UNIVERSIDADE FEDERAL DO TRIÂNGULO MINEIRO

Gustavo Moises Barbosa de Oliveira

DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA DE UM NOVO BAURUSUCHIDAE (PSEUDOSUCHIA, CROCODYLIFORMES) DA FORMAÇÃO ADAMANTINA (NEOCRETÁCEO, GRUPO BAURU) DE CAMPINA VERDE, MINAS GERAIS, BRASIL.

> Uberaba 2023

Gustavo Moises Barbosa de Oliveira

DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA DE UM NOVO BAURUSUCHIDAE (PSEUDOSUCHIA, CROCODYLIFORMES) DA FORMAÇÃO ADAMANTINA (NEOCRETÁCEO, GRUPO BAURU) DE CAMPINA VERDE, MINAS GERAIS, BRASIL.

> Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia Ambiental, área de concentração Diagnóstico e Monitoramento de Sistemas Ambientais, da Universidade Federal do Triângulo Mineiro como requisito parcial para obtenção de título de mestre. Orientador: Prof. Dr. Thiago da Silva Marinho

Uberaba 2023

Catalogação na fonte: Biblioteca da Universidade Federal do Triângulo Mineiro

 Olivera, Gustavo Moises Barbosa de Descrição morfológica de um novo Baurusuchidae (Pseudosuchia, Crocodyliformes) da formação Adamantina (Neocretáceo, Grupo Bauru) de Campina Verde, Minas Gerais, Brasil / Gustavo Moises Barbosa de Olivera.
 2023. 56 p. : il., tab.
 Dissertação (Mestrado em Ciência e Tecnologia Ambiental) --Universidade Federal do Triângulo Mineiro, Uberaba, MG, 2023 Orientador: Prof. Dr. Thiago da Silva Marinho
 Biologia - Classificação. 2. Notosuchia. 3. Baurusuchidae. 4. Triân gulo Mineiro/Alto Paranaíba (MG : Mesorregião). I. Marinho, Thiago da Silva. II. Universidade Federal do Triângulo Mineiro. III. Título.

Leila Aparecida Anastácio CRB-6/2513

GUSTAVO MOISES BARBOSA DE OLIVEIRA

DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA DE UM NOVO BAURUSUCHIDAE (PSEUDOSUCHIA, CROCODYLIFORMES) DA FORMAÇÃO ADAMANTINA (NEOCRETÁCEO, GRUPO BAURU) DE CAMPINA VERDE, MINAS GERAIS, BRASIL.

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Triângulo Mineiro, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ciência e Tecnologia Ambiental, para obtenção do título de mestre.

Uberaba, 27 de janeiro de 2023.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Thiago da Silva Marinho Universidade Federal do Triangulo Mineiro

Dr. Fabiano Vidoi Iori Museu de Paleontologia Pedro Candolo

Prof^a. Dr^a. Fernanda Quaglio Universidade Federal de São Paulo



Documento assinado eletronicamente por **THIAGO DA SILVA MARINHO**, **Professor do Magistério Superior**, em 30/01/2023, às 07:54, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do <u>Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020</u> e no art. 34 da <u>Portaria Reitoria/UFTM nº 87, de 17 de agosto de 2021</u>.



Documento assinado eletronicamente por **Fernanda Quaglio**, **Usuário Externo**, em 30/01/2023, às 16:18, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3º do art. 4º do <u>Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020</u> e no art. 34 da <u>Portaria</u> Reitoria/UFTM nº 87, de 17 de agosto de 2021.



Documento assinado eletronicamente por **Fabiano Vidoi Iori**, **Usuário Externo**, em 31/01/2023, às 07:37, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no § 3° do art. 4° do <u>Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020</u> e no art. 34 da <u>Portaria</u> <u>Reitoria/UFTM nº 87, de 17 de agosto de 2021</u>.



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site http://sei.uftm.edu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_e xterno=0, informando o código verificador **0895474** e o código CRC **0CBD1A93**.

Dedico a minha mãe, que me deu a vida e aos momentos do primeiro ao último choro. Que Deus, Jesus e Maria Santíssima a ilumine sempre.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus e Jesus por permitir a minha reencarnação neste mundo.

Á Universidade Federal do Triângulo Mineiro e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências e Tecnologia Ambiental por nos fornecerem um ensino de qualidade em meio a tantas incertezas da ciência e educação que permeiam os meios políticos.

Ao Centro de Pesquisa Paleontológica "Llewellyn Ivor Price" e aos envolvidos na causa paleontológica, pelo apoio e fornecimento do material estudado.

Ao Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto-USP, ao Museu de Paleontologia de Monte Alto e envolvidos, no fornecimento do acervo paleontológico e dados de pesquisa.

Ao meu orientador Thiago, por abrir as portas do mundo da Paleontologia e a paciência por me orientar tanto na vida acadêmica quanto na vida pessoal.

Aos meus pais e irmãos que me apoiaram nesta jornada, mesmo que tenha perdido minha mãe no meio desta, sei que ela está orgulhosa de tudo o que fiz e me tornei.

Aos meus amigos, Aline e Murilo, que me deram suporte emocional nos momentos felizes e tristes. Vocês são realmente essenciais mesmo indiretamente para a realização deste trabalho.

Por fim a todos os meus familiares, amigos e companheira, pois eles são minha fortaleza durante os tempos difíceis e meu aconchego durante os momentos de calmaria. Eu sei que eles estão sempre comigo, não importa o que aconteça.

RESUMO

Baurusuchidae compreende um grupo de crocodiliformes predadores de topo típicos de faunas continentais da América do Sul durante o Cretáceo Superior. Os Baurussuquídeos são caracterizados por possuírem rostro curto e alto, um número de dentes reduzidos e de morfologia zifodonte, além de caninos hipertrofiados. A morfologia do crânio é historicamente a ferramenta mais utilizada para entender a evolução dos baurussuquídeos tendo em vista que a maioria das espécies foram descritas com base em elementos cranianos. A grande diversidade deste grupo é proveniente de depósitos da Formação Adamantina no Grupo Bauru, onde foram encontradas nove das onze espécies reconhecidas para o grupo. Apresentamos aqui a descrição craniana do espécime crocodiliforme coletado no sítio "Fazenda Seis Irmãos Grotas", no distrito de Honorópolis, município de Campina Verde (MG). A presença da depressão longitudinal da linha média na porção anterior do frontal, bordas supratemporais elevadas e hipertrofiadas estendidas à borda anterior das fenestras supratemporais externas e a presença das fenestra e depressões paracoanais no pterigoides, o novo táxon foi posicionado no clado dos Pissarrachampsinae. A nova espécie compartilha características morfológicas com ambos os grupos, sugerindo a ocorrência de "Zonas de Variabilidade" na radiação de Baurusuchidae. No entanto, mais investigações são necessárias para contextualizar a origem dos Baurusuchidae dentro de tais modelos macroevolutivos.

Palavras-chave: Taxonomia, Triângulo Mineiro, Notosuchia, Baurusuchidae

ABSTRACT

Baurusuchidae comprises a group of top predatory crocodyliforms typical of continental South American faunas during the Late Cretaceous. Baurussuchids are characterized by having a short and tall rostrum, a reduced number of teeth, and ziphodont morphology, in addition to hypertrophied canine teeth. Skull morphology is historically the most used tool to understand the evolution of baurusuchids, considering that most species were described based on cranial elements. The great diversity of this group comes from deposits of the Adamantina Formation in the Bauru Group, where nine of the eleven species recognized for the group were found. We present here the cranial description of the crocodyliform specimen collected at the site "Fazenda Seis Irmãos Grotas", in the district of Honorópolis, municipality of Campina Verde (MG). The presence of the longitudinal midline depression in the anterior portion of the frontal raised and hypertrophied supratemporal borders extending to the anterior border of the external supratemporal fenestrae, and the presence of the fenestra and parachoanal depressions in the pterygoids, the new taxon was placed in the Pissarrachampsinae clade. The new species shares morphological characteristics with both groups, suggesting the occurrence of "Zones of Variability" in the radiation of Baurusuchidae. However, further investigations are needed to contextualize the origin of the Baurusuchidae within such macroevolutionary models.

Keywords: Taxonomy, Triângulo Mineiro, Notosuchia, Baurusuchidae

Sumário

 FORMAÇÃO ADAMANTINA E SEU REGISTRO FOSSILÍFERO RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DOS BAURUSSUQUÍDEOS	11 13 14 15 15 15 15 17 17
 RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DOS BAURUSSUQUÍDEOS	13 14 15 15 15 15 17 17
 4 OBJETIVOS	14 15 15 15 15 17 17
 5 MATERIAIS E MÉTODOS	15 15 15 15 17 17
 5.1 COLETA E PREPARAÇÃO	15 15 15 17 17
 5.2 O ESPÉCIME CPPLIP 1469 5.3 ANÁLISE FILOGENÉTICA	15 15 17 17
 5.3 ANÁLISE FILOGENÉTICA 6 RESULTADOS 6.1 PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA 7 DESCRIÇÃO 7.1 MORFOLOGIA GERAL DO CRÂNIO E ABERTURAS 7.2 CRÂNIO 7.3 MANDÍBULA 7.4 DENTIÇÃO 8 RELACÃO E POSICÃO FILOGENÉTICA DO CPPLIP 1416 	15 17 17
 6 RESULTADOS	17 17
 6.1 PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA	17
 7 DESCRIÇÃO 7.1 MORFOLOGIA GERAL DO CRÂNIO E ABERTURAS 7.2 CRÂNIO 7.3 MANDÍBULA 7.4 DENTIÇÃO 8 RELACÃO E POSICÃO FILOGENÉTICA DO CPPLIP 1416 	
 7.1 MORFOLOGIA GERAL DO CRÂNIO E ABERTURAS 7.2 CRÂNIO 7.3 MANDÍBULA 7.4 DENTIÇÃO 8 RELAÇÃO E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DO CPPLIP 1416 	17
 7.2 CRÂNIO 7.3 MANDÍBULA 7.4 DENTIÇÃO 8 RELAÇÃO E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DO CPPLIP 1416 	17
 7.3 MANDÍBULA 7.4 DENTIÇÃO 8 RELAÇÃO E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DO CPPLIP 1416 	22
 7.4 DENTIÇÃO 8 RELAÇÃO E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DO CPPLIP 1416 	33
8 RELAÇÃO E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DO CPPLIP 1416	
	37
9 DISCUSSÃO	
10 IMPLICAÇÕES PALEOAMBIENTAIS E PALEOECOLÓGICAS	
11 CONCLUSÃO	40
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	41
APÊNDICE 1	49
APÊNDICE 2	54
ANEXO	55

1 INTRODUÇÃO

Os baurussuquídeos estão entre os fósseis crocodiliformes mais comuns e diversos registrados no Neocretáceo na Formação Adamantina do Brasil e compreendendo uma espécie na Formação Bajo de La Carpa na Argentina (Tabela 1). Esses animais apresentavam hábitos terrestres conforme indicado pelas características dentárias, cranianas e pós-cranianas, além de comportamentos predatórios altamente especializados (e.g. Montefeltro et al., 2011, Marinho et al., 2013) incluindo a evidência direta de predação sobre outros Crocodyliformes (Godoy et al., 2014).

Táxon	Autores	Ano da descrição
Cynodontosuchus rothi	Woorward	1896
Baurusuchus pachecoi	Price	1945
Stratiotosuchus maxhechti	Campos; Suarez; Riff; Kellner	
Baurusushus salgadoensis	Carvalho; Campos; Nobre	2001
Baurusuchus albertoi	Nascimento; Zaher,	2005
Wargosuchus australis	Martinelli; Pais	2008
Campinasuchus dinizi	Carvalho; Teixeira; Ferraz; Ribeiro; Martinelli, Neto; Sertich; Cunha; Cunha; Ferraz	2010
Pissarrachampsa sera	Montefeltro; Larsson; Langer	2011
Gondwanasuchus scabrosus	Marinho; Iori; Carvalho; Vasconcellos	2011
Aplestosuchus sordidus	Godoy; Montefeltro; Norell; Langer	2013
Aphaurosuchus escharafacies	Darlim; Montefeltro; Langer	2021

Tabela 1 – Lista de espécies Baurusuchidae.

Os depósitos da Formação Adamantina (Cretáceo Superior, Bacia Bauru) apresentam rico registro fossilífero de vertebrados, tendo os crocodilomorfos grande destaque, devido à alta diversidade e abundância de materiais, (Bertini et al., 1993; Kellner; Campos 1999, 2000; Ghilardi; Fernandes 2011; Riff et al., 2012). Estes vertebrados incluem exemplares de Mesoeucrocodylia (Carvalho; Bertini 1999; Nobre; Carvalho 2006; Nobre et al., 2007; Iori; Carvalho 2009) como Peirosauridae (Carvalho et al., 2007), Sphagesauridae (Andrade; Bertini 2008; Iori; Carvalho 2011; Kellner et al., 2011; Pol et al., 2014) e os Baurusuchidae (Campos et al., 2001; Carvalho et al., 2005, 2011; Nascimento; Zaher 2010; Marinho et al., 2013; Godoy et al., 2014; Darlim et al., 2021a) (Figura 1).

Também estão presentes dinossauros Theropoda dos grupos Abelisauroidea, Maniraptoriformes (Tavares et al., 2014; Bandeira et al., 2018; Martinelli et al., 2019; Delcourt et al., 2020) e Megaraptoriformes (Méndez; Iori 2012; Martinelli et al., 2013) e Sauropoda do grupo Titanosauria (Kellner; Azevedo 1999; Santucci; Bertini 2006; Santucci; Arruda-Campos 2011; Machado et al., 2013). Em menor representatividade foram reportados lagartos, serpentes, aves, mamíferos, anuros e tartarugas (Alvarenga; Nava 2005, França; Langer, 2005, Candeiro 2007, Nava; Martinelli 201, Báez et al., 2012 e Castro et al., 2018).

O clado Baurusuchidae (*sensu* Darlim et al., 2021) corresponde a um grande grupo de Notosuchia majoritariamente restrito a esta Formação (Price, 1945, Campos et al., 2001, Carvalho et al., 2004, Nascimento; Zaher 2010, 2014, Carvalho et al., 2011, Montefeltro et al., 2011, Marinho et al., 2013, Godoy et al., 2014, Darlim et al., 2021a). Aqui, descrevemos o crânio de um novo Baurusuchidae coletado no sítio "Fazenda Seis Irmãos Grotas" (FSIG) da Formação Adamantina, no distrito de Honorópolis, Campina Verde, Minas Gerais.

2 FORMAÇÃO ADAMANTINA E SEU REGISTRO FOSSILÍFERO

A origem e o contexto deposicional da Formação Adamantina se relacionam com o rompimento do mega continente Gondwanico durante a abertura do Oceano Atlântico e com o evento de compensação isostática posterior ao acúmulo dos derrames basálticos da Formação Serra Geral que cobre grandes áreas do Paraná, São Paulo, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso, Goiás e Minas Gerais (Fernandes; Coimbra 1996; 2000).

