme da outra pré-maxila. Em espécimes que encontram-se articulados com a mandíbula, como UFRJ DG 50-R, UFRG DG 105-R e URC R-67, é possível observar que a proximidade entre os primeiros alvéolos da arcada superior ocorre para que os primeiros dentes da mandíbula possam se posicionar entre o primeiro e o segundo incisiformes da pré-maxila (Figura 102B) quando o animal encontra-se com a boca fechada. Estrias longitudinais ornamentam toda a coroa dentária. O macrodesgaste da camada de esmalte dentário é apical neste elemento, com frequente ampliação anterobasal da face de desgaste. O segundo dente da pré-maxila também possui morfologia incisiforme, com um formato cônico e o ápice recurvado ventralmente. Tanto o

alvéolo quanto a coroa dentária deste elemento são posicionados e orientados mais lateralmente do que o primeiro incisiforme, permitindo que o incisiforme procumbente da mandíbula se encaixe entre os dois incisiformes da pré-maxila. O macrodesgaste apresentado pelo segundo incisiforme é mais apical do que o observado no primeiro.

O terceiro elemento dentário da arcada superior é o caniniforme hipertrofiado, que constitui o maior dente presente em *Mariliasuchus amarali*, ocorrendo somente na pré-maxila e ausente na mandíbula. Sua coroa é formada por uma base circular bastante robusta e por um corpo que vai se afunilando no sentido apical, terminando num ápice levemente recurvado posteroventralmente (Figura 102). Este elemento possui as estrias longitudinais mais conspícuas de toda a dentição em *M. amarali*. Sua superfície labial fica totalmente exposta externamente, enquanto que sua superfície lingual sobrepõe o 3º elemento da arcada inferior e parte do próprio dentário. Seu macrodesgaste é principalmente apical, sendo bastante comum encontrar o ápice deste elemento quebrado nos diferentes espécimes, mas é possível observar uma continuação anterobasal deste desgaste, partindo do ápice e seguindo sentido a base do dente. Este é o elemento dentário que mais se modifica ao longo do desenvolvimento ontogenético em *Mariliasuchus*, se tornando cada vez maior proporcionalmente ao resto da dentição e adquirindo uma camada de esmalte cada vez mais espessa e ornamentada, embora a forma geral de sua coroa dentária se mantenha essencialmente a mesma (Figura 102; ver item 3.2.7.). O microdesgaste observado neste elemento é constituído por ranhuras e entalhes alongados, frequentemente passando de 200µm de extensão, e por buracos e depressões presentes irregularmente ao longo de toda a coroa dentária. Não há um alinhamento preferencial do microdesgaste neste elemento, e tanto as ranhuras quanto os pequenos buracos estão aleatoriamente distribuídos pela camada externa de esmalte.

Após o caniniforme hipertrofiado surgem dois elementos com características intermediárias entre um caniniforme e um molariforme. Estes elementos são reconhecidos pela primeira vez no presente trabalho, e são aqui nomeados como pré-molariformes. Características que diferenciam este dente do morfótipo caniniforme são: base mais circular, tamanho expressivamente menor (sem hipertrofia), estrias longitudinais menos conspícuas e ápice relativamente mais recurvado posteroventralmente. Ao mesmo tempo, este morfótipo também não pode ser classificado como um molariforme por possuir um formato muito mais cônico que os últimos elementos dentários, por possuir um ápice recurvado, pela relativa menor presença de tubérculos de esmalte recobrimdo as faces labial e lingual e por apresentar um macrodesgaste apical ao invés da característica face de desgaste apicolateral orientada

anteroposteriormente dos molariformes (Figura 103). Por não se encaixar em nenhuma pré-definição existente na literatura (e por provavelmente possuir uma função diferente de um caniniforme e de um molariforme), optou-se pela designação de um novo morfótipo dentário para estes elementos e por uma nomenclatura adequada dos mesmos. O primeiro pré-molariforme está situado na pré-maxila e é maior e mais alongado que o segundo pré-molariforme, possuindo também um ápice mais recurvado. Este elemento possui uma carena sutilmente serrilhada apenas em sua face distal (Figuras 129A e 133 I). O segundo pré-molariforme, situado no primeiro alvéolo da maxila, é menor e mais robusto do que o primeiro pré-molariforme, mas ainda assim é morfologicamente distinguível dos molariformes subsequentes. Este segundo pré-molariforme apresenta uma carena com quilha, formada por dentículos circulares e robustos, semelhantes aos dentículos observados nos molariformes, presente nas faces mesial e distal. Esta carena, entretanto, distingue-se da carena observada nos molariformes por possuir dentículos apenas pobremente delimitáveis, ao contrário dos dentículos bem evidentes presentes nos últimos elementos maxilares. Ao contrário do caniniforme, o pré-molariforme já apresenta uma orientação preferencial de seu microdesgaste, com as ranhuras e entalhes orientados principalmente ao longo do eixo apicobasal da coroa dentária (Figura 129), e bem menores proporcionalmente do que os observados ao longo do caniniforme. Pequenos buracos e depressões da camada de esmalte também estão presentes neste elemento, porém em tamanho e quantidade relativamente menores do que no caniniforme hipertrofiado.

Os molariformes são os quatro últimos elementos da série dentária, e estão presentes apenas em alvéolos maxilares. Possuem uma coroa de base arredondada e bastante robusta (Figura 102), sendo claramente os elementos capazes de suportar um maior estresse durante a mastigação em *M. amarali*. Estrias longitudinais, presentes no eixo apicobasal, estão presentes na ornamentação dos molariformes, mas não de maneira tão conspícua como nos elementos anteriores. Diversos tubérculos arredondados de esmalte, fora do eixo da carena, ornamentam toda a coroa dentária (principalmente a base da coroa), e estão presentes tanto na face labial como na face lingual (Figura 102). A face labial (não-oclusiva) dos molariformes é convexa, enquanto que a face lingual (oclusiva) é achatada e apresenta amplas faces de desgaste. Carenas serrilhadas estão presentes nas porções mesial e distal destes elementos, e sua natureza de formação é motivo de discussão na literatura e no presente trabalho (ver item 3.5.2.4.). Os molariformes maxilares apresentam uma ampla face de desgaste do esmalte dentário, com estrias orientadas anteroposteriormente, situadas na porção apicolateral da face

labial da coroa. Este padrão de desgaste, juntamente com a morfologia da articulação da mandíbula com o crânio, permite inferir que *M. amarali* realizava movimentos anteroposteriores durante seu processamento alimentar (Zaher *et al.*, 2006; Nobre *et al.*, 2007b). A ocorrência de movimentos complexos de mastigação, embora rara nos répteis como um todo, é relativamente comum em clados extintos de Crocodyliformes (Osi, 2013). O microdesgaste do esmalte dentário também suporta a hipótese de complexos movimentos mandibulares durante a mastigação, com as micro ranhuras orientadas anteroposteriormente. Entretanto, é importante notar que no primeiro molariforme da maxila as ranhuras estão orientadas diagonalmente, provavelmente devido à diferente participação deste elemento no processamento alimentar, ao invés de estarem horizontalizadas como nos molariformes subsequentes. O último molariforme é um elemento de proporções bastante reduzidas, e certamente foi o molariforme que menos participava do processamento alimentar durante a mastigação. É comum que este último molariforme apresente pouca ou nenhuma face de macrodesgaste aparente, embora em UFRJ-DG 106-R ele seja um elemento de maior tamanho (provavelmente em estágio mais próximo à substituição) e apresente uma face de desgaste relativamente bem desenvolvida, principalmente em suas porções apicais (Figura 35).

4.3.2. Dentição mandibular

Dois incisiformes anterodorsalmente orientados, praticamente paralelos ao eixo da sínfise mandibular, constituem os primeiros elementos dentários da mandíbula (Figura 96). Estes elementos se inserem entre os incisiformes da pré-maxila, projetando-se para fora da boca do animal. Estrias longitudinais ornamentam as coroas dos dois incisiformes, e formam as únicas ornamentações presentes neste morfótipo. O primeiro incisiforme é mais longo que o segundo, e tem frequentemente sua raiz exposta nos diferentes espécimes fósseis estudados. Sua coroa apresenta pouca ou nenhuma curvatura, sendo um elemento basicamente reto e muito bem implantado no dentário, adaptado para sofrer grande stress quando em contato com o ambiente. Uma extensa face de desgaste, a maior observada em todos os elementos dentários, está presente em sua porção ventral, mostrando como este elemento era firmemente utilizado no ambiente (com possíveis hábitos escavadores). A face de desgaste frequentemente expõe grandes porções da dentina. O segundo incisiforme apresenta um macrodesgaste basicamente apical e, em alguns espécimes (como MZSP-PV 51) apresenta uma leve curvatura sutilmente orientada no eixo anterodorsal.

Na mandíbula o morfótipo caniniforme hipertrofiado está ausente. Imediatamente posterior aos dois incisiformes o dentário apresenta dois pré-molariformes inseridos diagonalmente em seus alvéolos e que possuem angulação aproximada de até 45°, em relação à mandíbula, nos indivíduos mais jovens (Figura 104). Estes elementos são mais cônicos e alongados que os molariformes, mas não apresentam a característica curvatura apical da coroa como apresentam os pré-molariformes da arcada superior. Apenas estrias longitudinais ornamentam a coroa dentária fora das carenas, e os tubérculos de esmalte característicos principalmente dos molariformes não estão presentes em nenhum dos dois pré-molariformes mandibulares. O primeiro elemento é menor e menos robusto que o segundo, sendo proporcionalmente mais alongado, e apresenta um macrodesgaste basicamente apical. Sua coroa apresenta uma carena apenas sutilmente serrilhada, formada por pequenas zonas de espessamento do esmalte, e não por dentículos verdadeiros. O segundo pré-molariforme é mais amplo no eixo mesial-distal do que o primeiro, mas ainda assim é um elemento mais longo do que largo. Uma carena melhor desenvolvida, com dentículos mais bem definidos e robustos, está presente em ambas faces mesial e distal, mas ela não apresenta uma compleição tão robusta como a observada nos molariformes (Figura 104).

Os molariformes do dentário compõem os últimos cinco elementos dentários da mandíbula, ao contrário de apenas quatro observados na maxila. Eles possuem seção transversal arredondada na base e uma série de tubérculos de esmalte ornamentando toda a coroa, constituindo os elementos mais robustos da dentição em *M. amarali* (Figura 102). Suas carenas mesial e distal apresentam dentículos robustos e arredondados, que visualmente (uma vez que dentes mandibulares não foram sacrificados para a análise de microestrutura dentária) parecem apresentar o mesmo padrão observado nos molariformes maxilares: dentículos formados apenas por espessamento da camada de esmalte nas regiões próximas ao ápice do dente e dentículos verdadeiros, formados com a participação da dentina, nas regiões próximas à base da coroa. O segundo e o quarto molariformes são frequentemente os molariformes mais largos e robustos dentre os cinco últimos dentes da mandíbula, mas parece haver alguma variação intraespecífica nesta característica, onde em alguns casos o terceiro molariforme é mais robusto, como em MN 6298-V e UFRJ-DG 106-R (Figura 93 B e D). O último molariforme, assim como na arcada superior, é apenas um pequeno elemento dentário, de provável pouca participação no processamento alimentar. Os molariformes são sutilmente oblíquos, acompanhando a própria curvatura da mandíbula, e não possuem seu eixo mesial-distal paralelo à linha sagital. Suas faces de desgaste estão posicionadas na face labial da

coroa dentária, que se encontram contra a face lingual dos molariformes superiores durante a mastigação. Por isso, a face labial costuma ser mais plana e menos convexa do que a face lingual nestes elementos mandibulares, exatamente o contrário do padrão observado nos molariformes da maxila.

4.3.3. Anatomia interna do esmalte dentário em *M. amarali*

Sander (1999), em sua extensa revisão sobre a morfologia interna do esmalte dentário em répteis, afirmou que os Crocodyliformes formavam um dos grupos taxonômicos mais relevantes para o estudo da micromorfologia do esmalte dentário, uma vez que apresentam diversas variações ecomorfológicas em sua dentição, suas relações filogenéticas são relativamente bem compreendidas, sua amelogênese é potencialmente estudável em animais atuais e seus materiais são relativamente fáceis de obter (p. 94). Embora as relações filogenéticas dos crocodilomorfos não estejam tão bem resolvidas quanto o autor quis demonstrar, as outras afirmações são válidas. Entretanto, mesmo com diversos materiais fósseis conhecidos para o grupo, no próprio levantamento de Sander (1999) há apenas amostras relativas a dois clados de crocodilomorfos: Eusuchia e Thallatosuchia. Nos últimos anos, algumas contribuições importantes foram realizadas no estudo da microestrutura do esmalte dentário em répteis (Creech, 2004; Hwang, 2005; Hwang, 2011), mas o amplo e diverso clado dos Notosuchia nunca teve nenhum representante estudado neste sentido. A presente contribuição representa, então, a primeira descrição da microestrutura do esmalte dentário para o grupo dos notossúquios. O padrão zifomorfo (*sensu* Andrade & Bertini, 2008c), exclusivo para *Mariliasuchus*, também é descrito pela primeira vez em sua anatomia interna.

