



Universidade de Brasília
Instituto de Geociências
Programa de Pós-graduação em Geologia

**Descrição e Sistemática de Novos
Exemplares de Crocodylomorpha e
Lepidosauria da Formação Quiricó,
Cretáceo Inferior da Bacia
Sanfranciscana**

Description and Systematics of New Specimens
of Crocodylomorpha and Lepidosauria from the
Quiricó Formation, Lower Cretaceous of the
Sanfranciscana Basin

JOYCE CELERINO DE CARVALHO

Tese de Doutorado N° 195

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci

Brasília, 27/10/2022



Universidade de Brasília

Instituto de Geociências

Programa de Pós-graduação em Geologia

Descrição e sistemática de novos exemplares de Crocodylomorpha e Lepidosauria da Formação Quiricó, Cretáceo Inferior da Bacia Sanfranciscana

Description and systematics of new specimens of
Crocodylomorpha and Lepidosauria from the Quiricó
Formation, Lower Cretaceous of the Sanfranciscana Basin

JOYCE CELERINO DE CARVALHO

Tese apresentada ao Programa de
Pós-Graduação em Geologia –
Instituto de Geociências – IG da
Universidade de Brasília – UnB
como requisito parcial obrigatório
para a obtenção do título de Doutor
em Geologia.

Área de concentração:
Bioestatigrafia e Paleoecologia

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo
Miloni Santucci

Comissão Examinadora:

Prof. Dra. Julia Klaczko (IB/UnB)

Prof. Dr. Pedro Lorena Godoy (USP/Ribeirão Preto)

Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro (Unesp/Ilha Solteira)

Cd Carvalho, Joyce Celerino

Descrição e sistemática de novos exemplares de Crocodylomorpha e Lepidosauria da Formação Quiricó, Cretáceo Inferior da Bacia Sanfranciscana / Joyce Celerino Carvalho; orientador Rodrigo Miloni Santucci. -- Brasília, 2022. 198 p.

Tese (Doutorado em Geologia) -- Universidade de Brasília, 2022.

1. Bacia Sanfranciscana. 2. Cretáceo. 3. Notosuchia. 4. Borioteiioidea. 5. Sistemática filogenética. I. Santucci, Rodrigo Miloni, orient. II. Título.

AGRADECIMENTOS

A realização desta Tese só foi possível graças ao apoio de várias pessoas. Foram quase cinco anos de trabalho duro e muitos desafios a serem cumpridos, e muita coragem para seguir adiante. Mas graças a Deus, familiares, professores e amigos este trabalho foi realizado. Orgulho-me de compartilhar com vocês o conhecimento que adquiri durante esses quase cinco anos. Meus sinceros agradecimentos a vocês:

- Minha eterna gratidão a Deus que me ofertou o maravilhoso dom da vida.
- Aos meus pais José Pereira de Carvalho e Rosângela Celerino de Carvalho por sempre me apoiarem e me incentivarem a seguir os meus sonhos, sem nunca desistir. Às minhas irmãs Josiane Celerino e Jovana Celerino por sempre me darem força para resistir à saudade de estar distante de casa;
- À minha querida e amada avó Maria de Jesus Celerino da Silva por acreditar em mim e me incentivar a realizar meus sonhos;
- Agradeço ao meu noivo por sempre me apoiar nos momentos de dificuldades. Obrigada por trilhar esse caminho comigo, você foi importante para a conclusão deste trabalho, sem você não teria conseguido;
- Às minhas melhores amigas Kethlen Lopes e Sônia Jacobson, por sempre estarem comigo nos momentos de alegrias e tristezas, amo vocês de todo o meu coração.
- Um agradecimento mais que especial ao Dr. Francisco Ricardo Negri pelo apoio que sempre me deu para seguir a carreira na Paleontologia, lhe considero meu padrinho científico;
- Agradeço ao meu grande amigo Henrique Zimmermann Tomassi, que foi meu chefe por um tempo, e viu em mim algum futuro na paleontologia. E foi o responsável pela minha vinda à Brasília, obrigada por ter me indicado o professor Rodrigo como orientador, se não tivesse feito isso, hoje não estaria desenvolvendo esse projeto de doutorado.
- Quero aqui agradecer à Patrícia, uma amiga que fiz durante o doutorado no laboratório, minha colega de quarto, e a responsável pelos desenhos no pontilhado feitos neste trabalho, obrigada por me ouvir quando tudo estava desmoronando, quando eu travei e quis desistir de tudo, você teve um papel muito importante nesta pesquisa.

- Agradeço ao meu grande amigo Felipe Alves Elias, pelo grande apoio durante esse tempo, nos momentos de dificuldade sempre esteve ali para me ouvir e ajudar. Gostaria agradecer em especial pelas reconstituições paleontológicas, feitas por você, obrigada pela parceria, para mim é uma honra ter suas reconstituições no meu trabalho;
- Ao Daniel Martins, meu amigo, que deixou de escrever sua Tese para me ajudar com os detalhes deste trabalho, sua percepção nos detalhes da descrição fizeram a diferença, existiram momentos que eu não sabia o que escrever, você foi lá e me disse: “respira que dá tempo Joyce”. Obrigada, fez a diferença nessa reta final.
- Aos colegas e amigos de pós-graduação Fábio Antônio de Oliveira, Alex Cajado, Lucila Monteiro de Souza, Adriano Santos Mineiro, Roberto de Souza Dias Ricart, Felipe Mendes dos Santos Cardia, Marcos Vitor Dumont Júnior, Ana Luiza e Glauber Oliveira Cunha, foi bom dividir o mesmo orientador com vocês;
- Gostaria de agradecer ao professor Ricardo Pinto, Adriano Santos Mineiro, Lucila Monteiro de Souza, Daniel Martins, Patrícia Fabiana, Alex Cajado, à prefeitura de Campo Azul – MG e aos moradores pelo apoio nas coletas de campo, sem vocês jamais conseguiria;
- Gostaria de agradecer aos amigos que fiz durante esses dois anos em Brasília-DF, Katiane, Rosi Formiga, Gabi, Naza, Raissa, Marcel, Marcia, Debora e Dona Graça, Yuri, Dona Fátima, Almir, Grazi obrigada por sempre estarem ao meu lado. Nos momentos que me senti só vocês foram a minha segunda família, me fizeram me sentir em casa;
- Ao meu orientador Dr. Rodrigo Miloni Santucci, por ter aceitado me orientar e ter me proporcionado esta oportunidade de trabalhar com a Paleontologia de Vertebrados, o que aprendi com o senhor durante esses sete anos no laboratório vou levar para a vida inteira;
- Gostaria de agradecer às instituições que me receberam nas visitas técnicas que realizei às coleções científicas, durante o doutorado:
 - Museu de Paleontologia de Marília – William Nava
 - Museu de Paleontologia de Monte Alto – Dra. Sandra Tavares
 - Museu de Ciências da Terra – Dr. Rodrigo da Rocha Machado
 - Museu de Zoologia da USP – Prof. Dr. Hussam Zaher (Curador responsável), e ao técnico Alberto Carvalho

- Instituto Federal de Fernandópolis, SP – Prof. Dr. Carlos Eduardo Maia de Oliveira.

- Universidade Federal do Rio de Janeiro – Departamento de Paleontologia – Dr. Ismar Carvalho, e a museóloga Msc. Flávia Alessandra.

A todos meu muito obrigado pela paciência e pela disponibilidade;

- Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudos, sem a qual não seria possível desenvolver este trabalho;
- Quero agradecer a todos os professores e funcionários do Instituto de Geociências – Campus Darcy Ribeiro, pelas aulas ministradas e pelo apoio administrativo nas resoluções das burocracias, me foram abertas muitas portas durante esse tempo que estive aqui na pós-graduação;
- À FUP, em Planaltina, por me acolher no Laboratório de Paleontologia, aos professores Tamiel e Dulce, pelas conversas sempre produtivas na hora do almoço no RU, algumas delas se tornaram inesquecíveis na minha vida;
- À Sistemática Filogenética, Evolução e à Taxonomia que me fizeram quebrar a cabeça durante todo este trabalho;
- Aos filmes do Indiana Jones e Jurassic Park que fizeram eu me apaixonar pela Paleontologia.
- O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior-Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001

Visto que a natureza habitualmente despreza as nossas esperanças, devemos agradecer esta rara concatenação de circunstâncias – uma vez que nos permitiu um grande segredo de um registro fóssil.

Stephen Jay Gold “A vida é bela”

APRESENTAÇÃO

O formato dessa tese segue o Regulamento do Programa de Pós-graduação em Geologia da Universidade de Brasília, conforme o Art. 35 do regimento. Ao longo do texto são apresentadas novas ocorrências de fósseis de vertebrados em rochas da Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, onde seu significado paleontológico também é discutido. Tal estudo é apresentado em três partes distintas, onde o Capítulo 1 versa sobre os aspectos gerais e importância dos achados realizados na região. O Capítulo 2 se concentra na descrição e discussão de nova ocorrência de um Lepidosauria encontrado nessas rochas, com a apresentação de uma filogenia sobre seu posicionamento filogenético, descrição do exemplar e apresentando dados novos sobre a biogeografia do grupo. O Capítulo 3 discute nova ocorrência de um crocodilomorfo na unidade, com a apresentação de uma filogenia sobre seu posicionamento filogenético e descrição do exemplar.

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 específicas. Os textos (ainda em português) foram elaborados seguindo basicamente os padrões dos periódicos internacionais que publicam esse tipo de trabalho.

RESUMO

A Bacia Sanfranciscana tem se tornado o foco de muitos estudos devido à sua posição dentro do contexto paleogeográfico e cronológico. Os fósseis de vertebrados encontrados recentemente e apresentados neste trabalho se revestem de uma grande importância não apenas pelo seu ineditismo e raridade, mas também por representarem peças fundamentais para o entendimento das relações das faunas de vertebrados brasileiras e africanas durante os estágios iniciais de abertura do Oceano Atlântico Sul. Durante a realização deste trabalho, descrevemos e discutimos novas ocorrências de um notossúquio basal (crânio, esqueleto axial e apendicular, parcialmente preservados) e um lagarto Borioteiioidea (ramos anteriores direito e esquerdo do dentário) em depósitos da Formação Quiricó, da Bacia Sanfranciscana, coletados na região de Campo Azul, Estado de Minas Gerais. Essas ocorrências de crocodilomorfo e Squamata, associadas a fósseis já descritos de dinossauros saurópodos (restos ósseos) pertencentes à família Rebbachisauridae, terópodos (dentes isolados) de Carcharodontosauridae e Abelisauridae, bem como restos de peixes dipnoicos e Lepisosteidae para a mesma localidade, apontam semelhanças entre a fauna africana das *Kem Kem Beds* com a Formação Quiricó e contribui para um melhor entendimento da evolução e distribuição geográfica desses grupos de crocodilomorfos e Borioteiioidea que habitaram essa região durante o Cretáceo.

Palavras-chave: Bacia Sanfranciscana; Formação Quiricó; Borioteiioidea; Notosuchia, Cretáceo Inferior

ABSTRACT

The Sanfranciscana Basin has become the focus of many paleontological studies due to its paleogeographic context and age. The vertebrate fossils recently found and presented in this work are of great importance because of their uniqueness and rarity. They also represent key pieces for understanding the relationships between Brazilian and African vertebrate faunas during the initial stages of the opening of the South Atlantic Ocean. In this work, we describe and discuss new occurrences of a basal notosuchian (skull, axial, and appendicular skeleton, partially preserved) and a borioteiioidean lizard (right and left anterior dentary rami) from deposits of the Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin, collected in the region of Campo Azul, State of Minas Gerais. These occurrences of crocodylomorphs and Squamata, associated with previously described fossils of sauropod dinosaurs (bony remains) assigned as Rebbachisauridae, isolated theropod teeth (Carcharodontosauridae and Abelisauridae), as well as remains of dipnoan fish and Lepisosteidae for the same locality, point out similarities between the African fauna of the Kem Kem Beds and the Quiricó Formation and contribute to a better understanding of the evolution and paleogeographic distribution of these groups of crocodylomorphs and Borioteiioidea that inhabited this region during the Cretaceous.

Keywords: Sanfranciscana Basin; Quiricó Formation; Borioteiioidea; Notosuchia, Lower Cretaceous

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Capítulo 1

- Figura 1:** Filogenia simplificada de Borioteiioidea (ramo 2) mostrado sua relação de parentesco 04
mais próxima a Teiidae (ramo 1). A subfamília Polyglyphanodontinae, dentro de Borioteiioidea,
está marcada pelo ramo 3 (Nydham et al. 2007).
- Figura 2:** Filogenia dos Notosuchia avançados (Martinelli et al. 2018). 06
- Figura 3:** Mapa geológico simplificado da Bacia Sanfranciscana, enfatizando as principais 07
unidades de preenchimento (modificado de Pinto e Martins-Neto, 2001).
- Figura 4:** Coluna estratigráfica da bacia Sanfranciscana (adaptado de Campos & Dardenne, 08
1997b).

Capítulo 2

- Figura 1:** Mapa de localização do afloramento da Formação Quiricó (Cretáceo Inferior), na 23
cidade de Campo Azul, Minas Gerais, Brasil.
- Figura 2:** FUP-PV 000018, dentário esquerdo. A e B) vista lingual; C e D) labial; E e F) dorsal. 28
Tomografia segmentação 3D. G) vista lingual; H) vista labial; I) vista anterior; J) vista dorso-
lingual (círculo branco destacando o dente bicúspide). Cortes tomográficos. K) sagital; L)
coronal; M e N) axial (observar em N duas protuberâncias no topo da cavidade pulpar logo abaixo
da localização das cúspides).
- Figura 3:** FUP-PV 000018, dentário direito. A e B) vista lingual; C e D) labial; E e F). 29
- Figura 4:** A1 e A2): Filogenia baseada na matriz de Simões et al. (2018), incluindo FUP-Pv 31
000018, utilizando caracteres não-ordenados. Árvore calibrada de consenso estrito de 1.152
MPTs de 2365 passos cada. Os valores associados a cada nó se referem ao Suporte de Bremer.
Os valores de *Bootstrap* foram inferiores a 50%. B) Análise prévia I sem FUP-Pv 000018, *B.*
hogreli e *Dicothodon romboideus*; C) Análise prévia II sem *Tupinambis*, FUP-Pv 000018, *B.*
hogreli e *Dicothodon romboideus*.
- Figura 5:** Reconstituição do Borioteiioidea FUP-Pv 000018, Formação Quiricó, Bacia 35
Sanfranciscana, Minas Gerais, Cretáceo Inferior, associado a um Rebbachisauridae.
Reconstrução (criada por Felipe Alves Elias).

Figura 6: Reconstituições paleogeográficas de várias configurações do Cretáceo mostrando as 41
ocorrências de Polyglyphanodontini (Borioteiioidea), com o nível do mar em 80 metros.
Reconstruções paleogeográficas Scotese (2014).

Capítulo 3

Figura 1: Mapa de localização do afloramento da Formação Quiricó (Cretáceo Inferior), na 114
cidade de Campo Azul, Minas Gerais, Brasil.

Figura 2: Fotografia em vista dorsal do exemplar FUP-Pv 000019 e reconstituição esquelética 121
(reconstituição, Felipe Alves Elias).

Figura 3: Dentes maxilares de FUP-Pv 000019. A) vista labial; Dentes do dentário. B) vista 127
labial; C) vista oclusal do último molar do dentário direito. Corte transversal de microtomografia
de dentes do maxilar e dentário. D) segundo dente maxilar; E) sexto dente do dentário com dente
de reposição; F) oitavo dente do dentário; G) dente sétimo do maxilar e dente oitavo do dentário.

Figura 4: Segmentação tridimensional da superfície do crânio de FUP-Pv 000019. Crânio em A) 129
vista dorsal; B) vista palatal; C) lateral direita; D) lateral esquerda; E) vista anterior e F) vista
posterior.

Figura 5: Fotos e esquemas do crânio de FUP-Pv 000019. A) e B) vista dorsal; C) e D) vista 135
palatal; E) e F) vista lateral esquerda; G) e H) vista lateral direita; I) e J) vista posterior.

