



Universidade de Brasília – UnB  
Instituto de Geociências – IG  
Programa de Pós-Graduação em Geologia

**Descrição e relações filogenéticas de um novo exemplar de Sphagesauridae  
(Notosuchia) da Formação Adamantina, Grupo Bauru, Cretáceo do estado de São**

**Paulo**

Dissertação de Mestrado

**Glauber Oliveira Cunha**

Orientador: Rodrigo Miloni Santucci

Brasília, Agosto de 2018



Universidade de Brasília – UNB  
Instituto de Geociências – IG  
Programa de Pós-Graduação em Geologia

**Descrição e relações filogenéticas de um novo exemplar de Sphagesauridae  
(Notosuchia) da Formação Adamantina, Grupo Bauru, Cretáceo do estado de São**

**Paulo**

Dissertação de Mestrado

**Glauber Oliveira Cunha**

Orientador: Rodrigo Miloni Santucci

Dissertação de mestrado apresentada ao Instituto de Geociências da Universidade de Brasília como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Geologia, na área de concentração de Bioestratigrafia e Paleoeologia.

Brasília, Agosto de 2018

**Banca Examinadora**

---

**Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci (UnB)**

---

**Prof. Dr. Thiago da Silva Marinho (UFTM)**

---

**Prof. Dr. Ricardo Lourenço Pinto (UnB)**

**Tese apresentada na forma de artigo conforme Art. 34 do Regimento da Pós-Graduação do Instituto de Geociências.**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente ao meu orientador professor Dr. Rodrigo Miloni Santucci, pela oportunidade, pelos ensinamentos, exemplos e, principalmente, compreensão ao longo desses anos de orientação.

Ao Programa de Pós-Graduação em Geologia da Universidade de Brasília e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio técnico, material e financeiro. E ao Sci-Hub, por remover todas as barreiras no caminho da ciência.

Ao Museu de Zoologia da USP, na pessoa do professor Dr. Hussam Zaher e de Alberto Carvalho, por facilitarem meu acesso aos materiais de comparação anatômica. Ao Museu dos Dinossauros de Uberaba em Peirópolis e ao professor Dr. Thiago Marinho, pelo acesso as coleções e *insights* relacionados ao tema de pesquisa.

Aos professores do Instituto de Ciências Biológicas da UnB, em especial aos professores Antonio Sebben, Guarino Colli e Reuber Brandão, pela disponibilidade, auxílio e orientação, e por sempre deixarem as portas de seus respectivos laboratórios – Laboratório de Anatomia Comparada (LACV), Laboratório e Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB) e Laboratório de Fauna e Unidades de Conservação – abertas para uso sempre que fosse preciso. Mas além disso, estes professores através de seus exemplos e orientação, me mostraram que a academia é dedicação, empenho, doação do básico aos detalhes, é política, é luta, é companheirismo, é resistência e resiliência. E, ao mesmo tempo, pode ser uma grande viagem de autoconhecimento e realização de sonhos, uma oportunidade de fazer sua parte para mudar o mundo.

Aos companheiros e amigos de laboratório, Adriano Santos Mineiro, Daniel Martins dos Santos, Fábio Antônio de Oliveira, Felipe Mendes dos Santos Cardia, Henrique Zimmermann Tomassi, Joyce Celerino de Carvalho, Lucila Monteiro de Souza, Roberto de Souza Dias Ricart, e Marcos Vitor Dumont Júnior, pelas conversas acadêmicas e pelos momentos de lazer e descontração no laboratório e fora dele.

Por fim, mas não menos importante, aos meus pais, pelo apoio e suporte incondicional. Por entenderem que mestrado, pesquisa e estudo também é trabalho. Ao meu irmão, que sempre acreditou em meu potencial e incentivou. E aos demais familiares, pelo apoio, carinho e compreensão.

E aos amigos, que assim como os familiares, foram a base de apoio emocional para vencer este desafio. Em especial ao Yan Felipe F. Soares, que, além de amigo, foi psicólogo.

## SUMÁRIO

APRESENTAÇÃO .....	8
INTRODUÇÃO .....	10
GEOLOGIA REGIONAL .....	12
MATERIAL E MÉTODOS .....	16
<i>Material de estudo</i> .....	16
<i>Preparação fóssil</i> .....	16
<i>Parâmetros seguidos na descrição</i> .....	16
<i>Material comparado</i> .....	16
<i>Análises Filogenéticas</i> .....	17
RESULTADOS .....	17
<b>PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA</b> .....	17
<b>Descrição</b> .....	18
DISCUSSÃO .....	46
CONCLUSÕES .....	55

## **APRESENTAÇÃO**

O formato dessa dissertação segue o Regulamento do Programa de Pós-graduação em Geologia da Universidade de Brasília, ano de vigência 2017, conforme o Art. 34 do regimento. No texto é descrito um novo fóssil de crocodiliano da família Sphagesauridae (Mesoeucrocodylia; Notosuchia), proveniente de Fernandópolis-SP, dos depósitos sedimentares da Formação Adamantina (Grupo Bauru), do Cretáceo Superior. O trabalho é apresentado em um único manuscrito que traz a descrição e comparação anatômica dos elementos ósseos deste fóssil, bem como análises de parentesco evolutivo deste crocodiliano.

De maneira geral o texto foi elaborado seguindo os padrões da Revista Brasileira de Paleontologia.

## RESUMO

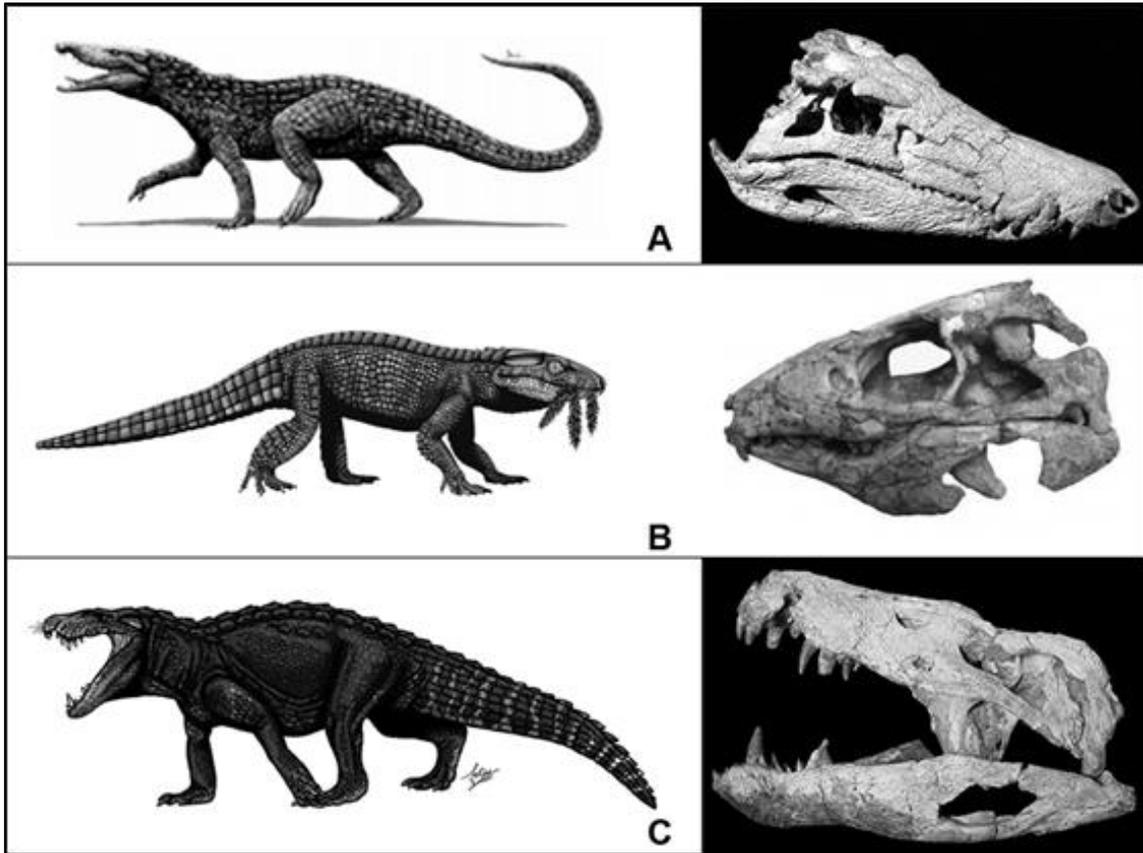
Neste trabalho são descritos novos fósseis e possíveis gastrólitos de um Sphagesauridae (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) provenientes de depósitos da Fm. Adamantina (Grupo Bauru, Cretáceo Superior) em Fernandópolis-SP, que acrescentam informações inéditas a respeito da morfologia dos dentes, dos escudos dérmicos e do esqueleto pós-craniano destes crocodilianos. Análises filogenéticas posicionam o fóssil de estudo entre os membros da família Sphagesauridae, não resolvendo de maneira clara suas relações de parentesco neste grupo. As comparações anatômicas corroboram com essa associação, ao mostrar que o esfagesaurídeo aqui descrito se assemelha mais às formas de tamanho corporal maior de Sphagesauridae, especialmente *Armadillosuchus arrudai*. As características inéditas descritas neste trabalho podem servir de base para criação de novos caracteres filogenéticos para o estabelecimento das relações de parentesco entre as espécies de Sphagesauridae, bem como ajudam a entender melhor a complexidade morfológica de Sphagesauridae, especialmente para as espécies maiores.

**Palavras-chave:** Sphagesauridae, Cretáceo, Grupo Bauru, Formação Adamantina; escudo dérmico; pós-crânio

## INTRODUÇÃO

Nenhum clado representa tão bem a diversidade taxonômica e morfológica dos Mesoeucrocodylia (Montefeltro *et al.*, 2013) como Notosuchia. Estes crocodilianos possuíam uma grande variação morfológica entre seus representantes, principalmente dentária, o que sugere uma complexa partição de nichos ecológicos nos ambientes em que viviam, com animais de hábitos herbívoros, onívoros, mesopredadores e predadores de topo (Marinho & Carvalho, 2009; Kellner *et al.*, 2011b; Godoy *et al.*, 2014). Este clado é composto por animais de distribuição essencialmente gondwânica (Carvalho *et al.*, 2010) e uma espécie descrita para China (Wu & Sues, 1995; Wu & Sues, 1996). Embora Notosuchia seja um clado amplamente distribuído em Gondwana, são os representantes da América do Sul, e principalmente do Brasil, que constituem boa parte de sua diversidade taxonômica (Pol & Leardi, 2015), dentre os quais podemos citar três grupos (**Error! Reference source not found.**) de destaque: Peirosauridae, Baurusuchidae e Sphagesauridae (Carvalho *et al.*, 2004; Iori & Carvalho, 2011; Pol & Leardi, 2015). Se considerarmos a diversidade de crocodilianos viventes, seria comparar 25 espécies globalmente distribuídas (Uetz & Etzold, 1996; Uetz *et al.*, 2018) com aproximadamente o mesmo número de Notosuchia descritos para os depósitos do Cretáceo Superior brasileiro (Candeiro, 2005; Candeiro *et al.*, 2006; Pol *et al.*, 2014).

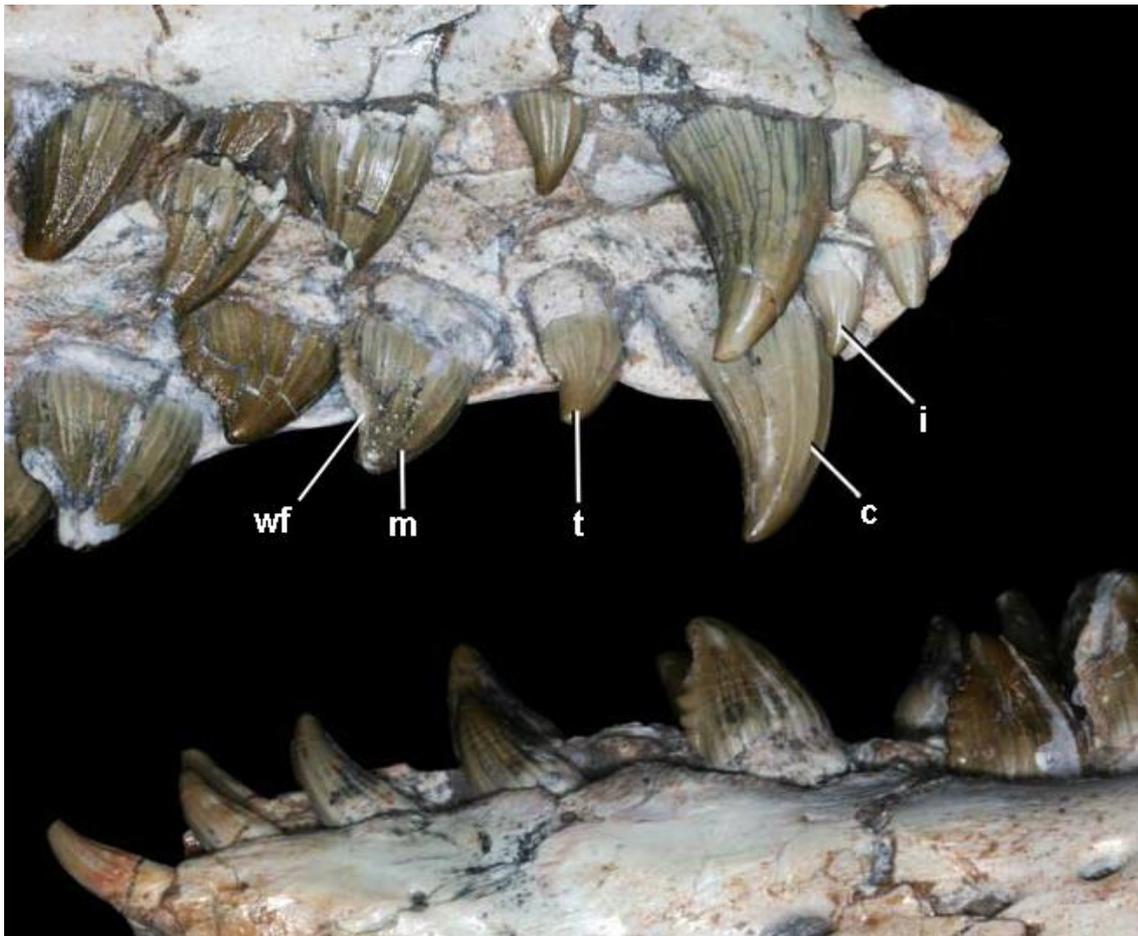
Dentre os notossúquios mencionados, a família Sphagesauridae é uma das mais diversas e endêmica da América do Sul, com oito espécies descritas até o momento: *Sphagesaurus huenei*, *Adamantinasuchus navae*, *Armadillosuchus arrudai*, *Yacarerani boliviensis*, *Caipirasuchus montealtensis*, *C. paulistanus*, *C. stenognathus*, *Caryonosuchus pricei*, todos de idade cretácea (Nobre & Carvalho, 2006; Andrade & Bertini, 2008; Marinho & Carvalho, 2009; Novas *et al.*, 2009; Iori & Carvalho, 2011; Kellner *et al.*, 2011a; Pol *et al.*, 2014; Leardi *et al.*, 2015; Fiorelli *et al.*, 2016; Iori *et al.*, 2016). Todas as espécies, com exceção de *Y. boliviensis*, são provenientes da Formação Adamantina, um depósito sedimentar do Cretáceo Superior, representando ambientes semi-áridos cortados por leques aluviais, sistemas fluviais e lagos de onde hoje é a porção oeste do Sudeste Brasileiro (Fernandes & Coimbra, 2000; Batezelli, 2010). *Yacarerani boliviensis*, por sua vez, foi encontrado em depósitos da Formação Cajones da Bolívia, também do Cretáceo Superior (Novas *et al.*, 2009; Leardi *et al.*, 2015).



**Figura 1.** Reconstituição artística e crânios de representantes dos três principais grupos de Notosuchia: Peirosauridae (A), Sphagesauridae (B) e Baurusuchidae (C). Imagens fora de escala. Ilustrações: Ariel Martine (A) e Felipe Elias (B e C).

Embora esta família de notossuquós seja bem diversa, a maior parte dos registros de Sphagesauridae corresponde a ossos cranianos, dentição e dentes isolados, sendo escassos achados que contemplem material pós-craniano mais completos (Pol *et al.*, 2014; Leardi *et al.*, 2015; Iori *et al.*, 2016) ou que se aprofundem em aspectos morfoecológicos destes animais (Pol, 2003; Pol *et al.*, 2014; Iori & Carvalho, 2018), especialmente de esfagessaurídeos de grande tamanho corporal. Dessa forma, as hipóteses de parentesco evolutivo para o grupo se baseiam predominantemente nesses caracteres de crânio e dentição Pol *et al.* (2014), reunindo os esfagessaurídeos em um grupo natural (Figura 3 **Error! Reference source not found.**), com *A. navae* e *Y. boliviensis* representando um grupo de formas mais basais e irmão de um grupo monofilético formado pelas espécies de *Caipirasuchus*, que por sua vez, é irmão de um grupo formado por *Sphagesaurus huenei*, *Armadillosuchus arrudai* e *Caryonosuchus pricei* e que representam formas de maior tamanho corporal, com crânios em média duas vezes maiores que os de descritos até então para as espécies de *Caipirasuchus* (Pol *et al.*, 2014; Leardi *et al.*, 2015).

Nesse sentido, o presente trabalho traz a descrição de novos materiais de um esfagessaurídeo de grande porte da Fm. Adamantina, trazendo informações novas sobre elementos do escudo dérmico, da dentição, mandíbula e do esqueleto pós-crânio que até então eram descritos apenas em esfagessaurídeos de pequeno porte como *Yacarerani boliviensis* e *Caipirasuchus montealtensis*, e *C. paulistanus* (Pol *et al.*, 2014; Leardi *et al.*, 2015; Iori *et al.*, 2016).



**Figura 2.** Variação morfológica na dentição de Sphagesauridae, notar padrão de rotação distolingual dos molariformes maxilares (acima) e de rotação proximolateral dos molariformes mandibulares (abaixo). **Abreviações:** *c* – dente caniniforme, *i* – dente incisiforme, *m* – dente molariforme, *t* – dente de transição, *wf* – faceta de desgaste. Adaptado de Pol *et al.* (2014).