Em répteis, ao contrário do que é observado em mamíferos, a morfologia interna dos cristais de esmalte está mais relacionada à função da dentição do que à filogenia entre os táxons (Sander, 1999), embora alguns estudos recentes tenham notado a presença de padrões filogenéticos na microestrutura do esmalte dentário em dinossauros (Hwang, 2005; 2010). O tipo de esmalte predominante em *Mariliasuchus* é o *parallel crystallite enamel*, com presença de BUL em variáveis espessuras ao longo da série dentária. Esse tipo de esmalte aparece principalmente em animais de alimentação durofágica, como em alguns ictiossauros, mosassauros, lagartos varanídeos e teiídeos, etc, embora ele também esteja presente excepcionalmente em animais com outras dietas inferidas, como carnívoros, herbívoros e onívoros de alimentação variada (Sander, 1999). A observação deste padrão em

Mariliasuchus, juntamente com a constatação de uma densa camada de esmalte recobrindo a coroa dentária com até pouco mais de 300µm de espessura, reforça a hipótese de que o táxon possuía uma alimentação com inclusão de itens duros durante sua vida, com uma coroa dentária altamente reforçada por cristais de esmalte paralelos entre si. Essa combinação de características pode ter favorecido o processamento alimentar durante a oclusão dentária ao oferecer uma camada de esmalte bastante resistente a quebras e fraturas.

Foram observadas *incremental lines* ao longo de todos os morfótipos dentários estudados, com maior ou menor evidência. Entretanto, no caniniforme as *incremental lines* são muito mais numerosas e evidentes. Como elas representam faixas de crescimento diferenciado entre os cristais de esmalte (Sander, 1999), acabam formando “espaços” maiores entre pacotes de cristais, que são visíveis numa coloração mais escurecida em MEV (Figuras 132 II e 133 IV). A presença mais frequente de *incremental lines* no caniniforme é aqui atribuída ao fato deste morfótipo ser o maior elemento dentário em *Mariliasuchus* que, portanto, apresenta um crescimento maior e possivelmente mais rápido do que outros elementos dentários e facilita o surgimento de zonas de crescimento desigual entre os cristais. Outra característica diferenciada da microestrutura dentária em *Mariliasuchus* é a presença de numerosos *enamel tubules* ao longo da série dentária, principalmente nos dentes mais posteriores da maxila. Embora a natureza de origem dos túbulos não seja bem compreendida (Sander, 1999), a presença de túbulos é bem comum em mamíferos (Koenigswald & Sander, 1997), e a alta frequência destas estruturas em *Mariliasuchus* pode, também, indicar algum tipo de convergência estrutural entre os grupos. Mais estudos dessa natureza em crocodilomorfos heterodontes podem ajudar a elucidar essa questão, uma vez que existe a hipótese de que esses animais possam ter ocupado nichos ecológicos semelhantes aos de mamíferos durante o Cretáceo do Gondwana (O'Connor *et al.*, 2010).

É importante notar que o padrão *parallel crystallite enamel* observado em *Mariliasuchus* não é formado por cristais perfeitamente paralelos entre si (Figuras 131-134). A natureza levemente ondulada dos cristais de esmalte, em corte longitudinal, lembra o padrão *wavy enamel* descrito por Sander (1999) para o grupo dos Hadrosauridae e Iguanodontidae e ampliado por Hwang (2005) para o grupo dos Euornithopoda mais derivados. Embora o padrão *wavy enamel* não seja aplicável para *Mariliasuchus* (uma vez que no crocodilomorfo foram observadas *incremental lines*, que não são visíveis nos euornitópodes, e nos cortes transversais dos dentes de *M. amarali* não foi observado um padrão tão ondulado como o *wavy enamel* deveria ser), alguma convergência funcional entre

os dois clados pode existir. Hadrossauros e iguanodontes são dinossauros herbívoros e, assim como *Mariliasuchus*, apresentam uma relativamente alta capacidade de processamento alimentar intraoral (Sander, 1999). O padrão observado no presente trabalho também lembra a descrição de Hwang (2005) para o tipo de esmalte encontrado em alguns dinossauros terópodes basais e prossaurópodes: *diverging parallel crystallite enamel*. Apesar do nome ambíguo (por incluir as palavras “divergente” e “paralelo” na mesma nomenclatura), esse foi o termo escolhido pelo autor para designar um tipo de esmalte que é formado por cristais que partem perpendicularmente do EDJ, em direção à superfície externa da camada de esmalte, mas que não são perfeitamente paralelos entre si, formando agrupamentos de cristais com angulação diferenciada (divergentes). Por outro lado, as adaptações da dentição (forma da coroa dentária, macrodesgaste dentário, etc) em *Mariliasuchus* lembram mais as observadas em euornitópodes do que em terópodes e/ou prossaurópodes. De qualquer maneira, fica claro que o padrão *parallel crystallite enamel*, tido como basal para os répteis (Sander, 1999), é muito generalista e engloba uma série de táxons amplamente diferenciados quanto às suas relações filogenéticas e variações ecomorfológicas. Uma revisão deste padrão, num estudo mais amplo, pode designar melhor algumas de suas variações mais importantes e elucidar sua função na dentição dos Amniota.

Outra questão elucidada com a presente análise foi a ocorrência de dentículos verdadeiros em *Mariliasuchus*. Cortes anatômicos longitudinais e transversais mostraram um padrão único da natureza de formação da carena serrilhada, onde a porção mais apical da carena é serrilhada por dentículos “falsos” (ou seja, apenas tubérculos formados por espessamento do esmalte, sem a participação da dentina) enquanto que a porção mais basal da carena é serrilhada por dentículos verdadeiros (com a participação da dentina). Esse padrão é único até o momento em Archosauria, e corrobora com a hipótese de que *Mariliasuchus* deve ser incluído em uma categoria de dentição à parte dentro dos Crocodylomorpha, que Andrade & Bertini (2008c) descreveram como zifomorfo.

4.3.4. Interpretação paleoecológica da heterodontia em *M. amarali*

Os dados coletados no presente trabalho suportam a interpretação de hábitos alimentares altamente generalistas para *Mariliasuchus amarali*, com a inclusão de itens duros (como conchas, carapaças de invertebrados, raízes, etc) durante sua vida. Esse comportamento ecológico pode ter fornecido a chave para a sobrevivência do táxon em meio a um ambiente semi-árido, com períodos sazonais de estiagem, como é postulado para a Bacia Bauru. Nobre

et al. (2007b) analisaram coprólitos inferidos pelos autores a *M. amarali*, e através de uma análise de difractometria concluíram que o táxon não possuía uma alimentação estritamente carnívora, como é comum entre os Crocodyliiformes. Apesar de se considerar aqui a associação de um coprólito diretamente a uma única espécie como uma afirmação de alto grau de inferência, fica clara a existência de crocodilomorfos onívoros durante o Cretáceo da Bacia Bauru e ainda mais plausível a possibilidade de *Mariliasuchus amarali* ter possuído hábitos alimentares generalistas. Os diferentes morfótipos dentários em *Mariliasuchus* certamente desempenharam funções distintas durante os processos de captura e processamento alimentar no táxon, e sua morfologia funcional será discutida e interpretada abaixo.

Inicialmente, os primeiros incisiformes mandibulares podem ter sido utilizados para a busca ativa de recursos. Suas extensas faces de desgaste sugerem um intenso contato entre a coroa dentária e o ambiente, e estes morfótipos podem ter sido utilizados para escavar o solo em busca de pequenos invertebrados e/ou materiais vegetais (como raízes e tubérculos). Atualmente, javalis e porcos selvagens utilizam os incisivos mandibulares justamente para a função de escavação, incluindo raízes e tubérculos entre seus itens alimentares preferenciais (Bruinderink *et al.*, 1994; Sicuro & Oliveira, 2002), e uma correlação morfofuncional entre esses animais e *Mariliasuchus amarali* já foi proposta por Nobre *et al.* (2007b).

Para capturar o alimento, os incisiformes mandibulares e pré-maxilares, com um possível auxílio dos pré-molariformes mandibulares, podem ter sido utilizados com funções de perfuração e pinçamento. Assim, esses morfótipos poderiam rapidamente capturar pequenos animais e/ou poderiam habilidosamente segurar e arrancar pedaços de matéria orgânica imóvel (como pedaços de animais mortos ou elementos vegetais). O caniniforme hipertrofiado pode ter sido eficiente na captura de pequenos animais e, ainda, ter aproveitado sua alta robustez para servir como um elemento capaz de puxar alimentos com maior força, como pedaços maiores de carne em animais mortos (incluindo tendões musculares) ou raízes de árvores.

Os pré-molariformes, superiores e inferiores, tomavam função na primeira parte do processamento alimentar: cortar os alimentos em pedaços menores (Figura 137). Sua morfologia mais pontuda e menos robusta pode ter gerado um “efeito tesoura” de alta capacidade de corte quando *M. amarali* fechava a boca, levando os pré-molariformes inferiores de encontro aos espaços entre os pré-molariformes superiores e, posteriormente, deslocando os pré-molariformes da mandíbula caudalmente contra os pré-molariformes da maxila e pré-maxila, ampliando o efeito de corte. Entretanto, é importante notar que os pré-

molariformes não formam oclusão entre si (como formam os molariformes) e não chegam a se tocar firmemente durante a mastigação. As faces de desgaste dos pré-molariformes são essencialmente apicais e suas ranhuras de microdesgaste são orientadas no eixo apicobasal, suportando uma função de perfuração maior do que uma função de processamento neste morfótipo dentário. Essa interpretação morfofuncional permite explicar, também, a observação de que os dentículos presentes nestes elementos são menores e menos robustos que os observados nos molariformes, uma vez que o efeito cortante aqui é mais importante do que o efeito de processamento alimentar.

Por fim, os molariformes tomavam função na última parte da mastigação: o processamento alimentar (Figura 137). Estes elementos são mais robustos e possuem dentículos verdadeiros (ao contrário dos dentículos falsos observados nos pré-molariformes) muito mais espessos que os observados nos morfótipos anteriores, além de numerosos e robustos tubérculos de esmalte presentes ao longo da coroa. Essas adaptações devem ter auxiliado os molariformes a suportar um maior stress de mastigação e trituração do alimento antes da ingestão. Suas extensas faces de desgaste anteroposteriormente orientadas, frequentemente expondo a dentina, sugerem uma forte força de mastigação e um intenso contato entre as coroas dentárias dos molariformes, permitindo a *Marillasuchus* processar intraoralmente o alimento de maneira eficiente.

4.4. Considerações taxonômicas sobre *Marillasuchus robustus*

O espécime UFRJ DG 56-R apresenta algumas variações morfológicas em relação a outros espécimes de *Marillasuchus amarali* que levaram Nobre *et al.* (2007a) a considerá-lo como um novo táxon. Entretanto, a maior parte dessas diferenças pode ser explicada pelo fato do material corresponder a um indivíduo em avançado estágio de desenvolvimento, a efeitos tafonômicos deformadores durante sua preservação e a equívocos cometidos durante a fase de preparação/reconstrução do espécime. Cada um dos argumentos utilizados por Nobre *et al.* (2007a) para justificar a criação de *Marillasuchus robustus* será discutido em detalhes a seguir.

4.4.1. Robustez do crânio

A anatomia geral do crânio de UFRJ DG 56-R aparenta ser mais robusta que outros espécimes de *Marillasuchus* devido a um artefato gerado por uma colagem equivocada da região occipital no crânio deste espécime. Como essa região está localizada numa posição

muito mais anterior do que deveria estar (ver item 3.6.), o crânio aparenta ser mais curto e alto do que realmente é, principalmente quando comparado com outros indivíduos (Figura 87). Entretanto, grande parte da robustez geral do crânio em *M. robustus* é uma falsa impressão causada principalmente por dois motivos: 1) pelo fato da região occipital estar colada numa posição muito mais anterior do que deveria estar em UFRJ DG 56-R; e 2) pelo processo diagenético de compressão anteroposterior sofrido por este espécime (ver item 4.4.5.). Se o crânio de *M. robustus* estivesse completo (Figura 138), seria possível observar uma proporção entre seus elementos muito mais parecida com *M. amarali*.

4.4.2. Expansão lateral da região pós-orbital

O espécime UFRJ DG 56-R apresenta uma grande expansão lateral da região pós-orbital, formada pela mandíbula e pelos jugais que se projetam lateralmente após o final do rostro, e esta condição também foi utilizada por Nobre *et al.* (2007a) para reforçar a justificativa de criação de um novo táxon. Entretanto, ao observar diferentes espécimes de *Mariliasuchus amarali* em vista dorsal é possível observar que esta expansão é uma condição amplamente presente no táxon, mesmo em indivíduos de estágios ontogenéticos mais juvenis (Figura 81), e que claramente não é uma autapomorfia de *Mariliasuchus robustus*.

A expansão da região pós-orbital em UFRJ DG 56-R parece ser mais brusca do que em outros espécimes de *Mariliasuchus*, mas este fato também pode ser explicado pelo fato da região occipital estar artificialmente posicionada de maneira muito anterior no material em questão. Se o crânio estivesse completo, certamente essa expansão pareceria mais suave, assim como ocorre em *Mariliasuchus amarali* (Figura 138A).

