

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO**

**DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA DO CRÂNIO E  
MANDÍBULA DE *STRATIOTOSUCHUS MAXHECHTI*  
(CROCODYLOMORPHA, CRETÁCEO SUPERIOR  
DO BRASIL) E SEU POSICIONAMENTO  
FILOGENÉTICO**

**DOUGLAS RIFF GONÇALVES**

**DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA DO CRÂNIO E  
MANDÍBULA DE *STRATIOTOSUCHUS MAXHECHTI*  
(CROCODYLOMORPHA, CRETÁCEO SUPERIOR DO  
BRASIL) E SEU POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO**

**Douglas Riff Gonçalves**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Alexander W. A. Kellner

Rio de Janeiro  
Julho de 2003

**DESCRIÇÃO MORFOLÓGICA DO CRÂNIO E  
MANDÍBULA DE *STRATIOTOSUCHUS MAXHECHTI*  
(CROCODYLOMORPHA, CRETÁCEO SUPERIOR DO  
BRASIL) E SEU POSICIONAMENTO FILOGENÉTICO**

**Douglas Riff Gonçalves**

Orientador:

**Prof. Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner**

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Aprovado por:

\_\_\_\_\_  
Presidente, Prof.

\_\_\_\_\_  
Prof.

\_\_\_\_\_  
Prof.

\_\_\_\_\_  
Prof.

\_\_\_\_\_  
Prof.

\_\_\_\_\_  
Prof.

Rio de Janeiro  
Julho de 2003

**FICHA CATALOGRÁFICA**

Riff, Douglas

Descrição morfológica do crânio e mandíbula de *Stratiotosuchus maxhecti* (Crocodylomorpha, Cretáceo Superior do Brasil) e seu posicionamento filogenético / Douglas Riff Gonçalves - Rio de Janeiro: UFRJ/ MN, 2003. xii, 114 f. il.; 29 cm.

Orientador: Alexander Wilhelm Armin Kellner

Dissertação (mestrado) – UFRJ/ Museu Nacional/

Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), 2003.

Referências Bibliográficas: f. 116-134.

1. Morfologia craniana. 2. Crocodylomorpha . 3. Cretáceo do Brasil

I. Kellner, Alexander Wilhelm Armin. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia).

**À minha mãe, Tereza Riff, e irmã, Monique Riff Gonçalves,  
por compreenderem as poucas idas em casa.**

## AGRADECIMENTOS

Expresso aqui meus mais sinceros agradecimentos ao Prof. Dr. Alexander Kellner, meu orientador, pelo enorme apoio, confiança e amizade constantes.

À Diógenes de Almeida Campos pelo acesso ao material depositado no DNPM/RJ e pela amizade.

Ao Prof. Dr. Ismar de Souza Carvalho, pelo acesso ao holótipo de *Mariliasuchus amarali*.

Ao funcionário da Secretaria do PPGZOO, Tadeu Lima, e ao funcionário da Biblioteca do Museu Nacional, Antônio Carlos Gomes Lima (que tem todo o acervo de memória), pelos inúmeros auxílios.

A Orlando Grillo, estagiário do setor de Paleovertebrados do Museu Nacional, pela confecção das figuras 10, 12, 16, 22, 44, 45, 53a e 54a e auxílio no tratamento de imagens.

Aos amigos do Museu Nacional, sejam de trabalho e/ou diversão, especialmente Jonathas Bittencourt, Mauro Cavalcanti e Silvia Gobbo. Também à Deise Henriques, pela leitura do capítulo 4 e 5.

Aos amigos do Alojamento Universitário da UFRJ, casa sem a qual não poderia concluir a graduação, principalmente à Viviane, Leonardo e ao "pessoal da portaria".

Em especial à Alessandra Nunes da Cruz, pelo apoio e carinho que todo namorado gostaria de ter.

A todos que contribuíram para minha formação.

## RESUMO

Na década de 1980, foi coletado um esqueleto praticamente completo e articulado de um crocodilomorfo inicialmente relacionado ao gênero *Baurusuchus*. Este material provém de afloramentos da Formação Adamantina, de idade cretácica, situados no oeste do Estado de São Paulo e foi depositado no Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM) no Rio de Janeiro. Este material foi posteriormente descrito como *Stratiosuchus maxhechti* Campos, Suarez, Riff & Kellner, 2001.

Neste trabalho, é apresentada uma descrição detalhada do crânio e mandíbula de *S. maxhechti* após sua preparação completa. A feição alta e comprimida do rosto, a presença de um grande jugal fortemente sulcado e flexionado em sua porção anterior, apenas cinco dentes maxilares teropodomorfos, dentre outras características, reforçam a idéia prévia de este táxon tratar-se de um Baurusuchidae. Este táxon difere dos demais Baurusuchidae pela presença de uma marcada depressão na superfície posterodorsal do frontal e margens laterais das maxilas infladas. Uma vez que o *Stratiosuchus maxhechti* é o mais completo Baurusuchidae conhecido atualmente, apresenta várias novas características cranianas para o grupo, particularmente detalhes da regiões occipital e palatal, que são descritas aqui pela primeira vez. Esse material permitiu também a identificação de um parasfenóide individualizado, elemento jamais reconhecido num crocodilomorfo adulto.

Esta descrição fornece uma base de dados que será de grande utilidade na elucidação das relações filogenéticas dos Mesoeucrocodylia basais, comunidade

esta que compunha uma diversificada fauna no Gondwana (especialmente na América do Sul) durante o Cretáceo. Além disso, vários aspectos da morfologia craniana, como ornamentação occipital, a morfologia do sistema de Eustachio e a dentição indicam que este táxon (e talvez todos os baurusuquídeos) possuía hábitos terrestres

**Palavras-chaves:** *Stratiosuchus maxhecti*, Baurusuchidae, Crocodyliformes, Cretáceo, Formação Adamantina, Brasil.

## ABSTRACT

### MORPHOLOGICAL DESCRIPTION OF THE SKULL AND MANDIBLE OF *STRATIOTOSUCHUS MAXHECHTI* (CROCODYLOMORPHA, UPPER CRETACEOUS OF BRAZIL) AND ITS PHILOGENETIC POSITION

A detailed description of the skull and mandible of the crocodylomorph *Stratiotosuchus maxhechti* Campos, Suarez, Riff & Kellner, 2001 is presented here. This specimen (DGM 1477-R; housed at the Museu de Ciências da Terra, DNPM, Rio de Janeiro) was collected in 1988 at outcrops of the Adamantina Formation (Upper Cretaceous) in the western part of the São Paulo State. The laterally compressed rostrum, the presence of a huge, strongly grooved and flexed jugal, and the presence of only five maxillary theropodomorph teeth supports the allocation of *Stratiotosuchus maxhechti* to the Baurusuchidae. It differs from other species of this clade by the marked depression of the posterodorsal surface of the frontals and the inflated lateral edges of the maxillae. Since the skull of *Stratiotosuchus maxhechti* is the most complete Baurusuchidae known to date, it presents several new cranial data for a member of this group, particularly details of the occipital and palatal region which are described here for the first time. This material also allowed the identification of an individualized parasphenoid, that has never been reported in an adult crocodylomorph before. Several aspects of cranial morphology, like the occipital ornamentation, the Eustachian morphology, and the dentition, supports the general idea that *Stratiotosuchus* (and perhaps all baurusuchids) have had terrestrial habits.

**Key-words:** *Stratiotosuchus maxhechti*, Baurusuchidae, Crocodyliformes, Upper Cretaceous, Adamantina Formation, Brazil.

## SUMÁRIO

Agradecimentos .....	vi
Resumo .....	vii
Abstract .....	ix
Lista de abreviaturas .....	xi
1. Introdução .....	01
2. Objetivos .....	03
3. Metodologia .....	03
4. Histórico .....	06
5. O Grupo Bauru: Geologia e Idade .....	23
6. Tafonomia .....	31
7. Sistemática .....	34
8. Descrição morfológica e comparações .....	35
9. Discussão .....	100
10. Conclusão .....	115
11. Referências Bibliográficas .....	116
12. Figuras .....	135

## LISTA DE ABREVIATURAS

<b>aem-</b> abertura de Eustachio média	<b>cnl-</b> abertura anterior do canal naso-lacrimal	<b>fi-</b> forâmen incisivo
<b>ang-</b> angular	<b>co-</b> côndilo occipital	<b>fimo-</b> forâmens <i>intermandibularis oralis anterior</i>
<b>apcq-</b> abertura anterior da passagem crânio-quadrado	<b>coe-</b> crista occipital do esquamosal	<b>fm-</b> forâmen magno
<b>at-</b> atlas	<b>cri-</b> cristas	<b>fme-</b> fenestra mandibular externa
<b>ax-</b> axis	<b>ct-</b> canal temporal	<b>fn-</b> fossa narinal
<b>bo-</b> basioccipital	<b>cv 1-</b> primeira costela cervical	<b>fo-</b> forâmen
<b>boc-</b> crista medial do basioccipital	<b>CV-</b> crista ventral do quadradojugal	<b>fp-</b> fenestra palatina
<b>bpt-</b> bula pterigoideana	<b>d-</b> dentário	<b>fr-</b> frontal
<b>bs-</b> basisfenóide	<b>d m-</b> dente maxilar	<b>fr. bs-</b> fragmentos da porção anterior do basisfenóide
<b>cao-</b> cavidade antorbital	<b>d mn-</b> dente mandibular	<b>fr. pt-</b> fragmento do ptarigóide
<b>ccf-</b> <i>crista cranii frontales</i>	<b>d pm-</b> dente pré-maxilar	<b>fta-</b> forâmen temporal anterior
<b>cel-</b> canal de Eustachio lateral	<b>ect-</b> ectopterigóide	<b>fti-</b> fenestra temporal inferior
<b>cml-</b> côndilo mandibular lateral	<b>es-</b> esplênial	<b>ftp-</b> fenestra pós-temporal
<b>cmm-</b> côndilo mandibular medial	<b>esq-</b> esquamosal	
	<b>exo-</b> exoccipital	
	<b>f ocl-</b> fossetas oclusivas	
	<b>fap-</b> forâmen <i>aereum</i> posterior	

<b>fts-</b> fenestra temporal superior	<b>pcd-</b> processo capitado dorsal do laterosfenóide	<b>ppm-</b> processo posterior da maxila
<b>ju-</b> jugal	<b>pcq-</b> passagem crânio-quadrado	<b>pr nar-</b> processo pré-narinal da pré-maxila
<b>l-</b> lacrimal	<b>pda-</b> processo descendente anterior do pós-orbital	<b>prf + pa a-</b> pré-frontal + palpebral anterior
<b>ls-</b> laterosfenóide	<b>pdp-</b> processo descendente posterior do pós-orbital	<b>prs-</b> parasfenóide
<b>m-</b> maxila	<b>pm-</b> pré-maxila	<b>pt-</b> pterigóide
<b>md?-</b> possíveis marcas de dentes	<b>pm prf-</b> processo medial do pilar do pré-frontal	<b>ptq-</b> processo pterigoquadratal
<b>me-</b> meato auditivo externo	<b>po-</b> pós-orbital	<b>q-</b> quadrado
<b>n-</b> nasal	<b>poq-</b> processo ótico do quadrado	<b>qj-</b> quadradojugal
<b>ne-</b> narina externa	<b>pp pfr-</b> processo posterior do pilar do pré-frontal	<b>s esq-</b> sulco do esquamosal
<b>or-</b> órbita	<b>ppar-</b> processo paraoccipital	<b>s qj-</b> <i>spina quadratojugalis</i>
<b>p prf-</b> pilar do pré-frontal	<b>ppln -</b> processo posterolateral do nasal	<b>S-</b> sulco
<b>pa a-</b> palpebral anterior		<b>sang-</b> suprangular
<b>pa p-</b> palpebral posterior		<b>sbs-</b> seios basisfenoidais
<b>pa-</b> parietal		<b>sm-</b> sínfise mandibular
<b>pad-</b> processo anterodorsal do quadrado		<b>so-</b> supraoccipital
<b>paj-</b> processo ascendente do jugal		<b>spb-</b> sulco parabasal
<b>pal-</b> palatino		<b>sr-</b> seio romboidal

**tb-** tubérculo basal

**vo?**- provável vômer

**Ornamentação ventral do quadrado (sensu Iordansky, 1964)**

**A-** crista A do quadrado

**B-** crista B do quadrado

**B'-** crista B' do quadrado

## 1. INTRODUÇÃO

Os Crocodylomorpha evocam um grande interesse, pois surgiram no Triássico Superior e sobrevivem até hoje, atravessando as grandes extinções que pontuaram a história da vida desde então e, ao longo de sua história, apresentaram uma grande disparidade de formas e diversidade de espécies, além de apresentarem um bom registro fóssil (Clark, 1994). Durante o Cretáceo, na América do Sul, a fauna de crocodilomorfos constituía-se principalmente de Mesoeucrocodylia basais, enquanto que, nos continentes ao norte, os Eusuchia representavam o principal componente deste grupo. Esse fato é mais uma indicação da grande influência que o isolamento geográfico da América do Sul provocou nas faunas terrestres deste continente durante o Cretáceo. Infelizmente, a maior parte das hipóteses que buscam estabelecer as relações filogenéticas entre os crocodilomorfos são pouco resolvidas com relação a essas formas gondwânicas, especialmente as sul-americanas (Benton & Clark, 1988; Clark, 1994; Ortega *et al.*, 2000; Buckley *et al.*, 2000), fauna esta que se destaca em diversidade de formas e hábitos. Talvez a discordância entre tais estudos cladísticos reflita o fato de que muito do material referente aos Mesoeucrocodylia, sobretudo os do Cretáceo, seja constituído por fragmentos, às vezes pouco expressivos

Na década de 80, foi coletado pelo prof. José Martin Suarez (Universidade Estadual Paulista, *campus* Presidente Prudente) em afloramentos da Formação Adamantina, no município de Irapuru, estado de São Paulo, um esqueleto quase completo de um crocodilomorfo (um dos mais bem preservados do Cretáceo do Brasil, com crânio e pós-crânio). Este material foi inicialmente relacionado ao gênero *Baurusuchus* (Campos & Suarez, 1988). O fóssil foi depositado no Museu de Ciências da Terra do Departamento Nacional de Produção Mineral (MCT/DNPM), no Rio de Janeiro, sob o número DGM-

1477-R e atualmente encontra-se emprestado ao Museu Nacional/UFRJ. Cerca de 15 anos após sua coleta, este fóssil foi formalmente descrito (ainda que de forma preliminar), recebendo o nome de *Stratiosuchus maxhechti* (Campos, Suarez, Riff & Kellner., 2001) e sendo incluído no clado Baurusuchidae. Com a descrição detalhada do crânio aqui apresentada, a caracterização deste crocodilomorfo é expandida e seu posicionamento filogenético melhor compreendido. Apesar de haver todo o pós-crânio preservado (exceto parte da cauda) e parcialmente articulado, optou-se por priorizar o crânio neste momento, principalmente por a maior parte das características diagnósticas entre os grupos de Crocodylomorpha serem aí levantadas. Assim, seu estudo mostra-se de singular importância para a compreensão das relações entre os Mesoeucrocodylia basais, comunidade esta que representa uma grande e diversificada porção da fauna terrestre do Cretáceo da América do Sul.

## 2 . OBJETIVOS

Descrever em detalhe o crânio de *Stratiosuchus maxhechti*, comparando-o com outros crocodilomorfos, especialmente do Gondwana, e posicioná-lo filogeneticamente. As relações filogenéticas entre os Mesoeucrocodylia basais são pouco resolvidas (Benton & Clark, 1988; Clark, 1994), principalmente em função do grande número de dados ausentes ("missing-data") para tais grupo nas matrizes correntes na literatura. Este quadro deve-se ao fato de que a maior parte dos espécimes conhecidos serem incompletamente preservados e/ou descritos superficialmente, o que é particularmente crítico para os Baurusuchidae. Diante disso, a inclusão de espécimens completos (como *Stratiosuchus*) será de grande valia para o posicionamento filogenético desses animais.

## 3. METODOLOGIA

### Preparação

O crânio do holótipo de *Stratiosuchus maxhechti* foi parcialmente preparado pelo prof. José Martins Suarez e pelo preparador do MCT-DNPM/RJ Luís Júlio pouco depois de sua coleta. Entretanto, a maior parte das superfícies palatal, occipital e as fenestras cranianas e mandíbula não haviam sido contempladas, de modo que o crânio foi preparado detalhadamente no Setor de Paleovertebrados do Museu Nacional. A preparação foi totalmente mecânica (dada a inutilidade de ácidos sobre arenitos e a friabilidade da matriz rochosa, o que permitiu sua fácil remoção), sendo utilizada ponteiras metálicas de diversos tamanhos, pincéis, escovas, martelos pneumáticos e microscópio estereoscópico. Para retirar camadas de paralóide previamente aplicadas, visando principalmente a observação das suturas cranianas, aplicou-se acetona (P. A.) com algodão. Os martelos pneumáticos utilizados foram:

- modelo 8315-B: opera eficientemente a 50-70 psi (pound per square inch - libra por polegada quadrada), com frequência média de 30.000 cpm (cycle per minute- ciclos por minuto) e ponteiros de 2,4 mm e 2 mm.
- modelo Micro-Jack 4: opera com alta eficiência a 100-120 psi, com frequência média de 40.000 cpm e ponteira de 1,6 mm.

## Comparações

Além da literatura especializada, durante a descrição vários táxons foram examinados pessoalmente, a saber:

- holótipo de *Baurusuchus pachecoi*, depositado no Museu de Ciências da Terra do Departamento Nacional de Produção Mineral do Rio de Janeiro (MCT-DNPM/RJ) sob o n° 299-R;
- holótipo de *Mariliasuchus amarali*, depositado no Departamento de Geologia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro, sob o n° 50-R;
- réplica do crânio do holótipo de *Araripesuchus patagonicus*, depositado no Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional sob o n° MN-6093-V;
- Rostro de *Sphagesaurus* depositado no MCT-DNPM/RJ, sob o n° DGM-1411-R
- dois crânios de *Caiman yacare* (MNRJ 9754 e MNRJ 9755), três de *Caiman latirostris* (MNRJ 2333, MNRJ 1255 e MNRJ 9756), cinco de *Melanosuchus niger* (MNRJ 64, MNRJ 66, MNRJ 81, MNRJ 1034 e MNRJ 3174), um de *Caiman crocodylus* (MNRJ 1030) e dois de *Paleosuchus trigonatus* (MNRJ 65 e MNRJ 9757), todos depositados na coleção do Setor de Herpetologia do Museu Nacional, além de dois crânios de *Caiman yacare* não tombados depositados da coleção do Setor de Paleovertebrados do Museu Nacional. Todas as indicações de observações pessoais (obs. pes.) citadas no capítulo 8 referentes às formas viventes referem-se a estes espécimens.

As abreviaturas apresentadas na página x foram baseadas principalmente nas utilizadas por Iordansky (1973), Walker (1990) e Romer (1956), sendo essas adequadas à língua portuguesa. Seguiu-se também a nomenclatura de Iordansky (1964) para as crista ventrais do quadrado, de inserção muscular.

### **Mensuração**

Todas as medidas tomadas do crânio, mandíbula e dentição de *Stratiotosuchus maxhecti* e nos espécimens comparados mensurados foram feitas utilizando-se um paquímetro digital Mitutoyo e fita métrica (esta para dimensões maiores que 200 mm).

#### 4. Histórico do Desenvolvimento do Conhecimento acerca dos Crocodylomorpha

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

O início dos estudos sistematizados dos animais que hoje são inclusos no grupo monofilético Crocodylomorpha *sensu* Benton & Clark (1988) deu-se no século XVIII (Mook, 1934). Neste período os zoólogos, por influência de Lineu, centravam-se na classificação e na nomenclatura, a ponto de quase obliterar outros aspectos da história natural (Mayr, 1998).

Estes estudos dedicavam-se apenas às formas viventes, que ainda eram referidas como sendo espécies de grandes lagartos e classificados inicialmente como *Lacerta crocodylus* por Carl von Lineu (1758). Blumenbach, em 1779 (*apud* Mook & Mook, 1940), descreveu mais duas espécies: *L. alligator* e *L. gangetica*. Laurenti, em 1768 (*apud* Mook & Mook, 1940) descreveu o gênero *Crocodylus* para a espécie de Lineu e mais três: *C.*

*americanus*, *C. africanus* e *C. terrestris*, que foram rearranjadas por autores subsequentes (*C. americanus* = *C. acutus* e as demais foram consideradas não- identificáveis [Mook & Mook, 1940]). Estas foram agrupadas na ordem Crocodylia, definida por Gmelin na 13ª edição do *Systema Naturae* de Lineu (1789; *apud* Mook & Mook, 1940). A partir daí uma miríade de nomes (na maioria das vezes sem designação de tipos) foi proposta por diversos autores ao longo dos séculos XVIII, XIX e XX, chegando ao ponto de Schmidt, em 1928 (*apud* Carvalho, 1951), propor a suspensão das regras do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica neste caso para normalizar a situação. Esta normalização só veio a acontecer nos fins do século XX, com a necessidade de uma estabilidade consensual da nomenclatura das espécies viventes para fins de conservação (Groombridge, 1987 e Thorbjarnarson, 1992 *apud* Brochu, 1999), e principalmente com o uso da metodologia cladística, incluindo as formas fósseis (p.ex.: Benton & Clark, 1988; Norell, 1989; Clark, 1994)

### **A descoberta dos fósseis**

As discordâncias a respeito da sistemática de Crocodylia aumentou em muito com a descrição de formas fósseis, que foram incluídas neste grupo inicialmente por Cuvier (1824; *apud* Piveteau, 1955), com sua descrição de *Geosaurus giganteus*, um crocódilomorfo marinho do Jurássico Superior da Alemanha e Cretáceo Inferior da França. À medida que mais fósseis foram descritos, eram incluídos ou excluídos do grupo baseando-se em quão semelhantes aos recentes fossem, refletindo apenas uma medida intuitiva de similaridade. Esta postura é absolutamente normal para a época, uma vez que a principal preocupação daqueles "nomenclatores" era a correta identificação e uma classificação prática, e não as relações de parentesco, principalmente por a maioria ser

criacionista e não aceitar as idéias evolutivas já correntes na época, como as de Erasmus Darwin e Lamarck (Mayr, 1998).

Devido à subjetividade do critério de similaridade adotado, baseado em características consideradas "chaves", em muito se diferenciavam as opiniões de diferentes autores a respeito do conteúdo de *Crocodylia*. Este nome e seu correspondente vernáculo, crocodilianos, foram usados de maneira indiscriminada e variável até fins do século XX, tanto para as formas viventes quanto para formas fósseis que posteriormente mostraram-se não serem proximamente relacionadas à elas.

A confusão na sistemática deste grupo não se restringia à definição da categoria taxonômica lineana mais abrangente aceita na época (*Crocodylia*), que correspondia inicialmente a uma Ordem (mas foi referida por muitos autores - p. ex., Richard Owen - como uma Sub-Classe) ou apenas às espécies, mas em todas as categorias intermediárias. Owen em 1860 (*apud* Mook, 1934), reconheceu que algumas formas fósseis eram distintas de outras e das formas viventes, e incluiu três ordens em *Crocodylia*: *Opisthocoelia*, incluindo formas mesozóicas com vértebras pré-sacrais opistocélicas; *Amphicoelia*, formas mesozóicas com vértebras pré-sacrais anficélicas ou anfipláticas; e *Procoelia*, formas principalmente cenozóicas com vértebras pré-sacrais procélicas. Posteriormente notou-se que os restos associados aos chamados *Opisthocoelia* tratavam-se, na verdade, de saurópodes titanossáurios (Mook, 1934). Essas categorias foram redefinidas por Thomas Henry Huxley, que dividiu os *Crocodylia* em três sub-ordens: *Parasuchia*, *Mesosuchia* e *Eusuchia* (Huxley, 1875). A primeira incluía os fitossauros, formas triássicas cujo aspecto geral os remete aos *Crocodylia*, mas que atualmente são considerados o clado basal de um grupo muito mais inclusivo (*Crurotarsi*, um dos clados de *Archosauria sensu* Gauthier, 1986). *Mesosuchia*, que essencialmente não difere dos *Amphicoelia* de Owen, foi caracterizada principalmente pela posição das coanas secundárias (posteriores), que não são

totalmente limitadas pelos ossos pterigóides nas formas sob este agrupamento. Por sua vez, os Eusuchia foram caracterizados pela posição das coanas totalmente limitadas pelos ossos pterigóides, condição considerada avançada por ser a presente nas formas viventes. Assim, com o avanço das descobertas e a utilização do cladismo, percebeu-se que a preferência por características "chaves" levava a uma grande confusão sistemática, quando o que se visa obter é a genealogia do grupo.

### **Um (a)grado a mais para Huxley: Protosuchia**

Os Protosuchia englobam formas de pequeno porte e hábitos terrestres que foram agrupados como uma outra sub-ordem de Crocodylia. Por algum tempo foram considerados os representantes mais primitivos dos Crocodylia, com características "chaves" de Huxley consideradas próximas das de répteis mais antigos, como a exposição das coanas primárias (anteriores), devido à não participação completa das maxilas no palato secundário. Compunham essa sub-ordem formas triássicas dos EUA, Argentina, Lesotho, China e Mongólia. Como a primeira forma só foi encontrada em 1931 e descrita em 1933 (*Protosuchus richardsoni* Brown, encontrado em rochas do Triássico Superior do Arizona), esta sub-ordem foi posteriormente encaixada no esquema de Huxley sob o contexto do gradismo (escola defendida por, entre outros, Julian Huxley, neto de T. Huxley), como o "grado" ancestral dos crocodilianos posteriores, estes de hábitos mais anfíbios/aquáticos. Por muitos anos considerado um grupo parafilético (e ainda atualmente por alguns autores, como Clark, 1994), Protosuchia tem sido cada vez mais aceito como um grupo monofilético, após análises mais abrangentes devido a descobertas de formas mais completas e comparações mais amplas (Wu *et al.*, 1997; Ortega *et al.*, 2000).

## A classificação tradicional sob a visão do cladismo

Com os trabalhos de Benton & Clark (1988), Clark (1994) e outros, a sistemática dos crocodilianos e dos fósseis afins estabeleceu-se de maneira muito razoável (Figs. 1 e 2), de modo que as modificações posteriores têm sido feitas principalmente no âmbito de grupos internos mais específicos. Entretanto, as relações evolutivas de alguns grandes grupos, como os Thalattosuchia e dos Notosuchia, ainda são cercadas de controvérsias (ver abaixo).

Na proposta de Benton & Clark (1988), o termo *Crocodylia* (e em consequência seu par vernáculo, crocodilianos) restringe-se a um grupo monofilético formado apenas pelo ancestral comum das formas recentes (famílias *Crocodylidae*, *Alligatoridae* e *Gavialidae*) e todos os seus descendentes, o que inclui os fósseis mais relacionados a elas que a outros grupos inclusos em *Crocodylomorpha*. Este termo, originalmente proposto por Walker (1970, *apud* Benton & Clark, 1988) e resgatado por Benton & Clark (1988), constitui o grupo monofilético mais inclusivo destes animais (com *Crocodylia* sendo seu grupo coronal ou "*crown-group*") e inclui os *Sphenosuchia* como grupo basal, mais os demais clados "crocodilianos". Os esfenoossúquios foram formas triássicas de arcossauros considerados tradicionalmente como incluídos no grupo parafilético "*Thecodontia*". Eram em sua maioria de hábitos terrestres, de pequeno porte e que constituem, para alguns autores (p. ex. Mattar & Barberena, 1987) o estoque ancestral a partir do qual os demais crocodylomorfos derivaram. As relações filogenéticas entre os *Sphenosuchia* permanecem pobremente compreendidas, com as análises recentes entre estes *Crocodylomorpha* basais sendo pouco resolvidas e sua monofilia posta em dúvida (Clark *et al.*, 2001; Clark & Sues, 2002). Esse quadro dá-se principalmente em função de caracteres conflitantes entre os táxons, provavelmente devido a diferentes estágios ontogenéticos estarem sendo comparados entre si (Clark & Sues, 2002).

O grupo monofilético situado um nó acima no cladograma (Fig. 1) foi nomeado como Crocodyliformes (*Crocodylomorpha* menos *Sphenosuchia*) e incorpora os grupos clássicos *Protosuchia*, *Mesosuchia* e *Eusuchia* (não com seus conteúdos tradicionais, mas em grupos que refletem as suas relações de parentesco como são até então conhecidas). O termo Crocodyliformes, portanto, substitui o termo Crocodylia como este era tradicionalmente usado (e crocodiliformes substitui o termo crocodiliano no uso vernáculo, este usado agora apenas para as formas afins aos recentes).

Dos grupos clássicos, *Mesosuchia*, que incluía a maior parte dos crocodiliformes descritos, mostrou-se claramente parafilético e foi o que teve seu conteúdo mais modificado, inclusive com o abandono desse nome (Clark, 1994). Whetstone & Whybrow (1983) erigiram o táxon *Mesoeucrocodylia* abarcando "*Mesosuchia*" mais *Eusuchia*, formando agora um grupo monofilético por incluir todos os descendentes de um ancestral comum exclusivo. A proposta de Benton & Clark (1988) para este grupo sugere que os crocodiliformes mais adaptados à vida aquática, os *Thalattosuchia* (que incluem os primeiros crocodiliformes descritos, como *Geosaurus giganteus* Cuvier, de 1824, *Teleosaurus cadomensis* Geoffroy, de 1825 e outros, descritos em sua maioria em meados do século XIX, provindos de rochas jurássicas e cretácicas da Europa [Piveteau, 1955]), formam o clado basal de *Mesoeucrocodylia*, que inclui também formas anfíbias e terrestres que formam o clado novo *Metasuchia*, erigido por Clark (Benton & Clark, 1988) e formado por *Mesoeucrocodylia* menos *Thalattosuchia*. Este grupo monofilético inclui a maior parte dos "*Mesosuchia*", numa seqüência de grupos-irmãos, incluindo entre eles o clado novo *Neosuchia*, que abrange formas extintas mais afins com os viventes que com os demais metassúquios. Trabalhos subseqüentes, porém, têm discordado da posição basal dos *Thalattosuchia* proposta por Benton & Clark (1988), considerando-o um grupo de crocodiliformes bem mais derivado, de modo que o clado *Metasuchia* tornar-se-ia sinônimo

de Mesoeucrocodylia (ver abaixo). Neosuchia, outro clado proposto por Clark (Benton & Clark, 1988) tem essencialmente o mesmo conteúdo que o grupo parafilético Metamesosuchia de Hulke (1878; *apud* Benton & Clark, 1988), mais o clado Eusuchia. De fato, dentre os grupamentos tradicionais, apenas Eusuchia se mostrava monofilético sem maiores discordâncias. Este clado abrange *Hylaeochampsa vectiana*, forma do Cretáceo da Inglaterra descrita por Owen em 1874, e que pode representar (embora com controvérsias [Wu & Sues, 1996]) o clado basal de Eusuchia (Brochu, 1997; Clark & Norell, 1992), mais os Crocodylia, que por sua vez inclui as formas viventes (Gavialidae, Crocodylidae e Alligatoridae), os fósseis incluídos em suas famílias e os que não se incluem, mas são proximamente relacionados (inseridos então em Gavialoidea, Crocodyloidea e Alligaturoidea).

Um dos problemas mais sérios em relação à topologia apresentada acima diz respeito à posição dos Thalattosuchia em relação aos demais crocodiliformes, a qual ainda contém muitas controvérsias em função do "problema da longirrostria" (Clark, 1994). Esta questão diz respeito à decisão de se considerar se as muitas características possivelmente relacionadas à presença de um rostro longo evoluíram independentemente ou não. Em função disso, algumas hipóteses têm relacionado os Thalattosuchia a outros crocodiliformes longirrostris incluídos em Neosuchia, como os Dyrosauridae, ou estes à *Gavialis gangeticus*, hipótese esta que torna Crocodylia parafilético (menos provável). Se os caracteres longirrostris forem correlacionados, então os Thalattosuchia incluiriam-se em Neosuchia e o termo Metasuchia seria redundante com Mesoeucrocodylia, sendo aquele então descartado. Esta hipótese têm sido considerada por vários autores, como Clark (1994) e Ortega *et al.* (2000).

Outra questão relevante diz respeito às relações evolutivas dos "Notosuchia". Este grupamento refere-se a uma série de formas terrestres, principalmente gondwânicas de

tamanho pequeno (cerca de 1 m) e rosto curto. Sendo considerado monofilético por alguns autores (Gasparini, 1971; Pol, 1999), é tido pela maioria das propostas cladísticas como sendo um grupo parafilético basal dentro de Mesoeucrocodylia (Clark, 1994; Wu & Sues, 1996; Ortega *et al.*, 2000; Buckley *et al.*, 2000). Entretanto, alguns "notossuquídeos" podem formar grupos monofiléticos (Gomani, 1997; Burkley *et al.*, 2000) e estes possuem uma grande relevância para estudos paleobiogeográficos por ocorrerem em várias áreas do Gondwana. De qualquer modo, apenas agora a anatomia dos "notossúquios" tem sido melhor conhecida, com a descrição de formas mais completas, com pós-crânio, provindas principalmente da Argentina e Brasil (Ortega *et al.*, 2000; Nobre, 2001; Diego Pol, com. pes.), cujas análises num universo comparativo amplo decerto auxiliarão na elucidação desta questão.

#### **As pesquisas com Crocodylomorpha no Brasil**

A história das descobertas e pesquisas com crocodilomorfos no Brasil confunde-se com o início da história da paleontologia no país, uma vez que as primeiras descobertas de répteis fósseis realizadas aqui trataram-se de fósseis de crocodilomorfos. Tais descobertas primeiras de fósseis no território nacional deram-se pelo trabalho de coleta feito por numerosas expedições (principalmente estrangeiras) que percorreram o Brasil no século XIX (Kellner, 1998).

Os primeiros fósseis de crocodilomorfos encontrados no Brasil constituem-se de dentes isolados e uma vértebra provindos de rochas cretácicas da Bacia do Recôncavo (Alport, 1859), sendo estes também o primeiro registro de répteis fósseis do Brasil (Kellner, 1998). A vértebra, porém, foi inicialmente considerada como pertencente a *Megalosaurus* (terópode europeu) por Owen (Alport, 1859). Posteriormente, mostrou-se que pertence a

*Sarcosuchus hartti*, um dos maiores crocodiliformes já encontrados (P. Taquet, com. pes. in Campos & Kellner, 1991).

Durante a Expedição Thayer (1864-65), da qual participaram Charles Frederik Hartt e Louis Agassiz, uma grande quantidade de fósseis, incluindo material reptiliano, foi encontrada ao longo de diversos trabalhos de coleta no território nacional, especialmente no Nordeste (Freitas, 2002). A partir do material coletado por Hartt na Bacia do Recôncavo (BA), foi feita a primeira descrição formal de répteis fósseis brasileiros, tratando-se de *Crocodylus hartti* (baseado em dentes grandes, finamente sulcados) e *Thoracosaurus bahiensis* (baseado em dentes menores, grosseiramente sulcados), descritos por Marsh (1869) e consideradas por Mawson & Woodward em 1907 (*apud* Buffetaut & Taquet, 1977) como sendo do gênero europeu *Goniopholis*. Neste mesmo trabalho, Mawson & Woodward (1907) descrevem restos mais completos de um grande crocodilomorfo, compreendendo parte da sínfise mandibular, um osteodermo dorsal e dois dentes, considerando-o também como da espécie *Goniopholis hartii*. Este material, depositado no British Museum (Natural History) foi revisto por Buffetaut & Taquet (1977) e comparado com o holótipo de *Sarcosuchus imperator* Broin & Taquet, 1966, este provindo de rochas cretácicas da Bacia do Tégama, Nigéria. Mostrou-se que *Goniopholis hartii* trata-se de uma forma sul-americana de *Sarcosuchus*, sendo reclassificado como *S. hartii* (Buffetaut & Taquet, 1977). A segunda espécie descrita por Marsh, *Thoracosaurus bahiensis*, foi revisada por Roxo (1935), sugerindo revalidá-la, baseando-se em dentes e em uma vértebra caudal procélica de origem incerta. Apesar deste esforço, a presença deste gênero (um gavialóideo encontrado inicialmente em rochas marinhas do Cretáceo Superior dos EUA) na Bacia do Recôncavo (formada por rochas fluviais do Cretáceo Inferior) é duvidosa (Antunes, 1964 *apud* Buffetaut & Taquet, 1977). Porém, como nenhuma outra proposta foi apresentada, o nome *Thoracosaurus bahiensis* permanece válido. Após uma reavaliação do

material, que está depositado no Museu Nacional, suspeita-se que este também pertença a mais de uma forma de crocodilomorfos.

Além desses achados pioneiros, fósseis de crocodilomorfos vêm sendo encontrados com relativa abundância no Brasil. Esqueletos e fragmentos já foram encontrados em praticamente todas as principais bacias sedimentares brasileiras, e muitos achados se destacam pela singularidade. *Barberenasuchus brasiliensis* Mattar, 1987, por exemplo, provindo da Formação Santa Maria/RS (Ladiniano, Triássico Médio) trata-se do mais antigo registro de Crocodylomorpha ("Sphenosuchia") do mundo (para uma opinião diferente, vide Kischlat, 2001).

Destacam-se também os crocodiliformes "Notosuchia". São representados no Brasil por três espécies providas das formações cretácicas Santana (*Araripesuchus gomesi* Price, 1959), Adamantina (*Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999) e Itapecuru (*Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988), localizadas respectivamente nos estados do Ceará, São Paulo e Maranhão.

Em 1945, Llewellyn Ivor Price descreveu, baseado num crânio encontrado em rochas cretácicas de Formação Adamantina no sudoeste paulista (município de Paulo de Faria), a espécie *Baurusuchus pachecoi* (Price, 1945). Esta trata-se de uma forma muito peculiar, provavelmente de hábitos terrestres, com crânio alto e comprimido lateralmente e dentição teropodomorfa (dentes comprimidos e serrilhados lateralmente, heterodontes quanto ao tamanho) reduzida em número. Além do holótipo, um rostro incompleto e um fêmur, tibia e fibula articulados provenientes de General Salgado, Estado de São Paulo foram atribuídos a este táxon (Brandt Neto *et al.*, 1991). A descrição detalhada da dentição de *Baurusuchus* foi apresentada por Riff & Kellner (2001)

Todas as formas citadas acima (menos *Barberenasuchus*) são membros basais do clado Mesoeucrocodylia. Entre os Eusuchia, ressaltam-se as formas encontradas na

Formação Solimões (Mioceno), no estado do Acre. *Purussaurus brasiliensis* Rodrigues, 1892 (um aligatorídeo), é o maior crocodilomorfo já encontrado no mundo até agora, com um crânio de cerca de 2 metros de comprimento e tamanho total de cerca de 15 metros (Jonas Pereira de Souza Filho, com. pes). Destaca-se nesta forma, além do gigantismo, a anatomia da suas narinas externas. Estas são muito grandes, ocupando cerca da metade do comprimento total do rosto, com a grande redução dos ossos nasais (Bocquentin-Villanueva *et al.*, 1989). Outra forma miocênica peculiar é *Mourasuchus*, também de grande tamanho (crânio com cerca de 1,5 m), que destaca-se pelo acentuado achatamento dorso-ventral do crânio, rosto muito alongado, mandíbulas esguias com sínfise muito fraca e grande número de dentes cônicos e diminutos. Brochu (1999), em ampla análise dos Alligatorioidea, coloca o gênero *Mourasuchus* (mais *Orthogenisuchus olseni*, uma forma eocênica norte-americana do mesmo grupo, os Nettosuchidae) como grupo-irmão de *Purussaurus*, num clado que, por sua vez, é o grupo-irmão dos caimans viventes.

Dentre os crocodilomorfos fósseis brasileiros descritos formalmente (Tabela 1), vários foram objeto de confusão nomenclatural, o que merece alguns comentários:

*Goniopholis? paulistanus* é baseado apenas em alguns dentes cujas características remetem ao gênero *Goniopholis*, típico do Cretáceo da Europa (Roxo, 1936). Representa provavelmente um *nome vanum*, mas apenas com o encontro de material mais completo poder-se-á resolver suas afinidades.

*Caririsuchus camposi*, descrito por Kellner (1987) foi reclassificado por Buffetaut (1991) para o gênero *Itasuchus*, situando ambos na família Trematochampsidae, de crocodiliformes gondwânicos aquáticos que caracterizam-se por uma extensa armadura dérmica, a qual cobre toda a cauda e parte dos membros. Kellner (1994), levanta alguns caracteres revalidando a diferenciação genérica entre estas duas formas trematocampsídeas brasileiras.

*Candidodon itapecuruensis* foi originalmente descrito como um mamífero Triconodonta, baseando-se em dentes isolados e tendo como holótipo um dente posterior molariforme tricuspídeo. Pouco depois Jacobs *et al.* (1990) noticiaram a descoberta de *Malawisuchus mwakasyungutiensis* (descrito posteriormente por Gomani, 1997) do Cretáceo Inferior de Malawi e, ao comparar a dentição deste crocodiliforme com o holótipo de *Candidodon*, consideraram suas morfologias dentárias muito semelhantes. Kellner (1994), inclusive propõe que *Malawisuchus* e *Candidodon* formam um grupo monofilético. Carvalho (1994), baseando-se numa mandíbula proveniente da mesma matriz do holótipo de *Candidodon* mas irrelevada no primeiro estudo, mostrou que este se tratava, de fato, de um crocodiliforme "notossúquio" afim a *Malawisuchus*.

Em relação à segunda espécie de *Mourasuchus*, Gasparini (1985) originalmente descreveu a espécie *Carandaisuchus nativus* baseando-se num fragmento de crânio provindo de rochas mio-pliocênicas do norte da Argentina. Posteriormente Bocquentin-Villanueva & Souza-Filho (1990) sinonimizaram este gênero com *Mourasuchus* a partir de um material mais completo encontrado na Formação Solimões, no Acre.

Dentre todas, a espécie brasileira que sofreu a maior confusão nomenclatural foi o gigante *Purussaurus brasiliensis*. Esta deu-se devido à perda do seu holótipo e ao encontro de ossos (especialmente vértebras) isolados de grandes dimensões servindo de base para a descrição de duas outras espécies além de *Purussaurus*: *Dinosuchus terror* (Gervais, 1876) e *Brachygnatosuchus brasiliensis* (Mook, 1921). O primeiro foi considerado por Langston (1965) *nomen vanum* devido à pouca informação fornecida por seu holótipo e o segundo foi considerado sinônimo de *Purussaurus brasiliensis* por prioridade de data. Com o encontro de material mais completo, incluindo vários crânios (Price, 1967; Bocquentin-Villanueva *et al.*, 1989); a diagnose fornecida por Rodrigues (1892) para esta espécie foi substancialmente expandida e sua estabilidade alcançada.

**Tabela 1-** lista das formas pré-quaternárias brasileiras, organizadas segundo a antigüidade de descrição formalmente citadas na literatura, excluindo resumos e teses.

<b>Espécie</b>	<b>Ocorrência</b>
<i>Sarcosuchus hartti</i> (Marsh, 1869)	Grupo Bahia, Cretáceo Inferior da Bacia do Recôncavo.
<i>Thoracosaurus? bahiensis</i> Marsh, 1869	Grupo Bahia, Cretáceo Inferior da Bacia do Recôncavo.
<i>Hyposaurus derbiamus</i> Cope, 1886	Formação Gramame, Cretáceo Superior da Bacia Pernambuco-Paraíba
<i>Purussaurus brasiliensis</i> Rodrigues, 1892	Fm Solimões, Mioceno/Plioceno da Bacia do Acre.
<i>Gryposuchus jessei</i> Gürich, 1912	Fm. Solimões, Mioceno/Plioceno da Bacia do Acre.
<i>Brasileosaurus pachecoi</i> Huene, 1931	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior (Campaniano/Maastrichtiano) do Grupo Bauru.
<i>Goniopholis? paulistanus</i> Roxo, 1936	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior (Campaniano/Maastrichtiano) do Grupo Bauru.
<i>Baurusuchus pachecoi</i> Price, 1945	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior (Campaniano/Maastrichtiano) do Grupo Bauru.
<i>Sphagesaurus huenei</i> Price, 1950	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior (Campaniano/Maastrichtiano) do Grupo Bauru.
<i>Itasuchus jesuinoi</i> Price, 1955	Fm. Marília, Cretáceo Superior (Campaniano/Maastrichtiano) do Grupo Bauru.
<i>Peirosaurus tormini</i> Price, 1955	Fm. Marília, Cretáceo Superior (Campaniano/Maastrichtiano) do Grupo Bauru.
<i>Araripesuchus gomesi</i> Price, 1959	Fm. Santana (Mb. Romualdo), Cretáceo Inferior (Aptiano/Albiano) da Bacia do Araripe.

<i>Caririsuchus camposi</i> Kellner, 1987	Fm. Santana (Mb. Romualdo), Cretáceo Inferior (Aptiano/Albiano) da Bacia do Araripe.
<i>Brasilosuchus mendesi</i> Souza-Filho & Bocquentin-Villanueva, 1989	Fm. Solimões, Mioceno/Plioceno da Bacia do Acre.
<i>Mourasuchus amazonensis</i> Price, 1964	Fm. Solimões, Mioceno/Plioceno da Bacia do Acre.
<i>Charactosuchus fieldsi</i> Langston, 1965	Fm. Solimões, Mioceno/Plioceno da Bacia do Acre.
<i>Mourasuchus nativus</i> (Gasparini, 1985)	Fm. Solimões, Mioceno/Plioceno da Bacia do Acre.
<i>Barberenasuchus brasiliensis</i> Mattar, 1987	Fm. Santa Maria, Triássico Médio (Ladiniano) da Bacia do Paraná.
<i>Candidodon itapecuruense</i> , Carvalho & Campos, 1988	Fm. Itapecuru, Cretáceo Médio (Cenomaniano) da Bacia de São Luís.
<i>Caiman tremembensis</i> Chiappe, 1988	Fm. Tremembé, Oligoceno da Bacia de Taubaté
<i>Mariliasuchus amarali</i> Carvalho & Bertini, 1999	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior (Campaniano/Maastrichtiano) do Grupo Bauru.
<i>Stratiosuchus maxhechti</i> Campos, Suarez, Riff & Kellner, 2001	Fm. Adamantina, Cretáceo Superior (Campaniano/Maastrichtiano) do Grupo Bauru.

Além das formas enumeradas acima, existem inúmeras outras significativas ainda em fase de preparação e/ou estudo, conhecidas da literatura ou por observações e comunicações pessoais. Segue-se aqui comentários sobre esses achados: três crocodiliformes de pequenas dimensões provenientes do membro Crato da Formação Santana, um depositado no Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe (Kellner, 1998), outro depositado no Museu Nacional/UFRJ (Alexander Kellner, com. pes.) e outro no Museu de Paleontologia de Santana do Cariri/URCA (Plácido Cidade Nuvens, com. pes); um crocodiliforme articulado de tamanho médio (cerca de 3-4 m) da família Peirosauridae

encontrado num afloramento da Fm. Marília nos arredores do Centro de Pesquisas Paleontológicas Llewellyn Ivor Price (onde está depositado), em Peirópolis, Uberaba (Ismar de Souza Carvalho, com. pes.); um pequeno crocodiliforme parcialmente preservado encontrado em Jales/SP (Fm. Adamantina) depositado no Departamento de Geologia/UFRJ (Leonardo dos Santos Ávilla, com. pes.); duas formas parcialmente completas semelhantes a *Mariliasuchus* provindas de rochas da Fm. Adamantina (das cidades de Marília e Pirapozinho/SP) e depositadas no Museu Nacional/UFRJ (Sérgio Alex Azevedo, com. pes.); um crânio parcialmente preservado de um possível Eusuchia indeterminado provindo de rochas da Fm. Adamantina (Pirapozinho/SP) e depositado no Museu Nacional/UFRJ (obs. pes); um fragmento de rostro de *Sphagesaurus* depositado no Museu de Ciências da Terra do Departamento Nacional de Produção Mineral (Kellner *et al.*, 1995), uma mandíbula parcialmente preservada, provinda de rochas da Formação Adamantina, associada inicialmente a Theropoda (Candeiro *et al.*, 2002) mas sendo de um crocodiliforme, provavelmente um baurussuquídeo (ver figura 1,d em Candeiro *et al.*, 2002.); dentes teropodomorfos isolados atribuídos ao gênero de crocodiliforme *Sebecus* (do Eoceno da Argentina) e um crânio de crocodiliforme indeterminado, provindos da Bacia de Itaboraí (Paleoceno) no Rio de Janeiro e depositados no Museu de Ciências da Terra do Departamento Nacional de Produção Mineral (MCT-DNPM) do Rio de Janeiro (Diógenes de Almeida Campos, com. pes.); dos calcários paleocênicos da Formação Maria Farinha/PE, provêm alguns fragmentos depositados no Departamento de Geologia da Universidade Federal de Pernambuco e atribuídos a um crocodiliforme da família Dyrosauridae, grupo de crocodiliformes neossúquios marinhos longirrostrós (Gallo *et al.*, 2001). Uma grande diversidade de Crocodylia provindos de afloramentos da Fm. Solimões à beira dos rios Acre e Purus e depositados no Laboratório de Pesquisas Paleontológicas da Universidade Federal do Acre (UFAC), como fragmentos de *Hesperogavialis* indet., gênero

de gavial de grandes dimensões descrito originalmente para o Mioceno da Venezuela (*H. cruxenti* Bocquentin-Villanueva & Buffetaut, 1981), fragmentos de outro Gavialidae não descrito, esqueletos parcialmente preservados de dois *Caiman* indeterminados, vários crânios de um *Caiman* peculiar com expansões dorsais dos ossos pós-orbitais e esquamosais (formando "chifres") e um *Charactosuchus* (crocodilídeo longirrosto que assemelha-se aos Tomistominae) indeterminado, (Jonas Pereira de Souza Filho, com. pes.), além do crânio completo de um gavialídeo de grandes dimensões não descrito, também da Fm. Solimões no Acre, depositado no MCT-DNPM/RJ (Díogenes de Almeida Campos, com. pes.).

Assim, temos descritas formalmente no Brasil 22 espécies de Crocodylomorpha pré-quadernários. Considerando as formas conhecidas citadas acima, diversas tratam-se de espécies novas. Assim, o total de crocodilomorfos fósseis descritos no Brasil em breve aumentará, mesmo sem novas coletas, apenas com o estudo desses novos materiais. De qualquer maneira, os crocodilomorfos são o táxon de répteis mais diversificado no registro fóssil brasileiro conhecido atualmente. A maior parte destas descobertas têm-se concentrado nas Formações Adamantina e Marília do Grupo Bauru em Minas Gerais e São Paulo (Cretáceo Superior) e na Formação Solimões (Mioceno/Plioceno), no Acre, sendo esses os depósitos mais promissores para novas descobertas, pelas suas grandes extensões geográficas e pelas ricas paleocomunidades associadas (Fig. 3).

Apesar dos avanços nas descobertas, esse número de espécies ainda é incipiente para um país com depósitos Mesozóicos e Cenozóicos tão extensos e/ou importantes, como as bacias sedimentares do Paraná, do Acre, do Araripe e de Itaboraí, dentre outras que ainda podem fornecer fósseis de crocodilomorfos. Felizmente o número de pessoas com este interesse vêm crescendo, havendo pesquisadores dedicados aos crocodilomorfos fósseis no Rio de Janeiro (Museu Nacional, MCT-DNPM e UFRJ), no Acre (UFAC), em São Paulo

(Universidade Estadual Paulista, campus Rio Claro, Presidente Prudente e São José do Rio Preto), e no Rio Grande do Sul (Universidade Federal do Rio Grande do Sul e Pontifícia Universidade Católica).

## 5. O GRUPO BAURU: GEOLOGIA E IDADE

### Generalidades

O Grupo Bauru (*sensu* Soares *et al.*, 1980) representa a sedimentação cretácica da Bacia do Paraná, sendo o maior conjunto de rochas continentais desta idade da América do Sul. Ocupa grande parte do planalto ocidental do estado de São Paulo, bem como o noroeste do Paraná, oeste do Mato Grosso do Sul, sul de Goiás, triângulo mineiro e o leste paraguaio (Fig. 4). Estende-se por uma área de mais de 350.000 Km<sup>2</sup>, com uma espessura de cerca de 300 metros, sendo limitado pelo Arco da Canastra ao norte e pelo Arco de Ponta Grossa ao sul (Dias-Brito *et al.*, 2001). Quanto ao seu conteúdo geológico, o Grupo Bauru representa um pacote sedimentar continental que superpõe-se, na maior parte de sua extensão, em discordância aos basaltos neocomianos (pré-aptianos) da formação Serra Geral, sendo por isso também conhecido genericamente como Sequência Suprabasáltica Neocretácea (Fernandes, 1998). Predominam nesse conjunto rochas siliciclásticas continentais como arenitos, siltitos e argilitos/folhelhos, exibindo calcretização em certos níveis, que se acumularam em contextos ambientais que variam de eólicos, aluviais, fluviais a lacustres (Soares *et al.*, 1980; Fernandes, 1998).

### Litoestratigrafia

Esse conjunto de rochas cretácicas foi inicialmente designado como "Grés de Bauru" ou Arenito Bauru (Gonzaga Campos, 1905), mas a denominação de sua categoria formal modificou-se posteriormente em diversos trabalhos que atribuíram-lhe o *status* de Formação (Washburne, 1930; Price, 1950; Mezzalana, 1974), Série (Freitas, 1955) ou Grupo (Barbosa *et al.*, 1970). Esses trabalhos geralmente tratam de temas específicos como sedimentologia, paleontologia, estudos regionais ou um enfoque na distribuição vertical das litologias, e restringiram-se, em sua maioria, ao estado de São Paulo. Petri & Fúlfaro (1983)

preferem utilizar o termo sub-bacia do alto Paraná para os pacotes litológicos do Bauru. Devido à não ocorrência das unidades litológicas ao longo de toda a bacia de deposição e às complexas relações de contato, sem horizontes lito ou bioestratigráficos bem-definidos (devido à sua natureza continental), as propostas de arranjo estratigráfico não resistiam aos testes de campo mais amplos. Uma melhor estabilidade na classificação foi alcançada por Soares *et al.* (1980), após o mapeamento da região com o mais completo registro do Cretáceo Superior do estado de São Paulo, o Sudoeste, e por Barcelos (1984), que estende a área de ocorrência dos pacotes Bauru para outros estados. Estes trabalhos, amplamente seguidos até hoje devido à sua operacionalidade, formalizam os pacotes Bauru na categoria de Grupo. Com os trabalhos de Fernandes (1992, 1998) e Fernandes & Coimbra (1996), muitos autores passaram a utilizar o termo Bacia Bauru para esse conjunto de rochas, considerando-o uma bacia legítima. Para tal asserção, argumentam que o vulcanismo gerador da Fm. Serra geral, derivado do tectonismo que iniciou a abertura do Oceano Atlântico Sul, marcou o fim dos eventos de sedimentação generalizada na bacia do Paraná. A sedimentação posterior deu-se em nova depressão criada por subsidência termo-mecânica, formando a Bacia Bauru.

Divisões da gigantesca e complexa Bacia do Paraná em bacias menores já eram esperadas após o refinamento e acúmulo dos dados (Arai, 2002). Porém, ter a condição de bacia como pressuposto para o discurso acerca da estratigrafia do Bauru é também uma maneira de contornar o problema da dificuldade de correlação entre diversas unidades litológicas aparentemente semelhantes e de ampla distribuição geográfica. Para tais unidades serem consideradas de um mesmo Grupo, devem ser relacionadas aos mesmos episódios de sedimentação (Petri *et al.*, 1986a; 1986b) e tais correlações em âmbito regional ainda são cercadas de dúvidas. Assim, considerar estas unidades litológicas como parte de uma mesma bacia sedimentar (desde que se tenha elementos para isso, o que é o

caso do Bauru, sendo por isso uma proposta plausível) é uma maneira de contornar a questão conceitual da definição formal de Grupo. Entretanto, isto se dá apenas num primeiro momento, pois as subdivisões da proposta Bacia Bauru em seus respectivos grupos também enfrenta o mesmo problema da correlação estável entre suas unidades (Fernandes, 1992; 1998).

Soares *et al.* (1980) dividem o Grupo Bauru em quatro formações em São Paulo: Caiuá, Santo Anastácio, Adamantina (de onde provém o holótipo de *Stratiotosuchus maxhechti*) e Marília (Fig. 5). Souza (1984) acrescentou a Formação Uberaba, que está interdigitada à Formação Marília em sua porção superior e com a Formação Adamantina a noroeste de Uberlândia, ocorrendo apenas em Minas Gerais, na região do Triângulo Mineiro. No Mato Grosso do Sul e em Goiás são reconhecidas extensões da fácies São José do Rio Preto da Formação Adamantina, do Membro Echaporã da Formação Marília, além das Formações Caiuá e Santo Anastácio (Barcelos, 1984). Pacotes areníticos fossilíferos semelhantes aos da Formação Marília ocorrentes em Mato Grosso (formações Cambambe, Cachoeira do Bom Jardim e Quilombinho) têm sido tentativamente alocados no Grupo Bauru (Franco-Rosas, 2001). Pacotes areníticos ausentes ou pouco representados em São Paulo foram reconhecidos também no Paraná (Formações Goio-Erê e Rio-Paraná de Fernandes & Coimbra, 1994). Devido a essas unidades possuírem um escasso conteúdo fossilífero (Paraná) ou um conhecimento ainda incipiente de suas relações com os demais pacotes (Mato Grosso), não serão detalhadas aqui.

Litologicamente, a Formação Caiuá constitui-se de arenitos de granulação fina a média com estratificações cruzadas de grande porte e paleossolos em sua base. A Formação Santo Anastácio, sobreposta, é constituída por arenitos muito finos a médios, com estratificações cruzadas e raras intercalações lamíticas. Estes pacotes correspondem a depósitos eólicos e são rearranjados na concepção de Fernandes & Coimbra (1996) para o

Bauru (Bacia Bauru) como Grupo Caiuá, subdividido em Formação Santo Anastácio, Rio Paraná e Goio-Erê (esta reconhecida apenas no estado do Paraná). Por sua vez, a Formação Adamantina é formada por bancos de arenitos finos a muito finos, com estratificações cruzadas, cujas espessuras variam de 2 a 20 metros, em alternância a bancos de lamitos, siltitos e arenitos lamíticos castanho-avermelhados ou cinza-castanhos, maciços ou com acamamentos grosseiros (Soares *et al.*, 1980). Apresenta consideráveis variações faciológicas, mas expressa quase sempre um conjunto de arenitos avermelhados (oxidados). Suas fácies pelíticas dispõem-se em camadas maciças ou em acamamentos plano-paralelos incipientes, com freqüentes gretas de ressecamento e marcas de onda (Soares *et al.*, 1980; Fernandes, 1998). A Formação Marília é composta por arenitos quartzosos grosseiros e conglomeráticos, dispostos em estratos maciços (às vezes com acamamento subparalelo incipiente e estratificação cruzada de médio porte) com freqüente cimentação e concreções carbonáticas (calcretes), além de lamitos avermelhados (Soares *et al.*, 1980; Fernandes, 1998). A Formação Uberaba é constituída por arenitos com cimento calcífero e/ou matriz argilosa verde, com intercalações de siltitos, argilitos, conglomerado arenoso e vulcanoclástico (Souza, 1984; Fernandes, 1998). Estas últimas três formações correspondem a ambientes deposicionais fluviais e de leques aluviais e são agrupadas, juntamente com os Analcimitos Taiúva (rochas efusivas alcalinas intercaladas na Formação Adamantina) por Fernandes e Coimbra (1996) como Grupo Bauru, no que seria a porção superior da proposta Bacia Bauru. Ainda nesta proposta estas formações foram rearranjadas posteriormente nas formações Vale do Rio do Peixe, Araçatuba, São José do Rio Preto, Presidente Prudente (que correspondem à Formação Adamantina de Soares *et al.*, 1980), Uberaba e Marília (Fernandes & Coimbra, 1998). As formações podem sobrepor-se diretamente aos basaltos da Formação Serra Geral ou ainda sobre o embasamento pré-cambriano (Soares *et al.*, 1980).