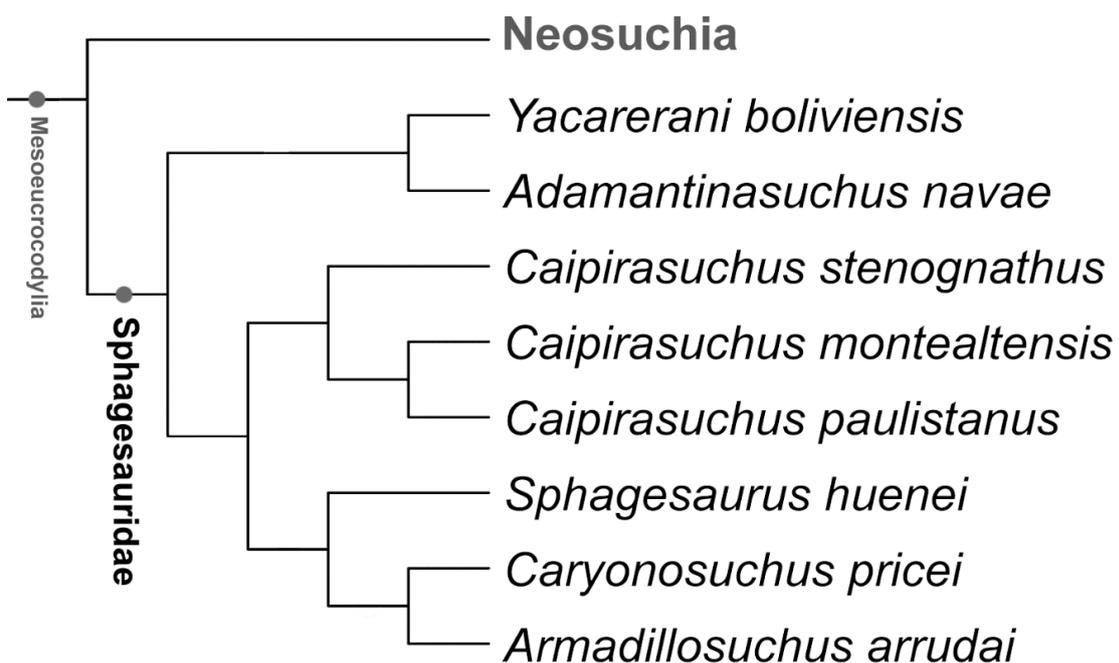
## GEOLOGIA REGIONAL

O Grupo Bauru (**Error! Reference source not found.**) é uma unidade geológica que abrange os estados de Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, São Paulo e Paraná. Esta unidade do Cretáceo Superior possui características de ambientes de clima predominantemente árido ou semiárido mas, ao mesmo tempo, capazes de manter corpos d'água essenciais para a manutenção de vários organismos associados (Goldberg

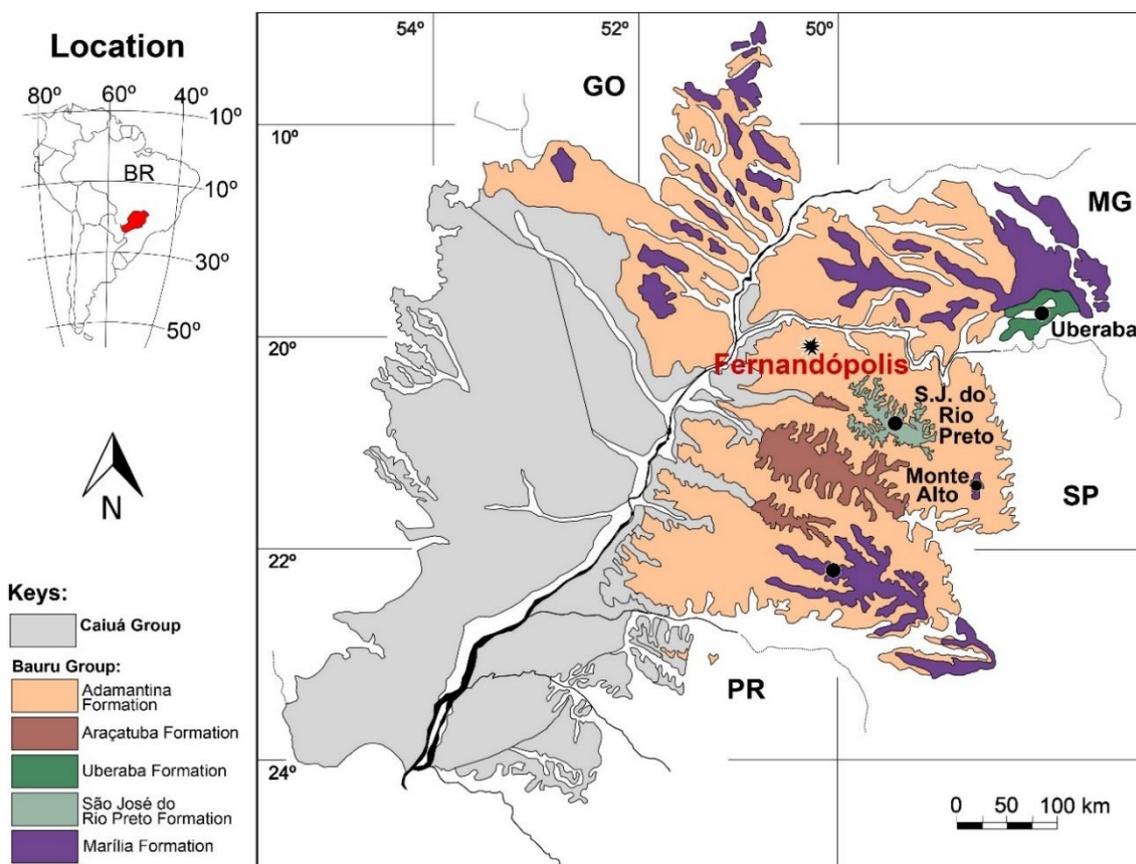
& Garcia, 2000; Garcia *et al.*, 2005). Este grupo está subdividido em quatro formações, representando diferentes sistemas deposicionais parcialmente cronocorrelatos: Formação Araçatuba (lacustre), formações Adamantina e Uberaba (fluvial) e Formação Marília (aluvial) (Fernandes & Coimbra, 2000; Goldberg & Garcia, 2000).

Além de muito diversos, os esfagesaurídeos são animais de morfologia peculiar. Estes animais apresentam dentição única e um complexo padrão de mastigação que sugere certo grau de herbívoros (

Figura 2) que, até o presente momento, não é vista em nenhum outro crocodiliforme (Pol, 2003; Andrade & Bertini, 2008; Iori & Carvalho, 2018). Além da dentição diferenciada, outras características morfológicas se destacam em espécies de Sphagesauridae, como visto em *Armadillosuchus arrudai*, que apresenta um padrão de oclusão dentária semelhante à de mamíferos e forte cobertura por escudos dérmicos que se assemelham ao padrão apresentado por tatus (*Xenarthra*, *Dasypodidae*) (Marinho & Carvalho, 2009). Tais características morfológicas podem ser essenciais para o entendimento de aspectos ecológicos ou comportamentais (Hone & Faulkes, 2014) deste grupo, ainda mais se associadas a outros registros fósseis, como o descrito por Godoy *et al.* (2014), que reporta uma predação interespecífica entre membros de *Notosuchia*, sugerindo interações paleoecológicas entre espécies de *Baurusuchidae* (predador) e *Sphagesauridae* (presa).



**Figura 3.** Cladograma ilustrando a hipótese de parentesco evolutivo entre as espécies de Sphagesauridae. Modificado de (Pol et al., 2014).



**Figura 4.** Mapa geológico do Grupo Bauru. Em destaque, localidade do material de estudo, na Formação Adamantina (compilado de Fernandes, 1998 e Fernandes & Coimbra, 1996).

A Formação Adamantina é uma importante unidade fossilífera do Brasil, com um rico registro de vertebrados do Cretáceo Superior, como anfíbios, lagartos, tartarugas, dinossauros e, principalmente, crocodiliformes, que conta com uma grande quantidade de espécies fósseis descritas (Candeiro & Rich, 2010). Sua idade é debatida na literatura. Dias-Brito *et al.* (2001) atribuíram uma idade turoniana-santoniana para os depósitos da Fm. Adamantina para o estado de São Paulo, baseando-se em registros de ostracodes e carófitas. Gobbo-Rodrigues *et al.* (1999) e Santucci & Bertini (2001) por sua vez, atribuem idade campaniana-maastrichtiana baseando-se em registros de ostracodes e vertebrados, respectivamente. Recentemente, Castro *et al.* (2018) realizaram a datação absoluta de grãos de zircão encontrados em depósitos da Fm. Adamantina da região de General Salgado, obtendo uma idade de aproximadamente 87,8 Ma, sugerindo que a deposição da unidade ocorreu, pelo menos, entre o Coniaciano-Maastrichtiano.

O ponto de coleta do fóssil está localizado no município de Fernandópolis, SP. Dois afloramentos foram descritos para o local, com uma distância de aproximadamente

150 m um do outro, sendo que o afloramento 1 está com maior parte da sequência estratigráfica preservada e, por isso, complementa a descrição da sequência, e, conseqüentemente, do afloramento 2, de onde o material de estudo foi, de fato, retirado.

A base do afloramento 1 é composta por um arenito fino a muito fino, com grãos angulosos, maciço, de coloração avermelhada/marrom, muito alterado, com níveis não muito bem definidos de seixos milimétricos a submilimétricos de arenitos com cimentação carbonática. Para o topo, são encontradas porções do mesmo tipo de arenito, mas com granulação de fino a médio e com maior concentração de seixos com cimentação carbonática. O pacote todo tem aproximadamente 4 m de espessura. Deste nível foi extraído um ovo com cascas associadas, a menos de 10 cm abaixo do contato com a outra litologia. Há icnofósseis de invertebrados no contato entre as litologias, alguns inclusive atravessam o nível erosivo. O contato é irregular, mas não parece ter havido um grande hiato deposicional. Os icnofósseis atravessam o contato, mas, aparentemente, são menos numerosos após o contato.

O novo pacote tem pelo menos 5,4 m de espessura, com coloração rosa/cinza, sendo composto essencialmente de arenito fino a médio intercalado com finas lâminas onduladas de arenito siltoso mais avermelhado. Há maior presença de cimentação carbonática e concentração de cimentação em alguns níveis, com aproximadamente 0,05 m de espessura. Pouquíssimos icnofósseis são observados. Esta sequência assemelha-se com o contato entre a Litofácies Jales e os demais depósitos da Formação Adamantina, como a provável situação de Auriflama, localidade de coleta do Sphagesauridae *Armadillosuchus arrudai*.

O afloramento 2, de onde o material de estudo foi retirado, apresenta o mesmo arenito fino a muito fino da litofácies Jales. Aparentemente, sem o contato com a unidade superior com mais carbonato. Na porção onde o material de estudo foi retirado, a sequência tem aproximadamente 2 m de espessura. No topo foram encontradas placas dérmicas e fragmentos ósseos de Baurusuchidae e há porções mais restritas com seixos de arenito milimétricos com cimentação carbonática.

Neste mesmo afloramento de onde saiu o Sphagesauridae aqui descrito, também foram coletados um indivíduo juvenil de Baurusuchidae, quase completo (faltando as sequências caudais da coluna vertebral), um ovo isolado, uma vértebra caudal parcial de Baurusuchidae, icnofósseis do tipo *Skolithos* e *Taenidium*. Aparentemente, o topo deste

afloramento representa o suposto topo da Litofácies Jales. Logo acima de onde foi retirado o material de estudo aparecem alguns níveis intemperizados com camadas horizontais e cimentação carbonática, como no contato observado no afloramento 1.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Material de estudo*

O material descrito (FUP 000100) consiste em placas dérmicas, dentes, elementos ósseos do crânio, do esqueleto axial e do apendicular, que foram selecionados após identificação anatômica. Este material encontrava-se semi-articulado e com porções fragmentadas na rocha, com exceção de alguns elementos, como os do braço direito e da *manus* esquerda, que estavam parcialmente articulados. O estado de preservação dos fósseis é bom, muitos elementos puderam ser remontados e identificados, apesar do grau de fragmentação. Entretanto, boa parte dos fragmentos não pode ser identificada ou utilizada na descrição devido ao seu pequeno tamanho.

### *Preparação fóssil*

A preparação foi feita com ferramentas manuais adequadas para a remoção do fóssil da matriz sedimentar, como canetas preparadoras de ar comprimido (PaleoTools), utensílios de raspagens metálicos e agulhas de liga de tungstênio. Para reparo e colagem dos fósseis foi utilizado adesivo paralóide B-72, por ser reversível e inerte.

### *Parâmetros seguidos na descrição*

A presente descrição segue os padrões de nomenclatura e orientação anatômica utilizados nos estudos descritivos de *Simosuchus clarkii* e *Yacarerani boliviensis* (Georgi & Krause, 2010; Hill, 2010; Kley *et al.*, 2010; Sertich & Groenke, 2010; Pol *et al.*, 2014; Leardi *et al.*, 2015).

### *Material comparado*

As comparações anatômicas tiveram como base as descrições de outros esfagessaurídeos e outros notosuquídeos, como *Adamantinasuchus navae*, *Armadillosuchus arrudai*, *Caipirasuchus paulistanus*, *C. montealtensis*, *C. stenognathus*, *Caryonosuchus pricei*, *Sphagesaurus huenei*, *Yacarerani boliviensis*, *Notosuchus terrestris*, *Araripesuchus tsangatsangana*, *Baurusuchus albertoi*, *Montealtosuchus arrudacamposi* e *Simosuchus clarki* (Pol, 2003; Pol, 2005; Nobre & Carvalho, 2006; Turner, 2006; Tavares, 2007; Andrade & Bertini, 2008; Marinho & Carvalho, 2009; Novas *et al.*, 2009; Georgi & Krause, 2010; Hill, 2010; Kley *et al.*, 2010; Nascimento &

Zaher, 2010; Sertich & Groenke, 2010; Iori & Carvalho, 2011; Kellner *et al.*, 2011a; Iori *et al.*, 2013; Pol *et al.*, 2014; Leardi *et al.*, 2015; Tavares *et al.*, 2015; Fiorelli *et al.*, 2016; Iori *et al.*, 2016; Tavares *et al.*, 2017).

### ***Análises Filogenéticas***

As análises foram feitas no programa TNT (Goloboff & Santiago, 2016) a partir da atualização da matriz de dados filogenéticos de Leardi *et al.* (2015) com os dados do espécime aqui descrito. A matriz final contou com a codificação dos estados de FUP 000100 para os 437 caracteres filogenéticos (Anexo 1) já existentes e atualizando para 110 o número de táxons. Uma busca heurística foi feita por árvores filogenéticas que representem as relações de parentesco evolutivo do espécime descrito com os esfagessaurídeos conhecidos, bem como outros notossúquios. Essa busca foi feita rodando 10000 réplicas de árvores de Wagner usando adição de sequências aleatórias e seguida de rearranjo de nós utilizando o algoritmo TBR (*Tree Bisection and Reconnection*). As árvores resultantes passaram por mais uma rodada de troca de nós por TBR, e ao fim, foi feito um consenso estrito das árvores mais parcimoniosas. Uma nova rodada de buscas de árvores e rearranjos foi feita com a exclusão de quatro táxons: *Coringasuchus*, *Pehuenchesuchus*, *Pabwehshi* e *Labidosuchus*, por se tratarem de materiais fragmentários e que apresentaram comportamento anômalo, de alternar entre grupos distintos, durante a busca por árvores mais parcimoniosas aqui e em estudos anteriores (Pol *et al.*, 2014; Leardi *et al.*, 2015). Por fim, foram feitos o consenso estrito e um consenso de maioria das árvores com a exclusão dos táxons mencionados.

Como este trabalho não tem como escopo se aprofundar em questões filogenéticas de Notosuchia como um todo, não foram feitas modificações nas codificações e nem nos caracteres prévios propostos por Leardi *et al.* (2015).

## **RESULTADOS**

### **PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA**

CROCODYLOMORPHA Walker 1970

CROCODYLIFORMES Hay 1930

MESOEUCROCODYLIA Whetstone & Whybrow 1983

NOTOSUCHIA Gasparini 1971

## SPHAGESAURIDAE Kuhn 1968

### ARMADILLOSUCHUS Marinho & Carvalho 2009

**Espécie tipo:** *Armadillosuchus arrudai* Marinho & Carvalho 2009

**Diagnose:** Sphagesauridae tendo dois dentes pré-maxilares, sendo que os segundos são caniniformes hipertrofiados; dentes maxilares posteriores apresentam o maior eixo da coroa orientado obliquamente com grandes tubérculos dispostos numa crista lingual; sínfise mandibular estreita e alongada; primeiro dente dentário voltado anteriormente; quarto dentário ligeiramente achatado lateralmente e possui cristas anteriores; quinto dente dentário tem maior eixo orientado obliquamente com crista tuberculada voltada para margem labial e com oclusão atrás do terceiro dente maxilar; sutura basi-ocipital-basiesfenoide margeia posteriormente o forame intertimpânico ; forame intertimpânico no basiesfenóide; sutura basiocipital-basiesfenóide margeia os forames de Eustáquio laterais posteriormente e lateralmente; forames de Eustáquio laterais alinhados ao forame intertimpânico; depressão anteorbital dividida em duas partes – uma lisa e profunda e uma ornamentada e rasa; armadura corporal com duas partes distintas – um escudo cervical e um escudo dorso-cervical articulado em bandas; osteodermos hexagonais compõe a maior parte do escudo cervical (Marinho & Carvalho, 2009).

*Armadillosuchus* sp.

**Espécime descrito:** FUP 000100: material fragmentário reunindo cerca de 70 elementos e fragmentos ósseos e 95 placas dérmicas, com vários elementos em bom estado de preservação, representando parte do crânio, mandíbula e dentes, esqueleto axial, esqueleto apendicular e escudo dérmico de um novo espécime de Sphagesauridae.

**Localidade e horizonte:** Zona rural do município de Fernandópolis-SP, Brasil, em depósitos da Formação Adamantina, Cretáceo Superior (Campaniano-Maastrichtiano) do Grupo Bauru.

#### **Descrição**

O fóssil descrito estava parcialmente exposto no solo na área de afloramento, por isso, parte dos elementos possuem uma coloração marrom, são mais frágeis e possuem áreas com um maior desgaste, principalmente nas regiões de articulação. A outra parte do fóssil está em um melhor estado de preservação, com ossos mais íntegros e de cor branca, tendo sido encontrados em arenito menos intemperizado. Boa parte dos elementos

estavam articulados na rocha, como costelas, elementos do *carpus* e *manus* esquerdo. Considera-se que o material aqui descrito representa um único indivíduo, pois não foram achados elementos repetidos e parte dos dentes e costelas foram encontradas nas duas formas de preservação mencionadas.

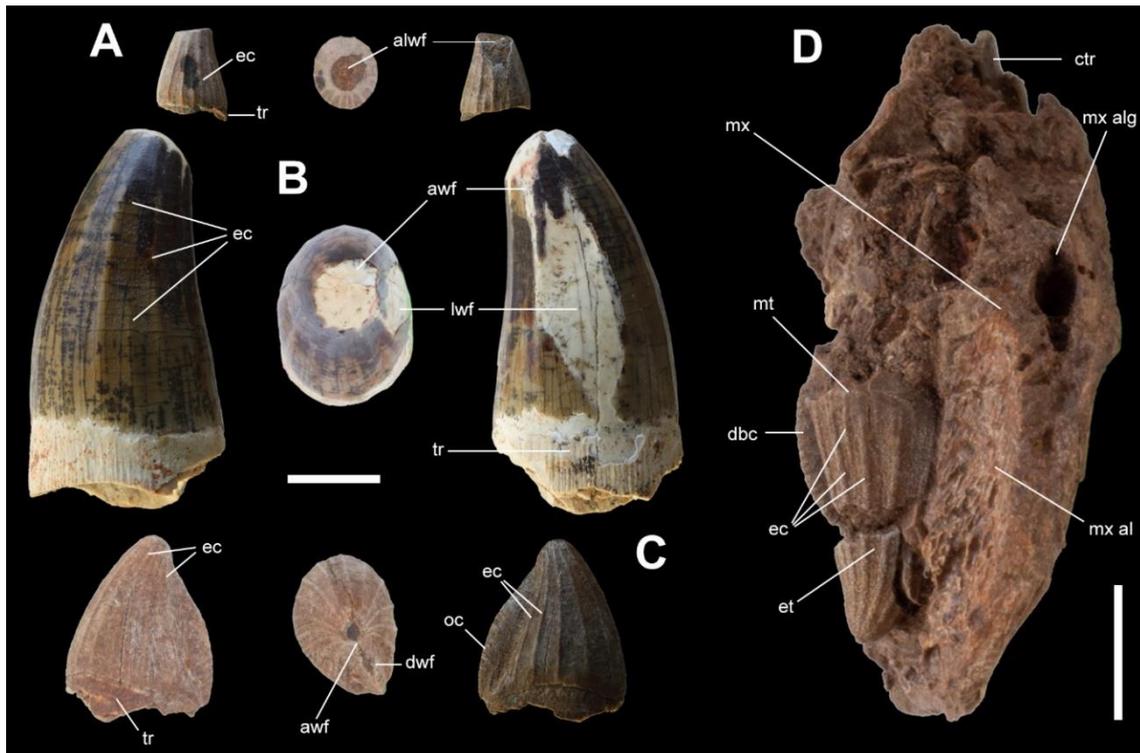
### ***Dentes***

A maior parte dos dentes encontrados está isolada, sendo identificados nove dentes relativamente bem preservados. Há ainda um dente de reposição bem preservado em um alvéolo maxilar e outros dois alvéolos pré-maxilares preenchidos por partes de raízes de um dente molariforme e outro caniniforme hipertrofiado. Por estarem isolados, a descrição dos dentes trata apenas de identificá-los como incisiformes, caniniformes e molariformes, não se preocupando com detalhes de suas orientações e posições alveolares.

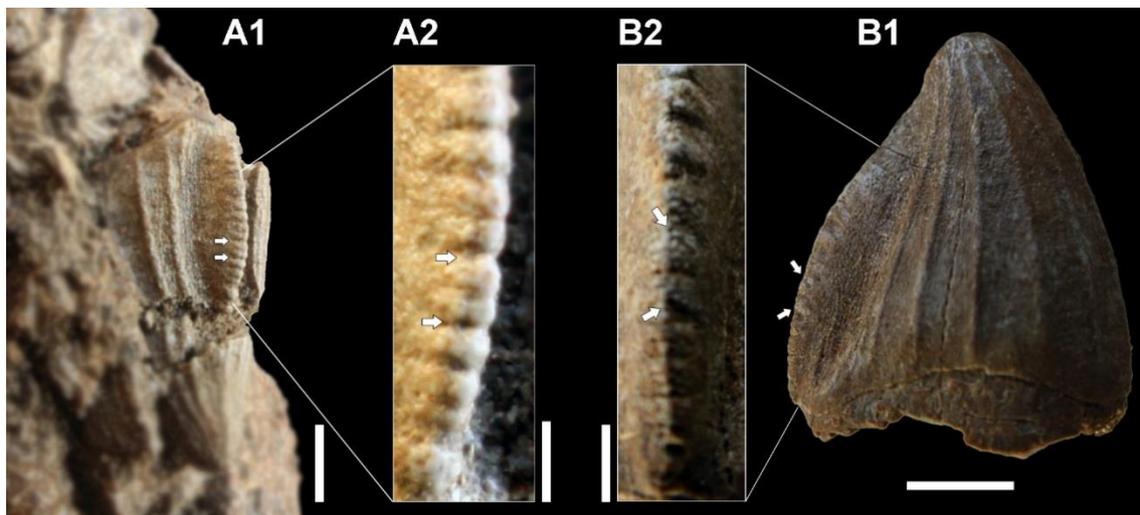
**Incisiformes (Error! Reference source not found.-A).** Um dente identificado, medindo 9 mm de altura, com apenas parte da coroa preservada e apresentando desgaste da porção apical. A base da coroa tem seção elíptica com dimensões aproximadas 7.5 x 8.5 mm. De maneira geral, o dente é cônico e ornamentado com cristas, sendo que a maioria destas se estendem da base da coroa até seu ápice, enquanto algumas terminam na primeira metade e outras na segunda metade da coroa. O espaçamento entre estas cristas é irregular, na face onde há desgaste da cobertura de esmalte há um maior espaçamento entre elas, enquanto no lado oposto elas estão mais próximas entre si. A superfície do esmalte que cobre a coroa tem textura rugosa, que ora se apresenta em pequenos glóbulos ora em micro cristas.

