



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

**Paleohistologia dos fósseis de crocódilomorfos das regiões de Jales e Fernandópolis-SP,
Formação Adamantina, Grupo Bauru, Cretáceo Superior**

Roberto de Souza Dias Ricart

Dissertação de mestrado n. 386

Brasília, abril de 2017



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

**Paleohistologia dos fósseis de crocódilomorfos das regiões de Jales e Fernandópolis-SP,
Formação Adamantina, Grupo Bauru, Cretáceo Superior**

Roberto de Souza Dias Ricart

Dissertação de mestrado n. 386

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci

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

Brasília, abril de 2017

Banca examinadora

Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci (UnB)

Prof. Dr. André Eduardo Piacentini Pinheiro (UERJ)

Prof. Dr. Ricardo Lourenço Pinto (UnB)

**Dissertação apresentada na forma de artigo conforme Art. 35 do Regimento da
Pós-graduação do Instituto de Geociências da Universidade de Brasília.**

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, Carlos André e Fátima, e minha irmã, Paula por todo apoio e compreensão nessa jornada.

À minha família, avôs, avós, tios, tias, primos e primas, pelo estímulo desde pequeno para seguir com meus sonhos.

Aos meus amigos Pedro, Xico, Vê, Ribeiro, Ursinho, Desiree, Júlia, Elba, Rodrigo, Harumy, Nicole, Ingrid, entre outros, por estarem presentes sempre que precisei e por todo apoio e ajuda.

Aos meus amigos de laboratório Adriano Mineiro, Fábio de Oliveira, Felipe Cardia, Glauber Cunha, Henrique Tomassi, Joyce Celerino, Lucila Monteiro e Marcos Dumont, companheiros nessa loucura, por toda ajuda, apoio e momentos de descontração.

Aos professores Dr. Tamiel Khan Baiocchi Jacobson e Dra. Dulce Maria Sucena da Rocha, cujos ânimos contagiantes e opiniões ajudaram a construir esse texto.

Ao Laboratório de Laminação do Instituto de Geociências da Universidade de Brasília e à Seção de Laminação do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo pela confecção seções delgadas dos materiais utilizados

À CAPES, pelo auxílio financeiro ao longo do projeto.

Enfim, agradeço especialmente ao Dr. Rodrigo Miloni Santucci, por ter aceitado me orientar nesse trabalho que sempre foi meu sonho realizar. Agradeço pela paciência e toda confiança, apoio e auxílio desde antes de ingressar no trabalho de mestrado.

Posso imaginar poucas coisas mais belas ou intelectualmente profundas do que descobrir a base da nossa humanidade e os remédios para muitas das mazelas que sofremos escondidos em algumas das criaturas mais humildes que já viveram em nosso planeta.

Neil Shubin “A história de quando éramos peixes”

RESUMO

A diversidade de Crocodylomorpha no Brasil durante o Neocretáceo era muito grande, em especial no Grupo Bauru, localizado na porção central do país. Os três táxons utilizados nesse estudo são provenientes da Formação Adamantina, oeste do Estado de São Paulo, de rochas do Grupo Bauru. A Formação Adamantina é caracterizada por arenitos avermelhados, lamitos e conglomerados e suas rochas são interpretadas como depósitos essencialmente fluviais. Todos os crocodilomorfos estudados são Notosuchia, que possuem entre suas características adaptações para uma vida terrestre e apresentam grande diversidade ecológica, com alguns membros carnívoros e outros provavelmente onívoros. Um método para se entender melhor a biologia de organismos extintos e suas interações ecológicas é a análise histológica de seus fósseis, com estudos das seções delgadas de seus ossos e dentes. Com seções dos ossos é possível verificar o padrão de crescimento, estimar tempo de vida e ganho de massa anual. Já com seções de dentes é possível verificar tempo de formação do dente e espessura do esmalte. Até o momento não existem publicações que utilizem dessa técnica em crocodilomorfos além dos Neosuchia. Os três grupos de Notosuchia selecionados para esse trabalho foram: Baurusuchidae (adulto e juvenil), Sphagesauridae e *Mariliasuchus*. As seções de dentes mostraram que o tempo de formação entre os grupos varia proporcionalmente com o tamanho do dente e os esmaltes mais espessos estão associados aos grupos de dieta considerada herbívora (Sphagesauridae e *Mariliasuchus*). As seções de ossos apresentaram padrões de crescimento semelhante à dos crocodilos atuais. Em relação ao ganho de massa, o exemplar de *Mariliasuchus* apresentou um ganho de massa expressivo, com um ciclo de incremento equivalendo a até 90% da massa corporal e os Baurusuchidae adultos apresentaram um incremento médio de 25%, enquanto o juvenil, 42%. Por fim, foi possível inferir a idade em anos de um Baurusuchidae adulto, com valores variando de um mínimo de 8 anos (modelo Monomolecular) e um máximo de 15 (modelo Linear).

Palavras-chave: histologia dentária e óssea, Crocodylomorpha, Grupo Bauru, estimativa de idade e massa, Cretáceo

ABSTRACT

The diversity of Crocodylomorpha in Brazil during the Late Cretaceous was very large, especially in the Bauru Group, located in the central portion of the country. The three taxa used in this study came from the Adamantina Formation, Bauru Group, west of the State of São Paulo. The Adamantina Formation is characterized by reddish sandstones, mudstones, and conglomerates and their rocks are interpreted as essentially fluvial deposits. All the crocodylomorphs studied here are Notosuchia, which have among their characteristics adaptations to a terrestrial life and present great ecological diversity, with some carnivorous members and probably herbivore ones. One method to better understand the biology of extinct organisms and their ecological interactions is the histological analysis of their fossils, with studies of the thin sections of their bones and teeth. By using these thin sections, it is possible to estimate the pattern of growth, the age of the specimen at death, and annual mass gain. With sections of teeth, it is possible to estimate tooth formation time and enamel thickness. To date, there were no studies that used this technique with crocodylomorphs other than Neosuchia. The three groups of Notosuchia selected for this work were: Baurusuchidae (adult and juvenile), Sphagesauridae, and *Mariliasuchus*. The sections of teeth showed that the formation time between the groups varies accordingly to the size of the tooth. The thicker enamels are associated with the herbivorous diet groups (Sphagesauridae and *Mariliasuchus*). The sections of bones showed growth patterns similar to those of extant crocodiles. Regarding the mass gain, *Mariliasuchus* presented an expressive mass gain, with an incremental cycle equivalent to up to 90% of the body mass and the adult Baurusuchidae showed an average increment of 25% per year, while the juvenile increased in 42%. Finally, it was possible to infer the age in years of an adult Baurusuchidae, which varied from a minimum of 8 years (Monomolecular model) and a maximum of 15 (Linear model).

Keywords: bone and teeth histology, Crocodylomorpha, Bauru Grup, mass and age estimation, Cretaceous

SUMÁRIO

1. Apresentação	1
Capítulo 1 - Introdução	2
1. Introdução	2
2. Objetivos	8
3. Referências Bibliográficas	8
Capítulo 2 – Análise do Crescimento Dentário.....	11
1. Introdução	11
2. Geologia Regional.....	14
3. Materiais e Métodos	17
4. Resultados	18
5. Discussão.....	21
6. Conclusões	24
7. Referências bibliográficas	24
Capítulo 3 – Análise do Crescimento Ósseo	29
1. Introdução	29
2. Materiais e Métodos	37
3. Resultados	40
3.1. Descrição das seções delgadas	40
3.2. Cálculo da massa corporal e da idade	52
4. Discussões	58
5. Conclusões	61
6. Referências Bibliográficas	62

1. Apresentação

O formato dessa dissertação segue o Regulamento do Programa de Pós-graduação em Geologia da Universidade de Brasília, conforme o Art. 35 do Regimento. São discutidos os aspectos paleoecológicos e demais implicações do crescimento dentário e ósseo de três diferentes crocodilomorfos notossúquios (*Baurusuchidae*, *Sphagesauridae* e *Mariliasuchus*) tipicamente encontrados em rochas de idade cretácea do Grupo Bauru, no interior do Estado de São Paulo. Tal estudo é apresentado em três partes distintas, onde o Capítulo 1 apresenta os aspectos gerais e importância dos estudos histológicos, tanto em dentes, como em ossos, em vertebrados fósseis. O Capítulo 2 consiste de um dos artigos produzidos durante o trabalho e apresenta e discute o significado das diferenças observadas no crescimento dentário dos três grupos analisados. O Capítulo 3 apresenta e discute os resultados das análises do crescimento dos ossos longos dos fósseis estudados.

Os capítulos 2 e 3 (em forma de manuscrito) apresentam um resumo, introdução, justificativa, objetivo, materiais e métodos, resultados e discussão, conclusões e referências bibliográficas específicos. Os textos (ainda em português) foram elaborados seguindo basicamente os padrões dos periódicos internacionais que publicam esse tipo de trabalho.

Capítulo 1

1. Introdução

O Grupo Bauru (Fig. 1), depositado durante o Neocretáceo, se estende desde o norte do Paraná até o Triângulo Mineiro, passando pelo oeste do Estado de São Paulo e leste de Mato Grosso do Sul (Fernandes, 2004). É composto principalmente por depósitos lacustres rasos, fluviais e aluviais, representados essencialmente por lamitos, arenitos e conglomerados (Batezelli, 2010). As ocorrências de fósseis do Grupo Bauru compreendem microfósseis, crustáceos, moluscos, peixes, anfíbios, serpentes, lagartos, arcossauros, como crocodilomorfos, dinossauros avianos e não-avianos, e mamíferos (Bertini *et al.*, 1993, Fernandes, 2004, Bittencourt & Langer 2011).

Essa localidade tem uma rica fauna de Crocodylomorpha. Entre eles os Baurusuchidae, que aparentemente tiveram uma distribuição restrita pela Gondwana (Carvalho *et al.*, 2011), e os Sphagesauridae, que são um grupo endêmico da América do Sul (*sensu* Pol *et al.*, 2014) e eram provavelmente herbívoros (Andrade & Bertini, 2008). Esses dois grupos são os crocodilomorfos mais comuns no Grupo Bauru e recentemente despertaram ainda mais interesse devido ao achado de uma associação direta de um exemplar de Baurusuchidae com um Sphagesauridae em sua cavidade abdominal (Godoy *et al.*, 2013), confirmando uma relação predador-presa entre os representantes desses dois grupos. Ambos possuem características que sugerem estarem mais adaptados a uma vida terrestre (e.g., Andrade & Bertini, 2008; Nascimento & Zaher, 2011; Carvalho *et al.*, 2011; Riff & Kellner, 2011). Porém, apesar de abundantes, pouco se conhece sobre características como crescimento corporal e dentário e idade que esses animais podiam atingir. Tais informações podem ser obtidas através do estudo da histologia óssea e dentária desses grupos. Adicionalmente, na localidade de Marília-SP, ocorrem de forma mais restrita, fósseis do crocodilomorfo *Mariliasuchus*, o qual é considerado com um notossúquio mais relacionado à Sphagesauridae (*sensu* Pol *et al.*, 2014).

A histologia óssea pode ser aplicada em diversos contextos para se investigar a biologia de animais, especialmente para animais extintos cujo comportamento/crescimento não pode ser observado diretamente ou técnicas de

marcação e recaptura não podem ser aplicadas, como é usualmente feito com animais atuais (Padian & Lamm, 2013). Com auxílio da histologia óssea é possível estimar a idade do indivíduo na sua morte, idade que alcança maturidade esquelética e taxa de crescimento (e. g. Copper *et al.* 2008; Erickson, 2005; Erickson *et al.*, 2009; Padian *et al.* 2001; Sander *et al.*, 2006).

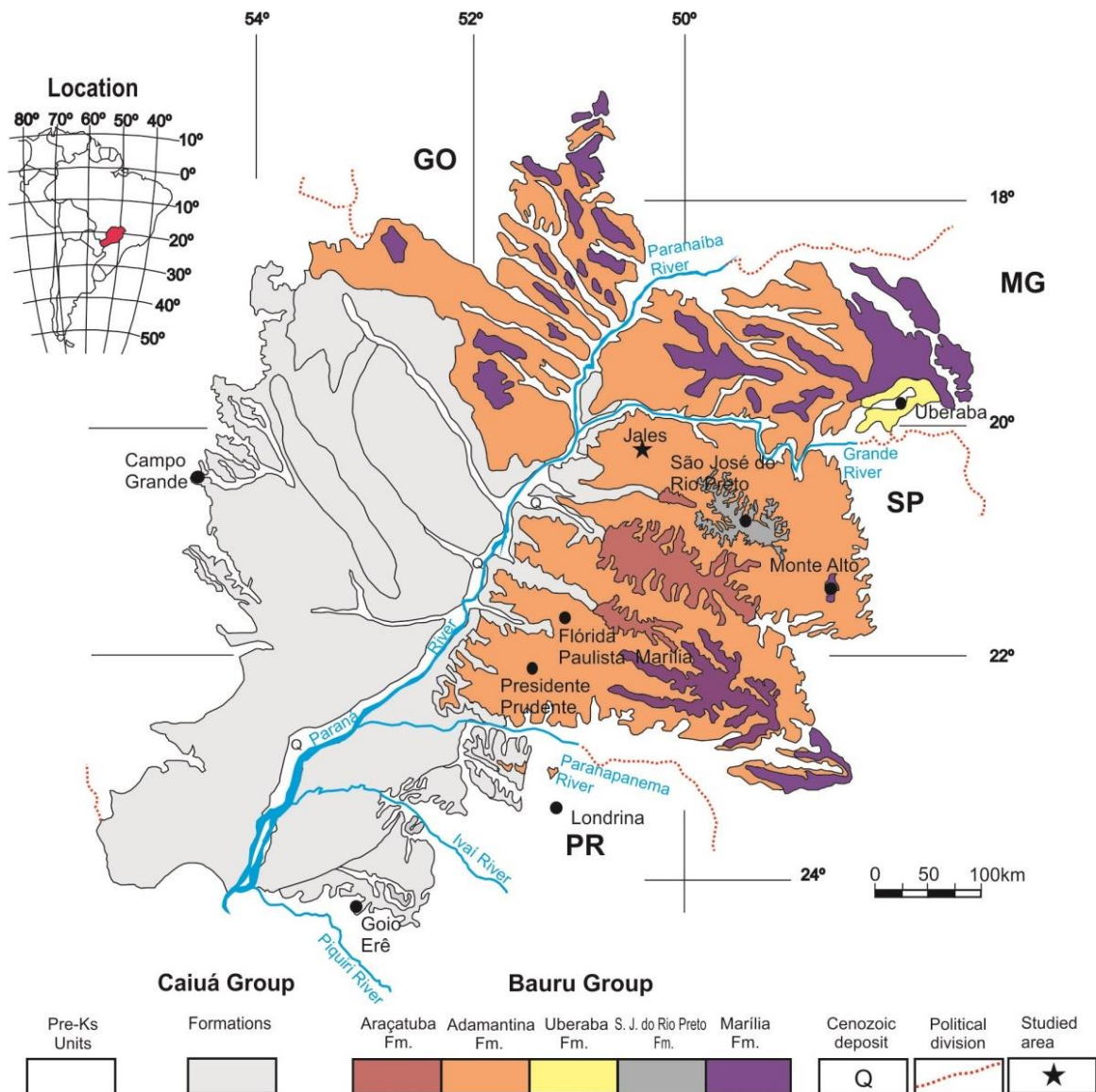


Figura. 1. Mapa geológico da Bacia Bauru. Compilado de Fernandes (1998), Fernandes & Coimbra (1996).

Existem duas formas para se estimar a taxa de crescimento através da histologia. Uma é avaliando o tipo do tecido ósseo primário. Como diferentes tipos de tecido ósseo

apresentam diferentes taxas de crescimento (e.g. tecido fibro-lamelar indica taxa de crescimento lento e tecido não lamelar indica taxa de crescimento rápido) em praticamente todos os táxons recentes (Padian *et al.*, 2001), é possível associar essas taxas de crescimento para organismos extintos também. A segunda forma é contando os anéis de crescimento (LAGs, ou “*lines of arrested growth*”), que são depositados nos ossos anualmente, como os anéis de crescimento das árvores (de Ricqlès *et al.*, 2006). Essas técnicas já foram aplicadas a diversos grupos de dinossauros, reforçando a ideia de que os dinossauros não-avianos, por exemplo, possuíam taxa de crescimento mais próxima a dos mamíferos e aves do que dos demais répteis atuais (e.g., Varricchio, 1993; Curry, 1999; Padian *et al.*, 2001; Horner & Padian, 2004).

Um método de conferir a taxa de reposição dentária em espécies extintas é analisando a histologia nos dentes, através de contagem de linhas de von Ebner. Em aligátors atuais essas linhas são depositadas diariamente, logo sua contagem serve para determinar a idade (em dias) do dente (Erickson, 1996). Esse estudo também demonstrou que a estimativa histológica para a taxa de reposição era coerente com a taxa real. Para fazer a estimativa, conta-se as linhas de von Ebner do dente funcional e subtrai-se o número de linhas do dente de reposição sucessivo. Como a deposição de linhas de von Ebner é diária também em muitos mamíferos, é provável que essa característica seja compartilhada entre os amniotas, podendo ser aplicada a táxons extintos.

Esse método foi aplicado em dois dinossauros saurópodes (D’Emic *et al.*, 2013), *Camarasaurus* e *Diplodocus*, que possuem volume dentário significativamente diferente (26.5 cm³ e 1.7 cm³ respectivamente). *Camarasaurus* (Fig. 2) apresentava uma média de reposição dentária de 62 dias, enquanto em *Diplodocus* era de 35 dias. A hipótese levantada para causa dessa diferença é que as dietas diferentes causaram essas consequências. Enquanto *Camarasaurus* se alimentava de folhagens mais altas, *Diplodocus* se alimentava de vegetação mais rasteira, logo consumia também grãos de sedimentos que causavam maior desgaste dentário.

As técnicas de estudos histológicos são muito usadas para dinossauros, mas até o momento, têm sido pouco aplicadas em crocodilomorfos. Erickson & Brochu (1999) aplicaram essa técnica em *Deinosuchus* (gênero de crocodiliano gigante do Cretáceo Superior da América do Norte) e reconstruíram seu padrão de crescimento.

Diferentemente dos dinossauros, que apresentam taxa acelerada de crescimento (Padian *et al.*, 2001; Horner & Padian, 2004), *Deinosuchus* tinha um desenvolvimento lento e levava cerca de 35 anos para atingir o tamanho adulto. Os autores descobriram que sua estrutura óssea era depositada por tecido ósseo lamelar-zonal, típico de crocodilianos não gigantes.

A histologia é uma ferramenta importante no estudo do desenvolvimento e crescimento de vertebrados e nunca foi aplicada para os crocodilomorfos do Grupo Bauru, unidade que possui uma das maiores diversidades de crocodilomorfos do Cretáceo mundial (Carvalho *et al.*, 2011). Além disso, os grupos a serem estudados (Baurusuchidae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*) possivelmente possuíam hábitos de vida significativamente diferentes dos crocodilomorfos atuais, sendo considerados como formas estritamente terrestres (e.g., Riff & Kellner, 2001; Godoy *et al.* 2016). Assim, estudos sobre a taxa de crescimento corporal podem contribuir com importantes informações sobre o metabolismo desses organismos e os estudos sobre o crescimento dentário podem fornecer pistas importantes sobre a dieta desses grupos. Por sua vez, numa escala mais ampla, essas informações sobre a fisiologia desses crocodilomorfos, advindas de estudos histológicos, são importantes para o estudo da evolução dos crocodilomorfos como um todo, tendo em vista que as formas atuais são muito diferentes e menos diversificadas em relação à fauna de crocodilomorfos encontrada no Neocretáceo mundial.

Os espécimes analisados foram preparados e tombados na coleção da Faculdade UnB Planaltina e correspondem a ossos longos e materiais dentários de crocodilomorfos (Baurusuchidae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*) coletados em rochas da Formação Adamantina nas regiões de Jales, Fernandópolis e Marília-SP. As lâminas foram confeccionadas através de cortes histológicos (transversais) nos dentes e nos ossos longos (fêmur, tíbia, úmero e outros).

Nos dentes são contadas as linhas de von Ebner (Fig. 2), que, por serem depositadas diariamente, fornecem o tempo de formação do dente. Ao compará-lo com o dente de reposição sucessivo e tirar a diferença do número de dias, tem-se a taxa de reposição dentária, já que crocodilomorfos apresentam perda e reposição de dentes contínua. Com esse método também é possível saber o número de dias necessário para o crescimento do dente. O corte é feito na base da coroa, a fim de maximizar o número de

linhas onde também é medida a espessura do esmalte do dente. Diferenças entre taxas de reposição, velocidade de crescimento dentário e tamanho de esmalte podem fornecer pistas importantes sobre a forma de alimentação do animal estudado (Hwang, 2011; D'Emic *et al.*, 2013).



Figura 2. Histologia dentária de *Camarasaurus* com as setas apontando para as linhas de von Ebner. Fonte: D'Emic *et al.* (2013).

Um princípio semelhante é usado em estudos de ossos longos, visando a análise do crescimento corporal. São contadas as linhas de crescimento (LAGs) observadas em seções transversais de ossos longos para os três grupos estudados. Porém, nesse caso, elas são depositadas anualmente. Também foram medidas as distâncias sucessivas das LAGs (Fig. 3), assim como o diâmetro, circunferência do osso utilizado. A medição da distância entre as LAGs demonstra a variação da taxa de deposição do osso. Se a distância for ficando menor nas partes mais externas do córtex, isso é um indício de diminuição de crescimento, pois menos osso foi depositado num mesmo período de tempo (um ano) (Padian & Lamm, 2013). Assim, é possível saber a idade do animal no momento em que ele foi fossilizado, quanto de massa corpórea ele adquiria por ano e com que velocidade ele crescia.