## A Formação Adamantina

Esta tem uma espessura máxima de cerca de 150 m (alcançada na faixa mais ocidental do estado de São Paulo; Dias-Brito *et al.*, 2001), sendo a unidade mais complexa e melhor representada geograficamente em todo o Grupo Bauru. Ocorre em contato gradacional com a sotoposta Formação Santo Anastácio, às vezes sobrepondo-se diretamente aos basaltos da Formação Serra Geral, em contato discordante erosivo. As principais fácies deposicionais desta formação, segundo Fernandes (1998), são: a de arenitos muito finos a finos, de boa seleção, com estratificação cruzada tabular de pequeno a médio porte a maciços, com estruturas de transporte de tração e cimentação em alguns pontos por carbonato de cálcio (fácies Vale do Rio do Peixe, de origem eólica); a de arenitos finos, conglomeráticos, de seleção moderada a má, com estratificação cruzada a tabular (fácies São José do Rio Preto, de canal fluvial); a de interacamamento de lamitos, siltitos e arenitos muito finos (fácies Araçatuba, de planície de inundação) e a de arenitos muito finos a finos, siltitos e lamitos com estratificação cruzada de pequeno porte, microestratificações cruzadas e plano-paralela a maciços, parcialmente cimentados por carbonato de cálcio (fácies Presidente Prudente, de alternância de feições de preenchimento de canal com feições de rompimento de diques marginais e espraiamento sobre planícies). Essas diferentes fácies deposicionais contemporâneas sugerem que a Formação Adamantina fora depositada em um sistema fluvial meandrante com lagos de duração efêmera. A presença de moldes de cristais salinos formados sob condições evaporíticas, além de minerais instáveis, indicam uma época de clima quente com períodos de semi-aridez ou secas prolongadas para os tempos Adamantina (Soares *et al.*, 1980; Fernandes & Coimbra, 1996), entretanto em menor grau que nas unidades sotopostas, onde o ambiente predominante era o desértico (Soares *et al.*, 1980).

A matriz sedimentar na qual encontrava-se engastado o holótipo de *Stratiotosuchus maxhechti* é composta por arenito fino, de coloração marrom clara, pontuado por pelotas de argila e sem conglomerados, provinda de um afloramento situado dentro do perímetro urbano da cidade de Irapuru, localizada no oeste de São Paulo. Nesta localidade afloram sedimentos finos pertencentes à fácies Araçatuba, e pacotes conglomeráticos. Considerando-se a litologia da matriz e o fato de o esqueleto pós-craniano de *Stratiotosuchus maxhechti* ter sido preservado articulado, provavelmente o afloramento de onde proveio este espécime esteja relacionado à fácies Araçatuba (a qual é considerada uma formação por alguns autores [Batezelli, 1998]).

### **Idade**

A primeira proposta mais precisa para a idade do pacote Bauru vem de Huene (1927, 1929), que descreveu saurópodes titanossauros e os relacionou a ocorrências patagônicas, sugerindo uma idade senoniana. Os trabalhos de Price (1945, 1950a, 1950b, 1951, 1953 e 1955) enriqueceram substancialmente os conhecimentos sobre vertebrados fósseis do Bauru e fortaleceram a idéia que os depósitos Bauru pertencem ao Cretáceo Superior. Assim também o fazem os trabalhos de Petri (1955) e Barbosa (1955), primeiras descrições de microfósseis do Bauru.

As datações para o Grupo Bauru são baseadas principalmente no conteúdo fossilífero das Formações Adamantina e Marília, visto que as formações Caiuá e Santo Anastácio (Grupo Caiuá *sensu* Fernandes e Coimbra, 1998) são pobres em fósseis (Leonardi, 1977, 1989). Mizusaky *et al.* (1998, *apud* Gobbo-Rodrigues, 2002) e autores precedentes estabeleceram uma idade de 130 Ma (Hauteriviano) para os derrames da Formação Serra Geral, sobre os quais os sedimentos do Bauru depositaram-se. O limite superior para o Bauru seria a Superfície Sul-Americana. Não há, até o momento, sugestão de rochas sedimentares mais recentes que o Maastrichtiano para o Bauru.

Desde meados da década de 50, muitos autores passaram a utilizar-se de microfósseis visando estabelecer idades mais precisas para o Grupo Bauru. Entretanto, apenas nos fins dos anos 80, com o uso mais generalizado do microscópio eletrônico de varredura, os microfósseis, e especialmente os ostrácodes, passaram a ser amplamente utilizados neste depósito como ferramentas de cronocorrelação (Gobbo-Rodrigues, 2002).

Dias-Brito *et al.* (1998) e Castro *et al.* (1999) consideram que a deposição do Bauru deu-se no intervalo Turoniano-Santoniano. Esses autores mencionam a presença de ostrácodes ornamentados e carófitas correlacionáveis ao intervalo Campaniano-Maastrichtiano. Porém, correlacionam formas não-ornamentadas a formas da Bacia do Congo e do Araripe, de idades albo-cenomanianas. No intuito de harmonizar dados contraditórios, os autores optaram pelo intervalo intermediário entre as idades detectadas pelas suas amostras do Bauru, ou seja, Turoniano-Santoniano.

Ao comparar as faunas das formações Adamantina e Marília com associações do Cretáceo Inferior de bacias brasileiras (Recôncavo, Sergipe-Alagoas, Araripe e Campos) e estrangeiras (Argentina, Congo, Gabão, França e Mongólia), Gobbo-Rodrigues *et al.* (1998, 1999a, 1999b, 2000 e 2002) identificaram correlações apenas entre o Grupo Bauru e a porção cretácica superior da bacia do Congo (três espécies em comum) e com a bacia de Neuquén (seis espécies em comum), apontando duas espécies comuns a esses três depósitos, além de algumas formas comuns às bacias de Campos e Santos, todas do final do Cretáceo, correlacionáveis apenas ao intervalo Campaniano-Maastrichtiano. A porção mais significativa dessa fauna é composta pelas famílias Limnocytheridae e Ilyocyprididae, que por serem muito ornamentados, permitem boas comparações (Gobbo-Rodrigues, 2002). A ausência no Bauru de formas típicas do Cretáceo Inferior, como Cypridae, Paracypridae e *Reconconvona* é um fator fortemente sugestivo de que a associação de ostrácodes do Grupo Bauru não pertence ao Cretáceo Inferior (Gobbo-Rodrigues, 2002). Além disso, a ausência

de famílias de carófitas dominantes no Cretáceo Inferior (Clavatoracea e Porocharacea) também indicam uma idade mais recente que o Santoniano para o Bauru (Grambast, 1974 *apud* Gobbo-Rodrigues, 2002).

## 6. TAFONOMIA

Uma vez que não há dados de campo do momento da coleta, pouco pode ser inferido a respeito da tafonomia do holótipo de *S. maxhechti*. Entretanto, várias características do crânio e pós-crânio (como posição dos ossos, grau de articulação e diagênese) permitem um esboço dos principais eventos tafonômicos sofridos pelo holótipo.

O espécime está muito bem preservado, não havendo distorção dos ossos e ocorrendo uma compactação restrita. Apresenta-se íntegro em vista dorsal e lateral esquerda, com sua porção direita posterior parcialmente preservada. A região ventral apresenta-se erodida, com as projeções ventrais da caixa craniana sendo rebaixadas ao plano do palato secundário. Os ossos foram permineralizados, apresentando coloração branca, uma característica comum ao vertebrados fósseis do Grupo Bauru (Bertini *et al*, 1993).

Todo o esqueleto foi recuperado (exceto parte da cauda), apresentado-se parcialmente articulado. Junto a este, foi coletado também dois fêmures incompletos extras (designados sob o número MCT 1714-R), que apresentam as mesmas características e dimensões dos fêmures do holótipo de *Stratiotosuchus maxhechti*, indicando pertencerem ao mesmo táxon. Entre os demais elementos do esqueleto, não há evidências de um outro indivíduo além desses fêmures

A região do basicrânio é a uma das porções do crânio mais tafonômicamente alteradas, mostrando: 1) uma grande quantidade de pequenas fraturas; 2) quebra da parede dos exoccipitais na região do forâmen posterior da artéria carótida (mais inferior), do forâmen vago (mais superior) e do forâmen hipoglosso (medial ao último), sendo que a maior parte desses danos foram causados no exoccipital direito; 3) um deslocamento do côndilo occipital em relação ao pilar ventral direito do exoccipital, que bordeia o forâmen magno; 4) um afundamento da borda dorsal deste forâmen, 5) uma forma elíptica e

dimensão reduzida do forâmen magno em relação aos demais crocodiliformes e 6) um deslocamento dorsal do pterigóide, o que ocasionou a fragmentação da região anterior dos laterosfenóides, do basisfenóide e do lado direito da lâmina dorsal do pterigóide em seus locais de contato com o pilar direito do pré-frontal e com o parasfenóide. Além disso, há um forte deslocamento dorsal para a direita das primeiras vértebras cervicais que acavalam-se entre si e avançam para região do basicrânio, pressionando-o (Fig. 6). Estas alterações mostram que com a compressão exercida durante o soterramento, as primeiras vértebras cervicais deslocaram-se para a direita sobre o basicrânio, danificando-o. A compressão do basicrânio, entretanto, não alterou sua forma e orientação geral (exceto para o forâmen magno; ver Discussão), sendo a quebra de algumas porções da superfície do exoccipital e do basioccipital os danos mais graves causados por este evento.

Um outro dano sofrido nesta região é a perda do jugal e ectopterigóide direito, toda a porção do quadrado direito ventral ao basicrânio e a margem do exoccipital em contato com este. O evento causador desta perda, entretanto, deu-se posteriormente àquele que causou a compressão citada acima, sendo inclusive pós-fossilização: muito provavelmente esta é a porção do crânio que estava aflorando antes da coleta e foi erodida. Tal evento causou também a perda de considerável porção dos pterigóides, palatinos e ectopterigóide esquerdo, a margem ventral do basisfenóide e basioccipital, e a maior parte da coroa dos dentes da arcada superior, todos erodidos aproximadamente à mesma altura (plano do palato secundário), além do fraturamento da mandíbula e perda de boa parte de seus elementos. Na superfície medial anterior dos nasais há uma quebra de contorno circular. Esta entretanto é um artefato produzido durante a coleta ou na preparação realizada logo após.

Análises histológicas de seção fina polida foram feitas na diáfise do fêmur incompleto esquerdo do um outro espécime de *Stratiotosuchus* (MCT 1714-R), seccionado

longitudinalmente 20 mm abaixo do quarto trocânter. Estas análises relevam um completo preenchimento das lacunas osteocíticas e dos canais primários e secundários por minerais, diagênese esta que causou pouco deslocamento de estruturas (Fig. 7), preservado as características histológicas e anatômicas.

## 7. SISTEMÁTICA

Crocodylomorpha Walker, 1970

Crocodyliformes Clark em Benton & Clark, 1988

Mesoeucrocodylia Whetstone e Whybrow, 1983

Baurusuchidae Price, 1945

*Striatosuchus* Campos, Suarez, Riff & Kellner, 2001

**Diagnose-** Baurusuchidae com as seguintes autapomorfias: desenvolvido flanco lateral no jugal; marcada depressão na superfície posterodorsal do frontal e margens laterais das maxilas infladas (vide Campos *et al.*, 2001).

**Espécie-tipo-** *Striatosuchus maxhechti* Campos, Suarez, Riff & Kellner, 2001.

**Etimologia-** Composta da palavra grega *stratiótes* (στρατιοτες), significando gladiador; e *soûchus*, o termo egípcio para crocodilo. O termo é masculino em gênero.

*Striatosuchus maxhechti* Campos, Suarez, Riff & Kellner, 2001

**Diagnose-** a mesma para o gênero por monotipia.

**Etimologia-** homenagem a Max H. Hecht, que forneceu grandes contribuições ao estudo da paleontologia de vertebrados, especialmente ao estudo dos crocodilomorfos.

**Holótipo-** DGM-1477-R. Esqueleto quase completo, com crânio, mandíbula parcialmente preservada, grande parte da coluna vertebral (exceto parte da cauda) e membros, depositado no Museu de Ciências da Terra do Departamento Nacional de Produção Mineral (MCT-DNPM), Rio de Janeiro.

**Localidade tipo-** afloramento no perímetro urbano de Irapuru (21<sup>o</sup>34' S; 51<sup>o</sup>21' O), Estado de São Paulo, Brasil.

**Coletor-** Prof. José Martins Suarez.

## 8. DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA E COMPARAÇÕES

### ASPECTO GERAL

O crânio de *Stratiotosuchus maxhechti* destaca-se pela robustez de sua construção, pela compressão lateral sofrida principalmente pelo rostro e pela dentição, além da pesada ornamentação dos ossos dérmicos. À vista dorsal, seu rostro é estreito (Figs. 8-10), com uma leve constrição na porção posterior das maxilas. Esta constrição é um produto do abaulamento (expansão lateral) da parede das maxilas em sua porção anterior, produzido pelo acomodamento das bases dos terceiros grandes dentes maxilares. Ainda em vista dorsal, entre as maxilas e as pré-maxilas, há uma considerável constrição devido à presença de um amplo sulco nas laterais do crânio, na região de sutura entre esse dois ossos, onde aloja-se o maior dente mandibular quando em oclusão. As margens labiais das maxilas são fracamente festonadas, não apresentando o festonamento típicos dos crânios de *Eusuchia* (Figs. 11-13). Ventralmente *S. maxhechti* destaca-se pela concavidade do seu palato, tanto na pré-maxila quanto na maxila (Figs. 14-16).

A porção rostral do crânio é bastante alta, comprimida lateralmente (Figs. 11-13), mas não tanto quanto em outras espécies de crocodylomorfos de crânios altos, como *Baurusuchus pachecoi* e *Sebecus icaeorhinus* (Figs. 17-19). Devido a essa feição, o teto craniano é contínuo à margem dorsal do rostro, sem o marcado declive presente entre a porção anterior e posterior do crânio típico das espécies viventes, de crânios comprimidos dorso-ventralmente. Também é moderadamente longa, sendo a proporção rostro/comprimento do crânio aproximadamente 0,64. Como comprimento do crânio considera-se aqui a distância côndilo occipital-ápice do rostro e como rostro toda a porção do crânio anterior às órbitas (Tabela 2). A proporção comprimento do rostro/comprimento total do crânio em *Baurusuchus pachecoi* é de 0,57 (obs. pes.), porém neste espécime falta

a porção da pré-maxila anterior à narina externa, sendo então este valor um pouco inferior à medida real.

Ao contrário da região rostral, a região da caixa craniana de *Stratiotosuchus maxhechti* é bastante expandida lateralmente, como nas espécies viventes (Figs. 8-10). Na região posterior, pode-se destacar que o côndilo occipital situa-se atrás do plano vertical dos processos paraoccipitais, com a placa do basioccipital apontando ventralmente (Figs. 14-16, 20-22).

A superfície dos ossos dérmicos são densamente ornamentados com cristas e sulcos irregulares e não apresenta as pequenas concavidades típicas da ornamentação dos ossos dérmicos em Eusuchia (Figs. 8, 11 e 14). No caso das pré-maxilas e maxilas, a ornamentação se mantém inclusive na superfície palatal (Fig. 14). Os limites entre os ossos são difíceis de serem delineados, visto que as suturas são densamente justapostas. Essas feições indicam que o espécime em questão representa um animal adulto (Iordansky, 1973). Em função disso, a descrição original de *Stratiotosuchus* (Campos *et al.*, 2001) apresenta algumas interpretações diferentes das apresentadas aqui, quanto à margem posterior das maxilas, o contorno lateral dos nasais, a extensão anterior dos jugais, a forma e dimensão do lacrimais e a forma e posição dos pré-frontais, além de não apontar a presença dos palpebrais anterior e posterior (Fig. 23).

Quanto ao seu porte, *Stratiotosuchus* atingia grandes dimensões quando comparado à maioria dos Crocodylomorpha (Tabela 2).

Tabela 2- Dimensões cranianas gerais do crânio de *Stratiotosuchus maxhecti* (em mm). As letras entre parêntese representam as linhas de medida, conforme mostrado nos esquemas de referência abaixo.

COMPRI- MENTO	Distância do côndilo occipital ao ápice do rostro (AB).	470
	Distância da margem posterior do teto craniano ao ápice do rostro (CD).	453
	Comprimento do rostro (EF, tomado do ápice da pré-maxila à margem	300
LARGURA	Anterior: distância entre as margens laterais das pré-maxilas à altura do terceiro dente pré-maxilar (GH).	107
	Posterior: distância estimada entre as margens laterais dos quadrados (IJ).	~286
	Distância entre as margens dorsais das órbitas (KL, tomada na sutura entre os palpebrais anterior e posterior)	133
	Largura do crânio à frente das órbitas (MN, tomada na sutura maxila-	75
	Mandíbula: espessura dentário + esplenial esquerdos tomada imediatamente atrás da sínfise mandibular	37
	Mandíbula: largura tomada à altura dos segundos dentes mandibulares	66
ALTURA	Anterior: distância entre a porção preservada do processo pré-narinal da pré-maxila e a margem do primeiro alvéolo pré-maxilar (OP).	~49
	Posterior: distância da margem dos côndilos mandibulares do quadrado	145
	Mandíbula: altura parcial do dentário medida junto ao penúltimo dente mandibular	60
ESQUEMAS DE REFERÊNCIA	<p>The figure contains three line drawings of the skull of <i>Stratiotosuchus maxhecti</i>. The top drawing is a lateral view showing the profile of the skull with measurement lines AB, CD, EF, GH, IJ, KL, MN, OP, and QR. The bottom-left drawing is a dorsal view showing the top of the skull with measurement lines KL and MN. The bottom-right drawing is a ventral view showing the bottom of the skull with measurement lines GH, IJ, and KL.</p>	

## PRINCIPAIS ABERTURAS CRANIANAS

As *narinas externas* são orientadas frontalmente e possuem uma forma ovalada, sendo divididas externamente pelo arco ósseo formado pela união do nasal ao processo pré-narinal da pré-maxila (Figs. 24-26). Internamente não há evidências de um septo nasal ósseo que divida a passagem nasal. A abertura anterior da passagem nasal é grande e também possui uma forma ovalada, sendo mais larga que alta, com 32 mm de largura e 18 mm de altura. As narinas externas são limitadas ventral e lateralmente pelas pré-maxilas e dorsalmente pelos nasais. A superfície desses ossos na passagem nasal é lisa, sem ornamentações.

O *forâmen incisivo* é ovalado, mais comprido que largo, possuindo 30 mm de comprimento e 12 mm de largura (Fig. 27). Sua margem anterior não alcança os alvéolos anteriores da pré-maxila. Sua margem posterior, entretanto situa-se na porção anterior do processo palatal da maxila, de modo que o forâmen incisivo interrompe a sutura palatal pré-maxila-maxila.

As *órbitas* são bem desenvolvidas, sendo mais longas que altas (64.6 x 32.7mm). Possuem forma retangular, em função da expansão lateral dos palpebrais anterior e posterior (Figs. 11-13). Além desses ossos a delimitam o jugal ventralmente, o lacrimal anteriormente, e posteriormente o processo descendente anterior do pós-orbital junto ao processo ascendente do jugal. As órbitas são posicionadas latero-frontalmente, de modo que *Stratiotosuchus* provavelmente possuía uma visão próximo à binocular (Fig. 28). Em seu canto posterior ventral causa uma reentrância no jugal. Sua forma é muito similar às órbitas de *Lomasuchus palpebrosus* (Gasparini *et al.*, 1991).

As *fenestras temporais superiores* são bem desenvolvidas, situando-se no plano horizontal do teto craniano. Possuem forma oval irregular e suas margens anteriores convergem medialmente, de modo que seu canto posterior aponta para a margem posterior

lateral do crânio (Figs. 8-10, 29). Medem 89 mm em seu maior eixo antero-posterior e 56 mm latero-medialmente. Situam-se proximamente entre si (16.3mm) devido à estreita superfície dorsal do parietal que as delimita antero-medialmente, medial e posteriormente. Além deste osso, as fenestras temporais (e o canal temporal) superiores são delimitadas pelo pós-orbital antero-lateralmente e pelo esquamosal postero-lateralmente. Restritos ao canal temporal, participam também o laterosfenóide medialmente e o quadrado posteriormente. Um abaulamento lateral das *cristae cranii parietalis* no canal temporal e curtas expansões mediais do pós-orbital e esquamosal formam uma curta plataforma que separa a abertura das fenestras temporais superiores do canal temporal, sendo estes contíguos apenas na margem anterior da fenestra, de modo que há uma fenestra e uma fossa temporal distintas. Na fenestra temporal superior e canal temporal insere-se a maior parte do *M. adductor mandibulae externus profundus* e parte do *M. adductor mandibulae externus medius* (Iordansky, 1964).

As *fenestras temporais inferiores* são limitadas anteriormente pelo processo descendente anterior do pós-orbital e pelo processo ascendente do jugal, ventralmente pelo jugal, posteriormente pelo quadradojugal e pelo processo descendente posterior do pós-orbital e dorsalmente pela lâmina descendente do pós-orbital. Orienta-se latero-dorsalmente e possui uma forma sub-triangular, sendo mais alta que longa (51.6x 37.6mm) e formando uma reentrância na margem ventral da lâmina do pós-orbital (Figs. 11-13, 30). A inclinação anteroventral do quadrado, tal qual ocorre nas formas viventes, é considerada a causa da redução da fenestra temporal inferior à forma de um triângulo dentre os Crocodylomorpha (Walker, 1990). De fato, tal fenestra em *Stratiotosuchus* possui uma forma grosseiramente triangular, mas não devido à inclinação do quadrado, e sim à presença da lâmina descendente do pós-orbital. A fenestra temporal inferior de *Stratiotosuchus* assemelha-se à de *Baurusuchus*, mas neste a margem dorsal a fenestra não é bem preservada. Nas formas

viventes, nesta fenestra insere-se o *M. adductor mandibulae externus superficialis*. Em *Stratiotosuchus* esta musculatura provavelmente estende-se dorsalmente (ver Pós-orbital).

O *recesso ótico externo* de *Stratiotosuchus* insere-se principalmente no quadrado, sendo coberto anteriormente pelo processo ótico deste osso, dorsalmente pela expansão lateral do esquamosal e posteriormente pela placa vertical descendente do esquamosal (Figs. 11-13, 30). Tal posição, assim como na maioria dos Crocodylomorpha, protege a membrana timpânica da ação do *M. depressor mandibulae* e de parte do *M. adductor mandibulae posterior* (Walker, 1972; 1990), assegurando também um aumento na sensibilidade auditiva, especialmente a altas frequências (Henson, 1974 *apud* Walker, 1990). O recesso ótico externo possui uma forma ovalada, inclinado anteriormente, com 35 mm de maior diâmetro vertical e 36 mm em seu maior diâmetro horizontal.

A região das *coanas internas* não foram preservadas, de modo que não é possível contemplá-las.

*Stratiotosuchus*, assim como *Baurusuchus* (Price, 1945), não possui uma *fenestra antorbital* (Figs. 11-13). Porém apresenta uma desenvolvida cavidade antorbital situada anteriormente à abertura do recesso caviconchal, medial ao lacrimal, dorsal à fenestra palatina e estendendo-se posteriormente até o topo dos pilares dos pré-frontais (que a isola das órbitas), sendo dividida parcialmente pela crista ventral dos nasais (Figs. 14-16, 31, 32). A cavidade antorbital é parcialmente isolada da fenestra palatina por um abaulamento medial do lacrimal e da porção posterior da maxila, não apresentando ornamentações, tais como estrias e sulcos. Isso indica que, em *Stratiotosuchus*, a cavidade antorbital provavelmente não é, como nas formas recentes, ocupada pelo *M. pterygoideus anterior* (Iordansky, 1964), o qual ocupa a porção caudolateral da cavidade antorbital (Witmer, 1997). Como mencionado acima, esta cavidade não externaliza-se por uma fenestra

antorbital. Esta porção do crânio não está preparada no holótipo de *Baurusuchus* e não é descrita por Colbert (1946) para *Sebecus*.

As *fenestras palatinas* (Iordansky, 1973) ou *sub-orbitais* (Witmer, 1997) são estreitas e longas antero-posteriormente (Figs. 14-16, 30, 31). São bordadas anteriormente pela maxila, medialmente pelo palatino e suposto vômer (ver abaixo) e lateralmente pela maxila e ectopterigóide. Uma vez que não são preservados o ectopterigóide direito e o processo descendente do ectopterigóide esquerdo, não é possível saber se o pterigóide participa do bordamento dessas fenestras e qual sua exata extensão posterior. São forradas dorsalmente pela extensão medial do processo posterior da maxila parcialmente pelo abaulamento medial do lacrimal. O *M. pterygoideus anterior* passa por esta fenestra para alcançar o angular (Iordansky, 1964) e sua forma estreita em *Stratiotosuchus* sugere que tal músculo não atingia grande desenvolvimento neste táxon.

Pouco abaixo da margem posterior do teto craniano, no contato esquamosal-supraoccipital, há uma pequena *fenestra pós-temporal*, orientada posterodorsalmente (Figs. 11-13, 33). Nas formas viventes, esta fenestra é preenchida por cartilagem (Iordansky, 1973), sendo atravessada pela *vena capitis dorsalis*, que drena a região occipital (Walker, 1990).

Na parede posterior dorsal do canal temporal encontra-se o *forâmen temporal anterior* (Walker, 1990), situado sobre o esquamosal, próximo ao seu contato com parietal (Fig. 29). Este forâmen abre-se medialmente num sulco raso e estreito, em forma de fenda, que por sua vez abre-se dorsalmente, tendo seu maior eixo orientado latero-medialmente (10x 4.7mm). A partir deste forâmen o canal temporal ruma posteriormente até a fenestra pós-temporal.

Na superfície occipital, entre a margem ventral do processo paraoccipital e o quadrado, medial ao contato ventral desse processo com o esquamosal, têm-se a abertura

posterior da *passagem crânio-quadrado* (Figs. 14-16). Esta possui uma forma de fenda estreita, cujo maior eixo orienta-se latero-medialmente (16.6 x 2.2mm) e abre-se ventralmente, sendo coberta posteriormente por uma espessa e curta lâmina ventral do processo paraoccipital, tal como na maioria dos Mesoeucrocodylia (Ortega *et al.*, 2000: caracter 76 de sua matriz). Nas formas viventes, esta passagem conduz o ramo hiomandibular do nervo VII (Facial), a artéria temporo-orbital e a via cefálica lateral (Walker, 1990; Iordansky, 1973), além de ser um marco entre o processo paraoccipital do opistótico e o exoccipital, freqüentemente fundidos (Romer, 1956).

O *forâmen magno* abre-se caudalmente, sendo bordeado ventralmente pelo basioccipital, dorsalmente pelos processos paraoccipitais e pelos exoccipitais lateralmente (Figs. 20-22). Encontra-se ligeiramente comprimido dorso-ventralmente (ver Tafonomia), possuindo 19.3 mm de largura e 10 mm de altura.

## OSSOS CRANIANOS

### Pré-Maxila

As pré-maxilas estão quase inteiramente preservadas e não apresentam deformações. Cada pré-maxila caracteriza-se por ser um elemento grande (150 mm de comprimento), que representa 50% do comprimento total do rostró (Figs. 8-13). A porção narinal da pré-maxila é curta e baixa. Apresenta, em sua porção anterior medial, um processo dorsal pré-narinal (*sensu* Price, 1959) que contribui para o arco ósseo que divide as narinas externas (Figs. 24-26). Apesar de faltar a este processo sua porção mais distal, que contata os nasais, pode-se notar que este é robusto e baixo. Abaixo da base do processo pré-narinal em sua face frontal há dois forâmens, em cada pré-maxila, dispostos diagonalmente, formando um V que aponta para a sutura entre aqueles ossos (Fig. 24). Na

face dorsal da porção narinal da pré-maxila há outro forâmen que bordeia a base interna do processo pré-narinal (Fig. 26).

Nas porções latero-frontais das pré-maxilas há duas fossas nasais, laterais à abertura anterior da passagem nasal (Figs. 24 e 25). Estas fossas nasais constituem-se de duas depressões rasas de forma ovalada, cuja função é de difícil dedução pela ausência de uma feição homóloga reconhecida nos crocódilomorfos vivos. Acima dessas fossas, na parede pré-maxilar da passagem nasal, externaliza-se um sulco que direciona-se medialmente e continua caudalmente através da passagem nasal, entre os ossos nasais e maxilares e pré-maxilares.

A parede lateral da pré-maxila é ampla, afastando consideravelmente a maxila das narinas externas. O processo ascendente é longo, inserindo-se em cunha entre a maxila e o nasal até a altura do 3º dente maxilar. No bordo dentário, a sutura entre a pré-maxila e maxila situa-se no meio de um grande sulco que acomoda o maior dente caniniforme (Figs. 11-13). Acima deste sulco, em sua porção anterior, há um pequeno tabique da parede lateral da pré-maxila que o encobre. O contato lateral com as maxilas é caudo-dorsalmente orientado e sutural (isto é, a pré-maxila não se superpõe à maxila), enquanto o contato dorsal com os nasais é praticamente retilíneo. Na região palatal, a sutura pré-maxilar-maxilar é curvilínea e é interrompida pelo forâmen incisivo (Fig. 26). A pré-maxila porta três dentes, sendo o terceiro o maior. Na base de cada alvéolo há um pequeno forâmen e os primeiros e segundos dentes são mais espaçados devido à uma fossa profunda entre eles onde aloca-se os primeiros dentes mandibulares quando em oclusão (havendo inclusive um fragmento do primeiro dente mandibular esquerdo preservado nesta fossa oclusiva). Não há perfurações causadas pelos dentes mandibulares anteriores na pré-maxila.

## Maxila

As maxilas estão bem preservadas, mas falta-lhes um fragmento da porção anterior do bordo dentário esquerdo e um fragmento da margem posterior do lado direito. Possuem uma forma trapezoidal em vista lateral e posicionam-se verticalmente. Formam a maior parte da porção lateral do rosto, possuindo 192 mm de comprimento e 87 mm de altura, esta última mantendo-se ao longo de toda a linha dorsal (Figs. 8-10).

Lateralmente cada maxila contata a pré-maxila na porção posterior do sulco que acomoda o maior dente mandibular quando em oclusão. A porção posterior da maxila contata amplamente a margem anterior do lacrimal e a margem anterior e dorso-anterior do jugal, este numa sutura flexionada, de modo que *Stratiotosuchus* não possui uma fenestra antorbital. Há um pequeno processo posterior na maxila que se ajusta em cunha entre o lacrimal e o jugal (Fig. 34).

A parede lateral anterior da maxila é bastante intumescida à altura do 3º dente maxilar, o maior da arcada superior, cuja raiz alcança o nasal. Esta feição contribui para que o rosto de *Stratiotosuchus* seja mais largo que o rosto de *Baurusuchus*. Este intumescimento é acentuado pela presença de duas reentrâncias na parede lateral posterior da maxila, acima do processo anterior do jugal, que fazem desta porção um pouco convexa em relação ao plano lateral da maxila.

Dorsalmente, a maxila contata o processo nasal da pré-maxila e o nasal numa sutura retilínea com cada um desses ossos. Na região de contato entre esses ossos, a margem dorsal anterior da maxila inclina-se ventral e lateralmente num ângulo de cerca de 15°. Na margem dorsal posterior, a maxila contata pontualmente a margem externa do pré-frontal (Fig. 34).

O processo palatal da maxila é plano e tão ornamentado quanto a superfície externa, enrugado com sulcos e cristas. Cada maxila possui cinco dentes que diferem entre si

principalmente em relação ao tamanho, mas também no grau de compressão lateral (Figs. 14, 15; ver Dentição). A partir do segundo alvéolo, o bordo dentário da maxila não apresenta o festonamento típico da maioria dos Crocodyliformes, sendo retilíneo. As margens alveolares internas possuem paredes mais onduladas que a parede maxilar externa. A base de cada alvéolo e de cada parede interalveolar porta uma fosseta pouco profunda (“pit”), que acomodam o ápice dos dentes mandibulares correspondentes em oclusão (Fig. 35). Essas fossetas oclusivas situam-se medialmente aos alvéolos, não havendo interdigitação fosseta-alvéolo. A última dessas fossetas, situada medialmente ao 5º dente maxilar, é bem maior e de contorno circular, como em *Baurusuchus* (Riff & Kellner, 2001). As demais fossetas tem forma de fenda e estendem uma ranhura pela parede dos alvéolos. Apenas o primeiro dente maxilar posiciona-se fora da norma do bordo dentário (ver Dentição).

A margem anterior do processo palatal da maxila forma um “W”, em função da sutura sinuosa com a pré-maxila e da extensão do forâmen incisivo até a maxila. Atrás deste forâmen há uma pequena abertura em fenda, direcionada para frente, posicionada sobre a sutura entre as maxilas e que atunela-se na altura da margem anterior do bordo dentário (Fig. 16). Esta provavelmente é uma abertura anterior do recesso pós-vestibular da maxila (*sensu* Witmer, 1997).

Posteriormente, o processo palatal das maxilas articula-se com os palatinos numa sutura em “U”, com as maxilas adentrando-se levemente entre os palatinos (Figs. 15, 16). A maxila forma, de modo exclusivo, a margem anterior da fenestra palatina externa. O contato com o ectopterigóide dá-se numa sutura em “V”, com o ectopterigóide adentrando a maxila em cunha. Este contato está situado bem atrás do último dente maxilar, medialmente ao contato maxila-jugal, de modo que o ectopterigóide não alcança o bordo dentário, como na maioria dos Crocodylomorpha. No bordo dentário, entre a sutura maxila-ectopterigóide

e o último dente maxilar, há uma superfície plana e baixa, sem alvéolos, cuja parede lateral externa é baixa e não apresenta ondulações. Entre esta superfície e a porção posterior do processo palatal da maxila há uma calha rasa, contínua ao bordo interno do último alvéolo maxilar (Fig. 36).

A maxila forma a parede lateral anterior da fenestra palatina, estendendo-se até o contato interno com o lacrimal. Este processo estende-se medialmente na metade anterior da fenestra palatina, encontrando-se com a margem lateral do palatino e isolando parcialmente a fenestra palatina da cavidade antorbital (Fig. 32). Nesta extensão medial, uma série de sulcos direcionados longitudinalmente formam, tal qual nas formas viventes, a principal área de inserção do *M. pterygoideus anterior* (Iordansky, 1964).

Através de uma porção anterior da superfície palatal erodida, pode-se perceber que a maxila de *Stratiotosuchus* é um osso denso. O seio caviconchal nesta espécie é mais profundo e aparentemente é reduzido a um canal estreito. Esta feição é decorrente da condição alta e estreita do rosto, ocorrendo também em *Sebecus icaeorhinus* (Colbert, 1946) e *Baurusuchus* (obs. pes.).

## Nasal

Os ossos nasais são longos e com largura bastante variável longitudinalmente. Estende-se da altura da margem anterior das órbitas até o processo pré-narinal da pré-maxila, no ápice distal do rosto (num total de 266 mm de comprimento), não sendo preservado, porém, sua porção do arco ósseo que bordeia dorsalmente as narinas externas (Figs. 8-10, 26). Anteriormente os nasais arqueiam-se ventralmente sobre as narinas externas, direcionando-se à sua superfície de contato no processo pré-narinal das pré-maxilas, junto com o qual forma um arco ósseo dorsal às narinas externa. Não há vestígios que este arco forme um septo internarinal. A partir da borda posterior dorsal das narinas

externas, os nasais estende-se posteriormente de maneira retilínea. Sua superfície dorsal é pesadamente ornamentada, enquanto que sua superfície ventral é lisa.

A porção pré-maxilar do nasal, estendendo-se das narinas externas até o seu contato lateral com as maxilas, é a mais estreita, alargando-se gradativamente caudalmente (variando de 25 a 30 mm), mantendo com as pré-maxilas um contato lateral retilíneo. A partir de seu contato anterior com as maxilas, os nasais alargam-se abruptamente (43 mm) e continuam a alargar-se gradual e caudalmente, mantendo com as maxilas um contato lateral também retilíneo. Alcançam sua máxima largura à frente dos pré-frontais (60 mm), onde emitem um processo postero-lateral que acunha-se entre o pré-frontal e a maxila, o qual restringe o contato lateral entre estes últimos a apenas pontual (Fig. 34). O ápice posterior destes processos distam-se entre si transversalmente em 73 mm. Posteriormente ao ápice anterior dos pré-frontais, os nasais estreitam-se abruptamente (36 mm), situando-se entre aqueles ossos e contatando posteriormente o frontal numa sutura em "V", com este osso acunhando-se entre os processos posteriores dos nasais. Tal morfologia é superficialmente similar à que ocorre em outros Crocodylomorpha, como em *Sphenosuchus acutus* (Walker, 1990) e *Lomasuchus palpebrosus* (Gasparini et al., 1991). Entretanto, um nasal com contornos elaborados similar ao de *Stratiosuchus* não ocorre em nenhuma outra forma conhecida disponível na literatura. *Baurusuchus* não preserva a porção medial e distal do nasal, mas sua porção anterior é similar à de *Stratiosuchus*.

### **Lacrima**

Os lacrimais de *Stratiosuchus* são ossos grosseiramente quadrangulares em vista lateral e que formam a margem anterior das órbitas, orientando-se verticalmente (Figs. 11-13). Contatam amplamente a maxila anterior e medialmente, ventralmente o jugal e o pequeno processo posterior da maxila e, dorsal e medialmente, o pré-frontal (Fig. 34). Medialmente contata dorsalmente também o nasal. Não se estendem anteriormente além

dos pré-frontais, ao contrário da maioria dos Crocodylomorpha, como *Sphenosuchus* (Walker, 1990), *Protosuchus haughtoni* (Gow, 2000), *Araripesuchus* (Price, 1959; Ortega *et al.*, 2000), *Sebecus icaeorhinus* (Colbert, 1946) e a maioria dos Eusuchia (Brochu, 1999), mas de modo similar a *Baurusuchus pachecoi* (obs. pes.) Sua superfície lateral é pesadamente ornamentada e côncava. Dorso-lateralmente, esta concavidade produz um sulco amplo que conduz posteriormente à abertura anterior do duto naso-lacrimal. Este abre-se posteriormente próximo ao contato com o pré-frontal (Fig. 37) e conecta as órbitas à cavidade nasal (Iordansky, 1973). A abertura do canal naso-lacrimal direito é maior que o esquerdo, havendo naquele, inclusive, uma crista oblíqua na superfície lateral do lacrimal que bordeia a abertura lateralmente. Esta crista não se desenvolve no lacrimal esquerdo.

### **Pré-frontal**

Em vista dorsal, o pré-frontal estende-se anteriormente além do lacrimal, possuindo um processo anterior que penetra a margem lateral do nasal e contata pontualmente o canto posterior superior da maxila (Figs. 8-10). Não é possível definir precisamente a extensão posterior de sua superfície dorsal, uma vez que a porção supra-orbital do pré-frontal trata-se do osso palpebral anterior fundido à esse, de modo que o pré-frontal provavelmente não forma a margem dorsal das órbitas, seu contato lateral com o lacrimal é apenas pontual e sua extensão antero-posterior aparente em vista dorsal reduz-se à aproximadamente a metade. Anteriormente o frontal e os nasais isolam os pré-frontais entre si. Em vista ventral, a sutura entre o pré-frontal e o palpebral anterior permanece visível (Fig. 38; ver Palpebral). O processo ventral maxilar do pré-frontal sobrepõe-se à margem posterior da maxila e à margem anterior do jugal, bordeando assim a porção caudal da fenestra palatina interna (Figs. 14-16, 32).

O pilar do pré-frontal é baixo, projetando-se sobre a face ventral do processo anterior do frontal a partir da porção posterior da margem ventral medial do corpo do pré-

frontal (Fig. 38). Há um mínimo contato entre os pilares, através de suas margens internas. A faceta vertical de cada pilar é larga medio-lateralmente e apontam divergentemente entre si. Posteriormente, cada pilar projeta um pequeno processo abaulado que não se contatam. Dorsalmente, os pilares contatam em cunha os pterigóides aproximadamente na metade longitudinal destes. Devido ao estado de preservação da porção posterior do palato de *Stratiotosuchus*, não é possível inferir com certeza se os palatinos contatam os pilares dos pré-frontais, mas como estes situam-se muito atrás do ápice do processo palatino dos pterigóides, é provável que não haja tal contato. Tais processos sustentam o trato olfatório, que corre sob os frontais (Iordansky, 1973).

### Palpebrais

A presença de palpebrais (ou supra-orbitais; Price, 1959; Gasparini *et al.*, 1991) é largamente distribuída entre o Crocodylomorpha, podendo haver uma ou duas peças. Nas formas viventes este osso apresenta-se como uma pequena placa na margem dorsal anterior das órbitas. No entanto, este não é um elemento do crânio propriamente dito, mas uma ossificação da derme acima dos olhos, sendo considerado, assim como em muitos Squamata, um ou mais osteodermas profundamente inseridos (Romer, 1956). Como tal, nas formas viventes e em algumas formas fósseis como *Mariliasuchus amarali* (Carvalho & Bertini, 1999) e *Sebecus icaeorhinus* (Colbert, 1946), este elemento é frouxamente aderido ao crânio. Pode-se ter também dois destes elementos, moderadamente aderidos ao crânio, mas afastados um do outro. (e.g. *Araripesuchus*) Em outras formas, entretanto, esta cobertura supra-orbital pode desenvolver-se de modo a formar uma sólida placa firmemente aderida aos ossos cranianos circundantes, tal como ocorre em *Stratiotosuchus* e em *Lomasuchus palpebrosus* (Gasparini *et al.* 1991). Em *Stratiotosuchus*, além de um elemento posterior, há um palpebral anterior parcialmente fundido ao pré-frontal, o que pode ser inferido em função da: 1) ocorrência de um palpebral anterior em *Baurusuchus*

*pachecoi* (obs. pes.) e em outras formas proximamente relacionadas, como *L. palpebrosus*;

2) uma enorme extensão aparente do pré-frontal em vista dorsal em *Stratiotosuchus*, diferente de *Baurusuchus* e outras formas próximas; 3) de uma peculiar sutura situada entre a superfície ventral do que seria a placa do pré-frontal e a base do pilar do próprio pré-frontal (Figs. 15, 16, 37); 4) de um espessamento da superfície dorsal do pré-frontal acima de sua contato com o lacrimal, ocorrendo simetricamente em ambos lados, que pode ter sido causado pela superposição de um palpebral anterior ao pré-frontal e 5) da maturidade avançada do indivíduo analisado, no qual alguns elementos do crânio encontra-se justapostos ou em adiantado estágio de fusão.

Em *Stratiotosuchus*, o palpebral posterior é perfeitamente distinguível e será descrito primeiro. Forma a margem dorsal posterior das órbitas, como uma placa óssea situada entre a margem posterior do elemento formado pela fusão do pré-frontal + palpebral anterior, a margem lateral posterior do frontal e a margem anterior do pós-orbital (Figs. 8-10). Os contatos deste osso com os ossos circundantes dá-se em sutura pouco interdigitada, exceto com o pós-orbital, ao qual o palpebral sobrepõe-se. Em vista dorsal, possui uma forma trapezoidal, sendo sua margem lateral externa mais extensa que a interna e suas margens anterior e posterior divergentes. A margem lateral externa arqueia-se sobre a órbita, mas sem formar uma concavidade ventral, como o pós-orbital, em função de seu forte espessamento. Sua superfície dorsal é fortemente ornamentada.

Ventralmente, o palpebral contata pouco o frontal, em função do prolongamento do processo medial do pós-orbital entre aqueles ossos (Fig. 37). Nesta superfície, a ornamentação reduz-se a um fino estriamento que parte de seu canto posterior lateral, havendo também um forte espessamento posterior de sua margem lateral que, junto com o pilar anterior do pós-orbital, forma um sulco raso. Como este osso não ocorre nas formas viventes, não é possível estimar com segurança se neste sulco insere-se algum músculo ou

corre algum vaso. Entretanto, é provável que sirva de local de inserção acessória de músculos próximos, como o *M. depressor auriculae inferior* ou o *M. adductor externus superficialis* (Iordansky, 1964). Não há forâmens distinguíveis.

O palpebral anterior é distinto do pré-frontal apenas ventralmente, onde sua sutura medial o contata, juntamente com o lacrimal. Posteriormente, contata a aleta lateral do frontal e o palpebral posterior, (Fig. 37). Sua margem lateral é tão ornamentada quanto à do palpebral posterior, mas é bem menos espessa e não porta sulcos. Ventralmente, há um fino estriamento contíguo ao do elemento posterior. Dorsalmente não é possível distinguí-lo do pré-frontal, mas um espessamento na superfície posterior deste indica onde provavelmente o palpebral anterior superpõe-se ao pré-frontal (Figs. 8-10).

## **Frontal**

Os frontais estão fundidos, não havendo qualquer sinal de sutura inter-frontal, como é típico para os Mesoeucrocodylia (Clark, 1994; Ortega *et al.*, 2000), com exceção de algumas formas dentre os Thalattosuchia, como nos gêneros *Pelagosaurus* e *Mystriosaurus* (Antunes, 1967). Nos Crocodylia viventes, os frontais fusionam-se antes mesmo da eclosão (Iordansky, 1973). Dorsalmente apresenta-se numa forma subtriangular, sendo mais largo que comprido (87 x 99 mm) e ocupando a maior parte da área do teto craniano acima das órbitas (Figs. 8-10). Seu processo anterior é triangular e robusto, acunhando-se entre os processos posteriores dos nasais e contatando largamente os pré-frontais. Em cada margem lateral projeta-se uma aleta que contata a margem posterior medial do pré-frontal, a margem medial do palpebral anterior e posterior e a margem anterior medial do pós-orbital. Posteriormente, contata a margem anterior do parietal numa sutura pouco interdigitada, em forma de "U" aberto, com o frontal acunhando-se no parietal imediatamente anterior às fenestras temporais superiores.

O frontal de *Stratiotosuchus* apresenta uma pronunciada depressão em sua superfície dorsal posterior, ausente nos demais Crocodylomorpha conhecidos. Esta não é um artefato tafonômico, dada a condição íntegra do osso, não apresentando estilhaçamento, nem dorsal, nem ventralmente. Essa feição também não parece ser de natureza patológica, visto que o frontal articula-se de maneira simétrica e coerente com os demais ossos do crânio, a menos que fosse causada por uma lesão ocorrida num estágio muito inicial do desenvolvimento. Assim, opta-se aqui por considerar tal feição uma característica do táxon. Em grande parte, é em função desta depressão no frontal que o espaço da região interorbital de *Stratiotosuchus* é muito baixo, com o frontal situado a menos de um centímetro acima do parasfenóide (Figs. 11-13), enquanto que este espaço nos Crocodylia viventes é amplo, com cerca de 4-5 cm entre aqueles ossos, apesar do maior achatamento dorso-ventral do crânio nestes últimos. O frontal não participa do bordeamento da fenestra temporal superior, sendo dela isolado pelo contato entre o parietal e os pós-orbitais.

A porção posterior ventral do frontal contata o laterosfenóide numa sutura interdigitada (Figs. 14-16). Ainda na face ventral, o processo anterior do frontal posiciona-se sob a porção mais posterior dos nasais, colocando-se acima dos pilares dos pré-frontais. Entre estes e os laterosfenóides, há um profundo sulco no frontal, bordeado pelas *cristae cranii frontales* (Iordansky, 1973), por onde corre o trato olfatório (Fig. 37).

## **Parietal**

Os parietais também fundem-se numa peça única em *Stratiotosuchus*, tal como ocorre com os frontais (Figs. 8-10). Esta característica é típica de todos os Crocodylomorpha conhecidos (Clark, 1994; Ortega *et al.*, 2000). Em vista dorsal, é fortemente constricto, possuindo forma de "X", de modo que sua superfície interfenestral é estreita, com as fenestras temporais superiores estando muito próximas uma da outra. Entre elas, um sulco sagital estreito, mas profundo, adorna o parietal em sua metade anterior. As

cristas dorsais que delimitam este sulco são intumescidas, rugosas e divergem entre si próximo às margens anteriores das fenestras temporais superiores, marcando o limite dorsal do *M. adductor mandibulae externus profundus* dentro das fenestras temporais superiores, como nas formas viventes (Iordansky, 1964). Tais cristas projetam-se lateralmente muito pouco, ao longo de suas margens laterais e posteriores, sobre as fenestras temporais superiores. Deste modo, a superfície dorsal das *cristae cranii parietales* (um de par cristas laterais descendentes do parietal que formam a parede medial das fenestras temporais superiores; Iordansky, 1973) mantém-se totalmente expostas. Estas cristas descendentes não apresentam ornamentação e são levemente arqueadas dorso-lateralmente.

Anteriormente, o parietal contata o frontal numa sutura côncava e os pós-orbitais. Com estes últimos, a sutura é curta dorsalmente e, na margem anterior interna das fenestras temporais superiores, possui um forte intumescimento (Fig. 29). Ao longo da parede interna das fenestras temporais superiores, o parietal contata ventralmente, numa sutura pouco interdigitada, os laterosfenóides e os quadrados. O contato com o quadrado é um pouco mais alto que com o laterosfenóide, de modo que a borda inferior das *cristae cranii parietales* é desnivelada em seu terço posterior. Posteriormente, tais cristas contatam os esquamosais numa sutura mais fortemente interdigitada. Sobre esta sutura, próximo à parede posterior das fenestras temporais superiores, há um pequeno sulco em forma de fenda, raso, adjacente ao forâmen temporal anterior do esquamosal. O contato dos braços posteriores do parietal com os esquamosais dá-se por uma sutura lisa e com o acunhamento desses ossos entre si (Fig. 29). O parietal não alcança a superfície occipital devido ao seu contato posterior, numa sutura interdigitada e levemente arqueada, com o enorme supraoccipital que adentra o parietal. Não há forâmens em sua superfície exposta.

## Pós-orbital

Os pós-orbitais são ossos robustos, arqueados medialmente (Figs. 8-10). Em vista dorsal, sua margem anterior medial contata a margem posterior do frontal numa sutura pouco interdigitada e, externamente, contata o palpebral posterior, com este sobrepondo-se amplamente sobre o pós-orbital. Posteriormente, o pós-orbital contata o esquamosal numa sutura fortemente interdigitada, sendo que, no contato lateral externo entre esses ossos, sua sutura é mais retilínea e lisa.

Em vista lateral, a superfície dorsal do pós-orbital expande-se medialmente, juntamente com a expansão lateral externa do esquamosal, arqueando-se sobre a região da fenestra temporal inferior. Ventralmente, adjacente à sutura com o parietal, o pós-orbital recebe a margem dorsal posterior externa do laterosfenóide e seu processo capitado dorsal (Figs. 14-16, 39). Este contato não é sutural, havendo uma depressão entre aqueles ossos, Nas formas viventes, esse espaço é preenchido por cartilagem (Iordansky, 1973). A robusta margem anterior do pós-orbital projeta-se posteriormente sobre as fenestras temporais superiores e cobre essa depressão. Essa expansão, assim como o restante da porção medial do pós-orbital, é muito fracamente enrugada, não sendo local de forte inserção muscular. Por outro lado, a porção medial posterior do pós-orbital, próximo ao contato com o esquamosal (onde expande-se uma quilha curta e robusta), é ornamentada com sulcos e cristas, ainda que em menor intensidade que na superfície dorsal do osso (Fig. 40). Esta quilha prolonga-se para o esquamosal e provavelmente, como nas formas viventes, é a área de inserção dorsal do *M. adductor mandibulae externus profundus* (Iordansky, 1964).

Do canto anterior externo do pós-orbital, situado abaixo do palpebral posterior, prolonga-se o processo descendente anterior do pós-orbital, ou *columnae postorbitales* (Kälin, 1933 *apud* Iordansky, 1973), largo latero-medialmente e inclinado medialmente. Esta estende-se até o processo ascendente do jugal e separa a órbita da fenestra temporal

inferior (Figs. 11-13, 30). Não estão preservados, em ambos lados, a porção do contato entre tais processos do jugal e do pós-orbital. Há também um processo descendente adicional, posterior. Esse segundo processo descendente estende-se posteroventralmente bordeando o quadradojugal até a incipiente *spina quadratojugalis* e forma a porção dorsal da margem posterior da fenestra temporal inferior. Medialmente, o processo descendente posterior contata o quadrado, sobrepondo-se parcialmente a este (Fig. 41). A superfície ornamentada interna da placa do pós-orbital, próxima ao contato com o esquamosal, recebe, ventralmente, o processo anterodorsal do quadrado (Fig. 40). Em vista lateral, o contato pós-orbital/quadrado é totalmente coberto pelo quadradojugal. Entre o processo descendente anterior e o posterior, o pós-orbital possui uma lâmina óssea descendente, também inclinada medialmente, que forma a margem superior da fenestra temporal inferior e a metade anterior da parede lateral externa da fenestra temporal superior (Fig. 30). A inclinação desta lâmina descendente forma uma concavidade profunda, dorsal à fenestra temporal inferior, coberta dorsalmente pela expansão lateral externa da superfície dorsal do pós-orbital e do esquamosal. Este espaço é separado do recesso ótico externo por uma grande crista formada pela sutura do quadradojugal com o quadrado. Na margem ventral da lâmina descendente, há uma reentrância em arco da fenestra temporal inferior. Tal estrutura, desenvolvida deste modo, ocorre apenas em *Baurusuchus pachecoi*, dentre os Crocodylomorpha (Price, 1945). Este espaço formado pelo pós-orbital provavelmente acomoda um grande feixe do *M. adductor mandibulae externus superficialis*. Nas formas viventes, parte deste músculo se insere na porção ventral do pós-orbital, passa pela fenestra temporal inferior e se insere na face dorsal do suprangular (Iordansky, 1964). Tal musculatura não poderia se originar na lamina descendente do pós-orbital, visto sua delgacidade. Porém, a face ventral da robusta placa dorsal arqueada do pós-orbital e sua margem externa apresentam uma superfície corrugada, onde tal musculatura se originaria e

ocuparia o espaço delimitado pela lâmina descendente do pós-orbital (Fig. 42). Ressalta-se que a área disponível para inserção dessa parte da musculatura adutora da mandíbula no crânio de *Stratiotosuchus* é bem mais desenvolvida que nas formas viventes.

Na margem anterior medial lisa do pós-orbital, que forma a parede lateral anterior da fenestra temporal superior, há um sulco longitudinal estreito (Fig. 40), topologicamente idêntico ao forâmen posterior da artéria supra-orbital das formas viventes (Walker, 1990). Entretanto, não é possível distinguir se tal sulco porta um forâmen. Este seria o único forâmen do pós-orbital, não havendo também os forâmens anteriores da referida artéria, estes localizados, nas formas viventes, no canto anterior do pós-orbital, logo acima do processo descendente anterior, sendo um voltado lateralmente e o outro frontalmente (Iordansky, 1973; obs. pes). Em *Stratiotosuchus*, neste ponto, há uma concavidade em forma de U deitado, com seu ápice apontando para a órbita, em continuidade com um pequeno sulco situado na margem lateral da superfície ventral da placa do pós-orbital (Fig. 42). Este sulco e concavidade estão na mesma posição dos forâmens anteriores da artéria supra-orbital das formas viventes. Porém, a lâmina descendente do pós-orbital isola este sulco da fenestra temporal superior, por onde passa tal artéria, de modo que é mais provável que este sulco e concavidade na margem anterior ventral do pós-orbital sirva de local de inserção do *M. depressor auriculae inferior*, o qual, nas formas viventes, insere-se no topo da coluna pós-orbital (Iordansky, 1964). Uma vez que em *Stratiotosuchus* as órbitas são situadas muito mais latero-frontalmente do que nas formas viventes, é possível que o percurso de sua artéria supra-orbital pelo pós-orbital seja diferente em relação à essas e atravesse a depressão entre o pós-orbital e o processo capitado do laterosfenóide.

## **Jugal**

O jugal é um osso grande e robusto, possuindo 186 mm de comprimento e estendendo-se significativamente (81 mm) à frente das órbitas, ultrapassando a margem

anterior do osso lacrimal (Figs. 12, 13), de modo similar apenas à *Baurusuchus* (Price, 1945). Anteriormente o jugal contata a maxila em sutura interdigitada, com a margem posterior inferior da maxila também sobrepondo-se ao jugal. Dorsalmente, o processo anterior contata o processo posterior da maxila (que acunha-se entre o jugal e o lacrimal) e o lacrimal, numa sutura pouco interdigitada (Fig. 32). Posteriormente, o jugal contata o quadradojugal numa sutura interdigitada. O processo ascendente do jugal contata o processo descendente anterior do pós-orbital, formando a barra pós-orbital (Fig. 30).

Apenas a base do processo ascendente está preservado no jugal esquerdo, com o jugal direito estando desarticulado, mas é possível observar que o processo ascendente estende-se da superfície lateral do jugal, e não da superfície medial, como ocorre nos *Neosuchia* (Ortega *et al.*, 1991). No jugal direito, desarticulado, pode-se observar que o processo ascendente articula-se com o processo descendente anterior do pós-orbital numa sutura oblíqua, com aquele inserindo-se anteriormente em relação a este (Fig. 43). Sua forma geral não se afasta muito do padrão crocodilomorfo, sendo um osso trirradial e possuindo dois processos bem definidas: um anterior, que estende-se de sua margem anterior até o seu processo ascendente e forma a margem inferior da órbita; e um posterior, a partir do seu processo ascendente até sua margem posterior, formando a arcada temporal inferior. O processo anterior é alto, de silhueta retangular, similar a uma placa, com sua metade inferior sendo fortemente flexionada laterodorsalmente, de modo que sua superfície lateral está orientada dorsalmente, formando uma plataforma. Esta porção flexionada do jugal possui uma ornamentação mais forte que e o restante do processo anterior e, em seu terço anterior, há um profundo sulco entre esta e a porção dorsal, lateralmente orientada, do processo anterior do jugal. Este sulco estende-se posteriormente até a metade do comprimento órbita, assim como o sulco triangular do jugal de *Baurusuchus* (Fig. 18).

A porção do jugal que forma a arcada inferior da órbita é inclinada medialmente, orientado-se laterodorsalmente. A margem dorsal do jugal é retilínea até pouco antes do seu processo ascendente, onde uma reentrância da órbita forma um forte desnível, com a margem dorsal do processo posterior (temporal) do jugal sendo mais baixa. Esta porção do jugal é mais delgada que a anterior, sua margem dorsal é levemente côncava e em sua superfície lateral, abaixo do processo ascendente, há um forte intumescimento longitudinal.

Ventralmente, o jugal contata largamente o ectopterigóide, que se acomoda em toda a superfície ventral transversalmente expandida de seu processo anterior (Fig. 43 b). Abaixo do processo ascendente há uma crista vertical que delimita a extensão caudal do ectopterigóide. Ainda ventralmente, há uma forte crista horizontal com uma fraca ornamentação estriada ao longo de toda a porção posterior do jugal.

### **Quadradojugal**

O quadradojugal em *S. maxhechti* destaca-se pela sua grande extensão dorsal, chegando a contatar, embora não em sutura, a superfície anterior ventral do esquamosal. Esta feição, porém, é disseminada dentre os Crocodylomorpha, não ocorrendo apenas nos Neosuchia (Ortega *et al.*, 2000: caráter 48 de sua matriz). O quadradojugal contata a margem posterior do jugal em uma sutura interdigitada, aproximadamente vertical, apenas levemente inclinada anteriormente. O mesmo se dá com a sutura com o quadrado, em função deste osso e do quadradojugal estarem em posição quase vertical em *Stratiotosuchus*, assim como em *Baurusuchus*. O quadradojugal de *Stratiotosuchus* inclina-se cerca de 75° antero-posteriormente. O contato quadradojugal/quadrado dá-se em sutura até a altura da margem inferior do recesso ótico externo do quadrado. Dorsal à este ponto o quadradojugal sobrepõe-se à superfície do quadrado (Fig. 30). A margem posterior ventral do quadradojugal não alcança os côndilos mandibulares do quadrado, bordeando a metade inferior da crista A de Iordansky (1964). Em sua superfície lateral, há um marcado

estriamento orientado obliquamente e direcionado à fenestra temporal inferior (Fig. 29). Tal ornamentação sugere que esta superfície serve de local de inserção acessório para o *M. adductor mandibulae externus superficialis*. Nas formas viventes este músculo atém-se às margens da fenestra temporal inferior e à superfície ventral do quadradojugal e quadrado (Iordansky, 1964), mas, uma vez que a margem dorsal (formada pelo pós-orbital) é demasiadamente delgada para suportar tal inserção muscular, é provável que tal musculatura tenha também a superfície lateral do quadradojugal como ponto de inserção. Ventralmente o quadradojugal possui uma leve crista margeando a sutura com o quadrado como ponto de inserção ventral do referido músculo (Fig. 41).