**Caniniformes (Error! Reference source not found.-B).** Um dente identificado, com coroa em bom estado de preservação e parte da raiz preservada. Possui formato cônico curvado distalmente, com 15 mm de largura por 18.6 mm de comprimento da base da coroa e 30 mm de altura de coroa. Apresenta cristas pouco desenvolvidas, que se estendem da base até o ápice da coroa, com exceção de uma, que se estende até metade. O espaçamento basal entre as cristas é em média de 3 mm. A superfície do esmalte tem textura rugosa, mas não tão acentuada quanto a dos outros dentes descritos. Há duas regiões de desgaste visíveis, o ápice da coroa e outra área que cobre boa parte do que seria a porção lingual do dente. Esta última porção de desgaste apresenta estrias sub-horizontais. A raiz do dente possui sulcos e cristas intercalados e paralelos entre si, sendo que a largura média entre eles é de 0.5 mm.

**Molariformes** (**Error! Reference source not found.C-D eError! Reference source not found.**). Sete dentes identificados, dos quais cinco apresentam porções das raízes preservadas. De maneira geral estes dentes possuem formato cônico triangular e curvado, caracterizados pelo desenvolvimento de uma carena que se projeta obliquamente em relação ao eixo sagital. Quanto às dimensões, há uma variação de 10 a 12 mm de largura da base da coroa, o comprimento da base da coroa varia de 16 a 18 mm e a altura da coroa pode variar de 14 a 18 mm dependendo do desgaste da porção apical. Estes dentes também apresentam as cristas paralelas bem desenvolvidas, com espaçamento entre elas de em média de 2.5 mm, e que se estendem da base ao ápice da coroa e, em alguns casos, algumas destas cristas se estendem até a porção média da coroa. A superfície do esmalte tem textura rugosa formada por microcristas e pequenos glóbulos. O desgaste dessa superfície possui estrias sub-horizontais, se concentra na região da carena e varia de intensidade de acordo com o dente observado. A carena destes dentes é robusta, apresenta dentículos de tamanhos variados. Nos dentes onde o desgaste da carena é menos acentuado, principalmente no dente de reposição associado ao fragmento de maxila, os dentículos das porções basal e apical são menores em relação aos da porção média. Essa carena apresenta um padrão de dentículos duplos (**Error! Reference source not found.**), onde um par de dentículo é mais evidentemente separado por sulcos interdenticulares profundos e os dois dentículos desse par separados por um sulco menos profundos. Nos dentes onde a raiz está preservada, há uma constrição (cíngulo) delimitando as regiões da raiz e coroa. Este limite não forma um contato horizontal uniforme, há uma maior concentração de esmalte na região da carena e sua região oposta, formando um contato sinuoso entre as duas porções. Ainda em relação as raízes, é possível observar o mesmo padrão de microcristas e sulcos descrito para a raiz do dente caniniforme.



**Figura 5.** Variação dentária em dentes isolados de *Armadillosuchus* sp. Exemplares de dentes incisiformes (A), caniniformes (B) e molariformes (C), em vistas laterais e apicais (meio). E dente de reposição molariforme em vista distal associado ao primeiro alvéolo maxilar direito (D). **Abreviações:** *alwf* = faceta de desgaste lateroapical; *awf* = faceta de desgaste apical; *ctr* = raiz de dente caniniforme; *dbc* = carena distal-bucal; *dwf* = faceta de desgaste na carena; *ec* = cristas no esmalte; *et* = textura rugosa do esmalte; *lwf* = faceta de desgaste lateral; *mt* = dente molariforme; *mx* = maxila; *mx al* = segundo alvéolo maxilar; *mx alg* = canal alveolar maxilar; *oc* = carena oblíqua; *tr* = raiz do dente. Barras de escala = 1 cm.



**Figura 6.** Carenas denticuladas dos molariformes de *Armadillosuchus* sp em vista lateral (A1 e B1). Em detalhe, vista apical dos dentículos, evidenciando o padrão de dentículos duplos. Setas indicam sulcos entre duplas. Padrão pode ser observado tanto em dentes de reposição sem desgaste (A) quanto em dentes isolados com desgaste evidente na carena (B). Barras de escala: A1 e B1 = 0.5 cm, A2 e B2 = 0.1 cm.

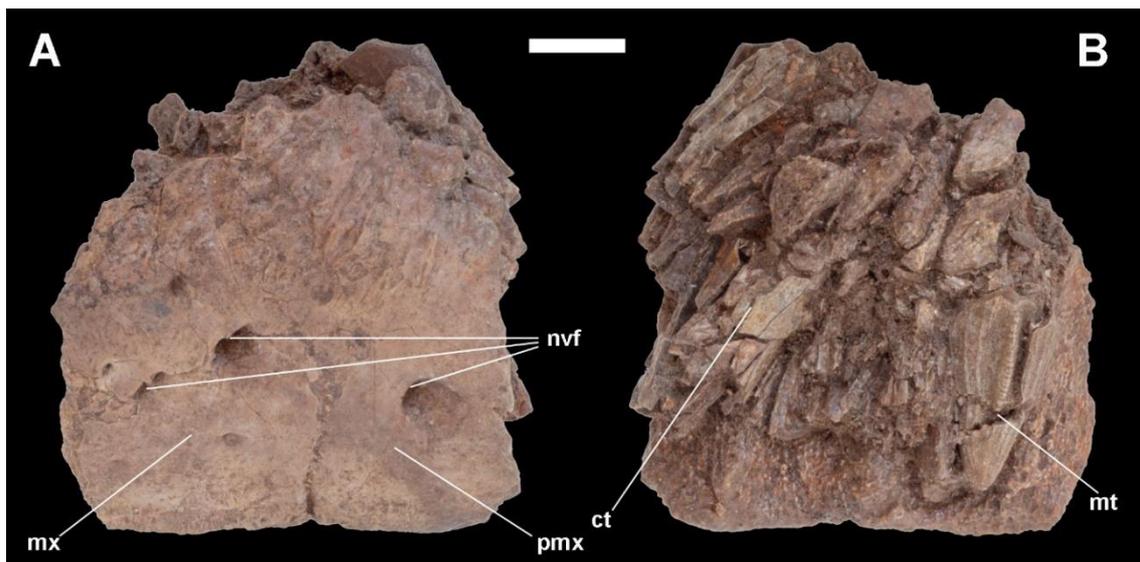
## *Crânio*

**Pré-maxila (Error! Reference source not found.)**. Lado direito. Consiste em um fragmento em contato direto com a maxila. Em vista anterior é possível observar a convexidade lateral da pré-maxila, com a porção inferior do fragmento formando a superfície lateral e borda ventral do rosto, e a porção superior formando a curvatura/convexidade que divide superfície lateral da dorsal. Essas duas porções estão separadas pela ornamentação. Além disso, é possível observar a superfície medial da pré-maxila fazendo parte da parede alveolar do dente caniniforme, que é hipertrofiado em relação aos demais. Este alvéolo está preenchido por fragmentos da raiz do dente caniniforme. Embora a maior parte do alvéolo não esteja preservada, fica evidente a participação da pré-maxila em sua constituição. A vista dorsal traz informações acerca da convexidade lateral e da espessura do fragmento de pré-maxila e parte da ornamentação que recobre a superfície dorsal. Essa ornamentação é melhor vista lateralmente, por isso sua descrição segue abaixo. Ainda nessa vista, vale ressaltar o tamanho do alvéolo do dente caniniforme, que mesmo incompleto, ocupa toda essa porção da pré-maxila, tendo um comprimento de 31.5 mm da parede posterior do alvéolo até o limite anterior da pré-maxila— que não representa o limite a parede alveolar. Em vista ventral, podemos observar o limite lateral da pré-maxila sendo comprimido medialmente pelas paredes alveolares dos dentes caniniforme e último pré-maxilar. Estes dois alvéolos estão preenchidos por fragmentos de raízes de seus respectivos dentes. A parede alveolar distal do último dente é formada inteiramente pela pré-maxila, que se invagina distalmente no contato com a maxila. Em vista lateral, este fragmento está em bom estado preservação, é possível ver a sutura premaxila-maxila se estendendo verticalmente da base até a porção mais superior dessa superfície, bem como a continuidade da borda ventral da pré-maxila, que delimita o limite lateral dos alvéolos pré-maxilares. Ainda nessa superfície, vale destacar o tamanho do forâmen neurovascular pré-maxila/maxila, este forâmen apresenta um diâmetro de aproximadamente 6.65 mm enquanto o maior comprimento da superfície lateral é de aproximadamente 48 mm. Além disso, há uma ornamentação com sulcos e canais restrita à porção superior da superfície lateral. Essa ornamentação é a mesma vista em outros ossos do crânio. A porção inferior não possui ornamentação da superfície, apenas a abertura do forâmen pré-maxila/maxila. Em vista medial; é possível ver os fragmentos dos dentes de reposição do caniniforme e do último dente pré-maxilar preenchendo seus respectivos alvéolos. O canal alveolar do caniniforme se sobrepõe

dorsalmente ao alvéolo do último dente pré-maxilar, impossibilitando que este último alvéolo seja observado em vista dorsal.

**Maxila (Error! Reference source not found.-D e Error! Reference source not found.).** Lado direito. Dois fragmentos, um anterior, em contato direto com a pré-maxila e outro posterior, em contato com lacrimal e jugal.

*Fragmento 1*, em contato com pré-maxila. Assim como na pré-maxila, a vista dorsal deste fragmento traz informações acerca da convexidade lateral e de sua espessura. A convexidade da maxila é menos acentuada que a da pré-maxila, essa diferença pode ser percebida por um desnível entre as duas em vista dorsal e posterior. O padrão de ornamentação da maxila, em vista lateral, dá continuidade ao observado na pré-maxila, ou seja, restrito a porção superior, enquanto a porção inferior é lisa e apresenta pequenos forâmens neurovasculares, com exceção de um maior, localizado posterior à sutura pré-maxila-maxila. Em vista anterior, não é possível ver o fragmento de maxila, enquanto em vista posterior e ventral, observa-se os alvéolos maxilares. O primeiro alvéolo maxilar está preenchido por um dente de reposição molariforme bem preservado, enquanto o segundo alvéolo possui apenas parte de sua parede proximal preservada. A ornamentação da superfície das paredes alveolares da maxila é a mesma descrita para os alvéolos pré-maxilares. Em vista posterior também é possível observar o canal alveolar maxilar de formato elíptico.



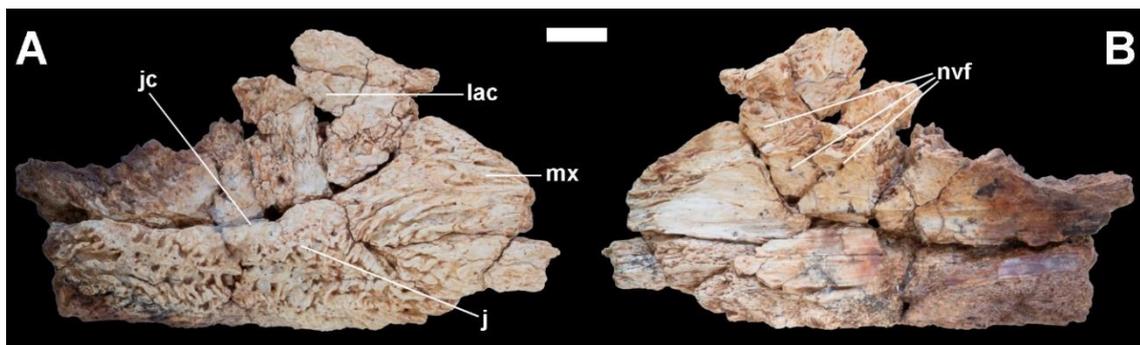
**Figura 7.** Pré-maxila e maxila direitas em vista lateral (A) e medial (B). Abreviações: *ct* = dente caniniforme; *mt* = dente molariforme; *mx* = maxila; *nvf* = forâmens neurovasculares; *pmx* = pré-maxila. Barra de escala = 1 cm.

*Fragmento 2*, em contato com lacrimal e jugal. Este fragmento consiste apenas em uma porção da sutura do contato entre estes três ossos. Suas características gerais acompanham a dos ossos adjacentes, que serão descritos abaixo.

**Lacrimal (Error! Reference source not found.)**. Lado direito. Um fragmento da região pré-orbital em contato com maxila e jugal preservados em contato. Em vista anterior, posterior e dorsal observa-se que apenas a superfície lateral está preservada, enquanto em vista ventral não é possível observar o lacrimal. A superfície medial está desgastada, expondo a estrutura em camadas da sutura maxila-lacrimal. Essa superfície não apresenta a ornamentação típica do topo do crânio.

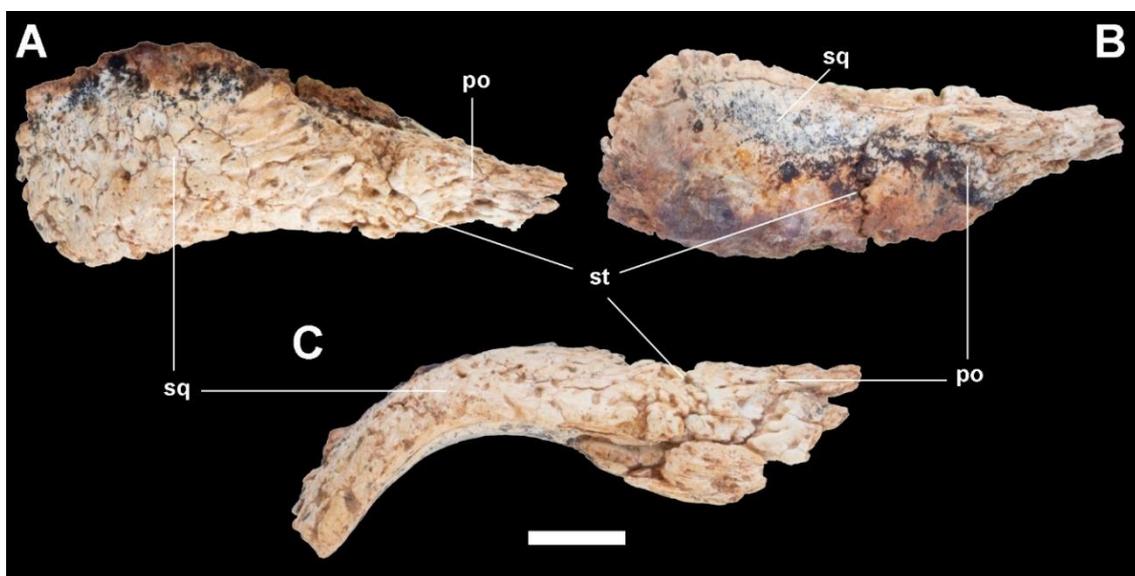
Em vista lateral observa-se a sutura maxila-lacrimal se estendendo verticalmente ao longo da porção anterior do fragmento, enquanto a sutura lacrimal-jugal se estende horizontalmente ao longo da porção ventral. Esta superfície é ornamentada por sulcos e canais.

**Jugal (Error! Reference source not found. Error! Reference source not found.)**. Lado direito. Um fragmento da região infraorbital em contato com maxila e lacrimal. Em vista anterior e posterior é possível observar a espessura e que este fragmento é lateralmente convexo em toda sua extensão, com o ápice da convexidade formando uma crista que se estende longitudinalmente e divide a superfície lateral em duas porções. A porção superior é delimitada dorsalmente pela sutura com o lacrimal, que se estende horizontalmente ao longo do fragmento. Já a porção inferior possui curvatura mais acentuada. Ainda na superfície lateral, observa-se a sutura maxila-jugal se estendendo verticalmente ao longo do fragmento. Todo fragmento é ornamentado por sulcos, canais e fossas, essa ornamentação é mais intensa na crista e na porção inferior. Em vista medial, o fragmento é liso, com abertura de forâmens neurovasculares próximos às suturas maxila-jugal e lacrimal-jugal.



**Figura 8.** Maxila, lacrimal e jugal direitos em vista lateral (A) e medial (B). **Abreviações:** *j* = jugal; *jc* = crista do jugal; *lac* = lacrimal; *mx* = maxila; *nvf* = forâmens neurovasculares. Barra de escala = 1 cm.

**Pós-orbital e esquamosal (Error! Reference source not found.).** Fragmento da região pós-orbital que exibe parte da sutura entre os dois ossos. Pequeno fragmento do lado direito do crânio que compreende a porção de sutura pós-orbital-esquamosal. Essa sutura é observada em todas as vistas do fragmento, e faz um contato oblíquo entre os ossos. O fragmento possui a ornamentação característica de ossos do crânio (com fossas, sulcos e cristas), com exceção de sua superfície ventral, que é lisa. O fragmento de esquamosal curva-se posteriormente, definindo o limite posterior e lateral do teto do crânio.



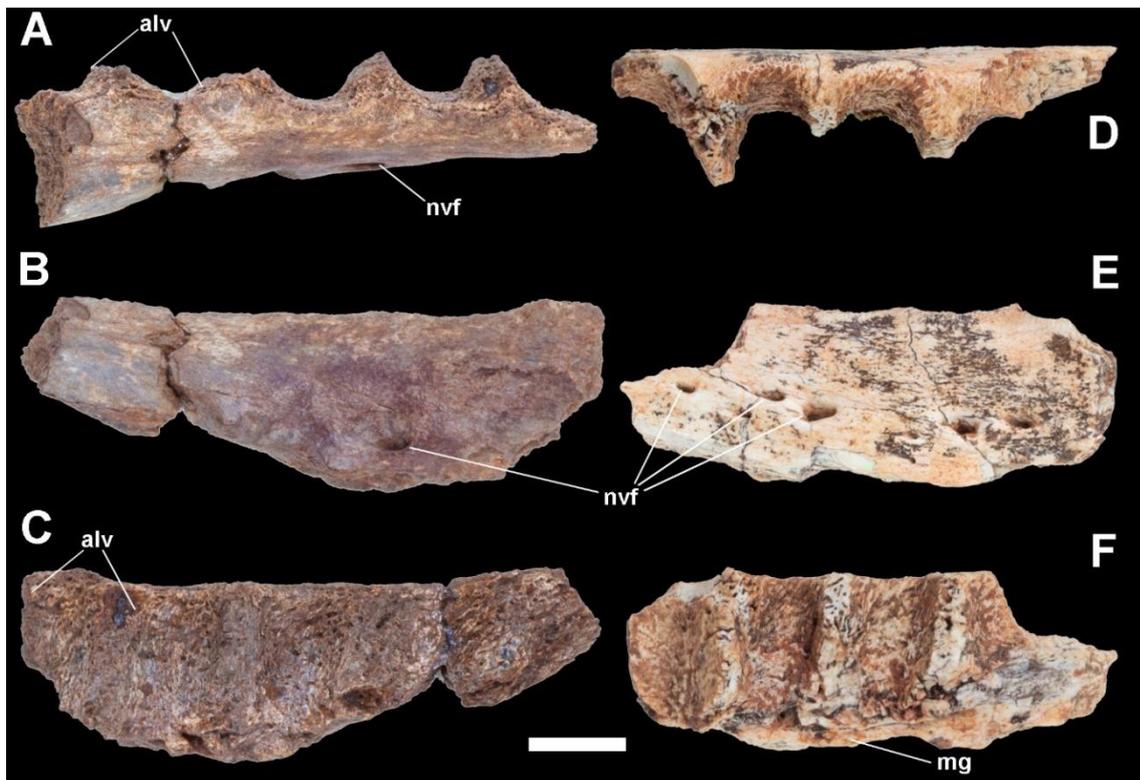
**Figura 9.** Pós-orbital e esquamosal direitos em vista dorsal (A), ventral (B) e lateral (C). **Abreviações:** *po* = pós-orbital; *sq* = esquamosal; *st* = sutura. Barra de escala = 1 cm.