4.4.3. Forte arqueamento da mandíbula

A impressão de um forte arqueamento em sentido dorso-posterior do surangular, na porção anterior da mandíbula, também é causada por um artefato gerado por colagem equivocada do material UFRJ DG 56-R. Diversas quebras e rachaduras são visíveis em vista lateral da mandíbula, e os contatos entre as peças quebradas parecem não se encaixar com perfeição no espécime (Figura 29). Tal montagem equivocada pode ter levado à falsa impressão que o surangular é mais arqueado do que deveria ser. Uma compressão diagenética também pode ter afetado a anatomia deste elemento ósseo (item 4.4.5.). Outro fato que levanta dúvidas sobre a real posição deste elemento ósseo em UFRJ DG 56-R é que o

surangular obliteraria o jugal em vista lateral (Figura 29), o que implicaria num acentuado e impossível desgaste entre estes ossos durante os movimentos de processamento alimentar.

A mandíbula de *Mariliasuchus robustus* está preservada parcialmente e, mesmo assim, atinge quase todo o comprimento do crânio. Isso ocorre por conta da região occipital em UFRJ DG 56-R estar posicionada equivocadamente de maneira muito anterior; caso a mandíbula estivesse completa, ela terminaria muito depois do crânio, impossibilitando uma articulação com o quadrado. Além disso, ela também está localizada muito dorsalmente (no arqueamento do surangular), e não haveria espaço para a musculatura da mastigação se posicionar de maneira plausível. Portanto, um dos principais argumentos de Nobre *et al.* (2007a) para justificar a criação de *Mariliasuchus robustus* (a condição autapomórfica da posição da mandíbula) não pode ser utilizado, uma vez que o posicionamento diferenciado de seus elementos é causado por montagem equivocada de fragmentos ósseos, e não por um real posicionamento anatômico diferenciado.

4.4.4. Dentição diferenciada

Nobre *et al.* (2007a) argumentaram que uma maior robustez dos dentes, com estrias e tubérculos mais evidentes, um caniniforme mais ornamentado, com linhas longitudinais mais evidentes, com raiz mais profunda e com ápice mais inclinado caudalmente reforçariam a diferença entre *M. amarali* e *M. robustus*, corroborando com a criação de um novo táxon para UFRJ DG 56-R.

A maior robustez dentária, juntamente com uma camada de esmalte mais espessa, densa e ornamentada em UFRJ DG 56-R é aqui atribuída ao fato deste material pertencer a um indivíduo mais velho que os outros espécimes conhecidos de *Mariliasuchus*. Durante o desenvolvimento ontogenético de *Mariliasuchus* os dentes ficam cada vez mais fortes, robustos e resistentes. Este padrão pode ser observado ao analisar a dentição de diferentes espécimes alinhados ontogeneticamente (Figura 102).

O caniniforme hipertrofiado de UFRJ DG 56-R não apresenta diferenças estruturais quanto ao padrão de estrias longitudinais e ângulo de inclinação do ápice da coroa quando comparado com outros espécimes adultos de *Mariliasuchus*, ao contrário do que pontuaram Nobre *et al.* (2007a). Ao observar dois caniniformes hipertrofiados de indivíduos adultos bem preservados, fica evidente que a morfologia deste elemento dentário é idêntica em ambos indivíduos (Figura 102D e E), com uma leve variação intraespecífica dentro de cada espécime. A presença de uma raiz mais profunda e de um dente de maior tamanho geral em

UFRJ DG 56-R se deve ao fato deste espécime ser relativo a um indivíduo em estágio ontogenético mais avançado do que outros materiais de *Mariliasuchus* conhecidos.

4.4.5. Fator diagenético deformador em UFRJ-DG 56-R

Um rostro mais elevado lateralmente não foi um argumento utilizado por Nobre *et al.* (2007a) para diagnosticar *Mariliasuchus robustus*, mas é especialmente visível quando se compara este espécime a outros de *Mariliasuchus amarali*. Uma explicação possível para essa diferença anatômica é a presença de um efeito diagenético deformador durante a preservação do espécime.

Frequentemente, os espécimes de *Mariliasuchus* apresentam algum grau de deformação sofrido durante seu processo de preservação. Ao observar o espécime MN-6298 V, por exemplo, é possível notar claramente que este espécime sofreu uma forte compressão lateral durante sua preservação. Tal fato pode ser constatado ao comparar este espécime com outros de *M. amarali*, principalmente em vista dorsal do crânio (Figura 81) e em vista dorsal da mandíbula (Figura 93). O crânio e a mandíbula de MN-6298 V são muito mais comprimidos lateralmente do que em outros espécimes de *Mariliasuchus*, e tal característica não pode ser explicada por variação ontogenética, por exemplo. Um severo efeito de uma forte compressão lateral sofrida no espécime em questão pode ser observado ao analisar o crânio em vista posterior (Figura 90A), onde é possível notar uma expansão dorsoventral anormalmente grande em MN-6298 V. Ao sofrer uma forte compressão lateral, os elementos ósseos deste espécime se achataram e deformaram sua anatomia, comprimindo-se lateralmente e expandido-se dorsoventralmente.

Outro espécime bastante deformado de *M. amarali* é URC-R 67. Neste indivíduo, a compressão não foi lateral e sim dorsoventral, como é possível notar por sua região occipital altamente colapsada (Figura 62). O resultado dessa compressão dorsoventral foi a deformação lateromedial sofrida por alguns elementos, alargando lateromedialmente de maneira artificial algumas estruturas (como a coana, que é bem mais exposta neste espécime em vista ventral do crânio, figura 94).

UFRJ-DG 56-R também mostra evidências de uma forte compressão sofrida durante seu processo de preservação. Entretanto, essa compressão não parece ter sido lateral nem dorsoventral, mas sim anteroposterior (Figura 136). A compressão sobre o eixo sagital do crânio deste espécime pode ter sido um fator fundamental para a anatomia apresentada em *M. robustus*, uma vez que uma forte pressão anteroposterior pode ter elevado dorsoventralmente

algumas estruturas, como o rostrum como um todo, e ter gerado a condição observada de uma maxila e pré-maxila mais elevadas. Outra evidência de uma forte compressão anteroposterior no espécime é o fato de todas as quebras presentes no teto craniano do fóssil estarem orientadas no mesmo sentido (transversais ao eixo sagital) (Figura 28A). Além disso, essa compressão pode ter colapsado a região posterior contra a anterior, levando também à quebra da mandíbula e à sua consequente elevação anormal do surangular.

4.4.6. Considerações sobre a validade de *M. robustus*

As diferenças morfológicas de *Mariliasuchus robustus* em relação à *Mariliasuchus amarali*, descritas por Nobre *et al.* (2007a), são aqui atribuídas principalmente a variação ontogenética (uma vez que UFRJ-DG 56-R é o maior e mais velho espécime de *Mariliasuchus* conhecido), a artefatos gerados por equívocos durante a preparação e montagem do espécime UFRJ-DG 56-R e também devido a fatores tafonômicos / diagenéticos decorrentes de seu processo de fossilização.

A presença de uma maior robustez geral do crânio e de uma camada de esmalte dentário mais espessa e ornamentada no espécime UFRJ DG 56-R, bem como seu tamanho total muito maior em relação a outros espécimes de *Mariliasuchus amarali*, são aqui interpretadas como evidências de desenvolvimento ontogenético mais tardio.

Somados os argumentos citados previamente e aliados ao fato de *Mariliasuchus robustus* ter sido descrito sem uma diagnose filogenética (baseada em apomorfias), interpreta-se que o espécime UFRJ DG 56-R representa um indivíduo de *Mariliasuchus amarali* em estágio ontogenético mais avançado, e não uma espécie nova. A única característica morfológica observada no material UFRJ-DG 56-R que distoa dos outros materiais cranianos de *Mariliasuchus* e que pode indicar uma diferença taxonômica entre os fósseis é a altura do rostrum que, caso não tenha sido formada por um processo diagenético, pode indicar algum tipo de apomorfia. Entretanto, interpreta-se aqui que somente esta característica morfológica não é consistente o suficiente para justificar a criação de um novo táxon dentro do gênero *Mariliasuchus*.

4.5. MZSP-PV760: o mais jovem crocodilomorfo (pós-embrionário) do Cretáceo de Gondwana

Através de uma revisão bibliográfica, utilizando principalmente o banco de dados disponível nos sites “Google Acadêmico” (disponível em: scholar.google.com.br, acesso em

13/06/2013) e “Developmental-Palaeontology.net” (disponível em: www.developmental-palaeontology.net, acesso em 13/06/2013) foi constatado que o espécime MZSP-PV 760 representa o menor e, conseqüentemente, o mais jovem espécime pós-embrionário de crocodilomorfo cretácico preservado em rochas do Gondwana. A análise de sua morfologia, comparada com a de um crocodilo juvenil recente de tamanho semelhante, pode mostrar padrões de desenvolvimento comuns aos Crocodyliformes durante seus primeiros estágios de desenvolvimento ontogenético. O espécime escolhido para esta análise foi MZSP-2248, um pequeno *Caiman crocodilus* de apenas 3,3cm de comprimento craniano total (contra aproximadamente 3cm de MZSP-PV 760).

A anatomia craniana de MZSP-PV 760 apresenta um mosaico de condições que ora lembram as presentes em *Mariliasuchus* e ora lembram as presentes em *Caiman*. A análise morfométrica também mostrou que MZSP-PV 760 ora se comporta como um indivíduo juvenil com afinidades a *Mariliasuchus* (mais frequentemente) e ora como um indivíduo juvenil com afinidades a *Caiman*. Essa mistura de condições reforça a hipótese de que o espécime pertence a outro táxon extinto que não *Mariliasuchus*, embora os dois táxons pareçam possuir relações filogenéticas próximas. Uma análise morfológica inicial mostra que MZSP-PV 760 parece ter afinidades, também, com o táxon *Adamantinasuchus navae* Nobre & Carvalho 2006, principalmente por possuir dentes posteriores mais pontudos e menos arredondados do que os observados em *M. amarali* e por possuir uma quilha no jugal que lembra a condição descrita por Nobre & Carvalho (2006) para *A. navae*. Infelizmente, a descrição original de *Adamantinasuchus* não possui imagens do crânio em vistas dorsal, ventral e posterior, impedindo uma melhor comparação entre este táxon e o espécime MZSP-PV 760. Em análises filogenéticas recentes, *Mariliasuchus amarali* frequentemente aparece como um táxon proximamente relacionado à *Adamantinasuchus navae* (O'Connor *et al.*, 2010; Iori & Carvalho, 2011; Bronzati *et al.*, 2012), e a semelhança morfológica entre estes táxons e o espécime MZSP-PV 760 leva a crer que este último está relacionado ao clado que inclui o ancestral mais recente entre *M. amarali* e *A. navae*. Devido ao fato de MZSP-PV 760 pertencer a um indivíduo juvenil, com variações anatômicas que são dificilmente distinguíveis entre características taxonômicas e características ontogenéticas, julga-se aqui mais sensato referir-se a este espécime apenas por seu n° de tombo, sem identificá-lo diretamente a um táxon pré-existente ou nomeá-lo como uma nova espécie.

Uma das características que mais difere entre a anatomia de MZSP-PV 760 e *M. amarali* é a forma da fenestra supratemporal. Em MZSP-PV 760 esta fenestra é comprimida

lateralmente e postada de maneira oblíqua em relação ao eixo sagital (Figura 19), enquanto que em *Mariliasuchus* ela é arredondada e de grandes proporções, mesmo nos indivíduos em estágios ontogenéticos iniciais (Figura 82). A condição observada em MZSP-PV 760 lembra o padrão encontrado em indivíduos juvenis de *Caiman* (Figura 139), levantando a possibilidade desta característica estar relacionada a um padrão ontogenético comum aos crocodilomorfos, com *Mariliasuchus* se diferenciando em estágios ontogenéticos muito iniciais (talvez até embrionários). A forma da fenestra infratemporal de MZSP-PV 760, por outro lado, difere da forma desta estrutura observada em *Caiman* (Figura 143), sendo mais alongada anteroposteriormente do que dorsoventralmente, e lembra a morfologia observada em *M. amarali* (Figura 88). Já a fenestra mandibular de MZSP-PV 760 é diferente morfológicamente tanto da fenestra mandibular de *M. amarali* como a de *C. crocodilus* (Figura 21). Em MZSP-PV 760, esta fenestra é muito mais alongada anteroposteriormente e comprimida dorsoventralmente, com extensão também relativamente maior neste crocodilomorfo do que em *Mariliasuchus*, onde ela se alonga desde quase a metade da órbita até pouco mais da metade da fenestra infratemporal (Figura 21). A região da fenestra suborbital encontra-se pobremente preservada em MZSP-PV 760, e sua morfologia não pode ser corretamente descrita (Figura 20).

A principal característica morfológica que distingue MZSP-PV 760 de *Mariliasuchus* é a dentição. Enquanto que *M. amarali* apresenta uma heterodontia bastante desenvolvida, com a presença de quatro morfótipos dentários facilmente diferenciáveis, MZSP-PV 760 apresenta uma dentição que é aparentemente homodonte (Figura 21), embora esta real condição não possa ser indubitavelmente afirmada pelo fato de crânio e mandíbula do espécime ainda estarem associados entre si. A condição homodonte de MZSP-PV 760 difere, também, da condição heterodonte observada em *Adamantinasuchus navae*, que apresenta incisiformes, caniniforme e molariformes em sua anatomia (Nobre & Carvalho, 2006).