Em sua margem inferior, o quadradojugal emite um pequeno mas robusto processo inclinado posteriormente e que se aloja abaixo do quadrado. Aproximadamente à meia-altura da margem anterior do quadradojugal, há um pequeno processo que prolonga-se em direção à fenestra temporal inferior. Este processo corresponde à *spina quadratojugalis* pouco desenvolvida (Fig. 30), que não se projeta dentro da fenestra temporal inferior devido ao quadradojugal, a partir deste ponto, estar sobreposto ao processo descendente posterior do pós-orbital. O quadradojugal estreita-se dorsalmente, havendo uma forte constrição um pouco acima da *spina quadratojugalis* que distingue o osso em duas porções: uma placa ventral e um processo ascendente. A placa do quadradojugal, compondo cerca de dois terços do comprimento do osso, é orientada lateralmente e é fortemente ornamentada, especialmente em sua margem adjacente ao jugal, embora em menor grau que nos ossos anteriores. O processo ascendente, por sua vez, é orientado frontalmente e possui apenas uma suave ornamentação de fino estriamento. A diferença de orientação entre essas duas porções do quadradojugal dá-se em função de uma torção de cerca de  $60^{\circ}$  do processo ascendente em relação à placa.

## Quadrado

O quadrado esquerdo de *Stratiotosuchus* encontra-se bem preservado, havendo apenas uma rachadura em sua superfície lateral e medial, enquanto o direito foi seccionado longitudinalmente à altura do forâmen posterior da passagem crânio-quadrado (Figs. 11-16).

A diferença mais notável entre o quadrado de *Stratiotosuchus* e o dos demais Crocodyliformes é o grau de sua inclinação ventral. Nas formas viventes, por exemplo, o quadrado inclina-se de modo que seus côndilos mandibulares situam-se bem posteriormente além do nível do côndilo occipital e inclinam-se em cerca de  $45^{\circ}$  em relação ao plano do palato, tornando-se quase horizontal em *Gavialis gangeticus* (Iordansky, 1973). Em *Stratiotosuchus*, os côndilos mandibulares estendem-se posteriormente pouco além do nível do côndilo occipital e o quadrado inclina-se em cerca de  $70^{\circ}$  em relação ao mesmo plano (Fig. 30). Além disso o quadrado de *Stratiotosuchus* também é bem menos inclinado lateralmente em relação às formas viventes, o que está correlacionado à maior compressão dorso-ventral do crânio destas últimas. Um quadrado pouco inclinado anteroventralmente é a condição normal para formas com crânio alto dentre os Archosauria (Serenó, 1991; Romer, 1956), o que é seguido pelos Crocodylomorpha basais, como *Sphenosuchus* (Walker, 1990), exceto em *Hesperosuchus agilis* (Clark *et al.*, 2001). Entretanto, dentre os Crocodyliformes (incluído-se aí formas não-platirrostras, como *Protosuchus*, *Sebecus*, *Lomasuchus* e os "Notosuchia") apenas *Baurusuchus pachecoi* (Figs. 17 e 18) possui uma orientação do quadrado similar ao ocorrente em *Stratiotosuchus*, com os todos os demais aproximando-se ou mesmo excedendo a inclinação antero-ventral do quadrado conforme ocorre nas formas viventes. Anteriormente, o quadrado não participa da margem posterior da fenestra temporal inferior, sendo isolado desta pelo quadradojugal, como ocorre com os demais Crocodylomorpha, exceto em algumas espécies de *Crocodylus*, alguns espécimens

de *Osteolaemus* (Iordansky, 1973) e em *Marilyasuchus amarali* (Carvalho & Bertini, 1999). Esta feição neste táxon (se corretamente identificada) pode estar associada à sua imaturidade, pois nas forma viventes o quadrado (ainda cartilaginoso) é a principal porção da margem posterior da fenestra infratemporal até por volta do 38º dia de incubação (Rieppel, 1993). As relações de contato do quadrado com o quadradojugal em *Stratiotosuchus* são descritas acima (ver Quadradojugal).

Em sua superfície lateral, o quadrado possui uma profunda e ampla concavidade oblonga que estende-se dorsalmente até a margem inferior do recesso ótico externo (Fig. 30). Suas margens internas são ornamentadas por enrugamentos e estrias. Próximo à sua margem posterior, há estriamentos que se estendem aos côndilos mandibulares, enquanto que, em sua margem anterior, o estriamento orienta-se anteriormente, direcionado à fenestra temporal inferior e acompanhando a ornamentação do quadradojugal. Tal ornamentação sugere que esta concavidade serve de local de inserção acessório para dois músculos distintos: o *M. adductor mandibulae externus superficialis* anteriormente (ver Quadradojugal) e para o *M. depressor mandibulae* posteriormente. Em relação a este último, nas formas viventes apenas poucas fibras insere-se na superfície lateral posterior do quadrado, num raso e estreito sulco que bordeia sua sutura lateral com o esquamosal (Iordansky, 1964; Anderson, 1936). Em *Stratiotosuchus*, porém, a disposição das estrias próximas à margem posterior da concavidade lateral do quadrado mostram que, além dos demais locais de inserção para este músculo (ver Esquamosal e Opistótico), também o quadrado serve de local de inserção do *M. depressor mandibulae*, o que sugere um grande desenvolvimento para este músculo. Tal condição é esperada, face à grande profundidade e robustez da mandíbula dos Baurusuchidae. De fato, dentre os Crocodylomorpha, apenas *Baurusuchus pachecoi* (Price, 1945) possui semelhante concavidade lateral no quadrado,

sendo, porém, mais rasa que em *Stratiotosuchus*, diferença esta atribuível ao menor tamanho daquele em relação à este.

O processo ótico do quadrado destaca-se pela fenestração presente em sua parede posterior (Figs. 44 e 45). As fenestras alojam-se na margem anterior da cavidade timpânica, havendo três superficiais: a mais inferior possui maior diâmetro (cerca de 18 mm), com uma forma oval alongada latero-medialmente e é orientada medialmente e quase horizontalmente, sendo separada posteriormente da cavidade timpânica por uma delgada mas larga crista. Logo acima desta fenestra, há outra bem menor (cerca de 5 mm de maior diâmetro), ovalada, orientada verticalmente e voltada posteriormente. A terceira fenestra situa-se medial e dorsalmente à última, possuindo tamanho e orientação similar à esta, mas voltada lateralmente e com um contorno triangular. As duas menores fenestras são isoladas lateralmente entre si por uma crista curta, robusta e curvilínea. Dentro da maior fenestra, em sua parede anterior, há pelo menos mais quatro pequenas fenestras separadas por cristas que se cruzam entre si, além de uma outra fenestra maior que as últimas e que perfura sua parede medial e conecta-a à cavidade timpânica (Fig. 45). Estas fenestras não podem ser associadas àquelas presentes no ouvido médio, como a fenestra oval e a fenestra pseudorotunda, que portam, respectivamente, a base da columela e a membrana timpânica secundária, por estas situarem-se próximo ao ouvido interno e à parede posterior da cavidade timpânica e serem delimitadas por porções do proótico e do opistótico (Wever, 1978; Walker, 1990). Entretanto, nas formas recentes, há uma abertura situada no processo ótico do quadrado topologicamente homóloga às fenestras descritas acima: a abertura sifonia pré-ótica, de natureza pneumática e que representa a abertura anterior do sifônio, um duto pneumático que conecta o quadrado ao articular (Iordansky, 1973). Tais fenestra equiparam-se também às ocorrentes na superfície lateral do quadrado de *Protosuchus richardsoni*, consideradas por Hecht & Tarsitano (1983) como sendo pneumáticas e

conectadas ao sistema sifoneal. Apesar de não ser possível seguir o curso dos canais do quadrado que sucedem-se às fenestras descritas, tais semelhanças sugerem fortemente uma natureza pneumática para tais fenestras.

O contato dorsal do processo ótico do quadrado com o esquamosal curva-se fortemente para trás, contatando este osso através de uma sutura fortemente interdigitada, estendendo-se até pouco mais da metade da margem superior da cavidade timpânica. A partir daí, curva-se ventralmente, voltando anteriormente e delimitando uma abertura oval, com cerca de 6 mm de diâmetro, dorsal à cavidade timpânica, e que se estende medialmente (ad, Fig. 46). Exceto *Baurusuchus* (obs. pes.), nenhum crocodylomorfo observado ou registrado na literatura exibe semelhante abertura.

Nas formas viventes, o processo ótico do quadrado forma um gancho dorsal, que se estende medialmente, contatando o opistótico, e forma parte da margem dorsal da *fenestra ovalis* (de Beer, 1937), e não uma abertura lateral semelhante à descrita acima, que pela posição antero-dorsal e delineamento total pelo quadrado não pode ser associada à *fenestra ovalis*. Os Crocodylomorpha possuem também um forâmen delineado anteriormente pelo gancho do processo ótico do quadrado, posteriormente pelo proótico e dorsalmente pelo esquamosal, o forâmen pós-quadrado, por onde a artéria temporo-orbital, vinda da passagem crânio-quadrado, passa ao canal temporal e à fenestra supra-temporal (Walker, 1990). A abertura dorsal do processo ótico do quadrado de *Stratiotosuchus* pode ser associado ao forâmen pós-quadrado, que teria sido envolvido completamente por um crescimento posterior do gancho do processo ótico do quadrado. Entretanto, por tal abertura situar-se *anteriormente* à fenestra temporal anterior (ver Esquamosal), sua associação ao canal temporal é pouco provável. É mais plausível que tal abertura represente a abertura lateral do seio do parietal que, nas formas recentes, abre-se pouco acima do seio utricular na margem medial do processo ótico do quadrado no ouvido interno, não se estendendo até

a margem lateral da cavidade timpânica (Brochu, 1999). Apesar desta diferença, a continuidade lateral desta abertura através do processo ótico do quadrado resultaria numa abertura similar à descrita em *Stratiotosuchus*, que será assim considerada aqui. Devido à impossibilidade de preparação do canal que se estende desta abertura sem a danificação do holótipo, apenas o encontro de material desarticulado com tal porção preservada ou o uso de tomografias, para determinar o curso de tal canal, permitirá a confirmação da natureza pneumática desta abertura.

O quadrado forma a porção ventral da parede posterior da cavidade timpânica. Aí, em seu contato com o processo paraoccipital e com o esquamosal, há duas aberturas sobrepostas em forma de crescente e que representam a abertura anterior da passagem crânio-quadrado (Fig. 47). Nas formas recentes, esta passagem conduz o ramo hiomandibular do nervo VII (Facial), a artéria temporo-orbital e a veia cefálica lateral (Walker, 1990; Iordansky, 1973). Esta abertura em *Stratiotosuchus* posiciona-se no contato quadrado-processo paraoccipital-esquamosal. A abertura posterior da passagem crânio-quadrado posiciona-se na superfície occipital, no contato entre a margem ventral do processo paraoccipital e o quadrado, abrindo-se ventralmente e em forma de fenda (ver Principais Aberturas Cranianas). Em vista occipital, diferentemente das formas recentes, o quadrado não contata o processo paraoccipital, devido à grande extensão ventral da placa lateral descendente do esquamosal (Fig. 21). Também nesta vista, o quadrado contata o exoccipital em forte sutura interdigitada oblíqua e apenas pontualmente a margem ventral posterior da placa descendente do esquamosal.

O processo pterigóideo do quadrado é robusto e curto e contata o pterigóide através de forte sutura interdigitada (Figs. 14-16). No canal temporal, o quadrado contata, também fortemente, o laterosfenóide, parietal, esquamosal e o pós-orbital (Figs. 40, 48). O quadrado não contata o basisfenóide, sendo isolado deste pelo pterigóide.

Os côndilos mandibulares do quadrado esquerdo estão bem preservados, faltando-lhe apenas sua superfície medial, de modo que é possível distinguir um maior desenvolvimento do côndilo externo, e um posicionamento mais ventral do côndilo interno em relação ao primeiro (Figs. 49 e 50), tal qual ocorre nos demais crocodilomorfos. Os côndilos são separados entre si por uma rasa reentrância em sua margem ventral externa. Diferenciam-se da condição ocorrente na maior parte dos crocodilomorfos por orientarem-se ventralmente, enquanto naquelas os côndilos orientam-se posteroventralmente, e por não estenderem-se posteriormente além do plano occipital, devido à alta inclinação dorsal do quadrado típica dos Baurusuchidae (obs. pes). Na superfície posterior medial, pouco acima do côndilo mandibular interno, abre-se o forâmen aéreo posterior, na mesma posição dos demais crocodilomorfos (Iordansky, 1973; Walker, 1990). Este forâmen, que em *Stratiotosuchus* possui uma abertura triangular (Fig. 49), conduz, nas formas recentes, o sifônio, um tubo fibroso oco e pneumático que conecta a cavidade timpânica ao articular (Iordansky, 1973).

Na superfície ventral do quadrado, há três fortes cristas onde inserem-se parte da musculatura adutora da mandíbula (Figs. 41). A mais desenvolvida é a mais externa, situada próximo à sutura quadrado-quadradojugal. Esta crista pode ser associada pela sua posição à crista A de Iordansky (1964), na qual, nas formas viventes, insere-se a porção mediana do *M. adductor mandibulae posterior*. Ao longo do processo pterigóideo do quadrado há mais duas cristas, paralelas entre si, sendo a mais ventral situada mais anteriormente. Estas cristas são associáveis às cristas B (ventral) e B' (dorsal) de Iordansky (1964), nas quais, nas formas recentes, insere-se a porção mais profunda do referido músculo.

## Esquamosal

Seguindo o padrão básico diapsídeo (Romer, 1956), o esquamosal de *Stratiotosuchus* é um osso trirradiado que forma o canto posterior do teto craniano, delimitando posterolateralmente a fenestra temporal superior e, dorsal e posteriormente, o recesso ótico externo (Figs. 8-10). É um osso grande e robusto, perfazendo cerca de 60% da largura da margem posterior do crânio. Sua superfície dorsal é fortemente ornamentada. Pode ser dividido em sua placa dorsal, placa lateral descendente e placa occipital. Em vista dorsal, o esquamosal contata anteriormente o pós-orbital, sobrepondo-se parcialmente a este. Este contato dá-se principalmente dorsal e lateralmente, visto que, na parede lateral da fenestra temporal superior, esses ossos encontram-se apenas em sua margem dorsal ornamentada, devido à extensão do processo anterodorsal do quadrado entre eles na parede lateral da fenestra temporal superior (Fig. 40). Medialmente o esquamosal contata o parietal numa sutura interdigitada, tanto na superfície dorsal quanto na parede posterior da fenestra temporal superior. Adjacente à sutura dorsal com o parietal, o esquamosal contata o supraoccipital numa sutura escamosa curta (Fig. 33). A placa horizontal (dorsal) do esquamosal é bem espessa e fortemente ornamentada (exceto em sua face ventral). Esta placa projeta-se lateralmente até o nível da borda dorsal da forte concavidade lateral do quadrado e arqueia-se levemente, formando a cobertura dorsal do recesso ótico externo. Tal cobertura contata anteriormente, em sutura interdigitada e sinuosa, a projeção lateral da placa dorsal do pós-orbital, estando em continuidade com esta. Ventralmente, esta placa horizontal porta uma forte crista, que se torna mais robusta caudalmente, em sua margem lateral. Na superfície lateral externa da placa horizontal do esquamosal, entre a crista citada anteriormente e a placa propriamente dita, há dois tênues sulcos longitudinais: um anterior que inclina-se para cima posteriormente, e um posterior, mais curto (Fig. 30). Estes sulcos são homólogos à área de inserção da placa auricular e do *M. depressor auriculae* das

formas viventes (Wever, 1978). A placa horizontal do esquamosal contata, no canto anterior de sua face ventral, o processo ascendente do quadradojugal, mas não se sutura com este.

Lateralmente, o esquamosal de *Stratiotosuchus* caracteriza-se por uma enorme placa vertical descendente (Figs. 11-13, 51), muito mais desenvolvida e verticalizada do que nas formas viventes, mas ocorrendo também em *Baurusuchus*, no qual a placa vertical não está inteiramente preservada (Fig. 17). Anteriormente, esta placa contata o quadrado a partir do canto posterior do meato auditivo externo (formando assim a parede posterior deste) numa sutura interdigitada, pouco sinuosa e quase vertical, estendendo-se ventralmente até pouco acima dos côndilos mandibulares do quadrado. Devido à extensão lateral desta placa, o processo paraoccipital não alcança a margem lateral externa do esquamosal, sendo notado apenas pontualmente em vista lateral (Fig. 30). Esta porção descendente do esquamosal é ligeiramente inclinada anteriormente. Possui uma ornamentação de estrias finas, também inclinadas anteriormente, em sua margem lateral vertical. Ao longo desta margem há uma forte e baixa crista ornamentada que projeta-se latero-posteriormente e torna-se mais destacada próximo à placa horizontal dorsal do esquamosal. No lado esquerdo, porém, esta crista, em sua porção mais proeminente (superior), é mais desenvolvida, assumindo uma forma de meia-lua e é fortemente sulcada, tendo sofrido uma hipertrofia em relação à porção correspondente na crista direita (Fig. 20). Anteriormente (medialmente), a superfície da placa descendente é lisa, exceto pela sua extremidade inferior, onde há uma série de cristas curtas (Fig. 51). Nesta face, há uma forte crista vertical ao longo de sua margem lateral que delimita, junto com a área de sutura esquamosal-quadrado atrás do recesso ótico externo, uma ampla mas leve concavidade. Medialmente a esta, há uma depressão na parede interna do esquamosal onde acomoda-se a porção posterior do quadrado dentro do ouvido médio e porta a abertura interna da passagem crânio-quadrado.

Em vista occipital, a margem ventral do esquamosal contata largamente o supraoccipital medialmente e, adjacente a esta sutura, contata, também amplamente, o processo paraoccipital, ambos com uma sutura aparentemente lisa e moderadamente sinuosa (Figs. 21 e 22). O terço mais externo deste osso assenta-se sobre uma depressão rasa na margem dorsal da superfície occipital do esquamosal. No contato com o supraoccipital, o esquamosal forma a margem dorso-lateral da fenestra pós-temporal. A margem dorsal posterior do esquamosal é fortemente ornamentada, mas não se projeta sobre a superfície occipital (Figs. 20 e 21), diferentemente das formas viventes, onde a pronunciada projeção dorsal posterior serve de origem para parte do *M. squamoso cervicalis medialis* (Anderson, 1936). Entretanto, no contato esquamosal-supraoccipital, circundando a fenestra pós-temporal, há um robusto processo posterior (*processus postoccipitales*; Kälin, 1933 *apud* Iordansky, 1973), muito mais desenvolvido que nas formas viventes, ornamentado com estrias horizontais, formado pela margem ventral do esquamosal e pela margem dorsal do supraoccipital (Figs. 20-22). Este processo, muito provavelmente, serve de local de inserção principal do referido músculo em *Stratiotosuchus*. Lateral a este processo, a superfície occipital do esquamosal é fortemente enrugada em sua metade superior e mais fracamente na metade inferior. A ornamentação da primeira é contínua com a que adorna a superfície occipital da placa lateral descendente descrita acima (Fig. 33), formando com esta uma enorme área de inserção homóloga àquela das formas viventes onde insere-se o *M. depressor mandibulae* (Iordansky, 1964; Anderson, 1936). Esta área de inserção estende-se ventralmente pela superfície occipital da placa lateral descendente, sendo limitada anteriormente pelo flanco desta e, posteriormente, por uma forte crista orientada lateroposteriormente que projeta-se da margem lateral da superfície occipital do esquamosal (chamada aqui de crista occipital do esquamosal). Esta superfície lateroposterior de inserção do *M. depressor mandibulae* é côncava e

ornamentada por um leve enrugamento e por estrias que se estendem em curva de uma crista à outra.

O esquamosal forma o canto posterior lateral da fenestra temporal superior, articulando-se ventralmente com o processo antero-dorsal do quadrado e medialmente com o parietal. Adjacente à esta sutura com este último abre-se o forâmen temporal anterior (Fig. 29). Ventral a este forâmen, a sutura com o processo antero-dorsal do quadrado forma um sulco estreito e profundo, estendendo-se até o contato do esquamosal com o parietal, na parede posterior da fenestra temporal superior. A superfície medial do esquamosal dorsal ao referido sulco é fortemente ornamentada e, em continuidade com a superfície medial ornamentada do pós-orbital, serve de local de inserção do *M. adductor externus profundus* (Iordansky, 1964) à maneira das formas viventes, mas com uma área proporcionalmente maior.

### **Supraoccipital**

O supraoccipital é muito desenvolvido em *Stratiotosuchus*, tanto em vista occipital (Figs. 21 e 22) quanto dorsalmente (Figs. 9, 10). Nesta vista ocupa uma porção da margem posterior do crânio estreita antero-posteriormente, mas expandida medio-lateralmente, onde perfaz cerca de 40% da largura desta margem. Suas margens laterais contatam os esquamosais numa sutura escamosa e sua margem anterior contata largamente o parietal numa sutura interdigitada, isolando este e o ápice medial dos esquamosais da margem occipital.

Em vista occipital, o supraoccipital perfaz cerca de 58% da largura da metade superior da superfície occipital. Possui um processo lateral expandido em forma de aleta que estende-se até pouco além das fenestras temporais posteriores, das quais o supraoccipital forma a margem ventral (Figs. 21 e 22). Lateralmente a essa fenestra, a margem dorsal das aletas tornam-se mais robustas e, junto com o esquamosal, formam

parte do processo posterior. Estas aletas laterais estendem-se ventralmente e contatam os processos paraoccipitais, acomodando-se numa concavidade na margem dorsal do terço mais medial destes últimos. Ventralmente, o supraoccipital estende um processo triangular largo que acunha-se entre os processos paraoccipitais, não alcançando o forâmen magno.

O supraoccipital têm sua superfície entre as fenestras temporais superiores levemente côncava e fortemente ornamentada, havendo um forte crista vertical central, duas menores laterais e um forte estriamento que diminui de intensidade lateralmente (Figs. 20-22). Outra forte crista estende-se ventro-medialmente da base do processo posterior até a margem dorsal do exoccipital. Toda esta superfície é homóloga à área de inserção do *M. occipito cervicalis medialis* (Anderson, 1936) das formas viventes. Ressalta-se, entretanto que nas formas viventes esta área não possui uma ornamentação tão pesada quanto em *Stratiotosuchus*, de modo que este possuía a musculatura de sustentação da cabeça muito mais poderosa.

### **Exoccipital + Opistótico**

As suturas entre esses ossos são indistinguíveis no holótipo de *S. maxhechti* e por isso serão descritos juntos. De fato, esses ossos tendem a unir-se nas formas viventes (Iordansky, 1973) e nos répteis em geral (Romer, 1956), sendo indistinguíveis as suturas entre os processos paraoccipitais dos opistóticos (que formam a borda dorsal e posterior da passagem crânio-quadrado) e os exoccipitais (que forma as margens dorsais e laterais do forâmen magno e porta as aberturas do forâmen para o nervo XII e do forâmen posterior da artéria carótida). A abertura posterior da passagem crânio-quadrado e o forâmen vago (para os nervos IX, X e XI) localizam-se na porção ventral da linha de contato entre os processos paraoccipitais e os exoccipitais (Romer, 1956). O elemento resultado da fusão desses ossos é também conhecido na literatura como otoccipital (Gomani, 1997; Clark & Sues, 2002). Apesar de não poderem ser delimitados com exatidão, esses ossos serão descritos de acordo

com a posição relativa que ocupam no crânio. Além da fusão opistótico-exoccipital, não há suturas entre os exoccipitais e o basioccipital em *S. maxhechti* que permitam distinguir os limites entre esses ossos. Esta questão, entretanto, será tratada no próximo item (Basioccipital).

O processo paraoccipital + exoccipital formam, assim como nos demais *Crocodylomorpha*, a maior parte da superfície occipital em *Stratiotosuchus* (Figs. 14, 15, 20 e 22). A partir das regiões fraturadas na região do processo paraoccipital, pode-se perceber que suas paredes são finas, com cerca de 4 mm de espessura atrás da cavidade timpânica. Lateralmente, esses encaixam-se numa ampla superfície no terço lateral occipital dos esquamosais e estendem-se transversalmente, a partir da margem lateral da crista occipital desses (sendo muito pouco aparente em vista lateral do crânio), até a borda dorsal do forâmen magno, prevenindo o contato do supraoccipital com este. Estendem-se verticalmente de pouco mais da metade da altura da superfície occipital até o nível da passagem crânio-quadrado, contatando, numa sutura sinuosa os esquamosais e o supraoccipital (não alcançando as fenestras pós-temporais). A ornamentação do processo paraoccipital consiste de um leve enrugamento em sua metade medial e pela crista que, nas formas viventes, serve de local de inserção do *M. capiti sternalis* (Anderson, 1936), sendo muito mais desenvolvida em *Stratiotosuchus* do que nessas. Cada crista situa-se na margem ventral da metade distal dos processos paraoccipitais.

Os exoccipitais provavelmente formam as margens laterais (os pilares dorsais do côndilo occipital) do forâmen magno, como ocorre com os *Crocodylia* viventes (Iordansky, 1973). Ventral ao nível da passagem crânio-quadrado, flexionam-se anteriormente, formando parte do basicrânio. Nesta região, os exoccipitais contatam lateralmente o quadrado numa sutura quase horizontal e fortemente interdigitada (Figs. 15, 16 e 52). Contata pontualmente o basisfenóide, apenas aproximando-se destes na área dos tubos de

Eustachio laterais. Apesar de estarem parcialmente preservados, pode-se notar que os exoccipitais possuem uma superfície côncava e apenas pouco inclinada. Esta condição é similar àquela vista nos Eusuchia viventes recém-eclodidos, nos quais os forâmens vago e para o nervo XII ocupam uma posição mais *medial* em relação aos Eusuchia adultos, nos quais o basicrânio é verticalizado e tais forâmens situam-se na margem *lateral* dos exoccipitais (Tarsitano, 1985). A identificação precisa desses forâmens e do forâmen posterior da artéria carótida no holótipo de *S. maxhechti* não é possível devido ao estado de preservação dos exoccipitais (Fig. 52; vide Tafonomia). Entretanto as duas aberturas comprometidas pela compressão sofrida por esses ossos correspondem topologicamente aos forâmens vago e XII (abertura superior) e ao forâmen posterior da artéria carótida (abertura inferior) quando comparadas com a posição desses forâmens em Eusuchia viventes recém-eclodidos (Tarsitano, 1985) e com outros Crocodyliformes como *Protosuchus haughtoni* (Gow, 2000), *Simosuchus clarki* (Buckely *et al.*, 2000), *Araripesuchus patagonicus* (Ortega *et al.*, 2000) e *Lomasuchus palpebrosus* (Gasparini *et al.*, 1991). Essas aberturas provavelmente representam tais forâmens com suas margens quebradas, além do que não há outras aberturas externas na porção preservada dos exoccipitais. Na sutura entre o exoccipital e quadrado direitos, há três aberturas confluentes que levam a dutos direcionados para as aberturas dos tubos de Eustachio lateral, anterior e posterior (Fig. 52). Essas aberturas, acessíveis pela não preservação da superfície do exoccipital e de parte do quadrado direitos, não se externalizam no lado esquerdo (preservado) e representam o seio romboidal, que conecta os citados tubos de Eustachio entre si (Owen, 1850; Tarsitano, 1985, Colbert, 1946b), exceto as ramificações dorsais dos tubos anteriores, que vem direto das cavidades timpânicas (Walker, 1990).

A ornamentação dos exoccipitais concentra-se na porção que bordeia o forâmen magno, sendo mediantemente enrugada. Em sua porção ventral, há apenas um fraco

estriamento na margem ventro-lateral, partindo da sutura com o quadrado, e um pequeno abaulamento na região do seio romboidal.

### **Basioccipital**

Não é possível distinguir as suturas entre os exoccipitais e o basioccipital e sugere-se aqui uma razão ontogenética para tal quadro. Estes ossos, assim como os demais elementos da caixa craniana, são bem ossificados nos Crocodylia viventes já na eclosão (Rieppel, 1993). Além disso, observações pessoais em 13 crânios de Caimaninae adultos, depositados na coleção do Setor de Herpetologia do Museu Nacional, mostraram que em 8 (MNRJ1030, MNRJ1254 MNRJ2333, MNRJ1256, MNRJ9756, MNRJ1259, MNRJ09 e MNRJ1034) as suturas entre os exoccipitais e basioccipital variavam de tênues, visível em apenas em um lado ou estavam fundidas, enquanto que em cinco exemplares essas suturas estavam bem marcadas (MNRJ66, MNRJ64, MNRJ81, MNRJ9754 e MNRJ68). Considerando-se que esta amostra abrangia apenas adultos jovens (percebido pelo tamanho do crânio e pelos últimos alvéolos da mandíbula não estarem individualizados), esse quadro aponta que as suturas entre os exoccipitais e o basioccipital tendem a fundir-se cedo ao longo do desenvolvimento pós-eclosão nas formas viventes. Assim, as suturas entre os exoccipitais e o basioccipital em *Stratiotosuchus* muito provavelmente fundiram-se, a despeito do grande número de pequenas fraturas nessa região do crânio que poderia mascarar sua identificação (Figs. 14, 15 e 52).

O basioccipital não é verticalizado, com o côndilo e a placa basioccipital (*processus basioccipitalis* de Kälin, 1933 *apud* Iordansky, 1973) estando direcionados caudoventralmente, assim como nos demais crocodiliformes que não possuem basicrânio verticalizado. O côndilo occipital possui uma forma semi-esférica, com cerca de 27 mm de maior diâmetro, e aparentemente é formado inteiramente pelo basioccipital. Anteriormente, a placa basioccipital contata firmemente o basisfenóide, delimitando com este a abertura do

tubo de Eustachio médio (fenestra hipofiseal-basiscranial posterior de Tarsitano, 1985). Possui um par de apófises basioccipitais (Antunes, 1976; “tuberosity” de Iordansky, 1973) baixas. Entre estas há uma crista baixa e robusta que, nas formas viventes, serve, junto com as apófises, de local de inserção dos músculos *basioccipitovertebralis* (Anderson, 1936; Iordansky, 1973) e *occipitotransversalis profundus* (Iordansky, 1973). Aparentemente, a placa basioccipital estende-se lateralmente até próximo à região do seio romboidal, onde forma a parede posterior dos tubos de Eustachio laterais. A ornamentação do basioccipital é composta principalmente por estrias finas verticais na placa e estrias inclinadas partindo da crista central, além de um leve enrugamento em toda a superfície do osso.

### **Basisfenóide**

Anteriormente, o basisfenóide está muito comprometido devido à má preservação da região anterior da caixa craniana. Não há indícios de um rostro (processo cultriforme) comprimido típico dos Eusuchia (Figs. 53 e 54). É possível que este rostro esteja fundido à lâmina dorsal posterior do pterigóide, como ocorre em *Protosuchus haughtoni* (Busbey & Gow, 1984). Neste, porém, pode-se visualizar os forâmens para o nervo VI (abducens) e da artéria carótida interna, confirmando-se a presença do rostro junto ao pterigóide. Tais forâmens não ocorrem na porção atribuível ao rostro do basisfenóide em *Stratiotosuchus*. Em arcossauromorfos basais como *Proterosuchus* e *Euparkeria* (Busbey & Gow, 1984) e em *Sphenosuchus* (Walker, 1990) o rostro do basisfenóide é raso, e não pneumatizado, diferente da condição alta, comprimida e pneumática vista na maioria dos Crocodyliformes. Esta condição primitiva é tentativamente correlacionada a um basicrânio profundo antero-posteriormente (Busbey & Gow, 1984) e é possível que *Stratiotosuchus*, que possui um basicrânio deste tipo, tenha revertido para a condição primitiva do basisfenóide. Infelizmente esta região não está preservada no holótipo de *Baurusuchus pachecoi*, o qual seria a melhor opção de comparações visando esclarecer a condição do rostro do

basisfenóide em *Stratiotosuchus*. No local correspondente a este rostro nas formas viventes, há um osso cilíndrico que é interpretado aqui como sendo o parasfenóide (ver abaixo). Contatando-o posteriormente com uma forte sutura interdigitada, há um fragmento que é interpretado como sendo a área de articulação do basisfenóide com o parasfenóide (processo clinóide do basisfenóide de Gower & Senikov, 1996). Este fragmento situa-se entre os laterosfenóides à frente do forâmen oval e é ovalado comprimido em seção transversal. A porção do basisfenóide posterior à este fragmento não está preservada e não é possível distinguir as suturas com o laterosfenóide e o pterigóide anteriormente e as estruturas anteriores do basisfenóide (forâmens para o nervo III, IV e anterior da artéria carótida, fossa hipofiseal e sela túrcica). O suposto processo clinóide contata ventralmente a lâmina dorsal do pterigóide, mas provavelmente este é um artefato tafonômico (vide Tafonomia). Posteriormente, separado por uma quebra, há um fragmento em sutura ventral com o pterigóide que provavelmente pertence ao basisfenóide.

A porção do basisfenóide melhor preservada é a que se insere entre o basioccipital e o pterigóide e porta os tubos do sistema de Eustachio, faltando-lhe, porém, as extremidades ventrais descendentes dos processos basipterigóides (Fig. 52). Esta porção do basisfenóide não é verticalizada como nas formas viventes adultas (Tarsitano, 1985), mas inclinada anteriormente em cerca de 60°, acompanhando a inclinação da placa ventral do basioccipital. Anterior e lateralmente, contata os pterigóides, acunhando-se entre estes numa forte sutura interdigitada e previne o seu contato com os tubos de Eustachio anteriores e laterais. Posteriormente contata também firmemente a placa ventral do basioccipital, com esta participando da parede e margem posteriores dos tubos de Eustachio médio e laterais e seus forâmens. O assoalho dos tubos de Eustachio à altura do forâmen médio foi seccionado, de modo que é possível observar que estes dispõem-se de modo diferente das formas viventes. Nestes, a partir da cavidade timpânica e dos seios romboidais

partem, respectivamente, dois pares de tubos, um anterior e outro posterior, sendo que cada par se une formando o tubo de Eustachio anterior único e o posterior único, que correm ventralmente em paralelo e vão se unir no tubo de Eustachio médio, com este se externalizando num forâmen situado entre o basisfenóide e o basioccipital, comunicando-se daí com a faringe (Owen, 1850; Walker, 1990; Tarsitano, 1985; Colbert, 1946b). Em *Stratiotosuchus*, entretanto, há um par anterior de tubos aparentemente vindo das cavidades timpânicas e um par posterior vindo dos seios romboidais e todos une-se aproximadamente na mesma altura no tubo médio, ou seja, não há um tubo de Eustachio anterior e um posterior individualizados, sendo que o par anterior vindo das cavidades timpânicas também comunica-se ventralmente com dois grande seios basisfenoidais, que formam dois tubos paralelos de diâmetro semelhante ao do tubo de Eustachio médio. Estes seios basisfenoidais mantêm-se isolados entre si e entre o tubo médio por uma lâmina óssea em forma de V, de modo que o basisfenóide têm um aspecto trilocular em seção transversal à altura do forâmen do tubo de Eustachio médio (Fig. 52). Não é possível afirmar que há um recesso pós-carótido (um grande seio transversal no basisfenóide [Walker, 1990]), mas, devido ao aspecto trilocular, é provável que não haja. Devido à não preservação dos processos basipterigóides, não é possível precisar, baseando-se no holótipo, se esses seios basisfenoidais teriam forâmens externos e assim *Stratiotosuchus* teria em seu basicrânio três saídas para o sistema de Eustachio (a que ocorre na formas viventes, entre o basioccipital e o basisfenóide, mais duas no basisfenóide) ou apenas uma, como a das formas viventes. Pela preservação do holótipo mais o fato que o tubos anteriores já se comunicam com o tubo médio dorsalmente ao forâmen, a última opção parece mais provável (caso os tubos anteriores mantivesse-se isolados entre si e com o tubo médio, uma outra via de comunicação destes com a faringe, via forâmens anteriores adicionais no basisfenóide, seria mais provável). Em relação ao curso dos tubos de Eustachio laterais,

aparentemente não há diferenças em relação aos das formas viventes. Estes correm entre as margens laterais do basisfenóide e do basioccipital dorsoposteriormente e vão em direção aos exoccipitais, chegando aos seios romboidais. Entretanto, a porção preservada dos processos basipterigóides não os envolvem como nas formas viventes, com esses tubos abrindo-se em calhas em sua extremidade distal. Esta feição é similar a *Crocodylomorpha* basais como *Sphenosuchus* (Walker, 1990).

### **Parasfenóide**

Este é um elemento dermal mediano que se forma no tegumento do teto da cavidade bucal, abaixo da caixa craniana, normalmente fundido à esta (Romer, 1956). Dentre os Sauria basais este elemento é bem desenvolvido, em forma de cilindro e longo, estendendo-se anteriormente até os palatinos e posteriormente até o basioccipital, onde, junto à sutura com este, porta dois tubérculos onde inserem-se os músculos subvertebrais, como em *Millereta* (Gow, 1972). *Younginia capensis* e *Prolacerta broomi* (Gow, 1975). Nos Archosauria este osso possui esta mesma morfologia, porém funde-se ao basisfenóide, ocorrendo como um prolongamento rostral deste, como nos Proterosuchia (Gow, 1975), Erythrosuchidae (Gower, 1997; Gower & Sennikov, 1996) Phitosauria (Camp, 1930), Dinosauria (Gow, 1975), Rausuchia (Alcober, 2000), Aetosauria (Gower & Walker, 2000), e em *Sphenosuchus acutus* (Walker, 1990). Nos Crocodyliformes, este osso não é distinto, tornado-se parte do rostro do basisfenóide, como nas formas viventes, nas quais o parasfenóide funde-se com a superfície ventral do basisfenóide ainda num estágio pré-eclosão (Iordansky, 1973; Klembara, 1993).

O parasfenóide em *Stratiotosuchus* está preservado apenas em sua porção posterior (Figs. 53 e 54). Esta acompanha a forma padrão vista nos demais Archosauria, sendo um osso cilíndrico comprimido dorso-ventralmente e não-pneumatizado. Em sua superfície ventral, há um sulco obliquamente orientado que pode ter carreado a artéria carótida interna

(Fig. 54), como sugerido para *Sphenosuchus* (Walker, 1990: fig. 23), e similar ao sulco lateral presente no parasfenóide do fitossauro *Mystriosuchus westphali* (Hungerbühler, 2002) Nas formas viventes, esta artéria passa pela parede posterior (*dorsum sella*) da fossa hipofiseal, na base do rostro do basisfenóide, e abaixo da sutura medial dos laterosfenóides (Iordansky, 1973). De fato, este sulco em *Stratiotosuchus* aponta para a região correspondente a esta fossa. Posteriormente há uma forte sutura interdigitada transversal entre o parasfenóide e um fragmento interpretado aqui como parte do processo clinóide (ver acima). Esta sutura não ocorre em nenhum Archosauromorpha com um parasfenóide similar, nos quais este osso sempre é fundido ao basisfenóide. Na região desta sutura há dois pequenos tubérculos (Figs. 53 e 54) reminescentes dos tubérculos basais vistos nas formas cujos parasfenóide estende-se até o basioccipital, como *Youngina* e *Prolacerta* (Gow, 1975). Estes tubérculos ocorrem também em formas cujo parasfenóide não se estende posteriormente além do contato com o basisfenóide, como no fitossauro *Machaeroprotopus* (Camp, 1930), e sua presença em *Stratiotosuchus* reforça a interpretação deste elemento como sendo o parasfenóide, ainda que suturado. Nesta região há também um leve estriamento lateral que pode servir de local de inserção acessório do *M. levator bulbi dorsalis*, uma vez que nas formas viventes este músculo insere-se na porção antero-dorsal do rostro do basisfenóide (Iordansky, 1973) e a porção preservada do parasfenóide (homóloga a porção ventral do rostro do basisfenóide das formas viventes), situa-se na mesma posição do rostro do basisfenóide das formas viventes em relação às órbitas.

### **Laterosfenóide e Proótico**

A área de contato anterior entre os laterosfenóides não está bem preservada (Figs. 55 e 56), de modo que não é possível estimar a dimensão do forâmen para o trato olfatório, a dimensão e posição precisa do forâmen oval (para os ramos maxilar e mandibular do

nervo trigêmeo) e distinguir os forâmens para os nervos II (óptico), III (oculomotor), IV (troclear) e VI (ramo oftálmico do nervo trigêmeo). Há fragmentos da porção anterodorsal do laterosfenóides (especialmente do esquerdo) deslocados para junto da superfície ventral do frontal que mostram que a fragmentação desta porção do laterosfenóides deu-se provavelmente pela compressão exercida sobre a porção posterior do palato e do basicrânio anterior e posterior quando do soterramento (ver Tafonomia).

Os laterosfenóides contatam o frontal dorsalmente com forte sutura interdigitada e os pterigóides lateroventralmente em sua porção anterior (Figs. 55 e 56). A área de contato com estes últimos, entretanto, também está danificada, não sendo possível definir suas suturas. Aparentemente o contato com o pterigóide é superficial em relação à maior parte do contato com o basisfenóide, obliterando-o.

Em *Stratiotosuchus*, estes elementos formam a parede medial da metade inferior das fenestras temporais superiores, onde contatam, também interdigitalmente, o parietal dorsalmente e o quadrado posteriormente (Fig. 48). Os laterosfenóides projetam um processo capitado dorsal que contata o pós-orbital, mas não em sutura, assim como nas formas viventes, nas quais o espaço entre estes ossos é preenchido por cartilagem (Iordansky, 1973). Do processo capitado até a fenestra temporal superior, projeta-se uma forte crista longitudinal oblíqua orientada ventroposteriormente. Nas formas viventes esta crista serve de local de inserção da lâmina do tendão do laterosfenóide ("ls-tendon" de Iordansky, 1964), onde prende-se o *M. pseudotemporalis* anteriormente e a porção anterior do *M. adductor externus profundus* posteriormente (Iordansky, 1964).

Na superfície frontal esquerda há uma quebra que expõe alguns fragmentos situados internamente ao laterosfenóide que são interpretados aqui como parte do proótico (Fig. 56). Este definitivamente não encontra-se exposto no crânio e aparentemente situa-se entre os laterosfenóides, tal como nas formas recentes, nas quais o pouco do proótico é visível

bordeando a parede posterior do forâmen oval. Na superfície lateral ventral do laterosfenóide esquerdo, acima do contato deste com o pterigóide e sendo contatado pontualmente pelo quadrado, há uma abertura em forma de fenda cuja margem dorsal é nitidamente natural, não sendo resultante de uma quebra. Pela fragmentação sofrida pela superfície ao entorno desta abertura e também na região correspondente no lado direito do crânio, não é possível determinar o tamanho e forma desta abertura, mas muito provavelmente representa esta o forâmen oval, sendo limitado pelo laterosfenóide (principalmente) e pelo quadrado (pontualmente).

### **Palatinos**

Os palatinos, assim como o pterigóide, foram seccionados longitudinalmente, entretanto, não sofreram compressão e sua porção proximal ainda preservam a superfície palatal (Figs. 14-16). Possuem uma forma tubular que se estreita posteriormente e dorsalmente, sendo levemente inclinado ventralmente. Anteriormente, contatam fortemente, ventral e lateralmente, o processo palatino das maxilas numa sutura interdigitada em forma de "W". Os processos anteriores que bordeiam o processo posterior da maxila são curtos. Sua face ventral preservada é marcadamente ornamentada. Suas paredes laterais estendem-se de maneira convergente até a sutura com o pterigóide, de modo que é a porção anterior dos palatinos a mais inflada. Não é possível discernir suas suturas laterais com o pterigóide, mesmo em sua face lateral direita, melhor preservada, de modo que estão provavelmente fundidos. Entretanto, esta parede provavelmente estende-se posteriormente até próximo aos pilares dos pré-frontais (Fig. 38), sobrepondo-se ao pterigóide, tal como ocorre nas formas recentes em estágios pré-eclosão (Rieppel, 1993), em alguns Mesoeucrocodylia como em *Lomasuchus* (Gasparini *et al.*, 1991), *Araripesuchus* (Price, 1945; Ortega *et al.* 2000), *Sebecus* (Colbert, 1946) e mesmo em formas mais basais, como *Sphenosuchus* (Walker, 1990). Estas paredes convergem também dorsalmente. Os

palatinos formam as paredes internas das fenestras palatinas, mas não participam do canto anterior destas.

Medialmente, possui uma robusta trave óssea resultante da justaposição ventral dos palatinos direito e esquerdo, com a sutura entre os dois elementos sendo fracamente marcada (Figs. 14-16, 32). Esta trave possui uma crista dorsal, mas esta é baixa e não divide a passagem nasal. Os palatinos de *Stratiotosuchus* não possuem uma bula palatina em sua porção posterior, como ocorre em algumas formas viventes (Iordansky, 1973).

Dorsalmente os palatinos não se encontram, sendo o teto da passagem nasal na região dos palatinos formado pelos supostos vômeres (ver abaixo). Estes separam as paredes laterais dos palatinos da crista ventral dos nasais, de cuja porção posterior os palatinos estão bem próximos. Diferentemente, nas formas viventes há um amplo espaço entre estes e a porção posterior dos nasais. É curioso notar que numa forma com crânio bem mais alto do que as viventes, como *Stratiotosuchus*, a distância entre os elementos dermais do crânio e o palato (apenas pouco acentuada pela compressão vertical, ver Tafonomia) seja menor do que naquelas. Esta relação ocorre também em outras formas de crânio alto, como *Baurusuchus pachecoi* (obs. pes) e aparentemente em *Sebecus* (Colbert, 1946). Isto mostra que a compressão lateral do crânio nestas formas é marcada também medialmente, principalmente no palato posterior.

### **Vômer**

Estendendo-se da superfície anterior dorsal dos palatinos aos pilares dos pré-frontais, há duas lâminas ósseas delgadas e côncavas ventralmente que formam o teto da passagem nasal na região dos palatinos (Fig. 38). Devido ao estilhaçamento da parede lateral do palato posterior, em função da compressão vertical desta região, estas lâminas estão levemente deslocadas lateralmente e não há suturas nítidas entre tais lâminas e os palatinos e pterigóides. Não sendo visíveis ao longo de toda sua extensão, não é possível

determinar se estas lâminas contatam as maxilas. Entretanto, estas são topologicamente similares aos vômeres das formas viventes (exceto *Melanosuchus niger* e *Tomistoma schlegelii*). Além de serem de difícil observação, esses ossos raramente são preservados devido à sua delgacidade. Na maioria dos Crocodylomorpha os vômeres são ossos longos e delgados, posicionados entre as maxilas e os palatinos nas formas basais, tais como *Sphenosuchus* (Walker, 1990) e *Protosuchus* (Gow, 2000), entre os palatinos e os pterigóides, na maioria dos Mesoeucrocodylia (como nas formas viventes). Em outros, porém, os vômeres são curtos, grosseiramente triangulares e situam-se entre as pré-maxilas e maxilas, expostos no palato, como em *Simosuchus clarki* (Buckley *et al.*, 2000) e em *Pabwehshi pakistanensis* (Wilson *et al.*, 2001). Este último é estreitamente relacionado à *Stratiosuchus* (ver Discussão) e possui esta última morfologia dos vômeres bem marcada, sendo que *Stratiosuchus* definitivamente não possui tais ossos expostos no palato anterior. Essa variação na morfologia e posição dos vômeres, entretanto, é vista também dentre os Caimaninae recentes, visto que *Melanosuchus niger*, incluído dentre os caimans (Brochu, 1999) possui seus vômeres tais como de *Pabwehshi*, enquanto os demais caimans os possuem alongados e posicionados posteriormente, dorsalmente ao palato posterior (Iordansky, 1973), tal como (aparentemente) em *Stratiosuchus*.

### **Ectopterigóide**

Apenas a porção mais dorsal do ectopterigóide esquerdo encontra-se preservada no holótipo de *Stratiosuchus* (Figs. 14-16 e 31). Esta possui uma forma oblonga em seção longitudinal. O ectopterigóide em *Stratiosuchus* assenta-se principalmente na superfície ventral do jugal, cujo processo anterior possui uma área transversalmente expandida que recebe aquele osso. Anteriormente acunha-se no processo posterior da maxila, mas apenas minimamente em comparação com a área ocupada no jugal, não se aproximando do último

dente maxilar (Fig. 36). Apesar disso, o ectopterigóide não alcança a base do processo pós-orbital anterior.

Tal configuração é similar á ocorrente em formas diversas dentre os Crocodylomorpha, como *Hesperosuchus agilis* (Clark *et al.*, 2000), *Sphenosuchus acutus* (Walker, 1990), *Sichuanosuchus shuhanensis* (Wu *et al.*, 1997), *Ortosuchus stormbergi* (Nash, 1968: fig. 1), *Baurusuchus pachecoi* (obs. pes.), *Sebecus icaeorhinus* (Colbert, 1946) e *Sarcosuchus imperator* (Serenó *et al.*, 2001). *Araripesuchus gomesii*, *Notosuchus terrestris* e *Uruguaysuchus aznarezi* possuem o ectopterigóide articulando-se com a maxila e jugal de modo similar às formas viventes (Price, 1959; Gasparini, 1971). Entretanto, assim como em *Baurusuchus pachecoi*, *Stratiotosuchus* possui o processo dorsal do ectopterigóide muito mais desenvolvido e robusto do que nas formas citadas. Como nos Crocodylomorpha em geral (Walker, 1990), este é pneumatizado, com várias cristas e traves ósseas internas (Fig. 31).

Na porção preservada, não há forâmens e sua parede medial não possui ornamentações. Sua superfície lateral, ao contrário, é pesadamente ornamentada com pequenas cristas e sulcos. Não há inserções musculares nesta porção do ectopterigóides nas formas viventes, apenas em seu processo ventral (Iordansky, 1964), não preservado aqui.

### **Pterigóide**

O pterigóide não é bem preservado em *Stratiotosuchus*, devido à erosão sofrida pelo crânio, resultando no seccionamento longitudinal deste osso (Figs. 14-16). Encontra-se também deslocado dorsalmente, o que pode ser percebido principalmente pela compressão que este osso exerceu sobre a parte anterior da caixa craniana. Está preservada apenas sua porção dorsal aos processos transversos (conhecidos também por asas laterais ou flancos laterais descendentes dos pterigóides [Iordansky, 1973]), ou seja, o teto da passagem nasal, o processo palatino, os processos pterigoquadratais e a lâmina dorsal posterior, onde sutura-

se com a caixa craniana. Esta porção é comprimida lateralmente e extensa longitudinalmente, sendo maior que os palatinos em cerca de 40%, estendendo-se consideravelmente além dos pilares dos pré-frontais, ao contrário das formas recentes, nas quais os pterigóides são ligeiramente mais curtos que os palatinos e estende-se anteriormente até contatarem os pilares dos pré-frontais (Iordansky, 1973; Brochu, 1999). Aparentemente esta condição ocorre também em *Araripesuchus patagonicus* (obs. pes.), *A. gomesii* (Price, 1955: Estampa III), *Sebecus icaeorhinus* (Colbert, 1946), *Simosuchus clarki* (Buckley *et al.*, 2000) e em *Sphenosuchus acutus* (Walker, 1990). Esta característica, não será considerada aqui como uma possível sinapomorfia pelo fato de as relações de tamanho entre ossos poderem variar ao longo da ontogenia e não terem sido feitas comparações suficientes para julgar a validade sistemática desta condição. Entretanto, a condição palatino>pterigóide parece ser típica dos Neosuchia, por ocorrer nos grupos com representantes vivos e em formas mais basais desse clado, como *Sarcosuchus imperator* (Serenó *et al.*, 2001). O aparentemente encurtamento dos pterigóides pode estar correlacionado ao deslocamento posterior das coanas secundárias observado nos grupos mais derivados de Crocodylomorpha. A porção preservada do pterigóide destaca-se também por ser comprimida lateralmente, de modo que sua lâmina dorsal posterior é mais extensa e alta do que nas formas vivas (Fig. 38). Esta lâmina forma um septo interorbital similar ao que ocorre em formas de crânio alto mais basais, como *Protosuchus haughtoni* (Gow, 2000). Nas formas vivas o septo interorbital é formado por uma membrana posicionada acima dos pterigóides entre o basisfenóide e os pilares dos pré-frontais (Romer, 1956).

Não é distinguível uma sutura longitudinal ao longo dos pterigóides, tendo estes provavelmente se fundido numa peça única. Anteriormente, no teto da passagem nasal, o pterigóide contata em forte sutura interdigitada os palatinos (Fig. 32). Entretanto, devido ao

estilhaçamento lateral sofrido pelo palato posterior em função da compressão do crânio, além de uma provável fusão lateral dos ossos, não é possível determinar a posição das suturas laterais entre pterigóide e palatinos e assim a extensão destes com precisão (ver Palatino). Aparentemente, os processo palatino do pterigóide é envolto lateralmente por processos posteriores dos palatinos, entre a forte sutura situada no teto da cavidade nasal e os pilares dos pré-frontais (Fig. 38). Nesta região, há uma incipiente crista medial que não desenvolve-se ventralmente nem é contínua com a crista medial dos palatinos. Posteriormente aos pilares dos pré-frontais, esta crista desenvolve-se, formando um septo incompleto no teto da passagem nasal que a separa, mas não a isola em dois canais. A área de articulação do pterigóide com os pilares dos pré-frontais situa-se pouco à frente da metade de sua margem dorsal, é mais robusta que o restante desta e possui um pequeno processo ascendente no qual acunha-se os pilares (Fig. 38). Possui também um estriamento inclinado anteriormente. Este provavelmente serve de local de inserção acessório do grande *M. pterygoideus anterior*, assim como na formas viventes. Nestas, este músculo é um dos mais fortes do sistema adutor mandibular e ocupa todo o assoalho das órbitas e a fenestra palatina (ou sub-orbital), inserindo-se, além do pterigóide, na maxila, palatino, pré-frontal, septo cartilaginoso entre as órbitas e a passagem nasal e no septo interorbital (Iordansky, 1964). Posteriormente, a lâmina dorsal do pterigóide possui um estriamento mais fracamente marcado e inclinado posteriormente. Este estriamento situa-se logo acima do parasfenóide e pode servir de local de inserção acessório do *M. levator bulbi dorsalis*. Nas formas viventes, este músculo insere-se na porção antero-dorsal do rostro do basisfenóide, onde há um a crista com a mesma orientação do citado estriamento. Uma vez que a porção preservada do parasfenóide (ver acima) possui apenas uma fraca ornamentação apropriada para inserção muscular e a distância entre este osso e o pterigóide é muito menor em

*Stratiotosuchus* que nas formas viventes, é razoável supor que ao menos parte do citado músculo tenha essa parte da margem dorsal do pterigóide como origem.

Na metade posterior do pterigóide, suas margens laterais projetam-se lateralmente, tornando a passagem nasal mais larga ao se avançar posteriormente. Nesta região há um par de crista ósseas que convergem para a crista medial e fundem-se com a parede posterior interna do pterigóide, delimitando com a crista medial um sulco estreito, aparentemente em comunicação com a passagem nasal (Fig. 57). Entre essas cristas e a parede lateral interna mais posterior há outras cristas mal preservadas. Esta região pneumatizada do pterigóide corresponde à bula pterigóidea ocorrente nos Alligatoridae (Norell, 1989) e nos indivíduos adultos de *Gavialis gangeticus* (Iordansky, 1973). Nas formas viventes, esta pneumatização ocorre dorsalmente às coanas internas. Entretanto, uma pneumatização similar à do pterigóide de *Stratiotosuchus* ocorre também em *Sphenosuchus acutus*, no qual as coanas internas localizam-se bem anteriormente ao pterigóide (Walker, 1990). Devido ao estado de preservação do palato posterior, não é possível determinar a posição e dimensão precisas das coanas no holótipo de *Stratiotosuchus*, mas é provável que esta ocorra entre o pterigóide e os palatinos (como nos demais Mesoeucrocodylia não-Eusuchia), sob a região onde a crista medial do pterigóide é incipiente, similar à condição vista em *Lomasuchus palpebrosus* (Gasparini *et al.*, 1991).

Apenas a porção mais dorsal dos processos transversos estão preservados, de modo que não é possível estimar seu tamanho e orientação com precisão. A julgar pela orientação de sua porção mais posterior preservada, os processos transversos possuem um grau de inclinação menor que o das formas viventes adultas, mesmo naquelas brevirrostras, nas quais tal ângulo é menor que nas longirrostras (Iordansky, 1973). A condição em *Stratiotosuchus* é similar à vista nos demais Crocodylomorpha basais, como *Sphenosuchus* (Walker, 1990), no protossúquio *Sichuanosuchus* (Wu *et al.*, 1997), no

teleossaurídeo *Mystriosaurus* (Antunes, 1967), em *Araripesuchus patagonicus* (obs. pes.), em *Lomasuchus* (Gasparini *et al.*, 1991), e mesmo nos eussúquios vivos recém eclodidos, independente do grau de longirrostria (Iordansky, 1973). De fato, a verticalização dos pterigóides está relacionada à verticalização do basicrânio típica do desenvolvimento dos Eusuchia (Tarsitano, 1985) e, aparentemente, apenas a partir daí é determinada pelo grau de longirrostria e desenvolvimento da musculatura adutora pterigoideana.

Posteriormente, os processos pterigoquadratais contatam os quadrados em forte sutura interdigitada e articulam-se lateralmente com os quadrados (Fig. 57), enquanto nessas o contato dá-se ventro-dorsalmente. Na face lateral anterior destes processos, uma forte crista delimita um sulco paralelo ao sulco do tubo de Eustachio lateral. Esta é a porção pterigoideana da crista B de Iordansky (1964), que continua pela face anterior do quadrado, paralela ao contato deste com os exoccipitais. Nesta crista insere-se parte do *M. adductor posterior*. Dorsalmente, o pterigóide contata os laterosfenóides na parede interna do canal temporal. Esta sutura está parcialmente fundida no lado direito e não pode ser delimitada no lado esquerdo pelo estilhaçamento sofrido por essa região, que impossibilita também constatar se o pterigóide participa do bordeamento do forâmen oval.

## MANDÍBULA

Infelizmente, pouco da mandíbula do holótipo de *Stratiotosuchus* foi preservado, restando apenas sua porção mais distal, que porta os dois primeiros dentes mandibulares (Fig. 58 a), uma porção mediana do ramo esquerdo do dentário e esplenial, incluindo uma porção posterior da sínfise mandibular (Figs. 58 b, c) e os quatro últimos dentes mandibulares, o angular esquerdo (Fig. 59) e parte do suprangular esquerdo (Fig. 60).

## Dentário

A porção anterior tem suas margens laterais e sua superfície ventral erodidas. Entretanto, ao acomodá-la na pré-maxila guiando-se pelo fragmento do primeiro dente mandibular direito lá preservado, percebe-se que pouco de suas margens laterais foi perdido. A superfície palatal deste porção da mandíbula é levemente convexa, ornamentada com cristas e sulcos e sua porção da sínfise mandibular é bem marcada (Fig. 58 a), sendo muito similar à porção correspondente da mandíbula de *Pabwehshi pakistanensis* (Fig. 61). Ambos diferenciam-se da extremidade distal da mandíbula de *Baurusuchus*, por não possuírem uma crista medial baixa presente entre os dentários deste (Fig. 62).

A porção mediana preservada da mandíbula destaca-se por ser alta, comprimida e robusta, assim como em *Baurusuchus* (Figs. 17 e 18; Price, 1945), apesar de sua margem ventral estar erodida. Nesta porção o dentário é pesadamente ornamentado lateralmente, possuindo sua margem dorsal retilínea (Fig. 58 b).