Duas unidades compõem a litoestratigrafia da bacia: o Grupo Caiuá, com uma idade Cenomaniano-Turoniana, que inclui as formações Rio Paraná, Goiô Erê e Santo Anastácio; e o Grupo Bauru, incluindo as formações Adamantina, Uberaba, Araçatuba e Marília (Dias-Brito et al., 2001, Batezelli et al., 2003, Paula e Silva et al., 2003). As rochas expostas em Campina Verde são referidas à Formação Adamantina (Bacia Bauru, Cretáceo Superior), que é a mais extensa unidade aflorante do Grupo Bauru (Soares et al., 1980, Fernandes; Coimbra, 1996, Batezelli; Ladeira, 2016, Menegazzo; Catuneanu; Chang, 2016). Localmente, a unidade se encontra recoberta pelo Membro Echaporã da Formação Marília (Batezelli; Ladeira, 2016; Menegazzo; Catuneanu; Chang, 2016) e parcialmente correlacionada cronologicamente com as rochas exposta em Uberaba e áreas adjacentes (por exemplo, no município Veríssimo) (Dias-Brito et al., 2001, Menegazzo; Catuneanu; Chang, 2016).

Essas rochas foram atribuídas ao intervalo Turoniano-Maastrichtiano (Dias-Brito et al., 2001, Batezelli et al., 2003, Paula e Silva et al., 2003) baseadas em dados bioestratigráficos de

Figura 1. Mapa geológico do Grupo Bauru e pontos de coleta de baurussuquídeos no oeste de São Paulo e Triângulo Mineiro (Modificada de Montefeltro et al., 2011).



ostracodes, algas Charophyta e saurópodes titanossauros (Santucci; Bertini 2001). Castro et al., (2018) realizaram a datação absoluta de grãos de zircão encontrados nos depósitos da Formação Adamantina na região de General Salgado, obtendo uma idade de aproximadamente 87,8 milhões de anos o que aponta que a deposição da unidade ocorreu pelo menos entre o Coniaciano-Maastrichtiano.

A Formação Adamantina está exposta nos estados de Goiás, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais e São Paulo (Soares et al., 1980). É reconhecida por depósitos geralmente compostos por arenitos de grão fino e argilitos subordinados, com padrões granulométricos que sugerem uma sedimentação fluvial em canais sinuosos (Paula e Silva et al., 2005), associada a um clima semiárido. O aumento progressivo da aridez devido ao clima quente e alturas topográficas ao redor da bacia resultou no estabelecimento de planícies aluviais, rios entrelaçados e pequenas lagoas (Fernandes, 1998, Fernandes; Coimbra, 1996, Dias-Brito et al., 2001).

O registro paleontológico da Formação Adamantina é extenso, compreendendo algas, moluscos, crustáceos, anuros, tartarugas, lagartos, serpentes, dinossauros não avianos e avianos, mamíferos, e uma grande diversidade de crocodiliformes (Carvalho; Bertini, 1999, Dias-Brito et al., 2001, Arruda et al., 2004, Carvalho et al., 2005, Castro et al., 2018). Os táxons mesoeucrocodilos são mais reconhecidos em Minas Gerais e São Paulo, notadamente os notossúquios como Sphagesauridae e Baurusuchidae (Figura 1). Estes registros enfatizam a

importância dos estudos nesta área a fim de melhor compreender a evolução, distribuição e paleoecologia dos crocodiliformes.

Os afloramentos do sítio FSIG ocorrem em ravinas formadas pela erosão superficial do terreno. São compostos por arenitos vermelhos de granulação fina a grossa, intercalados com siltitos e argilitos avermelhados, e raros níveis conglomerados. Superfícies de calcário também ocorrem em vários níveis, assim como concreções carbonáticas. Esses sedimentos foram depositados em sistemas fluviais trançados rasos, nos quais os fósseis foram enterrados principalmente em planícies aluviais em eventos de inundação, em um clima predominantemente seco e quente (Goldberg; Garcia, 2000; Carvalho et al., 2011).

3 RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DOS BAURUSSUQUÍDEOS

As relações filogenéticas de Baurusuchidae têm estado em evidências nos últimos tempos. *Baurusuchus pachecoi*, Price 1945 teve um papel importante para a compreensão dos padrões evolutivos e biogeográficos dos crocodiliformes mesozoicos devido às suas características morfológicas descritas únicas para a época (Turner, 2004, Montefeltro et al., 2011). Por muitos anos, *B. pachecoi* foi o único baurussuquídeo conhecido e como tal foi incluído como material comparativo na maioria dos estudos filogenéticos de Crocodyliformes.

Os Baurusuchidae estão inseridos em Notosuchia, um clado composto principalmente de formas terrestres do Gondwana (Benton; Clark, 1988). Duas hipóteses principais foram propostas a respeito das relações dos primeiros Mesoeucrocodylas.

Tradicionalmente, *Baurusuchus* e *Sebecus* foram incluídos em um clado chamado Sebecosuchia, mas devido a sérios conflitos de caracteres Benton e Clark (1988) sugeriram uma segunda hipótese, na qual *Sebecus* estaria mais relacionado à Neosuchia (incluindo Eusuchia) do que a *Baurusuchus*. No entanto, a hipótese de Sebecosuchia continuou sendo apoiada por estudos posteriores (Gasparini et al., 1991, Tykoshi et al., 2002). Em análises mais recentes, contendo números maiores de táxons, a composição de Sebecosuchia tornou-se ainda mais incerta. Larsson e Sues (2007) recuperaram *Sebecus* relacionado aos peirossaurídeos, compondo um clado denominado Sebecia, enquanto *Baurusuchus* foi posicionado como grupoirmão de Neosuchia + Sebecia. Sereno e Larsson (2009) também não corroboraram Sebecosuchia, recuperando *Baurusuchus* dentro de Notosuchia. No entanto, outros estudos recuperaram Baurusuchidae como grupo irmão de Sebecia (Turner; Sertich, 2010, Pol; Powell, 2011; Pol et al., 2014, Kellner et al., 2014, Leardi et al.,2018), destacando a incerteza filogené tica sobre o assunto. Estudos filogenéticos incluindo a diversidade de Baurusuchidae tornaram-se comuns na última década, todos corroborando a monofilia deste grupo (Sereno; Larsson, 2009, Nascimento; Zaher, 2011, Pol; Powell, 2011, Montefeltro et al., 2011, 2013, Iori et al., 2013, Godoy et al., 2016, Leardi et al., 2018). Nascimento; Zaher (2011) e Pol; Powell (2011) encontraram dois clados internos em Baurusuchidae, um composto pelo gênero *Baurusuchus* e outro por *Stratiotosuchus maxhecthi* + *Pabwuehshi pakistanensis*. Autores como Pol et al., (2012) não recuperaram o último clado, com *S. maxhecthi* e *P. pakistanensis* formando uma politomia juntamente com *Cynodontosuchus rothi*. A posição incerta do último táxon também foi recuperada por Pol e Powell (2011) com o táxon posicionado em politomia com Baurusuchidae e um clado incluindo Sebecidae, *Bergisuchus* e *Iberosuchus*.

Montefeltro et al., (2011) propuseram a existência de duas subfamílias dentro de Baurusuchidae com sinapomorfias relacionadas à morfologia dos ossos nasais, pré-frontais e frontais. Os Pissarrachampsinae correspondem a todos os Baurusuchidae que compartilham um ancestral comum mais recente com *Pissarrachampsa sera* do que com *S. maxhechti*, por outro lado Baurusuchinae é definido como todos os Baurusuchidae que compartilham um ancestral comum mais recente com *B. pachecoi* do que com *P. sera*, sendo o *Cynodontosuchus* grupoirmão de ambos.

Na matriz apresentada por Godoy et al. (2014) resultou na parafilia de Baurusuchus, dentro de Baurusuchinae e Darlim et al., 2021 recuperou Baurusuchus como monofilético, contudo, ambos recuperaram *B. albertoi* e *A. sordidus*, como grupo-irmão de um clado que inclui *S. maxhetchi*, *B. salgadoensis* e *B. pachecoi*. *C*. foi alocado dentro de Pissarrachampsinae, enquanto *G. scabrosus* foi alocado como o grupo-irmão do clado incluindo ambas as subfamílias. Já *C. rothi*, foi recuperado como o primeiro ramo divergente do baurusuchídeo. É interessante notar que as duas espécies recuperadas fora do clado Baurusuchinae-Pissarrachampsinae são conhecidas a partir de material com características juvenis (Marinho et al., 2013).

O grande número de materiais de baurussuquídeos bem completos é importante para entender as relações de parentesco entre os grupos, além de contribuir para enriquecer o quadro paleoecológico da região durante o Cretáceo.

4 OBJETIVOS

- Descrever em detalhe a anatomia craniana do espécime CPPLIP 1469.
- Posicionar filogeneticamente o novo espécime dentre a Família Baurusuchidae.

5 MATERIAIS E MÉTODOS

5.1 COLETA E PREPARAÇÃO

O material CPPLIP 1469 foi coletado no sítio Fazenda "Seis Irmão Grotas" (FSIG) do mesmo afloramento de onde o fêmur de Noasauridae foi coletado (Martinelli et al., 2019). O FSIG está localizado a cerca de 6 km do sítio "Fazenda Três Antas" de onde vieram o Baurusuchidae *Campinasuchus dinizi*, (Carvalho et al., 2011), o esfagessaurídeo *Caipirasuchus mineirus* (Martinelli et al., 2018), um ovo parcial de crocodiliforme (Marinho et al., 2012a), um dente isolado de abelissauro (Marinho et al., 2012b) e peixes Lepisosteiformes (Martinelli et al., 2015). O espécime está depositado no acervo do Centro de Pesquisa Paleontológicas "Llewellyn Ivor Price", UFTM, Uberaba (MG), sob o número de tombo CPPLIP 1469.

A preparação ocorreu em 2012 pelo paleontólogo Agustín Guilhermo Martinelli utilizando-se de martelinho, agulha, sonda exploradora e paralóide B-72 de forma mecânica a evidenciar as estruturas do crânio e só foi concluída em 2022 pelo paleontólogo Fabiano Vidoi Iori, que através do trabalho mecânico desarticulou o crânio da mandíbula.

5.2 O ESPÉCIME CPPLIP 1469

O material é composto por um esqueleto com crânio e pós-crânio parcialmente preservado em dois blocos (Figura 2). O crânio é comprimido anteroposteriormente possivelmente por processos tafonômicos. O pós-crânio é parcial, não possuindo parte da sequência lombar, região sacral e toda a cauda e membros posteriores. O membro anterior esquerdo está mais bem preservado que o direito, compreendendo o rádio, ulna, elementos carpais, metacarpos e falanges de cinco dedos. O úmero direito está parcialmente preservado. Além disso, fragmentos de costela são encontrados isolados, mas não podem ser atribuídos às vértebras específicas.

5.3 ANÁLISE FILOGENÉTICA

CPPLIP 1469 foi incluso na matriz de dados de Darlim et al., (2021a), sendo uma versão atualizada de Montefeltro et al., (2011) e Godoy et al., (2014), a qual contém um único conjunto de dados filogenéticos construído exclusivamente para investigar relações filogenéticas dos baurussuquídeos. A matriz original táxon/caractere era composta por 66 caracteres e 10 táxons; sete baurussuquídeos e o grupo externo composto por *Armadillosuchus arrudai, Mariliasuchus amarali e Notosuchus terrestris*, o último como o táxon externo primário. Godoy et al., (2014) adicionaram oito caracteres ao conjunto de dados (67 a 74) e em trabalho posteriror Darlim et

al., (2021) adicionaram seis novos caracteres no conjunto de dados (75 a 80).

Figura 2. Elementos cranianos e pós-craniano do CPPLIP 1469. (A) crânio em vista dorsal;(B) segundo bloco contendo a maior parte do pós-crânio semi-articulado. Escala. 10 cm



O software Mesquite v.3.7 foi usado para incluir o CPPLIP 1469 na matriz de Darlim et al., (2021) (Apêndice 2). A análise filogenética segue os parâmetros dos trabalhos anteriores (Montefeltro et al., 2011; Godoy et al., 2014; Darlim., 2021a), usando parcimônia igualmente ponderada em TNT v.1.6 (Goloboff et al., 2008) com base no algoritmo de busca de enumeração implícita. O método bootstrap de reamostragem aleatória foi executado no TNT v.1.6 para inferir o suporte do nó, onde valores superiores a 50% foram indicados nas árvores. Os valores de suporte de Bremmer (Bremmer, 1994) foram calculados usando o script TNT v.1.6.

A relação filogenética do CPPLIP 1469 dentro de Baurusuchidae foi examinada com a análise de máxima parcimônia de caracteres morfológicos discretos. O esquema de amostragem do táxon foi concebido para incorporar uma ampla diversidade de Baurusuchidae, com o grupo interno composto por onze baurussuquídeos (*Aphaurosuchus escharafacies; Aplestosuchus sordidus; Baurusuchus albertoi; B. pachecoi B. salgadoensis; Campinasuchus dinizi; Cynodontosuchus rothi; Gondwanasuchus scabrosus; Pissarrachampsa sera; Stratriotosuchus maxhechti e Wargosuchus australis). Notosuchus terrestris, Mariliasuchus amarali e Armadillosuchus arrudai foram usados como grupos externos.*

O táxon *Pabwehshi pakistanensis* foi sugerido como Baurusuchidae ou intimamente relacionado com os baurussuquídeos. Portanto foi excluído da análise pois a afinidade deste animal foi repetidamente desafiada dentro de diferentes estruturas filogenéticas de Mesoeucrocodylia (Turner; Calvo, 2005, Pol; Powell, 2011, Montefeltro et al., 2014). Além disso sua natureza fragmentária impede tanto a identificação dos traços apomórficos dos Baurusuchidae quanto a proposição de um conjunto único de caracteres que possam diagnosticá-lo como táxon relacionado aos Baurusuchidae.

6 **RESULTADOS**

6.1 PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

Crocodyliformes Clark, 1986 Mesoeucrocodylia Whetstone and Whybrow, 1983 Baurusuchidae Price, 1945 Pissarrachampsinae Montefeltro, Larsson and Langer, 2011

Localização: Fazenda Seis Irmãos Grotas, Campina Verde - Minas Gerais.

Idade e Horizonte: Formação Adamantina, Grupo Bauru; Cretáceo Superior (Coniaciano-Maastrichtiano) da Bacia de Bauru (Castro et al., 2018).