A forma geral do parietal em MZSP-PV 760 lembra mais a observada em indivíduos juvenis de *C. crocodilus* do que em *M. amarali* (Figura 139), onde o parietal é um elemento robusto e com ramos laterais pouco desenvolvidos, ao contrário da característica forma de “T” observada em jovens *Mariliasuchus* (Figura 82). Ao mesmo tempo, o jugal de MZSP-PV 760 apresenta um *foramen* em sua porção anterior que, embora seja menor neste espécime, também está presente em todos os indivíduos de *M. amarali* estudados (Figura 88). Nenhum indivíduo de *Caiman* apresentou qualquer evidência de um *foramen* nesta região que fosse homólogo ao *foramen* observado nos crocodilomorfos fósseis. A anatomia da região posterior

do crânio em MZSP-PV 760 também lembra mais a observada nos espécimes de *Mariliasuchus* do que nos espécimes de *Caiman* (Figura 145). Em indivíduos recém-eclodidos de *Caiman* é possível observar que a curvatura da porção posterior do crânio é tão intensa que até mesmo o *foramen magnum* assume uma posição muito mais ventral do que nos espécimes fósseis de crocodilomorfos (Figura 145 – notar que, em vista posterior do crânio, o espécime juvenil de *C. crocodilus* apresenta uma curvatura tão forte do pós-crânio que até mesmo a fenestra supratemporal é visível nesta vista).

Outras pequenas diferenças entre MZSP-PV 760 e *Mariliasuchus* incluem modificações relacionadas à mandíbula e/ou articulação entre o crânio e a mandíbula. O quadradojugal não participa do côndilo mandibular do quadrado em MZSP-PV 760, assim como não participa em *M. amarali*. Em *Caiman*, por outro lado, ele margeia a borda lateral do côndilo (Figura 143). O espécime MZSP-PV 760 apresenta, também, uma sínfise mandibular de menores proporções que lembra mais a condição observada em indivíduos juvenis de *Caiman* (Figura 141) do que em *Mariliasuchus* (Figura 100).

Algumas condições morfológicas são observadas tanto em MZSP-PV 760 como nos indivíduos juvenis de *Mariliasuchus* e de *Caiman*, e podem refletir padrões ontogenéticos comuns a todos os Crocodyliformes. Além de todos eles possuírem uma órbita de grandes proporções, o frontal dos crocodilomorfos juvenis compartilha a condição de ser proporcionalmente mais alongado (Figuras 82 e 140) e de possuir uma quilha medial, localizada sobre o eixo sagital do crânio, que não está presente em indivíduos mais desenvolvidos (Figuras 81 e 139). O rostrum também é reduzido em estágios ontogenéticos menos desenvolvidos, tanto em *Mariliasuchus* (Figura 81) como em *Caiman* (Figura 83), e a condição observada no espécime MZSP-PV 760 também é a de um rostrum pouco alongado (Figura 19). A anatomia da mandíbula também apresentou semelhanças entre todos os crocodilomorfos juvenis. Sua morfologia geral mostra que ela é um elemento pouco recurvado (tanto em sua porção anterior como na posterior) no início do desenvolvimento, tanto em *M. amarali* (Figura 96) como em *Caiman* (Figura 98) e em MZSP-PV 760 (Figura 21). A curvatura anterior aumenta gradativamente em *Mariliasuchus* durante o crescimento, enquanto que *Caiman* apresenta uma trajetória ontogenética oposta, com a curvatura posterior aumentando gradativamente com o desenvolvimento. Outra semelhança mandibular entre os espécimes é a baixa exposição ventral do esplenial em estágios iniciais (Figuras 100 e 142).

5. CONCLUSÕES

- A morfometria geométrica foi muito mais eficiente na detecção de diferenças morfológicas entre os crocodilomorfos estudados do que foram as análises qualitativas e a morfometria linear. Ela foi capaz de distinguir até mesmo as variações mais sutis de forma entre *Mariliasuchus* e *Caiman*, além de ter sido a única metodologia capaz de diferenciar morfologicamente os táxons *C. crocodilus* e *C. yacare*, que alguns autores consideram como a mesma espécie;

- O desenvolvimento ontogenético do rostro constitui um dos mais importantes processos biológicos na evolução dos Crocodyliformes. A região rostral abriga a maior parte das diferenças anatômicas entre *Mariliasuchus* e *Caiman* que surgem durante a ontogenia dos táxons, e seu desenvolvimento ontogenético possivelmente ocupa um papel central na geração da ampla variação morfológica observada na anatomia dos Crocodyliformes. Além disso, os dados morfométricos mostram que o rostro possui uma taxa de desenvolvimento mais rápida e brusca do que o pós-rostro, fornecendo uma rápida adaptação ecomorfológica para cada táxon ocupar seu nicho ecológico específico, mesmo em estágios ontogenéticos mais juvenis;

- *Mariliasuchus amarali* utilizava seus diferentes morfótipos dentários para diferentes funções durante os processos de captura e processamento alimentar. Sua heterodontia altamente complexa levava o animal a uma eficiente capacidade de processamento alimentar. Ainda, evidências como a manutenção de uma fenestra supratemporal de grandes proporções ao longo de sua vida, a expansão anterior do articular e do côndilo mandibular do quadrado, o aumento na espessura da camada de esmalte dentário e a alometria positiva das fenestras infratemporal e mandibular sugerem que o táxon aumentava gradativamente seu controle e capacidade de processamento alimentar ao longo de sua ontogenia, ficando cada vez mais eficiente nesses processos. Estas características podem ter fornecido uma importante vantagem adaptativa para a sobrevivência de *Mariliasuchus* em um ambiente com prováveis faltas de recursos, pelo menos em algumas épocas do ano, como é postulado para a Bacia Bauru;

- A análise ontogenética permitiu, também, uma reavaliação preliminar da polarização de alguns caracteres osteológicos utilizados em estudos filogenéticos de crocodilomorfos. A polarização de nove caracteres foi considerada concordante com os resultados ontogenéticos obtidos, enquanto que a polarização de outros três caracteres foi considerada conflitante com os resultados. Embora não sugere-se aqui a exclusão de determinados caracteres em estudos filogenéticos posteriores, uma rediscussão sobre alguns deles, sob a luz do desenvolvimento

ontogenético dos Crocodyliformes, mostra-se necessária. A análise ontogenética permitiu, também, a detecção de alguns padrões de desenvolvimento que podem ser transformados posteriormente em novos caracteres filogenéticos;

- A morfologia externa da coroa dentária, o posicionamento do macrodesgaste, a orientação das estrias do microdesgaste e a micromorfologia dos cristais de esmalte sugerem a ocorrência de quatro morfótipos dentários distintos para *Mariliasuchus amarali*: incisiformes, caniniformes, pré-molariformes e molariformes. O reconhecimento de um novo morfótipo dentário (pré-molariforme) pelo presente trabalho constitui uma contribuição relevante ao conhecimento científico dos crocodilomorfos ao adicionar ainda mais complexidade à dentição de *M. amarali* e aos Notosuchia de uma maneira geral, corroborando com a hipótese de O'Connor *et al.* (2010) de que os notossúquios podem ter ocupado nichos ecológicos tão complexos como os de mamíferos durante o Cretáceo do Gondwana. Ainda, o reconhecimento preciso da anatomia dos diferentes morfótipos dentários no clado pode auxiliar na identificação de dentes fósseis isolados de *Mariliasuchus* presentes em coleções científicas do país;

- Foi realizada a primeira descrição da micromorfologia do esmalte dentário em Notosuchia, constituindo também a primeira caracterização da anatomia interna dos dentes no padrão zifomorfo. A combinação dos padrões observados em *Mariliasuchus* é única entre os répteis até o momento: o táxon apresentou na mesma dentição (em diferentes morfótipos) a presença de *parallel crystallite enamel* + BUL + *major discontinuities* + *enamel tubules* + *incremental lines*. A combinação desses padrões lembra, principalmente, a estrutura interna do esmalte encontrada em animais de alimentação durofágica. A morfologia interna dos molariformes, em *Mariliasuchus*, mostrou também um padrão único de formação da carena serrilhada, onde ela é parcialmente formada por dentículos verdadeiros e parcialmente formada por dentículos “falsos”. Os dados obtidos justificam a inclusão de *Mariliasuchus* dentro do padrão zifomorfo (*sensu* Andrade & Bertini, 2008b), único até o momento dentro dos crocodilomorfos. O presente trabalho confirmou a ideia de Sander (1999) de que os crocodilomorfos representam um fértil clado para o estudo da micromorfologia interna do esmalte dentário, uma vez que os padrões micromorfológicos observados em *Mariliasuchus* são únicos até o momento. Novos estudos, em diferentes clados de crocodilomorfos, se fazem necessários para elucidar ainda mais a evolução e diversidade da anatomia interna do esmalte dentro do grupo. Os Notosuchia representam um potencial grupo de estudo para esse objetivo,

uma vez que apresentam uma grande variedade ecomorfológica e seus restos fósseis (incluindo dentes) são relativamente comuns;

- Uma reanálise detalhada da anatomia de UFRJ-DG 56-R mostrou que as diferenças entre este espécime e outros de *M. amarali*, utilizadas por Nobre *et al.* (2007a) para justificar a criação da espécie *Mariliasuchus robustus*, foram geradas principalmente por equívocos ocorridos durante a preparação do material, variação ontogenética e por uma forte compressão anteroposterior sofrida pelo espécime durante seu processo de preservação. Cada uma das diferenças morfológicas foi discutida em detalhe e concluiu-se que UFRJ-DG 56-R representa um indivíduo de *M. amarali* em avançado estágio ontogenético, e não uma espécie nova;

- O espécime MZSP-PV 760 constitui o mais novo espécime pós-embrionário de crocodilomorfo já descrito para o Cretáceo de Gondwana, possuindo apenas três centímetros de comprimento craniano total. A descrição de sua anatomia, comparada com a de espécimes juvenis de *M. amarali* e *C. crocodilus*, mostrou padrões ontogenéticos comuns aos Crocodyliformes em estágios iniciais de desenvolvimento, como a presença de um frontal altamente alongado e com uma quilha medial presente em sua linha sagital, um rostro relativamente reduzido, uma mandíbula pouco recurvada anterior ou posteriormente e a baixa exposição ventral do esplenial. O desenvolvimento ontogenético dos crocodilomorfos ainda é relativamente pouco compreendido, e o reconhecimento de tendências ontogenéticas comuns entre MZSP-PV 760, *Mariliasuchus* e *Caiman* fornece uma importante base para o entendimento da ontogenia, biologia, paleobiologia e filogenia dos Crocodyliformes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUILERA, O. & RIFF, D. 2006. A new giant *Purussaurus* (Crocodyliformes, Alligatoridae) from the upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. **Journal of Systematic Palaeontology**, 4(3): 221-232.
- ALBERCH, P.; GOULD, S.J.; OSTER, G.F. & WAKE, D.B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. **Paleobiology**, 5(3): 296-317.
- ANDRADE, M.B. 2005. **Revisão Sistemática e Taxonômica dos Notosuchia (Metasuchia, Crocodylomorpha)**. 239 f. Dissertação (Mestrado em Geologia) – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Rio Claro.
- ANDRADE, M.B. & BERTINI, R.J. 2005. Morphological and anatomical observations about *Mariliasuchus amarali*, and their phylogenetical relationships with other “notosuchians” from South America. In: Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados, 2º. **Boletim de Resumos**. Rio de Janeiro, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio Othon Palace. p. 23-24.
- ANDRADE, M.B. & BERTINI, R.J. 2008a. A new *Sphagesaurus* (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a revision of Sphagesauridae. **Historical Biology**, 20: 101-136.
- ANDRADE, M.B. & BERTINI, R.J. 2008b. Morphology of the dental carinae in *Mariliasuchus amarali* (Crocodylomorpha: Notosuchia) and the pattern of tooth serration among basal Mesoeucrocodylia. **Arquivos do Museu Nacional**, 66(1): 63-82.
- ANDRADE, M.B. & BERTINI, R.J. 2008c. Morphological and anatomical observations about *Mariliasuchus amarali* and *Notosuchus terrestris* (Mesoeucrocodylia) and their relationships with other South American notosuchians. **Arquivos do Museu Nacional**, 66(1): 5-62.
- ANDRADE, M.B.; BERTINI, R.J. & PINHEIRO, A.E.P. 2006. Observations on the palate and choanae structures in Mesoeucrocodylia (Archosauria, Crocodylomorpha): phylogenetic implications. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 9(3): 323-332.
- ANDRADE, M.B.; EDMONDS, R.; BENTON, M.J. & SCHOUTEN, R. 2011. A new Berriasian species of *Goniopholis* (Mesoeucrocodylia, Neosuchia) from England, and a review of the genus. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 163: S66-S108.
- AVILLA, L.S.; FERNANDES, R. & RAMOS, D.F.B. 2004. Bite marks on a crocodylomorph from the Upper Cretaceous of Brazil: evidence of social behavior? **Journal of Vertebrate Paleontology**, 24(4): 971-973.
- AZEVEDO, S.A.; GALLO, V. & FERIGOLO, J. 2000. A possible chelonian egg from the Brazilian Late Cretaceous. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 72: 187-193.