Figura 6: Fotos e ilustração da porção anterior do esqueleto axial, e escudo dermal de FUP-Pv 142
000019. A) esqueleto axial; B) vértebras dorsais anteriores, articuladas com osteodermos; placa
dérmica da região dorsal média. C) e F) vista dorsal de placa dérmica da região dorsal média; D)
e G) vista ventral; E) vista dorsal escápula; H) vértebras dorsais médias.

Figura 7: Fotos do esqueleto axial posterior e ilustração do osteodermos de FUP-Pv 000019. A) 145
sequência de vértebras caudais anteriores; B) vista ventral de vértebra caudal; C) placa dérmica
caudal; D) ilustração da placa dérmica caudal em vista dorsal.

Figura 8: Fotos e desenhos ilustrando o coracoide esquerdo do holótipo FUP-Pv 000019. A) e 147
B) vista posterior; C) e D) vista lateral.

Figura 9: Fotos do esqueleto, segmentação 3D e desenhos dos ossos da porção apendicular 153
anterior de FUP-Pv 000019. A) mão direita articulada em vista dorsal; B) e C) mão esquerda
articulada. Úmero direito. D) e E) vista anterior; F) e G) vista posterior; H) e I) vista lateral; J)
rádio e ulna direita; K) e L) rádio esquerdo vista lateral; M) e N) ulna esquerda vista lateral.

- Figura 10:** Segmentação 3D dos elementos da mão direita desarticulados de FUP-Pv 000019. A) 154
vista dorsal; B) vista palmar.
- Figura 11:** FUP-Pv 000019. A) reconstituição do esqueleto em vista lateral (Felipe Alves Elias); 158
B) placas dérmicas dorsais articuladas; C) placas dérmicas caudais articuladas.
- Figura 12:** Filogenia baseada na matriz de Fiorelli et al. (2016) modificada de Pol et al. (2014) 160
incluído o exemplar FUP-Pv 000019, utilizando caracteres ordenados (versão mais atualizada de
Cunha et al., 2020). Árvore calibrada de consenso estrito de 1.440 MPTs de 1.712 passos cada.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Lista das espécies de Polyglyphanodontini (Borioteiioidea), com suas respectivas localidades, unidades geológicas e idades. 41

SUMÁRIO

CAPÍTULO 1	1
1 INTRODUÇÃO	2
1.1 Squamata	3
1.2 Crocodyliformes	5
1.3 Geologia Regional – Bacia Sanfranciscana	7
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	10
CAPÍTULO 2	18
1. INTRODUÇÃO.....	19
1.1. Contexto Geológico Regional	21
2. MATERIAIS E MÉTODOS	23
1.2. Análise Cladística	24
1.3. Microtomografia	25
3. RESULTADOS	25
3.1. Sistemática Paleontológica	25
3.2. Sistemática Filogenética	29
4. DISCUSSÃO.....	32
4.1. Morfológica	32
4.2. Sistemática Filogenética	36
4.3. Distribuição Cronológica e Paleogeográfica	38
5. CONCLUSÕES.....	42
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	43
7. INFORMAÇÃO SUPLEMENTAR I.....	50
CAPÍTULO 3	109
1. INTRODUÇÃO.....	111

1.1. Contexto Geológico Regional.....	112
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	114
2.1. Tomografia	115
2.2. Análise Cladística	115
3. RESULTADOS	117
3.1 Sistemática Paleontológica.....	117
3.2 Sistemática Filogenética.....	158
4. DISCUSSÃO.....	161
4.1 Morfologia.....	161
4.2. Sistemática Filogenética	172
5. CONCLUSÕES.....	174
6. REFERÊNCIAS	176
7. SUPPLEMENTARY INFORMATION 1	186
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	197

CAPÍTULO 1

INTRODUÇÃO

1 INTRODUÇÃO

Os trabalhos de campo recentemente realizados em depósitos cretáceos da Bacia Sanfranciscana (Formação Quiricó), na região de Campo Azul, Estado de Minas Gerais, produziram uma grande quantidade de fósseis variando desde icnofósseis de invertebrados, a restos de gastrópodes, escamas e ossos de peixes até dentes e ossos de dinossauros. Classicamente, na literatura, tem-se que as unidades da Bacia Sanfranciscana, de idade cretácea, possuem essencialmente microfósseis (Carmo et al., 2004), raramente apresentando restos de vertebrados, sendo estes últimos restritos, até o momento, a restos de peixes Gonorynchiformes, Lepisosteidae, Dipnoi (Carvalho & Meisey, 2008; Ribeiro et al. 2022; Carvalho & Santucci, 2021), microrestos de elasmobrânquios atribuídos a Hybodontiformes (Fragoso et al. 2019), fragmentos de lagartos Paramacellodidae (Bittencourt et al. 2020), ocorrência de restos ósseos de dinossauros saurópodos Titanosauriformes e Rebbachisauridae e terópodos Carcharodontosauridae e Abelisauridae (Zaher et al. 2011, 2020; Carvalho & Santucci 2018).

O estudo da fauna de vertebrados da Formação Quiricó possui grande importância para o entendimento do paleoambiente e paleogeografia dessa unidade da Bacia Sanfranciscana, visto que se trata de ocorrências fósseis raras e podem complementar os estudos já realizados com microfósseis. Novas ocorrências de vertebrados aqui descritos são representadas por fósseis de lagarto (Borioteiioidea) e Notosuchia. Pode-se dizer que depósitos dessa idade (Barremiano-Aptiano) têm importância para o entendimento dos estágios iniciais de separação da América do Sul da África nessa época. Além disso, o achado de vertebrados fósseis é relativamente raro nessa unidade geológica, podendo fornecer informações importantes para o entendimento do paleoambiente deposicional da Formação Quiricó durante o Cretáceo e sobre a

evolução dos grupos de vertebrados encontrados nesses depósitos dada a sua estimativa de idade.

1.1 Squamata

Os Squamata (lagartos, cobras e anfisbenídeos) são o grupo de amniotas com mais espécies descritas, possuindo cerca de 10.000 espécies (Uetz et al., 2016). O registro fóssil de Squamata é relativamente escasso e incompleto em todo o mundo e ainda mais raro para o Brasil (Simões, 2012).

No Brasil os primeiros registros foram reportados para depósitos do Mesozoico compreendendo um Iguanidae, *Pristiguana brasilienses* Estes & Price 1973, do Cretáceo do Grupo Bauru, em São Paulo; o segundo registro é proveniente do Ceará, *Tijubina pontei* Bonfim-Júnior & Marques 1997 do Cretáceo Inferior, Aptiano-Albiano da Formação Santana; o terceiro corresponde a *Olindalacerta brasiliensis* Evans & Yabumoto 1998, do Cretáceo Inferior, Aptiano-Albiano da Formação Santana – Membro Crato; *Brasiliguana prudentis* Nava & Martinelli 2011, do Cretáceo Superior, Turoniano-Santoniano, da Formação Adamantina, Grupo Bauru; *Calanguban alamoii* Simões et al., 2014, do Cretáceo Inferior, Aptiano-Albiano da Formação Santana, em Nova Olinda/Ceará; *Gueragama sulamericana* Simões et al., 2015, do Cretáceo Superior, do Grupo Bauru, Turoniano-Campaniano, da Formação Goio-Erê, no Estado do Paraná; e por último, o mais recentemente descrito, *Neokotus sanfranciscanus* Bittencourt et al., 2020, do Cretáceo Inferior, na Bacia Sanfranciscana - Formação Quiricó Barremiano-Aptiano, no Estado de Minas Gerais.

O fóssil de lagarto descrito para Formação Quiricó, de acordo com a literatura, está dentro do grupo Teiidae, que possui um conjunto de três subfamílias fósseis (Denton & O'Neill, 1995): Chamopsiinae, com exemplares que datam do Eocretáceo (Winkler et al., 1990), Macrocephalosaurinae e Polyglyphanodontini, do Neocretáceo (Sulimsk, 1975). Essas subfamílias estão dentro do grupo chamado de Borioteiioidea (Fig. 1), com 14 espécies descritas até o momento: *Polyglyphanodon sternbergi*, *Paraglyphanodon utahensis*, *Pa. gazini*, *Peneteius saueri*, *Pe. aquilonius*, *Dicothodon moorensis*, *Dic. cifellii*, *Dic. bajaensis*, *Bicuspidon numerosus*, *B. smikros*, *B. hatzeiensis*, *B. hogreli*, *Distortodon rhomboideus* e *Socognathus unicuspis*, são espécies extintas referidas à Borioteiioidea, mais precisamente a Polyglyphanodontini (Nydam 1999; Nydam e Cifelli 2002; Folie & Codrea 2005; Nydam et al. 2007; Makádi 2013a; Codrea et al. 2017; Vullo e Rage 2018). Essas formas fósseis foram encontradas na América do Norte, África e Ásia Central até o final do Cretáceo, quando desapareceram nessas localidades.

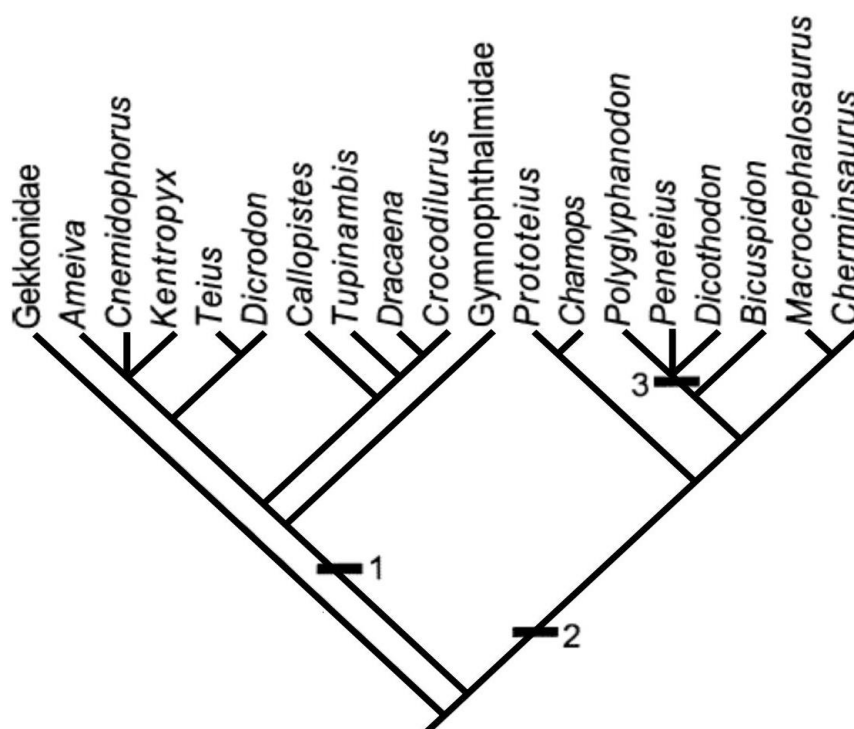


Figura 1: Filogenia simplificada de Borioteiioidea (ramo 2) mostrando sua relação de parentesco mais próxima a Teiidae (ramo 1). A subfamília Polyglyphanodontinae, dentro de Borioteiioidea, está marcada pelo ramo 3 (Nydam et al. 2007).

1.2 Crocodyliformes

Os Crocodyliformes Hay, 1930 são arcossauros, que tiveram sua origem no Triássico há aproximadamente 225 milhões de anos. Muitas linhagens foram extintas e muitas sobreviveram aos diversos eventos de extinção (Benton, 2005). Ao longo da história evolutiva, ocuparam diferentes habitats, tiveram adaptações morfológicas distintas e comportamento característicos (Clark 1994; Sereno e Larsson, 2009).

Um dos principais grupos de Crocodyliformes fósseis são os Notosuchia (Figura 2), com muitas formas fósseis conhecidas em vários continentes e de idade essencialmente cretácea (Pol et al. 2014). Alguns Notosuchia são caracterizados por possuírem dentição heterodonte, semelhante à dentição de mamíferos, alguns inclusive com dentes multicuspidados (e.g. Carvalho 1994; Gomani 1997; O'Connor et al., 2010; Martin & De Broin 2016; Ósi 2013). Devido à essa característica, as primeiras descobertas em afloramentos continentais do Cretáceo do Brasil identificaram inicialmente a espécie *Candidodon itapecuruense* como sendo de um mamífero (Carvalho e Campos, 1988; Carvalho et al., 2011). No Eocretáceo da África, há registros de um crânio de um Notosuchia avançado, *Lavocatchampsia sigogneaurussellae*, com dentes mamaliformes multicuspidados (Martin & De Broin, 2016). Esses notossúquios são interpretados como terrestres por Gomani (1997), O'Connor et al. (2010). A maior diversidade de notossúquios tem sido relatada na América do Sul, com cerca de 25 gêneros (Pol et al., 2014), principalmente em depósitos continentais do Cretáceo Superior do Brasil.

As ocorrências de notossúquios avançados no Brasil estão distribuídas na Bacia Bauru, Cretáceo Superior (Cenomaniano-Maastrichtiano), representados por *Sphagesaurus huenei* Price (1950); *Caipirasuchus montealtensis* Andrade & Bertini,

2008; *Caipirasuchus paulistanus* Iori & Carvalho, 2011; *Caipirasuchus stenognathus* Pol et al., 2014; *Caipirasuchus mineirus* Martinelli et. al., 2018; *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999; *Adamantinasuchus navae* Nobre & Carvalho, 2006; *Armadillosuchus arrudai* Marinho & Carvalho, 2009; *Morrinhosuchus luziae* Iori & Carvalho, 2009; *Caryonosuchus pricei* Kellner et al., 2011a; todos na Formação Adamantina, *Labidiosuchus amicum* Kellner et al., 2011b, da Formação Marília; *Coronelsuchus civali* Pinheiro et al., 2021, Formação Araçatuba. Outros notossúquios com certo grau de heterodontia também são encontrados em depósitos do Cretáceo Inferior do Brasil, como na Bacia do Parnaíba *Candidodon itapecuruense* Nobre & Carvalho, 2002, Cretáceo Inferior (Albiano), Formação Itapecuru; e na Bacia do Araripe *Araripesuchus gomes* Price, 1959, Cretáceo Inferior (Aptiano-Albiano), Formação Santana.

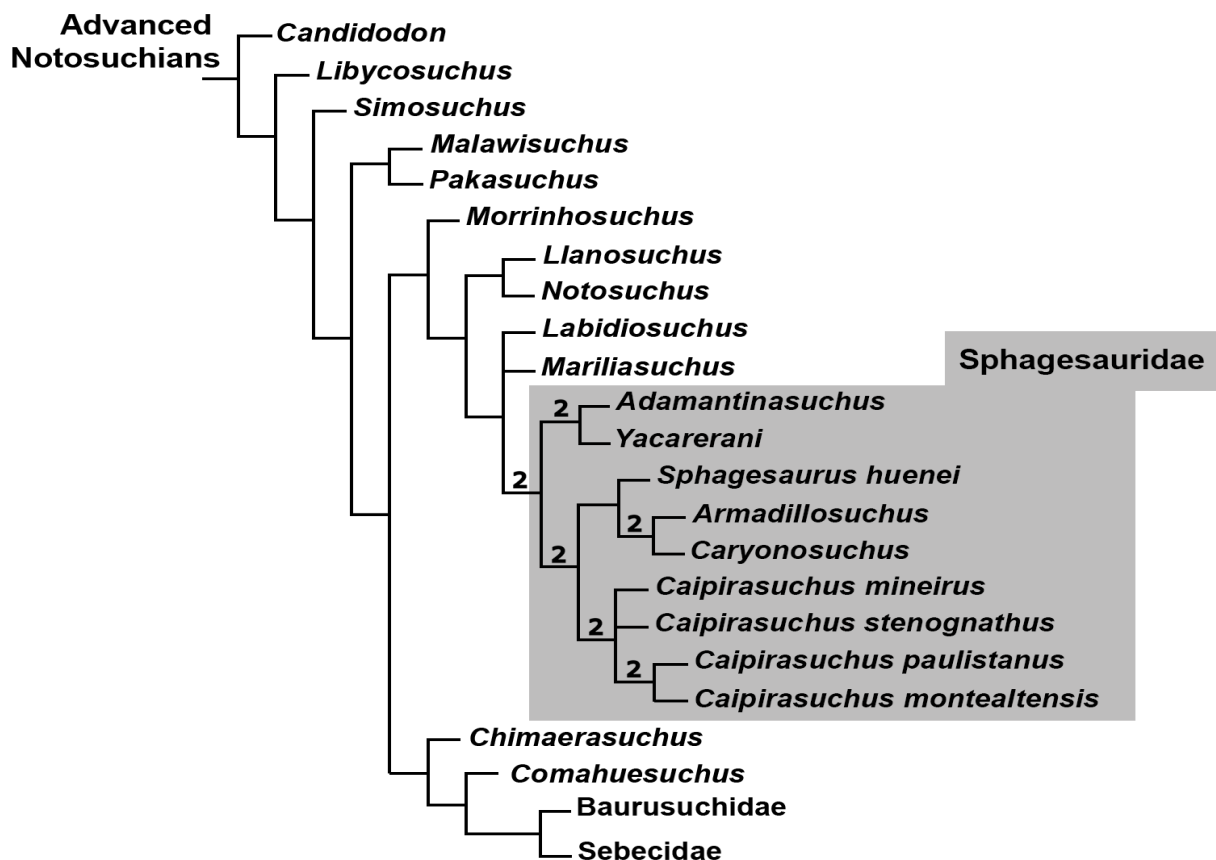


Figura 2: Filogenia dos Notosuchia avançados (Martinelli et al. 2018).

