

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA)**  
**MUSEU NACIONAL**

*Análise Filogenética dos Mesoeucrocodylia  
Basais da América do Sul e a Evolução do  
Gondwana (Archosauria: Crocodyliformes)*

**LEONARDO DOS SANTOS AVILLA**

**ORIENTADOR: DR. RONALDO FERNANDES**

**Dissertação apresentada à Coordenação de Pós-graduação em Ciências  
Biológicas (Zoologia) da Universidade Federal do Rio de Janeiro como parte  
dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestre em Ciências  
Biologicas, área de concentração Zoologia**

**RIO DE JANEIRO**

**2002**

# LEONARDO DOS SANTOS AVILLA

## *Análise Filogenética dos Mesoeucrocodylia Basais da América do Sul e a Evolução do Gondwana (Archosauria: Crocodyliformes)*

Banca examinadora:

Prof. Ronaldo Fernandes  
(Presidente da Banca)

Prof. Martha Richter

Prof. Alexander W. Armin Kelner

Rio de Janeiro, 05 de março de 2002

**Prof. Orientador: Ronaldo Fernandes**

**Instituição: Museu Nacional, Rio de Janeiro/UFRJ**

### **Ficha Catalográfica**

Santos Avilla, Leonardo

Análise Filogenética dos Mesoeucrocodylia basais da América do Sul e a Evolução do Gondwana (Archosauria: Crocodyliformes). Rio de Janeiro, UFRJ, Museu Nacional, 2002.

ix, 91 p.; il.13.

Dissertação (mestrado) – UFRJ, Museu Nacional, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia).

1. Crocodyliamorpha. 2. Mesoeucrocodylia. 3. Notosuchia. 4. Análise Filogenética. 5. América do Sul. 6. Mesozóico. 7. Gondwana. 8. Biogeografia. I – Universidade Federal do Rio de Janeiro, II. Museu Nacional (Brasil). III

Aos meus pais pelo incentivo constante e compreensão devido a minha ausência.

E em especial minha esposa Érika pelo amor, apoio, dedicação e compreensão constantes durante todos estes anos, a força que nunca me deixou desistir.

## AGRADECIMENTOS

Sou profundamente grato ao Dr. Ronaldo Fernandes e ao Dr. Ismar de Souza Carvalho principalmente pela confiança depositada por ambos. Da mesma forma expresso aqui minha gratidão a outras pessoas cuja participação foi essencial para a realização deste trabalho.

À CAPES, pelo apoio concedido através da cessão da bolsa de mestrado.

Ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) do Museu Nacional Universidade Federal do Rio de Janeiro pelo apoio acadêmico e logístico.

À Secretaria da Pós-graduação, principalmente Anete e Vera, sempre prontas.

Aos Profs. Paulo A. Buckup, Martha Richter e Lílian Bergqvist da Universidade Federal do Rio de Janeiro, pelo apoio e amizade.

Ao técnico da Biblioteca do Museu Nacional, Antonio Carlos Gomes Lima, sempre com um sorriso e dedicação.

Aos amigos “de batalha” Roberto, Bonfim, Carla, Fernanda, Viviane, Sandra, Douglas, Andréa e Alexandra pelo companheirismo e paciência.

Ao pessoal da ictiologia do Museu Nacional, Marcelo, Arion, Flavio, Felipe, pela amizade.

A todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

## RESUMO

Os Mesoeucrocodylia compreendem os crocodilianos classicamente reunidos em dois grupos - Mesosuchia e Eusuchia. Enquanto o segundo é representado principalmente pelos crocodilianos vivos, hoje restritos a ambientes quentes e úmidos dos Trópicos, o primeiro inclui uma gama diversa de formas e hábitos, comumente encontrados em ambientes deposicionais das principais bacias sedimentares mesozóicas brasileiras. Diversas são as propostas de relacionamentos para os Mesoeucrocodylia, porém as controvérsias existem em relação aos grupos basais terrestres, principalmente os crocodilianos de distribuição gondwânica. O quase consenso entre autores sugere que estes formam um grupo polifilético. Nesta contribuição foram analisados 17 táxons de Mesoeucrocodylia basais do Mesozóico sulamericano e áreas relacionadas da Gondwana. Uma análise filogenética de parcimônia máxima por busca heurística de árvores revelou uma única hipótese de relacionamento completamente resolvida para estes táxons, evidenciando as seguintes conclusões. Os Notosuchia revelaram-se um grupo monofilético, no qual foram identificados alguns grupos monofiléticos inclusos fortemente suportados, tanto por análise de *bootstrap* quanto pelo índice de Bremer. Confirmou-se o monofiletismo das famílias Peirosauridae, Baurusuchidae e Uruguaysuchidae, ainda que tenham sido acrescentadas de alguns táxons transferidos. Três novos grupos foram reconhecidos para a manutenção de uma taxonomia monofilética. Uma análise de parcimônia de Brooks foi utilizada para investigar o relacionamento das massas continentais derivadas do supercontinente de Gondwana. Ao contrário das proposições de alguns autores anteriores, os resultados indicam um isolamento da África durante o Cretáceo

Superior, enquanto a América do Sul se encontrava ligada a Antártica, Índia e Madagascar.

## ABSTRACT

Mesoeucrocodylia includes the crocodylians usually divided in two groups – Mesosuchia and Eusuchia. Although the latter is mainly represented by living forms, today restricted to warm and wet habitats in the Tropics, the former includes a diverse set of forms, often found in sedimentary deposits from the main Mesozoic Brazilian basins. Many are the relationship hypotheses for the Mesoeucrocodylia. However, there is dispute between the phylogenetic relationships of the basal terrestrial groups, especially in regard to Gondwanic forms (to those of Gondwanic distribution). It is near a consensus between authors that Gondwanic mesoeucrocodylia form a polyphyletic group. In the present work, we analyzed 17 basal Mesoeucrocodylia taxa from the South American Mesozoic and Gondwanic related areas. A heuristic tree search under a maximum parsimony phylogenetic analysis revealed a single fully resolved relationship hypothesis to those taxa stressing the following conclusions. The Notosuchia forms a monophyletic group that includes a few monophyletic groups, highly supported under bootstrap analysis and Bremer indexes. The monophyly of the families Peirosauridae, Baurusuchidae, and Uruguaysuchidae were confirmed, although a few taxa were transferred to maintain monophyly. Three previously unrecognized groups were identified to maintain a monophyletic taxonomy. Brooks parsimony analysis was employed to investigate the relationships of the continental blocks derived from Gondwana. Contrary to previous authors' propositions, the results indicate an isolated Africa during the Upper Cretaceous, while South America was linked to Antarctica, India, and Madagascar.



**ÍNDICE DE FIGURAS**

<b>FIGURA 1 - Proposta Filogenética para os Crocodyliformes - Clark, 1994</b>	<b>2</b>
<b>FIGURA 2 - Os Mesoeucrocodylia - Thalattosuchia &amp; Mesosuchia</b>	<b>3</b>
<b>FIGURA 3 - Os Principais tipos dentários dos Mesoeucrocodylia</b>	<b>5</b>
<b>FIGURA 4 - A Diversidade de formas Cranianas dos Mesoeucrocodylia</b>	<b>7</b>
<b>FIGURA 5 - Proposta Filogenética para os Mesoeucrocodylia basais – Gomani, 1997</b>	<b>8</b>
<b>FIGURA 6 - Proposta Filogenética para os Mesoeucrocodylia basais – Ortega <i>et al.</i>, 2000</b>	<b>9</b>
<b>FIGURA 7 - Proposta Filogenética para os Mesoeucrocodylia basais – Buckley &amp; Brochu, 1999</b>	<b>10</b>
<b>FIGURA 8 - Seqüência clássica de Fragmentação do Gondwana</b>	<b>13</b>
<b>FIGURA 9 - Análise de Parcimônia de Brooks</b>	<b>32</b>
<b>FIGURA 10 - Proposta de relações dos Mesoeucrocodylia basais</b>	<b>34</b>
<b>Figura 11 - Cladograma resultante apresentando valores do índice de Bremer</b>	<b>35</b>
<b>FIGURA 12 - Proposta Filogenética para as áreas do Gondwana</b>	<b>41</b>
<b>FIGURA 13 - Evolução do Gondwana e eventos vicariantes propostos</b>	<b>51</b>

## SUMÁRIO

<b>AGRADECIMENTOS</b>	<b>iv</b>
<b>RESUMO</b>	<b>v</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>vii</b>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b>	<b>viii</b>
<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
<b>1.1. Os Mesoeucrocodylia</b>	<b>3</b>
<b>1.2. Estudos Filogenéticos prévios sobre os Mesoeucrocodylia         basais terrestres da América do Sul e de áreas relacionadas         do Gondwana</b>	<b>8</b>
<b>1.3. Principais Hipóteses para a seqüência de fragmentação do         Supercontinente Gondwana</b>	<b>12</b>
<b>1.4. Objetivos Principais</b>	<b>15</b>
<b>2. MATERIAL &amp; MÉTODOS</b>	<b>16</b>
<b>2.1. Os Táxons utilizados na análise</b>	<b>16</b>
<b>2.2. Metodologia</b>	<b>30</b>
<b>3. RESULTADOS</b>	<b>34</b>
<b>3.1. Resultados Filogenéticos</b>	<b>34</b>
<b>3.2. Definições e Diagnoses dos táxons propostos</b>	<b>37</b>
<b>3.2. Resultados Biogeográficos</b>	<b>41</b>
<b>4. DISCUSSÃO</b>	<b>43</b>
<b>4.1 Evolução dos Mesoeucrocodylia terrestres da América do Sul         e áreas relacionadas do Gondwana</b>	<b>43</b>
<b>4.2. Evolução do Gondwana durante o Mesozóico</b>	<b>51</b>
<b>5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>58</b>
<b>6. APÊNDICES</b>	<b>67</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Os crocodilianos têm, por muito tempo, despertado o fascínio de pesquisadores e leigos. Contudo, sua história evolutiva ainda é pouco conhecida, apesar do grande registro fóssil. Isto talvez se deva ao fato de se ter difundido erroneamente que os crocodilianos tenham “modificado” pouco nos últimos 200 milhões de anos, sendo inclusive chamados de fósseis-vivos. Entretanto, o próprio registro fóssil já permite visualizar o quão complexa e diversificada é a história deste grupo.

Benton & Clark (1988) propõem a utilização do termo *Crocodylia* apenas para táxons proximalmente relacionados aos crocodilianos recentes (“*crown-group*” *Mesoeucrocodylia*). Desde então, o termo *Crocodyliformes* Benton & Clark, 1988, tem sido considerado quando se deseja versar sobre os “crocodilianos” *sensu lato*. Os mais antigos fósseis de *Crocodyliformes* considerados são formas próximas a *Protosuchus* (Colbert & Mook, 1951) registrados durante o Jurássico Inferior. Recentemente, Clark (1994) propôs que os *Crocodyliformes* incluíssem dois grupos: *Protosuchidae* (e algumas formas relacionadas, como *Gobiosuchus*, *Eopneumatosuchus* e *Orthosuchus*); e *Mesoeucrocodylia* (incluindo *Eusuchia* [= *Crocodylia*]) (Figura 1).

Os *Protosuchidae* e relacionados apresentam uma variedade de caracteres compartilhados com os *Eusuchia*, onde destaca-se dentre muitas, um crânio ornamentado com pequenas cavidades irregulares na superfície óssea (Benton, 2000).

O segundo grupo, *Mesoeucrocodylia*, inclui muitos dos “crocodilianos” do Jurássico e Cretáceo, classicamente chamados de *Mesosuchia*, e os *Eusuchia*. Entretanto, Buffetaut (1982) considera *Mesosuchia* parafilético, contendo uma

grande variedade de formas. De acordo, Benton & Clark (1988), então sugerem unir estes aos Eusuchia, e incluí-los em Mesoeucrocodylia.

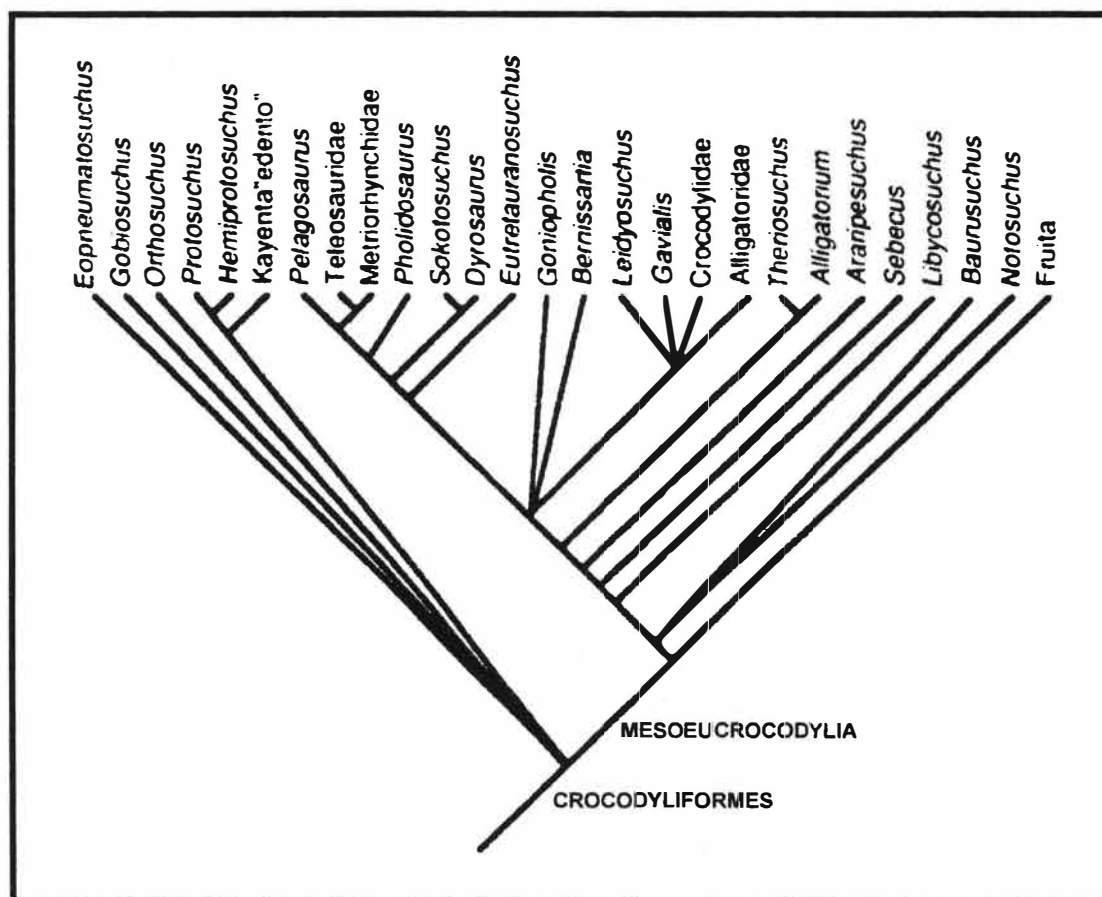
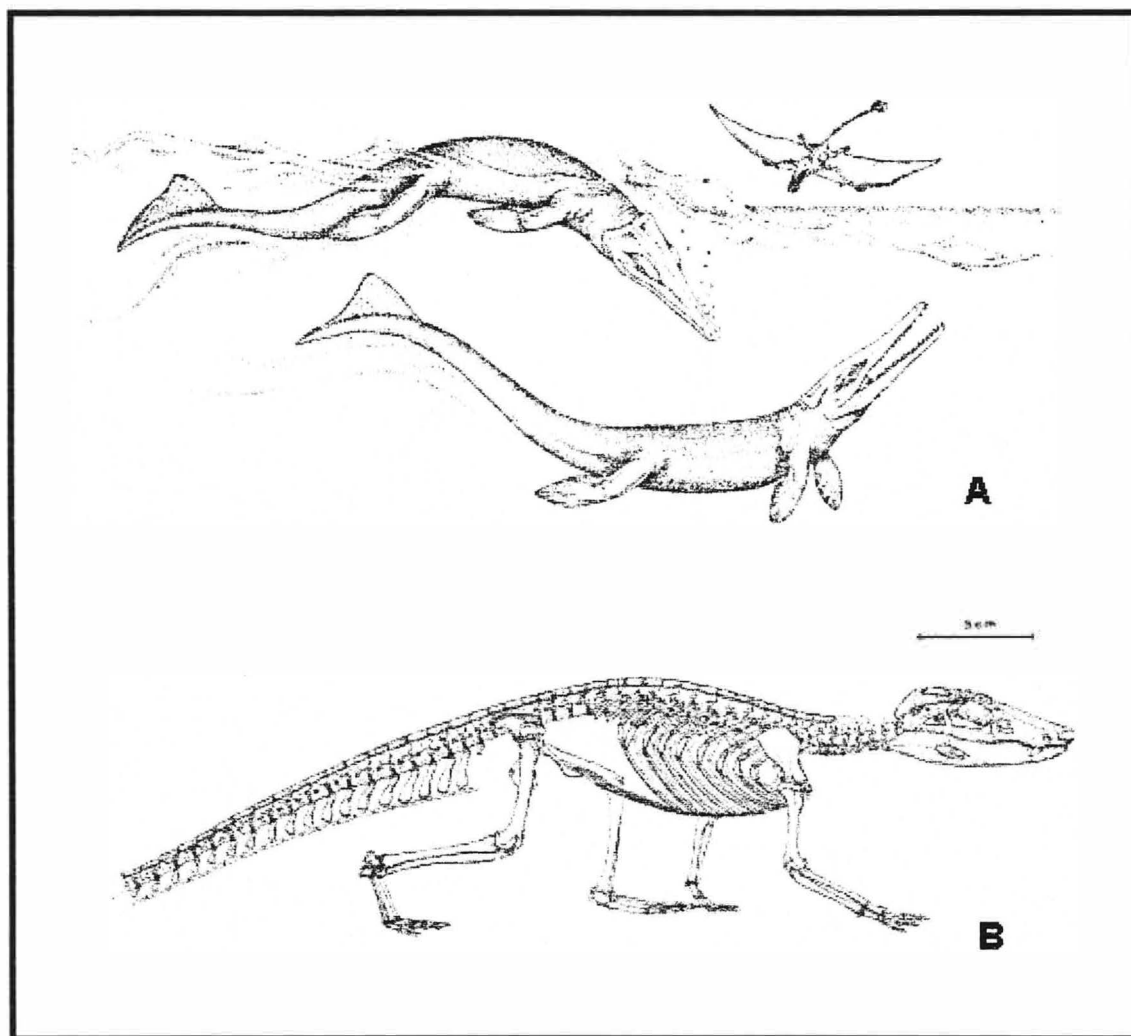


FIGURA 1. Proposta filogenética para os Crocodyliformes (Modificado de Clark, 1994).

## 1.1. OS MESOEUCROCODYLIA

Os Mesoeucrocodylia são encontrados em todos os continentes, e apresentam uma ampla distribuição cronoestratigráfica, desde o Jurássico Inferior até o recente. Os fósseis são encontrados com grande regularidade em depósitos



**FIGURA 2. A - Reconstrução dos representantes de Thalattosuchia (Metriorhynchidae) (Modificado de Buffetaut, 1979); B – Reconstrução de Araripesuchus gomesii (Metasuchia) (Modificado de Maisey, 1991).**

flúvio-lacustres e marinhos. Segundo Benton (2000) os membros deste grupo compartilham cinco sinapomorfias, a saber: (1) palato secundário formado a partir do maxilar e palatinos; (2) superfície dorsal do teto craniano quase plana; (3) dois grandes ossos palpebrais; (4) articulação da cabeça dorsal do quadrado com o latero-esfenóide; (5) quadrado apresentando *pleurocelum* e equipado com uma fenestra na superfície dorsal.

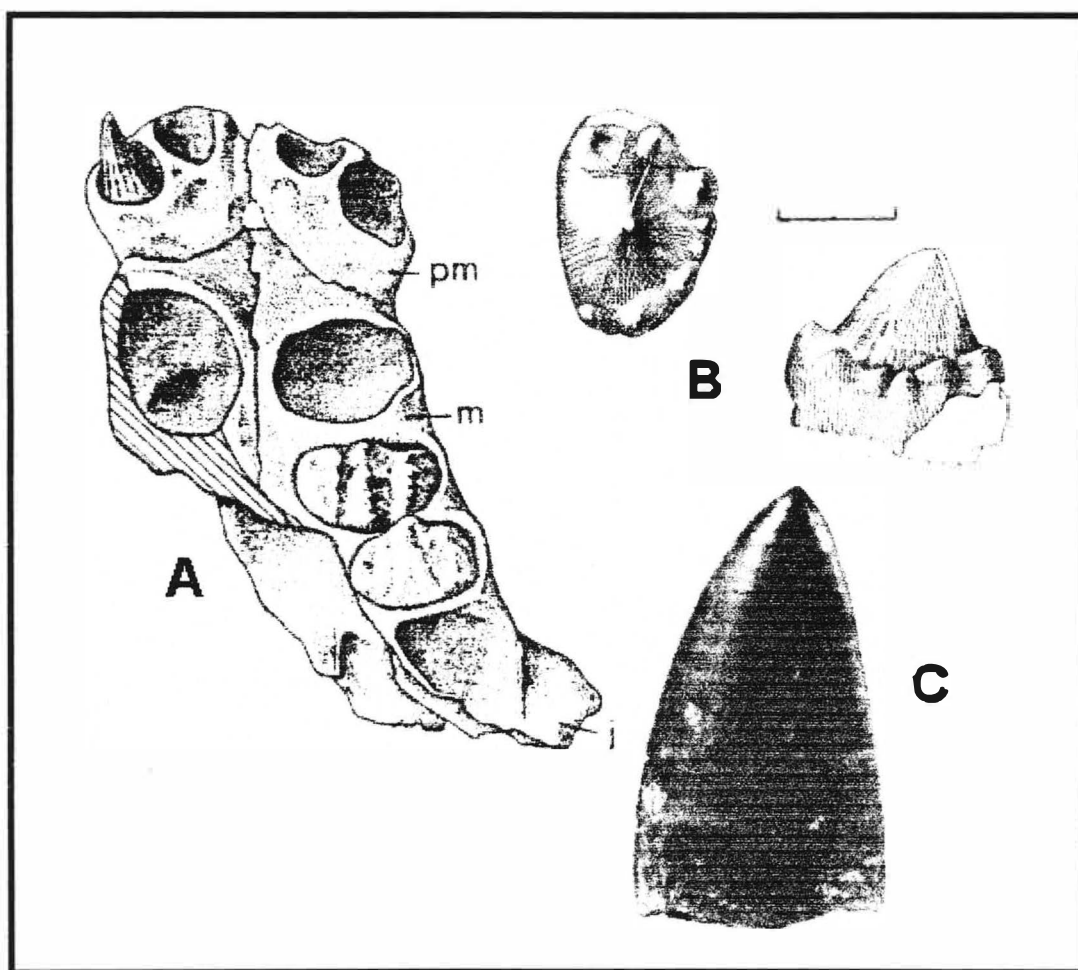
Várias propostas de relações foram levantadas após o cunho deste táxon. Benton & Clark (1988), Buckley & Brochu (1999) e Benton (2000) consideram Mesoeucrocodylia composto por Thalattosuchia e Metasuchia (incluindo Eusuchia). Entretanto, há controvérsias. Clark (1994) sugere que Mesoeucrocodylia é composto por uma série de grupos-irmãos consecutivos, e considera Metasuchia parafilético. A mesma hipótese é encontrada em alguns dos cladogramas apresentados por Buckley & Brochu (1999).

Os Mesoeucrocodylia considerados mais basais são os Thalattosuchia (Figura 2A - Benton & Clark, 1988; Buckley & Brochu, 1999; Benton, 2000), característicos do Jurássico, possuem adaptações à vida aquática – membros em forma de nadadeiras, nadadeiras caudais e perda da armadura corpórea, que provavelmente melhora a hidrodinâmica. Habitavam ambientes provavelmente marinhos, apresentando adaptações a piscivoria, como por exemplo, *rostrum* longo e estreito, convergência com os Gavialidae (Eusuchia, Clark, 1994). Entretanto, é provável que utilizassem também cefalópodes em sua dieta (Benton, 2000).

Os Metasuchia (Figura 2B), em sua maioria animais terrestres, apresentam a maior diversidade de formas e hábitos dentre os Crocodyliformes (Figuras 3 & 4). Neste sentido, destacam-se, um provável crocodilo herbívoro, *Chimaerasuchus paradoxus* Wu, Sues & Sun, 1995, do Aptiano-Albiano da China, e os crocodilos com dentes multicuspidados, considerados onívoros, como por exemplo, *Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988 do Aptiano-Albiano do Brasil e *Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997 do Aptiano-Albiano da África. Ainda, a diversidade de tamanhos também é destaque para o grupo, os gigantes *Sarcosuchus imperator* Broin & Taquet, 1966 do Cretáceo superior da África, *Purussaurus brasiliensis* Rodrigues, 1892 do Plioceno do Brasil e *Crocodylus porosus* (Schneider, 1801) da Austrália e sudeste asiático (recente),

que ultrapassam os 8 metros de comprimento, contrastam com o diminuto *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999, do Cretáceo Superior do Brasil, com pouco mais de 1 metro.