BATEZELLI, A. 2003. **Análise da sedimentação cretácea no triângulo mineiro e sua correlação com áreas adjacentes**. 239 f. Dissertação (Mestrado em Geologia) – Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro.

BATEZELLI, A. 2010. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru no sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Geociências**, 40(2): 265-285.

BATEZELLI, A.; GOMES, N.S. & PERINOTTO, J.A.J. 2005. Petrografia e evolução diagenética dos arenitos da porção norte e nordeste da Bacia Bauru (Cretáceo Superior). **Revista Brasileira de Geociências**, 35(3): 311-322.

BENTON, M.J. 2008. **Paleontologia dos vertebrados**. São Paulo, Atheneu. 446 p.

BENTON, M.J. & CLARK, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: BENTON, M.J. (ed.). **The Phylogeny and classification of the Tetrapods 1**. Oxford, Clarendon Press. cap. 8, p. 295-338.

BHULLAR, B.A.S.; LOBÓN, J.M.; RACIMO, F.; BEVER, G.S.; ROWE, T.B.; NORELL, M.A. & ABZHANOV, A. 2012. Birds have paedomorphic dinosaur skulls. **Nature**, 487: 223-226.

BOOKSTEIN, F.L. 1991. **Morphometric tools for landmark data: geometry and biology**. Cambridge, Cambridge University Press. 435 p.

BROCHU, C.A. 1997a. A review of “*Leidyosuchus*” (Crocodyliformes, Eusuchia) from the Cretaceous through Eocene of North America. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 17: 679-697.

BROCHU, C.A. 1997b. Morphology, fossils, divergence timing, and the phylogenetic relationships of *Gavialis*. **Systematic Biology**, 46(3): 479-522.

BROCHU, C.A. 1999. Phylogeny, systematics and historical biogeography of Alligatoroidea. **Society of Vertebrate Paleontology Memoirs**, 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 crocodilian history. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, 31: 357-397.

BROCHU, C.A. 2007. Morphology, relationships, and biogeographical significance of an extinct horned crocodile (Crocodylia, Crocodylidae) from the Quaternary of Madagascar. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 150(4): 835-863.

BROCHU, C.A. 2009. A correction corrected: consensus over the meaning of Crocodylia and why it matters. **Systematic Biology**, 58(5): 537-543.

BROCHU, C.A. & DENSMORE, L.D. 2001. Crocodile phylogenetics: a review of current progress. In: GRIGG, G.; SEEBACHER, F. & FRANKLIN, C.E. (Eds). **Crocodylian Biology and Evolution**. Sydney, Surrey Beatty and Sons. cap. 1, p. 3-8.

- BROCHU, C.A.; PARRIS, D.C.; GRANDSTAFF, B.S.; DENTON, R.K. & GALLAGHER, W.B. 2012. A new species of *Borealosuchus* (Crocodyliformes, Eusuchia) from the late Cretaceous-early Paleogene of New Jersey. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 32(1): 105-116.
- BROCHU, C.A. & STORRS, G.W. 2012. A giant crocodile from the Plio-Pleistocene of Kenya, the phylogenetic relationships of Neogene African crocodylines, and the antiquity of *Crocodylus* in Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 32(3): 587-602.
- BRONZATI, M.; MONTEFELTRO, F.C. & LANGER, M.C. 2012. A species-level supertree of Crocodyliformes. **Historical Biology**, 24(6): 598-606.
- BROOKS, M.J. 1991. The ontogeny of sexual dimorphism: quantitative models and a case study in labrisomid blennies (Teleostei: paraclinus). **Systematic Zoology**, 40(3): 271-283.
- BROWN, B. 1933. An ancestral crocodile. **American Museum Novitates**, 638: 1-4.
- BRUINDERINCK, G.W.T.A.G.; HAZEBROEK, E. & VAN DER VOOT, H. 1994. Diet and condition of wild boar, *Sus scrofa scrofa*, without supplementary feeding. **Journal of Zoology**, 233(4): 631-648.
- BRUSATTE, S.L.; BENTON, M.J.; DESOJO, J.B. & LANGER, M.C. 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). **Journal of Systematic Palaeontology**, 8: 3-47.
- 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. 1979. Jurassic marine crocodilians (Mesosuchia: Teleosauridae) from central Oregon: first record in North America. **Journal of Paleontology**, 53(1): 210-215.
- BUSBY, A.B. 1986a. New material of *Sebecus cf. huilensis* (Crocodylia: Sebecosuchidae) from the Miocene La Venta formation of Colombia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 6: 20-27.
- BUSBY, A.B. 1986b. *Pristichampsus cf. P. vorax* (Eusuchia; Pristichampsinae) from the Uintan of West Texas. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 6: 101-103.
- BUSBY, A.B. 1994. Structural consequences of skull flattening in crocodilians. In: THOMASON, J. (Ed). **Functional morphology and vertebrate paleontology**. Cambridge, Cambridge University Press. cap. 10, p. 173-192.
- BUSCALIONI, A.D.; ORTEGA, F.; WEISHAMPEL, D.B. & JIANU, C.M. 2001. A revision of the crocodyliform *Allodaposuchus precedens* from the Upper Cretaceous of the Hateg Basin, Romania: it's relevance in the phylogeny of Eusuchia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 21(1): 74-86.

- BUSCALIONI, A.D.; PIRAS, P.; VULLO, R.; SIGNORE, M. & BARBERA, C. 2011. Early eusuchian crocodylomorpha from the vertebrate-rich Plattentalk of Pietraroia (Lower Albian, southern Apennines, Italy). **Zoological Journal of Linnean Society**, 163(S1): S199-S227.
- BUSCALIONI, A.D. & SANZ, J.L. 1988. Phylogenetic relationships of the Atoposauridae (Archosauria, Crocodylomorpha). **Historical Biology**, 1: 233–250.
- BUSCALIONI, A.D. & SANZ, J.L. 1990. *Montsecosuchus depereti* (Crocodylomorpha, Atoposauridae), new denomination for *Alligatorium depereti* Vidal, 1915 (Early Cretaceous, Spain). **Journal of Vertebrate Paleontology**, 10(2): 244-254.
- CAMPOS, D.A.; SUAREZ, J.M.; RIFF, D. & KELLNER, A.W.A. 2001. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from Upper Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museu Nacional, 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. **Academia Brasileira de Ciências**, 83(1): 317-327.
- CAMPOS, Z.; SANAIOTTI, T. & MAGNUSSON, W.E. 2010. Maximum size of dwarf caiman, *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier, 1807), in the Amazon and habitats surrounding the Pantanal, Brazil. **Amphibia-Reptilia**, 31(3): 439-442.
- CANDEIRO, C.R.A.; MARTINELLI, A.G.; ÁVILLA, L.S. & RICH, T.H. 2006. Tetrapods from the Upper Cretaceous (Turonian-Maastrichtian) Bauru Group of Brazil: a Reappraisal. **Cretaceous Research**, 27: 923-946
- CANDEIRO, C.R.A. & RICH, T.H. 2010. Overview of the Late Cretaceous Biota of Western São Paulo State, Brazil, Bauru Group. **Journal of South American Earth Sciences**, 29(2): 346-353.
- CARVALHO, I.S. & BERTINI, R.J. 1999. *Marillasuchus*, um Novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. **Geología 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: 975-1002.
- CARVALHO, I.S.; CAMPOS, A.C.A. & NOBRE, P.H. 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin. **Gondwana Research**, 8(1): 11-30.
- CARVALHO, I.S.; VASCONCELOS, F.M. & TAVARES, S.A.S. 2007. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Adamantina Formation of Brazil. **Zootaxa**, 1607: 35-46.
- CARVALHO, I.S.; TEIXEIRA, V.P.A.; FERRAZ, M.L.F.; RIBEIRO, L.C.B.; MARTINELLI, A.G.; NETO, F.M.; SERTICH, J.J.W.; CUNHA, G.C.; CUNHA, I.C. & FERRAZ, P.F. 2011. *Campinasuchus dinizi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. **Zootaxa**, 2871: 19-42.

CARVALHO, P.A.; SANCHEZ, L.M.B.; VELHO, J.P.; PIRES, C.C. & VIEGAS, J. 2007. Crescimento alométrico de componentes da carcaça de bezerros de origem leiteira na fase inicial do crescimento pós-natal. **Ciência Rural**, 37(1): 223-228.

CHURCHILL, F.B. 1968. August Weismann and a break from tradition. **Journal of the History of Biology**, 1(1): 91-112.

CLARK, J.M. 2011. A new shartegosuchid crocodyliform from the Upper Jurassic Morrison Formation of western Colorado. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 163: S152–S172.

CLARK, J.M. & NORELL, M.A. 1992. The early Cretaceous crocodylomorph *Hylaeochampsia vectiana* from the Wealden of the Isle of Wight. **American Museum Novitates**, 3032: 1-19.

CLARK, J.M. & SUES, H.D. 2002. Two new basal crocodylomorph archosaurs from the lower Jurassic and the monophyly of the Spheenosuchia. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 136: 77-95.

CLARK, J.M.; SUES, H.D. & BERMAN, D.S. 2000. A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of basal crocodylomorph archosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 20(4): 683-704.

COLBERT, E.H. & MOOK, C.C. 1951. The ancestral crocodile *Protosuchus*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 97:143–182.

CREECH, J. E. 2004. **Phylogenetic character analysis of crocodilian enamel microstructure and its relevance to biomechanical performance**. 59 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Department of Biological Science, The Florida State University, Tallahassee.

DAL' BÓ, P.F.F.; BASILICI, G.; ANGELICA, R.S. & LADEIRA, F.S.B. 2009. Paleoclimatic interpretations from pedogenic calcretes in a Maastrichtian semi-arid eolian sand-sheet paleoenvironment: Marília Formation (Bauru Basin, southeastern Brazil). **Cretaceous Research**, 30: 659-675.

DARWIN, C.D. 1859. **The origin of species**. London, John Murray. 490 p.

DE BEER, G. 1940. **Embryos and ancestors**. Oxford, Oxford University Press. 132 p.

DELFINO, M.; PIRAS, P. & SMITH, T. 2005. Anatomy and phylogeny of the gavialoid crocodylian *Eosuchus lerichei* from the Paleocene of Europe. **Acta Palaeontologica Polonica**, 50(3): 565-580.

DELFINO, M. & ROSSI, M.A. 2013. Fossil crocodylid remains from Scontrone (Tortonian, Southern Italy) and the late Neogene Mediterranean biogeography of crocodylians. **Geobios**, 46(1): 25-31.

- DELFINO, M. & SMITH, T. 2009. A reassessment of the morphology and taxonomic status of “*Crocodylus*” *depressifrons* Blainville, 1855 (Crocodylia, Crocodyloidea) based on the Early Eocene remains from Belgium. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 156: 140-167.
- DENSMORE, L.D. & OWEN, R.D. 1989. Molecular systematic of the order Crocodylia. **American Zoologist**, 29: 831-841.
- DIAS-BRITO, D.; MUSACHIO, E.A.; CASTRO, J.C.; MARANHÃO, M.S.S.; SUÁREZ, J.M. & RODRIGUES, R. 2001. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil – concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isótopos e estratigráficos. **Revue Paléobiologique, Gêneve**, 20(1): 245-304.
- DIEFENBACH, C.O.C. 1979. Ampullarid gastropod-staple food of *Caiman latirostris*?. **Copeia**, 1979(1): 162-163.
- DODSON, P. 1975. Taxonomic implications of relative growth in lambeosaurinae hadrosaurs. **Systematic Zoology**, 24(1): 37-54.
- EATON, M.J.; MARTIN, A. & THORBJARNARSON, J. AMATO, G. 2009. Species-level diversification of African dwarf crocodiles (genus *Osteolaemus*): a geographic and phylogenetic perspective. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 50(3): 496-506.
- ELDREDGE, N. & GOULD, S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: SCHOPF, T.J.M. (Ed.). **Models in paleobiology**. San Francisco, Freeman, Cooper & Co. cap.5, p. 82-115.
- ERICKSON, G.M. & BROCHU, C.A. 1999. How did the terror crocodile grow so big? **Nature**, 398: 205.
- ERICKSON, G.M.; LAPPIN, A.K. & VLIET, K.A. 2003. The ontogeny of bite-force performance in American alligator (*Alligator mississippiensis*). **Journal of Zoology**, 260(3): 317-327.
- FERNANDES, L.A. & BASILICI, G. 2009. Transition of ephemeral palustrine to aeolian deposits in a continental arid – semi-arid environment (Upper Cretaceous Bauru Basin, Brazil). **Cretaceous Research**, 30: 605-614.
- FERNANDES, L.A. & COIMBRA, A.M. 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 68(2): 195-205.
- FERNANDES, L.A. & COIMBRA, A.M. 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). **Revista Brasileira de Geociências**, 30(4): 145-158.
- FERNANDES, L.A.; GIANNINI, P.C.F. & GÓES, A.M. 2001. The Araçatuba paleoswamp and the Bauru Basin initial sedimentation. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 73(3): 464-465.

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.

FIORILLO, A.R. 1998. Dental microwear patterns of the sauropod dinosaurs *Camarasaurus* and *Diplodocus*: evidence for resource partitioning in the Late Jurassic of North America. **Historical Biology**, 13: 1-16.