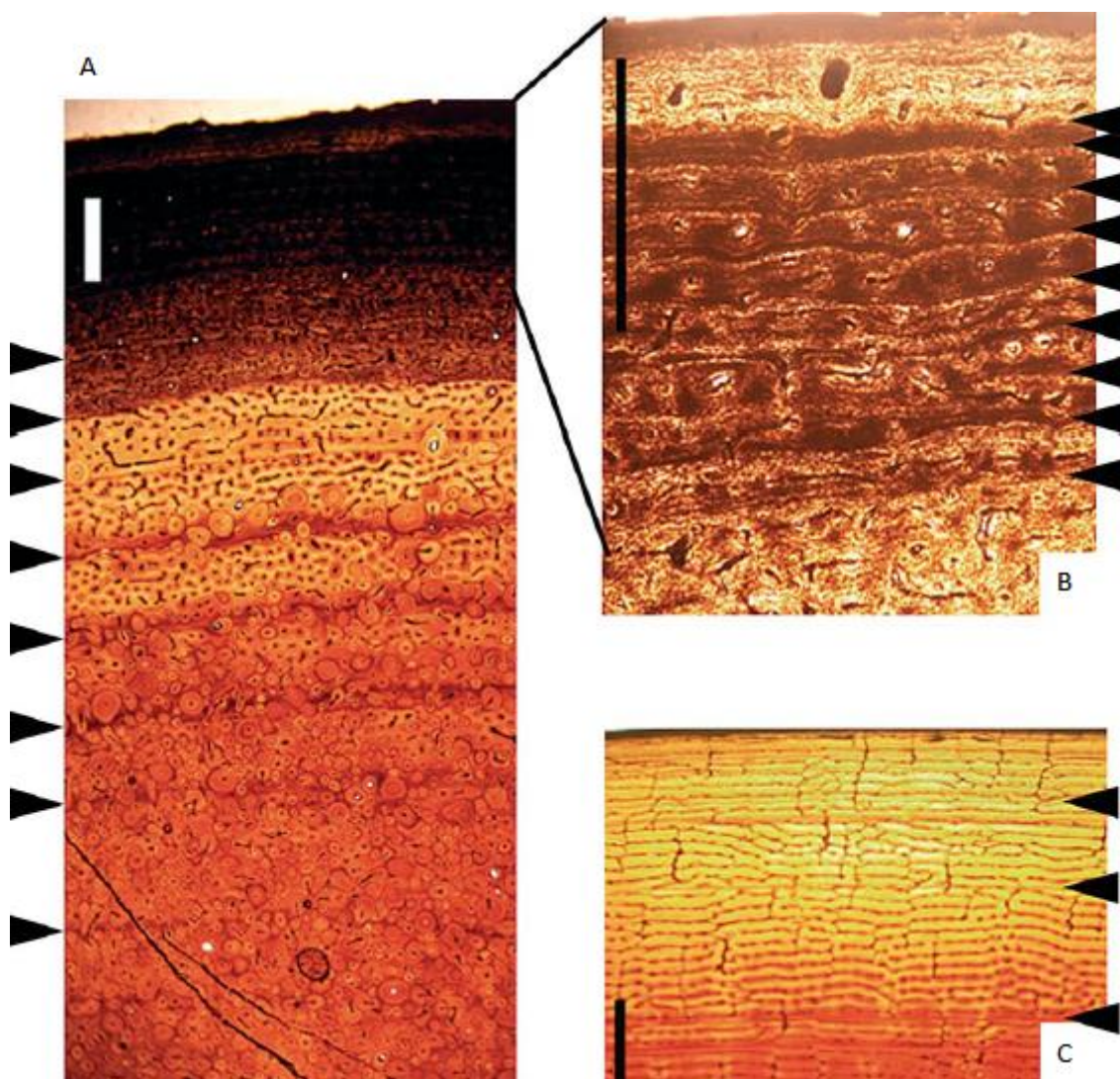


Figura 3. Histologia óssea da tíbia de um *Tyrannosaurus rex* com setas apontando para as LAGs. Letra (B) é uma aproximação da parte mais externa de (A), mostrando o espaçamento entre as LAGs diminuindo, de maneira semelhante ao que ocorre com aves e mamíferos. Escalas equivalem a 1mm
 Fonte: Horner & Padian (2004).

Para a análise dos cortes foi utilizado microscópio petrográfico, pois a luz polarizada auxilia na visualização das linhas, já que o tecido ósseo é composto por hidroxiapatita. Diferenças no padrão de extinção observadas na associação de minerais de hidroxiapatita também são úteis para a identificação de diferentes tipos de tecidos ósseos, fundamentais para a identificação das LAGs.

2. Objetivos

- Analisar a taxa de deposição crescimento dentária de três grupos de crocodylomorfos do Grupo Bauru (Baurusuchidae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*) e compará-las entre si e com espécies atuais.

- Comparar também taxa de crescimento ósseo nesses três grupos usando principalmente histologia dos ossos longos compará-las entre si e com as taxas de crocodylomorfos atuais

3. Referências Bibliográficas

ANDRADE, M.B. and BERTINI, R.J. 2008. Morphology of the dental carinae in *Mariliasuchus amarali* (Crocodylomorpha, Notosuchia) and the patterns of tooth serration among basal Mesoeucrocodylia. *Arquivos do Museu Nacional*, **66** (1), 63-82.

BERTINI, R.J., MARSHALL, L.G., GAYET, M. and BRITO, P. 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (upper Bauru Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. *Neues Jahrbuch für Geologie Paläontologie Abh*, **188** (1), 71-101.

BATEZELLI, A. 2010. Arcabouço tecno-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru no Sudoeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências*, **40** (2), 265-85.

BITTENCOURT, J.S. and LANGER, M. 2011. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83** (1), 23-60.

CARVALHO, I.S., TEIXEIRA, V.P.A., FERRAZ, M.L.F., RIBEIRO, L.C.B., MARTINELLI, A.G., NETO, F.M., SERTICH, J.J.W., CUNHA, G.C., CUNHA, I.C. and FERRAZ, P.F. 2011. *Campinasuchus dinizi* gen. SP. Nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. *Zootaxa*, **2871**, 19-42.

- CURRY, KA. 1999. Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (dinosaurian: sauropoda): new insights on growth rates and longevity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19** (4), 654-65.
- D'EMIC, M.D., WHITLOCK, J., SMITH, K.M., FISHER, D.C. and WILSON, J. 2013. Evolution of High Tooth Replacement Rates in Sauropod Dinosaurs. *PloS One*, **8** (7), e69235. doi:10.1371/journal.pone.0069235.
- ERICKSON, G.M. 1996. Daily Deposition of Dentine in Juvenile *Alligator* and Assessment of Tooth Replacement Rates Using Incremental Line Counts. *Journal of Morphology*, **228**, 189-94.
- ERICKSON, G.M. and BROCHU, C.A. 1999. How the 'terror crocodile' grew so big. *Nature*, **398**, 205-06.
- ERICKSON, G.M. 2005. Assessing Dinosaur Growth Patterns: A Microscopic Revolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **20** (12), 677-84.
- ERICKSON, G.M., RAUHUT, O.W.N., ZHOU, Z., TURNER, A.H., INOUE, B.D., HU, D., and NORELL, M. 2009. Was Dinosaurian Physiology Inherited by Birds? Reconciling Slow Growth in *Archaeopteryx*. *PloS One*, **4** (10), e7390. doi:10.1371/journal.pone.0007390.
- FERNANDES, L.A. 2004. Mapa litoestratigráfico da parte oriental da Bacia Bauru (PR, SP, MG), escala 1:1.000.000. *Boletim Paranaense de Geociências*, **55**, 53-66.
- GODOY, P.L., MONTEFELTRO, F.C., NORELL, M. and 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.
- HORNER, J.R., PADIAN, K. 2004. Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the Royal Society of London*, **271**, 1875-80.
- HWANG, S. 2011. The Evolution of Dinosaur Tooth Enamel Microstructure. *Biological Reviews*, **86** (1), 183-216.

- NASCIMENTO, P.M. and ZAHER, H. 2011. The skull of the Upper Cretaceous baurusuchid crocodile *Baurusuchus albertoi* Nascimento & Zaher 2010, and its phylogenetic affinities. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**, 116-31.
- PADIAN, K. and LAMM, E-T. 2013. *Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation*. 1st ed. University of California Press. Berkeley, CA. 285 p.
- PADIAN, K., DE RICQLÈS, A.J. and HORNER, J.R. 2001. Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature*, **412**, 405-08.
- POL, D., NASCIMENTO, P.M., CARVALHO, A.B., RICCOMINI, C., PIRES-DOMINGUES, R. and ZAHER, H. 2014. A New Notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the Phylogeny of Advanced Notosuchians. *PloS One*, **9** (4), e93105 (66). doi:10.1371/journal.pone.0093105.
- DE RICQLÈS, A., HORNER, J.R. and PADIAN, K. 2006. The interpretation of dinosaur growth patterns. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 596-97.
- RIFF, D. and KELLNER, A. 2011. Baurusuchid crocodyliforms as theropod mimics: Clues from the skull and appendicular morphology of *Stratiosuchus maxhechti* (Upper Cretaceous of Brazil). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**, S37-S56.
- SANDER, P.M., MATEUS, O., LAVEN, T. and KNÖTSCHE, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature*, **441**, 739-41.
- VARRICCHIO, D.J. 1993. Bone microstructure of the upper Cretaceous theropod dinosaur *Troodon formosus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13** (1), 99-104.

Capítulo 2

Análise do crescimento dentário dos Notosuchia (Crocodylomorpha) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior, do Sudeste do Brasil

Resumo: Durante o Neocretáceo do Brasil existiu uma grande diversidade de Crocodylomorpha, especialmente Notosuchia. Pouco se sabe sobre a biologia desse grupo e uma das formas de buscar esse tipo de informação é através de análises histológicas nas seções delgadas feitas nos dentes. Durante a formação dos dentes, linhas de crescimento (linhas de von Ebner) são depositadas diariamente e estas indicam o tempo de formação do dente. A espessura do esmalte também pode ser verificada com estudo histológico e esta pode fornecer pistas sobre a dieta do animal. Nesse trabalho, foram feitas quatro lâminas de dentes para três grupos de crocodylomorfos: Baurusuchidae juvenil e adulto, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*. Esses materiais foram coletados nas cidades de Fernandópolis, Jales e Marília-SP, em rochas do Grupo Bauru. Foram feitas seções delgadas dos dentes selecionados com o corte feito transversalmente na porção média da coroa. As linhas contadas mostraram grande variação no tempo de formação dos dentes, mas com espaçamento constante entre os grupos. A variação na espessura do esmalte sugere diferentes hábitos alimentares, com o esmalte de Sphagesauridae e *Mariliasuchus* proporcionalmente mais espessos que o esmalte de Baurusuchidae.

Palavras-chave: Notosuchia, dentes, histologia, Grupo Bauru, Cretáceo

1. Introdução

Durante grande parte do Mesozoico a diversidade de Crocodylomorpha foi muito mais elevada do que a atual (Brochu, 2003), com linhagens adaptadas a diferentes habitats e formas de alimentação (e. g. Thalattosuchia, Notosuchia, Eusuchia). A histologia dentária já foi usada para estudo de alguns grupos fósseis como dinossauros herbívoros, mosassauros, crocodylomorfos e mamíferos (e.g., Dean, 1993; D’Emic *et al.*, 2013; Gren and Lindgren, 2013), portanto apresentando potencial para fornecer informações sobre os hábitos alimentares desses animais. Especificamente, durante o Neocretáceo brasileiro, é conhecida uma grande diversidade de crocodylomorfos

Notosuchia, muitos deles encontrados em rochas do Grupo Bauru, que ocupa a porção centro-sul do Brasil (Fernandes, 2004). Dentre esses crocodilomorfos estão os Baurusuchidae que, aparentemente, tiveram uma distribuição restrita pela Gondwana, com uma dieta essencialmente carnívora (e.g., Carvalho *et al.*, 2010; Carvalho *et al.*, 2011), os Sphagesauridae, que são um grupo endêmico da América do Sul e eram provavelmente herbívoros (Andrade & Bertini, 2008; Ösi, 2013; Pol *et al.*, 2014) e o gênero *Mariliasuchus*, um Notosuchia encontrado, até o momento, apenas na região de Marília-SP (Carvalho & Bertini 1999).

Esses grupos possuem características que sugerem estarem mais adaptados a uma vida terrestre do que as formas atuais, como por exemplo: crânio comprimido lateralmente; abertura nasal localizada na parte anterior do focinho e voltada para frente, ao invés de posicionada na parte superior órbitas com posição lateral, espaço reduzido entre rádio e ulna e fêmur pouco curvo (Andrade & Bertini, 2008; Carvalho *et al.*, 2011; Nascimento & Zaher, 2010; Nascimento & Zaher, 2011; Godoy *et al.*, 2016). Esses grupos estão entre os crocodilomorfos mais comuns no Grupo Bauru e, recentemente, despertaram ainda mais interesse devido ao achado de uma associação direta de um exemplar de Baurusuchidae com um Sphagesauridae em sua cavidade abdominal (Godoy *et al.*, 2014), confirmando uma relação (paleoecológica) predador-presa entre representantes desses dois grupos. Porém, apesar de abundantes, pouco se sabe sobre a paleoecologia desses organismos. Esses três grupos de crocodilomorfos possuíam dentição heterodonte, com morfologias distintas para cada uma dessas linhagens, inclusive com indícios de que, pelo menos uma dessas formas (Sphagesauridae) processava seu alimento (Pol 2003, Ösi, 2013).

Esses três grupos de Notosuchia (Baurusuchidae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*) possuem relação filogenética relativamente próxima, com *Mariliasuchus* e Sphagesauridae mais relacionados entre si do que com Baurusuchidae (*sensu* Pol *et al.*, 2014). Esses dois primeiros pertencem a um grupo filogenético mais incluso, denominado informalmente de “notossúquios avançados” (*sensu* Pol *et al.*, 2014). Por sua vez, Baurusuchidae está mais relacionado com Sebecidae. Nesse sentido, a presença de grupos de crocodilomorfos distintos e com morfologia dentária diversificada em uma mesma unidade geológica remete à questão de como ocorria a partição de nicho nesse ambiente. Como evidências diretas de alimentação são raras para esses crocodilomorfos (vide Godoy *et al.*, 2014 para uma exceção), uma das

formas de se avaliar diferentes níveis de especialização e hábitos alimentares é através da histologia dentária.

Ao contrário do que geralmente é observado nos ossos longos da maior parte dos vertebrados, onde LAGs (*lines of arrested growth*) ou deposição de camadas concêntricas (anéis) de tecido ósseo com fibras mais organizadas e diminuição de vascularização indicam ciclos anuais de crescimento (e.g., Castanet *et al.*, 1993; Woodward, *et al.*, 2013), os dentes apresentam linhas de crescimento (linhas de von Ebner) depositadas diariamente (Erickson, 1996a e b). Por exemplo, o estudo de linhas de crescimento dentário é uma forma efetiva para determinar as taxas de desenvolvimento do dente, tanto para animais vivos quanto para os extintos. Em animais atuais, as linhas de von Ebner são formadas diariamente na porção mais interna da dentina com o crescimento do dente, logo sua contagem pode determinar a idade (em dias) de formação do dente (Erickson 1996). Se o dente de reposição sucessivo estiver presente (para as espécies que apresentam reposição dentária), também é possível realizar uma estimativa para taxa de reposição ao contar as linhas de von Ebner do dente funcional e subtraindo o número de linhas do dente de reposição (Erickson 1996). Como a formação de linhas de von Ebner é diária também em vários grupos de animais vivos (Carlson, 1990; Dean, 1993; Erickson 1996 a e b; Smith, *et al.* 2006), é provável que essa característica seja compartilhada entre os amniotas, podendo ser aplicada a táxons extintos pertencentes a esses grupos (Erickson, 1996a).

O uso de histologia dentária também pode fornecer pistas sobre dieta de animais extintos. Geralmente, animais herbívoros (especialmente os que mastigam o alimento) tendem a ter esmaltes mais grossos (Hwang, 2011) e maior taxa de reposição dentária comparado com carnívoros, provavelmente devido ao desgaste dentário (Erickson, 1996a; D'Emic *et al.*, 2013).

Os estudos deste tema direcionados para fósseis são focados principalmente em dinossauros (D'Emic *et al.*, 2013; Erickson, 1996a; Hwang, 2011; García and Zurriaguz, 2016) e mamíferos (Beynon *et al.*, 1998; Dean *et al.*, 2001), havendo poucos trabalhos sobre crocódilomorfos extintos (Gren and Lindgren, 2013), muitas vezes com enfoque maior nas formas viventes (Erickson, 1996b). O uso dessa análise de histologia dentária é importante por fornecer informações valiosas sobre biologia do animal extinto e do ambiente onde ele vivia. Os objetivos desse trabalho, portanto, são estudar

as linhas de crescimento dentário nesses três táxons, compará-las entre si e com as apresentadas por crocodilos atuais.

2. Geologia Regional

As rochas do Grupo Bauru, Cretáceo Superior, do Sudeste do Brasil, afloram nos estados de São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Goiás, ocupando uma área de aproximadamente 230.000 km² (Fulfaro, 1974). O Grupo Bauru é dividido nas formações Araçatuba, Adamantina, São José do Rio Preto, Uberaba e Marília (membros Ponte Alta, Serra da Galga e Echaporã), que em conjunto com o Grupo Caiuá, forma a Bacia Bauru (Batezelli, 2010) (Fig. 1).

Os limites da Bacia Bauru são caracterizados por processos erosivos e/ou tectônicos (Batezelli, 2010). O clima inferido para a época de deposição dos sedimentos é considerado como essencialmente como árido/semiárido (Batezelli *et al.*, 2005).

Especificamente, para a Formação Adamantina, duas propostas de idade são mais conhecidas: uma considera uma idade campaniana superior/maastrichtiana inferior (Gobbo-Rodrigues *et al.*, 2000; Santucci & Bertini, 2001) e a outra, proposta por Dias-Brito *et al.* (2001), considera sua parte inferior como turoniana-coniaciana e a sua parte superior como coniaciana-santoniana.

As rochas da Formação Adamantina são interpretadas como depositadas por um sistema de deposição de rios entrelaçados (Fernandes & Coimbra, 2000; Batezelli *et al.*, 2003). Segundo Batezelli (2010), ela é caracterizada por arenitos avermelhados, lamíticos e, subordinadamente, conglomerados, com intercalações lamíticas, constituídos por grãos arredondados a sub-arredondados de quartzo e hematita, com seleção moderada. Assenta-se de forma gradacional sobre os depósitos finos da Formação Araçatuba no Estado de São Paulo e sobre os basaltos da Formação Serra Geral nas demais localidades da bacia.

Os afloramentos de onde os materiais estudados (Baurusuchidae e Sphagesauridae) são provenientes se encontram nas regiões de Jales e Fernandópolis, Estado de São Paulo, e são compostos essencialmente por arenito fino, mal selecionado, com grãos maiores arredondados e grãos menores angulosos e incipiente estratificação plano-paralela (Fig. 2). Também apresentam camadas com maior contribuição de arenito médio (arredondado), com nódulos carbonáticos milimétricos, com fósseis de

crocodilomorfos associados com icnofósseis de invertebrados e do próprio crocodilomorfo (coprólitos e ninhos). Finalmente, também são encontradas camadas de arenito com cimentação carbonática, de cor acinzentada, intercaladas com camadas de arenito fino/muito fino siltoso. Em alguns locais, nas regiões mais elevadas com rocha preservada são encontrados siltitos com laminação plano-paralela (Fig. 2).

Especificamente, os restos de *Mariliasuchus* são encontrados na região de Marília, Estado de São Paulo, em dois afloramentos ao longo de uma estrada de terra e correspondem essencialmente a arenitos finos a muito finos, maciços, de cor esverdeada a avermelhada, correspondentes a Formação Adamantina.

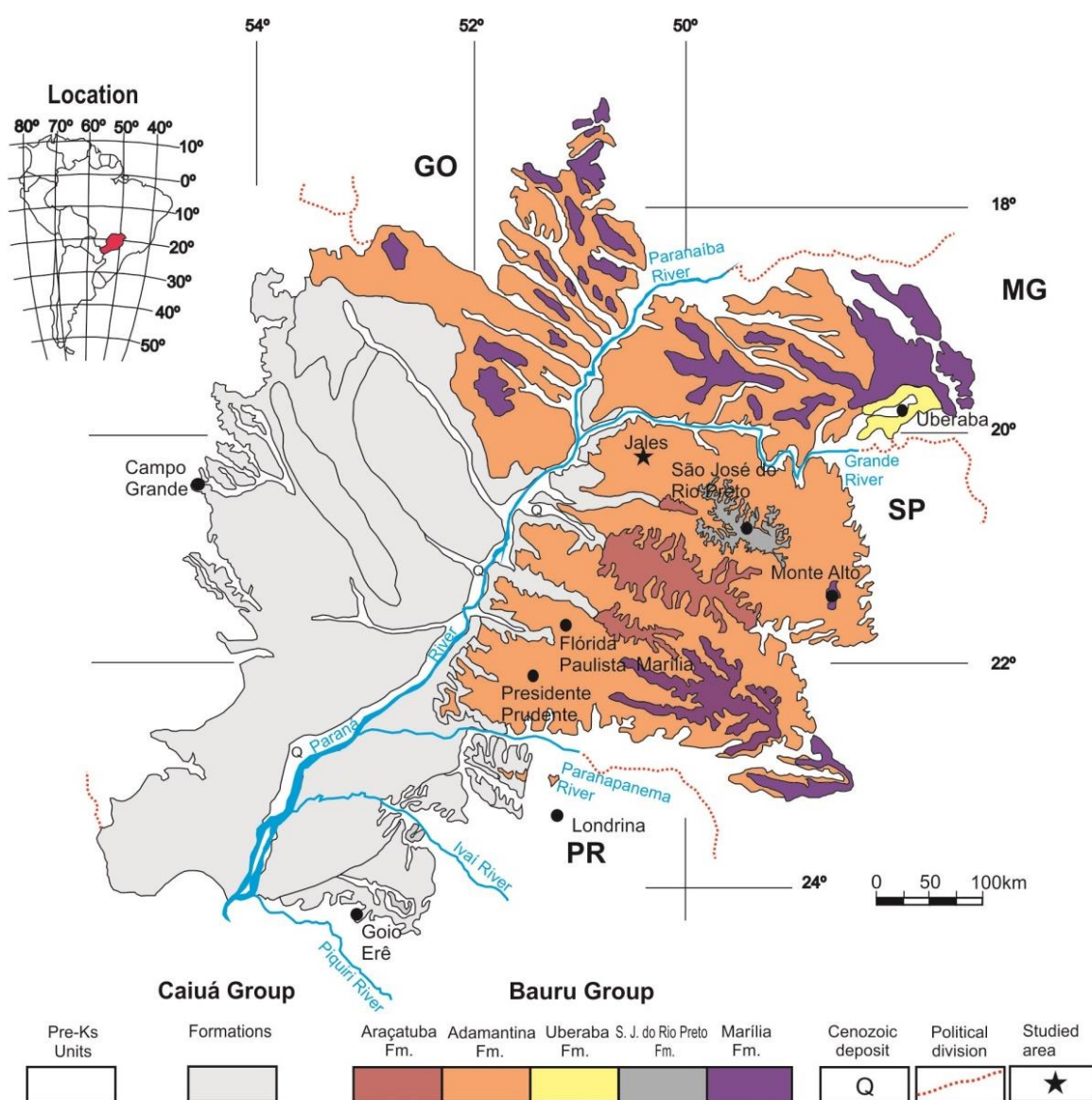


Figura. 1. Mapa geológico da Bacia Bauru. Compilado de Fernandes (1998), Fernandes & Coimbra (1996).

A interpretação dada para essa associação de rochas segue a mesma linha das propostas apresentadas na literatura, ou seja, de depósitos fluviais de sistemas entrelaçados (*braided*). Entretanto, a presença de ninhos com ovos de crocodilomorfos eclodidos na região de Jales e Fernandópolis, como reportado por Oliveira *et al.* (2011), e a presença de grande concentração de icnofósseis de invertebrados e marcas de raízes em alguns desses níveis de arenito, aponta para a presença de depósitos de barras de areia que ficavam temporariamente expostas a condições subaéreas. Caso contrário, não seria possível o desenvolvimento de vegetação (ainda que aparentemente herbácea e arbustiva) e a eclosão dos ovos de crocodilomorfos.