Na superfície lateral esquerda do dentário, há uma marca peculiar que se destaca da ornamentação do osso (Fig. 58 b). Esta marca possui uma forma de fenda vertical (13 x 4 mm) abaulada em sua margem posterior, com seu ápice inferior levemente inclinado anteriormente e está limitada ao periósteo (1,5 mm de profundidade). Destaca-se por suas margens serem elevadas, formando uma pequena crista que a cerca. Próximo a esta, há outras marcas menos conspícuas mas de orientação similar.

Estas marcas indicam pequenos traumas periostóticos mas, como há poucas (apenas uma indubitável), não há base para inferir possíveis causas. Essas marcas são muito similares a lacerações produzidas por dentes de carnívoros de grande porte (Blumesnschine *et al.*, 1996), sendo que a crista ao redor da marca mais conspícua assemelha-se a uma superfície de cicatrização, o que indica que foram produzidas em vida, e não por carniceiros. Dentre os crocodilos vivos, é comum que machos em disputa lutem

utilizando-se de golpes com a mandíbula e um cenário similar é plausível como causa de tais marcas. No crânio não há marcas tão conspícuas mas, uma vez que a ornamentação do crânio é mais densa que na mandíbula, a presença de marcas similares mais superficiais em sua superfície seria facilmente mascarada.

## **Esplénial**

Seu contato com o dentário estende-se anteriormente de maneira retilínea até o antepenúltimo dente mandibular, com o esplénial estendendo-se dorsalmente um pouco além da altura daquele osso, de modo a formar uma pequena crista na margem dorsal medial deste osso, a qual forma também a parede medial dos três últimos alvéolos mandibulares. À altura do antepenúltimo dente mandibular, a sutura esplénial-dentário converge medialmente (Fig. 58 c). Assim, os espléniais contactam-se largamente entre si, participando consideravelmente da sínfise mandibular, assim como em *Baurusuchus* (Fig. 62). A sínfise é forte, entendendo-se posteriormente até o espaço entre os dois últimos dentes mandibulares e é fortemente interdigitada. Na superfície medial do esplénial, logo atrás da sínfise, abre-se um pequeno forâmen *intermandibularis oralis anterior* (3 x 2 mm) orientado posteriormente (Fig. 63). Nas formas viventes, este forâmen transmite as ramificações do ramo mandibular do nervo trigêmeo que supre a mucosa da cavidade oral (Iordansky, 1973). Posterior à este forâmen, abrindo-se lateralmente no esplénial e sendo totalmente encerrado por este osso, há um grande forâmen *intermandibularis oralis posterior* oblongo (30 x 6 mm), orientado longitudinalmente (Fig. 63), e que representa a abertura anterior do canal de Meckel ou canal mandibular primordial (Iordansky, 1973). Este forâmen é idêntico ao ocorrente em *Baurusuchus* (obs. pes.). Ortega *et al.* (2000: caracter 90 da matriz de caracteres) consideraram este forâmen nesta condição ("slot-like") como presente também em *Iberosuchus*, em uma forma não-nomeada do Paleoceno de Itaboraí (Brasil) e em *Shantungosuchus*. Entretanto, a descrição deste último (Wu *et al.*,

1994), na qual Ortega *et al.* basearam-se, não menciona ou ilustra esta característica, de modo que a distribuição deste caráter como colocado por estes autores é duvidosa. Dentre as formas recentes (Brochu, 1997) e algumas formas fósseis, como *Sphenosuchus acutus* (Walker, 1990) e *Leidyosuchus canadensis* (Brochu, 1997), a abertura anterior do canal de Meckel consiste num sulco situado principalmente no dentário e apenas bordado posteriormente pelo esplenial.

### Angular

O angular esquerdo é preservado quase integralmente, sendo danificado apenas em suas superfícies articulares com o dentário e coronóide anteriormente e com o suprangular e articular posteriormente (Figs. 59 a, b). É um elemento longo, com sua maior largura na borda anterior da fenestra mandibular (225 x 28 mm), sendo a maior parte (63%) formando toda a borda ventral da enorme fenestra mandibular externa (Fig. 59 a). Sua superfície lateral é fortemente ornamentada, principalmente em sua metade anterior, onde há fortes estrias paralelas longitudinais. Suas paredes formam um par de cristas longitudinais, sendo ambas desenvolvidas especialmente na porção anterior da fenestra mandibular externa, onde formam a porção posterior do canal de Meckel (Fig. 59 c). Logo atrás do canal, na fenestra mandibular externa, há uma fileira com três pequenos forâmens abertos anteriormente.

Medialmente, possui um contorno convexo e é ornamentado apenas em sua porção mais distal. Similarmente a *Baurusuchus* (obs. pes.) e a *Sebecus* (Colbert, 1946), o angular estende-se cranialmente de modo que a área de articulação do coronóide e a região do forâmen *intermandibularis medius* situam-se bem anterior à borda anterior externa da fenestra mandibular externa (Fig. 59 b). Mesmo com tal extensão anterior, o angular não se aproxima da fileira dentária, diferenciando-o da condição em *Sebecus* (Colbert, 1946).

Posteriormente, a crista medial forma a parede medial da fossa adutora. No canto posterior da borda ventral da fenestra mandibular externa, há uma crista curta situada entre a extremidade caudal da cristas supracitadas. Nas forma viventes, este é o local de inserção do *M. adductor mandibular posterior*, e parte do *M. pterygoideus anterior* na mandíbula. A borda anterior medial ventral da fenestra mandibular externa, naquelas, é o principal local de inserção ventral do *M. pterygoideus anterior* e do *M. intermandibularis* (Iordansky, 1964).

### Suprangular

A porção preservada do suprangular de *Stratiotosuchus* corresponde aproximadamente ao terço anterior do elemento esquerdo, sendo danificadas as suas superfícies de articulação com o dentário e o coronóide e a sua margem ventral. Esta porção é alta e comprimida lateralmente, sendo mais alta em sua metade anterior (45 mm), cujas margens são paralelas, e torna-se mais baixa posteriormente pela convergência de sua margem dorsal em relação à ventral. Sua superfície lateral é fortemente ornamentada, exceto na margem dorsal de sua metade posterior, havendo inclusive uma forte e curta crista longitudinal próxima à margem dorsal anterior (Fig. 60 a). Esta crista corresponde à área de inserção ventral, nas formas viventes, do *M. adductor externus superficialis* (Iordansky, 1964).

Medialmente sua superfície é pouco ornamentada e convexa, havendo uma forte crista longitudinal situada à meia-altura do osso, com um enrugamento dorsal à esta e dois forâmens ventrais à mesma crista que se abrem anteriormente (Fig. 60 b). Este enrugamento e a crista longitudinal correspondem aos locais de inserção ventral do *M. adductor externus medius* e do *M. adductor externus profundus* (Iordansky, 1964). A porção preservada do suprangular de *Stratiotosuchus* é idêntica à de *Baurusuchus pachecoi* (Fig 17; Price, 1945), no qual a porção anterior, mais alta e ornamentada, situa-se sob a

plataforma do processo anterior do jugal, e a porção posterior, mais delgada e menos ornamentada, situando-se sob o processo posterior (que forma a arcada da fenestra temporal inferior) do jugal, formando assim a maior parte da borda dorsal da fenestra mandibular externa. De fato, a porção anterior do suprangular de *Stratiosuchus* ajusta-se bem entre margem lateral da superfície media do jugal e a margem lateral do ectopterigóide. Não é possível distinguir, entretanto, a extensão da participação do suprangular no bordeamento dorsal da fenestra mandibular externa, mas provavelmente aproxima-se da condição vista em *Baurusuchus*.

## DENTIÇÃO

A dentição do holótipo de *Stratiosuchus* não é bem preservada, sendo que apenas alguns dos dentes encontrados isolados estão integralmente preservados. Na arcada superior todos os dentes estão preservados, mas estão quebrados em diferentes alturas da coroa e poucos mantêm a cobertura de esmalte (Fig. 14). As porções preservadas da mandíbula contém apenas os dois primeiros e quatro últimos dentes, que estão quebrados à altura da margem dorsal do dentário e apenas suas bases estão preservadas, com exceção de um dente substituinte, cujo ápice da coroa é visível (Figs. 58 a, c). Dez dentes isolados (4 completos e 6 fragmentos de bases e coroas) foram encontrados junto ao holótipo e são atribuídos a mandíbula deste, por não possuírem tamanho compatível com as porções preservadas dos dentes da arcada superior e por um deles estar inserido num fragmento de mandíbula (Fig. 64 a; ver abaixo). Os dentes isolados estão bem preservados, possuindo coroa íntegra, mas com um intenso desgaste em alguns.

As características mais notáveis da dentição de *Stratiosuchus* são sua condição zifodonte (ou teropodomorfa; ver abaixo), sua reduzida fórmula dentária e a heterodontia quanto ao tamanho e grau de compressão lateral dos dentes. Baseando-se nos alvéolos,

*Stratiotosuchus* possui 3 dentes pré-maxilares e cinco dentes maxilares de cada lado, num total de 16 dentes na arcada superior (não é possível estimar com precisão o número de dentes mandibulares).

O tamanho dos dentes varia enormemente ao longo da arcada superior, sendo o 3º dente maxilar o maior e o 1º maxilar o menor. Os alvéolos pré-maxilares são afastados um do outro em cerca de 10 mm (Fig. 27), enquanto os alvéolos maxilares são justapostos (Fig. 35). Todos os dentes apresentam sua superfície lingual mais convexa que a labial e os dentes maxilares destacam-se por serem mais comprimidos lateralmente. A partir do segundo dente pré-maxilar, todos os dentes que possuem esmalte preservado apresentam serrilhas em seus bordos anterior e posterior. Os denticulos destas serrilhas são sempre espatulados ("chisel-like"), com bordos paralelos e projetam-se perpendicularmente da coroa. Possuem 0.5 mm de altura quando não desgastados, ocorrem numa densidade de 2 por mm da porção média para o topo da coroa e 3 por mm em sua base e possuem uma camada translúcida de esmalte em sua borda externa (mais escura que nos locais onde o esmalte sobrepõe-se à dentina branca). A superfície externa da dentina é marcada por sulcos e cristas longitudinais (mais fortemente marcada no 3º dente maxilar), mas estas não marcam a superfície do esmalte. Este apresenta cor ocre, linhas longitudinais e transversais e não possui sulcos, cristas ou enrugamentos. Estas características dos denticulos e esmalte são idênticas às ocorrentes em *Baurusuchus* (Riff & Kellner, 2001). A arcada superior possui suas margens alveolares paralelas entre si a partir do 3º dente pré-maxilar. Entre este e a margem do primeiro alvéolo maxilar há um grande diástema (46 mm). Em vista ventral essa região forma uma cavidade em forma de crescente aberto lateralmente, bordada por uma pequena extensão anterior do bordo alveolar da maxila e uma também pequena expansão posterior da pré-maxila, separadas por 30 mm (Figs. 11, 12, 14 e 15). Esta feição difere pouco da presente em *Baurusuchus*, cujas extensões da maxila e pré-maxila em

direção ao diástema aproximam-se de modo a formar uma parede lateral parcial (Riff & Kellner, 2001). Nesta grande cavidade aloja-se o maior dente mandibular durante a oclusão, quando é o único a permanecer totalmente exposto, visto que os demais dentes mandibulares alojam-se em fendas rasas (fossas oclusivas) situadas medialmente à arcada superior (Fig. 35). O maior dente mandibular em *Baurusuchus* é o 4º e, em *Stratiotosuchus*, muito provavelmente o dente que se aloja no diástema da arcada superior corresponda à esta ou à contíguas posições (3º ou 5º).

A morfologia dentária dos Baurusuchidae destaca-se pela sua condição teropodomorfa, isto é, apresentando carenas serrilhadas e compressão lateral, análoga à ocorrente na grande maioria dos dinossauros Theropoda (Riff & Kellner, 2001). Assim, sua descrição detalhada mostra-se de especial importância, pois muitos registros de Theropoda no Grupo Bauru baseiam-se em dentes isolados e a presença de outro táxon com dentição semelhante levanta questões quanto à real natureza de tais registros. Neste sentido, os dentes preservados de *Stratiotosuchus* serão aqui descritos individualmente. Quando possível, serão medidos o comprimento antero-posterior basal (CAPB), a altura da coroa (AC) e a largura basal (LB, tomada em direção labio-lingual), e a densidade de denticulos por mm nas carenas, de acordo com os procedimentos sugeridos por Farlow *et al.* (1991).

Os primeiros dentes pré-maxilares posicionam-se no ápice da pré-maxila, com seus alvéolos abrindo-se ventralmente à base dos processo narinais. O dente direito apresenta-se melhor preservado, mantendo a cobertura de esmalte e sendo seccionado acima da metade superior do coroa. Possui seção sub-circular e não possui carenas serrilhadas. Este dente é mais novo que o esquerdo e muito de sua coroa encontra-se ainda inserido profundamente no alvéolo, de modo que não é possível medir os parâmetros acima. O dente esquerdo possui apenas sua base preservada (CAPB: 13.2mm; LB: 10.8mm) e não mantém a cobertura de esmalte. Ressalta-se aqui que a orientação de mensuramento do CAPB difere

no primeiro e segundo par de dentes, uma vez que estes são rotacionados em relação aos dentes posteriores, com esta medida correspondendo ao comprimento latero-medial. Entre 1º e o 2º dente pré-maxilar, há um profundo sulco (6.5 e 9.2 mm de largura e 11.5 e 15.2 mm de profundidade, esquerdo e direito, respectivamente) que aloja o primeiro dente mandibular quando em oclusão, havendo, inclusive, um fragmento grande deste dente ainda inserido no sulco direito (Fig. 27).

Em ambos lados, apenas a base do 2º dente pré-maxilar está preservada. esta é sub-circular em seção, sendo o dente esquerdo (CAPB: 14mm; LB: 14.5mm) ligeiramente maior que o direito (CAPB: 13.5; LB: 11.8). Alojado na base deste, desponta o ápice do dente substituinte, que já possui carenas serrilhadas, embora não seja possível medi-las.

O 3º dente pré-maxilar é o segundo maior dente da arcada superior, tal como em *Baurusuchus* (Riff & Kellner, 2001). Estes apresentam uma maior compressão lateral em relação aos primeiros, possuindo seção elíptica. O dente direito (CAPB: 14.8mm; LB: 10.6mm) é melhor preservado, mas falta-lhe parte da coroa e apenas a metade inferior de sua carena posterior é preservada. O dente esquerdo (CAPB: 22.9mm; LB: 17.9mm), mais exposto, não preserva o esmalte.

O primeiro dente maxilar não está preservado, havendo apenas fragmentos de sua base inseridos no alvéolo esquerdo (Fig. 65), sendo que a região do alvéolo direito também não é preservada. Este dente diferencia-se dos demais principalmente pela sua posição peculiar, pois situa-se bem acima da norma do bordo dentário da maxila, abre-se rostralmente e é o menor da arcada superior (9.5 x 5.3mm). A presença de um pequeno alvéolo como portador do primeiro dente maxilar é concordante com a fórmula dentária de *Baurusuchus pachecoi* (Riff & Kellner, 2001), mas sua posição e orientação difere do primeiro alvéolo maxilar deste (onde situa-se na norma do bordo dentário da maxila). Ressalta-se que *Pabwehshi pakistanensis* possui um dente bem preservado situado

exatamente na posição e orientação deste primeiro alvéolo de *Stratiotosuchus* (Fig. 66) e sua ocorrência num outro táxon sugere fortemente que este alvéolo não representa uma anomalia.

O 2º par de dentes maxilar (5º da arcada superior) também não preserva suas coroas, sendo que do direito é visível apenas uma seção de sua base (CAPB: 15.1; LB: 8.5), enquanto o dente esquerdo mantém um fragmento da porção inferior de sua coroa (CAPB: 12.6mm; LB: 12.8mm).

Sendo o maior dente da arcada superior, o 3º dente maxilar têm suas coroas apenas parcialmente preservadas. O dente esquerdo (CAPB: 25.5mm; LB: 17mm) mantém parcialmente sua camada de esmalte e parte da carena posterior inferior, sendo mais novo que o dente direito (CAPB: 28.5mm; LB: 19.3mm), que possui a porção inferior de sua coroa preservada (AC parcial: 37.5mm), mas sem esmalte. A partir desta posição, os dentes apresentam-se mais fortemente comprimidos lateralmente, possuindo uma seção elíptica estreita (Fig. 35).

Os 4º e 5º dentes maxilares também possuem apenas suas bases preservadas e são sucessivamente menores em relação ao par anterior. A seção da base do 4º par possui as seguintes medidas: esquerdo- CAPB: 19.6mm, BL: 14.2mm; direito- CAPB:19.8mm, LB: 10.5mm. O 5º e último par de dentes maxilares é o segundo menor da maxila, assim como em *Baurusuchus* (Riff & Kellner, 2001), medindo: esquerdo- CAPB: 14mm, LB: 13.2mm; direito- CAPB: 15.3mm, LB: 10.8mm. Um dente substituinte é preservado na base do 5º dente direito, possuindo parte de sua carena anterior superior preservada.

Dentre os dentes mandibulares, estão preservados *in situ* apenas os dois primeiros pares e os 4 últimos dentes esquerdos (Figs. 58 a, c). O 1º par de alvéolos mandibulares situam-se bem na extremidade anterior da mandíbula e são espaçados em 10 mm um do outro. Assim como os dentes da arcada superior, apenas a porção basal de suas coroas estão

preservadas. Ambos dentes possuem seção transversal sub-circular e são inclinados posteriormente. O 1º dente esquerdo (CAPB: 13mm; LB:12.8 mm) possui parte do esmalte preservado e apresenta carenas serrilhadas (como este dente foi seccionado obliquamente, apenas a porção inferior da carena posterior foi preservada). O dente direito (CAPB:15mm; LB: 13.3mm) não preserva a camada de esmalte. Há um fragmento deste dente inserido na pré-maxila (ver acima).

O 2º par mandibular é menor que o anterior, sendo que o esquerdo (CAPB:7.5mm; LB: 8.5mm) preserva apenas parte da base de sua coroa e o direito (alvéolo: 8.7 x 8.4mm) é representando pela coroa de um dente substituinte ainda totalmente inserido no alvéolo. Este dente possui ambas carenas serrilhadas.

Os 4 dentes preservados no segundo fragmento do dentário correspondem aos 4 últimos dentes esquerdos. Estes foram seccionados à altura da margem do dentário, de modo que apenas suas bases foram preservadas. Possuem as seguintes medidas, tomadas do mais anterior ao último, sendo o maior valor correspondente ao CAPB e o menor à LB: 8.7 x 7.8mm; 11.9 x 13.6mm; 20.3 x 13mm e 12.3 x 9.7mm. Inserido na base do penúltimo dente, emerge o ápice de um dente substituinte, cujo esmalte é preservado, possuindo ambas carenas serrilhadas.

Dentre os dentes isolados encontrados, dois destacam-se pelas suas dimensões. Um deste (Fig. 64 a) possui a camada de esmalte preservada, apresentando serrilhas em ambas carenas mas falta-lhe o ápice da coroa (CAPB: 24mm; LB: 21.6; AC parcial: 55.1mm). O outro (Fig. 64 b) está integralmente preservado (CAPB: 25.5mm; LB: 19.5mm; AC: 57.3mm), mas sua superfície é deveras desgastada, de modo que não possui serrilhas preservadas, o ápice da coroa é arredondado e a maior parte da cobertura de esmalte é enegrecida. Além disso possui uma considerável inclinação posterior, uma suave inclinação labial e uma forte constrição labial entre a base e a coroa. Este dente está inserido num

fragmento da mandíbula que encaixa-se perfeitamente no diástema esquerdo da arcada superior, de modo que é aqui considerado o maior dente mandibular (correspondente ao 4º dente mandibular, ou caniniforme inferior, de *Baurusuchus*). Por semelhança de forma e tamanho, o outro dente isolado descrito acima é considerado aqui como o corresponde ao caniniforme inferior direito.

Além dos acima, há apenas dois dentes isolados com coroas íntegras, sendo um com uma base de 35.5 mm de altura preservada (CAPB: 11,8mm; LB: 8.6mm; AC: 12.5mm; Fig. 64 a). Este destaca-se por possuir uma maior densidade de dentículos em suas carenas, sendo 3 por mm na carena anterior e parte superior da carena posterior e 4 por mm na metade inferior da carena posterior. Esta densidade ocorre também em outros três fragmentos de coroas isolados. Em *Baurusuchus*, os dentes cujas carenas possuíam maior densidade de dentículos são os menores dentes mandibulares (Riff & Kellner, 2001), o que sugere também que os dentes isolados mencionados acima correspondam à mandíbula de *Stratiotosuchus*. O outro dente isolado completo não preserva sua base mas sua coroa é excelentemente preservada (CAPB:14.1mm; LB:10.5MM; AC:22.4mm; Fig. 67 b). Possui ambas carenas serrilhadas, com 2 dentículos por mm na carena anterior e porção superior da carena posterior e 3 dentículos por mm no terço inferior desta. Aparentemente não se inclina posterior e lingualmente. Este dente é muito similar ao 5º dente mandibular de *Baurusuchus* (Fig. 62), apesar de este ser menor e possuir uma densidade maior de dentículos (3 a 4 por mm; Riff & Kellner, 2001).

## 9. DISCUSSÃO

Diversas características observadas no holótipo de *Stratiosuchus maxhechti* permitem uma discussão mais aprofundada, como na que segue nos tópicos abaixo.

### Fossas narinais

*Stratiosuchus* apresenta uma concavidade rasa, lisa, lateralmente à cada narina externa, denominada aqui de fossas narinais (Figs. 24-26). Estas fossas foram considerada por Campos *et al.* (2002) como uma sinapomorfia entre os Baurusuchidae. Entretanto, após comparações realizadas com material craniano de outras espécies de crocodylomorfos depositas no MCT-DNPM/RJ, pôde-se perceber que a fossa narinal ocorre em outros táxons (*Ziphosuchia* de Ortega *et al.*, 2000 e em *Araripesuchus* Price, 1959) e não pode ser considerada uma sinapomorfia de Baurusuchidae. O material analisado no MCT-DNPM pertence a *Peirosaurus tormini* Price, 1950 e a uma forma não descrita provinda da Bacia de Itaboraí, analisada e incluída por Gasparini *et al.* (1993) na família Bretesuchidae, relacionada aos Baurusuchidae. Alguns autores sugerem que esta feição poderia estar ligada à presença de valvas que fechariam as narinas (Gasparini *et al.*, 1993).

Os sulcos nas paredes laterais da passagem nasal que abrem-se nesta fossa estão situados em posição similar à dos *rami maxilaris* do nervo trigêmeo, que inerva a base dos dentes maxilares nos *Crocodylia* viventes (Reese, 1915). Este mesmo ramo nervoso estende-se anteriormente nos mamíferos até a região das vibrissas (Godinho & Getty, 1975) e corresponde, nas aves, a vários ramos sensoriais que inervam a ranfoteca (Dubbeldam, 1993). Em *Stratiosuchus* e outros crocodylomorfos, como *Sphagesaurus* e *Mariliasuchus* (obs. pes.), este sulco abre-se exatamente nesta fossa narinal, o que sugere fortemente uma função sensitiva para o tecido mole situado sobre esta fossa, e não valvas de fechamento de narinas, pois este ramo nervoso detém apenas fibras sensoriais (Godinho & Getty, 1975; de

Beer, 1937). Esta hipótese poderá ser melhor suportada apenas com o encontro de material com crânio completo e desarticulado ou com o uso de tomografias computadorizadas, de modo a permitir traçar na parede da passagem nasal o curso desse sulco e compará-lo melhor às formas recentes.

### **Ausência da fenestra antorbital**

A ausência da fenestra antorbital é típica para os Baurusuchidae, como observado em *Stratiotosuchus* (Fig. 34) e *Baurusuchus* (Figs. 17, 18) Esta fenestra ocorre plesiomorficamente dentre os Crocodylomorpha, havendo uma tendência de redução e fechamento desta ao longo da evolução do grupo (Witmer, 1997). Gasparini *et al.* (1991) consideraram o fechamento da fenestra antorbital como uma sinapomorfia compartilhada entre *Baurusuchus* e *Sebecus icaeorhinus*, mas tal sugestão é incompatível com o resultado de análises mais amplas (p. ex. Ortega *et al.* 2000; Clark, 1994), as quais sugerem que a extrema redução e o fechamento da fenestra antorbital ocorrem independentemente pelo menos três vezes dentre os Mesoeucrocodylia (Witmer, 1997).

O fechamento e internalização da fenestra antorbital é considerado por Witmer (1997) como uma solução biomecânica para a susceptibilidade que um crânio comprimido dorso-ventralmente teria a torções, correlacionando-o então à platirrostria sofrida pelos Neosuchia e dentre os Thalattosuchia. Entretanto, este autor não considera o fato de formas oreinirrostras (altas dorso-ventralmente) como os Baurusuchidae e *Sebecus* fugirem à esta correlação. Em *Stratiotosuchus*, apesar da ausência da fenestra antorbital, há uma desenvolvida cavidade antorbital (ver Principais Aberturas Cranianas). Assim, talvez a redução da cavidade antorbital como um todo, não apenas de sua fenestra, seja correlacionável à platirrostria, de modo que as formas oreinirrostras, como *Stratiotosuchus*, estariam concordantes à tal correlação.

## Evidência da presença de orlas auditivas

Na margem lateral do esquamosal em *Stratiotosuchus*, há dois tênues sulcos longitudinais, acima do recesso ótico externo. Nos Crocodylia viventes, um sulco longitudinal na margem lateral do esquamosal ocorre como local de inserção de uma orla de pele distinta e sua musculatura associada. Essa orla de pele superior ("earlips") cobre a maior parte do recesso ótico externo, que conta também com uma pequena orla inferior. Ambas são sustentadas por tecido conectivo denso, sendo que na orla auricular superior, este tecido é mais rijo e forma a placa auricular (Shute & Bellairs, 1955). Entre essas orlas há uma abertura para a entrada de sons que pode ser vedada. A orla superior move-se apenas sob excitação direta, enquanto que movimentos da orla inferior são comuns. O *M. depressor auriculae inferior* corre intimamente associado ao *M. depressor palpebrae inferior* e o *M. levator bulbi*, de modo que a movimentação da orla auricular inferior é aparentemente sincronizada com a das pálpebras (Wever, 1978). Estas orlas evitam a entrada de água no ouvido quando os animais atravessam a interface água-ar ao submergirem ou emergirem (Wever, 1978).

A presença (apesar de tênue) da marca desta estrutura adaptada à vida anfíbia num animal cujos muitos outros atributos anatômicos remetem-no a possuir hábitos terrestres parece incoerente. Esta impressão é compartilhada também por Hecht & Tarsitano (1983) em relação à presença do sulco longitudinal do esquamosal nos Protosuchia, grupo mais basal de Crocodyliformes. De fato, todos os crocodyliformes, incluindo-se aí várias formas tidas como tendo hábitos terrestres, possuem a área de inserção das orlas auriculares bem marcada (Wu *et al.*, 1994; Ortega *et al.*, 2000). Em *Sphenosuchus acutus* há uma rugosidade topologicamente similar no esquamosal acima do recesso auditivo externo, mas não um sulco (Walker, 1990). Áreas de inserção muscular topologicamente similares com o sulco longitudinal na lateral do esquamosal nos Crocodyliformes ocorrem também em

outros Crurotarsi predadores terrestres, como o *Rauisuchia Saurosuchus galilei* (Alcober, 2000). Por outro lado, é aparentemente ausente no fitossauro *Machaeroprotopus* (Camp, 1930; Anderson, 1936), grupo este de hábito claramente anfíbio. Assim, ao que parece, a função das orla auriculares empregada pelos Crocodylia viventes é um exemplo de exaptação (*sensu* Gould & Vrba, 1984), tendo sua origem e ocorrência em formas fósseis de hábitos terrestres e predadores relacionado-se a outra função, diferente da atual. Esta hipótese já foi proposta anteriormente por Walker (1990), quando sugeriu que as orlas auriculares pudessem ter evoluído como protetoras da membrana timpânica contra detritos carregados pelo ar. Outra possível pressão seletiva para a origem e evolução das orlas auriculares envolve o direcionamento da captação de sons no meio aéreo. Mesmo sendo uma proposta plausível, não é possível confirmá-la ou refutá-la, mas apenas agregar-lhe indícios. Estes podem ser obtidos observando-se táxons de Crocodylia viventes com hábitos mais terrestres, como *Paleosuchus* e *Osteolaemus*, notando o comportamento das orlas auriculares em indivíduos em terra sujeitos a sons, como chamados intraespecíficos e ruídos feitos por presas em potencial.

### **Ornamentação occipital**

A ornamentação do supraoccipital de *Stratiotosuchus* assemelha-se mais a de rauissuquídeos (como *Saurosuchus galilei*, Alcober, 2000; *Batrachotomus kupferzellensis*; Gower, 2002), ou seja, animais terrestres cujo peso da cabeça é sustentada pela musculatura nugal. Por outro lado, na maioria dos Crocodylomorpha e também nos Phytosauria (como *Machaeroprotopus*; Anderson, 1936), formas anfíbias que amenizam a sustentação da cabeça pela flutuação na água na maior parte do tempo, possuem uma fraca ornamentação no supraoccipital, mesmo em formas de grandes proporções (como *Leidyosuchus formidabilis*; Erickson, 1976). As formas tidas como terrestres, como *Sphenosuchus*,

*Protosuchus* e *Notosuchus*, por outro lado, também não possuem marcada ornamentação no supraoccipital, mas estes são animais de pequeno porte e brevirrostrós (crânios que não ultrapassam quinze centímetros de comprimento), com uma proporção área/volume muito maior do que em *Stratiotosuchus*, de modo que esta condição já seria esperada.

### **Não-verticalização do basicrânio**

A posição não-verticalizada da porção ventral (basicranial) dos exoccipitais e do basioccipital, com conseqüente posição ventrocaudal dos forâmens presentes nos exoccipitais e do côndilo occipital, em *Stratiotosuchus*, é similar à que ocorre nos Eusuchia viventes recém-eclodidos (Tarsitano, 1985) e em muitos Crocodyliformes, como *Protosuchus haughtoni* (Gow, 2000; Busbey & Gow, 1984), *Simosuchus clarki* (Buckley *et al.*, 2000), *Araripesuchus patagonicus* (Ortega *et al.*, 2000), *Lomasuchus palpebrosus* (Gasparini *et al.*, 1991), *Baurusuchus pachecoi* (obs. pes.) e aparentemente em *Malawisuchus mwakasyungutiensis* e *Notosuchus* (Gomani, 1997). Nos Eusuchia viventes, porém, o basicrânio passa por um processo de verticalização que altera aquele quadro para o observado nas formas adultas de Eusuchia. O basicrânio mostra-se verticalizado também em formas externas aos Archosauromorpha e aos Crocodylomorpha, como no Procolophonidae *Leptopleuron lacertinum* (Spencer, 2000), nos Rauisuchia *Saurosuchus galilei* (Alcober, 2000) e *Batrachotomus kupferzellensis* (Gower, 2002). Nos Phytosauria, o basicrânio é menos verticalizado que nesses últimos, mas bem mais que nos Crocodylomorpha basais (Camp, 1930; Chatterjee, 1978). Assim, aparentemente a não-verticalização do basicrânio é típica (derivada) dos Crocodyliformes (Tarsitano, 1985; Buckley *et al.*, 2000: caracteres 58, 60 e 114 na matriz de caracteres; Ortega *et al.* 2000: caracter 176 da matriz de caracteres), com a verticalização do basicrânio sendo típica (reversão) dos Neosuchia (Ortega *et al.*, 2000: caracter 65 da matriz de caracteres). Dentre

os Crocodyliformes basais, entretanto, há exceções, como em *Protosuchus haughtoni* que possui seu basicrânio verticalizado como as formas viventes (Busbey & Gow, 1984). Além disso, devido ao grande número de dados ausentes para os caracteres relacionados à essa verticalização do basicrânio em diversas formas de Crocodyliformes e mesmo nos grupos-externos selecionados (p. ex.: *Postosuchus*), não é possível traçar com certeza a evolução desta feição, sendo o quadro traçado acima o mais provável pelas topologias apresentadas por Buckley *et al.* (2000), Ortega *et al.* (2000) e Clark (1994).

Esta questão é importante porque é em função da posição filogenética de *Stratiotosuchus* e da distribuição destes caracteres relacionados à não-verticalização do basicrânio que podemos avaliar o quanto a forma geral desta região foi comprometida pela compressão sofrida durante o soterramento (vide Tafonomia). Pela comparação com os demais crocodyliformes e pela análise dos cladogramas disponíveis, é muito provável que a não-verticalização do basicrânio em *Stratiotosuchus* é devida principalmente à história de sua linhagem, e não a um artefato tafonômico.

### **Sistema de Eustachio**

As implicações das diferenças da morfologia do Sistema de Eustachio de *Stratiotosuchus*, comparado às formas viventes são de difícil interpretação pelo fato que poucos autores preocuparam-se em descrever este região do crânio, principalmente pelas dificuldades de preparação. Walker (1990) entretanto, apresenta uma detalhada descrição desse sistema em *Sphenosuchus acutus*, e mostra que este espécime possui uma grande concavidade no basisfenóide, em posição similar aos seios basisfenoidais de *Stratiotosuchus* (recess sub-basisphenoid, pag. 77), e o reconhece como sendo o tubo de Eustachio médio mais o tubo de Eustachio anterior. Ou seja, em *Sphenosuchus*, também não há um tubo de Eustachio anterior individualizado como nas formas recentes. Além

disso, esse autor também reconhece em *Sphenosuchus* canais mais largos e mais abertos que nas formas recentes, como em *Stratiotosuchus*. Apesar dos seios no basisfenóide neste táxon ser diferente daquele em *Sphenosuchus* por apresentar dois seios separados por lâmina óssea, o sistema de Eustachio em *Stratiotosuchus* guarda mais similaridades com *Sphenosuchus* que com as formas viventes, o que merece as seguintes considerações: o sistema de Eustachio dos Eusuchia é reconhecido por representar um sistema de manutenção da pressão interna das cavidades timpânicas por propiciar um complexo sistema de comunicação entre estas e a faringe (Colbert, 1946b; Tarsitano, 1985).

Esse sistema, considerado o mais complexo entre todos os vertebrados, apesar de não ser ainda bem compreendido (Colbert, 1946b), possui claras implicações quando os animais submergem e emergem (Antunes, 1967). Entretanto, outras funções têm sido atribuídas por diversos autores para as pneumaticidades paratimpânicas que ocorrem nos amniotas, como o incremento da sensibilidade à sons de baixa frequência, da localização de sons no espaço (especialmente para aves), o isolamento do aparelho auditivo de sons próprios (especialmente para cetáceos), absorção de choques, manutenção térmica (também para aves) e um isolamento funcional do ouvido interno com a superfície externa (Witmer, 1997 e suas referências). O sistema de Eustachio dos Crocodylomorpha é peculiar ao grupo e não-homólogo ao presente em Dinosauria, incluindo Aves (Gower, 2002; Gauthier, 1986; Gauthier *et al.*, 1988).

Como discutido acima, esse sistema já ocorre nas formas mais basais do grupo, de hábitos terrestres, e sua origem possivelmente não está relacionada à função de manutenção da pressão nas formas viventes (anfíbios) como advogado na literatura. De fato, os Crocodylia viventes não submergem a profundidades maiores que outros animais anfíbios (como hipopótamos e iguanas-marinhas, por exemplo) que carecem de um sistema de Eustachio semelhante, situação na qual um sistema especial de manutenção da pressão

na cavidade timpânica seria essencial. Além disso, Colbert (1946b) notou que apenas para a manutenção da pressão da cavidade timpânica, um único e grande tubo é a solução mais simples (esta inclusive é a estratégia usada por todos os demais tetrapodas, aquáticos ou não [Romer, 1956]). Wever & Vernon (1957), através de experimentos acústicos, defendem que a pneumaticidade timpânica (referindo-se neste caso ao antro mastóideo) nos Crocodylia está relacionado principalmente ao incremento da sensibilidade a sons de baixa frequência e à localização de sons no espaço. De fato os Crocodylia, mesmo possuindo um sistema columelar simples de transmissão de sons como os demais tetrapoda não-mamalianos, têm essa transmissão muito mais eficiente que nestes (Wever, 1978; Wever & Vernon, 1957). Esta hipótese coaduna-se melhor com a ocorrência de um desenvolvido sistema de Eustachio (outra pneumaticidade timpânica) em todos os Crocodylomorpha tidos como de hábitos terrestres, como os Sphenosuchidae (Walker, 1990), Protosuchidae (Langston, 1973; Tarsitano, 1985), Baurusuchidae (como *Stratiotosuchus*) e Sebecidae (Colbert, 1946a) do que com a simples manutenção do equilíbrio da pressão na cavidade timpânica durante o mergulho. A condição desse sistema nos Notosuchidae é incerta principalmente por carência de descrições detalhadas do basicrânio. Interessante notar que a hipótese de Wever & Vernon (1957) para a pneumaticidade timpânica aproxima-se com a proposta aqui para a origem das orlas timpânicas (ver Esquamosal). De qualquer forma, a maior semelhança do sistema de Eustachio de *Stratiotosuchus* com o de *Sphenosuchus acutus* (pela ausência de um tubo único anterior individualizado; Walker, 1990) do que com as formas recentes ou com Mesoeucrocodylia aquáticos como *Pelagosaurus* (que, como os viventes, possui um tubo de Eustachio anterior único; Walker, 1990), aliada à disposição ventromedial das aberturas dos tubos de Eustachio laterais em *Stratiotosuchus*, diferente da disposição mais lateral dessas aberturas nas formas viventes e em outras de hábitos aquáticos, como os Pholidosauridae e os Dyrosauridae (Brochu *et al.*, 2002), é interpretada

aqui como sendo mais um indício dos hábitos terrestres de *Striatotosuchus* e, por extensão, dos demais Baurusuchidae.

## Dentição

Uma das características mais notáveis da dentição de *Striatotosuchus* é a sua redução no número de dentes. Esta feição já havia sido notada previamente em *Baurusuchus* (Riff & Kellner, 2001) e *Cynodontosuchus*, um baurussúquideo representado apenas por um rostro proveniente do Cretáceo da Argentina (Gasparini, 1972). Em *Striatotosuchus* esta é ainda mais acentuada, pela presença de apenas 3 dentes pré-maxilares neste enquanto aqueles possuem 4 dentes pré-maxilares. Na maxila, os três táxons compartilham a presença de 5 dentes. Apesar de as maxilas não estarem preservadas no baurussúquio paquistanês, *Pabwehshi* (Wilson *et al.*, 2002), este táxon compartilha com *Striatotosuchus* a redução do número de dentes pré-maxilares (3 em ambos).

A presença de poucos dentes na arcada superior (3-4 pré maxilares e 5 maxilares) é sugerido como uma sinapomorfia para os Baurusuchidae (Riff & Kellner, 2001). Outros Crocodyliformes apresentam similar redução do número de dentes, como no "notossúquio" *Chimaerasuchus paradoxus*, que apresenta apenas dois dentes pré-maxilares (Wu *et al.*, 1996), mas seus dentes não são teropodomorfos e certamente essas pequenas formas ocuparam um nicho muito distinto dos Baurusuchidae. Outras formas zifodontes, como *Sebecus* (Colbert, 1946), diferem em sua fórmula dentária dos Baurusuchidae pelo maior número de dentes presentes. Este último possui 4 dentes pré-maxilares, 10 maxilares e 13 mandibulares.

A respeito do problema da distinção entre dentes isolados dos Baurusuchidae e de Theropoda, as características dentárias de *Striatotosuchus* corroboram com as propostas anteriormente para *Baurusuchus* (Riff & Kellner, 2001). Ambos táxons apresentam uma

grande variedade de forma, tamanho e densidade de dentículos, o que torna a identificação de dentes isolados problemática. Entretanto, duas características observadas em *Baurusuchus* e que ocorrem também em *Stratiotosuchus* podem ser úteis para esse propósito: a cavidade da polpa restrita principalmente à base dos dentes, com a coroa sendo maciça e a espessura do esmalte. Nos Theropoda os dentes tendem a ser mais ocos (Currie *et al.*, 1990) e a camada de esmalte bem mais delgada do que o observado nos Baurusuchidae (Currie *et al.*, 1990; Kellner, 1996). Mais espécimes, entretanto, especialmente arcadas dentárias completas de Theropoda são necessários para uma maior avaliação da validade destas características enquanto ferramentas de distinção desses dentes.

A presença de serrilhas nos dentes de *Stratiotosuchus* reforça a idéia de que os Baurusuchidae foram predadores essencialmente terrestres. Os Crocodylia viventes, que não possuem dentes serrilhados, quando capturam uma presa grande necessitam afogá-la e arrancar grandes partes de sua carne com movimentos bruscos de todo o corpo. As formas zifodontes, por outro lado, podem usar suas lâminas serrilhadas para causar uma mordida mais letal sem a necessidade de tais movimentos. Como em *Baurusuchus* e *Sebecus*, *Stratiotosuchus* possui os dentes superiores e inferiores arranjados alternadamente, com as bordas serrilhadas passando umas sobre as outras, similarmente a tesouras, arranjo este que incrementa ainda mais o efeito da mordida.

## **Hábito**

Diversas características cranianas apresentadas no capítulo 8 e acima concordam em apontar para um hábito terrestre para *Stratiotosuchus* e aos demais Baurusuchidae, em particular a forma do crânio, a posição das narinas externas e órbitas, a desenvolvida musculatura nugal (evidenciada pela pesada ornamentação de seus locais de inserção no esquamosal, supraoccipital e basioccipital), o sistema de Eustachio e a dentição

teropodomorfa. Além disso, análises histológicas realizadas num fragmento de fêmur atribuído a *Stratiotosuchus* (MCT 1714-R) agregam outras evidências a esse respeito. A seção longitudinal da diáfise deste fêmur apresenta poucos ósteons secundários localizados profundamente no córtex e quatro bem marcadas linhas de crescimento ("resting lines"), visíveis mesmo sem o auxílio de microscópio. Tais linhas ocorrem nas formas viventes de duas maneiras distintas: nas formas semi-aquáticas as linhas são fracas, enquanto nas formas principalmente terrestres ou aquáticas são fortemente marcadas (Peabody, 1961). Em MCT 1714-R as linhas de crescimento são similares à segunda condição e, uma vez que a morfologia craniana de *S. maxhecti* (e outros Baurusuchidae) mostra que este não seria totalmente aquático, as características histológicas observadas indicam que o hábito terrestre para este táxon é mais provável. Além disso, estas características mostram que a histologia do fêmur de *Stratiotosuchus* é similar à observada em pequenos Theropoda (Reid, 1992).

É evidente que a maior contribuição à elucidação dos prováveis hábitos terrestres dos Baurusuchidae advirá da descrição de seu pós-crânio. Entretanto, o somatório das características acima mostra que *Stratiotosuchus* (e os Baurusuchidae) exercia um papel importante no nicho de predadores terrestre ativos durante o Cretáceo Superior do Gondwana, período relativamente escasso de outros grandes predadores (como os Theropoda) quando comparado com períodos anteriores e com o restante da fauna tetrapoda de médio e grande porte contemporânea conhecida, dominada especialmente pelos Crocodylomorpha e Sauropoda.

### **Posicionamento filogenético**

A partir da descrição do crânio de *Stratiotosuchus maxhecti* apresentada aqui, pode-se concluir que este táxon está mais relacionado à *Baurusuchus pachecoi*,

*Cynodontosuchus rothi* e *Pabwehshi pakistanensis* do que aos demais Crocodylomorpha (vivos ou fósseis). As características listadas abaixo sugerem fortemente que *Stratiotosuchus* possa ser incluído, junto com as espécies citadas, no clado Baurusuchidae. As de número 1 e 3-13 não são observáveis em *Cynodontosuchus* e *Pabwehshi* devido à natureza fragmentária de seus holótipos e a 2 e 15 não são observáveis em *Pabwehshi* pelo mesmo motivo. A característica 14 é compartilhada apenas com *Cynodontosuchus* e *Pabwehshi* e a 19 apenas com *Pabwehshi*. A característica 16 não ocorre em *Cynodontosuchus*.

1. Posição latero-frontal da órbitas;
2. Ausência da fenestra antorbital;
3. Ectopterigóide inserido na superfície ventral transversalmente expandida do jugal, contatando a maxila apenas anteriormente;
4. Fenestras palatinas alongadas longitudinalmente e estreitas;
5. Processo anterior do jugal fortemente sulcado, flexionado dorsalmente, formando uma depressão triangular em *Baurusuchus* e uma plataforma em *Stratiotosuchus*;
6. Pós-orbital com dois processos descendentes (um anterior e um posterior) bem marcados e uma lâmina entre esses processos;
7. Presença de uma grande placa vertical no esquamosal;
8. Inclinação vertical do quadrado em cerca de 70° em relação ao plano do palato;
9. Presença de uma desenvolvida pneumaticidade no processo ótico do quadrado;
10. Presença de uma profunda concavidade na superfície lateral do quadrado;
11. Forâmen *intermandibularis oralis* grande, em forma de fenda e alojado inteiramente no esplênico;
12. Angular arqueado dorsalmente;
13. Fenestra mandibular externa extensa longitudinalmente;

14. Presença de apenas 3 dentes pré-maxilares;
15. Presença de apenas 5 dentes maxilares;
16. Terceiro dente pré-maxilar como o maior da pré-maxila;
17. Segundo dente maxilar como o maior da arcada superior;
18. Primeiro dente maxilar como o menor da arcada superior;
19. Primeiro alvéolo maxilar direcionado anteriormente e posicionado acima da norma do bordo dentário da maxila;

As características apontadas acima sugerem fortemente tal posicionamento filogenético para *Stratiotosuchus* mas, uma vez que estas não foram inseridas numa matriz de dados visando a obtenção da árvore filogenética mais parcimoniosa, devem ser vistas criticamente. A análise filogenética destas características e posterior eleição de homologies secundárias será realizada num trabalho posterior (doutoramento), com a inclusão do pós-crânio de *Stratiotosuchus* devidamente descrito e comparado. Essas características não serão acrescentadas aqui à diagnose de Baurusuchidae apresentada por Price (1945) e de *Stratiotosuchus* apresentada por Campos *et al.* (2001) também pela preferência em aguardar a descrição do pós-crânio de *Stratiotosuchus*, momento no qual uma nova expansão da diagnose desta táxon será apresentada.

Além dessas características, a análise filogenética apresentada por Ortega *et al.* (2000) sugere seis autapomorfias para *Baurusuchus* e dentre estas, quatro ocorrem também em *Stratiotosuchus*, ou seja, são sinapomorfias de Baurusuchidae. É importante salientar que nenhuma das seis autapomorfias propostas para *Baurusuchus* por esses autores é exclusiva deste táxon, mas ocorrem também em outros clados não proximalmente relacionados, sendo consideradas assim reversões e/ou convergências de acordo com a topologia por eles apresentada (Fig. 2). O número do caráter como listado por Ortega *et al.*

(2000) é mostrado entre parênteses, seguido dos táxons onde esses caracteres ocorrem com o mesmo estado derivado que em *Baurusuchus*:

- Fenestra naso-oral (forâmen incisivo) formado pela pré-maxila e maxila (caráter 12- este caráter é codificado como não observável para *Baurusuchus* na matriz de Ortega *et al.*, mas observações pessoais confirmam o estado apresentado). Ocorre também em *Sphenosuchus*, *Gobiosuchus*, *Bretesuchus*, numa forma de Itaboraí não descrita, *Libycosuchus*, *Itasuchus*, *Theriosuchus*, *Bernissartia*, num neossúquio não descrito de Las Hoyas, *Alligator* e *Crocodylus*.

- Narinas internas não septadas (caráter 137). Ocorre também em *Pelagosaurus*, *Steneosaurus*, no neossúquio não descrito de Las Hoyas, em *Hylaeochampsia* e em *Crocodylus*.

- Número de dentes maxilares menor que dez (caráter 164). Ocorre também em *Orthosuchus* e *Notosuchus*.

- Nasal e lacrimal não se contatam ou apresentam um contato curto (Caráter 165). Ocorre também em *Sphenosuchus*, *Dibothrosuchus*, *Orthosuchus*, *Sichuanosuchus*, *Gobiosuchus*, *Lomasuchus*, *Bernissartia*, *Hylaeochampsia* e em *Alligator*.

As outras duas autapomorfias de *Baurusuchus* apresentadas por Ortega *et al.* não são preservadas em *Stratiotosuchus*, sendo estas o contorno da fileira de dentes do dentário sigmoideal em vista lateral (caráter 86) e a margem caudal das narinas internas posicionadas caudalmente à margem posterior das fenestras palatinas (caráter 146). Esta última provavelmente é a condição ocorrente em *Stratiotosuchus*, mas devido à má preservação de seu palato posterior, não pode ser confirmada. As características 15 e 21 listadas acima sugerem que *Stratiotosuchus maxhechti* esteja mais relacionado à *Pabwehshi pakistanensis* e *Cynodontosuchus rothi* do que à *Baurusuchus pachecoi*, dentre os Baurusuchidae. A presença de um pequeno vômer exposto entre as pré-maxilas e maxilas (ausente em

*Stratiotosuchus*) e a ausência de um forâmen incisivo (presente em *Stratiotosuchus*) em *Pabwehshi* previne que este táxon possa cair em sinonímia com *Stratiotosuchus*. Gasparini (1972) sugeriu que *Baurusuchus* possa ser sinonimizado à *Cynodontosuchus*, entretanto, Riff & Kellner (2001) apontam diferenças na fórmula dentária entre esses táxons que também previnem tal sinonímia. Do mesmo modo, a presença de três dentes pré-maxilares de tamanhos similares em *Cynodontosuchus* previne a sinonimização deste com *Stratiotosuchus*.

## 10. CONCLUSÃO

De acordo com a morfologia craniana aqui descritas e já discutidas, conclui-se que *Stratiotosuchus maxhechti* trata-se de um Baurusuchidae, o mais completo encontrado até o momento. Vários aspectos da morfologia craniana aqui elucidados diferem substancialmente daquela apresentada por Campos *et al.* (2001), mas essas diferenças não alteram a diagnose apresentada por aqueles autores para este táxon, porém novos elementos aqui descritos e figurados servirão para expandi-la. A proposta de uma diagnose expandida será deixada para um outro momento (doutoramento), após a descrição do pós-crânio e a análise filogenética ampla das características levantadas.

Além do detalhamento da descrição generalizada da vista dorsal e lateral apresentada por Campos *et al.* (2001), são acrescentados os ossos palatais e occipitais. Desta revisão destaca-se o reconhecimento da presença de um parasfenóide individualizado, elemento jamais registrado para um crocódilomorfo adulto, vivente ou fóssil.

As características cranianas e da dentição de *Stratiotosuchus* apontam para um habitat terrestre para este animal e um hábito predador ativo.

## 11. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcober, O., 2000 - Redescription of the skull of *Saurosuchus galilei* (Archosauria: Rauisuchidae). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Northbrooks, **20** (2): 302-316.
- Allport, S., 1859 - On the discovery of some fossil remains near Bahia in South America. **Quarterly Journal of the Geological Society**, Londres, **16**: 263-268.
- Anderson, H. T., 1936 - The jaw musculature of the phytosaur, *Machaeropsopus*. **Journal of Morphology**, Filadélfia, **59** (3): 549-573.
- Antunes, M. T., 1967 - Um mesosuquiano do Liásico de Tomar (Portugal) e considerações sobre a origem dos crocodilos. **Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal, Nova Série**, Lisboa, **13**: 1-49.
- Arai, M., 2002 - Megassequência Zuni e sedimentação cretácea no Brasil: uma reflexão sobre o conceito de Bacia. In: 6<sup>o</sup> SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL / 2<sup>o</sup> SIMPOSIO SOBRE EL CRETÁCICO DE AMÉRICA DEL SUR, São Pedro: Castro, J. C.; Dias-Brito, D.; Musacchio; Rohn, R. (eds.), **Boletim...**, São Pedro, p. 317-321.
- Barbosa, O. 1955 - A situação geológica das Charophyta de Machado de Melo, Estado de São Paulo. **Boletim Sociedade Brasileira de Geologia**, São Paulo, **4** (1): 73-74.
- Barbosa, O.; Braun, O. P. G.; Dyer, R. C. & Cunha, C. A. B. R., 1970 - Geologia do triângulo mineiro. **Boletim DNPM/DFPM**, Rio de Janeiro, **136**: 1-140.
- Barcelos, J. H., 1984 - **Reconstrução paleogeográfica da sedimentação do grupo Bauru baseada na sua redefinição estratigráfica parcial em território paulista e no estudo preliminar fora do Estado de São Paulo**. Rio Claro. 190p. Tese de Livre-Docência, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista.
- Batzelli, A., 1998 - **Redefinição litoestratigráfica da unidade Araçatuba e da sua extensão regional na Bacia Bauru no Estado de São Paulo**. Rio Claro. 104p.

Dissertação. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Estadual Paulista.

- Bertini, R. J., Marshall, L. G. & Gayet, M. 1993 - Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília Formations (Upper Bauru Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. **Neues Jahrbuch der Geologie, Palaeontologie und Mineralogie**, Stuttgart, **188** (1): 71-101.
- Bertini, R. J.; Santucci, R. M. & Ribeiro, L. C. B., 1999 - O titanossáurido *Aeolosaurus* sp (Saurischia, Sauropoda) no Membro Serra da Galga da Formação Marília, Grupo Bauru do Triângulo Mineiro. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO SUDESTE, 6., São Pedro, **Boletim...**, São Pedro, p. 78.
- Benton, M. J., & Clark J. M., 1988 - Archosaur phylogeny and relationships of the Crocodylia. In: M. J. Benton (ed.), **The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds**. Systematics Association Special Volume, 35 A, Clarendon Press, Oxford, p. 295-338.
- Blumenschine, R. J.; Marean, C. W. & Capaldo, S. D., 1996 - Blind tests of inter-analyst correspondence and accuracy in the identification of cut marks, percussion marks and carnivore tooth marks on bone surfaces. **Journal of Archaeological Science**, Amsterdã, **23**: 493-507.
- Bocquentin-Villanueva, J. & Buffetaut, E., 1981 - *Hesperogavialis cruxenti* gen. non., sp. nov., nouveau Gavialidae (Crocodylia, Eusuchia) du Miocène Supérieur (Huayquerien) d'Urumaco (Venezuela). **Géobios**, Lyon, **14**: 415-19.
- Bocquentin-Villanueva, J.; Souza-Filho, J. P.; Buffetaut, E. & Negri, F. R., 1989 - Nova interpretação do gênero *Purussaurus* (Crocodylia, Alligatoridae). CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, Curitiba, **Anais...**, Curitiba, p. 427-436.

- Bocquentin-Villanueva, J. C. & Souza-Filho, J. P., 1990 - O crocodiliano sul-americano *Carandaisuchus* como sinonímia de *Mourasuchus* (Nettosuchidae). **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, **20** (1-4): 230-233.
- Brandt Neto, M.; Barcha, S. F.; Manzini, F. F. & Brighetti, J. M. P., 1991 - Nova ocorrência de crocodilianos na região noroeste do Estado de São Paulo. **Geociências**, São Paulo, **10**: 191-203.
- Brochu, C., 1997 - A review of "*Leidyosuchus*" (Crocodyliformes, Eusuchia) from the Cretaceous through Eocene of North America. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, **17** (4): 679-697.
- Brochu, C. A., 1999 - Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. In: Rowe, T.; Brochu, C. A. & Kishi, K. (eds.) Cranial Morphology of *Alligator mississippiensis* and Phylogeny of Alligatoroidea. **Society of Vertebrate Paleontology Memoir**, Northbrooks, **6**: 9-100.
- Brochu, C. A.; Bouare, M-L; Sissoko, F.; Roberts, E. M. & O'Leary, M. A., 2002 - A dyrosaurid crocodyliform braincase from Mali. **Journal of Paleontology**, Lawrence, **76** (6): 1060-1071.
- Broin, F. & Taquet, P., 1966 - Découverte d'un Crocodilien nouveau dans le Crétacé inférieur du Sahara. **Comptes-Rendu hebdomadaires de Séances de l'Académie de Science de Paris**, Paris, **262** (D): 2326-2329.
- Brown, B., 1933 - An ancestral crocodile. **American Museum Novitates**, New York, **638** (29): 1-80.
- Buckley, G. A.; Brochu, C. A.; Krause, D. W. & Pol, D., 2000 - A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. **Nature**, Londres, **405**: 941-944.

- Buffetaut, E., 1991 - *Itasuchus* Price, 1955. In: Maisey, J. G. (ed.). **Santana Fossils: an illustrated atlas**. T.F.H. Publications, Neptune City. p. 348-350.
- Buffetaut, E. & Taquet, P., 1977 - The giant crocodylian *Sarcosuchus* in the early cretaceous of Brazil and Niger. **Palaeontology**, Londres, 20 (1): 203-208.
- Busbey, A. B. & Gow, C., 1984 - A new protosuchian crocodile from the Upper Triassic Elliot Formation of South Africa. **Palaeontologia Africana**, Johannesburgo, 25: 127-149.
- Camp, C. L., 1930 - **A study of the phytosaurs with description of new material from Western North America**. University of California Press, Berkeley, 161 p., il.
- Campos, D.A. & Suarez, J. M. 1988. Um novo Baurusuchidae (Reptilia, Crocodylia) do Cretáceo Superior do estado de São Paulo. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, 27 (4): 412.
- Campos, D. A. & Kellner, A. W. A., 1991 - Dinosaurs of the Santana Formation with comments on other Brazilian occurrences. In: Maisey, J. G. (ed.). **Santana Fossils: an illustrated atlas**. T. F. H. Publications, Neptune City. p. 372-375.
- 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, Nova Série, Geologia**, Rio de Janeiro, 57:1-7.
- Candeiro, R; Torres, S.; Moreira, A.; Martins, V.; Abrantes, E.; Ávilla, L.; Abranches, C. & Bergqvist, L., 2002 - Novos achados de Dinosauria no oeste do Estado de São Paulo, na Formação Adamantina (Bacia Bauru), Cretáceo Superior. In: 6<sup>o</sup> SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL / 2<sup>o</sup> SIMPOSIO SOBRE EL CRETÁCICO DE AMÉRICA DEL SUR, São Pedro: Castro, J. C.; Dias-Brito, D.; Musacchio; Rohn, R. (eds.), **Boletim....**, São Pedro, p. 409-413.

- Carvalho, A. L., 1951 - Os Jacarés do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, **42**: 127-152.
- Carvalho, I. S., 1994 - *Candidodon*: um crocodilo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo Inferior- Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, **66** (3) 331-345.
- Carvalho, I. S. & Campos, D. A., 1988 - Um mamífero triconodonte do Cretáceo Inferior do Maranhão, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, **60** (4): 437-446.
- Carvalho, I. S. & Bertini, R. J., 1999. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. **Geologia Colombiana**, Santafé de Bogotá, **24**: 83-105.
- Castro, J. C.; Dias-Brito, D.; Musacchio, E. A.; Suarez, J.; Maranhão, M. S. A. S.; Rodrigues, R. 1999. Arcabouço estratigráfico do Grupo Bauru no Oeste Paulista. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 5. Serra Negra. **Boletim...**, Serra Negra, p. 509-515.
- Chatterjee, S., 1978 - A primitive parasuchid (phytosaur) reptile from the Upper Triassic Maleri Formation of India. **Palaeontology**, Londres, **21** (1): 83-127.
- Chiappe, L. M., 1988 - Un nuevo Caiman (Crocodylia, Alligatoridae) de la Formación Tremembé (Oligoceno), Estado de São Paulo, Brasil, y su significado paleoclimático. **Paula-Coutiana**, Porto Alegre, **3**: 49-66.
- 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.
- Clark, J. M.; Sues, H-D. & Berman, D. S., 2001 - A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of the basal

- crocodylomorph archosaur. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Northbrooks, 20 (4): 683-704.
- Clark, J. M. & Sues, H. D., 2002 - Two new basal crocodylomorph archosaur from the Lower Jurassic and the monophyly of the Sphenosuchia. **Zoological Journal of the Linnean Society**, Londres, 136: 77-95.
- Colbert, E. H., 1946 - *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil crocodylia from Patagonia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, 87 (4): 217-270.
- Colbert, E. H., 1946b - The Eustachian tubes in the Crocodylia. **Copeia**, Lawrence, 1: 12-14.
- Cope, E. D., 1886 - A contribution to the vertebrate paleontology of Brazil. **Proceedings of the American Philosophical Society**, Filadélfia, 23 (121): 1-21.
- Cunha, F. L. S.; Macedo, A. C. M., 1986 - Répteis e ostrácodes associados no Cretáceo de Álvares Machado, SP. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, 58 (4): 609.
- de Beer, G. R., 1937 - **The development of the vertebrate skull**. Oxford and Clarendon Press, Oxford, 552 p., il.
- Dias-Brito, D.; Musacchio, E.; Suarez, J.; Maranhão, M. S. A. S.; Castro, J. C.; & Rodrigues, R., 1998 - Cretaceous non marine calcareous microfossils from the Adamantina Formation (Bauru Group), western São Paulo, Brazil. **Boletín de la Asociación Paleontológica del Golfo San Jorge**, Comodoro Rivadavia, 2:8-10.
- Dias-Brito, D.; Musacchio, E. A.; Castro, J. C.; Maranhão, M. S. A. S.; Suarez, J. M. & Rodrigues, R., 2001 - Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil - concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. **Revue de Paléobiologie**, Paris, 20 (1): 245-304.