Talvez um dos grupos mais interessante dentre os Mesoeucrocodylia seja "Notosuchia". O quase consenso entre autores sugere que estes formam uma série de linhagens de grupos-irmãos consecutivos (polifilético) (Benton & Clark, 1988; Clark, 1994; Buchley & Brochu, 1999; Ortega *et al.*, 2000). Entretanto, ainda pouco se conhece das relações entre estes grupos. É possível que alguns destes,



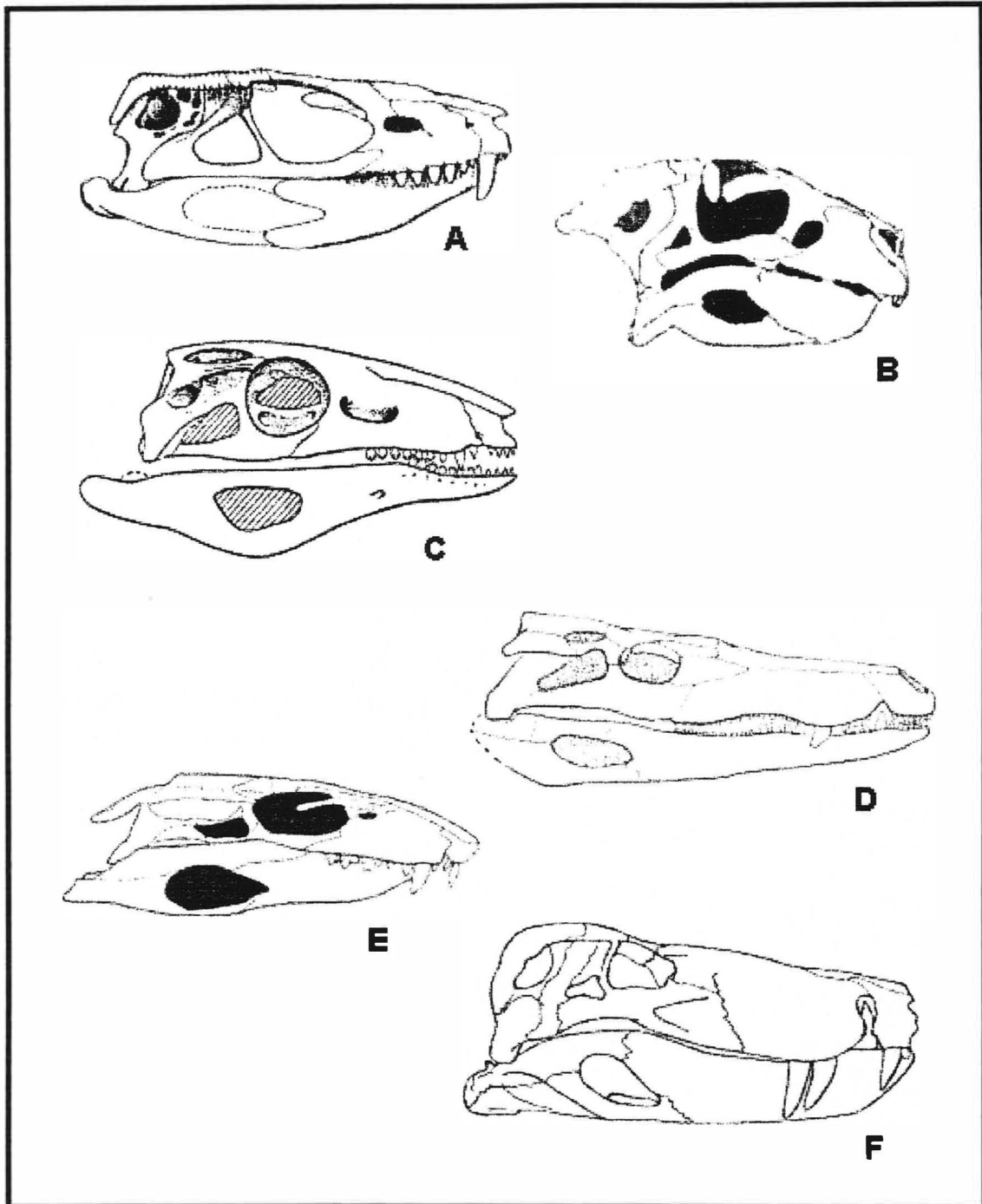
**FIGURA 3.** Os principais tipos dentários dos Mesoeucrocodylia basais. **A** – *Chimaerasuchus*, dentes multicuspídeos dispostos em fileiras paralelas (Modificado de Wu & Sues, 1996); **B** – *Malawisuchus*, dentes multicuspídeos em fileira única. Escala, 2mm (Modificado de Clark *et al.*, 1989); **C** – dente zifodonte (Modificado de Buffetaut, 1978). Esquemas fora de escala.

principalmente os crocódilianos terrestres do Gondwana, formem um grupo

monofilético (Pol, 1999). Ainda, algumas destas linhagens podem ter ocupado nicho semelhante aos dos mamíferos durante o Mesozóico (I. Carvalho, *pers. comm.*). Esta “competição” pode ter perdurado até o Mioceno, onde têm-se como exemplo a grande diversidade de Sebecidae. Esses, que provavelmente, junto com as grandes aves do Terciário, eram os grandes predadores de “topo-de-cadeia”, porém foram eventualmente “substituídos” por mamíferos carnívoros durante o Terciário superior (Benton, 2000).

Bastante difundido entre os pesquisadores é o fato da “sobrevivência” dos crocodilianos à Grande extinção ocorrida no final do Período Cretáceo, em detrimento a outros grupos de sucesso evolutivo durante o Mesozóico, como por exemplo, os dinossauros. Entretanto, se considerarmos que apenas duas das diversas linhagens de Mesoeucrocodylia persistiram – Eusuchia e Sebecidae - e recentemente temos apenas oito gêneros e 22 espécies de crocodilianos (Eusuchia - Pough *et al.*, 1998), será que podemos afirmar que estes são os “sobreviventes” de maior sucesso a Grande extinção K-T (*i.e.* como é comumente sugerido)? Por exemplo, as aves possuem a maior diversidade dos vertebrados terrestres, com aproximadamente 10.000 espécies (Pough *et al.*, 1999), e representam o resquício de uma única linhagem “sobrevivente” de Dinosauria. Então, a questão é: Como estas linhagens “sobreviveram”? Talvez a resposta esteja na capacidade da linhagem de adaptação a diferentes ambientes, pois, hoje os crocodilianos são encontrados apenas nas regiões Tropicais e Subtropicais (Pough *et al.*, 1998), enquanto que as aves são encontradas em praticamente todos ambientes terrestres. Carvalho e Bertini (2000) propõem contextos paleoambientais para as bacias Cretácicas brasileiras, onde sugere-se que os Mesoeucrocodylia ocupavam ambientes mais diversos que os crocodilianos recentes, incluindo climas secos de ambientes semi-áridos.





**FIGURA 4.** A diversidade de formas cranianas dos Mesoeucrocodylia basais. A – *Notosuchus terrestris* (Modificado de Bonaparte, 1991); B – *Simosuchus clarki* (Modificado de Buckley et al., 2000); C – *Uruguaysuchus aznarezi* (Modificado de Bonaparte, 1991); D – *Itasuchus jesuinoi* (Modificado de Maisey, 1991); E – *Malawisuchus mwakasyungutiensis* (Gomani, 1997); F – *Baurusuchus pachecoi* (Modificado de Buffetaut, 1979). Esquemas fora de escala.

## 1.2. ESTUDOS FILOGENÉTICOS PRÉVIOS SOBRE OS MESOEUCROCODYLIA BASAIS TERRESTRES DA AMÉRICA DO SUL E DE ÁREAS RELACIONADAS DO GONDWANA

Existem diferentes propostas sobre a filogenia dos crocodilianos terrestres do Gondwana. Hecht & Tarsitano (1983), baseados na estrutura do quadrado e seu sistema pneumático, postularam que *Notosuchia* e *Protosuchia* possuíam afinidades próximas em uma relação de grupo-irmão ou ancestral-descendente. Benton & Clark (1988) sugeriram o nome *Metasuchia* para o grupo que compreende os mesocrocodilianos não-thalatosúquios como os notosúquios e sebecosúquios. Estes autores sugeriram que *Notosuchus* é o mais primitivo do grupo parafilético “notosúquia”. Outras espécies como *Libycosuchus*, *Sebecus*, *Baurusuchus* e *Araripesuchus* e suas relações com *Notosuchus* foram

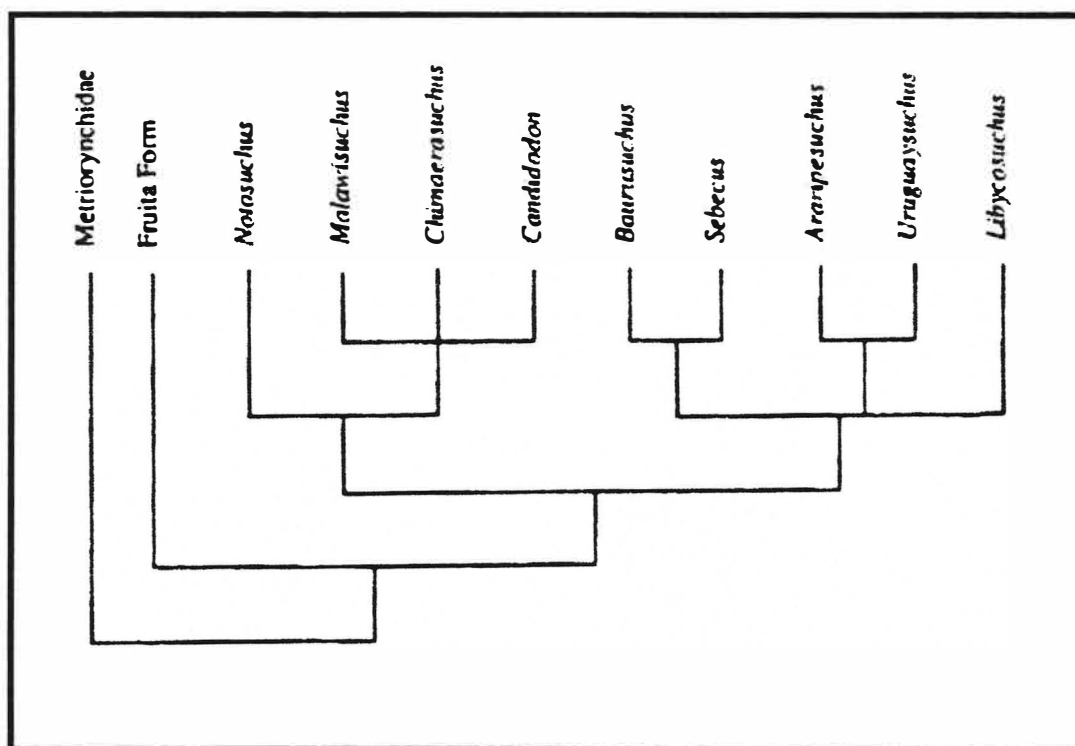
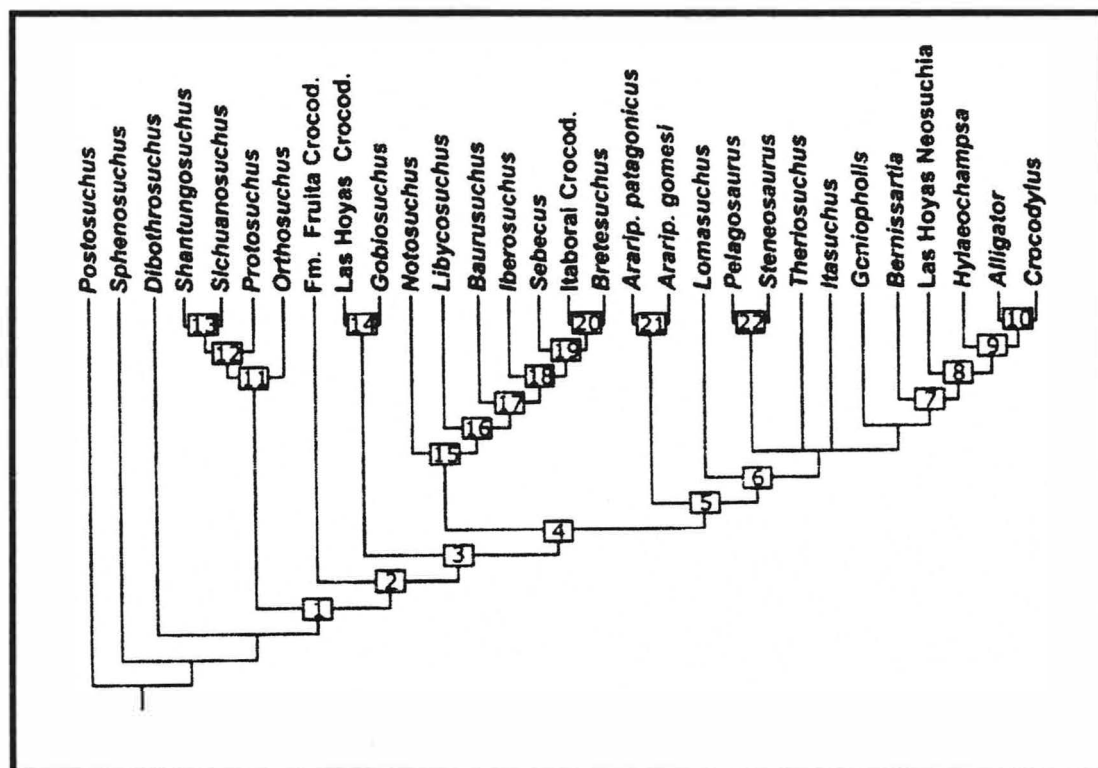


FIGURA 5. Proposta filogenética para os Mesoeucrocodylia basais (Modificado de Gomani, 1997).

obscurecidas por um padrão conflitante na distribuição dos caracteres. Gomani (1997) discute as relações de *Malawisuchus* com os primitivos metasúquios

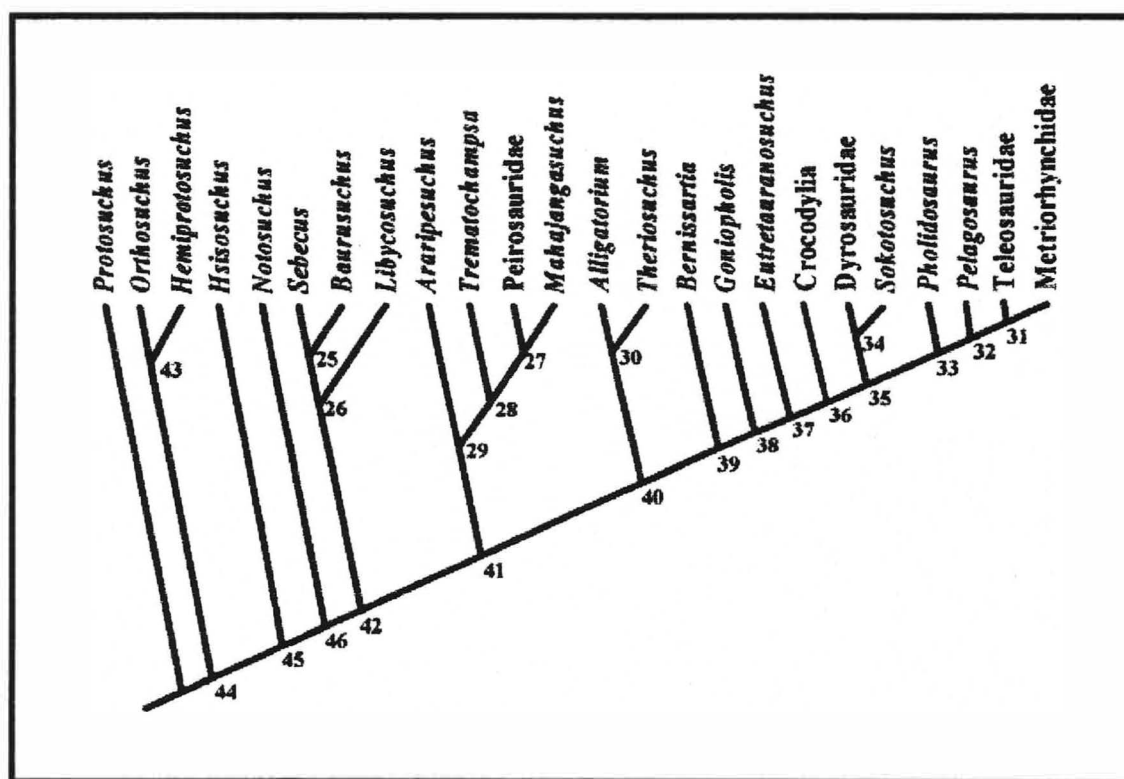


**FIGURA 6. Proposta filogenética para os Mesoeucrocodylia basais (Modificado de Ortega et al., 2000).**

*Notosuchus*, *Uruguaysuchus*, *Araripesuchus*, *Sebecus*, *Baurusuchus*, *Libycosuchus*, *Candidodon*, *Chimaerasuchus*, e o gênero não descrito nomeado “Fruita Form” (Figura 5). A análise cladística mostrou que *Malawisuchus*, *Candidodon*, *Chimaerasuchus* and *Notosuchus* formam um clado suportado pela presença de dentes posteriores multicuspídeos (Figura 3). A autora reforçou a proposta de Gasparini et al. (1991) que *Baurusuchus* e *Sebecus* formam um clado. Nesse, concluiu-se, que se as similaridades derivadas entre *Baurusuchus* e *Sebecus* suportam um grupo natural válido, então *Araripesuchus* seria mais proximamente relacionado aos Neosuchia (que inclui os Eusuchia). Uma idéia também postulada por Hecht & Tarsitano (1983) baseada na posição posterior do contato do esquamosal com a superfície dorsal do quadrado. Isto também foi

interpretado como evidência de uma relação próxima entre *Araripesuchus* e os crocodilianos mais modernos.

Em um contexto mais amplo, *Chimaerasuchus*, do Cretáceo Inferior da China foi considerado como grupo-irmão de *Notosuchus* e *Malawisuchus* por Wu *et al.* (1995) e Wu & Sues (1996). Baseado em seus dados os autores levantaram dúvidas sobre a distribuição endêmica dos Notosuchidae no Gondwana durante o Cretáceo. Pol (1999), em seus estudos sobre os Mesoeucrocodylia basais, sugeriu o monofiletismo de Notosuchia. Este autor demonstrou que *Baurusuchus* possui todas as clássicas sinapomorfias para Notosuchia e que este compartilharia muitos outros caracteres derivados, que definem sua posição entre



**FIGURA 7. Proposta filogenética para os Mesoeucrocodylia basais (Modificado de Buckley & Brochu, 1999).**

os Notosuchia. Ortega *et al.* (2000) analisou o contexto filogenético de *Araripesuchus* considerando que este não faz parte de Notosuchia, mas sim seu grupo-irmão (Figura 6). As condições derivadas que diagnosticam *Araripesuchus*

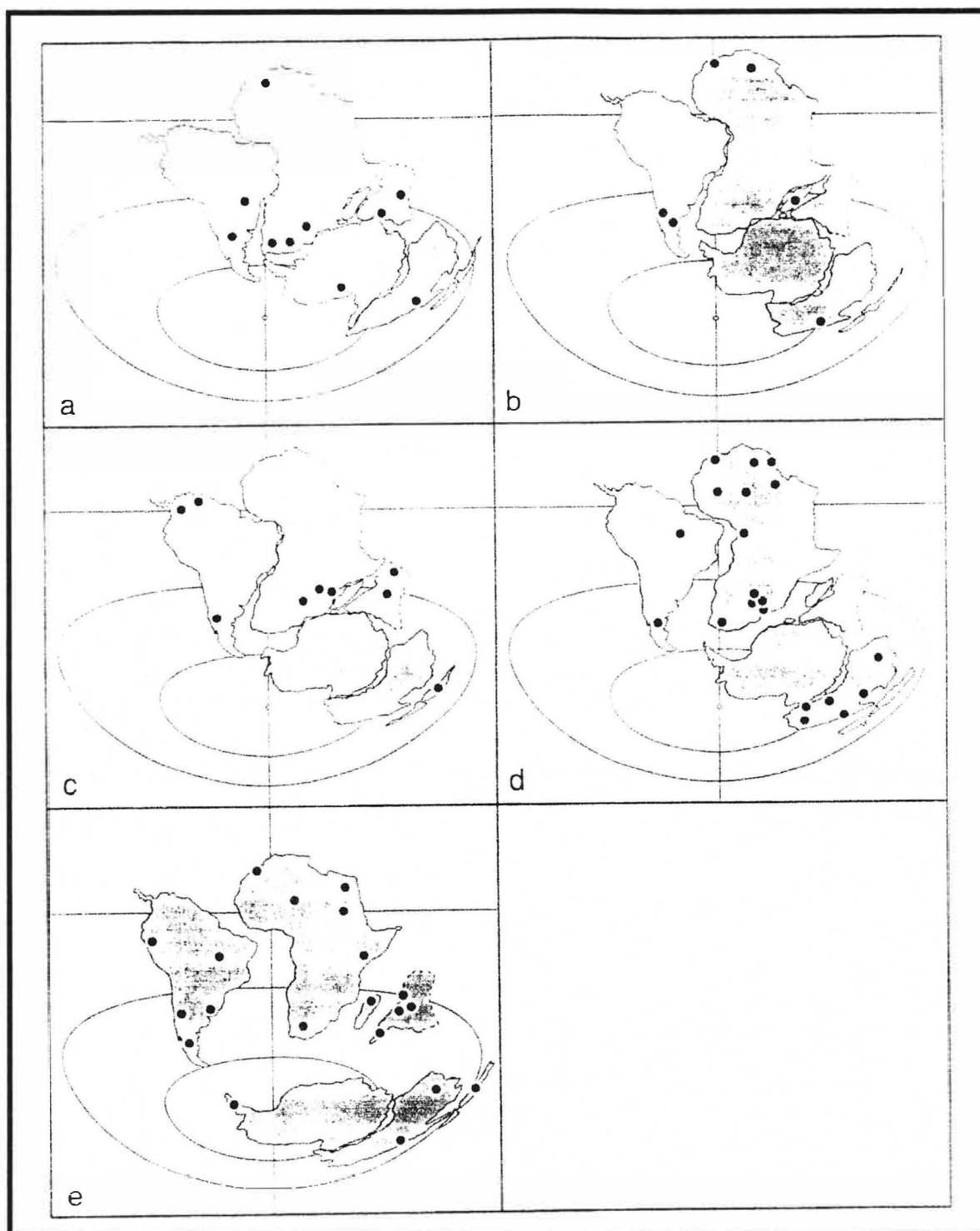
+ Neosuchia não são compartilhadas por nenhum outro Mesoeucrocodylia basal (*Baurusuchus*, *Sebecus*, *Bretesuchus*, *Libycosuchus* e *Iberosuchus*). Buckley *et al.* (2000) descreveram *Simosuchus*, um crocodiliano do Cretáceo Superior de Madagascar, e o incluíram em um clado que consiste de outros crocodilianos de corpo pequeno e *rostrum* curto do Gondwana, que inclui *Notosuchus*, *Libycosuchus*, *Uruguaysuchus* e *Malawisuchus*. O Malgache *Simosuchus* e o sul-americano *Uruguaysuchus* compartilham duas sinapomorfias não-ambíguas: narinas internas divididas por um septo e dentes posteriores fortemente espatulados. Buckley & Brochu (1999) descreveram outro Mesoeucrocodylia do Cretáceo Superior de Madagascar, *Mahajangasuchus*, e consideraram este como proximamente relacionado aos Peirosauridae, compartilhando uma única sinapomorfia (Figura 7).

Apesar de dezenas de propostas filogenéticas onde os Mesoeucrocodylia são incluídos, todas têm uma única preocupação - o posicionamento de novos táxons. A carência de discussões e formulações de hipóteses evolutivas baseadas nessas análises fomenta um hiato de conhecimento sobre a história do grupo.

### 1.3. PRINCIPAIS HIPÓTESES PARA A SEQÜÊNCIA DE FRAGMENTAÇÃO DO SUPERCONTINENTE GONDWANA

As reconstruções de eventos biogeográficos associados com a fragmentação do supercontinente Gondwana têm atraído a atenção de pesquisadores por mais de um século, entretanto o progresso nessa área tem sido impedido pela escassez de dados filogenéticos bem suportados. Contudo, com a adoção de estudos a partir de uma metodologia cladística durante as últimas décadas, se fez possível compilar dados filogenéticos suficientes para se testar hipóteses biogeográficas utilizando métodos parcimoniosos. Entretanto, ainda são poucos os estudos que utilizam dados filogenéticos dos táxons do Gondwana para compor hipóteses biogeográficas.

A maioria das reconstruções paleobiogeográficas indicam o Cretáceo como o mais ativo intervalo da fragmentação do Gondwana (Sampson *et al.*, 1998), com o complexo Indo-Madagascar separando-se da Antártica por volta de 125 milhões de anos, o riftiamento América do Sul-África após 100 milhões de anos e o evento disjuntivo entre Madagascar e o subcontinente Indiano teria ocorrido durante o intervalo compreendido entre 85 à 90 milhões de anos (Ziegler *et al.*, 1987; Scotese *et al.*, 1988; Scotese, 1991; Pitman *et al.*, 1993; Smith *et al.*, 1994 *apud* Sampson *et al.*, 1998; Forster, 1999). A separação entre América do Sul e a Península Antártica teria ocorrido durante o Oligoceno (Ziegler *et al.*, 1987; Scotese *et al.*, 1988; Scotese, 1991; Pitman *et al.*, 1993; Smith *et al.*, 1994 *apud* Sampson *et al.*, 1998; Forster, 1999). Ignorando inferências ecológicas, essa seqüência de fragmentação indicaria que os elementos da biota terrestre do Cretáceo Superior da América do Sul seriam mais similares aqueles da África do que os apresentados pelo complexo Indo-Madagascar, o que é uma inverdade (Krause *et al.*, 1997; Sampson *et al.*, 1998; Forster, 1999).



**FIGURA 8.** Seqüência clássica de fragmentação do Gondwana: a – Triássico Superior até Jurássico Inferior; b – Jurássico Médio; c – Jurássico Superior; d – Cretáceo Inferior; e – Cretáceo Superior (Modificado de Forster, 1999).

Uma alternativa a clássica reconstrução paleogeográfica é apresentada por Hay *et al.*, (*in press. apud* Sampson *et al.*, 1998). É postulada uma conexão subárea entre o complexo Indo-Madagascar e Antártica, através do Platô de

Kerguelen. Esse teria persistido até 80 milhões de anos, muito mais tarde que a separação entre América do Sul e África.

São várias as propostas de seqüência de fragmentação, todas, porém, quando muito, apresentam um cladograma isolado e em cima deste faz-se as inferências na evolução do Gondwana. Posteriormente, reúnem-se padrões possivelmente semelhantes, pois geralmente não são baseados em filogenias, que corroborem a hipótese levantada (Krause *et al.*, 1997; Sampson *et al.*, 1998).



#### 1.4. OBJETIVOS PRINCIPAIS

Tendo em vista os problemas acima levantados, os objetivos principais desta dissertação são: (1) Análise filogenética dos principais Mesoeucrocodylia terrestres do Mesozóico da América do Sul e áreas relacionadas do Gondwana - Uma melhor definição do posicionamento dos táxons que compõem os Mesoeucrocodylia basais, como também, a formalização dos grupos a nível supragenérico é objeto de diversas linhas de pesquisa entre os paleontólogos de vertebrados. De fato, a compreensão do cenário evolutivo desses crocodilianos fornecerá subsídios para inferências mais precisas principalmente sobre os paleoambientes e paleoecologia durante o Mesozóico sul-americano e das áreas relacionadas do Gondwana, posto que são um dos grupos de vertebrados mais abundantes em depósitos, principalmente, cretácicos.

(2) Reconhecimento de padrões biogeográficos para o Gondwana durante o Mesozóico, e a proposição de uma hipótese de evolução das áreas subcontinentais desse supercontinente - A história do Gondwana ainda é pouco conhecida, ainda que existam várias propostas. Entretanto, uma hipótese baseada em uma metodologia plausível de teste (cladística), assegura que as inferências a serem realizadas com base nessa, tenham respaldo em dados observados, e não inferências indiretas, como é o caso da distribuição dos táxons. Propomos uma hipótese evolutiva para o Gondwana, com subsequente definição da seqüência de fragmentações da mesma.

