

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Análise da variação morfológica em *Caipirasuchus paulistanus* Iori & Carvalho, 2011 e *Caipirasuchus montealtensis* (Andrade & Bertini, 2008)  
(Crocodylomorpha: Sphagesauridae)

WILLIAN ALEXANDRE FERREIRA DIAS

SÃO CARLOS - SP

2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

Análise da variação morfológica em *Caipirasuchus paulistanus* Iori & Carvalho, 2011 e *Caipirasuchus montealtensis* (Andrade & Bertini, 2008)  
(Crocodylomorpha: Sphagesauridae)

WILLIAN ALEXANDRE FERREIRA DIAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais do Centro de Ciências Biológicas e da Saúde da Universidade Federal de São Carlos como parte dos requisitos para a obtenção do título de Doutor em Ciências, na área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais sob orientação do Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes e coorientação do Dr. Fabiano Vidoi Iori.

SÃO CARLOS - SP

2018

Dias, Willian Alexandre Ferreira.

Análise da variação morfológica em *Caipirasuchus paulistanus* Iori & Carvalho, 2011 e *Caipirasuchus montealtensis* (Andrade & Bertini, 2008) (Crocodylomorpha: Sphagesauridae), São Paulo / Willian Alexandre Ferreira Dias. – São Carlos : UFSCar, 2014.

87 f.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal de São Carlos, 2018.

1. Paleontologia. 2. Paleoecologia. 3. Crocodilomorpha I.  
Título.

CDD: 567 (20<sup>a</sup>)



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS**

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde  
Programa de pós graduação em Ecologia e Recursos Naturais

**Folha de Aprovação**

Assinaturas dos membros da comissão examinadora que avaliou e aprovou a Defesa de Tese de Doutorado do candidato Willian Alexandre Ferreira Dias, realizada em 31/10/2018:

---

Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes  
UFSCar

---

Profa. Dra. Aline Marcelle Ghilardi  
UFSCar

---

Prof. Dr. Manoel Martins Dias Filho  
UFSCar

---

Prof. Dr. Alexandre Karnebley de Oliveira  
UNICEP

---

Profa. Dra. Mariana Geraldo  
PMP

Dedico esta Tese:

À minha esposa, Mariana Geraldo;  
Aos meus pais, José Aparecido  
Ferreira Dias e Suzana Fátima Ferreira Dias;  
E ao meu padrinho, José Pilintra.

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer primeiramente ao meu orientador, Marcelo Adorna Fernandes, por toda ajuda que me deu durante essa longa fase, agradeço pelos conselhos e pela amizade e, mais uma vez, pela enorme paciência.

Agradeço ao meu coorientador, Fabiano Vidoi Iori, por todo apoio, ajuda e suporte ao longo deste trabalho, pela amizade e por sempre aguentar meus devaneios.

À Luciana dos Reis Fernandes pela amizade, ajuda e conselhos que foram essenciais para a execução deste trabalho.

À Aline Ghilardi e Tito Aureliano agradeço não só pela amizade, mas toda ajuda e contribuição com o trabalho principalmente com a geologia, que muito me assombra.

Aos meus colegas de Laboratório, Jorge Moura de Jesus, Pedro Buck, Bernardo Peixoto, Carolina Isabel, Thais Carvalho, Pietra Mori por toda ajuda, conselhos e sugestões que contribuíram muito para este trabalho.

Agradeço às estagiárias Aline Oliveira, Alicia Alves, Ana Corrêa, Camila Dourado, Thândara Jacob, Viviane Turman, Andressa Valle, Esther Meirelles, Isadora Santieff pela ajuda e amizade que igualmente contribuíram para este trabalho.

Agradeço aos meus pais, minha esposa, ao meu amigo Oliver que me ajudaram nos momentos difíceis, me alegrando, me ajudando e me guiando.

Agradeço ao Marcos Antonio da Silva pela elaboração do abstract.

Agradeço ao Hospital das Clínicas da Universidade Federal do Triângulo Mineiro, à Santa Casa de São José do Rio Preto, Unidade de Radiologia “Dr. Fabricio Mallouk”, assim como ao Thiago da Silva Marinho, Eduardo Felix, Felipe Montefeltro e ao Nadim Cury pela viabilização e realização das tomografias computadorizadas dos espécimes de *Caipirasuchus*.

Agradeço a todo pessoal da Digimorph.org, em especial a Timothy Rowe e Chris Brochu, pelas tomografias de várias espécies de crocodilos para comparação neste trabalho. A Chris Brochu e Lawrence Witmer pelas dúvidas sanadas sobre os gaviais.

Não menos importante, gostaria de agradecer aos meus padrinhos que me guiam nesta vida e me mantiveram em pé nos momentos mais difíceis, quando desistir parecia a melhor opção.

Agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro que possibilitou a execução deste trabalho e ao Programa

de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais pelo suporte e apoio ao longo deste trabalho.

Por fim, mas não menos importante, agradeço a todos que contribuíram de alguma forma direta ou indiretamente com este trabalho.



“Aprender uma lição sem dor não tem significado, isso porque as pessoas não conseguem obter nada sem sacrificar alguma coisa. Mas quando elas superam as dificuldades e conseguem o que quer, as pessoas conquistam um coração forte que não perde para nada, um coração forte como aço.”

Hiromu Arakawa

## RESUMO

*Caipirasuchus* é um gênero de Notosuchia que viveu durante o Cretáceo tardio no Brasil e, até o presente momento, encontrado somente na Formação Adamantina, Bacia Bauru. Dentro deste gênero há as espécies *Caipirasuchus montealtensis* e *Caipirasuchus paulistanus*, frequentemente apontadas como táxons irmãos devido a sua proximidade morfológica. A semelhança morfológica cria dúvidas sobre a taxonomia destas espécies. A principal diferença entre *C. montealtensis* e *C. paulistanus* ocorre a partir da existência da câmara do pterigoide em *C. montealtensis*, câmara que apresenta variação intraespecífica. Este trabalho teve como objetivo analisar as variações morfológicas na região das coanas com o intuito de observar se estas variações poderiam significar dimorfismo sexual ou especiação. Foi utilizado tomografia computadorizada para explorar internamente a região das coanas e para avaliar a possível comunicação das estruturas do pterigoide com as vias aéreas em *C. montealtensis* e *C. paulistanus*. Os resultados obtidos sustentam as disparidades morfológicas entre *C. montealtensis* e *C. paulistanus*. Foi possível identificar diferenças morfológicas nas câmaras do pterigoide dos espécimes de *C. montealtensis*, uma complexa câmara secundária presente no parátipo e no indivíduo juvenil e completamente ausente no holótipo. Uma comunicação entre as câmaras do pterigoide com as vias aéreas foi encontrada no parátipo e indivíduo juvenil de *C. montealtensis*, o que sugere possíveis funções relacionadas à vocalização. As novas observações ampliam o conhecimento da anatomia de *C. montealtensis* e *C. paulistanus*, assim como permitem sugerir a possível ocorrência de uma nova espécie de *Caipirasuchus*, a partir dos caracteres encontrados no parátipo e indivíduo juvenil de *C. montealtensis*. A realização de uma estratigrafia é importante para a elucidação taxonômica do grupo e uma amostragem mais ampla auxiliaria na taxonomia e na compreensão da função da câmara do pterigoide.

**Palavras-chave:** Cretáceo; Bacia Bauru; Formação Adamantina; Notosuchia; Tomografia computadorizada; Paleoecologia

## ABSTRACT

*Caipirasuchus* is a genus of Notosuchia that lived during the late Cretaceous in Brazil and, until the present, only found in the Adamantina Formation, Bauru Basin. Within this genus there are the *Caipirasuchus montealtensis* and the *Caipirasuchus paulistanus* species, often referred to as taxon brothers due to their morphological proximity. The morphological similarity raises questions about the taxonomy of these species. The main difference between *C. montealtensis* and *C. paulistanus* comes from the existence of the pterygoid chamber in *C. montealtensis*, a chamber that presents intraspecific variation. The main goal of this study was to analyze the morphological variations in the choana region in order to observe whether these variations could mean sexual dimorphism or speciation. Computed tomography has been used to internally explore the choana region and to evaluate the possible communication between the pterygoid structures and the airways in both *C. montealtensis* and *C. paulistanus*. The results obtained support the morphological disparities between *C. montealtensis* and *C. paulistanus*. It was possible to identify morphological differences in the pterygoid chamber of the *C. montealtensis* specimens, a complex secondary chamber is present in the paratype and in the juvenile individual and completely absent in the holotype. A communication between the pterygoid chambers and the airways was found in the juvenile *C. montealtensis*, suggesting possible functions related to vocalization. The new observations expand the knowledge about *C. montealtensis* and *C. paulistanus* anatomy, as well as suggesting the possible occurrence of a new species of *Caipirasuchus*, from the characters found in the juvenile paratype and *C. montealtensis*. A stratigraphy is important for the taxonomic elucidation of the group and a broader sampling would assist in the taxonomy and understanding the function of the pterygoid chamber.

**Keywords:** Cretaceous; Bauru Basin; Formation Adamantina; Notosuchia; Computadorized tomography; Paleoecology

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Hipótese filogenética para a Família Sphagesauridae, proposta por Martineli et al. (2018). ..... 21
- Figura 2 - Mapa geológico da Bacia Bauru (*sensu* Fernandes e Coimbra, 1996), modificado de Ghilardi (2015). ..... 23
- Figura 3 - Crânios dos espécimes estudados em vista dorsal, ventral e lateral. **A.** parátipo de *Caipirasuchus montealtensis* (MPMA-68.003-12); **B.** holótipo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90) e **C.** *C. paulistanus* (MPMA-68.0004/12). ..... 27
- Figura 4 - Crânio do indivíduo juvenil de *Caipirasuchus montealtensis* (MPMA-68.0004/12). **A.** vista dorsal e **B.** vista ventral. .... 28
- Figura 5 - Crânios dos espécimes estudados em vista ventral. **A.** Holótipo de *Caipirasuchus montealtensis* (MPMA-15.0001/90); **B.** *C. paulistanus* (MPMA-67.0001/00); **C.** Parátipo de *C. montealtensis* (MPMA-68.003-12); **D.** Juvenil de *C. montealtensis* (MPMA-68.0004/12). A linha tracejada destaca a diferença nos padrões da sutura que une o pterigoide e o ectopteroide dos espécimes. Legenda: **ect.** ectopteroide, **j.** jugal, **pal.** palatino, **pt.** Pterigoide. .... 32
- Figura 6 - Crânios dos espécimes em vista ventral. **A.** Holótipo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90); **B.** *C. paulistanus* (MPMA-67.0001/00); **C.** Parátipo de *C. montealtensis* (MPMA-68.003-12); **D.** Juvenil de *C. montealtensis* (MPMA-68.0004/12). A linha tracejada destaca a diferença do ângulo formado entre o pterigoide e o quadrado. Legenda: **ect.** ectopteroide, **j.** jugal, **pal.** palatino, **pt.** pterigoide, **q.** quadrado. .... 33
- Figura 7 - Crânios dos espécimes estudados de *C. montealtensis* em vista ventral (**A, B, C**) e lateral (**D, E, F**). **A, D.** Holótipo (MPMA-15.0001/90); **B, E.** Parátipo (MPMA-68.0003/12); **C, F.** Juvenil (MPMA-68.004-12). A linha pontilhada destaca o formato da câmara do pterigoide. Legenda: **Ect.** ectopteroide, **fpt.** fossa pterigoidea, **fopt.** forâmen pterigoideo, **j.** jugal, **pt.** pterigoide. .... 34
- Figura 8 - Tomografia dos crânios dos espécimes em vista lateral esquerda, corte sagital. **A.** Parátipo de *C. montealtensis* (MPMA-68.0003/12); **B.** Holótipo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90); **C.** *C. paulistanus* (MPMA-67.001/00). As regiões azuis representam áreas de baixa densidade e as amarelas e vermelhas de maior densidade. Legenda: **si.** septo intercoanal, **cno.** conduto do nervo olfativo. .... 35
- Figura 9 - Tomografia do crânio do parátipo de *C. montealtensis* (MPMA-68.0003-12), na qual pode ser visualizada a câmara secundária do pterigoide. **A.** Vista transversal (pósterio-anterior); **B.** Vista ventral (ventro-dorsal). As regiões azuis representam áreas de baixa densidade e as amarelas e vermelhas de maior densidade. Legendas: **co.** coana, **cp.** câmara do pterigoide, **cspt.** câmara secundária do pterigoide, **fopt.** forâmen do pterigoide, **j.** jugal, **pal.** palatino. .... 36
- Figura 10 - Tomografia do crânio do juvenil de *C. montealtensis* (MPMA-68.0004-12), na qual pode ser vista a câmara secundária do pterigoide. **A, B.** Vista transversal 1, **C.** Vista lateral 2, **D.** Vista ventral. As regiões azuis representam áreas de alta densidade e as amarelas e vermelhas de baixa densidade. **cf.** caixa cefálica, **cspt.** câmara secundária do pterigoide, **pt.** pterigoide, **si.** septo intercoanal. .... 37

- Figura 11 - Modelo tridimensional dos crânios dos espécimes, em vista lateral esquerda (acima) e dorsal (abaixo), com as vias aéreas destacadas em amarelo. **A.** Parátipo de *C. montealtensis* (MPMA-68.0003-12); **B.** Holótipo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90); **C.** *C. paulistanus* (MPMA-67.001-00).....38
- Figura 12 –*Alligator mississippiensis* em diferentes estágios ontogenéticos, a partir de modelos tridimensionais criadas com base em tomografias. **A.** Indivíduo adulto em vista dorsal, à esquerda, e em vista ventral, à direita. **B.** Indivíduo juvenil em vista dorsal, à esquerda, e em vista ventral, à direita. Legenda: **ect.** ectopterigoide, **f.** frontal, **fs.** fossa supratemporal, **m.** maxila, **ma.** Mandíbula, **n.** nasal, **na.** Narina, **o.** condilo do occipital, **p.** parietal, **pal.** palatino, **pf.** pré-frontal, **pm.** pré-maxila, **pr.** processo retro articular, **pt.** pterigoide. ....43
- Figura 13 – Vista sagital da tomografia dos crânios de: **A.** *Alligator mississippiensis* (adulto à esquerda, juvenil á direita); **B.** *Caiman crocodilus*; **C.** *Crocodylus cataphractus*; **D.** *Crocodylus johnstoni*; **E.** *Crocodylus moreletii*. Legenda: **co.** coana, **fm.** forâmen magnum, **m.** maxila, **ma.** mandíbula, **na.** narina, **o.** cõndilo do occipital, **pal.** palatino, **se.** seio nasal. ....44
- Figura 14 – Corte sagital da tomografia dos crânios de **A.** *Crocodylus rhombifer*; **B.** *Gavialis gangeticus*; **C.** *Osteolaemus tetraspis*; **D.** *Tomistoma schlegelii*. Legenda: **co.** coana, **fm.** forâmen magnum, **m.** maxila, **ma.** mandíbula, **na.** narina, **o.** cõndilo do occipital, **pal.** palatino, **se.** seio nasal. ....45
- Figura 15 – Tomografia dos crânios de **A.** *A. mississippiensis* em vista coronal; **B.** *C. moreletii*; **C.** *C. rhombifer*; **D.** *O. tetraspis* (**B, C e D** em vista transversal). Legendas: **co.** coana, **ma.** mandíbula, **se.** seios nasais, **va.** vias aéreas.....46
- Figura 16 – Tomografia de *Simosuchus clarki* em vista transversal, acima, e coronal, abaixo. Legenda: **na.** narina, **ma.** mandíbula, **va.** vias aéreas.....47
- Figura 17 – Tomografia de *Gavialis gangeticus*, em vista transversal. Legenda: **co.** coana, **fs.** fossa supratemporal, **ma.** mandíbula, **va.** via aérea.....48

## LISTA DE TABELAS

Tabela 2 – Características morfológicas encontradas nos indivíduos de <i>Caipirasuchus montealtensis</i> e <i>C. paulistanus</i> . Legenda: ect/pt. ectopterigoide/pterigoide, pt/q. pterigoide/quadrado. ....	31
--	----

## LISTA DE ABREVIACÕES E SIGLAS

### **Instituições:**

ITIS - Integrated Taxonomic Information System

IUCN – International Union for Conservation of Nature (União Internacional para Conservação da Natureza)

MPMA - Museu de Paleontologia de Monte Alto (Estado de São Paulo)

UFTM – Universidade Federal do Triângulo Mineiro

### **Geografia:**

A.C. - América Central

A.N. - América do Norte

A.S. - América do Sul

P.I.O - Pacífico Indo-Oeste.

S - South (Sul)

S.A. - Sul da Ásia

W - West (Oeste)

### **Unidade de Medida:**

cm - centímetro

km<sup>2</sup> - quilômetro quadrado

### **Conservação:**

Ba - Baixa preocupação

Cr - Criticamente ameaçada

E.C. - Estado de Conservação

Vu - vulnerável

### **Fotografia:**

af- auto focus

DSLR – Digital Single Lens Reflex (Lente de reflexão simples digital)

MP – mega pixels

**osteologia:**

a – atlas

cf - caixa cefálica

cspt – câmara secundária do pterigoide

cno - conduto do nervo olfativo

co – coana

cp - câmara do pterigoide

ect – ectopterigoide

f – frontal

fm – fôramen Magnum

fopt - forâmem pterigoideo

fpt - fossa pterigoidea

fs – fossa supratemporal

j – jugal

m – maxila

ma – mandíbula

n – nasa

na – narina-

o - côndilo do occipital

p – parietal

pal – palatino

pf – pré-frontal

pm- pré-maxilar

pr – processo retro-articular

pt – pterigoide

q – quadrado

se – seios nasais

si - septo intercoanal

va – vias aéreas

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO .....	17
2 OBJETIVOS .....	22
2.1 Objetivo geral .....	22
2.2 Objetivos específicos.....	22
3 Contexto Geológico .....	23
3.1- Grupo Bauru.....	24
3.2 – Formação Adamantina.....	25
4 Materiais e Métodos.....	26
4.1 Materiais .....	26
4.2 Metodologia.....	28
4.3 Comparação .....	29
5 RESULTADOS .....	31
5.1 Observações adicionais sobre a morfologia externa da região coanal e dos pterigoides de <i>C. montealtensis</i> e <i>C. paulistanus</i> .....	31
5.2 Análises tomográficas.....	34
5.3 Descrição das vias aéreas cranianas.....	37
6 DISCUSSÃO .....	39
6.1 – Morfologia Cranial.....	39
6.1.1 – Região do Pterigoide.....	40
6.1.2 – Comparação de <i>Caipirasuchus</i> com espécies atuais .....	42
6.2 – Inferências paleoecológicos .....	48
6.3 – Hipóteses taxonômicas .....	49
6.2.1 – Espécie .....	51
7 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	53
REFERÊNCIAS .....	55
Apêndice I .....	64

## 1 INTRODUÇÃO

Os Crocodylomorpha são um grupo de vertebrados Amniota pertencente a Archosauria que datam 240 milhões de anos e dos quais se derivaram os crocodilos atuais (KARDONG, 2012). Existem atualmente 23 espécies de Crocodylomorpha viventes, divididos em três famílias: Alligatoridae, Crocodylidae e Gavialidae, que habitam principalmente zonas tropicais e sub-tropicais (POUGH; JANIS; HEISNER, 2008; ITIS, 2018).

Das 23 espécies de Crocodylomorpha viventes oito possuem ocorrência na América do Sul, *Caiman crocodilus* (Linnaeus, 1758), *C. latirostris* (Daudin, 1802), *C. yacare* (Daudin, 1802), *Melanosuchus niger* (Spix, 1825), *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier, 1807), *P. trigonatus* (Schneider, 1801), *Crocodylus acutus* Cuvier, 1807, *C. intermedius* Graves, 1819.

Apesar de serem predominantemente carnívoros, apresentam espécies com hábitos herbívoros como o *Caiman latirostris* (Daudin, 1802) (POUGH; JANIS; HEISNER, 2008; GRZIMECK, 2004; BRITO; ANDRADE; ABE, 2002) e as espécies fósseis presentes na Família Sphagesauridae (IORI; CARVALHO, 2011, IORI et al., 2016).

Durante o Período Cretáceo a diversidade de Crocodylomorpha foi muito maior, com a existência de vários grupos como os Notosuchia, que exibiram uma grande diversidade de espécies, ocuparam vários nichos ecológicos e cujos primeiros registros datam do início do Cretáceo (FIORELI et al., 2016).

Dentro de Notosuchia, a família Sphagesauridae foi descrita originalmente por Kuhn (1968) e caracteriza-se, principalmente, pela presença de dentes oblíquos, com coroas triangulares. Marinho e Carvalho (2007) ampliam a diagnose de Sphagesauridae, pré-maxila apresentando dois a três dentes e maxila apresentando seis a sete dentes, o osso jugal lateralmente expandido e dorsoventralmente comprimido; forâmen da trompa de Eustáquio posicionado em uma linha reta horizontal transversal; narina aberta anteriormente; região da sínfise mandibular longa e estreita; o osso pré-frontal e a maxila tocam-se na região interna anteromedial da órbita. Pol e colaboradores (2014) depreendem sete sinapomorfias inequívocas que tornam Sphagesauridae um grupo monofilético: o esmalte da superfície dos dentes superiores e posteriores cobertos com pequenas protuberâncias; dentículos tuberosos largos da quilha destes dentes são conectados por uma crista fina de esmalte; espaço entre as séries alinhada de foramens neurovasculares

anterior e posterior da superfície lateral da maxila; presença de foramêns neurovasculares largos ao longo do meio para a região posterior da borda alveolar da mandíbula; o processo quadrado do pterigoide extremamente curto não se estende ao longo das margens do basoesfenóide, terminando distante da abertura lateral da tuba de Eustáquio; processo anterior do quadradojugal formam o terço posterior da margem ventral da fenestra infratemporal; a sutura entre o esquamosal e o pós-orbital é anteriormente convexa em vista lateral.

Os Sphagesauridae possuem nove espécies descritas até o presente momento (Tabela 1): *Sphagesaurus huenei* Price, 1950, *Adamantinasuchus navae* Nobre e Carvalho, 2006, *Caipirasuchus montealtensis* (Andrade e Bertini, 2008), *Armadillosuchus arrudai* Marinho e Carvalho, 2009, *Yacarerani boliviensis* Novas, Pais, Pol, Carvalho, Scanferla, Mones e Suárez Riglos, 2009, *Caipirasuchus paulistanus* Iori e Carvalho, 2011, *Caryonosuchus pricei* Kellner, Campos, Riff e Andrade, 2011, *Caipirasuchus stenognathus* Pol, Nascimento, Carvalho, Riccomini, Pires-Domingues e Zaher, 2014, *Caipirasuchus mineirus* Martinelli, Marinho, Iori, e Ribeiro (2018).

Tabela 1 – Espécies descritas para a família Sphagesauridae.

<b>Espécie</b>	<b>Localidade Tipo</b>	<b>Unidades geológicas de ocorrência</b>	<b>Principais Referências Bibliográficas</b>
<i>Sphagesaurus huenei</i>	Catanduva	Formação Adamantina	Price (1950); Pol (2003)
<i>Adamantinasuchus navae</i>	Marília	Formação Adamantina	Nobre e Carvalho (2006)
<i>Caipirasuchus montealtensis</i>	Monte Alto	Formação Adamantina	Andrade e Bertini (2008); Iori et al. (2013); Iori, Carvalho, Marinho (2016)
<i>Armadillosuchus arrudai</i>	General Salgado	Formação Adamantina	Marinho e Carvalho (2009)
<i>Yacarerani boliviensis</i>	Santa Cruz de La Sierra (Bolívia)	Formação Cajones	Novas et al. (2009); Leardi et al. (2015)
<i>Caipirasuchus paulistanus</i>	Monte Alto	Formação Adamantina	Iori e Carvalho (2011); Iori et al. (2013); Iori, Carvalho, Marinho (2016)
<i>Caryonosuchus pricei</i>	Presidente Prudente	Formação Adamantina	Kelner et al. (2011);
<i>Caipirasuchus stenognathus</i>	General Salgado	Formação Adamantina	Pol et al. (2014);
<i>Caipirasuchus mineirus</i>	Campina Verde	Formação Adamantina	Martinelli et al. (2018)

O gênero *Sphagesaurus* foi inicialmente descrito a partir de fragmentos ósseos e dentes (ANDRADE; BERTINI, 2008), por Price (1950). Com a descoberta de partes de um

novo crânio que continha maxila e parte da mandíbula, Pol (2003) ampliou a descrição de *Sphagesaurus huenei* com as principais características diagnósticas: coroas dos dentes maxilares e mandibulares posteriores, com eixo maior orientado obliquamente e dispostos como triângulos reversos; parede posterior da maxila acima da margem anterior da fenestra suborbital, que se estende dorsalmente em contato com o pré-frontal e lacrimal; o contato basioccipital-quadrado na área do occipital exclui o exoccipital da margem ventral;

Andrade e Bertini (2008) descreveram *Sphagesaurus montealntensis*, uma nova espécie de *Sphagesaurus*, com base em um crânio inteiro encontrado no Município de Monte Alto, Estado de São Paulo. A diagnose de *S. montealntensis* apresenta os principais caracteres: ramo anterior do jugal delgado, alargado somente em contato com a maxila; processo descendente do pré-frontal estreito, elíptico na seção cruzada; depressão no pterigoide lateral à coana; processo descendente do pterigoide bem desenvolvido, robusto e reto, direcionado posteroventralmente 40-50 graus; pré-maxila com um par de dentes; dente pré-maxilar caniniforme, sem compressão lateral; (ANDRADE; BERTINI, 2008).