Diagnose (Figure 3): Baurusuchidae com quatro dentes pré-maxilares e cinco dentes maxilares; contato dos pré-frontais restrito ao ponto médio da superfície medial; crista longitudinal frontal estendendo anteriormente ao ponto médio do frontal; fenestra supratemporal com bordas medial e anterior igualmente desenvolvidas; crista jugal infraorbital (sensu Montefeltro et al., 2011) estendendo-se na margem anterior do lacrimal; cicatriz muscular curva quase reta na superfície medial do quadrado (crista 'A'); entalhe no contato quadradojugal/quadrado ventro-lateral; ectopterigoide quase alcançando a margem posterior das asas do pterigoide; fenestra paracoanal ventral e fossa paracoanal ventral (dividida em medial e subfossas paracoanais laterais); depressões e crista bem marcada na superfície occipital do supraoccipital.

7 DESCRIÇÃO

7.1 MORFOLOGIA GERAL DO CRÂNIO E ABERTURAS

O crânio do holótipo do CPPLIP 1469 está preservado parcialmente, expondo os ossos que compõem suas superfícies lateral, dorsal e ventral (Figura 4 e 5). O focinho é levemente danificado no contato anterior entre as pré-maxilas e nasais de modo que não é possível avaliar

claramente a anatomia das narinas. O espécime se enquadra na forma de crânio oreinirostral curto (*sensu* Busbey, 1995). O crânio é comprimido lateromedialmente com uma expansão lateral gradual posteriormente à porção anterior da órbita.

Figura 3. Crânio do CPPLIP 1469 em vista, A: vista lateral esquerda, B: vista lateral direita, C: ventral e D: dorsal. Escala 10 cm



Figura 4. Crânio do CPPLIP 1469 em vista, A: vista lateral esquerda e B: vista lateral direita. D, dentário; pa, palpebral anterior; fit, fenestra infratemporal; j, jugal; l, lacrimal; mx, maxila; n, nasal; or, órbita; pm, pré-maxilar; po, pós-orbital; po, palpebral posterior; q, quadrado; qj, quadradojugal; sq, escamosal; art, articular; an, angular; sun, surangular, fme, fenestra mandibular externa Escala. 10 cm



A parte mais comprimida do focinho é logo posterior aos últimos dentes maxilares. A mandíbula também é comprimida lateromedialmente na região entre o terceiro e o quinto dente maxilar. Em vista lateral, o processo retroarticular projeta-se dorsalmente logo posterior à articulação quadrado/mandíbula. As fenestras antorbitais estão completamente ausentes.

A superfície dorsal do crânio é altamente ornamentada, especialmente a porção dorsal da maxila entre o contato com o jugal, onde estão presentes sulcos grosseiros e conspícuos. No entanto um padrão de chapiscos na ornamentação é predominante ao longo de toda a superfície craniana, mais evidente em alguns ossos, como os julgais, nasais, pré-maxilas, maxilas, assim

como na mandíbula, e menos em outros, como parietal, supraoccipital, quadrados e quadradojugais.

Figura 5. Crânio do CPPLIP 1469 em vista, A: dorsal, B: ventral e C: Occipital. Pa, palpebral anterior; boc, basioccipital; oto, otocipital; pt, pterigoide; ect, ectopterigoide: f, frontal; j, jugal; l, lacrimal; mx, maxila; n, nasal; p, parietal; pf, pré-frontal; pl, palatino; pm, pré-maxilar; pp, pós-orbital; pp, palpebral posterior; pt, pterigoide; q, quadrado; qj, quadradojugal; soc, supraoccipital; sq, escamosal. Escala 10cm.





Órbita

Não é possível descrever precisamente o formato da orbita, devido ao esmagamento que o crânio sofreu. Presume-se que a orbita seja oval e direcionadas anterolateralmente. A órbita é coberta dorsalmente pelos palpebrais anteriores, ventralmente pelo jugal que também forma sua borda anterior com o lacrimal.

Fenestra supraorbital

Localizada no teto craniano a fenestra supraorbital é delimitada lateralmente pela projeção póstero-lateral do palpebral anterior e pela região anteromedial do palpebral posterior que está deslocado do estado original, encontrando-se dentro da cavidade orbital. A margem medial da fenestra supraorbital é composta pela porção medial do frontal e a porção medial da fenestra supraorbital é composta pela porção medial do frontal e a porção anterolateral do pós-orbital.

Fenestra supratemporal

A fenestra supratemporal é composta pelo esquamosal, parietal e pós-orbital. A fenestra supratemporal externa é ovoide, possui a mesma largura nas porções anteriores e posteriores e é comprimida lateromedialmente em sua porção medial na sutura entre o esquamosal e pós-orbital. Possui bordas elevadas em sua porção medial ao parietal e lateroposterior ao esquamosal e supraocipital. A porção posterior do frontal não participa das fenestra interna e externa.

O pós-orbital forma sua margem anterolateral, enquanto o esquamosal delimita a margem póstero-lateral da abertura. O parietal forma o canto póstero-medial e a margem medial da fenestra separando o par de fenestras supratemporais por uma crista mediana em formato de ampulheta. A fenestra supratemporal é menor que a externa, formada pelos mesmos ossos e de formato subtriangular.

Fenestra infratemporal

A margem ântero-lateral da fenestra é formada pelo ramo dorsal do jugal. A borda póstero-dorsal é formada pela margem ventral do pós-orbital anteriormente e posteriormente pelo quadradojugal, que também forma a extremidade posterior da margem ventral da fenestra. Finalmente, a fenestra é limitada ventralmente pelo processo infratemporal (ou ramo posterior) do jugal.

Fenestra mandibular

A fenestra mandibular é muito evidente, sendo a maior entre todas as aberturas cranianas. É formada anteriormente pelo dentário, ventralmente e posteriormente pelo angular e dorsalmente pelo surangular. Possui formato em folha, com os contornos dorsais e ventrais formando uma concavidade suave. O ângulo formado entre o dentário, angular e surangular possui formato mais agudo, enquanto o ângulo posterior é mais arredondado.

Coana e fenestra paracoanal

As coanas são estreitas e juntamente com as estruturas paracoanais ocupam grande parte do palato posterior. As coanas estão voltadas ventralmente e são limitadas pelo palatino anteriormente e ectopterigoide anterolateralmente e lateral e posteriormente pelo pterigoide. As coanas são em forma de losango, com o maior eixo orientado transversalmente. O eixo anteroposterior é dividido por um septo ósseo mediano formado pelos pterigoides.

7.2 CRÂNIO

Pré-Maxila

A pré-maxila é subtriangular em vista lateral, margeada posteriormente pela maxila e dorsalmente pelo nasal. Um terço do processo pré-maxilar está preservado na região mais anterodorsal que se conecta ao nasal. A ornamentação da pré-maxila está concentrada na parte posterodorsal do osso, composta dorsalmente por cristas irregulares e sulcos finos. A margem posteroventral da pré-maxila é projeta posteriormente formando a margem anterolateral do robusto entalhe semicircular entre a pré-maxila/maxila onde o caniniforme inferior é alocado. A fossa perinarial possui formato concavo, lisa e deslocada anterodorsalmente e lateralmente à pré-maxila.

A região ventral dos pré-maxilares é curta anteroposteriormente, o contato com os maxilares ocorre em uma sutura arqueada anteriormente. A ornamentação é bem evidente nessa região, com sulcos e pequenos pontos. O forâmen incisivo está presente na linha média de contato entre a pré-maxila e a maxila, seu formato é arredondado e relativamente grande.

Maxilar

O par maxilar é um osso verticalizado, cobrindo a maior parte da superfície lateral do rosto. Apresenta formato sub-retangular em vista lateral, margeado pelo lacrimal e jugal posteriormente, pelo nasal dorsalmente e pela pré-maxila anteriormente. A ornamentação da maxila é composta por sulcos/ranhuras horizontais no contato posterolateral com o lacrimal e

dorsal ao nasal e em contato posterolateral com o jugal os sulcos passam de horizontais á verticais. A sutura com o lacrimal é verticalizada no sentido anteroposterior e serrilhada, enquanto que a sutura maxilar/jugal é arqueada. A maxila é arqueada anteriormente e forma a região póstero-ventral do entalhe pré-maxila/maxila.

A superfície palatal dos maxilares é plana e ampla lateralmente, com um soerguimento apenas nas regiões alveolares. A sutura dos maxilares é serrilhada e se estende anteroposteriomente em um plano sagital. A sutura com os palatinos é transversal e altamente interdígita. Há uma depressão medial na área palatal dos maxilares na margem alveolar interna gerada pelo encaixe do nono dente hipertrofiado, estando posicionada na altura do último dente maxilar (m5).

Nasal

O nasal está ossificado e forma um elemento cilíndrico e alongado anteroposteriormente na superfície dorsal, com uma sutura ainda reconhecível anteriormente. A ornamentação é distinguível apenas na porção anterior do nasal e é composta por ranhuras orientadas anteroposterior. O nasal contata os pré-maxilares, maxilares, palpebrais anteriores, lacrimais e pré-frontais. A sutura do nasal com os pré-frontais não é distinguível devido à má conservação do osso nesta região, mas certamente não há contato nasal/frontal.

O nasal também é exposto em vista lateral, a margem dorsal da região anterior é levemente convexa, seguido por uma depressão no nível imediatamente posterior ao terceiro dente maxilar.

Lacrimal

O lacrimal apresenta formato retangular em vista lateral, com sulcos esculpidos horizontais cobrindo toda sua superfície. O lacrimal se encaixa na região anterior do processo anterior do jugal, formando as bordas anteriores da órbita. Ele contata a maxila posteriormente por meio de uma sutura inclinada e serrilhada. Dorsalmente o lacrimal forma a região lateral da plataforma de sustentação do palpebral anterior.

Pré-Frontal

O par pré-frontal estão fragmentados em sua região anterior e a sutura com o nasal é ofuscada pela pesada ornamentação, contudo, conseguimos distinguir que o pré-frontal apresenta formato de meia lua e o contato ocorre entre ambos pré-frontais em sua região medial impedindo o contato nasal/frontal.

Frontal

O frontal está fundido em um único osso, apresentando formato côncavo dorsalmente e é localizado anteriormente ao parietal. Este osso contata as porções posteriores dos préfrontais e palpebrais anteriores e lateromedialmente faz parte das fenestras supraorbitais. O frontal contata a margem anterior dos pós-orbitais póstero-lateralmente e sua margem posterior contata o parietal amplamente. Em vista lateral a parte anterior da superfície dorsal próxima ao contato com os pré-frontais e palpebrais anteriores é levemente elevada em relação à porção posterior, mostrando que está região é extremamente convexa. Além disso, essa porção anterior é delgada lateromedialmente e em vista dorsal o osso se alarga gradativamente posteriormente, atingindo sua largura máxima no contato mais posterior com o pós-orbital e parietal. Ao longo de sua linha sagital a superfície dorsal do frontal apresenta uma crista discreta que se inicia na altura do contato posterior do palpebral anterior com o frontal e termina na porção média do frontal, no início da região mais concava.

As bordas do frontal são elevadas em relação à sua porção central, formando uma concavidade bem evidente. A ornamentação da sua superfície dorsal não é tão conspícua quanto aos demais ossos do teto craniano.

Palpebral Anterior e Posterior

É comum a Família Baurusuchidae possuir dois pares de palpebrais, os palpebrais anteriores e os posteriores. Os palpebrais anteriores são elementos espessos em formato de gancho com superfícies dorsais fortemente ornamentadas se articulando lateralmente com o pré-frontal e lacrimal e encaixando-se no degrau entre essas duas estruturas. Sua porção póstero-medial faz parte da fenestra supraorbital junto com o frontal e palpebral posterior. Os palpebrais anteriores são levemente convexos dorsalmente, seguindo a curvatura dorsal do crânio. A extensão póstero-lateral do palpebral anterior contataria o palpebral posterior ao nível do comprimento médio da órbita se estivesse em sua posição original.

O palpebral posterior está deslocado da posição original, encontrando-se na cavidade interna do crânio. Apresenta ornamentação evidente em sua superfície dorsal e lateral. O palpebral posterior tem formato circular.

Parietal

Os parietais são fundidos assim como o frontal e formam a margem medial das fenestras e fossas supratemporais externas e internas. A superfície dorsal do parietal é "em forma de ampulheta", com uma ornamentação composta por pequenos pontos. A região medial do parietal é um pouco contraída transversalmente e as margens das fossas supratemporais externas possuem bordas distintas separadas por um sulco sagital que por sua vez são separados devido ao abaulamento da região central do parietal. As superfícies laterais do parietal que compõem as fossas supratemporais são lisas.

A margem posterior desse osso está aderida ao supraoccipital ao longo de todo comprimento transversal do parietal, com evidência de uma sutura interdígita visível na região posterior direita do parietal.

Esquamosal

O esquamosal forma as regiões látero-posterior do teto craniano, fenestras supratemporais, a região laterodorsal da parede occipital e também a metade posterior das regiões dorsais e posterior do recesso ótico. A superfície dorsal é densamente ornamentada. Esta superfície possui "formato em L" composto por um corpo principal anteroposteriormente e um processo verticalizado que se projeta ventralmente da parte posterior do corpo principal (*sensu* Darlim et al., 2021a). Em vista dorsal, a porção posterior da fenestra supratemporal interna e externa. Em vista lateral o esquamosal contata a região posterior do pós-orbital por meio de uma sutura ligeiramente convexa. Dorsomedial ao escamosal forma a parede póstero-lateral da fenestra supratemporal, contatando o parietal medialmente. Na região posterior da fossa supratemporal, há um forâmen têmporo-orbital discretamente elíptico posicionado na sutura esquamosal/parietal. Em vista lateral o esquamosal apresenta contorno ventral sigmoidal e margem dorsal levemente convexa. A superfície ântero-lateral do processo envolve a margem posterior do meato auditivo externo e o recesso ótico.

Pós-Orbital

O osso é composto por duas regiões distintas: uma parte dorsal que forma a barra supratemporal lateral e um ramo ventral liso que participa do meato auditivo. O pós-orbital é alongado anteroposteriormente em vista dorsal, participando da borda ântero-lateral da fossa supratemporal e das fenestras. O osso está quebrado em duas partes, uma fratura mais anterior em contato com a porção posterior do frontal e outra na região da sutura com o esquamosal anteriormente. Entretanto, a superfície dorsal é ligeiramente convexa e o osso é altamente ornamentado, seguindo o padrão apresentado no esquamosal. Posteriormente a sutura do pósorbital/esquamosal é ligeiramente curvada anteriormente e interdígita e ambos os ossos formam a margem póstero-lateral do teto crâniano.

Em vista lateral o ramo ventral do pós-orbital se estende ventralmente e se bifurca onde seu ramo anterior entra em contato com o processo ascendente do jugal, formando a barra pósorbital entre a órbita e a fenestra infratemporal, contudo, esta região se encontra fragmentada, mas não interfere na descrição. A parte posterior da bifurcação contata o quadradojugal, formando a borda posterior da fenestra infratemporal, este contato se estende por toda a margem posterior do ramo ventral do pós-orbital.