## 2. MATERIAL & MÉTODOS

### 2.1. OS TÁXONS UTILIZADOS NA ANÁLISE

A proposição de enraizamento se baseou em quatro táxons de Crocodiliformes basais, *Postosuchus*, *Sphenosuchus*, *Dibothrosuchus* e *Protosuchus*. O grupo-interno é composto por 17 táxons que compreendem gêneros dos principais táxons de Mesoeucrocodylia do Mesozóico sul-americano e áreas relacionadas do Gondwana – trematocampisídeos, baurusuquídeos, sebecosuquídeos, araripesuquídeos, notosuquídeos e peirosaurídeos. Ainda, o padrão utilizado na seleção dos táxons foi principalmente que estes deveriam possuir descrições adequadas, uma vez que a maioria das informações seriam baseadas nas descrições, e não em observações próprias, e que apresentassem ocorrências significativas em termos da evolução do Gondwana. Observações próprias foram realizadas na codificação dos caracteres em relação a *Candidodon* e *Mariliasuchus*. Os dados relacionados a *Araripesuchus* foram baseados na espécie *Araripesuchus gomesii* Price, 1959. Abaixo apresentaremos cada táxon utilizado na análise com suas respectivas diagnoses originais.

*Araripesuchus* Price, 1959

(Figura 2)

*Tipo* – *Araripesuchus gomesii* Price, 1959

*Localidade* – Chapada do Araripe, Ceará, Brasil.

*Contexto Geológico* – Sequência carbonática, Formação Santana, Membro Romualdo, Cretáceo Inferior -Aptiano-Albiano.

*Provavel Ambiente* – Lagunas rasas de águas doces e salobras, em clima quente e seco.

*Diagnose* – “Crocodiliano de *rostrum* curto com palato avançado do tipo mesosuquiano (narinas não-incluídas inteiramente no osso pterigóideo) e crânio alto com uma fenestra antorbitária grande; armadura dérmica composta por duas fileiras de osteodermos médios-dorsais finos, achatados e levemente sobrepostos, estendendo-se da região cervical anterior até o final da cauda; segunda fileira média-ventral reduzida para osteodermos finos e não-sobrepostos, presentes na cauda; membros anteriores muito mais curtos que os membros posteriores.”

*Baurusuchus* Price, 1945

(Figura 4)

*Tipo* – *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945

*Localidade* – Aproximadamente 72 km ao sul da Vila do Veadinho, Município de Paulo de Faria, São Paulo, Brasil.

*Contexto geológico* – Rochas siliclásticas, Formação Adamantina, Bacia Bauru. Cretáceo Superior.

*Provável ambiente* – Depósitos de rios entrelaçados em uma plana planície aluvial, e lagos. O clima era quente e seco, em ambiente semi-árido.

*Diagnose* – “O crânio do espécime é caracterizado por apresentar um *rostrum* longo, alto e lateralmente comprimido. O comprimento total do espécime, sem reconstrução e medido a partir da pré-maxilar até o ponto mais posterior do esquamosal, é 36,5 cm. A altura medida a partir da superfície articular do quadrado até o topo do crânio, é 12,5 cm. A largura máxima, medida entre os pontos na região posterior dos jugais, é 18 cm. Os quadrados são direcionados perpendicularmente abaixo e um pouco posteriormente. A abertura das narinas externas é única e terminal. Não apresenta fossa pré-orbital. As órbitas são

direcionadas lateralmente. A fenestra latero-temporal é separada da órbita por uma barra pós-órbital fina não-esculpida e apenas levemente deprimida. O quadrado é fixo, e a região latero-temporal do crânio é escavada, como em todos crocodilianos. A fenestra supra-temporal é maior no comprimento do que na espessura, e é aproximadamente do tamanho do órbita. Os nasais estendem-se anteriormente até a abertura nasal anterior. Não foi possível verificar a existência de um osso palpebral. A superfície do crânio é esculpida irregularmente, entretanto, sem a presença de orifícios tão comuns nos crocodilianos.

A mandíbula é muito forte, alta e sua sínfise é reforçada. Os espleniais, que são muito desenvolvidos, unem-se em sutura na sínfise mandibular. O forame mandibular, entre o angular, supra-angular e dentário, é grande. O processo retro-articular é forte e expande-se mesialmente.

Entre a premaxila e a maxila existe uma profunda reentrância que recebe um grande dente “canino” da mandíbula. A premaxila é provida de três dentes grandes, sendo o posterior, o maior deles. A maxila tem dois grandes dentes. O mais anterior, o “canino”, sendo o maior deles.

A dentição da mandíbula está parcialmente escondida, em virtude da oclusão de seus dentes pelos dentes maxilares. Podem ser observados, entretanto, um dente contíguo à sínfise, e outro, a seguir – o grande “canino”. São observados, ainda, um pequeno dente imediatamente anterior ao “canino” maxilar e dois posteriores ao mesmo. Os dentes são comprimidos lateralmente, e suas quinas anteriores e posteriores são finamente serrilhadas dando o aspecto de dentes de dinossaúros carnívoros. As raízes são do tipo crocodiliano.

O palato secundário, e, como nos Mesosuchia, composto das maxilas e dos palatinos. A parte palatina é tubular e situada entre as fossas sub-orbitais. As narinas internas, situadas no bordo posterior dos palatinos, abrem largamente

para trás e para cima. Seus bordos anteriores estão situados um pouco antes dos bordos posteriores das fossas sub-orbitais. Seus bordos laterais são formados em grande parte pelos ectopterigóides que são muito expandidos; seus bordos posteriores e mesiais, pelos pterigóides. Os pterigóides são unidos por sinóstose formando uma ampla chapa que se estreita anteriormente numa barra que separa as narinas internas; não participam êsses ossos do palato secundário e não entram nos bordos das fossas subórbitalis, sendo dêles excluídos pela expansão dos ectopterigóides.”

*Candidodon* Carvalho & Campos, 1988

*Tipo* – *Candidodon itapecuruensis* Carvalho & Campos, 1988

*Localidade* – Rio Itapecuru, nas proximidades de Itapecuru-Mirim, Maranhão, Brasil.

*Contexto Geológico* – Sequência siliclástica, Formação Itapecuru, Bacia do Parnaíba. Cretáceo Inferior -Aptiano-Albiano.

*Provavel Ambiente* – Sistema fluvial meandrante, com clima quente e úmido.

*Diagnose* – “Molar tricuspídeo, com três cúspides principais alinhadas mesiodistalmente. A maior cúspide situa-se junto ao ponto médio do dente; as duas outras menores, posicionam-se nas extremidades anterior e posterior do dente. Cíngulo lingual com cinco cúspides estilares. Raiz única, reta, tendo na porção terminal uma depressão mediana (face lingual); em seção apresenta uma forma ovalada.”

*Chimaerasuchus* Wu, Sues & Sun, 1995

(Figura 3)

*Tipo* – *Chimaerasuchus paradoxus* Wu, Sues & Sun, 1995

*Localidade* – Rio Yangtze, Província de Hubei, China.

*Contexto Geológico* – Formação Wulong, Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano).

*Diagnose* – “Diferindo-se de todos os outros crocodiliformes conhecidos por possuir as seguintes autapomorfias: dois caniniformes, dentes pré-maxilares procumbentes; quatro dentes maxilares molariformes, cada com três fileiras longitudinais de cúspides recurvadas; borda anterior do jugal expandida lateralmente, “apoiando-se na porção posterior da fileira de dentes; angular apresentando uma pronunciada projeção posterior até a sutura entre o angular e o dentário; esplenial alongado e fino, aparentemente restrito à superfície ventro-medial da mandíbula.”.

#### *Comahuesuchus* Bonaparte, 1991

*Tipo* – *Comahuesuchus brachybuccalis* Bonaparte, 1991

*Localidade* – Campus da Universidade Nacional de Comahue, Neuquén, Argentina.

*Contexto Geológico* – Secção arenosa, inferior, Formação Rio Colorado, Grupo Neuquén. Cretáceo Superior, Coniaciano.

*Diagnose* – “Crocodilo protosúquio de tamanho pequeno, com o *rostrum* quase duas vezes mais alto do que largo, de contorno arredondado e muito baixo na porção mais anterior. Caniniforme mandibular encontra-se atrás do caniniforme maxilar, localizado muito próximo da borda anterior da órbita e alojado em uma fossa "paracarina" aberta dorsalmente. Possui de quatro a seis dentes pequenos no pré-maxilar. Dois dentes pós-caniniformes no maxilar e nenhum no dentário. A sínfise mandibular é ventralmente plana e alta. O dentário é proporcionalmente comprido. A fossa supra-temporal mediana está localizada na metade anterior da depressão supra-temporal. Extremo distal do quadrado localizado muito atrás do

côndilo occipital. Crista temporal rugosa, muito baixa e alta, comparavel a encontrada nos *Notosuchidae*.”

*Itasuchus* Price, 1955

(Figura 4)

*Tipo* – *Itasuchus jesuinoi* Price, 1955

*Localidade* – Serra do Veado, Caiera, Peirópolis, Uberaba, Minas Gerais, Brasil. 4 km ao norte de Peirópolis.

*Contexto geológico* – Arenito grosseiro branco com estratificação plana. Cretáceo Superior: Campaniano-Maastrichtiano.

*Diagnose* – “Crocodilídeo mesossúquio, com crânio de cerca de 370 milímetros de comprimento. *Rostrum* longo, estreito e baixo. Região quadradojugal inclinada para fora e para trás. Fenestra laterotemporal grande. Barra pós-orbital subdermal. Mandíbula com pelo menos 16 alvéolos, faltando possivelmente dois alvéolos anteriores, terminais. Margem alveolar festonada. Dois pares de alvéolos, pequenos, contíguos na metade anterior do dentário. 7 a 8 dentes posteriores à sínfise mandibular, da qual participa profundamente o esplenial. Dentição do tipo crocodilóide.

Região sinfisial da mandíbula mais larga que alta. Dentição anterior dentária aguda e cônica, posterior mais obtusa.

Articular com processo retroarticular longo e curvado para cima. Vértébras cervicais e dorsais com centros ligeiramente anficélicos; caudais com face anterior platicélica e posterior ligeiramente côncava. Placas ósseas dérmicas da couraça, relativamente grandes, grossas, esculpidas em pocinhos, com margem anterior biselada em cima, e quilha longitudinal.”

*Libycosuchus* Stromer, 1914

*Tipo* – *Libycosuchus brevirostris* Stromer, 1914

Não foi possível o acesso a descrição desse táxon, então, os dados *Libycosuchus* foram baseados única e exclusivamente nos caracteres propostos por Ortega *et al.* (2000), e complementado por informações contidas em outros estudos, como por exemplo, Bonaparte (1991), Buckley & Brochu (1996, 1997, 1999), Buckley *et al.* (2000), Clark (1994), Gomani (1997), Wu & Sues (1996), e Wu *et al.* (1995).

*Lomasuchus* Gasparini, Chiappe & Fernandez, 1991

*Tipo* – *Lomasuchus palpebrosus* Gasparini, Chiappe & Fernandez, 1991

*Localidade* – Lago dos Barreales, Loma de La Plata, Confluência, Província de Neuquén, Argentina.

*Contexto Geológico* – Cretáceo Superior, Coniaciano-Santoniano.

*Diagnose* – “Peirosaurídeo com *rostrum* moderadamente curto. O processo maxilar também é curto. O último dente maxilar não atinge a margem rostral das narinas internas. Os dentes são mais comprimidos do que em *Peirosaurus*. Uma fenestra antorbital é presente. Os ossos supra-orbitais unem-se um ao outro e cobrem ineticamente a margem dorsal da órbita. A margem lateral do esquamosal é agudamente voltada para baixo até o quadrado, produzindo uma concavidade interna. Borda posterio-ventral do quadrado-jugal robusta.”

*Malawisuchus* Gomani, 1997

(Figuras 3 & 4)

*Tipo* – *Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani, 1997

*Localidade* – Mwakasyunguti, Karonga, Nordeste de Malawi.



*Contexto Geológico* – Cretáceo Inferior.

*Diagnose* – “Notosuquídeo com dentes posteriores cuspidados; superfície articular longa e plana para o quadrado no articular; pré-frontais alongados e estreitos; fenestra supra-temporal alongada e estreita, medialmente curvada; contato fronto-nasal reto; ausência de forame maxilo-palatino; e esquamosal estendendo-se além da borda craniana.”

*Mahajangasuchus* Buckley & Brochu, 1999

*Tipo* – *Mahajangasuchus insignis* Buckley & Brochu, 1999

*Localidade* – Aproximadamente 1 km Sudoeste da Vila de Berivotra, Nordeste de Madagascar.

*Contexto geológico* – Bacia Mahajanga, Formação Maevarano, Cretáceo Superior (Maastrichtiano, talvez Maastrichtiano Superior).

*Diagnose* – “Medio-porte a grande, crocodiliforme de *rostrum* amplo diferindo dos “trematocampisídeos” em apresentando uma mandíbula com uma sínfise extremamente curta estendendo-se posteriormente apenas até a margem posterior do segundo alvéolo, e um esplenial que estende-se significativamente até a superfície ventral do dentário.

Esta espécie compartilha com *Trematochampsia oblita* e *T. taqueti* uma profunda fossa no surangular, continua com a fossa glenóide do articular, para a recepção do côndilo do quadrado-jugal. Compartilha com *Hamadasuchus rebouli* um dentário e surangular dorsalmente arqueado, alvéolo quarto e nono alargados e separados por uma série de pequenos alvéolos a partir do alvéolo alargado posterior, as distâncias interalveolares na dentição inferior posterior reduzidas à apenas poucos milímetros, e dentes lateralmente comprimidos com coroas

lanceoladas e carenas apresentando bordos anteriores e posteriores com serrilhas.”

*Mariliasuchus* Carvalho & Bertini, 1999

*Tipo* – *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999

*Localidade* – Estrada vicinal de acesso à fazenda Doreto, município de Marília, estado de São Paulo, a 10 km da sede municipal.

*Contexto geológico* – Formação Adamantina/Araçatuba, Grupo Bauru, Arenitos quartzosos, calcíferos, siltitos e argilitos de coloração avermelhada, depositados em ambiente flúvio-lacustre. Cretáceo Superior (?Coniaciano).

*Provável Ambiente* - Depósitos de rios entrelaçados em uma plana planície aluvial, e lagos. O clima era quente e seco, em ambiente semi-árido.

*Diagnose* – “Cranio de pequenas dimensões com região rostral elevada. Na área do pré-maxilar, sofre uma constricção e adquire forma bulbosa. Em vista lateral o teto craniano descreve uma suave curvatura desde a região das narinas externas até a porção occipital. As órbitas tem grandes dimensões, localizam-se na região mediana do crânio. Dispõem-se de maneira verticalizada. A região posterior do crânio é ampla, e tem preservada uma fenestra supratemporal circular de pequeno tamanho. Na extremidade anterior do crânio localizam-se as narinas externas tendo forma subcircular e dispondendo-se verticalizadas. Não possuem septo de divisão, sendo um orifício único. Esta região (pré-maxilar) mostra uma acentuada curvatura, tendo um aspecto bulboso. No pré-maxilar ocorrem dois dentes anteriores, cônicos e um terceiro hipertrofiado (caniniforme). Os dentes incisiformes possuem estrias longitudinais. No maxilar observam-se três dentes, bastante afastados do caniniforme (pré-maxilar). Tem pequenas dimensões e apresentam um estrangulamento na base da coroa, a qual possui então um

aspecto bulboso. Há estrias longitudinais a partir do ápice do dente. A série dentária limita-se ao primeiro terço do comprimento total da caixa craniana.

O aspecto geral do crânio é muito semelhante ao de *Notosuchus*, entretanto as dimensões e a forma da fenestra supra-temporal, a posição da fenestra mandibular e a disposição dos dentes na região pré-maxilar diferem significativamente nestes dois gêneros.”

*Notosuchus* Woodward, 1896

(Figura 4)

*Tipo* – *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896

*Localidade* – Província de Rio Negro, Argentina.

*Contexto Geológico* – Coniaciano, Cretáceo Superior.

*Diagnose* – “As características principais estão relacionadas a região orbitária e pré-orbitária são elas: órbitas extremamente grandes orientadas lateralmente cobertas por grandes ossos palpebrais. A região pré-orbital apresenta rostro alto e comprimido lateralmente com narinas externas projetadas anteriormente. Apresenta heterodontia, com pequenos dentes incisiformes na região anterior do pré-maxilar, dois grandes caniniformes na região posterior do pré-maxilar. Dentes maxilares de seção oblonga disposta com seu eixo maior obliquam e o eixo anteroposterior, apresentando superfícies de desgaste em sua face lingual. Axis possui a espinha neural transversalmente mais comprida que as outras espinhas neurais das vértebras seguintes. Escápula apresenta o comprimento anteroposterior da expansão dorsal e a altura da escápula maiores que em outros grupos. O úmero apresenta um perfil sigmoide, salientando que o extremo proximal curvado até atrás e sua margem distal até a frente; crista deltóidea

delgada e pouco desenvolvida. Ulna robusta, no que se refere ao comprimento (desde a diáfise até o extremo proximal).”

*Peirosaurus* Price, 1955

*Tipo* – *Peirosaurus tormini* Price, 1955

*Localidade* – Serra do Veadinho, Caiera, Peirópolis, Uberaba, Minas Gerais, Brasil. 4 km ao norte de Peirópolis.

*Contexto geológico* – Arenito grosseiro branco com estratificação plana. Cretáceo Superior: Campaniano-Maastrichtiano.

*Diagnose* – “Premaxilar com 5 dentes cônicos; dentes da maxila e posteriores do dentário com coroas curtas de forma espatulada, com quilhas finamente serrilhadas. Calha rasa, lateral, na junção premaxilo-maxilar para recepção de um dente mandibular. Processo nasal anterior na premaxila esguio e inclinado para frente. Nasais participando das narinas e provavelmente com extensões que as dividem. Narinas em posição vertical, pouco viradas para frente, e projetadas anteriormente. Região anterior e subnarinal não esculpida, lisa e continua com a superfície lisa interna da passagem nasal. Escultura da superfície pós-narinal, em sulcos vermiformes. Plano palatal das maxilas estendendo-se anteriormente em forma de cunha entre as premaxilas e formando o bordo posterior do forame incisivo. Pelo menos um osso supra-orbitário grande, o anterior.

Vértebras ligeiramente anficélicas. Dorso do corpo protegido por placas placas dérmicas, finas, esculpidas em pocinhos, providas de quilhas baixas, e de placas menores sem quilhas, provavelmente abdominais.”

*Sebecus* Simpson, 1937

## (Figura 3)

*Tipo* – *Sebecus icaeorhinus* Simpson, 1937

*Localidade* – Cañadón Hondo e Cañadón Vaca, tributários do Rio Chico de Chubut, Chubut, Patagônia, Argentina.

*Contexto Geológico* – Formação Casamayor, Eoceno.

*Diagnose* – “Crânio comprimido e profundo, especialmente na região facial. Narinas internas posicionadas anteriormente, a margem anterior formada pelos palatinos, a margem posterior pelos pterigóides; tubo palatino incipiente. Articulação quadradojugal-surangular bem desenvolvida; quadrado inclinado. Fenestra supratemporal bastante pequena, mais larga do que comprida. Quatro dentes no pré-maxilar, dez no maxilar e treze no dentário, nenhum desses são bem diferenciados, apenas no tamanho. Os dentes do pré-maxilar e os anteriores são arredondados em uma secção transversal, enquanto os outros dentes são comprimidos lateralmente, com carenas serrilhadas bem desenvolvidas. O táxon apresenta uma depressão rasa ao longo da sutura pré-maxilar-maxilar para o encaixe do quarto dente do dentário.”

*Simosuchus* Buckley, Brochu, Krause & Pol, 2000

## (Figura 4)

*Tipo* – *Simosuchus clarki* Buckley, Brochu, Krause & Pol, 2000

*Localidade* – Sudoeste da Vila de Berivotra, Nordeste de Madagascar.

*Contexto geológico* – Bacia Mahajanga, Formação Maevarano, Cretáceo Superior (Maastrichtiano, talvez Maastrichtiano Superior).

*Diagnose* – “Difere dos outros crocodiliformes em apresentar as seguintes características: toda dentição apresenta-se em formato de “dente-de-alho” (*clove-shaped*), dentes multicuspidados com as cúspides arranjadas em fileira

única longitudinal; os maxilares não se encontram na linha média palatal; barra internarial compreendendo um processo pré-maxilar largo e ascendente; narinas internas maiores que, e adjacentes, à fenestra sub-orbital; duas ossificações sobrepondo cada fenestra supratemporal; os ramos dos quadrados projetados antero-ventralmente; forame oval projetado antero-lateralmente; 14 osteodermos quadrilaterais contíguos por fileira medio-lateral do escudo dorsal.”

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

*Tipo* – *Stratiotosuchus maxhechti* Campos, Suarez, Riff & Kellner, 2001

*Localidade* – Município de Irapuru (21°34' S; 51°21' W) São Paulo, Brasil.

*Contexto geológico* – Formação Bauru, Cretáceo Superior.

*Provável Ambiente* - Depósitos de rios entrelaçados em uma plana planície aluvial, e lagos. O clima era quente e seco, em ambiente semi-árido.

*Diagnose* – “Baurusuquídeo com as seguintes sinapomorfias: borda lateral do jugal desenvolvida; marcada depressão na superfície posterodorsal dos frontais; e bordas laterais da maxila infladas.”

*Uruguaysuchus* Rusconi, 1933

*Tipo* – *Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933

*Localidade* – Concórdia, Uruguai.

*Contexto geológico* – Albiano, Cretáceo Inferior.

*Diagnose* – “Crocodilianos notossuquídeos, com crânio O crânio tem o osso frontal quase plano em sentido transversal e convexo longitudinalmente. O pterigóide apresenta uma lâmina óssea, fenestra palatina (palatino) localiza-se lateralmente é delimitada pela margem externa das fossas nasais. O palatino grande apresenta a margem anterior abaixo da borda posterior da fossa pré-

orbital. O parietal possui formato oval e o esquelomosal apresenta margem lateral externa terminando abaixo de uma borda reta e chamfreada, que a partir daí inicia-se o osso pós-orbital e termina posteriormente agregada a borda inferior do supra occipital. O jugal localiza-se um pouco atrás do nível anterior da órbita e esta superposto ao maxilar unindo-se mais atrás ao quadrado. O maxilar possui quase metade do comprimento total do crânio. O pré maxilar é relativamente pequeno e na borda posterior perto da sutura maxilo-pré-maxilar se encontra uma fossa profunda que se dirige posteriormente e internamente ao osso.

Fórmula dentária superior constituída por treze dentes, dentre os quais quatro encontra-se no pré-maxilar e o restante no maxilar. O primeiro, terceiro e quarto dente do pré-maxilar são pequenos, entretanto o segundo tem quase o dobro do tamanho dos dentes anteriores. A mandíbula possui formato final da sínfise conoagudo e pouco elevada. Do primeiro ao décimo segundo dente a borda alveolar tem uma uma linha suavemente côncava e a borda mandibular superior segue uma linha quase reta. A altura máxima do ramo mandibular mede trinta milímetros.”

## 2.2. METODOLOGIA

Conduziu-se uma análise morfológica a partir da metodologia cladística clássica (Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1981; Rieppel, 1988). O método em questão compreende duas etapas fundamentais:

(1) **Fase Hipotética/dedutiva** – teve-se a principal preocupação de se levantar caracteres morfológicos baseados nas descrições e em matrizes pré-existentes, com a preocupação principal de se formalizar homologias *a priori* (Pinna, 1991). A análise baseou-se principalmente em uma matriz derivada dos caracteres propostos por Ortega *et al.* (2000), como também observações próprias de alguns espécimes (previamente citados na secção anterior). Entretanto, outras fontes de informação também foram acessadas, onde destacam-se, Bonaparte (1991), Buckley & Brochu (1996, 1997, 1999), Buckley *et al.* (2000), Campos *et al.* (2001), Carvalho & Bertini (1999), Clark *et al.* (1989), Gasparini (1982), Gasparini *et al.* (1991), Gomani (1997), Nobre (2000), Nobre & Carvalho (2001), Price (1955), Wu & Sues (1996), e Wu *et al.* (1995). Ainda, adicionamos um carácter a partir de observações próprias - ossificação palpebral. A matriz final compreende 183 caracteres morfológicos.

(2) **Fase Indutiva** – Realizaram-se testes de congruência através da análise de parcimônia (Farris, 1983). As buscas foram preferencialmente implementadas através das opções *ie\** do programa Hennig86 (Farris, 1988) e *branch and bound*, do programa PAUP\* 4.0b8a para Macintosh (Swofford, 2001). Entretanto, por se ter uma matriz com mais de 100 caracteres, é dificultada a sua implementação (Farris, 1988), inclusive no programa PAUP (H.R. da Silva *com. pess.*). Utilizamos então, opções heurísticas com 10 replicações, onde salvo



exceções, apresenta resultados semelhantes aos obtidos em buscas exaustivas (H.R. da Silva *com. pess.*).

A consistência de cada clado foi apreciada por análises de suporte, a saber: (1) **Índice de *bootstrap*** (Felsenstein, 1985), que consiste na percentagem que cada clado apresenta-se monofilético nas diversas replicações realizadas através de amostras com reposição. Para tal, realizou-se uma análise a partir de 1000 replicações no programa PAUP\*; (2) **Índice de Bremer** (Bremer, 1994), consiste na adição de passos a topologia resultante, e para cada passo observa-se quais cladogramas não colapsaram. Os valores atribuídos são os números de passos adicionais necessários para se colapsar os nós. Para o cálculo foi utilizado o programa TreeRot (Sorenson, 1996).

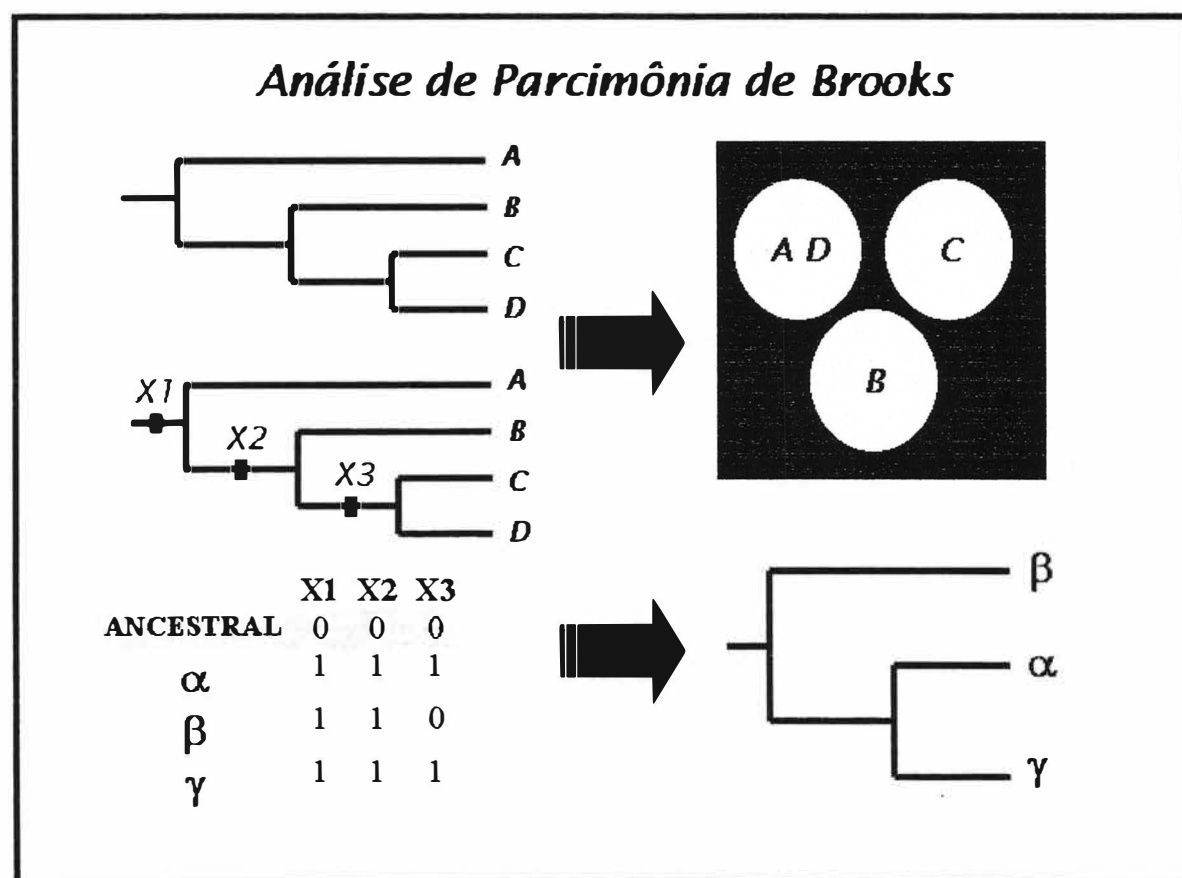
Optimizou-se os caracteres pela opção **DELTRAN**, que explica a presença das homoplasias a partir de convergências – *default* do Programa PAUP\* (Swofford, 2001).