Por meio de um novo crânio encontrado no Município de Monte Alto, Iori e Carvalho (2011) descreveram *Caipirasuchus paulistanus*, uma nova espécie de Sphagesauridae com as principais características: quadrado com o côndilo medial alongado ventralmente, menor que a borda ventral do condilo lateral e a parede lateral rostral vertical com uma transição abrupta para a superfície dorsal; presença de uma fenestra anterorbital oval ligeiramente inclinada anterodorsal-posteroventral e a fenestra supraorbital lanceolada, com sua porção anterior mais aguda que a posterior; pterigoides altos, com a dimensão dorsoventral correspondendo a aproximadamente sessenta por cento da altura total do crânio; superfície medioventral do pterigoide lisa.

Iori et al. (2013) descreveram um novo crânio completo de *Sphagesaurus montealtensis* encontrado no Município de Catanduva, Estado de São Paulo, no qual observaram sinapomorfias, como narinas externas circundadas somente pela pré-maxila; dentição com dez dentes e dois diastemas; nasal com um sulco paralelo à sutura com o frontal; nasal longo com uma margem anterior aguda tocando anterolateralmente a pré-maxila; frontal mais longo que largo com uma crista sagital discreta; entre outras. Com base nestas sinapomorfias, Iori et al. (2013) propõem a mudança de gênero da espécie de *Sphagesaurus montealtensis* para *Caipirasuchus montealtensis*.

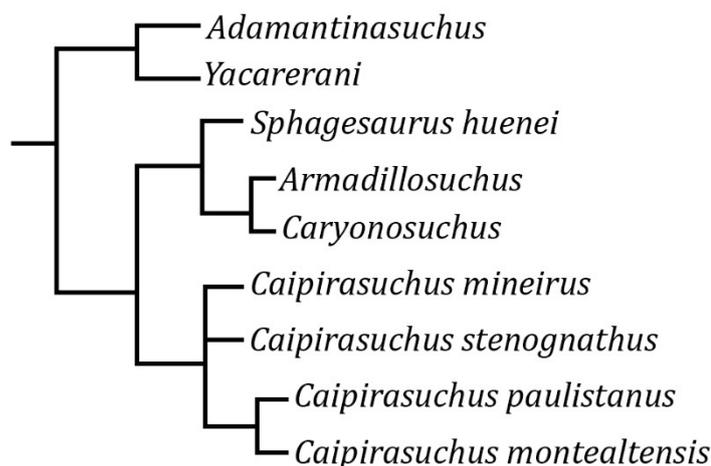
Os pós crânios de *Caipirasuchus montealtensis* e *C. paulistanus* foram descritos por Iori, Carvalho e Marinho (2016) com o comprimento de aproximadamente 1,2 metros para as espécies. Com um corpo longo, delgado e leve, com membros posteriores maiores que os anteriores, essas espécies seriam ágeis para fugir de possíveis predadores (IORI; CARVALHO; MARINHO, 2016). Iori e Carvalho (2017) descreveram um complexo mecanismo de mastigação para o gênero *Caipirasuchus* que inclui movimentos propalinais, alternância lateral durante a mastigação e oclusão dente-a-dente, que reforçam as propostas de que teriam hábitos herbívoros.

Uma nova espécie de Sphagesauridae é descrita por Pol et al. (2014) a partir de um crânio encontrado no Município de General Salgado, Estado de São Paulo. A espécie nomeada de *Caipirasuchus stenognathus* apresenta, diferente das outras espécies do mesmo gênero, o canto anterolateral do pterigoide rebaixado por meio de uma plataforma elevada que encontra-se projetada medialmente e sobreposta pelo final posterior da barra palatina; ranhura acentuada na superfície ventral do septo coanal; margem orbital formada por parte da maxila (ausência de contato lacrimal-jugal); fenestra maxilo-palatino; nasal com depressões suaves em sua região posterior (flanqueado por cumes elevados e ornamentados localizados próximos ao maxilar e lacrimal) (POL et al., 2014).

Martineli et al. (2018) descreveram uma nova espécie de *Caipirasuchus* a partir de um crânio encontrado no Município de Campina Verde, no Estado de Minas Gerais. *Caipirasuchus mineirus* apresenta os principais caracteres distintivos: últimos dentes maxilares localizados posteriormente à borda anterior da fenestra infraorbital; sutura lateroventral do maxilo-jugal alongada e com cerca de metade do comprimento antero-posterior da maxila; contato entre a crista posterior do quadrado e o final posterior do esquamosal forma um ângulo de quase 90 graus (MARTINELI et al., 2018). *Caipirasuchus*, até o presente estudo, é restrito à Bacia Bauru e tem ocorrência registrada nos Estados de São Paulo e Minas Gerais.

Ósi (2013) considera *C. paulistanus* e *C. montealtensis* como uma única espécie com variação morfológica. Devido a sua proximidade morfológica, *C. montealtensis* e *C. paulistanus* são apresentadas em várias análises filogenéticas como irmãs (Figura 1) (IORI et al., 2013; FIORELI et al., 2016; LEARDI et al. 2015; POL et al. 2014; MARTINELI et al. 2018).

Figura 1 – Hipótese filogenética para a Família Sphagesauridae, proposta por Martineli et al. (2018).



As diferenças existentes entre *C. paulistanus* e *C. montealtensis* criam questionamentos se essas variações poderiam representar dimorfismo sexual ou se sustentariam a hipótese da existência de espécies distintas.

O dimorfismo sexual ocorre em crocodilianos atuais, como a variação de tamanho entre machos e fêmeas (COX et al., 2007), e a protuberância no focinho e a bula do pterigoide presente nos indivíduos gaviais machos, que Martin e Belaris (1977) apontam como possivelmente ligada a vocalização.

A principal diferença entre *C. paulistanus* e *C. montealtensis* encontra-se no pterigoide, os espécimes de *C. montealtensis* possuem uma câmara no pterigoide que está ausente no espécime de *C. paulistanus*. A câmara do pterigoide difere entre os indivíduos de *C. montealtensis*, tanto em sua forma quanto em sua complexidade.

A região das coanas, na qual está inserido o pterigoide, é apontada por Andrade, Bertini e Pinheiro (2006) como uma região de grande importância para a filogenia de Crocodylomorpha. Surge assim a necessidade de ampliar o conhecimento das variações morfológicas desta região em *C. montealtensis* e *C. paulistanus*, uma vez que compreender melhor a morfologia contribuiria para elucidar o arranjo taxonômico do grupo.

O presente trabalho se justifica ao buscar elucidar o arranjo taxonômico entre *C. montealtensis* e *C. paulistanus*, pois analisa as vias aéreas destas espécies ainda não estudadas. A compreensão da variação morfológica presente entre *C. montealtensis* e *C. paulistanus* contribui com o conhecimento da etologia, ecologia e morfologia do grupo.

## 2 OBJETIVOS

### 2.1 Objetivo geral

Estudar as variações morfológicas da região das coanas de crânios de *Caipirasuchus paulistanus* e *Caipirasuchus montealtensis* para identificar a ocorrência de dimorfismo sexual ou especiação e elucidar problemas taxonômicos dessas espécies.

### 2.2 Objetivos específicos

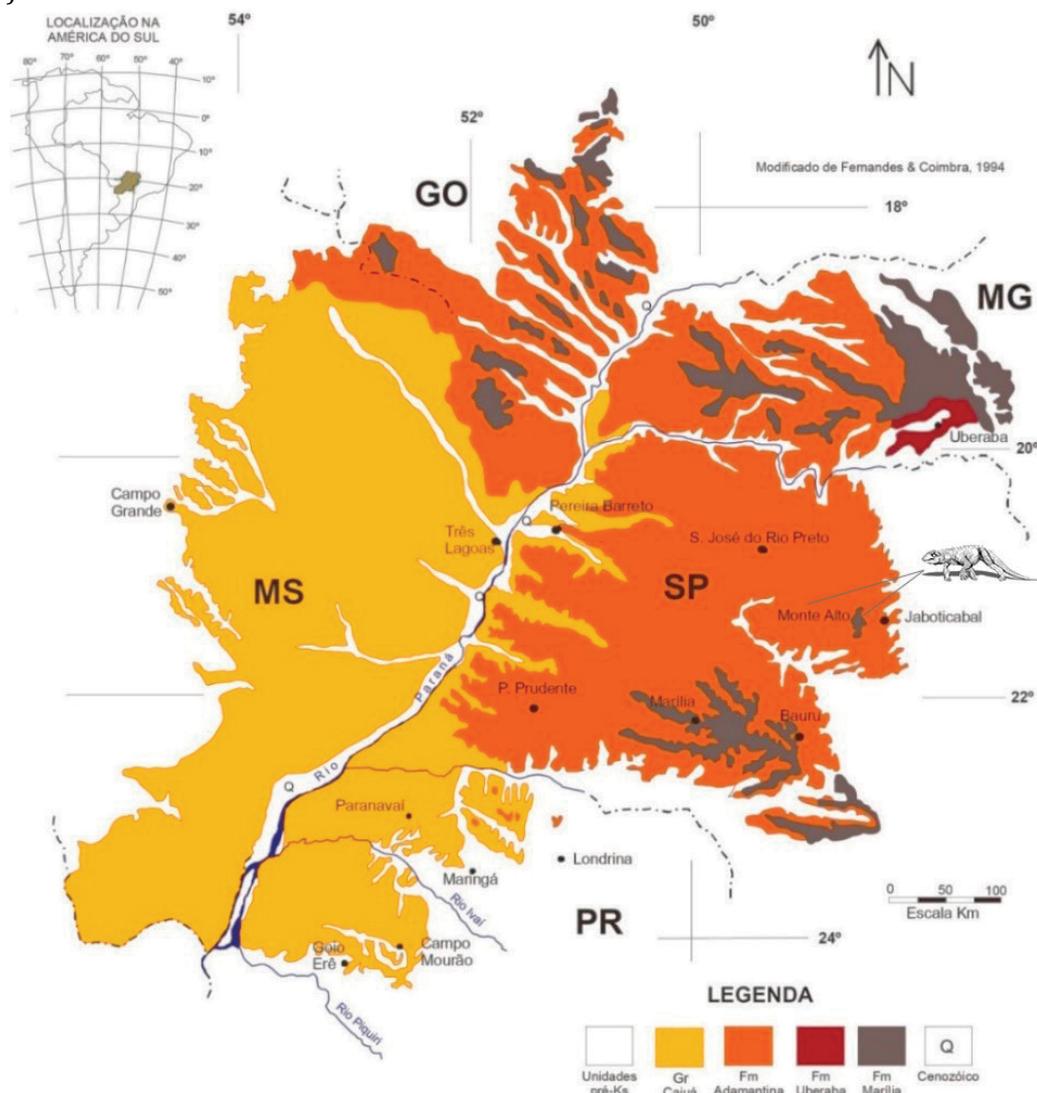
- Analisar os crânios de *C. paulistanus* e *C. montealtensis* e identificar variações morfológicas na região das coanas;
- Analisar e interpretar tomografias computadorizadas dos crânios de *C. paulistanus* e *C. montealtensis*;
- Analisar a câmara do pterigoide de *C. montealtensis*, observar variações intraespecíficas e propor possíveis funções da estrutura;
- Descrever as vias aéreas de *C. paulistanus* e *C. montealtensis*;
- Estabelecer características que representem dimorfismo sexual ou especiação em *C. paulistanus* e *C. montealtensis*.

### 3 Contexto Geológico

A partir das deposições sedimentares, durante o Neocretáceo, formou-se a unidade geológica classificada por Soares et al. (1980) e Suguio (1980) como Grupo Bauru, dividida nas Formações Caiuá, Santo Anastácio, Adamantina, Uberaba e Marília.

Fernandes (1992) e Coimbra e Fernandes (1994) elevaram a Formação Caiuá ao nível de Grupo, em decorrência dessa nova classificação, Fernandes e Coimbra (1996) propuseram a denominação de Bacia Bauru à unidade composta pelos grupos Caiuá e Bauru (Figura 2).

Figura 2 - Mapa geológico da Bacia Bauru (*sensu* Fernandes e Coimbra, 1996), modificado de Ghilardi (2015).



Com uma área de cerca de 370.000 km<sup>2</sup> e situada entre as latitudes 18° S e 24° S e longitudes 47° W e 56° W, a Bacia Bauru abrange partes dos Estados brasileiros de São

Paulo, Paraná, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Goiás, além do nordeste do Paraguai (FERNANDES; COIMBRA, 1996).

Sua matriz sedimentar é primariamente arenosa, com sua espessura máxima de 300 metros, formada durante o período Cretáceo (Aptiano-Maastrichtiano) (FULFARO; PERINOTTO, BARCELOS; 1994). O Grupo Caiuá incluiria, instalados na porção ocidental da unidade, depósitos de *sand sea*, o Grupo Bauru por sua vez reuniria as fácies fluviais, aluviais e lacustres dispostas a nordeste do paleodeserto Caiuá (FERNANDES; COIMBRA, 1996; COUTINHO et al., 1982; DIAS-BRITO et al., 2001).

Devido a diferentes meios deposicionais (aluviais, eólicos, fluviais e lacustres) possibilitou-se a formação de pacotes sedimentares formados por arenitos, siltitos e argilitos, presente de forma intercalada em suas diferentes unidades (FERNANDES; COIMBRA, 1996; FERNANDES, 1998; DIAS-BRITO et al., 2001; FERNANDES, 2010; DAL'BÓ; BASILICI, 2010).

Além da diversidade de pacotes rochosos, a Bacia Bauru apresenta uma grande diversidade de fósseis. Nesta Bacia foram encontrados fósseis de diversas espécies de vertebrados como crocodilianos, quelônios, dinossauros, peixes, anuros; invertebrados como moluscos e crustáceos; e vegetais (COIMBRA; FERNANDES, 1995; CANDEIRO et al., 2006; CANDEIRO; RICH, 2010; AZEVEDO, 2009).

### 3.1- Grupo Bauru

Ao longo do tempo, foram propostas várias divisões do Grupo Bauru (BATEZELLI, 1998, 2010; BATEZELLI et al., 1999, 2003, 2005; BATEZELLI; LADEIRA, 2016 FERNANDES, 1998, 2004; FERNANDES; COIMBRA, 1996, 2000; PAULA e SILVA; CHANG; CAETANO-CHANG, 2003, 2005, 2009; PAULA E SILVA et al. 2006). Neste trabalho considerou-se a proposta de Fernandes e Coimbra (1996) o qual divide o Grupo Bauru nas Formações Adamantina, Uberaba e Marília.

Os afloramentos do Grupo Bauru ocorrem principalmente no Estado de São Paulo, entretanto também ocorrem nos Estados de Minas Gerais, Goiás, Mato grosso do Sul e, mais restritamente, no Paraná (FERNANDES; COIMBRA, 1996). No Grupo Bauru ocorrem uma grande variação litológica e faciológica, as quais compreendem depósitos eólicos, fluviais, aluviais e lacustres de baixa profundidade (FERNANDES; COIMBRA, 1996; DIAS-BRITO et al., 2001; BATEZELLI et al., 2003).

### 3.2 – Formação Adamantina

A Formação Adamantina é proposta como a mais extensa do Grupo Bauru (FERNANDES; COIMBRA 1996), é formada pela associação de arenitos finos e lamitos siltosos, com coloração que varia do rósea ao castanho. Apresenta intercalações com argilitos de coloração castanho avermelhado e disposição alternada de estratos maciços, ou de acamamento plano paralelo com camadas de estratificação cruzada (SOARES *et al.*, 1980; FERNANDES; COIMBRA, 1996).

Paleoambientalmente, apresentava sazonalidade climática em um ambiente fluvial raso, com pequenos deltas e um sistema lacustre secundário, com a ocorrência de planícies de inundação (SOARES *et al.*, 1980; GOLDBERG; GARCIA, 2000; PAULA e SILVA; CHANG; CAETANO-CHANG, 2003; CARVALHO; CAMPOS; NOBRE, 2007).

Azevedo (2009) aponta a Formação Adamantina como um importante depósito fossilífero, pois a Formação possui uma grande diversidade de fósseis encontrados, compostos por vertebrados, invertebrados e plantas.

## 4 Materiais e Métodos

### 4.1 Materiais

Pol et al. (2014) apresentam a seguinte organização taxonômica para o gênero *Caipirasuchus*:

Crocodylomorpha Walker, 1970

Crocodyliformes Hay, 1930

Mesoeucrocodylia Whetstone e Whybrow, 1983

Notosuchia Gasparini, 1971

Sphagesauridae Kuhn, 1968

Os fósseis de *Caipirasuchus* utilizados neste estudo estão depositados na coleção científica do Museu de Paleontologia “Prof. Antônio Celso de Arruda Campos”, em Monte Alto, Estado de São Paulo, Brasil. Os materiais foram previamente estudados por Iori e Carvalho (2011), Iori, Carvalho e Marinho (2016), Iori et al. (2011, 2013, 2018) Iori e Campos (2017), Andrade e Bertini (2008).

Os espécimes de *Caipirasuchus montealtensis* estudados foram o holótipo (Figura 3), representados pelo crânio e mandíbula (MPMA-15.0001/90); parátipo (Figura 3), composto por crânio, mandíbula e pós-crânio (MPMA-68.0003/12) e juvenil (Figura 4), composto por crânio e mandíbula (MPMA-68.0004/12).

O holótipo de *Caipirasuchus paulistanus* foi analisado (Figura 3) e consiste em crânio, mandíbula e pós-crânio (MPMA-67.0001/00).

O holótipo de *C. montealtensis* e o indivíduo *C. paulistanus* foram coletados em Monte Alto, Estado de São Paulo, em uma matriz fina muito bem cimentada composta por areia vermelha, nódulos e concreções carbonáticas (IORI; CARVALHO, 2011). O parátipo e o juvenil de *C. montealtensis* foram encontrados em Catanduva, Estado de São Paulo. O local apresentava rochas com características similares às de Monte Alto, entretanto, com uma matriz pouco cimentada e com menos concreções (IORI et al., 2013). Para o presente trabalho foram utilizados apenas os crânios dos espécimes.

Figura 3 - Crânios dos espécimes estudados em vista dorsal, ventral e lateral. **A.** parátipo de *Caipirasuchus montealtensis* (MPMA-68.003-12); **B.** holótipo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90) e **C.** *C. paulistanus* (MPMA-68.0004/12).

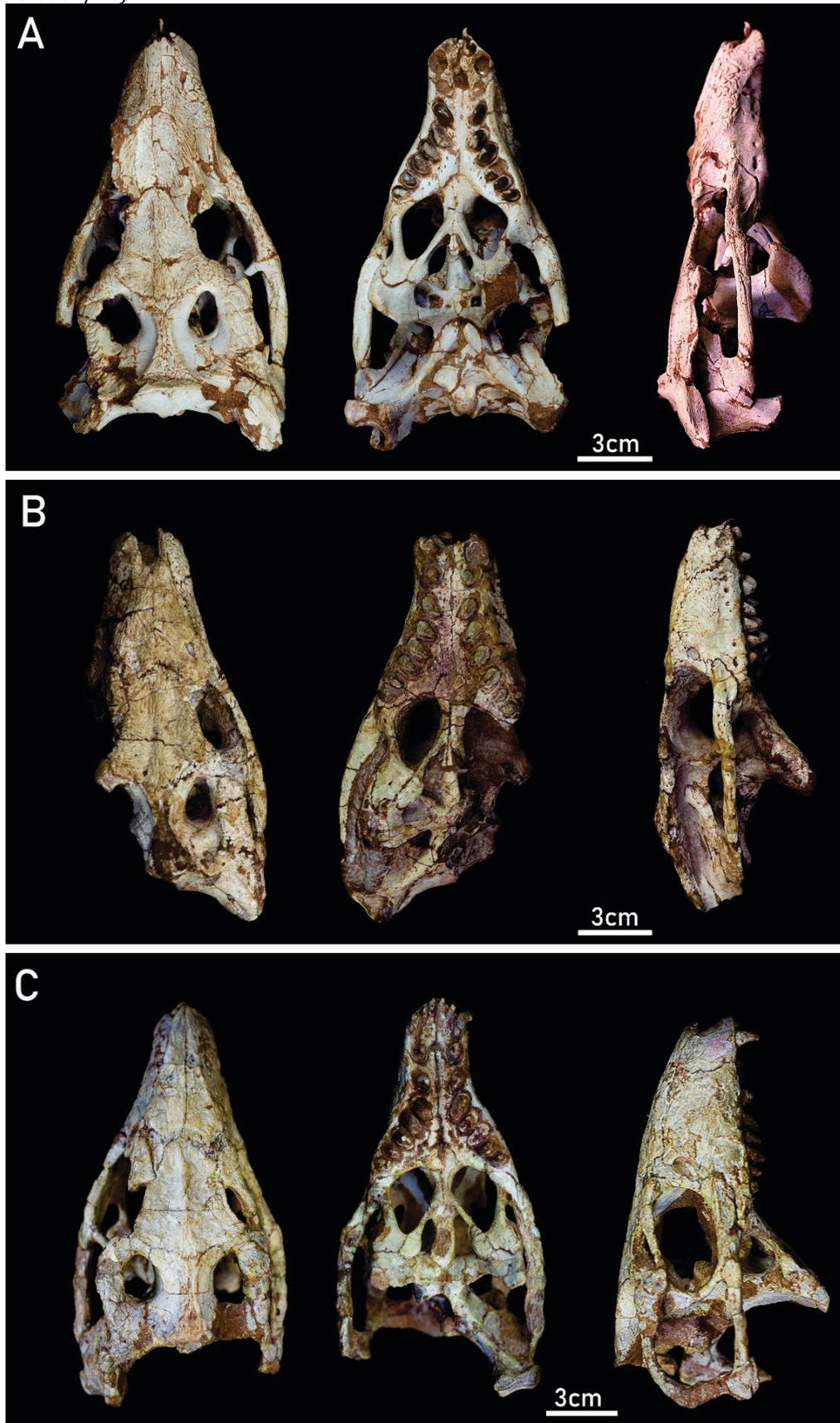
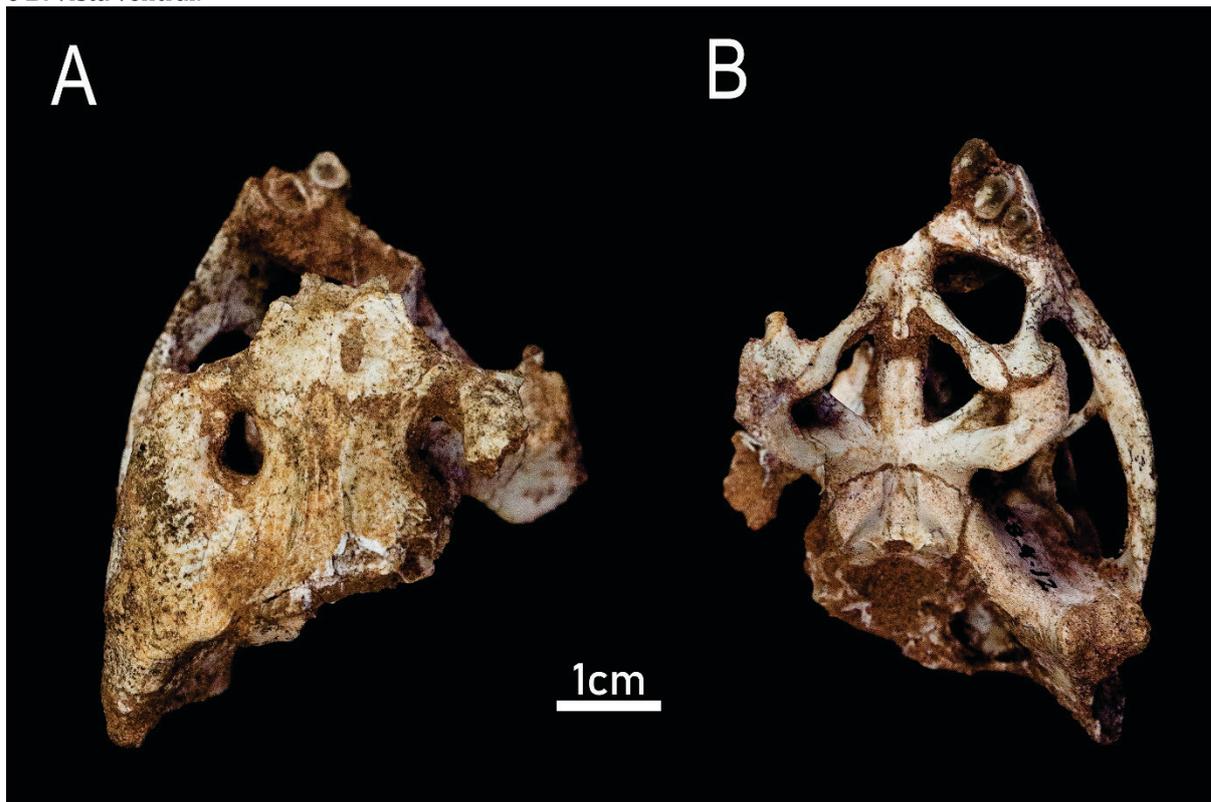


Figura 4 - Crânio do indivíduo juvenil de *Caipirasuchus montealtensis* (MPMA-68.0004/12). **A.** vista dorsal e **B.** vista ventral.