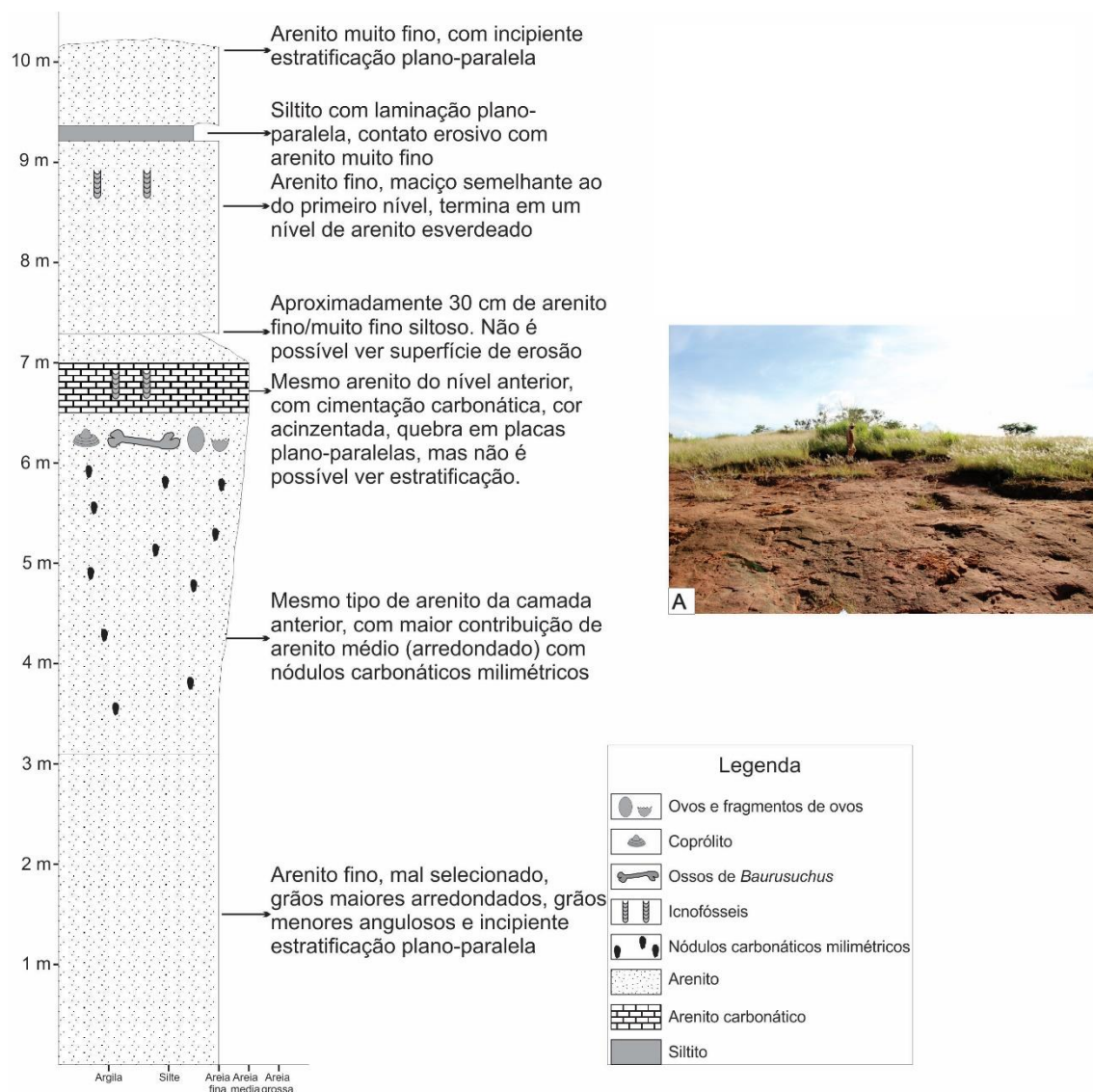


Figura 2. Coluna estratigráfica do afloramento na região de Jales-SP. **A**, vista geral do afloramento.

3. Materiais e Métodos

Os dentes foram coletados em rochas da Formação Adamantina, pertencentes ao Grupo Bauru. Amostras de Baurusuchidae e Sphagesauridae foram coletadas nas regiões de Jales e Fernandópolis-SP e as amostras de *Mariliasuchus*, na região de Marília-SP.

Os dentes selecionados são provenientes de crânios completos ou parcialmente completos dos táxons de interesse. Evitamos o uso de dentes isolados para diminuir a chance de erros de identificação taxonômica dos materiais a serem estudados. Observa-se que há um variado grau de heterodontia nesses três grupos, sendo ela um pouco menos evidente em Baurusuchidae, onde os dentes basicamente diferem uns dos outros pela variação do tamanho. Já em Sphagesauridae e *Mariliasuchus* observa-se um grau de variação morfológica mais evidente. Nestes dois táxons, claramente estão presentes dentes incisiformes, caniniformes e molariformes zifomorfos com coroas giradas (Andrade & Bertini, 2008). Devido ao tamanho reduzido dos demais dentes, optou-se por analisar o dente caniniforme de *Mariliasuchus*. No exemplar de Sphagesauridae analisado, este dente não está preservado. Desta forma, escolheu-se um dente molariforme mais próximo possível à posição do dente caniniforme. Em Baurusuchidae não há uma diferenciação morfológica dentária tão pronunciada e os dentes apresentam serrilha em ambas as carenas e basicamente diferem em tamanho, onde os dentes menores apresentam sessão mais circular e os dentes maiores geralmente apresentam sessão mais estreita lateralmente (Riff & Kellner, 2011). Como em Baurusuchidae essa diferenciação não existe, foi escolhido um dente da mandíbula proveniente da região equivalente de onde estaria implantado o dente caniniforme.

Os materiais selecionados foram impregnados a vácuo com resina epóxi transparente para a confecção das seções delgadas no Laboratório de Laminação do Instituto de Geociências da UnB e no Laboratório de Laminação da Universidade de São Paulo, seguindo os procedimentos descritos em (Padian & Lamm, 2013, capítulo 4). As seções foram feitas transversalmente na porção média da coroa do dente. As linhas de crescimento foram contadas manualmente quando possível. Em alguns casos, elas foram extrapoladas com base no tamanho médio de cada linha de von Ebner previamente medida para o dente em questão. O número então foi extrapolado para o raio da dentina para obtenção dos valores estimados para de toda a dentina. As lâminas

foram analisadas no microscópio petrográfico, pois a luz polarizada auxilia na visualização das linhas de crescimento.

Além da contagem das linhas de crescimento diário, o volume de cada dente analisado foi medido através da imersão em água em um recipiente graduado antes da confecção das lâminas.

Para fins de comparação com outros arcossauros, foram levantados dados de crescimento dentário e espessura de esmalte na literatura (e. g. D'Emic *et al.*, 2013; Erickson, 1996a e b; Gren *et al.*, 2013; Hwang, 2005).

A partir dos materiais disponíveis, foram selecionados exemplares de representantes de um *Mariliasuchus* (dente caniniforme) da maxila superior (FUP 109), um dente molariforme de grande tamanho de Sphagesauridae (FUP 100) e dois dentes de Baurusuchidae, um dente da maxila superior de indivíduo juvenil (FUP 104) e um dente da mandíbula de adulto (FUP 108).

4. Resultados

A seção do dente de Sphagesauridae (Tabela 1) tem um volume de $0,918 \text{ cm}^3$ e possui aproximadamente 4,35 mm de raio de dentina, não considerando o restante da cavidade pulpar e o esmalte. A espessura média do esmalte é de 0,30 mm, com uma variação de 0,26 mm e 0,36 mm entre o vale e a crista do esmalte, respectivamente. A espessura do esmalte também varia de acordo com a posição no dente. No lado oposto a faceta de desgaste se apresenta mais fina, variando entre 0,26 mm e 0,30 mm, já a região da faceta de desgaste (carena) varia entre 0,28 mm e 0,36 mm (Fig. 3A).

Foram contadas 116 linhas de von Ebner identificadas com segurança e elas possuem uma média de 24 μm de espessura. Existem vários espaços onde a visualização é mais comprometida, impedindo uma contagem precisa consecutiva. Porém, extrapolando o número de linhas com base na espessura média delas e o raio da dentina, o número total para essa seção é por volta de 181 linhas de crescimento. Nesse dente, observa-se também que as linhas de von Ebner são mais finas na porção mais externa da dentina (Fig. 3A).

O dente de *Mariliasuchus* apresenta um volume de $0,031 \text{ cm}^3$, sendo que sua seção é de aproximadamente 1,26 mm de raio de dentina, excluindo-se a espessura do

esmalte e do restante correspondente à cavidade pulpar. A espessura média do esmalte é de 0,08 mm, com uma variação de 0,06 e 0,09 mm. A espessura do esmalte varia pouco, não apresentando diferença entre o lado lingual e o labial e nem pela presença das cristas e vales que ornamentam o dente caniniforme dessa espécie, ou seja, a espessura do esmalte não é influenciada pela ornamentação do dente (Fig. 3B).

Foram contadas 17 linhas de von Ebner com segurança, com uma média de 25 μm de espessura. A região mais visível para a contagem das linhas é a porção mais externa da dentina. A região da dentina mais próxima à cavidade pulpar não apresenta linhas bem visíveis, sendo mais conspícuo um padrão de linhas radiais. Utilizando a extrapolação, o número total de linhas de von Ebner representando crescimento diário para a toda a seção de dentina é de aproximadamente 50 linhas de crescimento (Fig. 3B).

Tabela 1. Valores obtidos nos dentes selecionados de *Crocodylomorpha*

Táxon	Volume (cm^3)	Espessura de Esmalte (mm)	Linhas de von Ebner	Espessuras das linhas de von Ebner (μm)
Sphagesauridae (FUP 100)	0,918	0,30	181	24
<i>Mariliasuchus</i> (FUP 109)	0,031	0,08	50	25
Baurusuchidae (FUP 104)	0,055	0,06	58	25
Baurusuchidae (FUP 108)	0,554	0,08	146	25

O dente de *Baurusuchidae* juvenil possui volume de $0,055 \text{ cm}^3$ e a seção se apresenta mais elíptica, com a dentina variando entre 1,45 mm de raio no eixo menor e 2,30 mm no eixo maior, não considerando a cavidade pulpar e o esmalte. A espessura do esmalte é uniforme na circunferência do dente com uma média de 0,06 mm e este não possui ornamentação (Fig. 3C).

Foram contadas 35 linhas de von Ebner com segurança, com média de 25 μm de espessura. Essa seção está bastante quebradiça na porção mais externa e a porção mais próxima à cavidade pulpar apresenta manchas e linhas radiais mais escuras.

Extrapolando o número de linhas, o total para essa seção é de aproximadamente 58 linhas de crescimento (Fig. 3C).

O dente de Baurusuchidae adulto possui volume de $0,554 \text{ cm}^3$ e a seção tem aproximadamente 3,65 mm de raio de dentina, desconsiderando a cavidade pulpar e o esmalte. A espessura média do esmalte é de 0,08 mm e, assim como no juvenil, é uniforme em todas a circunferência do dente e também não apresenta ornamentação (Fig. 3D).

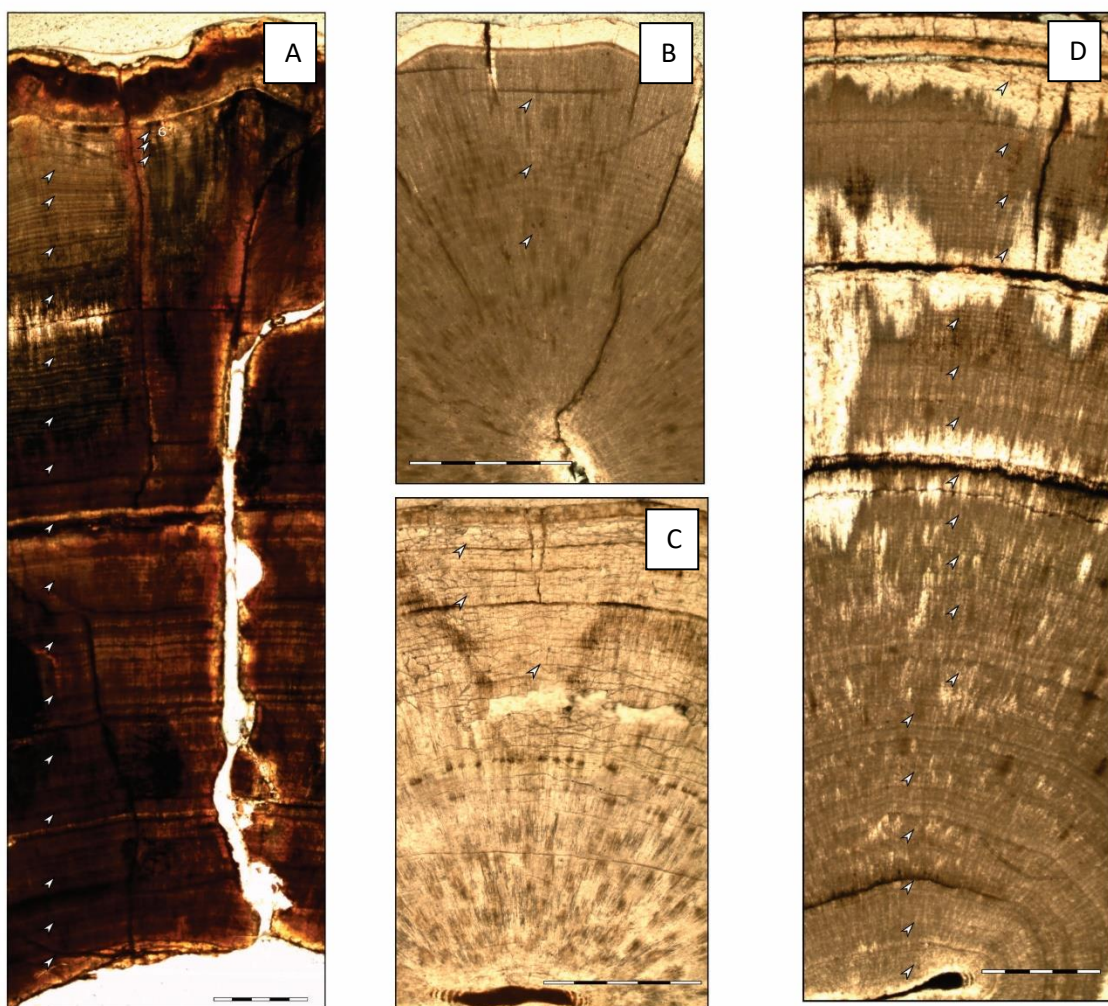


Figura 3: Seções delgadas de dentes de (A) Sphagesauridae (FUP 100), (B) *Mariliasuchus* (FUP 108), (C) Baurusuchidae juvenil (FUP 104) e (D) Baurusuchidae adulto (FUP 109). Em todas as imagens o esmalte está para cima e a cavidade pulpar na parte de baixo. As setas brancas indicam intervalos de dez linhas de von Ebner. Notar a diferença na espessura do esmalte nos exemplares de Sphagesauridae e *Mariliasuchus*. Escala = 0,5 mm.

Foram contadas 108 linhas de von Ebner identificadas com segurança e elas possuem uma média de 25 μm de espessura. Extrapolando o número de linhas, o total para essa seção é de aproximadamente 146 linhas de crescimento (Fig. 3D).

5. Discussão

Os dentes de Baurusuchidae apresentaram uma espessura média do esmalte em relação ao dente bem menor do que os valores apresentados por *Mariliasuchus* e Sphagesauridae. O esmalte representa 3,97% e 2,14%, respectivamente, do raio do dente de Baurusuchidae juvenil e adulto, enquanto para *Mariliasuchus* e Sphagesauridae representa 5,97% e 6,45%, respectivamente. A espessura de esmalte dos dentes em animais está comumente relacionada ao tipo de alimentação do indivíduo, com geralmente esmaltes mais grossos associados à herbivoria e ingestão de substâncias mais abrasivas (vide Tabela 2), como grãos de areia (D'Emic *et al.*, 2013). Essa relação dos dentes com a dieta também se reflete na taxa de reposição dentária, mas não foram encontrados exemplares de dentes com seus respectivos dentes de reposição sucessivos nos materiais estudados.

Em quase todos os dentes estudados o esmalte apresenta uma espessura uniforme ao redor de sua circunferência. Porém, o dente de Sphagesauridae apresenta maior assimetria na espessura do esmalte, outra característica associada à mastigação de materiais duros apresentada, por exemplo, em diversos grupos de dinossauros herbívoros (D'Emic *et al.*, 2013, Hwang 2005).

Os dentes de Baurusuchidae também apresentam ranhuras na superfície, as quais atingem a dentina, interpretadas como facetas de desgaste. Essas facetas são longitudinais em relação ao comprimento do dente (com orientação ápico-basal ao longo do eixo da coroa), aparentemente causadas pelo movimento de oclusão (ortal) da mandíbula. Os dentes de *Mariliasuchus* e Sphagesauridae apresentam facetas de desgaste orientadas horizontalmente, no lado lingual dos dentes da maxila superior e no lado labial dos dentes da mandíbula, sendo consideradas como evidência de mastigação (Pol, 2003; Nobre *et al.*, 2008). Essas marcas seriam causadas devido a um movimento ântero-posterior (propalinal) da mandíbula ao processar o alimento.

Há uma variação bastante grande no número de linhas de crescimento e, conseqüentemente, no número de dias de formação do dente, entre os espécimes

estudados. O dente de Sphagesauridae apresentou o maior número de linhas, com o total estimado em 181 na extensão da dentina. Os dentes Baurusuchidae apresentaram 58 e 146 linhas para o juvenil e o adulto, respectivamente. Por fim, o dente de *Mariliasuchus* foi o que apresentou o menor número, com 50 linhas de crescimento. Porém, a espessura média do espaçamento das linhas se manteve praticamente constante, mostrando que essa diferença no número de linhas é proporcional ao tamanho total a que os dentes atingem. Essa espessura média encontrada nos materiais estudados é significativamente maior do que a encontrada em outros arcossauros (vide Tabela 3), indicando maior deposição de dentina diária do que em outros táxons.

Tabela 2. Espessura de esmalte para arcossauros fósseis.

Táxon	Espécie	Idade	Espessura esmalte	Espessura total	Volume (ml)	Referência
Dinosauria	<i>Camarasaurus</i>	Jurássico Superior	1.0 mm (sem variação lábio-lingual)		26.5	D'Emic <i>et al.</i> , 2013
Dinosauria	<i>Diplodocus</i>	Jurássico Superior	0,5 mm (variação de 125-150% labial-lingual)		1.7	D'Emic <i>et al.</i> , 2013
Dinosauria	<i>Coelophysis</i>	Triássico Superior	0.01 mm			Hwang, 2005
Dinosauria	<i>Albertosaurus</i>	Cretáceo Superior	0.015-0.018 mm			Hwang, 2005
Dinosauria	<i>Velociraptor</i>	Cretáceo Superior	0.024 mm			Hwang, 2005
Dinosauria	<i>Ankylosaurus</i>	Cretáceo Superior	0.05 mm			Hwang, 2005
Dinosauria	<i>Psittacosaurus</i>	Cretáceo Inferior	0.06 mm no lingual e 0.002-3 mm no labial			Hwang, 2005
Dinosauria	<i>Triceratops</i>	Cretáceo Superior	0.300-0.325 mm	Obs. em Neoceratopsia só o lado labial do maxilar e o lingual do dentário tem esmalte		Hwang, 2005

Dinosauria	<i>Corythosaurus</i>	Cretáceo Superior	0.180 mm	Obs. em Hadrosauridae só o lado labial do maxilar e o lingual do dentário tem esmalte	Hwang, 2005
-------------------	----------------------	----------------------	----------	--	-------------

Tabela 3. Número de linhas de von Ebner, espessura média e volume dos dentes em arcossauros fósseis.

Táxon	Espécie	Idade	N. de linhas	Espessura média em μm	Volume do dente, ml	Referência
Neosuchia	Crocodilo	Recente	246	13.0	0.90	Erickson (1996)
Neosuchia	<i>Leidyosuchus</i>	Cretáceo Superior	283	19.0	1.20	Erickson (1996)
Neosuchia	<i>Aigialosuchus</i>	Cretáceo Superior	259	12.7	-	Gren <i>et al.</i> (2013)
Dinosauria	<i>Edmontosaurs</i> juvenil	Cretáceo Superior	225	14.0	0.43	Erickson (1996)
Dinosauria	<i>Edmontosaurus</i> adulto	Cretáceo Superior	339	19.8	2.0	Erickson (1996)
Dinosauria	<i>Deinonychus</i>	Cretáceo Inferior	413	10.1	0.2	Erickson (1996)
Dinosauria	<i>Tyrannosaurus</i> adulto	Cretáceo Superior	933	17.0	138.0	Erickson (1996)
Dinosauria	<i>Tyrannosaurus</i> juvenil	Cretáceo Superior	264	14.0	1.8	Erickson (1996)
Dinosauria	<i>Camarasaurus</i>	Jurássico Superior	315		26.5	D'Emic <i>et al.</i> (2013)
Dinosauria	<i>Diplodocus</i>	Jurássico Superior	185		1.7	D'Emic <i>et al.</i> (2013)

6. Conclusões

Apesar de proximamente relacionados, os grupos estudados (Baurusuchidae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*) apresentam grande variação na espessura do esmalte e no número de linhas de crescimento dentário (linhas de von Ebner), indicando diferentes formas (variação na espessura de esmalte e número de linhas de crescimento) de crescimento dentário. Entretanto, mantiveram praticamente constante a espessura das linhas de crescimento diário, a qual tem uma média de 24 a 25 μm .

Em *Mariliasuchus*, um dente se formava em menos de dois meses, já em Sphagesauridae e Baurusuchidae, a velocidade de formação dos dentes podia chegar a meio ano. Essa discrepância, em parte, é explicada pela diferença de tamanho entre os táxons, onde *Mariliasuchus* corresponde a um crocódilomorfo de tamanho muito menor que os exemplares de Sphagesauridae e Baurusuchidae estudados. Dessa forma, como animais maiores, seus dentes também são proporcionalmente maiores que em *Mariliasuchus*.

As formas estudadas com esmalte mais espesso também apresentam fortes evidências (facetadas de desgaste dentário dispostas na horizontal) de que processavam seu alimento. A presença de mastigação implica em mais desgaste dentário, como efetivamente observado em *Mariliasuchus* e Sphagesauridae.

Finalmente, os materiais estudados aqui, por motivos de preservação, não permitiram a determinação da taxa de reposição dentária, pois em nenhum dos casos foi possível realizar uma seção delgada de um dente com seu respectivo dente de reposição associado. A prospecção de mais materiais nessas localidades pode fornecer amostras que possam esclarecer essa questão.

7. Referências bibliográficas

ANDRADE, M.B. and BERTINI, R.J. 2008. A New *Sphagesaurus* (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a Revision of the Sphagesauridae. *Historical Biology*, **20** (2), 101–36.

- BATEZELLI, A. 2010. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru no Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências*, **40** (2), 265–285.
- BATEZELLI, A., SAAD, A.R., ETCHEBEHERE, M.L.C., PERINOTTO, J.A.J. and FULFARO, V.J. 2003. Análise estratigráfica aplicada a Formação Araçatuba (Grupo Bauru – Ks) no Centro-Oeste do Estado de São Paulo. *Geociências*, **22**, 5–19.
- BATEZELLI, A., GOMES, N.S. and PERINOTTO, J.A.J. 2005. Petrografia e Evolução Diagenética dos Arenitos da Porção Norte e Nordeste da Bacia Bauru (Cretáceo Superior). *Revista Brasileira de Geociências*, **35** (3), 311–322.
- BEYNON, A.D., DEAN, M.C., LEAKEY, M.G., REID, D.J. and WALKER, A. 1998. Comparative Dental Development and Microstructure of Proconsul Teeth from Rusinga Island, Kenya. *Journal of Human Evolution*, **35** (2), 163–209.
- CARLSON, S.J. 1990 Vertebrate dental structures. In: Carter J, editor. *Skeletal Biomineralization: Patterns, Processes and Evolutionary Trends*. New York: Van Nostrand Reinhold. 531–536.
- CARVALHO, I.S. and BERTINI, R.J. 1999. Mariliasuchus: Um Novo Crocodylormorpha (Notosuchia) Do Cretáceo Da Bacia Bauru, Brasil. *Geologia Colombiana*, **24**, 83–105.
- CARVALHO, I.S., GASPARINI, Z.B., SALGADO, L., VASCONCELLOS, F.M. and MARINHO, T.S. 2010. Climate's Role in the Distribution of the Cretaceous Terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **297** (2), 252–62.
- CARVALHO, I.S., TEIXEIRA, V.P.A., FERRAZ, M.L.F., RIBEIRO, L.C.B., MARTINELLI, A.G., NETO, F.M., SERTICH, J.J.W., CUNHA, G.C., CUNHA, I.C. and FERRAZ, P.F. 2011. Campinasuchus Dinizi Gen. et Sp. Nov., a New Late Cretaceous Baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. *Zootaxa*, **42** (May), 19–42.
- D'EMIC, M.D., WHITLOCK, J., SMITH, K.M., FISHER, D.C. and WILSON, J. 2013. Evolution of High Tooth Replacement Rates in Sauropod Dinosaurs. *PLoS One*, **8** (7), e69235. doi:10.1371/journal.pone.0069235.