1.3 Geologia Regional – Bacia Sanfranciscana

Os depósitos da Bacia Sanfranciscana se estendem por uma grande área cobrindo, em parte, o Cráton do São Francisco, e aflorando predominantemente nos estados de Minas Gerais, Goiás, Bahia e Piauí (Figura 3), ocupando uma área de aproximadamente 150.000 km², com depósitos essencialmente continentais, abrangendo desde o Carbonífero até o Cenozoico (Campos & Dardenne, 1997a).

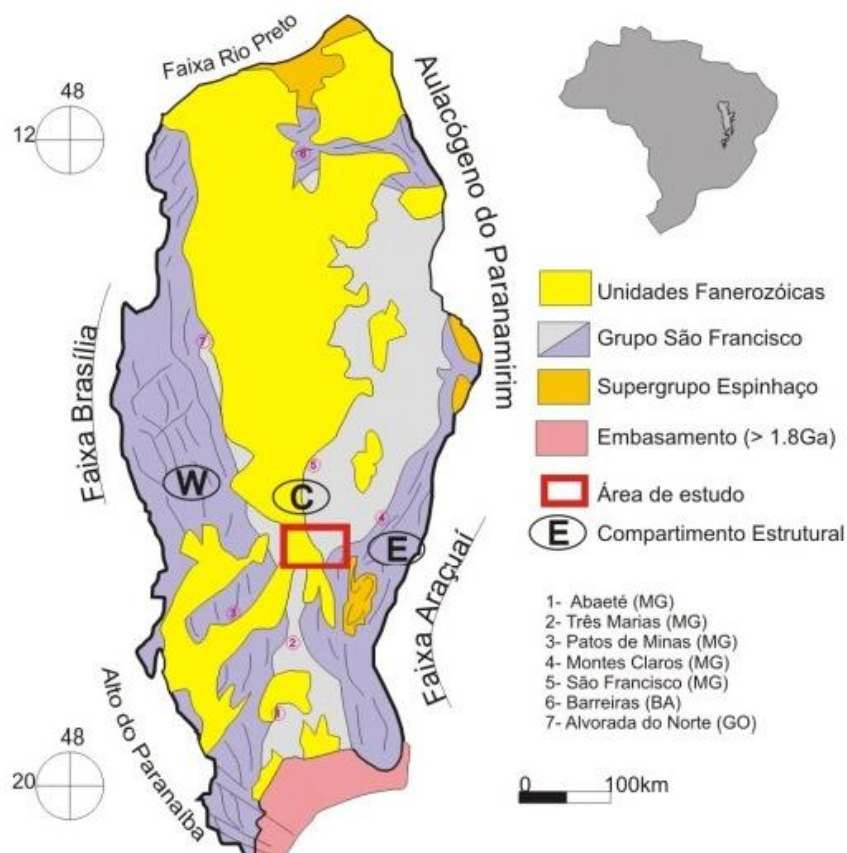


Figura 3: Mapa geológico simplificado da Bacia Sanfranciscana, enfatizando as principais unidades de preenchimento (modificado de Pinto e Martins-Neto, 2001).

A Bacia Sanfranciscana é dividida em duas sub-bacias, aqui denominadas de Abaeté, ao sul e, na porção centro-norte, Urucuia. Estas sub-bacias estão separadas pelo Alto de Paracatu, presente na região meridional da Bacia Sanfranciscana (Campos & Dardenne, 1997a e b). Segundo Campos & Dardenne (1997a), a Bacia Sanfranciscana

possui a subdivisão estratigráfica mais funcional para as unidades fanerozoicas, sendo dividida em cinco grandes unidades separadas por importantes discordâncias regionais. As sucessões foram organizadas de acordo com a seguinte sequência: Grupo Santa Fé (Permo-Carbonífero), subdividido nas formações Floresta e Tabuleiro, Grupo Areado (Aptiano-Albiano), composto pelas formações Abaeté, Quiricó e Três Barras; Grupo Mata da Corda (Cretáceo Superior), integrado pelas formações Capacete e Patos; Grupo Urucuaia (Cretáceo Superior), constituído pelas formações Posse e Serra das Araras, e Formação Chapadão (Quaternário), representando as coberturas recentes (Figura 4).

GEOCRONOLOGIA		LITOESTRATIGRAFIA										
PERÍODO	IDADE	GRUPO	FORMAÇÃO	MEMBRO	LITOLOGIA							
					SUL	CENTRO-NORTE						
QUATERNÁRIO		CHAPADÃO										
TERCIÁRIO												
CRETÁCEO	Maastrichtiano	MATA DA CORDA	PATOS	CAPACETE								
	Campaniano					URUCUIA	SERRA DAS ARARAS	POSSE				
	Santoniano		AREADO	TRÊS BARRAS	QUIRICÓ							
	Coniaciano										ABAETÉ	
	Turoniano											
	Cenomaniano											
JURÁSSICO												
TRIÁSSICO												
PERMIANO		SANTA FÉ	TABULEIRO									
CARBONÍFERO			FLORESTA									
				BROCOITO E. ARROZ LAVADO								

Figura 4: Coluna estratigráfica da bacia Sanfranciscana (adaptado de Campos & Dardenne, 1997b).

De acordo com Carvalho & Kattah (1998), a sucessão Areado é constituída por conglomerados areníticos, siltitios, folhelhos e carbonatos que se associam a diversos

contextos deposicionais entre o Jurássico Superior e Cretáceo Inferior. Este grupo é marcado por intensa variação lateral de sistemas deposicionais. A Formação Abaeté representa leques aluviais no extremo sul da bacia e sistemas fluviais entrelaçados grossos nas demais ocorrências. A Formação Quiricó é essencialmente lacustre com depósitos associados de turbiditos de baixa densidade. A Formação Três Barras representa sistemas eólicos (dunas e interdunas), fluviais entrelaçados arenosos e flúvio-deltáicos (Campos & Dardenne, 1997a).

Os fósseis estudados são provenientes do topo da Formação Quiricó onde, alguns metros abaixo, são encontrados os sedimentos finos com lentes carbonáticas típicos da unidade. Entretanto, nos mesmos níveis e próximo ao local de coleta, são encontradas marcas onduladas, indicando uma maior proximidade com a borda do corpo lacustre. Alguns centímetros acima ocorrem contato erosivo com arenitos avermelhados e de estrutura maciça.

Esse conjunto de vertebrados fósseis da Formação Quiricó, mostra que existia uma conexão dessa fauna sul-americana com representantes da fauna africana (no caso, *Kem Kem Beds*) e antes da abertura do Oceano Atlântico. No entanto, as idades das *Kem Kem Beds* e da Formação Quiricó são distintas, sendo as *Kem Kem Beds* como do Aptiano-Albiano e a Formação Quiricó, segundo Leite et al. (2018), teve sua deposição no Valanginiano. Porém, as ocorrências de vertebrados fósseis na Formação Quiricó com morfologia muito semelhante aos vertebrados fósseis do Marrocos sugerem que sua idade estaria no mesmo intervalo de tempo das *Kem Kem Beds*. Portanto, é provável que o material aqui descrito esteja em níveis mais superiores da Formação Quiricó e os microfósseis descritos por Leite et. al. (2018) e Carmo et. al. (2004) são provenientes de

camadas mais inferiores da unidade. De qualquer forma, esse tema merece futuras investigações para que a cauda dessa aparente discrepância seja melhor entendida.

2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE MB, BERTINI RJ. 2008. A new *Sphagesaurus* (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. *Historical Biology* 20(2):101–136.
- BENTON, M. J. 2005. Vertebrate Paleontology. 3ª edition. London: *Blackwell Science Limited*, 566 p.
- BONFIM-JÚNIOR, F. C. AND MARQUES, R. B. 1997. Um novo lagarto do Cretáceo do Brasil (Lepidosauria, Squamata – Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe). *Anu Inst Geocienc* 20: 215–232.
- BROSCHINSKI, A. AND SIGOGNEAU-RUSSELL, D. 1996. Remarkable lizard remains from the Lower Cretaceous of Annual (Morocco). *Ann Paleont* 82: 147-175.
- BITTENCOURT, J. S., GALLO, V., RODRIGUES, G. A. 2016. Lepisosteoid-type fish scales in the Barremian-Aptian (Lower Cretaceous) of the Sanfranciscana Basin, southeastern Brazil. *Cretaceous Research*, 70:1-17.
- BITTENCOURT, J.S., ROHN, R., GALLEGO, O.F., MONFERRAN, M.D., UHLEIN, A., 2018. The morphology and systematics of the clam shrimp *Platyestheria* gen. nov. *abaetensis* (Cardoso) (Crustacea, Spinicaudata) from the Lower Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, southeast Brazil. *Cretac. Res.* 91, 274–286.
- BITTENCOURT, J.S., SIMÕES, T.R., CALDWELL, M.W., LANGER, M.C., 2020. Discovery of the oldest South American fossil lizard illustrates the cosmopolitanism of early South American squamates. *Commun. Biol.* 3, 201.
- CARMO, D.A; TOMASSI, H.Z; OLIVEIRA, S.B.S.G. 2004. Taxonomia e Distribuição Estratigráfica dos ostracodes da Formação Quiricó, Grupo Areado (Cretáceo

- inferior), Bacia Sanfranciscana, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7 (2): 139-149.
- CAMPOS, J.E.G; DARDENNE, M.A. 1997a. Origem e evolução tectônica da Bacia Sanfranciscana. *Revista Brasileira de Geociências*. 27 (3): 283-294.
- CAMPOS, J.E.G; DARDENE, M.A. 1997b. Estratigrafia e sedimentação da Bacia Sanfranciscana: uma revisão. *Revista Brasileira de Geociências*. 27 (3): 269-282.
- CARMO, D.A; TOMASSI, H.Z; OLIVEIRA, S.B.S.G. 2004. Taxonomia e Distribuição Estratigráfica dos ostracodes da Formação Quiricó, Grupo Areado (Cretáceo inferior), Bacia Sanfranciscana, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7 (2): 139-149.
- CARVALHO, I. S. & KATTAH, S. S. 1998. As pegadas fósseis do paleodeserto da Bacia Sanfranciscana (Jurássico Superior-Cretáceo Inferior, Minas Gerais). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 70 (1): 53-67.
- CARVALHO, I. S. e BERTINI, R. J. 1999. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Geologia Colombiana* V.24: 83-105.
- CARVALHO I.S., CAMPOS D.A. 1988. Um mamífero triconodonte do Cretáceo Inferior do Maranhão, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 60(4):437-446.
- 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.; FERRAZ, P. F. 2011. *Campinasuchus dinizi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. *Zootaxa* 2871: 19-42.
- CARVALHO, I. S. 1994. *Candidodon*: um crocodilo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo Inferior - Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 66: 331-346.
- CARVALHO, M.S.S. & MEISEY, J. G. 2008. New occurrence of *Mawsonia* (Sarcopterygii: Actinistia) from the Early Cretaceous of the Sanfranciscana Basin,

Minas Gerais, southeastern Brazil. In: CAVIN, L., LONGBOTTON, A. & RICHTER, M. (eds.) *Fishes and the Break-up of Pangea* 295: 109-144.

CARVALHO, J. C. AND SANTUCCI, R. M., 2018. New dinosaur remains from the Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin (Lower Cretaceous), southwestern Brazil. *Cretac. Res.*, 85, pp. 20-27. doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103632

CARVALHO, J. C. AND SANTUCCI, R. M., 2021. New fish remains from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin), Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 111 (2021) 103430. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103430>.

CLARK, J.M. 1994. In the shadow of dinosaurs. Chapter 5. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. Cambridge: *Cambridge University Press*, p. 84–97.

CLARK, J. M., JACOBS, L. L.; DOWNS, W. R. 1989. Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. *Science* 240: 1064-1066.

CODREA, V. A., VENCZEL M. AND SOLOMON A. 2017. A new family of teioid lizards from the Upper Cretaceous of Romania with notes on the evolutionary history of early teioids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 181, 385–399.

DATTA, P. M. AND RAY, S. 2006. Earliest lizard from the Late Triassic (Carnian) of China. *J Vert Paleont* 26: 795-800.

DENTON, JR. R. K. AND O'NEILL, R. C. 1995. *Prototeus stageri*, gen. et sp. Nov., A new teiid lizard from the upper cretaceous Marshalltown Formation of New Jersey, with a preliminary phylogenetic revision of the Teiidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(2):235-253.

ESTES, R. AND PRICE, L. I. 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. *Science* 180: 748–751.

EVANS, S. E. AND YABUMOTO, Y. 1998. Alizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. *N Jb Geol Pal.ont Mh* 6: 349–364.

- EVANS, S. E., PRASAD, G. V. R. AND MANHAS, B. K. 2002. Fossil lizards from the Jurassic Kota Formation of India. *J Vert Paleont* 22: 299-312.
- FRAGOSO, L. G. C., BITTENCOURT, J. S., MATEUS, A. L. D., COZZUOL, M. A. and RICHTER, M. 2019. Shark (Chondrichthyes) microremains from the Lower Cretaceous Quiricó Formation, Sanfranciscana Basin, Southeast Brazil, *Historical Biology*, DOI: 10.1080/08912963.2019.1692830
- GASPARINI, Z. B. 1971. Los Notosuchia del Cretacico de America del Sur como um nuevo infraordem de los Mesosuchia (Crocodylia). *Revista de la Asociación Paleontológica Argentina* VIII: 83-103.
- GOMANI, E. M. 1997. A crocodyliform from the Early Cretaceous dinosaur beds, Northern Malawi. *Journal of Vertebrates Paleontology* 17: 280-294.
- HAY, O. P. 1930. Second bibliography and catalog of the fossil vertebrata of North America., V. 2, *Publications Carnegie Institute Washington*.
- IORI, F. V.; CARVALHO, I. S. 2011. *Caipirasuchus paulistanus*, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian–Santonian), Bauru Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:1255–1264.
- IORI F. V., & CARVALHO I. S. 2009. *Morrinhosuchus luziae*, um novo Crocodylomorpha Notosuchia da Bacia Bauru, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 39(4):717-725.
- KELLNER A. W. A., FIGUEIREDO R. G., AZEVEDO S. A. K., CAMPOS D. A. 2011a. A new cretaceous notosuchian (Mesoeucrocodylia) with bizarre dentition from Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: S109-S115.
- KELLNER A. W. A., CAMPOS D. A., RIFF D., ANDRADE M. B. 2011b. A new crocodylomorph (Sphagesauridae, Notosuchia) with horn-like tubercles from Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: S57-S65.
- KRAUSE, D. W.; EVANS, S. E.; GAO, K. Q. 2003. First definitive record of Mesozoic lizards from Madagascar. *J Vert Paleont* 23: 842-856.