## 4.2 Metodologia

O material foi analisado a partir de observações diretas para encontrar caracteres morfológicos distintos entre os espécimes. Removeu-se sedimento ainda aderido à câmara do pterigoide dos holótipo e parátipo de *C. montealtensis* com a finalidade de verificar a existência de comunicações com estruturas internas do crânio.

Os espécimes foram fotografados, por meio de uma câmera DSLR Nikon D90 de 12MP e uma objetiva Nikkor af 50mm f1.8d, com o intuito de figurar as estruturas relevantes e suas variações morfológicas.

Tomografias computadorizadas, realizadas previamente a este trabalho, também foram utilizadas para analisar a morfologia interna dos crânios. O holótipo de *Caipirasuchus montealtensis* foi tomografado na Santa Casa de Misericórdia, no Município de Monte Alto, em um tomógrafo GE Medical Sistem. O parátipo de *C. montealtensis* e o indivíduo de *C. paulistanus* foram tomografados no Hospital das Clínicas, na Universidade Federal do Triângulo Mineiro, em um tomógrafo Canon (Toshiba) Aquilion. O indivíduo

juvenil de *C. montealtensis* foi tomografado na Unidade de Radiologia “Dr. Fabricio Mallouk” em um tomógrafo Siemens Somatom Spirit.

As tomografias computadorizadas são imagens produzidas por raio X e processadas por um escâner que cria uma sequência de imagens, chamadas de fatias, nos três planos do espaço; devido às fatias sequenciais produzidas pelo tomógrafo, pode-se observar as estruturas em profundidade e, a partir disto, produzir modelos tridimensionais (GARIB et al. 2007).

As tomografias foram manipuladas por meio do software livre 3D Slicer (FEDOROV et al. 2012), que permite a visualização, segmentação e criação de modelos 3D, entre outras análises. As tomografias foram observadas em vistas látero-lateral, ventro-dorsal e proximal-distal. Para facilitar a visualização do material e melhor diferenciação da sua densidade, foi utilizada a tabela de cor (*lookup table*) *PET-rainbow*, com um alcance (*threshold*) mínimo e máximo, respectivamente, de 398 e 12399 para o parátipo de *Caipirasuchus montealtensis*; 2430 e 3940 para o holótipo de *C. montealtensis*; 1806 e 6298 para o indivíduo de *C. paulistanus*. Para o juvenil de *C. montealtensis* foi utilizada a tabela de cor (*lookup table*) *Rainbow* com uma faixa manual W/L com valores de W= 809 e L= 1406 com um alcance (*threshold*) mínimo de 516 e máximo de 3480.

Posteriormente, foi realizada a segmentação das vias aéreas a partir de seleção manual em cada fatia da tomografia e a criação de um modelo tridimensional das cavidades respiratórias do interior do crânio de cada espécime estudado, com exceção do indivíduo juvenil que apresenta o crânio danificado.

### 4.3 Comparação

Os crânios dos indivíduos de *Caipirasuchus montealtensis* e *C. paulistanus* foram comparados com fotografias, da região das coanas, das seguintes espécies viventes: *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802), *Caiman crocodilus* (Linnaeus, 1758), *Caiman yacare* (Daudin, 1802), *Caiman latirostris* (Daudin, 1802), *Crocodylus novaeguineae* Schmidt, 1928, *Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768, *Crocodylus acutus* Cuvier, 1807, *Crocodylus moreletii* Duméril e Bibron, 1851, *Crocodylus rhombifer* Cuvier, 1807, *Melanosuchus niger* (Spix, 1825), *Tomistoma schlegelii* (Müller, 1838), cuja as fotografias observadas estão presentes nos trabalhos de Vickaryous e Hall (2008),

Escobedo-Galván et al. (2015), Bona e Desojo (2011), Hall e Portier (1994), Putterill e Soley (2003), Morgan e Albury (2013), Vieira et al. (2016), Piras et al.(2010).

Posteriormente, as estruturas internas do crânio dos espécimes estudados foram comparadas com as estruturas de *Alligator missipiensis*, *Caiman crocodilus*, *Crocodylus cataphractus* (Cuvier, 1825), *Crocodylus johnstoni* Krefft, 1873, *Crocodylus moreletii*, *Crocodylus rhombifer*, *Gavialis gangeticus* (Gmelin, 1789), *Osteolaemus tetraspis* (Cope, 1861), *Simosuchus clarki* Buckley et al., 2000, *Tomistoma schlegelii*, a partir de tomografias realizadas pelo Digimorph.org, com o auxílio do software 3D Slicer.

## 5 RESULTADOS

### 5.1 Observações adicionais sobre a morfologia externa da região coanal e dos pterigoides de *C. montealtensis* e *C. paulistanus*

A sutura do ectopterigoide com o pterigoide apresenta formato arredondado no parátipo e no juvenil de *C. montealtensis*, agudo no holótipo de *C. montealtensis* e reto no indivíduo de *C. paulistanus* (Figura 5, Tabela 2) Essa sutura, em *C. paulistanus*, não é simétrica e pode ser notada uma discreta projeção no ectopterigoide direito.

O formato da asa do pterigoide difere entre os espécimes de *Caipirasuchus*, quando observado o crânio em vista ventral. Essa diferença morfológica resulta na formação de ângulos diferentes entre a asa do pterigoide e o quadrado.

*C. paulistanus* possui a asa do pterigoide parcialmente danificada, porém ela aparenta possuir um formato mais quadrado (Figura 6) e com um ângulo de cerca de 42°.

O holótipo de *C. montealtensis* possui a asa do pterigoide mais alongada a qual forma um ângulo agudo de 28° com o osso quadrado. O parátipo e o juvenil de *C. montealtensis* apresentam a asa do pterigoide menos alongada, com angulação de 78° e 77°, respectivamente, e é possível observar uma pequena curvatura na base do pterigoide (Figura 6).

Como observado por Iori e Carvalho (2011), o indivíduo de *C. paulistanus* (MPMA-67.0001-00) não apresenta câmara do pterigoide, encontrada nos indivíduos de *C. montealtensis*.

Nos indivíduos de *C. montealtensis* o formato da abertura da câmara do pterigoide difere entre o holótipo encontrado em Monte Alto, no qual a abertura é arredondada, e o parátipo e o juvenil de Catanduva, em que a abertura é triangular (Figura 7).

Tabela 1 – Características morfológicas encontradas nos indivíduos de *Caipirasuchus montealtensis* e *C. paulistanus*. Legenda: **ect/pt.** ectopterigoide/pterigoide, **pt/q.** pterigoide/quadrado.

Espécime	Sutura ect/pt	Formato da abertura da câmara	Ângulo pt/q
<i>C. Paulistanus</i>	Aguda	Ausente	42°
Holótipo de <i>C. montealtensis</i>	Reta	Arredondada	38°
Parátipo de <i>C. montealtensis</i>	Arredondada	Triangular	78°
Juvenil de <i>C. montealtensis</i>	Arredondada	Triangular	77°

Figura 5 - Crânios dos espécimes estudados em vista ventral. **A.** Holótipo de *Caipirasuchus montealtensis* (MPMA-15.0001/90); **B.** *C. paulistanus* (MPMA-67.0001/00); **C.** Parátipo de *C. montealtensis* (MPMA-68.003-12); **D.** Juvenil de *C. montealtensis* (MPMA-68.0004/12). A linha tracejada destaca a diferença nos padrões da sutura que une o pterigoide e o ectopterigoide dos espécimes. Legenda: **ect.** ectopterigoide, **j.** jugal, **pal.** palatino, **pt.** Pterigoide.

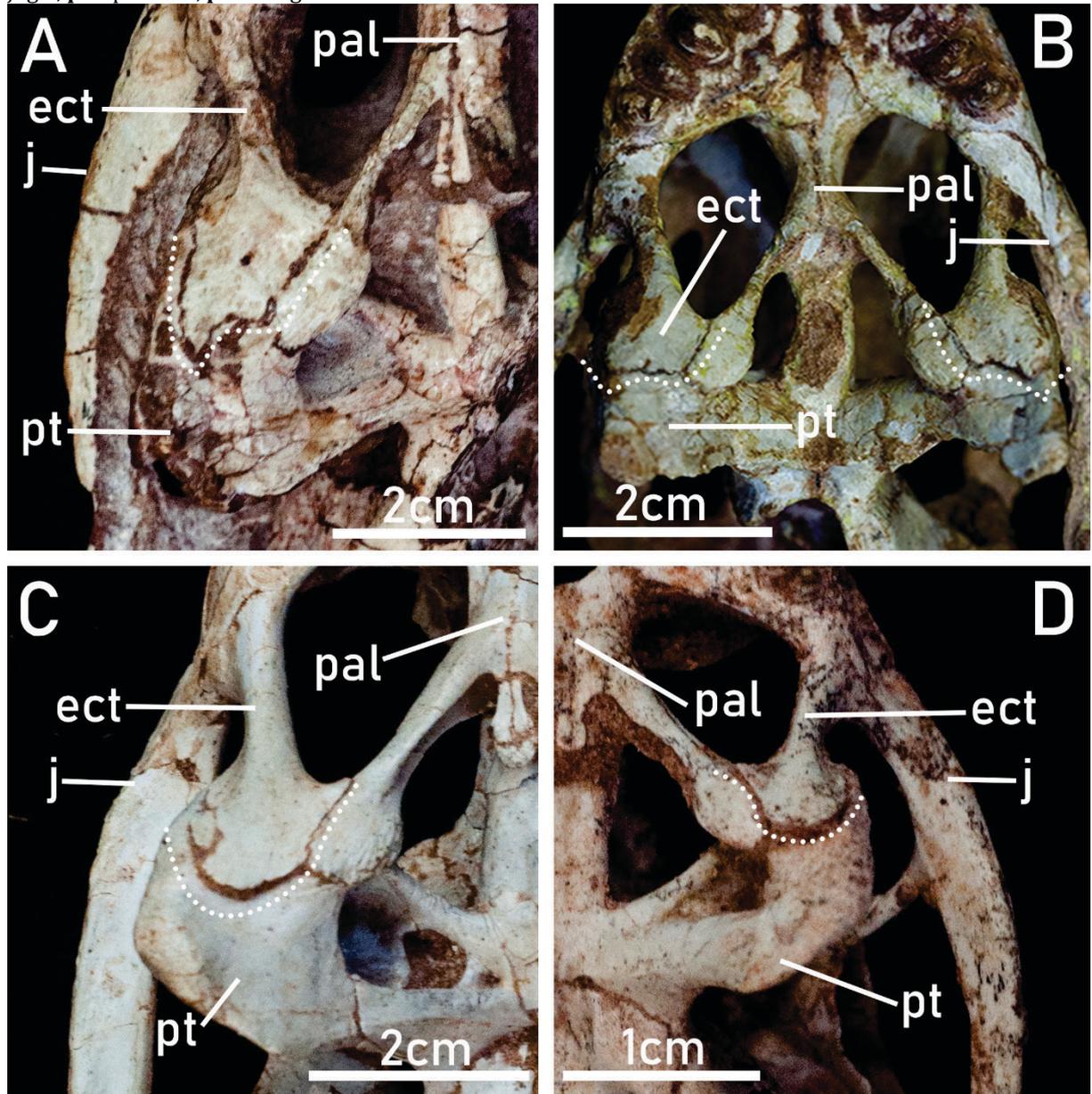


Figura 6 - Crânios dos espécimes em vista ventral. **A.** Holótipo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90); **B.** *C. paulistanus* (MPMA-67.0001/00); **C.** Parátipo de *C. montealtensis* (MPMA-68.003-12); **D.** Juvenil de *C. montealtensis* (MPMA-68.0004/12). A linha tracejada destaca a diferença do ângulo formado entre o pterigoide e o quadrado. Legenda: **ect.** ectopterigoide, **j.** jugal, **pal.** palatino, **pt.** pterigoide, **q.** quadrado.

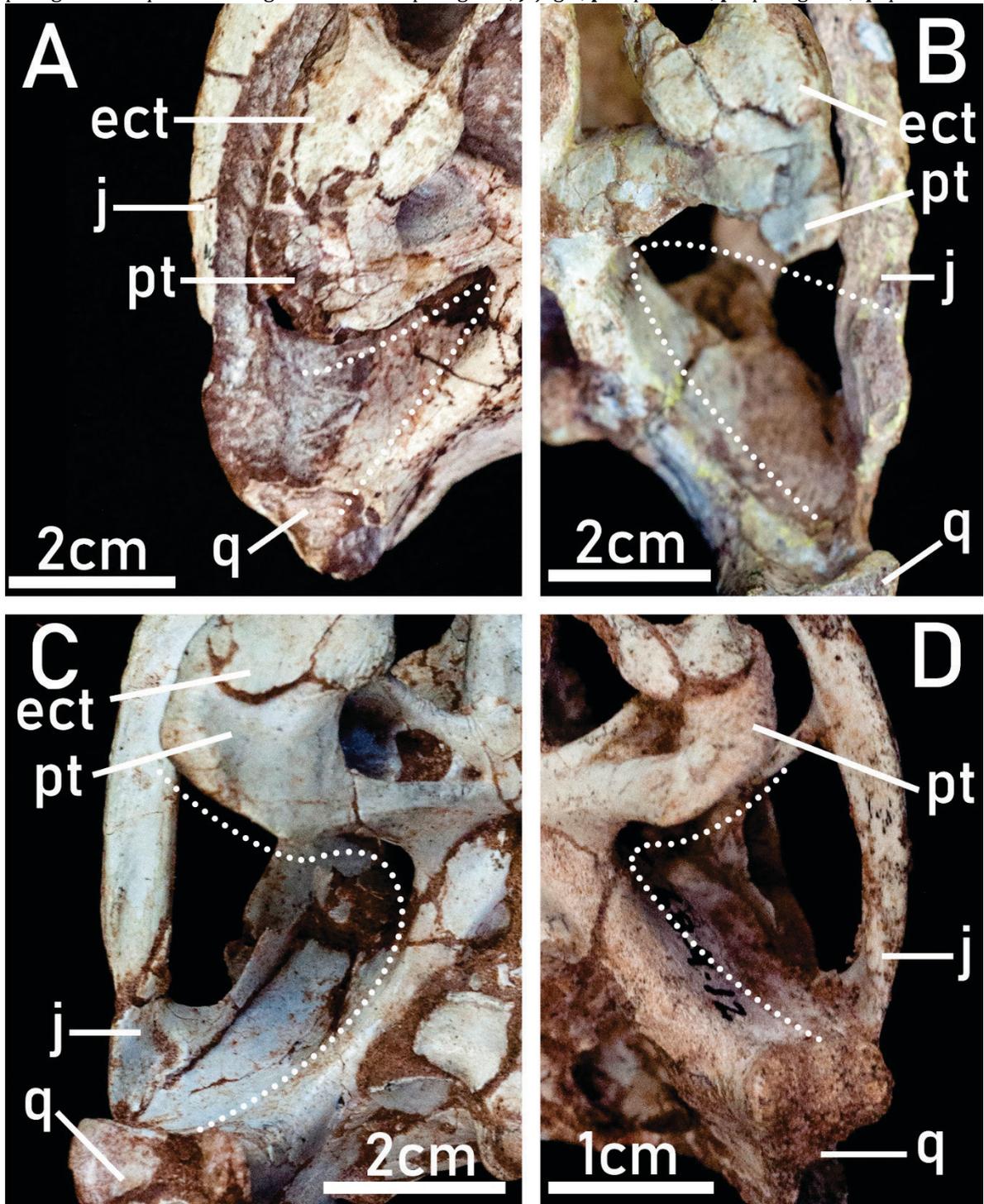
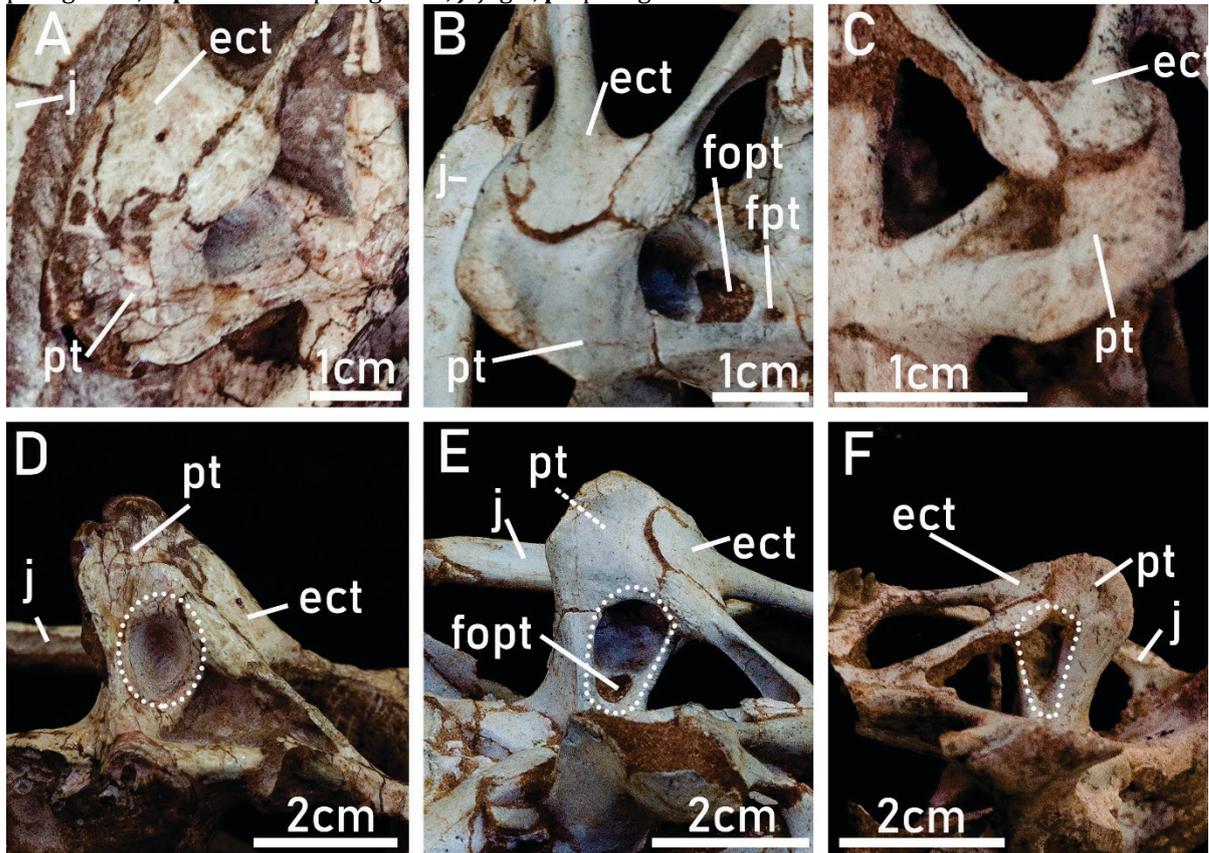


Figura 7 - Crânios dos espécimes estudados de *C. montealtensis* em vista ventral (A, B, C) e lateral (D, E, F). A, D. Holótipo (MPMA-15.0001/90); B, E. Parátipo (MPMA-68.0003/12); C, F. Juvenil (MPMA-68.004-12). A linha pontilhada destaca o formato da câmara do pterigoide. Legenda: **Ect.** ectopterigoide, **fpt.** fossa pterigoidea, **fopt.** forâmen pterigoideo, **j.** jugal, **pt.** pterigoide.



A região do pterigoide no parátipo de *C. montealtensis* é visualmente mais complexa do que a dos outros indivíduos, na qual pode ser observada a fossa pterigoidea e o forâmen pterigoideo que dá abertura para a câmara secundária do pterigoide. Apesar da preparação adicional, o forâmen e a abertura ainda se encontram parcialmente preenchidos por sedimentos. O indivíduo juvenil de *C. montealtensis* não apresenta a fossa e o forâmen pterigoideo.

## 5.2 Análises tomográficas

O parátipo e o juvenil de *C. montealtensis* apresentam uma abertura no septo intercoanal (Figura 8) que conecta as vias aéreas a uma câmara secundária na região do pterigoide (Figura 9). O septo intercoanal, no indivíduo juvenil (Figura 10), não está totalmente desenvolvido e é possível observar apenas uma região menos densa ao invés de um conduto, como no indivíduo adulto.

A sequência das fatias das tomografias nas regiões de interesse pode ser observada no Apêndice I.

Figura 8 - Tomografia dos crânios dos espécimes em vista lateral esquerda, corte sagital. **A.** Parátipo de *C. montealtensis* (MPMA-68.0003/12); **B.** Holótipo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90); **C.** *C. paulistanus* (MPMA-67.001/00). As regiões azuis representam áreas de baixa densidade e as amarelas e vermelhas de maior densidade. Legenda: **si.** septo intercoanal, **cno.** conduto do nervo olfativo.

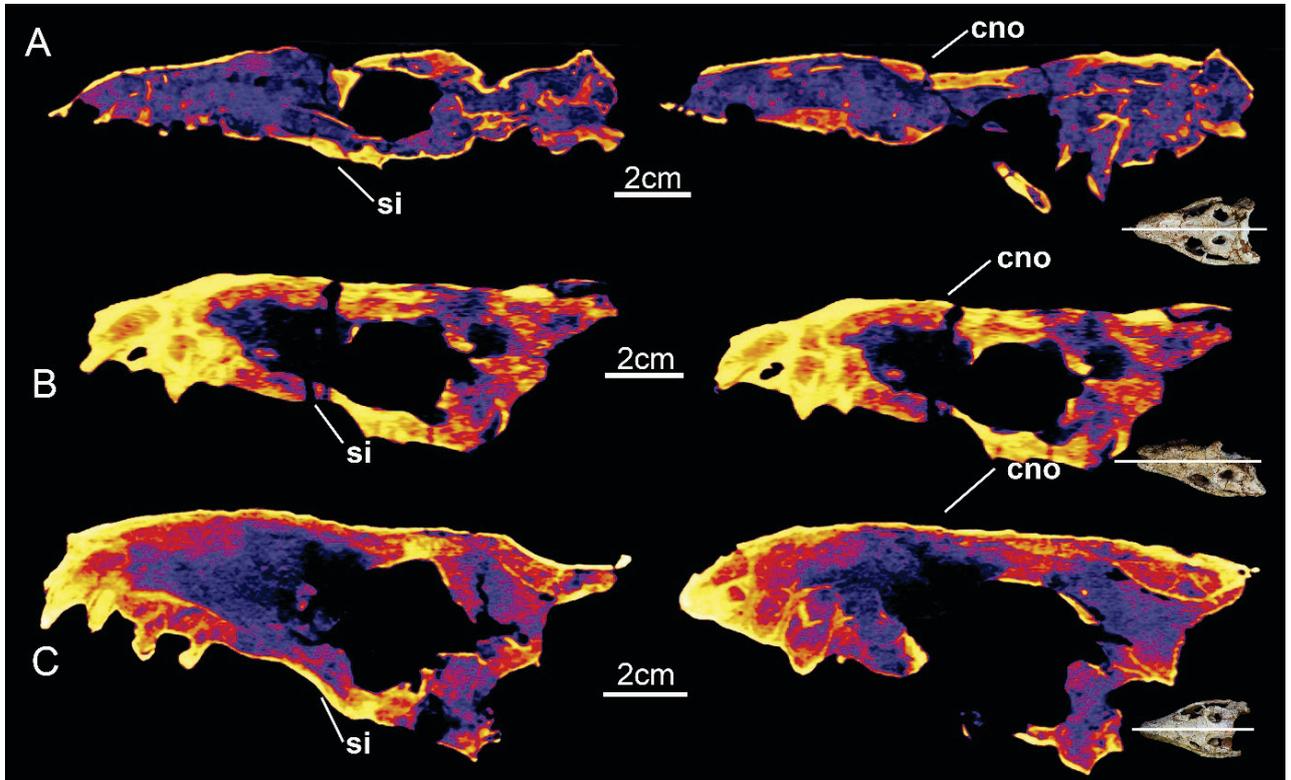


Figura 9 - Tomografia do crânio do parátipo de *C. montealtensis* (MPMA-68.0003-12), na qual pode ser visualizada a câmara secundária do pterigoide. **A.** Vista transversal (pósterio-anterior); **B.** Vista ventral (ventro-dorsal). As regiões azuis representam áreas de baixa densidade e as amarelas e vermelhas de maior densidade. Legendas: **co.** coana, **cp.** câmara do pterigoide, **cspt.** câmara secundária do pterigoide, **fopt.** forâmen do pterigoide, **j.** jugal, **pal.** palatino.