- DEAN, C., LEAKEY, M.G., REID, D., SCHRENK, F., SCHWARTZ, G.T., STRINGER, C., and WALKER, A. 2001. Growth Processes in Teeth Distinguish Modern Humans from *Homo Erectus* and Earlier Hominins. *Nature*, **414** (6864), 628–31.
- DEAN, M.C. 1993. Daily Rates of Dentine Formation in Macaque Tooth Roots. *International Journal of Osteoarchaeology*, **3** (June), 199–206.
- DIAS-BRITO, D., MUSACCHIO, E.A., CASTRO, J.C., MARANHÃO, M.S.A.S., SUÁREZ, J.M. and RODRIGUES, R. 2001. Grupo Bauru: uma unidade continental Cretácea no Brasil concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. *Revue Paléobiologic, Genève* **20**, 245–304.
- ERICKSON, G.M. 1996a. Incremental Lines of von Ebner in Dinosaurs and the Assessment of Tooth Replacement Rates Using Growth Line Counts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93** (25), 14623–27.
- ERICKSON, G.M. 1996b. Daily deposition of dentine in juvenile *Alligator* and assessment of tooth replacement rates using incremental line counts. *Journal of Morphology*, **228**, 189–194.
- FERNANDES, L.A. 1998. Estratigrafia e evolução geológica da parte Oriental da Bacia Bauru (KS, Brasil). Tese de Doutorado. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 216 p.
- FERNANDES, L.A. 2004. Mapa litoestratigráfico da parte oriental da bacia bauru (PR, SP, MG), escala 1:1.000.000. *Boletim Paranaense de Geociências*. **55**, 53-66.
- FERNANDES, L.A. and COIMBRA, A.M. 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). *Revista Brasileira de Geociências*. **30**, 717–28.
- FERNANDES, L.A. and COIMBRA, A.M. 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. **68**, 195-205.
- FULFARO, V.J. 1974. Tectônica do Alinhamento Estrutural do Paranapanema. *Boletim do IG* (Instituto de Geociências - USP). **5**, 129-38.

- GARCÍA, R. and ZURRIAGUZ, V. 2016. Histology of Teeth and Tooth Attachment in Titanosaurs (Dinosauria; Sauropoda). *Cretaceous Research*, **57**, 248–56.
- GOBBO-RODRIGUES, S.R., PETRI, S., COIMBRA, J.C. and BERTINI, R.J. 2000. Biostratigraphic Correlations Between Bauru, Neuquén and Congo Basins, Using Non-Marine Ostracodes. In: Simpósio Internacional de Paleontropodologia, Ribeirão Preto (SP), Boletim 87–88.
- GODOY, P.L., MONTEFELTRO, F.C., NORELL, M. and 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.
- GODOY, P.L., BRONZATI, M., ELTINK, E., MARSOLA, J.C.A., CIDADE, G.M., LANGER, M.C. and MONTEFELTRO, F.C. 2016. Postcranial anatomy of *Pissarrachampsa sera* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Late Cretaceous of Brazil: insights on lifestyle and phylogenetic significance. *PeerJ*, **4**:e2075; DOI 10.7717 /peerj.2075
- GREN, J. and LINDGREN, J. 2013. Dental Histology of Mosasaurs and a Marine Crocodylian from the Campanian (Upper Cretaceous) of Southern Sweden: Incremental Growth Lines and Dentine Formation Rates. *Geological Magazine*, **151** (01), 134–43.
- HWANG, S. 2005. Phylogenetic Patterns of Enamel Microstructure in Dinosaur Teeth. *Journal of Morphology*, **266**, 208–240.
- HWANG, S. 2011. The Evolution of Dinosaur Tooth Enamel Microstructure. *Biological Reviews*, **86** (1), 183–216.
- 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** (21), 323–61.

- NASCIMENTO, P.M. and ZAHER, H. 2011. The Skull of the Upper Cretaceous Baurusuchid Crocodile *Baurusuchus Albertoi* Nascimento & Zaher 2010, and Its Phylogenetic Affinities. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163** (December), S116–31.
- OLIVEIRA, C.E.M., SANTUCCI, R.M., ANDRADE, M.B., FULFARO, V.J., BASILIO, J.F. and BENTON, M.J. 2011. Crocodylomorph Eggs and Eggshells from the Adamantina Formation (Bauru Group), Upper Cretaceous of Brazil. *Palaeontology*, **54** (2), 309–21.
- PADIAN, K. and LAMM E-T. 2013. *Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation*. 1st ed. University of California Press, Berkeley, CA, 285 p.
- POL, D. 2003. New Remains of *Sphagesaurus Huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) From the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23** (4), 817–31.
- POL, D., NASCIMENTO, P.M., CARVALHO, A.B., RICCOMINI, C., PIRES-DOMINGUES, R. and ZAHER, H. 2014. A New Notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the Phylogeny of Advanced Notosuchians. *PloS One* **9** (4), e93105 (66). doi:10.1371/journal.pone.0093105.
- RIFF, D. and KELLNER, A. 2011. Baurusuchid crocodyliforms as theropod mimics: Clues from the skull and appendicular morphology of *Stratiotosuchus maxhechti* (Upper Cretaceous of Brazil). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**:S37-S56.
- Santucci, RM, Bertini, RJ. 2001. Distribuição Paleogeográfica e Biocronológica dos Titanossauros (Saurishia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do Sudeste Brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências*, **31**, 307–15.
- SMITH, T., REID, D.J. and SIRIANNI, J. 2006. The accuracy of histological assessments of dental development and age at death. *Journal of Anatomy*, **208**, 125–38.

Capítulo 3

Análise do crescimento ósseo dos *Notosuchia* (Crocodylomorpha) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior, do Sudeste do Brasil

Resumo

O estudo de seções delgadas de ossos longos de tetrápodes, de forma geral, pode revelar informações importantes sobre o padrão de crescimento e idade dos animais estudados, basicamente avaliados através da análise dos ciclos de crescimento ósseo. Neste estudo foram analisadas seções histológicas de ossos longos de três *Notosuchia* comumente encontrados em depósitos de idade cretácea da Formação Adamantina. Pela primeira vez um estudo desse tipo é conduzido em fósseis de crocodylomorfos fósseis não *Neosuchia*. Os três grupos de *Notosuchia* utilizados foram: *Baurusuchidae* (juvenil e adulto), *Sphagesauridae* e *Mariliasuchus*. As seções foram feitas transversalmente na diáfise do osso. A análise das lâminas mostrou que os três grupos apresentam organização de tecido ósseo lamelar-zonal semelhante ao dos crocodilos atuais. Mas diferente dos atuais que apresentam LAGs, esses grupos apresentam anéis cíclicos de tecido lamelar muito organizado que sinalizam grande diminuição no crescimento. Com esses anéis foi possível calcular o ganho de massa corporal anual de um *Mariliasuchus* e de quatro *Baurusuchidae* e foi possível estimar a idade de morte de um *Baurusuchidae*, com valores variando de 8 anos (modelo Monomolecular) e 15 (modelo Linear).

Palavras-chave: Grupo Bauru, histologia, *Notosuchia*, Cretáceo

1. Introdução

Estudos com histologia óssea têm sido amplamente aplicados em diversos grupos de tetrápodes fósseis. Esses estudos são particularmente úteis ao fornecer dados sobre aspectos fisiológicos, como: crescimento ósseo e idade de animais extintos, os quais não seriam possíveis com outros métodos de análise. Essa técnica já é bem conhecida e aplicada em estudos de crescimento em dinossauros (e.g., Padian *et al.* 2004; Gregory M Erickson 2005; Rogers *et al.* 2016) e também foi aplicada a

representantes fósseis de aves (Erickson *et al.* 2009), mamíferos (Köhler & Moyà-Solà 2009) e anfíbios (Esteban *et al.* 1998), além de outros grupos extintos. Porém, não existem muitos estudos utilizando a histologia óssea com crocodilomorfos fósseis e, quando disponíveis, são realizados basicamente em Neosuchia, um grupo mais derivado e que compreende as formas viventes.

Erickson & Brochu (1999) utilizaram essa técnica em *Deinosuchus* e concluíram que sua estrutura óssea era composta por tecido lamelar-zonal, típico de crocodilianos atuais e levava cerca de 35 anos para atingir o tamanho adulto. Andrade & Sayão (2014) aplicaram a técnica em dois espécimes de Dyrosauridae e também encontraram padrões típicos de crescimento mais lento e contínuo com um espécime sub-adulto e outro senescente. Em Sayão *et al.* (2016), no estudo da histologia de *Susisuchus anatoceps*, foi constatado um padrão de crescimento lento e que o indivíduo estava próximo da idade de maturidade sexual. Um estudo mais recente com essa técnica realizado por Company & Superbiola (2017) em um Eusuchia apontou um padrão de crescimento semelhante ao dos crocodilianos modernos, porém com presença de tecido secundário não-lamelar.

Apesar desses estudos em crocodilomorfos fósseis (essencialmente Neosuchia), nota-se que não há estudos dessa natureza para outros grupos de crocodilomorfos, como por exemplo os Notosuchia, o qual foi muito diverso durante o Cretáceo Superior e bastante presente na Gondwana, especialmente no Brasil (Carvalho *et al.*, 2011; Pol *et al.*, 2014). Os notossúquios, além de apresentarem ampla distribuição geográfica, apresentam diversidade de tamanho, variando de animais pequenos, como *Mariliasuchus* (Carvalho & Bertini, 1999), até espécies maiores como *Baurusuchus*, e também diversidade ecológica com dietas variando desde predação (e.g. Carvalho *et al.*, 2010) até possivelmente herbivoria (e.g. Pol *et al.*, 2003). Além disso, possuem características consideradas como adaptações a hábitos de vida mais terrestres (e.g., Andrade & Bertini, 2008; Nascimento & Zaher, 2011; Carvalho *et al.*, 2011).

De acordo com Company & Superbiola (2017), os fósseis de crocodilomorfos são pouco estudados do ponto de vista histológico quando comparados com outros arcossauros, como dinossauros, aves e pterossauros. De acordo com os mesmos autores, esse fenômeno pode ser causado, em parte, pelo fato de existirem representantes recentes para o grupo e, dessa maneira, como estes são amplamente estudados em vários aspectos, inclusive histológicos, essas informações são simplesmente incorporadas aos

representantes fósseis. Adicionalmente, uma outra possibilidade para a ausência desses estudos é o fato de que a maior parte das espécies de crocodilomorfos descritos para depósitos continentais cretáceos é representada por restos cranianos. Dessa forma, a ocorrência de ossos longos associados a esses materiais é menos conhecida.

Nesse sentido, os depósitos continentais do Grupo Bauru apresentam grande diversidade de formas de notossúquios, com mais de duas dezenas de espécies formalmente descritas, apresentando, muitas vezes, elementos ósseos com boa preservação (sem grandes modificações sin- e pós-diagenéticas, como: substituição, recristalização ou deformação por crescimento de minerais) e, portanto, fornecem materiais importantes para estudos histológicos com representantes desse grupo.

O Grupo Bauru se formou no Neocretáceo e se estende desde o norte do Paraná até o Triângulo Mineiro, passando pelo oeste do estado de São Paulo e leste de Mato Grosso do Sul (Fernandes 2004). É composto principalmente por depósitos lacustres rasos, fluviais e aluviais, representados essencialmente por lamitos, arenitos e conglomerados (Batezelli 2010) (Figura 1). As ocorrências de fósseis do Grupo Bauru compreendem microfósseis, crustáceos, moluscos, peixes, anfíbios, serpentes, lagartos, arcossauros, como crocodilomorfos, dinossauros avianos e não-avianos, e mamíferos (Bertini *et al.*, 1993, Fernandes, 2004, Bittencourt & Langer 2011).

Neste trabalho são estudados, sob o ponto de vista histológico os ossos de *Notosuchia* encontrados na Formação Adamantina, caracterizada por arenitos avermelhados com intercalações lamíticas e grãos arredondados a sub-arredondados de quartzo, com seleção moderada (Batezelli 2010).

As localidades estudadas, situadas em Jales, Fernandópolis e Marília, no Estado de São Paulo, apresentam uma rica fauna crocodilomorfos, entre eles representantes de: *Baurusuchidae*, *Sphagesauridae* e da espécie *Mariliasuchus*. Apesar de pertencerem a *Notosuchia*, apresentam grande variação morfológica entre si, incluindo tamanho dos indivíduos adultos e dentição. Nesse sentido, *Mariliasuchus* está mais relacionado com *Sphagesauridae* do que com *Baurusuchidae* dentro desse clado (Figs. 2 e 3).

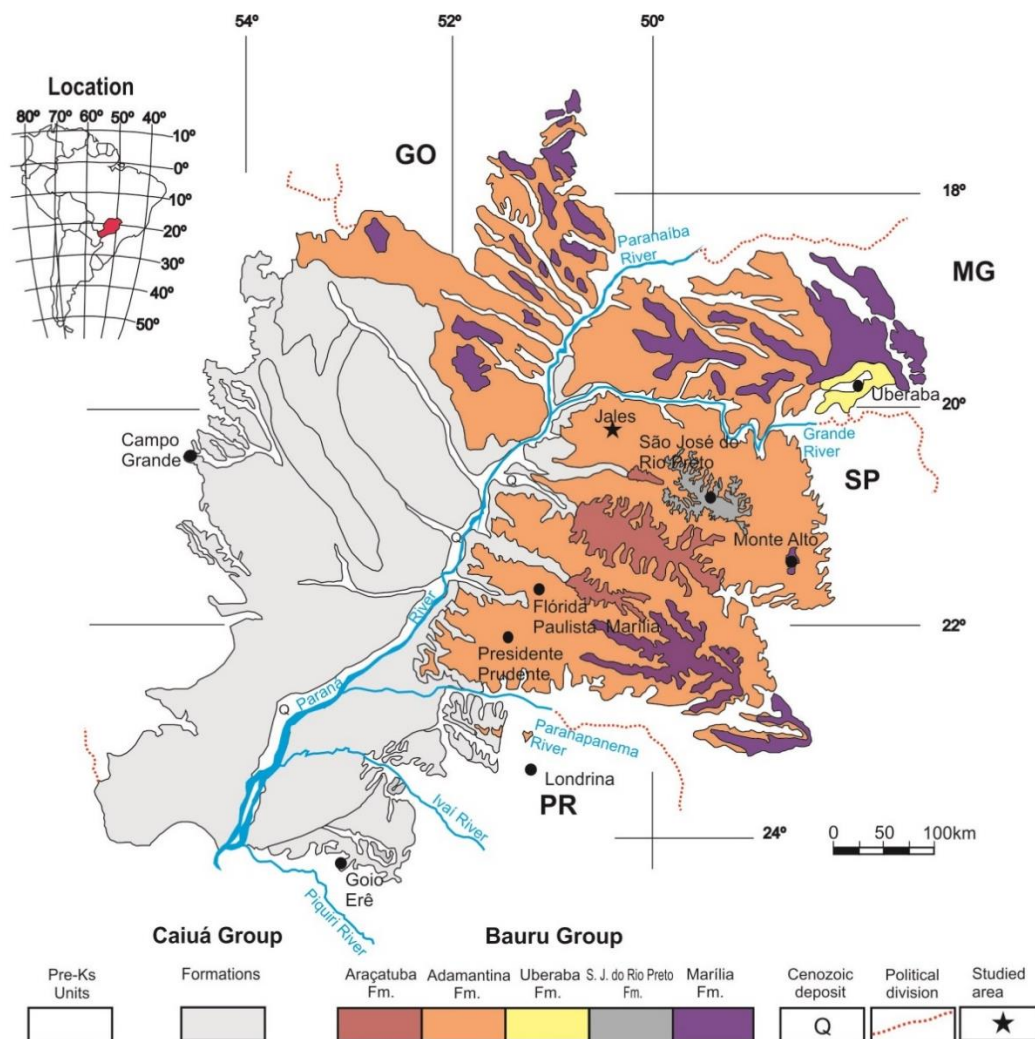


Figura. 1. Mapa geológico da Bacia Bauru. Compilado de Fernandes (1998), Fernandes & Coimbra (1996).

A histologia óssea pode ser aplicada em diversos contextos para se investigar a biologia e ecologia de animais, especialmente para animais extintos, cujo comportamento/crescimento não pode ser observado ou técnicas de marcação e recaptura não podem ser utilizadas, como é usualmente feito com animais atuais. Com o auxílio da histologia óssea é possível estimar a idade do indivíduo na sua morte, idade em que alcança maturidade esquelética e taxa de crescimento (Horner & Padian 2004; Erickson & Brochu 1999). Fatores esses que são de fundamental importância para o entendimento da paleoecologia desses animais.

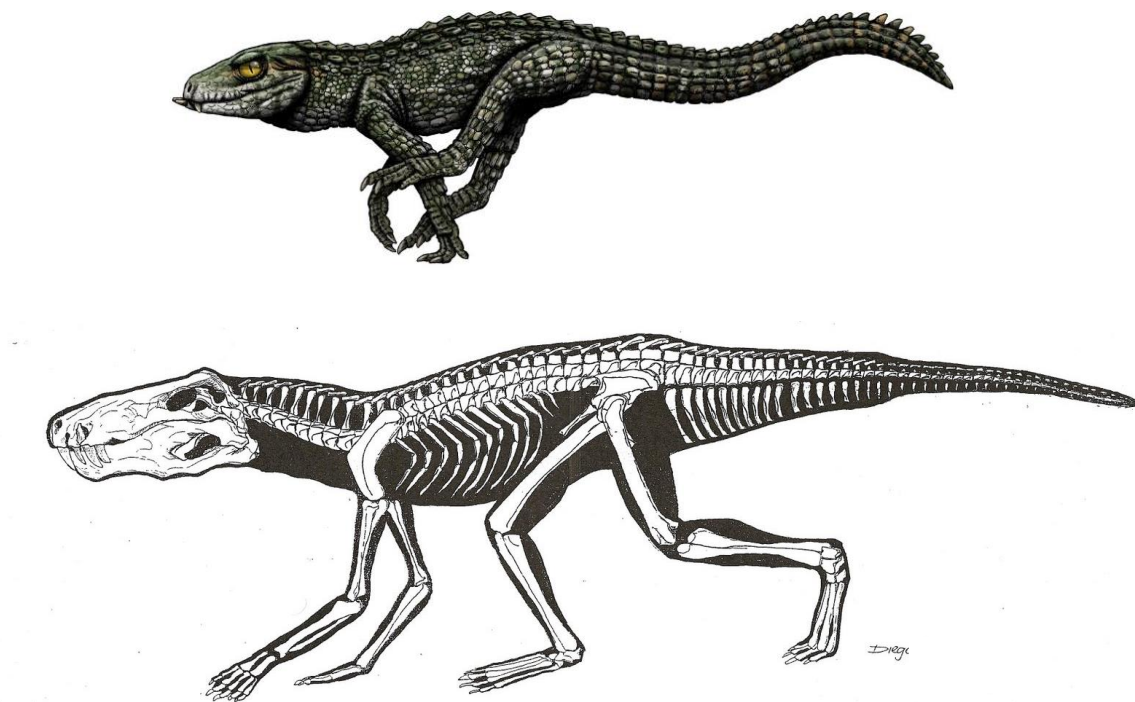


Figura 2: Ilustrações dos crocodylomorfos *Mariliasuchus* (aproximadamente 1 m de comprimento) e *Baurusuchus* (aproximadamente 2,5 metros de comprimento), respectivamente. Ilustrações de Felipe Alves Elias.

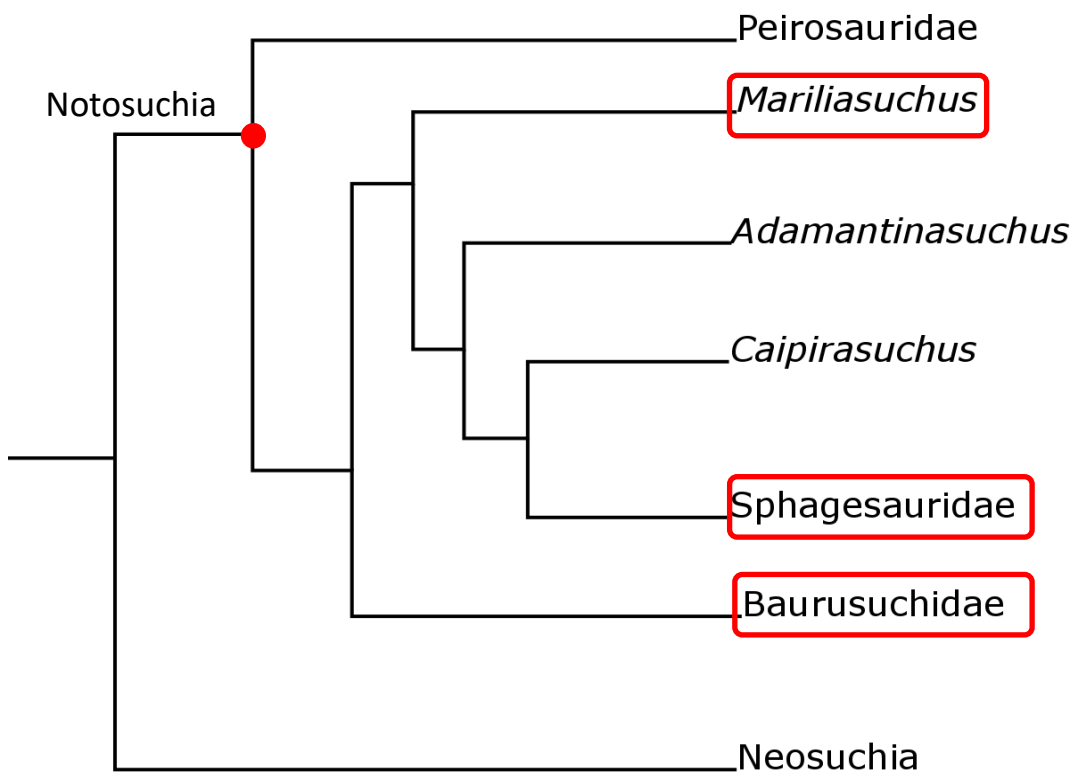


Figura 3: Cladograma ilustrando as relações filogenéticas dos três crocodylomorfos estudados nesse trabalho. Notar que apesar dos três grupos pertencerem a Notosuchia, *Mariliasuchus* e Sphagesauridae estão mais relacionados entre si do que com Baurusuchidae. Nesse contexto, *Mariliasuchus* é um táxon mais basal que Sphagesauridae (baseado em Pol *et al.*, 2014).