Jugal

Como em todos crocodiliformes o jugal é trirradiado, possuindo uma projeção dorsal que forma a parte inferior da barra pós-orbital, uma projeção posterior que forma a barra inferior da fenestra infratemporal e uma projeção anterior (ramo infraorbital do jugal) que forma a borda inferior da órbita que se subdivide em porção dorsal e ventral. A projeção anterior do jugal (infraorbital) forma a margem ventral da órbita e contata a margem posterior da maxila formando uma sutura convexa. Dorsal, há um triplo contato entre jugal, lacrimal e maxila com uma sutura inclinada anteroposteriormente.

A crista infraorbital do jugal surge anteriormente ao nível do lacrimal e se estende posteriormente ao ramo infratemporal, separando em uma porção dorsal e ventral o corpo principal do jugal. A porção dorsal está disposta lateromedialmente e um tanto contínua à porção infratemporal do osso e é relativamente curta dorsoventralmente. Ventral à crista infraorbital do jugal há uma depressão profunda em formato de leque (*sensu* Montefeltro et al., 2011) sendo a porção mais achatada lateromedialmente do osso. A sutura com o ectopterigoide não é visível em vista lateral, ocorrendo apenas na parte ventral do jugal. Possui sulcos alongados direcionados ventromedialmente ao longo de sua superfície. Esses sulcos tendem a se tornar mais curtos e próximos uns dos outros posteriormente. A superfície mais ventral da região ventral do jugal apresenta uma série de forames.

O processo ascendente do jugal está quebrado, mas há evidências que possui formato cilíndrico pois a projeção ascendente que se projeta do corpo principal do osso e uma pequena parte do processo descendente do pós-orbital estão preservadas. Não há evidências de ornamentação nas regiões preservadas do osso. O ramo infratemporal do jugal é cilíndrico e se encontra quebrado na região medial. Compõe toda a borda ventral da fenestra infratemporal e articula-se posteriormente com o quadradojugal por meio de uma sutura interdigítada verticalizada. A superfície dorsal apresenta sulcos alongados transversalmente na região posterior, passando a sulcos irregulares anteriormente. A forma deste ramo foi alterada pelos processos tafonômicos e pela fratura na região medial do osso.

Quadradojugal

O quadradojugal forma a superfície póstero-lateral do crânio, posicionado posteriormente à fenestra infraorbital. A ornamentação se restringe na sutura com o jugal, apresentando sulcos horizontais. A sutura com o jugal é interdígitada e verticalizada, enquanto a sutura com o quadrado é irregular, mas também verticalizada. O contorno ventral do quadradojugal anteriormente acompanha o contorno ventral do jugal, posteriormente forma um abaulamento ventral antes de se encontrar com o quadrado. Posterior ao abaulamento forma-se um entalhe na região da sutura do quadrado com o quadradojugal. Este abaulamento ventral do quadradojugal e o posterior entalhe estão bem-marcados como em *Pissarrachampsa sera* (Montefeltro et al., 2011). O quadradojugal sofreu um abaulamento lateral na base do processo ascendente e nesta altura a sutura com o quadrado se torna convexa posteriormente devido a borda ventral da abertura ótica. Esta parte é estriada e indica a região de inserção do *Musculus levator bulbi* (Montefeltro et al., 2011).

Dorsal a área abaulada a parte anterior do osso gira anteromedialmente, onde forma parte da margem posterior da fenestra infratemporal. Esta região está danificada, mas é presumível que o quadrado entra em contato com o processo descendente do pós-orbital e tornase mais plana lateromedialmente. A ornamentação externa é imperceptível.

Quadrado

O quadrado é orientado verticalmente e compõe a margem póstero-lateral do crânio. Em vista lateral o quadrado carece de ornamentação. Participa da articulação mandibular, contatando o articular ventralmente através de dois côndilos articulares. A superfície entre os dois côndilos é côncava, dorsal ao qual o quadrado forma o pilar que se estende até o ponto de contato com o processo esquamosal e paroccipital. O contato com o esquamosal pode ser visto lateralmente e posteriormente é orientado anterodorsalmente a posteroventralmente ao longo de toda a margem póstero-dorsal do quadrado. Um *forame aërum* bem desenvolvido está situado na superfície posterior do quadrado no côndilo medial próximo a margem dorsal da constrição condilar e se abre em um sulco que se estende a partir da ponta distal do côndilo medial (Figura 6 B).

A face lateral do quadrado carece de ornamentação e a maior parte de sua porção ventral é ocupada pela depressão do quadrado (*sensu* Montefeltro et al., 2011), que se expande um pouco à frente no quadradojugal. Dorsalmente na câmara meatal a superfície lateral do quadrado é marcada pela abertura ótica (*sensu* Montefeltro et al., 2016). A abertura ótica está

voltada lateralmente e tem um contorno elíptico alongado que é orientado obliquamente em relação ao teto craniano. Lateral a essa abertura, encontra-se um único e grande forame ótico que está totalmente localizado dentro do quadrado.

Figura 6. Vistas A: ântero-ventral e B: Posterior do quadrado. qA, crista A, qB, crista B; qB' crista B'; cvq; crista ventromedial do quadrado; fae, *forame aërum*.



A porção ventral do quadrado forma a parte posterolateral do basicrânio, contatando o processo paroccipital, basioccipital, basisfenoide e pterigoide através de suturas interdígitas que representa uma superfície de fixação para os músculos adutores da mandíbula (Iordansky, 1973; Montefeltro et al., 2020). Cristas quadradas descritas por Iordansky (1973) são reconhecidas no fóssil (Figura 6 A). A crista 'A' corresponde a uma crista levemente sinuosa que se estende ao longo da superfície ântero-medial do osso paralela e ligeiramente posterior a sutura do quadradojugal e é associada a inserção do *musculus adductor mandibulae externus superficialis*. Duas outras cristas aproximadamente paralelas são vistas no contato ântero-lateral do quadrado com o pterigóide, a crista 'B' é bem marcada medialmente e se funde gradualmente com a superfície restante do quadrado lateralmente, enquanto a crista B' é mais conspícua e se estende dorsalmente a porção mais lateral da crista 'B'. Essas cristas estão relacionadas às inserções do *mm. adductor externus medialis* e *adductor mandibulae posterior*.

Supraoccipital

O supraoccipital é um osso restrito anteroposteriormente, com contorno ovalado em vista posterior formando a parte dorsomedial da parede occipital. A superfície posterior do supraoccipital é ligeiramente côncava e ornamentada por finas cristas. Na superfície do supraoccipital, o osso apresenta uma crista bem desenvolvida, com dois sulcos laterais (Figura 5 C). Esta crista quase atinge a margem ventral, este elemento provavelmente servia para a inserção dos ligamentos nucais. O supraoccipital é excluído da margem dorsal do forame magno por um amplo contato mediano entre os paroccipitais. O contato com o parietal ocorre dorsalmente através de uma sutura ligeiramente convexa e com o esquamosal ocorre posterolateralmente, as suturas não estão distinguíveis devido ao baixo grau de preservação na região.

Otoccipital e Processo Paroccipital

Os exoccipitais formam a porção póstero-lateral do crânio, enquanto os opistóticos formam a parte medial da parede óssea do ouvido interna que lança também um processo posterior que fecha a parte lateral da superfície occipital do crânio que é denominado de processo paroccipital (Iordansky, 1973; Romer, 1956). O processo paroccipital contata verticalmente o quadrado e o esquamosal laterodorsalmente. Como em todos os Baurusuchidae, este elemento ósseo se encontra fundido e recebe o nome de otoccipital. Os processos paroccipitais encontram-se medialmente e formam uma prateleira óssea que cobre o forame magno, bem como a porção lateral desta abertura. O otoccipital também contribui para o canto dorsolateral do côndilo occipital. O triplo contato do basioccipital, quadrado e o paroccipital é marcado por uma protuberância. Lateral ao forâmen magno há um grande forâmen que se abre lateralmente, ele é mais largo horizontalmente do que verticalmente.

Basioccipital

O basioccipital forma a maior parte do côndilo occipital, participando também da margem ventral do forame magno e do assoalho craniano. A face posterior do basioccipital é levemente inclinada e voltada posteroventralmente, formando um ângulo de aproximadamente 30° em relação ao plano do teto craniano. Uma crista curta e mediana é visível posterior à abertura do canal de Eustáquio medial (foramen intertimpânico) se encerrando na altura anterior as protuberâncias entre o triplo contato com quadrado, paroccipital e o basiocipital. A abertura do canal de Eustáquio lateral está preservada apenas do lado direito, é lateralizada ao basisfenoide e ligeiramente posterior à abertura mediana. A abertura lateral apresenta contorno alongado e elíptico, enquanto o canal medial é arredondado.

Basisfenoide

O basisfenoide e o paraesfenoide estão fundidos em um único osso. O basisfenoide é amplamente exposto na face ventral e inclinado anteroventralmente acompanhando a inclinação do basioccipital, este osso possui um formato de delta. A superfície ventral do basisfenoide apresenta duas cristas bem definidas orientadas parassagitalmente nas margens laterais dos canais de Eustáquio. Essas cristas delimitam um sulco profundo entre elas, que é dividido anteriormente por cristas horizontais e transversais menos evidentes e é perfurado por um pequeno forame circular em sua linha média. Lateralmente, o basisfenoide forma uma superfície dorsal que é separado da superfície ventral do quadrado e do pterigoide por um sulco bem desenvolvido. Como consequência, a região central do basisfenoide projeta-se ventralmente. Ele contata o basioccipital posteriormente o quadrado lateralmente e o pterigoide anterolateralmente.

Palatino

Os palatinos são fortemente suturados entre si, formando o ducto nasofaríngeo (estrutura tubular alongada) que ocupa a linha média do crânio entre as fenestras suborbitais. O contato palatino/maxila forma uma sutura transversal interdígita bem marcante. A sutura da linha média é reta ao longo de todo o seu comprimento quando vista ventralmente e é sulcada até seu ponto médio e posteriormente é ladeada por um sulco parassagital em cada lado. Os sulcos se tornam confluentes posteriormente à 'crista' e aos dois pequenos foramens na região média do palatino. Essa confluência combinada com as bordas elevadas nas margens mediais da fenestra suborbital, forma uma depressão mediana na metade posterior da superfície palatina. O palatino diverge posterolateralmente e se liga firmemente ao processo ântero-medial do ectopterigoide através de uma sutura interdígitada. Esses processos póstero-laterais limitam o ápice anterior da abertura coanal.

Ectopterigoide

Podemos dividir o ectopterigoide em duas partes principais, o ramo dorsolateral e a asa do ectopterigoide. O ramo dorsolateral tem uma seção transversal elíptica alongada, com seu longo eixo direcionado anteromedialmente. Este ramo contata a superfície medial do jugal lateralmente e a maxila anteriormente. O contato póstero-lateral com o jugal ocorre na face ventromedial desse osso e sua sutura não é acessível em vista lateral. A sutura ectopterigoide/jugal se estende essencialmente ao longo da superfície ventral do crânio e é distintamente abaulada. A superfície dorsal do ramo ectopterigóideo é horizontalizada e contata o jugal ao longo de grande parte da sua extensão. O ectopterigoide direito apresenta um único forame e o ectopterigoide esquerdo possui dois forames de tamanhos semelhantes. Medial ao contato jugal, o ectopterigoide é profundamente côncavo, quase formando um plano virado ventralmente até a origem da asa do pterigoide. Posteriormente, o ectopterigoide contata o pterigoide dorsalmente na base da asa do pterigoide, formando uma sutura direcionada anteromedialmente que atinge a fenestra paracoanal

A asa ectopterigoide se sobrepõe ao pterigoide ventralmente e contata o processo pósterolateral do palatino fazendo parte da fenestra paracoanal anterolateralmente. A ponta do ectopterigoide se estende um pouco a mais até o limite ventral da asa do pterigoide, se curvando levemente para trás, assim como visto em *Pissarrachampsa. sera*.

Pterigoide

Os pterigoides são fundidos e possuem três regiões distintas: um corpo compacto preso às porções ântero-ventral e lateral do neurocrânio, um par de asas que se projetam posteroventralmente e uma lâmina de osso larga côncava transversalmente e inclinada posteroventralmente, contendo o sulco coanal e as estruturas paracoanais, formando a maior parte da porção posterior do palato (Figura 5 A). Uma fenestra subtriangular ocorre na porção anterolateral do pterigoide. Iremos seguir a mesma denominação dada a fenestra paracoanal por Montefeltro et al., 2016, devido a sua proximidade com a coana. Dorsalmente, a margem anterior desta fenestra é delimitada pelo palatino a metade posterolateral pelo ectopterigoide e o restante pelo pterigoide.

Uma grande depressão coanal é delimitada anteriormente pelos palatinos, anterolateralmente pelos ectopterigoides e o restante pelos pterigoides. Essa depressão abriga várias estruturas paracoanais e um sulco coanal alongado e dividido (Figura 7). A margem palatino/ectopterigoide das coanas está localizada ventralmente em relação à porção restante, de modo que a depressão se abre posteroventralmente. O septo coanal, formado inteiramente pelos pterigoides é confluente com a face posterior da coana e está bem rebaixado abaixo da margem da depressão coanal. A borda ventral do septo é subcolunar em seção transversal, com uma superfície ventral distintamente achatada. A porção dorsal do septo parece ser uma fina lâmina de osso. As margens posterior, medial e lateral da fenestra paracoanal estendem-se até a superfície ventral dos pterigoides com uma ampla fossa denominada fossa paracoanal.

No espécime CPPLIP 1469, apenas uma foi identificada, sendo a subfossa paracoanal lateral que escava o corpo pterigoide posteromedialmente e se expande anterolateralmente na sutura ectopterigoide/pterigoide. A fossa se expande anteriormente para escavar uma câmara dentro do corpo ectopterigoide. As fossas paracoanais provavelmente abrigavam câmaras pneumáticas relacionadas à coana e podem ter sido utilizadas para vocalização (*sensu* Nascimento, 2014, Montefeltro et al., 2016).

Posterior a abertura coanal, na área de convergência das suas asas pterigoides, ela se bifurca formando quase um sulco, contudo apresenta formato de V, que contata os quadrados lateralmente e o basisfenoide se encaixa medialmente na área mais aguda desse vértice. Lateralmente a este vértice a superfície ventral do pterigoide, apresenta rugosidades conspícuas que continuam ligeiramente lateralmente na base das margens posteriores das asas do pterigoide e as outras duas são levemente inclinadas posteriormente em sua parte medial, quase paralelas ao basisfenoide. Estas rugosidades estão associadas à fixação do *m. pterygoideus ventralis* (Montefeltro et al., 2020).