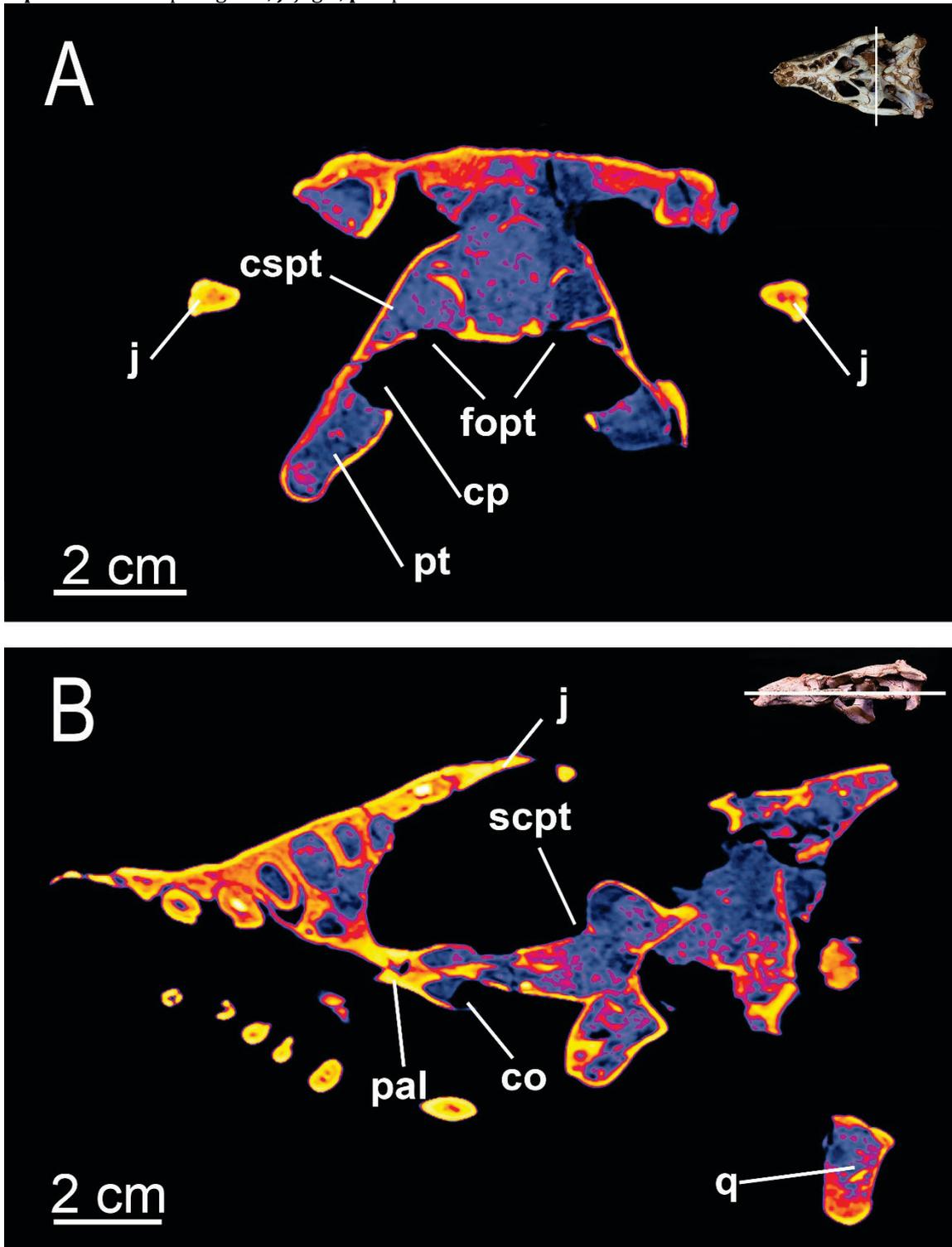
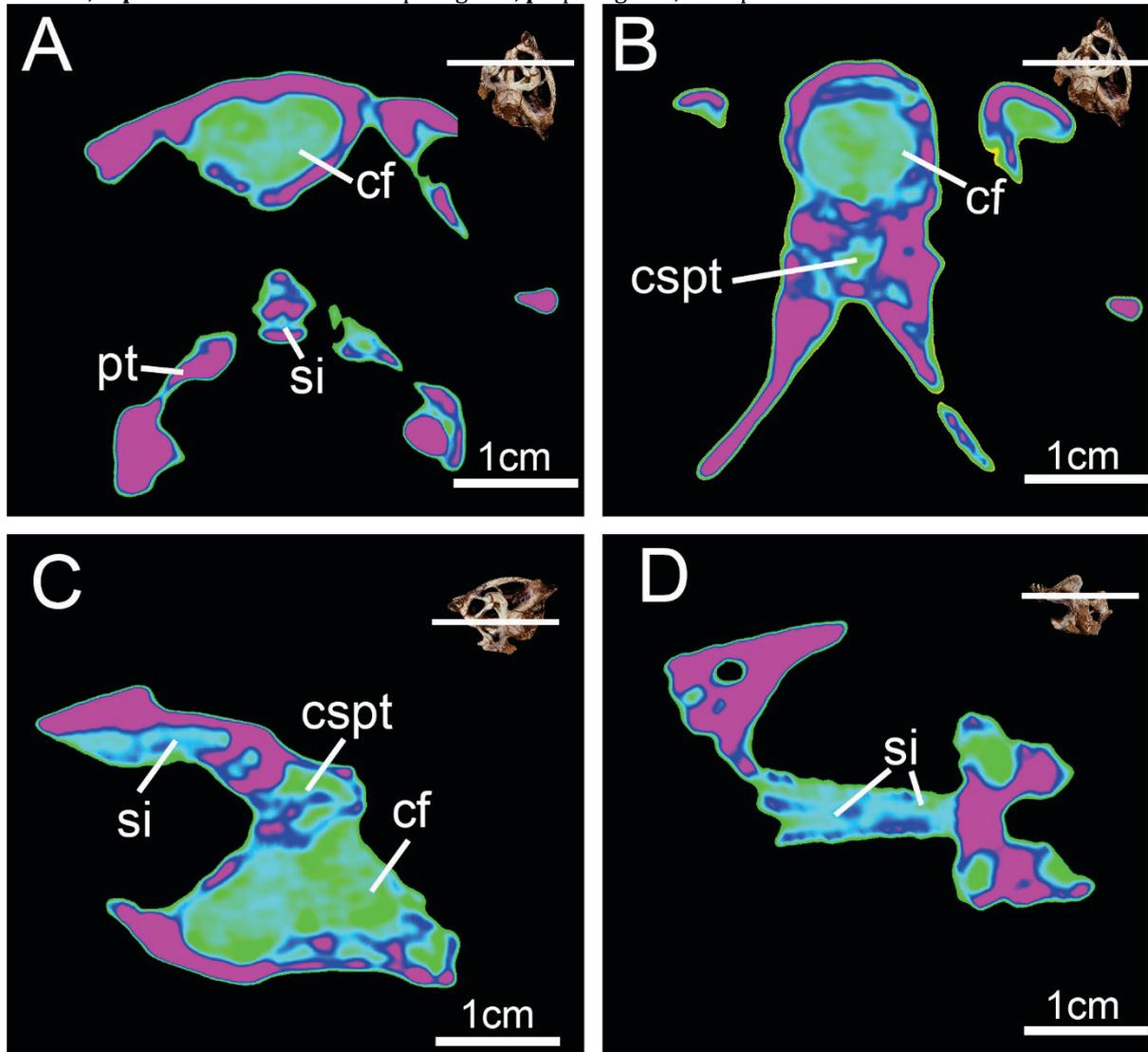


Figura 10 - Tomografia do crânio do juvenil de *C. montealtensis* (MPMA-68.0004-12), na qual pode ser vista a câmara secundária do pterigoide. **A, B.** Vista transversal 1, **C.** Vista lateral 2, **D.** Vista ventral. As regiões azuis representam áreas de alta densidade e as amarelas e vermelhas de baixa densidade. **cf.** caixa cefálica, **cspt.** câmara secundária do pterigoide, **pt.** pterigoide, **si.** septo intercoanal.



### 5.3 Descrição das vias aéreas cranianas

Os modelos tridimensionais (Figura 12) auxiliaram na descrição das vias aéreas dos espécimes estudados. Para *C. paulistanus* não foi elaborado o modelo tridimensional completo das vias aéreas, pois não foi possível reconhecer a área ocupada pelas mesmas, próximo à região das coanas.

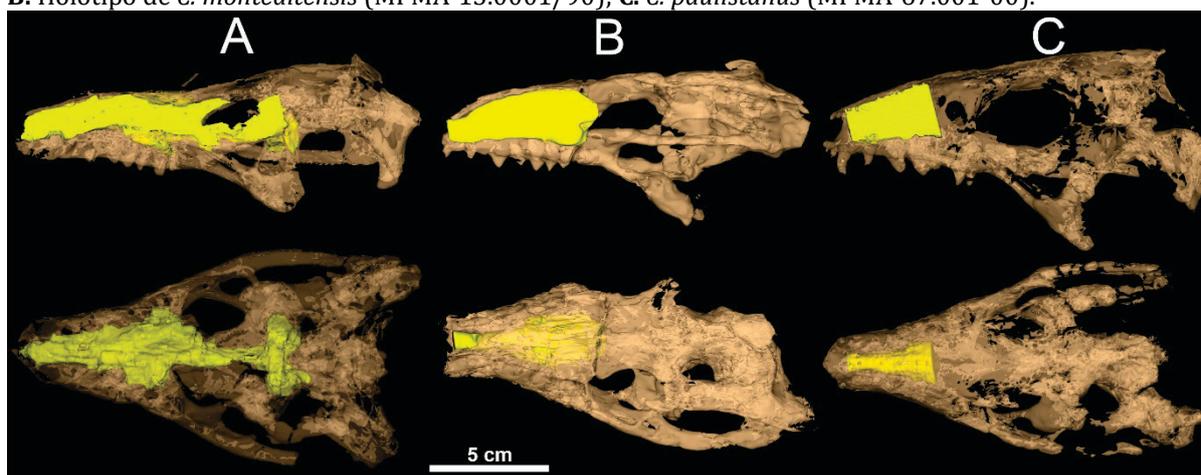
O parátipo de *C. montealtensis* apresenta um afunilamento na abertura nasal que se desenvolve até o final do palato, em que se encontram as coanas, separadas pelo septo intercoanal, que liga as vias aéreas à câmara secundária do pterigoide a

partir de um conduto. A câmara secundária do pterigoide estende-se até próximo à caixa craniana e está conectada à câmara dos pterigoides pelo forâmen pterigoideo. A câmara dos pterigoides apresenta uma grande abertura médio ventral que poderia estar revestida por algum tipo de membrana.

O holótipo de *C. montealtensis* apresenta um afunilamento na abertura nasal (Figura 12b), que se desenvolve até o final do palato, com abertura para as coanas. Nesse indivíduo, o conduto do septo intercoanal e a câmara secundária do pterigoide estão ausentes. A asa do pterigoide apresenta uma cavidade rasa e nota-se a ausência do forâmen pterigoideo.

*C. paulistanus*, assim como em *C. montealtensis*, apresenta um afunilamento na abertura nasal (Figura 12c), que se desenvolve até o final do palato, no qual ocorre a abertura para as coanas. A câmara do pterigoide, a câmara secundária do pterigoide e o conduto do septo intercoanal encontram-se completamente ausentes.

Figura 11 - Modelo tridimensional dos crânios dos espécimes, em vista lateral esquerda (acima) e dorsal (abaixo), com as vias aéreas destacadas em amarelo. **A.** Parátipo de *C. montealtensis* (MPMA-68.0003-12); **B.** Holótipo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90); **C.** *C. paulistanus* (MPMA-67.001-00).



No juvenil de *C. montealtensis*, a porção anterior do crânio está ausente, portanto, não foi possível descrever a via respiratória do mesmo. Pode-se apenas observar a cavidade da asa do pterigoide e a câmara secundária do pterigoide, que se assemelha com a do parátipo de *C. montealtensis*.

## 6 DISCUSSÃO

### 6.1 – Morfologia Cranial

*C. montealtensis* e *C. paulistanus* apresentam diferenças nos padrões de sutura da ectopterigoide com a pterigoide, que são iguais apenas entre o parátipo e o juvenil de *C. montealtensis* provenientes do Município de Catanduva.

Monteiro e Lessa (2000) descreveram a ocorrência de variações interespecíficas na complexidade das suturas craniais de *Caiman latirostris*, *C. sclerops*, *C. yacare* e apontam que poderiam estar associadas à alimentação das espécies, por exemplo, *C. latirostris* apresenta um focinho alongado e se alimenta de presas mais duras que as outras espécies, assim, a sutura entre o nasal e a maxila necessita suportar uma carga maior e resistir a um forte estresse quando o animal morde. Portanto, as diferenças encontradas nas suturas de *C. montealtensis* e *C. paulistanus* podem sugerir uma variação interespecífica e poderia estar associada a alimentação dessas espécies.

A morfologia do pterigoide apresenta diferenças entre *C. montealtensis* e *C. paulistanus* e entre os indivíduos de *C. montealtensis*, dos quais o parátipo e o indivíduo juvenil diferem do holótipo no formato do pterigoide e no formato da câmara do pterigoide.

A região das coanas, composta pelos ossos pterigoide, ectopterigoide e palato, são de grande importância para a filogenia de espécies de Crocodyliformes, por apresentar grande complexidade natural (Andrade; Bertini; Pinheiro, 2006). Esta região apresenta grande variação morfológica e de complexidade entre os indivíduos aqui analisados, deste modo, a proximidade do parátipo com o indivíduo juvenil e suas divergências do holótipo podem representar uma especiação entre os indivíduos de *C. montealtensis*.

Pequenas variações intraespecíficas, como tamanho e morfologia óssea, são comuns e classificadas como variações morfológicas (DANGELO; FATTINI, 2007), o que permite aos indivíduos que não sejam cópias idênticas. Entre os *Caipirasuchus* estudados, as variações morfológicas no pterigoide são acentuadas, alteram não apenas a aparência, mas como também as capacidades físicas dos indivíduos, e descartam as variações morfológicas apontadas por Dangelo e Fattini (2007).

As suturas bem fundidas, encontradas nos crânios do parátipo e do holótipo de *C. montealtensis*, excluem a possibilidade de as variações na morfologia da região das coanas representarem uma má formação, pois apontam que esses indivíduos eram adultos e, uma vez que as variações alterariam aspectos físicos dos indivíduos, uma má formação do indivíduo impediria que ele chegasse a fase adulta.

Com vista à grande variação da complexidade das estruturas apresentadas entre os indivíduos estudados, surge a possibilidade de ocorrência de espécies distintas e não sexualmente dimórficas.

Além das diferenças morfológicas supracitadas, deve considerar-se que os indivíduos mais semelhantes morfológicamente foram coletados no Município de Catanduva e em contexto geológico similar.

Uma análise estratigráfica permitiria solucionar a questão da especiação de todo o grupo. Os espécimes podem estar em camadas distintas de sedimentação, o que representaria uma diferenciação temporal. A distância entre os espécimes no estrato poderia representar milhões de anos e, desta forma, as variações apresentadas entre as espécies representariam um grau evolutivo do grupo, com a presença de indivíduos sem câmara do pterigoide, o surgimento de uma câmara e o desenvolvimento para uma estrutura avançada que apresentava a câmara e a câmara secundária do pterigoide.

### 6.1.1 – Região do Pterigoide

A câmara do pterigoide do parátipo de *C. montealtensis*, além de mais profunda e complexa, apresenta a fossa pterigoidea e o forâmen pterigoideo, não observados no juvenil. Esta diferença poderia ser interpretada como uma variação ontogenética, em que o espécime juvenil apresenta a câmara secundária do pterigoide e o conduto do septo intercoanal, conforme observado na tomografia.

De acordo com observações de Mook (1921), a abertura de forames pode ocorrer ao longo do desenvolvimento ontogenético de indivíduos. Portanto, apesar do indivíduo juvenil não apresentar estas estruturas, elas poderiam se formar durante o seu desenvolvimento.

A existência de um duto que comunica as vias aéreas às câmaras do pterigoide, no parátipo e juvenil de *C. montealntesis*, leva à especulação de que as câmaras do

pterigoide tenham função associada à passagem do ar, a qual poderia agir como um segundo órgão vocalizador e/ou ser uma área rica em células olfatórias que teria a função de um órgão sensorial.

Variações morfológicas intraespecíficas são comuns e, algumas vezes, podem ser atribuídas à dimorfismo sexual, ou seja, uma variação que ocorre em todos os indivíduos do mesmo sexo (LANDE, 1980). Um exemplo de dimorfismo sexual em crocodilianos é a protuberância no focinho existente nos gaviais machos (*Gavialis gangeticus*). Essa estrutura está conectada às vias aéreas e acredita-se que tenha influência na produção de sons pelos machos (MARTIN; BELLAIRS, 1977). Os gaviais ainda apresentam o pterigoide pneumatizado por um divertículo do epitélio nasal, que forma uma bula expandida (PIERCE; WILLIAMS; BENSON, 2017). A bula do pterigoide é um caractere sexualmente dimórfico, conforme apontado por Lawrence Witmer (comunicação pessoal), Geoffroy (1825) e Kalin (1933).

A bula de *Gavialis gangeticus* é formada por cavidades bilaterais que se abrem para o ducto nasofaríngeo. Cada bula consiste em duas câmaras comunicantes, separadas por uma constrição (MARTIN; BELLAIRS, 1977). Este é o mesmo perfil geral encontrado nos espécimes de *C. montealtensis*, especialmente no parátipo e no juvenil que apresentam a câmara secundária.

Martin e Bellairs (1977) consideraram possível que a bula do pterigoide, assim como a excrescência nasal, pudesse ter alguma função na vocalização. Estas estruturas atuariam como um filtro para suprimir certos componentes dos sons. A câmara do pterigoide, apresentada pelos indivíduos de *C. montealtensis*, poderia possuir uma função semelhante, principalmente nos que apresentam a câmara secundária.

Variações morfológicas no crânio de um espécime de *Mariliasuchus amarali* Carvalho e Bertini, 1999 (MZSP-PV 51) são atribuídas a um possível dimorfismo sexual ou variação morfológica intraespecífica (ZAHER et al., 2006). Kley et al. (2010) indicam a possível ocorrência de dimorfismo sexual em *Simosuchus clarki* Buckley et al., 2000, a partir das diferenças na proporção e morfologia do crânio, como cabeça mais ornamentada e fortemente angulada, focinho mais alongado, fenestra orbital e quadrado mais espaçados, assim como a possibilidade de uma diferenciação de nicho em decorrência desse dimorfismo. Fundamentado na similaridade anatômica, Ōsi (2013) considera as espécies *C. paulistanus* e *C. montealtensis* um mesmo táxon,

porém, o autor não fornece uma justificativa específica para as variações observadas por Iori et al. (2013), como diferenças morfológicas e proporcionais nos ossos das espécies.

Andrade, Bertini e Pinheiro (2006) apontam a ocorrência de uma depressão nos pterigoides de *Stratiotosuchus maxhecti* semelhante à do holótipo de *C. montealtensis*, encontrado no Município de Monte Alto. Porém, o próprio autor sugere que não devem ser estruturas homólogas por não ocorrerem exatamente na mesma região, apesar de poderem ser convergentes.

Não foi possível observar estruturas ósseas delgadas no interior dos crânios analisados, como sinos nasais e o septo nasal. Isso pode ser explicado devido a processos tafonômicos, baixa diferença de densidade entre o sedimento e o osso mineralizado ou a resolução tomográfica. Dessa forma, estruturas como o bulbo olfativo não puderam ser analisadas.

### 6.1.2 – Comparação de *Caipirasuchus* com espécies atuais

Ao comparar os *Caipirasuchus* estudados com os espécimes atuais, observou-se uma alteração na posição e sentido de abertura das coanas, os *Caipirasuchus* possuem coanas localizadas medialmente e que se abrem posteriormente e, nos crocodilos atuais, as coanas estão localizadas posteriormente com abertura ventral. Esse deslocamento evolutivo é chamado de “*post-nasal drift*” (Grzimek, 2004), bem como, o sentido de abertura diferenciado das coanas poderia estar relacionado com o deslocamento evolutivo das mesmas.

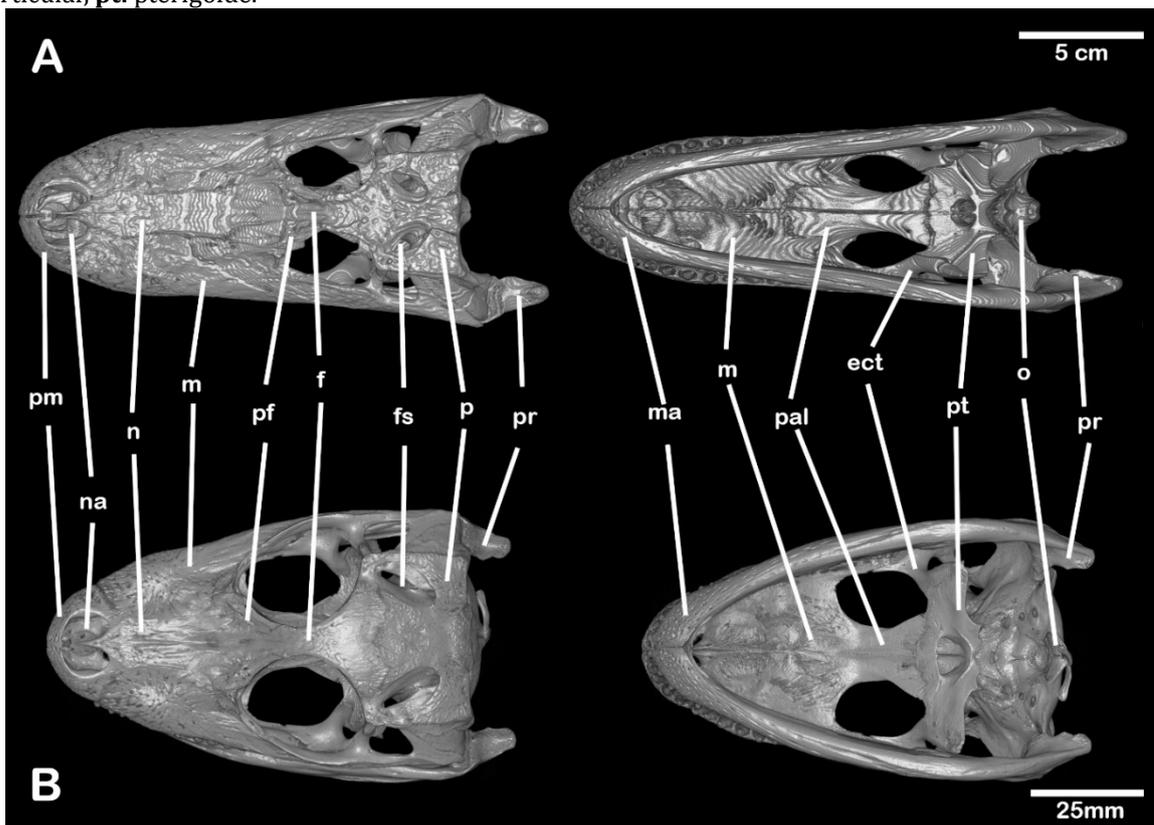
A presença de uma estrutura, como a câmara secundária, em crocodilos atuais, é dificultada pela posição das coanas que se abrem quase abaixo da caixa cefálica, em *Caipirasuchus*, as coanas se abrem medialmente o que permite a existência de uma estrutura, como a câmara secundária, anterior a caixa cefálica e posterior às coanas. Em *Gavilais gangeticus*, a bula do pterigoide está localizada anteriormente às coanas e, em *Caipirasuchus*, a câmara secundária está localizada posteriormente às coanas.