Existem duas formas para se estimar a taxa de crescimento pela histologia. Uma é avaliando o tipo do tecido ósseo primário. Como a taxa de crescimento de cada tipo de tecido ósseo é conhecida e é igual para qualquer táxon (Curry, 1999; Margerie *et al.*, 2002; Erickson, 2005; Nicole Klein & Sander, 2008; Padian *et al.*, 2001) é seguro extrapolar para táxons extintos também. São dois os principais tipos de tecido ósseo primário: fibro-lamelar, que é muito vascularizado, formando uma rede tridimensional de canais vasculares e comum em dinossauros, aves e mamíferos, sendo associado a crescimento rápido; e o lamelar-zonal, que possui menos canais vasculares, geralmente longitudinais e é comum em animais ectotérmicos, sendo associado ao crescimento mais lento e ciclicamente interrompido. A quantidade de canais vasculares provavelmente está relacionada à taxa de crescimento, sendo que quanto mais canais, maior a taxa de crescimento. Junto com a diminuição na taxa de crescimento ao longo da vida, diminui-se também a concentração de canais no tecido ósseo depositado mais tardiamente (Chinsamy, 1993). Apesar da relação existir, nem todos os mamíferos, por exemplo, possuem o tecido fibro-lamelar. A análise histológica do bovívoro fóssil *Myotragus* (Fig. 4) revela um tecido lamelar-zonal, muito mais semelhante a crocodilos atuais do que a mamíferos atuais (Köhler & Moyà-Solà 2009). Por sua vez, crocodilos criados em cativeiro tendem a ter um crescimento mais contínuo e tecido ósseo semelhante ao fibro-lamelar.

A segunda forma de análise é contando as linhas de crescimento (LAGs, ou “*lines of arrested growth*”), que são depositadas nos ossos anualmente, como os anéis de crescimento das árvores, em animais com crescimento não-contínuo (de Ricqlès *et al.*, 2006; Erickson, 2005). Estudos em animais recentes demonstraram que essas linhas são anuais (Castanet, 1994; Goshe *et al.*, 2010; Hutton, 1986). Como essas linhas representam pausas no crescimento anual (geralmente ligado a algum fator sazonal), animais com crescimento contínuo ou de crescimento muito rápido, como mamíferos e aves, não costumam tê-las. Para estimar a taxa de crescimento é preciso medir a distância sucessiva das linhas (Fig. 5), assim como o diâmetro, circunferência e comprimento do osso utilizado. A medição da distância entre as LAGs demonstra a variação da taxa de deposição do osso. Se a distância for ficando menor nas partes mais externas do córtex, isso é um indício de diminuição de crescimento, pois menos osso foi depositado num mesmo período de tempo (um ano).

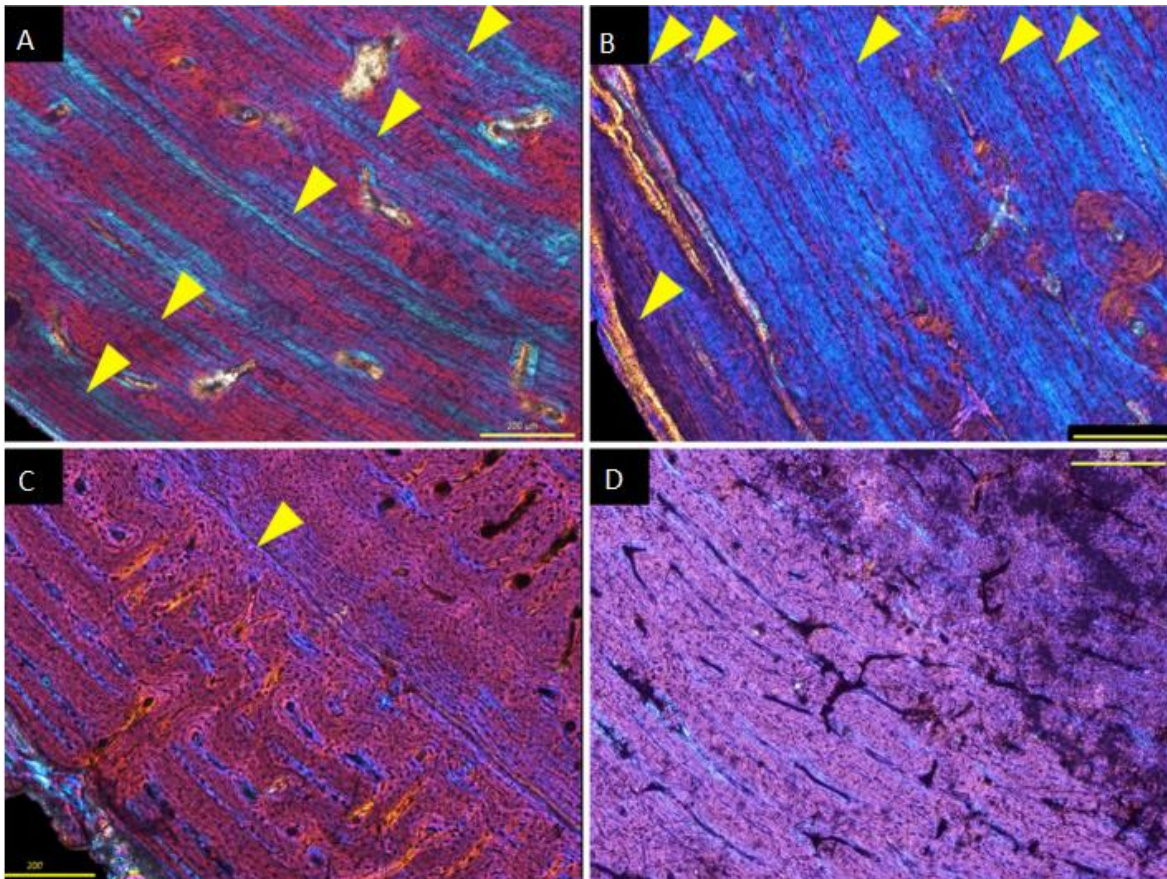


Figura 4. Histologia óssea de diversas espécies fósseis com setas apontando para as LAGs. (A) Fêmur de um crocodilo do Eoceno. (B) Tíbia de *Myotragus*, um bóvido do Plio-Pleistoceno. (C) Tíbia de um cervídeo do Pleistoceno. (D) Fêmur de um bóvido do Plioceno. Escalas equivalem a 200 μ m. Fonte: Köhler & Moyà-Solà (2009).

É preciso levar em consideração que ossos e locais de corte diferentes podem apresentar microestruturas diferentes, variando o tipo de tecido depositado e também o número de LAGs. Com isso, o ideal é ter padronização do local do corte e amostras de diferentes ossos do indivíduo para registro mais preciso. Os ossos longos são os mais utilizados, pois apresentam maior número de LAGs e também são os mais bem documentados em outros trabalhos (Chinsamy, 1990; Horner *et al.*, 2000; Sander, 2000).

Essas técnicas já foram aplicadas a diversos grupos de dinossauros, reforçando a ideia de que os dinossauros não-avianos possuíam taxa de crescimento mais próxima à dos mamíferos e aves do que dos demais répteis atuais (Curry, 1999; Horner & Padian, 2004; Klein *et al.*, 2009; Padian *et al.*, 2001; Varricchio, 1993)

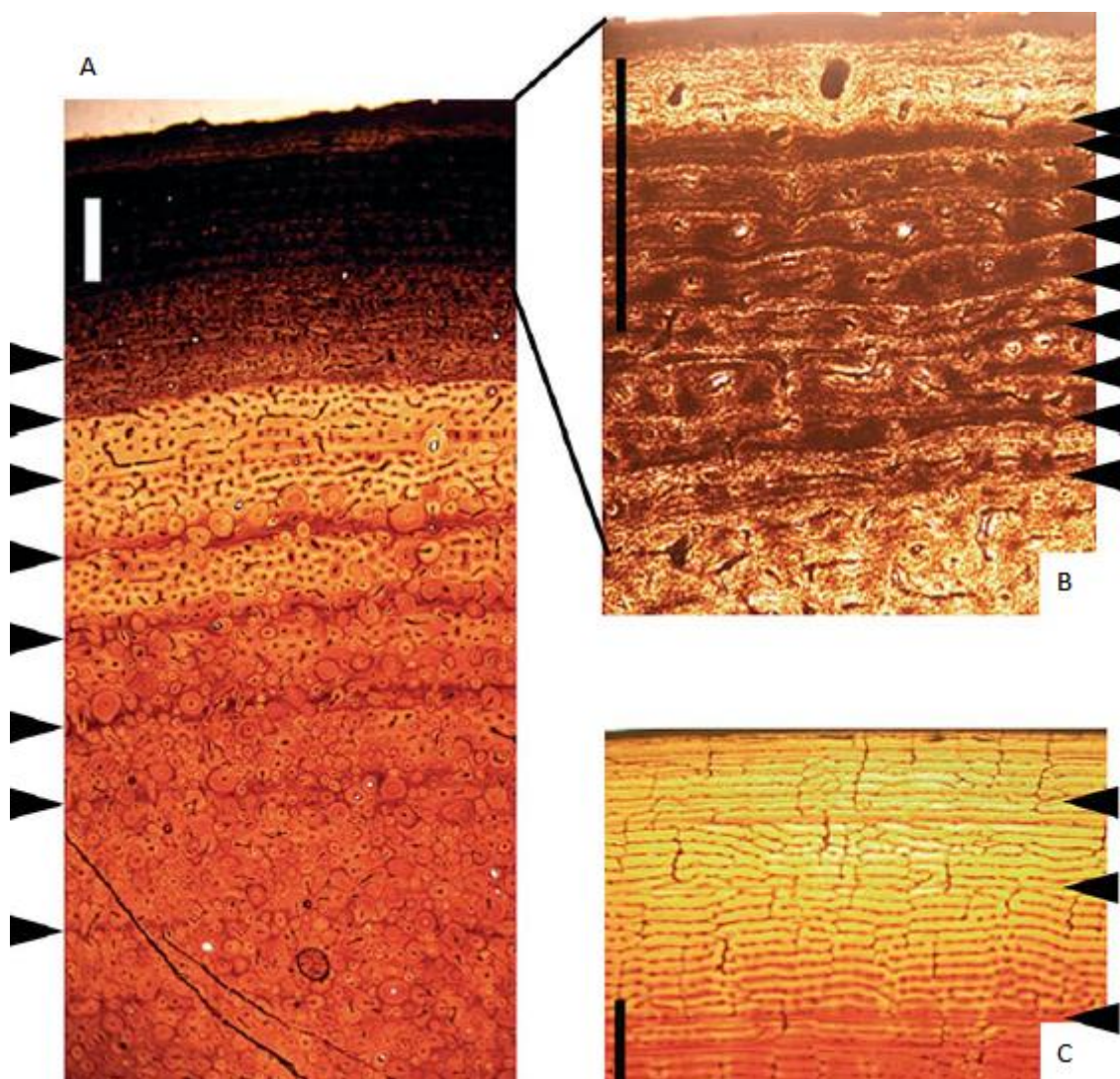


Figura 5. Histologia óssea da tíbia de um *Tyrannosaurus rex* com setas apontando para as LAGs. Letra (B), aproximação da parte mais externa de (A), mostrando o espaçamento entre as LAGs diminuindo, de maneira semelhante ao que ocorre com aves e mamíferos. Escalas equivalem a 1 mm. Fonte: Horner & Padian (2004).

Erickson & Brochu (1999) utilizaram essa técnica de estudo histológico em *Deinosuchus* (gênero de crocodiliano gigante do Cretáceo Superior da América do Norte) e reconstruíram seu padrão de crescimento. Diferentemente dos dinossauros, que apresentam taxa acelerada de crescimento (Padian *et al.* 2001; Horner & Padian 2004), *Deinosuchus* tinha um desenvolvimento lento e levava cerca de 35 anos para atingir o tamanho adulto. Os autores descobriram que sua estrutura óssea era depositada por tecido ósseo lamelar-zonal, típico de crocodilianos não gigantes, com crescimento mais lento.

Neste trabalho foram estudadas seções delgadas de ossos longos de três diferentes notossúquios encontrados na Formação Adamantina do Grupo Bauru: Baurusuchidae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*, com o objetivo de se caracterizar e comparar o tipo de tecido ósseo presente, idade dos indivíduos, quando possível, e taxa de ganho de massa corporal.

2. Materiais e Métodos

Os espécimes estudados foram coletados nas localidades de Marília, Jales e Fernandópolis (SP) e foram preparados e tombados na Faculdade UnB Planaltina, correspondendo a ossos longos de crocodilomorfos (Baurusuchidae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*), coletados em rochas da Formação Adamantina. Foram selecionados elementos ósseos isolados completos ou pertencentes a fósseis mais completos para se garantir segurança na identificação correta do elemento ósseo e na sua identificação taxonômica.

Os seguintes materiais foram estudados:

- úmero de um esqueleto parcial de Sphagesauridae, proveniente da região de Fernandópolis-SP (FUP100);
- fêmur isolado de *Mariliasuchus*, proveniente da região de Marília-SP (FUP106);
- úmero isolado de *Mariliasuchus*, proveniente da região de Marília-SP (FUP105);
- fêmur isolado de Baurusuchidae, proveniente de Jales-SP (FUP102);
- fêmur e um úmero de um mesmo esqueleto parcial de Baurusuchidae, proveniente de Jales-SP (FUP103);
- fêmur de um esqueleto parcial de Baurusuchidae, proveniente de Jales-SP (FUP101);
- fêmur de um esqueleto completo de Baurusuchidae juvenil, proveniente de Fernandópolis-SP (FUP104); e

Os materiais fósseis selecionados foram impregnados a vácuo em resina epóxi, para aumento de sua resistência, e laminados no Laboratório de Laminação do Instituto

de Geociências da UnB e na Seção de Laminação do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo.

Para os ossos longos (fêmur, úmero e outros), foram feitas seções delgadas com cortes transversais à diáfise (parte mediana do osso). Foram contadas e medidas a distância entre as marcas de crescimento, as quais são formadas anualmente, observadas em seções transversais de ossos longos para os grupos estudados. Para a análise dos cortes foi utilizada microscopia petrográfica, pois a luz polarizada auxilia na visualização das linhas de crescimento, já que o tecido ósseo é composto por hidroxiapatita. Diferenças no padrão de extinção observadas na associação de cristais de hidroxiapatita também são úteis para a identificação de diferentes tipos de tecidos ósseos, fundamentais para a identificação de marcas de crescimento.

As marcas (anéis) de crescimento foram contados da parte externa do córtex (a superfície mais externa do osso) para a parte interna (a medula do osso).

Como a série ontogenética completa não é conhecida (sobreposição de todos os estágios de crescimento: recém nascido, juvenil e adulto) dos grupos trabalhados, foi utilizado o retrocálculo com as informações dos intervalos entre os anéis que representam o crescimento em anos consecutivos, visto que com o desenvolvimento do indivíduo, os anéis mais internos são destruídos pelo remodelamento ósseo.

Para o retrocálculo da idade do indivíduo ao morrer, foi preciso obter o valor da circunferência da seção do osso e também da circunferência de cada um dos anéis de crescimento. Para isso foi-se utilizada a fórmula descrita em Ramanujan (1914):

$$C = \pi [3(a+b) - \sqrt{(a+3b)(3a+b)}];$$

onde C é a circunferência da seção estudada, a e b são as medidas do maior e o menor raio, respectivamente, da seção escolhida.

Para modelar a curva de crescimento, foram utilizados dois modelos para análise. O primeiro é o modelo linear que prevê uma taxa constante de crescimento durante a ontogenia do organismo. Esse modelo se dá pela seguinte fórmula:

$$y(t) = a + Kt;$$

onde y é tamanho da circunferência do osso no tempo t , a é o tamanho da circunferência do osso do indivíduo neonatal, K é a taxa de crescimento constante e t é a idade que se

quer calcular. Como o modelo linear faz o crescimento ser ilimitado, o momento de parada de crescimento (ou sua diminuição) associado à chegada da idade adulta não pode ser determinado.

O segundo método utilizado para o cálculo da idade do indivíduo foi o modelo Richards utilizado em (Cooper *et al.* 2008). Este modelo prevê que o crescimento não é ilimitado e, eventualmente, atinge um limite. Ele também prevê que a taxa de crescimento não é constante e durante a ontogenia e o crescimento começa acelerando até chegar a um ponto onde passa a desacelerar. Esse ponto na mudança de aceleração para desaceleração é chamado de inflexão e ele varia dependendo do modelo utilizado. A fórmula geral do modelo de Richards é a seguinte:

$$y(t) = A[1-(1-a^{1-m}/A^{1-m}) \exp(-kt)]^{1/(1-m)};$$

onde y é o tamanho da circunferência do osso na idade (t), a é o tamanho do indivíduo neonatal, A é o tamanho simulado, onde se projeta que a parada do crescimento ocorreria, k é a taxa de crescimento relativo e m é o “*shape parameter*”, cujo valor muda dependendo do modelo utilizado. Três modelos são utilizados e comparados para a variável m :

-Modelo Monomolecular (Ford-Walford): o valor de m é 0, prevendo que a taxa máxima de crescimento ocorre no nascimento;

-Modelo Gompertz: o valor do m é ~ 1 e ele se baseia no ponto de inflexão ocorrendo 37% da massa do adulto;

-Modelo *logistic-by-length*: o valor do m é $\sim 4/3$ e ele se baseia no ponto de inflexão ocorrendo 42% da massa do adulto.

Para determinação de certos valores da fórmula foi necessário utilizar o método gráfico de Walford (1946), também conhecido como Ford-Walford *plot*. A utilização desse método consiste em plotar em um gráfico o tamanho do indivíduo no tempo t com o tamanho do mesmo indivíduo no tempo $t+1$. Depois o tempo $t+1$ é plotado com o tempo $t+2$ e assim sucessivamente. Uma regressão linear desses pontos é feita e com isso a equação da reta é determinada. O valor da taxa de crescimento relativo (k) é o logaritmo natural da inclinação da reta obtida. O valor do tamanho na parada no crescimento (A) é determinado ao ser analisado graficamente a coordenada da reta onde seu tamanho em um certo tempo t for igual ao valor no tempo seguinte $t+1$. Ou seja,

onde não há mais aumento de tamanho de um ano para outro.

Para a determinação do valor do tamanho do indivíduo neonatal (a), devido à falta de espécimes fósseis de recém nascidos de Baurusuchidae, foi utilizado o tamanho de um filhote de *Alligator mississippiensis* (Farlow *et al.* 2005), pois as dimensões dos ovos entre esses dois grupos são semelhantes e os adultos possuem tamanho médio parecidos. Além disso, esse valor utilizado (medida da circunferência do fêmur igual a 5,0 mm) é compatível com o tamanho observado em um exemplar de Baurusuchidae muito pequeno encontrado em Fernandópolis que, entretanto, não corresponde a um recém nascido.

O retrocálculo da idade foi feito somente para um exemplar de Baurusuchidae (FUP101), pois somente nele são visíveis anéis suficientes para análise. Porém, para os outros exemplares com fêmur, foram calculados a massa total e a taxa de ganho de massa nos anos representados pelos anéis de crescimento preservados através da utilização da equação fornecida por Farlow *et al.* (2005):

$$\log(M) = 2,85 * \log(Fc) - 3,25;$$

onde $\log(M)$ se refere à massa a ser calculada do indivíduo e $\log(Fc)$ se refere à circunferência do anel de crescimento.

Farlow *et al.* (2005) demonstraram que há uma significativa correlação linear entre diversos parâmetros morfométricos (e. g. comprimento, largura, medida da circunferência na porção média da diáfise) do fêmur de *Alligator* com o comprimento total do indivíduo e com sua massa corporal. Os mesmos autores também mostraram que, de maneira geral, essas proporções são mantidas para outros grupos de arcossauros.

3. Resultados

Este tópico está dividido em duas partes: uma descrevendo e ilustrando as seções delgadas dos ossos estudados (Tabela 1) e uma segunda descrevendo os principais resultados das análises de crescimento.

3.1. Descrição das seções delgadas

Não foram identificadas linhas de crescimento propriamente ditas (LAGs) que

indicam uma parada total no crescimento que ocorre anualmente, mas sim marcas cíclicas de tecido lamelar que indicam grande diminuição do crescimento que, também representam ciclos anuais de crescimento. Tais marcas serão daqui em diante referidas como anéis

Inicialmente, as seções delgadas dos ossos longos de espécimes dos três grupos de crocódilomorfos são descritas.

A seção transversa de úmero de *Mariliasuchus* (FUP 105) possui um diâmetro de 4,15 mm na porção média da diáfise e apresenta a cavidade medular oca, tendo diâmetro de 2,27 mm. Seu córtex é composto principalmente por tecido ósseo primário com uma organização tecidual lamelar-zonal e presença de dois anéis mostrando a redução da velocidade de crescimento e não LAGs propriamente ditas (Fig. 6 A-C).

Os canais vasculares estão presentes principalmente nas regiões com tecido não lamelar, de crescimento mais acelerado, e do anel mais externo, sendo pouco abundantes no anel mais interno próximo à cavidade medular. Os canais vasculares são majoritariamente longitudinais, com alguns poucos apresentando um padrão reticular. Os osteócitos estão distribuídos uniformemente pelo córtex. Não foi identificado EFS (*external fundamental system*), o que indicaria a fase de redução de crescimento ao atingir a idade adulta, ósteon secundário ou tecido esponjoso.

O córtex apresenta logo na porção mais interna um anel de tecido lamelar indicando o fim de um ciclo de crescimento e é seguido por uma zona de tecido não lamelar de 0,44 mm. Na sequência, na porção mais externa do córtex, um segundo anel de tecido lamelar indicando a redução da taxa de crescimento é formado.

No fêmur de um outro indivíduo de *Mariliasuchus* (FUP 106), a seção transversa possui diâmetro de 9,60 mm também com a cavidade medular oca e com 5,12 mm de diâmetro. O córtex é composto principalmente por tecido ósseo primário com uma organização tecidual lamelar-zonal e a presença de quatro anéis (Fig. 6 D e E).

Os canais vasculares estão bem distribuídos na extensão do córtex e esses canais são majoritariamente de padrão reticular, especialmente na região mais externa do córtex. Osteócitos estão distribuídos uniformemente pelo córtex. Não foi identificado EFS e nem tecido esponjoso.

A região mais interna do córtex apresenta algumas câmaras de erosão que são

associadas a reabsorção óssea, mas o tecido ósseo secundário em si não está presente. O córtex começa com três anéis com espaçamento entre eles semelhante. Somente a última zona de tecido não-lamelar, entre o terceiro e o quarto anel, possui um espaçamento menor.