**Dentário.** Dois fragmentos, um direito e outro esquerdo.

*Fragmento 1 (Error! Reference source not found.D-F), esquerdo, porção anterior* – este fragmento preserva parte da superfície dorsal e lateral mandibular e partes de quatro alvéolos dentários. Em vista dorsal, é possível observar diferenças na estrutura desses alvéolos; o alvéolo mais anterior é o mais incompleto dentre os preservados, entretanto, este apresenta um deslocamento medial em relação aos demais. Os dois alvéolos na sequência parecem ter paredes proximais e distais perpendiculares ao eixo longitudinal, enquanto a parede proximal do último alvéolo é longitudinalmente oblíqua, com sua porção medial deslocando-se anteriormente. Em vista lateral observa-se a abertura de nove forâmens neurovasculares redondos/elípticos com medidas similares entre si. A continuidade de alguns forâmens pode ser observada em vista ventral e medial

ao longo de um canal que margeia ventralmente os alvéolos. O fragmento não apresenta áreas ornamentadas, exceto pelas paredes alveolares, que possuem os sulcos e canais típicos dessas estruturas.

*Fragmento 2* ((*Error! Reference source not found.*A-C), direito, porção posterior - este fragmento preserva parte da superfície dorsal e lateral mandibular e partes de cinco alvéolos dentários. Em vista dorsal é possível observar uma projeção/curvatura póstero-lateral do fragmento, a fileira de alvéolos não acompanha esse deslocamento, logo a porção posterior do fragmento é mais espessa que a anterior. O primeiro e último alvéolo da fileira são os mais incompletos, entretanto, parece haver uma redução gradual nas dimensões dos dois alvéolos mais posteriores. Este fragmento também é liso, sem áreas ornamentadas, com exceção das paredes alveolares. Apenas um forâmen neurovascular está preservado e localiza-se na porção posterior do fragmento.

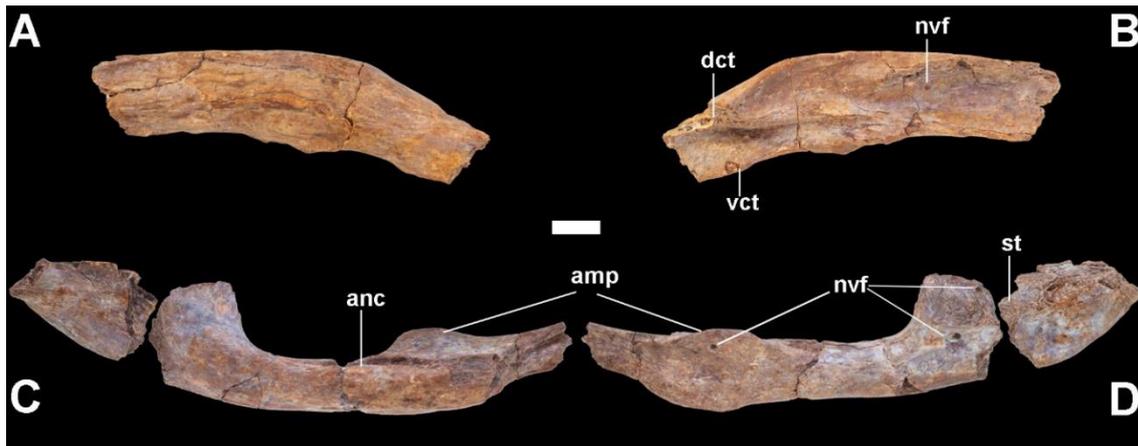


**Figura 10.** Fragmentos da porção posterior do dentário direito (A-C), e fragmentos anteriores do dentário esquerdo, região de transição alveolar (D-F). Vistas dorsal (A e D), lateral (B e E) e medial (C e F). **Abreviações:** *alv* = parede alveolar; *mg* = Canal de Meckel; *nvf* = forâmens neurovasculares. Barra de escala = 1 cm.

**Surangular** (Figura 10A-B). Fragmento do lado direito preservando a porção dos ramos anterior e posterior que formam a margem dorsal da fenestra mandibular. De maneira geral, o ramo anterior é mais robusto que o posterior e curva-se ventralmente, enquanto o ramo posterior é delgado e não apresenta curvatura evidente. Não há

ornamentação característica revestindo este fragmento, exceto por uma leve rugosidade na superfície dorsal. No ramo anterior, em vista medial, é possível observar parte da tuberosidade dorsal do coronoide e quase toda a tuberosidade ventral do coronoide, que é pouco desenvolvida. Posteriormente a essa tuberosidade há uma depressão de superfície rugosa, vista na superfície ventral, indicando uma possível cicatriz de inserção muscular. Entre as tuberosidades dorsal e ventral há um sulco horizontal, que é interpretado como a região de acomodação da *cartilagem transiliens*. Uma depressão escava a superfície medial do ramo posterior, dando uma seção de meia-lua ao fragmento.

**Angular** (Figura 10C-D). Dois fragmentos em sequência do lado direito. O menor dos fragmentos representa a porção posterior do ramo mandibular, enquanto o maior fragmento representa a margem ventral da fenestra mandibular externa. Em vista lateral observa-se uma fossa na margem ventral da fenestra mandibular. Essa fossa está delimitada lateralmente pela crista abaixo da fenestra mandibular, alinhada com a margem lateral do angular. Na porção posterior, tanto a fossa quanto a crista se tornam menos pronunciadas, até acabarem logo antes da margem posterior da fenestra mandibular. Ainda em vista lateral, destaca-se o desenvolvimento do processo medial ascendente do angular a partir dos limites medial e superior da fossa descrita anteriormente. Em vista medial, nota-se um outro processo se desenvolvendo ventralmente ao processo medial ascendente. Entre esses dois processos, há uma depressão rasa e de textura rugosa, provavelmente indicando uma área de inserção muscular. Essa depressão termina posteriormente junto com os limites posteriores dos processos, e anteriormente é interrompida pela fratura do fragmento. Três forâmens neurovasculares são visíveis no fragmento, dois em vista medial, sendo um abaixo do ápice do processo medial ascendente e outro mais posterior, na porção anterior do limite ventral da sutura surangular-angular. O terceiro forâmen é visto na superfície lateral da base do processo medial ascendente. Por fim, destaca-se uma depressão localizada na porção anterior da superfície ventral, que é interrompida com a fratura do fragmento e está delimitada medialmente pela porção ventral do processo medial.



**Figura 11.** Surangular e angular direito. A-B, surangular em vistas lateral e medial, respectivamente; e C-D, angular em vistas lateral e medial, respectivamente. **Abreviações:** *amp* = processo antero-médio; *anc* = crista abaixo da fenestra mandibular; *dct* = tuberosidade dorsal do coronoide; *nvf* = forâmens neurovasculares; *st* = sutura; *vct* = tuberosidade ventral do coronoide. Barra de escala = 1 cm.

### *Esqueleto axial*

**Vértebra (Error! Reference source not found.A).** Um fragmento de centro vertebral sem posição determinada, preservando uma de suas áreas de articulação. O fragmento é robusto com ligeira compressão lateral, lembrando o centro de vertebrae caudais. A articulação preservada desse centro é levemente côncava.

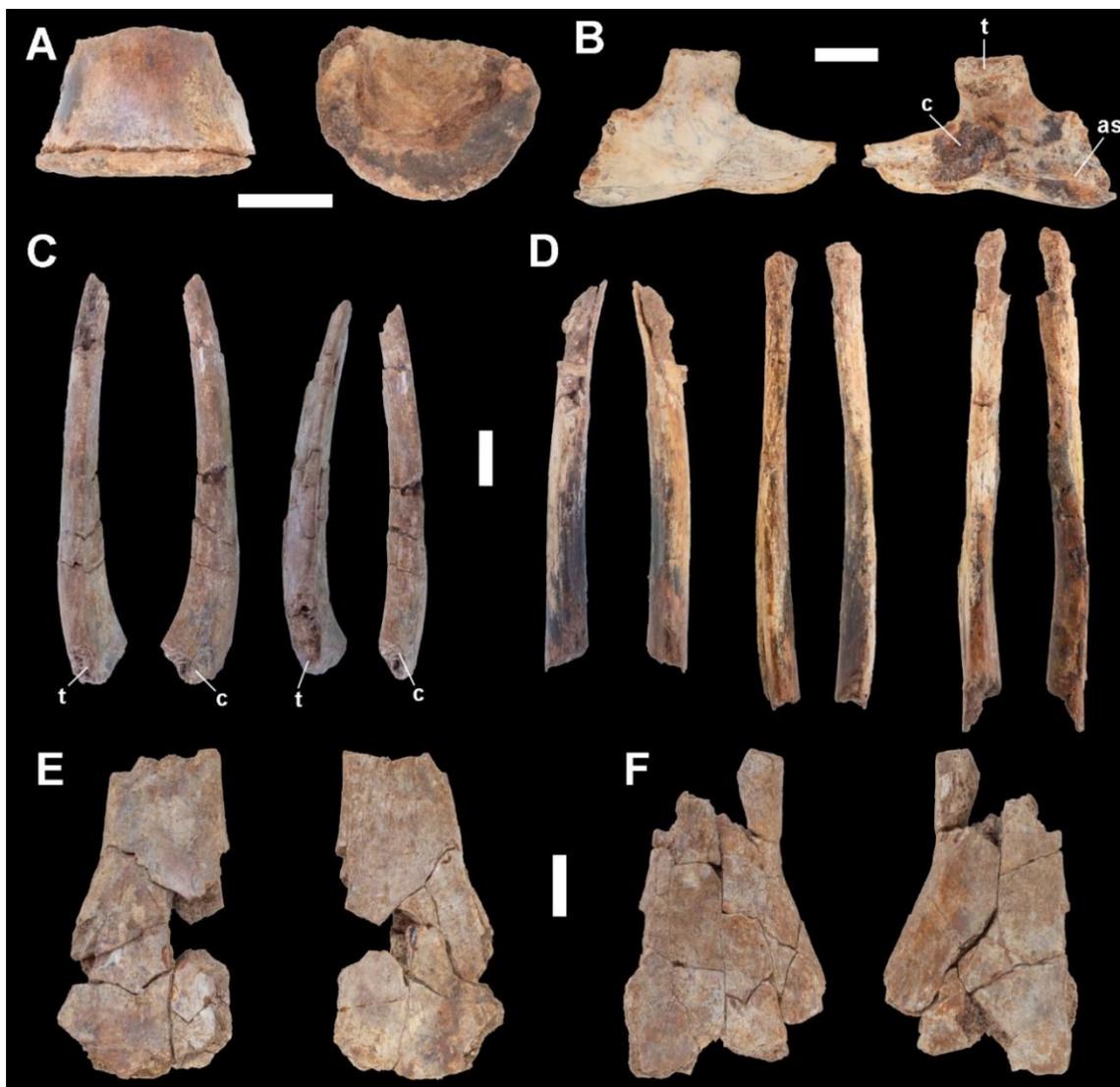
**Costela cervical (Error! Reference source not found.B).** Uma costela direita parcialmente preservada, faltando partes dos processos anterior e posterior. A extensão desses processos forma as áreas de articulação com as costelas anterior e posterior, podendo-se ver a área de acomodação da costela posterior em vista ventro-lateral.

**Costelas torácicas (Error! Reference source not found.C-D).** Seis fragmentos maiores estão preservados, a partir dos quais é possível fazer a identificação da posição aproximada no esqueleto e da porção da costela que está preservada. Três destes fragmentos preservam a porção proximal, sendo possível observar parte da base do *capitulum* e *tuberculum*, correspondendo a costelas anteriores, enquanto as outras três costelas possuem sua porção distal preservada e representam costelas posteriores. De maneira geral, a superfície dorsolateral é mais plana que a superfície ventromedial, e, se vistos lateralmente, os fragmentos preservados são retos.

Nas costelas consideradas mais anteriores, a região do pescoço é constricta e possui uma seção mais arredonda que a diáfise, que por sua vez é mais larga e achatada. A base do *tuberculum* se projeta anteromedialmente, enquanto o *capitulum* parece se projetar de forma reta medialmente. A mais anterior destas costelas, apresenta parte da região

proximal e de sua diáfise preservada, e logo no início da diáfise, há o desenvolvimento da quilha anterior, que só é observada nessa costela.

As costelas mais posteriores foram encontradas juntas e dispostas de maneira alinhada paralelamente entre si, possivelmente representando elementos consecutivos. Duas destas costelas preservam boa parte de sua terminação distal, nestes casos, há uma textura rugosa nessa região, tanto na superfície lateral quanto medial. Além disso, estas costelas aparentam ter maiores dimensões distais que as costelas mais anteriores. A mais posterior dessas costelas possui uma seção mais arredonda que as outras duas.



**Figura 12.** Elementos do esqueleto axial e cintura pélvica: centro vertebral (A) em vista dorsoventral (esquerda) e anteroposterior (direita); Costela cervical direita (B) em vista lateral (direita) e medial (esquerda); Costelas torácicas direitas anteriores (C) e posteriores (D) em vista lateral (esquerda) e medial (direita); elementos direito (E) e esquerdo do púbis (F) em vista dorsal (esquerda) e ventral (direita). **Abreviações:** *as* = superfície articular para costela cervical seguinte; *c* = capitulum; *t* = tuberculum. Barras de escala = 1 cm.

**Gastrália** (Figura 12). Fragmentos isolados e porções articuladas dos ossos da gastrália foram preservados. Alguns destes fragmentos foram atribuídos à porção distal, pois terminam distalmente em uma ponta achatada, parecendo uma lâmina. Os fragmentos isolados possuem seção predominantemente ovalada. Uma pequena porção de fragmentos foi encontrada articulada e mantida na rocha, correspondem a fragmentos mais largos e de seção mais ovalada do que achatada.

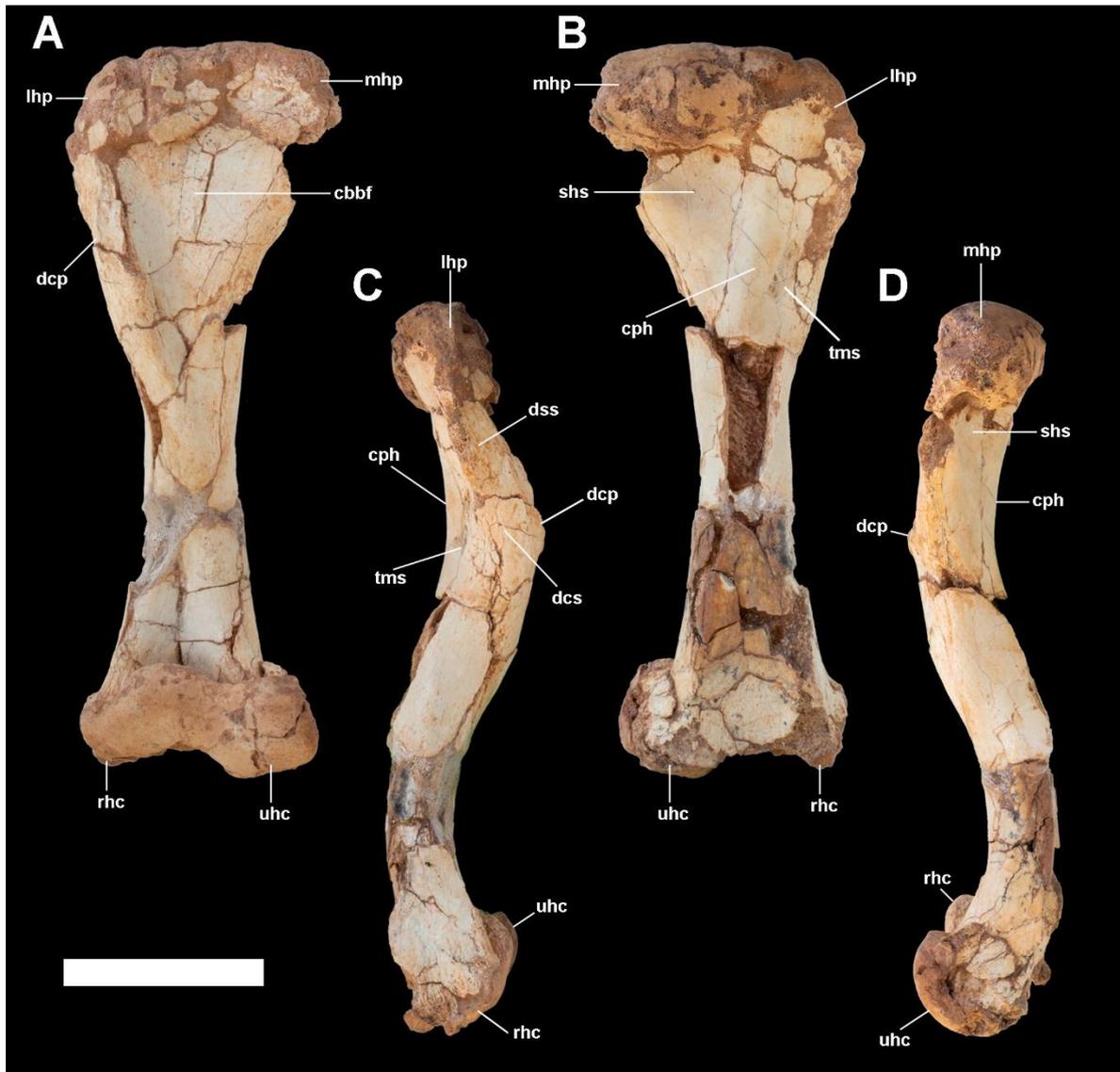


**Figura 13.** Elementos isolados (A) e semiarticulados da gastrália (B) sem. **Abreviações:** *de* = terminação distal; *pr* = porção proximal. Barras de escala = 1 cm.

#### ***Esqueleto apendicular***

**Coracóide.** Fragmento do coracóide esquerdo preservando o forâmen coracóide quase inteiramente. A abertura lateral do forâmen tem formato mais ovalado e deslocado anteriormente em relação a sua abertura medial.

**Úmero** (Figura 14). Elemento direito completo. Este úmero encontrava-se fragmentado, com elementos da diáfise e das epífises separados, mas proximamente localizados, o que permitiu sua reconstituição durante a preparação. As medidas gerais são: 193 mm de comprimento total; 71 mm de largura da epífise proximal; 72 mm de largura epífise distal e 23,50 mm seção média da diáfise, que possui formato aproximadamente circular. Em vista anterior, o elemento aparenta ser reto, mas em vista lateral/medial é sinuoso.



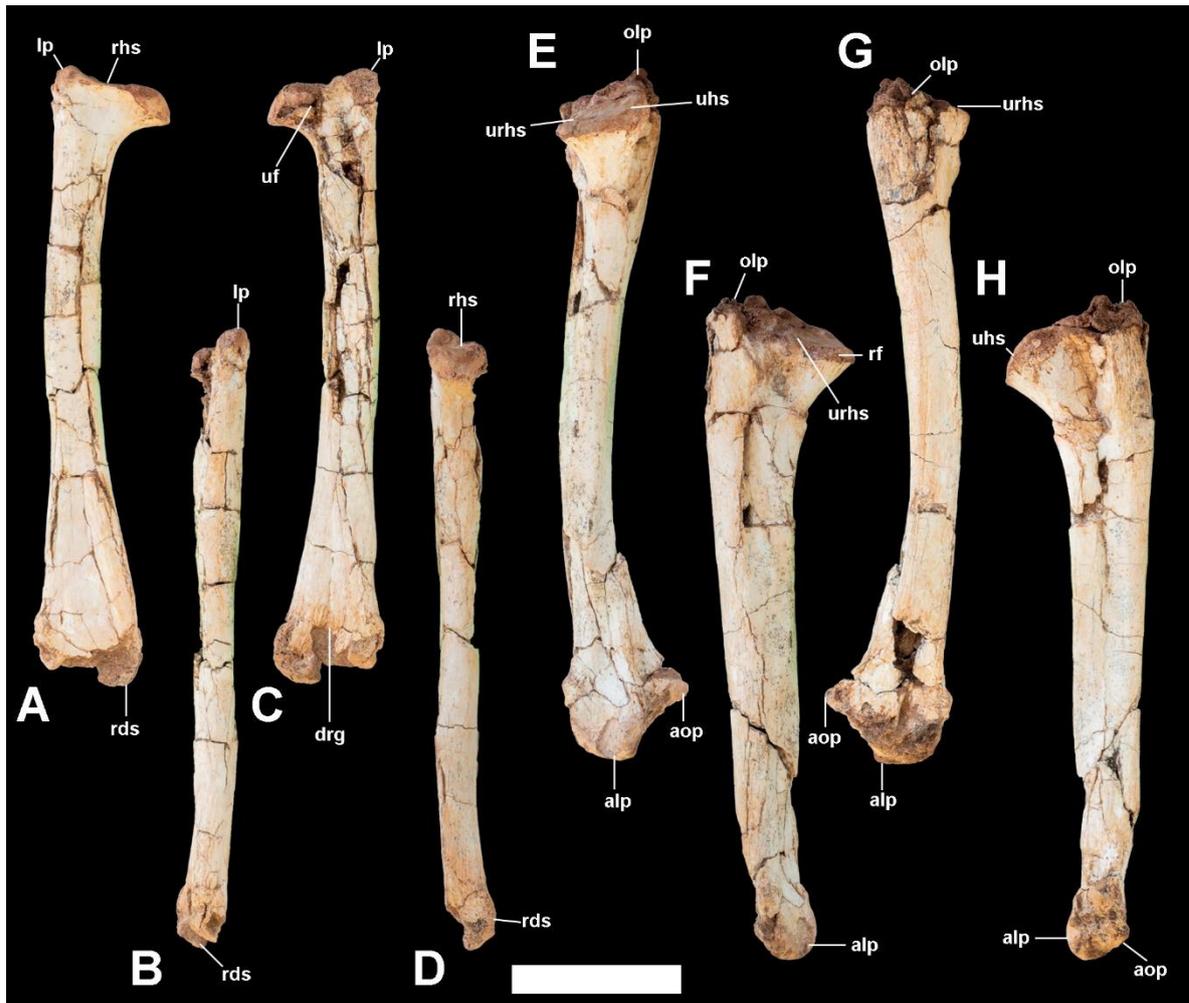
**Figura 14.** Úmero direito em vista anterior (A), posterior (B), lateral (C) e medial (D). **Abreviações:** *cbbf* = fossa para inserção do *M. coracobrachialis brevis*; *cph* = crista posterior do úmero; *dcp* = crista deltopeitoral; *dcs* = cicatriz de inserção do *M. deltoideus clavicularis*; *dss* = cicatriz de inserção do *M. deltoideus scapularis*; *lhp* = processo lateral do úmero; *mhp* = processo medial do úmero; *rhc* = hemicôndilo do rádio; hemicôndilo da ulna; *shs* = superfície de inserção do *M. scapulohumeralis*; *tms* = cicatriz de inserção do *M. teres major*; *uhc* = hemicôndilo da ulna. Barra de escala = 5 cm.