Nas espécies recentes, o palato, junto com a mandíbula e a maxila, é mais alongado, o que pode ter ocorrido devido ao hábito alimentar e ter se especializado nos crocodilianos atuais para carnivoría.

É possível observar a existência de uma diferença de nicho, os espécimes atuais apresentam comportamento preferencialmente carnívoro, caçando suas presas (Grzimek; 2004) e os *Caipirasuchus*, assim como outros Sphagesauridae, apresentariam hábitos herbívoros ou onívoros (IORI; CARVALHO, 2011, IORI et al., 2016), portanto não ocorre equivalente ecológico atual que ocupe o mesmo nicho dos *Caipirasuchus*.

Nos crânios de *Alligator mississippiensis* (Figura 12), em diferentes estágios ontogenéticos, verifica-se que o osso parietal se torna menos alongado durante o desenvolvimento do indivíduo, o crânio se torna mais alongado e o pterigoide, entretanto, apresenta pouca variação durante o desenvolvimento. O parátipo e o juvenil de *C. montealtensis*, encontrados no município de Catanduva, também não apresentam variações na morfologia do pterigoide, assim como observado em *A. mississippiensis*.

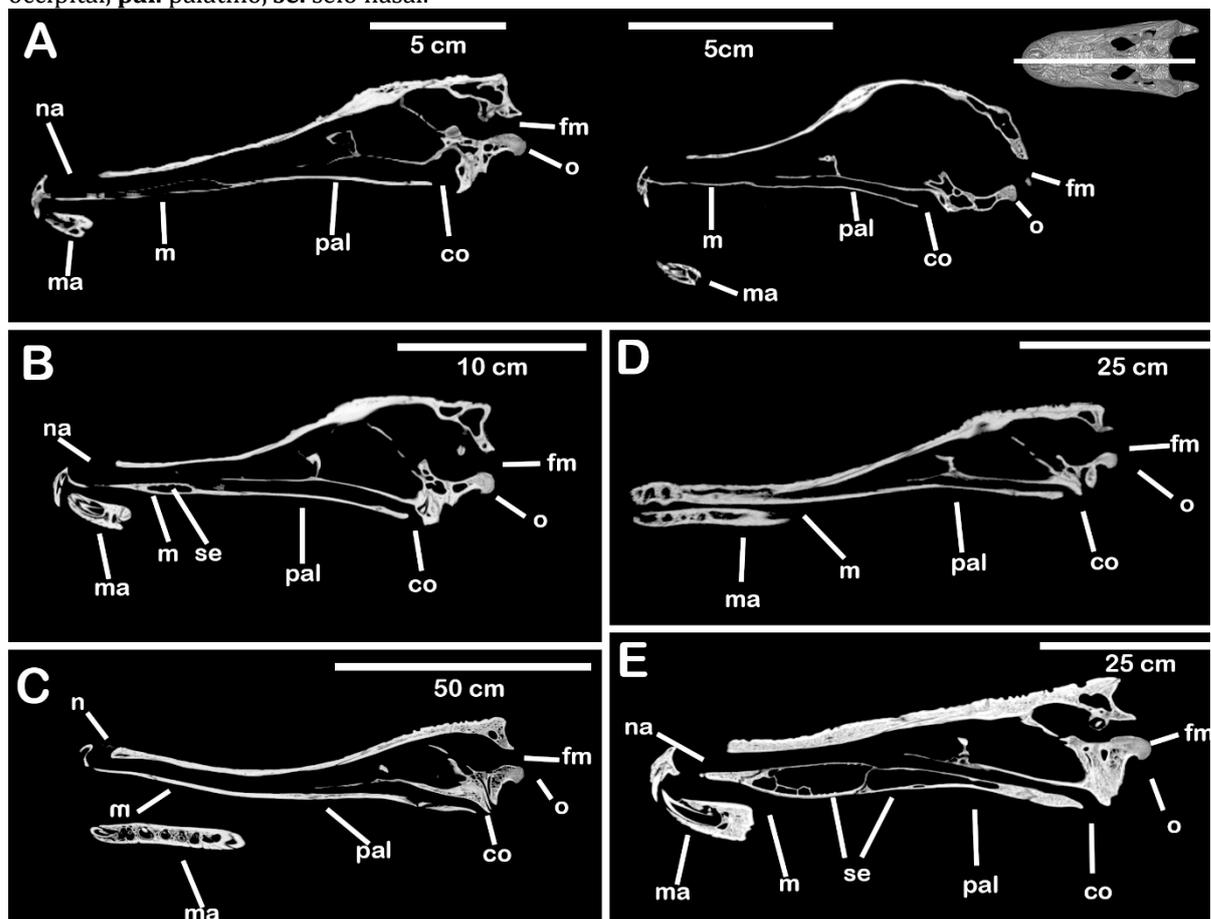
Figura 12 –*Alligator mississippiensis* em diferentes estágios ontogenéticos, a partir de modelos tridimensionais criadas com base em tomografias. **A.** Indivíduo adulto em vista dorsal, à esquerda, e em vista ventral, à direita. **B.** Indivíduo juvenil em vista dorsal, à esquerda, e em vista ventral, à direita. Legenda: **ect.** ectopterigoide, **f.** frontal, **fs.** fossa supratemporal, **m.** maxila, **ma.** Mandíbula, **n.** nasal, **na.** Narina, **o.** condilo do occipital, **p.** parietal, **pal.** palatino, **pf.** pré-frontal, **pm.** pré-maxila, **pr.** processo retro articular, **pt.** pterigoide.



Portanto, com base na variação morfológica entre os indivíduos de *A. mississippiensis*, torna-se mais significativa a variação dos indivíduos de *C. montealtensis*, encontrados no Município de Catanduva, do indivíduo encontrado no Município de Monte Alto.

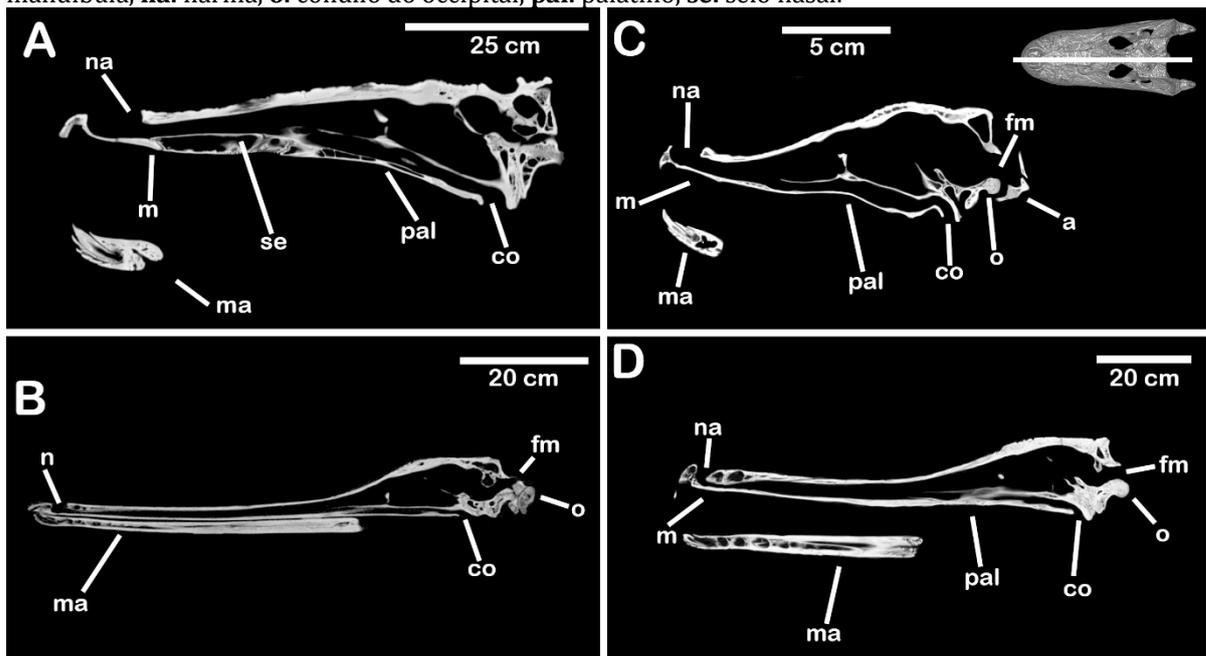
As espécies observadas nas tomografias (Figura 13 e 14), apresentam a coana deslocada posteriormente, conforme citado por Grzimek (2004), a partir do alongamento do osso palatino. Ao comparar as espécies recentes com o parátipo de *C. montealtensis*, que apresenta a câmara secundária do pterigoide, é possível sugerir que a estrutura formada pelo septo intercoanal e a câmara secundária são “análogas” à coana deslocada posteriormente nos crocodilos atuais, de modo que esta estrutura tivesse, mesmo que indiretamente, a função de uma segunda coana e facilitaria a respiração durante o processo de alimentação.

Figura 13 – Vista sagital da tomografia dos crânios de: **A.** *Alligator mississippiensis* (adulto à esquerda, juvenil à direita); **B.** *Caiman crocodilus*; **C.** *Crocodylus cataphractus*; **D.** *Crocodylus johnstoni*; **E.** *Crocodylus moreletii*. Legenda: **co.** coana, **fm.** forâmen magnum, **m.** maxila, **ma.** mandíbula, **na.** narina, **o.** côndilo do occipital, **pal.** palatino, **se.** seio nasal.



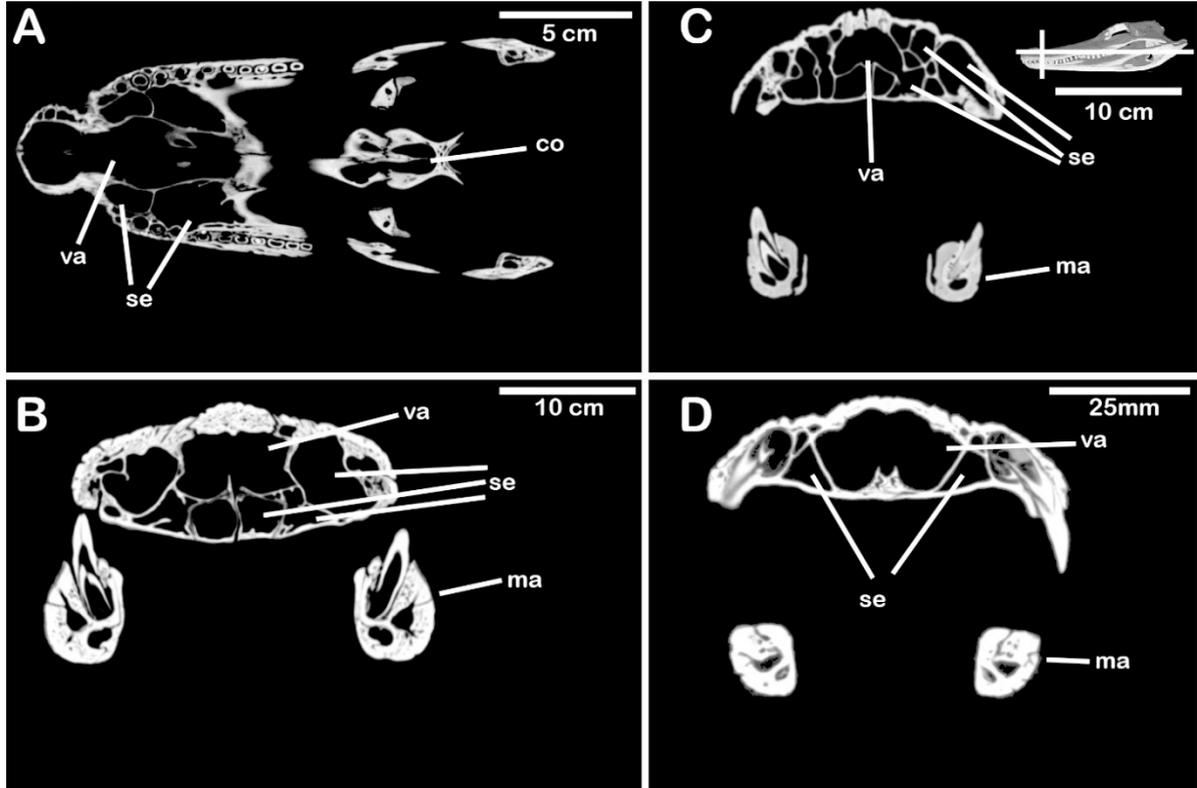
A posição de abertura das narinas nos crocodilos recentes, nos quais se abrem dorsalmente (Figuras 13 e 14), é diferente dos *Caipirasuchus* ssp., em que se abrem frontalmente. Essa variação indica uma adaptação para ambientes aquáticos nos crocodilos recentes, ao contrário dos animais extintos, pois a abertura dorsal facilita a respiração e camuflagem na água, visto que precisam expor uma parte mínima do corpo para respirar (Thewissen; Nummela, 2008; Malkani 2008).

Figura 14 – Corte sagital da tomografia dos crânios de **A.** *Crocodylus rhombifer*; **B.** *Gavialis gangeticus*; **C.** *Osteolaemus tetraspis*; **D.** *Tomistoma schlegelii*. Legenda: **co.** coana, **fm.** forâmen magnum, **m.** maxila, **ma.** mandíbula, **na.** narina, **o.** côndilo do occipital, **pal.** palatino, **se.** seio nasal.



Espécies de crocodilo com crânio mais largos, como *A. missipiensis*, *C. moreletii*, *C. rhombifer* e *O. tetraspis* (Figura 15), apresentam seios nasais, cujo tamanho e número variam entre as espécies, que provocam a diminuição do espaço das vias aéreas. Esses seios poderiam existir nos *Caipirasuchus* estudados, porém, em decorrência de processos tafonômicos e de as paredes ósseas serem muito delgadas, podem ter se perdido,

Figura 15 – Tomografia dos crânios de **A.** *A. mississippiensis* em vista coronal; **B.** *C. moreletii*; **C.** *C. rhombifer*; **D.** *O. tetraspis* (**B, C e D** em vista transversal). Legendas: **co.** coana, **ma.** mandíbula, **se.** seios nasais, **va.** vias aéreas.



*Simosuchus clarki* apresenta as vias aéreas com abertura alongada, sem seios nasais e narinas abertas. A ausência dos seios nasais poderia ser justificada pelos processos tafonômicos, contudo o sedimento aparenta estar homogêneo e sem fragmentos de ossos (Figura 16), diferente do observado nas tomografias dos *Caipirasuchus* estudados, que apresentam esses fragmentos. Desta forma, os fragmentos ósseos, presentes no sedimento, no interior do crânio dos indivíduos de *Caipirasuchus*, podem significar a existência de seios nasais, mas que foram danificados por processos tafonômicos.

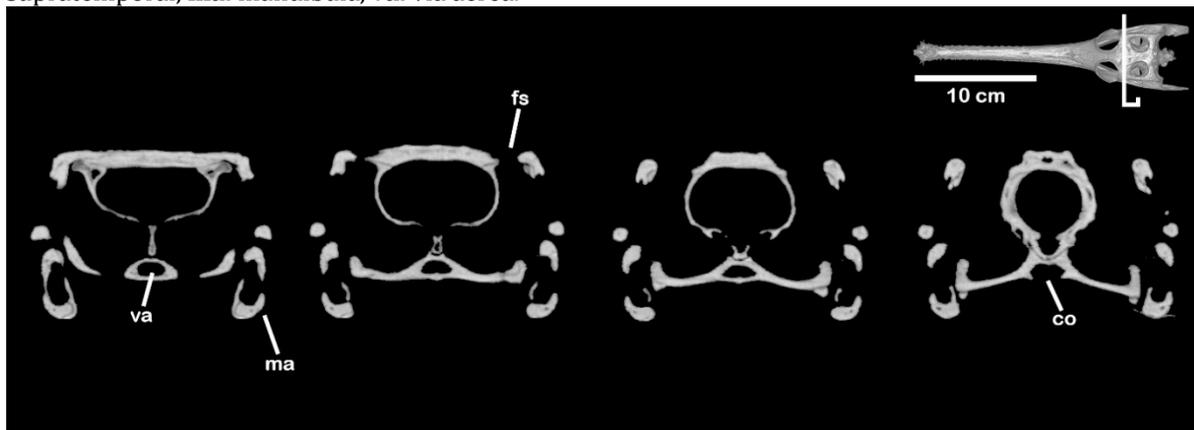
Figura 16 – Tomografia de *Simosuchus clarki* em vista transversal, acima, e coronal, abaixo. Legenda: **na.** narina, **ma.** mandíbula, **va.** vias aéreas.



Na tomografia do espécime de *Gavialis gangeticus* (Figura 17), a bula do pterigoide encontra-se ausente, sem vestígio da estrutura, e, por isso, possivelmente trata-se de uma fêmea, uma vez que a bula é considerada um caráter de dimorfismo sexual. Com base no caso do gavial, se a câmara do pterigoide, assim como a câmara secundária, presente em *C. montealtensis* representar um caráter de dimorfismo sexual, todos os indivíduos seriam machos, pois apresentam as câmaras, mesmo que em diferentes níveis de complexidade.

Outra possibilidade seria a de que o holótipo de *C. montealtensis*, encontrado no Município de Monte Alto, representaria a fêmea por não apresentar a câmara secundária do pterigoide e possuir apenas a câmara do pterigoide. Ou o holótipo de *C. montealtensis* poderia representar uma espécie distinta que apresenta uma estrutura mais simples que a do parátipo e do juvenil.

Figura 17 – Tomografia de *Gavialis gangeticus*, em vista transversal. Legenda: **co.** coana, **fs.** fossa supratemporal, **ma.** mandíbula, **va.** via aérea.



## 6.2 – Inferências paleoecológicas

Os Crocodyliformes apresentam grande capacidade de vocalização e são capazes de produzir mais de 20 mensagens diferentes, mesmo sem apresentar cordas vocais (BENKO; PERC, 2009).

Benko e Perc (2009) descreveram o sistema de vocalização do crocodilo americano (*Crocodylus acutus*), em que o ar segue o fluxo inverso das vias aéreas, a partir de uma pressão de ar que sai dos pulmões, e o som produzido pela membrana da glote.

Com base na descrição das vias aéreas de *Caipirasuchus*, no presente trabalho, o fluxo de ar relatado por Benko e Perc (2009) provavelmente seria o mesmo em *Caipirasuchus* e em outros Sphagesauridae. Portanto, esse mesmo sistema de vocalização, possivelmente, deveria estar presente em *Caipirasuchus* e em outros crocodilianos no Cretáceo.

O meato acústico, presente em Crocodylomorpha basais, baurusuchidae e outros notosuchia, permitiria a maximização das entradas de ondas sonoras (MONTEFELTRO; ANDRADE; LARSSON, 2016), que associada a possível capacidade de vocalização apresentada pelos *Caipirasuchus*, indicaria uma complexa capacidade de comunicação e traria benefícios para herbívoros, conforme aponta Iori et al. (2018), ao permitir que os animais fugissem de predadores mais facilmente e, conseqüente, maior taxa de sobrevivência dos indivíduos.

Sabe-se que a presença de estruturas de ressonância, associadas às vias aéreas, pode modificar o espectro harmônico dos sons produzidos pelos animais (SCHÖN,

1971). Em arcossauros modernos, as vocalizações das aves, com um espectro harmónico ligeiramente diferente, podem ser significativas na comunicação, desempenharem um papel importante no reconhecimento individual e sexual (READ; WEARY, 1990; LENGAGNE; LAUGA; AUBIN, 2001), anunciar território (HYMAN, 2013) e indicar aceitação (REID et al., 2005). O mesmo pode ser verdadeiro para os Crocodyliformes (MARTIN; BELLAIRS, 1977).

Os crocodilianos juvenis são conhecidos por produzirem diferentes chamados com diferentes informações, como os “chamados de eclosão”, para solicitar cuidados maternos e sincronizar a eclosão da ninhada; “chamados de contato”, para reunir um grupo de jovens; e “chamados de socorro”, para motivar a proteção materna (VERGNE; MATHEVON; PRITZ, 2009).

Em *C. montealtensis*, se a capacidade de se comunicar através do som tivesse conferido um diferencial em sua taxa reprodutiva, isso poderia ter selecionado positivamente as estruturas que melhorassem sua capacidade de vocalização.

### 6.3 – Hipóteses taxonômicas

Três hipóteses podem ser formuladas para esclarecer os problemas taxonômicos de *Caipirasuchus* aqui estudados: 1. a câmara do pterigoide representaria um dimorfismo sexual entre *C. paulistanus* e *C. montealtensis*, 2. a câmara do pterigoide seria um caractere autapomórfico de *C. montealtensis* e 3. as câmaras secundárias do pterigoide, presentes no parátipo e juvenil de *C. montealtensis*, encontrados no Município de Catanduva, seriam um novo caráter e, por conseguinte, uma nova espécie.

Se a existência da câmara do pterigoide for considerada um caráter dimórfico, presente em apenas um dos sexos, como é o caso de *G. gangeticus*, seria necessário identificar qual sexo a característica estaria associada. A primeira possibilidade consistiria de que a câmara do pterigoide estaria presente apenas em machos e que a vocalização teria, possivelmente, caracteres sexuais, em que o macho vocaliza para atrair a fêmea. A segunda possibilidade seria a de que a câmara do pterigoide encontraria-se somente em fêmeas e a vocalização ocorreria para a comunicação com os filhotes. Nesse cenário, *Caipirasuchus paulistanus* e *C. montealtensis* poderiam representar uma única espécie e significar um caso de dimorfismo sexual.

Se a câmara do pterigoide for um caractere autapomórfico de *C. montealtensis*, poder-se-ia inferir que os indivíduos dessa espécie seriam capazes de utilizar essa estrutura como meio de comunicação intraespecífica mais eficiente e, portanto, *C. paulistanus* e *C. montealtensis* representariam espécies distintas.

Ao se considerar as câmaras secundárias do pterigoide, presentes no parátipo e juvenil de *C. montealtensis*, como um novo caractere, autapomórfico para uma nova espécie de *Caipirasuchus*, esses indivíduos também apresentariam um meio de comunicação intraespecífica mais eficiente, pois, neste caso, a nova espécie teria uma estrutura mais complexa. Nessa hipótese, *C. montealtensis* e *C. paulistanus* representariam espécies distintas e ocorreria a descrição de uma terceira espécie a partir dos indivíduos de Catanduva.

Além da câmara do pterigoide, diferenças morfológicas entre *C. montealtensis* e *C. paulistanus*, e a existência de diferenças entre os próprios indivíduos de *C. montealtensis*, descartam a ocorrência de dimorfismo sexual entre as espécies.

A hipótese de que a câmara do pterigoide represente um caractere autapomórfico de *C. montealtensis* é aceitável, mesmo que se considere que no período Cretáceo os crocodilos já apresentavam complexidade de vocalização, conforme o proposto por Benko e Perc (2009) para os crocodilos atuais. A câmara do pterigoide forneceria maior vantagem adaptativa e ampliaria a comunicação intraespecífica, porém, a diferença de complexidade nas estruturas dos indivíduos de *C. montealtensis*, resultaria em uma estrutura que não funcionaria igualmente para todos os indivíduos e poderia representar um dimorfismo sexual entre os indivíduos de *C. montealtensis*, além de que, encontra-se outras diferenças morfológica entre os indivíduos.

Ao se atribuir às câmaras do pterigoide a vocalização, utilizada como display sexual, e considerar que os crocodilos apresentariam vocalização complexa, com diferentes padrões de mensagens, seria incoerente a estrutura estar atrofiada ou menos desenvolvida nas fêmeas, como em *G. gangeticus* (Figura 16), em que a estrutura é completamente ausente nas fêmeas, o que enfraquece a hipótese de que ocorreria um dimorfismo sexual entre os *C. montealtensis*.

Se as câmaras secundárias do pterigoide forem consideradas um novo caractere autapomórfico, presente no parátipo e juvenil de *C. montealtensis*, essas estruturas atuam igualmente para todos os indivíduos da mesma espécie e trariam

uma vantagem adaptativa, independentemente de a vocalização ser desenvolvida nos Crocodylomorpha do Cretáceo, além de poderem ter outras funções, como a olfativa que proporcionaria vantagens na fuga de predadores.