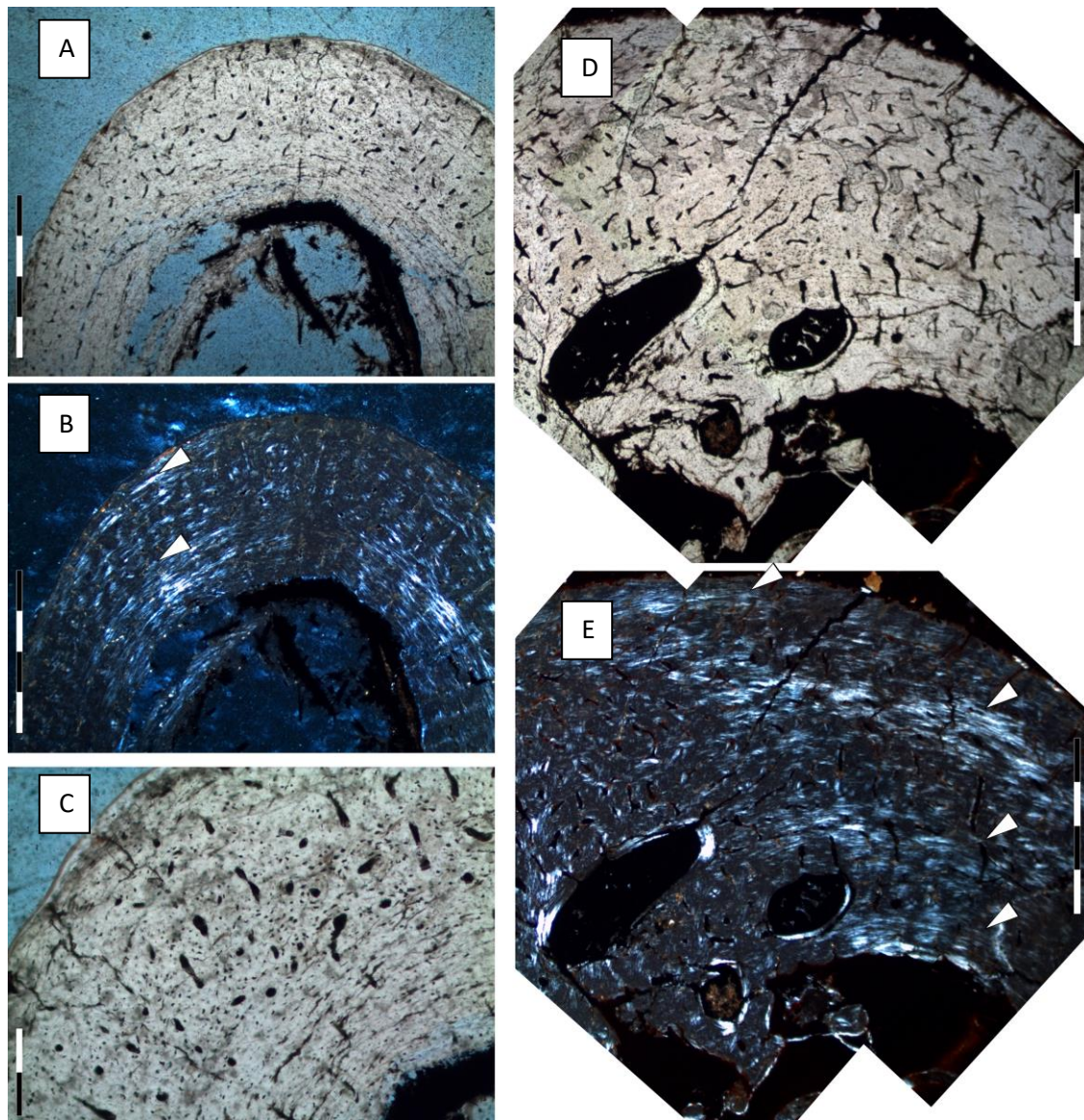


Figura 6. Seções delgadas de *Mariliasuchus*. (A) Seção de úmero com polarizadores descruzados (FUP 105). (B) Mesma seção de (A), porém com o polarizador cruzado. (C) Detalhe de (A) mostrando os canais vasculares mais presentes na região central e externa. (D) Seção de fêmur com polarizadores descruzados (FUP 106). (E) Mesma seção de (D) porém com o polarizador cruzado. Setas brancas indicam os anéis de tecido lamelar. Escalas equivalem a 1mm.

No úmero de *Sphagesauridae* (FUP 100), a seção transversal apresenta diâmetro de 18,80 mm na diáfise e sua cavidade medular é oca, possuindo 5,91 mm de diâmetro.

Seu córtex é composto principalmente por tecido ósseo primário com organização tecidual lamelar-zonal, apresentando no mínimo sete ciclos com anéis de crescimento (Fig. 7).

Os canais vasculares estão presentes em toda extensão do córtex e esses canais são majoritariamente de padrão longitudinal, com alguns de disposição reticular. Esses canais com padrão reticular estão concentrados, principalmente, na região mais interna do córtex. Osteócitos estão distribuídos uniformemente pelo córtex. Não foi identificado EFS e nem tecido esponjoso.

Existe uma grande zona sem anéis aparente entre a medula e o primeiro anel, apresentando uma espessura de 3,20 mm. A partir do primeiro anel, as zonas ficam menos espaçadas conforme se avança para a porção mais externa do córtex. Porém, elas não diminuem de forma constante. Após o último anel, uma larga região de tecido não lamelar ocorre, com espaçamento de 1,03mm.

Vários elementos ósseos foram analisados para Baurusuchidae, incluindo úmero e fêmur, sendo um fêmur de um indivíduo juvenil.

No fêmur de Baurusuchidae representando um indivíduo juvenil (FUP 104) a seção transversa tem diâmetro de 14,80 mm e a cavidade medular também é oca, com 6,21 mm de diâmetro. Aproximadamente a metade do seu córtex é composto já pelo tecido ósseo secundário, localizado na região mais interior do córtex. O tecido ósseo primário, localizado na porção mais externa do córtex, tem uma organização tecidual lamelar-zonal com dois anéis de crescimento (Fig. 8).

Os canais vasculares estão dispersos pelo córtex, mas menos presentes na região mais interior (onde está o tecido secundário). Esses canais são majoritariamente longitudinais. Porém, na região mediana estão presentes alguns canais com padrão reticular. Os osteócitos estão distribuídos uniformemente pelo córtex, inclusive no tecido secundário. Não foi identificado EFS e nem tecido esponjoso.

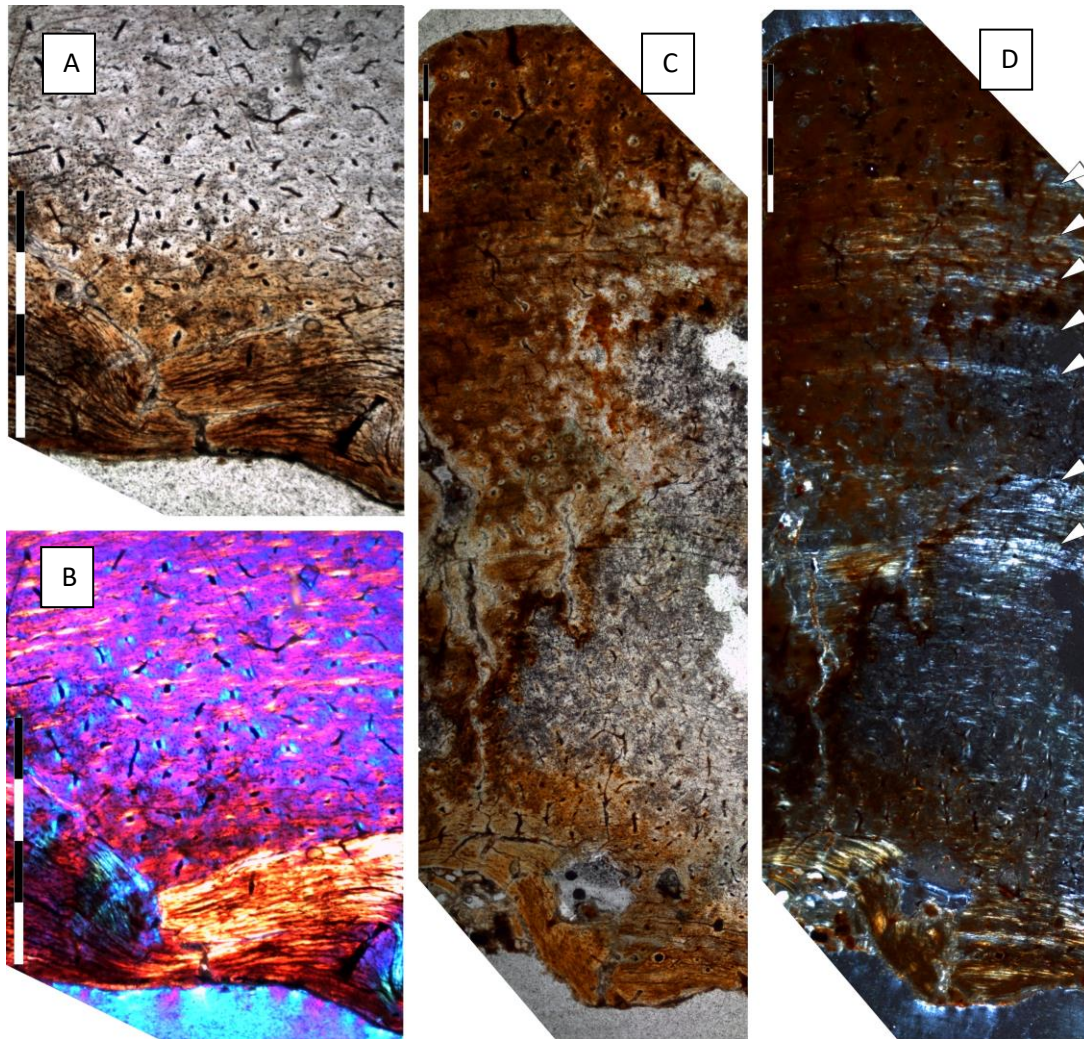


Figura 7. Seção delgada do úmero de Sphagesauridae (FUP 100). **(A)** Seção mais interna com polarizadores descruzados. **(B)** Mesma seção de (A), porém com o polarizador cruzado e com placa analisadora. **(C)** Seção do mesmo úmero com o polarizador descruzado. **(D)** Mesma seção de (C), porém com o polarizador cruzado. Setas brancas indicam os anéis de tecido lamelar. Escalas equivalem a 1mm.

A espessura do tecido ósseo secundário é de aproximadamente 2,25 mm e apresenta alguns osteóons secundários. Pouco depois do fim do tecido secundário um anel grosso é visível, seguido por uma região de tecido não lamelar de 0,77 mm de espaçamento até o fim do segundo e último anel marcando a redução da taxa de crescimento visível. Após esse último anel, uma nova zona de crescimento mais rápido (tecido não lamelar) aparece sem o término do seu ciclo.

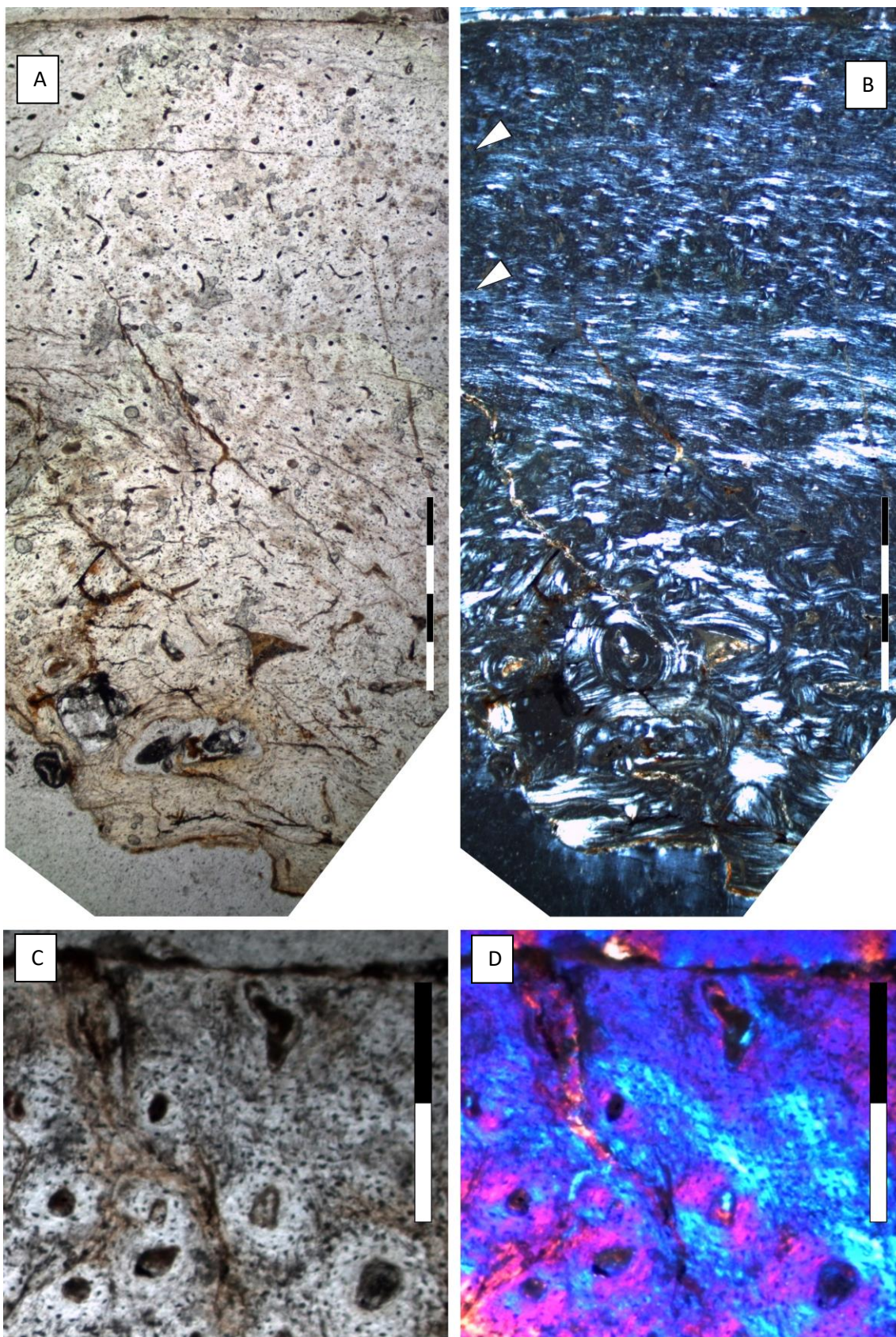


Figura 8. Seção delgada do fêmur de *Baurusuchidae* juvenil (FUP 104). (A) Seção mostrando a extensão do córtex com polarizadores descruzados. (B) Mesma seção de (A) porém com o polarizador cruzado. (C) Seção do mesmo fêmur em um aumento maior com o polarizador descruzado dando enfoque nos óstons primários. (D) Mesma seção de (C), porém com o polarizador cruzado com placa analisadora. Setas brancas indicam os anéis de tecido lamelar. Escalas equivalem a 1mm.

Para um dos esqueletos de Baurusuchidae analisados foram selecionados tanto o úmero quanto o fêmur (FUP 103). A seção transversa do úmero possui diâmetro de 17,10 mm, com uma cavidade medular oca medindo 7,45 mm de diâmetro. Seu córtex é composto principalmente por tecido ósseo primário com organização tecidual lamelar-zonal com quatro ciclos de anéis de crescimento visíveis (Fig. 9). Os canais vasculares estão dispersos por todo córtex, sendo majoritariamente de padrão longitudinal, mas com porção exibindo um padrão reticular presentes em toda extensão do córtex. Os canais mais reticulares estão presentes principalmente na região das zonas de tecido não lamelar representando crescimento mais acelerado. Os osteócitos estão distribuídos uniformemente pelo córtex. Não foram identificados EFS, ósteons secundários ou tecido esponjoso.

O córtex começa com uma grande zona de tecido não lamelar entre a medula e o primeiro anel marcando a redução da taxa de crescimento medindo 1,88 mm de espessura. Após esse anel, seguem-se três ciclos completos de conjuntos de anéis de crescimento, onde o espaçamento entre eles varia pouco. O último anel de crescimento está bem próximo da superfície mais externa do córtex.

No fêmur do mesmo exemplar de Baurusuchidae (FUP 103) a seção transversa possui diâmetro de 20,10 mm e sua cavidade medular apresenta tecido esponjoso preservado, mas bastante danificado provavelmente devido aos processos ocorridos durante a fossilização, possuindo 11,10mm de diâmetro. Seu córtex apresenta uma grande área remodelada por tecido ósseo secundário e na região mais exterior é composto pelo tecido ósseo primário com organização tecidual lamelar-zonal com dois anéis de crescimento visíveis (Fig. 10).

Os canais vasculares estão pouco dispersos pelo córtex se concentrando na região mais externa e poucos na região já substituída pelo tecido secundário. Os canais são majoritariamente longitudinais e com poucos apresentando padrão reticular. Os osteócitos estão distribuídos uniformemente pelo córtex. Diversos ósteons secundários foram identificados na região mais interior do córtex. Não foi identificado EFS.

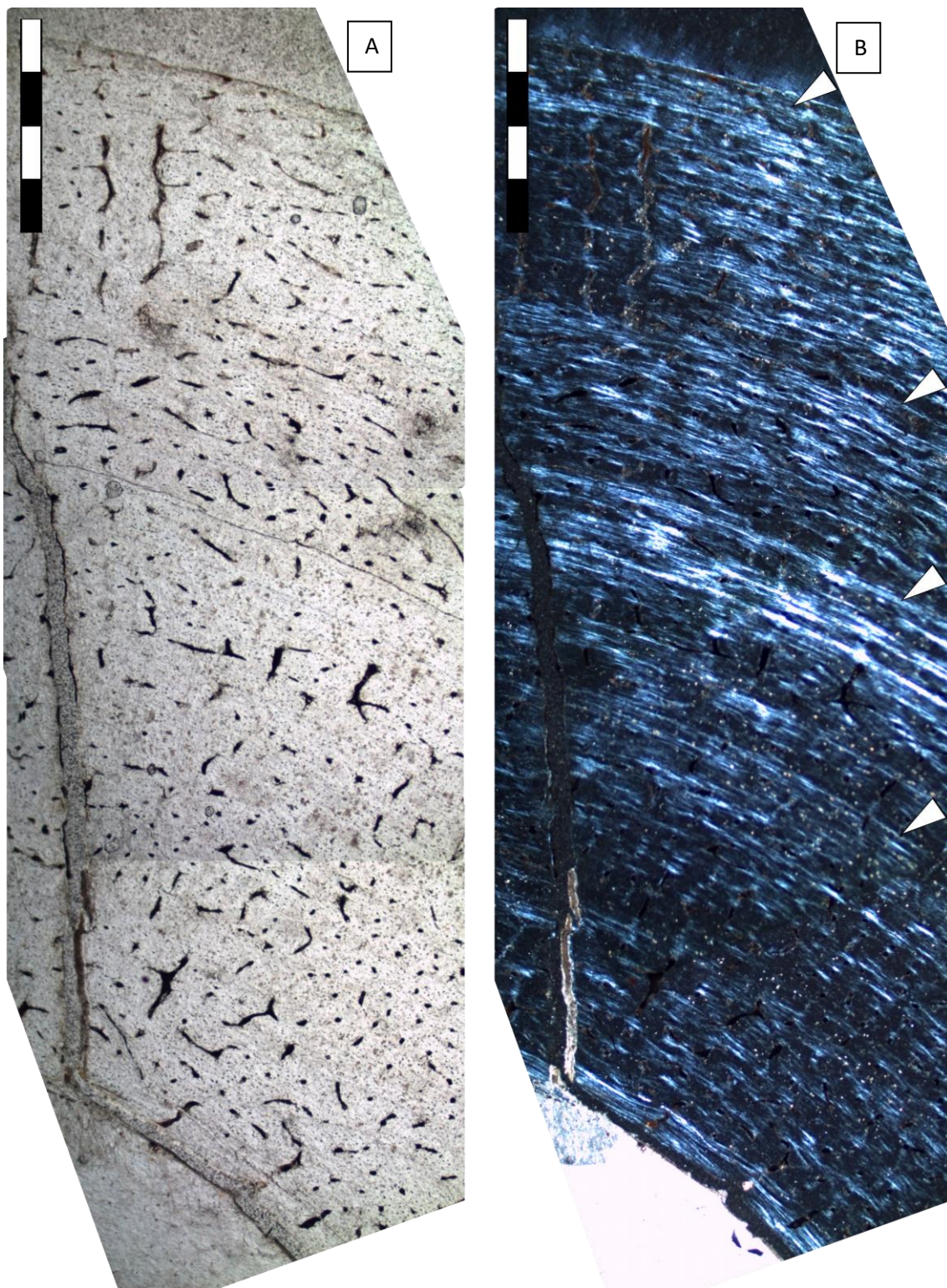


Figura 9. Seção delgada do úmero de Baurusuchidae (FUP 103). **(A)** Seção mostrando a extensão do córtex com polarizadores descruzados. **(B)** Mesma seção de (A), porém com o polarizador cruzado. Setas brancas indicam os anéis de tecido lamelar. Escalas equivalem a 1mm.

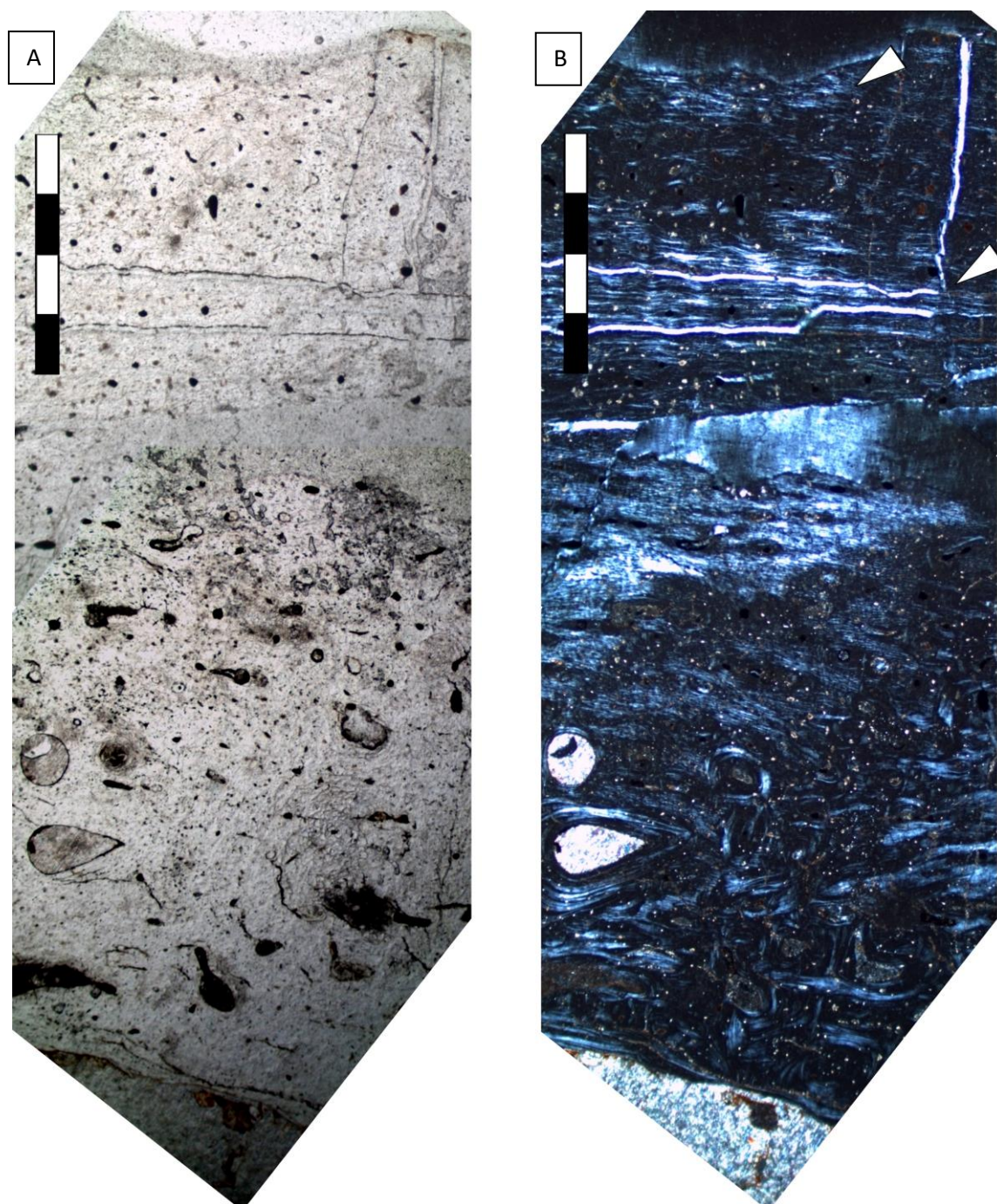


Figura 10. Seção delgada do fêmur de Baurusuchidae (FUP 103). **(A)** Seção mostrando a extensão do córtex com polarizadores descruzados. **(B)** Mesma seção de (A) porém com o polarizador cruzado. Setas brancas indicam os anéis de tecido lamelar. Escalas equivalem a 1mm.