Ao final das análises realizou-se uma revisão taxonômica com base nos resultados obtidos. O princípio de reconhecimento dos táxons se deu em razão do seu suporte pelos índices de *bootstrap* (somente valores superiores à 60% foram considerados), a partir do número de caracteres derivados compartilhados, e a distribuição dessas sinapomorfias no grupo. Pois, em muitos dos táxons apresentados na topologia resultante, o estado derivado de um caráter só foi reconhecido em alguns membros desse grupo, enquanto em outros táxons, não foi possível a sua codificação, principalmente por fatores de preservação do material. Neste caso, reconhecemos apenas os táxons em que mais de 70% de seus membros apresentavam os caracteres derivados - onde se fez possível a codificação desses, pois as estruturas que os apresentavam encontravam-se preservadas. A arbitrariedade foi necessária, visto que os programas utilizados

para análise reconhecem os clados a partir de qualquer transformação ocorrida (*i.e.* de “0” para “1” é contado uma transformação, como também, de “1” para “0”), a não ser que se proponha um direcionamento (ordenação). Em nossa análise não ordenamos nenhum caráter. A proposição taxonômica encontra-se no capítulo discussão.

Conduzimos ainda, uma análise cladística biogeográfica a partir da Parcimônia de Brooks (Brooks, 1981; Brooks & McLennan, 1991; Wiley *et al.*, 1991), com o intuito de se produzir uma hipótese compreensível de relacionamentos históricos entre as subunidades do Gondwana. A premissa desta metodologia consiste utilizar a vicariância para explicar a distribuição dos táxons, em detrimento a explicações dispersionalistas (*i.e.* migração, por exemplo).

Presumidas áreas de endemismo no supercontinente foram delimitadas de



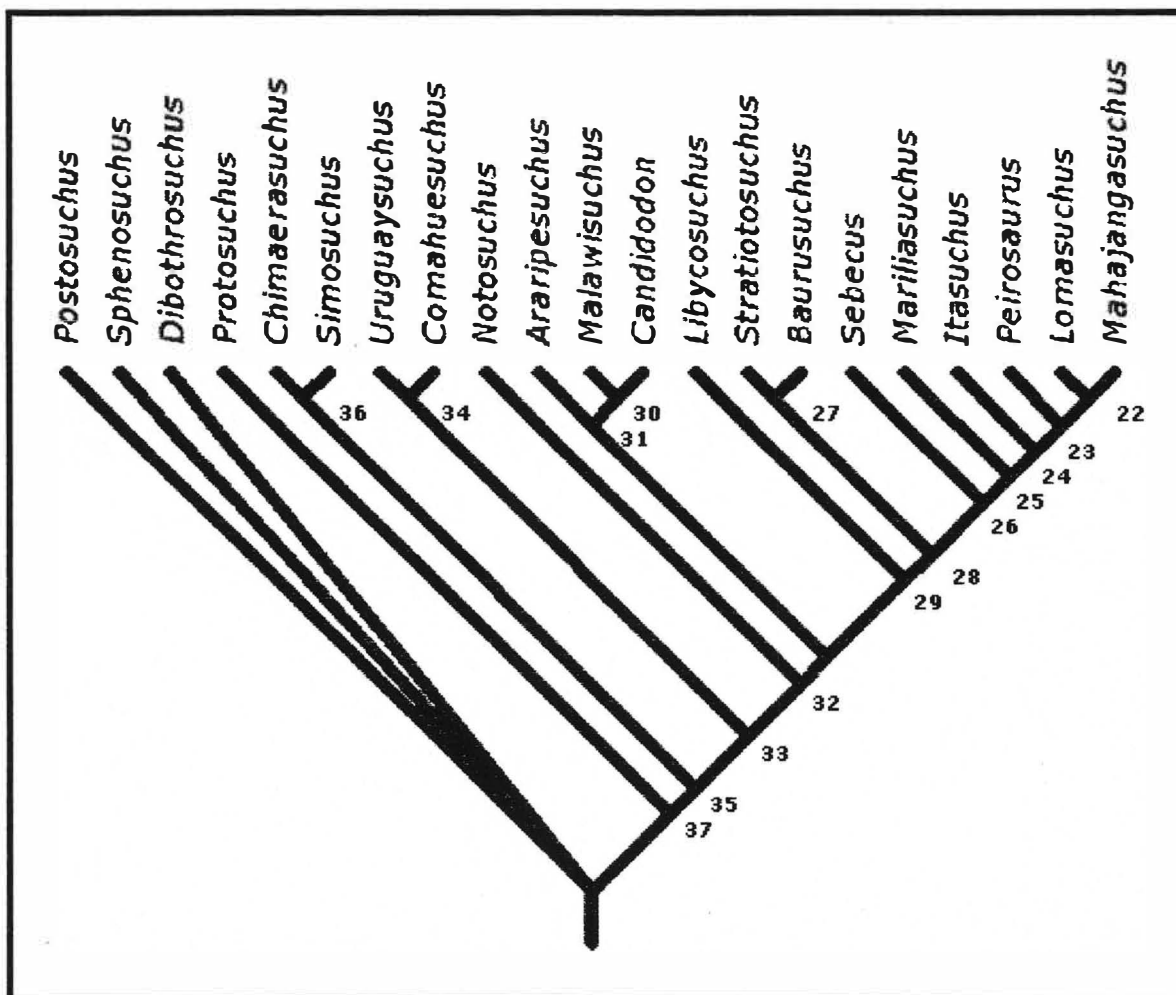
**FIGURA 9.** Resumo esquemático de como se retirar informações biogeográficas de um cladograma e construir uma matriz de áreas.

acordo com a distribuição putativa dos táxons terminais incluídos na análise. O primeiro passo é reconhecer padrões biogeográficos semelhantes. Para se produzir a matriz de áreas *versus* táxons, os táxons-ancestrais especificados pelas filogenias foram codificados de acordo com a presença de seus descendentes em cada área presumida de endemismo (Figura 9). Para finalmente conduzir uma análise filogenética de áreas, seguindo a metodologia cladística (Nelson & Platnick, 1981; Wiley, 1981; Rieppel, 1988). Neste sentido, reuniram-se propostas filogenéticas bem suportadas de grupos de vertebrados característicos do Mesozóico do Gondwana – Dipnóicos (Marshall, 1986), Neoceratosauria (dinossauros terópodos, Sampson *et al.*, 1998, 2001), dinossauros saurópodos (Rogers & Forster, 2001), aves ratitas (Bledsoe, 1988), e Gondwanatheria (um grupo de mamíferos fósseis, Krause *et al.*, 1997). Ainda, adicionamos a matriz proposta de áreas, os padrões encontrados para um grupo de morcegos Nataloidea (Simmons & Geisler, 1998). Apesar de não apresentarem registro durante o Mesozóico, o padrão encontrado é condizente ao esperado em um grupo de distribuição gondwânica. E por fim, incluímos os padrões encontrados na análise filogenética proposta neste estudo para um grupo natural formado pelos peirosaurídeos e alguns táxons proximalmente relacionados. Esses, em conjunto com os padrões apresentados em nossos resultados, compreendem a matriz de áreas do Mesozóico do Gondwana.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. RESULTADOS FILOGENÉTICOS

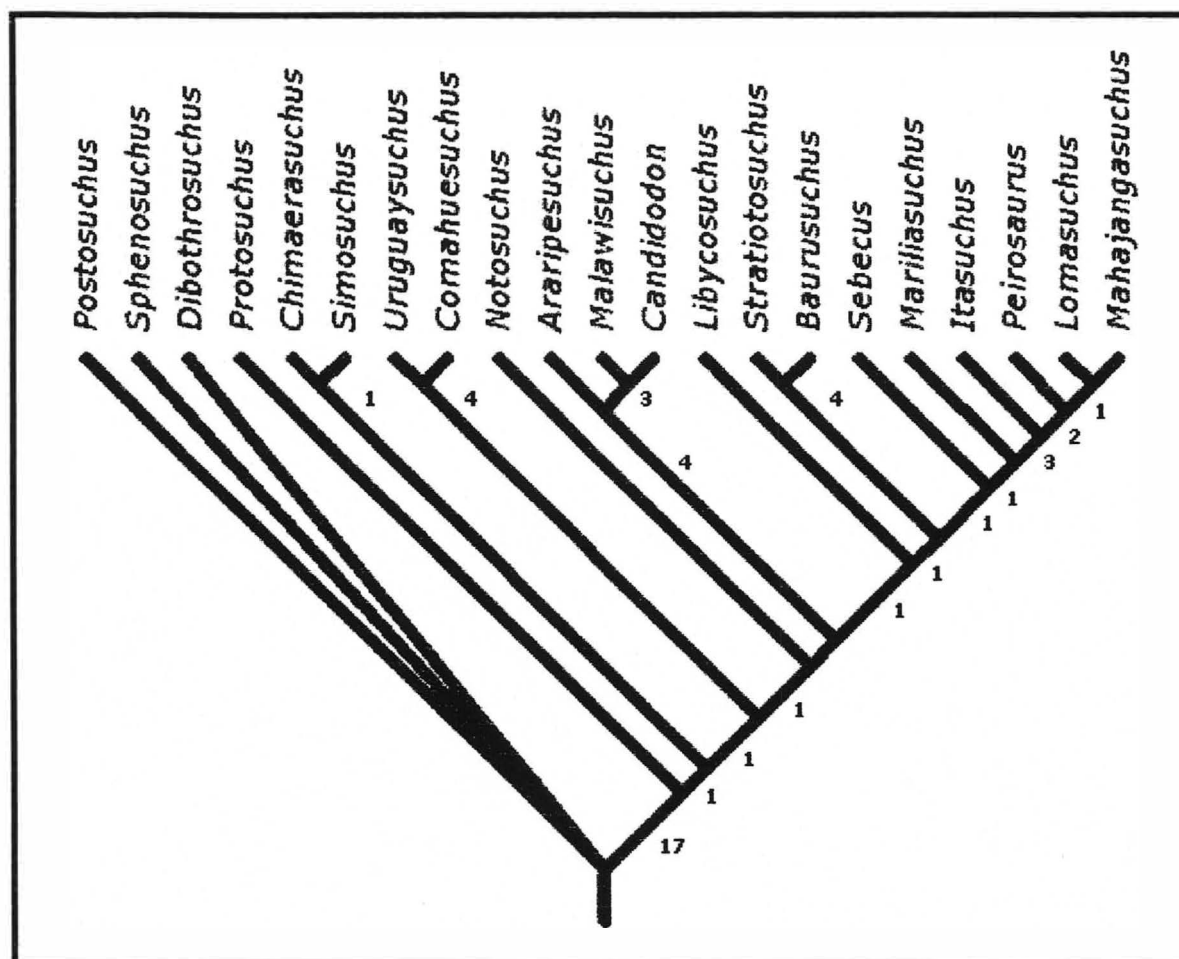
A análise de parcimônia estrita através de uma busca heurística resultou em três possíveis topologias. Essas topologias resultantes diferenciam-se apenas em relação às posições dos táxons que compõem o grupo-externo (figura 10).



**FIGURA 10.** Cladograma de consenso estrito da proposta de relações dos Mesoeucrocodylia basais. Os números indicam os clados e derivam dos apresentados pelo programa PAUP\* (Swofford, 2001).

Todos os três cladogramas possuem um comprimento de 346 passos, índice de consistência de 0,477, índice de retenção 0,590 e índice de consistência rescalonado (índice de consistência X índice de retenção) 0,281, apresentando valores considerados baixos. Ambos programas de análise utilizados (PAUP\* e Hennig86) apresentaram valores semelhantes dos índices supracitados.

Na análise realizada foram reconhecidos para os 17 gêneros, que formam



**FIGURA 11. Cladograma resultante apresentando os valores do índice de Bremer.**

o grupo-interno, sete táxons supragenéricos. Desses, três são novos táxons, três são novas definições de grupos supragenéricos e apenas Baurusuchidae Price, 1955, foi confirmado (Campos *et al.*, 2001).

Um dos novos táxons reconhecidos reúne *Araripesuchus* + *Candidodon* + *Malawisuchus*, e apresentou valores dos índices de *bootstrap* e Bremer, de 37,6% e 4, respectivamente. Além de apresentar duas sinapomorfias não-ambíguas. Outro novo táxon, que está incluído anterior, é formado por *Candidodon* + *Malawisuchus*. É suportado por duas sinapomorfias não-ambíguas, e apresentou valores dos índices de *bootstrap* e Bremer, 44,6% e 3, respectivamente.

Um outro novo táxon relaciona *Itasuchus* + Peirosauridae, com valor do índice de *bootstrap* igual a 66% e Bremer de 3. O novo táxon é suportado por dois caracteres derivados compartilhados.

Entre os táxons que apresentaram novas definições, cabe destaque Notosuchia Gasparini, 1971. O táxon apresentou suporte de 96 % pelo índice de *bootstrap* e 17 é o valor resultante de Bremer. Seus membros compartilham nove caracteres derivados não ambíguos.

Um outro grupo reconhecido é uma nova definição para Uruguaysuchidae Gasparini, 1971, e apresentou valor de *bootstrap* considerado alto de 82% e valor de Bremer de 4. Compreendendo *Uruguaysuchus* e *Comahuesuchus*, o táxon é definido por quatro sinapomorfias exclusivas (não-ambíguas).

Apesar de ser composto apenas por dois gêneros, o único táxon confirmado em sua estrutura original é Baurusuchidae Price, 1945, *sensu* Campos *et al.* (2001). O táxon é suportado por um valor considerado alto de *bootstrap* de 71%, e Bremer de 4. Em nossa análise *Baurusuchus* e *Stratiosuchus* representam o grupo natural Baurusuchidae, e reúnem cinco sinapomorfias exclusivas.

O último clado reconhecido é Peirosauridae Gasparini, 1982. Que apesar do considerado baixo valor do índice de *bootstrap*, 63%, seu valor de Bremer igual a 3, suporta o seu reconhecimento. Entretanto, neste estudo apresentamos uma nova definição para o mesmo, onde além de *Peirosaurus* e *Lomasuchus*, incluímos *Mahajangasuchus*. Esse táxon é definido por duas sinapomorfias não-ambíguas.

Na secção seguinte apresentaremos uma descrição para os táxons aqui propostos (novos táxons e novas definições), como também, os caracteres que os definem – as sinapomorfias ambíguas e não-ambíguas.

### 3.2. DEFINIÇÕES E DIAGNOSE DOS TÁXONS PROPOSTOS

Nesta secção é provida a diagnose para os táxons reconhecidos e resultantes da análise cladística conduzida. A lista dos caracteres acompanha a numeração presente na Apêndice 1, que discrimina os caracteres utilizados na análise.

#### CANDIDODONTIDAE nova família (Clado 31, Figura 10)

*Definição:* O mais recente ancestral comum de *Araripesuchus* e do clado 30 (novo táxon, descrição abaixo), e todos os seus descendentes.

*Diagnose:* Os componentes do táxon compartilham as seguintes sinapomorfias.

34. Porção do jugal que compões a barra pós-orbital medianamente deslocada e uma crista separa a barra pós-orbital da superfície lateral do jugal.

149. Corpo femoral fortemente torcido, facetas articulares proximais e distais estão torcidas por volta de 60°.

#### CANDIDODONTINAE nova subfamília (Clado 30, Figura 10)

*Definição:* O mais recente ancestral comum de *Candidodon* e *Malawisuchus*, e todos os seus descendentes.

*Diagnose:* Os componentes do táxon compartilham as seguintes sinapomorfias.

101. Raiz dos dentes maxilares e dentários infladas, e mais largas que as coroas dentárias.

163. Sutura pré-maxilar/maxilar reta e ortogonal em relação ao plano sagital em vista palatal.

## PEIROSAUROIDEA nova superfamília (Clado 24, Figura 10)

*Definição:* O mais recente ancestral comum de *Itasuchus* e Peirosauridae, e todos os seus descendentes.

*Diagnose:* Os componentes do táxon compartilham as seguintes sinapomorfias.

1. Secção rostral, mais ampla do que profunda.
20. Dentes maxilares apresentando variações no tamanho sem um padrão constante.

## NOTOSUCHIA Gasparini, 1971 (Clado 37, Figura 10)

*Definição:* O mais recente ancestral comum dos Mesoeucrocodylia basais e todos os seus descendentes.

*Diagnose:* Os componentes do táxon compartilham as seguintes sinapomorfias.

25. Frontais fusionados.
61. Articulação Ectopterigóide-maxilar resumida ao ramo palatino maxilar.
64. Forame metóptico (nervo craniano IX) apresentando uma passagem exclusiva em relação aos nervos cranianos X e XI.
66. Projeção cranial da lâmina ilíaca ausente.
79. Palatinos ou pterigóides participam da abertura caudal do ducto nasofaringiano (narinas internas).
106. Topo das coroas dentárias de dentes maxilares e dentários direcionados dorsalmente ou lingualmente curvados.
121. Escapula tão comprida quanto o coracóide.
150. Cabeça proximal do radial mais ampla do que a distal.
176. Côndilo occipital direcionado ventro-caudalmente.



## URUGUAYSUCHIDAE Gasparini, 1971 (Clado 34, Figura 10)

*Definição:* O mais recente ancestral comum de *Uruguaysuchus* e *Comahuesuchus* e todos os seus descendentes.

*Diagnose:* Os membros deste taxon possuem as seguintes sinapomorfias.

47. Espinha do quadrado-jugal localizada na margem caudal da fenestra infratemporal

52. Articulação crânio-mandíbula alinhada com o basioccipital.

142. Narinas internas proximamente localizadas ao contorno caudal do crânio.

158. Esquamosal apresentando um lóbo suave diferenciando-se do crânio a partir de um canal caudo-lateral.

## PEIROSOURIDAE Gasparini, 1982 (Clado 23, Figura 10)

*Definição:* O mais recente ancestral comum de *Peirosaurus*, *Lomasuchus*, *Mahajangasuchus* e todos os seus descendentes.

*Etimologia:* referindo-se a *Peirosaurus*.

*Diagnose:* Os membros deste taxon possuem as seguintes sinapomorfias.

85. Dentes pós-caniniformes do dentário apresentando padrões de variação de tamanho.

165. Sutura naso-lacimal com um pequeno contato ou ausência total de articulação entre esses ossos.

## BAURUSUCHIDAE Price, 1945 (Clado 27, Figura 10)

*Definição:* O mais recente ancestral comum de *Baurusuchus*, *Stratiotosuchus* e todos os seus descendentes.

*Etimologia:* referindo-se a *Baurusuchus*.

*Diagnose:* Os membros deste taxon compartilham as seguintes sinapomorfias.

24. Nasais caudalmente separados por uma projeção sagital posterior do frontal.

74. Fenestra infra-temporal mais longa que profunda.

145. Superfície lateral do ramo anterior do jugal apresentando uma depressão triangular pronunciada.

157. Teto craniano quadrado ou retangular, com um eixo dominante longitudinal.

164. Apresenta menos de dez dentes maxilares.

### 3.3. RESULTADOS BIOGEOGRÁFICOS

Um único cladograma mais parcimonioso de áreas foi selecionado utilizando a análise de parcimônia global do programa Hennig86 (Farris, 1988). Os valores do índice de consistência e de retenção são respectivamente, 0,770 e 0,830.

Os relacionamentos entre as áreas de endemismo no supercontinente Gondwana são os seguintes (Figura 12):

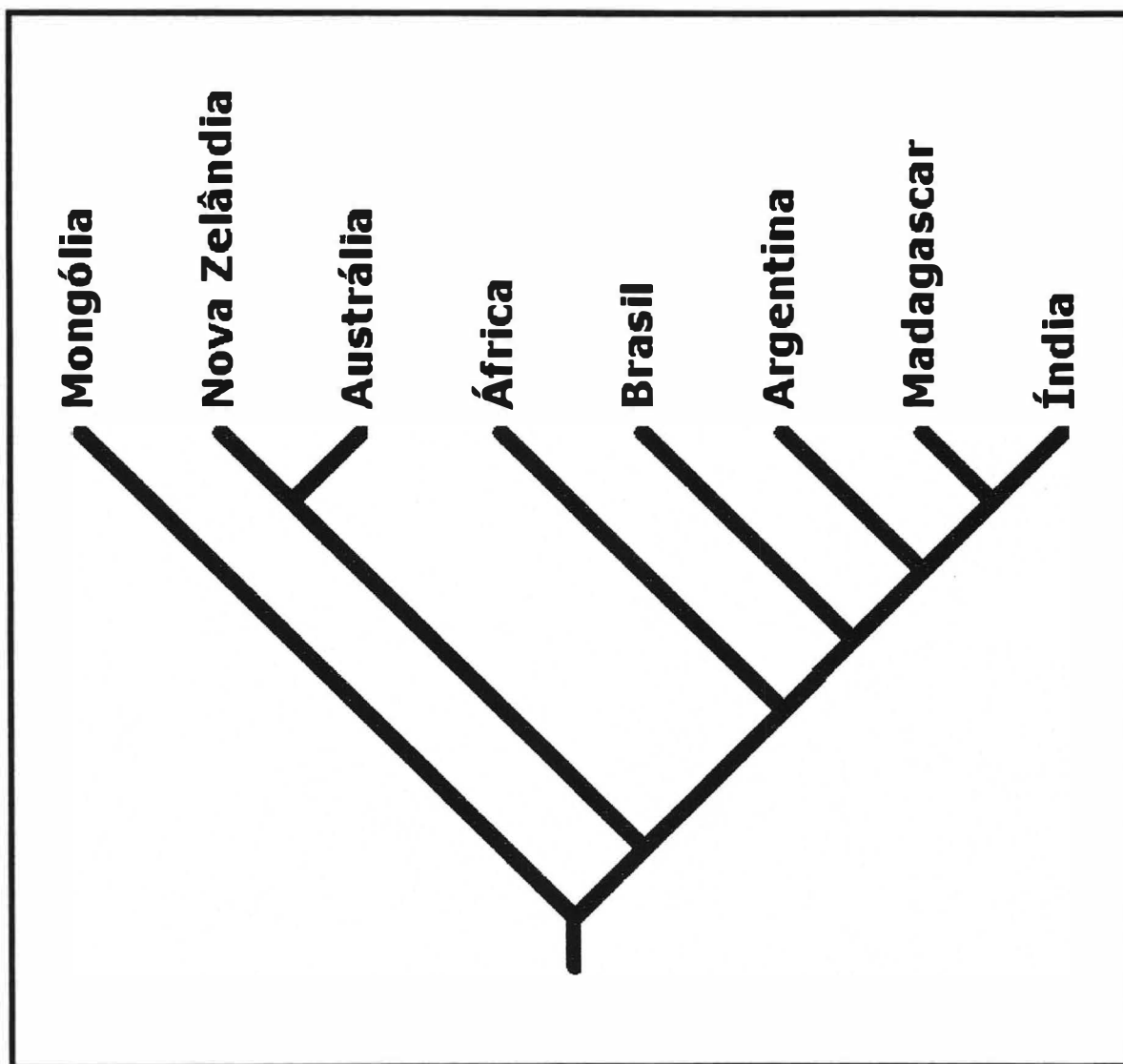


FIGURA 12. Proposta filogenética para as áreas que compõem o Gondwana.

Todos os clados representados na topologia acima apresentaram-se muito bem suportados por valores considerados altos do índice de *bootstrap*. O táxon Gondwana teve suporte de 85%. Em seguida, o táxon “Gondwana Oriental”, que reúne o complexo Austrália-Nova Zelândia, recebeu um bom valor de 76%, enquanto o outro táxon da dicotomia, o “Gondwana Ocidental”, que compreende o ancestral de África, Brasil, Argentina, Madagascar e Índia, obteve um valor muito alto de 98%. O maior valor de suporte encontrado foi para o clado que envolve Brasil, Argentina, Madagascar e Índia, 100%. O relacionamento próximo entre Argentina, Madagascar e Índia foi encontrado em 81% das árvores analisadas em *bootstrap*. E por último a relação de grupo-irmão entre Índia e Madagascar é suportada pelo valor de 94%.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. EVOLUÇÃO DOS MESOEUCROCODYLIA TERRESTRES DA AMÉRICA DO SUL E ÁREAS RELACIONADAS DO GONDWANA

Os táxons que compõem o grupo interno apesar de totalmente resolvidos, apresentaram pouco suporte pelos índices utilizados. Entretanto, acreditamos que a hipótese aqui levantada forme uma base sólida para se realizar inferências sobre a história evolutiva dos Mesoeucrocodylia basais. Os números dos clados discutidos encontram-se evidenciados na Figura 10.

Talvez o resultado mais importante seja o monofiletismo de Notosuchia, um táxon proposto originalmente por Gasparini (1971). O padrão apresentado aqui é corroborado pelos resultados encontrados por Pol (1999). O monofiletismo deste grande grupo de Mesoeucrocodylia terrestres do Cretáceo, deixa em aberto diversas perguntas interessantes acerca de sua origem e têm importantes consequências evolutivas e paleobiogeográficas. É interessante também, destacar, a grande diversidade na dentição do grupo (Figura 3), alguns desses táxon ainda apresentavam movimentos antero-posteriores da mandíbula durante a oclusão. Essa notável variedade de forma não é encontrada em nenhum outro grupo de Crocodyliaformes.

O próximo táxon-interno presente na topologia resultante é composto por *Chimaerasuchus* e *Simosuchus* (clado 36), apresentou pouco suporte em ambos índices empregados. Esse não será considerado em nossa proposta taxonômica, pois não respondeu aos critérios por nós estipulados, e definidos na secção métodos. Esses táxon obteve valor do índice de *bootstrap* de 26,7%, bem abaixo do considerado nesta análise (60%), e Bremer igual a 1. E apesar de apresentar quatro sinapomorfias (ver lista de sinapomorfias), duas só são possíveis de codificação em *Chimaerasuchus*, e as outras duas restantes em *Simosuchus*.