Figura 7. Detalhe da coana do CPPLIP 1469. Coa, coana; ect, ectopterigoide; fepc, fenestra paracoanal; fpco, fossa paracoanal; pl, palato; pt, pterigoide; sco, septocoanal



7.3 MANDÍBULA

Dentário

Os dentários formam a maior parte da região anterior e lateral do maxilar inferior, assim como as bordas anteriores, dorsais e ventrais da fenestra mandibular externa. O par dentário é "em forma de V" em vista dorsal/ventral (Figura 8). São elementos estreitos lateromedialmente e mais altos dorso-ventralmente, sendo totalmente verticalizados. Sua ornamentação externa é formada com os mesmos padrões do maxilar, diferenciando apenas na região anterior que apresenta uma ornamentação mais pesada com sulcos e pequenos pontos. Lateralmente não conseguimos ver o contato do dentário com o surangular devido à grande rachadura presente na região, o contato com o angular ocorre póstero-ventralmente próximo a extremidade anterior da fenestra mandibular através de uma sutura concava.

A sínfise dentária é fundida e longa e se estende anteroposterior até o nível do quinto dente dentário, é formada pelos dentários e o esplenial é concavo dorsalmente e forma um pequeno "peg", no seu limite posterior. Diferente do apresentado em *Pissarrachampsa*, ventralmente a essa sínfise o CPPLIP 1469 apresenta uma depressão na região não ornamentada sendo essa região mais verticalizada (Figura 8 B). O dentário tem dez dentes (d1-d10) de tamanhos diferentes, mas com formatos semelhantes. O quarto dente mandibular é o maior entre eles e se encaixa dorsalmente no entalhe pré-maxila/maxila quando em oclusão.

Esplenial

O esplenial é um osso fino e posicionado verticalmente na porção ântero-medial da mandíbula, contatando anteriormente e lateralmente o dentário e posteriormente o angular. A margem posterior do esplenial forma a margem anterior da fenestra mandibular interna e a pare de medial do canal de Meckel. Em vista ventral, lateral à sínfise cada esplênio apresenta um grande forâmen *intramandibularis oralis* de formato elíptico e alongado. A ornamentação do esplenial é restrita na área sinfiseal, composto por ranhuras superficiais na região dorsal e pequenos sulcos em sua superfície ventral. A superfície medial do esplenial é lisa e não apresenta ornamentações.

Angular

O angular compõe a parte posterior da superfície ventral da mandíbula, incluindo toda a borda ventral das fenestras mandibulares externas e internas. Anteriormente, entra em contato com a porção posterior do dentário e esplenial. Possui formato tubular formando o assoalho do canal meckeliano, que se estende anteriormente entre o dentário e os espleniais. Póstero-dorsalmente o contato externo do angular com o surangular ocorre por meio de uma sutura levemente inclinada anteroventralmente, estendendo-se do canto posterior das fenestras mandibulares externas até a ponta mais posterior do ramo mandibular. Em seu limite posterior, em vista lateral, a margem dorsal do angular é côncava e forma o limite posterior da mandíbula, incluindo as superfícies lateral e ventral do processo retroarticular. A borda posterior do angular é expandida dorso-ventralmente formando uma superfície póstero-lateral convexa que contata a superfície lateral do articular. Apenas a superfície lateral do angular é ornamentada, compondo de sulcos finos irregulares enquanto a superfície ventral e medial a ornamentação não está presente. Paralelamente à borda póstero-ventral da fenestra mandibular externa uma crista suave marca a extensão anterior para a inserção do *m. pterygoideus ventralis* (Montefeltro et al., 2020) (Figura 8 C).

A superfície medial do angular não apresenta ornamentações e é dorso-ventralmente convexa anteriormente. A margem ventral da fenestra mandibular interna possui uma projeção dorsal subtriangular posicionada ligeiramente anterior ao centro da fenestra, que marca o limite anterior da inserção *m. adductor mandibulae posterior* (Montefeltro et al., 2020). Na superfície dorsal do angular, entre suas bordas laterais e mediais elevadas, está presente o Canal Meckeliano, este se estende do contato posterior com o articular até a porção do osso que se projeta anteriormente entre o dentário e o esplenial.

Surangular

O surangular forma a região póstero-dorsal da mandíbula e a borda póstero-dorsal da fenestra mandibular externa e interna. Contatado o dentário anteriormente (sutura não está preservada devido a fragmentação do osso) e o angular póstero-ventralmente através de uma sutura levemente inclinada anteroventralmente. A ornamentação é restrita à sua superfície lateral, composta por sulcos finos direcionados anteroposteriormente, passando a sulcos grosseiros e cristas irregulares quase imperceptíveis posteriormente.

Articular

O articular está fragmentado apenas as regiões da fossa glenoide, parte do processo ânteroventral do retroarticular e a projeção anterior do articular estão razoavelmente preserva das. O articular contata o angular anteroventralmente e ao longo da metade lateral de sua margem ventral forma uma parte do processo retroarticular. O osso é subtriangular em vista dorsal, com projeção anterior e porção posterior médio-lateralmente mais larga. A projeção anterior é dorsoventralmente mais estreita anteriormente, tornando-se mais larga posteriormente. **Figura 8**. Dentário do CPPLIP 1469: em vista, A: vista ventral, B: vista dorsal e C: mandíbula lateral esquerda. An, angular; art, articular; d, dentário; dmp, depressão para inserção de M. pterigoideo; fme, fenestra mandibular externa; fio, *forame intramandibularis oralis*; san, surangular; spl, splenial; spld, depressão esplênica. Escala: 10 cm





A superfície dorsal e ventromedial do osso estão relacionadas ortogonalmente. A parte anterior da superfície dorsal é achatada e inclinada póstero-dorsalmente para anteroventralmente. A fossa glenóide onde ocorre a articulação com o quadrado está localizada logo atrás dessa área plana que é pneumatizada.

7.4 DENTIÇÃO

A pré-maxila possui três dentes e uma parte do alvéolo (pm1-pm4?) (Figura 9 B). O pm1 esquerdo está preservado e posicionados logo abaixo da base do septo nasal, apresenta formato cônico e com desgaste labiolingual em ambos os lados, enquanto o direito só há o alvéolo. Há indícios que o pm2 esquerdo seja um dente de renovação devido ao seu afloramento na base alveolar. O pm3 é hipertrofiado, cônico e curvo distalmente, na extremidade apical apresenta carena levemente serrilhada. O pm4 apresenta apenas a porção mais anterior do alvéolo direito, o esquerdo foi obliterado pelo entalhe do dente (d4) hipertrofiado do dentário.

Figura 9. Detalhe da dentição superior e inferior de CPPLIP 1469. A, dentes pré-maxilares pm1-pm4; B, dentes maxilares m1-m5 e C dentes do dentário d1-d10. Escala 5 cm



São cinco dentes maxilares (m1-m5) (Figura 9 B). Apenas o direito (m1) está presente, apresenta formato cônico sem serrilha. O m2 é cônico e ambos possuem tamanhos diferentes sendo o esquerdo o maior e ambos são curvados posteriormente com carena serrilhada. O terceiro (m3) corresponde ao caniniforme hipertrofiado, apresenta carena serrilhada. Os dentes m4, m5 são comprimidos labiolingualmente, curvados posteriormente, com carena serrilhada nas bordas mesial e distal (dentes ziphodontes, *sensu* Prasad; Broin, 2002).

O dentário possui dez dentes (d1-d10) (Figura 9 C), também com configuração zifodonte, sendo três deles os maiores da série (d1, d4 d9). D1, d2 e d3 são procumbentes (*sensu* Godoy, 2011) formando um ângulo de 45^a para a linha geral do dente. Na oclusão D1 se insere na depressão anteroposteriormente alongada na pré-maxila, entre pm1 e pm2. D4 é o dente caniniforme hipertrofiado que em oclusão se insere no entalhe pré-maxilar/maxilar estendendo-se dorsalmente até a superfície dorsal do nasal, está quebrado em sua porção medial um pouco a cima da raiz do dente. D9 está localizado em uma área elevada dorsalmente do dentário e se insere em uma fosseta oclusal póstero-medial da maxila. Os dentes restantes são menores, comprimidos lábio-lingualmente com carena serrilhada e quase do mesmo tamanho.

8 RELAÇÃO E POSIÇÃO FILOGENÉTICA DO CPPLIP 1416

Modificações foram feitas na matriz de dados de Darlim et al., (2021a) que interpretaram os caracteres como sendo 56.1 (**Dentes pré-maxilares: [0] quatro ou [1] três**) e 58.0 (**Hipertrofia do último dente pré-maxilar: [0] presente, [1] ausente**). Em nossa interpretação o quarto dente do pré-maxilar, em geral já diminuto e sendo o dente mais próximo do entalhe gerado pelo quarto dente dentário, pode ter sido obliterado em estágios mais avançados do indivíduo, podendo qualquer diferença mínima ser apontada como variação individual, como de fato ocorreu nos táxons *S. maxhecthi*, *P. sera* e *W. australis*. Assim como a quantidade de dentes, a hipertrofia do último dente pré-maxilar nos leva a seguir a mesma interpretação. Após essa análise, substituímos na matriz os caracteres 56.1 para 56.0 e 58.0 para 58.1.

A pontuação de CPPLIP 1469 na matriz modificada resultou em 15 Árvores Mais Parcimoniosas (MPT) com 154 passos, mas apenas aquela na qual a nova espécie foi recuperada como o táxon irmão de *W. australis* e *P. sera* foi escolhida (Figura 10). Baurusuchus é recuperado como monofilético, com *Ba. albertoi* como o táxon irmão do clado *Ba. salgadoensis* + *Ba. pachecoi*. Além disso, *Apl. sordidus* e *S. maxhechti* são recuperados como táxons-irmãos sucessivos de Baurusuchus.

9 DISCUSSÃO

Entre as características morfológicas originalmente referidas como diagnósticas para Baurusuchinae e Pissarrachampsinae (Montefeltro et al., 2011), CPPLIP 1469 apresenta duas das três características diagnósticas de Pissarrachampsinae (*sensu* Montefeltro et al., 2011): porção posterior da nasal apresentando uma ampla depressão e a presença da depressão longitudinal mediana na região anterior do frontal. Ao mesmo tempo CPPLIP 1469 apresenta três características diagnósticas de Baurusuchinae (*sensu* Montefeltro et al., 2011): frontais semelhantes à largura das nasais; extensão dorsal do quadradojugal terminando ventralmente, ou ao mesmo nível da região dorsal da fenestra laterotemporal; e a presença da cicatriz muscular na superfície medial do quadrado quase curva/reta (crista A).

Figura 10. Posição filogenética do CPPLIP 1469 dentro de Baurusuchidae no clado Pissarrachampsinae. A árvore mais parcimoniosa (comprimento total = 154 passos) foi recuperada após uma análise de enumeração implícita usando o software TNT. Silhueta ilustra o 'padrão coanal' de Pissarrachampsinae (*Pissarrachampsa sera*, LPRP 0019) e Baurusuchinae (*Aphaurosuchus escharafacies*, LPRP 0697).



É evidente que o CPPLIP 1469 possui características típicas tanto dos Pissarrachampsinae quanto dos Baurusuchinae e essa condição é refletida em nossa hipótese filogenética, com o táxon estando próximo da dicotomia do ramo Pissarrachampsinae.

Consequentemente, esse segmento evolutivo pode estar dentro de uma "zona de variabilidade" descrita por Bever et al., (2011), quando as plesiomorfias persistem em eventos de especiação são interpretadas como homoplasias (por exemplo, os "traços Baurusuchinae" do CPPLIP 1469) devido à incompletude do registro fóssil. De fato, os Baurusuchidae têm uma

distribuição geográfica restrita, com táxons ocorrendo apenas nas formações Sul-Americanas Adamantina e Bajo de La Carpa. Além disso, a primeira unidade inclui a maior parte dessa diversidade, incluindo todos os Baurusuchinae formalmente descritos. A diversidade de baurussuquídeos da Formação Adamantina pode ter uma idade semelhante e restrita ao curto período de tempo do Coniaciano ao Campaniano (Castro et al., 2018), durante o qual a unidade estratigráfica foi depositada.

Embora variados, os baurussuquídeos possuem uma estrutura corporal muito semelhante, relacionada ao seu papel como predadores terrestres de médio a grande porte (Montefeltro et al., 2020). A aquisição de novas características anatômicas permitiu que esses animais se expandissem para um nicho raramente explorado por crocodiliformes e sem um evento de extinção, o que é mais provável que tenha promovido sua radiação adaptativa (Simpson, 1949). No entanto, em vez do padrão evolutivo mais comum de uma "explosão precoce", no qual a disparidade aumenta rapidamente durante a ocupação inicial de nichos recentes (Harmon et al., 2010), o registro fóssil de Baurusuchidae mostra o surgimento de uma alta diversidade taxonômica, mas com uma estrutura corporal semelhante persistindo entre as espécies, como também relatado para os primeiros sauropodomorfos (Langer et al., 2019). No entanto, mais investigações são necessárias para contextualizar a origem dos Baurusuchidae dentro de tais modelos macroevolutivos.

10 IMPLICAÇÕES PALEOAMBIENTAIS E PALEOECOLÓGICAS

A ocorrência conjunta de Pissarrachampsinae e Baurusuchinae em São Paulo (Darlim et al., 2021b) refuta a hipótese de que esses grupos foram separados cronologicamente, enfraquecendo a hipótese de que os depósitos da Formação Adamantina em São Paulo são mais novos que os de Minas Gerais, revelando assim a ocorrência simpátrica dos dois principais grupos Baurusuchidae. Idades radioisotópicas para os depósitos de táxons Pissarrachampsinae em Minas Gerais e Argentina juntamente com a descoberta de materiais mais bem preservados de baurussuquídeos argentinos serão importantes para testar essas propostas e para entender melhor suas distribuições.

A datação Campaniana da Formação Adamantina por Castro et al., (2018) sugere uma idade mais jovem que a Formação Santoniana de Bajo de La Carpa na Argentina. Isso pode indicar que os Baurusuchidae tiveram uma origem mais ao sul e uma posterior dispersão para o noroeste. Esse padrão coincide com a dinâmica tectônica da América do Sul durante o Cretáceo, quando as conexões de drenagem entre o sul da Argentina e o centro da América do Sul do Aptiano ao Cretáceo Superior, provavelmente permitiram o intercâmbio da fauna crocodiliforme (Carvalho et al., 2010). Celis et al., 2020 frisa a importância de lembrar que as reconstituições paleobiogeográficas incluindo a identificação de áreas ancestrais e eventos de dispersão podem ser influenciadas por vários fatores, como a idade incerta da Formação Adamantina, a alta endemicidade Baurusuchinae para o estado de São Paulo e a alta diversidade de Baurusuchidae na Formação Adamantina em comparação com o registro mais fragmentário da Bacia de Neuquén, na Argentina (Leardi et al., 2018) e na Formação Marilia (Marinho et al., 2022).