Em vista anterior, a porção proximal se expande lateralmente a partir do meio da diáfise. Esta região de expansão coincide com o início da crista deltoide na porção distal. A superfície proximal é reta, não sendo possível identificar o côndilo glenoumeral e formando um ângulo de aproximadamente 90° com a superfície lateroproximal. A superfície medioproximal apresenta uma depressão que corresponde ao processo umeral medial. A crista deltoide é bem desenvolvida, localiza-se na porção lateroproximal do úmero e ocupa toda porção superior da diáfise, sendo acompanhada lateralmente no seu terço proximal pela crista de inserção do tríceps. A fossa para inserção do *M. coracobrachialis brevis* é ampla, mas não profunda. A superfície de articulação é bem

desenvolvida, mas não avança na região anterior da epífise, porém, estende-se até a região posterior. Em vista posterior, logo abaixo da superfície articular está a fossa de inserção do *M. scapulothoracalis*. Essa fossa é limitada lateralmente pela crista na superfície posterior do úmero, que por sua vez separa fossa da cicatriz de inserção do *M. teris major*. Assim como a região da epífise proximal, a epífise distal é antero-dorsalmente achatada e sua região articular também é bem desenvolvida e lateralmente expandida, mas em todos os casos não de forma tão expressiva quanto na epífise proximal. Além disso, enquanto a superfície de articulação proximal não avança anteriormente, a distal não avança posteriormente, e desenvolve-se anteriormente até o início da depressão umeral distal anterior. Essa depressão é mais desenvolvida que a depressão umeral distal posterior, que por sua vez, é mais rasa e ampla. Em vista posterior as cristas supracondilares radial e ulnar são visíveis, sendo que a radial é mais desenvolvida que a ulnar. Em vista medial é visível a fossa de origem do *M. flexor digitorum longus* logo acima da superfície articular ulnar.

**Ulna** (Figura 15E-H). A ulna direita está bem preservada, mas apresenta várias fraturas e, aparentemente, uma quebra com rotação na sua porção distal. Possui aproximadamente 202 mm de comprimento, sendo ligeiramente mais longa que o úmero. A largura da epífise proximal é de aproximadamente 30 mm, mas a superfície radio-ulnar-umeral está quebrada. Já a epífise distal possui largura de aproximadamente 20 mm. A diáfise possui uma seção aproximadamente triangular e se curva medialmente de forma suave. A superfície ulnar-umeral é levemente côncava e ampla. A faceta radial não é bem desenvolvida. Apenas a base do processo oleocraniano está preservada, não sendo possível descrever seu desenvolvimento. Em vista medial, a fossa para o *M. pronator quadratus* é bem desenvolvida. Em vista anterior, observa-se a crista anterior bem desenvolvida, sendo sua porção distal mais aguda que a proximal. A crista lateral se desenvolve ao longo de toda superfície lateral até as epífises proximal e distal. A quebra e torção da ulna em sua porção distal é melhor observada em vista distal. O processo posterior oblíquo e o processo anterolateral são bem desenvolvidos, sendo que este último se desenvolve como uma crista aguda que forma o limite distal, enquanto o primeiro se desenvolve como uma projeção e termina antes do limite distal. Entre estes processos há um sulco bem desenvolvido que se estende até a superfície articular do osso, fazendo com que em vista lateral, a porção anterior da superfície articular seja côncava.

**Rádio** (Figura 15A-D **Error! Reference source not found.**). O rádio direito está completo, faltando apenas parte da epífise distal e o rádio esquerdo está incompleto, tendo preservado apenas parte da diáfise. O rádio direito mede aproximadamente 186 mm de comprimento, 36 mm de largura em sua epífise proximal e 33 mm em sua epífise distal. A diáfise é aproximadamente reta e com seção ovalada de maior eixo anteroposterior. A superfície articular umeral se estende lateralmente por toda epífise proximal. A crista medial é suave, pouco desenvolvida, assim como a crista lateral, que é só é mais visível na porção lateroposterior da diáfise.



**Figura 15.** Rádio e ulna direitos, respectivamente, em vista anterior (A e E), lateral (B e F), posterior (C e G) e medial (D e H). **Abreviações:** *alp* = processo anterolateral da ulna; *aop* = processo posterior oblíquo; *drg* = sulco radial distal; *lp* = processo lateral do rádio; *olp* = processo olecraniano; *rf* = faceta do rádio; *rhs* = superfície articular rádio umeral; *uhs* = superfície articular ulna umeral; *urhs* = superfície articular ulna rádio umeral. Barra de escala: 5 cm.

### *Carpus e manus*

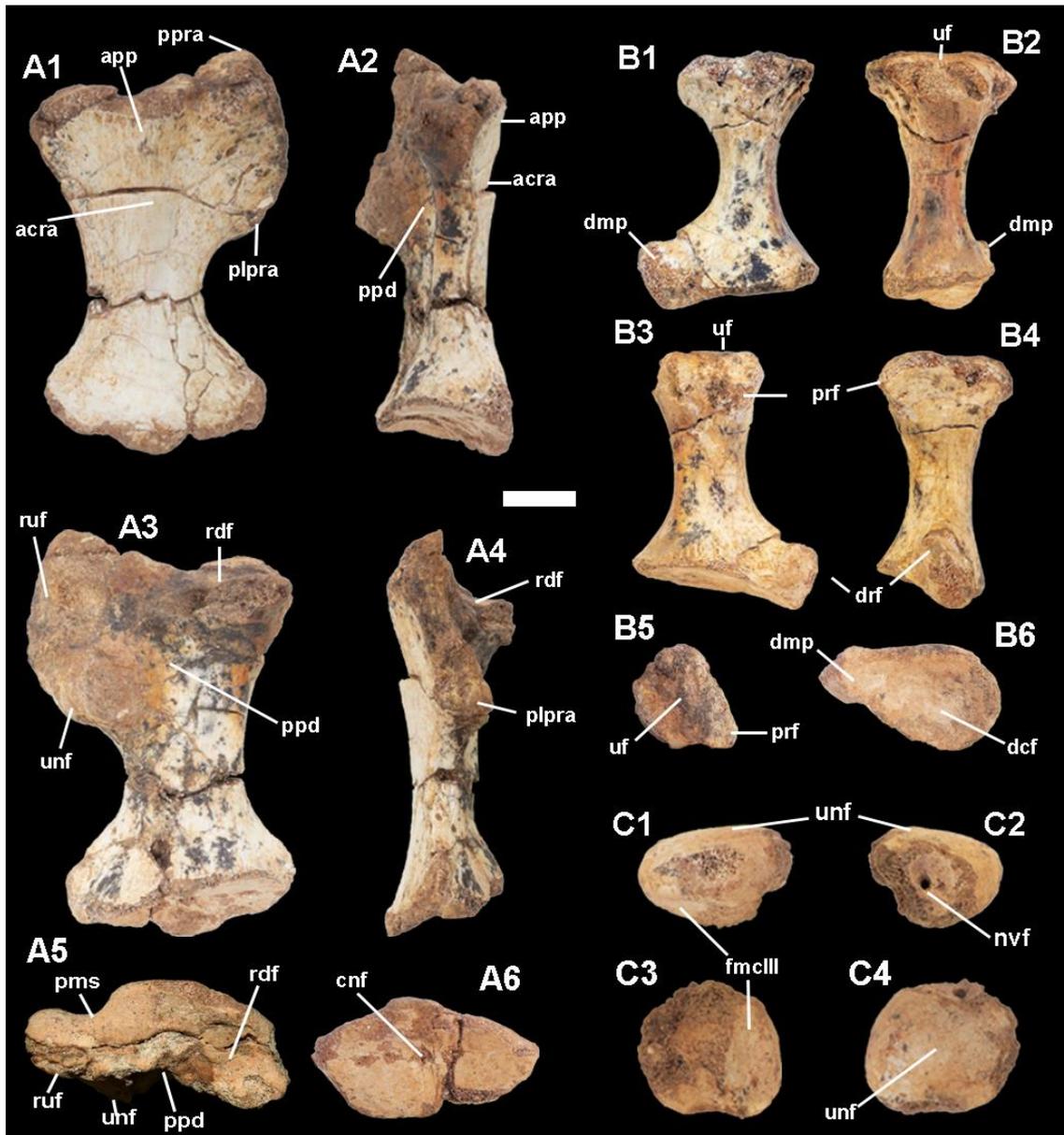
Os elementos descritos para a *manus* esquerda encontravam-se articulados entre si na rocha, separados posteriormente durante preparação mecânica. As medidas dos elementos das *manus* estão na Tabela 1.

**Tabela 1.** Medidas morfométricas dos elementos das *manus* do Sphagesauridae FUP-000100. **Abreviação e símbolos:** \* = medida incompleta; - = medida não disponível; NA = medida não se aplica.

Elemento	Comprimento total (mm)					Largura proximal (mm)					Largura distal (mm)				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Manus direita</i>															
<b>Metacarpo</b>	56.5	56	60.5	64.5	-	27.5	*20	24	-	-	15	15.5	16.5	*9.5	-
<b>Falange 1</b>	22	23.5	22	20.5	-	14	16	16	10	-	13	13.5	12.5	*9	-
<b>Falange 2</b>	NA	17.5	17	14	-	NA	13.5	12.5	11.5	-	NA	13	13	*11	-
<b>Falange 3</b>	NA	NA	13.5	-	-	NA	NA	11.5	-	-	NA	NA	*11.5	-	-
											<b>Altura proximal (mm)</b>				
<b>Ungueal</b>											21	19	-	-	-
	Comprimento total (mm)					Largura proximal					Largura distal (mm)				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
<i>Manus esquerda</i>															
<b>Metacarpo</b>	56.5	58.5	62	-	-	25.5	23	20.5	18	11.5	15.5	15.5	15	-	-
<b>Falange 1</b>	22.5	25.5	21.5	-	-	15	15.5	*10.5	-	-	*14	*12.5	12.5	-	-
<b>Falange 2</b>	NA	15	17.5	-	-	NA	13.5	12.5	-	-	NA	12.5	12.5	-	-
<b>Falange 3</b>	NA	NA	-	-	-	NA	NA	-	-	-	NA	NA	-	-	-
											<b>Altura proximal</b>				
<b>Ungueal</b>	*36.5	*30	*22.5	-	-	9	8	7.5	-	-	21.5	19	16.5	-	-

**Ulnar (Error! Reference source not found.B).** Apenas o elemento esquerdo está preservado e em bom estado de preservação e encontrava-se articulado ao radial na rocha, sendo separado durante preparação mecânica. O ulnar mede 34 mm de comprimento, 14 mm de largura da articulação proximal e 25 de largura da distal. A diáfise possui seção ovalada e a articulação proximal tem sessão subtriangular, de maior eixo anteroposterior, enquanto a articulação distal tem forma de gota, com sua porção mais aguada projetada medialmente. A superfície de articulação proximal é plana e o processo próximo-medial bem desenvolvido, projetando-se posteromedialmente e alinha-se com a superfície medial do osso. Já a superfície de articulação distal apresenta uma concavidade suave e ampla, com o processo distomedial bem desenvolvido, apresentando em sua porção distal-posterior a faceta distal para o radial.

**Radial (Error! Reference source not found.A).** Os radiais direito e esquerdo estão bem preservados, em média medindo 54 mm comprimento, 37 mm de largura da região proximal e 30 mm de largura da região distal. De maneira geral é um osso achatado antero-posteriormente e largo. O processo proximal do radial forma parte da superfície articular proximolateral e o processo proximolateral se desenvolve ventralmente até aproximadamente a porção média do osso. A crista anterior do radial é pouco desenvolvida e se estende até a porção média da diáfise. A fossa anteroproximal é pouco desenvolvida e está localizada na porção proximal da crista anterior. Entre a crista anterior e o processo proximal há um sulco (sulco médio-proximal, **Error! Reference source not found.A5**) que se estende até parte da superfície articular proximal. A região de articulação distal se expande lateralmente de maneira quase simétrica, com sua porção medial ligeiramente mais desenvolvida. E sua face de articulação é suave e ampla. Em vista posterior, a faceta articular para a ulna corresponde a uma depressão suave e de formato ovalado, de maior eixo proximodistal. Na margem distal posterior do processo proximolateral encontra-se a faceta de articulação para o ulnar. A depressão proximal-posterior é suave e desloca-se medialmente em relação ao processo proximolateral.



**Figura 16.** Elementos do *carpus* esquerdo: radial (A1-A6) e ulnar (B1-B6) respectivamente nas vistas anterior, lateral, posterior, medial, proximal e distal. E carpal distal (C1-C4) em vistas anterior, posterior, distal e proximal. **Abreviações:** *acra* = crista anterior do radial; *app* = processo proximal anterior do radial; *cnf* = faceta para o carpal central; *dcf* = faceta para o carpal distal; *dmp* = processo distomedial do ulnar; *fmcIII* = faceta para o metacarpo III; *plpra* = processo lateroproximal do radial; *pms* = sulco médio-proximal; *ppd* = depressão posterior proximal; *ppra* = processo proximal do radial; *prf* = faceta proximal para radial; *rdf* = faceta para o rádio; *ruf* = faceta para rádio e ulna; *uf* = faceta para ulna; *unf* = faceta para ulnar. Barra de escala: 1 cm.

**Carpal distal (Error! Reference source not found.-C).** Os dois carpais distais estão preservados, sendo que o esquerdo está em melhor estado de preservação faltando apenas parte da margem lateroposterior. Em vista dorsal, seu formato é retangular com os cantos arredondados com uma projeção posterior. A faceta de articulação com o ulnar é bem desenvolvida e convexa, sendo que essa convexidade é melhor vista lateralmente e mais suave em vista anterior. Em vista distal apenas uma suave concavidade, referente à faceta de articulação do metacarpal III, é visível, sendo que as facetas para articulação

dos metacarpais 4 e 5 não estão preservadas. Na região pósterodorsal há uma depressão suave, onde se encontra um forâmen.

**Metacarpos (Error! Reference source not found.A).** Nove metacarpos (MC) estão preservados, sendo cinco esquerdos, com três elementos completos (MC I–III) e os outros dois fragmentários. E quatro metacarpais direitos completos. De maneira geral os metacarpos são robustos, mas se tornam mais delgados e longos à medida que o dígito aumenta. Duas morfologias gerais podem ser observadas, metacarpos mais robustos e de facetas articulares mais desenvolvidas do dígito I ao III, e outra observada no metacarpo IV, que é mais delgado e longo. Embora apenas uma parte da região de articulação proximal esteja preservada do metacarpo V, parece que sua morfologia geral se assemelha mais àquela descrita para o metacarpo IV do que à descrita para os demais. Em seção a diáfise é ovalada e ligeiramente achatada dorsoventralmente. A porção proximal de articulação se expande anterolateralmente, sendo o MC I com projeção lateral maior e mais acentuada em relação aos demais. A região proximal está rotacionada em aproximadamente 45° anteriormente em relação a região distal, que por sua vez, não se desenvolve muito em relação a diáfise.

De maneira geral os metacarpos I–III possuem a região proximal mais achatada e larga do que a diáfise, possuindo uma superfície de articulação aproximadamente plana e mais desenvolvida em vista dorsal do que palmar. A região articular proximal se expande anterolateralmente num processo, chamado aqui de processo anterolateral. No metacarpo I há uma suave crista na porção mais proximal da diáfise e que divide uma ampla área com rugosidade para inserção muscular. Nos metacarpos II e III essa área rugosa para inserção muscular ocorre apenas na porção distolateral, sendo que no metacarpo III essa rugosidade ocorre dentro de uma depressão de formato ovalado. Em vista palmar, a articulação proximal é levemente côncava, apresentando rugosidade para inserção muscular. No metacarpo I há uma suave crista ventromedial logo acima da porção média da diáfise. Em vista dorsal, nos metacarpais I ao III ocorre uma suave depressão distal logo após a superfície articular distal. A superfície articular distal se desenvolve de maneira igual nas porções dorsal e palmar, mas é menos desenvolvida no metacarpo I e, de maneira geral, apresenta um sulco que divide a superfície articular em dois lados, direito e esquerdo. Na articulação distal, tanto em vista lateral quanto medial, a região de articulação distal apresenta fossas de formato circular. O metacarpo IV apresenta uma seção mais circular, com seção dorsoventral menos achatada do que a dos demais. A área

de articulação proximal também se desenvolve mais na superfície dorsal que na palmar, e apresenta rugosidades para inserção muscular apenas na porção dorsal, enquanto a palmar é lisa. A porção distal do metacarpo IV, bem como boa parte da porção proximal, diáfise e porção distal do metacarpo V, não estão preservadas.