Compartilhados de fato não existe nenhum caráter derivado. Poucos são os estudos que se propõem a posicionar ambos, na realidade apenas os trabalhos que versam sobre esses táxons apresentam hipóteses de seus relacionamentos (Wu *et al.*, 1995; Wu & Sues, 1996; Buckley *et al.*, 2000). *Chimaerasuchus*, do Aptiano-Albiano da China, apresenta dentes com multicúspides organizadas em duas fileiras paralelas, sugestionando aos seus autores proporem o primeiro registro de um crocodiliano herbívoro (Wu *et al.*, 1995; Wu & Sues, 1996). A sugestão de uma relação de grupo-irmão com *Notosuchus* foi proposta por quatro caracteres (Wu *et al.*, 1995; Wu & Sues, 1996). Entretanto, esses são observados em outros Mesoeucrocodylia, como por exemplo, narinas externas com abertura frontal, encontram-se também presentes em *Uruguaysuchus*, *Comahuesuchus*, *Marillasuchus*, entre outros. Já para *Simosuchus* do Cretáceo Superior de Madagascar, uma relação próxima com *Uruguaysuchus* é proposta em sua descrição (Buckley *et al.*, 2000). Os autores sugerem um cenário onde os dentes pós-caniniformes de *Uruguaysuchus* deveriam ser considerados multicuspidados. Rusconi (1933) na excelente e detalhada descrição de *Uruguaysuchus aznarezi*, assinala que a coroa dos dentes pós-caniniformes é de forma espatulada, apresentando um contorno arredondado (as ótimas ilustrações deste trabalho não deixam dúvidas). Bem diferente da apresentada por *Simosuchus*, coroa dentária formada por uma fileira única multicuspidada, padrão semelhante ao encontrado em outros grupos de crocodilianos do Mesozóico. Novamente, as sinapomorfias propostas que definem a relação próxima de táxons de Mesoeucrocodylia podem ser uma convergência, ou até uma característica plesiomórfica para o grupo como um todo, discutiremos isto mais detalhadamente adiante.

O grupo formado por *Uruguaysuchus* e *Comahuesuchus* é suportado aqui por quatro sinapomorfias não-ambíguas e valores de *bootstrap* de 82% e Bremer

4, e com base nesses caracteres derivados e no suporte obtido propomos reuni-los em Uruguaysuchidae (nova definição). Esse, juntamente com Baurusuchidae, representa os únicos táxons de crocodilianos endêmicos da América do Sul. Os táxons aqui analisados exemplificam bem a diversidade dos Mesoeucrocodylia, enquanto a maioria dos grupos apresentam-se incrivelmente cosmopolitas, esses representam parte importante da história da fauna nativa sul-americana.

Os táxons *Notosuchus*, *Libycosuchus*, *Sebecus*, *Mariliasuchus* e *Itasuchus* representam linhagens independentes.

*Notosuchus* foi um dos primeiros Notosuchia descritos, e desde de então sempre que se descrevia um novo crocodiliano terrestre do Mesozóico, este era relacionado à *Notosuchus*, primeiramente. Com base em nossos resultados, propomos que *Notosuchus* represente uma linhagem (não definida) própria dentro de Notosuchia.

*Libycosuchus* ainda é uma incógnita, e apesar de na literatura se especular uma relação próxima à Baurusuchidae, preferimos corroborar a idéia de Bonaparte (1991), e manter-lo em uma linhagem independente dentro de Notosuchia.

Acreditamos que *Sebecus* deva de fato estar aqui representando uma linhagem independente bastante diversa e cosmopolita, como foi proposto por diversos pesquisadores, mas principalmente por Buffetaut (1980 & 1982). Alguns autores relacionam *Sebecus* aos Eusuchia, de fato, a semelhança dos crânios é interessante, porém o primeiro apresenta um crânio particularmente alto.

*Mariliasuchus* é outra incógnita, pode ser represente uma linhagem também independente dentro de Notosuchia. Preferimos considerar esta proposta, e esperar por mais dados deste táxon.

*Itasuchus* talvez represente um caso semelhante ao de *Sebecus*, e esteja representando os Trematochampsidae em nossa análise. Este grupo de prováveis habitantes de ambientes marinhos, também é cosmopolita. Porém, propomos o reconhecimento de um novo táxon, Peirosauroidea (*Itasuchus* + Peirosauridae), baseado nos bons valores de *bootstrap* e Bremer, 66% e 3. Todavia, duas sinapomorfias apresentadas podem ser convergências, são essas: caráter 5. Secção rostral mais ampla do que profunda; e caráter 20. dentes maxilares apresentando variação de tamanho. Ambos são compartilhados por vários grupos dentro de Notosuchia. Entretanto, vários autores já relacionaram Peirosauridae e Trematochampsidae (Buckley & Brochu, 1999; Ortega *et al.*, 2000), Propomos então, o reconhecimento desse novo táxon, Peirosauroidea, porém, com ressalvas, em vista de futuros estudos para melhor se compreender os relacionamentos entre Peirosauridae e Trematochampsidae.

Outro novo táxon, Candidodontidae, formado por *Araripesuchus*, *Malawisuchus* e *Candidodon* (clado 31), recebeu suporte de duas sinapomorfias não-ambíguas e valor de Bremer de 4, entretanto obteve um valor baixo de *bootstrap*, apenas 37,6%. Preferimos então propor um novo táxon baseados apenas nestas evidências. O mesmo caso pode ser aplicado para o novo táxon Candidodontinae, que inclui *Candidodon* e *Malawisuchus*, a relação próxima desses táxons corrobora a idéia de riftiamento entre África e América do Sul. Esse obteve um valor abaixo de 50% (44,6%), porém com valor alto de Bremer igual a 3. As duas sinapomorfias que definem o táxon podem representar convergências, como por exemplo, o caráter 101 - Raiz dos dentes maxilares e dentários infladas, mais amplas que as coroas. Contudo, ao observar as descrições e figuras dos táxons, nenhum autor citou tal caráter, e nem se observou tal característica. Então, preferimos considerar o táxon, porém com vistas a realizar uma futura



revisão destes. Gomani (1997) (Figura 5) propõem uma relação próxima entre ambos, porém os dados utilizados nessa análise privilegiam caracteres crânio-dentários, o que pode levar a união de grupos que apresentem apenas semelhanças morfológicas, e não homologias compartilhadas. Neste sentido, Wu e Sues (1996) apresentam uma proposta filogenética de posicionamento para *Chimaerasuchus paradoxus* Wu, Sues e Sun, 1995, onde os Mesoeucrocodylia que apresentam dentição heterodonte formariam um grupo natural (*Notosuchus*, *Chimaerasuchus* e *Malawisuchus* – este último em uma posição basal, ainda não havia sido descrito, e apareceu na análise nomeado como “Forma de Malawi”). Gomani (1997), na descrição de *Malawisuchus*, também sustenta a hipótese de heterodontia monofilética dentre os Mesoeucrocodylia. Em sua análise, a autora ainda inclui *Candidodon*, e a topologia resultante é formada por uma politomia, que inclui *Candidodon*, *Malawisuchus* e *Chimaerasuchus*, e esse táxon grupo-irmão de *Notosuchus* (Gomani, 1997). Os dados apresentados em nossa análise não suportam esta idéia, e aparentemente a heterodontia não surgiu apenas uma vez em Mesoeucrocodylia, posto que os táxons que apresentam esta característica não formam um clado. O clado 36 (*Chimaerasuchus* + *Simosuchus*) por sua vez apresentam heterodontia bem marcada, e juntamente com os componentes do clado 30, provavelmente são os únicos grupos que pode ser diagnosticado por esta característica. Uma outra maneira de se interpretar o padrão resultante em nossa análise, é que a maioria dos táxons apresentam marcada heterodontia, encontram-se na base dos clados que os incluem, o que nos leva sugerir que talvez a heterodontia seja um caráter plesiomórfico para os Mesoeucrocodylia como um todo, e esse fora perdido secundariamente. Outros grupos de vertebrados apresentam este mesmo padrão, como por exemplo os mamíferos, onde o padrão tribosfênico é considerado primitivo em relação a

dentição apresentada pelos Theria (“crown-group” Mammalia). Ainda, os dentes complexos dos mamíferos ungulados são considerados primitivos em relação aos dentes homodontes não-multicuspidados dos cetáceos, por exemplo. Outro fato que fornece suporte a esta idéia, é que em quase todos os clados formados na análise, os crocodilianos considerados carnívoros (que tendem a homodontia) encontram-se em posições mais derivadas em relação aos crocodilianos considerados onívoros/herbívoros (que tendem a heterodontia).

Gasparini *et al.*, (1991), na descrição de *Lomasuchus palpebrosus*, apresentam uma proposta filogenética onde esse novo táxon é posicionado como grupo-irmão de *Peirosaurus*, e ambos são incluídos em Peirosauridae Gasparini, 1982. Buckley & Brochu (1999) apresentam uma proposta filogenética para os Crocodyliformes em sua descrição de um novo Mesoeucrocodylia do Cretáceo Superior de Madagascar, *Mahajangasuchus insignis*. O novo táxon apresenta-se proximamente relacionado aos Peirosauridae. Ainda, Buckley *et al.* (2000), na descrição de um outro novo Mesoeucrocodylia do Maastrichtiano de Madagascar, *Simosuchus clarki*, também apresenta uma filogenia que corrobora a relação próxima entre os Peirosauridae e *Mahajangasuchus*. Esta proposta é suportada pelos dados aqui apresentados, por duas sinapomorfias não-ambíguas e por um valor de 63% de índice de *bootstrap*. Entretanto inclui-se também em Peirosauridae, *Mahajangasuchus* do Cretáceo Superior de Madagascar. Essa hipótese de relacionamentos denota um interessante padrão biogeográfico que será discutido posteriormente, ainda nessa contribuição. Recentemente, Buckley e seus colaboradores encontraram uma série de fragmentos cranianos de *Mahajangasuchus* (Buckley *pers. comm.*), e talvez após a publicação desses novos dados e inclusão em uma análise filogenética, torne ainda mais claro os relacionamentos entre os Peirosauridae.

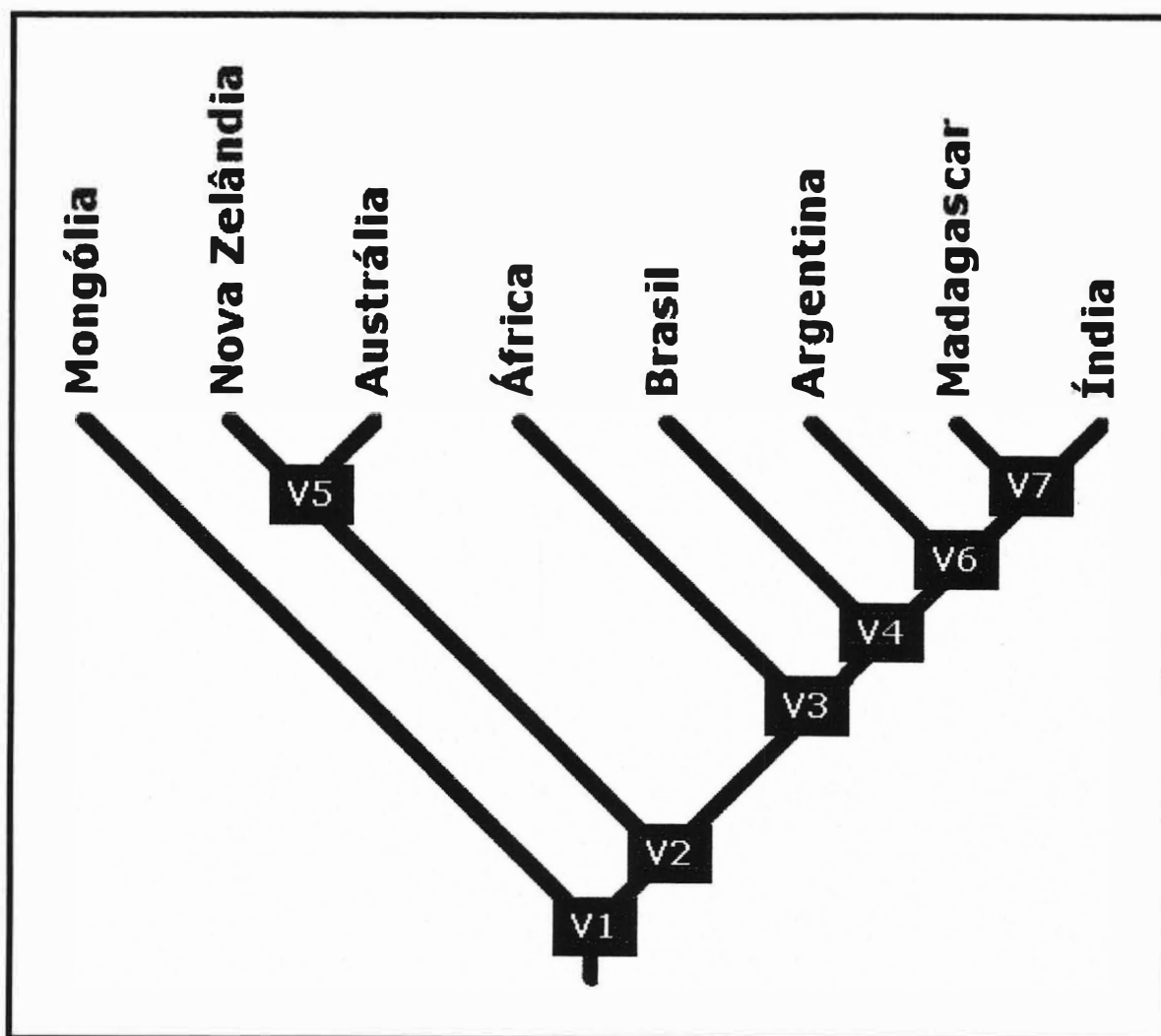
Gasparini *et al.*, (1991), também incluem em sua análise *Baurusuchus* e *Sebecus*, pois *Peirosaurus tormini* foi primeiramente relacionado aos Sebecosuchia (Price, 1955), por apresentar dentes zifodontes (carenas serrilhadas). Na topologia apresentada por Gasparini *et al.* (1991), ambos (*Baurusuchus* e *Sebecus*) formam um grupo natural, Sebecosuchia. Contudo, em nossos resultados Sebecosuchia apresentou-se parafilético. Gasparini *et al.*, (1993) apresentam uma proposta filogenética para os Sebecosuchia, onde sustentam a idéia de monofiletismo. Contudo, a matriz de caracteres utilizada nessa análise é composta apenas de elementos da morfologia craniana. Sabemos que a maioria dos táxons que compõem Sebecosuchia está representado apenas pelo crânio. Entretanto, em uma análise filogenética onde se privilegia um determinado “sistema” de caracteres, neste caso crânio-dentário, pode se perder a capacidade de testar e reconhecer as convergências (Abrantes, 2002). De fato, dentre as sete sinapomorfias propostas para os Sebecosuchia (Gasparini, *et al.*, 1993), a maioria é também encontrada em outros grupos de Mesoeucrocodylia, como, por exemplo, dentes zifodontes e *rostrum* latero-mesialmente comprimido (Peirosauridae), e ausência de fenestra pré-orbitária (Eusuchia). Outra característica levantada por Gasparini *et al.*, (1993) e assinalada como sinapomorfia para os Sebecosuchia é a presença de um *rostrum* moderadamente curto. Clark (1994) tenta evidenciar uma possível linhagem de crocodilianos de *rostrum* longo, porém o mesmo chega a conclusão ao longo do estudo que esse caráter está presente em pelo menos duas linhagens bem definidas de Mesoeucrocodylia – Thalattosuchia e Gavialidae. Como foi assinalado anteriormente, acreditamos que os Sebecidae, aqui representados por *Sebecus*, formariam uma linhagem bastante diversa e cosmopolita, como foi evidenciado por Buffetaut (1980 e 1982), entretanto, distante da linhagem dos

Baurusuchidae. Essa por outro lado, apresentou-se monofilética, suportada por um valor do índice de *bootstrap* considerado alto 71% e definida por cinco sinapomorfias não-ambíguas. A inclusão de *Stratiotosuchus* Campos, Suarez, Riff e Kellner, 2001, proporcionou uma nova definição para o grupo. Campos *et al.* (2001) propõem a inclusão de *Stratiotosuchus* em Baurusuchidae, entretanto teriam cometido o mesmo erro de Gasparini *et al.* (1993), salvo que apresentam uma característica interessante que pode ser mais uma sinapomorfia para Baurusuchidae - a presença de uma depressão rasa situada lateralmente às narinas externas. Ainda, *Stratiotosuchus* é descrito com base apenas no crânio, porém o material preservado também é composto de pós-cranio, ainda não-descrito (D. Riff *pers. comm.*). Talvez com a inclusão dos dados referentes ao resto do esqueleto, a hipótese aqui levantada de relacionamento possa ganhar maior suporte. Ainda em relação aos “sebecossúquia”, Buckley & Brochu (1999) apresentam em sua proposta cladística para os Mesoeucrocodylia uma politomia que reúne *Notosuchus*, *Libycosuchus*, *Baurusuchus* e *Sebecus*. Esse mesmo táxon é apresentado e descrito por Ortega *et al.* (2000), onde recebe o nome de Ziphosuchia (neste estudo ainda incluem-se *Iberosuchus*, *Bretesuchus*, e uma forma não descrita da Bacia de Itaboraí, Paleoceno do Brasil). Todavia, em nossa análise, Ziphosuchia é parafilético, e os membros que o compõem (*sensu* Buckley & Brochu, 1999), formam séries de grupos-irmãos consecutivos entre os principais clados da topologia resultante.

A história evolutiva dos Mesoeucrocodylia basais é bastante complexa, entretanto, acreditamos que demos um passo ainda discreto, porém constante em direção a compreensão dos padrões que regeram e promoveram a incrível diversidade de formas e hábitos apresentada por esse grupo de crocodilianos.

#### 4.2. EVOLUÇÃO DO GONDWANA DURANTE O MESOZÓICO

A Figura 13 apresenta a proposta de relacionamento das áreas do Gondwana, onde cada nó da topologia está relacionado com um evento vicariante. O V1 seria a disjunção entre Laurasia e Gondwana, na fragmentação do Pangea. A escolha do posicionamento e ordem desses eventos seguem uma lógica cronológica.



**FIGURA 13. Evolução do Gondwana, onde encontramos os eventos vicariantes discriminados.**

De acordo com a hipótese biogeográfica levantada, o segundo evento vicariante (V2) associado com a fragmentação do supercontinente Gondwana foi da separação da massa continental que incluía Austrália e Nova Zelândia da

massa continental remanescente (África, América do Sul, Madagascar, Índia e Antártica). Este evento teria ocorrido durante o Jurássico Superior-Cretáceo Inferior. Esta hipótese recebe pouco suporte na literatura corrente, onde propõem-se uma separação mais tardia para o complexo continental de Austrália e Nova Zelândia (*i.e.* Cretáceo Superior, 85 milhões de anos – Russell, 1993; Sampson *et al.*, 1998; Forster, 1999). Entretanto, estas hipóteses baseiam-se apenas na distribuição dos dinossauros - existem poucos registros para Austrália e Nova Zelândia, e não se sabe ao certo suas relações (Molnar & Wiffen, 1994). Apesar de nossos dados que relacionam essas subdivisões continentais serem baseados principalmente em grupos recentes – morcegos do grupo Nataloidea e aves ratitas, estes são dados plausíveis de teste a partir de uma metodologia científica – análise cladística. Ainda, os padrões apresentados pelos dipnóicos apresentam suporte cronológico nos registros fósseis (Marshall, 1986), contra as propostas baseadas apenas na distribuição de táxons (Russell, 1993; Sampson *et al.*, 1998). O complexo continental Nova Zelândia/Austrália teria se dividido durante o Santoniano (V5, 84 milhões de anos, Molnar & Wiffen, 1994).

A formação do Oceano Atlântico Sul (África-América do Sul) direcionou a um isolamento do continente africano das placas continentais ao redor (Aptiano-Albiano), já que Madagascar compunha juntamente com Índia, Antártica e América do Sul o bloco continental remanescente (V3). Talvez esse seja o evento com maior concordância entre os pesquisadores. Reunimos dados para este evento em praticamente todas as filogenias utilizadas na confecção da matriz de áreas. Entretanto, nossos dados suportam a hipótese de que a África tenha ficado completamente isolada, e dados bibliográficos indicam uma posterior conexão a Europa durante o Cretáceo (Russell, 1993). Essa hipótese conjuntiva entre África

e Europa ganha suporte ao analisarmos a distribuição, em conjunto com a filogenia dos Spinosauridae (dinossauros Theropoda, Sereno *et al.*, 1998).

Alguns pesquisadores propõem uma conexão via “pontes continentais” ou mesmo ilhas, posterior ao Albiano entre África e América do Sul. A fauna de vertebrados compartilhados fornece suporte a essa idéia - celacantídeos (Wenz, 1980), “araripesuquídeos” (Buffetaut & Taquet, 1977; 1979; Gasparini *et al.*, 1998) e dinossauros (Calvo & Salgado, 1995; 1996). A coexistência de espécies em ambos continentes poderia indicar um evento migratório, e por conseqüência a existência de conexões terrestres. Viana (1998) sugere que em razão de movimentos de rotação e compressão existentes na América do Sul e África, canais proto-Atlânticos podem temporariamente ter se fechado direcionando a conexões terrestres efêmeras (pontes) entre ilhas e ambos os continentes. Apesar de bastante difundida, a idéia de “pontes terrestres” entre África e América do Sul, apresenta pouco suporte. Apenas os dinossauros saurópodos do gênero *Rebbachisaurus* apresentam um padrão de fato condizente com esta proposta (Calvo & Salgado, 1995; Medeiros, 2000), uma vez que membros do mesmo gênero foram encontrados em ambos os continentes. Esses dinossauros possuem a clássica distribuição gondwânica que relaciona a África e América do Sul: *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954, do Aptiano-Albiano do Marrocos (África); e “*Rebbachisaurus*” *tessonei* Calvo & Salgado, 1995, Albiano-Cenomaniano da Argentina (América do Sul). Entretanto, Bonaparte (1997) e Wilson & Sereno (1998) sugerem que a forma Argentina de “*Rebbachisaurus*” deveria ser sinonimizada para *Rayososaurus* Bonaparte, 1995, o que traria a explicação da distribuição dos “Rebbachisauridae” para um âmbito vicariante. Ainda, as proposições de coexistência das espécies de “araripesuquídeos” entre África e América do Sul são controversas, e o exemplar africano “*Araripesuchus*”

*wegeneri*, pertenceria a um outro gênero ainda não descrito (Ortega *et al.*, 2000). Com relação aos celacantídeos do gênero *Mawsonia*, uma revisão vem sendo conduzida, onde um dos pontos a serem abordados é a confirmação ou não da presença de *Mawsonia* no território africano (M. Sardenberg Carvalho, com. pessoal). Kellner (1994) vai mais além e assinala que nenhum fóssil de Archosauria a nível específico é comum a ambos continentes, e esse fato corromperia a hipótese de “pontes de conexão”. De acordo, publicações recentes sugerem especiação por eventos vicariantes entre táxons proximamente relacionados que possuem uma distribuição condizente com o riftiamento África-América do Sul (Ortega *et al.*, 2000; Maisey, 2000). Por outro lado, se for confirmado a ocorrência de um *Rebbachisaurus* no Cenomaniano da Bacia de São Luís, Norte do Brasil (Medeiros, 2000; Medeiros & Schultz, 2001), como também, das espécies africanas de *Mawsonia*, reforçará a hipótese de conexões terrestres entre África e América do Sul durante o pós-Albiano. Contudo, os padrões apresentados na topologia resultante indicam uma disjunção entre ambos continentes durante o Aptiano-Albiano, o que provavelmente tornou-se uma barreira extrínseca, impedindo a troca de informações gênicas entre as faunas continentais, e permitindo a especiação por isolamento.

Em nossa proposta, África e Madagascar não apresentam relações próximas. Classicamente, a origem do endemismo Malgache teria dois momentos: um por vicariância e outro por migração (Mittermeier *et al.*, 1994). O primeiro teria ocorrido durante os primeiros momentos de fragmentação do Gondwana (por volta de 160 milhões de anos), e subsequente separação África-Madagascar, formando o Estreito de Moçambique (Mittermeier *et al.*, 1994). Entretanto, não existem registros de fósseis deste período em comum entre África e Madagascar que corroborem essa proposta, e mesmo aqueles que defendem a



hipótese de disjunção dessas massas continentais, concordam que a fauna Malgache seria mais recente. Então, ancestrais africanos da fauna hoje endêmica de Madagascar teriam cruzado o Estreito de Moçambique, e “colonizado” a ilha durante o Eoterciário. Entretanto, o grupo de animais mais característico de Madagascar, os lêmures (mamíferos primatas), tem o seu registro mais antigo na ilha somente durante o Quaternário (Mittermeier *et al.*, 1994). Por outro lado, esses primatas hoje endêmicos de Madagascar, são comumente encontrados em estratos do Paleoceno Inferior da América do Norte (Paula Couto, 1979; McKenna & Bell, 1997). Muizon & Marshall (1992) propõem uma conexão, durante o Cretáceo Médio-Superior, entre América do Norte, Mongólia e América do Sul. Durante esse período América do sul, Antártica, Índia e Madagascar formavam uma grande massa continental. Apesar de não termos fósseis de lêmures nas três primeiras áreas, provavelmente a presença desse grupo de primatas no Paleoceno Inferior da América do Norte seja explicada pela conexão dessas áreas, por vicariância ou por dispersão. Ainda, os fósseis africanos do Terciário, principalmente mamíferos (ungulados e carnívoros), possuem uma relação muito mais próxima com os mamíferos da Laurásia do que os do Gondwana (Mittermeier *et al.*, 1994).

Surpreendentemente, o continente sul-americano não se apresenta como uma entidade monofilética, em acordo com o padrão encontrado na topologia resultante nessa análise (V4). A porção andeana-patagônica do continente (região austral) é mais proximamente relacionada à Índia e Madagascar do que a porção tropical corrente. Pascual *et al.*, (1996), propõem a formação de uma barreira extrínseca durante o Cretáceo Superior (após 80 milhões de anos), que impediria a troca faunística entre a América do Sul tropical e austral. Esta barreira provavelmente existiu até o Paleoceno Inferior (Pascual *et al.*, 1996). Fato que

talvez explique a ausência de certos grupos de mamíferos mesozóicos (encontrados comumente na Patagônia Argentina), principalmente no Brasil – Gondwanatheria, Multituberculata, etc. Tal relacionamento pode ser explicado por uma conexão ao sul da América do Sul com a Antártica e o subcontinente indiano e Madagascar (que foram adjacentes a Antártica durante grande parte do Cretáceo). Com a exceção da Antártica, em todas essas subunidades gondwânicas foram encontrados evidências faunísticas diretas desta conexão - por exemplo, os mamíferos Gondwanatheria antes endêmicos da Argentina patagônica, foram posteriormente encontrados em Madagascar e Índia (Krause *et al.*, 1997).