FISH, F.E. 1984. Kinematics of undulatory swimming in the American alligator. **Copeia**, 1984(4): 839-843.

FORTIER, D.; PEREA, D. & SCHULTZ, C. 2011. Redescription and phylogenetic relationships of *Meridiosaurus valisparadisi*, a pholidosaurid from the Late Jurassic of Uruguay. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 163: S257-S272.

FRANCO-ROSAS, A.C. 2004. **Metodologias para identificação taxonômica com base na estrutura dentária, microestrutura do esmalte e microanálises químicas de dentes de Sauropodomorpha, Theropoda e Crocodylomorpha**. 182 f. Tese (Doutorado em Geociências) - Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

FULFARO, V.J.; ETCHEBEHERE, M.L.C.; PERINOTTO, J.A.J. & SAAD, A.R. 1999. Bacia Caiuá: uma nova bacia cretácea na Bacia do Paraná. *In*: Simpósio Sobre o Cretáceo do Brasil, 5°. **Boletim de Resumos**. Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências. p. 439-442.

GARCIA, A.J.V.; ROSA, A.A.S. & GOLDBERG, K. 2005. Paleoenvironmental and paleoclimatic control on early diagenetic processes and fossil record in Cretaceous continental sandstones of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, 19: 243-258.

GARSTANG, W.M.A. 1922. The theory of recapitulation: a critical re-statement of the biogenetic law. **Journal of the Linnean Society of London, Zoology**, 35: 81-101.

GASPARINI, Z.B. 1971. Los Notosuchia del Cretacico de América del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). **Ameghiniana**, 8(1): 83-103.

GASPARINI, Z.B. 1984. New Tertiary Sebecosuchia (Crocodylia: Mesosuchia) from Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 4(1): 85-95.

GASPARINI, Z.B.; FERNANDEZ, M. & POWELL, J. 1993. New Tertiary sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: phylogenetic implications. **Historical Biology**, 7: 1-19.

GASPARINI, Z.B.; POL, D. & SPALLETTI, L.A. 2005. An unusual marine crocodyliform from the Jurassic-Cretaceous boundary of Patagonia. **Science**, 311: 70-73.

GATESY, J. & AMATO, G.D. 1992. Sequence similarity of 12S ribosomal segment of mitochondrial DNAs of gharial and false gharial. **Copeia**, 1992: 241-244.

GAYON, J. 2000. History of the concept of allometry. **American Zoologist**, 40: 748-758.

- GOLDBERG, K. & GARCIA, A.J.V. 2000. Palaeobiogeography of the Bauru Group, a dinosaur-bearing Cretaceous unit, northeastern Parana Basin, Brazil. **Cretaceous Research**, 21: 241-254.
- GOSWAMI, A.; POLLY, P.D.; MOCKS, O.B. & SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R. 2012. Shape, variance and integration during craniogenesis: contrasting marsupial and placental mammals. **Journal of Evolutionary Biology**, 25: 862-872.
- GOULD, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. **Biological Reviews**, 41(4): 587-638.
- GOULD, S.J. 1977. **Ontogeny and phylogeny**. Cambridge, The Belknap Press of Harvard University Press. 501 p.
- HAMMER, O. & HARPER, D.A.T. 2006. **Paleontological data analysis**. Carlton, Blackwell Publishing. 351 p.
- HARSHMAN, J.; HUDDLESTON, C.J.; BOLLBACK, J.P.; PARSONS, T.J. & BRAUN, M.J. 2003. True and false gharials: a nuclear gene phylogeny of crocodylia. **Systematic Biology**, 52(3): 386-402.
- HASTINGS, A.K.; BLOCH, J.I. & JARAMILLO, C.A. 2011. A new longirostrine dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of north-eastern Colombia: biogeographic and behavioural implications for new-world Dyrosauridae. **Paleontology**, 54(5): 1095-1116.
- HEAD, J.J. 2001. Systematics and body size of the gigantic, enigmatic crocodyloid *Rhamphosuchus crassidens* and the faunal history of Siwalik Group (Miocene) crocodylians. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 21 (Suppl. n.3): 59A.
- HEKKALA, E.; SHIRLEY, M.H.; AMATO, G.; AUSTIN, J.D.; CHARTER, S.; THORBJARNARSON, J.; VLIET, K.A.; HOUCK, M.L.; DESALLE, R. & BLUM, M.J. 2011. An ancient icon reveals new mysteries: mummy DNA resurrects a cryptic species within the Nile crocodile. **Molecular Ecology**, 20(2): 4199-4215.
- HOLLIDAY, C.M. & GARDNER, N.M. 2012. A new Eusuchian crocodyliform with novel cranial integument and its significance for the origin and evolution of Crocodylia. **PloS One**, 7(1): doi:10.1371/journal.pone.0030471.
- HORNER, J.R. & GOODWIN, M.B. 2006. Major cranial changes during *Triceratops* Ontogeny. **Proceedings of the Royal Society B**, 273: 2757-2761.
- HUA, S. & BUFFRENIL, V. 1996. Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, 16(4): 703-717.
- HUXLEY, T.H. 1875. On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodylia. **Quarterly Journal of the Geological Society London**, 31: 423-438.

- HUXLEY, J.S. 1924. Constant differential growth-ratios and their significance. **Nature**, 114: 895-896.
- HUXLEY, J.S. 1932. **Problems of relative growth**. New York, The Dial Press. 276 p.
- HUXLEY, J.S. & TESSIER, G. 1936. Terminology of relative growth. **Nature**, 137: 780-781.
- HWANG, S.H. 2005. Phylogenetic patterns of enamel microstructure in dinosaur teeth. **Journal of Morphology**, 266: 208-240.
- HWANG, S.H. 2010. The utility of tooth enamel microstructure in identifying isolated dinosaur teeth. **Lethaia**, 43: 307-322.
- HWANG, S.H. 2011. The evolution of dinosaur tooth enamel microstructure. **Biological Reviews**, 86: 183-216.
- 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. & GARCIA, K.L. 2012. *Barreirosuchus franciscoi*, um novo Crocodylomorpha Trematochampsidae da Bacia Bauru, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, 42(2): 397-410.
- JANKE, A.; GULLBERG, A.; HUGHES, S.; AGGARWAL, R.K. & ARNASON, U. 2005. Mitogenomic analyses place the gharial (*Gavialis gangeticus*) on the crocodile tree and provide pre-K/T divergence times for most crocodilians. **Journal of Molecular Evolution**, 61(5): 620-626.
- JOUE, S.; IAROCHÈNE, M.; BOUYA, B. & AMAGHZAZ, M. 2005. A new dyrosaurid crocodyliform from the Palaeocene of Morocco and a phlogenetic analysis of Dyrosauridae. **Acta Palaeontologica Polonica**, 50(3): 581-594
- JOUE, S.; BOUYA, B. & AMAGHZAZ, M. 2008. A long-snouted dyrosaurid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of Morocco: phylogenetic and palaeogeographic implications. **Palaeontology**, 51(2): 281-294.
- KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D.A.; RIFF, D. & ANDRADE, M.B. 2011a. A new crocodylomorph (Sphagesauridae, Notosuchia) with horn-like tubercles from Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 163: S57-S65.
- KELLNER, A.W.A.; FIGUEIREDO, R.G.; AZEVEDO, S.A.K. & CAMPOS, D.A. 2011b. A new cretaceous notosuchian (Mesoeucrocodylia) with bizarre dentition from Brasil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 163: S109-S115.

- KELLY, L. 2006. **Crocodile: evolution's greatest survivor** Sydney, Allen & Unwin. 272 p.
- KING, F.W. & BURKE, R.L. 1989. **Crocodilian, tuatara and turtle species of the world: a taxonomic and geographic reference**. Washington, Association of Systematics Collections. 216 p.
- KLINGENBERG, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. **Molecular Ecology Resources**, 11: 353-357.
- KOENIGSWALD, W.V. & SANDER, P.M. 1997. **Tooth enamel microstructure**. Rotterdam, Taylor & Francis. 288 p.
- KUSHLAN, J.A. & MAZZOTTI, F.J. 1989. Historic and present distribution of the American crocodile in Florida. **Journal of Herpetology**, 23(1): 1-7.
- 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.
- LAUPRASERT, K.; CUNY, G.; BUFFETAUT, E.; SUTEETHORN, V. & THIRAKHUPT. 2007. *Siamosuchus phuphokensis*, a new goniopholid from the Early Cretaceous (ante-Aptian) of northeastern Thailand. **Bulletin de la Société Géologique de France**, 178(3): 201-216.
- LAUPRASERT, K.; LAOJUMPON, C.; SAENPHALA, W.; CUNY, G.; THIRAKHUPT, K. & SUTEETHORN, V. 2010. Atoposaurid crocodyliforms from the Khorat Group of Thailand: first record of *Theriosuchus* from Southeast Asia. **Paläontol Z**, 85: 37-47.
- LUCAS, P.W. **Dental functional morphology: how teeth work**. New York, Cambridge University Press. 372 p.
- MAGALHÃES-RIBEIRO, C.M. & SOUTO, P.R.F. 1999. Fragmentos de Cascas de Ovos Fósseis e Coprólitos da Bacia Bauru (Ks): Aplicação na Interpretação Ambiental. In: Simpósio Sobre o Cretáceo do Brasil, 6º e Simpósio Sobre El Cretácico de América Del Sur, 2º. **Boletim de resumos**. São Pedro, Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho": p. 501-507.
- MAGNUSSON, W.E.; SILVA, E.V. & LIMA, A.P. 1987. Diets of Amazonian Crocodilians. **Journal of Herpetology**, 21(2): 85-95.
- MAISCH, M.W.; MATZKE, A.T. & STOHR, H. 2003. *Sunosuchus* (Archosauria, Crocodyliformes) from the Toutunhe Formation (Middle Jurassic) of Southern Junggar Basin (Xinjiang, NW-China). **Geobios**, 36(4): 391-400.
- MARCUS, L.F. 1990. Traditional morphometrics. In: ROHLF, F.J. & BOOKSTEIN, F.L. **Proceedings of the Michigan morphometrics workshop**. Michigan, The University of Michigan Museum of Zoology. cap. 4, p. 77-122.
- MARINHO, T.M. & CARVALHO, I.S. 2009. An Armadillo-Like Sphagesauridae Crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, 27: 36-41.

- MARINHO, T.M.; 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. **Gondwana Research** [in press]. Disponível em: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0195667113000591>. Acesso em 23/06/2013.
- MARTIN, B.G.H. & BELLAIRS, A.D. 1977. The narial excrescence and pterygoid bulla of the gharial, *Gavialis gangeticus* (Crocodylia). **Journal of Zoology**, 182(4): 541-558.
- MARTIN, J.E.; RABI, M. & CSIKI, Z. 2010. Survival of *Theriosuchus* (Mesoeucrocodylia: Atoposauridae) in a Late Cretaceous archipelago: a new species from the Maastrichtian of Romania. **Naturwissenschaften**, 97(9): 845-854.
- MASUNARI, S. & DISSENHA, N. 2005. Alometria no crescimento de *Uca mordax* (Smith) (Crustacea, Decapoda, Ocypodidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 22(4): 984-990.
- McALILEY, L.R.; WILLIS, R.E.; RAY, D.A.; WHITE, P.S.; BROCHU, C.A. & DENSMORE, L.D. 2006. Are crocodiles really monophyletic? – Evidence for subdivisions from sequence and morphological data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 39: 16-32.
- MEGANATHAN, P.R.; DUBEY, B.; BATZER, M.A.; RAY, D.A. & HAQUE, I. 2010. Molecular phylogenetic analyses of genus *Crocodylus* (Eusuchia, Crocodylia, Crocodylidae) and the taxonomic position of *Crocodylus porosus*. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 57(1): 393-402.
- MILANI, E.J. & ZALÁN, P.V. 1999. An outline of the geology and petroleum systems of the Paleozoic interior basins of South America. **Episodes**, 22(3): 199-205.
- MITTEROECKER, P. & BOOKSTEIN, F.L. 2009. The ontogenetic trajectory of the phenotypic covariance matrix, with examples from craniofacial shape in rats and humans. **Evolution**, 63(3): 727-737.
- MOLNAR, R.E.; WORTHY, T. & WILLIS, P.M.A. 2002. An extinct Pleistocene endemic mekosuchinae crocodilian from Fiji. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 22(3): 612-628.
- MONTEFELTRO, F.C.; LARSSON, H.C.E. & LANGER, M.C. 2011. A new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of Baurusuchidae. **PLoS ONE**, 6(7): e21916. doi:10.1371/journal.pone.0021916.
- MONTEIRO, L.R.; CAVALCANTI, M.J. & SOMMER III, H.J.S. 1997. Comparative ontogenetic shape changes in the skull of *Caiman* species (Crocodylia, Alligatoridae). **Journal of Morphology**, 231: 53-62.
- MONTEIRO, L.R. & LESSA, L.G. 2000. Comparative analysis of cranial suture complexity in the genus *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae). **Revista Brasileira de Biologia**, 60(4): 689-694.

MONTEIRO, L.R. & SOARES, M. 1997. Analysis of the ontogenetic variation and evolution of the skull in *Caiman* Spix, 1825 (Crocodylia: Alligatoridae). **Herpetologica**, 53(1): 62-69.