Desta forma, a ocorrência de três espécies distintas é a hipótese mais plausível, em que se constata a existência de um grado e permite agrupar os indivíduos morfológicamente mais semelhantes. Os diferentes níveis de complexidade da câmara do pterigoide promovem maiores vantagens às espécies, pois todos os indivíduos possuiriam o caractere, ao contrário do dimorfismo sexual, no qual apenas um dos sexos apresentaria o caráter. E, uma vez que todos os indivíduos possuem a estrutura, ela poderia exercer, além da função de vocalização, outra função, como olfativa.

A definição da taxonomia do grupo, assim como inferências mais apuradas sobre dimorfismo, ontogenia e variações interespecíficas, necessita de comparações com um número maior de indivíduos e espécimes melhor preservados. Análises estratigráficas que correlacionem os estratos nos afloramentos, onde os fósseis foram encontrados, poderiam apontar uma possível diferenciação temporal entre os espécimes e sugerir um cenário em que se observa um grado ou sequência evolutiva e auxiliar a elucidar o problema taxonômico em questão.

### 6.2.1 – Espécie

Na paleontologia é importante a definição de espécies, que são utilizadas como auxílio para a datação (ROCHA, 2010). Análises reprodutivas e uma análise de nicho completa para as populações são inviáveis, por isso, utiliza-se caracteres morfológicos para definir uma espécie. Como não se tem acesso a tecidos moles e órgãos copuladores, apontar dimorfismos sexuais é difícil na maioria das vezes.

A análise da morfologia óssea pode levar a equívocos, se observarmos espécies de outros grupos, como por exemplo os gambás *Didelphis albivestris* Lund, 1840 e *Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826, que são espécies distintas, mas morfológicamente semelhantes, cuja principal variação ocorre na cor da pelagem.

Com base no supracitado, na distribuição geográfica distinta, nas diferenças morfológicas acentuadas, na angulação da asa do pterigoide, nas diferentes formas das suturas e na presença das câmaras secundárias, é possível sugerir que o parátipo e o juvenil de *C. montealtensis* provenientes de Catanduva sejam uma nova espécie. A

possibilidade de dimorfismo sexual entre os indivíduos de *C. montealtensis*, encontrados nos Municípios de Monte Alto e Catanduva, é menos viável, pois ocorre um conjunto de diferenças morfológicas, como foi discutido anteriormente.

Portanto, a câmara do pterigoide possibilitaria melhores condições de vocalização entre os indivíduos e, desta forma, melhores condições de sobrevivência para uma espécie herbívora, principalmente para o alerta contra predadores. A câmara do pterigoide poderia desempenhar outra função ainda não estudada ou reconhecida nas espécies, como uma função sensorial. Um maior desenvolvimento olfativo poderia permitir uma detecção eficiente de alimentos e predadores e, neste caso, as duas funções existiriam concomitantemente. Assim, é necessário entender mais profundamente a fisiologia e função de estruturas análogas em espécies atuais, pois possibilitariam compreender melhor às de espécies extintas.

## 7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Foi possível ampliar o conhecimento da anatomia craniana de *C. paulistanus* e *C. montealtensis* e contribuir com novas informações sobre as estruturas da região do pterigoide, como a diferença no formato do pterigoide entre os *Caipirasuchus* e a diferença no formato e complexidade das câmaras do pterigoide presentes em *C. montealtensis*.

Na região do pterigoide foram encontradas diferenças morfológicas, principalmente entre os indivíduos de *Caipirasuchus montealtensis*, como o padrão de sutura e a presença de estruturas internas elaboradas formadas pela câmara do pterigoide e a câmara secundária.

A câmara secundária do pterigoide, presente no parátipo e no juvenil de *C. montealtensis*, encontrados em Catanduva, não apresenta um relativo exato em espécies atuais, a bula, presente em *Gavialis gangeticus*, seria a estrutura mais próxima equivalente.

A câmara do pterigoide poderia ter função de vocalização nos indivíduos de *C. montealtensis*. O parátipo e juvenil também apresentam a câmara secundária que poderia apresentar outras funções, como uma estrutura olfatória, e atuar como uma coana secundária.

O baixo número de espécimes e características únicas em cada um deles, entretanto, impede uma elucidação taxonômica, sendo possível apenas a elaboração de hipóteses do arranjo taxonômico.

Se a câmara do pterigoide ocorresse apenas em machos ou fêmeas, *Caipirasuchus paulistanus* e *C. montealtensis* poderiam representar uma única espécie, e configurar um caso de dimorfismo sexual.

A câmara do pterigoide, se for considerada um caractere autapomórfico de *C. montealtensis*, *C. paulistanus* e *C. montealtensis* representariam espécies distintas e a diferença de complexidade da câmara do pterigoide em *C. montealtensis* poderia representar um dimorfismo sexual.

Com base nas diferenças morfológicas encontradas, acredita-se que a hipótese mais plausível seja a da existência de uma nova espécie, formada pelo parátipo e juvenil de *C. montealtensis*. Essa hipótese se justifica por esses indivíduos apresentarem câmaras do pterigoide triangulares, câmara secundária do pterigoide, formato mais curto do

pterigoide, curvatura na base do pterigoide, sutura entre os ossos do pterigoide e ectopterigoide circular.

A estratigrafia é essencial, pois as espécies poderiam ocorrer em períodos distintos e, desta forma, elucidar o arranjo taxonômico. Um número maior de indivíduos deveria ser encontrado e estudado para se obter uma compreensão mais ampla das estruturas pterigoideas, assim como para auxiliar na taxonomia do grupo.

## REFERÊNCIAS

- ANDRADE, M. B.; BERTINI, R. J. A new Sphagesaurus (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Basin, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. **Historical Biology**, v.20, n.2, p.101–136, 2008.
- ANDRADE, M. B.; BERTINI, R. J.; PINHEIRO, A. E. P. Observations on the palate and choanae structures in Mesoeucrocodylia (Archosauria, Crocodylomorpha): phylogenetic implications. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 9, n. 3, p. 324, 2006.
- AZEVEDO, K. L. **Fósseis registrados na Bacia Bauru, Cretáceo Superior do Brasil: um levantamento bibliográfico**. 2009. 75p. Monografia – Universidade Federal do Paraná. Paraná, 2009.
- BATEZELLI A. Redefinição **Litoestratigráfica da Unidade Araçatuba e da sua Extensão Regional na Bacia Bauru no Estado de São Paulo**. 1998. 110p. Dissertação de Mestrado, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, SP, 1998.
- BATEZELLI, A. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru no Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 40, n. 2, p. 265-285, 2010.
- BATEZELLI, A. et al. Análise de bacia aplicada às unidades mesozoicas do triângulo mineiro (sudeste do Brasil): uma estratégia na prospecção de recursos hídricos subterrâneos. **Águas Subterrâneas**, v. 19, n. 1, 2005.
- BATEZELLI, A. et al. Análise Estratigráfica aplicada à Formação Araçatuba (Grupo Bauru-Ks) no centro-oeste do Estado de São Paulo. **Geociências**, v. 22, n. 1, p. 5-32, 2003.
- BATEZELLI, A. et al. Redefinição litoestratigráfica da unidade Araçatuba e da sua extensão regional na Bacia Bauru, Estado de São Paulo, Brasil. **Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, v. 5, p. 195-200, 1999.
- BATEZELLI, A.; LADEIRA, F. S. B. Stratigraphic framework and evolution of the Cretaceous continental sequences of the Bauru, Sanfranciscana, and Parecis basins, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 65, p. 1-24, 2016.
- BENKO, T. P.; PERC, M. Nonlinearities in mating sounds of American crocodiles. **Biosystems**, v. 97, n. 3, p. 154-159, 2009.

- BONA, P.; DESOJO, J. B. Osteology and cranial musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). **Journal of Morphology**, v. 272, n. 7, p. 780-795, 2011.
- BRITO, S. P.; ANDRADE, D. O. V.; ABE, A. S. Do caimans eat fruits? **Herpetological Natural History**, v. 9, n. 1, p. 95-96. 2002.
- BUCKLEY, G. A. et al. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. **Nature**, v. 405, n. 22, p. 941-944, 2000.
- CANDEIRO, C. R. A., et al. Tetrapods from the Upper Cretaceous (Turonian - Maastrichtian) Bauru Group of Brazil: a reappraisal. **Cretaceous Research**, v. 27, n. 6, p. 923-946, 2006.
- CANDEIRO, C. R. A.; RICH, T. Overview of the Late Cretaceous Biota of the western São Paulo State, Brazil, Bauru Group. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 29, n. 2, p. 346-353, 2010.
- CARVALHO, I. S.; BERTINI, R. J. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. **Geologia Colombiana**, v. 24, p. 83-105, 1999.
- CARVALHO, I. S.; CAMPOS, A. C. A.; NOBRE, P. H. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**, v. 8, p. 11-30, 2005.
- COIMBRA, A. M.; FERNANDES, L. A. A paleogeografia da Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). In: **Actas do Congresso Argentino de Paleontologia y Bioestratigrafía**. 1994. p. 85-90.
- COIMBRA, A. M.; FERNANDES, L. A. Paleogeografia e Considerações Paleoecológicas sobre a Bacia Bauru (Cretáceo Superior do Brasil). **VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía**, p. 85-90. 1995.
- COUTINHO, J. M. V. et al. Lavas alcalinas analcimíticas associadas ao Grupo Bauru (Kb) no estado de São Paulo, Brasil. In: **CONGRESO LATINAMERICANO DE GEOLOGIA**. 1982.
- COX, R. M. et al. The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. **Sex, size and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism**, p. 38-49, 2007.

- DAL'BÓ, P. F. F.; BASILICI, G. Estimativas de paleoprecipitação e gênese de feições cálcicas e argílicas em paleossolos da Formação Marília (Neocretáceo da Bacia Bauru). **Geociências (São Paulo)**, v. 29, n. 1, p. 33-47, 2010.
- DANGELO, J. G.; FATTINI, C. A. **Anatomia humana sistêmica e segmentar**. 3. ed. São Paulo: Atheneu, 732 p., 2007.
- DIAS-BRITO, D., et al. R. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil-concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. **Revue de Paléobiologie**, v. 20, n. 1, p. 245-304, 2001.
- ESCOBEDO-GALVÁN, A. H. et al. Morphometric analysis of the Rio Apaporis Caiman (Reptilia, Crocodylia, Alligatoridae), **ZOOTAXA**, n.3, p. 541-554. 2015.
- FEDOROV A. et al. 3D Slicer as an Image Computing Platform for the Quantitative Imaging Network. **Magn Reson Imaging**. v. 30 n. 9 p.1323-41, 2012.
- FERNANDES, L. A. **A cobertura cretácea suprabasáltica no Paraná e Pontal do Paranapanema (SP): os grupos Bauru e Caiuá**. 1992. 188p. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, 1992.
- FERNANDES, L. A. Calcretes e registros de paleossolos em depósitos continentais neocretáceos (Bacia Bauru, Formação Marília). **Revista Brasileira de Geociências**, v. 40, n. 1, p. 19-35, 2010.
- FERNANDES, L. A. **Estratigrafia e evolução geológica da parte oriental da Bacia Bauru (Ks, Brasil)**. 1998. 272p. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, 1998.
- FERNANDES, L. A. Mapa litoestratigráfico da parte oriental da Bacia Bauru (PR, SP, MG), escala 1: 1.000. 000. **Boletim Paranaense de Geociências**, v. 55, 2004.
- FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 68, n. 2, p. 195-206, 1996.
- FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). **Brazilian Journal of Geology**, v. 30, n. 4, p. 717-728, 2000.
- FIORELLI, L. E. et al. A new Late Cretaceous crocodyliform from the western margin of Gondwana (La Rioja Province, Argentina). **Cretaceous Research**, v. 60, p. 194-209, 2016.

- FULFARO, V.J., PERINOTTO, J.A. DE J., BARCELOS, J.H.A., 1994. A margem goiana do Grupo Bauru: implicações na litoestratigrafia e paleogeografia. In: **Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, 3, Rio Claro. Universidade Estadual Paulista, Boletim, pp. 81e84.
- GARIB, D. G. et al. Tomografia computadorizada de feixe cônico (Cone beam): entendendo este novo método de diagnóstico por imagem com promissora aplicabilidade na Ortodontia. **Revista Denta Press Ortodon Ortop Facial**, v. 12m n 2 p. 139-156. 2007.
- GEOFFROY, S. H. 1825. Recherches sur l'organisation des gavials. **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle**, Paris, v. 12, p. 97-155.
- GHILARDI, A. M. **Diversificação morfológica de Crocodiliformes terrestres da Bacia Bauru: implicações paleoecológicas e evolutivas**. 2015. 180p. Tese de Doutorado. Programa de Pós-Graduação em Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro. 2015.
- GMELIN, J. F. **Caroli a Linné... Systema naturae per regna tria naturae**. GE Beer, Leipzig, 1789.
- GOLDBERG, K.; GARCIA, A. J. V. Palaeobiogeography of the Bauru Group, a dinosaur-bearing Cretaceous unit, northeastern Paraná Basin, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 21, n. 2-3, p. 241-254, 2000.
- GRZIMECK, B. **Grzimek's animal life encyclopedia**, 2<sup>a</sup> ed. Schlager Group Inc. 2004.
- HALL, P. M.; PORTIER, K. M. Cranial morphometry of New Guinea crocodiles (*Crocodylus novaeguineae*): ontogenetic variation in relative growth of the skull and an assessment of its utility as a predictor of the sex and size of individuals. **Herpetological Monographs**, p. 203-225, 1994.
- HYMAN, J. 2003. Countersinging as a signal of aggression in a territorial songbird. **Animal Behaviour**, v. 65, n. 6, p. 1179-1185. doi:10.1006/anbe.2003.2175.
- IORI, F. V., CARVALHO, I. S. *Caipirasuchus paulistanus*, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian-Santonian), Bauru Basin, Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. 6, p. 1255-1264, 2011.

- IORI, F. V., et al. Cranial morphology of *Morrinhosuchus luziae* (Crocodyliformes, Notosuchia) from the Upper Cretaceous of the Bauru Basin, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 86, p. 41-52, 2018.
- IORI, F. V., et al. Ocorrência de *Pepesuchus deiseae* (Crocodyliforme) no município de Catanduva, estado de São Paulo (Bacia Bauru, Cretáceo Superior). In: **XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Natal**. Atas, p. 728-730. 2011.
- IORI, F. V., et al. Taxonomic reappraisal of the sphagesaurid crocodyliform *Sphagesaurus montealtensis* from the Late Cretaceous Adamantina Formation of São Paulo State, Brazil. **Zootaxa**, v. 3686, n. 2, p. 183-200, 2013.
- IORI, F. V.; CARVALHO, I. S. The Cretaceous crocodyliform Caipirasuchus: behavioral feeding mechanisms. **Cretaceous Research**, v.84, p.181-187, 2017.
- IORI, F.V., CARVALHO, I.S., MARINHO, T.S. Postcranial skeletons of Caipirasuchus (Crocodyliformes, Notosuchia, Sphagesauridae) from the Upper Cretaceous (Turonian–Santonian) of the Bauru Basin, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 60, p. 109-120, 2016.
- IORI, F.V., et al. Padrão dentário dos esfagessaurídeos (Crocodyliformes, Sphagesauridae). In: carvalho, I.S., Srivastava, N.K., Strohschoen Jr, O.; Lana, C.C. (eds). **Paleontologia: Cenários da Vida**, 4 ed. Editora Interciência, p. 585–594, 2011.
- ITIS. **Integrated Taxonomic Information System on-line database**. <http://www.itis.gov>. Acessado em 31 de julho de 2018.
- KÄLIN, J. A. 1933. Beitrage zur vergleichenden Osteologie des Crocodilidenschadels. **ZOOLOGISCHE JAHRBUCH**. (Abt. Anat.), v. 57, p. 573-714.
- KARDONG, K. V. *Vertebrates : comparative anatomy, function, evolution*, 6<sup>a</sup> Ed. Mc Grall Hill. 2012
- KELLNER, A. W., et al. A new crocodylomorph (Sphagesauridae, Notosuchia) with horn-like tubercles from Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 163, n. suppl\_1, p. S57-S65, 2011.

- KLEY, N. J. et al. Craniofacial morphology of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n. s1, p. 13-98, 2010.
- KUHN, O. **Die Vortzeitlichen Krokodile**. Verlag Oeben, Krailing, München. 124 p. 1968.
- LANDE, R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection, and adaptation in polygenic characters. **Evolution**, v. 34, n. 2, p. 292-305.
- LEARDI, J. M. et al. The postcranial anatomy of *Yacarerani boliviensis* and the phylogenetic significance of the notosuchian postcranial skeleton. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 35, n. 6, 32 p. e995187, 2015.
- LENGAGNE, T.; LAUGA, J.; AUBIN, T. 2001. Intra-syllabic acoustic signatures used by the King Penguin in parent-chick recognition: an experimental approach. **The Journal of Experimental Biology**, v. 204, n. 4, p. 663–672. PMID 11171348.
- MALKANI, M. S. Mesozoic terrestrial ecosystem from Pakistan. **Paleoclimates in Asia during the Cretaceous: their variations, causes, and biotic and environmental responses. Proceedings of the 3<sup>rd</sup> International Symposium of the IGCP**, p. 51-55, 2008.
- MARINHO, T. S.; CARVALHO, I. S. Revision of the Sphagesauridae Kuhn, 1968 (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia). In: Carvalho, I.S.; Cassab, R.C.T.; Schwanke, C.; Carvalho, M.A.; Fernandes, A.C.S.; Rodrigues, M.A.; Carvalho, M.S.S.; Arai, M.; Oliveira, M.E.Q. (Ed.). **Paleontologia: Cenários de Vida**. 1st ed. Rio de Janeiro: Interciência, v. 1, p. 589-599, 2007.
- MARINHO, T. S.; CARVALHO, I. S. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 27, n. 1, p. 36-41, 2009.
- MARTIN, B. G. H.; BELLAIRS, AD'A. The narial excrescence and pterygoid bulla of the gharial, *Gavialis gangeticus* (Crocodylia). **Journal of Zoology**, v. 182, n. 4, p. 541-558, 1977.
- MARTINELLI, A. G. et al. The first Caipirasuchus (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil: new insights on sphagesaurid anatomy and taxonomy. **PeerJ**, v. 6 p.e5594, 2018.

- MONTEFELTRO, F. C.; ANDRADE, D. V.; LARSSON, H. C. E. 2016. The evolution of the meatal chamber in crocodyliforms. **Journal of anatomy**, v. 228, n. 5, p. 838-863, 2016.
- MONTEIRO, L. R.; LESSA, L. G. Comparative analysis of cranial suture complexity in the genus *Caiman* (Crocodylia, alligatoridae). **Revista Brasileira de Zoologia**, São Carlos, v. 60, n. 4, p. 689-694, 2000.
- MOOK, C. C. *Allognathosuchus*, a new genus of Eocene crocodylians. **Bulletin of the American Museum of Natural History** v.44 p.105–110, 1921.
- MORGAN, G. S.; ALBURY, N. A. The Cuban crocodile (*Crocodylus rhombifer*) from late Quaternary fossil deposits in the Bahamas and Cayman Islands. **Bulletin Of The Florida Museum Of Natural History**, v. 52, n. 3, p. 163-236. 2013.
- NOBRE, P. H. et al. *Mariliasuchus robustus*, um Novo Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) da Bacia Bauru, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ**, v. 30, p.38-49. 2007.
- NOBRE, P. H.; CARVALHO, I. S. *Adamantinasuchus navae*: a new gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. **Gondwana Research**, v. 10, n. 3, p. 370-378, 2006.
- NOVAS, F. E. et al. Bizarre notosuchian crocodyliform with associated eggs from the Upper Cretaceous of Bolivia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 4, p. 1316-1320, 2009.
- ÓSI, A. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. **Historical Biology**, v. 26, n. 3, p. 279-414, 2015.
- PAULA E SILVA, F. et al. Sucessão Sedimentar do Grupo Bauru na região de Pirapozinho(SP). **Geociências**, v. 25, n. 1, p.17-26, 2006.
- PAULA E SILVA, F.; CHANG, H. K.; CAETANO-CHANG, M. R. Estratigrafia de superfície do Grupo Bauru (K) no Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 35, n.1, p. 77-88, 2005.
- PAULA E SILVA, F.; CHANG, H. K.; CAETANO-CHANG, M.R. Sedimentation of the Cretaceous Bauru Group in São Paulo, Parana Basin, Brasil. **Journal of South American Earth Sciences**, v.28, p.25-39, 2009.

- PAULA e SILVA, F.; CHANG, H.K.; CAETANO-CHANG, M.R. Perfis de referência do Grupo Bauru (K) no Estado de São Paulo. **Revista Geociências**, v. 22 (número especial). Rio Claro. p. 21-32, 2003.
- PIERCE, S. E.; WILLIAMS, M.; BENSON, R. BJ. Virtual reconstruction of the endocranial anatomy of the early Jurassic marine crocodylomorph *Pelagosaurus typus* (Thalattosuchia). **PeerJ**, v. 5, p. e3225, 2017.
- PIRAS, P. et al. The Gavialis–Tomistoma debate: the contribution of skull ontogenetic allometry and growth trajectories to the study of crocodylian relationships. **Evolution & development**, v. 12, n. 6, p. 568-579, 2010.
- POL, D., et al. 2014. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. **PLoS One**, v.9 n.4, 2014.
- POL, Diego. New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the late Cretaceous of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, n. 4, p. 817-831, 2003.
- POUGH, F. H.; HEISER, J. B.; McFARLAND, W. N. *A vida dos Vertebrados*. 4. ed. São Paulo, editora Atheneu. 2008.
- Price, L. I. 1950. On a new crocodylian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the State of São Paulo, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 22, n. 1, p. 77-83.
- PUTTERILL, J. F.; SOLEY, J. T. General morphology of the oral cavity of the Nile crocodile, *Crocodylus niloticus* (Laurenti, 1768). I. Palate and gingivae. **Onderstepoort Journal of Veterinary Research**, v. 70, n. 4, p. 281-297, 2003.
- READ, A. W.; WEARY, D. M. 1990. Sexual selection and the evolution of bird song: A test of the Hamilton-Zuk hypothesis. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 26, n. 1, p. 47–56. doi:10.1007/BF00174024.
- REID, J. M. et al. 2005. Fitness Correlates of Song Repertoire Size in Free-Living Song Sparrows (*Melospiza melodia*). **The American Naturalist**. 165 (3): 299–310. doi:10.1086/428299. PMID 15729661.
- ROCHA, R. B. Paleontologia e Evolução A problemática da espécie em Paleozoologia. **Ciências da Terra (UNL)**, Lisboa, nº 17 p. 53-72. 2010.