O tecido ósseo secundário tem um espaçamento aproximado de 2,65 mm, mas varia ao longo da circunferência do córtex e apresenta osteóons secundários. Após o fim do tecido secundário, na sua parte mais externa, aparece uma grande zona sem qualquer

evidência de anéis de crescimento até o aparecimento do primeiro anel visível. Depois dessa primeira marca de redução de crescimento ocorre mais uma sequência com o par formado pelo tecido não lamelar e seu respectivo anel de tecido lamelar já perto da porção mais externa do córtex. Esta seção apresenta a região medular com preenchimento por material sedimentar detrítico.

No fêmur do *Baurusuchidae* (FUP 101), a seção transversa tem diâmetro de 22,35 mm, com a cavidade medular oca medindo 12,57 mm de diâmetro. Seu córtex é composto principalmente por tecido ósseo primário com organização tecidual lamelar-zonal com cinco ciclos de anéis de crescimento mais lento separados por zonas de tecido não lamelar, indicando crescimento mais acelerado (Fig. 11).

Os canais vasculares estão dispersos por todo córtex, porém em menor quantidade na região mais externa. Esses canais são majoritariamente longitudinais, mas alguns reticulares presentes na porção mais interior do córtex. Os osteócitos estão distribuídos uniformemente pelo córtex. Não foram identificados EFS, ósteons secundários ou tecido esponjoso.

O córtex começa com uma zona de tecido não lamelar entre a medula e o primeiro anel marcando a redução da taxa de crescimento, medindo 1,50 mm de espessura. Os próximos ciclos têm espaçamento irregular, mas tendendo a uma diminuição quanto mais próximo da porção mais externa do córtex. Após o último anel, uma nova zona de tecido não lamelar estava em processo de formação sem, entretanto, o seu respectivo anel de tecido lamelar marcando o fim desse ciclo de crescimento.

No fêmur do *Baurusuchidae* (FUP 102), o elemento com maior diâmetro analisado, a seção transversa teve mede 25,90 mm, apresentando uma cavidade medular oca medindo 10,74 mm de diâmetro. Seu córtex apresenta uma grande área de tecido ósseo secundário e na região mais exterior é composto pelo tecido osseo primário com organização tecidual lamelar-zonal com quatro anéis de crescimento visíveis (Fig. 12).

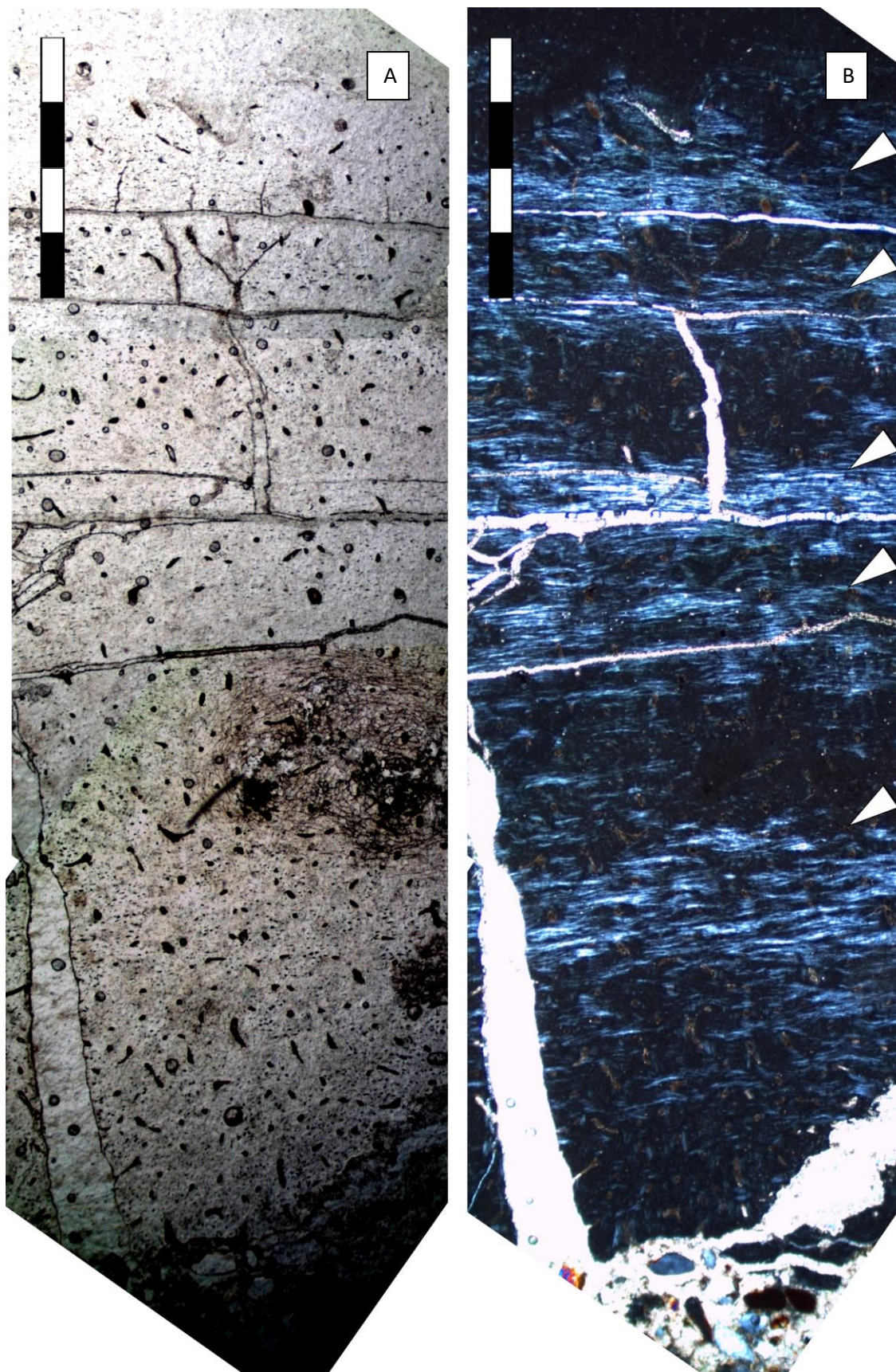


Figura 11. Seção delgada do fêmur de Baurusuchidae (FUP 101). **(A)** Seção mostrando a extensão do córtex com polarizadores descruzados. **(B)** Mesma seção de (A), porém com o polarizador cruzado. Setas brancas indicam os anéis de tecido lamelar. Escalas equivalem a 1mm.

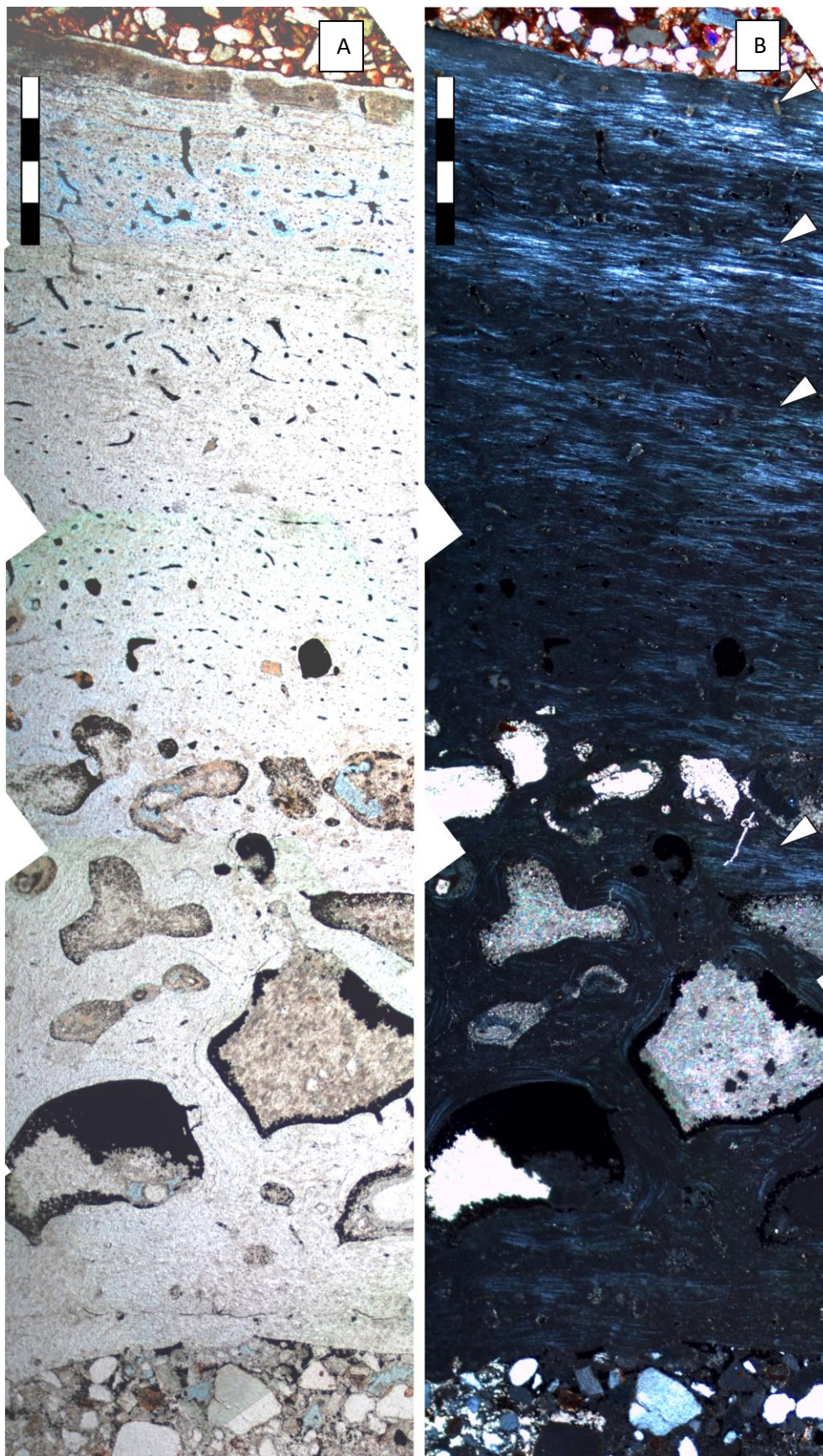


Figura 12. Seção delgada do fêmur de Baurusuchidae (FUP 102). (A) Seção mostrando a extensão do córtex com polarizadores descruzados. (B) Mesma seção de (A) porém com o polarizador cruzado. Setas brancas indicam os anéis de tecido lamelar. Escalas equivalem a 1mm.

Os canais vasculares estão presentes principalmente na região mais externa do córtex. Esses canais são majoritariamente longitudinais e, como na maior parte dos materiais analisados, parte do tecido apresenta canais com padrão reticular, geralmente presentes na porção mais externa do córtex. Os osteócitos estão distribuídos uniformemente pelo córtex. Alguns ósteons secundários foram identificados na região mais interior do córtex. Não foi identificado EFS.

O tecido ósseo secundário tem uma largura aproximada de 2,25 mm e apresenta alguns osteóons secundários. Pouco depois do fim do tecido secundário um anel de tecido lamelar grosso é visível, seguido por uma zona de tecido não lamelar de 0,77 mm de espaçamento até o fim do segundo e último anel de tecido lamelar visível. Após esse último anel, uma nova zona de tecido não lamelar aparece sem o término do seu ciclo anual de crescimento.

Tabela 1. Valores obtidos nos ossos selecionados dos Crocodylomorpha coletados

Táxon	Elemento	Diâmetro (mm)	Número de Anéis
<i>Mariliasuchus</i> (FUP 105)	Úmero	4,15	2
<i>Mariliasuchus</i> (FUP 106)	Fêmur	9,60	4
Sphagesauridae (FUP 100)	Úmero	18,80	7
Baurusuchidae (FUP 104)	Fêmur	14,80	2
Baurusuchidae (FUP 103)	Úmero	17,10	4
Baurusuchidae (FUP 103)	Fêmur	20,10	2
Baurusuchidae (FUP 101)	Fêmur	22,35	5
Baurusuchidae (FUP 102)	Fêmur	25,90	4

3.2. Cálculo da massa corporal e da idade

Neste item são descritos os principais resultados obtidos para o cálculo da massa corporal absoluta e relativa ao longo do desenvolvimento dos espécimes estudados.

Como mencionado anteriormente, há uma forte correlação entre diversas medidas tomadas no fêmur de crocodilomorfos atuais com parâmetros, como: tamanho corporal e massa (Farlow *et al.*, 2005). Como demonstrado pelos mesmos autores, essa correlação linear pode ser aplicada para outros arcossauromorfos.

Nesse sentido, os dados aqui apresentados se referem apenas aos materiais analisados com medidas para o fêmur, já que essa correlação não é conhecida para outros ossos longos, com exceção da tíbia (Farlow *et al.*, 2005). Assim, as estimativas de ganho de massa não puderam ser calculadas para Sphagesauridae e um dos exemplares de *Mariliasuchus*, pois esses espécimes estão representados apenas por seus respectivos úmeros. A análise desses elementos, entretanto, ainda é útil para revelar o tipo de tecido ósseo encontrado e o padrão dos ciclos de crescimento nesses animais.

Os valores de cada ciclo anual de crescimento (espessura do tecido ósseo depositado durante o intervalo de um ano) são apresentados na Tabela 2. De forma geral, para todos os táxons analisados, incluindo os materiais representados por úmeros, foram observados poucos ciclos de crescimento. O elemento com maior número observado foi o úmero de Sphagesauridae, com sete ciclos de crescimento. Para alguns elementos (e. g. Baurusuchidae (FUP 103, fêmur), Baurusuchidae juvenil (FUP 104) e *Mariliasuchus* (FUP 105)) apenas dois ciclos anuais de crescimento foram encontrados.

De maneira geral, quando foi possível observar mais de dois ciclos de crescimento, constata-se que os mesmos apresentam uma tendência à redução do espaçamento, ou seja, uma camada mais fina de osso é depositada. Entretanto, em alguns casos, a variação da espessura dos ciclos não é uniforme, com ciclos apresentando crescimento reduzido seguido por um ciclo com expressivo crescimento (e. g. Sphagesauridae FUP 100).

Tabela 2. Medida dos raios máximos e mínimos da diáfise dos ossos estudados e raio dos sucessivos anéis de crescimento, sendo $r_{(t)}$ o raio do anel mais externo encontrado. Todas as medidas em milímetros.

Táxon	Elemento	r. máx. md. diáf.	r. mín. md. diáf.	$r_{(t)}$	$r_{(t-1)}$	$r_{(t-2)}$	$r_{(t-3)}$	$r_{(t-4)}$	$r_{(t-5)}$	$r_{(t-6)}$
Sphagesauridae (FUP 100)	úmero	9,65	9,15	8,37	8,04	7,73	7,46	7,15	6,44	5,95
Baurusuchidae (FUP 101)	fêmur	12,50	8,85	10,30	9,88	9,15	8,69	7,76	-	-
Baurusuchidae (FUP 102)	fêmur	14,60	11,30	12,74	11,99	11,09	8,46	-	-	-
Baurusuchidae (FUP 103)	úmero	9,15	7,95	8,44	7,36	6,59	5,61	-	-	-
	fêmur	11,00	9,10	9,77	8,99	-	-	-	-	-
Baurusuchidae (FUP 104)	fêmur	8,00	6,80	6,71	5,94	-	-	-	-	-
<i>Mariliasuchus</i> (FUP 105)	úmero	2,35	1,80	1,97	1,53	-	-	-	-	-
<i>Mariliasuchus</i> (FUP 106)	fêmur	5,60	4,00	4,71	4,36	3,46	2,75	-	-	-

Na Tabela 3 são apresentadas as medidas calculadas das circunferências dos fêmures estudados. Constam os cálculos da circunferência relativa à porção mais externa do córtex e dos ciclos de crescimento encontrados. A identificação dos anéis referentes a cada ciclo de crescimento é feita de maneira regressiva em relação à idade do exemplar. Nesse caso, o ciclo representado pela circunferência $c_{(t)}$ refere-se ao último ciclo completo de crescimento do animal antes de sua morte.

Tabela 3. Conversão das medidas de raio dos parâmetros dos ossos estudados para circunferência (perímetro).

Táxon	Elemento	Circ. (ext)	$c_{(t)}$	$c_{(t-1)}$	$c_{(t-2)}$	$c_{(t-3)}$	$c_{(t-4)}$	$c_{(t-5)}$	$c_{(t-6)}$
Sphagesauridae (FUP 100)	úmero	59,07	52,59	50,52	48,60	46,87	44,93	40,46	37,38
Baurusuchidae (FUP 101)	Fêmur	67,56	64,72	62,08	57,49	54,60	48,76	-	-
Baurusuchidae (FUP 102)	Fêmur	81,70	80,05	75,36	69,68	51,16	-	-	-
Baurusuchidae (FUP 103)	úmero	53,79	53,03	46,24	41,41	35,25	-	-	-
	Fêmur	63,29	61,39	56,49	-	-	-	-	-
Baurusuchidae (FUP 104)	Fêmur	46,57	42,16	37,32	-	-	-	-	-
<i>Mariliasuchus</i> (FUP 105)	úmero	13,09	12,38	9,61	-	-	-	-	-
<i>Mariliasuchus</i> (FUP 106)	Fêmur	30,37	29,59	27,39	21,74	17,28	-	-	-

Na Tabela 4 são apresentadas as massas calculadas para os exemplares com fêmur preservado. Nesse caso, as massas foram calculadas com base no tamanho da circunferência de cada anel de crescimento anual, por exemplo, $c_{(t)}$, $c_{(t-1)}$ e assim sucessivamente.

Tabela 4. Cálculo da massa corporal para os táxons estudados usando os valores das circunferências dos anéis de crescimento para fêmur. Equação ($\log M = -3,25 + 2,85 \cdot \log Fc$) para conversão do tamanho da circunferência (em mm) em massa (em kg) obtida de Farlow *et al.* (2005). M_0 representa a massa do animal no momento da morte.

Táxon	Elemento	M_0	$M_{(t)}$	$M_{(t-1)}$	$M_{(t-2)}$	$M_{(t-3)}$	$M_{(t-4)}$
Baurusuchidae (FUP 101)	Fêmur	92	82	72	58	50	36
Baurusuchidae (FUP 102)	Fêmur	158	149	126	101	42	-
Baurusuchidae (FUP 103)	Fêmur	76	70	55	-	-	-
Baurusuchidae (FUP 104)	Fêmur	32	24	17	-	-	-
<i>Mariliasuchus</i> (FUP 106)	Fêmur	9	9	7	4	2	-

Na Tabela 5 são apresentados os valores de ganho de massa anual (em kg) e relativos (em porcentagem em relação ao peso corporal) para os táxons com fêmur preservado.

Tabela 5. Cálculo do ganho de massa corporal (kg) anual absoluto e em porcentagem em relação ao peso total do ano anterior.

Táxon	Elemento	$M_{(t)}$	$M_{(t-1)}$	$M_{(t-2)}$	$M_{(t-3)}$
Baurusuchidae (FUP 101)	Fêmur	9,13 kg	14,24 kg	7,95 kg	13,84 kg
	% em relação ao peso total	13%	24%	16%	38%
Baurusuchidae (FUP 102)	Fêmur	23,63 kg	25,19 kg	58,93 kg	-
	% em relação ao peso total	19%	25%	141%	-
Baurusuchidae (FUP 103)	Fêmur	14,81 kg	-	-	-
	% em relação ao peso total	27%	-	-	-
Baurusuchidae (FUP 104)	Fêmur	7,06 kg	-	-	-
	% em relação ao peso total	42%	-	-	-
<i>Mariliasuchus</i> (FUP 106)	Fêmur	1,73 kg	3,39 kg	1,75 kg	-
	% em relação ao peso total	25%	93%	92%	-

Para apenas um exemplar estudado, o fêmur de Baurusuchidae (FUP 101), foi possível estimar a idade do animal no momento da morte. Isso ocorreu pela baixa quantidade de ciclos de crescimento observada na maior parte dos exemplares estudados. Dessa forma, como a determinação dos valores A e k (vide materiais e métodos) depende do ajuste de uma reta, o baixo número de ciclos de crescimento geraria, conseqüentemente, um baixo número de pontos para ajuste da reta. Nesse caso, o exemplar utilizado apresenta cinco ciclos de crescimento completos, fornecendo um valor mínimo para o cálculo. A Figura 13 mostra a reta gerada pela plotagem dos valores da circunferência dos ciclos de crescimento observados. O valor de ajuste da

reta (R^2) é de 0,9534. A extrapolação da reta para tamanhos de circunferência maiores mostra que o crescimento se estabilizaria no valor de 75,00 mm, indicando, portanto, o valor de A para os modelos Monomolecular, Gompertz e Logístico. O valor de k para esses mesmos modelos é calculado através do logaritmo natural negativo do valor da inclinação da reta. Para o modelo Monomolecular o valor de k se refere à inclinação da reta gerada ($k = 0,23$) e para os modelos Gompertz e Logístico, o valor de k corresponde à média dos logaritmos naturais negativos de cada segmento da reta ($k = 0,26$).

Conforme explanado no item Materiais e Métodos, para o modelo Linear não existe um valor para A e o valor de K se refere, portanto, à soma das diferenças de t e $t+1$, dividida pelo número de diferenças, nesse caso, resultando no valor de $K = 3,99$.

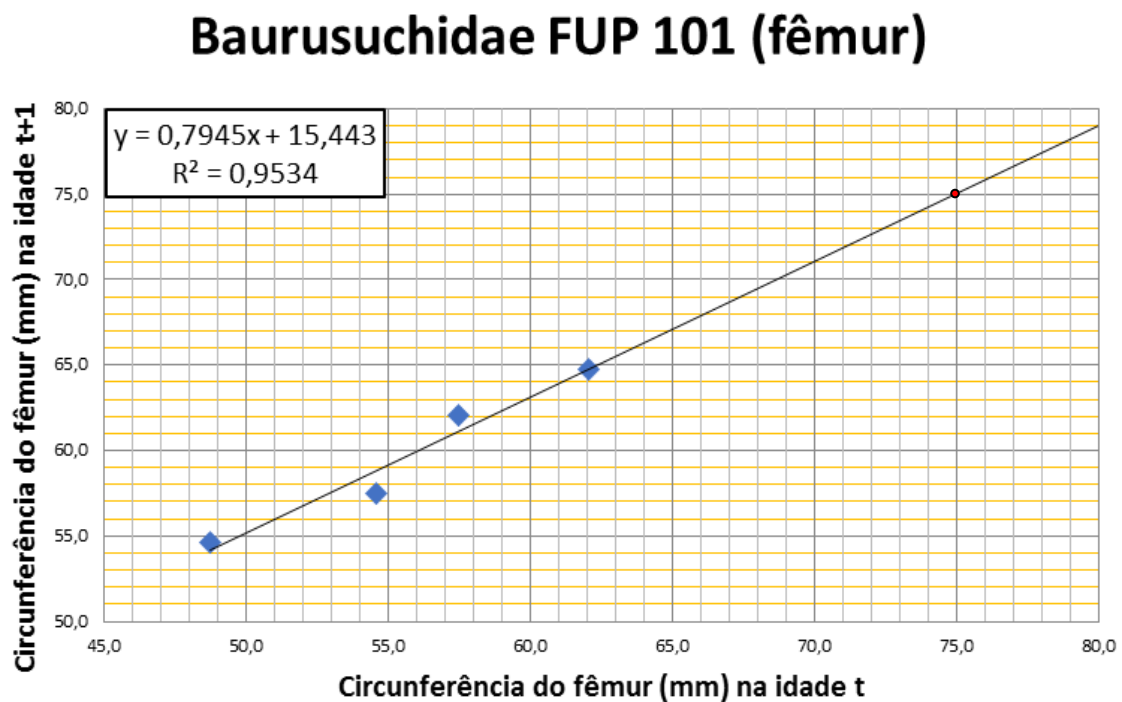


Figura 13: Gráfico mostrando a relação dos anéis de crescimento em fêmur de Baurusuchidae (FUP 101) no tempo t (eixo x) e no tempo $t+1$ (eixo y) para a determinação da assíntota de crescimento (A). Losangos representam as medidas obtidas e o círculo indica o valor de A ($=75$ mm), o qual é representado pelo ponto da reta onde o valor de t e $t+1$ são iguais.