MOOK, C.C. 1942. Skull characters of *Amphicotylus lucasii* Cope. **American Museum Novitates**, 1165: 1-5.

MYRICK, A.C.J. 2001. *Thecachampsia antique* (Leidy, 1852) (Crocodylidae: Thoracosaurinae) from fossil marine deposits at Lee Creek Mine, Aurora, North Carolina, USA. **Smithsonian Contributions to Paleobiology**, 90: 219-225.

NASCIMENTO, P.M. 2008. **Descrição morfológica e posicionamento filogenético de um Baurusuchidae (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) do Cretáceo superior da Bacia Bauru, região de General Salgado, (SP)**. 217 f. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

NASCIMENTO, P.M. & ZAHER, H. 2010. A new species of *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described from the family Baurusuchidae. **Papéis Avulsos de Zoologia**, 50(21): 323-361.

NASCIMENTO, P.M. & ZAHER, H. 2011. The skull of the Upper Cretaceous baurusuchid crocodile *Baurusuchus albertoi* Nascimento & Zaher 2010, and its phylogenetic affinities. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 163: S116-S131.

NOBRE, P.H. & CARVALHO, I.S. 2006. *Adamantinasuchus navae*: A new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. **Gondwana Research**, 10: 370-378.

NOBRE, P.H.; CARVALHO, I.S.; VASCONCELOS, F.M. & NAVA, W.R. 2007a. *Mariliasuchus robustus*, um novo Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) da Bacia Bauru, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, 30: 38-49.

NOBRE, P.H.; CARVALHO, I.S.; VASCONCELOS, F.M. & SOUTO, P.R. 2007b. Feeding behaviour of the gondwanic Crocodylomorpha *Mariliasuchus amarali* from the Upper Cretaceous Bauru Basin, Brazil. **Gondwana Research**, 13: 139-145.

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.

OAK, J.R. 2007. **Phylogenetic systematics, biogeography, and evolutionary ecology of the true crocodiles (Eusuchia: Crocodylidae: *Crocodylus*)**. 185 f. Dissertação (Mestrado em Ciências), Department of Biological Science, Louisiana State University, Los Angeles.

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.

ÖSI, A. 2013. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. **Historical Biology**, (2013): 1-137. Disponível em: DOI: 0.1080/08912963.2013.777533. Acesso em: 25 Apr. 2013.

ÖSI, A. & WEISHAMPEL, D.B. 2009. Jaw mechanism and dental function in the Late Cretaceous basal eusuchian *Iharkutosuchus*. **Journal of Morphology**, 270: 903-920.

PARRISH, J.M. 1993. Phylogeny of the Crocodylotarsi, with reference to archosaurian and crurotarsan monophyly. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 13(3): 287-308.

PAULA E SILVA, F.; KIANG, C.H. & CAETANO-CHANG, M.R. 2009. Sedimentation of the Cretaceous Bauru Group in São Paulo, Paraná Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, 28: 25-39.

PIERCE, S.E.; ANGIELCZYK, K.D. & RAYFIELD, E.J. 2006. Patterns of morphospace occupation and mechanical performance in extant crocodilian skulls: a combined geometric morphometric and finite element modeling approach. **Journal of Morphology**, 269: 840-864.

PINHEIRO, A.E.P.; BERTINI, R.J.; ANDRADE, M.B. & NETO, R.G.M. 2008. A new specimen of *Stratiotosuchus maxhechti* (Baurusuchidae, Crocodyliformes) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous), Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, 11(1): 37-50.

PIRAS, P.; COLANGELO, P.; ADAMS, D.C.; BUSCALIONI, A.; CUBO, J.; KOTSAKIS, T.; MELORO, C. & RAIA, P. 2010. The *Gavialis-Tomistoma* debate: the contribution of skull ontogenetic allometry and growth trajectories to the study of crocodilian relationships. **Evolution & Development**, 12(6): 568-579.

PIRES-DOMINGUES, R.A. 2006. **Tafonomia da assembleia de quelônios da formação Presidente Prudente (Maastrichtiano), Bacia Bauru, região de Pirapozinho, Estado de São Paulo, Brasil**. 56 f. Monografia (Bacharelado em Geologia) – Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

PIRES-DOMINGUES, R.A.; NASCIMENTO, P.M.; SIMÕES, M.G.; RICCOMINI, C. & ZAHER, H. 2007. Implicações dos dados geológicos, fossilíferos e tafonômicos nas reconstruções da fauna de vertebrados da Bacia Bauru: uma abordagem integrada *In*: Sociedade Brasileira de Paleontologia (Org.). **Paleontologia: Cenários da vida**. Rio de Janeiro, Interciência, v. 2, p. 273-284.

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.; CLARK, JI, S.A.; CLARK, J.M. & CHIAPPE, L.M. 2004. Basal crocodyliforms from the Lower Cretaceous Tugulu Group (Xinjiang, China), and the phylogenetic position of *Edentosuchus*. **Cretaceous Research**, 25: 603-622.

POL, D. & GASPARINI, Z. 2009. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. **Journal of Systematic Paleontology**, 7(2): 163-197.

POL, D.; LEARDI, J.M.; LECUONA, A. & KRAUSE, M. 2012. Postcranial anatomy of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliformes, Sebecidae) from the Eocene of Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 32(2): 328-354.

POL, D.; TURNER, A.H. & NORELL, M.A. 2009. Morphology of the Late Cretaceous crocodylomorph *Shamosuchus djadochtaensis* and a discussion of neosuchian phylogeny as related to the origin of Eusuchia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 324: 1-103.

POL, D. & POWELL, J.E. 2011. A new sebecid mesoeucrocodylian from the Rio Loro Formation (Palaeocene) of north-western Argentina. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 163: S7-S36.

POUGH, F.H.; JANIS, C.M. & HEISER, J.B. 2003. **A vida dos vertebrados**. São Paulo, Atheneu. 699 p.

PRASAD, G.V.R. & BROIN, F.L. 2002. Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): Comparisons and Biogeographic Affinities. **Annales de Paléontologie**, 88(1): 19-71.

PRICE, L.I. 1945. A new reptile from the Upper Cretaceous of Brazil. **Serviço Geológico Mineralogia**, 25: 1-8.

PRICE, L.I. 1950. On a new crocodilian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the state of São Paulo, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 22(2): 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: 487-498.

PURNELL, M.A. 1994. Skeletal ontogeny and feeding mechanisms in conodonts. **Lethaia**, 27: 129-138.

RAY, D.A.; WHITE, P.S.; DUONG, H.V.; CULLIN, T. & DENSMORE, L.D. 2000. High levels of variability in West African dwarf crocodiles *Osteolaemus tetraspis*. In: GRIGG, G.; SEEBACHER, F. & FRANKLIN, C.F. (Eds). **Crocodylian Biology and Evolution**. Sydney, Surrey Beatty and Sons. cap. 6, p. 58-63.

READ, M.A.; GRIGG, G.C.; IRWIN, S.R.; SHANAHAN, D. & FRANKLIN, C.E. 2007. Satellite tracking reveals long distance coastal travel and horning by translocated estuarine crocodiles, *Crocodylus porosus*. **PLoS ONE**, 2(9), doi: 10.1371/journal.pone.0000949.

RICHARDS, R.J. 1992. **The meaning of evolution: the morphological construction and ideological reconstruction of Darwin's theory**. Chicago, The University of Chicago Press. 205 p.

RICCOMINI, C. 1997. Arcabouço estrutural e aspectos do tectonismo gerador e deformador da Bacia Bauru no estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Geociências**, 27(2): 153-162.

RICHARDSON, M.K. & KEUCK, G. 2002. Haeckel's ABC of evolution and development. **Biological Reviews**, 77: 495-528.

RIFF, D. 2007. **Anatomia apendicular de *Stratiotosuchus maxhechti* (Baurusuchidae, Cretáceo Superior do Brasil) e análise filogenética dos Mesoeucrocodylia**. 406 f. Tese (Doutorado em Ciências), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

RIFF, D. & AGUILERA, O. 2008. The world's largest gharial *Gryposuchus*: description of *G. croizati* n. sp. (Crocodylia, Gavialidae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. **Paläontologische Zeitschrift**, 82(2): 178-195.

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.

ROHLF, F.J. & SLICE, D.E. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. **Systematic Zoology**, 39: 40-59.

ROHLF, F.J. 1998. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. **Systematic Biology**, 47(1): 147-158.

ROMER, A.S. 1956. **Osteology of the reptiles**. Chicago, The University of Chicago Press. 722 p.

SADLEIR, R.W. & MAKOVICKY, P.J. 2008. Cranial shape and correlated characters in crocodilian evolution. **Journal of Evolutionary Biology**, 21: 1578-1596

SALISBURY, S.W.; MOLNAR, R.E.; FREY, E. & WILLIS, P.M.A. 2006. The origin of modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia. **Proceedings of the Royal Society B**, 273: 2439-2448.

SANDER, P.M. 1999. The microstructure of reptilian tooth enamel: terminology, function and phylogeny. **Münch Geowiss Abh A**, 38: 1-102.

SANTOS, C.L.; PÉREZ, J.R.O.; SIQUEIRA, E.R.; MUNIZ, J.A. & BONAGÚRIO, S. 2001. Crescimento alométrico dos tecidos ósseo, muscular e adiposo na carcaça de cordeiros Santa Inês e Bergamácia. **Revista Brasileira de Zootecnia**, 30(2): 493-498.

SCHMITZ, A.; MANSFELD, P.; HEKKALA, E.; SHINE, T.; NICKEL, H.; AMATO, G. & BÖHME, W. 2003. Molecular evidence for species level divergence in African Nile crocodiles *Crocodylus niloticus* (Laurenti, 1786). **Comptes Rendus Palevol**, 2(8): 703-712.

SEIJAS, A.E. & CHÁVEZ, C. 2000. Population status of the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*) in the Cojedes river system, Venezuela. **Biological Conservation**, 94(3): 353-361.

SERENO, P.C. & LARSSON, H.C.E. 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. **ZooKeys**, 28: 1-143.

- SERENO, P.C.; LARSSON, H.C.E.; SIDOR, C.A. & GADO, B. 2001. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. **Science**, 294: 1516–1519.
- SERENO, P.C.; SIDOR, C.A.; LARSSON, H.C.E. & GADO, B. 2003. A new notosuchian from the Early Cretaceous of Niger. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 23(2): 477-482.
- SHAN, H.Y.; WU, X.C.; CHENG, Y.N. & SATO, T. 2009. A new tomistomine (Crocodylia) from the Miocene of Taiwan. **Canadian Journal of Earth Sciences**, 46: 529-555.
- SHINGLETON, A.W. 2010. Allometry, the study of biological scaling. **Nature Education Knowledge**, 3(10): 2.
- SICURO, F.L. & OLIVEIRA, L.F.B. Coexistence of peccaries and feral hogs in the Brazilian pantanal wetland: a comorphological view. **Journal of Mammalogy**, 83: 207-217.
- SOARES, P.C.; LANDIM, P.M.B.; FULFARO, V.J. & SOBREIRO NETO, A.F. 1980. Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no estado de São Paulo: Grupo Bauru. **Revista Brasileira de Geociências**, 10: 177-185.
- STUEBING, R.B.; BEZUIJEN, M.R.; AULIYA, M. & VORIS, H.K. 2006. The current and historical distribution of *Tomistoma schlegelii* (the false gharial) (Müller, 1838) (Crocodylia, Reptilia). **The Raffles Bulletin of Zoology**, 54(1): 181-197.
- SUES, H.D.; OLSEN, P.E.; CARTER, J.G. & SCOTT, D.M. 2003. A new crocodylomorph archosaur from the Upper Triassic of North Carolina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 23(2): 329-343.
- SYDNEY, N.V.; MACHADO, F.A. & HINGST-ZAHER, E. 2012. Timing of ontogenetic changes of two cranial regions in *Sotalia guianensis* (Delphinidae). **Mammalian Biology**, 77: 397-403.
- THOISY, B.; HRBEK, T.; FARIAS, I.P.; VASCONCELOS, W.R. & LAVERGNE, A. 2006. Genetic structure, population dynamics, and conservations of Black caiman (*Melanosuchus niger*). **Biological Conservation**, 33: 474-482.
- THOMPSON, D.W. 1917. **On growth and form**. Cambridge, Cambridge University Press. 793 p.
- THORBJARNARSON, J.B. & HERNÁNDEZ, G. 1992. Recent investigations of the status and distribution of the Orinoco crocodile *Crocodylus intermedius* in Venezuela. **Biological Conservation**, 62(3): 179-188.
- TURNER, A. H. 2006. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Historical Biology**, 18(3): 255-369.
- 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. & SERTICH, J.J.W. 2010. Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 30 (Suppl. 1): 177-236.
- TYKOSKYI, R.S.; ROWE, T.B.; KETCHAM, R.A. & COLBERT, M.W. 2002. *Calsoyasuchus valliceps*, a new crocodyliform from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 22: 593–611.
- VASCONCELLOS, F.M. & CARVALHO, I.S. 2005. Estágios de desenvolvimento de *Mariliasuchus amarali*, Crocodyliformes Mesoeucrocodylia da Formação Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, 28(1): p. 49-69.
- VASCONCELLOS, F.M. & CARVALHO, I.S. 2006. Condicionante etológico na tafonomia de *Uberabasuchus terrificus* (Crocodyliformes, Peirosauridae) da Bacia Bauru (Cretáceo Superior). **Geociências**, 25(2): 225-230.
- VASCONCELLOS, F.M. & CARVALHO, I.S. 2010. Paleoichnological assemblage associated with *Baurusuchus salgadoensis* remains, a Baurusuchidae Mesoeucrocodylia from the Bauru Basin, Brazil (Late Cretaceous). In: MILÀN, J.; LUCAS, S.G.; LOCKLEY, M.G. & SPIELMANN, J.A. **Crocodyle tracks and traces**. New Mexico, New Mexico Museum of Natural History and Science. p. 227-238.
- VERDADE, L.M. 2000. Regression equations between body and head measurements in the Broad-Snouted Caiman (*Caiman latirostris*). **Revista Brasileira de Biologia**, 60(3): 469-482.
- VIDAL, R.A. & THEISEN, G. 1999. Efeito da cobertura do solo sobre a mortalidade de sementes de capim-marmelada em duas profundidades no solo. **Planta Daninha**, 17(3): 339-344.
- WEBSTER, M. & SHEETS, H.D. 2010. A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. In: ALROY, J. & HUNT, G. **Quantitative methods in Paleobiology**. Denver, Paleontological Society Short Course at the Annual Meeting of the Geological Society of America. cap. 16, p. 163-188.
- WEISMANN, A. 1882. **Studies in the theory of descent**. London, Sampson Low, Marston, Searle & Rivington. 400 p.
- WHETSTONE, K.N. & WHYBROW, P.J. 1983. A “cursorial” crocodilian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), Southern Africa. **Occasional Papers of the Museum of Natural History of University of Kansas**, 106: 1-37.
- WILLIS, R.E.; REX McALILEY, L.; NEELEY, E.D. & DENSMORE, L.D. 2007. Evidence for placing the false gharial (*Tomistoma schlegelii*) into the family Gavialidae: inferences from nuclear gene sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 43(3): 787-794.
- 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 of the University of Michigan**, 30(12): 321-336.