De acordo com Tamrat et al., (2002) e Soares et al., (2021) estudos magnetoestratigráficos sugerem que a Formação Uberaba pode estar correlacionada com a Formação Adamantina e não pode ser mais antiga do que Campaniana. Além disso, Goldberg e Garcia (1995) observaram um contato interdigitado entre as duas formações na região noroeste do município de Uberaba. A maioria das colunas estratigráficas da Bacia Bauru também situam a Formação Uberaba e a Formação Adamantina como formações correlacionadas lateralmente (Fernandes; Coimbra, 2000; Batezelli; Saad; Basilici, 2007).

O cenário paleoambiental da ocorrência fossilífera do CPPLIP 1469 pode ser interpretado como leques aluviais distais e planícies aluviais sujeitas a inundações repentinas em um clima seco e quente, dado à proximidade de onde foram encontrados os táxons irmãos *C. diniz* e *P. sera*. A aridez local foi considerada por Goldberg e Garcia (2000) cogitando as condições climáticas globais e a presença de elevações topográficas atuando como barreiras geográficas aos movimentos de ventos úmidos. Provavelmente houve uma sazonalidade marcada com estações chuvosas e secas distintas, também interpretadas para os depósitos de outros crocodiliformes terrestres do Cretáceo nesta época. Poças e rios de água doce eram escassos, geralmente secando durante longas secas, restringindo assim a fauna e a flora desta região e provavelmente levando a adaptações a condições ambientais severas (e.g. Carvalho et al., 2010).

11 CONCLUSÃO

CPPLIP 1469 representa mais um registro de Pissarrachampsinae da Formação Adamantina em Minas Gerais. Os padrões morfológicos e sinapomórficos de Pissarrachampsinae e Baurusuchinae no táxon estuado sugerem uma "Zona de Variabilidade" na radiação inicial dos Baurusuchidae, parcialmente reconhecida pelas feições homoplásticas do CPPLIP 1469. A sazonalidade climática, com um clima relativamente quente e árido alternando com períodos úmidos foi um potencial condutor importante na diversidade e abundância dos crocodiliformes nos ambientes continentais do Cretáceo Superior brasileiro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVARENGA, H. M. F., NAVA, W. R., 2005. Aves Enantiornithes do Cretáceo Superior da Formação Adamantina do Estado de São Paulo, Brasil. **2nd Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados**, 20.

ARRUDA, J. T., CARVALHO, I. S., VASCONCELLOS, F. M. V. 2004. Baurussuquídeos da Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). Anuário do Instituto de Geociências, UFRJ, Rio de Janeiro. 27: 64-74.

ANDRADE, M. B., BERTINI, R. J. 2008. A new Sphagesaurus (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. **Historical Biology**, 20, 101–136.

BÁEZ, A. M., GÓMEZ, R. O., RIBEIRO, L. C. B., MARTINELLI, A. G., TEIXEIRA, V. P. A., FERRAZ, M. L. F. 2012. The diverse cretaceous neobatrachian fauna of South America: Uberabatrachus carvalhoi, a new frog from the Maastrichtian Marília Formation, Minas Gerais, Brazil. **Gondwana Research**, 22, 1141-1150.

BANDEIRA, K. L. N., BRUM, A. S., PÊGAS, R. V., CIDADE, G. M., HOLGADO, B., CIDADE, A., SOUZA, R. G., 2018. The Baurusuchidae vs Theropoda record in the Bauru Group (Upper Cretaceous, Brazil): A Taphonomic Perspective. **J Iber Geol** 44: 25.

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., SAAD, A. R., DE JESÚS PERINOTTO, J. A., FULFARO, V. J., ETCHEBEHERE, M. L. D. C. 2003. Análise Estratigráfica aplicada à Formação Araçatuba (Grupo Bauru-Ks) no centro-oeste do Estado de São Paulo. **Geociências**, 22(1), 5-32.

BATEZELLI A, SAAD A. R., BASILICI, G. 2007. Arquitetura Deposicionale Evolução da Sequência Aluvial Neocretácea da Porção Setentrional da Bacia Bauru, no Sudeste Brasileiro. **Revista Brasileira de Geologia** 37(1):163–181.

BATEZELLI A., LADEIRA F. S. B. 2016. Stratigraphic framework and evolution of the Cretaceous continental sequences of the Bauru, Sanfranciscana, and Parecis basins, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences** 65:1–24

BENTON, M. J., CLARK, J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: M. J. Benton (Ed.), The phylogeny and classification of the tetrapods, v.1: Amphibians, reptiles, birds. Systematics Assoc., **Clarendon Press**, Oxford, pp. 295-338. (Spec.v. n° 35 A)

BERTINI, R. J., MARSHAL, L. G., GAYET, M., BRITO, P., 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (Upper Bauru Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. Neues **Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen** 188, 71-101.

BEVER, G. S., GAUTHIER, J. A., WAGNER, G. P. 2011. Finding the frame shift: digit loss, developmental variability, and the origin of the avian hand. **Evolution & development**, *13*(3), 269-279.

BREMER, K. R. 1994. Branch support and tree stability. Cladistics, 10(3), 295-304.

BUSBEY, A. B. 1995. The structural consequences of skull flattening incrocodilians. Functional morphology in vertebrate paleontology,173–192.

CAMPOS, D. A., SUAREZ, J. M., RIFF, D., KELLNER, A. W. A., 2001 Short note on a new

Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museu Nacional**, Geologia 57, 1-7.

CAMPOS, D. A., OLIVEIRA, G. R., FIGUEIREDO, R. G., RIFF, D., AZEVEDO, S. A. K., CARVALHO, L. B., KELLNER, A. W. A., 2011. On a new peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous, Bauru Group, southeastern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 83, 317 e 327.

CANDEIRO, C. R. A. 2007. Paleogeographic distribution of the terrestrial squamate reptiles from the Cretaceous of Brazil. **Bioscience Journal**, 23, 65–74.

CARVALHO, I. S., BERTINI, R. J., 1999. Mariliasuchus amarali: um novo crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretaceo da Bacia Bauru, Brasil. **Geologia Colombiana**. 24: 83-105.

CARVALHO, I. S., CAMPOS, C. A., NOBRE, P. H., 2005. Baurusuchus salgadoensis, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research** 8, 11-30.

CARVALHO, I. S., VASCONCELLOS, F., TAVARES, S. A. S. 2007. Montealtosuchus arrudacamposi, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. Zootaxa, 1607, 35–46.

CARVALHO, I. S., DE VASCONCELLOS, F. M., DA SILVA MARINHO, T., NOBRE, P. H., DE ARRUDA CAMPOS, A.C., ARRUDA, J. T. 2010. Répteis Fósseis de General Salgado, SP. Sítio Geológicos e Paleontológicos do Brasil,053.

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 Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. **Zootaxa** 2871, 19-42.

CASTRO M. C, GOIN F. J, ORTIZ-JAUREGUIZAR E, VIEYTES E. C, TSUKUI K, RAMEZANI J, BATEZELLI A, MARSOLA J. C. A, LANGER M. C. 2018. A Late Cretaceous mammal from Brazil and the first radioisotopic age for the Bauru Group. **R. Soc. open sci.5**: 180482.

CELIS, A., NARVÁEZ, I., ARCUCCI, A., ORTEGA, F., 2020. Lagerstatte effect drives notosuchian palaeodiversity (Crocodyliformes, Notosuchia). **Historical Biology** 1e10.

CLARK, J. M. 1986 **Phylogenetic relationships of the Crocodylomorph Archosaurs Ph D**. Tese de Doutorado. Dissertation, Department of Anatomy, University of Chicago, Illinois.

CLARK, J. M, 1994. **Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes**. In: Fraser, N. C., Sues, H-D (eds.), In the Shadow of the Dinosaurs, Cambridge University Press, New York, p. 84-97.

DARLIM, G., MONTEFELTRO, F. C. AND LANGER, M. C, 2021a. 3D skull modelling and description of a new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous (Bauru Basin) of Brazil. **J Anat**, 239: 622 662.

DARLIM, G.; CARVALHO, I. S.; TAVARES, S. A. S., LANGER, M. C. 2021b. A new Pissarrachampsinae specimen from the Bauru Basin, Brazil, adds data to the understanding of the Baurusuchidae (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) distribution in the Late Cretaceous of South America. **Cretaceous Research**, 128:104969.

DELCOURT, R., BRILHANTE, N. S., GRILLO, O. N., GHILARDI, A. M., AUGUSTA, B. G., RICARDI-BRANCO, F. 2020. Carcharodontosauridae theropod tooth crowns from the Upper Cretaceous (Bauru Basin) of Brazil: A reassessment of isolated elements and its implications to palaeobiogeography of the group. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 556, 109870.

DIAS-BRITO, D., MUSACHIO, E. A., CASTRO, J. C., MARANHAO, M. S. S., SUAREZ, J. M., RODRIGUES, R., 2001. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretaceo no Brasilconcepções baseadas em dados micropaleontologicos, isotopos e estratigraficos. **Revue Paléobiologique**, Geneve. 20 (1): 245-304.

FERNANDES, L. A. 1998. Estratigrafia e evolução geológica da parte oriental da Bacia Bauru (Ks, Brasil). **Tese de Doutorado São Paulo**: Inst. de Geociências, Universidade de São Paulo, 216, 3 maps.

FERNANDES, L. A. 2004. Mapa Litoestratigráfico Da Parte Oriental Da Bacia Bauru (Pr, Sp, Mg), Escala 1:1.000.000. **Boletim Paranaense De Geociências**, N. 55, P. 53-66, 2004. Editora Ufpr. 53.

FERNANDES, L. A., COIMBRA, A. M., 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). Anais Da Academia Brasileira De Ciências, Rio De Janeiro, P. 195-205, 1996.

FERNANDES, L. A., COIMBRA, A. M. 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). **Revista Brasileira de Geociências** 30 (4), 717-728.

FRANÇA, M. A. G., LANGER, M. C. 2005. A new freshwater turtle (Reptilia, Pleurodira, Podocnemidae) from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Minas Gerais, Brazil. **Geodiversitas**, 27, 391-411.

GASPARINI, Z. B., CHIAPPE, L. M. FERNANDEZ, M. 1991. A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a sinopsis of the South American Cretaceous crocodilians. J. Vertebrate Paleontol., v. 11, pp. 316-333.

GHILARDI, A. M., FERNANDES, M. A. 2011. Dentes de Theropoda da Formação Adamantina (Cretáceo Superior, Bacia Bauru) da região do município de Ibirá, São Paulo, Brasil. In CALVO, J., PORFIRI, J., RIGA, B. G. & SANTOS, D. (eds.) Paleontología y Dinosaurios Desde América Latina, Editorial de la Universidad Nacional de Cuyo - EDIUNC, Mendoza, Argentina, 115–123 pp.

GODOY P. L, MONTEFELTRO F. C, NORELL, M. A, LANGER, M. C, 2014. An Additional Baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with Evidence of Interspecific Predation among Crocodyliformes. **PLoS ONE** 9(5): e97138.

GODOY, P. L., BRONZATI, M., ELTINK, E., JÚLIO, C. D. A., CIDADE, G. M., LANGER M. C., MONTEFELTRO, F. C. 2016). Postcranial anatomy of *Pissarrachampsa sera* (Crocodyliformes, Baurusuchudae) from the Late Cretaceous of Brazil: insights on lifestyle and phylogenetic significance. **PeerJ.** 4: e2075.

GOLDBERG, K, GARCIA, A. J. V. 1995. Faciologia dos calcários do Grupo Bauru na região de Uberaba, MG. Geociências 14 (2), 121-131.

GOLDBERG K, GARCIA A. J. V. 2000. Palaeobiogeography of the Bauru Group, a dinosaur bearing Cretaceous unit, northeastern Paraná Basin, Brazil. **Cretaceous Research** 21(2–3):241–254

GOLOBOFF, P. A., FARRIS, J. S., NIXON, K. C., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, 24(5), 774-786

HARMON, L. J., LOSOS, J. B., JONATHAN DAVIES, T., GILLESPIE, R. G., GITTLEMAN, J. L., BRYAN JENNINGS, W. B. 2010. Early bursts of body size andshape evolution are rare in comparative data. Evolution: **International Journal of Organic Evolution**, 64(8), 2385–2396.

IORDANSKY, N. N. 1973. The skull of the Crocodilia. Biology of the Reptilia, 4, 201-262.

IORI, F. V., CARVALHO, I. S. 2009. Morrinhosuchus luziae, um novo Crocodylomorpha Notosuchia da Bacia Bauru, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, 39, 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, 1255–1264.

IORI, F. V., MARINHO, T. S., CARVALHO, I. S., & CAMPOS, A. C. D. A. 2013. Taxonomic reappraisal of the sphagesaurid crocodyliform *Sphagesaurus montealtensis* from the late Cretaceous Adamantina Formation of São Paulo State, Brazil. **Zootaxa**, 3686(2): 183-200.

KELLNER, A. W. A., AZEVEDO, S. A. K. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium, 15, 111–142.

KELLNER, A. W. A., CAMPOS, D. A. 1999. Vertebrate paleontology in Brazil — a review. Episodes, 22, 238–251.

KELLNER, A. W. A., CAMPOS, D. A. 2000. Brief review of dinosaur studies and perspectives in Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 72, 509–538.

KELLNER, A. W. A., CAMPOS, D. A., RIFF, D., ANDRADE, M. B. 2011. A new crocodylomorph (Sphagesauridae, Notosuchia) with horn-like tubercles from Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 163, 57–65.

KELLNER, A. W., PINHEIRO, A. E., CAMPOS, D. A. 2014. A new sebecid from the Paleogene of Brazil and the crocodyliform radiation after the K–Pg boundary. **PLoS One**, *9*(1).

LANGER, M. C., MCPHEE, B. W., MARSOLA, J. C. A., ROBERTO-DA-SILVA, L. CARRE

IRA, S. F. 2019. Anatomy of the dinosaur Pampadromaeus barberenai (Saurischia— Sauropodomorpha)from the Late TriassicSanta Maria Formation of southern Brazil. **PLoS One**, 14(2).

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.

LEARDI, J. M., POL, D., GASPARINI, Z. 2018. New Patagonian baurusuchids (Crocodylo-

morpha; Notosuchia) from the Bajo de la Carpa Formation (Upper Cretaceous; Neuquén, Argentina): new evidences of the early sebecosuchian diversification in Gondwana. **Comptes Rendus Palevol**, *17*(8), 504-521.

MACHADO, E. B., AVILLA, L. S., NAVA, W. R., CAMPOS, D. A., KELLNER, A. W. A. 2013. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Brazil. **Zootaxa**, 3701, 301–321.

MARINHO, T. S., MARTINELLI, A. G., RIBEIRO, L. C. B., NETO, F. M., FERRAZ, M. L. F., CARVALHO, I. S., VASCONCELLOS, F. M., CAVELLANI, C. L., TEIXEIRA, V. P. A., 2012a. Ovo associado a Campinasuchus dinizi (Crocodyliformes, Baurusuchidae), do Cretáceo Superior (Grupo Bauru) de Campina Verde, Minas Gerais, Brasil. In: VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Recife, Pernambuco. Paleontologia em Destaque, vol. 135. Edição Especial.