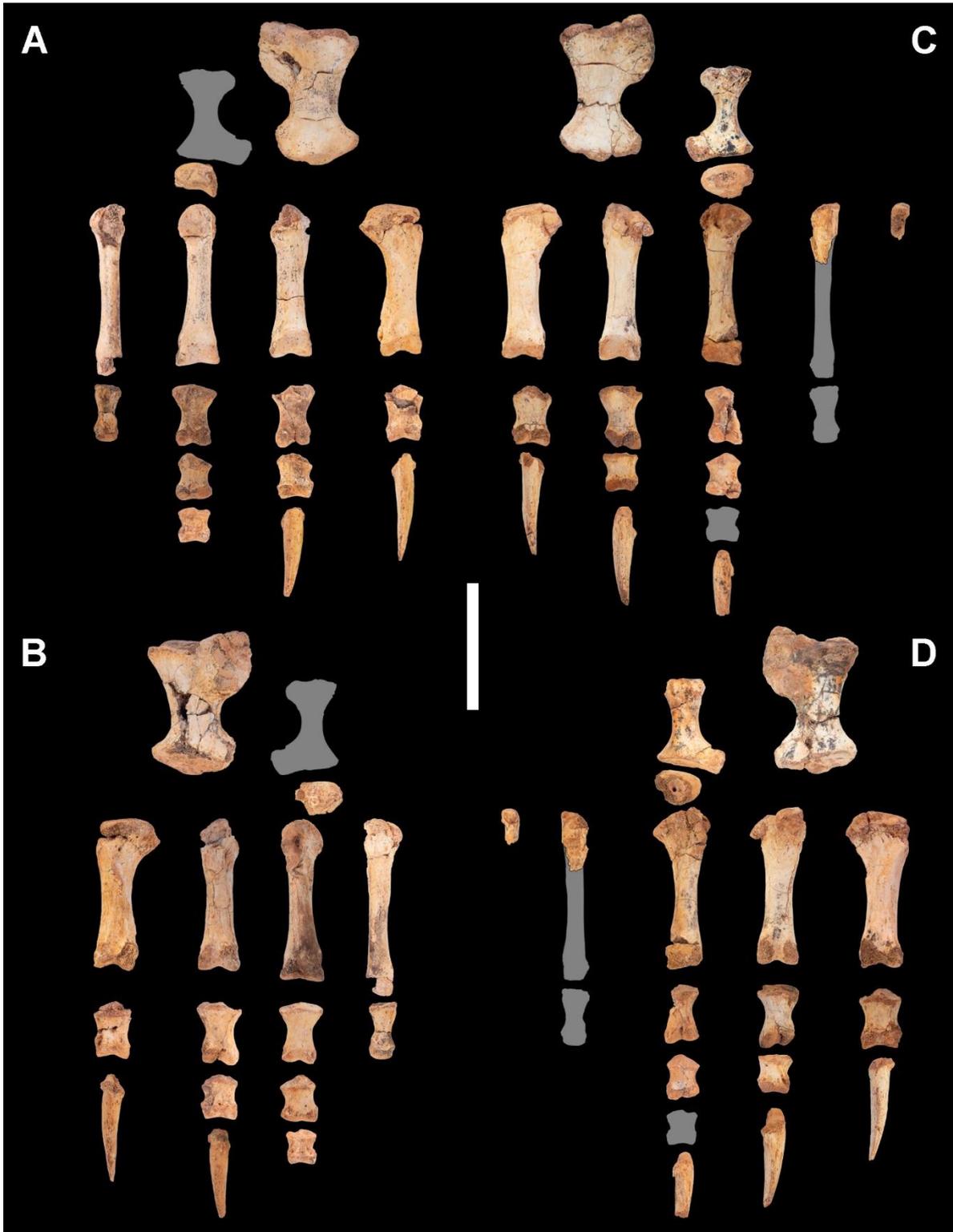
**Falanges médio-proximais (Error! Reference source not found.B-C).** Estão preservadas as falanges I-1, II-1, III-1, IV-1, II-2, III-2 de ambas *manus* e as falanges III-3 e IV-1 direitas. As falanges dos dedos I ao III, de maneira geral, são muito parecidas em sua morfologia, variando essencialmente nas dimensões, sendo as falanges proximais mais longas e as distais mais curtas. De maneira geral, as extremidades de articulação são mais expandidas e a porção média apresenta seção retangular com cantos arredondados, sendo mais larga do que alta. A articulação proximal é levemente côncava, com uma crista dorsoventral que divide a superfície de articulação em duas metades. Essa crista não é tão desenvolvida nas falanges proximais dos dedos I e II. Em vista proximal, a articulação proximal apresenta seção subtriangular com a base para cima. A superfície de articulação distal se desenvolve mais na porção dorsal do que palmar e, assim como a superfície de articulação distal dos metacarpos, apresenta um sulco que divide esta região em duas porções, direita e esquerda. As falanges proximais apresentam, tanto em vista medial quanto lateral, fossas de formato circular para inserção muscular. A falange proximal do dedo IV não apresenta a crista dorsoventral em sua superfície de articulação proximal, e possui seção média subtriangular. Sua articulação distal não apresentam o sulco que divide a superfície de articulação em duas partes.

**Falanges Ungueais (Error! Reference source not found.D).** Cinco ungueais estão preservados, sendo três esquerdos (dígitos I-III) e dois direitos (I e II). A morfologia geral é comum a todos, sendo achatados médio-lateralmente e ligeiramente curvados lateralmente de acordo com lado da *manus*, por exemplo, ungueal direito curvado para direita. Em vista lateral, o ungueal possui um perfil aproximadamente triangular, com sua borda ventral pouco curvada e sua borda dorsal com curvatura mais acentuada. Tanto na face lateral quanto na medial há pelo menos um forâmen neurovascular, estando localizados na porção proximal, sendo o da porção medial menos desenvolvido e situado mais ventralmente do que o da porção lateral, que por sua vez é mais desenvolvido. A superfície articular é bem desenvolvida, com projeções dorsais e ventrais e avança para porção lateral do ungueal, de modo que quando articulado com a falange mais distal, o ungueal fica defletido lateralmente num ângulo de aproximadamente 30°. Tanto na

margem dorsal quanto ventral se desenvolvem quilhas, sendo a quilha dorsal mais aguda. Essas quilhas, juntamente com uma intensificação do achatamento médio-lateral, faz com que a terminação distal tenha um formato de lâmina.



**Figura 17.** Elementos da *manus* esquerda: metacarpo I (A1-A6), falange proximal 1 (B1-B6), falange proximal 2 (C1-C6), respectivamente em vistas dorsal, lateral, palmar, medial, proximal e distal. E falange ungual (D1-D4) em vista lateral, medial, dorsal e palmar. **Abreviações:** *alp* = processo anterolateral; *craf* = crista na faceta articular proximal; *dphf* = faceta de articulação para a falange distal no ungual; *nvf* = forâmen neurovascular; *pcr* = crista proximal na superfície dorsal; *sdaf* = sulco na faceta de articulação distal do metacarpo. Barra de escala = 1 cm.



**Figura 18.** Elementos do *carpus* e *manus* direito (A e B) e esquerdo (C e D) em vista dorsal (cima) e palmar (baixo).

**Púbis (Error! Reference source not found.E-F).** Fragmentos do púbis direito e esquerdo estão preservados, ambos na mesma região do osso, representando parte da diáfise e da porção distal. Observa-se um achatamento destes ossos, que é mais acentuado na porção distal. Em seção transversal observa-se que a porção lateral do púbis é mais grossa que a medial e em vista dorsal, a margem lateral apresenta uma leve curvatura.

***Placas dérmicas (Error! Reference source not found.)***

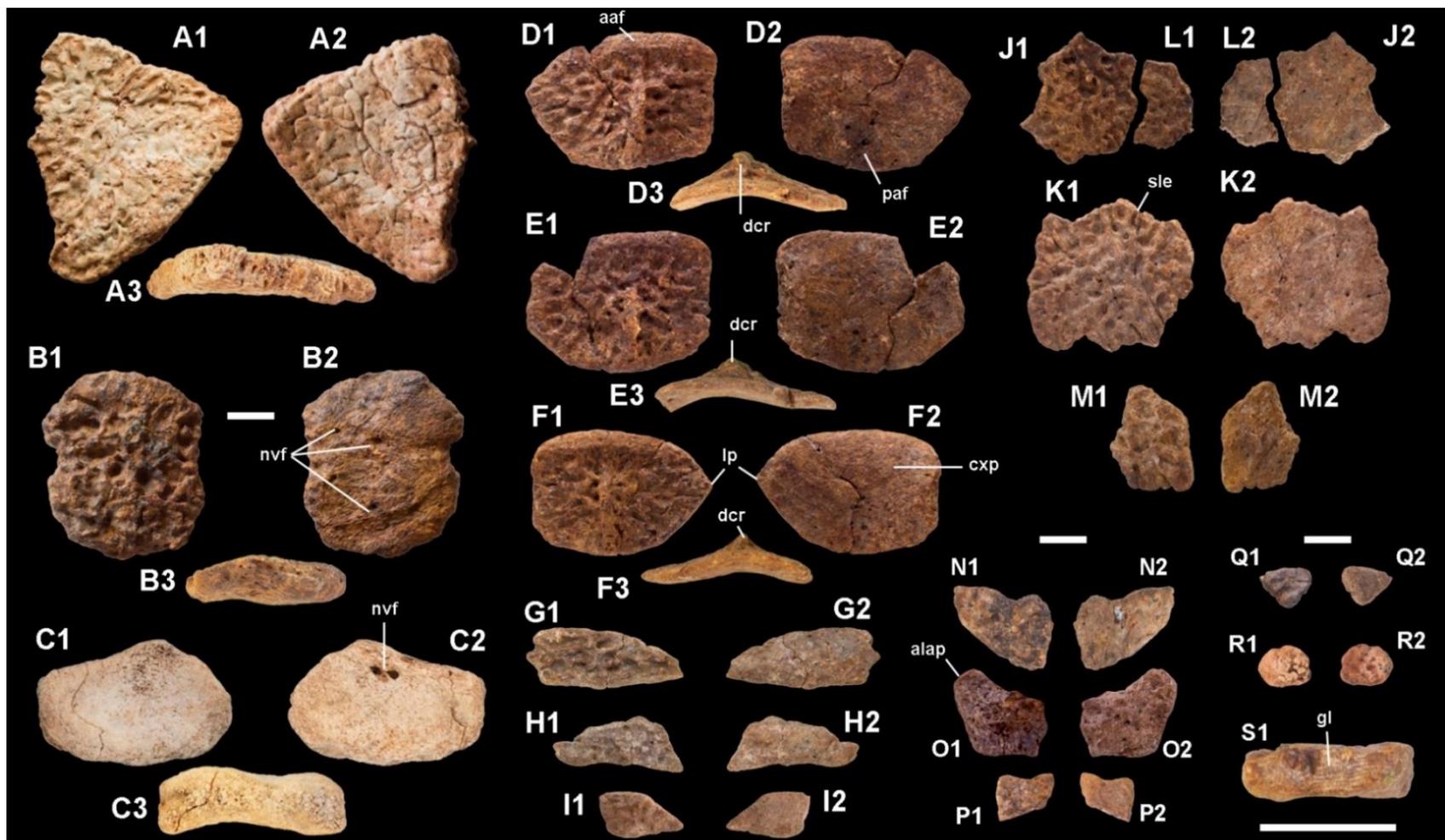
As placas dérmicas foram divididas em grupos de acordo com estudos anteriores (Hill, 2010; Tavares *et al.*, 2015), que utilizam essa classificação para Crocodyliformes fósseis e viventes. O uso dessa classificação para o presente espécime se baseou em inferências anatômicas, que serão discutidas adiante. Nem todas placas puderam ser associadas a um dos grupos por serem anatomicamente distintas.

A maioria das placas dérmicas foram encontradas fragmentadas ou sem informações anatômicas significantes (que possibilitem sua identificação e orientação). De qualquer maneira, 95 placas completas ou parcialmente completas, ou com informações anatômicas relevantes, foram analisadas e divididas em grupos baseados em tamanho, forma e características anatômicas. Nenhuma placa foi encontrada articulada com outra ou com algum outro osso.

As placas dérmicas têm diferentes formas de superfície dorsal, que vão de triangular, retangular ou subretangulares com cantos arredondados. Algumas placas têm uma superfície dorsal lisa, mas geralmente a superfície é ornamentada com fossas, sulcos, cristas e tubérculos. Em algumas placas essa ornamentação segue um padrão radial a partir da crista dorsal para as margens da placa, quando esta crista está presente. A superfície ventral tem uma textura de padrão de crescimento *crisscrossed*. Há forams neurovasculares e, dependendo da placa, pode haver uma faceta de articulação posterior.

Nem todas placas dérmicas puderam ter sua orientação anteroposterior estabelecida. Nesses casos, as placas são achatadas, com margens em sutura ou lisas e sem facetas de articulação. Já as placas dérmicas orientadas são dorsoventralmente curvadas, com uma convexidade da superfície dorsal.

Algumas placas mostram linhas de crescimento dispostas horizontalmente em suas margens, quando vistas marginalmente. Dependendo do estado de preservação dessas placas, as linhas crescimento podem ser contadas e o maior número contado foi 12.



**Figura 19.** Variação morfológica do escudo dérmico do Sphagesauridae em estudo. A-C: placas do escudo nuchal em vistas dorsal (1), ventral (2) e marginal (3). D-F: placas parasagittais do escudo dorsal em vistas dorsal (1), ventral (2) e anterior (3). G-I: placas do escudo caudal em vista dorsal e ventral, respectivamente. J-M: placas do escudo ventral em vista dorsal e ventral. N-S: placas do escudo acessório, N e P representando morfotipo 1, Q e R representando morfotipo 2. S: detalhe das linhas de crescimento na superfície marginal dos escudos. **Abreviações:** *aaf* = faceta de articulação anterior; *alap* = processo articular anterolateral; *cxp* = textura de ornamentação *crisscrossed*. *dcr* = crista dorsal; *gl* = linhas de crescimento ósseo; *lp* = processo lateral; *sle* = superfície marginal em sutura. Barras de escala = 1 cm.

**Placas do escudo nugal** (*Error! Reference source not found.A-C*). Esse grupo é composto por placas robustas com diferentes formas de superfícies dorsais com margens em sutura ou lisas. Algumas placas são achatadas, mas a maioria são dorsoventralmente curvadas. Todas placas no grupo, exceto uma, têm a ornamentação característica da superfície dorsal, com sulcos, fossas e tubérculos, mas nenhuma possui a crista dorsal. A superfície ventral dessas placas não apresenta a textura *crisscrossed*, ou pelo menos não pode ser observada. Ao invés disso, a superfície ventral pode apresentar diferentes ornamentações ou serem lisas, com pequenas depressões, e em alguns casos com a mesma ornamentação típica da superfície dorsal. As margens dessas placas são em sutura e/ou lisas, as porções de margem lisa são mais dorsoventralmente finas que o resto da placa.

**Placas do escudo dorsal** (*Error! Reference source not found.D-F*). As placas deste grupo são predominantemente retangulares, mais largas que longas, curvadas dorsoventralmente e têm uma projeção da margem lateral. Essa projeção lateral pode estar localizada de maneira mais anterior ou mais posterior. As placas têm a ornamentação característica da superfície dorsal e uma crista dorsal que se estende da margem posterior até 70% do comprimento anteroposterior da placa, acabando de maneira suave na porção anterior. O padrão *crisscrossed* da superfície ventral é mais evidente nessas placas. As cruzes nesse padrão têm dois ângulos obtusos que se abrem anteroposteriormente e o ângulo mais obtuso está voltado anteriormente, enquanto o outro posteriormente. Todas as placas neste grupo apresentam uma faceta de articulação proeminente ao longo de toda margem anterior da placa em sua superfície dorsal. A margem posterior é lisa e mais fina em relação ao restante da placa, exceto na porção onde se desenvolve a crista dorsal. Essa margem tem uma faceta de articulação na superfície ventral e forma uma rasa depressão na superfície ventral. A margem medial é em sutura, enquanto a margem lateral, é lisa e se projeta lateralmente formando o processo anterolateral. Este processo pode se localizar mais anteriormente ou posteriormente, e quanto mais posterior o processo, mais aguda é sua projeção.

**Placas do escudo ventral** (*Error! Reference source not found.J-M*). Este grupo apresenta placas chatas e retangulares e que não puderam ser orientadas em relação ao maior eixo do espécimen. Entretanto, a relação entre os lados dessas placas não é tão acentuada como nas demais placas descritas. A superfície dorsal apresenta a ornamentação característica descrita acima, não havendo facetas de articulação na porção anterior nem a característica crista dorsal das placas paravertebrais do escudo dorsal. A

superfície ventral também segue a ornamentação padrão, não apresentando facetas de articulação na porção posterior ou outra característica de destaque. Os lados destas placas possuem bordas que formam um sistema de encaixe com a placa adjacente, similar a um quebra-cabeças (**Error! Reference source not found.**-J e L), sendo que algumas destas placas possuem pelo menos um dos lados lisos.

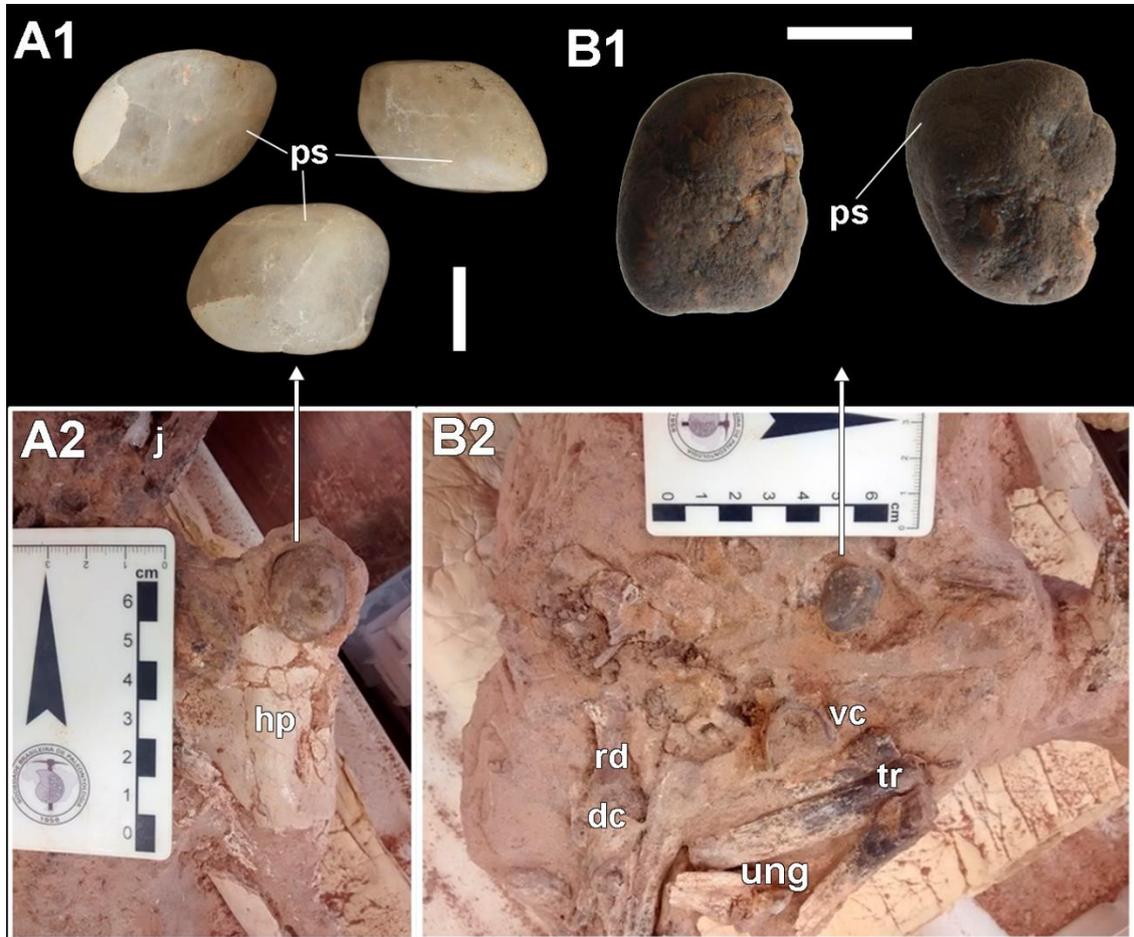
**Placas caudais** (*Error! Reference source not found.*G-I). As placas deste grupo são chatas, retangulares/subtriangulares, mais largas que compridas, com uma expansão lateral de ângulo agudo acentuado, que dá um formato triangular a porção lateral da placa, semelhante a uma ponta de lança. A superfície dorsal da maioria destas placas está desgastada. Entretanto, algumas apresentam a ornamentação dorsal típica, mas sem a crista dorsal e com uma faceta de articulação anterior proporcionalmente mais reduzida que a vista em placas do escudo dorsal. A superfície ventral da maioria das placas também está desgastada, sendo possível ver apenas os forâmens neurovasculares. Algumas placas do grupo mostram a ornamentação típica da superfície ventral vista em outras placas. Entretanto, não é possível notar a presença de uma faceta de articulação. A borda medial dessas placas apresenta suturas, enquanto as bordas laterais são agudas e lisas.

**Placas intercalares/acessórias** (*Error! Reference source not found.*N a S). As placas deste grupo são de tamanho reduzido, com poucas passando dos 2 cm de comprimento de seu maior eixo. São placas chatas, porém robustas, de formato triangular e/ou arredondado, que não puderam ser orientadas antero-posteriormente. A superfície dorsal destas placas é variada, algumas apresentam a ornamentação típica, sem presença crista e facetas de articulação, outras são lisas devido ao processo de desgaste, e algumas apresentam sulcos apenas na porção central e ligeiramente deslocados medialmente. A ornamentação típica da superfície ventral é observada em quase todas as placas, exceto nas que apresentam um maior desgaste. As bordas laterais destas placas são robustas e algumas apresentam as linhas de crescimento bem nítidas.

#### ***Possíveis gastrólitos (Figura 20)***

Dois seixos de aproximadamente 2 cm cada foram encontrados em meio ao sedimento. Um próximo do úmero e a menos de 5 cm da *manus* esquerda e outro junto a uma sequência de três costelas torácicas semiarticuladas, interpretados aqui como possíveis gastrólitos. O seixo maior é de quartzo e o menor não teve sua composição mineralógica determinada, mas apresenta pelo menos dois tipos de minerais. De maneira

geral, são arredondados e de formato ligeiramente achatado. As arestas e vértices apresentam polimentos bem desenvolvidos, enquanto que as regiões mais deprimidas são mais rugosas.