- Dubbeldam, J. L., 1993 - Systema nervosum periphericum. In: Baumel, J. J.; King, A. S.; Breazile, J. E.; Evans, H. E. & Vanden Berge, J. C. (eds.) **Handbook of avian anatomy: nomica anatomica avium**, Nuttal Ornithological Club, Cambridge, p. 555-584.
- Erickson, B. R., 1976 - Osteology of the early eusuchian crocodile *Leydiosuchus formidabilis*, Sp. Nov. **Monographs of the Science Museum of Minnesota**, Saint Paul, 2: 1-61.
- Farlow, J. O.; Brinkman, D. L. & Currie, P. J., 1991 - Size, shape and serration density of Theropod Dinosaur lateral teeth. **Modern Geology**, Londres, 16: 161- 198.
- Fernandes L. A., 1992 - **A cobertura cretácea suprabasáltica no Paraná e Pontal do Paranapanema (SP): os grupos Bauru e Caiuá**. São Paulo. 129p. Dissertação. Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo.
- Fernandes, L. A. 1998 - **Estratigrafia e evolução geológica da parte oriental da Bacia Bauru (Ks, Brasil)**. São Paulo. 216p. Tese. Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo.
- Fernandes, L. A. & Coimbra, A. M., 1996 - A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro. 68 (2): 195-205.
- Franco, A. C., 1999 - **Dentes de teropodomorfos do Cretáceo Superior da Bacia do Paraná: Análise em Microscopia Eletrônica de Varredura**. Rio Claro. 113 p. Dissertação. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Estadual Paulista.
- Franco-Rosas, A. C., 2001 - Dentes de teropodomorfos na Formação Cambambe, Mato Grosso. *In*: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 18, Rio Branco, **Resumos....Rio Branco**, p.157.

- Freitas, M. V., 2002 - **Charles Frederick Hartt, um naturalista no império de Pedro II.**  
Editora UFMG e Humanitas, Belo Horizonte, 282 p.
- Freitas, R. O., 1955 - Sedimentação, estratigrafia e tectônica da Série Bauru, São Paulo.  
**Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da Universidade de São Paulo, Série Geologia, Ribeirão Preto, 194: 179p.**
- Gallo, V.; Figueiredo, F. J.; Carvalho, L. B. & Azevedo, S. A. K, 2001 - Vertebrate assemblage from the Maria Farinha Formation after the K-T boundary. **Neuen Jahrbuch fur Mineralogie und Palaeontologie Abhandlungen, Stuttgart, 219 (3): 261-284.**
- Gasparini, Z., 1971 - Los Notosuchia del Cretácico de América del sur como una nueva infraorden de los Mesosuchia (Crocodilia). **Ameghiniana, La Plata, 8 (1): 83-103.**
- Gasparini, Z., 1972 - Los Sebecosuchia (Crocodilia) del Territorio Argentino: consideraciones sobre su "status" taxonomico. **Ameghiniana, Buenos Aires, 9 (1): 23-34.**
- Gasparini, Z., 1985 - Un nuevo cocodrilo (Eusuchia) del Cenozóico de América del Sur.  
**Coletânea de trabalhos paleontológicos MME-DNPM, ser. Geologia, Paleontologia, Estratigrafia, Brasília, 2: 51-53.**
- Gasparini, Z.; Chiappe, L. M. & Fernandez, M., 1991 - A new senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. **Journal of Vertebrate Paleontology, Lawrence, 11(3): 316-333.**
- Gasparini, Z.; Fernandez, M. & Powell, J., 1993 - New tertiary sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: phylogenetic implications. **Historical Biology, Abingdon, 7: 1-19.**
- Gauthier, J. A., 1986 - Saurischian monophyly and the origin of birds. **California Academy of Sciences Memoir, Los Angeles, 8:1-55.**

- Gauthier, J.; Kluge, A. G.; Rowe, T., 1988 - Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, Westport, 4: 105-208.
- Gervais, P., 1876 - Crocodile gigantesque fossile du Brésil. *Journal of Zoology*, Londres, 5: 232-236.
- Gobbo-Rodrigues, S. R.; Petri, S.; Bertini, R. J., 1998 - Possibilities of biotic correlations between Bauru Group (Paraná Basin, Brazil) and Neuquén Basin (Argentina) in the Upper Cretaceous. In: PROJECT 281 (IUCP - IUGS), 3TH ANNUAL CONFERENCE, Comodoro Rivadavia, *Boletín de la Asociación Paleontológica del Golfo San Jorge (Special Issue)*, Comodoro Rivadavia, 2: 15-16.
- Gobbo-Rodrigues, S. R., Petri, S.; Bertini, R. J., 1999a - Ocorrências de ostrácodes na Formação Adamantina do Grupo Bauru, Cretáceo Superior da Bacia do Paraná e possibilidades de correlação com depósitos isócronos argentinos. Parte I - Família Ilyocyprididae. *Acta Geológica Leopoldensia*, São Leopoldo, 23 (49): 3-13.
- Gobbo-Rodrigues, S. R., Petri, S.; Bertini, R. J., 1999b - Ocorrências de ostrácodes na Formação Adamantina do Grupo Bauru, Cretáceo Superior da Bacia do Paraná e possibilidades de correlação com depósitos isócronos argentinos. Parte II - Família Limnocytheridae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, Rio de Janeiro. 71 (1): 147-148.
- Gobbo-Rodrigues S. R., Petri, S.; Coimbra, J. C.; Bertini, R. J. 2000 - Biostratigraphic correlations between Bauru, Neuquén and Congo Basins, using non-marine ostracodes. In: INTERNATIONAL MEETING ON PALEOARTHROPODOLOGY, 1, Ribeirão Preto, *Abstracts...*, Ribeirão Preto, p. 87-88.
- Gobbo-Rodrigues, S. R., 2002 - *Carófitas e ostrácodes do Grupo Bauru, Cretáceo Superior Continental do Sudeste do Brasil*. Rio Claro. 137p. Dissertação. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Estadual Paulista.

- Godinho, H. P. & Getty, R. 1975 - Nervos Cranianos. In: Getty, R. (ed.), **Sisson/Grossman Anatomia dos animais domésticos**, 5. ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, vol. 2, p. 1583-1595, il.
- Gomani, E. M., 1997 - A crocodyliform from the Early Cretaceous Dinosaur beds, Northern Malawi. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Northbrooks, 17 (2); 280-294.
- Gonzaga de Campos, L. F., 1905 - **Reconhecimento da zona compreendida entre Bauru e Itapura**, São Paulo, E. F. Noroeste do Brasil. Tipografia Ideal. 40p.
- Gould, S. J. & Vrba, E., 1982 - Exaptation, a missing term in the science of form. **Paleobiology**, Londres, 8: 4-15.
- Gow, C. E., 1972 - The osteology and relationships of the Millerettidae (Reptilia: Cotylosauria). **Journal of Zoology**, Londres, 167: 219-264.
- Gow, C. E., 1975 - The morphology and relationships of *Youngina capensis* Broom and *Prolacerta broomi* Parrington. **Palaeontologia Africana**, Johannesburgo, 18: 89-131.
- Gow, C. E., 2000 - The skull of *Protosuchus haughtoni*, an early jurassic crocodyliform from Southern Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Northbrooks, 20 (1): 49-56.
- Gower, D. J., 1997 - The braincase of the early archosaurian reptile *Erythrosuchus africanus*. **Journal of Zoology**, Londres, 242: 557-576.
- Gower, D. J., 2002 - Braincase evolution in suchian archosaurs (Reptilia: Diapsida): evidence from the ruisuchian *Batrachotomus kupferzellensis*. **Zoological Journal of the Linnean Society**, Londres, 136: 49-76.
- Gower, D. J. & Sennikov, A. G., 1996 - Morphology and phylogenetic informativeness of early archosaur braincases. **Palaeontology**, Londres, 39 (4): 883- 906.

- Gower, D. J. & Walker, A. D., 2002 - New data on the braincase of the aetosaurian archosaur (Reptilia, Diapsida) *Stagonolepis robertsoni* Agassiz. **Zoological Journal of the Linnean Society**, Londres, **136**: 7-23.
- Gürich, G., 1912 - *Gryposuchus jessei*, ein neues schmalschmauziges Krokodile aus dens jüngeren Ablagerungen des oberen Amazonas-Gebietes. **Jahrbuch der Hambergischen Wissenschaftlichen Aanstalten**, Hamburgo, **29**: 59-71.
- Hecht, M. K. & Tarsitano, S. F., 1983 - On the cranial morphology of the Protosuchia, Notosuchia and Eusuchia. **Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie, Monatshefte**, Stuttgart, **11**: 657- 668.
- Huene, F. von, 1927 - Contribución a la paleogeografía de Sud-America. II - Las relaciones paleogeográficas de Sud-America durante el Cretácico Superior. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias**, Córdoba, **30**: 256-294.
- Huene, F. von, 1929 - Los saurisquios y ornitisquios del Cretácico argentino. **Anales del Museo de la Plata**, Buenos Aires, **2** (3): 1-196
- Huene, F. von, 1931 - Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Sudamerika. **Neuen Jahrbuch für Mineralogie und Palaeontologie Abhandlungen**, Stuttgart, **66**: 181-198.
- Hungerbühler, A., 2002 - The Late triassic phytosaur *Mystriosuchus westphali*, with a revision of the genus. **Palaeontology**, Londres, **45** (2): 377-418.
- Huxley, T. H. 1875 - On *Stagonolepis robertsoni*, and on the Evolution of the Crocodylia. **Quarterly Journal of the Geological Society**, Londres, **31**: 423-438.
- Iordansky, N. N., 1964 - The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodilian skull. **Anatomischer Anzeiger**, Munique, **115**: 256-280.
- Iordansky, N. N., 1973 - The Skull of the Crocodylia. In: Gans, C. & Parsons, T. S. (eds.), **Biology of the reptilia**, vol. 4, Academic Press, Londres, p. 201-264

- Jacobs, L. L.; Winkler, D. A.; Kaufulu, Z. M. & Downs, W. R., 1990 - The Dinosaurs beds of Northern Malawi, Africa. **National Geographic Research**, Washington, 6 (2): 196-204.
- Kellner, A. W. A., 1987 - Ocorrência de um novo crocodiliano no Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, 59 (3): 219-232.
- Kellner, A. W. A.; Campos, D. A. & Price, L. I., 1995 - New material of *Sphagesaurus* (Sphagesauridae, Crocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 14. Uberaba. **Atas.**, Uberaba. p. 70-71.
- Kellner, A. W. A., 1994 - Comments on the paleobiogeography of Cretaceous archosaurs during the opening of the South Atlantic Ocean. **Acta Geológica Leopoldensia**, São Paulo, 39 (2): 615-625.
- Kellner, A. W. A., 1998 - Panorama e Perspectivas do Estudo dos Répteis Fósseis no Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, 70 (3): 647-676.
- Kischlat, E.-E., 2001 - Tecodôncios: a aurora dos arcossáurios no Triássico. In: Holz, M. & Ros, L. E. (eds.) **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Edição Centro de Investigação do Gondwana, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. p. 273-316
- Klembara, J., 1993 - The parasphenoid and associated dermal structures of the parabasisphenoid of *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802). **Palaeontographica Abt. A**, Stuttgart, 228: 143-164.
- Leonardi, G., 1977 - Two new ichnofaunas, vertebrates and invertebrates, in the eolian Cretaceous sandstones of the Caiuá Formation in Northwestern Paraná. In: **Simpósio de Geologia Regional**, 1., São Paulo. **Atas...**, p. 112-128

- Leonardi, G., 1989 - Inventory and statistics of the South American dinosaurian faunas and its paleobiological interpretations. In: Gillette, D. D. e Lockley, M. G. (eds.) **Dinosaur tracks and traces**. Cambridge University Press, Cambridge. p. 165-178.
- Langston Jr., W., 1965 - **Fossil Crocodylian from Colombia and the Cenozoic History of the Crocodylia in South America**. University of California Publications in Geological Sciences, Berkeley, 52: 1-157.
- Lineu, C., 1758. - **Systema Naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis**. 10ed. T. I. Impensis direct. Laurentii Salvii. Holmiae. p. 200.
- Marsh, O. C., 1869 - Notice of some new reptilian remains from the Cretaceous of Brazil. **American Journal of Sciences and Arts**, Cambridge, 47:1-3.
- Mattar, L. C. B., 1987 - Sobre *Barberenasuchus brasiliensis* gen. et sp. nov., do mesotriássico do Rio Grande do Sul, Brasil. I. Diagnoses genérica e específica. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro, **Anais...**, Rio de Janeiro, 1: 77-84.
- Mattar, L. C. B. & Barberena, M. C., 1987 - Considerações sobre a evolução e filogenia dos tecodontes esfénossuquídeos mesotriássicos da América do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro, **Anais...**, Rio de Janeiro, 1: 87-98.
- Mayr, E., 1998. **O Desenvolvimento do Pensamento Biológico**. Editora Universidade de Brasília. 1107p.
- Mezzalana, S., 1974 - Contribuição ao conhecimento da estratigrafia e paleontologia do Arenito Bauru. **Boletim do Instituto Geográfico e Geológico**, São Paulo, 51: 1-63.

- Mook, C. C., 1921 - *Brachygnatosuchus braziliensis*, a new fossil corocodilian from Brazil. **Bulletim of the Americam Museum of Natural History**, New York, **91** (3122): 55-58.
- Mook, C. C., 1934. The Evolution and Classification of the Crocodilia. **The Journal of Geology**, Chicago, **42** (3): 295-304.
- Mook, C. C. & Mook, G. E., 1940 - Some problens in crocodilian nomenclature. **American Museum Novitates**, New York, **1098**: 1-10.
- Nash, D., 1968 - A crocodile from the Upper Triassic of Lesotho. **Journal of Zoology**, Londres, **156**: 163-179.
- Nobre, P. H., 2001 - O registro f6ssil de *Mariliasuchus amarali* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) da Bacia Bauru - Cret6ceo Superior do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 17, Rio Branco, **Boletim...**, Rio Branco, p. 147.
- Norell, M. A., 1989 - The higher level relationships of the extant Crocodylia. **Journal of Herpetology**, St. Louis, **23** (4): 325-335.
- Norell, M.; Clark, J. M. & Hutchison, J. H., 1994 - The Late Cretaceous alligatoroid *Brachycampsa montana* (Crocodylia): new material and putative relationships. **American Museum Novitates**, New York, **3116**: 1-26.
- Ortega, F.; Gasparini, Z.; Buscalioni, A. D. & Calvo, J. O., 2000 - A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, **20** (1): 57-76.
- Owen, R., 1850 - On the communications between the cavity of the tympanum and the palate in the Crocodylia (gavials, alligators and crocodiles). **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, Londres, **140**: 521-527.

- Peabody, F. E., 1961 - Annual growth zones in living and fossil vertebrates. **Journal of Morphology**, Filadélfia, **108**: 11-62.
- Petri, S. & Fúlfaro, V. J., 1983 - **Geologia do Brasil**. Editora da Universidade de São Paulo. 631p.
- Petri, S.; Coimbra, A. M.; Amaral, G.; Ojeda Y Ojeda, H.; Fúlfaro, V. J. & Ponçano, W. L., 1986a - Código Brasileiro de Nomenclatura Estratigráfica. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, **16** (4): 372-376.
- Petri, S.; Coimbra, A. M.; Amaral, G. & Ponçano, W. L., 1986b - Guia Brasileiro de Nomenclatura Estratigráfica. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, **16** (4): 376-415.
- Petri, S. 1955 - Charophyta cretácica de São Paulo (Formação Bauru). **Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia**, São Paulo, **4** (1): 67-72.
- Piveteau, J., 1955 - **Traité de Paléontologie**, vol. V. Maïsson et cie Éditeurs, Paris. 1113 p.
- Pol, D., 1999 - Basal Mesoeucrocodylian relationships: new clues to old conflicts. In: ANNUAL MEETING OF DE SOCIETY OF VERTEBRATE PALEONTOLOGY, 59., Denver, **Journal of Vertebrate Paleontology (Abstracts)**, Lawrence, **19** (3): 69.
- Price, L. I., 1945 - A new reptile from the Cretaceous of Brazil. **Divisão de Geologia e Mineralogia, Estudos e Notas Preliminares**, Rio de Janeiro, **25**: 1-8.
- Price, L. I., 1950a - On the crocodilian, *Sphagesaurus*, from the cretaceous of the state of São Paulo, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, **22** (1): 77-85.
- Price, L. I., 1950b - Os crocodilídeos da fauna da Formação Bauru do Cretáceo terrestre do Brasil Meridional. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, **22** (4): 473-490.

- Price, L. I., 1951 - Um ovo de dinossauro na Formação Bauru, do Cretáceo do Estado de Minas Gerais. **Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas Preliminares e Estudos**, Rio de Janeiro, **53**:1-7.
- Price, L.I., 1953 - Os quelônios da Formação Bauru, Cretáceo terrestre do Brasil meridional. **Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas Preliminares e Estudos**, Rio de Janeiro, **147**: 1-34.
- Price, L. I, 1955 - Novos crocodilídeos dos arenitos da Série Bauru, Cretáceo do Estado de Minas Gerais. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, **27** (4): 487-498.
- Price, L. I., 1959 - Sobre um crocodilo notossúquio do Cretácico brasileiro. **Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia**, Rio de Janeiro, **188**: 1-55.
- Price, L. I., 1964 - Sobre o crânio de um grande crocodilídeo extinto do Alto Rio Juruá, Estado do Acre. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, **56** (1): 59-66.
- Price, L. I., 1967 - Sobre a mandíbula de um gigantesco crocodilídeo extinto do alto Rio Juruá, Estado do Acre. In: SIMPÓSIO SÔBRE A BIOTA AMAZÔNICA, Belém, **Atas (Geociências)**, Rio de Janeiro, **1**: 359-371.
- Reese, A. M., 1915 - **The Alligator and its allies**. G. P. Putnam's Sons, Londres e Nova Iorque, 358 p.
- Reid, R. E. H., 1992 - Apparent zonation and slowed late growth in a small Cretaceous Theropoda. **Modern Geology**, Londres, **18**: 391-406.
- Riff, D. & Kellner, A. W. A., 2001 - On the dentition of *Baurusuchus pachecoi* Price (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia**, Rio de Janeiro, **59**: 1-15.

- Rieppel, O., 1993 - Studies on skeleton formation in reptiles v. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* Daudin (Reptilia, Crocodylia). **Zoological Journal of the Linnean Society**, Londres, **109**: 301-325.
- Rodrigues, B., 1892 - Les reptiles fossiles de la Vallée de l'Amazonie. **Vellosia**, Rio de Janeiro, **2**: 41-56.
- Romer, A. S., 1956 - **Osteology of the Reptiles**. University of Chicago Press, Chicago, 3ª edição, 772 p.
- Roxo, M. O., 1935 - Revalidação de *Thoracosaurus bahiensis* e Considerações sobre a Edade da Serie da Bahia. **Boletim do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, **12**:59-72.
- Roxo, M. O., 1936 - On a new species of fossil Crocodylia from Brazil, *Goniopholis paulistanus* sp. n. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, **8** (1):33-34.
- Sereno, P. C., 1991 - Basal archosaurs: phylogenetic relationships and functional implications. **Society of Vertebrate Paleontology Memoir**, Lawrence, **2**: 1-53.
- Sereno, P. C.; Larsson, H. C. E.; Sidor, C. A. & Gado, B., 2001 - The giant Crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. **Science**, Nova Iorque, **294**: 1516-1519
- Shute, C. C. D. & Bellairs, A. d'A., 1953 - The external ear in Crocodylia. **Proceedings of the Zoological Society of London**, Londres, **124**: 741- 749.
- Soares, P. C.; Landim, P. M. B; Fúlfaro, V. J. & Sobreiro Neto, A. F., 1980 - Ensaio de caracterização do Cretáceo no Estado de São Paulo: Grupo Bauru. **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, **10** (3): 177-185.
- Souza, J. J., 1984 - O Grupo Bauru na porção setentrional da Bacia Sedimentar do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33, Rio de Janeiro, **Anais...** Rio de Janeiro, **2**: 944-957.

- Souza-Filho, J. P. & Bocquentin-Villanueva, J. C., 1989 - *Brasilosuchus mendesi*, n. g., n. sp., um novo representante da Família Gavialidae do Neógeno do Acre, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11., Curitiba, **Anais...**, Curitiba, 1: 457-463.
- Spencer, P. S., 2000 - The braincase structure of *Leptopleuron lacertinum* Owen (Parareptilia: Procolophonidae). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Northbrooks, 20 (1): 21-30.
- Suarez, J. M. & Campos, D. A., 1995 - Ostracodes do Cretáceo Superior do extremo oeste do Estado de São Paulo. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 14, Uberaba, **Atas...**, Uberaba, p. 92-93.
- Tarsitano, S. F., 1985 - Cranial metamorphosis and the origin of the Eusuchia. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen**, Stuttgart, 170 (1): 27-44.
- Viana, M. S. S. & Agostinho, S., 1995 - Vertebrados pleistocênicos de Salgueiro, Pernambuco. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 14, Uberaba, **Atas...**, Uberaba, p. 139-140.
- Walker, A. D., 1972 - New light on the origin of birds and crocodiles. **Nature**, Londres, 237: 257-263.
- Walker, A. D., 1990 - A revision of *Sphenosuchus acutus* Haughton, a crocodylomorph reptile from the Elliot Formation (late Triassic or Early Jurassic) of South Africa. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences**, Londres, 330 (1256): 1-120.
- Washburne, C. W., 1930 - Petroleum geology of the State of São Paulo. **Boletim da Comissão Geographica e Geológica**, São Paulo, 22: 1-282
- Wever, E. G., 1978 - **The reptile ear, its structure and function**. Princeton University Press, Princeton, 1110 p.

- Wever, E. G. & Vernon, J. A., 1957 - Auditory responses in the spectacled caiman. **Journal of Cellular and Comparative Physiology**, Filadélfia, **50**: 333-339.
- Whetstone, K. N. & Whybrow, P. J., 1983 - A 'cursorial' crocodilian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa. **Occasional Papers of the Museum of Natural History of University of Kansas**, Lawrence, **106**: 1-37.
- Wilson, J. A.; Malkani, M. S. & Gingerich, P. D., 2001 - New crocodyliform (Reptilia, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous Pab Formation of Vitakri, Balochistan (Pakistan). **Contributions from the Museum of Paleontology of the University of Michigan**, Ann Arbor, **30** (12): 321-336.
- Witmer, L. M., 1997 - The evolution of the antorbital cavity of Archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with an analysis of the function of pneumaticity. **Society of Vertebrate Paleontology Memoir**, Lawrence, **3**: 1-73.
- Wu, X-C; Brinkman, D. B. & Lu, J-C, - A new species of *Shantungosuchus* from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia (China), with comments on *S. chuhsienensis* Young, 1961 and the phylogenetic position of the genus. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, **14** (2): 210-229.
- Wu, X-C. & Sues, H-D., 1996 - Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, **16** (4): 688-702.
- Wu, X-C.; Sues, H-D & Dong, Z-M., 1997 - *Sichuanosuchus shuhanensis*, a new ?Early Cretaceous protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China), and the monophyly of Protosuchia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, **17** (1): 89-103.

12. FIGURAS

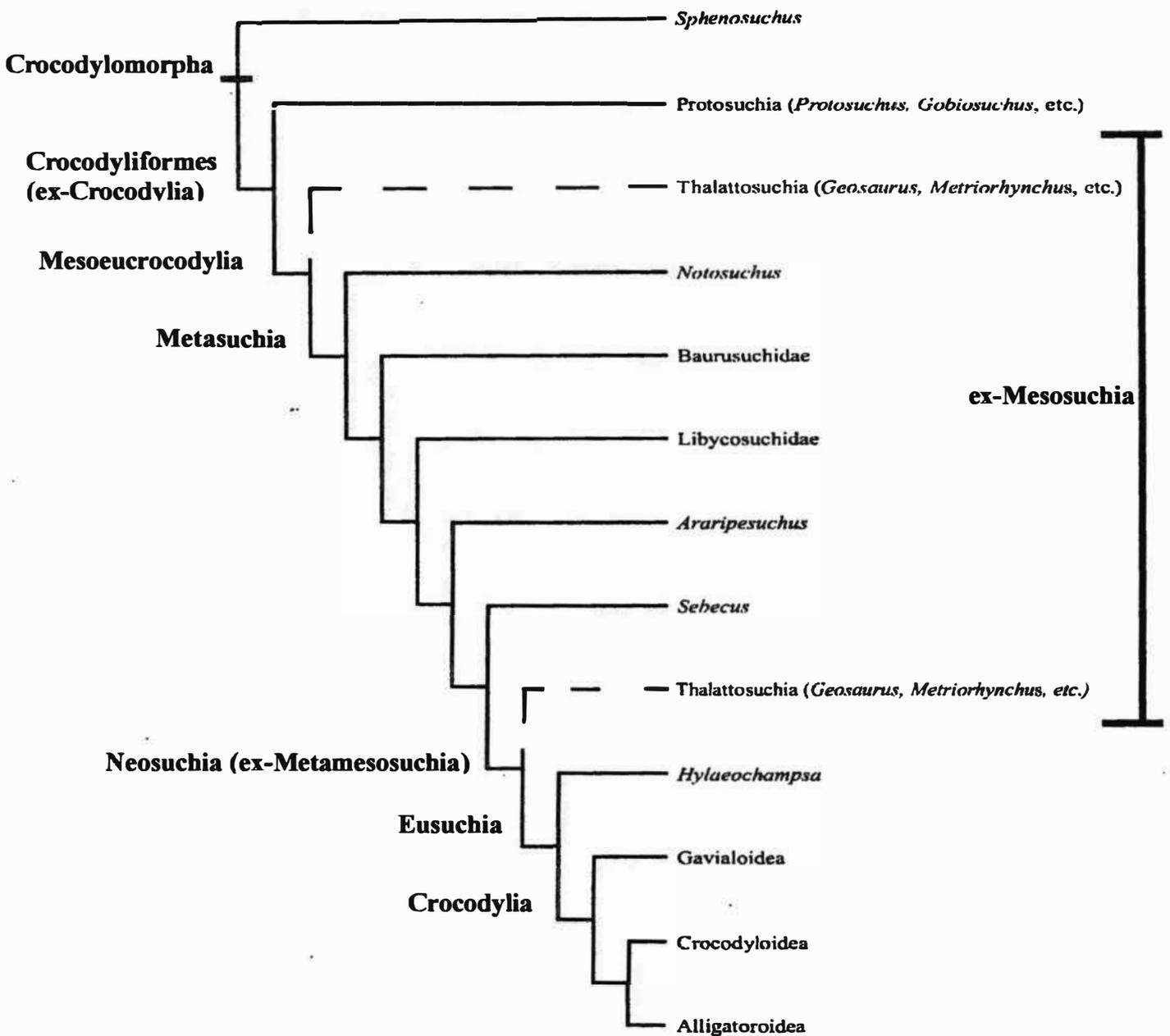


Figura 1- Cladograma simplificado (baseado principalmente em Benton & Clark, 1988) mostrando os grandes grupos de Crocodylomorpha, em contraste com a visão sistemática tradicional. Linhas interrompidas representando as duas hipóteses concorrentes de posicionamento dos Thalattosuchia (ver texto).

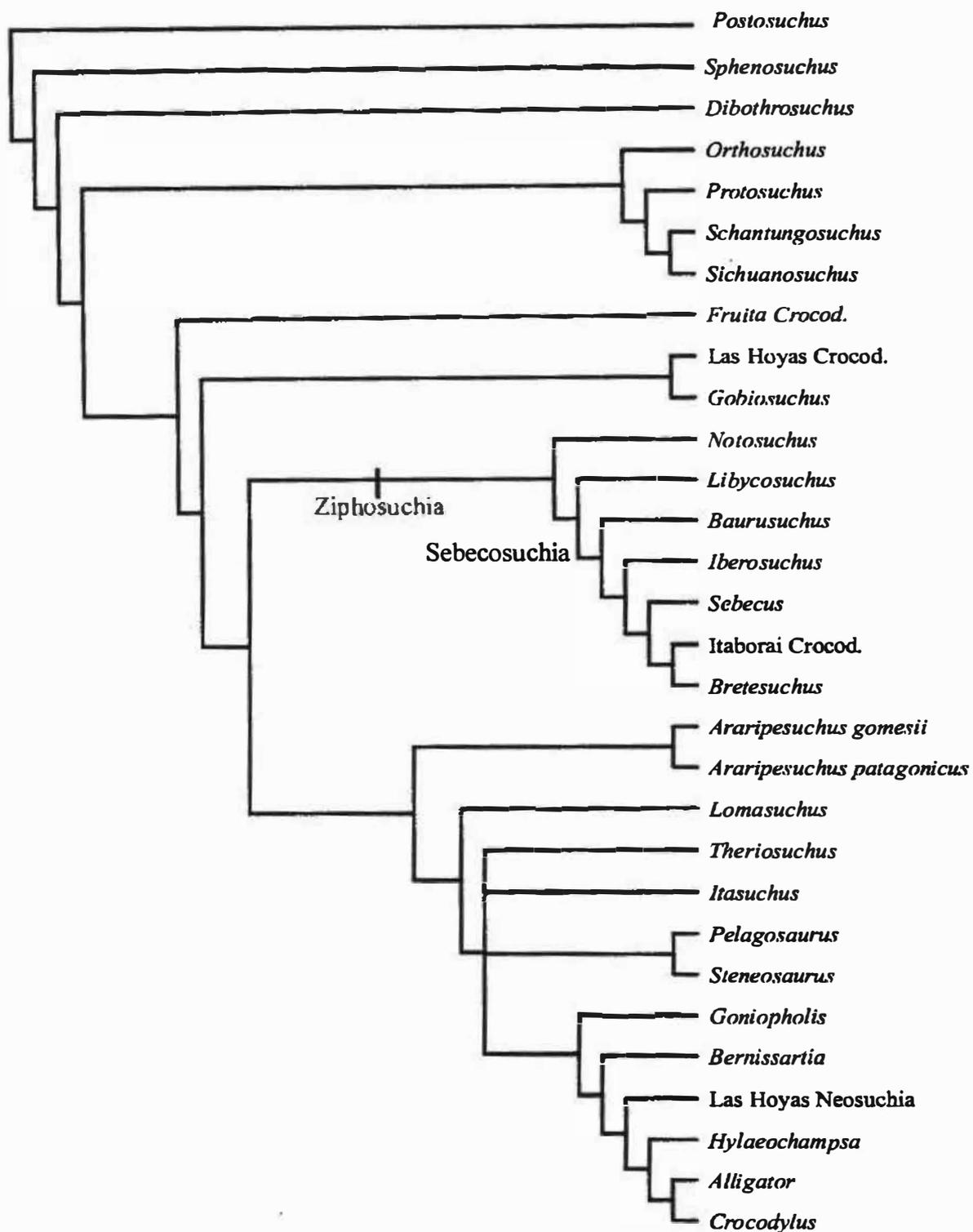


Figura 2 - Árvore consensual de duas mais parcimoniosas apresentada por Ortega *et al.* (2000). Notar seu grupo novo, Ziphosuchia, de formas com dentição serrilhada e o resgate do nome Sebecosuchia, para zifossúquios de crânio alto.



Figura 3- Mapa de distribuição dos Crocodylomorpha fósseis já descritos no Brasil.

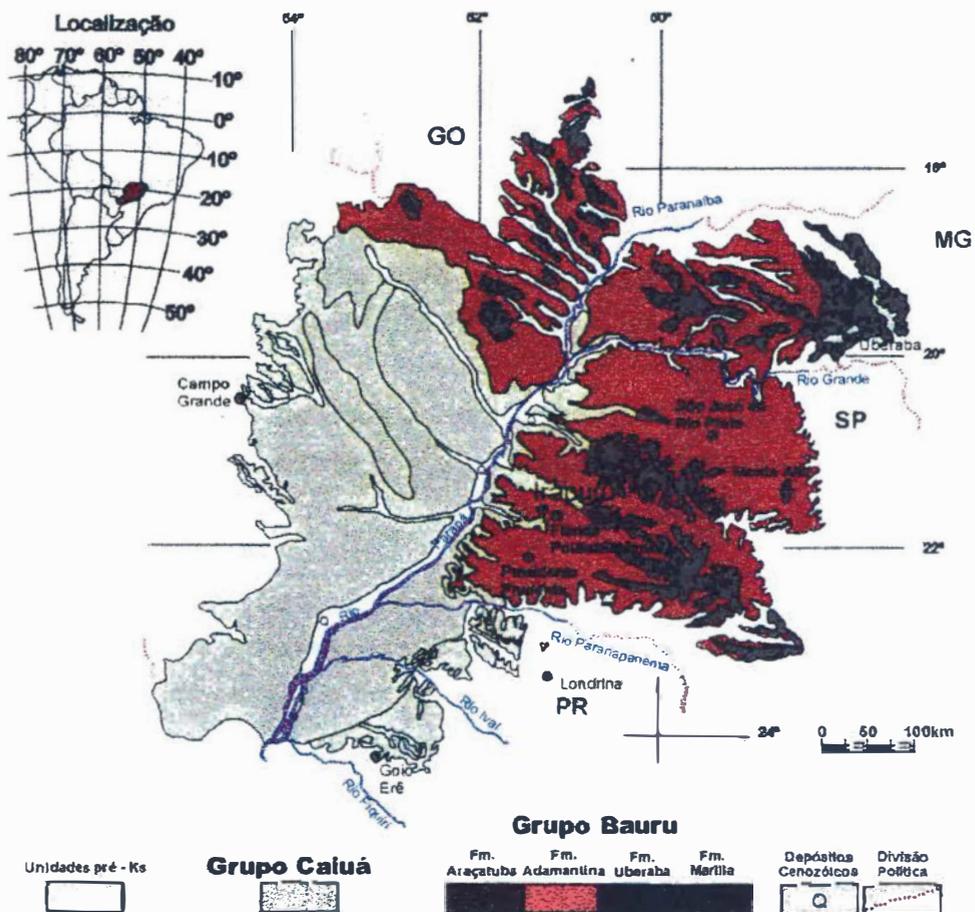


Figura 4- Litologias do Grupo Bauru (modificado de Fernandes, 1998).

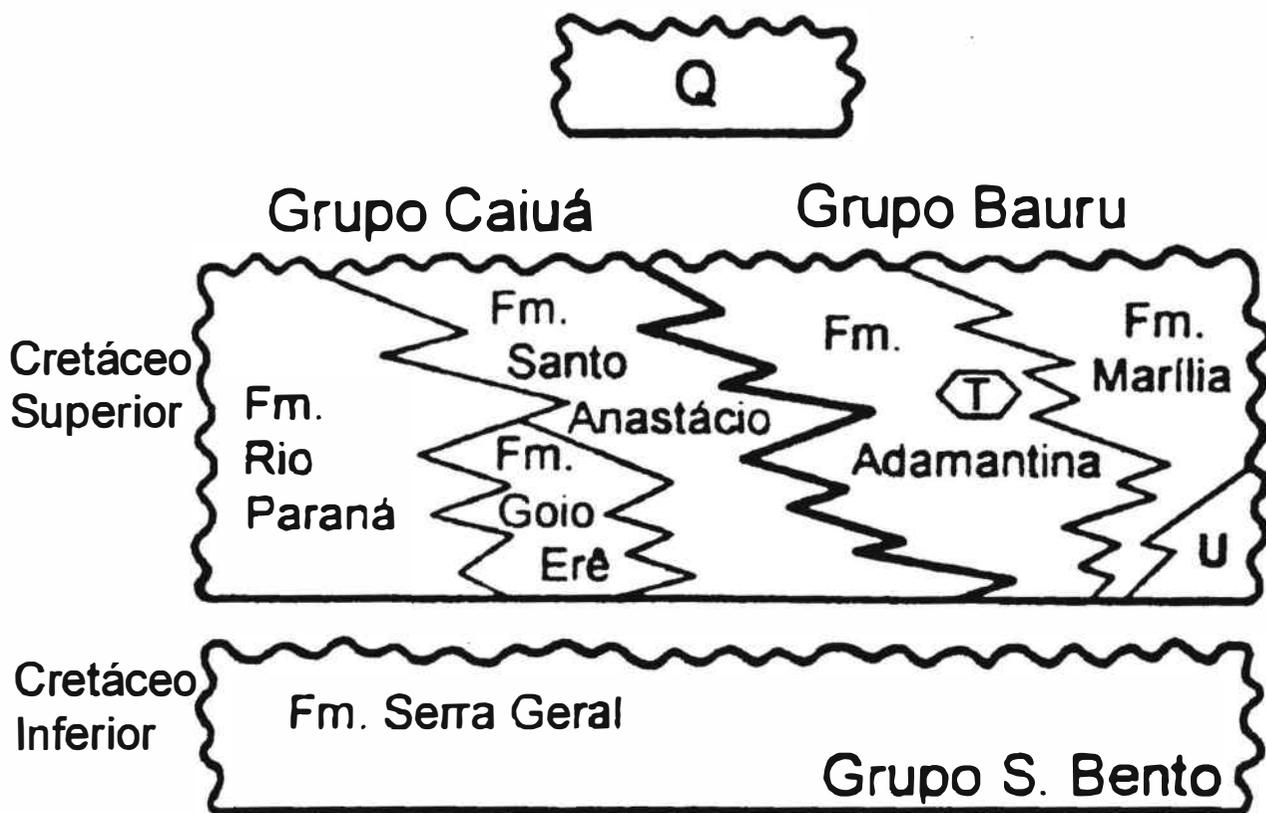


Figura 5- Coluna estratigráfica das principais unidades do pacote Bauru. T- Analcimitos Taiúva; U- Formação Uberaba; Q- sedimentos quaternários. Retirado de Fernandes & Coimbra, 1996).

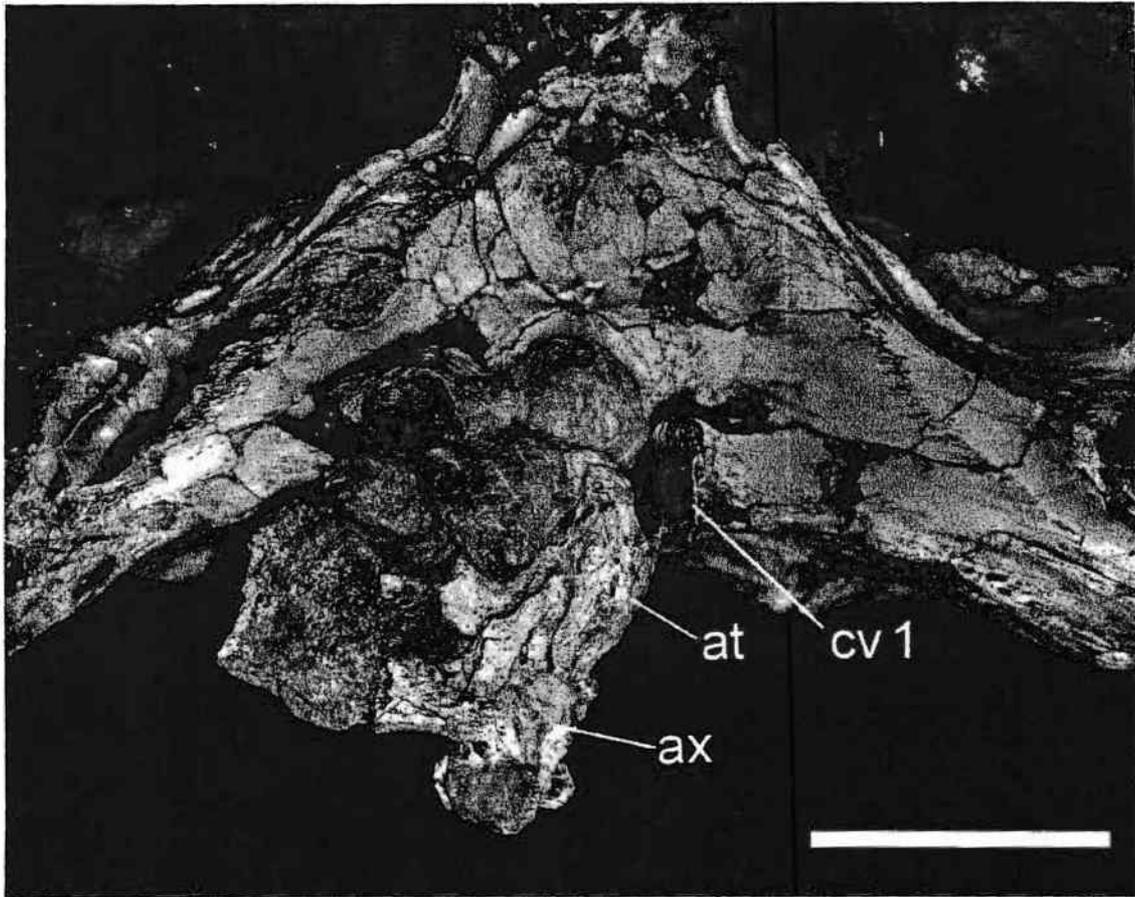


Figura 6- Vista ventral da região occipital de *Stratiotosuchus maxhecti*, mostrando o fraturamento causado pelo deslocamento lateral das primeiras vértebras cervicais. Escala = 5 cm.



Figura 7- Seção transversal do fêmur de *Stratiotosuchus maxhecti* (MCT- 1714-R), mostrando a região cortical. Aumento de 200x.

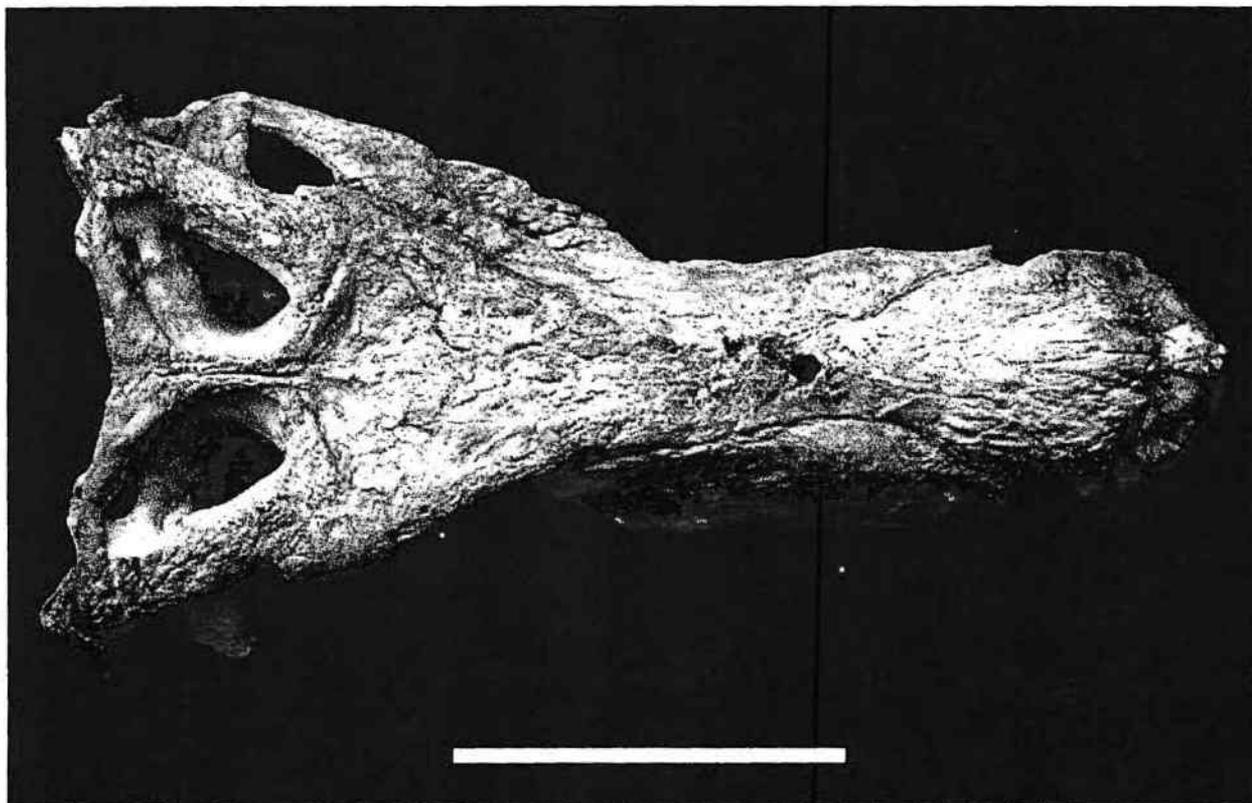


Figura 8- Vista dorsal do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 15 cm.

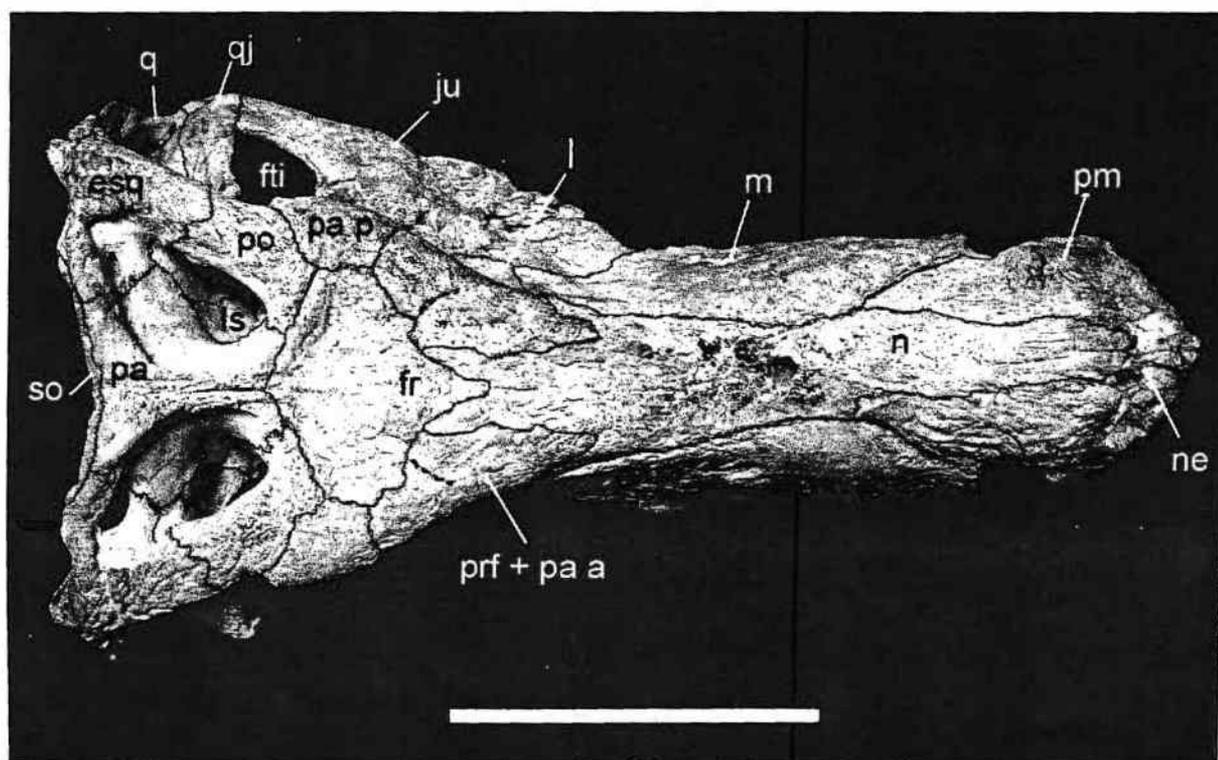


Figura 9- Vista dorsal do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*, com suturas demarcadas. O tracejado sobre o pré-frontal e palpebral anterior indica a sutura ventral entre esses ossos. Escala = 15 cm.

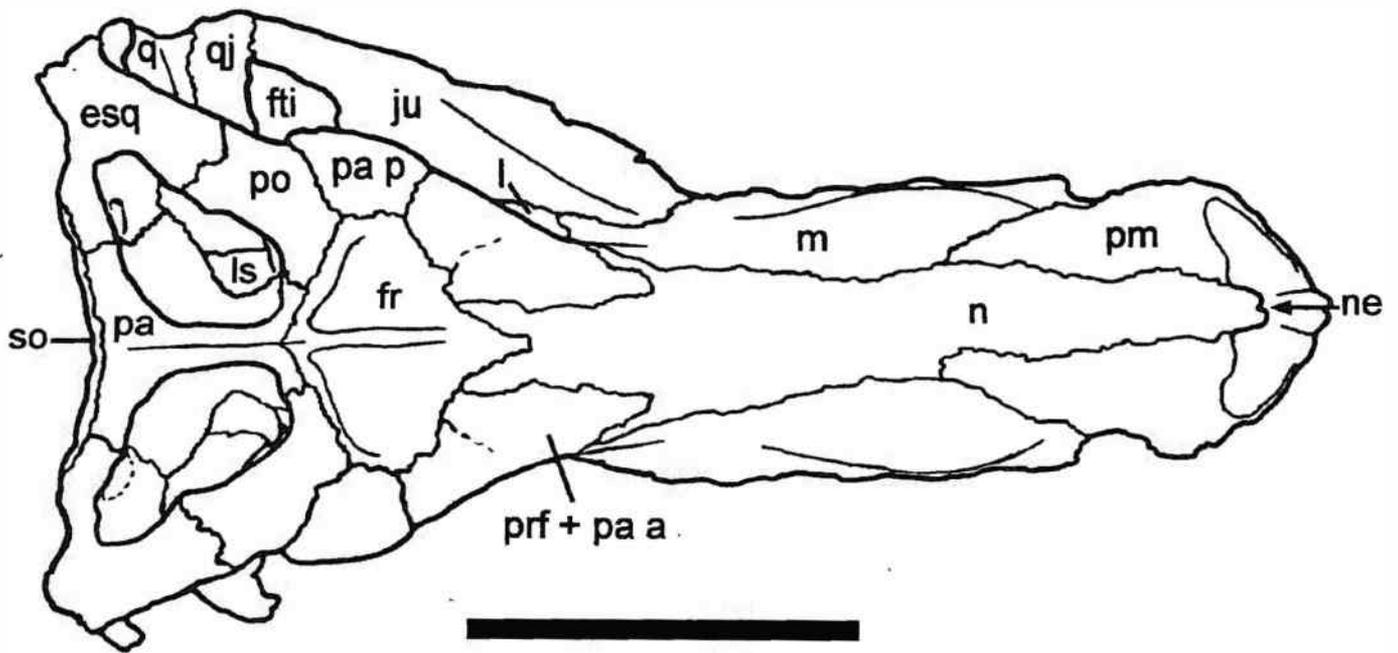


Figura 10- Contorno dorsal do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*, mostrando as suturas.  
Escala = 15 cm.

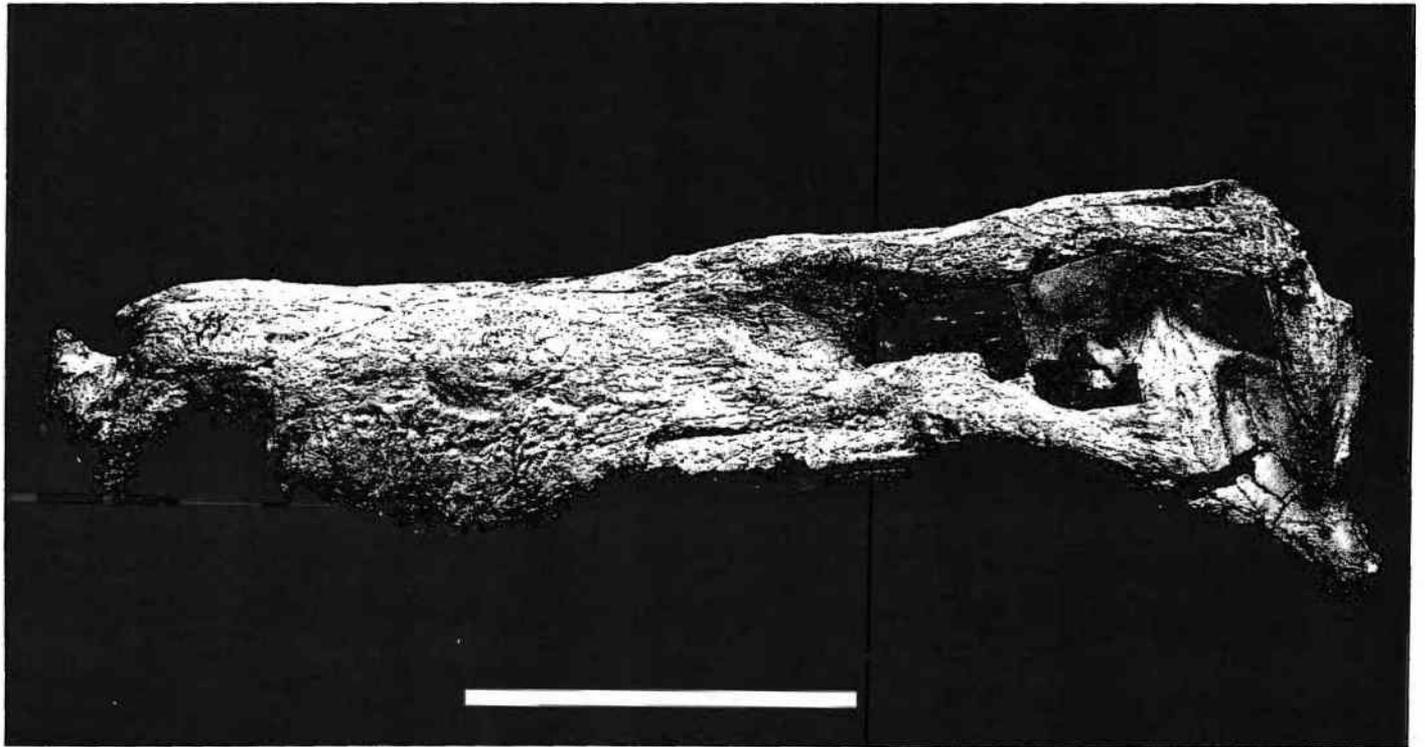


Figura 11 - Vista lateral esquerda do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 15 cm.

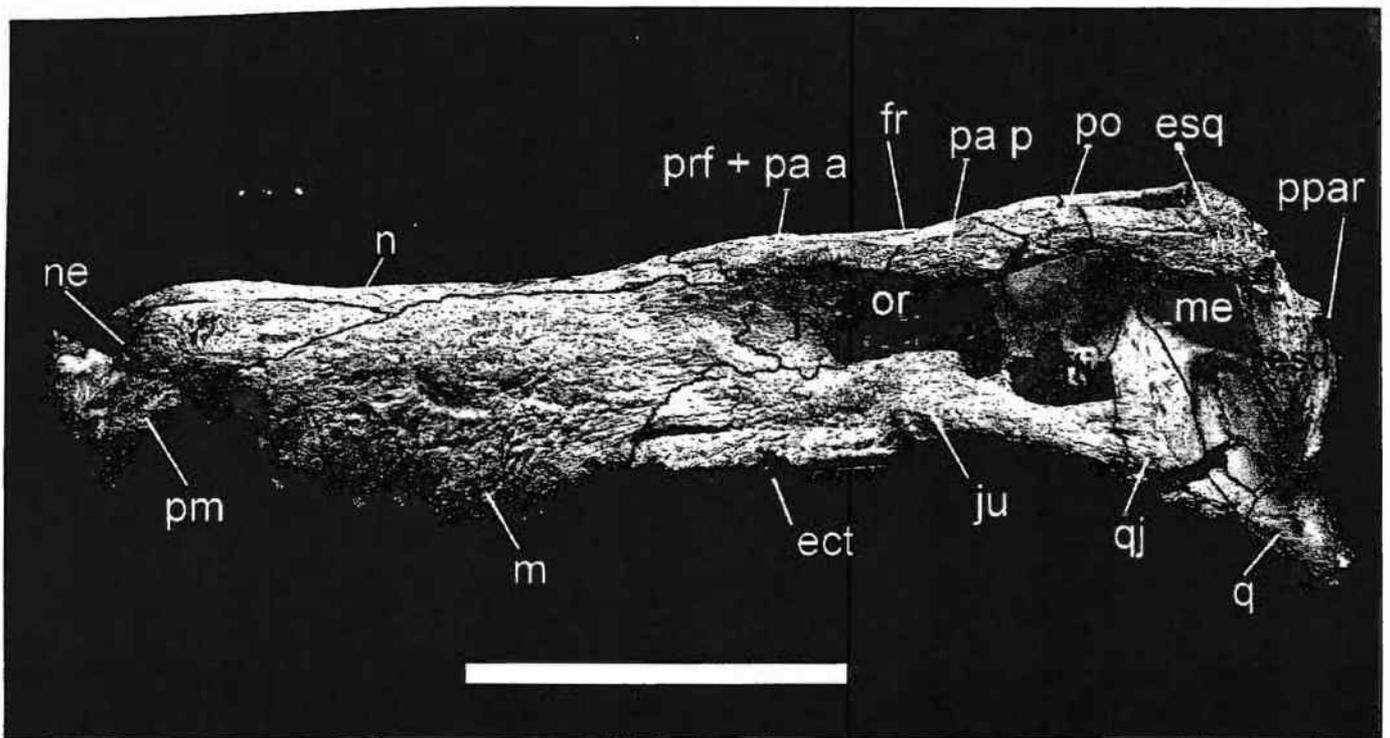


Figura 12 - Vista lateral esquerda do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*, mostrando as suturas.  
Escala = 15 cm.

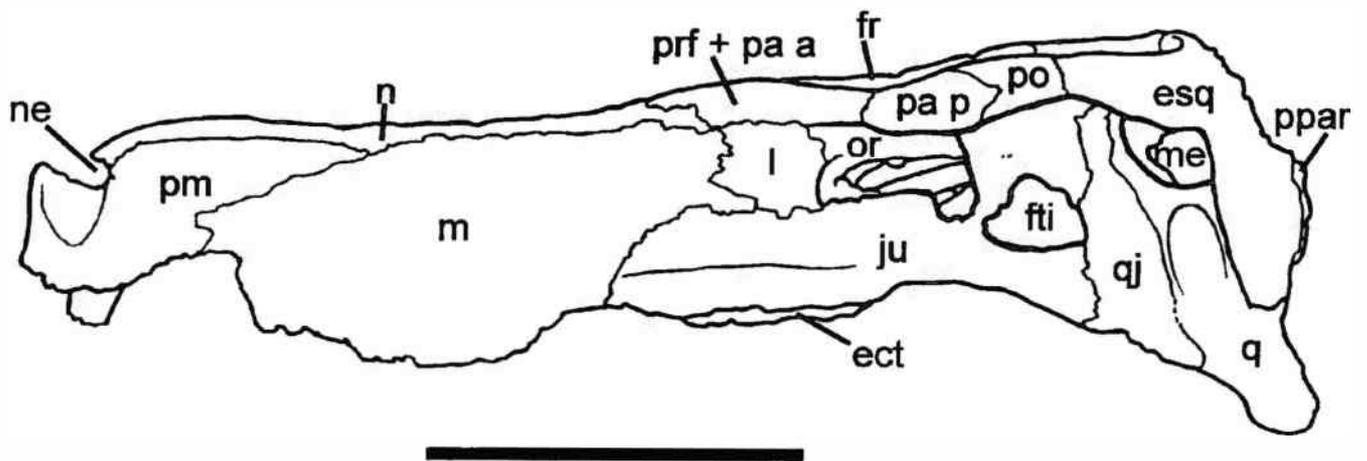


Figura 13- Contorno lateral esquerdo do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*, mostrando as suturas.  
Escala = 15 cm.