- WU, X.C.; BRINKMAN, D.B. & FOX, R.C. 2001a. A new crocodilian (Archosauria) from the basal Paleocene of the Red Deer River Valley, southern Alberta. **Canadian Journal of Earth Sciences**, 38(12): 1689-1704.
- WU, X.C.; BRINKMAN, D.B. & LU, J.C. 1994. A new species of *Shantungosuchus* from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia (China), with comments on *S. chuhsienensis* Young, 1961 and phylogenetic position of the genus. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 14(2): 210-229.
- WU, X.C.; RUSSEL, A.P. & CUMBA, S.L. 2001b. *Terminonaris* (Archosauria: Crocodyliformes): New material from Saskatchewan, Canada, and comments on its phylogenetic relationships. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 21(3): 492-514.
- WU, X.C. & SUES, H.D. 1996. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 16(4): 688-702.
- WU, X.C.; SUES, H.D. & SUN, A. 1995. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. **Nature**, 376: 678-680.
- XU, Q. & HUANG, C. 1984. Some problems in evolution and distribution of *Alligator*. **Vertebrata Palasiatica**, 22: 49-53.
- 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.
- YOUNG, M.T.; BRUSATTE, S.L.; RUTA, M. & ANDRADE, M.B. 2010. The evolution of Metriorhynchoidea (mesoeucrocodylia, thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity and biomechanics. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 158: 801-859.
- YOUNG, M.T.; BRUSATTE, S.L.; BEATTY, B.L.; ANDRADE, M.B. & DESOJO, J.B. 2012. Tooth-on-tooth interlocking occlusion suggests macrophagy in the mesozoic marine crocodylomorph *Dakosaurus*. **The Anatomical Record**, 295(7): 1147-1158.
- ZAHER, H.; POL, D.; CARVALHO, A.B.; RICCOMINI, C.; CAMPOS, D. & NAVA, W. 2006. Redescription of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). **American Museum Novitates**, 3512: 1-40.
- ZELDITCH, M.L.; BOOKSTEIN, F.L. & LUNDRIGAN, B.L. 1992. Ontogeny of integrated skull growth in the cotton rat *Sigmodon fulviventer*. **Evolution**, 46(4): 1164-1180.
- ZELDITCH, M.L.; SWIDERSKI, D.L.; SHEETS, H.D. & FINK, W.L. 2004. **Geometric morphometrics for Biologists: a primer**. San Diego, Elsevier Academic Press. 443p.

ANEXO I – Lista de medições utilizadas na análise morfométrica linear

Medida	
Crânio	01. Comprimento máximo do crânio (borda anterior da pré-maxila → borda posterior do supraoccipital)
	02. Altura máxima do crânio (extremidade ventral do processo do pterigóide → porção mais dorsal do parietal)
	03. Largura máxima do crânio (distância entre as bordas mais externas do jugal de cada lado do crânio)
	04. Comprimento da porção rostral do crânio (borda anterior da pré-maxila → borda anterior do frontal)
	05. Comprimento da porção posterior do crânio (borda posterior da órbita → borda posterior mais externa do quadrado)
	06. Comprimento máximo da órbita
	07. Constrição interorbital (menor distância entre as bordas medianas da órbita de cada lado do crânio)
	08. Largura do crânio nos exoccipitais (distância entre as bordas laterais dos exoccipitais de cada lado do crânio)
	09. Largura do rosto na região nasal (maior distância entre as bordas laterais da pré-maxila de cada lado do crânio)
Fenestras e foramina	10. Largura máxima do <i>foramen magnum</i>
	11. Altura máxima do <i>foramen magnum</i>
	12. Comprimento externo máximo da circunferência da fenestra supratemporal
	13. Comprimento máximo da fenestra laterotemporal
	14. Comprimento máximo da fenestra palatal
Mandíbula	15. Comprimento máximo da mandíbula (borda anterior do dentário → borda posterior do processo retroarticular)

	16. Comprimento máximo do processo retroarticular (borda anterior → borda posterior)
	17. Largura máxima do processo retroarticular (borda lateral → borda mediana)
	18. Comprimento máximo da sínfise mandibular
	19. Comprimento máximo da fenestra mandibular

ANEXO II – Lista de marcos anatômicos utilizados na análise em morfometria geométrica

1. Vista dorsal do crânio

1.1. Conjunto: rostro

1. Contato mais anterior entre as duas pré-maxilas;
2. Contato mais anterior entre os dois nasais ou, quando a sutura não for visível, ponto mais anterior do nasal no eixo sagital;
3. Contato mais posterior entre os dois nasais ou, quando a sutura não for visível, ponto mais posterior do nasal no eixo sagital;
4. Contato mais lateral entre a maxila e a pré-maxila;
5. Contato triplo entre o nasal, a maxila e a pré-maxila;
6. Contato mais posterior entre o nasal e a maxila;
7. Contato triplo entre o frontal, o pré-frontal e a circunferência externa da órbita;
8. Contato mais lateral entre a maxila e o jugal;

1.2. Conjunto: pós-rostro

1. Borda mais posterior do supraoccipital no eixo sagital;
2. Borda mais posterior do frontal no eixo sagital;
3. Contato triplo entre o parietal, frontal e pós-orbital;
4. Contato triplo entre o frontal, o pós-orbital e a circunferência externa da órbita;
5. Contato triplo entre o pós-orbital, o esquamosal e a circunferência externa da fenestra supratemporal;
6. Contato mais lateral entre o pós-orbital e o esquamosal no teto craniano;
7. Borda mais posterolateral do esquamosal no teto craniano;
8. Contato mais posterior entre o supraoccipital e o esquamosal no teto craniano;
9. Contato triplo entre o parietal, o esquamosal e a circunferência externa da fenestra supratemporal;
10. Contato mais lateral entre a maxila e o jugal;
11. Contato mais lateral entre o jugal e o quadradojugal;

2. Vista ventral do crânio

2.1. Conjunto: pré-coana

1. Contato mais anterior entre as duas pré-maxilas;
2. Ponto mais posterior do *foramen incisivum* no eixo sagital;
3. Contato mais lateral entre a maxila e a pré-maxila;
4. Borda mais posterior do último alvéolo maxilar;
5. Contato triplo entre a maxila, o jugal e o ectopterigóide;
6. Contato mais anterior entre a maxila e o jugal;
7. Contato triplo entre a maxila, o ectopterigóide e a circunferência externa da fenestra suborbital;
8. Contato triplo entre a maxila, o palatino e a circunferência externa da fenestra suborbital;
9. Contato mais posterior entre as duas maxilas;
10. Contato mais posterior entre os dois palatinos;
11. Contato mais posterior entre a fenestra suborbital e o palatino;

2.2. Conjunto: pós-coana

1. Contato mais anterior entre os dois palatinos;
2. Contato mais posterior entre os dois palatinos;
3. Ponto mais anterior do septo da coana;
4. Ponto mais posterior do septo da coana;
5. Ponto mais lateroposterior da asa do pterigóide;
6. Contato triplo entre a maxila, o jugal e o ectopterigóide;
7. Contato mais lateroposterior entre o quadradojugal e o quadrado;
8. Ponto mais lateroposterior do côndilo mandibular do quadrado;
9. Ponto mais lateromedial do côndilo mandibular do quadrado;
10. Ponto mais posterior do côndilo occipital;
11. Ponto mais anterior do côndilo occipital;
12. Posição central do *foramen timpanicum*;

3. Vista lateral do crânio

3.1. Conjunto: rostro

1. Borda mais anterior da pré-maxila;
2. Contato mais ventral entre a pré-maxila e a maxila;
3. Contato triplo entre a pré-maxila, a maxila e o nasal;
4. Contato mais ventral entre a maxila e o jugal;
5. Contato mais dorsal entre o pré-frontal e o frontal;
6. Contato mais dorsal entre o frontal e o pós-orbital;
7. Contato triplo entre o jugal, a pós-orbital e a circunferência externa da órbita;
8. Contato mais ventral entre o ectopterigóide e o pterigóide;

3.2. Conjunto: pós-rostro

1. Contato mais ventral entre a maxila e o jugal;
2. Contato mais ventral entre o ectopterigóide e o pterigóide;
3. Ponto mais anterior da fenestra infratemporal;
4. Ponto mais posterior da fenestra infratemporal;
5. Ponto mais dorsal da fenestra infratemporal;
6. Contato mais ventral entre o jugal e o quadradojugal;
7. Ponto mais ventral do côndilo mandibular do quadrado;
8. Ponto mais posterior do côndilo mandibular do quadrado;
9. Contato mais posterior entre os esquamosal e o quadrado;
10. Ponto mais posterior da cavidade auditiva externa;
11. Ponto mais anterior da cavidade auditiva externa;
12. Ponto mais posterior do teto craniano;
13. Contato mais dorsal entre o pós-orbital e o frontal;
14. Contato mais dorsal entre o frontal e o pré-frontal;

4. Vista posterior do crânio

1. Ponto mais dorsal do supraoccipital no eixo sagital;
2. Contato triplo entre o supraoccipital e os dois exoccipitais;
3. Ponto mais dorsal do *foramen magnum*;
4. Ponto mais ventral do *foramen magnum*;
5. Ponto mais lateral do *foramen magnum* (lado direito);
6. Ponto mais lateral do *foramen magnum* (lado esquerdo);
7. Ponto mais ventral do côndilo occipital;

8. Ponto mais ventral do pterigóide;
9. Ponto mais medial do côndilo mandibular do quadrado;
10. Ponto mais lateral do côndilo mandibular do quadrado;
11. Contato mais lateroventral entre o esquamosal e o exoccipital;
12. Contato mais dorsal entre o supraoccipital e o esquamosal;

5. Mandíbula

5.1. Conjunto: vista dorsal

1. Ponto mais anterior da sínfise mandibular;
2. Ponto mais posterior da sínfise mandibular;
3. Borda mais posterior do último alvéolo mandibular;
4. Ponto mais posterior do dentário;
5. Ponto mais anterior do articular;
6. Contato mais medial entre o articular e o processo retroarticular;
7. Contato mais lateral entre o articular e o processo retroarticular;
8. Ponto mais posterior do surangular;
9. Ponto mais posterior do processo retroarticular;

5.2. Conjunto: vista lateral

1. Ponto mais anterior da superfície dorsal do dentário;
2. Ponto mais posterior da série dentária;
3. Contato mais dorsal entre o dentário e o surangular;
4. Contato triplo entre o dentário, o surangular e a circunferência externa da fenestra mandibular;
5. Contato triplo entre o dentário, o angular e a circunferência externa da fenestra mandibular;
6. Contato mais ventral entre o dentário e o angular;
7. Contato triplo entre o angular, o surangular e a circunferência externa da fenestra mandibular;
8. Contato mais dorsal entre o surangular e o articular;
9. Ponto mais posterior do processo retroarticular;

5.3. Conjunto: vista ventral

1. Ponto mais anterior da sínfise mandibular;
2. Ponto mais posterior da sínfise mandibular;
3. Contato triplo entre o dentário, o angular e o esplenial;
4. Contato mais medial entre o angular e o esplenial;
5. Contato mais lateral entre o angular e o dentário;
6. Contato mais anterior entre o angular e o articular;
7. Contato mais posterior entre o angular e o articular;
8. Ponto mais medial do articular.