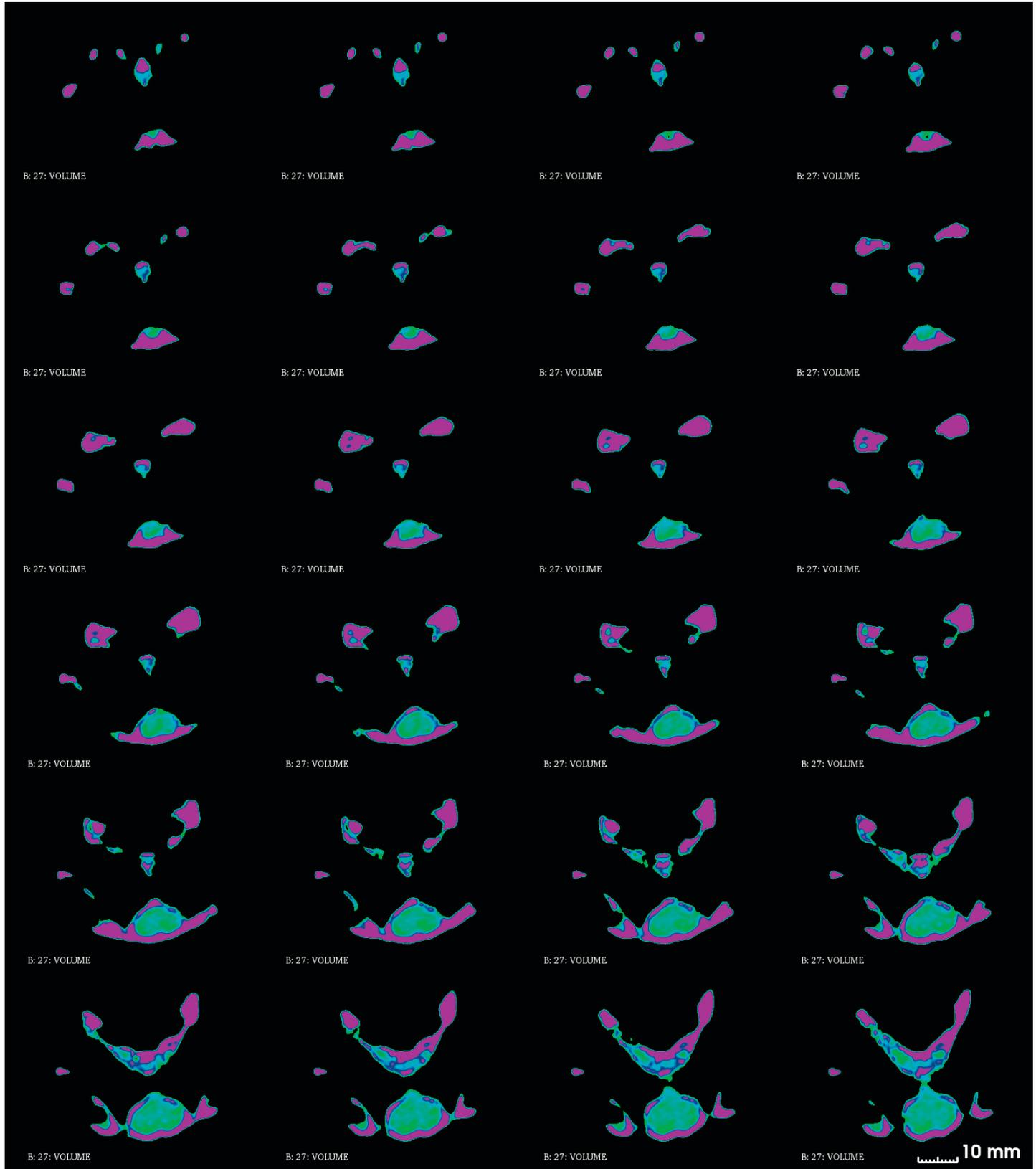
- SCHÖN, M. A. 1971. The anatomy of the resonating mechanism in howling monkeys. **Folia Primatologica**. V. 15, p. 117-132.
- SOARES, P. C. et al. Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no estado de São Paulo: Grupo Bauru. **Brazilian Journal of Geology**, v. 10, n. 3, p. 177-185, 1980.
- SUGUIO, K. Fatores paleoambientais e paleoclimáticos e subdivisão estratigráfica do Grupo Bauru. **Mesa redonda: a Formação Bauru no Estado de São Paulo e regiões adjacentes**, São Paulo, p. 15-26, 1980.
- THEWISSEN, J. G. M.; NUMMELA, S. **Sensory Evolution on the Threshold: Adaptations in Secondarily Aquatic Vertebrates**. University of California Press, 351p. 2008.
- VERGNE, A. L.; MATHEVON, N.; PRITZ M. B. 2009. Acoustic communication in crocodylians: From behaviour to brain. **Biological Reviews**, v. 84, p. 391-411.
- VICKARYOUS, M. K.; HALL, B. K. Development of the dermal skeleton in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia) with comments on the homology of osteoderms. **Journal of morphology**, v. 269, n. 4, p. 398-422, 2008.
- VIEIRA, L. G. et al. Osteology of *Melanosuchus niger* (Crocodylia: Alligatoridae) and the evolutionary evidence. **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v. 36, n. 10, p. 1025-1044, 2016.
- ZAHER, H. et al. Redescription of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and its 22 phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). **American Museum Novitates**, p. 1-40, 2006.

## Apêndice I

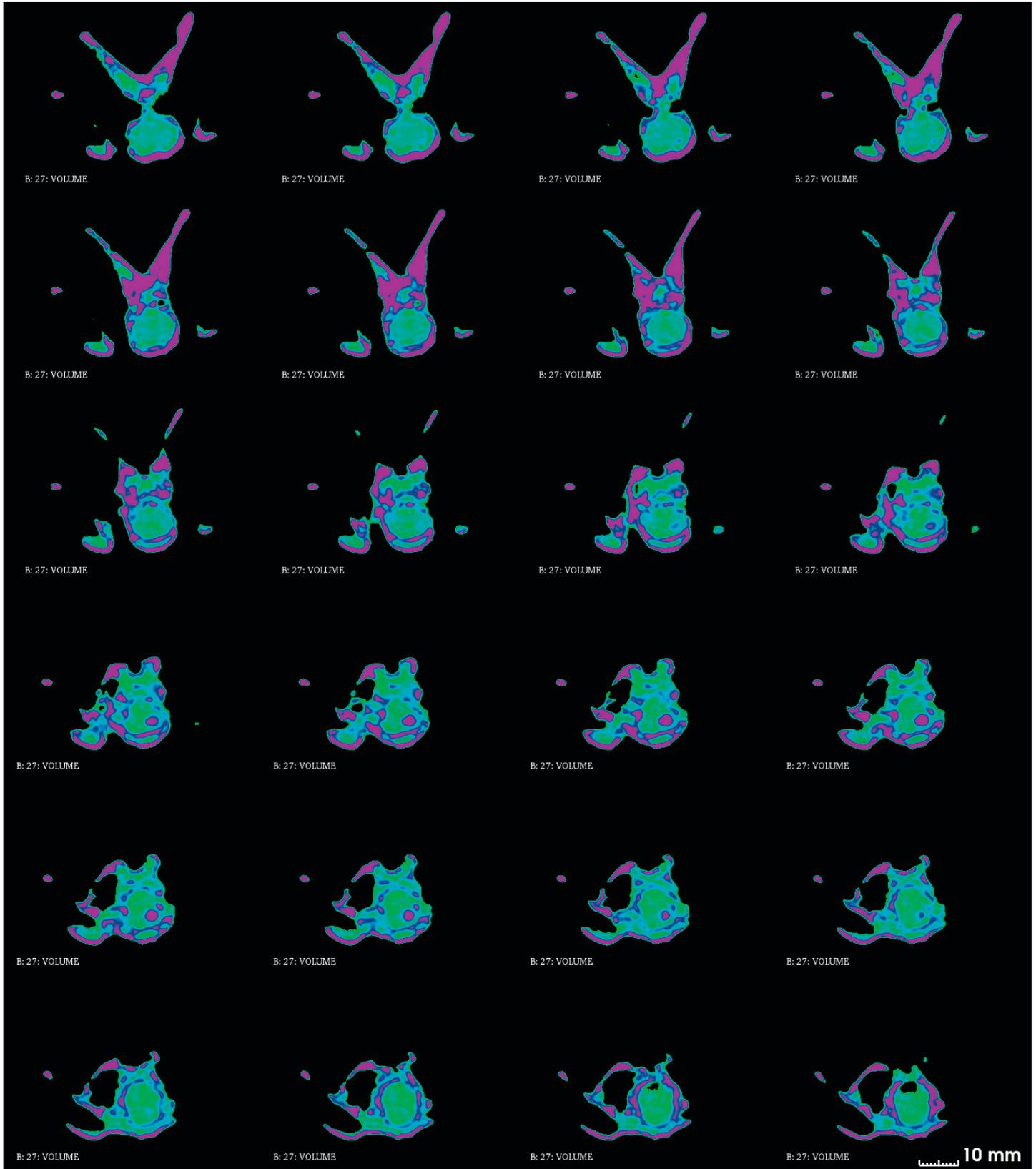
Pranchas com sequencias tomográficas dos espécimes estudados.

Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* "juvenil" (MPMA-68.0004/12)

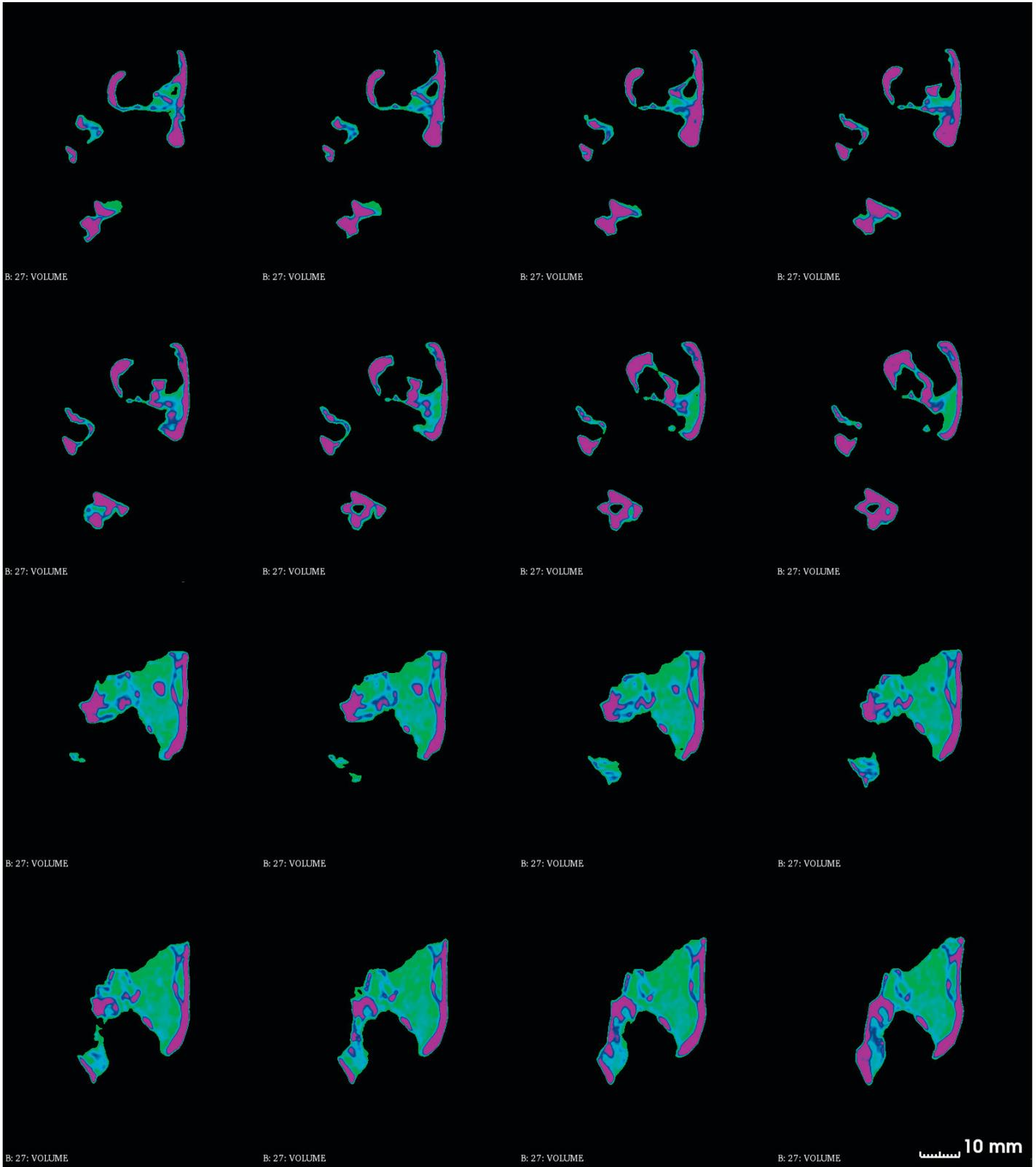
plano transversal.



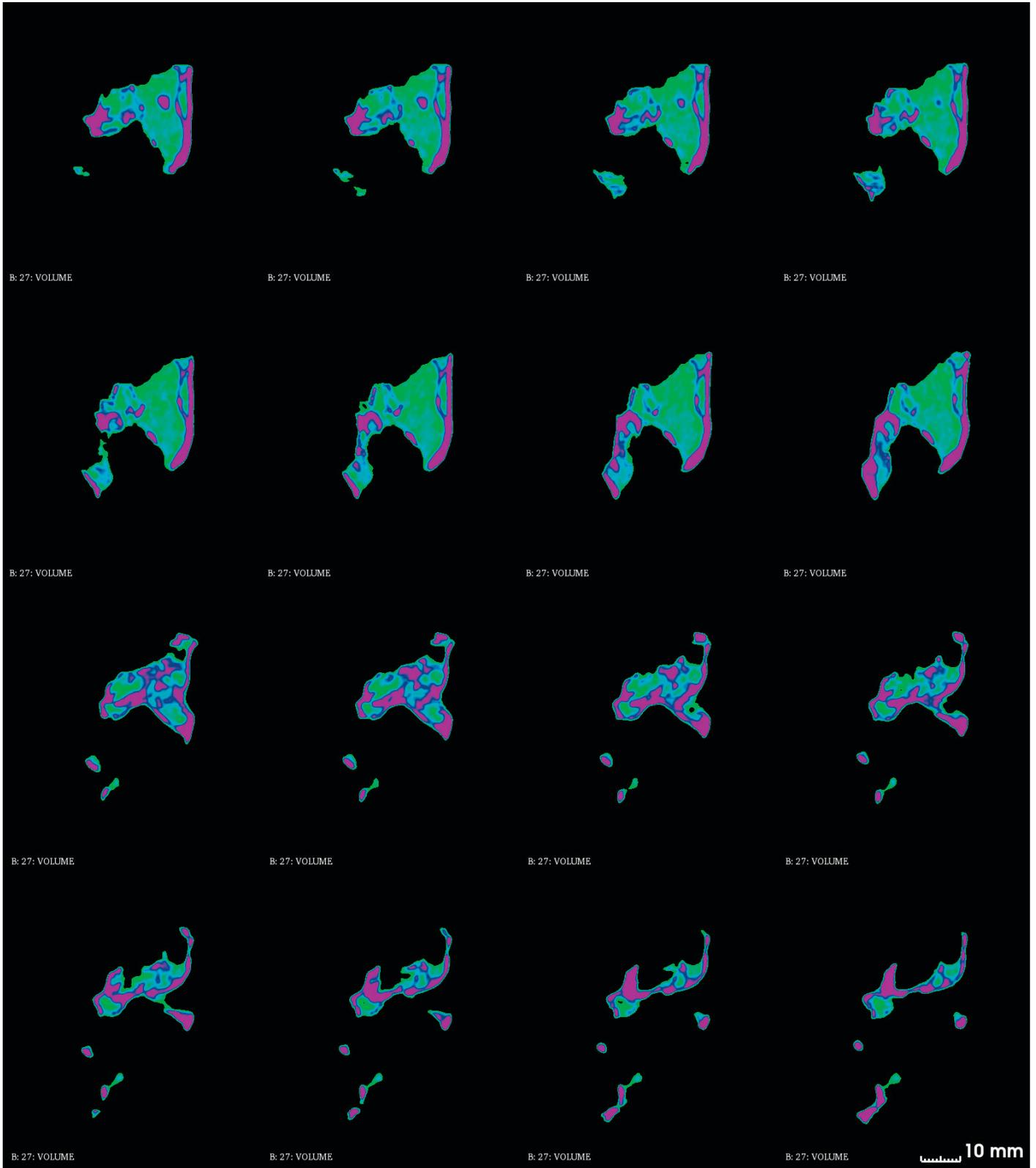
Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* "juvenil" (MPMA-68.0004/12)  
plano transversal.



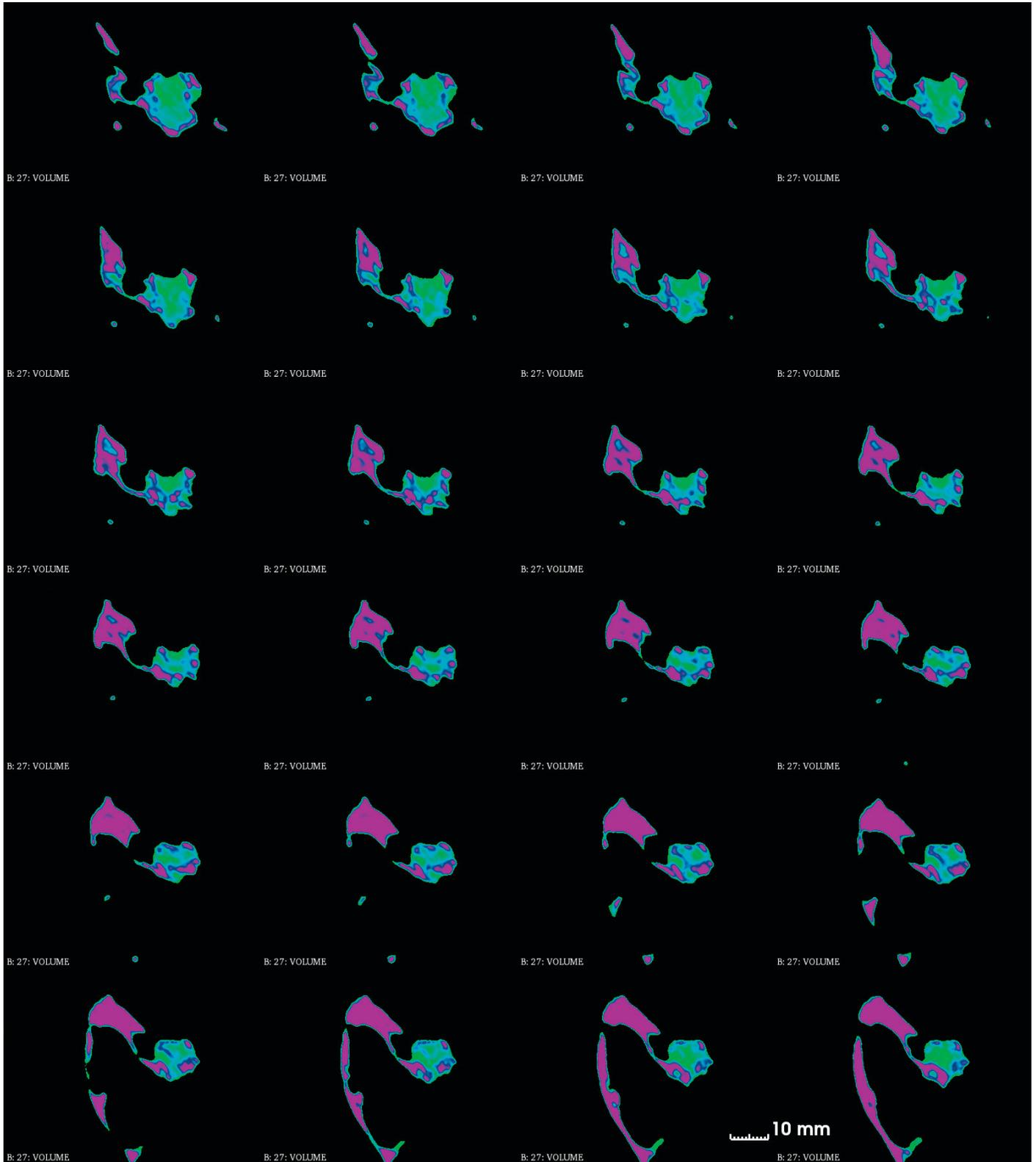
Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* “juvenil” (MPMA-68.0004/12)  
plano sagital.



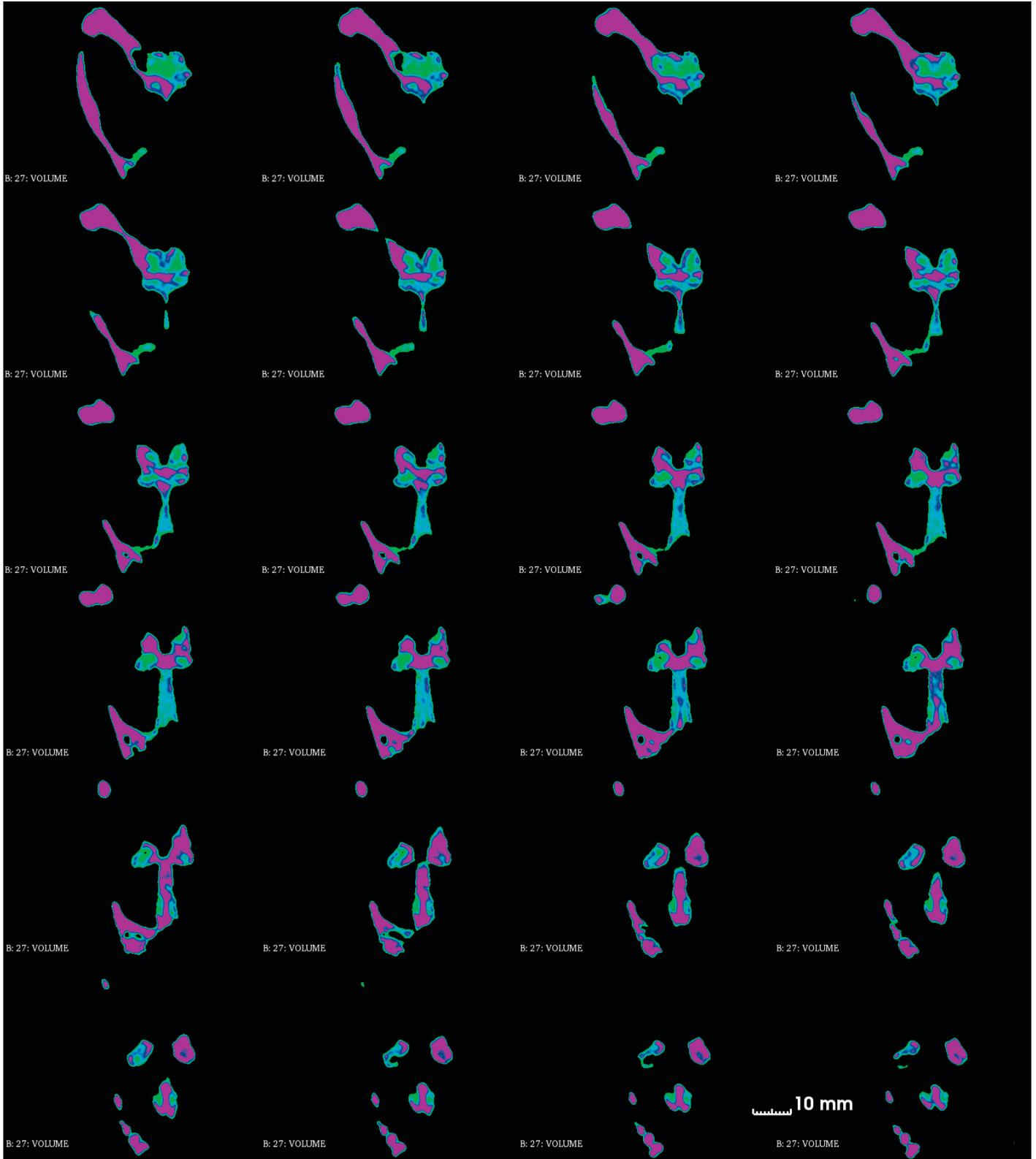
Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* "juvenil" (MPMA-68.0004/12)  
plano sagital.



Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* "juvenil" (MPMA-68.0004/12)  
plano coronal.



Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* "juvenil" (MPMA-68.0004/12)  
plano coronal.