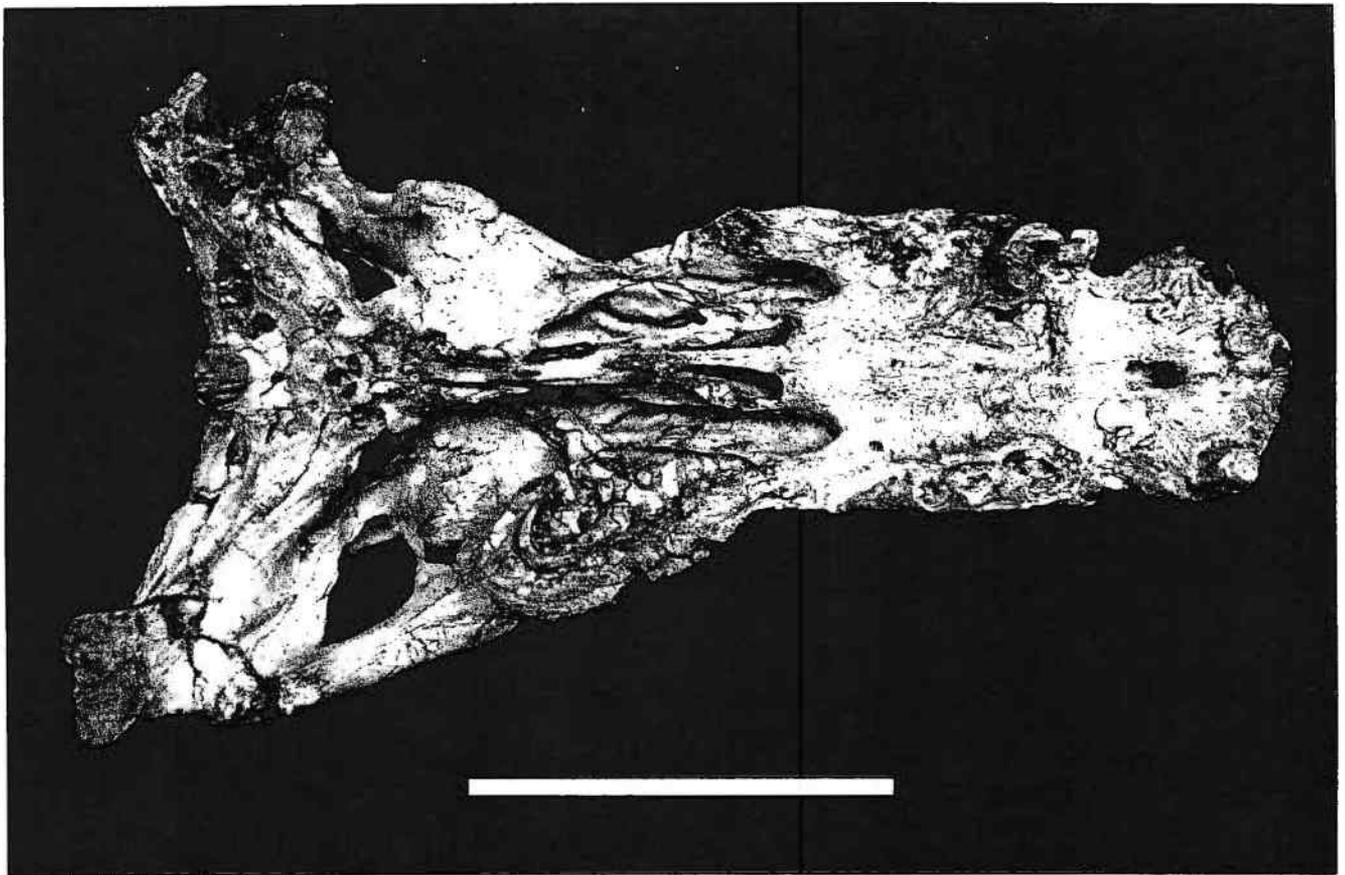


Figura 14- Vista ventral do crânio de *Stratiotosuchus maxhecti*. Escala = 15 cm.

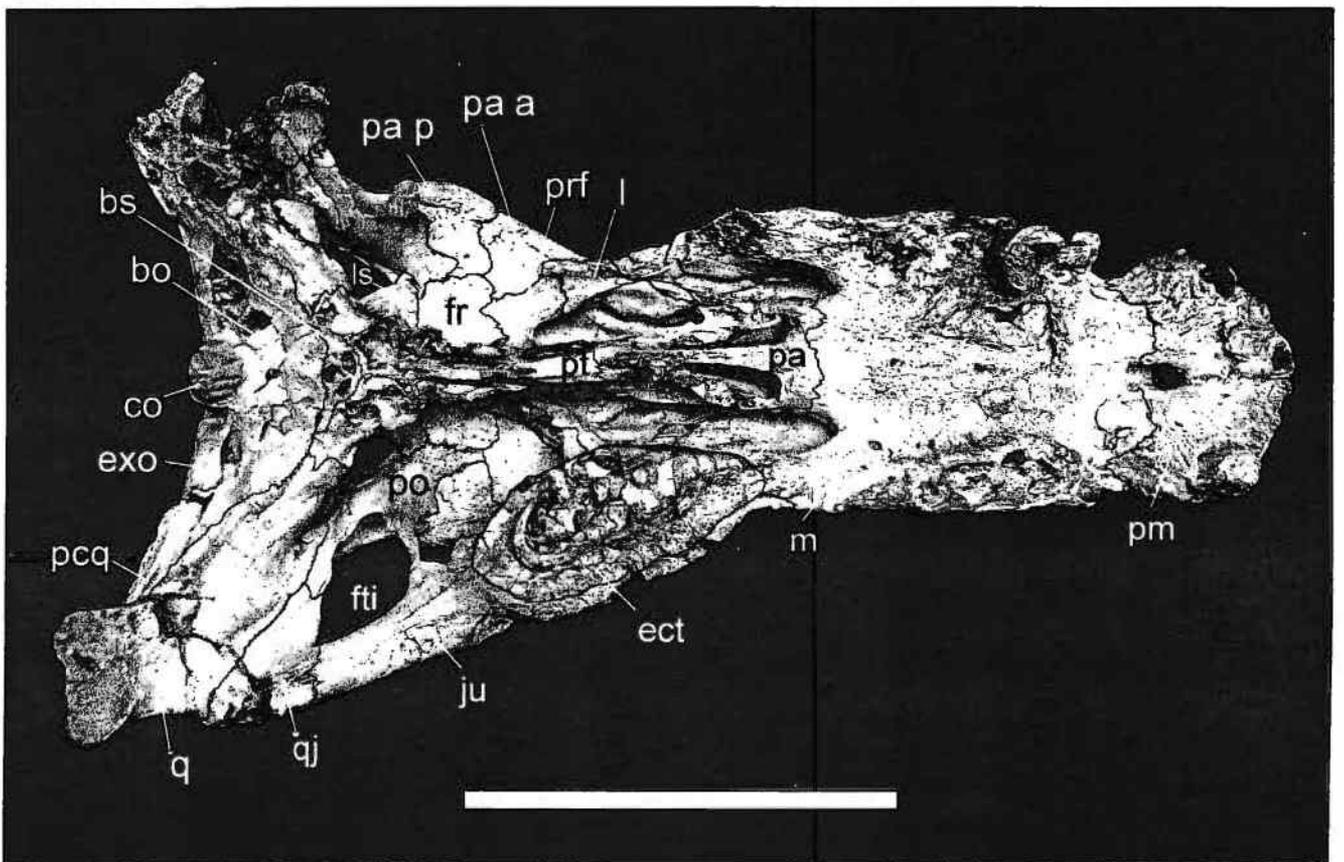


Figura 15- Vista ventral do crânio de *Stratiotosuchus maxhecti*, mostrando as suturas. Escala = 15 cm.

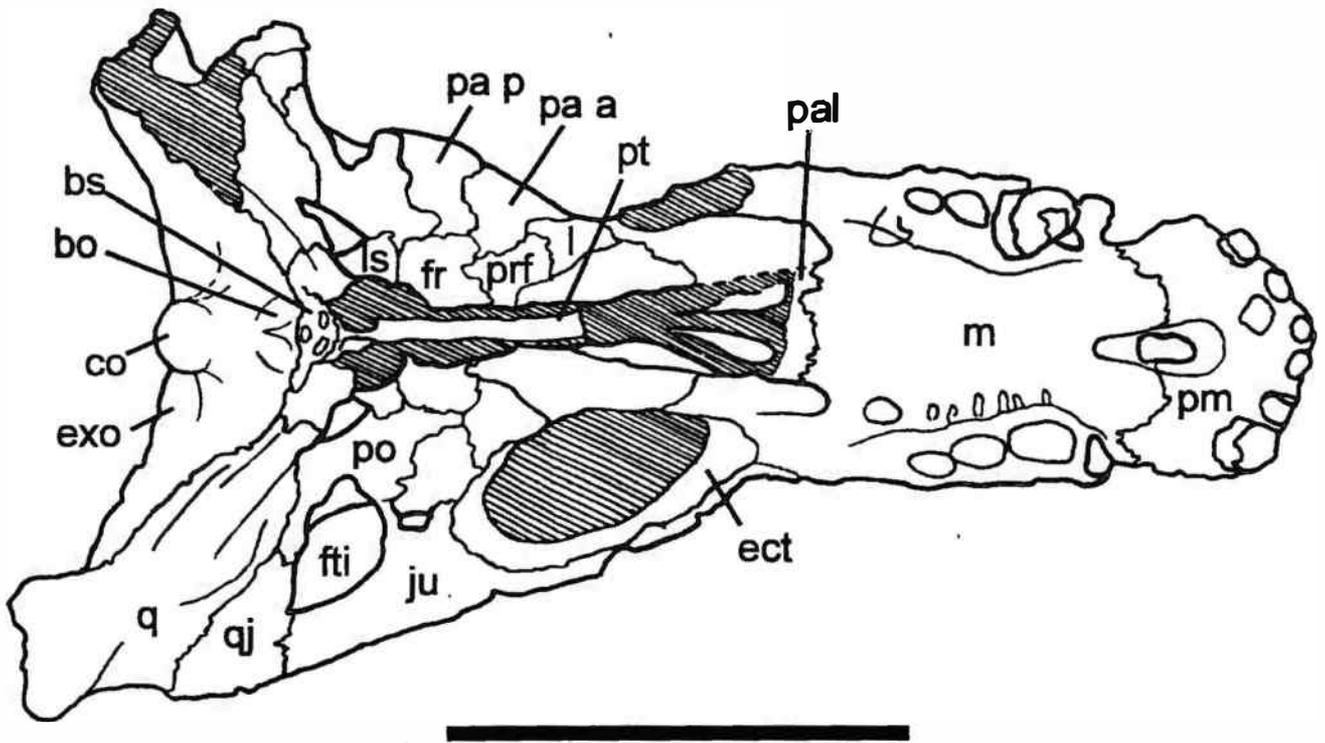


Figura 16- Contorno da vista ventral do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*, mostrando as suturas. Escala = 15 cm.

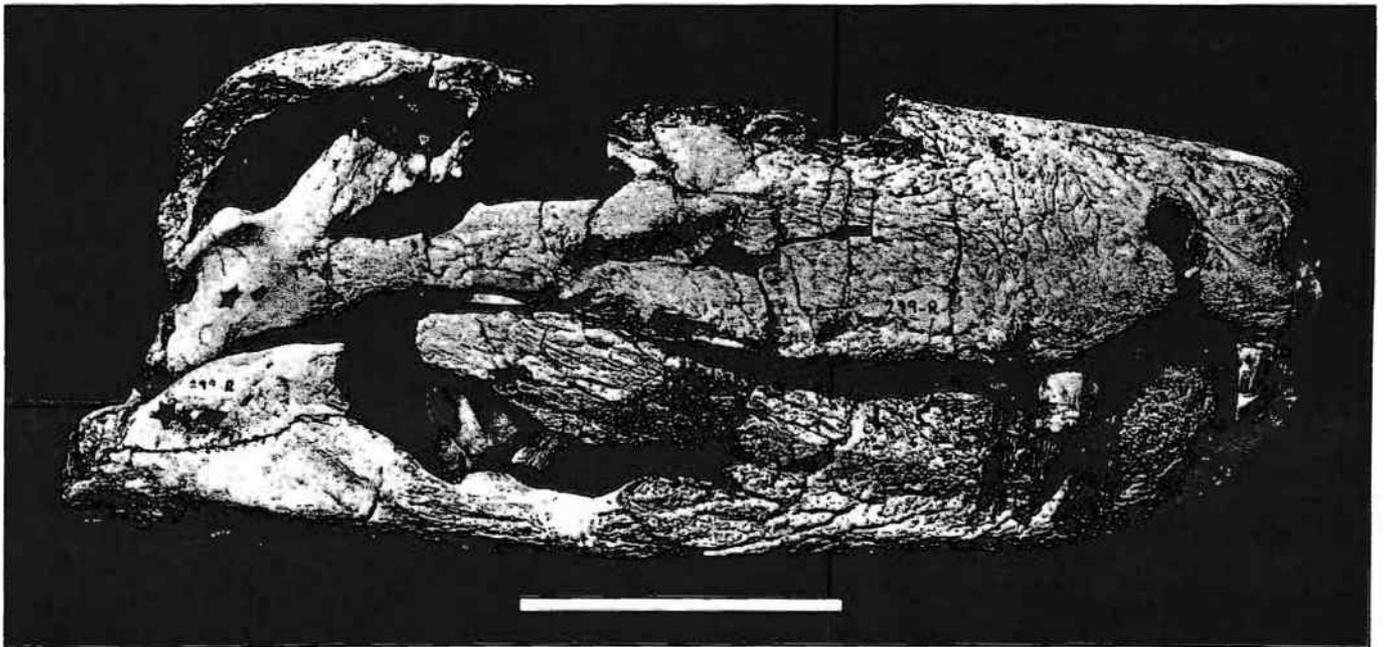


Figura 17- Vista lateral direita do crânio de *Baurusuchus pachecoi*. Escala = 5 cm.

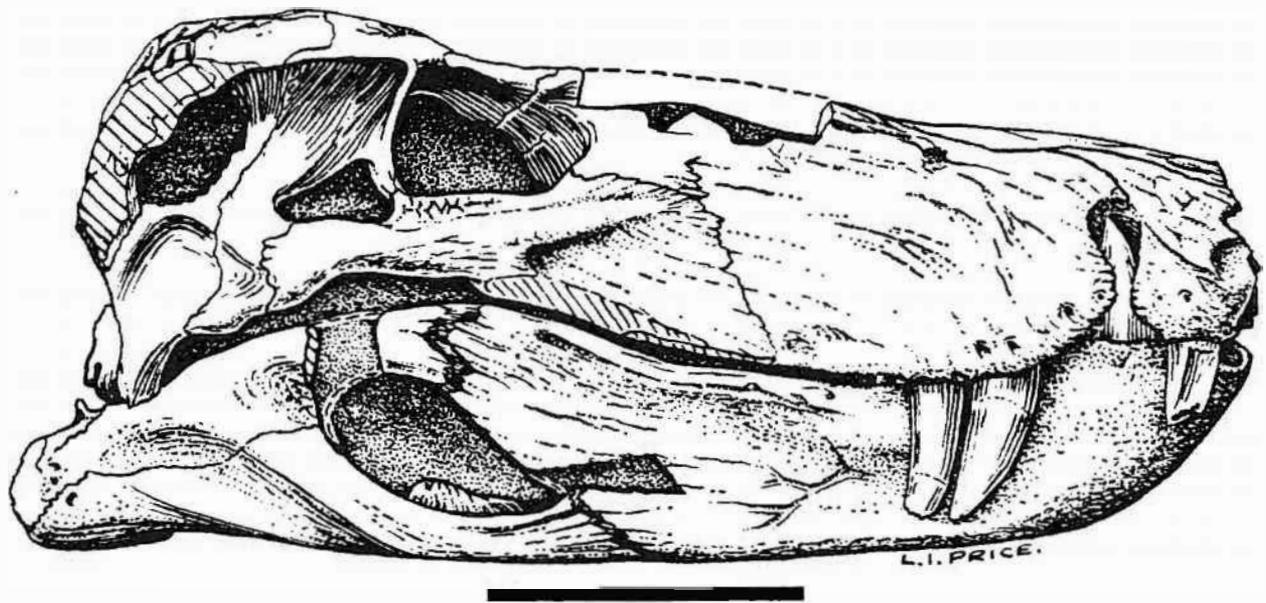


Figura 18- Contorno lateral direito do crânio de *Baurusuchus pachecoi*. Escala = 10 cm.  
 Extraído de Price (1945).

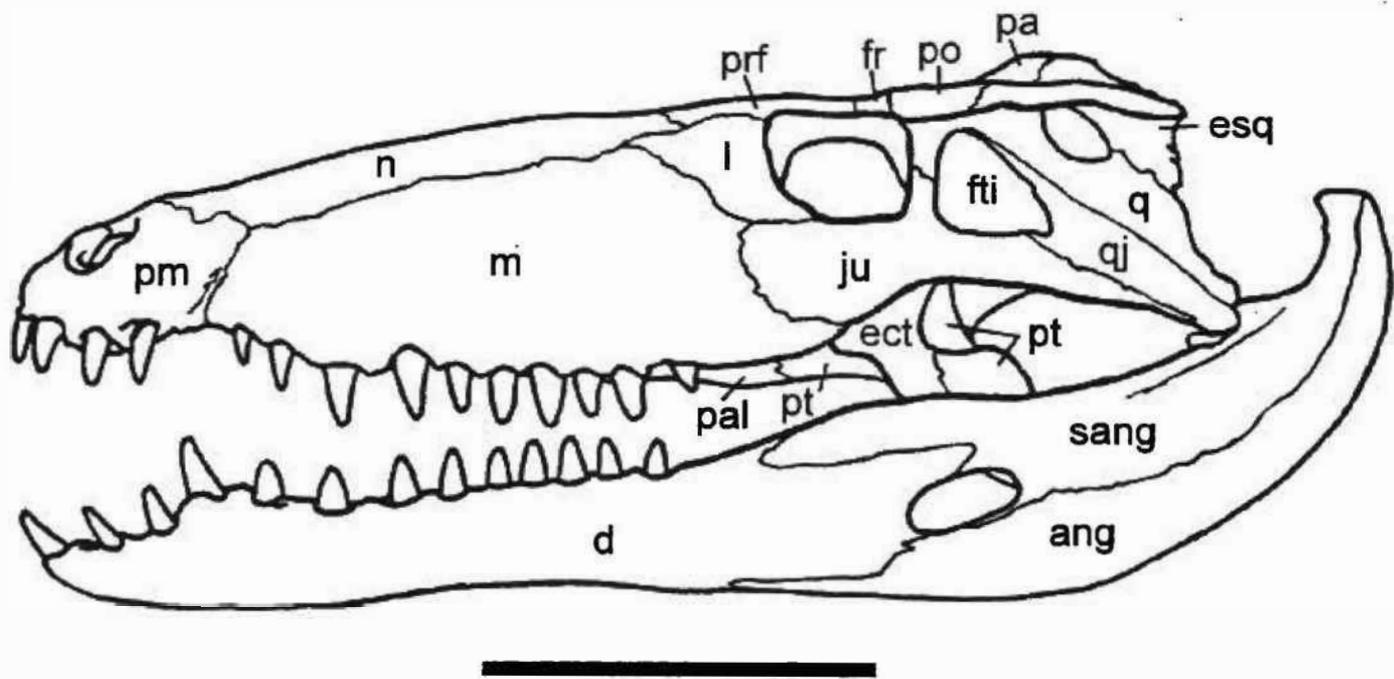


Figura 19- Contorno lateral do crânio de *Sebecus icaeorhinus*. Escala = 5 cm.  
 Modificado de Colbert (1946).

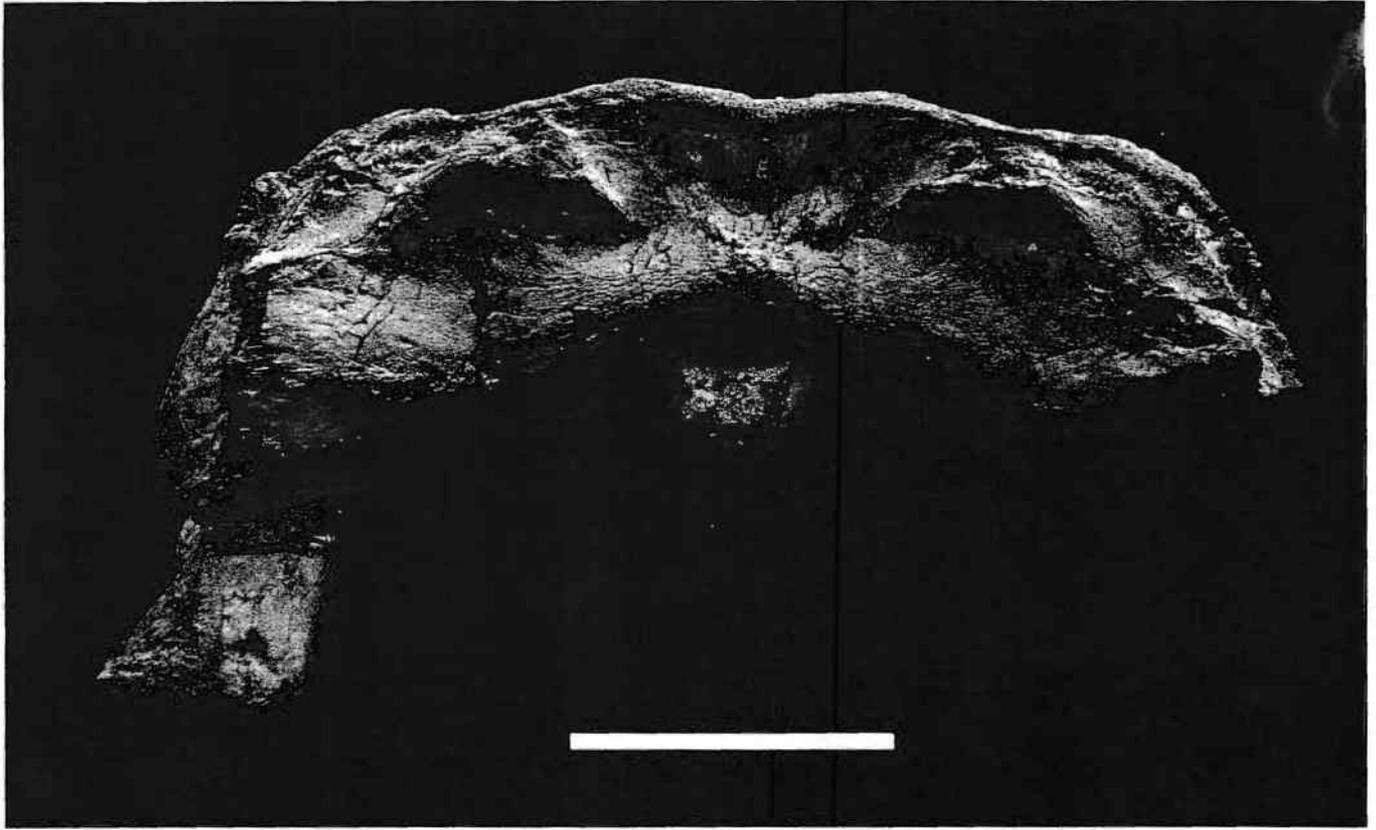


Figura 20- Vista occipital do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 10 cm.

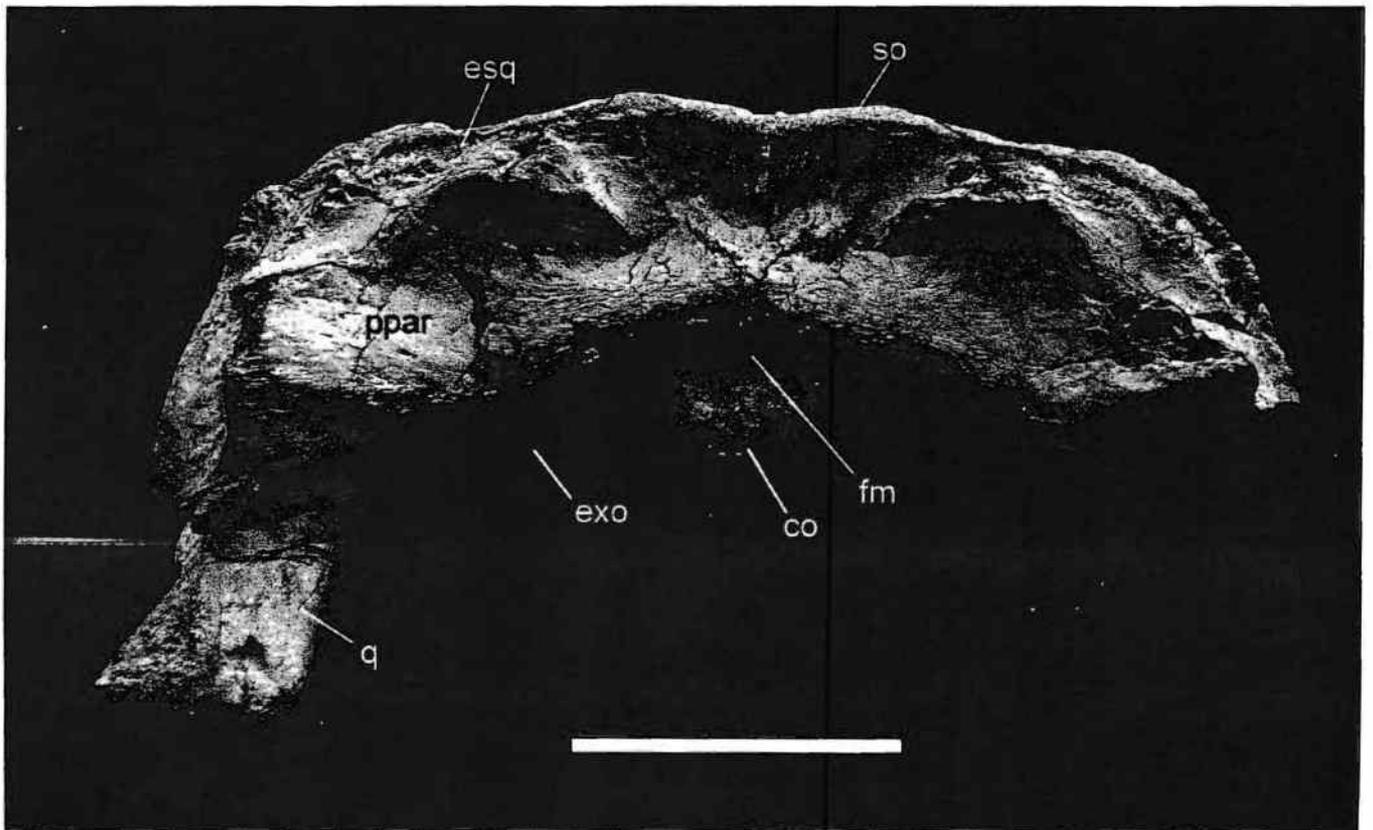


Figura 21- Vista occipital do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*, mostrando as suturas. Escala = 10 cm.

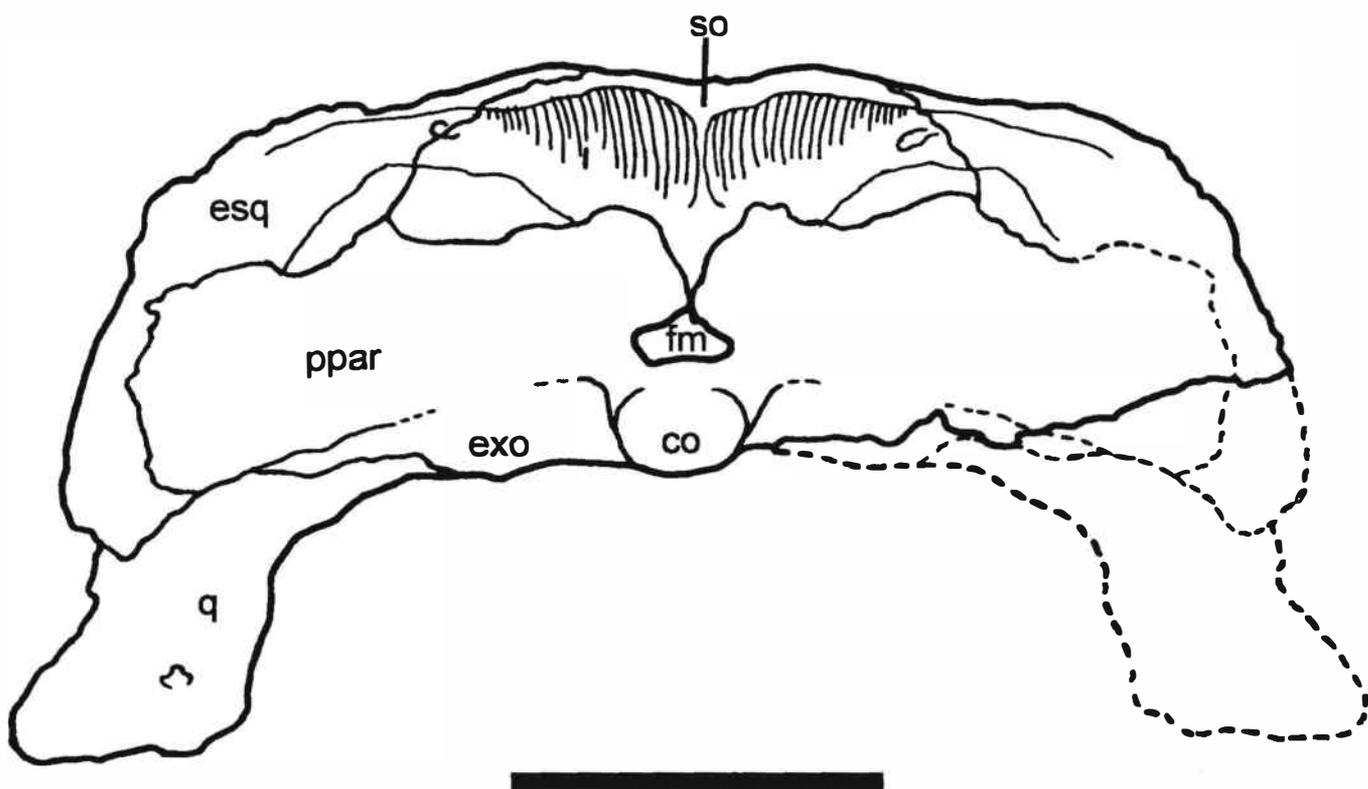
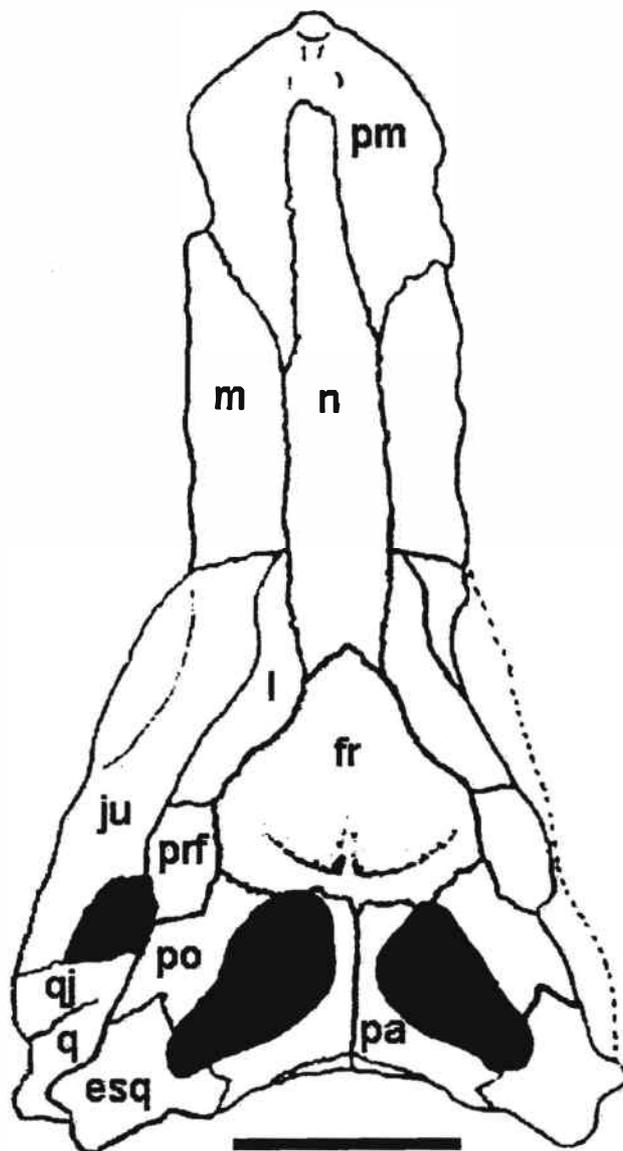


Figura 22- Contorno occipital do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*, mostrando as suturas. A linha tracejada representa a reconstituição do quadrado direito. Escala = 10 cm.

a)



b)

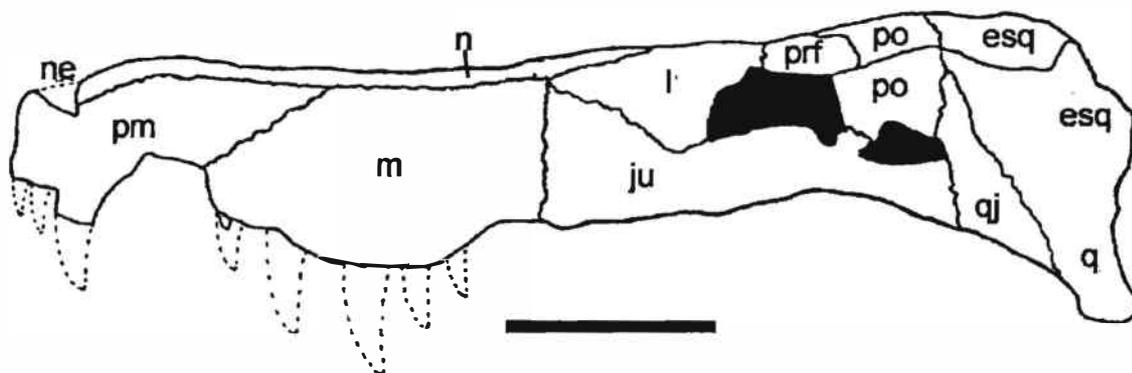


Figura 23- Contorno dorsal (a) e lateral esquerdo (b) do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti* como apresentado por Campos *et al.* (2001). Escala = 10 cm.

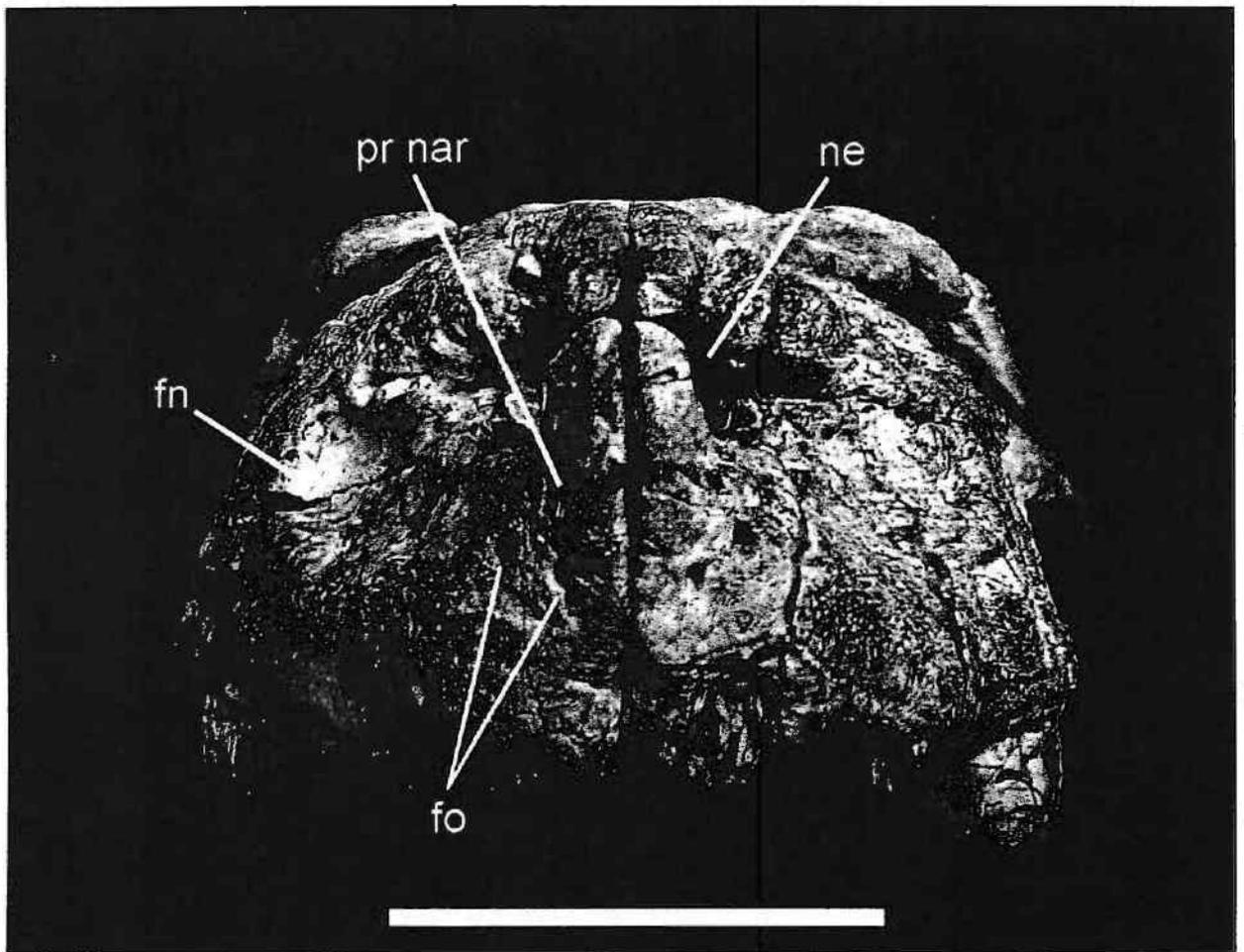


Figura 24- Vista frontal do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 5 cm.

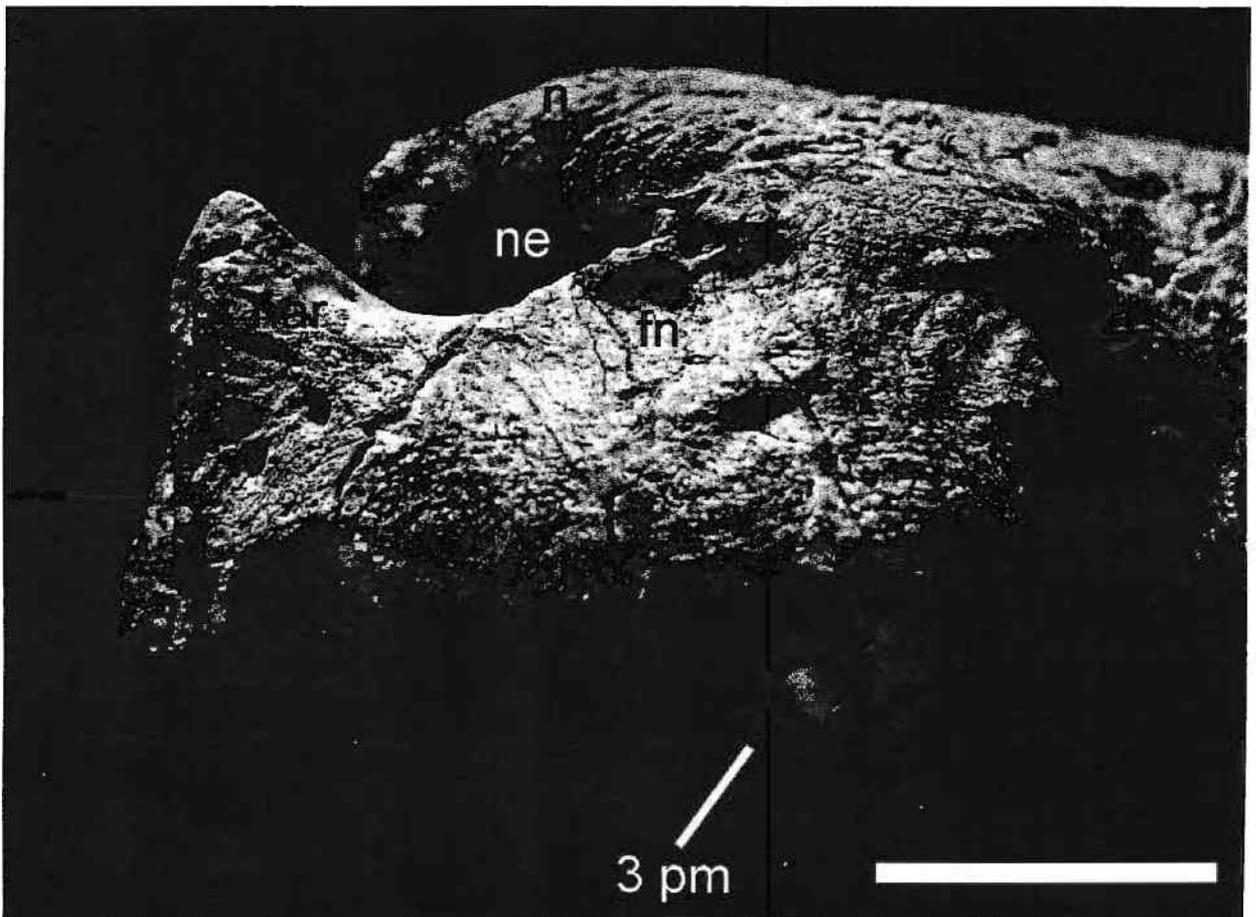


Figura 25- Vista lateral da narina externa e fossa narinal de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 3 cm.

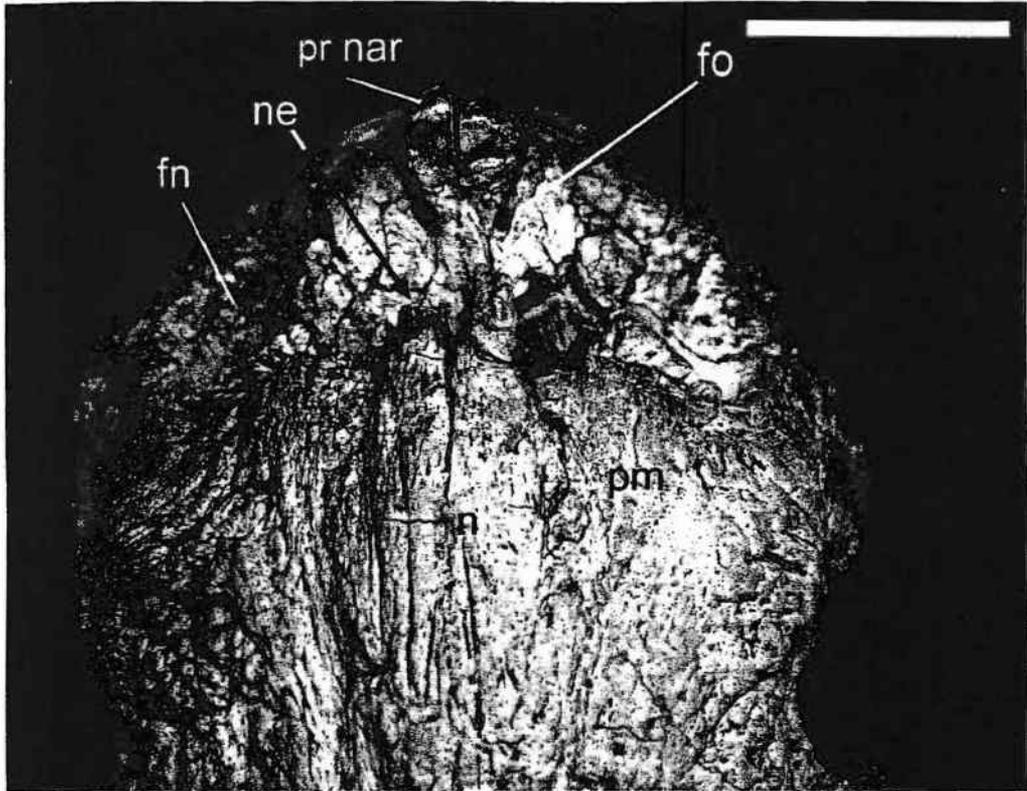


Figura 26- Vista dorsal da narina externa de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 3 cm.

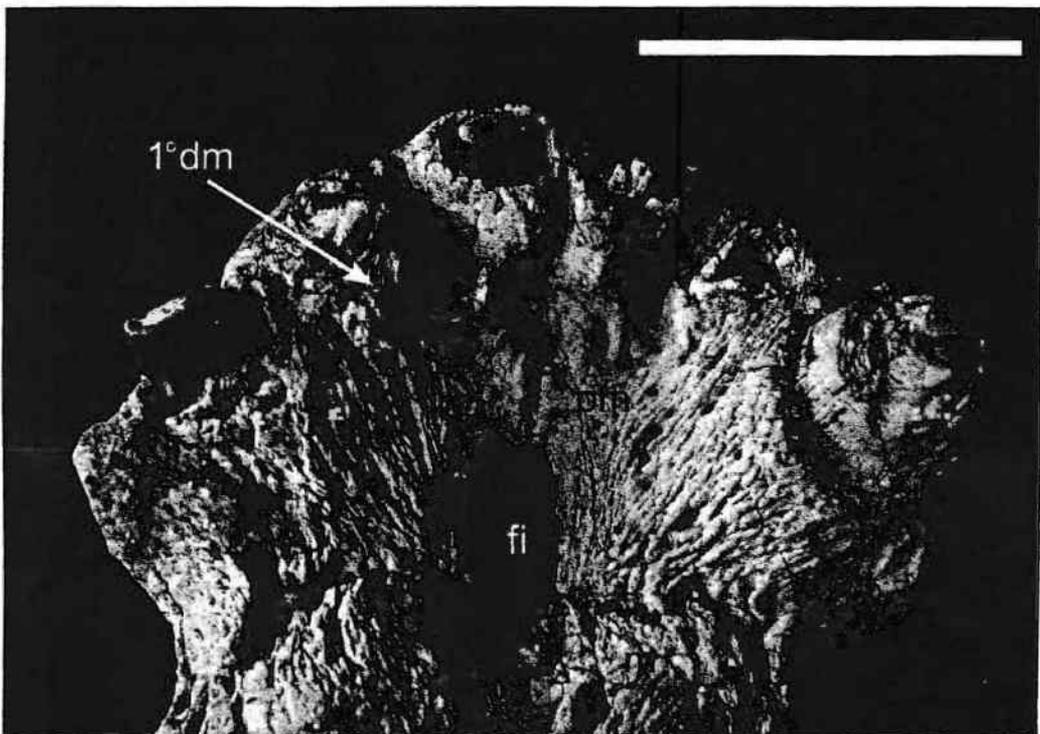


Figura 27- Vista ventral da pré-maxila de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 5 cm.

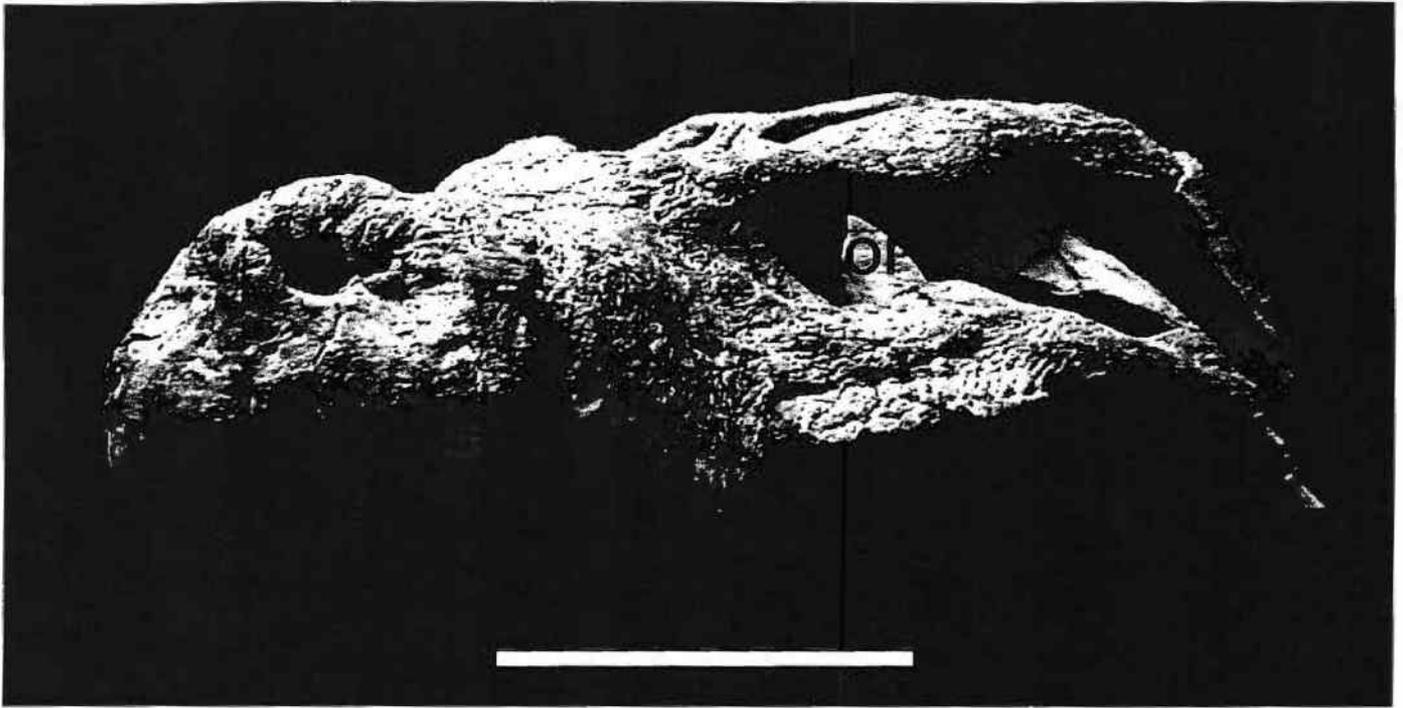


Figura 28- Vista laterofrontal do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 10 cm.

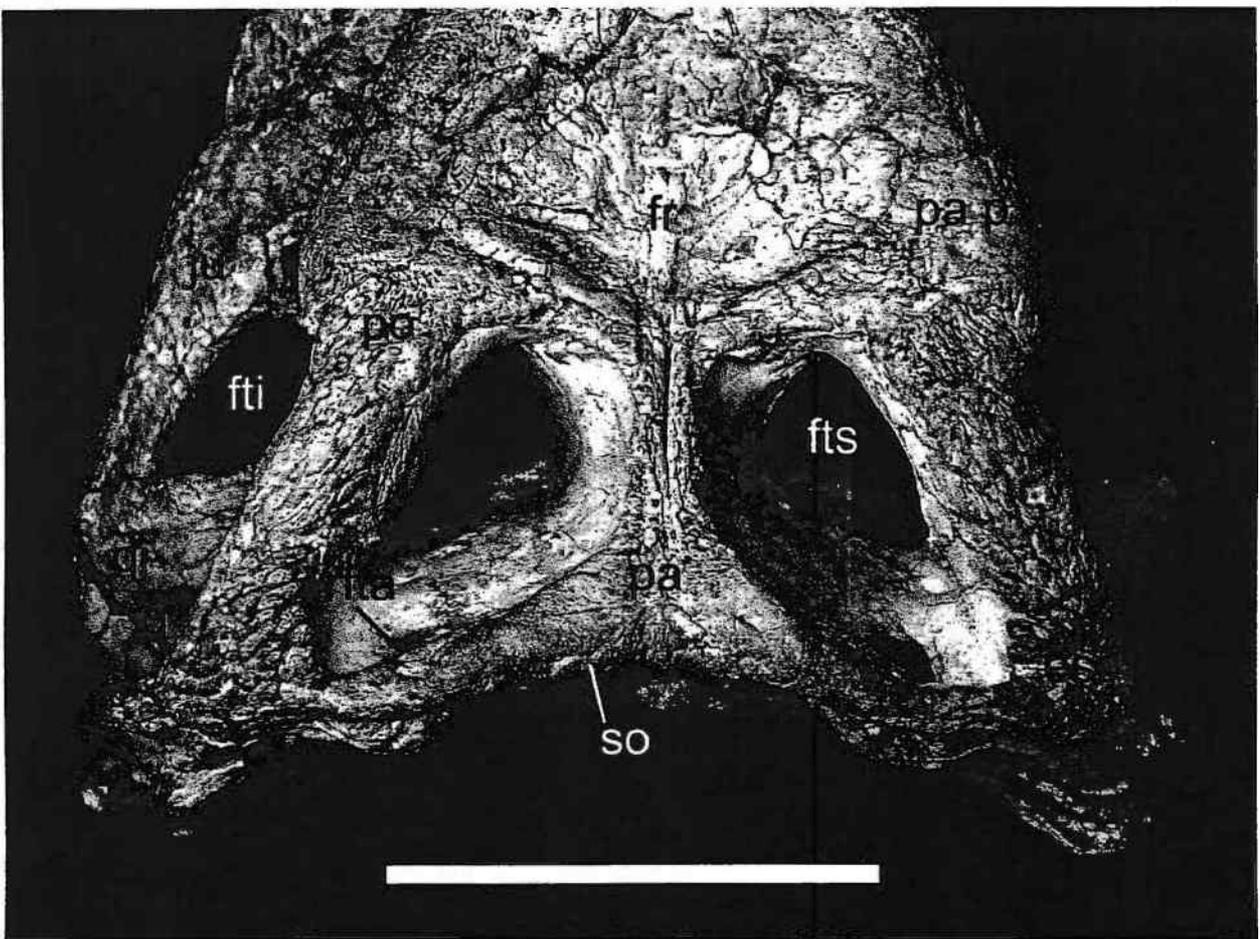


Figura 29- Vista dorsal da porção posterior do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 10 cm.

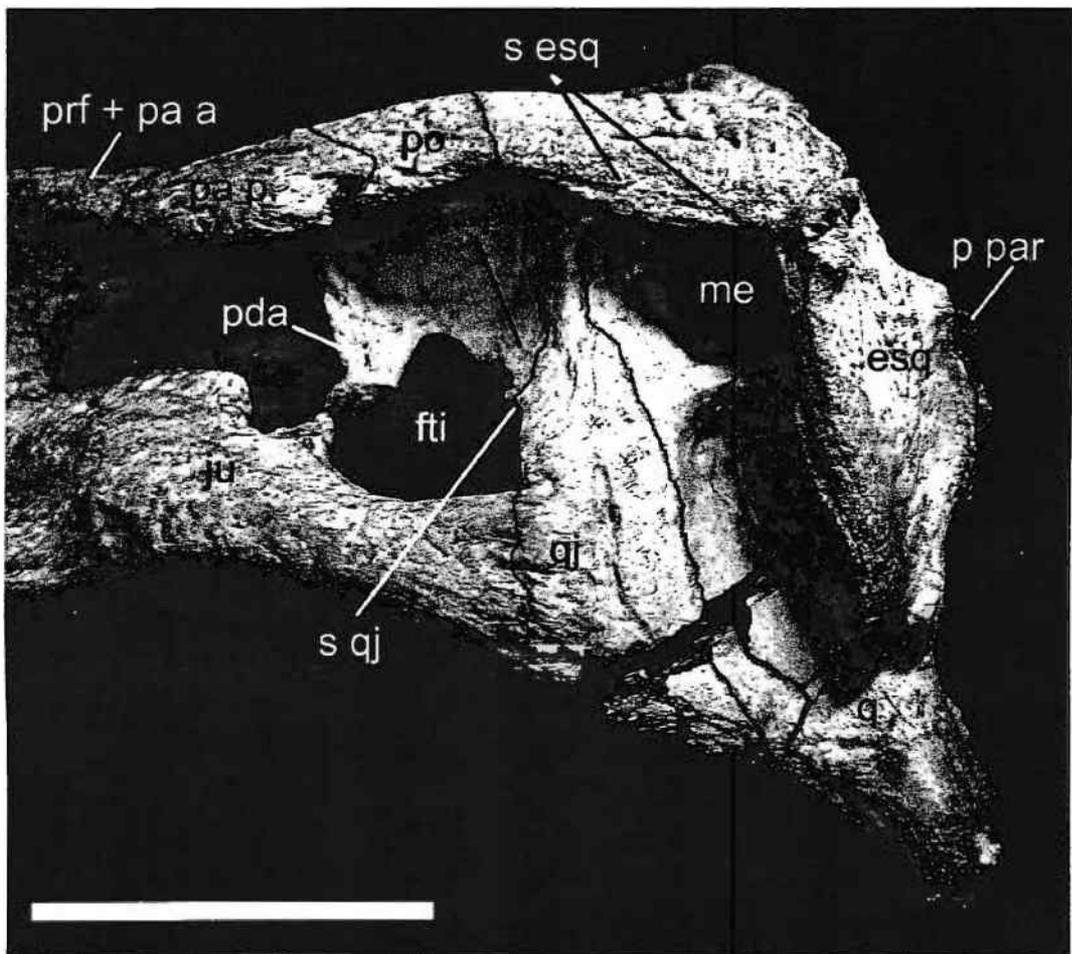


Figura 30- Vista lateral da região posterior do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 10 cm.