- LEITE, A. M.; DO CARMO, D. A.; RESS, C. B.; PESSOA, M.; CAIXETA, G. M.; DENEZINE, M.; ADORNO, R. R. and ANTONIETTOS, L. S. 2018. Taxonomy of limnic Ostracoda (Crustacea) from the Quiricó Formation, Lower Cretaceous, São Francisco basin, Minas Gerais State, Southeast Brazil. *Journal of Paleontology*, page 1 of 20.
- MAKÁDI L. 2013. A new polyglyphanodontine lizard (Squamata: Borioteiioidea) from the Late Cretaceous Iharkut locality (Santonian, Hungary). *Cretaceous Research* 46: 166–176.
- MARINHO, T. S.; CARVALHO, I. S. 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Science* 27: 36-41.
- MARTIN, J. E.; DE BROIN, F. L. 2016: A miniature notosuchian with multicuspid teeth from the Cretaceous of Morocco, *Journal of Vertebrate Paleontology*, DOI: 10.1080/02724634.2016.1211534.
- MARTINELLI, A. G.; MARINHO, T. S.; IORI, F. V. AND RIBEIRO, L. C. B. 2018. The first *Caipirasuchus* (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil: new insights on sphagesaurid anatomy and taxonomy. *PeerJ* 6:e5594.
- NAVA, W. R.; MARTINELLI, A. G. 2011. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), São Paulo State, Brazil. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 83: 291–299.
- NOBRE, P. H.; CARVALHO, I. S. 2002. Osteologia do crânio de *Candidodon itapecuruense* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) do Cretáceo do Brasil. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 6, 2002. *Boletim*, São Pedro, p. 77-82.
- NOBRE, P. H.; CARVALHO, I. S. 2006. *Adamantinasuchus navae*: a new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Gondwana Research* 10: 370-378.

- NYDAM, R. L. 1999. Polyglyphanodontinae (Squamata: Teiidae) from the medial and Late Cretaceous: New taxa from Utah, U.S.A. and Baja California del Norte, Mexico. In: Gillette DD (ed) *Vertebrate paleontology in Utah*. Utah Geological Survey, Salt Lake City, pp 303–317.
- NYDAM, R. L.; CIFELLI, R. L. 2002. A new lizard from the Cedar Mountain Formation (Albian-Cenomanian Boundary) of Utah. *Journal Vertebrate Paleontology* 22: 276-285.
- NYDAM, R. L., EATON, J. G. and SANKEY, J. 2007. New taxa of transversely toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of “Teiids.” *J Paleontol* 81: 538-549.
- O’CONNOR, P. M.; SERTICH, J. J. W.; STEVENS, N. J.; ROBERTS, E. M.; GOTTFRIED, M. D.; HIERONYMUS, T. L.; JINNAH, Z. A, RIDGLEY, R.; NGASALA, S. E. and TEMBA, J. 2010. The evolution of mammal-like crocodyliforms in the *Cretaceous Period of Gondwana*. *Nature* 466: 748–751.
- ÓSI, A. 2013. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Historical Biology* 26:279–414.
- PINHEIRO, A. E. P; DE SOUZA, L. G; BANDEIRA, K. L.N; BRUM, A. S.; PEREIRA, P. V. L. G. C.; DE CASTRO, L. O. R.; RAMOS, R. R. C.; SIMBRAS, F. M. 2021. The First Notosuchian Crocodyliform from the Araçatuba Formation (Bauru Group, Paraná Basin), and Diversification of Sphagesaurians. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 93: e20201591.
- POL, D.; NASCIMENTO, P.; CARVALHO, M.; RICCOMINI, A. B.; PIRES-DOMINGUES, R. A. and ZAHER, H. 2014. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. *PLoS ONE* 9: e93105.
- PRICE, L. I. 1950. Os crocodilídeos da fauna da Formação Bauru, do Cretáceo terrestre do Brasil Meridional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 22: 473-490.

- PRICE, L. I. 1959. Sobre um crocodilídeo notossúquio do Cretácico Brasileiro. *Boletim do Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia* 188: 7-55.
- RIBEIRO, A. C., BOCKMANN, F. A., POYATO-ARIZA, F. J., 2022. Franciscanos, a replacement genus for *Dastilbe moraesii* Silva-Santos, 1955, from the Quirico Formation, Lower Cretaceous of the Sanfranciscana basin, Brazil (Ostariophysii: Gonorynchiformes). *Cretaceous Research* 135 (2022) 10521. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105212>.
- RICHTER, A. 1994. Lacertilia aus der Unteren Kreide von Uña und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko). *Berl Geowiss Abh E* 14: 1-147.
- SERENO, P. C. and LARSSON, H. C. E. 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys* 28: 1–143.
- SIMÕES, T. R. 2012. Redescription of *Tijubina ponteii*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84(1): 79-93
- SIMÕES, T. R.; WILNER, E., CALDWELL, M. W., WEINSCHUTZ, L. C. and KELLNER, A. W. A. 2015. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. *Nature Communications*, doi: 10.1038/ncomms9149.
- SULIMSKI, A. 1975. Macrocephalosauridae and Polyglyphanodontidae (Sauria) from the late Cretaceous of Mongolia. *Paleontologia Polonica* 33: 25-102.
- UETZ, P., FREED, P. and JIRÍ HOŠEK (eds.), The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed 3 november 2016.
- VULLO, R. and RAGE, J. C. 2018. The first Gondwanan borioiteioid lizard and the mid-Cretaceous dispersal event between North America and Africa. *The Science of Nature* 105: 61.
- WINKLER, D., MURRY, P. and JACOBS, L. L. 1990. Early Cretaceous (Comanchean) vertebrates of central Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 95-116.

ZAHER, H.; POL, D.; CARVALHO, A.B.; NASCIMENTO, P.M.; RICCOMINI, C.
2011. A complete skull of an Early Cretaceous sauropod and the evolution of
advanced titanosaurs. *PLoS ONE* 6 (2): e16663.
doi:10.1371/journal.pone.0016663.

ZAHER, H., POL, D., NAVARRO, B.A., DELCOURT, R., CARVALHO, A.B., 2020.
An Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil sheds light on the cranial
evolution of the Abelisauridae. *Comptes Rendus Palevol* 19 (6), 101–115.
<https://doi.org/10.5852/cr-palevol2020v19a6>.

CAPÍTULO 2

**DESCRIÇÃO E SISTEMÁTICA DE UM
NOVO SQUAMATA FÓSSIL DA
FORMAÇÃO QUIRICÓ, CRETÁCEO
INFERIOR DA BACIA
SANFRANCISCANA, BRASIL.**

**DESCRIÇÃO E SISTEMÁTICA DE UM NOVO SQUAMATA FÓSSIL DA
FORMAÇÃO QUIRICÓ, CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA
SANFRANCISCANA, BRASIL**

Resumo: Os Borioteiioidea representam um grupo de lagartos relativamente bem conhecido para o Cretáceo da Laurásia e com relações filogenéticas mais próximas aos Teiidae atuais. Apesar de relativamente comuns no Cretáceo da Laurásia, os exemplares recuperados são geralmente mal preservados, representados por dentes isolados ou poucos fragmentos cranianos. Há também um registro para a Gondwana, correspondendo à ocorrência do gênero *Bicuspidon* para as Kem Beds no Marrocos. Devido a essa distribuição geográfica ampla, há várias hipóteses para o surgimento e possíveis rotas de dispersão do grupo. Reportamos aqui, a primeira ocorrência de um Borioteiioidea para a América do Sul, proveniente de depósitos barremianos/aptianos da Formação Quiricó (Bacia Sanfranciscana), Brasil. O material é representado por ambas as porções anteriores dos dentários e apresenta, entre outras características os dentes mais posteriores alargados com duas cúspides, uma lingual e outra labial, como ocorre tipicamente no gênero *Bicuspidon*. Essa nova ocorrência corresponde ao registro mais antigo conhecido para os Borioteiioidea e indica que a origem do grupo ocorreu na América do Sul, com dispersão durante o Neocretáceo para a América do Norte e depois para a Europa.

Palavras-chave: Borioteiioidea, Cretáceo Inferior, Bacia Sanfranciscana, Brasil, paleogeografia.

1. Introdução

Borioteiioidea (Nydam et al. 2007) é um grupo de lagartos extintos característico do Cretáceo onde, por exemplo, representam as ocorrências de lagartos mais abundantes em rochas do Cretáceo Superior da América do Norte (Gilmore 1943; Estes 1969; Nydam 1999; Nydam et al. 2002, 2007, 2010, 2013b; Simões et al., 2016). Além disso, possuem ocorrências na Europa (Folie & Codrea 2005; Makádi 2013), Ásia (Evans & Manabe

2008) e África (Vullo & Rage 2018). Apesar da distribuição geográfica relativamente ampla, normalmente não constituem ocorrências bem preservadas, sendo representadas geralmente por dentes isolados e restos cranianos incompletos (e.g. Nydam et al. 2007; Simões et al., 2016; Vullo & Rage 2018; Folie & Codrea 2005; Makádi 2013). Esse clado é definido como o ancestral comum mais recente do clado contendo *Chamops* Marsh, 1892 e *Prototeius* Denton & O'Neil, 1995 e o clado contendo *Polyglyphanodon* Gilmore, 1942, *Dicothodon* Nydam, 1999, *Peneteius* Estes, 1969 e todos os seus descendentes.

Diferentes grupos estão incluídos em Borioteiioidea, entre eles os Polyglyphanodontini (Nydam et al. 2007), caracterizados por apresentarem dentes posteriores transversalmente largos, com cúspides labial e lingual (Nydam et al. 2002, 2007, 2010; Simões et al. 2016; Vullo & Rage 2018; Folie & Codrea 2005; Makádi 2013). Apesar de não possuir uma definição filogenética, estão incluídas no grupo espécies como, *Bicuspidon*, *Dicothodon*, *Paraglyphanodon*, *Peneteius* e *Polyglyphanodon* (Nydam et al. 2007).

Nydam et al. (2007), quando cunhou o termo Borioteiioidea, argumentou que este clado era grupo irmão de Teiidae, família conhecida por sua distribuição atual restrita às Américas (Gilmore 1943; Estes 1969; Nydam 1999; Nydam et al. 2002, 2007, 2010, 2013b; Simões et al. 2016). Apesar de algumas análises filogenéticas subsequentes não recuperarem Borioteiioidea (ou Polyglyphanodontia) como um grupo mais relacionado à Teiidae (e.g. Conrad 2008; Gauthier et al. 2012; Longrich et al. 2012; Simões et al. 2015), estudos mais recentes, com grande quantidade de caracteres e táxons, mostram Borioteiioidea como grupo irmão de Teiidae (Simões et al., 2016 e 2018).

Devido ao caráter fragmentário da maior parte das ocorrências de Borioteiioidea conhecidas até o momento, muitas espécies são descritas sem o apoio de uma filogenia. E mesmo trabalhos de cunho filogenético, quando incluem representantes do grupo,

mostram resultados não uniformes, com variação das relações filogenéticas dentro de Borioteiioidea e do mesmo dentro de Squamata (e.g., Conrad 2008; Gauthier et al. 2012; Longrich et al. 2012). Devido a esses fatores e ao seu registro fragmentário, há atualmente várias hipóteses para a distribuição geográfica do grupo. Por exemplo, Nydam et al. (2007) estimaram que o centro de origem de Borioteiioidea e Teiioidea foi a América do Norte, sendo que provavelmente os dois grupos divergiram no Aptiano/Albiano ou mesmo antes. Já Vullo & Rage (2018) apresentaram a primeira ocorrência de Borioteiioidea para a Gondwana e discutiram as várias implicações biogeográficas para a presença do grupo na América do Norte e Europa a partir da África.

Neste trabalho reportamos a primeira ocorrência de um Borioteiioidea para a América do Sul e discutimos suas implicações filogenéticas e biogeográficas. O material corresponde às porções média e anterior de dois dentários articulados, proveniente de rochas do Cretáceo Inferior da Bacia Sanfranciscana (Formação Quiricó) do Estado de Minas Gerais, Brasil e, até o momento, representa o achado mais antigo do grupo conhecido.

1.1 Contexto Geológico Regional

Os depósitos da Bacia Sanfranciscana se estendem por uma grande área cobrindo, em parte, o Cráton do São Francisco, aflorando essencialmente nos estados de Minas Gerais, Goiás, Bahia e Piauí, ocupando uma área de aproximadamente 150.000 Km², com depósitos essencialmente continentais, abrangendo desde o Carbonífero até o Cenozoico (Campos & Dardenne, 1997a e b).

A unidade geológica com maior expressividade paleontológica é a Formação Quiricó, com ocorrências de gastrópodes, crustáceos, peixes, lagartos, dinossauros terópodos e saurópodos (Bittencourt, et al. 2018, 2020; Carvalho & Meisey, 2008; Carvalho & Santucci, 2018 e 2021; Zaher et al., 2011, 2020).

De acordo com Campos & Dardenne (1997a) e Carvalho & Kattah (1998), a Formação Quiricó é essencialmente lacustre, com depósitos associados de turbiditos de baixa densidade.

Os materiais estudados neste trabalho são provenientes da Formação Quiricó que possui diferentes propostas de idades, todas baseadas em estudos de microfósseis. Lima (1979) sugeriu uma idade barremiana para esses depósitos considerando seu registro de palinomorfos, no caso correspondendo à Palinozona de *Trasitoripollis crisopolensis*. Arai et al. (1995), também baseados em palinomorfos, corroboraram a idade Barremiana, pois encontraram um conjunto de palinomorfos que também aponta para a mesma palinozona identificada por Lima (1979), mas destacaram que alguns níveis de folhelhos, mais no topo da Formação Quiricó, seriam pós-barremianos, visto que não apresentam o palinomorfo *Trasitoripollis crisopolensis* mas possuem ocorrências de grãos de *Afropollis*. Ostracodes não marinhos encontrados nos níveis mais baixos desta formação sugerem também uma idade Barremiana (Carmo et al., 2004). Mais recentemente, Leite et al. (2018), estudando novas amostras de ostracodes, sugeriram uma idade valanginiana para a Formação Quiricó, mas Coimbra (2020) questionou algumas das atribuições taxonômicas feitas por Leite et al. (2018) e considerou que a maioria desses ostracodes pertence a novos táxons endêmicos.

O fóssil de lagarto estudado aqui foi coletado em arenitos maciços e avermelhados da Formação Quiricó, localizados imediatamente acima da sequência dos típicos arenitos finos e lamitos lacustres com laminação plano-paralela. Nos mesmos níveis e perto do local de coleta, marcas onduladas e getas de ressecamento foram encontradas, indicando a proximidade com a margem do corpo lacustre. De acordo com Cabral et al. (2021), a porção superior da Formação Quiricó possui uma crescente interação com outros sistemas deposicionais, com o aumento da proporção das fácies flúvio-eólicas, que podem estar

associadas aos estágios iniciais de deposição da Formação Três Barras sobre o lago Quiricó. Os mesmos autores dividem a Formação Quiricó em uma porção inferior, caracteristicamente lacustre e uma superior com maior influência flúvio-eólica. Nesse sentido, como o material aqui reportado foi encontrado em arenitos maciços a poucos centímetros acima da sequência lacustre, consideramos que se trate da porção média da Formação Quiricó.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

O material de Squamata aqui descrito (FUP-Pv 000018) está depositado na Universidade de Brasília – Campus de Planaltina e foi coletado no afloramento situado na cidade de Campo Azul, Estado de Minas Gerais (Fig. 1).