Com os valores de A , k e K (para o modelo de crescimento linear), foram simuladas as curvas de crescimento para o retrocálculo da idade do exemplar estudado (Fig. 14). Os valores do indivíduo recém-nascido foram estimados a partir dos valores

apresentados para *Alligator mississippiensis* em Farlow *et al.* (2005). Os modelos de retrocálculo, com base nos parâmetros A, k e K, calculados, mostram que os modelos Linear e Monomolecular são mais semelhantes entre si.

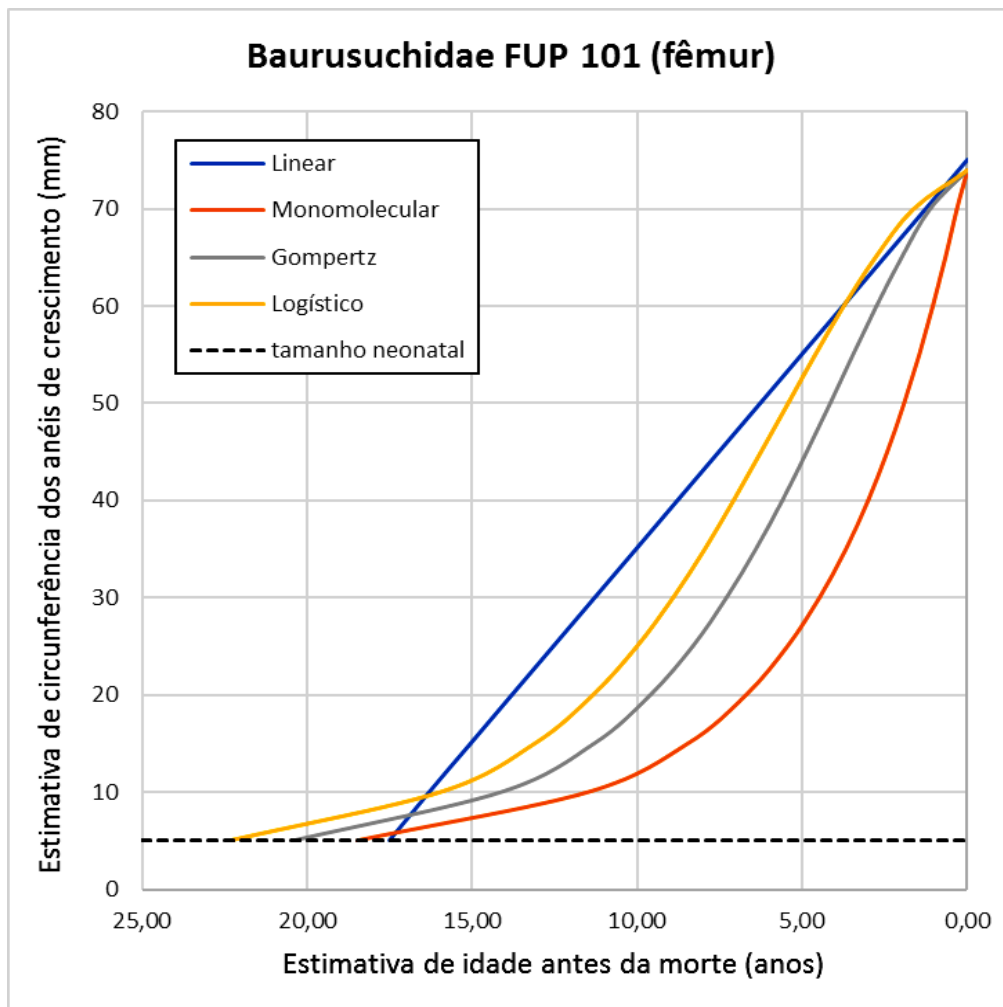


Figura 14: Simulações das diferentes curvas de crescimento (diferentes modelos) para Baurusuchidae (FUP 101). Notar que as curvas são estimativas para o retrocálculo da idade do espécime no momento de sua morte, considerado como momento 0. As curvas modeladas interceptam a reta tracejada com valor de 5,0 mm, que é a medida usada para o indivíduo recém-nascido. Notar também que as curvas simuladas apresentam diferentes pontos de inflexão, representando diferentes comportamentos de crescimento.

O cálculo da idade do exemplar de Baurusuchidae (FUP 101) apresenta uma relativa baixa variação. Os diferentes modelos de crescimento, incluindo o Linear, mostraram que o espécime possuía de 8 a 15 anos quando foi soterrado. O modelo Monomolecular foi o que estimou a menor idade para o exemplar (8 anos) e o modelo Linear estimou o maior valor (15 anos), como mostrado na Tabela 6.

Tabela 6. Medidas das circunferências dos anéis de crescimento e estimativas de idade (em anos) para Baurusuchidae (FUP 101) usando diferentes modelos de crescimento.

Elemento	Circ. dos anéis de crescimento (mm)	Estimativa de idade em anos por modelo				
		Linear	Monomolecular	Gompertz	Logístico	
Fêmur	$c_{(ext)}$	67,56				
	$c_{(t)}$	64,72	15	8	11	13
	$c_{(t-1)}$	62,08	14	7	10	12
	$c_{(t-2)}$	57,49	13	6	9	11
	$c_{(t-3)}$	54,60	12	5	8	10
	$c_{(t-4)}$	48,76	11	4	7	9

4. Discussões

A análise das características histológicas dos ossos longos de *Mariliasuchus*, Sphagesauridae e Baurusuchidae mostra que, apesar de morfologicamente distintos, esses três notossúquios apresentam a estrutura do tecido ósseo semelhante, com presença de tecido não lamelar fibroso, onde a hidroxiapatita se apresenta com distribuição aleatória e mais vascularizada. Nos três táxons analisados também se observa que o final dos ciclos anuais de crescimento é marcado por um anel de tecido lamelar altamente organizado e sem vascularização. Essa característica difere do que tem sido encontrado em estudos histológicos em Neosuchia fósseis e recentes, onde o final do ciclo de crescimento é marcado por uma LAG (*line of arrested growth*), como reportado em *Alligator mississippiensis* (Woodward *et al.* 2011; 2014), *Crocodylus johnstoni* (Tucker, 1997), *Susisuchus anatoceps* (Sayão *et al.*, 2106) e *Deinosuchus* (Erickson & Brochu, 1999), por exemplo.

A presença de tecido lamelar fibroso, indicativa de taxa de crescimento rápido, é raramente reportada em crocodilomorfos neossúquios, tendo sido, por muito tempo, considerada ausente nesse grupo (Padian *et al.*, 2004), e apenas presente em estágios ontogenéticos mais precoces, onde é observada uma mais taxa de crescimento do animal (Chabreck & Joanen 1979). Entretanto, estudos mais recentes mostram que, em alguns casos, não só crocodilomorfos bem alimentados em cativeiro, mas indivíduos adultos na natureza podem, às vezes, apresentar tecido lamelar fibroso, como alguns exemplares de *Alligator* (Tumarkin-Deratzian 2007; Woodward *et al.* 2014). Para o exemplar de

Sphagesauridae analisado, o anel marcando o primeiro ciclo anual de redução/parada de crescimento é observado após extensa porção, na região mais interna do córtex, de tecido fibroso lamelar com mais de 1 mm de deposição óssea, o que indicaria uma fase de intenso crescimento.

De maneira geral, nos exemplares dos três táxons analisados também não foi observada a presença de EFS (*external fundamental system*), classicamente associada a fase de queda significativa de crescimento e entrada na fase de maturidade esquelética (Woodward *et al.*, 2011). Os mesmos autores reportam a existência de EFS para diversos grupos de arcossauros, como dinossauros (incluindo as aves), pterossauros, crocódilomorfos e pseudossúquios basais, concluindo que a presença dessa característica deve ser, portanto, uma sinapomorfia para Archosauria. Nesse sentido, a ausência de EFS nos exemplares estudados pode significar que os mesmos não haviam ainda atingido sua maturidade esquelética.

Especificamente, para Baurusuchidae, foi observada, mesmo no fêmur de um indivíduo juvenil, a presença de remodelamento ósseo na porção mais interna do córtex, incluindo a ocorrência de ósteons secundários. Esse exemplar juvenil (FUP104), encontra-se bem preservado (apenas com a cauda faltando) e seu crânio possui metade do tamanho dos exemplares de Baurusuchidae comumente encontrados na Formação Adamantina. Isso mostra que essa fase de remodelamento começa a ocorrer precocemente durante o crescimento do animal.

Woodward *et al.* (2014) observaram que em *Alligator* há uma variação no número de ciclos de crescimento para diferentes elementos ósseos de um mesmo indivíduo e que, de maneira geral, o fêmur apresenta o melhor registro dessas marcas de crescimento. Para um dos exemplares de Baurusuchidae estudados foram seccionados tanto o fêmur como o úmero do mesmo indivíduo, onde uma variação do registro dos ciclos de crescimento também foi observada, nesse caso, com o fêmur apresentando o registro de apenas dois ciclos de crescimento e o úmero quatro.

Os cálculos para o ganho de massa corporal nos Baurusuchidae mostram que em média os indivíduos adultos aumentam sua massa corporal em 25% ao ano, representando um ganho absoluto variando de 15 a 25 kg por ano, dependendo do tamanho do indivíduo. Para o exemplar juvenil (FUP104), apesar de apenas uma medida disponível, o ganho de massa representou um incremento de aproximadamente

40% no tamanho do indivíduo, com um ganho absoluto anual de aproximadamente 7 kg. Para *Mariliasuchus* (FUP106), os resultados mostraram um ganho relativo de aproximadamente 90% de massa corporal em dois anos consecutivos, com um terceiro ciclo de apenas 25%. Neste caso, como se trata de um crocodilomorfo de tamanho reduzido, o ganho de massa absoluto médio representa um incremento de aproximadamente 2 kg por ano. Em média, os indivíduos adultos de Baurusuchidae estudados tiveram sua massa estimada em torno de 80-90 kg, com um exemplar chegando em torno de 160 kg. Para o indivíduo juvenil de Baurusuchidae, a estimativa de massa total é de aproximadamente 30 kg. Para o exemplar de *Mariliasuchus*, o peso absoluto estimado é de aproximadamente 10 kg. Em crocodilomorfos recentes, uma massa de aproximadamente 10 kg em indivíduos adultos só é encontrada em espécies pequenas, como *Paleosuchus palpebrosus*. Por sua vez, massas de aproximadamente 80-90 kg em indivíduos adultos, com tamanho de aproximadamente 2,5 metros (tamanho médio estimado para os exemplares de Baurusuchidae estudados), são encontradas em *Alligator mississippiensis* e *Crocodylus porosus* (Grigg & Kirshner 2015).

Com relação à idade obtida para o exemplar de Baurusuchidae (FUP 101), as estimativas mostraram uma idade relativamente mais nova para a chegada à idade adulta quando comparada com crocodilomorfos recentes. Para a maioria das espécies recentes, a idade adulta é atingida por volta de 10-15 anos (maturidade sexual). Com os indivíduos adultos podendo chegar, na natureza, a uma idade de 65 anos (Grigg & Kirshner 2015). No exemplar de Baurusuchidae, entretanto, a estimativa de idade para os diferentes modelos estudados variou de 8 a 15 anos. Infere-se que o indivíduo estudado representa um animal adulto pelo tamanho do osso (fêmur), compatível com outros exemplares considerados adultos já encontrados e pela fusão completa dos arcos neurais aos centros vertebrais dos elementos axiais encontrados.

De maneira geral, um baixo número de ciclos de crescimento anual foi observado nos elementos ósseos analisados dos três táxons, variando de dois a sete ciclos. Para os estudos feitos com Neosuchia viventes e fósseis observa-se que, de forma geral, o número de linhas de crescimento é bem maior, com valores de 17 linhas de crescimento para *Susisuchus* (Sayão *et al.*, 2106) e, pelo menos, 51 linhas para *Deinosuchus* (Erickson & Brochu, 1999), por exemplo.

5. Conclusões

A análise das seções delgadas de vários exemplares de crocodilomorfos (Notosuchia) coletados em rochas do Cretáceo do Grupo Bauru mostrou que, de maneira geral, os três grupos analisados apresentam um baixo número de ciclos de crescimento, com uma média de cinco ciclos completos, com um valor máximo de sete ciclos para um úmero de Sphagesauridae e um valor mínimo de apenas dois ciclos para um úmero de *Mariliasuchus* e um fêmur de Baurusuchidae juvenil. Ainda, esses ciclos de crescimento são marcados por anéis de tecido lamelar muito organizado e com grande diminuição do padrão de vascularização, diferindo dos crocodilomorfos recentes que apresentam LAGs (*lines of arrested growth*). A ausência de LAGs indica que não ocorre uma efetiva parada de crescimento, mas que o crescimento, em determinado período do ano, sofre uma redução em sua velocidade, resultando na deposição de um anel formado por um tecido ósseo com maior orientação (organização) dos cristais de hidroxiapatita.

O espaçamento entre os ciclos de crescimento nos exemplares estudados também difere, de maneira geral, do padrão de espaçamento (crescimento) observado no tecido ósseo dos crocodilomorfos recentes e Neosuchia fósseis estudados por outros autores. Enquanto em Neosuchia ocorre um padrão regular de linhas de crescimento, com espaçamento constante e gradual redução de aumento de tamanho depois da chegada da idade adulta, os Notosuchia analisados nesse trabalho apresentam um padrão de crescimento irregular, com intercalação de ciclos onde ocorre um intenso crescimento intercalados com ciclos de crescimento mais reduzido, como o caso do Sphagesauridae e alguns exemplares de Baurusuchidae estudados.

Com relação ao ganho de massa, para *Mariliasuchus* foi observado que o exemplar ganhou cerca de 1,7 kg no primeiro e último (terceiro) ciclo de crescimento analisado, com um ganho de aproximadamente 3,4 kg no segundo ciclo. Esse ganho inicial representa um incremento de aproximadamente 90% na massa corporal no primeiro ciclo observado. Entretanto, no terceiro ciclo, apesar de um ganho absoluto semelhante, esse incremento representa apenas 25% de incremento na massa.

Para os Baurusuchidae adultos foi observado um incremento anual médio da massa corporal de aproximadamente 25%, variando de 13% a 38%, dependendo do

indivíduo estudado. Há apenas uma medida para um exemplar de Baurusuchidae juvenil, onde se observou um incremento de massa corporal anual de 42%.

Finalmente, foi possível inferir a idade de um dos exemplares de Baurusuchidae estudados, com valores variando de oito anos (modelo Monomolecular) e 15 (modelo Linear). Essa idade estimada também difere para o padrão observado em Neosuchia atuais, onde os espécimes atingem tamanhos semelhantes em idades mais avançadas.

6. Referências Bibliográficas

- ANDRADE, M.B. and BERTINI, R.J. 2008. A new Sphagesaurus (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. *Historical Biology*, **20** (2), 101–36.
- ANDRADE, R.C.L.P. and SAYÃO, J.M. 2014. Paleohistology and lifestyle inferences of a dyrosaurid (archosauria: crocodylomorpha) from paraíba basin (northeastern Brazil). *PloS one*, **9** (7), p.e102189.
- BATEZELLI, A. 2010. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru no Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Geociências*, **40** (2), 265–85.
- BERTINI, R.J., MARSHALL, L.G., GAYET, M. and BRITO, P. 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (upper Bauru Group, Late Cretaceous, Brazil) in their stratigraphic and paleobiogeographic context. *Neues Jahrbuch für Geologie Paläontologie Abh* **188** (1), 71-101.
- BITTENCOURT, J.S. and LANGER, M. 2011. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **83** (1), 23-60.
- CARVALHO, I.S., TEIXEIRA, V.P.A., FERRAZ, M.L.F., RIBEIRO, L.C.B., MARTINELLI, A.G., NETO, F.M., SERTICH, J.J.W., CUNHA, G.C., CUNHA, I.C. and FERRAZ, P.F. 2011. *Campinasuchus dinizi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. *Zootaxa*, **42** (May), 19–42.

- CARVALHO, I.S., GASPARINI, Z.B., SALGADO, L., VASCONCELLOS, F.M. and MARINHO, T.S. 2010. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **297** (2), 252–62.
- CARVALHO, I.S. and BERTINI, R.J. 1999. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylormorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Geologia Colombiana*, **24**, 83–105.
- CASTANET, J. 1994. Age Estimation and Longevity in Reptiles. *Gerontology*, **40**, 174–92.
- CHABRECK, R.H. and JOANEN, T. 1979. Herpetologists' League Growth Rates of American Alligators in Louisiana. *Herpetologica*, **35** (1), 51–57.
- CHINSAMY, A. 1993. Image analysis and the physiological implications of the vascularisation of femora in archosaurs. *Modern Geology*, **19**, 101–08.
- CHINSAMY, A. 1990. Physiological implications of the bone histology of *Syntarsus rhodesiensis* (saurischia : theropoda). *Palaentologia Africana*, **27**, 77–82.
- COOPER, L.N., LEE, A.H., TAPER, M.L. and HORNER, J.R. 2008. Relative growth rates of predator and prey dinosaurs reflect effects of predation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **275** (1651), 2609–15.
- CURRY, K.A. 1999. Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (dinosauria: sauropoda): new insights on growth rates and longevity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19** (4), 654–65.
- ERICKSON, G.M. 2005. Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution. *Trends in ecology & evolution*, **20** (12), 677–84.
- ERICKSON, G.M., RAUHUT, O.W.M., ZHOU, Z., TURNER, A.H., INOUE, B.D., HU, D. and NORELL, M.A. 2009. Was dinosaurian physiology inherited by birds? Reconciling slow growth in archaeopteryx. *PloS one*, **4** (10), p.e7390.
- ERICKSON, G.M. and BROCHU, C.A. 1999. How the “ terror crocodile ” grew so big. *Nature*, **398** (318651), 205–06
- ESTEBAN, M., CASTANET, J. and SANCHIZ, B. 1998. Inferring age and growth from remains of fossil and predated Recent anurans: a test case using skeletochronology. *Canadian Journal of Zoology*, **76** (9), 1689–95.

- FARLOW, J.O., HURLBURT, G.R., ELSEY, R.M., BRITTON, A.R. and LANGSTON, W. 2005. Femoral dimensions and body size of *Alligator mississippiensis*: estimating the size of extinct mesoeucrocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25** (2), 354–69.
- FERNANDES, L.A. 2004. Mapa litoestratigráfico da parte oriental da lithostratigraphic map of the bauru basin eastern part (PR , SP , MG), scale 1 : 1 . 000 . 000. *Boletim Paranaense de Geociências*, **55**, 53–66.
- GOSHE, L.R., AVENS, L., SCHARF, F.S. and SOUTHWOOD, A.L. 2010. Estimation of age at maturation and growth of Atlantic green turtles (*Chelonia mydas*) using skeletochronology. *Marine Biology*, **157** (8), 1725–40.
- GRIGG, G.C. and KIRSHNER, D. 2015. *Biology and Evolution of Crocodylians* 1st ed., Cornell University Press, Ithaca, NY, 649 p.
- HORNER, J.R. and PADIAN, K. 2004. Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **271** (1551), 1875–80.
- HORNER, J.R., DE RICQLÈS, A. and PADIAN, K. 2000. Long Bone Histology of the Hadrosaurid Dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: Growth Dynamics and Physiology Based on an Ontogenetic Series of Skeletal Elements. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20** (1), 115–29.
- HUTTON, J.M. 1986. Age Determination of Living Nile Crocodiles from the Cortical Stratification of Bone. *Copeia*, **2**, 332–41.
- KLEIN, N. and SANDER, M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, **34** (2), 247–63.
- KLEIN, N., SANDER, M. and SUTEETHORN, V. 2009. Bone histology and its implications for the life history and growth of the Early Cretaceous titanosaur *Phuwiangosaurus sirindhornae*. *Geological Society, London, Special Publications*, **315**, 217–28.
- KÖHLER, M. and MOYÀ-SOLÀ, S. 2009. Physiological and life history strategies of a fossil large mammal in a resource-limited environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106** (48), 20354–58.

- DE MARGERIE, E., CUBO, J. and CASTANET, J. 2002. Bone typology and growth rate: Testing and quantifying “Amprino”s rule’ in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Comptes Rendus - Biologies*, **325** (3), 221–30.
- NASCIMENTO, P.M. and ZAHER, H. 2011. The skull of the Upper Cretaceous baurusuchid crocodile *Baurusuchus albertoi* Nascimento & Zaher 2010, and its phylogenetic affinities. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**, S116–S131.
- PADIAN, K., HORNER, J.R. and DE RICQLÈS, A. 2004. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24** (3), 555–71.
- PADIAN, K., DE RICQLÈS A. and HORNER J.R. 2001. Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature*, **412** (6845), 405–08.
- POL, D., NASCIMENTO, P.M., CARVALHO, A.B., RICCOMINI, C., PIRES-DOMINGUES, R. and ZAHER, H. 2014. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. *PloS One*, **9** (4), e93105 (66). doi:10.1371/journal.pone.0093105.
- POL, D. 2003. New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23** (4), 817–31.
- DE RICQLÈS, A., HORNER, J.R. and PADIAN, K. 2006. The interpretation of dinosaur growth patterns. *Journal of Morphology*, **21** (11), 596–97.
- RAMANUJAN, S. 1914. Modular equations and approximations to π . *Quarterly Journal of Mathematics*. **45**, 350–72.
- ROGERS, K.C., WHITNEY, M., D'EMIC, M. and BAGLEY, B. 2016. Precocity in a tiny titanosaur from the Cretaceous of Madagascar. *Science*, **352** (6284), 450–53.
- SANDER, P.M. 2000. Longbone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. *Paleobiology*, **26** (3), 466–88.
- SAYÃO, J.M., BANTIM, R.A.M., ANDRADE, R.C.L.P., LIMA, F.L., SARAIVA, A.A.F., FIGUEIREDO, R.G. and KELLNER, A.W.A. 2016. Paleohistology of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha, Neosuchia): comments on growth strategies and lifestyle. *Plos One*, **11** (5), p.e0155297.

- TUMARKIN-DERATZIAN, A.A.R. 2007. Fibrolamellar bone in wild adult *Alligator mississippiensis*. *Journal of Herpetology*, **41** (2), 341–45.
- VARRICCHIO, D.J. 1993. Bone microstructure of the upper cretaceous theropod dinosaur troodon formosus. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13** (1), 99–104.
- WALFORD, L.A. 1946. A new graphic method of describing the growth of animals. *Biological Bulletin*, **90** (2), 141–47.
- WOODWARD, H.N., HORNER, J.R. and FARLOW, J.O. 2011. Osteohistological evidence for determinate growth in the American Alligator. *Journal of Herpetology*, **45** (3), 339–42.
- WOODWARD, H.N., HORNER, J.R. and FARLOW, J.O. 2014. Quantification of intraskeletal histovariability in *Alligator mississippiensis* and implications for vertebrate osteohistology. *PeerJ*, **2**, p.e422.