A fragmentação deste subcontinente, formado por América do Sul, Antártica, Madagascar e Índia, teve seu início com o riftiamento do Platô de Kerguelen - conexão terrestre entre Antártica e Indo-Madagascar (V6, Sampson *et al.*, 1998). Esta fragmentação ocorreu durante o Campaniano, por volta de 80 milhões de anos.

O próximo evento vicariante foi a separação do subcontinente Indo-Madagascar durante o Campaniano/Maastrichtiano (V7, 80-63 Milhões de anos). Com isso, o subcontinente indiano começou a sua “jornada” rumo a colisão com o Sudeste asiático, e por consequência deste choque formou-se a cordilheira do Himalaia.

Um outro evento vicariante foi a disjunção Antártica/América do Sul, provavelmente ocorrida durante o Deseadense, Oligoceno Superior (Sampson *et al.*, 1998). Não temos dados filogenéticos para suportar esse evento, entretanto se propomos aqui que existiu uma conexão entre América do Sul-Antártica, esta deve ter se extinguido em algum momento. Interessante, porém, é que esta proposta vai de encontro a clássica hipótese de Simpson (1980) em seu livro

"*Splendid isolation...*", onde o autor propõe a hipótese da América do Sul ter permanecido isolada durante todo o Terciário, e isto teria sido o principal motivo para a formação de uma fauna única e diversa de mamíferos sulamericanos. Entretanto, a presença de preguiças terrícolas (mamíferos xenártros) e notoungulados na Antártica é uma forte evidência desta conexão, posto que estes mamíferos são endêmicos das Américas. Talvez este "corredor" possa ter servido de passagem também para a "migração" dos representantes da fauna de mamíferos roedores caviomórfos e primatas platirrínos, proposto também por Simpson (1940). Estes têm o seu primeiro registro na América do Sul exatamente durante o Deseadense. É consenso que seus grupos mais próximos estão na África, então várias são as tentativas de explicação para a invasão desses na América do Sul, entretanto, a questão continua em aberto.

Apesar da Antártica não estar representada em nenhuma das filogenias disponíveis em nossa matriz, prediz-se, baseados nos resultados aqui apresentados, que a descoberta de fósseis e subsequente inclusão destes em análises filogenéticas pré-existentes, irão revelar táxons proximamente relacionados a espécies descritas para Argentina, Índia e Madagascar.

Os padrões biogeográficos encontrados em nossa análise corroboram diversos dados levantados nas últimas décadas sobre a evolução do Gondwana. Entretanto, apresentamos uma hipótese suportada em dados plausíveis de teste metodológico, o que até então era inédito. Esta proposição demonstra o quanto é complexa a história do Gondwana, e a adição de dados, principalmente da Antártica talvez elucide ainda mais a evolução deste supercontinente e por consequência de sua fauna tão peculiar.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BENTON, M. J. 2000. *Vertebrate Paleontology*. 2 ed. Blackwell Science Press, London.
- BENTON, M. J. & CLARK, J. M. 1988. *Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia*. In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, v.1: Amphibians, Reptiles, Birds. M. J. Benton (Editor). Systematics Association Special Volume nº 35 A, Clarendon Press, Oxford, pp. 295-338.
- BLEDSE, A. H. 1988. A phylogenetic analysis of postcranial skeletal characters of the Ratite birds. *Annals of the Carnegie Museum* 57: 73-90.
- BONAPARTE, J. F. 1991. Los vertebrados fosiles de la Formacion Rio Colorado, de la ciudad de Neuquen y cercanias, Cretacico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, 4(3), 123pp.
- BONAPARTE, J. F. 1997. *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte, 1995. *Ameghiniana*, 34(1): 116.
- BROOKS, D. R. e MCLENNAN, D. A. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chiicago.
- BROOKS, D. R. 1981. Hennig's parasitological method: a proposed solution. *Systematic Zoology*, 30, 229-249.
- BUCKLEY, G. A. & BROCHU, C. A. 1996. Campanian (Upper Cretaceous) crocodyliforms from Madagascar and their biogeographic implication. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Abstracts of Papers, 16(3), 24.
- BUCKLEY, G. A. & BROCHU, C. A. 1997. Hyperdiversity and the paleobiogeographic origins of the Late Cretaceous crocodyliforms of

- Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Abstracts of Papers, 17(3), 35.
- BUCKLEY, G. A. & BROCHU, C. A. 1999. An enigmatic new crocodile from the Upper Cretaceous of Madagascar. *Special Papers in Palaeontology*, 60, 149-175.
- BUCKLEY, G. A.; BROCHU, C. A.; KRAUSE, D.W. & POL, D. 2000. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, 405, 941-944.
- BUFFETAUT, E. 1978. Les crocodiles à dents de dinosaure. *La Recherche*, 89 (9): 492-494.
- BUFFETAUT, E. 1979. The Evolution of the Crocodylians. *Scientific American*, October, 124-132.
- BUFFETAUT, E. 1980. Histoire Biogéographique des Sebecosuchia (Crocodylia, Mesosuchia): Un essai d'interprétation. *Annales de Paleontologie Vertébrés*, 66, 1-18.
- BUFFETAUT, E. 1982. Un problème de paléobiogéographie continentale: les Crocodyliens méso-suchiens ziphodontes de l'Eocène européen. *Bull. de la Société Géologique de France*, (7), XXIV 5-6:1101-1107.
- BUFFETAUT, E. 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodyliens méso-suchiens. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 142, 1-88.
- BUFFETAUT, E. & TAQUET, P. 1977. The giant crocodylian *Sarcosuchus* in the Early Cretaceous of Brazil and Niger. *Paleontology*, 20, pp. 203-208.
- BUFFETAUT, E. & TAQUET, P. 1979. An early Cretaceous terrestrial crocodylian and the opening of the South Atlantic. *Nature*, 280(5722), 486-487.

- CALVO, J. O. & SALGADO, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. a new Sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia*, 11, pp. 7-33.
- CALVO, J.O. & SALGADO, L. 1996. A land bridge connection between South America and Africa during Albian-Cenomanian times based on sauropod dinosaur evidence. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 39, Salvador, 1996, Anais. Sociedade Brasileira de Geologia - Núcleo Bahia-Sergipe, pp. 392-393.
- CAMPOS, D.A.; SUAREZ, J.M; RIFF, D.; KELLNER, A.W.A. 2001. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Geologia*, 57, 7pp.
- CARVALHO, I. S. & BERTINI, R. J. 1999. *Mariliasuchus*, um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Geología Colombiana*, 24, 83-105.
- CARVALHO, I. S. & BERTINI, R. J. 2000. Contexto geológico dos notossúquios (Crocodylomorpha) cretácicos do Brasil. *Geología Colombiana*, 25, 163-184.
- CLARK, J. M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. p. 84-97 In: Fraser, N. C. & Sues, H. D. (Eds.). In the Shadow of Dinosaurs. Cambridge Univ. Press.
- CLARK, J. M; JACOBS, L. L. & DOWNS, W. R. 1989. Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. *Science*, 244, 1064-1066.
- COLBERT, E. H., & MOOK, C. C. 1951. The ancestral crocodylian, *Protosichus*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 97, 147-182.
- GASPARINI, Z. 1982. Una nueva familia de cocodrilos zifodontes cretácicos de América del Sur. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE GEOLOGÍA, 5, Actas, 1981, Buenos Aires, 4, 317-329.

- GASPARINI, Z.; CHIAPPE, L. M. & FERNANDEZ, M. 1991. A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 11(3), 316-333.
- GASPARINI, Z., FERNANDEZ, M., & POWELL, J. 1993. New Tertiary Sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: Phylogenetic Implications. *Historical Biology*, vol. 7, 1-19.
- GASPARINI, Z., BUSCALIONI, A.D., ORTEGA, F. & CALVO, J.O. 1998. Una nueva especie de *Arapesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) del Cretácico temprano de Patagonia (Argentina). *In: CONGRESO URUGUAYO DE GEOLOGÍA*, 2, *Actas*. Punta Del Este, Uruguay, pp.177-182.
- GOMANI, E. M. 1997. A crocodyliform from the Early Cretaceous Dinosaur Beds, Northern Malawi. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(2), 280-294.
- HECHT, M. K. & TARSITANO, S. F. 1983. On the cranial morphology of the Protosuchia, Notosuchia and Eusuchia. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 11, 657-668.
- FARRIS, J. S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis. *Advances in Cladistics*, 2, 7-36.
- FARRIS, 1988. Hennig86 version 1.5 manual: software and MSDOS program.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits in phylogenies: an approach using bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- FORSTER, C. A. 1999. Gondwanan dinosaur evolution and biogeographic analysis. *Journal of African Earth Sciences*, 28(1): 169-185.
- KELLNER, A. W. A. 1994. Comments on the Paleobiogeography of Cretaceous Archosaurs during the opening of the South Atlantic Ocean. *Acta Geologica Leopoldensia*, 17: 615-625.

- KRAUSE, D. W., PRASAD, G. V. R., von KOENIGSWALD, W., SAHNI, A. & GRINE, F. E. 1997. Cosmopolitanism among Gondwanan Late Cretaceous mammals. *Nature*, vol. 390, 504-507.
- MAISEY, J. G. 2000. Continental break up and the distribution of fishes of Western Gondwana during the Early Cretaceous. *Cretaceous Research*, 21:281-314.
- MARSHALL, C. R. 1986. Lungfish: Phylogeny and Parsimony. *Journal of Morphology* Supplement 1:151-162.
- MEDEIROS, M.A. 2000. A Laje do Coringa (Ilha do Cajual, Bacia de São Luís, Baía de São Marcos, MA): conteúdo fossilífero, bioestratigrafia, diagênese e implicações na paleobiogeografia do Mesocretáceo do Nordeste brasileiro. Universidade Federal do Rio de Janeiro. Curso de Pós-Graduação em Geociências. DSC Thesis. Porto Alegre, 107 pp.
- MEDEIROS, M.A. & SCHULTZ, C.L. 2001. *Rebbachisaurus* (Sauropoda, Diplodocidomorpha) no Mesocretáceo do Nordeste do Brasil. *In: Encontro de Zoologia do Nordeste*, 13. Programa e Resumos, Sociedade Nordestina de Zoologia/Universidade Federal do Maranhão, pp.166.
- MCKENNA, M. C. e BELL, S. K. 1997. Classification of Mammals above the Species Level. Columbia University Press, New York. 631p.
- MITTERMEINER, R. A., TATTERSALL, I. KONSTANT, W. R., MEYERS, D. M. & MAST, R. B. 1994. Lemurs of Madagascar. *Conservation International Tropical Field Guide series*. Conservation International, Washington, DC. 356p.
- MOLNAR, R. E. & WIFFEN, J. 1994. A Late Cretaceous polar dinosaur fauna from New Zealand. *Cretaceous Research*, 15:689-706.



- MUIZON C. de, & MARSHALL, L. G. 1992. *Alcidedorbignya inopinata* (Mammalia: Pantodonta) from the early Paleocene of Bolivia: phylogenetic and paleobiogeographic implications. *Journal of Paleontology* 66: 509-530.
- NELSON, G. J. e PLATNICK, N. I. 1981. Systematic and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York.
- NOBRE, P. H. 2000. *Morfologia pós-craniana de Notosuchia (Crocodylomorpha, Mesosuchia), do Cretáceo do Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências - Universidade Federal do Rio de Janeiro. MSc. Thesis, 81pp. (*Unpublished*).
- NOBRE, P. H. & CARVALHO, I. S. 2001. Morfologia do crânio de *Candidodon itapecuruense*, um Crocodylomorpha (Notosuchia) cretácico do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 2:
- ORTEGA, F.; GASPARINI, Z.; BUSCALIONI, A. D. & CALVO, J. O. 2000. A new species of Araripesuchus (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(1), 57-76.
- PASCUAL, R., ORTIZ-JAUREGUIZAR, E., & PRADO, J. L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Münchner Geowissenschaftlich Abhandlungen*, (A) 30: 255-319.
- PAULA COUTO, C., 1979. *Tratado de Paleomastozoologia*. Academia Brasileira de Ciências, 590pp. Rio de Janeiro.
- PINNA, M. C. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistics paradigms. *Cladistics* 7 (4).
- POL, D. 1999. Basal Mesoeucrocodylian relationships: new clues to old conflicts. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Abstracts, 19(3), 69 A.

- POUGH, F. H., ANDREWS, R. M., CADLE, J. E., CRUMP, M. L., SAVITZKY, A. H., WELLS, K. D. Herpetology. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- POUGH, F. H., JANIS, C. M., HEISER, J. B. 1999. Vertebrate life. 5 ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- PRICE, L. I. 1955. Novos crocodilídeos dos arenitos da Série Bauru. Cretáceo do Estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 27(4), 487-498.
- RIEPPPEL, O. C. 1988. Fundamentals of Comparative Biology. Birkhauser Verlag, Basel. 202 pp.
- ROGERS, K. C., & FORSTER, C. A. 2001. The last of the dinosaur sauropod from Madagascar. *Nature*, vol. 412, 530-534.
- RUSSELL, D. A. 1993. The role of Central Asia in dinosaurian biogeography. *Canadian Journal of Earth Science*, 30, 2002-2012.
- SAMPSON, S. D., WITMER, L. M., FORSTER, C. A., KRAUSE, D. W., O'CONNOR, P. M., DODSON, P., & RAVOAVY, F. 1998. Predatory Dinosaur Remains from Madagascar: Implications for the Cretaceous Biogeography of Gondwana. *Science*, vol. 280, 969-1156.
- SAMPSON, S. D., CARRANO, M. T., FORSTER, C. A. 2001. A bizarre predatory dinosaur from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, vol. 409, 504-506.
- SERENO, P. C., BECK, A. L., DUTHEIL, D. B., BOUBACAR, G., LARSSON, H. C. E., LYON, G. H., MARCOT, J. D., RAUHUT, O. W. M., SADLEIR, R. W., SIDOR, C. A., VARRICCHIO, D. D., WILSON, G. P., & WILSON, J. A. 1998. A Long-Snouted Predatory Dinosaur from Africa and the Evolution of Spinosaurids. *Science*, 282: 1298-1302.

- SIMMONS, N. B., & GEISLER, J. H. 1998. Phylogenetic Relationships of *Icaronycteris*, *Archaeonycteris*, *Hassianycteris*, and *Palaeochiropterix* to extant bat lineages, with comments on the evolution of ecolocation and foraging strategies in Microchiroptera. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 235, 1-182.
- SIMPSON, G. G. 1937. New reptiles from the Eocene of South America. *American Museum Novitates*, 927: 1-3.
- SIMPSON, G. G. 1940. Review of the Mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 83: 649-709.
- SIMPSON, G. G. 1980. Splendid Isolation. The Curious History of South American Mammals. Yale University, New Haven, 266p.
- SORENSEN, M.D. 1996. TreeRot. University of Michigan, Ann Arbor.
- SWOFFORD, D. L. 2001. PAUP\* Phylogenetic Analysis using Parsimony (\* and other methods) version 4.0b8a. Sinauer Associated, Sunderland.
- VIANA, M. S. S. 1998. The Proto-Atlantic Albian way and its influence on the South American-African life. Abstracts of the Third Annual Conference on South Atlantic Mesozoic Correlations. Comodoro Rivadavia, Bol. 2 (edición especial). Año 1, 32-34.
- WILEY, E. O., SIEGEL-CAUSEY, D. J., BROOKS, D. R., e FUNK, V. A. 1991. The compleat cladist: a primer of phylogenetic procedures. Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence.
- WILEY, E. O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. Wiley Interscience, New York.
- WILSON, J. A. & SERENO, P. C. 1998. Early Evolution and Higher-level Phylogeny of Sauropod Dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, vol. 18, Suppl. 2, 1-70.

- WENZ, S. 1980. A propos du genre *Mawsonia*, Coelacanthe géant du Crétacé inférieur d'Afrique et du Brésil. *Mémoire Société Géologique de France*, (N.S.), 59(139): 187-190.
- WU, X. C. & SUES, H. D. 1996. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(4), 688-702.
- WU, X. C., SUES, H. D. & SUN, A. 1995. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. *Nature*, 376, 678-680.

## APÊNDICE 1

Lista de caracteres e respectivos estados

1. **Ornamentação da superfície externa dos ossos dérmicos cranianos:** 0 – suave ou formado por canais e cristas; 1 – com escavações circulares ou subpoligonais.
2. **Ornamentação da superfície palatina:** 0 – superfície palatina do maxilar suave; 1 – superfície palatina ornamentada por cristas.
3. **Comprimento rostral (I):** 0 – distância a partir da margem orbital anterior até o contorno anterior do rostrum igual ou maior que a distância a partir da margem anterior orbital até o contorno parietal posterior; 1 – distância a partir da margem anterior orbital até o contorno anterior do rostrum mais curta que a distância a partir da margem anterior orbital até o contorno posterior parietal.
4. **Comprimento rostral (II):** 0 – distância a partir da margem anterior orbital até o contorno anterior do rostrum mais curta, igual ou levemente mais comprida que a distância a partir da margem orbital anterior até o contorno parietal posterior; 1 – distância a partir da margem anterior orbital até o contorno anterior do rostrum pelo menos duas vezes que a distância a partir da margem anterior orbital até o contorno parietal posterior.
5. **Secção rostral:** 0 - tubular, quase mais profundo do que amplo; 1 – mais amplo que profundo.
6. **Sutura pré-maxilar/maxilar em vista lateral:** 0 – vertical; 1 – direcionada caudo-lateralmente.
7. **Articulação pré-maxilar/maxilar:** 0 – premaxilar sobrepondo-se ao maxilar; 1 – premaxilar e maxilar suturados.
8. **Sutura pré-maxilar/maxilar em vista lateral:** 0 – reta; 1 – perfazendo um “zigue-zague”.
9. **Direção da sutura pré-maxilar/maxilar em vista lateral:** 0 – direcionada cranialmente; 1 – direcionada caudalmente. OBS: A direção da sutura é avaliada em relação a uma linha imaginária que passa entre o contato lateral dos ossos.
10. **Margem ventral do pré-maxilar em relação a margem ventral do maxilar em vista lateral:** 0 – posicionada quase na mesma altura; 1 – mais profunda, e o contorno dorsal anterior do dentário é também fortemente côncavo.

11. **Cavidade oral comunicando-se com a cavidade nasal através de fenestras palatinas (fenestrae naso-oral), ao invés das narinas internas:** 0 – não; 1 – sim.
12. **Fenestra naso-oral formada por:** 0 – maxilar e pré-maxilar; 1 – pré-maxilar.
13. **Forame na sutura pré-maxilar/maxilar em vista lateral:** 0 – presente; 1 – ausente.
14. **Chanfro pré-maxilar/maxilar:** 0 – ausente; 1 – presente.
15. **Último alvéolo pré-maxilar é o maior da série dentária pré-maxilar;** 0 – não; 1 – sim.
16. **Narinas externas:** 0 – voltada frontalmente, latero-frontalmente ou fronto-dorsalmente; 1 – voltada dorsalmente.
17. **Posição das narinas externas em relação ao contorno anterior dorsal em vista dorsal:** 0 – protegido; 1 – uma barra pré-maxilar separa as narinas externas e o contorno rostral anterior.
18. **Posição relativa do último dente do maxilar em relação a margem anterior da fenestra palatina:** 0 – último dente do maxilar caudal em relação a margem da fenestra palatina; 1 – último dente do maxilar cranial em relação à margem anterior da fenestra palatina.
19. **Implantação dentária:** 0 – dentes implantados em alvéolos isolados; 1 – dentes implantados e dispostos em uma fenda.
20. **Tamanho dos dentes maxilares:** 0 – todos os dentes maxilares em tamanho semelhante ou com os alvéolos maiores posicionados na metade da série dentária; 1 – variações de tamanho dos dentes ao longo da série dentária
21. **Margem ventral do maxilar em vista lateral:** 0 – reta ou convexa; 1 – sinusoidal.
22. **Ponta rostral dos nasais(I):** 0 – nasais articulam-se com a margem caudal das narinas externas; 1 – nasais não articulam com a margem caudal das narinas externas.
23. **Ponta rostral dos nasais(II):** 0 - nasais articulam-se com o pré-maxilar; 1 - nasais não articulam com o pré-maxilar.
24. **Ponta caudal dos nasais:** 0 – caudalmente os nasais convergem em um plano sagital; 1- nasais caudalmente separados por uma projeção sagital do frontal.
25. **Frontais:** 0 – separados; 1 – fusionados.

26. **Superfície fronto-parietal dorsal:** 0 – reduzida à uma barra estreita; 1 – ampla.
27. **Sutura parieto/pós-orbital:** 0 – ausente na superfície dorsal do teto craniano; 1 – presente na superfície dorsal do teto craniano.
28. **Parietais:** 0 – separados; 1 – fusionados.
29. **Pilares pré-frontais:** 0 – não articulam com o palato; 1 – articulam o palato e estão solidamente integrados.
30. **Pilares pré-frontais quando integrados com o palato:** 0 - pilares transversalmente expandidos; 1 - transversalmente expandidos na sua metade dorsal e ventralmente colunar; 2 - pilares longitudinalmente expandidos sua porção dorsal e ventralmente colunar.
31. **Pós-frontais:** 0 – presentes; 1 – ausentes.
32. **Espinha antero-posterior do pós-orbital:** 0 – ausente; 1 – pós-orbitais projetam, uma espinha curta e laminar.
33. **Comprimento relativo entre o pós-orbital e esquamosal:** 0 - esquamosal é maior; 1 – pós-orbital é maior.
34. **Porção jugal da barra pós-orbital:** 0 – acompanha a superfície lateral do jugal; 1 – medianamente deslocada e uma crista separa a barra pós-orbital da superfície lateral do jugal.
35. **Ponta caudal da articulação ectoperigoideana-jugal:** 0 – posicionada cranial à barra pós-orbital; 1 – posicionada caudal e ultrapassa a barra pós-orbital.
36. **Sutura ectopterygóide-pós-orbital:** 0 - ectopterygóide não articula o pós-orbital; 1 - ectopterygóide articula o pós-orbital no lado mediano da barra pós-orbital.
37. **Pós-orbital e jugal formando a barra pós-orbital em vista lateral:** 0 - jugal posiciona caudal ao pós-orbital; 1 – pós-orbital é mediano ou caudal em relação ao jugal.
38. **Jugal e quadratojugal em vista lateral:** 0 - quadratojugal visível abaixo do jugal; 1 - quadratojugal não é exposto.
39. **Corner da fenestra infra-temporal em vista lateral:** 0 – sutura jugal-quadratojugal localizada em um corner postero-ventral; 1 - quadratojugal estende-se anteriormente formando parteda margem dorsal da barra infra-temporal.

40. **Teto craniano:** 0 – não desenvolvido, superfície dorsal do pós-orbito/esquamosal em um plano mais baixo que a superfície dorsal fronto-parietal; 1 – superfícies pós-orbito/esquamosal e fronto-parietal no mesmo plano.
41. **Fenestra supra-temporal:** 0 – relativamente grande, cobrindo grande parte da superfície do teto craniano; 1 – relativamente curta, fenestra envolvida por um teto craniano plano e estendido.
42. **Superfície externa do esquamosal:** 0 – orientada latero-dorsalmente; 1 – orientada dorsalmente.
43. **Contorno do esquamosal em vista dorsal:** 0 – curvado; 1 – formato de “L”.
44. **Inclinação do quadrado em relação a um plano horizontal que inclui o teto craniano:** 0 – eixo crânio-caudal do quadrado inclinado mais do que 45°; 1 - eixo crânio-caudal do quadrado menos do que 45°.
45. **Sulcos longitudinais na superfície dorso-lateral do esquamosal:** 0 – ausente; 1 – presente.
46. **Fenestra infratemporal:** 0 – lateralmente localizada; 1 – latero-dorsalmente localizada.
47. **Espinha do quadrado-jugal na margem caudal da fenestra infra-temporal:** 0 – ausente; 1 – presente.
48. **Articulação quadrado-jugal / pós-orbital (I):** 0 – ampla; 1 – pontuadamente, quadrado-jugal dorsalmente agudo, ou não existe articulação.
49. **Articulação quadrado-jugal / pós-orbital (II):** 0 – sim; 1 – não.
50. **Fenestração do quadrado (I):** 0 – quadrado sem fenestra; 1 – quadrado fenestrado, mesmo possuindo uma fenestra que neste caso é posicionada na superfície dorsal do processo cranial ascendente do quadrado.
51. **Fenestração do quadrado (II):** 0 – com mais de uma fenestra; 1 – com apenas uma fenestra.
52. **Posição relativa da articulação crânio-mandibular:** 0 – abaixo da margem ventral do basi-occipital; 1 – alinhada com o basi-occipital.
53. **Côndilos do quadrado:** 0 – quase alinhados; 1 – côndilo mediano expandido ventralmente.
54. **Margem dorso-caudal do quadrado:** 0 – reta ou levemente curvada; 1 - formando o chanfro ótico.



55. **Superfície dorsal do ramo caudal do quadrado: Dorsal surface of caudal branch of quadrate:** 0 – côncava ou plana e lisa; 1 – com uma crista longitudinal a partir da base do processo para-occipital até o término da articulação.
56. **Palato secundário pterigóideano:** 0 – pterigóides do palato primário expostos e não articulam-se entre si; 1 - pterigóides articulam-se em uma linha média, formando o palato secundário.
57. **Processo basioccipital:** 0 – expandido; 1 – reduzido a uma porção estreita ou ausente.
58. **Pterigóide:** 0 – separado caudalmente; 1 – caudalmente fusionado.
59. **Vômer:** 0 – exposto no palato entre pré-maxilar e maxilar; 1 – encoberto pelo ramo palatino do maxilar.
60. **Palato secundário do palatino:** 0 – palatinos do palato primário expostos e não articulam entre si; 1 – palatinos articulam-se em uma linha média, formando o palato secundário.
61. **Contato ectopterigóide-maxilar:** 0 – ectopterigóide não articula ao ramo palatino do maxilar; 1 – ectopterigóide articula-se com o ramo maxilar palatino.
62. **Exposição do supra-occipital no teto craniano:** 0 – não, parietais em contato na região occipital, permitindo uma exposição dorsal do supra-occipital; 1 – supra-occipital conectando o parietal na borda posterior do teto craniano ou claramente exposta na superfície dorsal do teto craniano.
63. **Ossos circundantes ao forâme magno:** 0 – exo-occipitais e supra-occipital; 1 – exo-occipitais.
64. **Foraminações occipitais para os nervos cranianos IX, X e XI:** 0 – todos passando através de um forame comum; 1 - forâme metóptico (IX) em uma passagem separada.
65. **Superfície do basioccipital abaixo do forâme magno:** 0 – orientada caudo-ventralmente; 1 – orientada verticalmente, paralela ao occipital.
66. **Projeção cranial da lâmina ilíaca:** 0 – presente e tão comprida quanto a projeção caudal; 1 – reduzida a uma tuberosidade; 2 – ausente.
67. **Basiesfenóide em vista ventral:** 0 – amplamente exposto; 1 – quase excluído da vista ventral e encoberto pelo pterigóide e basioccipital.