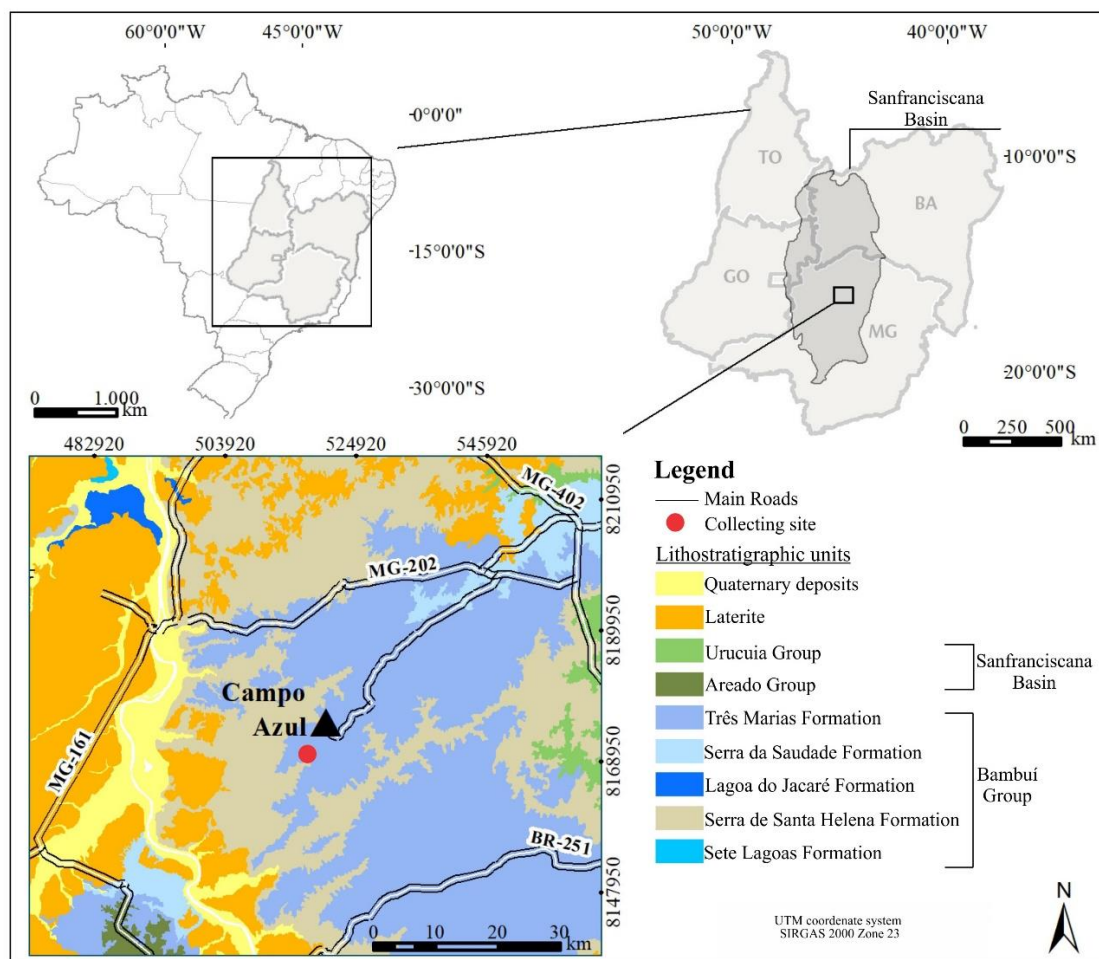


Figura 1: Mapa de localização do afloramento da Formação Quiricó (Cretáceo Inferior), na cidade de Campo Azul, Minas Gerais, Brasil.

1.2 Análise Cladística

FUP-Pv 000018 foi codificado para a matriz de dados de Simões et al. (2018), que compreende 348 caracteres e 192 táxons, a qual atualmente é mais completa tanto em número de caracteres como de táxons para lagartos fósseis. No total, foram codificados seis táxons para essa matriz, que foram incorporados aos 192 táxons originais, sendo, além de FUP-Pv 000018, quatro espécies de Borioteiioidea (*Adamisaurus magnidentatus*, *Bicuspidon hogreli*, *Distortodon rhomboideus* e *Polyglyphanodon sternbergi*), e uma espécie adicional de Teiidae vivente (*Tupinambis teguixin*), aumentando o número de táxons evolvidos para 198. Os novos táxons adicionados à matriz estão extremamente fragmentados, com exceção de *Adamisaurus magnidentatus*, *Polyglyphanodon sternbergi* e *Tupinambis teguixin*.

Foi usando o programa TNT (Goloboff et al. 2008) para a busca das árvores mais parcimoniosas, está sendo implementada em duas rodadas. Foi também utilizado o método de busca heurístico devido ao grande número de espécies presente na matriz de dados e método de adição dos táxons randômico, para se evitar a criação de ótimos locais. Na primeira rodada foi executado o algoritmo ‘*New Technology*’ com TBR como método de rearranjo para 1.000 replicatas. As árvores mais parcimoniosas obtidas nesta primeira busca foram armazenadas na memória e submetidas a uma segunda rodada usando a busca ‘*Traditional Search*’ com TBR como método de rearranjo para as árvores retidas na memória na primeira etapa.

O conjunto de árvores mais parcimoniosas obtido foi submetido a um consenso estrito e a árvore resultante foi usada como hipótese de trabalho. Índices de decaimento (suporte de Bremer) e *bootstrap* foram usados como métodos para inferência de suporte dos grupos monofiléticos.

1.3 Microtomografia

O exemplar FUP-Pv 000018 foi escaneado em um microtomógrafo ZEISS Xradia Versa XRM-510 no Laboratório de Caracterização Tecnológica (LCT) da Universidade de São Paulo (USP), resultando em 1024 fatias com resolução de 0.01 mm, usando uma tensão de 100 kV e uma intensidade de 70 mA. O material tomografado foi o dentário esquerdo, o qual apresenta melhor preservação. A segmentação e manipulação das imagens tomografadas foi realizada no software ITK-SNAP versão 3.8.0 (Yushkevich et al. 2006) usando o método de segmentação semiautomática.

3. RESULTADOS

3.1. Sistemática Paleontológica

REPTILIA Linnaeus, 1758

SQUAMATA Opper, 1811

SCINCOMORPHA Camp, 1923

BORIOTEIHOIDEA Nydam et al., 2007

POLYGLYPHANODONTINI Nydam 2007

***Bicuspidon* Nydam and Cifelli 2002**

Localidade: Campo Azul, Estado de Minas Gerais, Brasil; Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana; Barremiano-Aptiano (Arai et al. 1995 e Carmo et al. 2004), Cretáceo Inferior.

Descrição: **FUP-PV 000018.** O material preservado corresponde a parte do dentário direito e parte do dentário esquerdo, que estão fragmentados na sua porção média/posterior, não preservando as regiões de contato com os demais ossos da

mandíbula (e. g. ossos surangulares, angulares e coronoides). O dentário esquerdo mede aproximadamente 12.0 mm de comprimento, com 11 dentes preservados inseridos na mandíbula, com sete forames mentonianos na porção labial (Fig. 2). O dentário direito mede aproximadamente 9.0 mm de comprimento, com oito dentes preservados inseridos na mandíbula, com seis forames mentonianos na porção labial (Fig. 3). Os dentes em ambos dentários não estão completos, principalmente suas cúspides, e não apresentam diferenças na cor, brilho ou textura que indiquem a diferença entre esmalte e dentina, aparentemente o esmalte não está preservado. Nos dois dentários é possível observar que o sulco de Meckel é pouco desenvolvido (Fig. 2 A, B e G; Fig. 3 A e B), sendo mais profundo e largo na porção média do dentário e gradualmente diminuindo para a sua porção anterior (região sínfiseal). Pouco antes da sínfise mandibular, o sulco de Meckel se torna quase imperceptível e corre ventralmente para a porção inferior da sínfise. O sulco de Meckel não é restrito e se abre medialmente, ocupando a maior parte preservada do comprimento do dentário. A porção ventral dos dentários é convexa. A sínfise mandibular está na porção anterior do dentário. Embora configure uma região plana e elevada, essa plataforma não é alongada anteriormente possuindo, ao contrário, formato ovalado e apresentando eixo maior vertical. Essa elevação ovalada ocorre somente no dentário esquerdo, sendo que no dentário direito há uma leve depressão para encaixe da estrutura presente no dentário esquerdo. Quando articulados, o ângulo entre os ramos dos dois dentários é maior que 45°. Também é possível observar que os dentários possuem um pequeno processo sínfiseal anterior, que se projeta anteriormente a partir da sínfise (Fig. 2 A, E, G e I). A plataforma subdental é mais fina na porção média do dentário e fica gradualmente mais espessa anteriormente conforme o sulco de Meckel fica mais estreito (Fig. 2 A, G, M e N; Fig. 3 A). Em vista lateral, são observados sete forâmens mentonianos, sendo seis dispostos em uma linha e distribuídos de maneira não uniforme,

onde os quatro mais anteriores estão mais agrupados entre si. Adicionalmente, nessa linha de seis forâmens, os dois mais anteriores são maiores que os demais. O sétimo forâmen está localizado abaixo do primeiro forâmen e está voltado mais para a região anterior do que a porção lateral (Fig. 2 C, D, H e I; Fig. 3 C e D). O corte tomográfico coronal mostra que os forâmens mentonianos se conectam com uma cavidade de formato tubular deslocada para a porção lateral do dentário (Fig. 2 L).

Os dentes estão dispostos medialmente em relação ao *parapet* (parapeito) do dentário, onde apenas uma pequena porção do ápice da coroa ultrapassa sua margem dorsal. Apresentam implantação do tipo subpleurodonte (Fig. 2 A e G; Fig. 3 A). Há uma variação no formato dos dentes, onde os mais anteriores são relativamente mais estreitos, levemente inclinados para a frente e unicuspidados, com o ápice da coroa de formato arredondado. A partir do quinto dente estão presentes os poços (*pits*) de reposição dentária e ocorre um maior espaçamento dentário (Fig. 2 B e K; Fig. 3 B). Os poços de reposição estão na base dos dentes funcionais (Fig. 2 K). A presença desses poços de reabsorção indica que a reposição estava ativa no indivíduo. O espaçamento entre os dentes tem formato de “U”. Os dentes vão ficando progressivamente mais largos na porção mais posterior do dentário e, embora a maioria não apresente a coroa bem preservada, é possível observar no dentário esquerdo que o dente da posição 11 é bicúspide. Apesar de estar bem desgastado, é possível observar que este apresenta cúspides suaves nas porções labial e lingual (Fig. 2 J e N). No corte tomográfico é possível observar ainda que a cavidade pulpar logo abaixo da coroa também apresenta duas projeções direcionadas para cima, coincidindo com o local onde cada cúspide está implantada (Fig. 2 N). Um padrão semelhante ocorre inclusive no dente de reposição de *Dicothodon bajaensis* (Chavarría-Arellano et al. 2018, fig. 2i-j). Na região mesial ocorre uma depressão bem marcada do que na porção distal, dando ao dente, em vista lateral, um perfil assimétrico.

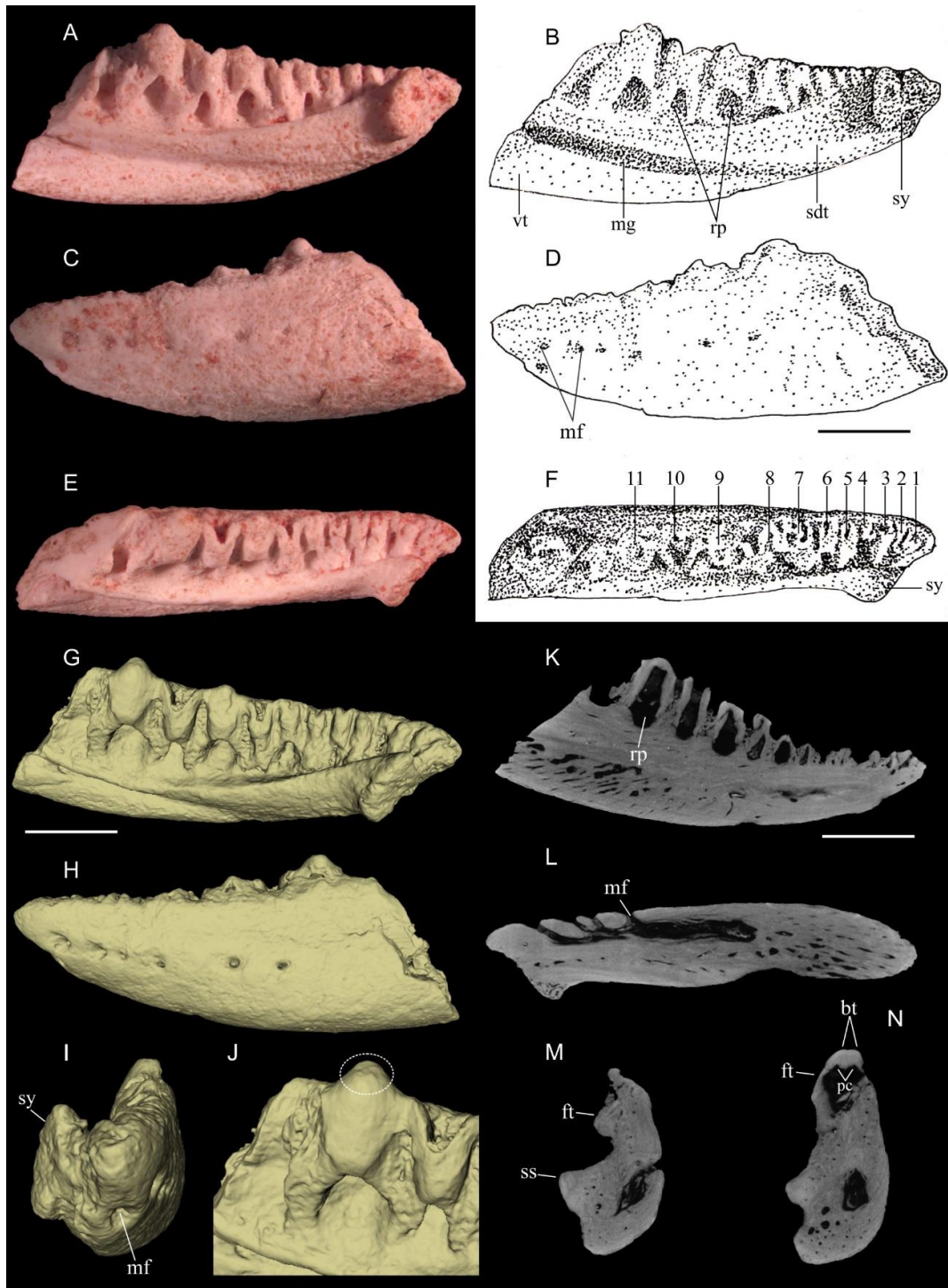


Figura 2: FUP-PV 000018, dentário esquerdo. A e B) vista lingual; C e D) labial; E F) dorsal. Tomografia segmentação 3D. G) vista lingual; H) vista labial; I) vista anterior; J) vista dorso-lingual (círculo branco destacando o dente bicúspide). Cortes tomográficos. K) sagital; L) coronal; M e N) axial (observar em N duas protuberâncias no topo da cavidade pulpar logo abaixo da localização das cúspides). *bt*, dente bicúspide; *ft*, dente funcional; *mf*, forâmen mentoniano; *mg*, sulco de Meckel; *pc*, cavidade pulpar; *rp*, poços de reposição; *sdt*, plataforma subdental; *ss*, prateleira subdental; *sy*, sínfise; *syp*, processo sínfiseal; *vt*, espessamento ventral; os números indicam a posição dentária e o número de dentes. Escala: 2 mm.