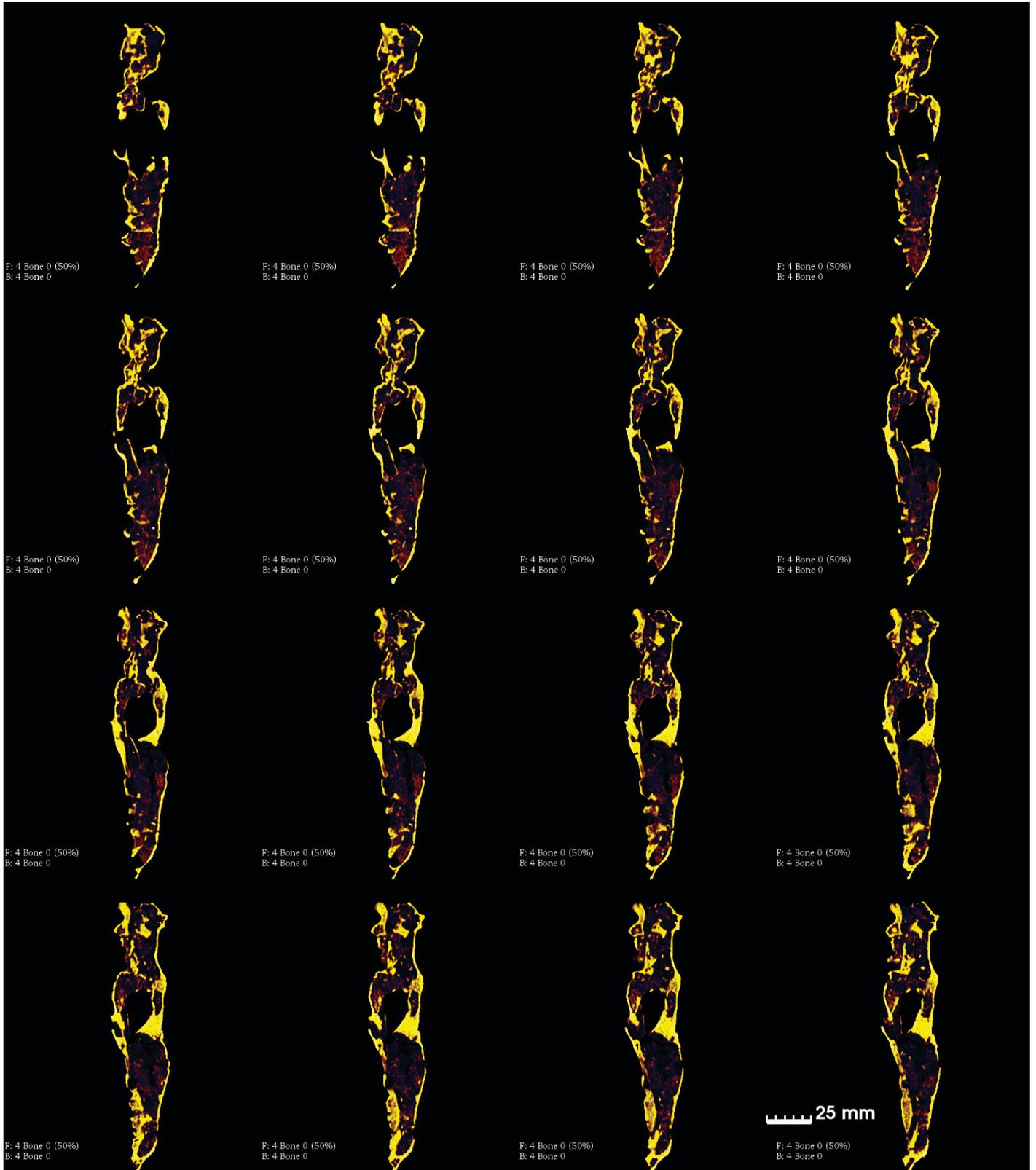




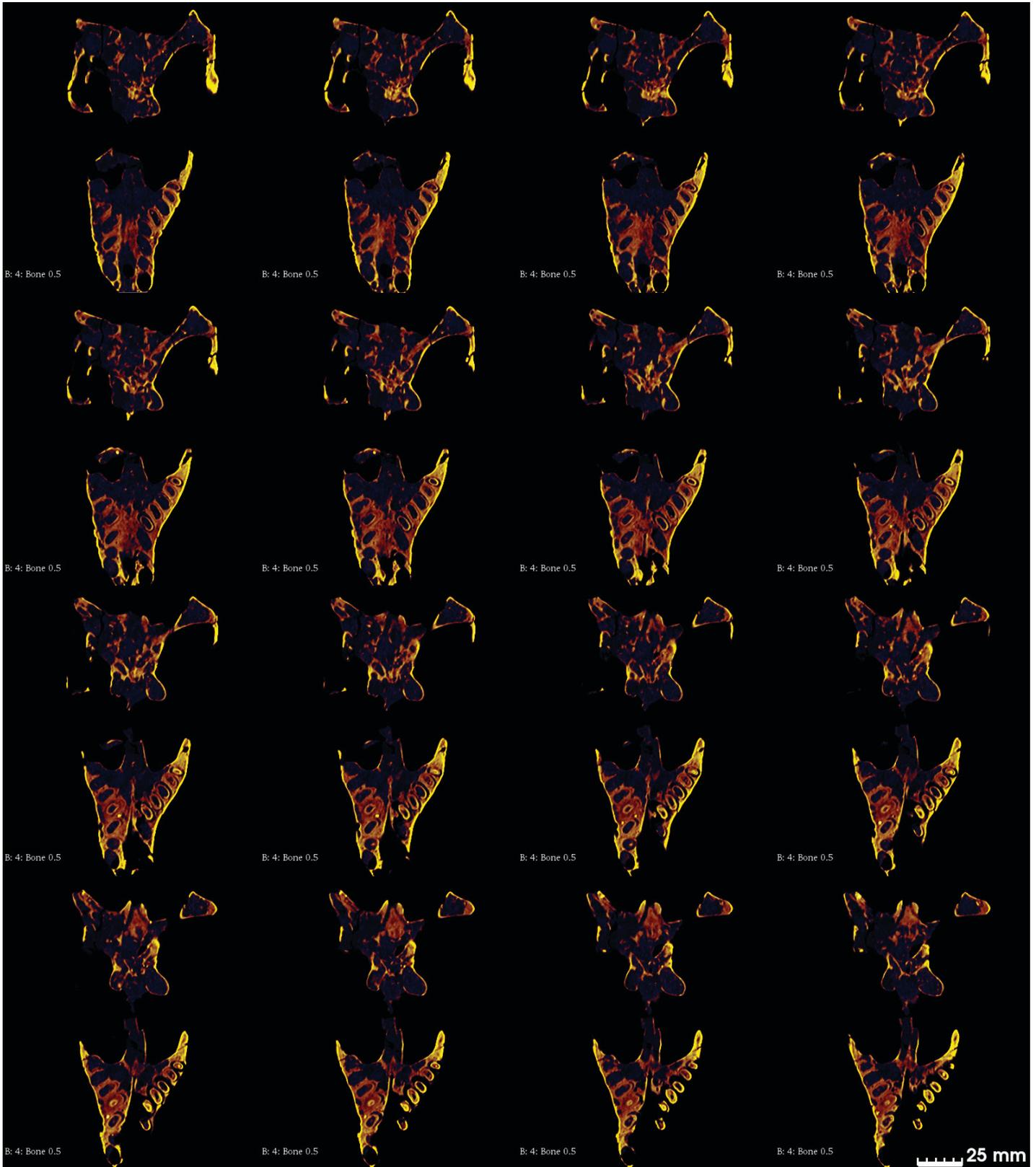




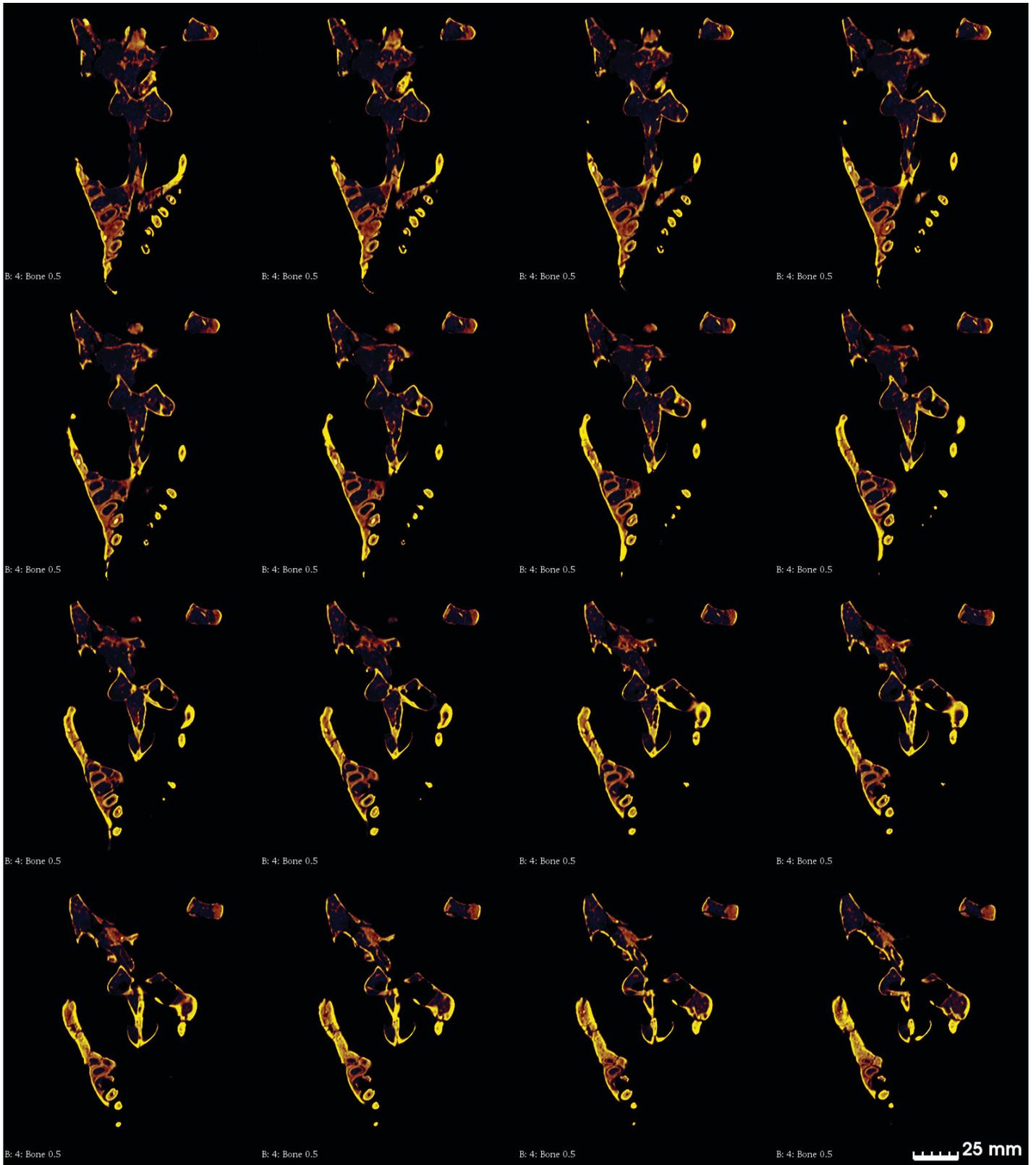
Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* (MPMA-68.0003/12) plano sagital.



Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* (MPMA-68.0003/12) plano coronal.



Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* (MPMA-68.0003/12) plano coronal.

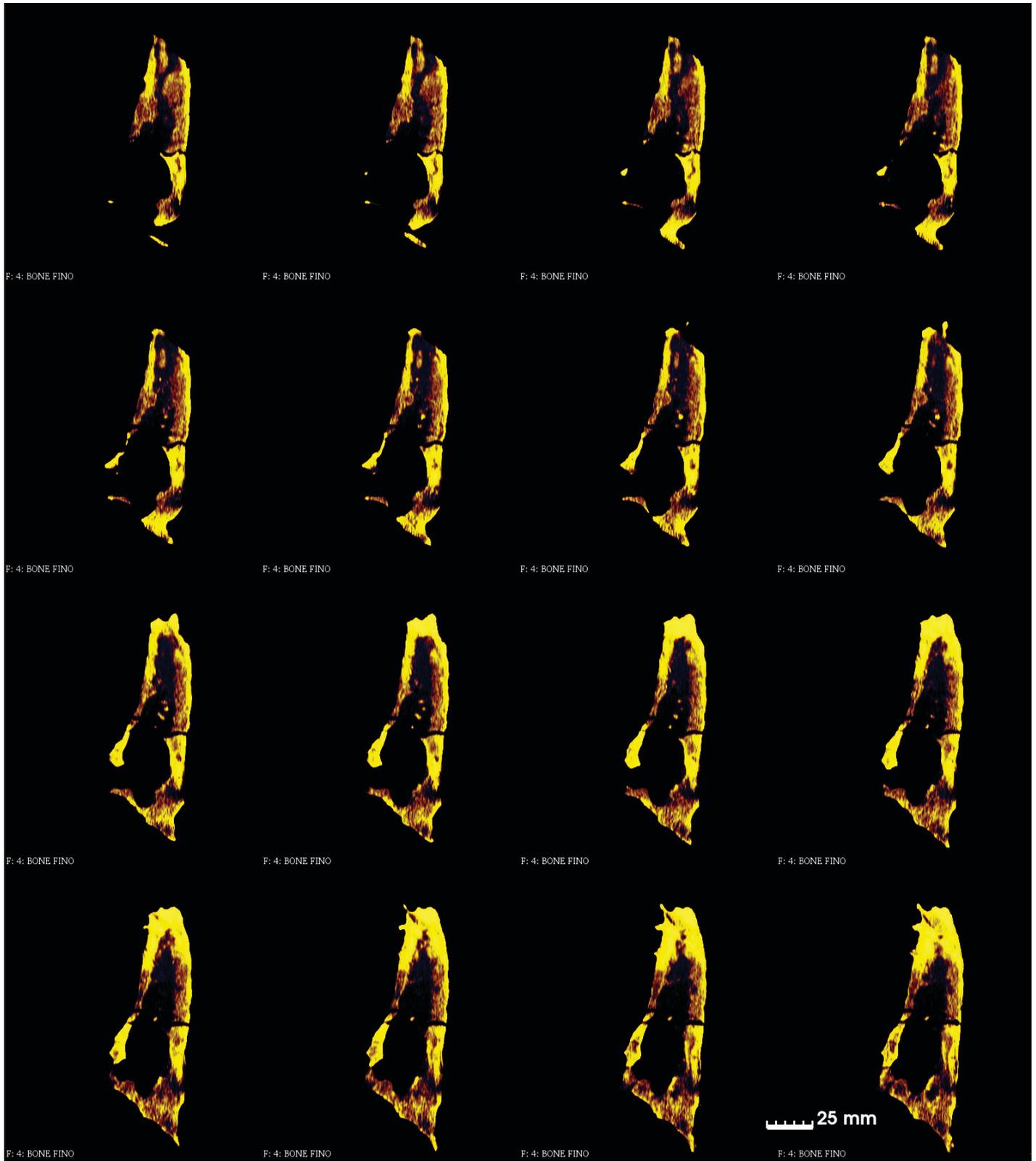




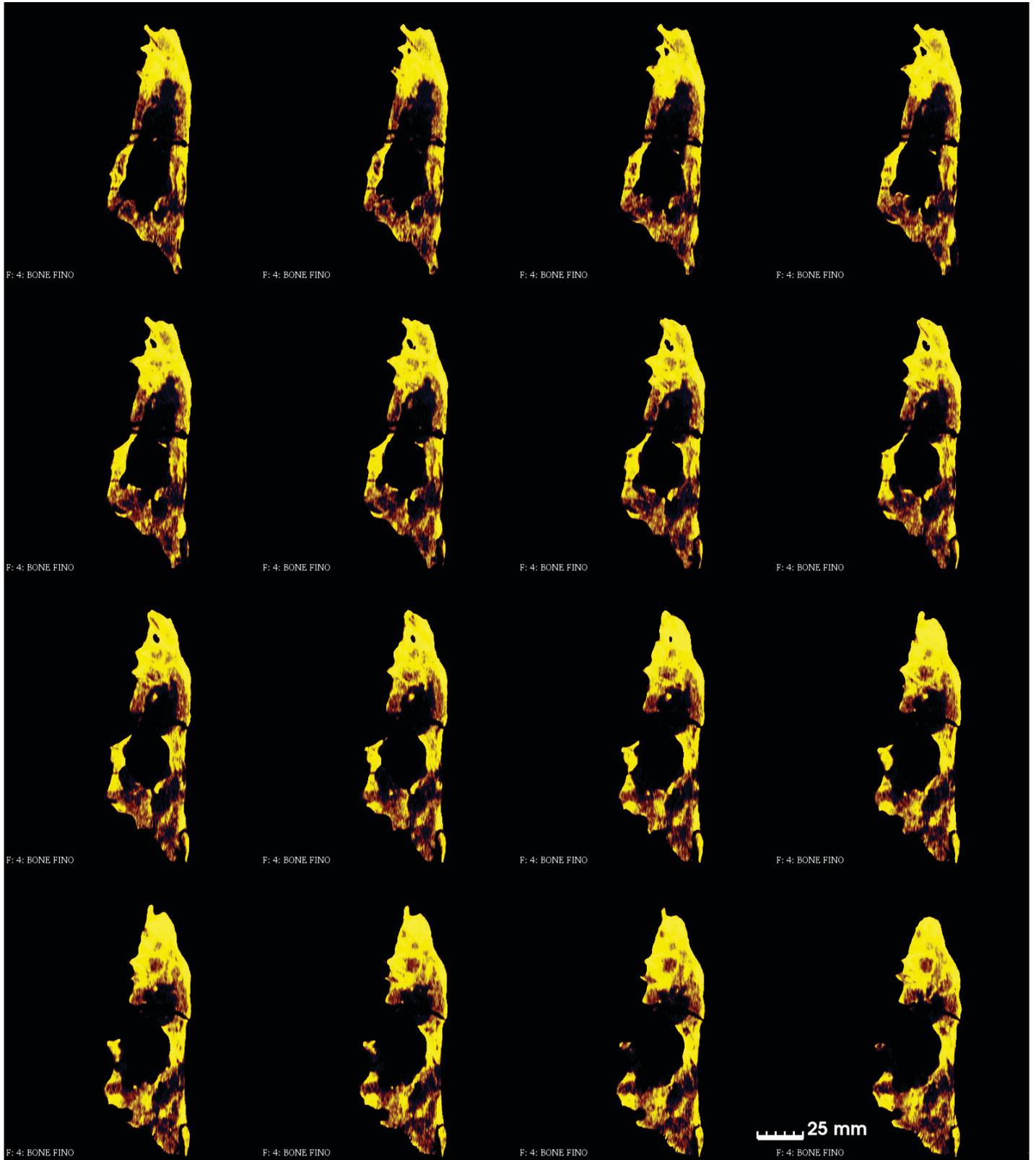
Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90) plano transversal.



Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90) plano sagital.

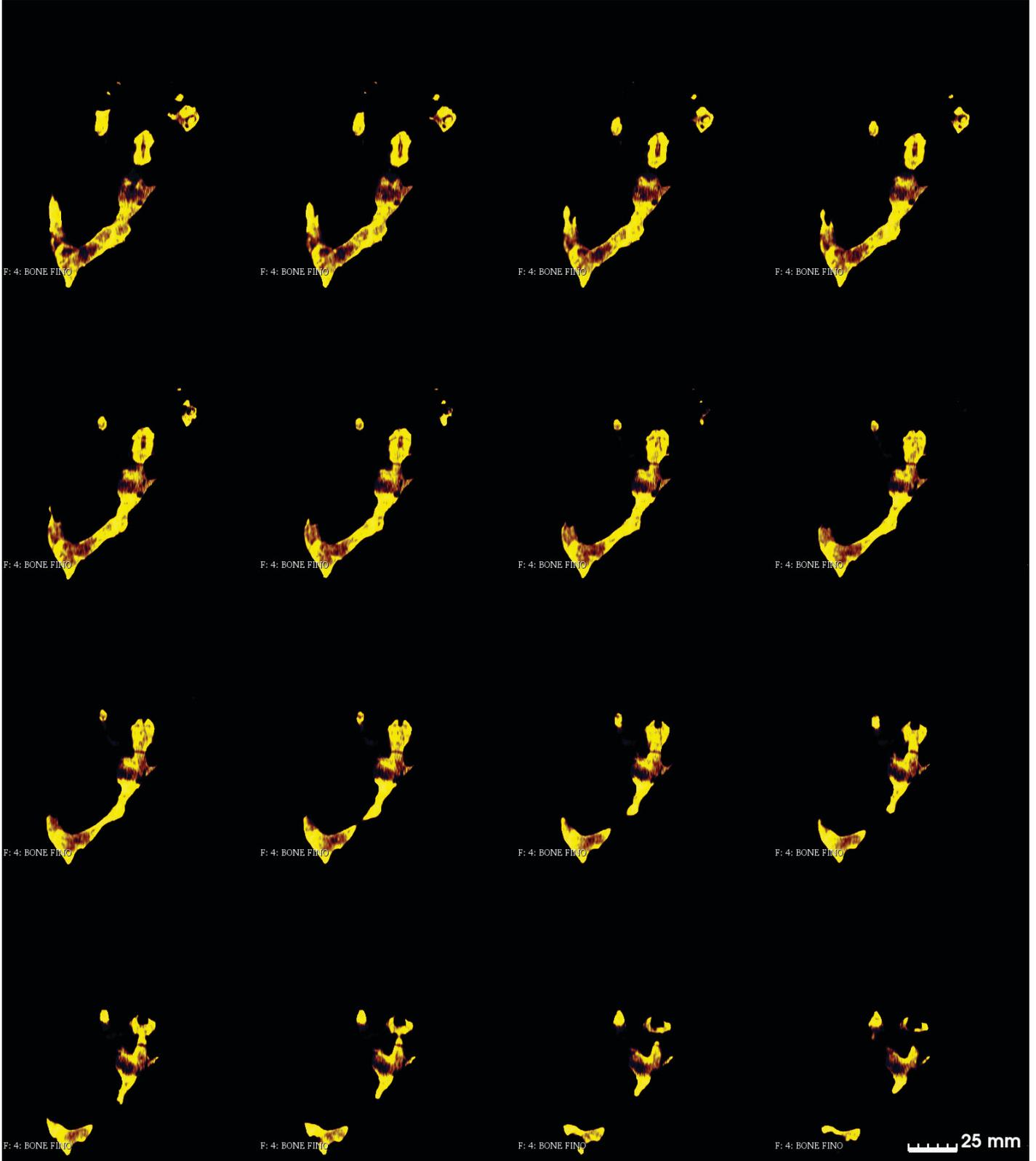


Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90) plano sagital.

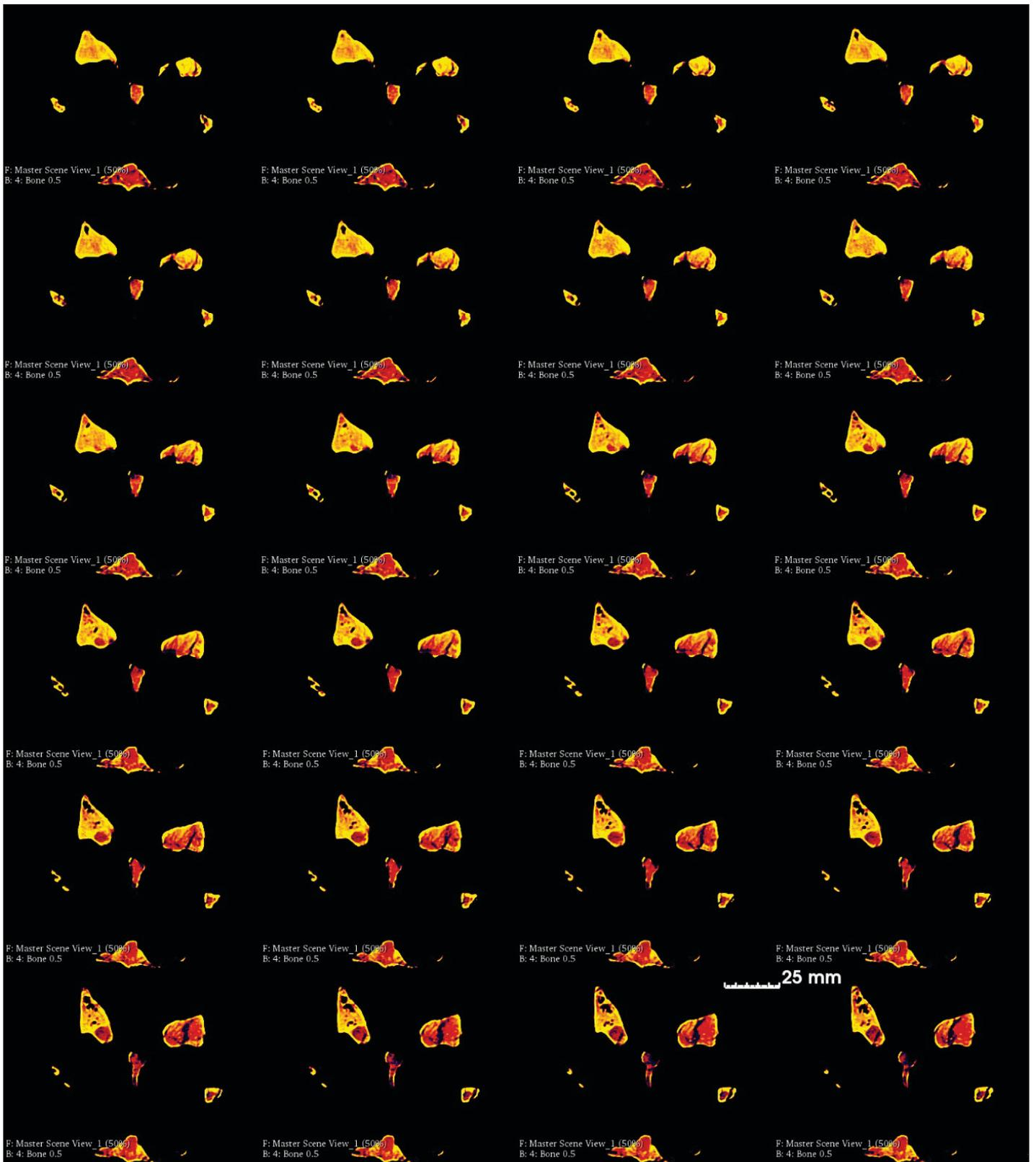




Tomografia do crânio do indivíduo de *C. montealtensis* (MPMA-15.0001/90) plano coronal.



Tomografia do crânio do indivíduo de *C. paulistanus* (MPMA-67.0001/00) plano transversal.





Tomografia do crânio do indivíduo de *C. paulistanus* (MPMA-67.0001/00) sagital.