68. **Comprimento relativo do basiesfenóide e basioccipital:** 0 – basiesfenóide mais curto ou igual ao basioccipital; 1 – basiesfenóide maior e transversalmente mais amplo que o basioccipital.
69. **Fenestra antero-orbital:** 0 – presente; 1 - ausente ou reduzida a um pequeno forâme.
70. **Participação do nasal na fenestra antero-orbital:** 0 – sim; 1 – não.
71. **Participação do jugal na fenestra antero-orbital:** 0 – sim; 1 – não.
72. **Fenestra supra-temporal:** 0 – presente; 1 – ausente.
73. **Fenestra infra-temporal (I):** 0 – amplo; 1 – formando uma fenda vertical.
74. **Fenestra infra-temporal (II) :** 0 – mais curta que profunda ou pelo menos mais comprida que profunda; 1 – muito mais longa que profunda.
75. **Abertura anterior do temporo-orbital:** 0 – exposto em vista dorsal; 1 – encoberto em vista dorsal e sobreposto pela fossa supra-temporal do esquamosal.
76. **Canal crânio-quadrado:** 0 – aberto lateralmente; 1 – fechado por uma fina lâmina formada pelo esquamosal, quadrado e exo-occipital; 2 – fechado por uma lâmina espessa formada pelo esquamosal, quadrado e exo-occipital.
77. **Lâmina ilíaca:** 0 – com a lâmina posterior mais alta que a anterior; 1 – com a lâmina anterior mais alta que a posterior.
78. **Maxilar formando parte do palato secundário:** 0 – não; 1 – sim.
79. **Palatinos ou pterigóides participando da abertura caudal do ducto nasofaríngeo (narinas internas):** 0 – não; 1 – sim.
80. **Fenestra mandibular externa:** 0 – presente como um forâme amplo; 1 – presente porém bastante reduzido; 2 – ausente.
81. **Compressão mandibular:** 0 – dentário comprimido, formado por uma lâmina vertical lateral e mediana; 1 – dentário transversalmente expandido, quase tão amplo quanto alto, e com uma superfície convexa latero-ventral.
82. **Sutura entre dentários:** 0 – sínfise mandibular separada; 1 – dentários fusionados, pelo menos na sínfise mandibular ventral.
83. **Ramo dorso-caudal do dentário:** 0 – dentário estendendo-se caudalmente até o final da série dentária; 1 - dentário estendendo-se caudalmente além da série dentária.
84. **Lateral contour of dentary in dorsal view:** 0 – straight; 1 – sigmoidal.

85. **Dentes do pós-caniniformes do dentário:** 0 – quase homodonte em tamanho; 1 – com variações de tamanho.
86. **Contorno dos dentes do dentário em vista dorsal:** 0 – reto; 1 – sigmoidal.
87. **Cabeça proximal articular da tibia:** 0 – com duas côncavidades separadas por uma crista; 1 – com uma côncavidade.
88. **Sínfise esplenial:** 0 – esplenial não envolvido na sínfise mandibular; 1 - espleniais formando uma parte significativa da sínfise.
89. **Espleniais por atrás da sínfise:** 0 – fino e comprimido lateromedianamente; 1- largo e robusto.
90. **Forame *intramandibularis oralis*:** 0 – pequeno ou ausente ; 1 – grande.
91. **Emergencia do ramo mandibular do nervo trigêmeo no lado mediano da mandíbula:** 0 – caudal à sínfise; 1 – englobado pela sínfise.
92. **Secção transversal do esplenial:** 0 – plana; 1 – convexa.
93. **Margem caudal do angular:** 0 – não ascende até a cavidade articular do glenóide; 1 - ascende até a cavidade articular do glenóide.
94. **Margem caudal do surangular:** 0 – declinação ventral; 1 - declinação dorsal.
95. **A porção traseira do dentário em vista dorsal:** 0 – não é expandido medianamente até a série dentária; 1 – medianamente expandido até a série dentária.
96. **Projeção anterior do surangular em vista lateral:** 0 – único e agudo; 1 – bifurcado.
97. **Pré-articular:** 0 – presente; 1 – ausente.
98. **Tamanho do coronóide:** 0 – curto; 1 - longo, estendido anteriormente.
99. **Surangular e quadradojugal tomando parte na junta craniomandibular:** 0 – não; 1 – sim.
100. **Margem mediana e distal das coroas dentárias:** 0 – com carenas denticuladas (denticulos são unidades isoladas, de forma e tamanho distintos); 1 – sem carenas ou com carenas lisas ou crenuladas (crenulação é formada por pinceladas de esmalte).
101. **Raiz do dentes maxilares e dentários:** 0 – tão largos quanto ou mais estreitos que as coroas; 1 – raízes infladas, mais largas que as coroas.
102. **Forma dos dentes da coroa em vista bucal:** 0 – triangular; 1 – trapezoidal.
103. **Lado lingual dos dentes maxilares e dentários:** 0 – sem depressão longitudinal; 1 – com depressão longitudinal atingindo a raiz e coroa.

104. **Secção transversa dos dentes maxilares e dentários:** 0 – labiolingualmente comprimido; 1 – subcircular.
105. **Fossa glenóide do articular:** 0 – similar craniocaudalmente à superfície articular do quadrado; 1 – craniocaudalmente mais comprida que a superfície articular do quadrado.
106. **Ponta das coroas dentárias do maxilar e dentário:** 0 – caudalmente curvada; - dirigida dorsalmente ou curvada lingualmente.
107. **Número de fileiras longitudinais do osteodermos formando a armadura dorsal presacral:** 0 – duas; 1 – quatro.
108. **Presença de expansões acessórias nos osteodermos, isto é, mais que quatro fileiras longitudinais de osteodermos formando a armadura dorsal pre-sacral ou quatro fileiras longitudinais nas quais as parasagitais devem mostrar duas quilhas longitudinais:** 0 – não; 1 – sim.
109. **Continuidade da armadura dorsal:** 0 – armadura dorsal continua do pescoço à caudal; 1 – armadura dorsal apresenta um estreitamento ou um hiato na juntura cérvico-torácica.
110. **Osteodermos dorsais pre-sacrais:** 0 – defletida lateroventralmente; 1 – achatada.
111. **Ornamentação dos osteodermos dorsais pre-sacrais:** 0 – lisa ou feita por cristas e sulcos; 1 – com uma superfície perfurada.
112. **Osteodermos dorsais paravertebrais constituindo um hemiplastrão:** 0 - hemibanda é mais estreita que seu comprimento craniocaudal; 1 - hemibanda é maior que seu comprimento craniocaudal.
113. **Imbricação dos osteodermos:** 0 - osteodermos da armadura presacral com um pino anterior que articula num alvéolo; 1 - osteodermos sem projeção anterior.
114. **Imbricação dos osteodermos:** 0 - osteodermos da armadura dorsal do pre-sacral com um pino curto caudal saliente; 1 - osteodermos com borda caudal reta.
115. **Número de quilhas em bandas transversais da armadura presacral dorsal:** 0 –duas; 1 – mais que dois.
116. **Eixo do coracóide:** 0 – curto; 1 – comprido, eixo estendendo ventralmente.
117. **Centros cervical and dorsal:** 0 – amficélicos; 1 – procélicos.
118. **Processo estiliforme do coracóide:** 0 – presente; 1 – ausente.

119. **Centrum da primeira vértebra caudal:** 0 – amficélica; 1 – procélica.
120. **Contorno da lamina escapular:** 0 – Dorsalmente largo e com bordas cranial e caudal côncavas; 1 – dorsalmente largo e com borda cranial côncava mas com a borda caudal reta ou convexa; 2 – dorsalmente estreita, bordas caudal e cranial retas.
121. **Comprimento relativo do coracóide e escápula:** 0 - escápula é ao menos um terço mais longa que o coracóide; 1 - escápula tão longa quanto o coracóide.
122. **Superfície glenóide do coracóide:** 0 – extendido no plano subhorizontal; 1 – extendido no plano vertical; 2 – extendido no plano oblíquo, e a o lábio glenóide exposto para fora e posterodorsalmente.
123. **Cabeça proximal do úmero:** 0 – exposta posterodorsalmente; 1 – exposta dorsalmente, e com o eixo maior lateromediano.
124. **Tuberosidade interna da cabeça proximal do úmero:** 0 – desenvolvida e com a faceta articular dobrando ventralmente ou obliquamente; 1 – não desenvolvida e com superfície articular exposta dorsalmente.
125. **Depressão do ligamento na superfície anterior do úmero:** 0 - imediatamente lateral à tuberosidade interna e abaixo da cabeça umeral; 1 - deslocamento lateral em direção a bordo do eixo e localizada lateralmente a borda da cabeça do úmero.
126. **Perfil lateral da crista deltopeitoral:** 0 –convexo; 1 – côncavo.
127. **Radial:** 0 – mais comprido que largo; 1 – tão comprido como largo (considerando sua largura proximal como referencia).
128. **Comprimento relativo do radial e ulnar:** 0 - radial tão comprido quanto o ulnar; 1 - radial mais comprido, pelo menos 1/3 a mais que o comprimento do ulnar.
129. **Carpais proximais:** 0 - curtos, quase esféricos; 1 - radial e ulnar alongados.
130. **Contorno lateral do rostro em visão dorsal:** 0 – reto; 1 - com constrictões e com um aspecto sinoidal.
131. **Comprimento médio-distal das coroas dentárias:** 0 – diminuindo em direção do final da fileira de dentes; 1 – aumentando em direção ao final da fileira de dentes.
132. **Heterodontia do maxilar e dentário:** 0 – homodontia; 1 – com diferentes morfologias dentárias (heterodontia).

133. **Número de dentes de premaxilares:** 0 – cinco; 1 – menos que cinco.
134. **Exposição da parte posterior do angular em visão ventral:** 0 – superfície do angular (onde o músculo pterigóide insere) ventralmente exposta; 1 - angular lateralmente deslocado e sobrepondo o articular, com superfície para a inserção do músculo pterigóide exposta lateralmente.
135. **Ramo caudal do quadrado:** 0 – pelo menos tão longa quanto larga; 1 – mais curta que larga.
136. **Plataforma maxilar do palato:** 0 – ausente; 1 - presente, evitando contato entre o ectopterigóide e os alvéolos maxilares.
137. **Narinas internas septadas:** 0 – sim; 1 – não.
138. **Falanges do pterigóide:** 0 – laminares; 1 – em formato de barra.
139. **Depressão no palato primário do pterigóide posterior as aberturas nasais internas:** 0 – depressão mais larga que a barra do palatino; 1 – mais estreito que a barra do palatino entre a fenestra do palatino.
140. **Narina interna posmaxilar:** 0 – presente; 1 –ausente.
141. **Processo retroarticular:** 0 – sem uma superfície plana mediana; 1 – com uma superfície plano.
142. **Narinas internas:** 0 – afastadas do contorno caudal do crânio; 1 – próximas ao contorno caudal do crânio.
143. **Borda caudal das narinas internas:** 0 – cranial em relação à borda posterior da fenestra do palatino; 1 - caudal em relação à borda posterior da fenestra do palatino.
144. **Borda ventral da fenestra externa mandibular:** 0 – liso; 1 – com uma depressão ao redor da borda.
145. **Superfície lateral do ramo anterior do jugal:** 0 - liso, plano ou côncavo; 1 – com uma depressão triangular pronunciada.
146. **Ramo descendente mediano do ectopterigóide:** 0 – simples; 1 - distalmente bifurcado.
147. **Porção mediana do processo retroarticular:** 0 - vertical e exposta medianamente ; 1 – exposta dorsalmente.
148. **Eixo do coracoide:** 0 –em forma de lâmina; 1 – em forma de bastão.
149. **Eixo femoral:** 0 – levemente distorcido, facetas articulares proximal e distal articular facets torcidas uma em relação a outra em cerca de 30 graus; 1 –

fortemente torcido, facetas articulares proximal e distal torcidas uma em relação a outra em cerca de 60 graus.

150. **Extremidades proximal e distal do radial:** 0 – quase igualmente expandidas; 1 – cabeça distal mais larga que a distal.
151. **Sínfise mandibular:** 0 – curta; 1 - longa, sínfise dentária prolonga até o quarto alvéolo.
152. **Comprimento craniocaudal do processo retroarticular:** 0 – menos que o comprimento craniocaudal da fossa glenóide; 1 – muito mais longa que o comprimento craniocaudal da fossa glenóide articular.
153. **Superfície dorsal do processo retroarticular:** 0 - exposto craniocaudalmente; 1 – exposto dorsal ou craniodorsalmente.
154. **Superfície dorsal do ramo caudal do quadrado:** 0 – com uma depressão triangular; 1 – sem depressão.
155. **Contorno dorsal do rostro em vista lateral:** 0 – reto ou convexo; 1 – côncavo.
156. **Dentes na parte anterior do maxilar:** 0 – sem dentes proeminentes; 1 – segundo ou terceiro alvéolo aumentado; 2 – quarto ou quinto alvéolo aumentado.
157. **Teto do crânio:** 0 – retangular e com um eixo transversal maior; 1 – quadrado ou retangular com um eixo longitudinal dominante.
158. **Lobo caudolateral do esquamosal:** 0 – não diferenciado; 1 - esquamosal apresentando um lobo liso e diferenciado do crânio por um sulco caudolateral.
159. **Abertura anterior da passagem do crânio-quadrado na area ótica (quando o canal do crânio-quadrado é fechado):** 0 – não expansível; 1 – abertura expandida formando um chanfro caudal.
160. **Borda ventral do exocipital:** 0 – reto e deixando a abertura posterior da passagem crânio-quadrado em visão occipital; 1 - convexo e suspenso ventralmente e obscurecendo a abertura posterior da passagem crânio-quadrado em visão occipital.
161. **Comprimento do face articular proximal do femur para o extremo distal do quarto trocânter:** 0 – mais que um terço que o total do comprimento femoral; 1 – um terço ou menos que o comprimento total femoral.
162. **Maior dente mandibular:** 0 – único; 1 - duplo, geralmente o terceiro ou quarto.

163. **Sutura premaxilar-maxilar em visão palatal:** 0 – aguda; 1 – reto e ortogonal com o plano sagital.
164. **Número de dentes do maxilar:** 0 – dez ou mais; 1 – menos de dez.
165. **Sutura naso-lacrimonasal:** 0 - nasal extensivamente contata o lacrimal; 1 - nasal e lacrimal não se contatam ou com um contato reduzido.
166. **Articulação do processo mediano do articular e otocipital:** 0 – ausente 1 – presente.
167. **Borda interna da cabeça proximal da ulna:** 0 – côncava; 1 – reta.
168. **Secção do eixo da ulna:** 0 – circular; 1 – comprimida ao menos em sua porção distal.
169. **Articulação prefrontal-frontal:** 0 - prefrontal sobrepõe frontal; 1 - frontal sobrepõe prefrontal; 2 - frontal e prefrontal com uma sutura interdigitada.
170. **Côndilo distal lateral do úmero em visão posterior:** 0 – projetando uma crista aguda em direção ao eixo e delimitando um plano lateral; 1 – liso.
171. **Processo lateral descendente do lacrimal:** 0 - colunar ; 1 – laminar.
172. **Contorno orbital do lacrimal:** 0 – exposto lateralmente; 1 - exposto laterodorsalmente.
173. **Ramo jugal craniiano:** 0 – tão profundo ou um pouco mais profundo que o ramo caudal; 1 – muito mais profundo que o ramo caudal.
174. **Superfície lateral do jugal em visão ventral:** 0 – exposto lateralmente ao maxilar, jugal arqueado externamente; 1 – não visível em visão ventral, jugal reto.
175. **Superfície palatal:** 0 – côncavo; 1 – plano.
176. **Côndilo occipital:** 0 – direcioando caudalmente; 1 – direcionado ventrocaudalmente.
177. **Palato primário do pterigóide:** 0 – sem depressões parasagittais; 1 – sem depressões parasagittais profundas.
178. **Crista deltopeitoral do úmero:** 0 – parcialmente visível em visão caudal; 1 – Escondido em visão caudal.
179. **Vacuidade dos ligamentos abaixo da cabeça do úmero na superfície posterior:** 0 - delimitando uma crista na sua borda mediana; 1 – vacuidade deslocada lateralmente entre a cabeça do úmero e a tuberosidade lateral.
180. **Eixo do úmero:** 0 – reto; 1 - sigmoidal, com uma curvatura posterior pronunciada do eixo na na area proximal do úmero.



181. **Cabeça distal e proximal do úmero:** 0 – cada uma torcionada mais do que 30 graus; 1 – torção inferior a 30 graus.
182. **Côndilo distal interno do úmero:** 0 – com uma extensão vertical da tróclea; 1 – expandido transversalmente.
183. **Ossificação palpebral:** 0 - um1; - dois 2; - dois fusionados.

CARACTERES

TÁXONS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Postosuchus</i>	0000?000?0	0000000???	?????0?00	0000??000	00?000000	?0000?????	?00000?00	?00000?0?	000???????	???
<i>Sphenosuchus</i>	0001010100	0000000000	0000010000	0000000010	000?000000	00000?0000	000000?00	?000100010	00?0000000	?0?
<i>Dibothrosuchus</i>	0001?10000	0000000000	0000010000	0000000010	000?000000	000000?000	000000?00	?00010?0?1	00?????????	???
<i>Probsuchus</i>	?001?10?00	0000?00000	?100010001	0100000010	00?0100000	?00000?000	?000000000	?000?10?2?	00000000?0	?00
<i>Lomasuchus</i>	?0?100?0?0	?000?1????	???????????	?01?1??1??	01????0?011	?00?0?????	????01?000	?0001?????	1011?0?????	?02
<i>Peirosaurus</i>	????0?????	0000?1????	1?11?0????	?01?1??1?1	010?000?1?	1?????????	1???01?0??	?0001?????	????0?????	?0
<i>Mahajangasuchus</i>	0?100?1?11	0?00?000??	1?11?10?0?	?01?1?01?1	0?00???????	1????????00	0?1???????	11?0??01?0	??????????0	1??
<i>Notosuchus</i>	11010?1001	0100110????	01?10101?1	1100001010	0010100000	100001010?	1001000000	000100112?	0000011000	00?
<i>Araipoesuchus</i>	0001011001	0001110000	1101010101	1100?0?0?1	1110100000	100000101?	1101010000	?00000?120	0000110000	?01
<i>Mala wisuchus</i>	????1?11100	11?0110????	0?0???????	?0???????	011?0?????	?00???????	1??10110???	10111?????	?0001?0???	?0
<i>Candidodon</i>	????0????0	1110?1????	1????0???	?????????0	011?1?1000	?00?01?0?1	1??1011????	?0110?01?1	?0001?10?0	1?0
<i>Martiliaosuchus</i>	00110?1?11	0000?1?0??	??????0??1	1?000?0011	01110?10?1	?00101?001	1???00001?	10?10?11?1	?11?1?00?0	1?0
<i>Uruguaysuchus</i>	0001011001	00101100?0	0?01?1000?	1100000010	0011100000	11000?0001	1001010100	1000100120	0000001000	00?
<i>Comahuesuchus</i>	????0101?01	000110????	???????????	?????????0	101?1?????	?1000?????	1???011100	?00110?0?0	0100?1?????	???
<i>Chim aerasuchus</i>	?011?0?0?0	01?1?1?0??	0?00?10?0?	120?000?0?	0110???????	1?000?01?1	0?1?00?0???	?0011?0120	?1?0?0?0?0	0??
<i>Simosuchus</i>	?011001?10	010001????	???????????	?????????0	010??101?0	?0?0?0????	0???001????	?0001?????	?000?1?????	?01
<i>Stratiotosuchus</i>	??????0?00	000000????	???????????	?????????0	001?00????	?0?01?????	????1010???	????10??2?	101101?????	???
<i>Baurusuchus</i>	0101011000	000000????	??????0???	??????1?10	0010101001	1010110?0?	1101011000	?00110?02?	1011011???	???
<i>Sebecus</i>	0???011010	000000????	???????????	?????????0	001?000001	10010?????	111101?0??	?00000????	10110?????	?0
<i>Libyosuchus</i>	?000?1?0?	????0?????	???????????	?????????0	?0010?0?1	10?0000???	11010000?0	?000?0?02?	101001?????	???
<i>Itasuchus</i>	??0?0?0??1	000101????	00110?????	?????????1	01?????????	?0?????1???	1?1?1?????	?0000?0?2?	111?1?????	???

CARACTERES

TÁXONS	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Postosuchus</i>	0000?000?0	0000000???	?????0?00	0000??000	00?000000	?0000?????	?00000?00	?00000?0?	000???????	???
<i>Sphenosuchus</i>	0001010100	0000000000	0000010000	0000000010	000?000000	00000?0000	000000?00	?000100010	00?0000000	?0?
<i>Dibothrosuchus</i>	0001?10000	0000000000	0000010000	0000000010	000?000000	000000?000	000000?00	?00010?0?1	00?????????	???
<i>Probsuchus</i>	?001?10?00	0000?00000	?100010001	0100000010	00?0100000	?00000?000	?000000000	?000?10?2?	00000000?0	?00
<i>Lomasuchus</i>	?0?100?0?0	?000?1????	???????????	?01?1??1??	01????0?011	?00?0?????	????01?000	?0001?????	1011?0?????	?02
<i>Peirosaurus</i>	????0?????	0000?1????	1?11?0????	?01?1??1?1	010?000?1?	1?????????	1???01?0??	?0001?????	????0?????	?0
<i>Mahajangasuchus</i>	0?100?1?11	0?00?000??	1?11?10?0?	?01?1?01?1	0?00???????	1????????00	0?1???????	11?0??01?0	??????????0	1??
<i>Notosuchus</i>	11010?1001	0100110????	01?10101?1	1100001010	0010100000	100001010?	1001000000	000100112?	0000011000	00?
<i>Araipoesuchus</i>	0001011001	0001110000	1101010101	1100?0?0?1	1110100000	100000101?	1101010000	?00000?120	0000110000	?01
<i>Mala wisuchus</i>	????1?11100	11?0110????	0?0???????	?0???????	011?0?????	?00???????	1??10110???	10111?????	?0001?0???	?0
<i>Candidodon</i>	????0????0	1110?1????	1????0???	?????????0	011?1?1000	?00?01?0?1	1??1011????	?0110?01?1	?0001?10?0	1?0
<i>Martiliaosuchus</i>	00110?1?11	0000?1?0??	??????0??1	1?000?0011	01110?10?1	?00101?001	1???00001?	10?10?11?1	?11?1?00?0	1?0
<i>Uruguaysuchus</i>	0001011001	00101100?0	0?01?1000?	1100000010	0011100000	11000?0001	1001010100	1000100120	0000001000	00?
<i>Comahuesuchus</i>	????0101?01	000110????	???????????	?????????0	101?1?????	?1000?????	1???011100	?00110?0?0	0100?1?????	???
<i>Chim aerasuchus</i>	?011?0?0?0	01?1?1?0??	0?00?10?0?	120?000?0?	0110???????	1?000?01?1	0?1?00?0???	?0011?0120	?1?0?0?0?0	0??
<i>Simosuchus</i>	?011001?10	010001????	???????????	?????????0	010??101?0	?0?0?0????	0???001????	?0001?????	?000?1?????	?01
<i>Stratiotosuchus</i>	??????0?00	000000????	???????????	?????????0	001?00????	?0?01?????	????1010???	????10??2?	101101?????	???
<i>Baurusuchus</i>	0101011000	000000????	??????0???	??????1?10	0010101001	1010110?0?	1101011000	?00110?02?	1011011???	???
<i>Sebecus</i>	0???011010	000000????	???????????	?????????0	001?000001	10010?????	111101?0??	?00000????	10110?????	?0
<i>Libyosuchus</i>	?000?1?0?	????0?????	???????????	?????????0	?0010?0?1	10?0000???	11010000?0	?000?0?02?	101001?????	???
<i>Itasuchus</i>	??0?0?0??1	000101????	00110?????	?????????1	01?????????	?0?????1???	1?1?1?????	?0000?0?2?	111?1?????	???

Matriz de caracteres utilizados na análise filogenética dos Mesoeucrocodylia

TÁXONS	CARACTERES						
	0 5	1 0	1 5	2 0	2 5	3 0	
<b>ANCESTRAL</b>	00000	00000	00000	00000	00000	00000	0
<b>MONGOLIA</b>	00000	00000	00000	00000	00000	00111	1
<b>ÁFRICA</b>	11000	10000	01111	11000	00000	00110	0
<b>BRASIL</b>	11111	11110	01111	11001	11100	00100	0
<b>ARGENTINA</b>	11110	11111	01111	11001	11011	10100	0
<b>MADAGASCAR</b>	11111	11111	11111	10001	10011	11111	1
<b>ÍNDIA</b>	?????	11111	1????	??00?	?0011	11????	?
<b>NOVA ZELÂNDIA</b>	00000	00000	01111	00101	00000	00000	0
<b>AUSTRÁLIA</b>	00000	00000	01111	00110	00000	00000	0

Matriz de caracteres utilizados na análise biogeográfica  
do supercontinente Gondwana

### APÊNDICE 3

#### Lista de sinapomorfias

Os caracteres estão referidos aqui de acordo com a ordem numeral como é designada no Apêndice 1. As setas com linhas duplas indicam que esta transformação é uma sinapomorfia para o nó indicado, independente da otimização (não-ambíguas). As setas com linhas simples representam uma transformação interdependente da otimização. Setas com duas pontas indicam sinapomorfias ambíguas.