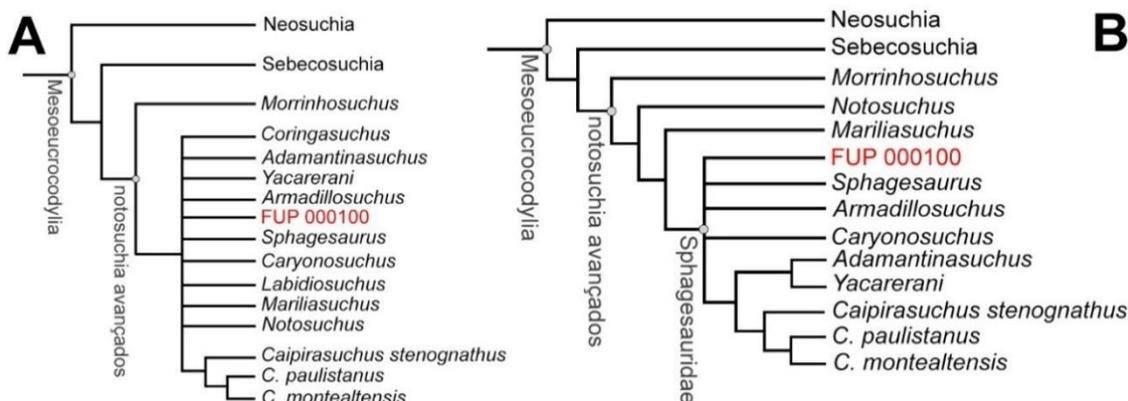


**Figura 20.** Dois possíveis gastrólitos associados a *Armadillosuchus* sp. em diferentes vistas, isolados (A1 e B1) e associado ao contexto de fossilização (A2 e B2). **Abreviações:** *dc* = carpal distal; *hp* = porção proximal do úmero; *ps* = superfície polida; *rd* = radial; *tr* = costelas torácicas; *ung* = falange ungueal; *vc* = centro vertebral.

### *Análises filogenéticas*

Os caracteres codificados para FUP 000100 representam em torno 15% dos caracteres totais da matriz e contemplam três sinapomorfias não ambíguas de Sphagesauridae (caracteres 389-1; 393-1 e 411-1). Após a primeira rodada de análises filogenéticas obteve-se um total de 20880 árvores mais parcimoniosas de 1688 passos. O consenso estrito (**Error! Reference source not found.**A) dessas árvores resultou em uma politomia envolvendo todos os esfagessaurídeos e *Mariliasuchus amarali*, *Labidiosuchus amicum*, *Notosuchus terrestris* e *Coringasuchus anisodontis*. Uma segunda análise foi realizada seguindo os mesmos passos, mas excluindo-se *L. amicum*, *C. anisodontis*, *Pehuenchesuchus* e *Pabwehshi*, por se tratarem de táxons fragmentários com

comportamento instável durante a busca por árvores mais parcimoniosas, neste estudo e em prévios (Pol *et al.*, 2014; Leardi *et al.*, 2015).



**Figura 21.** Cladogramas simplificados com recorte em Notosuchia. Consenso estrito de todas as árvores (n = 20880, 1688 passos) e táxons (A), e o consenso estrito para todas as árvores (n = 180, 1681) e táxons, exceto *Coringasuchus*, *Labidiosuchus*, *Pabwehshi* e *Pehuechesuchus* (B).

A nova análise resultou num total de 180 árvores mais parcimoniosas de 1681 passos. Este resultado posiciona FUP 000100 como um Sphagesauridae em politomia com *Armadillosuchus*, *Caryonosuchus*, *Sphagesauridae* e dois outros clados, um reunindo *Adamantinasuchus* e *Yacarerani* e outro as espécies de *Caipirasuchus*, sendo *C. stenognathus* o mais basal destes (**Error! Reference source not found.**B). O consenso estrito e de maioria, com a exclusão dos mesmos táxons, retoma uma configuração similar obtida anteriormente, não resolvendo a politomia presente em Sphagesauridae. O consenso de maioria não mostrou diferença nas relações de parentesco em Sphagesauridae em relação ao consenso estrito.

## DISCUSSÃO

De acordo com a definição filogenética de Marinho & Carvalho (2007), Sphagesauridae é definido como o clado mais inclusivo de Notosuchia contendo *Sphagesaurus hunei*, *Adamantinasuchus navae* e táxons mais relacionados, excluindo-se *Mariliasuchus amarali*, *Uruguaysuchus aznarezi*, *U. terrai*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Simosuchus clarki*, *Baurusuchus pachecoi*, *Sebecus icaeorhinus*, *Candidodon itapecuruense*. FUP 000100 é um membro de Sphagesauridae pois aparece mais relacionado com *Sphagesaurus* e *Adamantinasuchus* do que com *Mariliasuchus* e *Notosuchus*. Essa posição é observada em todas as 180 árvores mais parcimoniosas, ao se excluir da análise filogenética *Coringasuchus*, *Labidiosuchus*, *Pehuechesuchus* e *Pabwehshi*. A politomia resultante do consenso se deve a posição instável de FUP 000100 nas árvores mais parcimoniosas, ora aparecendo associado a esfagesaurídeos reportados

como basais, como *Yacararani* e *Adamantinasuchus* ora aparecendo juntamente com formas de maior tamanho corporal, como *Armadillosuchus*, *Caryonosuchus* e *Sphagesaurus* (Pol et al., 2014). Um dos motivos que podem explicar esse posicionamento na análise é o fato de FUP 000100 possuir aproximadamente 15% dos caracteres presentes na matriz codificados, dos quais apenas três (car. 389-1, car. 393-1 e car. 411-1) representam sinapomorfias de Sphagesauridae, segundo estudos anteriores (Pol et al., 2014; Leardi et al., 2015). Mas ao analisarmos suas características anatômicas, vemos que FUP 000100 apresenta características de esfagessaurídeos de maior porte, como placas dérmicas diferenciadas que são associadas a um escudo nugal – ou similar – tão robusto quanto ao observado em *Armadillosuchus* (Marinho & Carvalho, 2007; Marinho & Carvalho, 2009; Pol et al., 2014).

Apesar de possuir vários elementos fragmentários ou partes incompletas de seu esqueleto, FUP 000100 permite comparações de vários aspectos anatômicos de seu esqueleto com outros esfagessaurídeos. De maneira geral, FUP 000100 possui as características anatômicas gerais que caracterizam os Sphagesauridae, apresentando uma dentição com clara diferenciação de dentes incisiformes, caniniformes e molariforme. Não é possível determinar se os dentes incisiformes eram procubentes em FUP 000100, mas o fragmento de pré-maxila e maxila preserva um dente de reposição maxilar molariforme que apresenta o padrão de rotação mesial visto nos demais Sphagesauridae.

O padrão de desgaste observado nos dentes de FUP 000100 também é muito semelhante ao observado para os demais Sphagesauridae, apresentando em suas facetas de desgaste estrias sub-horizontais, associadas em estudos anteriores a um complexo sistema de mastigação, com movimentos propalinais (Pol, 2003; Andrade & Bertini, 2008; Iori & Carvalho, 2018). Nos dentes de FUP 000100 também é possível observar a mesma constrição entre a raiz e a coroa dos dentes, assim como visto para os demais membros do clado (Pol, 2003; Andrade & Bertini, 2008; Novas et al., 2009; Iori & Carvalho, 2011; Pol et al., 2014). FUP 000100 não apresenta mais de uma carena denticulada em seus molariformes, assim como as espécies de *Caipirasuchus*, *Armadillosuchus*, *Caryonosuchus* e *Sphagesaurus*, mas diferentemente de *Adamantinasuchus* e *Yacararani* (Nobre & Carvalho, 2006; Novas et al., 2009; Iori & Carvalho, 2011), que podem apresentar até três.

Uma das principais diferenças observadas em FUP 0100 e *Armadillosuchus*, é que em FUP 000100 os dentes molariformes não apresentam continuação das cristas apicobasais na superfície da raiz, sendo essa uma característica observada apenas em *Armadillosuchus*. Uma característica nova até então em Sphagesauridae, e diagnóstica de FUP 00100, é descrita para os dentes molariformes: um padrão de dentículos duplos na carena, onde sulcos interdenticulares separam duplas de dentículos e um sulco menor separa os dentículos da dupla. Essa característica não aparenta estar relacionada ao processo de preservação ou de desgaste em vida dos dentes, visto que também pode ser observada em dentes isolados que apresentam certo grau de desgaste e em um dente de reposição maxilar, que não apresenta superfícies de desgaste (**Error! Reference source not found.-D**).

Pequenos fragmentos da pré-maxila e da maxila estão preservados, sendo poucas as características diagnósticas evidentes. A superfície lateral destes ossos é lisa ao longo da margem alveolar, assim como nos outros Sphagesauridae, havendo a presença de forâmens neurovasculares. Além disso, FUP 000100 possui a mesma ornamentação da superfície dorsal do crânio, com sulcos, cristas e pequenas fossas, observada aqui principalmente na pré-maxila e amplamente descrito para Notosuchia e Sphagesauridae. Em *Caryonosuchus*, essa ornamentação apresenta uma forma mais derivada dessa condição na porção anterior do rostro onde, além da ornamentação típica há tubérculos alinhados anteroposteriormente (Kellner *et al.*, 2011a). Além disso, a pré-maxila possui uma protuberância em sua porção posterior, que por não ser observada inteiramente pode ser interpretada como a protuberância associada ao dente caniniforme hipertrofiado ou a expansão lateral da pré-maxila em relação maxila que é reportada em outros notosuchia avançados (Pol *et al.*, 2014).

Na porção posterior da maxila, em contato com jugal e lacrimal, destaca-se um padrão de ornamentação com sulcos e fossas semelhante ao observado em *Armadillosuchus*, mas diferente do reportado para *Caipirasuchus*, *Yacarerani* e *Sphagesaurus*, que possuem essa região lisa ou com a ornamentação pouco desenvolvida (Pol, 2003; Pol *et al.*, 2014). O jugal de FUP 000100, assim como de outros Sphagesauridae, não apresenta em sua porção anterior o desenvolvimento da barra do jugal, que é reportada para *Sphagesaurus* (Pol, 2003).

Nenhuma característica de destaque está preservada nos fragmentos do teto do crânio – pós-orbital e esquamosal – de FUP 000100, exceto pela ornamentação típica da superfície dorsal já reportada, com sulcos e fossas, mas que não é presente em sua superfície ventral. Além disso, FUP 000100 não apresenta indícios de possuir um supraesquamosal nessa mesma região, assim como o observado em *Armadillosuchus* (Marinho & Carvalho, 2009).

De maneira geral, os fragmentos mandibulares preservados de FUP 000100 não apresentam ornamentações em suas porções mais laterais e dorsais, nem dão indícios de que tal característica estava presente, apresentam apenas forâmens neurovasculares perfuram a margem alveolar do dentário. O fragmento esquerdo de dentário de FUP 000100 preserva a porção de transição dos alvéolos dentários anteriores, que corresponde à transição de dentes incisiformes para molariformes na mandíbula, sem uma expansão lateral da plataforma alveolar, de maneira semelhante ao visto nos esfagessaurídeos de maior tamanho corporal, *Armadillosuchus*, *Caryonosuchus* e *Sphagesaurus*, e diferente do padrão observado para as espécies de *Caipirasuchus* e *Yacararani* e outros notosuchia avançados mais basais, como *Mariliasuchus* (Pol, 2003; Zaher *et al.*, 2006; Marinho & Carvalho, 2009; Novas *et al.*, 2009; Kellner *et al.*, 2011a; Iori *et al.*, 2013).

De maneira geral, o surangular e angular de FUP 000100 preservam aspectos gerais observados amplamente em Mesoeucrocodylia, como as tuberosidades dorsal e ventral do coronoide na superfície medial do surangular, e uma fossa e crista lateral no angular que se estendem ventralmente ao longo da fenestra mandibular, que até então estavam preservadas e descritas apenas para *Adamantinasuchus*, *Yacararani* e *Caipirasuchus stenognathus* dentre os Sphagesauridae (Nobre & Carvalho, 2006; Novas *et al.*, 2009; Pol *et al.*, 2014). Tanto nestas espécies quanto em FUP 000100, essa crista se desenvolve anteriormente, enquanto que, posteriormente, a crista lateral e a fossa se tornam, respectivamente, menos pronunciadas e rasas. Uma clara distinção pode ser feita entre o angular destas três espécies, que possuem a região abaixo da fenestra mandibular lateral preservada, e de FUP 000100: uma projeção descendente logo abaixo do processo ascendente medial, denominada aqui de processo descendente medial. Essa característica não é descrita para *Adamantinasuchus*, *Yacararani* e nem para *C. stenognathus*, que são esfagessaurídeos de menor porte, e descrita pela primeira vez em um esfagessaurídeo de grande porte. Entretanto, essa porção da mandíbula não é preservada em *Armadillosuchus*, *Caryonosuchus* e *Sphagesaurus*, o que dificulta determinar se é uma

característica diagnóstica de FUP 000100 como uma espécie nova, ou uma característica nova associada aos esfagessaurídeos de maior tamanho corporal (Nobre & Carvalho, 2006; Novas *et al.*, 2009; Pol *et al.*, 2014). No surangular, destaca-se a ausência de forâmens neurovasculares na porção anterior dorsal, assim com o reportado para *C. paulistanus*, enquanto em *C. montealtensis* e *C. stenognathus* são reportados dois forâmens semelhantes na mesma porção (Andrade & Bertini, 2008; Iori & Carvalho, 2011; Iori *et al.*, 2013; Pol *et al.*, 2014). Já para os demais Sphagesauridae, essa porção não está preservada.

Poucos elementos do esqueleto axial de FUP 000100 puderam ser comparados, tanto por sua natureza fragmentária, como é o caso do centro vertebral (Figura 11-A), quanto pela escassez de elementos do esqueleto pós-crânio descritos para Sphagesauridae em geral (Leardi *et al.*, 2015; Iori *et al.*, 2016). De maneira geral, a costela cervical de FUP 000100 segue o já observado em *Yacarerani* e *C. montealtensis* (Leardi *et al.*, 2015; Iori *et al.*, 2016), diferindo de *Araripesuchus tsangatsangana* e *Simosuchus clarki* (Turner, 2006; Georgi & Krause, 2010) por não possuir o espinho projetado dorsoposteriormente em seu processo posterior.

Já as costelas dorsais de FUP 000100, que preservam sua porção proximal, não aparentam paquiostose, diferente do observado em *Armadillosuchus*, visto que após o pescoço das costelas, há um afinamento das margens anterior e posterior que, em alguns casos, é tão acentuada que chega a formar uma quilha, fato não observado para as costelas de *Armadillosuchus* (Marinho, 2009). Entretanto, vale ressaltar que nem FUP 000100 e nem *Armadillosuchus* preservam inteiramente suas costelas dorsais para que uma comparação mais detalhada seja feita.

A cintura escapular de FUP 000100 está representada apenas por um fragmento do coracóide que preserva o forâmen coracóide e a margem anterior do osso nessa porção. Este forâmen ovalado e constrito, semelhante ao descrito para *C. montealtensis* e *Yacarerani*, e diferente ao forâmen de abertura circular descrito para *Simosuchus*.

De maneira geral, o úmero de FUP 000100 apresenta as características gerais já observadas em outros clados de Notosuchia, como *A. tsangatsangana*, e esfagessaurídeos como *Yacarerani*, *C. paulistanus*, *C. montealtensis* e *Armadillosuchus*, tendo uma porção proximal bem desenvolvida, especialmente a projeção do processo umeral medial, e uma crista deltopeitoral que se estende ao longo de toda porção proximal e diáfise até quase

1/3 do comprimento total do úmero e que desloca-se medialmente (Turner, 2006; Leardi *et al.*, 2015; Iori *et al.*, 2016), sendo diferente do observado em *Simosuchus*, onde a porção proximal também é bem desenvolvida mas de maneira uniforme entre as projeções lateral e medial do úmero, e a crista deltopeitoral não avançando distalmente além de 1/2 do comprimento (Sertich & Groenke, 2010). A porção distal do úmero de FUP 000100 também apresenta as depressões nas superfícies anterior e posterior vistas em mesoeucrocodylia, sendo a depressão anterior acentuadamente mais profunda que a posterior, mas que assim como o reportado em *Yacarerani*, essa profundidade acentuada pode estar associada a um processo de esmagamento dessa porção do úmero de FUP 000100 (Leardi *et al.*, 2015).

A ulna e o rádio de FUP 000100 preservam características anatômicas gerais observadas em Notosuchia, como cristas associadas a inserção muscular ao longo de superfície da diáfise e projeções lateromediais em suas superfícies articulares. Entretanto, características chaves na diferenciação destes ossos em FUP 000100 e *Yacarerani* ou *Simosuchus*, não estão bem preservados, como o processo olecrânio da ulna e os processos presentes nas articulações proximais e distais desses ossos. Entretanto, na porção articular da epífise distal ulna de FUP 000100 identifica-se um sulco separando os processos anterior e posterior oblíquos bem mais desenvolvido que os vistos em *Yacarerani* e *Simosuchus* (Sertich & Groenke, 2010; Leardi *et al.*, 2015), mas aparentemente, assim como o observado por Leardi *et al.* (2015), o desenvolvimento deste sulco está associado a uma compressão do fóssil.

Uma das características de destaque de FUP 000100 estão na preservação da maioria dos elementos dos *carpus* e *manus*, que permite uma visualização de todas as vistas (Figura 18). Tanto os elementos direitos quanto esquerdos estão em bom estado de preservação, estando quase todos elementos presentes (Tabela 1, Figura 18). De maneira geral, o radial e o ulnar preservam aspectos similares aos vistos em *Yacarerani* e *Armadillosuchus*. Entretanto, os radiais de FUP 000100 apresentam um sulco oblíquo bem definido entre a crista anterior e o processo proximal, que não é visto nos esfagossaurídeos mencionados nem em *Simosuchus*. Além disso, em vista proximal, a superfície articular de FUP 000100 apresenta uma curvatura anteroposterior similar à vista em *Simosuchus*, mas com sua porção convexa projetada mais lateralmente do que posteriormente, e que não pode ser observada em *Armadillosuchus* (Sertich & Groenke, 2010). Essa mesma curvatura em *Yacarerani* é bem mais acentuada quem e FUP 000100

e possui um formato de crescente (Pol & Leardi, 2015). Embora o carpal distal (dc) preservado de FUP 000100 não preserve todas as superfícies de articulação para os metacarpos, este preserva uma morfologia similar ao dc IV+V de *Simosuchus*, sendo retangular de bordas arredondadas em vista proximal e com uma leve projeção palmar, e preservando a superfície para o mc III, mas diferindo do mesmo carpo distal de *B. albertoi*, que em vista proximal é mais ovalado do que retangular (Nascimento & Zaher, 2010). *Yacarerani* também preserva um carpo distal, entretanto, este é interpretado como o dc II+III.

Os metacarpos de FUP 000100 aparentam ter duas morfologias básicas distintas, de metacarpos de diáfise com seção ovalada achatada dorsoventralmente em sua porção média, vistas do mc I-III, e a morfologia observada mc IV e que aparenta se repetir no mc V dado suas proporções preservadas. De maneira geral essa primeira morfologia se assemelha à observada em *Armadillosuchus*, com as porções proximais dos metacarpos se expandindo lateralmente e de diáfise de largura semelhante a porção articular distal. Esse padrão é observado em outros Notosuchia, como *Simosuchus*, *Baurusuchus albertoi* e *Araripesuchus tsangatsangana* (Turner, 2006; Nascimento & Zaher, 2010; Sertich & Groenke, 2010) e no esfagessaurídeo *Yacarerani*. O que difere os metacarpos de *Armadillosuchus* e FUP 000100 destes é sua maior razão entre a largura da diáfise e comprimento, especialmente *Yacarerani* que possuem metacarpos mais longos e delgados (Leardi *et al.*, 2015). Já a segunda morfologia descrita para FUP 000100 difere da observada em *Armadillosuchus*, visto que no último não há uma mudança expressiva na largura da diáfise a medida que esta avança distalmente, enquanto no primeiro há uma compressão lateral da superfície dorsal do metacarpo, dando uma seção triangular ao osso nessa porção.

De maneira geral, as falanges de FUP 000100 se assemelham mais às de *Armadillosuchus* e *Simosuchus*. Assim como os metacarpos, as falanges não ungueais destes crocodiliformes apresentam uma maior razão entre sua largura média e comprimento, sendo quase tão larga quanto comprida na falange distal (terceira) do dígito III de FUP 000100 (Figura 17), diferente do observado para *B. albertoi* e o esfagessaurídeo de pequeno porte *Yacarerani*, que mantêm um aspecto de falanges mais compridas que largas. De maneira geral, as falanges ungueais de FUP 000100 possuem uma curvatura lateral com sua porção distal se projetando lateralmente. Essa característica é observada em *Simosuchus*, *B. albertoi*, *A. tsangatsangana* e nos esfagessaurídeos que

preservam seus ungueais: *Yacarerani*, *C. montealtensis* e *Armadillosuchus*. Entretanto, as porções distais dos ungueais de *Armadillosuchus* e FUP 000100 se projetam lateralmente num ângulo de aproximadamente 45° em relação a superfície de articulação proximal, que por sua vez, em vista proximal, avança na superfície lateral ungueal, enquanto nos outros esfagessaurídeos e notossúquios mencionados esse avanço não é acentuado (Leardi *et al.*, 2015). Chama a atenção notar que esfagessaurídeos de grande porte como *Armadillosuchus* e FUP 000100 compartilhem tantas características dos elementos do *carpus* e *manus* com um notossúquio não avançado, em alguns casos mais até do que com outros esfagessaurídeos. Entretanto, essas características podem representar homoplasias relacionadas a adaptações ecomofológicas destes animais, como possíveis adaptações para escavar (Gomani, 1997; Marinho, 2009; Sertich & Groenke, 2010).