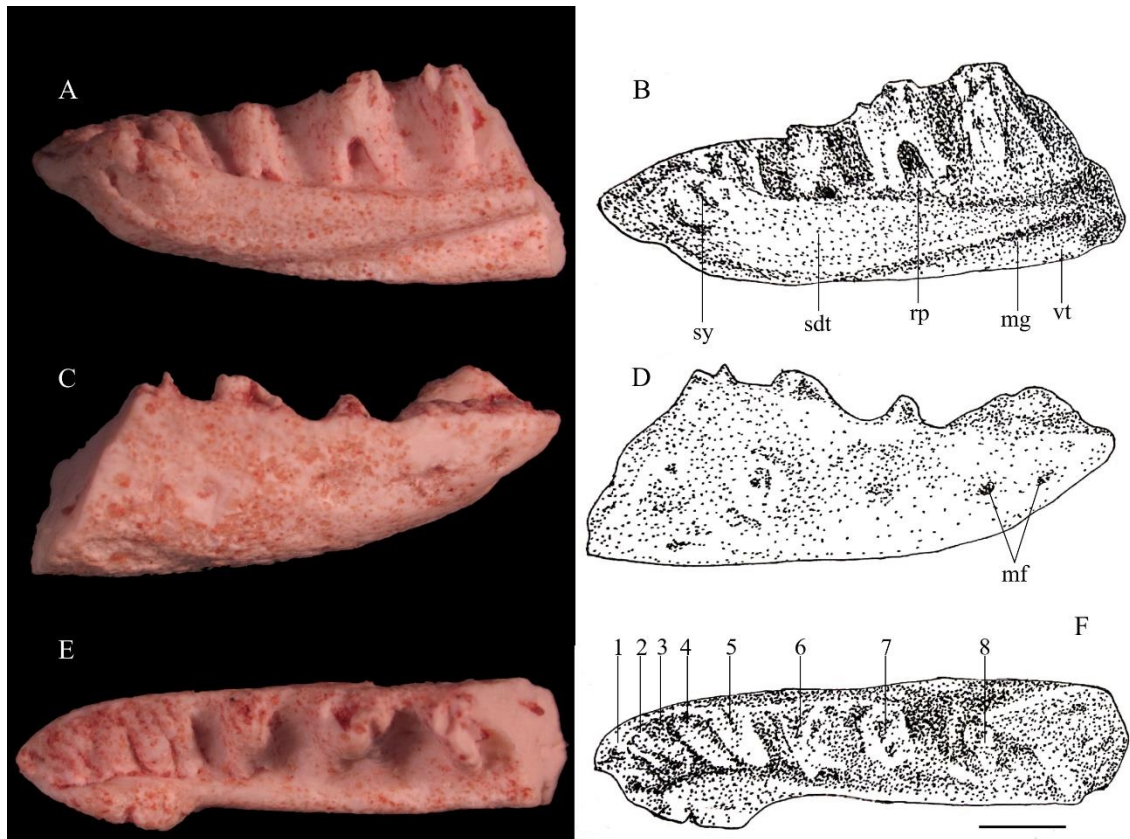


Figura 3: FUP-PV 000018, dentário direito. A e B) vista lingual; C e D) labial; E F) dorsal. *mf*, forâmen mentoniano, *mg*, sulco de Meckel; *rp*, poços de reposição; *sdt*, plataforma subdental; *syp*, processo sinfiseal; *sy*, sínfise; *vt*, espessamento ventral; os números indicam a posição dentária e o número de dentes. Escala: 2 mm.

3.2. Sistemática Filogenética

A análise filogenética reteve 1.152 árvores mais parcimoniosas, com 2.365 passos (Informação Suplementar 1). Nas árvores geradas, o grupo Borioteiioidea não é recuperado. A topologia geral é idêntica àquela obtida por Simões et al. (2018), exceto por parte do grupo Borioteiioidea e Teiidae estarem colapsados formando uma politomia. Na base, estão *Gilmoreteius chulsanensis* e *Gobinatus arenosus* como táxons irmãos, assim como em Simões et al. (2018). A inserção de FUP-Pv 000018, *Adamisaurus magnidentatus*, *B. hogreli*, *Distortodon rhomboideus*, *Polyglyphanodon sternbergi* e *Tupinambis teguixin*, gera uma politomia entre Borioteiioidea e Teiidae (Fig. 4A1 e A2). Esta topologia é esperada devido ao número limitado de caracteres codificados para

alguns táxons, como em FUP-Pv 000018, *B. hogreli* e *Distortodon rhomboideus* na matriz de caracteres. Porém, segundo Simões et al. (2015), a incompletude dos táxons não deve ser um critério a priori para não incluir os táxons em uma análise filogenética desde que o táxon com poucos caracteres presentes tenha boa resolução para toda a árvore, ou seja, possua um conjunto de sinapomorfias que são necessárias para seu correto posicionamento. Esse resultado também pode estar relacionado ao número limitado de espécies recentes dentro de Teiidae.

Em uma análise preliminar com a inclusão de táxons muito incompletos descritas dentro de Borioteiioidea, como: *Bicuspidon numerosus*, *B. hogreli*, *B. hatzeiensis*, *Dicothodon bajaensis*, *Distortodon rhomboideus* e *Peneteius aquilonius*, estes causam uma enorme politomia na árvore.

Os valores para o Suporte de Bremer para o grupo de interesse foram relativamente baixos, não ultrapassando mais que uma rodada (Fig. 4A2). Os valores de Bootstrap foram para o cladograma todo, menores que 50%.

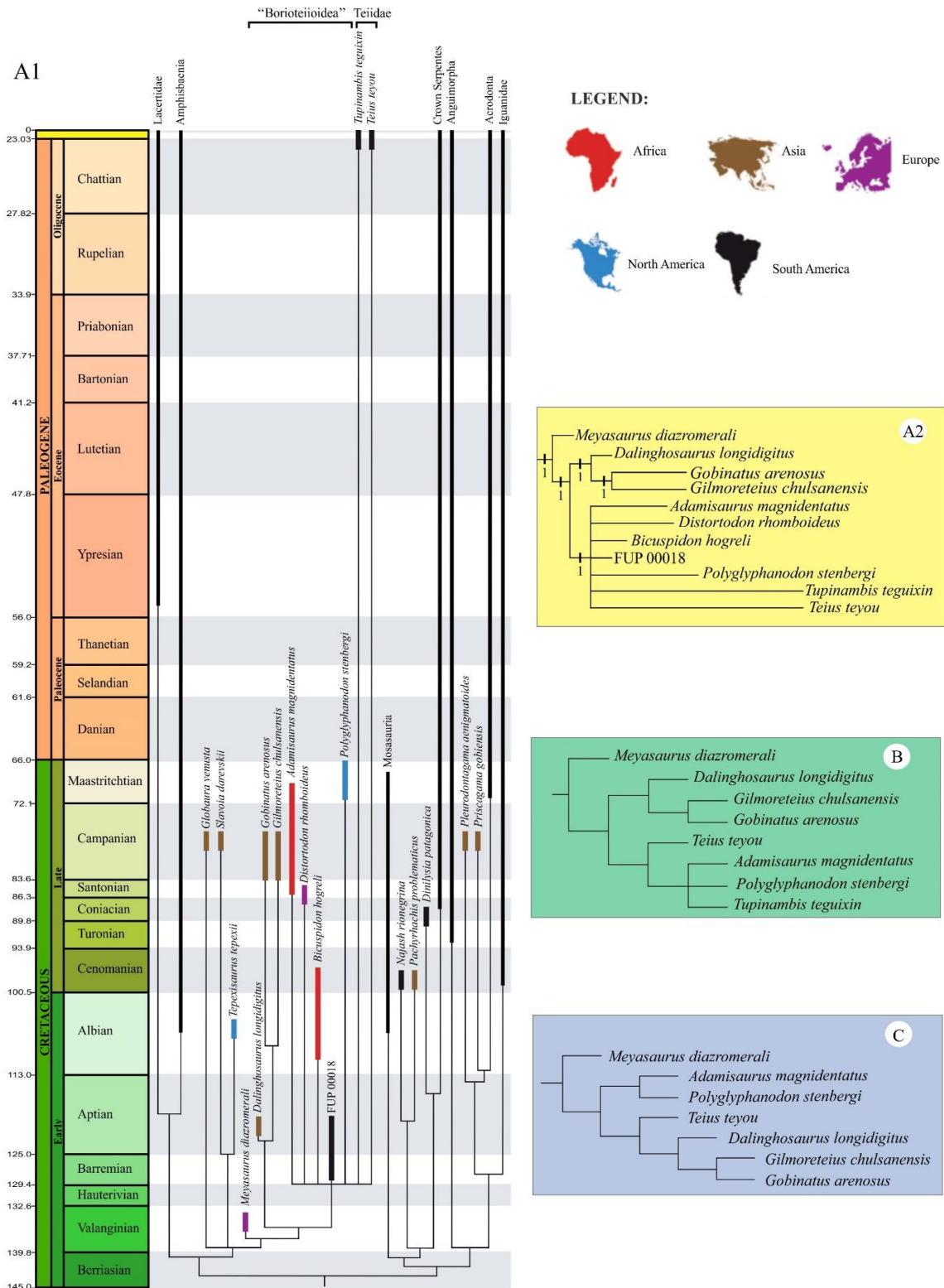


Figure 4: A1 and A2): Filogenia baseada na matriz de Simões et al. (2018), incluindo FUP-Pv 000018, utilizando caracteres não-ordenados. Árvore calibrada de consenso estrito de 1.152 MPTs de 2365 passos cada. Os valores associados a cada nó se referem ao Suporte de Bremer. Os valores de *Bootstrap* foram inferiores a 50%. B) Análise prévia I sem FUP-Pv 000018, *B. hogreli* e *Dicothodon romboideus*; C) Análise prévia II sem *Tupinambis*, FUP-Pv 000018, *B. hogreli* e *Dicothodon romboideus*.

4. DISCUSSÃO

4.1. Morfológica

Analisando a morfologia do dentário FUP-Pv 000018, percebe-se uma grande semelhança morfológica com outras as espécies de Borioteiioidea (*Bicuspidon numerosus*, *B. smikros*, *B. hatzeiensis*, *B. hogreli*, *Dicothodon moorensis*, *Dic. cifellii*, *Dic. bajaensis*, *Distortodon rhomboideus*, *Polyglyphanodon sternbergi*, *Paraglyphanodon utahensis*, *Pa. gazini* e *Socognathus unicuspis*). Isso ocorre tanto com a morfologia geral do dentário, como com a implantação dentária, que é do tipo subpleurodonte, com deposição de semento em sua base, dentição heterodonte, e os poços de substituição subcirculares profundos nas bases dos dentes (Nydham et al. 2007).

O dentário do lagarto aqui descrito possui características distintas e diagnósticas, que o difere dos outros lagartos fósseis descritos dentro de Borioteiioidea. Em FUP-Pv 000018 a sínfise mandibular tem formato ovalado e possui um pequeno processo sinfiseal anterior, que se projeta anteriormente a partir da sínfise, diferente do que ocorre nas espécies *Bicuspidon numerosus*, *B. hogreli*, *Dicothodon moorensis*, *Dic. cifellii*, *Dic. bajaensis*, *Distortodon rhomboideus*, *Polyglyphanodon sternbergi*, *Paraglyphanodon utahensis*, *Pa. gazini* e *Socognathus unicuspis*, onde não ocorre esse processo sinfiseal. Esse processo pode ser uma característica da espécie FUP-Pv 000018 ou uma anomalia e, infelizmente, como só há apenas um exemplar preservado e ocorre apenas em um dos dentários, essa condição não pode ser determinada com segurança como uma autapomorfia da espécie no momento.

A morfologia do sulco de Meckel de FUP-Pv 000018 é facilmente distinguível por apresentar um sulco pouco desenvolvido, sendo mais profundo e largo na porção média do dentário e diminuindo gradativamente para a porção anterior do dentário (região

sinfiseal), semelhante ao que ocorre em *Bicuspidon hogreli*, e diferente do que ocorre nas espécies de *Distortodon rhomboideus* e *Dicothodon bajaensis*, onde o sulco de Meckel é aberto. Em *Socognathus unicuspis* o sulco é bem marcado e profundo.

No dentário, em vista lateral, são observados sete forâmens mentonianos, sendo seis forâmens distribuídos em uma linha, os dois mais anteriores são maiores que os demais. O sétimo forâmen está localizado abaixo do primeiro forâmen e está voltado mais para a região anterior do que a porção lateral, características essas não observadas nos demais Borioteiioidea, podendo ser considerado uma autapomorfia de FUP-Pv 000018.

O desenvolvimento da calha na plataforma subdental do dentário na região anterior se distingue nos exemplares descritos dentro de Borioteiioidea. No material aqui descrito (FUP-Pv 000018) a calha é pouco desenvolvida, assim como em *Distortodon rhomboideus* e *Dicothodon bajaensis*, já nas espécies *Bicuspidon hogreli* e *Polyglyphanodon sternbergi* está ausente, diferente do que ocorre em *Bicuspidon numerosus*, onde a calha é bem pronunciada.

A borda ântero-dorsal do parapeito dentário está inclinada para baixo em FUP-Pv 000018, o mesmo ocorre nas espécies *Bicuspidon numerosus*, *Peneteius aquilonius*, *Distortodon rhomboideus* e *Dicothodon bajaensis*. No entanto, em *Bicuspidon hogreli* a morfologia da borda do parapeito dentário é distinta, pois a mesma é reta na borda ântero-dorsal.

Os poços de substituição subcirculares estão presentes nas espécies *Bicuspidon numerosus*, *B. smikros*, *B. hatzeiensis*, *B. hogreli*, *Dicothodon bajaensis*, *Distortodon rhomboideus*, *Polyglyphanodon sternbergi*, *Peneteius aquilonius*, *Socognathus unicuspis* e em FUP-Pv 000018, porém existe uma diferença quanto à sua posição em relação aos dentes funcionais. Nas espécies *Bicuspidon numerosus*, *B. smikros*, *B. hatzeiensis* os poços de substituição estão deslocados para o lado do dente funcional, e em *B. hogreli*,

Dicothodon bajaensis, *Distortodon rhomboideus*, *Polyglyphanodon sternbergi* e FUP-Pv 000018 os poços de substituição estão na base, alinhados ao dente funcional.

Os dentes em FUP-Pv 000018 estão dispostos medialmente em relação ao parapeito do dentário, com uma variação no formato dos mesmos, onde os mais anteriores são relativamente mais estreitos, levemente inclinados para a frente e unicuspidados, com o ápice da coroa de formato arredondado, características essas compartilhadas com as espécies do gênero *Bicuspidon* (*Bicuspidon numerosus*, *B. smikros*, *B. hatzegiensis*, *B. hogreli*). Além dessas características, o material FUP-Pv 000018, possui um dente bicuspidado na porção média do dentário, assim como nas espécies descritas de *Bicuspidon*. A única diferença é que essas cúspides lingual e labial, assim como em *B. hogreli*, não possuem uma lâmina que as une, fato que somente ocorre em *B. numerosus*, *B. hatzegiensis* e *B. smikros*. FUP-Pv 000018 também difere de *B. smikros* por não apresentar uma cúspide labial pouco desenvolvida.

O lagarto aqui descrito se distingue das espécies do gênero *Dicothodon* (*Dic. moorensis*, *Dic. cifellii*, *Dic. bajaensis*) pois estas possuem os dentes bulbosos (assumindo uma forma oval em vista oclusal).

Comparando os dentes dos fósseis *Paraglyphanodon utahensis* e *Pa. gazini* com FUP-Pv 000018 observa-se que existem características distintas, como: dentes curtos, robustos, dentes anteriores reduzidos, com coroas comprimidas transversalmente. Em *Socognathus unicuspis*, os dentes são unicuspidados e estriados, bem distintos dos presentes em FUP-Pv 000018, onde os dentes são bicuspidados e sem ornamentações. No entanto, devido ao estado de preservação da coroa, fica impossível fazer maiores comparações com o material aqui descrito.

O material aqui descrito possui mais características em comum com *B. hogreli*, descrita por Vullo & Rage (2018) para as *Kem Kem Beds*, no continente africano, que

possuem fauna muito semelhante com a que ocorre na Bacia Sanfranciscana (Gilmore 1940, 1942, 1943; Denton and O’Neill 1995; Nydam 1999; Nydam et al. 2000; Nydam 2002; Nydam e Cifelli 2002; Nydam e Cifelli 2005; Nydam et al. 2007; Nydam et al. 2010; Makádi 2013; Nydam, 2013a; Simões et al. 2016; Codrea et al. 2017; Vullo e Rage, 2018; Chavarría-Arellano et al. 2018). Contudo, apesar de incompleto (não possui todas as coroas bem preservadas e a parte posterior do dentário), foi possível observar a presença de dentes mais posteriores no dentário com uma cúspide labial outra lingual (Fig. 2 J e N), indicando assim que o material aqui descrito (FUP-Pv 000018), pertence ao gênero *Bicuspidon* (Fig. 5) dentro do clado Borioteiioidea.



Figura 5: Reconstituição do Borioteiioidea FUP-Pv 000018, Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Minas Gerais, Cretáceo Inferior, associado a um Rebbachisauridae. Reconstrução (criada por Felipe Alves Elias).