Branch	Character	Steps	CI	Change
node_38 --> node_39	2	1	0.500	1 ==> 0
	3	1	0.250	1 ==> 0
	7	1	1.000	1 ==> 0
	18	1	0.250	1 ==> 0
	26	1	1.000	1 ==> 0
	37	1	1.000	1 ==> 0
	40	1	1.000	1 ==> 0
	43	1	0.500	1 ==> 0
	45	1	1.000	1 ==> 0
	50	1	1.000	1 ==> 0
	51	1	0.500	1 ==> 0
	54	1	1.000	1 ==> 0
	63	1	0.333	1 ==> 0
	112	1	0.500	1 ==> 0
	120	1	1.000	1 ==> 0
	122	1	1.000	1 ==> 0
	135	1	0.250	1 ==> 0
169	1	0.500	2 ==> 1	
node_39 --> node_40	11	1	0.250	1 --> 0
	12	1	0.333	0 --> 1
node_40 --> Postosuchus	28	1	0.333	1 ==> 0
	31	1	1.000	1 ==> 0
	70	1	1.000	1 ==> 0
	71	1	1.000	1 ==> 0
	78	1	1.000	1 ==> 0
	94	1	0.200	1 ==> 0
	96	1	0.250	1 ==> 0
	116	1	1.000	1 ==> 0
	129	1	1.000	1 ==> 0
	165	1	0.200	1 ==> 0
	169	1	0.500	1 ==> 0
node_40 --> Sphenosuchus	13	1	0.200	0 ==> 1
	98	1	0.500	0 ==> 1
node_39 --> Dibothrosuchus	29	1	0.500	0 --> 1
	38	1	0.200	0 --> 1
node_38 --> Protosuchus	6	1	0.333	0 --> 1
	14	1	0.200	0 ==> 1
	15	1	0.167	0 ==> 1
	38	1	0.200	0 --> 1
	41	1	0.167	0 --> 1
	44	1	0.333	0 ==> 1
	73	1	1.000	0 ==> 1
	80	1	1.000	0 ==> 1
	83	1	0.250	0 --> 1
	166	1	1.000	0 ==> 1
	node_38 --> node_37	25	1	1.000
29		1	0.500	0 --> 1
39		1	0.333	0 --> 1

	48	1	0.333	0	-->	1
	49	1	0.500	0	-->	1
	61	1	1.000	0	==>	1
	64	1	1.000	0	==>	1
	66	1	1.000	0	==>	1
	76	2	1.000	0	-->	2
	79	1	1.000	0	==>	1
	85	1	0.167	0	-->	1
	97	1	0.500	0	-->	1
	106	1	0.250	0	==>	1
	121	1	1.000	0	==>	1
	133	1	0.250	0	-->	1
	141	1	1.000	0	-->	1
	146	1	0.333	0	-->	1
	150	1	0.500	0	==>	1
	154	1	1.000	0	-->	1
	168	1	1.000	0	-->	1
	176	1	0.333	0	==>	1
	177	1	0.333	0	-->	1
node_37 -->	11	1	0.250	1	-->	0
node_35	27	1	0.250	0	-->	1
	41	1	0.167	0	-->	1
	57	1	1.000	0	==>	1
	58	1	1.000	0	==>	1
	59	1	1.000	0	==>	1
	60	1	1.000	0	==>	1
	62	1	1.000	0	==>	1
	68	1	1.000	1	==>	0
	83	1	0.250	0	-->	1
	88	1	0.250	0	==>	1
	100	1	0.200	0	-->	1
	105	1	0.500	0	==>	1
	114	1	1.000	0	==>	1
	151	1	0.500	0	==>	1
	156	1	0.250	0	-->	1
node_35 -->	2	1	0.500	1	==>	0
node_33	46	1	1.000	0	==>	1
	48	1	0.333	1	-->	0
	49	1	0.500	1	-->	0
	53	1	0.333	0	==>	1
	118	1	1.000	0	==>	1
	127	1	0.500	0	-->	1
	165	1	0.200	1	==>	0
	167	1	0.500	0	-->	1
node_33 -->	12	1	0.333	0	==>	1
node_32	27	1	0.250	1	-->	0
	51	1	0.500	1	==>	0
	85	1	0.167	1	-->	0
	100	1	0.200	1	-->	0
	111	1	0.333	0	-->	1
	152	1	1.000	0	==>	1
	181	1	1.000	0	==>	1
node_32 -->	8	1	0.333	0	-->	1
node_29	13	1	0.200	0	-->	1
	38	1	0.200	0	==>	1
	42	1	0.333	0	==>	1
	69	1	1.000	0	==>	1
	87	1	1.000	0	-->	1
	105	1	0.500	1	==>	0
	106	1	0.250	1	-->	0
	112	1	0.500	1	-->	0
	113	1	1.000	0	-->	1
	140	1	1.000	0	==>	1
	171	1	1.000	0	==>	1
	173	1	1.000	0	==>	1
node_29 -->	3	1	0.250	1	==>	0
node_28	11	1	0.250	0	-->	1
	14	1	0.200	0	==>	1
	135	1	0.250	1	-->	0
	174	1	1.000	0	==>	1

node_28 --> node_26	36	1	1.000	0 ==>	1
	44	1	0.333	0 ==>	1
	53	1	0.333	1 ==>	0
	93	1	0.500	0 -->	1
	99	1	0.500	0 ==>	1
	127	1	0.500	1 -->	0
	144	1	1.000	0 ==>	1
	147	1	0.500	0 -->	1
	153	1	0.500	0 ==>	1
	176	1	0.333	1 -->	0
	177	1	0.333	1 -->	0
node_26 --> node_25	41	1	0.167	1 -->	0
	42	1	0.333	1 ==>	0
	81	1	0.333	0 ==>	1
	88	1	0.250	1 -->	0
	96	1	0.250	1 -->	0
	100	1	0.200	0 -->	1
	106	1	0.250	0 -->	1
	130	1	0.333	0 ==>	1
	132	1	0.333	0 ==>	1
	139	1	1.000	0 -->	1
	172	1	0.250	0 -->	1
	175	1	0.333	0 ==>	1
node_25 --> node_24	1	1	0.250	0 ==>	1
	5	1	0.333	0 ==>	1
	18	1	0.250	1 ==>	0
	20	1	0.200	0 ==>	1
	94	1	0.200	1 -->	0
	123	1	1.000	0 -->	1
	125	1	1.000	0 -->	1
	128	1	1.000	0 -->	1
	133	1	0.250	1 -->	0
	150	1	0.500	1 -->	0
node_24 --> node_23	83	1	0.250	1 -->	0
	85	1	0.167	0 ==>	1
	89	1	0.500	0 -->	1
	165	1	0.200	0 ==>	1
	172	1	0.250	1 -->	0
node_23 --> node_22	41	1	0.167	0 -->	1
	67	1	0.250	0 -->	1
	84	1	1.000	0 ==>	1
	151	1	0.500	1 -->	0
	162	1	1.000	0 -->	1
	183	2	0.500	0 -->	2
node_22 --> Lomasuchus	94	1	0.200	0 -->	1
	100	1	0.200	1 ==>	0
node_22 --> Mahajangasuchus	81	1	0.333	1 ==>	0
	86	1	0.500	0 ==>	1
node_24 --> Itasuchus	16	1	0.333	0 ==>	1
	21	1	0.333	0 ==>	1
	22	1	0.250	0 ==>	1
	88	1	0.250	0 -->	1
	104	1	0.250	0 ==>	1
	111	1	0.333	1 -->	0
	155	1	1.000	0 ==>	1
node_25 --> Mariliasuchus	14	1	0.200	1 ==>	0
	15	1	0.167	0 ==>	1
	27	1	0.250	0 ==>	1
	34	1	0.333	0 ==>	1
	35	1	0.500	0 ==>	1
	38	1	0.200	1 ==>	0
	43	1	0.500	1 ==>	0
	63	1	0.333	1 ==>	0
	134	1	0.500	0 ==>	1
	137	1	0.333	0 ==>	1
	156	1	0.250	1 ==>	0
	159	1	1.000	0 ==>	1
	164	1	0.167	0 ==>	1
	170	1	0.500	0 ==>	1

node_26 --> Sebecus	10	1	0.500	0 ==>	1
	16	1	0.333	0 ==>	1
	39	1	0.333	1 ==>	0
	55	1	1.000	0 ==>	1
	67	1	0.250	0 ==>	1
	83	1	0.250	1 ==>	0
node_28 --> node_27	13	1	0.200	1 -->	0
	24	1	1.000	0 ==>	1
	74	1	1.000	0 ==>	1
	85	1	0.167	0 -->	1
	86	1	0.500	0 -->	1
	89	1	0.500	0 -->	1
	90	1	1.000	0 -->	1
	92	1	0.500	0 -->	1
	137	1	0.333	0 -->	1
	143	1	1.000	0 -->	1
	145	1	1.000	0 ==>	1
	157	1	0.250	0 ==>	1
	164	1	0.167	0 ==>	1
node_27 --> Stratiotosuchus	4	1	1.000	0 ==>	1
	6	1	0.333	0 ==>	1
	10	1	0.500	0 ==>	1
	15	1	0.167	0 ==>	1
	16	1	0.333	0 ==>	1
	17	1	0.500	0 ==>	1
	20	1	0.200	0 ==>	1
	28	1	0.333	1 ==>	0
	33	1	1.000	0 ==>	1
	38	1	0.200	1 ==>	0
node_27 --> Baurusuchus	27	1	0.250	0 ==>	1
	135	1	0.250	0 -->	1
	165	1	0.200	0 ==>	1
node_29 --> Libycosuchus	15	1	0.167	0 ==>	1
	19	1	0.333	0 ==>	1
	67	1	0.250	0 ==>	1
	94	1	0.200	1 ==>	0
	133	1	0.250	1 ==>	0
	146	1	0.333	1 -->	0
	156	1	0.250	1 -->	0
node_32 --> node_31	1	1	0.250	0 ==>	1
	18	1	0.250	1 ==>	0
	20	1	0.200	0 -->	1
	30	1	1.000	0 -->	1
	34	1	0.333	0 ==>	1
	35	1	0.500	0 -->	1
	132	1	0.333	0 ==>	1
	147	1	0.500	0 -->	1
	149	1	1.000	0 ==>	1
	167	1	0.500	1 -->	0
	175	1	0.333	0 -->	1
node_31 --> Araripesuchus	21	1	0.333	0 ==>	1
	81	1	0.333	0 ==>	1
	100	1	0.200	0 -->	1
	104	1	0.250	0 ==>	1
	130	1	0.333	0 ==>	1
	131	1	0.500	0 ==>	1
	146	1	0.333	1 -->	0
	177	1	0.333	1 ==>	0
	183	1	0.500	0 ==>	1
node_31 --> node_30	98	1	0.500	0 -->	1
	101	1	1.000	0 ==>	1
	102	1	0.333	0 ==>	1
	103	1	0.500	0 -->	1
	137	1	0.333	0 -->	1
	157	1	0.250	0 ==>	1
	163	1	1.000	0 ==>	1
	164	1	0.167	0 ==>	1
	170	1	0.500	0 -->	1

node_30 --> Malawisuchus	8	1	0.333	0	==>	1
	13	1	0.200	0	==>	1
	14	1	0.200	0	==>	1
	48	1	0.333	0	==>	1
	53	1	0.333	1	==>	0
	67	1	0.250	0	==>	1
	85	1	0.167	0	-->	1
	111	1	0.333	1	-->	0
	135	1	0.250	1	==>	0
	165	1	0.200	0	==>	1
	175	1	0.333	1	-->	0
node_30 --> Candidodon	3	1	0.250	1	==>	0
	20	1	0.200	1	-->	0
	22	1	0.250	0	==>	1
	41	1	0.167	1	==>	0
	44	1	0.333	0	==>	1
	88	1	0.250	1	==>	0
node_33 --> Notosuchus	11	1	0.250	0	-->	1
	15	1	0.167	0	==>	1
	19	1	0.333	0	==>	1
	91	1	1.000	0	==>	1
	92	1	0.500	0	==>	1
	102	1	0.333	0	==>	1
	148	1	0.500	0	==>	1
	156	1	0.250	1	-->	0
	161	1	1.000	1	==>	0
	164	1	0.167	0	==>	1
node_35 --> node_34	39	1	0.333	1	-->	0
	47	1	1.000	0	==>	1
	52	1	1.000	0	==>	1
	63	1	0.333	1	==>	0
	134	1	0.500	0	-->	1
	142	1	1.000	0	==>	1
	158	1	1.000	0	==>	1
node_34 --> Uruguaysuchus	1	1	0.250	0	==>	1
	3	1	0.250	1	==>	0
	18	1	0.250	1	==>	0
	22	1	0.250	0	==>	1
	41	1	0.167	1	-->	0
	85	1	0.167	1	-->	0
	103	1	0.500	0	==>	1
	176	1	0.333	1	==>	0
node_34 --> Comahuesuchus	5	1	0.333	0	==>	1
	19	1	0.333	0	==>	1
	28	1	0.333	1	==>	0
	42	1	0.333	0	==>	1
	94	1	0.200	1	==>	0
	95	1	1.000	0	==>	1
	96	1	0.250	1	==>	0
	104	1	0.250	0	==>	1
	106	1	0.250	1	==>	0
	131	1	0.500	0	==>	1
	157	1	0.250	0	==>	1
	164	1	0.167	0	==>	1
	169	2	0.500	2	==>	0
	172	1	0.250	0	==>	1
node_37 --> node_36	6	1	0.333	0	-->	1
	8	1	0.333	0	==>	1
	34	1	0.333	0	-->	1
	66	1	1.000	1	-->	2
	93	1	0.500	0	==>	1
	96	1	0.250	1	-->	0
	99	1	0.500	0	-->	1
	102	1	0.333	0	==>	1
	122	1	1.000	1	-->	2
	132	1	0.333	0	==>	1
	136	1	1.000	0	-->	1



	138	1	1.000	0	-->	1
	148	1	0.500	0	-->	1
	153	1	0.500	0	-->	1
	157	1	0.250	0	-->	1
	183	1	0.500	0	-->	1
node_36 --> Chimaerasuchus	12	1	0.333	0	==>	1
	13	1	0.200	0	==>	1
	14	1	0.200	0	==>	1
	15	1	0.167	0	==>	1
	21	1	0.333	0	==>	1
	97	1	0.500	1	-->	0
	104	1	0.250	0	==>	1
	130	1	0.333	0	==>	1
	164	1	0.167	0	==>	1
	172	1	0.250	0	==>	1
node_36 --> Simosuchus	1	1	0.250	0	==>	1
	5	1	0.333	0	==>	1
	17	1	0.500	0	==>	1
	20	1	0.200	0	==>	1
	22	1	0.250	0	==>	1
	133	1	0.250	1	-->	0

## ERRATA

PÁGINA	LINHA	ONDE ESTÁ ESCRITO...	LEIA-SE...
v	12	...relacionadas da Gondwana.	...relacionadas do Gondwana.
v	23	...supercontinente de Gondwana	...supercontinente Gondwana
1	9	...("crown-group" Mesoeucrocodylia).	...(crown-group Mesoeucrocodylia).
4	13	...marinhos, apresentado...	...marinhos, apresentando...
6	2	...(I. Carvalho, pers. comm.).	...(I. Carvalho, com. pess.).
8	8	...não-thalatosúquios...	...não-talatosúquios...
9	6	..., <i>Chimaerasuchus</i> and ...	..., <i>Chimaerasuchus</i> e ...
9	8	...Gasparini <i>et al.</i> , (1991)...	...Gasparini <i>et. al.</i> (1991)...
11	2	Buckey <i>et al.</i> (2000)...	Buckey <i>et. al.</i> (2000)...
16	4	...Crocodiliformes basais,...	...crocodiliformes basais,...
16	22	..., Cretáceo Inferior – Aptiano-Albiano.	..., Cretáceo Inferior, Aptiano-Albiano.
17	20	...a partir da pré-maxilar...	...a partir do pré-maxilar...
18	5	...tamanho do órbita.	...tamanho da órbita.
18	24	...secundário, e, como nos...	...secundário é, como nos...
19	10	... <i>Candidodon itapecuruensis</i> ...	... <i>Candidodon itapecuruense</i> ...
19	14	..., Cretáceo Inferior – Aptiano-Albiano.	..., Cretáceo Inferior, Aptiano-Albiano.
20	10	...da mandíbula.”.	...da mandíbula.”
21	9	...Superior: Campaniano...	...Superior, Campaniano...
21	24	...longitudinal. “	...longitudinal.”
22	5	...complementado...	...complementados...
24	14	...narinaseexternas...	...narinaseexternas...
24	21	No pré-maxilar...	No pré-maxilar...
25	13	...pré-orbitária são elas:	...pré-orbitária, são elas:
25	16	...incisiviformes...	...incisiviformes...
25	18	...maior obliquam...	...maior obliquo...

25	19	...anteroposterior apresentando...	...anteroposterior, apresentando...
25	19	Axis possui...	A axis possui...
25	23	...saliendo que o externo...	...saliendo o externo...
26	5	..., Caiera, Peirópolis,...	..., Caieira, Peirópolis,...
26	8	...Superior: Campaniano...	...Superior, Campaniano...
28	20	...com crânio O crânio tem...	...com crânio apresentando...
28	22	..., fenestra palatina...	..., a fenestra palatina...
28	23	...lateralmente é delimitada...	...lateralmente, e é delimitada...
29	1	...formato oval e o...	...formato oval, e o...
29	4	...supra occipital.	...supra-occipital.
29	6	O pré maxilar é...	O pré-maxilar é...
29	10	...quatro encontra-se...	...quatro encontram-se...
29	11	...quatro dente do...	...quatro dentes do...
33	16	...gondwânica...	...gondwânica...
35	2	Desses, três são...	Desses, três são...
35	8	...incluindo anterior, é...	...incluindo no anterior, é...
36	16	..., e reúnem cinco...	..., e reúne cinco...
36	19	...do considerado baixo valor do índice...	...de apresentar um valor considerado baixo do índice...
37	8	<b>Incluir a frase</b>	<i>Etimologia: referindo-se à Candidodon.</i>
37	10	...que compões a barra...	...que compõem a barra...
37	16	<b>Incluir a frase</b>	<i>Etimologia: referindo-se à Candidodon.</i>
38	3	<b>Incluir a frase</b>	<i>Etimologia: referindo-se à Peirosaurus.</i>
38	13	...Articulação Ectopterigóide-maxilar...	...Articulação ectopterigóide-maxilar...
39	6	...infratemporal	...infratemporal.
39	14	<i>Etimologia: referindo-se à Peirosaurus.</i>	<b>Excluir a frase</b>
39	23	<i>Etimologia: referindo-se à Baurusuchus.</i>	<b>Excluir a frase</b>
43	1	<b>4. DISCUSSÃO</b>	<b>4. DISCUSSÃO &amp; CONCLUSÕES</b>

43	22	...critérios por nós estipulados,	...critérios estipulados...
43	23	Esses táxon...	Esse táxon...
45	23	..., pode ser representante...	..., pode ser que represente...
46	5	..., 66% e 3.	..., 66% e 3, respectivamente.
46	7	... e carácter 20.	... e carácter 20,...
46	10	... (Buckley & Brochu, 1999; Ortega <i>et. al.</i> , 2000),	... (Buckley & Brochu, 1999; Ortega <i>et. al.</i> , 2000).
47	18	... por sua vez apresentam...	...por sua vez apresenta...
47	19	... grupos que pode ser...	...grupos que podem ser...
47	20	... diagnosticado...	... diagnosticados...
47	21	... dos táxons apresentam...	... dos táxons que apresentam...
48	24	... (Buckley <i>pers. comm.</i> ),...	... (Buckley <i>com. pess.</i> ),...
49	10	... Sebecosuchia esta...	... Sebecosuchia estão...
49	11	... representado apenas...	... representados apenas...
49	18	... Gasparini <i>et. al.</i> , (1993)...	... Gasparini <i>et. al.</i> (1993)...
50	11	... (D. Riff <i>pers. comm.</i> )...	... (D. Riff <i>com. pess.</i> )...
53	18	... gondwânica...	... gonduânica...
54	4	... presença de <i>Mawsonia</i> ...	... presença de <i>Mawsonia gigas</i> ...
54	4	...(M. Sardenberg Carvalho, com.	...(M. Sardenberg Carvalho, com.
54	5	... pessoal).	... <i>pess.</i> ).
54	13	... <i>Mawsonia</i> ,...	... <i>Mawsonia gigas</i> na África, isto...
55	11	... esse período América do sul,...	... esse período, América do sul,...
55	23	Pascual <i>et. al.</i> , (1996),...	Pascual <i>et. al.</i> (1996),...
56	7	... gondwânicas...	...gonduânicas...
56	24	... existiu uma conexão...	... existiu tal conexão...
57	8	... proposto também por...	... proposto por...

CARACTERES

TÁXONS	1	2	3	4	5	6	7	8	9
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Postosuchus</i>	000000000	?00000000	000000000	000000000	000000000	000000000	0?00?0?00	000000?000	000000?000
<i>Sphenosuchus</i>	000000000	011000000	000000010?	1000?0000	000000000	000000000	0000?00?01	1000000?100	000000000
<i>Dibothrosuchus</i>	000000000	100000000	000000110	1000000100	000000000	000000000	0000?0?01	100000?100	000000?000
<i>Protosuchus</i>	0110011000	1001100100	000001010?	1000001101	1011100001	1001000000	0010000101	1010000101	0010000000
<i>Lomasuchus</i>	1000101100	??1?000001	0000101??	1000?01111	101111?001	0?0?001111	1?10?0101	100?02?110	100110?0??
<i>Peirosaurus</i>	10001?1?00	??11000001	00001?1?1??	1?????????	0?1???????	???????????	??????0011	10?????1??	10?010?0??
<i>Mahajangasuchus</i>	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	00011111?10
<i>Notosuchus</i>	0010001000	1000100110	0000111110	1000?0101	1010110001	1010001111	1111010001	1000020110	0010100100
<i>Araipesuchus</i>	10100010?0	0100000001	1000110111	1001?01011	1010110001	00?1001111	11110?0001	100002?110	1010?0?100
<i>Malawisuchus</i>	10100011?0	0111000?01	00001101??	1001?01?1	1010?010101	000?0?0?1?1	?111?01001	100?0?0?110	0010?10010?
<i>Candidodon</i>	1000001000	0?00000000	01001101??	?0011?1011	0011110001	?0110011?1	11?0?0?01	1000?0?0110	001000?0??
<i>Martiasuchus</i>	00000011?0	111010?100	00001111??	1001111011	0001110001	00010011?1	110?0?0011	1000?0?110	101000100?
<i>Uruguayasuchus</i>	11000010?0	0?0?000000	01001111??	1000?01001	001010111?	?101001111	?1010?0001	100002?110	0010000100
<i>Comahuesuchus</i>	0?10101000	0?0?000110	00001110??	100?0?0?01	1110101111	11010?0?0?	?1010?0?01	10000?0?10	001010?0?0
<i>Chimaerasuchus</i>	0?0?011100	?111100?00	1000?0?0??	?0?0?0?0??	???????????	???????????	???????????	???????????	000?0?000?
<i>Simosuchus</i>	111011110?	1000001101	01001101??	10010?0101	0010?0011?	?0?1?00000	10110?0101	1000?0?0110	00?010?0??
<i>Stratiotosuchus</i>	0001011101	1?01111101	000111001?	1010?01011	111011000?	?011001111	11?0?0?011	10010?0?11?	?0?0?0?0??
<i>Baurusuchus</i>	0000001100	1?01000100	0001111110	1000001111	1110110001	0011001111	11110?0011	100102?110	001011?111
<i>Sebecus</i>	0000001?01	1?11010100	000?1101??	1000011101	1111110?01	000110?111	11110?0101	100002?110	000000?1?0
<i>Libyosuchus</i>	00100?1?0?	0110100110	000?11?1??	1000?01111	1110110001	00110?1?1?	111?0?0101	100002?110	001000?1?0
<i>Itasuchus</i>	10001?1?00	11?01?001	11001?0?0?	?0?0011111	????110?0?	?????????11	?????????11	1?00?0?110	101000?100

CARACTERES

TÁXONS	1	1	1	1	1	1	1	1	1
	0	1	2	3	4	5	6	7	8
	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Postosuchus</i>	0000?000?0	0000000???	????0?000	0000?0000	00?000000	?0000?0?0?	?0000?0?0	?00000?0?0	000?0?0?0?
<i>Sphenosuchus</i>	0001010100	0000000000	0000010000	0000000010	000?000000	00000?000	000000?000	?0001000010	00?00000000?0?
<i>Dibothrosuchus</i>	0001?010000	0000000000	0000010000	0000000010	000?000000	000000?000	000000?000	?00010?0?1?	0?0?0?0?0?0?0??
<i>Protosuchus</i>	?001?010?00	0000?00000	?100010001	0100000010	00?0100000	?00000?000	?000000000	?000?10?0?	000000000?0?00
<i>Lomasuchus</i>	?0?100?0?0	?000?1?0??	???????????	?01?1?1?1??	01?0?0?011	?00?0?0?0?	????01?000	?0001?0?0?	1011?0?0??0?0?
<i>Peirosaurus</i>	????0?0?0?	0000?1?0??	1?11?0?0??	?01?1?1?1??	010?0?0?1?	1?0?0?0?0??	1?0?01?0??	?0001?0?0?	????10?0??0?0?
<i>Mahajangasuchus</i>	0?100?1?11	0?00?0?0??	1?11?0?0??	?01?1?1?1??	0?0?0?0?0??	1?0?0?0?0??	0?1?0?0?0??	11?0?0?1?0?	????????0?0?0?0?
<i>Notosuchus</i>	11010?1001	0100110?0?	01?0101?1	1100001010	0010100000	100001010?	1001000000	000100112?	0000011000000?
<i>Araipesuchus</i>	0001011001	0001110000	1101010101	1100?0?0?1	1110100000	100000101?	1101010000	?00000?120	00001100000?0?
<i>Malawisuchus</i>	????1?11100	11?0110?0??	0?0?0?0?0??	?0?0?0?0??	011?0?0?0?	?00?0?0?0?	1?0?0110??	10111?0?0??	?0?001?0?0??0?
<i>Candidodon</i>	????0?0?0?	1110?1?0??	1?0?0?0?0??	????0?0?0?	011?1?1?000	?00?01?0?1?	1?0?011?0??	?0110?0?1?	?0001?10?0?1?0
<i>Martiasuchus</i>	00110?1?11	0000?1?0??	????0?0?0?	1?000?0011	01110?01?1	?00101?001	1?0?00001?	10?10?1?1?1	?11?1?0?0?0?1?0
<i>Uruguayasuchus</i>	0001011001	00101100?0	0?0?1?000?	1100000010	0011100000	11000?0?01	10010?0100	1000100120	0000001000000?
<i>Comahuesuchus</i>	????0101?01	000110?0??	????0?0?0??	????0?0?0??	101?1?1?0??	?1000?0?0??	1?0?011100	?00110?0?0?	0100?1?0?0??0??
<i>Chimaerasuchus</i>	?011?0?0?	01?1?1?0??	0?00?0?0??	120?000?0?1	0110?0?0??	1?000?01?1	0?1?00?0??	?0011?0120	?1?0?0?0?0?0?0?
<i>Simosuchus</i>	?011001?10	010001?0??	????0?0?0??	????0?0?0??	010?0?01?0	?0?0?0?0??	0?0?001?0??	?0001?1?0?0?	?000?1?0?0??0?0?
<i>Stratiotosuchus</i>	????0?0?0?	000000?0??	????0?0?0??	????0?0?0??	001?00?0?1	?0?0?1?0?0?	????0110?0?	?0?010?0?0?	101101?0?0??0??
<i>Baurusuchus</i>	0101011000	000000?0??	????0?0?0??	????0?0?0??	0010101001	1010110?0?	1101011000	?00110?0?0?	1011011?0?0??0??
<i>Sebecus</i>	0?0?011010	000000?0??	????0?0?0??	????0?0?0??	001?000001	10010?0?0??	111101?0??	?00000?0?0?	10110?0?0??0?0?
<i>Libyosuchus</i>	?000?1?0?	????0?0?0??	????0?0?0??	????0?0?0??	?0010?0?0?	10?000?0??	11010000?0	?000?0?0?0?	101001?0?0??0??
<i>Itasuchus</i>	????0?0?0??	000101?0??	00110?0?0??	????0?0?0??	01?0?0?0??	?0?0?0?0??	1?1?1?0?0??	?0000?0?0?0?	111?1?0?0?0??0??

Matriz de caracteres utilizados na análise filogenética dos Mesoeucrocodylia