A cintura pélvica de FUP 000100 está representada por dois fragmentos, direito e esquerdo, da base da lâmina do púbis e aparenta ter as características gerais destes elementos observadas em *Simosuchus*, *B. albertoi* e *Yacarerani*, tendo uma convexidade lateral mais acentuada e disposta mais proximalmente que a convexidade medial (Nascimento & Zaher, 2010; Sertich & Groenke, 2010; Leardi *et al.*, 2015).

Outra característica compartilhada entre FUP 000100, *Armadillosuchus* e *Simosuchus* é a presença de um complexo sistema de escudos dérmicos que, de maneira geral, são constituídos por placas de morfologias variadas que podem ser associadas à diferentes partes do corpo ou escudos dérmicos. As placas de *Simosuchus* possuem um formato geral retangular em quase todos os escudos, podendo ter margens suturadas ou com superfícies articulares, assim como *Montealtosuchus arrudacamposi*. Já as placas de FUP 0001000 e *Armadillosuchus* possuem uma maior variedade de formas, com as típicas placas retangulares com projeções laterais do escudo parasagital, observadas nos *Caipirasuchus*. E placas mais espessas do escudo nugal, que se articulam por suturas. Embora as placas de FUP 000100 estejam isoladas, nenhum outro notosuchia descrito até então apresenta um número tão diverso de morfologias de placas como o descrito para FUP 000100.

Os seixos isolados associados a FUP 000100 foram determinados como possíveis gastrólitos por atenderem a alguns requisitos sedimentológicos e tafonômicos, como terem sido encontrados *in situ*, apresentam granulometria maior que a da matriz

sedimentar do afloramento e que envolvia o fóssil, e estava associada a esqueletos articulados (Wings, 2004). Entretanto, um parâmetro crucial para determinação de gastrólitos fósseis não é atendido, pois os mesmos não estão preservados em uma posição que indicasse se tratarem de material associado ao conteúdo estomacal. Mesmo este último parâmetro sendo essencial para uma determinação não ambígua de gastrólitos fósseis, vale destacar que elementos de FUP 000100 foram movimentados durante processos tafonômicos, mas não de maneira expressiva, estando boa parte destes elementos bem próximos de suas posições anatômicas corretas. Embora essa determinação seja ambígua, destaca-se a importância de notar esses seixos durante o processo de preparação do fóssil, visto que gastrólitos podem acrescentar informações acerca da dieta destes animais ou de outros hábitos em vida.

Ao analisarmos as características diagnósticas dos gêneros de Sphagesauridae, que são possíveis de serem comparadas em FUP 000100, é possível observar vários pontos de intersecção, especialmente em características relacionadas a dentição que são observadas em todos esfagessaurídeos, como a rotação paramesial dos dentes maxilares desses animais (Andrade & Bertini, 2008; Marinho & Carvalho, 2009; Iori & Carvalho, 2011; Kellner *et al.*, 2011a; Pol *et al.*, 2014; Leardi *et al.*, 2015; Iori *et al.*, 2016). Mais além, ao observamos as diagnoses dos gêneros de esfagessaurídeos de grande porte, observa-se que FUP 000100 também apresenta apenas dois dentes pré-maxilares preservados, assim como *Armadillosuchus*, *Caryonosuchus* e *Sphagesaurus* (Pol, 2003; Marinho & Carvalho, 2009; Kellner *et al.*, 2011a). Entretanto, a variação no número de dentes pré-maxilares é comumente reportada em crocodilomorfos, inclusive nas formas viventes e em Sphagesauridae onde Iori *et al.* (2013), ao proporem a reclassificação de *Sphagesaurus montealtensis* como *Caipirasuchus montealtensis*, descrevem um novo espécime (MPMA 67-0001/00) com a presença de quatro dentes pré-maxilares e não apenas dois, como observado no holótipo (Andrade & Bertini, 2008; Iori *et al.*, 2013). Ainda sobre o número de dentes pré-maxilares, ao analisarmos essa diagnose para *Armadillosuchus*, essa característica é complementada com a especificação de que o segundo dente pré-maxilar seria o caniniforme hipertrofiado (Marinho & Carvalho, 2009), o que seria uma autapomorfia de *Armadillosuchus arrudai*. Entretanto, observa-se que o parátipo de *Armadillosuchus arrudai* (MPMA-64-0001-04) apresenta o caniniforme hipertrofiado como o primeiro dente pré-maxilar e o segundo se tratando de um dente de transição entre incisiformes e molariformes. De qualquer forma, ao focarmos

nas sinapomorfias de cada gênero, vemos que aquelas descritas para *Armadillosuchus* se encaixam melhor no que é possível se observar em FUP 000100. Dentre elas, a presença de escudos dérmicos imóveis, com placas dérmicas suturadas e hexagonais, e escudos articulados, com diferentes morfologias de placas dérmicas

Assim como a análise de características diagnósticas dos esfagessaurídeos de grande porte, as comparações morfológicas apontam uma maior associação de FUP 000100 ao gênero *Armadillosuchus* nas comparações relacionadas aos elementos do esqueleto pós-crâniano, como formas e proporções dos elementos do membro anterior, especialmente do autopodium, como os carpais, metacarpais e falanges; e do escudo dérmico, como diferentes formas de encaixe (suduradas e imbricadas) e morfologia de placas dérmicas, e a possível presença de escudos dérmicos distintos, como um escudo cervical imóvel e outro dorso-cervical articulado em bandas. Ainda assim, FUP 000100 apresenta características diagnósticas que o diferenciam de *Armadillosuchus arrudai* e de todos os outros esfagessaurídeos, como um padrão duplo de dentículos na carena dos molariformes, o processo medial descendente do angular, o sulco médio-proximal do radial e novas morfologias de placas dérmicas. Dessa forma, sua associação ao gênero *Armadillosuchus* é bem suportada, mas a distinção entre *A. arrudai* é clara, a partir de características próprias de FUP 000100. Entretanto, a descrição formal de uma nova espécie está comprometida por se tratar de um espécime bastante fragmentário, com poucos elementos em associação que representem de fato a anatomia deste animal, e com características diagnósticas que dependem desse entendimento da anatomia, como é o caso dos elementos do escudo dérmico: por exemplo, precisaríamos desses elementos e do esqueleto pós-crâniano articulados para entender se fato as placas hexagonais, maiores e mais espessas, correspondem a um escudo cervical similar ao descrito para *A. arrudai*. Em vista desses pontos, sugerimos que o espécime aqui descrito, FUP 000100, seja referido a partir de então como *Armadillosuchus* sp.

## CONCLUSÕES

Do ponto de vista anatômico, *Armadillosuchus* sp. (FUP 000100) possui características dos dentes únicas de Sphagesauridae, bem como uma maior semelhança de seus elementos pós-cranianos com os de *Armadillosuchus arrudai*, trazendo membros anteriores com uma maior razão entre a largura da diáfise e o comprimento total dos ossos, bem como falanges ungueais evidentemente curvadas lateralmente e possuindo

uma face de articulação proximal deslocada lateralmente. Essas características anatômicas permitem a codificação de caracteres chave para a reconstrução das relações de parentesco em Sphagesauridae e que posicionam *Armadillosuchus* sp. dentro deste grupo. Entretanto, este posicionamento se evidencia em uma politomia entre os esfagessaurídeos maiores e aos outros dois clados irmãos devido à pequena quantidade de caracteres codificados em *Armadillosuchus* sp., sendo necessários novos registros deste esfagessaurídeo e de outros para resolver essas relações ambíguas de parentesco, e permitam a descrição formal da espécie, bem como para fornecer dados para estudos que explorem aspectos morfofuncionais ou ecológicos para Sphagesauridae.

Os novos materiais descritos nesse trabalho, os quais incluem informações inéditas sobre a anatomia de Sphagesauridae de grande tamanho, como mandíbula, elementos do esqueleto axial e placas dérmicas, podem contribuir para a elaboração de maior número de características para futuras análises filogenéticas do grupo, o que pode mostrar a existência de um grupo monofilético de sphagesaurídeos de grande tamanho, junto com *Armadillosuchus* e *Caryonosuchus*, dentro da família Sphagesauridae.

A possível presença de gastrólitos associados a FUP 00100 pode fornecer mais pistas sobre a dieta alimentar desse grupo de notossúquios avançados. Nesse sentido, vale destacar que maior atenção deve ser dada aos trabalhos de coleta e preparação de novos materiais, visto que não há uma característica determinante para a identificação desses materiais no registro fóssil, exceto por sua posição em relação ao esqueleto preservado. Neste caso, gastrólitos verdadeiros podem ser confundidos com seixos trazidos pelo transporte sedimentar.

## BIBLIOGRAFIA

- Andrade, M. B., & Bertini, R. 2008. A New *Sphagesaurus* (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a Revision of the Sphagesauridae. *Historical Biology*, **20**(2):101-136. doi:10.1080/08912960701642949
- Batezelli, A. 2010. Arcabouço Tectono-estratigráfico e Evolução das Bacias Caiuá e Bauru no Sudeste Brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências*, **40**(2):265-285. 0375-7536
- Candeiro, C. R. A. 2005. Bauru Group (Late Cretaceous) Vertebrates from Triângulos Mineiro Region and Western São Paulo State, Brazil An Introduction. *Sociedade & Natureza*, **17**(32):27-35.
- Candeiro, C. R. A., & Rich, T. H. 2010. Overview of the Late Cretaceous Biota of the western São Paulo State, Brazil, Bauru Group. *Journal of South American Earth Sciences*, **29**(2):346-353. doi:10.1016/j.jsames.2009.08.001
- Candeiro, C. R. A., Santos, A. R., Rich, T. H., Marinho, T. S., & Oliveira, E. C. 2006. Vertebrate Fossils from the Adamantina Formation (Late Cretaceous), Prata Paleontological District, Minas Gerais State, Brazil. *Geobios*, **39**(3):319-327. doi:10.1016/j.geobios.2005.10.003
- Carvalho, I. S., Gasparini, Z. B., Salgado, L., Vasconcellos, F. M., & Marinho, T. S. 2010. Climate's Role in the Distribution of the Cretaceous Terrestrial Crocodyliformes Throughout Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **297**(2):252-262. doi:10.1016/j.palaeo.2010.08.003
- Carvalho, I. S., Ribeiro, L. C. B., & Avilla, L. S. 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research*, **7**(4):975-1002. 1342-937X
- Castro, M. C., Goin, F. J., Ortiz-Jaureguizar, E., Vieytes, E. C., Tsukui, K., Ramezani, J., Batezelli, A., Marsola, J. C. A., & Langer, M. C. 2018. A Late Cretaceous mammal from Brazil and the first radioisotopic age for the Bauru Group. *Royal Society Open Science*, **5**(5). doi:10.1098/rsos.180482
- Dias-Brito, D., Musacchio, E. A., De Castro, J. C., Maranhão, M. S. a. S., Suárez, J. M., & Rodrigues, R. 2001. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil-concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. *Revue de Paléobiologie*, **20**(1):245-304. 0253-6730

- Fernandes, L. A., & Coimbra, A. M. 2000. Revisão estratiográfica da parte oriental da bacia Bauru (Neocretáceo). *Revista Brasileira de Geociências*, **30**(4):717-728.
- Fiorelli, L. E., Leardi, J. M., Hechenleitner, E. M., Pol, D., Basilici, G., & Grellet-Tinner, G. 2016. A new Late Cretaceous crocodyliform from the western margin of Gondwana (La Rioja Province, Argentina). *Cretaceous Research*, **60**(194-209). doi:10.1016/j.cretres.2015.12.003
- Garcia, A. J. V., Rosa, A. a. S., & Goldberg, K. 2005. Paleoenvironmental and Paleoclimatic Control on Early Diagenetic Processes and Fossil Record in Cretaceous continental Sandstones of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **19**(3):243-258. doi:10.1016/j.jsames.2005.01.008
- Gasparini, Z. B. 1971. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana*, **8**(2):83-103. 1851-8044
- Georgi, J. A., & Krause, D. W. 2010. Postcranial axial skeleton of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**(sup1):99-121. doi:10.1080/02724634.2010.519172
- Gobbo-Rodrigues, S. R., Petri, S., & Bertini, R. J. 1999. Ocorrências de ostrácodes na Formação Adamantina do Grupo Bauru, Cretáceo Superior da Bacia do Paraná e possibilidades de correlação com depósitos isócronos argentinos. Parte I—Família Ilyocyprididae. *Acta Geológica Leopoldensia*, **23**(49):3-13.
- Godoy, P. L., Montefeltro, F. C., Norell, M. A., & Langer, M. C. 2014. An additional baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with evidence of interspecific predation among Crocodyliformes. *PLoS One*, **9**(5):e97138. doi:10.1371/journal.pone.0097138
- Goldberg, K., & Garcia, A. J. V. 2000. Palaeobiogeography of the Bauru Group, a Dinosaur-Bearing Cretaceous Unit, Northeastern Parana Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, **21**(2-3):241-254. doi:10.1006/cres.2000.0207
- Goloboff, P. A., & Santiago, A. C. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, **32**(3):221-238. doi:doi 10.1111/cla.12160
- Gomani, E. M. 1997. A crocodyliform from the Early Cretaceous dinosaur beds, northern Malawi. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **17**(2):280-294. 0272-4634

- Hay, O. P. 1930. *Second bibliography and catalogue of the fossil vertebrata of North America*.
- Hill, R. V. 2010. Osteoderms of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**(sup1):154-176. doi:10.1080/02724634.2010.518110
- Hone, D. W. E., & Faulkes, C. G. 2014. A Proposed Framework for Establishing and Evaluating Hypotheses About the Behaviour of Extinct Organisms. *Journal of Zoology*, **292**(4):260-267. doi:10.1111/jzo.12114
- Iori, F. V., & Carvalho, I. S. 2011. *Caipirasuchus paulistanus*, a New Sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian-Santonian), Bauru Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**(6):1255-1264. doi:10.1080/039.031.0601
- Iori, F. V., & Carvalho, I. S. 2018. The Cretaceous crocodyliform *Caipirasuchus*: behavioral feeding mechanisms. *Cretaceous Research*, **84**(181-187. doi:<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.11.023>
- Iori, F. V., Carvalho, I. S., & Marinho, T. S. 2016. Postcranial Skeletons of *Caipirasuchus* (Crocodyliformes, Notosuchia, Sphagesauridae) from the Upper Cretaceous (Turonian–Santonian) of the Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, **60**(109-120. doi:10.1016/j.cretres.2015.11.017
- Iori, F. V., Marinho, T. S., Carvalho, I. S., & Campos, A. C. A. 2013. Taxonomic Reappraisal of the Sphagesaurid Crocodyliform *Sphagesaurus montealtensis* from the Late Cretaceous Adamantina Formation of São Paulo State, Brazil. *Zootaxa*, **3686**(2):183-200. doi:10.11646/zootaxa.3686.2.4
- Kellner, A. W. A., Campos, D. A., Riff, D., & Andrade, M. B. 2011a. A New Crocodylomorph (Sphagesauridae, Notosuchia) with Horn-Like Tubercles from Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**(S57-S65. doi:10.1111/j.1096-3642.2011.00712.x
- Kellner, A. W. A., Figueiredo, R. G., Azevedo, S. a. K., & Campos, D. A. 2011b. A New Cretaceous Notosuchian (Mesoeucrocodylia) with Bizarre Dentition from Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**(S109-S115. doi:10.1111/j.1096-3642.2011.00711.x
- Kley, N. J., Sertich, J. J. W., Turner, A. H., Krause, D. W., O'connor, P. M., & Georgi, J. A. 2010. Craniofacial morphology of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes:

- Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**(sup1):13-98. doi:10.1080/02724634.2010.532674
- Kuhn, O. 1968. *Die Vorzeitlichen Krokodile*. Krailling bei München: Oebe.
- Learidi, J. M., Pol, D., Novas, F. E., & Suárez, R. M. 2015. The Postcranial Anatomy of *Yacarerani boliviensis* and the Phylogenetic Significance of the Notosuchian Postcranial Skeleton. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **35**(6):e995187: 995181-995132. doi:10.1080/02724634.2014.995187
- Marinho, T. S. 2009. A família Sphagesauridae (Crocodyliformes, Cretáceo Superior) da Bacia Bauru. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 70 p.
- Marinho, T. S., & Carvalho, I. S. 2007. Revision of the Sphagesauridae Kuhn, 1968 (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia). *Paleontologia: Cenários de Vida*, 481-487.
- Marinho, T. S., & Carvalho, I. S. 2009. An Armadillo-Like Sphagesaurid Crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **27**(1):36-41. doi:10.1016/j.jsames.2008.11.005
- Montefeltro, F. C., Larsson, H. C. E., França, M. a. G., & Langer, M. C. 2013. A New Neosuchian with Asian Affinities from the Jurassic of Northeastern Brazil. *Naturwissenschaften*, **100**(9):835-841. doi:10.1007/s00114-013-1083-9
- Nascimento, P. M., & Zaher, H. 2010. A new species of *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described for the family Baurusuchidae. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **50**(323-361. 0031-1049
- Nobre, P. H., & Carvalho, I. S. 2006. *Adamantinasuchus navae*: A new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Gondwana Research*, **10**(3-4):370-378. doi:10.1016/j.gr.2006.05.008
- Novas, F. E., Pais, D. F., Pol, D., Carvalho, I. S., Scanferla, A., Mones, A., & Riglos, M. S. 2009. Bizarre Notosuchian Crocodyliform with Associated Eggs from the Upper Cretaceous of Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**(4):1316-1320. doi:10.1671/039.029.0409
- Pol, D. 2003. New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**(4):817-831. doi:10.1671/a1015-7

- Pol, D. 2005. Postcranial remains of *Notosuchus terrestris* Woodward (Archosauria: Crocodyliformes) from the upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, **42**(1):21-38. 1851-8044 (on-line)
- Pol, D., & Leardi, J. M. 2015. Diversity Patterns of Notosuchia (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) during the Cretaceous of Gondwana. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*. doi:10.5710/peapa.10.06.2015.108
- Pol, D., Nascimento, P. M., Carvalho, A. B., Riccomini, C., Pires-Domingues, R. A., & Zaher, H. 2014. A New Notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the Phylogeny of Advanced Notosuchians. *PLoS One*, **9**(4):e93105. doi:10.1371/journal.pone.0093105
- Santucci, R. M., & Bertini, R. J. 2001. Distribuição paleogeográfica e biocronológica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências*, **31**(3):307-314. 0375-7536
- Sertich, J. J. W., & Groenke, J. R. 2010. Appendicular skeleton of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**(sup1):122-153. doi:10.1080/02724634.2010.516902
- Tavares, S. a. S. 2007. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. *Zootaxa*, **1607**(35-46).
- Tavares, S. a. S., Ricardi-Branco, F., & Carvalho, I. S. 2015. Osteoderms of *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Peirosauridae) from the Turonian-Santonian (Upper Cretaceous) of Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, **56**(651-661). doi:10.1016/j.cretres.2015.07.002
- Tavares, S. a. S., Ricardi-Branco, F., Carvalho, I. S., & Maldanis, L. 2017. The morphofunctional design of *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Upper Cretaceous) of the Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, **79**(64-76). doi:10.1016/j.cretres.2017.07.003
- Turner, A. H. 2006. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Historical Biology*, **18**(3):255-369. doi:10.1080/08912960500516112
- Uetz, P., & Etzold, T. 1996. The EMBL/EBI reptile database. *Herpetol. Rev*, **27**(175).
- Uetz, P., Freed, P., & Hošek, J. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org/>, acessado em [04/07/2018]

- Walker, A. D. 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, **257**(816):323-372. doi:10.1098/rstb.1970.0028
- Whetstone, K. N., & Whybrow, P. 1983. A cursorial crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), South Africa. University of Kansas Museum of Natural History. *Occasional Paper*, **106**(
- Wings, O. 2004. Identification, Distribution, and Function of Gastroliths in Dinosaur and Extant Birds with Emphasis on Ostriches (*Struthio camelus*). Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät, Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität, p.
- Wu, X.-C., & Sues, H.-D. 1995. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. *Nature*, **376**(6542):678-680.
- Wu, X.-C., & Sues, H.-D. 1996. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**(4):688-702. 0272-4634
- Zaher, H., Pol, D., Carvalho, A. B., Riccomini, C., Campos, D. A., & Nava, W. R. 2006. Redescription of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). *American Museum Novitates*, **3512**(1):1. doi:10.1206/0003-0082(2006)3512[1:rotcmo]2.0.co;2