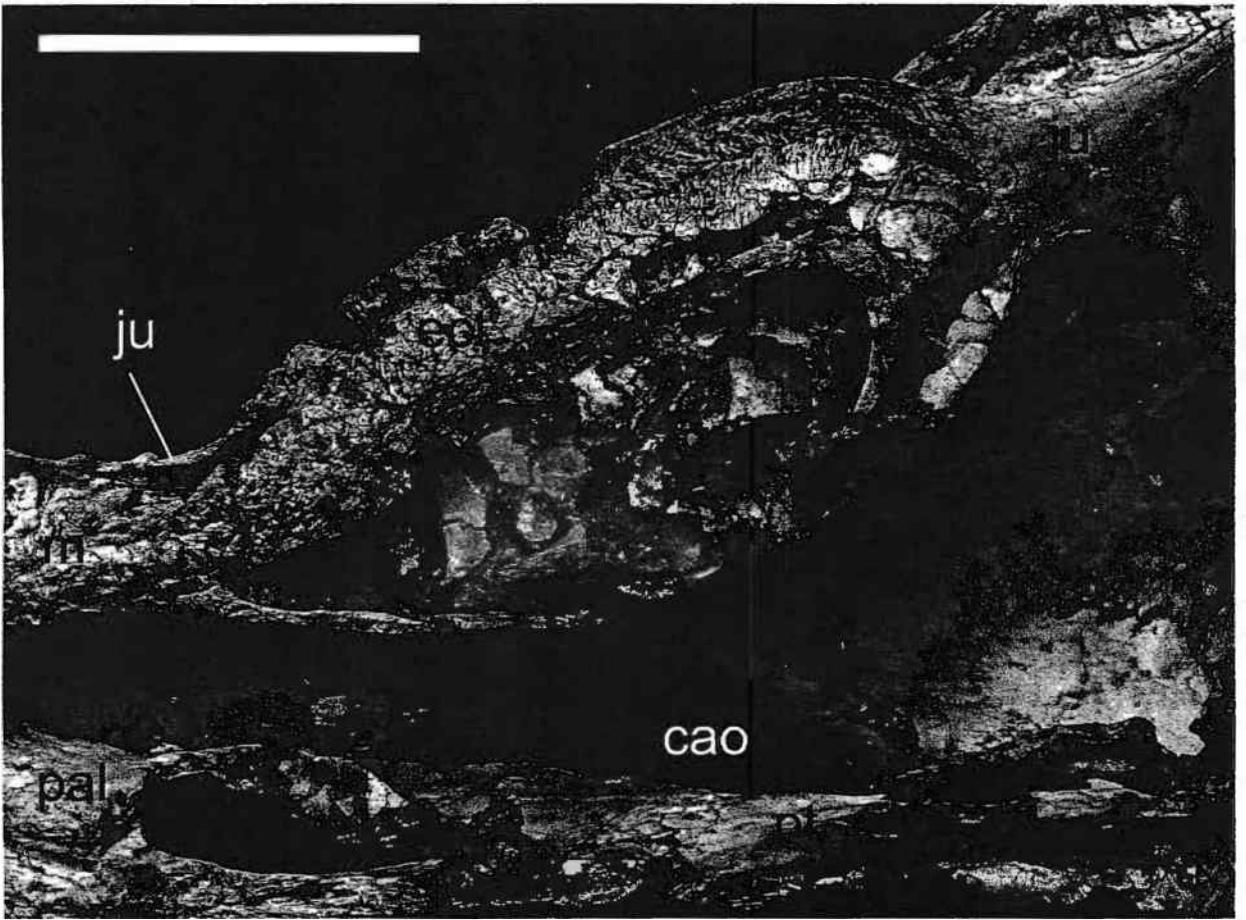


Figura 31- Fenestra palatina e ectopterigóide esquerdos de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 5 cm.

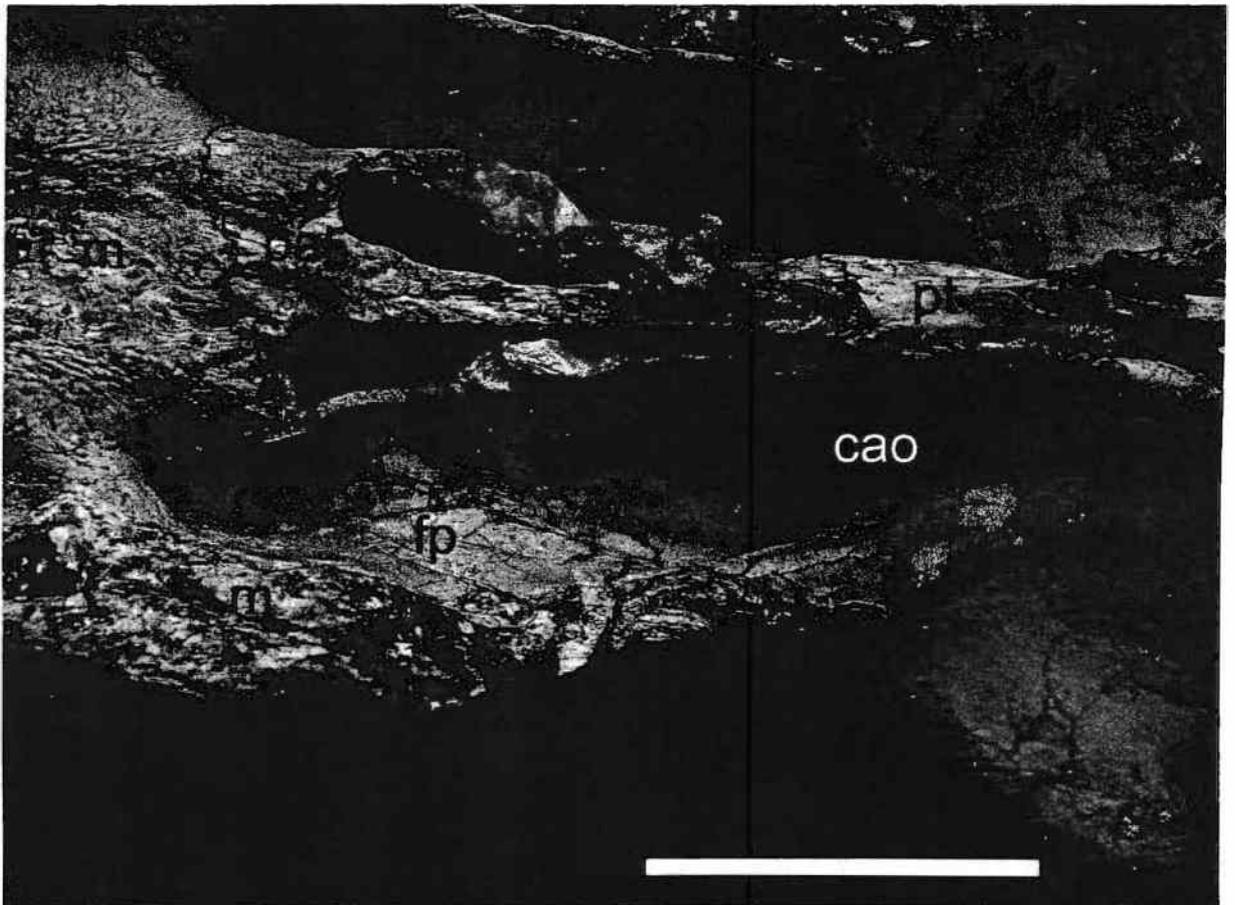


Figura 32- Porção posterior do palato de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 5 cm.

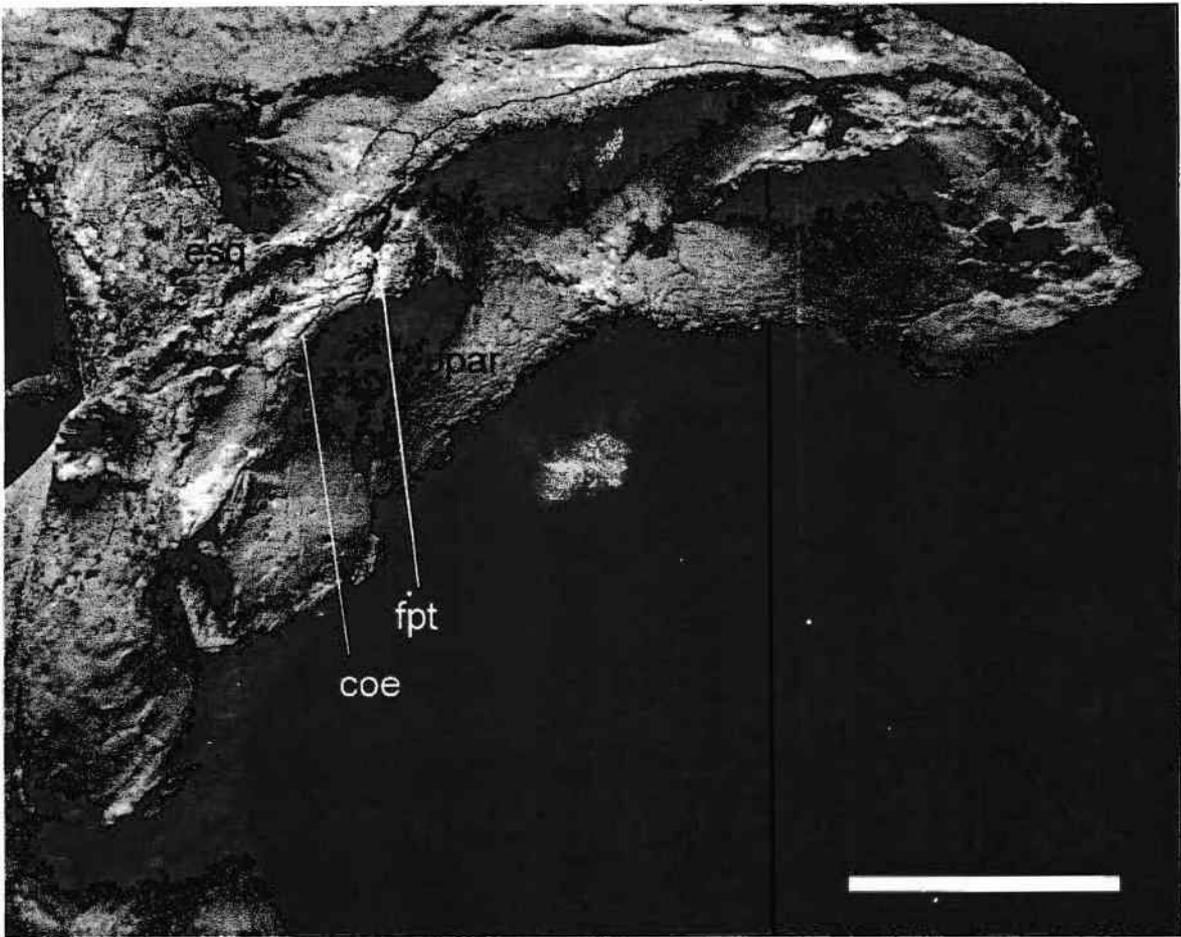


Figura 33- Vista dorsolateral da região occipital do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 5 cm.

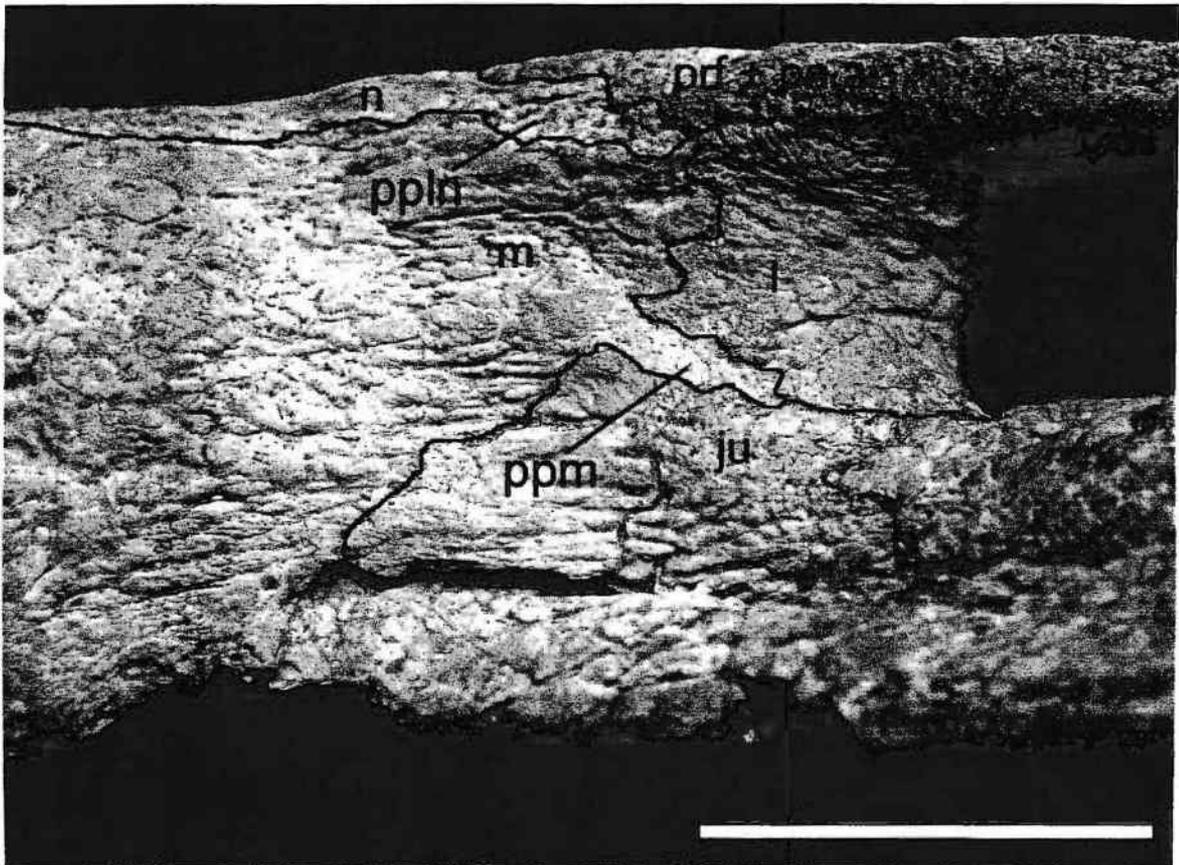


Figura 34- Vista lateral da região antorbital do crânio de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 5cm.

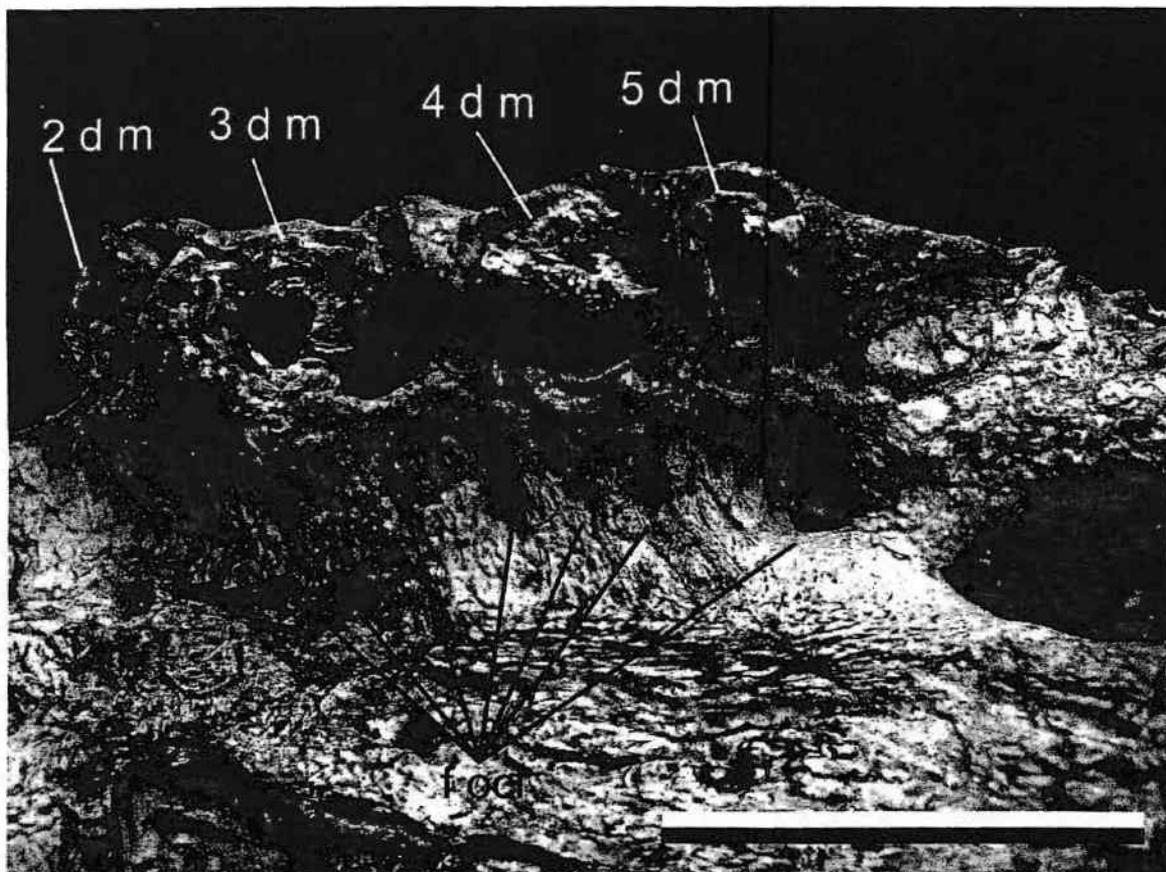


Figura 35- Vista ventral da margem alveolar da maxila esquerda de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 5 cm.

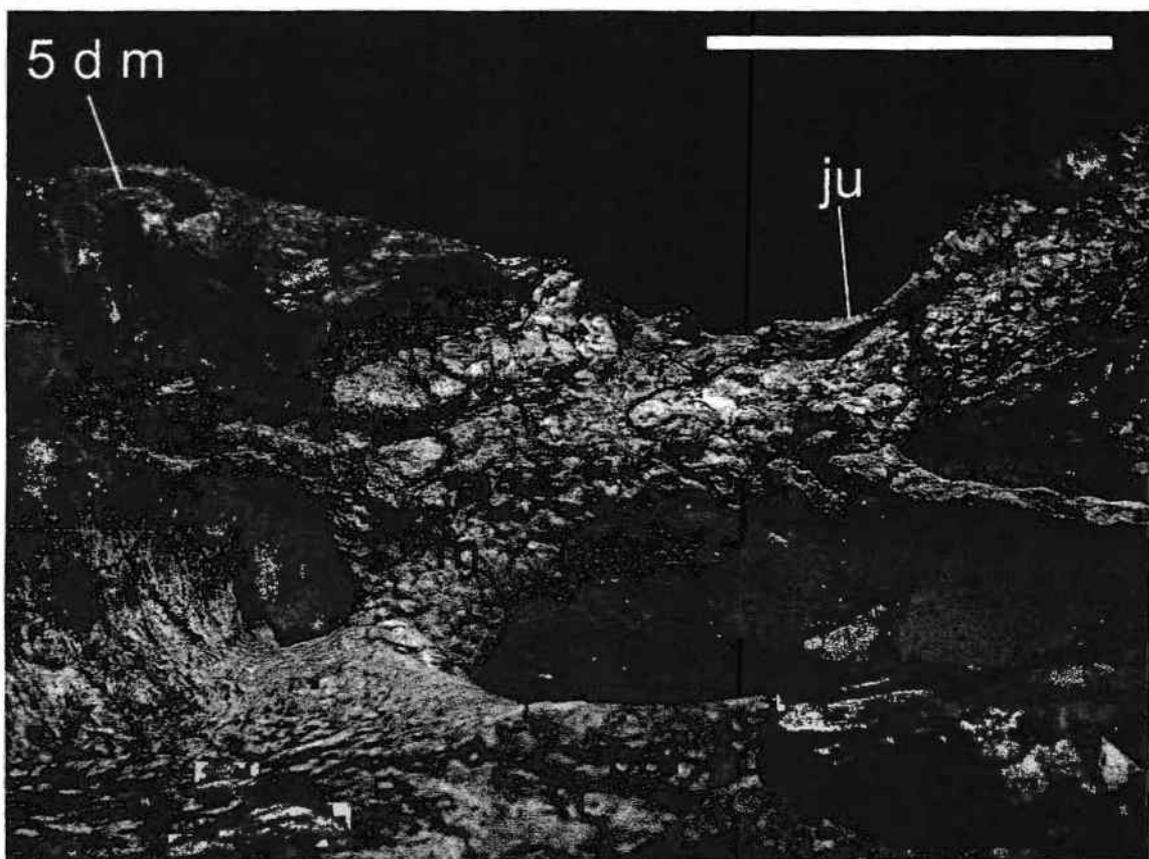


Figura 36- Vista ventral do contato maxila-jugal esquerdo de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 5 cm.

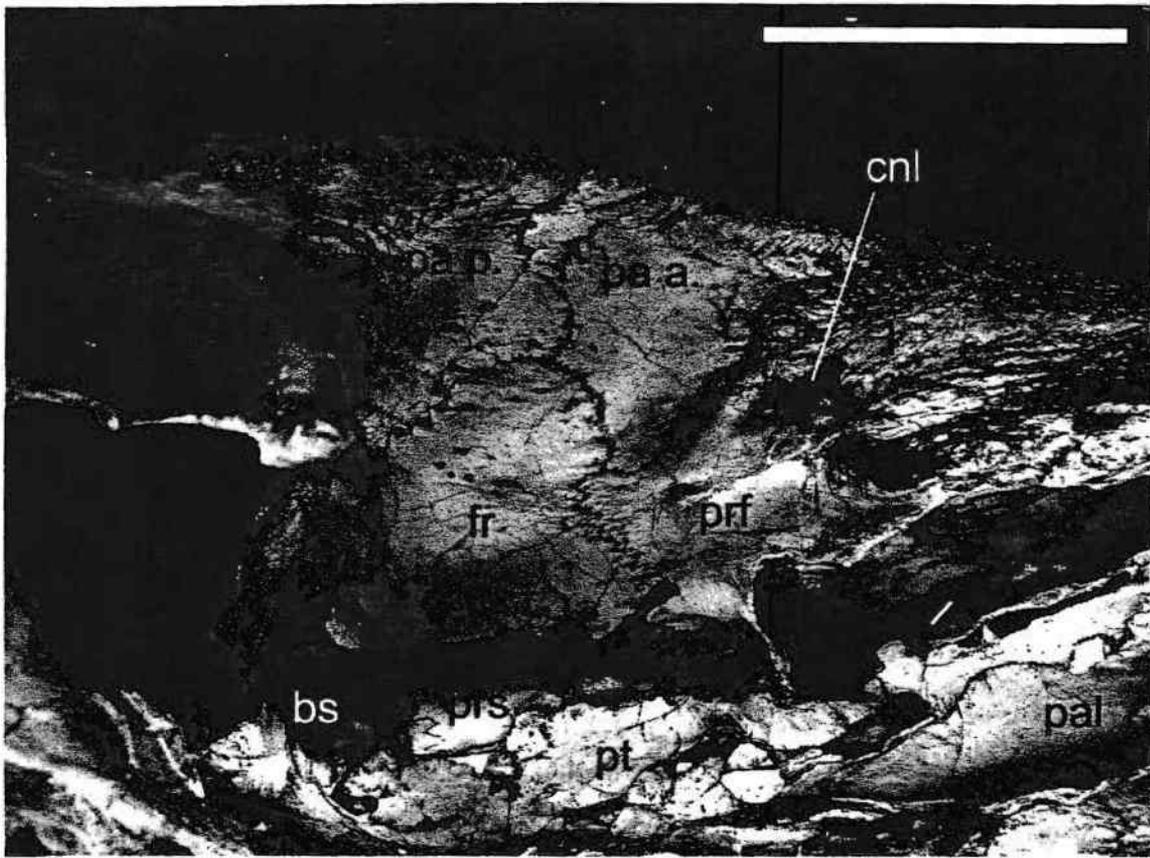


Figura 37- Vista lateroventral da região orbital direita de *Stratiotosuchus maxhechti*. A seta representa parte do percurso do trato olfatório. Escala = 5 cm.

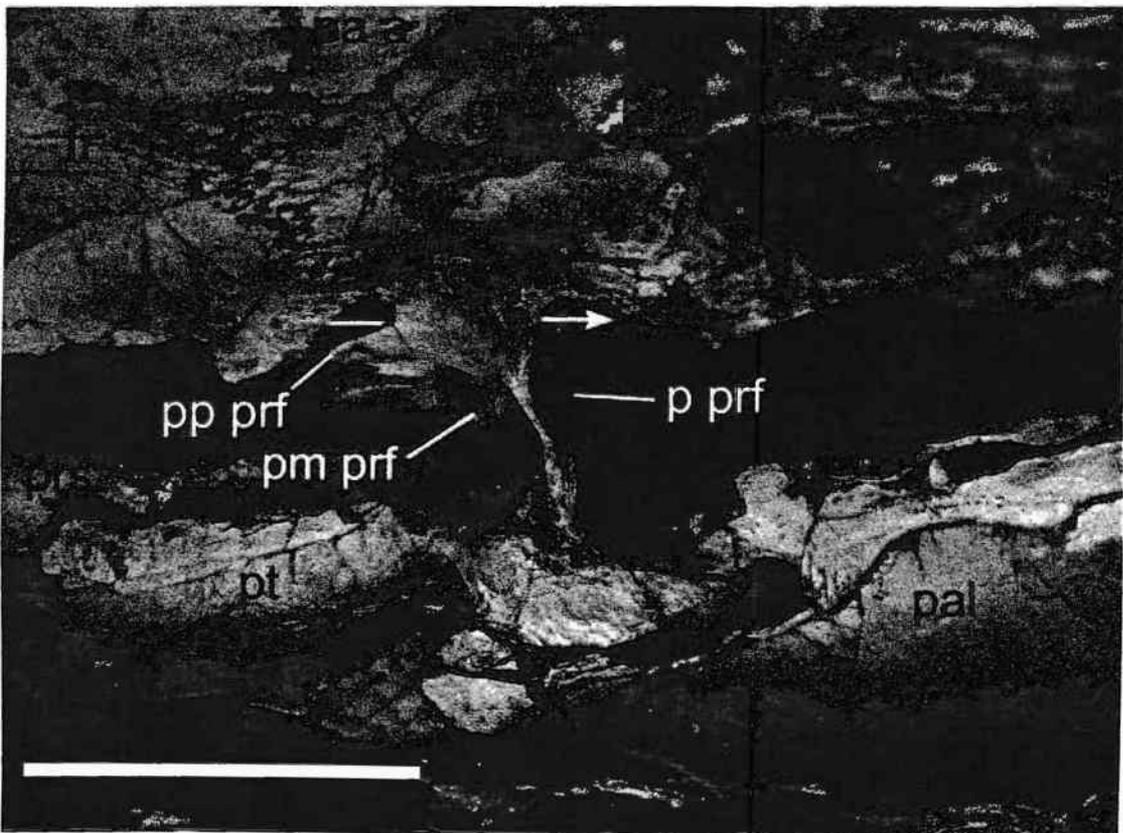


Figura 38- Vista lateral do pilar do pré-frontal direito de *Stratiotosuchus maxhechti*. A seta representa parte do percurso do trato olfatório. Escala = 5 cm.

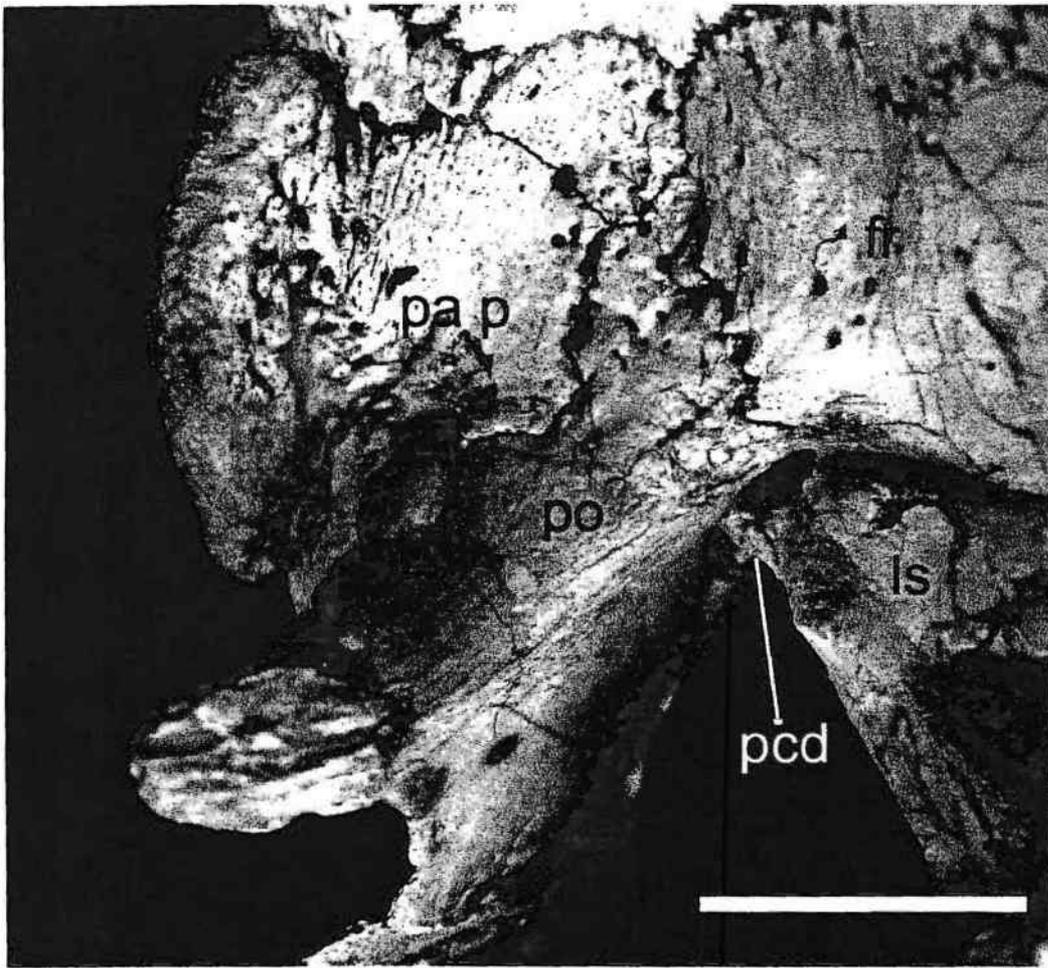


Figura 39- Vista ventral da região supraorbital direita de *Striatosuchus maxhechti*. Escala = 3 cm.

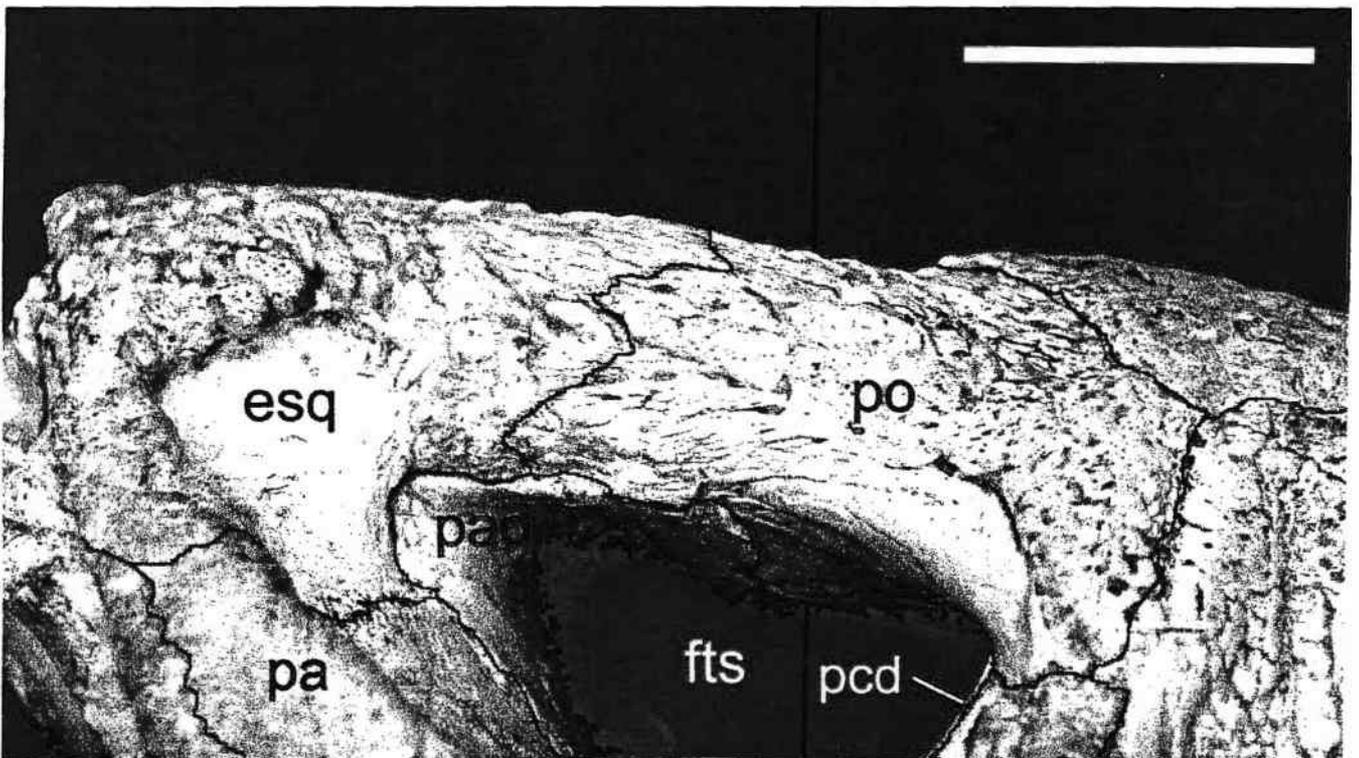


Figura 40- Vista dorsomedial da margem lateral da fenestra temporal superior esquerda de *Striatosuchus maxhechti*. Escala = 3 cm.

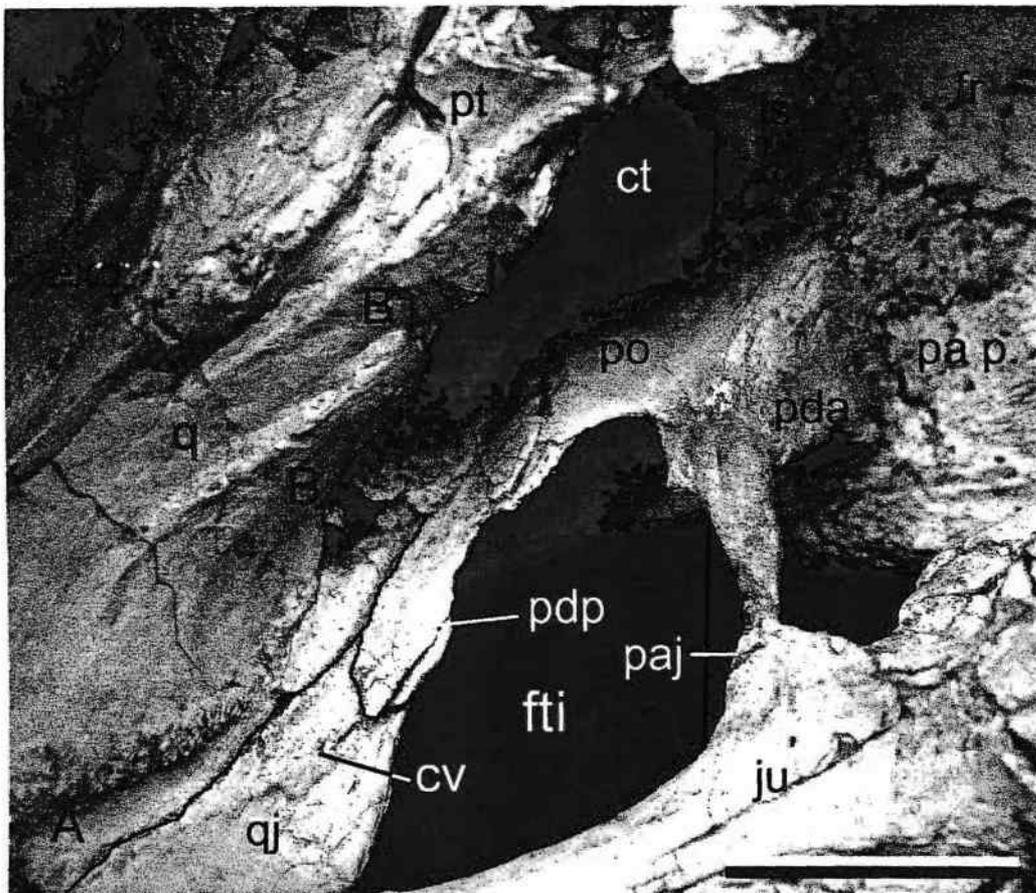


Figura 41- Vista medial da fenestra temporal inferior e canal temporal esquerdos de *Stratiotosuchus maxhecti*. Escala = 3 cm.

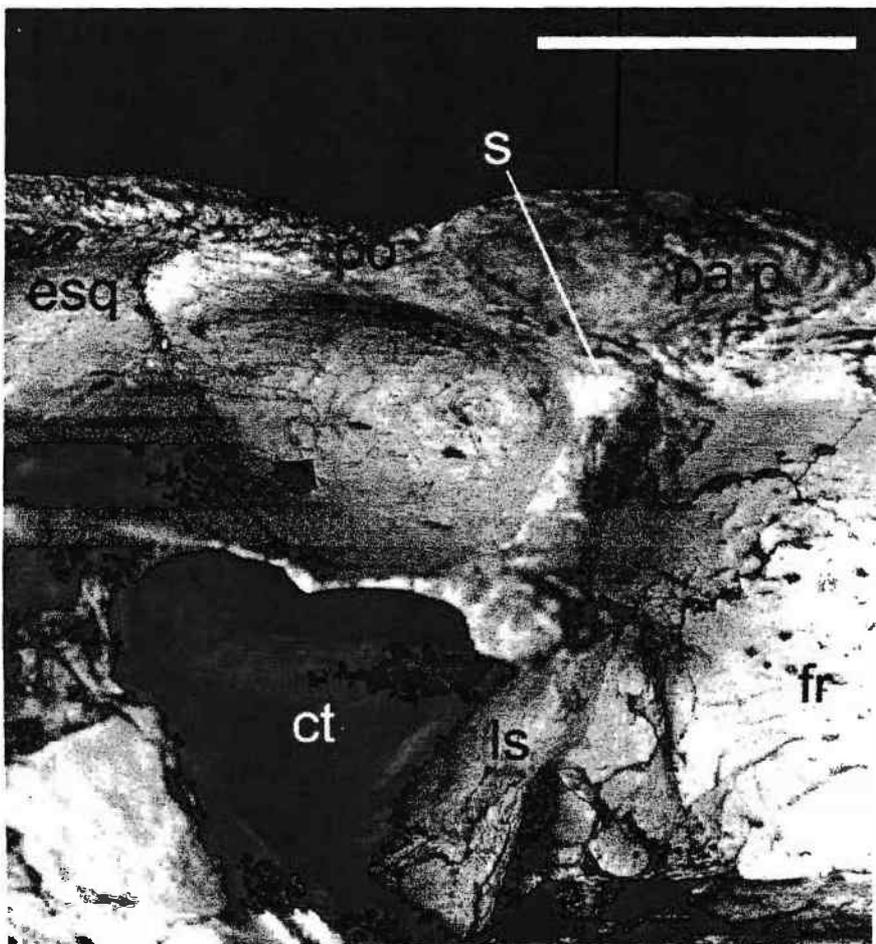


Figura 42- Vista ventral do pós-orbital direito de *Stratiotosuchus maxhecti* e arredores. Escala = 3 cm.

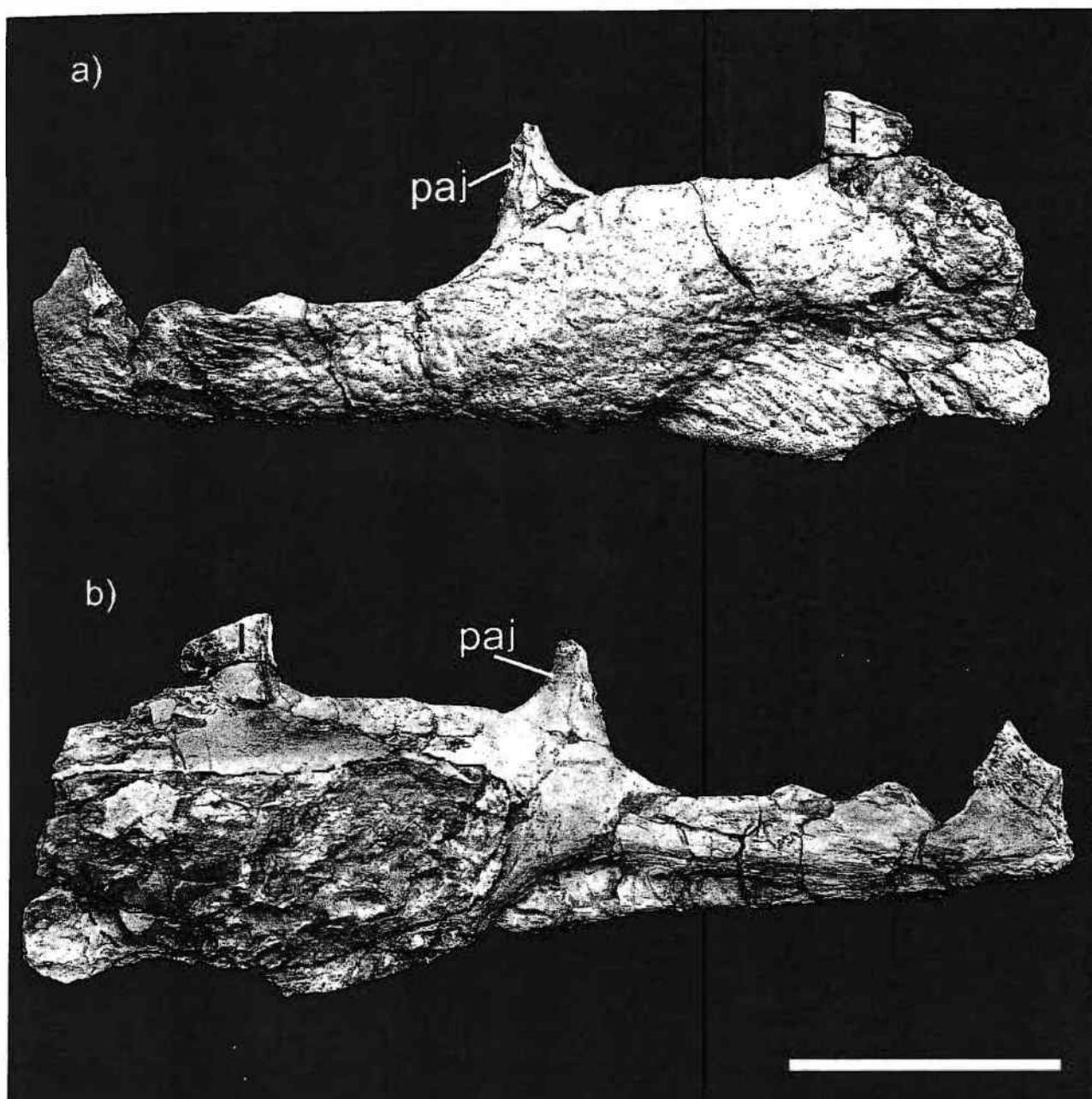


Figura 43- Jugal direito de *Stratiotosuchus maxhechti*: a) vista lateral; b) vista medial. A linha tracejada em b representa a área de articulação do processo ventral do ectopterigóide. Escala = 5 cm.

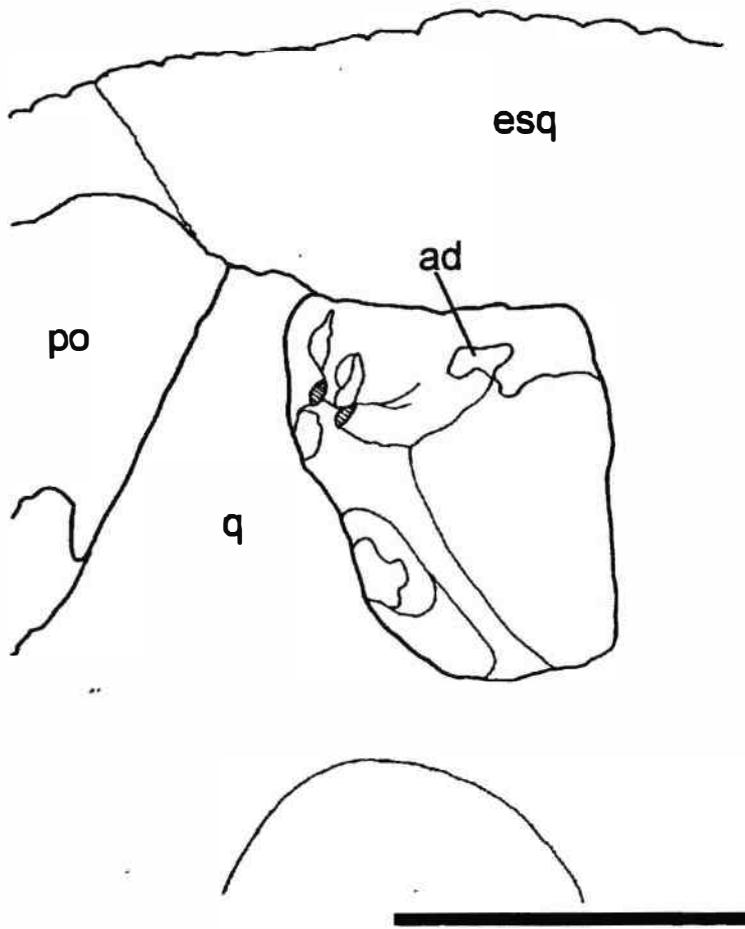


Figura 44- Contorno lateral do processo ótico do quadrado esquerdo de *Stratiotosuchus maxhechti*, mostrado uma grande quantidade de fenestras (pneumaticidade). Escala = 5 cm.

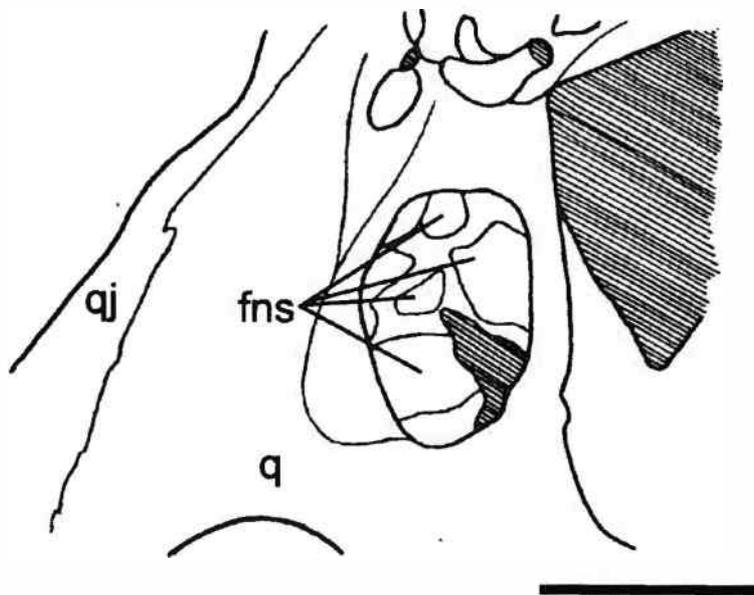


Figura 45- Contorno da parede interna da maior fenestra do processo ótico do quadrado esquerdo de *Stratiotosuchus maxhechti*, em vista postero-anterior, mostrando sua fenestração. Escala = 1 cm.

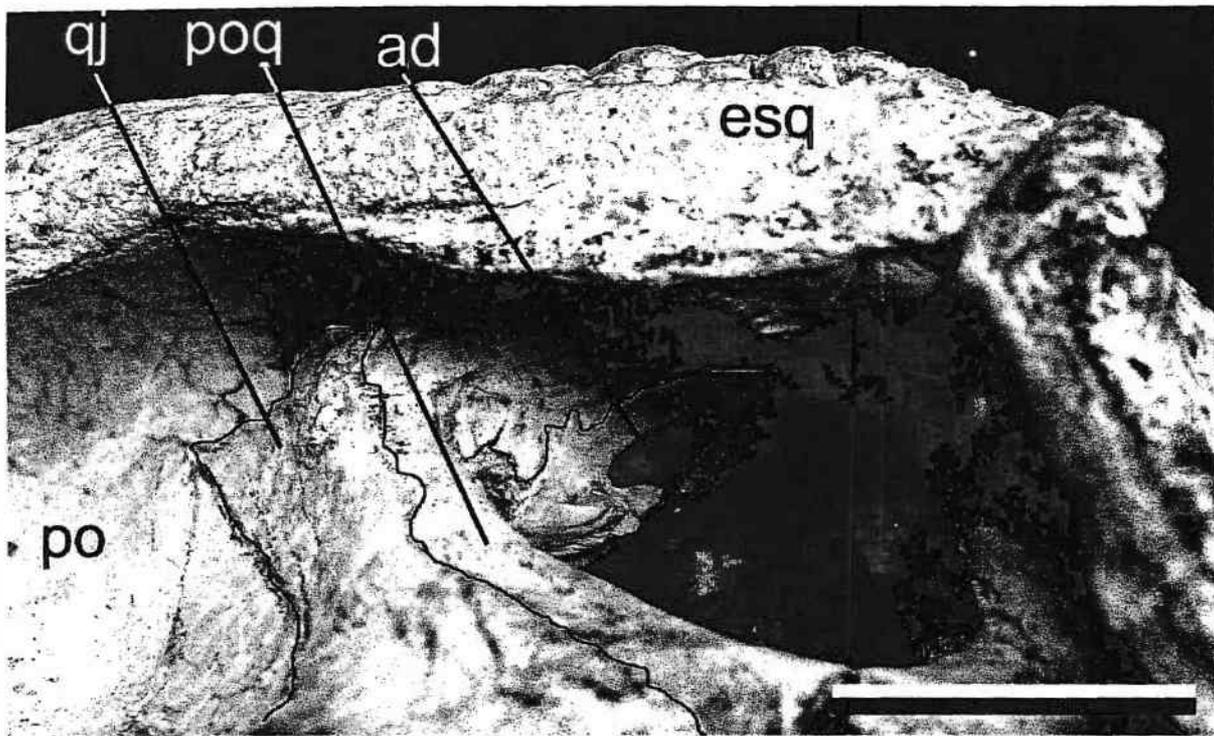


Figura 46- Vista lateral do meato auditivo externo esquerdo de *Stratiotosuchus maxhechti*.  
Escala = 2 cm.

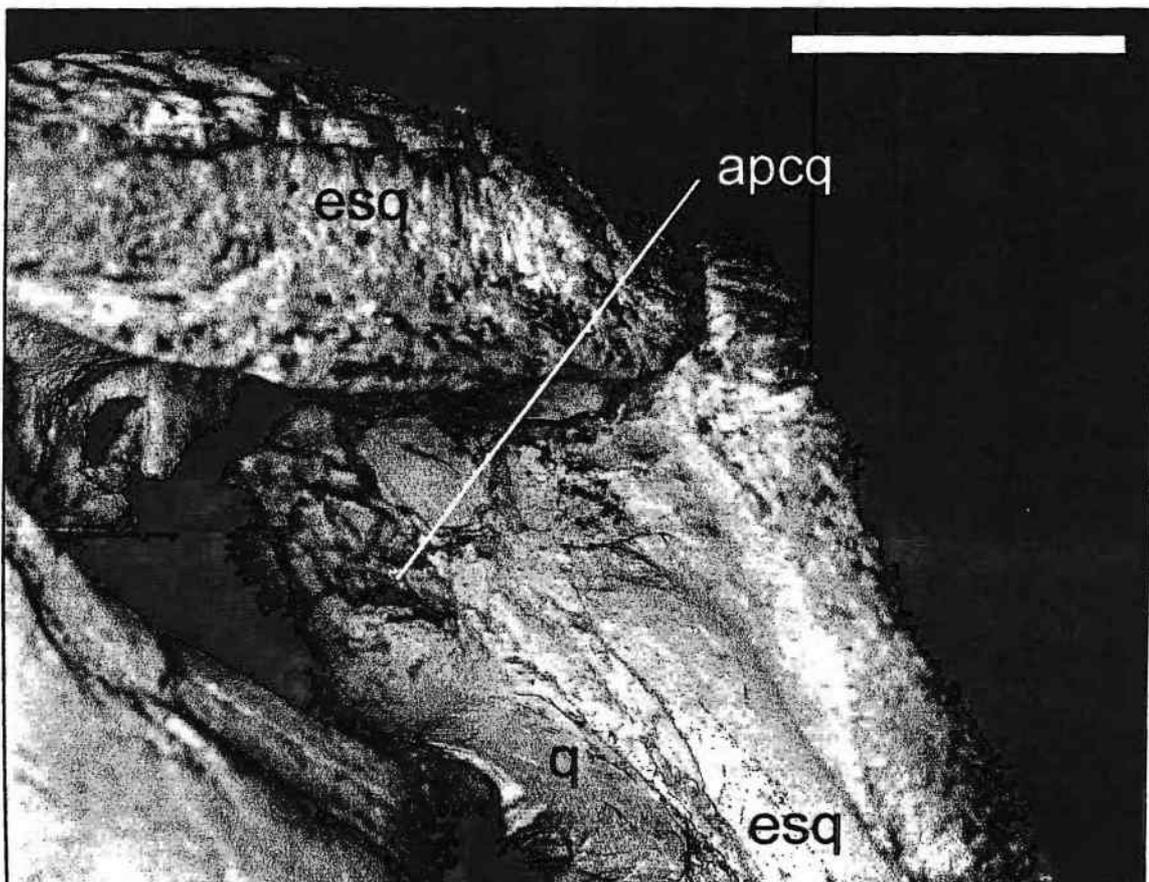


Figura 47- Vista antero-lateral do recesso ótico externo esquerdo de *Stratiotosuchus maxhechti*.  
Escala = 2cm.

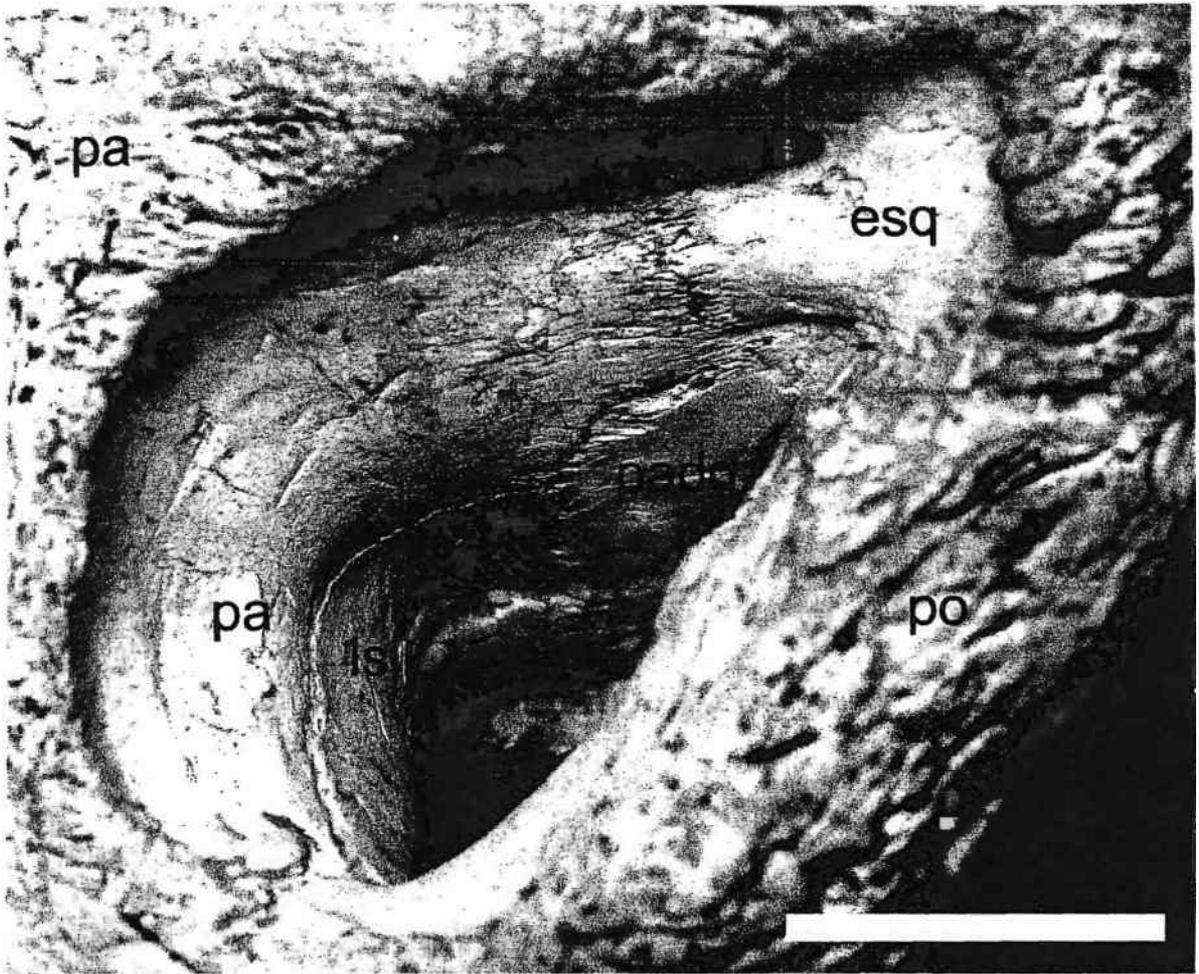


Figura 48- Vista dorsal da fenestra temporal superior direita de *Stratiotosuchus maxhechti*.  
Escala = 3 cm.

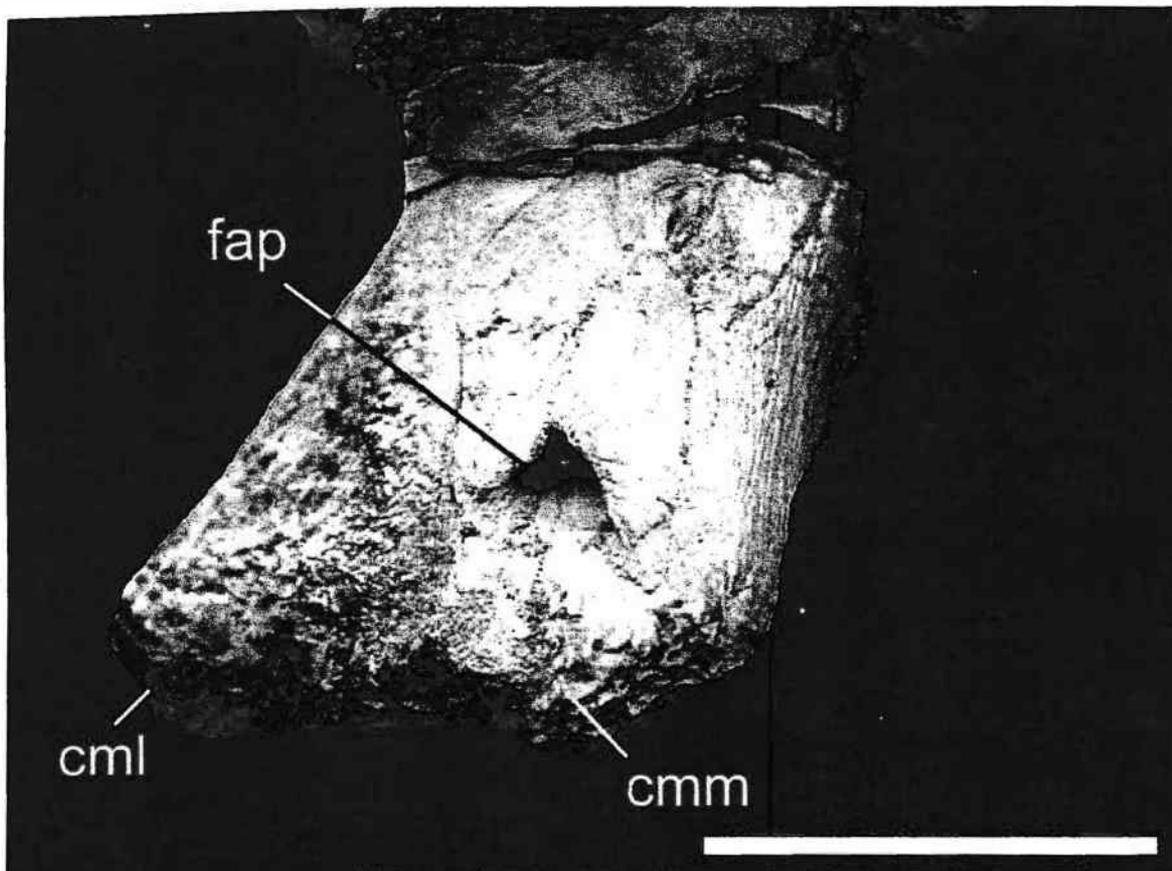


Figura 49- Vista posterior dos cõndilos mandibulares do quadrado esquerdo de *Stratiotosuchus maxhecti*. Escala = 2 cm.