MARINHO, T. S., MARTINELLI, A. G., VASCONCELLOS, F. M., RIBEIRO, L. C. B., NETO, F. M., CAVELLANI, C. L., FERRAZ, M. L. F., CARVALHO, I. S., TEIXEIRA, V. P. A., 2012b. Dente de Abelisauria do Cretáceo Superior (Grupo Bauru) de Campina Verde, Minas Gerais, Brasil. 46° Congresso Brasileiro de Geologia, 1° Congresso de Geologia dos Países de Língua Portuguesa. Resumos, CD-Rom.

MARINHO, T. S., IORI, F. V., CARVALHO, I. S., VASCONCELLOS, F. M., 2013. *Gondwanasuchus scabrosus* gen. et sp. nov., A New Terrestrial Predatory Crocodyliform (Mesoeucrocodylia: Baurusuchidae) From The Late Cretaceous Bauru Basin Of Brazil. **Cretaceous Research** 44,104-111.

MARINHO, T. S., MARTINELLI, A. G., BASILICI, G., SOARES, M. V. T., MARCONATO, A., RIBEIRO, L. C, IORI, F. V. 2022. First Upper Cretaceous Notosuchians (Crocodyliformes) From the Uberaba Formation (Bauru Group), Southeastern Brazil: Enhancing Crocodyliform Diversity. **Cretaceous Research**. 129:105000.

MARTINELLI, A. G., MARINHO, T. S., IORI, F., RIBEIRO, L. C. B., 2018. The first Caipirasuchus (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil: new insights on sphagesaurid anatomy and taxonomy. **PeerJ** 6 e5594.

MARTINELLI, A. G., MARINHO, T. S., EGLI, F. B., HECHENLEITNER, E. M., IORI, F. V., VEIGA, F. H., BASILICI, G., SOARES, M. V. T., MARCONATO, A., RIBEIRO, L. C. 2019. Noasaurid theropod (Abelisauria) femur from the Upper Cretaceous Bauru Group in Triângulo Mineiro (Southeastern Brazil) **Cretaceous Research** 104:104181

MARTINELLI, A. G., RIBEIRO, L. C. B., MARINHO, T. S., VASCONCELLOS, F. M., NETO, F. M., CARVALHO, I. S., SANTOS, E. A. D., CUNHA, G. C., CAVELLANI, C. L., FERRAZ, M. L. F., TEIXEIRA, V. P. A., 2012. Sobre a presença de Atractosteus

(Osteichthyes, Lepisosteiformes) na Formação Adamantina, Cretaceo Superior de Campina Verde, MG. **Boletim de Resumos Paleo SP 2012** 23. Ribeirão Preto.

MARTINELLI, A. G., RIBEIRO, L. C. B., NETO, F. M., MENDEZ, A. H., CAVELLANI, C.

L., FELIX, E., FERRAZ, M. L. F., TEIXEIRA, V. P. A., 2013. Insight on the theropod fauna from the Uberaba Formation (Bauru Group), Minas Gerais State: new megaraptoran specimen from the Late Cretaceous of Brazil. **Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia** 119 (2), 205 e 214.

MARTINELLI, A., G., PAIS, D., F. 2008. A new baurusuchid crocodyliform (Archosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). **Systematic Palaeontology**. 7: 371-381.

MARTINELLI, A. G., TEIXEIRA, V. P. A. 2015. The Late Cretaceous vertebrate record from the Bauru Group at the Triângulo Mineiro, southeastern Brazil. **Boletin Geologico y Minero** 126(1):129–158.

MÉNDEZ, A., H., NOVAS, F., E., IORI, F.V., 2012. First record of Megaraptora (Theropoda, Neovenatoridae) from Brazil. **Comptes Rendus Palevol** 11 (4), 251–256.

MENEGAZZO, M. C., CATUNEANU, O., CHANG, H. K., 2016. The South American retroarc foreland system: The development of the Bauru Basin in the back-bulge province. **Marine and Petroleum Geology** 73, 131e156.

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.

MONTEFELTRO, F. C., LARSSON, H. C., DE FRANÇA, M. A., LANGER, M. C. 2013. A new neosuchian with Asian affinities from the Jurassic of northeastern Brazil. **Naturwissenschaften**, 100(9): 835-841.

MONTEFELTRO, F.C., ANDRADE, D.V., LARSSON, H.C. 2016. The evolution of the meatal chamber in crocodyliforms. **Journal of Anatomy**, 228(5),838–863.

MONTEFELTRO, F. C., LAUTENSCHLAGER, S., GODOY, P. L., FERREIRA, G. S. BUTLER, R. J. 2020. A unique predator in a unique ecosystem: modelling theapex predator from the Late Cretaceous crocodyliform-dominatedfauna in Brazil. **BioRxiv**, 843334.

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

NASCIMENTO, P. M., 2014. **Revisão da família Baurusuchidae e seu posicionamento filogenético dentro do clado Mesoeucrocodylia**. Dissertação (Doutorado em Zoologia) Universidade de São Paulo, São Paulo - SP.

NAVA, W. R., MARTINELLI, A. G. 2011. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), São Paulo State, Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 83, 291–299.

NOBRE, P. H., CARVALHO, I. S. 2006. Adamantinasuchus navae: A new Gondwanan Croco-

dylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. Gondwana Research, 10, 370–378.

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

PAULA E SILVA, F., KIANG, C. H., CAETANO-CHANG, M. R. (2003). Perfis de referência do Grupo Bauru (K) no estado de São Paulo. **Revista de Geociências**, 22(1): 127-139.

PAULA E SILVA, F., CHANG, H. K., CHANG, M. R. C., 2005. Estratigrafia de subsuperfície do Grupo Bauru (K) no Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Geociências** 35: 77-88, 2005.

PAULA E SILVA, F., CHANG, H. K., CHANG, M. R. C., 2009. Sedimentation of the Cretaceous Bauru Group in São Paulo, Paraná Basin, Brazil. Journal of South American Earth Sciences 28(1):25–39

PINHEIRO, A.E.P., PEREIRA P.V.L.G.D.C, DE SOUZA R.G, BRUM A.S, LOPES R.T., MACHADO A.S, BERGQVIST L.P., SIMBRAS F.M. 2018. Reassessment of the enigmatic crocodyliform "Goniopholis" paulistanus Roxo, 1936: historical approach, systematic, and description by new materials. **PLOS ONE** 13(8):e0199984

PRICE, L.I., 1945. A new reptil from the Cretaceous Brazil. Notas preliminares e trabalhos da Divisão de Geologia e Mineralogia 25, 1-8.

POL, D., NASCIMENTO, P. M., CARVALHO, A. B., RICCOMINI, C., PIRES-DOMINGUES, R. A., ZAHER, H. 2014. A New Notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the Phylogeny of Advanced Notosuchians. **PLoS ONE**, 9, e93105.

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

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.

RIFF, D., R. G. SOUZA, G. M. CIDADE, A. G. MARTINELLI; SOUZA-FILHO, J. P. 2012. Crocodilomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. **Terrae**. 9(1): 58-71.

SANTUCCI, R. M., BERTINI, R. J., 2001. Paleogeographical and biochronological distributions of the Bauru Group titanosaurids (Saurischia, Sauropoda) Upper Cretaceous of southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Geociências**, 31, 307-314.

SANTUCCI, R. M., BERTINI, R. J. 2006. A new Titanosaur from Western São Paulo State, Upper Cretaceous Bauru Group, south-east Brazil. **Palaeontology**, 49, 59–66. 10.1111/j.1475-4983.2005.00527

SANTUCCI, R. M., ARRUDA-CAMPOS, A. C. 2011. A new sauropod (Macronaria, Titanosa-

uria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Aeolosaurini. **Zootaxa**, 3085, 1–33.

SERENO, P. C., LARSSON, H. C. E. 2009. Cretaceous Crocodyliforms from the Sahara. Zookeys, 28: 1-143

SILVA, F. P. 2003. Geologia de subsuperfície e hidroestratigrafia do grupo Bauru no estado de São Paulo. Dissertação (Doutorado em Geociências) - Universidade Estadual Paulista, Rio Claso, SP.

SIMPSON, E. H. 1949. Measurement of diversity. Nature, 163(4148), 688.

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 Baurú. **Revista Brasileira de Geociências** 10: 177-185, 1980.

SOARES, M. V. T., BASILICI, G., MARINHO, T. S., MART INELLI, A. G., MARCONATO, A., MOUNTNEY, N. P., COLOMBERA, L., MESQUITA, A. F., VASQUES, J. T., ABRANTES JUNIOR, F. R., RIBEIRO, L. C. B. 2021. Sedimentology Of A Distributive Fluvial System (Upper Cretaceou S, Bauru Basin, Brazil): The Serra Da Galga Formation, A New Lithostratigraphic Unit. **Geological Journal** 56 (2). 951 - 975.

TAMRAT E., ERNESTO M., FULFARO V.J., SAAD A.R., BATEZELLI A., OLIVEIRA A. F. 2002. Magnetoestratigrafia das Formações Uberaba e Marília (Grupo Bauru) no Triângulo Mineiro. VI Simposio do Cretáceo Brasileiro, II Simposio do Cretáceo de America do Sul, São Pedro, **Boletim**, 323–327.

TAVARES, S. A. S., RICARDI-BRANCO, F., SANTUCCI, R. M. 2014. Theropod teeth from the Adamantina Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Monte Alto, São Paulo, Brazil. **Cretaceous Research**, 50, 59–71.

TURNER, A. 2004. Crocodyliform biogeography during the Cretaceous: biogeographical analysis. **Proceedings of the Royal Society of London B**, 271:2003-2009

TURNER A., CALVO J. O. 2005. A new sebecosuchian crocodyliform from the LateCretaceous of Patagonia. Journal of Vertebrate Paleontology 25: 87–98.

TURNER, A., SERTICH, J. J. W. 2010. Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology. Memoir 10: 177-236.

TYKOSHI, 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. J. Vertebrate Paleontol., v. 22, pp. 593-611.

WHETSTONE, K., P. WHYBROW. 1983. A "cursorial" crocodilian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa. Occasional Papers of the University of Kansas Museum of Natural History. 106:1–37.

WOODWARD, A.S., 1896. On two mesozoic crocodilians, Notosuchus(genus novum) and Cynodontosuchus (gen. nov.) from the red sandstonesof Territory of Neuquén (Argentina)

APÊNDICE 1

Matriz de Dados

Os estados de caracteres (0-2) são dados para táxons de grupos externos e internos. Os colchetes envolvem condições variáveis; pontos de interrogação indicam dados ausentes; e travessões indicam caracteres inaplicáveis.

Possível pontuação do CPPLIP 1469 para os 80 caracteres no conjunto de dados de Darlim et al. (2021).

1	1	1	1	2	0	1	0	1	1	2	2
1	1	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0
1	0	2	0	1	1	0	?	2	0	0	0
1	1	1	1	2	1	?	1	1	0	0	1
1	1	1	0	0	1	2	0	0	1	0	1
1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
1	0	1	1	1	1	0	0				

Conjunto de dados da matriz de Darlim et al. (2021) (80 caracteres x 14 taxons)

Armadillosuchus arrudae

0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	0	1	1	1	1	0	0	-	?	?	?
?	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1
0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	0	1	1	0	1	?	?	?	?	?
?	?	1	?	?	?	0	?	0	?	?	?
?	?	0	1	1	0	1	?				
Marili	iasuchus	s amaral	i								
0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
0	0	0	[0&1]	0	1	0	0	-	0	0	0
-	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	-
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	-
0	0	0	1	1	0	0	0				

Notos	uchus t	errestris									
0	0	0	0	0	?	1	0	0	0	2	0
0	0	0	0	0	1	0	-	-	0	0	0
-	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	?
0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	0	1
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	-	-
0	1	0	1	1	0	0	0				
Apha	urosuch	us escha	rafacies								
1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	2
0	1	1	1	1	0	1	0	0	2	?	1
1	0	2	1	1	1	1	?	[1&2]	1	1	0
1	1	0	1	2	1	0	0	1	0	0	0
0	0	1	1	1	2	2	0	0	1	0	0
0	1	1	1	1	?	1	1	0	1	1	1
0	1	1	0	1	1	1	1				
Aples	tosuchu	s sordid	us								
1	1	?	0	1	0	0	0	1	0	2	?
0	?	?	0	1	0	?	?	0	2	?	1
1	?	2	1	?	?	?	?	[1&2]	[0&1]	?	0
1	1	?	1	2	1	?	1	2	?	1	0
?	0	1	?	?	1	2	0	0	1	0	0
1	1	0	1	1	1	?	1	0	1	0	0
1	1	?	?	?	1	1	0				
Bauru	suchus	albertoi									
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	1	1	1	1	0	2	?	0	?	?	1
1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0
1	1	?	?	?	?	0	?	2	?	?	0
1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

?	?	?	?	1	0	?	1	?	?	?	?
1	1	1	1	0	1	?	?				
Bauru	suchus	pachecoi									
1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	1	1	1	0	0	[1&2]	0	?	1	1	0
1	0	2	1	?	0	1	0	1	1	1	0
?	1	0	1	2	1	?	1	1	?	1	0
0	?	1	1	?	2	2	0	0	1	0	?
1	1	1	?	1	0	1	0	?	1	1	1
1	0	1	-	0	1	?	1				
Bauru	suchus	salgadoen	isis								
1	1	1	0	2	0	0	1	1	0	1	2
0	1	1	1	1	0	1	0	0	2	?	1
1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0
1	1	0	1	2	1	0	1	1	?	?	0
0	?	1	1	0	1	2	0	0	1	0	1
1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
0	0	2	1	0	1	0	?				
Camp	inasucl	nus dinizi									
1	1	1	1	1	?	0	?	1	?	2	2
1	1	1	1	1	0	[1&2]	0	?	2	?	1
0	0	2	1	?	1	1	?	1	0	1	?
1	1	0	1	2	1	?	1	2	?	0	1
1	1	?	1	?	?	2	0	0	1	0	1
1	1	1	1	1	?	0	0	1	1	0	0
0	0	[1&2]	[0&1]	1	1	0	[0&1]				
Cyno	dontosı	chus rothi									
1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	[1&2]	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

?	?	1	1	0	0	?	0	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	2	1	1	-	0	?
?	1	1	1	?	?	?	?	?	1	-	0
?	?	?	?	?	?	?	?				
Gondy	wanasuc	hus scab	rosus								
1	0	1	1	1	0	?	?	?	?	?	2
?	1	1	?	?	?	?	?	0	1	1	1
0	0	2	1	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	1	0	0	0	1	1	?	?	?
?	?	?	?	?	?	2	0	0	1	0	0
1	1	0	1	?	?	0	0	?	1	0	0
?	1	?	?	?	1	?	?				
Pissar	rachamp	osa sera									
1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	2	2
1	1	1	[0&1]	1	0	[1&2]	1	0	2	1	1
0	0	2	1	1	1	1	2	2	0	0	1
1	1	?	1	2	1	1	1	2	1	0	1
1	1	1	1	1	2	2	0	0	1	1	1
1	1	1	1	?	?	0	0	1	1	0	0
?	0	1	0	0	?	0	0				
Stratio	otosuchu	s maxhe	chti								
1	1	0	0	2	0	1	1	1	0	1	2
0	1	1	0	1	0	1	0	1	2	1	1
0	1	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0
1	1	1	1	2	1	?	?	2	0	1	?
1	?	?	?	0	?	2	0	0	1	0	1
1	?	1	1	?	?	1	0	1	1	0	0
?	?	1	0	1	0	0	0				
Wargo	osuchus	australis									
1	1	?	1	1	1	?	?	?	1	?	2

?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	2	?	0	1	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
?	?	?	?	?	?	?	?				