4.2 Sistemática Filogenética

O consenso estrito das árvores geradas forma uma politomia entre a maior parte das espécies de Borioteiioidea e todos os Teiidae incluídos na análise (Fig. 4A1 e A2). Em parte, isso pode ser explicado pela presença de táxons incompletos neste estudo, mas também foi observado que uma rodada de análise só com as espécies de Teiidae e Borioteiioidea mais completas também apresenta incompatibilidades com análises prévias. Por exemplo: a exclusão de FUP-Pv 000018, *B. hogreli* e *Dicothodon romboideus*, que consistem em materiais muito incompletos, retorna uma politomia entre *Adamisaurus*, *Polyglyphanodon* e *Tupinambis*, com *Teius* sendo o grupo irmão desses três táxons (Fig. 4B). Já a exclusão de *Tupinambis* deixa *Adamisaurus* e *Polyglyphanodon* como espécies irmãs e muda a posição de *Teius* que, neste caso, fica mais aparentado com o grupo formado por *Gilmoreteius*, *Gobinatus* e *Dalinghosaurus* (Fig. 4C). Nota-se que no primeiro caso, Teiidae não forma um grupo monofilético, como em Gauthier et al. (2012) e Conrad (2008). Isso mostra que, mesmo com a utilização de táxons relativamente completos e espécies viventes, há ainda alguma instabilidade dentro do grupo com esse conjunto de dados.

A presença de táxons fósseis compostos por apenas alguns restos cranianos diminui a resolução da análise, neste caso recuperando um grupo monofilético composto por *Teius*, *Tupinambis*, *Adamisaurus*, *B. hogreli*, *Distortodon*, *Polyglyphanodon* e FUP-Pv 000018. Este grupo é suportado por duas sinapomorfias ambíguas (caracteres 167 e 205), respectivamente, presença de porção anterior do dentário dividida pelo canal de Meckel e presença de dentes posteriores com duas cúspides, uma lingual e outra labial.

Do ponto de vista filogenético, há várias definições e diagnoses para grupos envolvendo espécies fósseis de Borioteiioidea e Teiidae viventes (e.g. Nydam et al. 2007; Conrad 2008; Gauthier et al. 2012; Nydam 2013). Para os borioteiioideos encontramos,

além desse termo, definições/diagnoses para Polyglyphanodontia, Polyglyphanodontidae, Polyglyphanodontinae e Polyglyphanodontini. Já para os teídeos temos, Macroteiidae, Teiioidea e Teiidae. Infelizmente, é muito difícil estabelecer uma base de comparação porque, às vezes, os diversos autores usaram definições diferentes para um mesmo grupo e/ou usaram um conjunto de táxons diferentes para o mesmo clado. Por exemplo, o termo Polyglyphanodontia usado informalmente por Gauthier et al. (2012) corresponde, basicamente, ao mesmo conjunto de espécies da família Polyglyphanodontidae usada por Conrad (2008). Além disso, há mais um fator complicador, pois alguns desses nomes foram definidos inicialmente por um autor e, posteriormente, redefinidos, sob um ponto de vista filogenético e usando os princípios do *Phylocode*, de modo que as definições e diagnoses atuais não correspondem à definição original. Por exemplo, a família Polyglyphanodontidae foi criada originalmente por Gilmore (1942) para se referir somente ao grupo formado por *Polyglyphanodon* e *Paraglyphanodon* e, mais recentemente, o mesmo grupo foi redefinido por Conrad (2008) como o ancestral comum mais recente de *Adamisaurus*, *Gilmoreteius*, *Gobinatus*, *Polyglyphanodon* e todos os seus descendentes.

Considerando o exposto acima e a topologia do cladograma obtido, optou-se por utilizar neste trabalho o termo Borioteiioidea (Nydam et al. 2007) por este ser o grupo mais inclusivo e mais antigo com uma definição filogenética atribuída. Empregamos também o termo Polyglyphanodontini (Nydam et al. 2007) por este englobar o gênero *Bicuspidon* (Nydam 2013), visto que o material aqui descrito pode ser associado a este gênero.

Embora o cladograma de consenso estrito obtido nesse trabalho não permitir a localização do grupo Borioteiioidea (Fig. 4A1 e A2), pois alguns táxons usados na definição desse grupo não estão presentes, FUP-Pv 000018 pode ser incluído dentro desse

clado pois apresenta as típicas características de Polyglyphanodontini, como: dentes posteriores transversalmente largos com duas cúspides, uma lingual e outra labial. Nesse caso, Polyglyphanodontini é um grupo contido em Borioteiioidea.

No entanto, são necessárias filogenias com maior representatividade de táxons dentro dos clados Teiidae e Borioteiioidea, para uma melhor robustez nos resultados gerados, o que vai além do escopo desse trabalho.

4.3 Distribuição Cronológica e Paleogeográfica

O grupo Borioteiioidea tem uma distribuição geográfica relativamente ampla, com restos encontrados na América do Norte, Europa, África e Ásia (e. g. Gilmore 1940, 1942, 1943; Folie & Codrea 2005; Makádi 2013; Nydam et al. 2007; Simões et al. 2016; Codrea et al. 2017; Vullo e Rage, 2018), mas o número de restos fósseis encontrados não muito frequentes, e compostos por materiais geralmente incompletos, que na sua maioria são fragmentos de mandíbula e crânio (Tabela 1).

Com relação à sua distribuição cronoestratigráfica, apenas um único registro até o momento pode ser atribuído a depósitos do Cretáceo Inferior, no caso *Dicothodon moorensis*, da Formação Cedar Mountain (Albiano-Cenomaniano), dos Estados Unidos (Nydam, 1999). Já os demais registros são mais comuns para o final do Neocretáceo da América do Norte, restritos à Laramida (Gilmore, 1940; Nydam et al., 2007 e 2010), e à Europa (Folie & Codrea, 2005; Makádi, 2013), com um único registro para o Cenomaniano da África (Vullo e Rage, 2018). Conhecer esses padrões de distribuição cronoestratigráfica e paleogeográfica diante das mudanças de configuração dos continentes ao longo do Cretáceo é fundamental para o entendimento da história evolutiva do grupo e das possibilidades de rotas migratórias nessa fase final de quebra da Pangeia.

Neste sentido, Vullo e Rage (2018) discutem diferentes hipóteses sobre a rota de dispersão dos Borioteiioidea para América do Norte a partir da África, visto que lá ocorria o registro mais antigo: (1) rota pela América do Sul, via América Central e América do Norte, com possíveis saltos a partir de ilhas na América Central; (2) rota pelo oeste da África, via Groenlândia chegando à América do Norte pela Appalachia; e (3) dispersão por jangadas. No entanto, os autores consideram a hipótese de dispersão pela Europa e Groenlândia a partir da África como pouco plausível, pois isto implicaria a passagem por regiões muito frias. No fim, consideram que a rota pela América do Sul e Central e dispersão por jangadas como igualmente plausíveis.

De todas as evidências apresentadas nesse texto, o material da Bacia Sanfranciscana (FUP-Pv 000018), mesmo quando considerada uma idade mais conservadora (Albiano) para a os seus depósitos, representa a ocorrência mais antiga de Borioteiioidea conhecida com dentes bicuspidados até o momento (Fig. Considerando as reconstituições paleogeográficas e distribuição dos Borioteiioidea durante o Cretáceo (Fig. 6 e Tabela 1), durante o Albiano, a América do Sul e a África ainda apresentavam uma conexão pelo Nordeste brasileiro, o que pode ter permitido a livre circulação desse grupo entre essas duas áreas naquele momento, explicando a presença de *Bicuspidon hogreli* no Cenomaniano da África. Ainda para o Cenomaniano, há ocorrências de Borioteiioidea para a América do Norte (*B. numerosus*, *B. smikros* e *Dicothodon moorensis*), estes, entretanto, restritos à Laramida. Neste caso, a rota mais provável seria via América Central (Fig. 6B) a partir da América do Sul. No Turoniano, mais uma ocorrência restrita à Laramida na América do Norte é registrada, *Dicothodon cifellii* (Fig. 6C). Todas essas espécies apresentam dentes bicuspidados, com cúspides lingual e labial. As ocorrências na Europa somente são registradas a partir do Santoniano, com aumento também do número de registro na América do Norte até o final do Cretáceo (Fig. 6 D-F).

É nesse intervalo de tempo que o Mar Interior Continental deixa de dividir a América do Norte em duas e isso deve ter favorecido a dispersão do grupo para a Europa (Fig. 6).

Quando analisamos isoladamente, e em mais detalhe, o gênero *Bicuspidon* vemos uma variação morfológica no padrão das cúspides lingual e labial. Enquanto *Bicuspidon hogreli* e FUP-Pv 000018 apresentam dentes com cúspides simples, as espécies *B. numerosus*, *B. smikros* (Cenomaniano da América do Norte) e *B. hatzegiensis* (Maastrichtiano da Europa) apresentam dentes com uma crista entre as cúspides lingual e labial. Infelizmente, devido à natureza incompleta desses táxons, não foi possível estabelecer as relações filogenéticas dos mesmos dentro de Borioteiioidea nem dentro do gênero *Bicuspidon*. Contudo, considerando a distribuição cronoestratigráfica de *Bicuspidon*, onde as espécies mais recentes apresentam a crista unindo as cúspides, este parece ser o estado derivado do caráter. Desta forma, as ocorrências na Europa parecem ser derivadas dos táxons presentes na América do Norte, os quais já possuíam uma crista entre as cúspides.

Tabela 1. Lista das espécies de Polyglyphanodontini (Borioteiioidea), com suas respectivas localidades, unidades geológicas e idades.

Táxon	Idade	Unidade geológica	Localidade	Autor
<i>Bicuspidon hatzegiensis</i>	Maastrichtiano	Formação Sânpetru	Romênia	Folie & Codrea (2005)
<i>Peneteius aquilonius</i>	Maastrichtiano	Formação Creek	Montana	Estes (1969)
<i>Paraglyphanodon utahensis</i>	Maastrichtiano	Formação North Horn	Estados Unidos	Gilmore (1943)
<i>Paraglyphanodon gazini</i>	Maastrichtiano	Formação North Horn	Estados Unidos	Gilmore (1943)
<i>Polyglyphanodon sternbergi</i>	Maastrichtiano	Formação North Horn	Estados Unidos	Gilmore (1940)
<i>Dicothodon bajaensis</i>	Campaniano	Formação El Gallo	México	Nydam et al. (2007)
<i>Peneteius saueri</i>	Campaniano	Formação Kaiparowits	Estados Unidos	Nydam et al. (2007)
<i>Socognathus unicuspis</i>	Campaniano	Formação Oldman	Canadá	Nydam et al. (2010)
<i>Distortodon rhomboideus</i>	Santoniano	Formação Iharkut	Hungria	Makádi (2013)
<i>Dicothodon cifellii</i>	Turoniano	Formação Straight Cliffs	Estados Unidos	Nydam et al. (2007)
<i>Bicuspidon smikros</i>	Cenomaniano	Formação Naturita	Estados Unidos	Nydam (2013b)
<i>Bicuspidon numerosus</i>	Cenomaniano	Formação Cedar Mountain	Estados Unidos	Nydam et al. (2002)
<i>Dicothodon moorensis</i>	Albiano-Cenomaniano	Formação Cedar Mountain	Estados Unidos	Nydam (1999)
<i>Bicuspidon hogreli</i>	Cenomaniano	<i>Kem Kem Beds</i>	Marrocos	Vullo & Rage (2018)
FUP-PV-000018	Barremiano/Aptiano?	Formação Quiricó	Brasil	-----

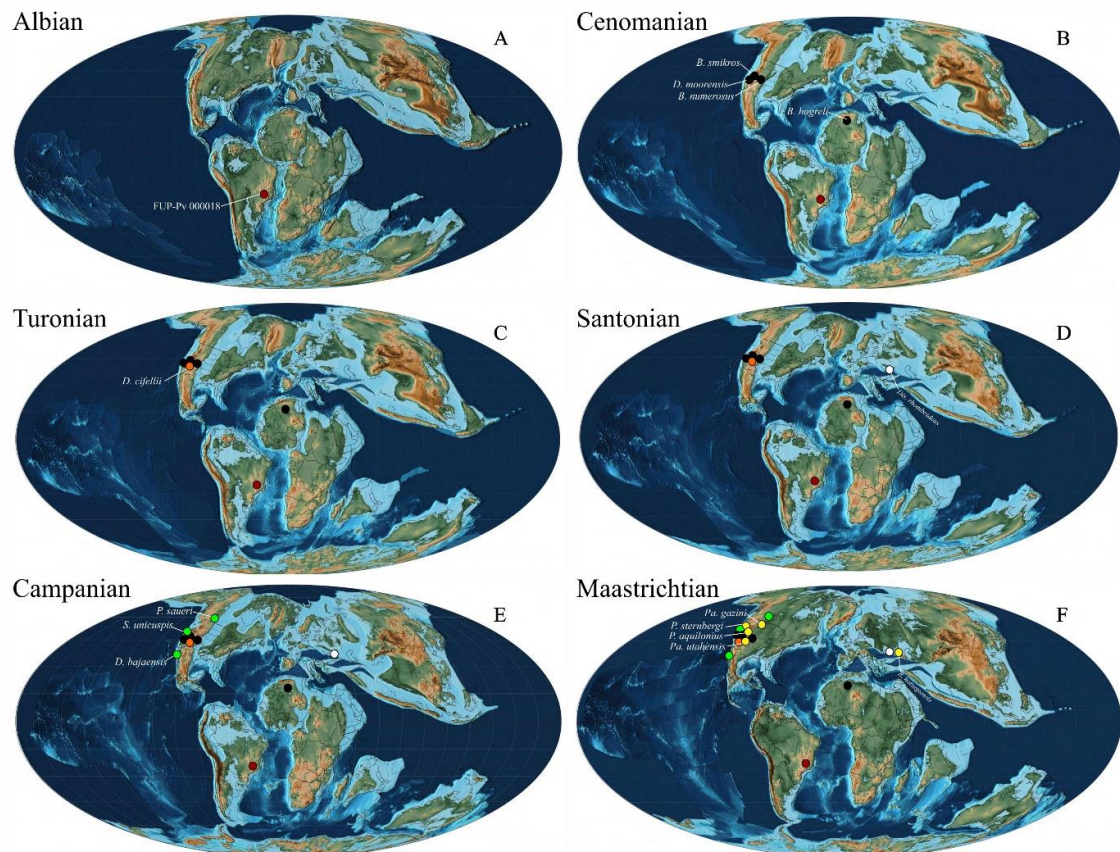


Figura 6: Reconstituições paleogeográficas de várias configurações do Cretáceo mostrando as ocorrências de Polyglyphanodontini (Borioteiioidea), com o nível do mar em 80 metros. Reconstituições paleogeográficas Scotese (2014).

5. CONCLUSÕES

O material aqui apresentado possui características que permitem classificá-lo como um Borioteiioidea Polyglyphanodontini (dentes transversalmente largos, dentes com duas cúspides, uma lingual e outra labial). A análise filogenética, apesar de não recuperar Borioteiioidea e Teiidae como grupos monofiléticos individualizados e mais relacionados entre si, mostra que espécies desses dois grupos são muito próximas filogeneticamente, pois formam um grande grupo monofilético que, entretanto, apresenta pouca resolução.

Apesar dos dentes não estarem bem preservados, o material da Bacia Sanfranciscana se assemelha mais à espécie *Bicuspidon hogreli* encontrado nas *Kem Kem Beds*, no Marrocos. Foi possível estabelecer que os dentes posteriores do material brasileiro apresentam duas cúspides, que estão dispostas na região lingual e outra na labial (Fig. 2), assim como ocorre no material africano *B. hogreli*. Porém, as cúspides de *Bicuspidon numerosus*, *B. smikros* e *B. hatzeiensis* são distintas, pois são separadas por uma lâmina. Considerando todas as espécies de *Bicuspidon* conhecidas, FUP-Pv 000018 se assemelha mais à *B. hogreli*, diferindo apenas com relação à sua região sinfiseal, que é mais protuberante e desenvolvida no material brasileiro.

O material aqui apresentado corresponde, junto com o material do Cretáceo Superior do Marrocos, na segunda ocorrência seguramente relacionada à Borioteiioidea no Gondwana e a primeira ocorrência para América do Sul (Tabela 1 e Fig. 6). A idade barremiana/albiana postulada para os depósitos da Bacia Sanfranciscana seria um indicativo de que o grupo se originou no Hemisfério Sul e, ao longo do Cretáceo, migrou para a Laurásia, seguindo a rota pela América do Norte e somente depois para a Europa.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Arai, M., Dino, R., Milhomem, P.S., Sgarbi, G.N.C., 1995. Micropaleontologia da Formação Areado, Cretáceo da Bacia Sanfranciscana: estudo dos ostracodes e palinologia. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 14, 1995. Atas, Uberaba, SBP, pp. 1–2.