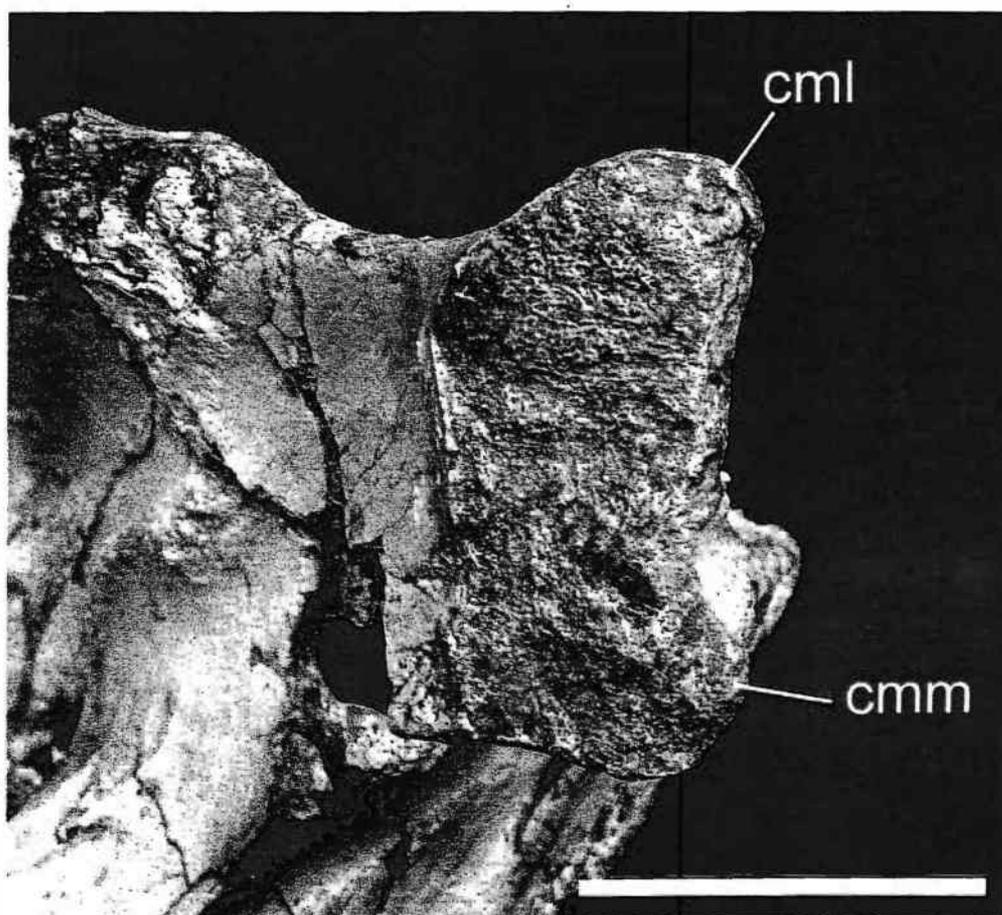


Figura 50- Vista ventral dos cõndilos mandibulares do quadrado esquerdo de *Stratiotosuchus maxhecti*. Escala = 3 cm.

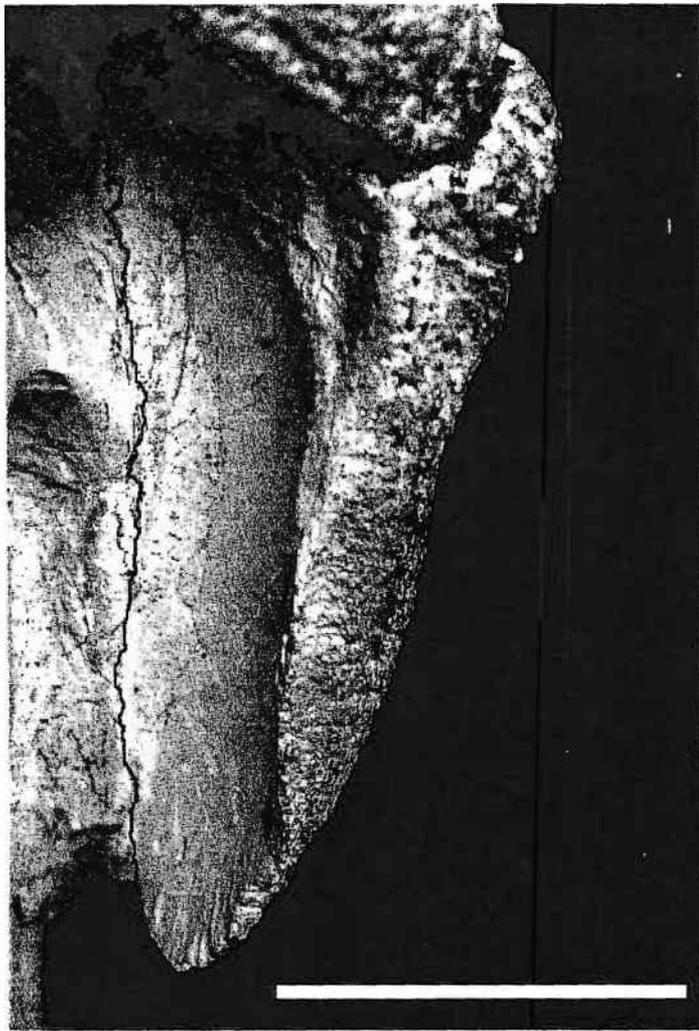


Figura 51- Vista anterior da placa vertical do esquamosal esquerdo de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 3 cm.

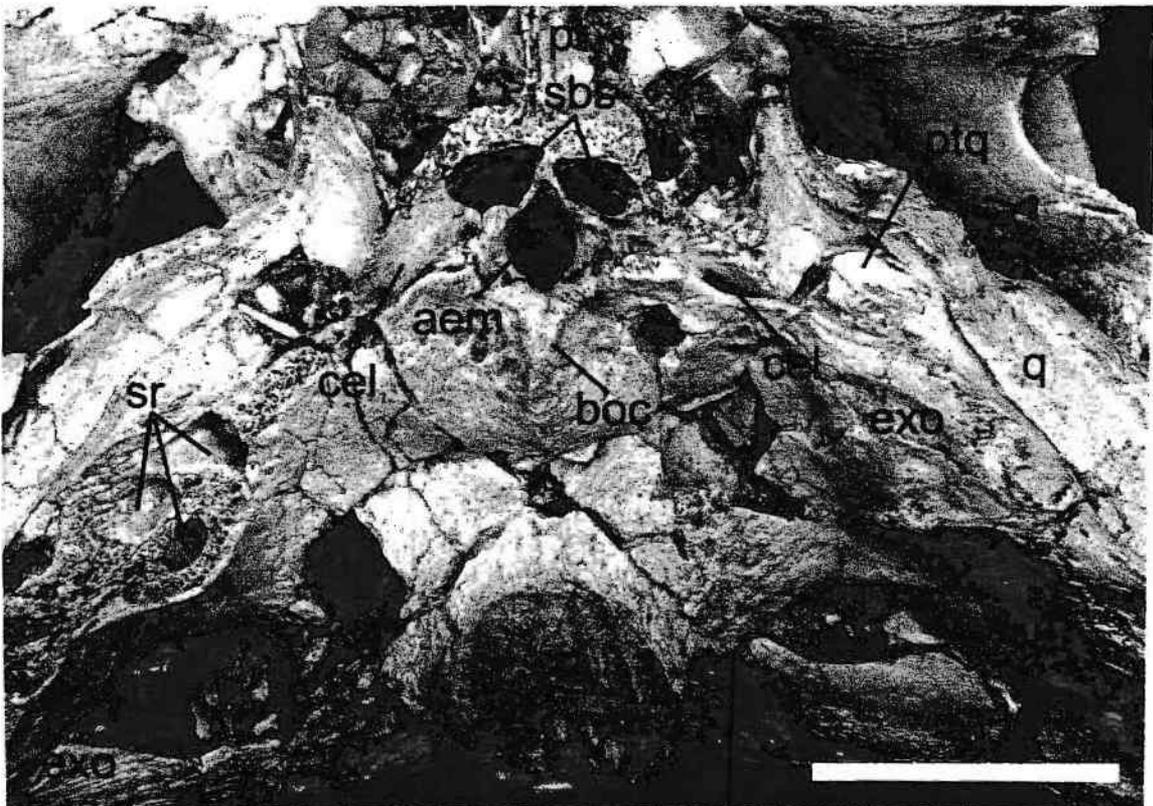
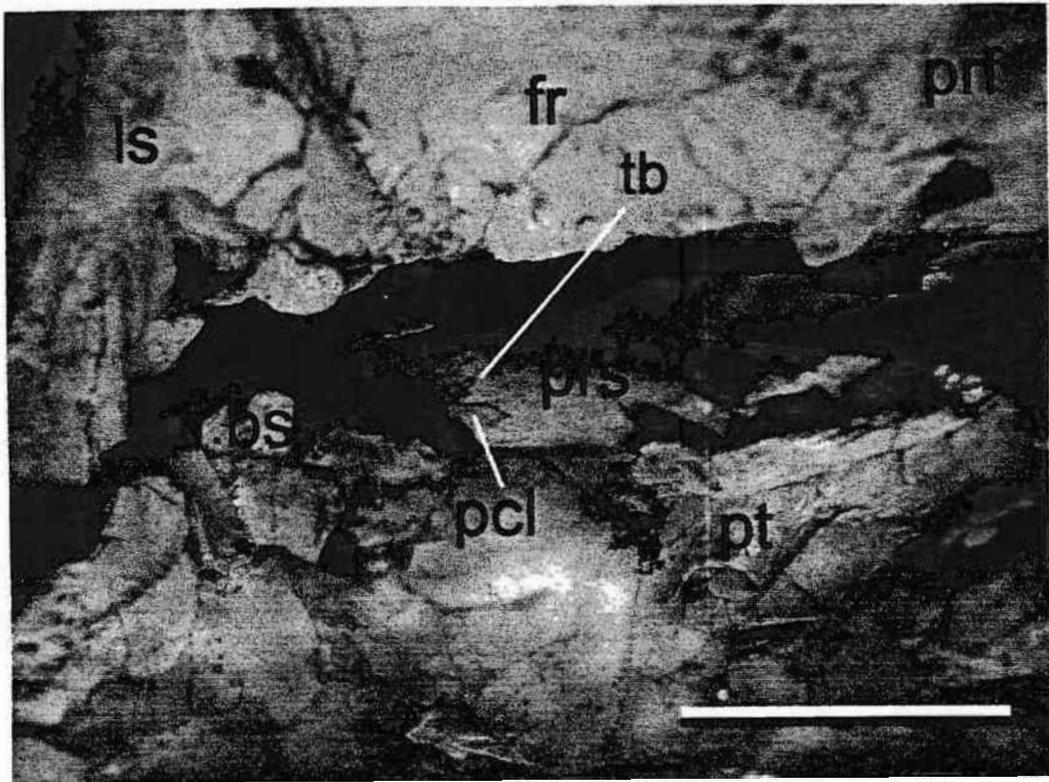


Figura 52- Vista postero-ventral do basicrânio de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 3 cm.

a)



b)

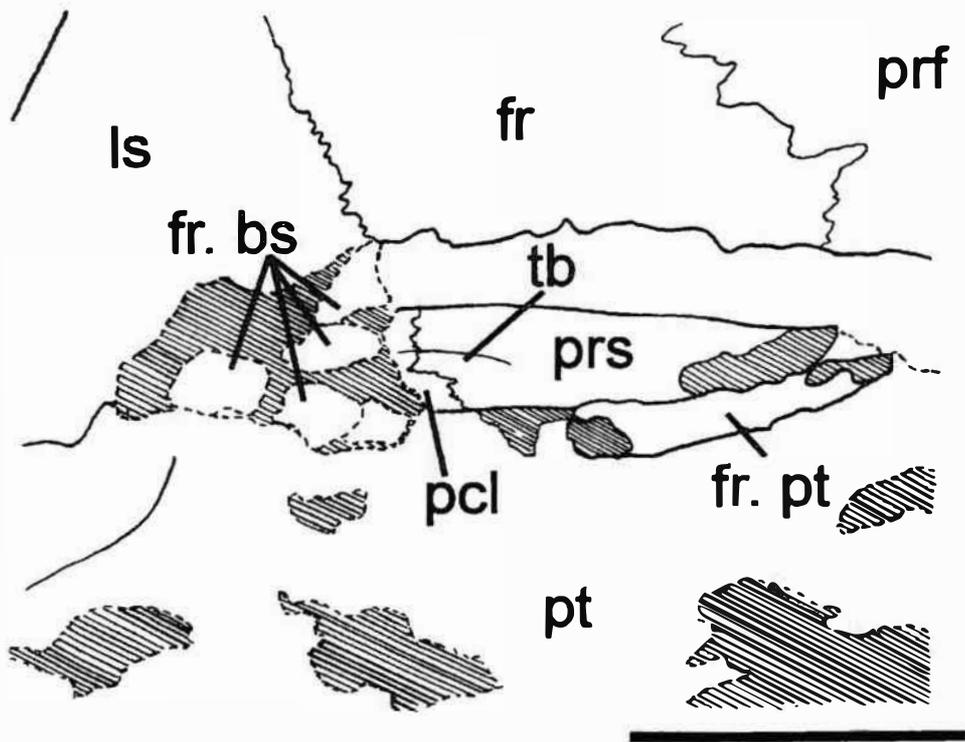
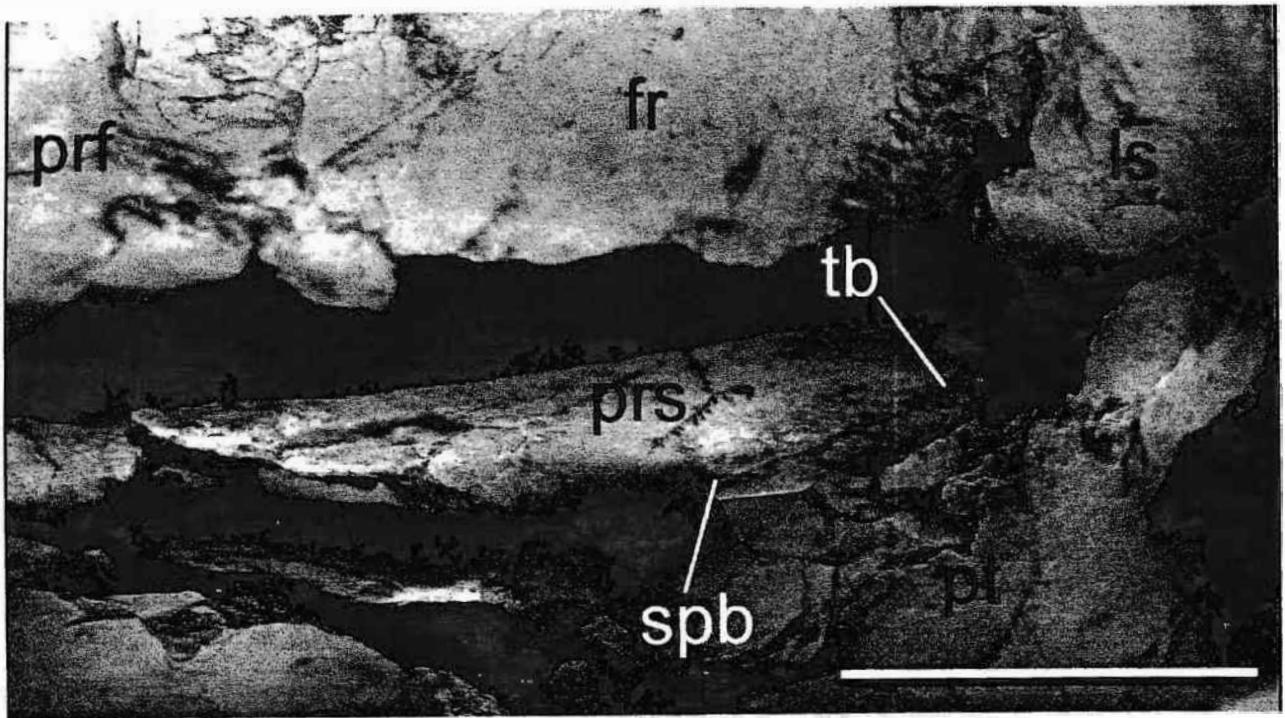


Figura 53- Vista lateral (a) e contorno lateral (b) direitos do parasfenóide de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 2cm.



b)

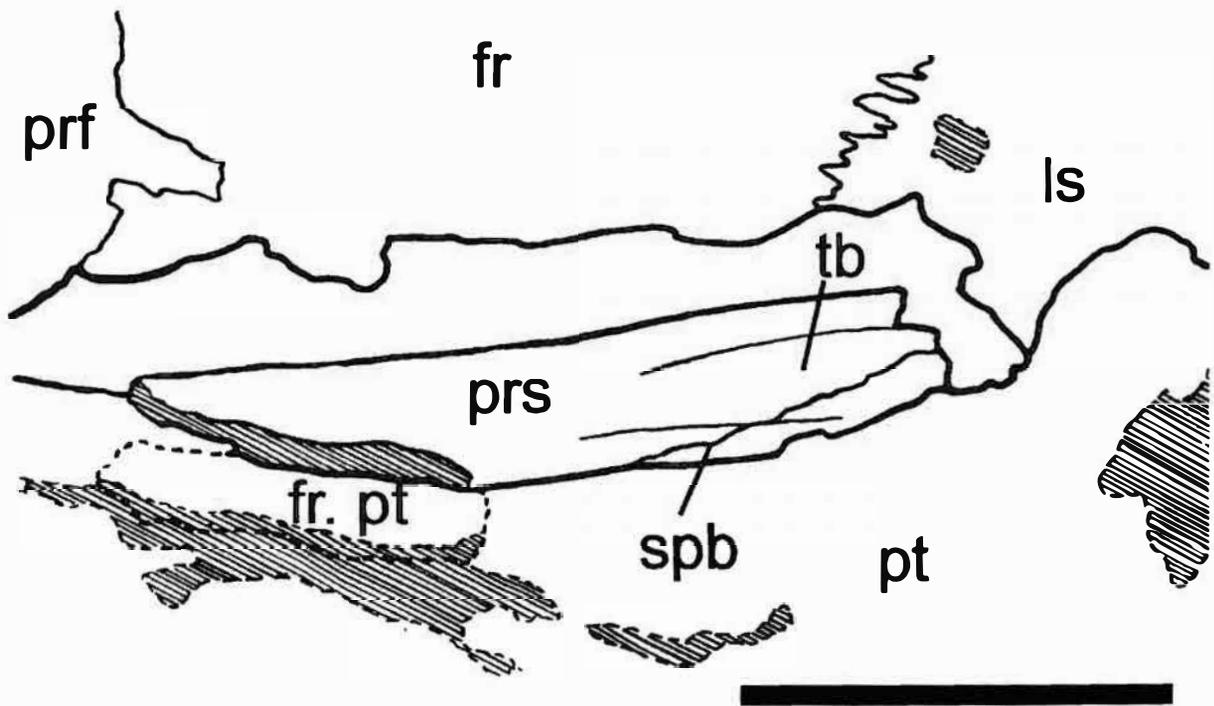


Figura 54- Vista lateral (a) e contorno lateral (b) esquerdos do parasfenóide de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 2 cm.

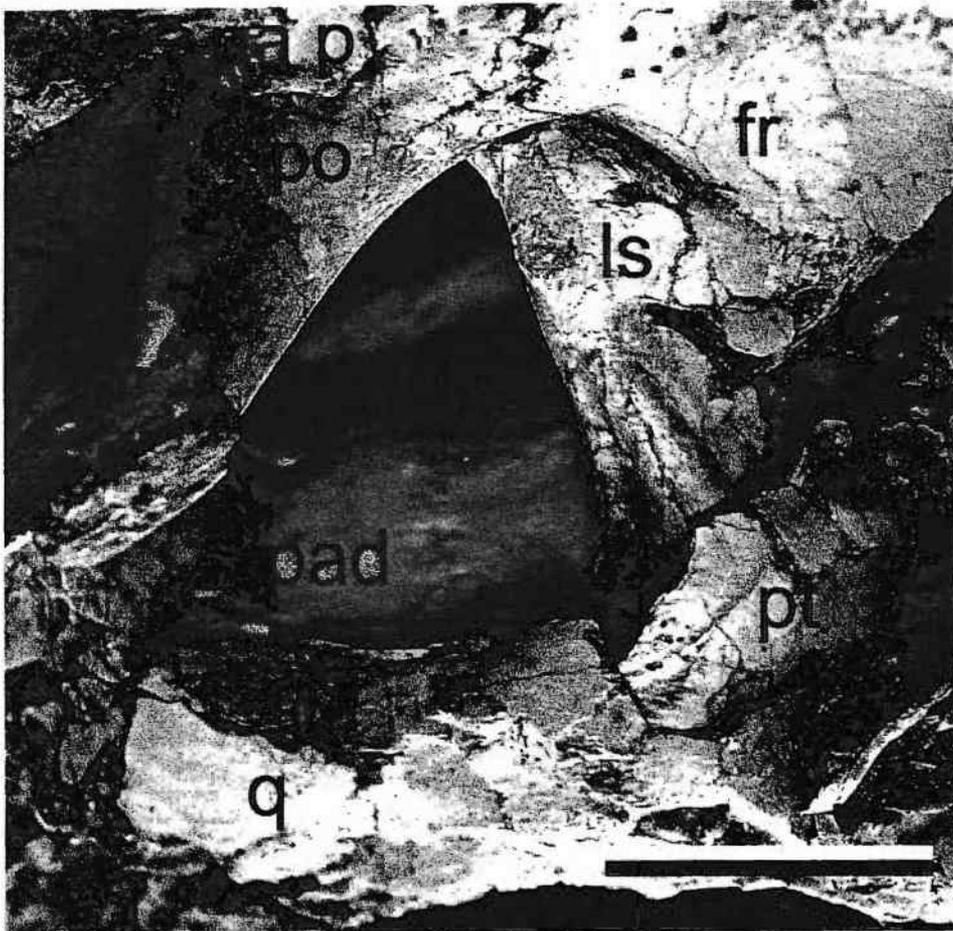


Figura 55- Vista anterior do laterosfenóide direito de *Stratiotosuchus maxhechti*.  
Escala = 3 cm.

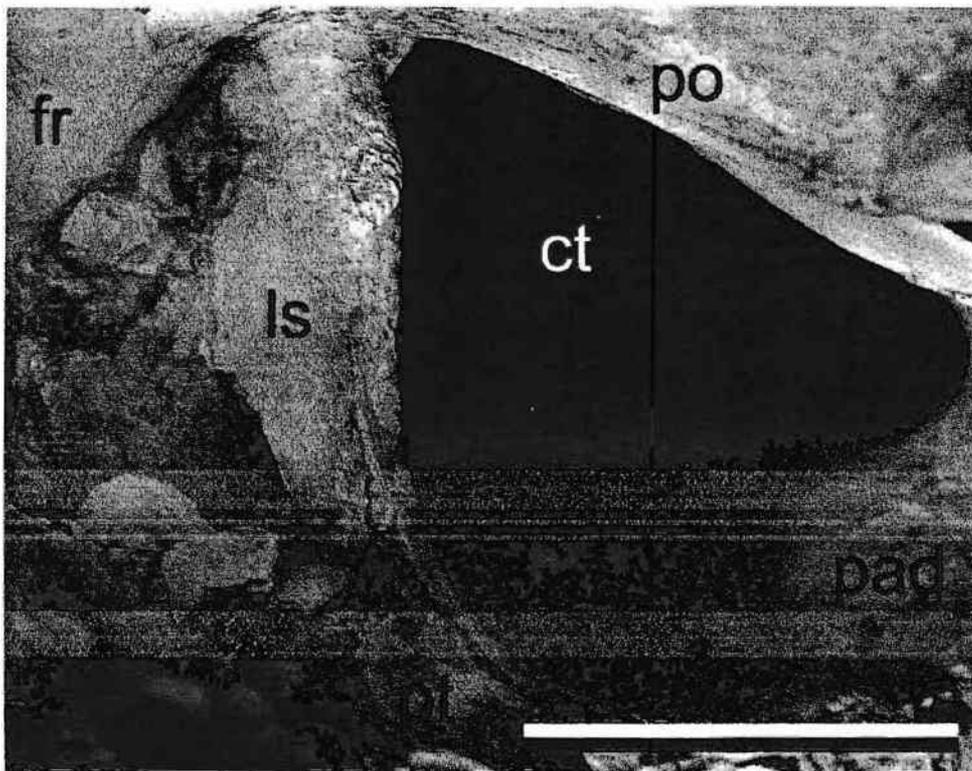


Figura 56- Vista anterior do laterosfenóide esquerdo de *Stratiotosuchus maxhechti*.  
Escala = 3 cm.

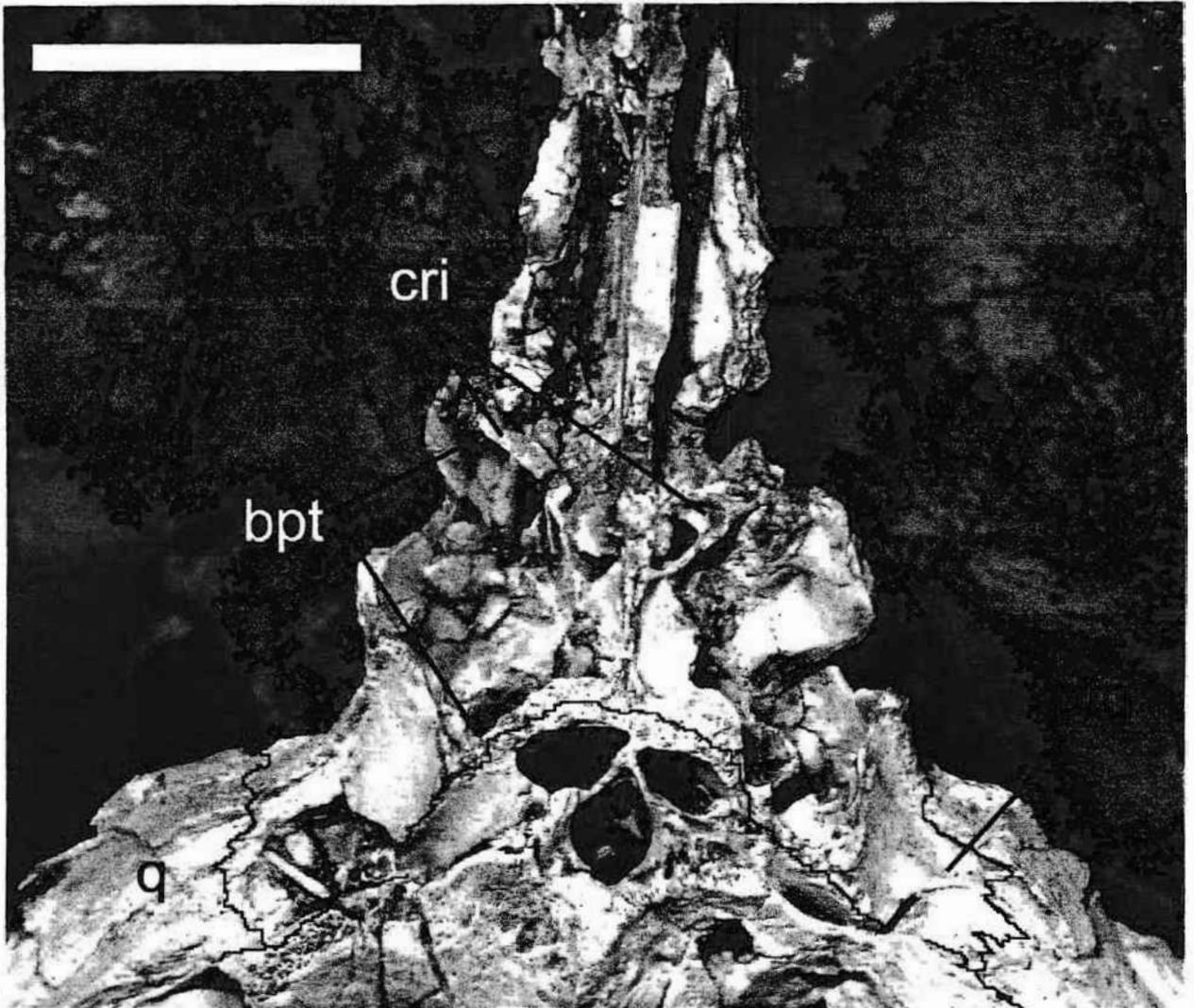


Figura 57- Vista ventral do pterigóide de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 3 cm.

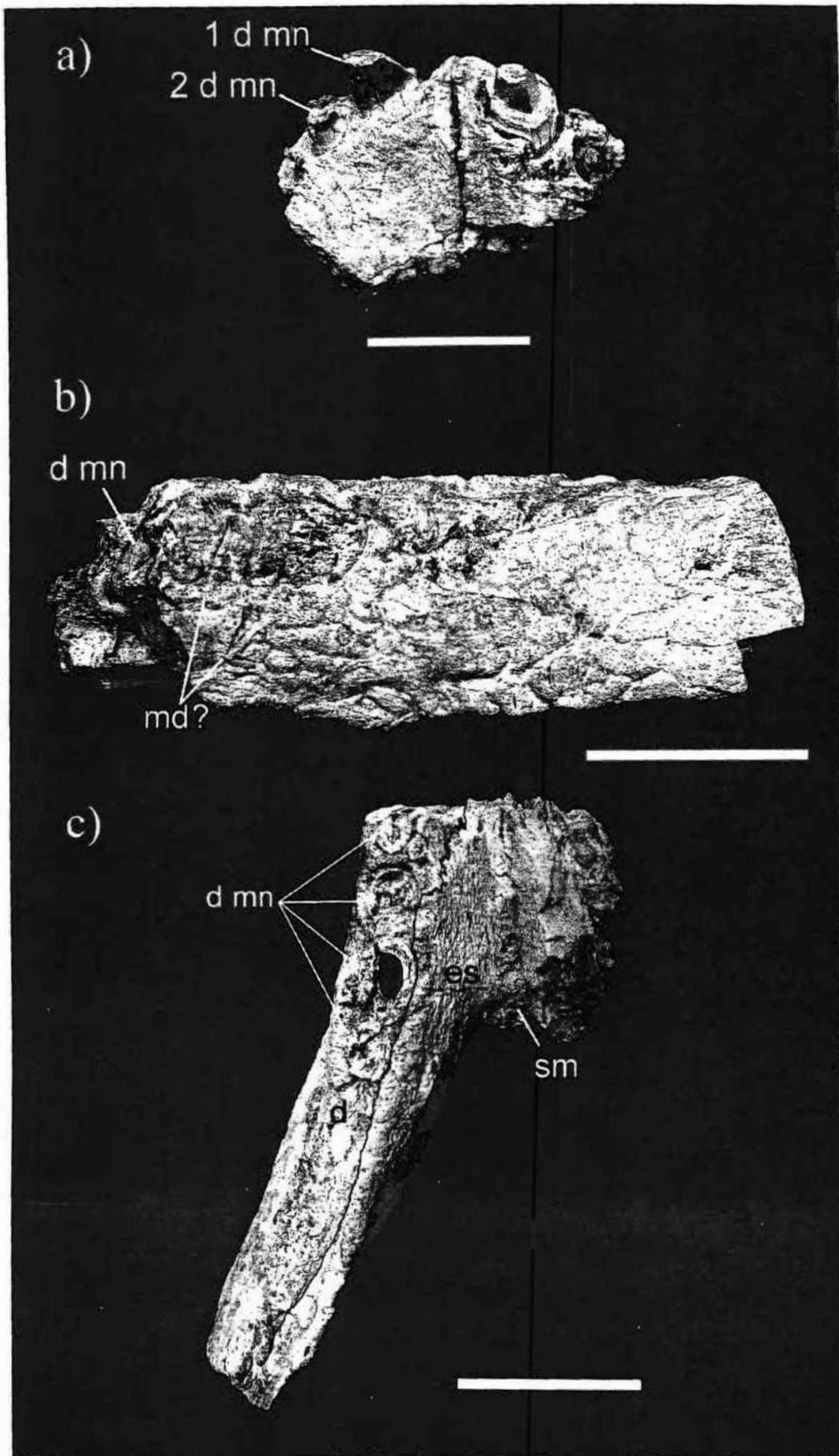


Figura 58- Fragmentos da mandíbula de *Stratiotosuchus maxhecti*: a) vista dorsal da porção anterior do dentário. Escala = 2 cm; b) vista lateral do fragmento mediano da mandíbula. Escala = 3 cm; c) vista dorsal do fragmento mediano da mandíbula. Escala = 3 cm.

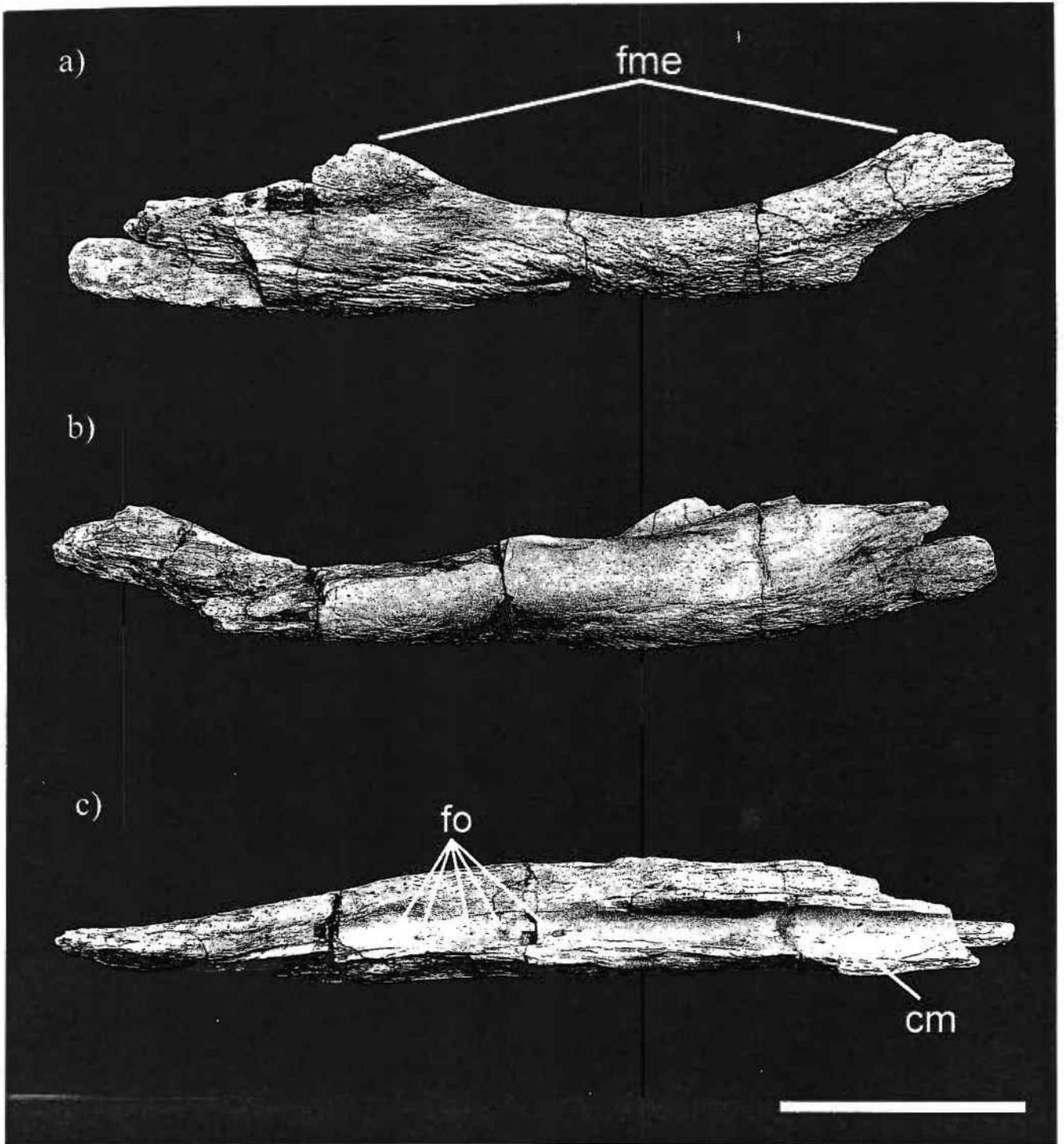


Figura 59- Angular izquierdo de *Stratiotosuchus maxhecti*: a) vista lateral; b) vista medial; c) vista dorsal. Escala = 3 cm.

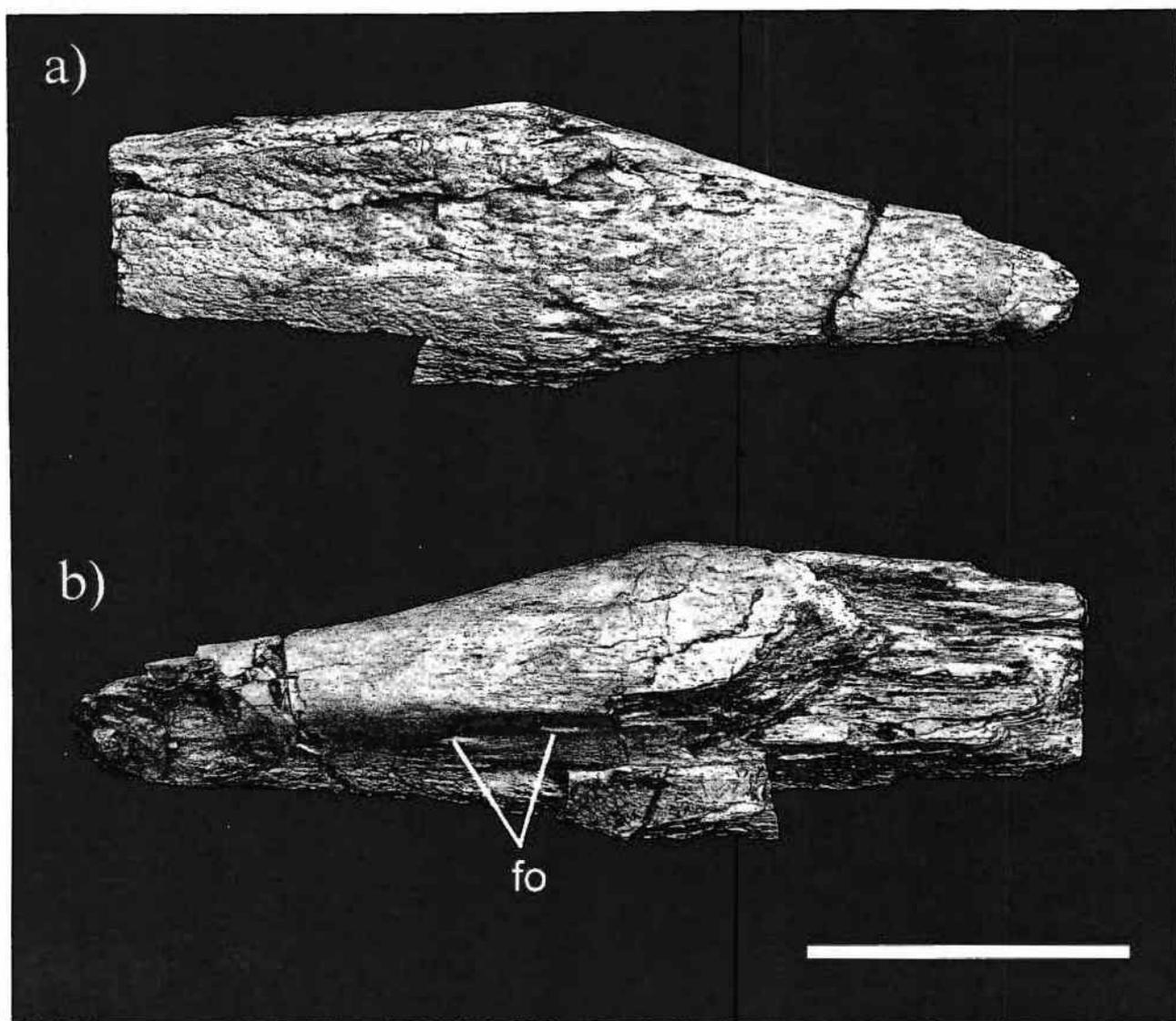


Figura 60- Suprangular izquierdo de *Stratiotosuchus maxhechti*: a) vista lateral; b) vista medial.  
Escala = 5 cm.

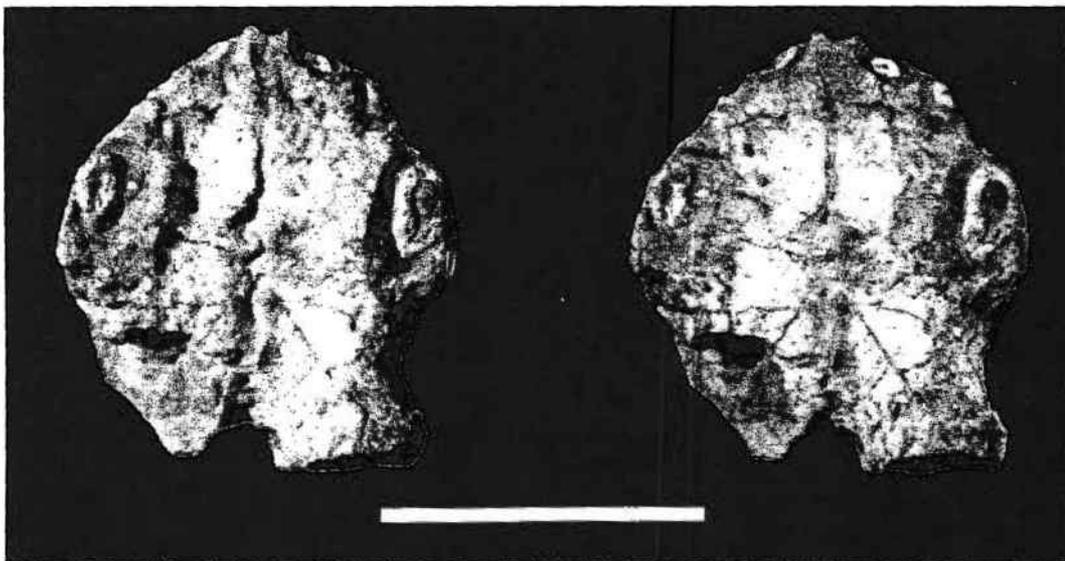


Figura 61- Estereofoto da vista dorsal da mandíbula de *Pabwehshi pakistanensis*. Escala = 5 m. Extraído de Wilson *et al.* (2001)

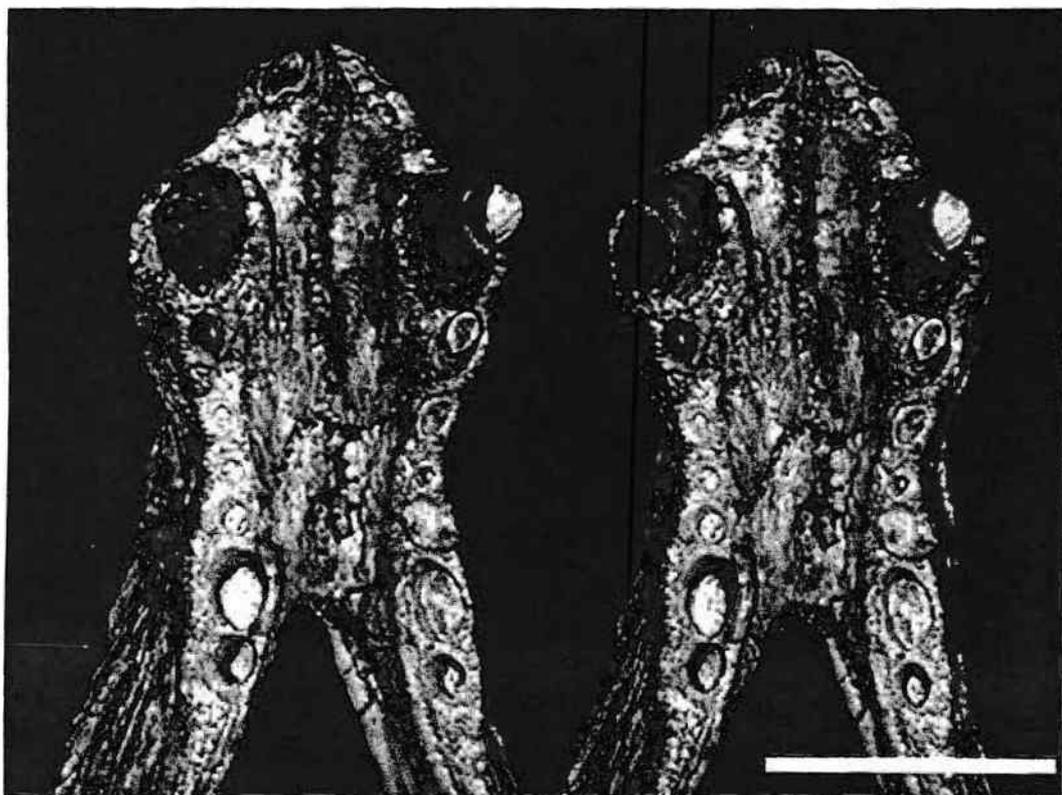


Figura 62- Estereofoto da vista dorsal da mandíbula de *Baurusuchus pachecoi*. Escala = 5 cm. Extraído de Riff & Kellner (2001).

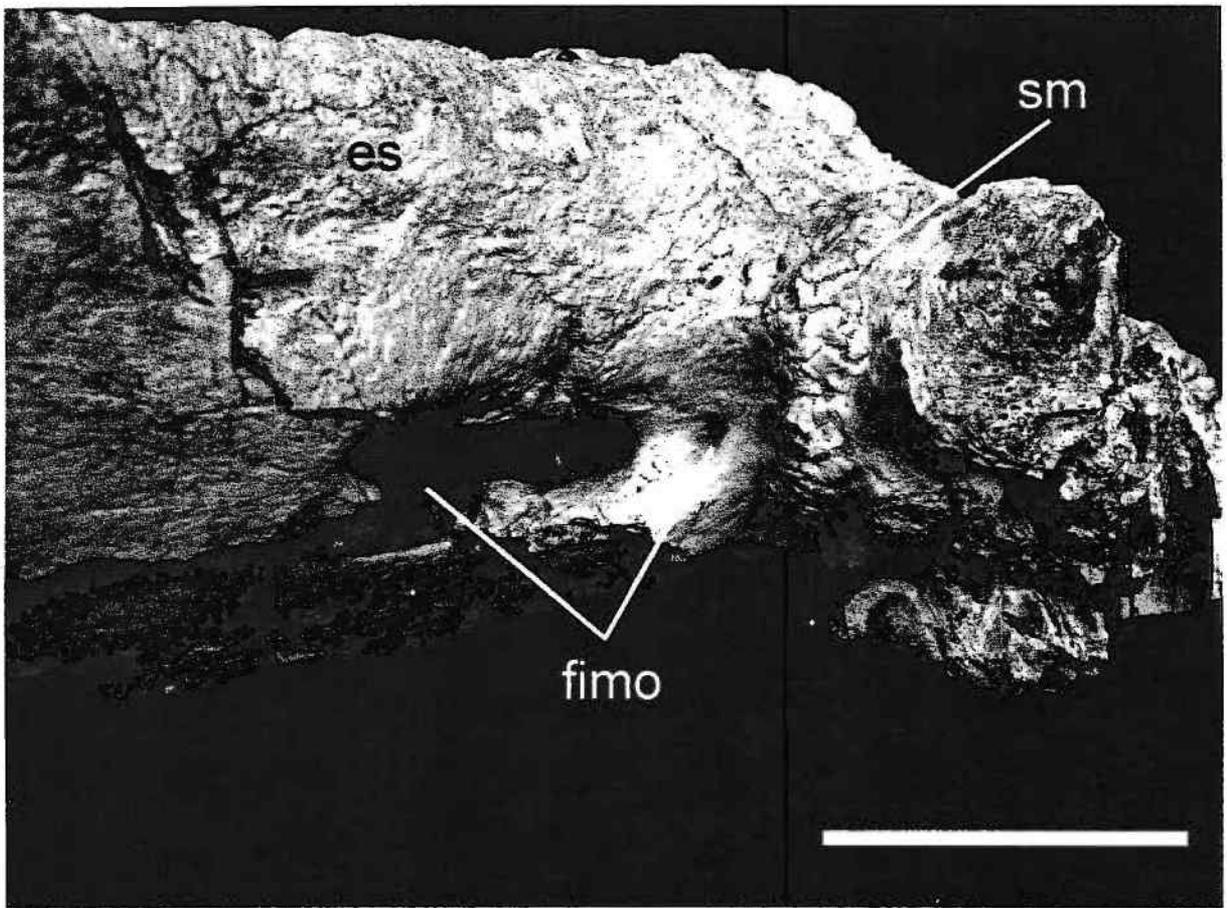


Figura 63- Vista medial do ramo esquerdo do fragmento mediano da mandíbula de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 5 cm.

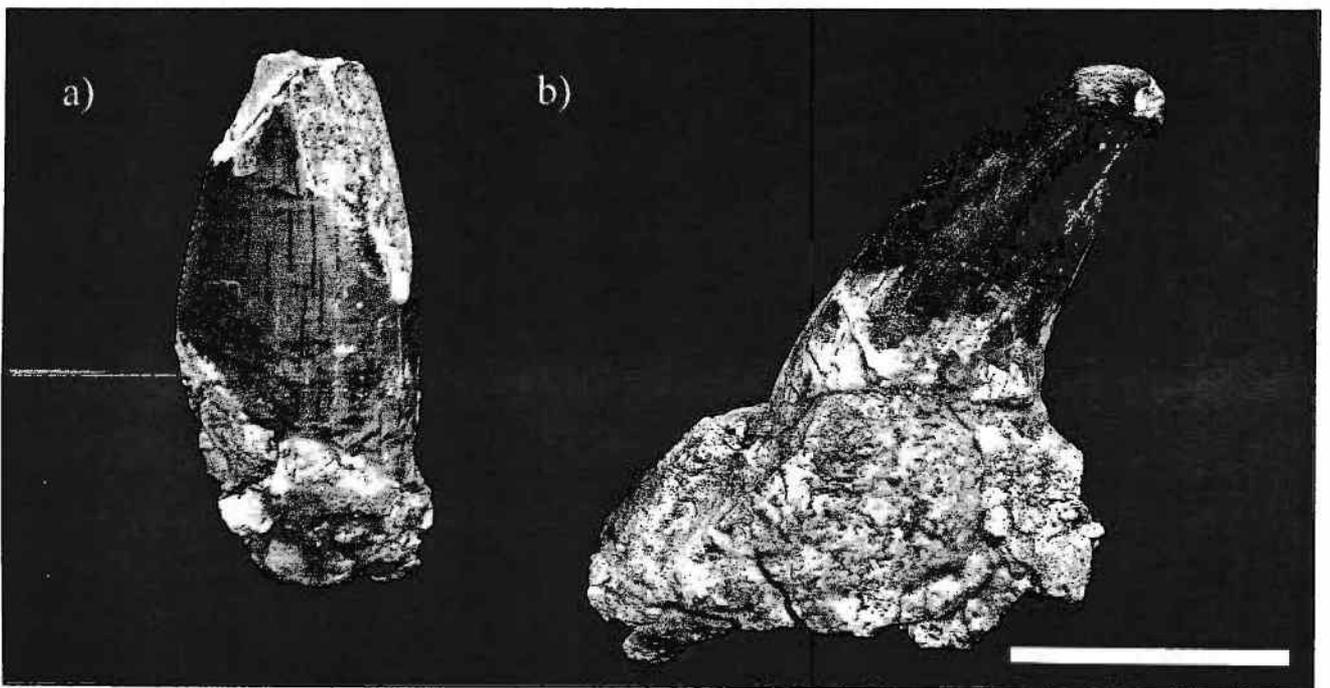


Figura 64- Dentes caniniformes mandibulares isolados de *Stratiotosuchus maxhechti*: a) direito; b) esquerdo. Escala = 3 cm.

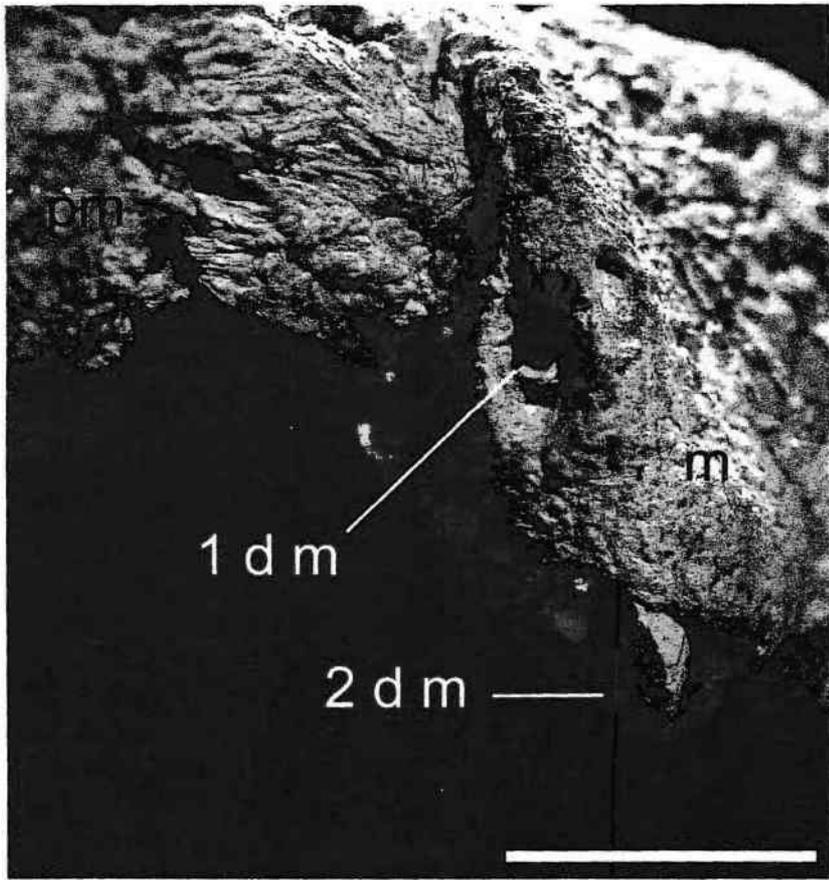


Figura 65- Vista latero-anterior da maxila esquerda de *Stratiotosuchus maxhechti*. Escala = 2 cm.

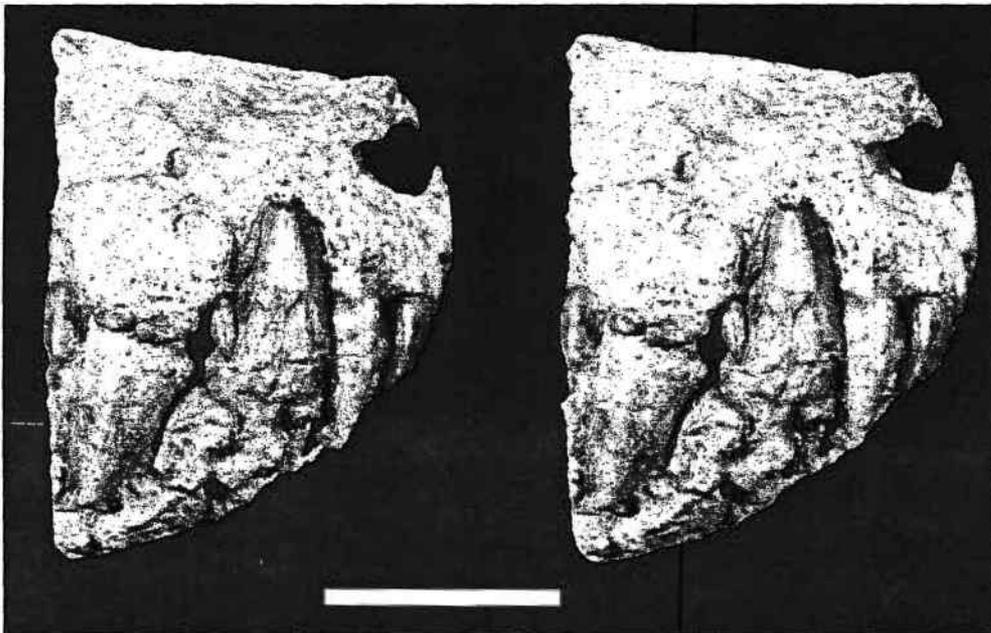


Figura 66- Estereofoto da vista lateral esquerda de *Pabwehshi pakistanensis*. Note o primeiro dente maxilar. Escala = 5 cm. Retirado de Wilson *et al.*(2001).

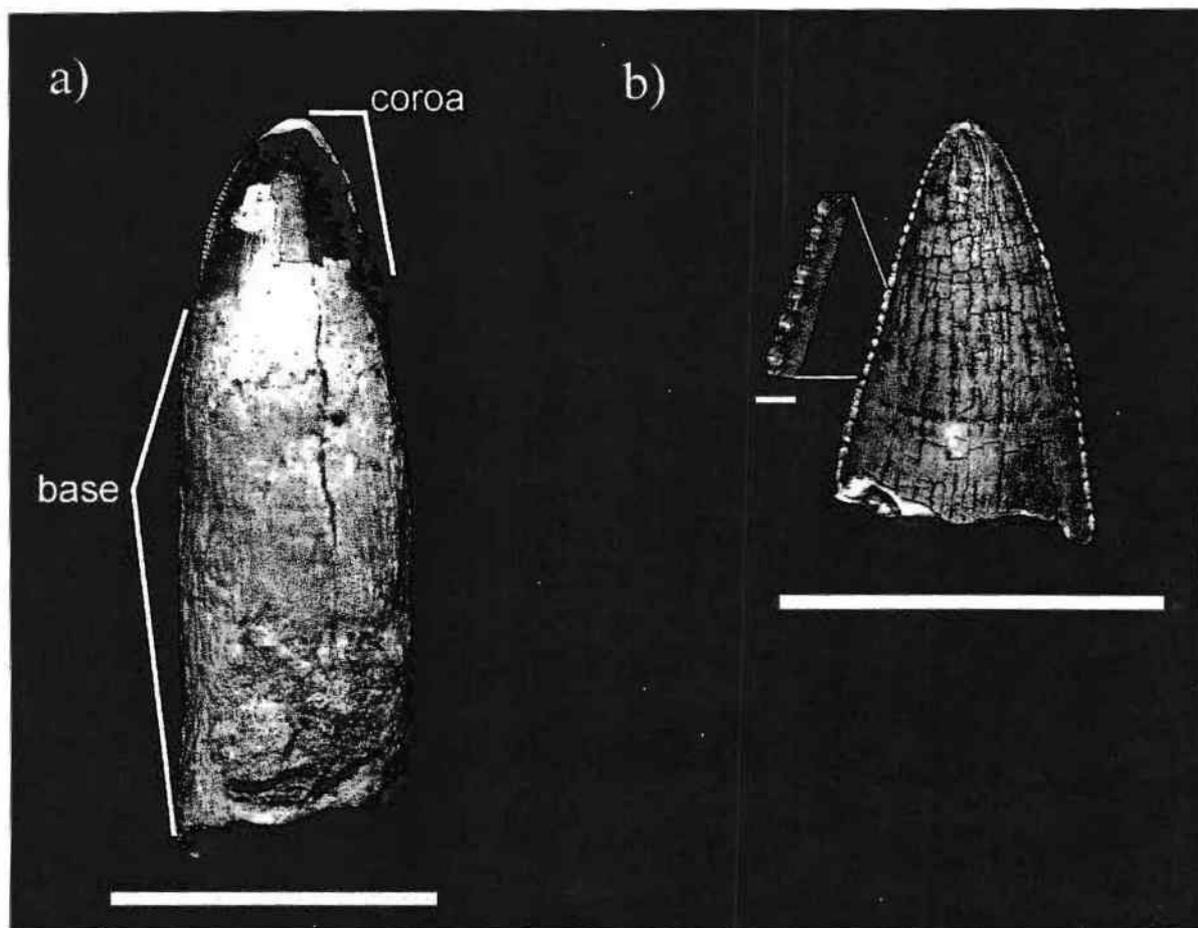


Figura 67- Dentes mandibulares isolados de *Stratiosuchus maxhechti*: a) com base preservada. Escala = 2 cm. b) com serrilhas bem preservadas. Escala do dente = 2 cm; escala do detalhe = 1 mm