APÊNDICE 2

Lista de sinapomorfias

Caracter. 67: $0 \rightarrow 1$

Sinapomorfias comuns de uma árvore mais parcimoniosa do conjunto de dados (80 x 15).

Nó 1	Nó 8
Caracter. $6: 0 \rightarrow 1$	Caracter. 3: $1 \rightarrow 0$
Caracter. 14: $1 \rightarrow 0$	Caracter. 46: $0 \rightarrow 1$
Caracter. 16:1 \rightarrow 0	Caracter. 72: $0 \rightarrow 1$
Caracter. 27: $1 \rightarrow 0$	
Caracter. 28: $1 \rightarrow 0$	NÁ Q
Caracter. 51: $1 \rightarrow 0$	NU 7 Caracter 3:1 \0
Caracter. 52: $1 \rightarrow 0$	Caracter $46: 0 \rightarrow 1$
	Caracter 72: $0 \rightarrow 1$
Nó 2 (Baurusuchidae)	Calactel. 72. $0 \rightarrow 1$
Caracter. $0: 0 \rightarrow 1$	Nő 10
Caracter. 54: $1 \rightarrow 2$	
	Caracter. 4: $1 \rightarrow 2$
N4 2	Caracter $50: 0 \rightarrow 1$
IND 5 Corrector $A3: 0 \rightarrow 1$	Calacter: $57.0 \rightarrow 1$
Caracteriter $+5.0 \rightarrow 1$	
	No 11 (Baurusucnus) Caracter 76: $1 \rightarrow 0$
Nó 4	Calatter. $70.1 \rightarrow 0$
Caracter. 40: $0 \rightarrow 2$	
Caracter. 41: $0 \rightarrow 1$	Nó 12
	Caracter. 44: $2 \rightarrow 1$
Nó 5 (Pissarrachampsinae)	Caracter. 48: $1 \rightarrow 0$
Caracter. 12: $0 \rightarrow 1$	Caracter. 73: $1 \rightarrow 0$
Caracter. 59: $0 \rightarrow 1$	
Caracter. 68: $0 \rightarrow 1$	
Caracter. 73: $1 \rightarrow 0$	
Nó 6	
Caracter. 32: $1 \rightarrow 2$	
Caracter. 34: $1 \rightarrow 0$	
Nó 7 (Baurusuchinae)	
Caracter. 24: $0 \rightarrow 1$	
Caracter. 47: $1 \rightarrow 0$	
Caracter. 66: $0 \rightarrow 1$	

54

ANEXO

List of skull characters (Darlim et al., 2021)

Character 1. Premaxilla-maxilla suture: in the lateral surface of rostrum (0), internalized in a notch for the reception of lower caniniform (1) [1].

Character 2. Nasals: paired (0), partially or complete fused (1) [2].

Character 3. Posterior portion of the nasal elevated above the dorsal surface of the maxillae, forming a sagittal bar: absent (0); present posteriorly (1) [3].

Character 4. Dorsal surface of the nasal, posterior portion: rounded or flat (0), bearing a rugose broad depression (1) [3].

Character 5. Prefrontal-prefrontal medial contact (+): absent (with a broad contact between nasal and frontal) (0) medial margin of prefrontals anteriorly convergent, almost touching each other (with a tiny contact between nasal and frontal) or touching each other anteriorly (1), contact present along mostly of the dorsal medial edge (2) [3].

Character 6. Dorsal surfaces of prefrontal and anterior palpebral: continuous (0), central portion of the dorsal surfaces elevated, with a marked groove between them (1) [3].

Character 7. Frontal: participates in the supratemporal fenestrae (0), excluded from the supratemporal fenestrae (1) [1].

Character 8. Width of frontals between orbits relative to mid-length width across nasals: narrow (similar to width of nasals) (0); or broad (about twice the width of nasals) (1) [1].

Character 9. Dorsal surface of frontal, posterior to orbits: flat or slightly concave (0), or markedly concave transversely (1) [4].

Character 10. Midline longitudinal depression on anterior portion of frontal: absent (0), present (1) [3].

Character 11. Frontal longitudinal ridge (+): absent (0), restricted to the posterior portion (1), extending anteriorly to the frontal mid-length (2) [1].

Character 12. Support for the anterior palpebral bone (+): marked depression on prefrontal (0), marked depression on prefrontal and lacrimal forming an incipient lateral projection (1), marked depression on prefrontal and lacrimal forming a great lateral projection for the support of anterior palpebral (2) [5].

Character 13. Supratemporal rims raised and hypertrophied: restricted to the median edge of the external supratemporal fenestra (0), extended to anterior edge of the external supratemporal fenestrae (1) [3].

Character 14. Postorbital-quadratojugal contact in lateral view: restricted (0), broad contact between quadratojugal and the posterior portion of the postorbital descending flange (1) [1].

Character 15. Lateral surface of the postorbital descending flange: flat (0), or concave (1) [3].

Character 16. Postorbital-squamosal suture at the skull table in lateral view: straight line (0), squamosal anteriorly convex (1) [6].

Character 17. Lateral margins of squamosal and postorbital in dorsal view: parallel (0), or diverging posteriorly (1) [7].

Character 18. Squamosal prong horizontal extention: well developed (0), restricted (1) [1].

Character 19. Squamosal lateral descending flange: obliquely directed (0), vertically directed with lateral edge medially concave and laterally convex (1), vertically directed and medially convex and laterally concave (2) [1].

Character 20. Lacrimal duct external aperture: ventral to the corner formed by the dorsal and lateral lacrimal surfaces (0), at the corner (1) [3].

Character 21. Contact between anterior and posterior palpebrals: only laterally, forming a supraorbital foramen (0), along the whole length without a foramen (1) [1].

Character 22. Alveolar margin of maxilla in lateral view (+): almost straight (0), arched only anteriorly, below the enlarged caniniform tooth (1), arched along the entire alveolar margin (2) [1].

Character 23. Maxillary palatal sagittal contact: smooth (0), bearing a longitudinal series of foramina (1) [3].

Character 24. Dorsoventral depth of the jugal orbital portion in relation to infratemporal portion: almost the same depth (0), orbital portion twice the depth of the infratemporal portion (1) [1].

Character 25. Dorsoventral depth of the jugal antorbital portion in relation to infraorbital portion: equal or lower (0), antorbital portion deeper than infraorbital portion (1) [8].

Character 26. Posterior portion of the jugal orbital border: without a notch (0), with a marked ventral notch (1) [3].

Character 27. Jugal outer surface (+): confluent along the entire length (0), infratemporal portion of jugal laterally displaced but not reaching the level of orbital anterior edge (1), infratemporal portion of jugal laterally displaced and reaching the level of orbital anterior edge (2) [8].

Character 28. Jugal infratemporal bar: laterally flat (0), rod-shaped (1) [1].

Character 29. Anterodorsal ramus of quadrate in ventral view: developed, forming more than 50% of the lateral edge of the internal supratemporal fenestra (0), restricted, forming less than 50% of the lateral edge of the internal supratemporal fenestra (1) [3].

Character 30. Ventral border of quadratojugal and quadrate (lateral view): continuous (0), quadratojugal ventrally displaced, forming a notch between the bones (1) [3].

Character 31 Anterior margin of distal portion of body of the quadrate: at a right angle to the anterolateral portion of the bone (0), slopes gently towards the anterolateral portion of the bone (1) [3].

Character 32. Quadratojugal dorsal ramus in medial view (+): ending ventrally, or at the same level, of the dorsal tip of laterotemporal fenestra (0), overcoming the dorsal tip of laterotemporal fenestra but not reaching the supratemporal fossa (1), overcoming the dorsal tip of laterotemporal fenestra and reaching the supratemporal fossa (2) [3].

Character 33. Quadrate lateral depression: absent (0), present with the major axis dorsoventrally oriented (1), present with the major axis anteroposteriorly oriented and with quadratojugalquadrate suture within the depression (2) [3].

Character 34. Quadrate fenestrae: visible in lateral view (0), internalized in otic notch (1) [3].

Character 35. Lateral quadrate condyle: almost as anteroposteriorly wide as the medial condyle (0), or lateral quadrate condyle hemispherical (1) [3].

Character 36. Muscle scar in the medial quadrate surface (ridge 'A'): curved or almost straight (0), sigmoidal (1) [3].

Character 37. Supraoccipital dorsal exposure: along the midline portion of posterior region of skull table (0), restricted to a thin surface attached to the posteriormost portion of parietal and squamosal (1) [3].

Character 38. Posterior region of the auditory fossa: posteriorly open (0), bound posteriorly by a posteroventrolateral extension of the squamosal and exoccipital (1) [9].

Character 39. Foramen incisivum: absent or small (0), enlarged (1) [3].

Character 40. Anterior extension of palatine: passes the anterior margin of the suborbital fenestrae (0), does not reach the level of the anterior margin of suborbital fenestrae (1) [8].

Character 41. Ventral face of palatine bar: flat and wide (0), flat and wide posteriorly and ventral surface restricted and dorsal portion cylindrical posteriorly (1) ventral surface restricted and dorsal portion cylindrical through. (2) [3].

Character 42. Medial palatal contact: smooth (0), rugose (1) [3].

Character 43. Dorso-lateral surface of the ectopterygoid near jugal contact: smooth (0), bearing a series of irregularly-sized foramina (1) [3].

Character 44. Row of foramina flanking the medial contact of the palatines: absent (0), present (1) [3].

Character 45. Ridge on the ectopterygoid-jugal articulation: absent (0), present and continuous with the ventral ridge of the infratemporal portion of jugal (1), present but separated from the ventral ridge of the infratemporal portion of jugal by a notch at the posterior margin of the articulation (2) [3].

Character 46. Ectopterygoid-jugal contact behind pterygoid wing in ventral view: rounded (0), medially angled (1) [3].

Character 47. Ventral surface of the choanal septum: smooth (0), ridged (1) [3].

Character 48. Major surface of the pterygoid wing: lateroventrally oriented (0), ventrally oriented (1) [3].

Character 49. Posttemporal fenestrae: present (0), absent (1) [3].

Character 50. Pterygoid parachoanal fenestra and depressions: absent (0), present (1) [10].

Character 51. Basisphenoid ventral surface: continuous to surrounding bones (0), ventrally displaced and separated from the neighboring elements by a posteroventral step formed by a groove that separated the bone from the main occipital plane (forming a postchoanal pterygoidbasisphenoid tuberosity) (1) [3].

Character 52. Anterior wall of the lateral Eustachian foramina: present, separating each foramen from the sulcus (0), absent, foramina open into the sulcus (1) [3].

Character 53. Lateral Eustachian foramen: smaller than medial one (0), as large or larger than medial one (1) [3].

Character 54. Paired ridges located mediallyon the ventral surface of the basisphenoid (origi-

nating at the anterior margins of lateral Eustachian foramina): absent (0), present and anteroventrally convergent (1), present and sub-parallel (2) [11].

Character 55. Tooth mesial and distal carinae: smooth (0), bearing a pebbled surface (1), serrated (2) [12].

Character 56. Premaxillary teeth: four (0), three (1) [13].

Character 57. Enlarged premaxillary teeth: present (0), absent (1) [1].

Character 58. Last premaxillary tooth hypertrophy: present (0), absent (1) [1].

Character 59. Maxillary teeth: five or more (0), only four (1) [13].

Character 60. Mandibular outer surface sculpture: present on dentary (0), present on dentary and splenial (1) [3].

Character 61. Foramen intramandibularis oralis: small or absent (0), big and slot-like (1) [7].

Character 62. Mandibular symphysis, orientation of anterior part: horizontal or slightly dorsally directed (0), forming an angle of approximately 45 degrees to the main axis of the jaw (1) [9].

Character 63. Peg at the posterior surface of the mandibular symphysis formed by a ridged splenial suture: absent (0), present (1) [14].

Character 64. Posteroventral symphyseal depressions: absent (0), present (1) [3].

Character 65. M. pterygoideous posterior insertion: reaching the anterior external mandibular fenestra (0), in a marked depression on surangular-angular lateral surface on posterior edge of external mandibular fenestra (1) [1].

Character 66. Ridged border of the angular medial face: overcomes the anterior edge of the mandibular fenestra (0), does not overcome the anterior edge of mandibular fenestra (1) [3].

Character 67. Dorsal skull profile: rostrum downturned with the inflexion point just in front of the orbit (0), profile relatively straight (1).

Character 68. Row of foramina dorsal to ectopterygoid-jugal suture: absent or small foramina (0), foramina well developed (1).

Character 69. Longitudinal sulcus in intertemporal bar: absent (0), present (1).

Character 70. Maxillae-palatines suture: round (0), transverse (1).

Character 71. Cylindrical portion of the palatine bar: same wideness through (0), constricted in the posterior portion (1).

Character 72. Maxillae-palatines transverse suture: without posterior process of maxillae (0) with a V-shaped posterior process of maxillae at midline (1).

Character 73. Series of foramina in angular below the mandibular fenestrae: absent (0), present (1).

Character 74. Dorsal margin of Mandibular fenestrae: round (0), straight line formed by surangular (1).

Character 75. Convexity of dorsal surface of squamosal participating on the skull roof in lateral view: straight (0), convex (1)

Character 76. Angulation of squamosal prongs: almost forming a right angle, around 90° (0), higher angulation, more than 100° (1)

Character 77. Position of posterolateral surface of squamosal prongs in occipital view: more lateralized (0), posterolaterally oriented participating of the occipital wall (1).

Character 78. Marked jugal crest/ridge along the ventral border of the orbit, anterior to the infratemporal bar: absent (0), present (1).

Character 79. Dorsal surface of parietals between the supratemporal fenestrae: enlarged mediolaterally anteriorly and posteriorly, forming two subtriangular surfaces, providing an hourglass shape (0), forming only a posterior slightly mediolaterally expanded subtriangular surface with a conspicuous thin crest extending anteriorly until the contact with frontal (1).

Character 80. Shape of choanal septum ventrally: mediolaterally constricted/ thin (0), dorsoventrally flattened (1).