Bittencourt, J.S., Rohn, R., Gallego, O.F., Monferran, M.D., Uhlein, A., 2018. The morphology and systematics of the clam shrimp *Platyestheria* gen. nov. *abaetensis* (Cardoso) (Crustacea, Spinicaudata) from the Lower Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, southeast Brazil. *Cretaceous Research* 91, 274–286.

Bittencourt, J.S., Simões, T.R., Caldwell, M.W., Langer, M.C., 2020. Discovery of the oldest South American fossil lizard illustrates the cosmopolitanism of early South American squamates. *Communications Biology* 3, 201.

Cabral, V.C., Mescolotti, P.C., Varejão, F.G., 2021. Sedimentary facies and depositional model of the Lower Cretaceous Quiricó Formation (Sanfranciscana Basin, Brazil) and their implication for the occurrence of vertebrate fauna at the Coração de Jesus region. *Journal of South American Earth Sciences* 112, 1036.

Campos, J.E.G., Dardenne, M.A., 1997a. Origem e evolução tectônica da Bacia Sanfranciscana. *Revista Brasileira de Geociências* 27, 283-294.

Campos, J.E.G., Dardenne, M.A., 1997b. Estratigrafia e sedimentação da Bacia Sanfranciscana: uma revisão. *Revista Brasileira de Geociências* 27, 269-282.

Camp, C., 1923. Classification of The Lizards. *Bulletin American Museum Natural History* 48, 289-481.

Carmo, D.A., Tomassi, H.Z., Oliveira, S.B.S.G., 2004. Taxonomia e distribuição estratigráfica dos ostracodes da Formação Quiricó, Grupo Areado (Cretáceo Inferior), Bacia Sanfranciscana, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7, 139-149.

Carvalho, I.S., Kattah, S.S., 1998. As pegadas fósseis do paleodeserto da Bacia Sanfranciscana (Jurássico Superior-Cretáceo Inferior, Minas Gerais). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 70, 53-67.

Carvalho, M.S.S., Meisey, J.G., 2008. New occurrence of *Mawsonia* (Sarcopterygii: Actinistia) from the Early Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, southeastern Brazil. *In: Cavin, L., Longbotton, A. & Richter, M. (eds.) Fishes and the Break-up of Pangea* 295, 109-144.

Carvalho, J.C., Santucci, R.M., 2018. New dinosaur remains from the Quiricó formation, Sanfranciscana Basin (Lower Cretaceous), southwestern Brazil. *Cretaceous Research* 85, 20-27.

Carvalho, J.C., Santucci, R.M., 2021. New fish remains from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin), Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 111, 103430.

Codrea, V.A., Venczel, M., Solomon, A., 2017. A new family of teioid lizards from the Upper Cretaceous of Romania with notes on the evolutionary history of early teioids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 181, 385–399.

Coimbra, J.C., 2020. The genus *Cypridea* (Crustacea, Ostracoda) and the age of the Quiricó Formation, SE Brazil: a critical review. *Revista Brasileira de Paleontologia* 23 (2), 90–97.

Chavarría-Arellano, M. L., Simões, T.R., Montellano-Ballesteros, M., 2018. New data on the Late Cretaceous lizard *Dicothodon bajaensis* (Squamata, Borioteiioidea) from Baja California, Mexico reveals an unusual tooth replacement pattern in squamates. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 90, 2781-2795.

Conrad, J., 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin American Museum Natural History* 310, 1–182.

Denton, J.R. R. K., O'Neill, R.C., 1995. *Prototeus stageri*, gen. et sp. nov., a new teiid lizard from the upper cretaceous Marshalltown Formation of New Jersey, with a preliminary phylogenetic revision of the Teiidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15, 235-253.

Estes, R., 1969. Relationships of two Cretaceous Lizards (Sauria: Teiidae). *Breviora* 317, 1-8.

Evans, S.E., Manabe, M., 2008. An early herbivorous lizard from the Lower Cretaceous of Japan. *Palaeontology* 51, 487–498

Folie, A., Codrea, V., 2005. New lissamphibians and squamates from the Maastrichtian of Hațeg Basin, Romania. *Acta Palaeontologica Polonica* 50, 57–71.

Gauthier, J.A., Kearney, M., Maisano, J.A., Rieppel, O., Behlke, A.D.B., 2012. Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record. *Bull. Peabody Museum Natural History* 53, 3–308.

Goloboff, P.A., Farris, J.S., Nixon, K.C., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774–786.

Gilmore, C.W., 1940. New fossil lizards from the Upper Cretaceous of Utah. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 99,1–3.

Gilmore, C.W., 1942. Osteology of *Polyglyphanodon*, an Upper Cretaceous Lizard from Utah. *Proceedings of the United States National Museum* 92, 229–265.

Gilmore, C.W., 1943. Fossil lizards of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 81, 361–384.

Leite, A.M., Carmo, D.A., Ress, C.B., Pessoa, M., Caixeta, G.M., Denezine, M., Adorno, R. R., Antonietto, L.S., 2018. Taxonomy of limnic Ostracoda (Crustacea) from the Quiricó formation, Lower Cretaceous, São Francisco basin, Minas Gerais state, Southeast Brazil. *J. Paleontol.* 92 (4), 661–680.

Longrich, N.R., Bhullar, B.A.S., Gauthier, J.A., 2012. Mass extinction of lizards and snakes at the Cretaceous–Paleogene boundary. *PNAS Early Edition*. November 8.

Lima, M.R., 1979. Palinologia dos calcários laminados da Formação Areado, Cretáceo de Minas Gerais. In: *Simpósio Regional de Geologia 2. Atas*, Rio Claro, UNESP, pp. 203–216.

Linnaeus, C.V., 1758. *Systema naturae*, vol. 1. *Systema naturae*, Vol. 1.

Makádi, L., 2013. A new polyglyphanodontine lizard (Squamata: Borioteiioidea) from the Late Cretaceous Iharkut locality (Santonian, Hungary). *Cretaceous Research* 46, 166–176.

Marsh, O.C., 1892. Notice of new reptiles from the Laramie Formation. *American Journal of Science* 43, 449–453.

Nydam, R.L., 1999. Polyglyphanodontinae (Squamata: Teiidae) from the medial and Late Cretaceous: New taxa from Utah, U.S.A. and Baja California del Norte, Mexico. In: Gillette DD (ed) *Vertebrate paleontology in Utah*. Utah Geological Survey, Salt Lake City, pp 303–317.

Nydam, R.L., Gauthier, J.A., Chiment, J., 2000. The mammal-like teeth of the Late Cretaceous lizard *Peneteius aquilonius* Estes 1969 (Squamata, Teiidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20, 628-631.

Nydam, R.L., 2002. Lizards of the Mussentuchit local fauna (Albian–Cenomanian boundary) and comments on the evolution of the Cretaceous lizard fauna of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22, 645–660.

Nydam, R.L., Cifelli, R. L., 2002. A new lizard from the Cedar Mountain Formation (Albian-Cenomanian Boundary) of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22, 276-285.

Nydam, R.L., Cifelli, R.L., 2005. New data in the dentition of the scincomorphan lizard *Polyglyphanodon sternbergi*. *Acta Paleontologica Polonica* 50, 73-78.

Nydam, R.L., Eaton, J.G., Sankey, J., 2007. New taxa of transversely-toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of “Teiids.” *Journal of Paleontology* 81, 538-549.

Nydam, R.L., Caldwell, M.W., Fanti, F., 2010. Borioteiioidean lizard skulls from Kleskun Hill (Wapiti Formation; Upper Campanian), west-central Alberta, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30, 1090–1099.

Nydam, R.L., 2013a. Squamates from the Jurassic and Cretaceous of North America. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* 93, 535–565.

Nydam, R.L., 2013b. Lizards and snakes from the Cenomanian through Campanian of southern Utah: Filling the gap in the fossil record of Squamata from the Late Cretaceous of the Western Interior of North America. In: Titus AL, Loewen MA (eds) *At the top of the Grand Staircase: The Late Cretaceous of southern Utah*. Indiana University Press, Bloomington and Indianapolis, pp 370–423

Oppel, M., 1811. *Die ordnungen, familien und gattungen der reptilien als prodrom einer naturgeschichte derselben*. Comm. Lindauer.

Simões, T.R., Wilner, E., Caldwell, M.W., Weinschutz, L.C., Kellner, A.W.A., 2015. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. *Nature Communications* 6, 8149.

Simões, T.R., Funston, G.F., Vafaeian, B., Nydam, R.L., Doschak, M.R., Caldwell, M.W., 2016. Reacquisition of the lower temporal bar in sexually dimorphic fossil lizards provides a rare case of convergent evolution. *Scientific Report* 6, 24087.

Simões, T.R., Caldwell, M.W., Talanda, M., Bernardi, M., Palci, A., Vernygoral, O., Bernardini, F., Mancini, L., Nydam, R.L., 2018. The origin of squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps. *Nature*, vol. 1557.

Scotese, R.C., 2014. *Atlas of Late Cretaceous Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, volume 2, The Cretaceous, Maps 16 – 22, Mollweide Projection, PALEOMAP Project, Evanston, IL.*

Sulimski, A., 1975. Macrocephalosauridae and Polyglyphanodontidae (Sauria) from the late Cretaceous of Mongolia. *Paleontologia Polonica* 33, 25-102.

Vullo, R., Rage, J.C., 2018. The first Gondwanan borioteioid lizard and the mid-Cretaceous dispersal event between North America and Africa. *The Science of Nature* 105, 61.

Yushkevich, P.A., Piven, J., Hazlett, H.C., Smith, R.G.H.O.S., Gee, J.C., Gerig GUser-guided 3D active contour segmentation of anatomical structures: significantly improved efficiency and reliability. *Neuroimage* 31, 1116-1128

Zaher, H., Pol, D., Carvalho, A.B., Nascimento, P.M., Riccomini, C., 2011. A complete skull of an Early Cretaceous sauropod and the evolution of advanced titanosaurs. *PLoS ONE* 6 (2), 166.

Zaher, H., Pol, D., Navarro, B.A., Delcourt, R., Carvalho, A.B., 2020. An Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil sheds light on the cranial evolution of the Abelisauridae. *Comptes Rendus Palevol* 19 (6), 101–115.

INFORMAÇÃO SUPLEMENTAR I

1. Análise filogenética de FUP-Pv 000018

1.1 Procedimento analítico – Para esta análise foi utilizado o método de busca heurístico devido ao grande número de espécies presente na matriz de dados e método de adição dos táxons randômico, para se evitar a criação de ótimos locais. Na primeira rodada foi executado o algoritmo ‘*New Technology*’ e com TBR para 10.000 replicatas. As árvores mais parcimoniosas obtidas nesta primeira busca foram armazenadas na memória e submetidas a uma segunda rodada usando a busca ‘*Traditional Search*’ com TBR como método de rearranjo.

1.2 Lista de táxons

Protorothyris archeri (Price, 1937)

Protocaptorhinus pricei (Clark & Carroll, 1973)

Captorhinus aguti (Cope, 1882)

Labidosaurus hamatus (Cope, 1895)

Eunotosaurus africanus (Seeley, 1892)

Proganochelys queensdedti (Baur, 1887)

Odontochelys semitestacea (Li et al. 2008)

Kayentachelys aprix (Gaffney et al., 1987)

Petrolacosaurus kansensis (Lane, 1945)

Araeoscelis gracilis (Williston, 1910a)

Araeoscelis casei (Broom, 1913c)

Hupehsuchus nanchangensis (Young & Dong, 1972)

Utatusaurus hataii (Shikama, Kamei, and Murata, 1978)

Parvinatator wapitiensis (Nicholls & Brinkman, 1995)

Gulosaurus helmi Cuthbertson, (Russell & Anderson, 2013)

Mixosaurus panxianensis (Jiang et al., 2006)

Youngina capensis (Broom, 1914)

Hovasaurus boulei (Pivetau, 1926)

Acerosodontosaurus piveteaui (Currie, 1980)

Claudiosaurus germaini (Carroll, 1981)

Coelurosauravus jaekeli (Weigelt, 1930)

Coelurosauravus elivensis (Piveteau, 1926)

Protorosaurus speneri (Meyer, 1832)

Prolacerta broomi (Parrington, 1935)

Macrocnemus bassanii (Nopcsa, 1930)

Macrocnemus fuyuanensis (Li et al., 2007)

Langobardisaurus pandolfii (Renesto, 1994)

Tanystropheus longobardicus (Bassani, 1886)

Megalancosaurus preonensis (Calzavara, Muscio & Wild, 1980)

Askeptosaurus italicus (Nopcsa, 1925)

Endennasaurus acutirostris (Renesto, 1984)

Xinpusaurus kohi (Jiang et al., 2004)

Champsosaurus lindoei (Gao & Fox, 1998)

Philydrosaurus proseilus (Gao & Fox, 2005)

Trilophosaurus buettneri (Case, 1928a)

Mesosuchus browni (Watson, 1912)

Howesia browni (Broom, 1905)

Teyumbaita sulcognathus (Azevedo & Schultz, 1987)

Hyperodapedon huenei (Langer & Schutlz, 2000)

Proterosuchus fergusi (Broom, 1903)

Proterosuchus alexanderi (Hoffman, 1965)

Erythrosuchus africanus (Broom, 1905)

Euparkeria capensis (Broom, 1913a)

Largocephalosaurus qianensis (Li et al., 2014)

Sinosaurosphargis yunguiensis (Li et al., 2011)

Placodus gigas (Agassiz, 1833)

Cyamodus hildgardis (Peyer, 1931)

Serpianosaurus mirigioliensis (Rieppel, 1989)

Wumengosaurus delicatmandibularis (Jiang et al., 2008)

Lariosaurus calcagnii (Peyer, 1931b)

Pistosaurus longaevus (Meyer, 1839)

Palaegama vielhaueri (Broom, 1926)

Paliguana whitei (Broom, 1903)

Saurosternon bainii (Huxley, 1868)

Pamelina polonica (Evans, 2009)

Sophineta cracoviensis (Evans & Borsuk-Białynicka, 2009)

Megachirella wachtleri (Renesto & Posenato, 2003)

Kuehneosaurus latus (Robinson, 1962)

Icarosaurus siefkeri (Colbert, 1966)

Marmoretta oxoniensis (Evans, 1991)

Gephyrosaurus bridensis (Evans, 1980)

Diphyodontosaurus avonis (Whiteside, 1986)

Planocephalosaurus robinsonae (Fraser, 1982)

Clevosaurus hudsoni (Swinton, 1939)

Palaeopleurosaurus posidoniae (Carroll, 1985b)

Homeosaurus maximiliani (Meyer, 1847)

Kallimodon pulchellus (Zittel, 1887)

Priosphenodon avelasi (Apesteguía & Novas, 2003)

Eichstaettisaurus schroederi (Broili, 1938)

Ardeosaurus brevipes (Meyer, 1855)

Paramacellodus oweni (Hoffstetter, 1967)

Huehuecuetzpalli mixtecus (Reynoso, 1998)

Tepexisaurus tepexii (Reynoso & Callison, 2000)

Priscagama gobiensis (Borsuk-Białynicka & Moody, 1984)

Pleurodontagama aenigmatoides (Borsuk-Białynicka & Moody, 1984)

Igua minuta (Borsuk-Białynicka & Alifanov, 1991)

Polrussia mongoliensis (Borsuk-Białynicka & Alifanov, 1991)

Gilmoreteius chulsanensis (Sulimski, 1975)

Gobinatus arenosus (Alifanov, 1993)

Gobekko cretacicus (Borsuk-Białynicka, 1990)

Meyasaurus diazromerali (Evans & Barbadillo, 1997)

Globaura venusta (Borsuk-Białynicka, 1988)

Slavoia darevskii (Sulimski, 1984)

Dalinghosaurus longidigitus (Ji, 1998)

Dinilysia patagonica (Woodward, 1901)

Najash rionegrina (Apesteguía & Zaher, 2006)

Pachyrhachis problematicus (Haas, 1979)

Spathorhynchus fossorium (Berman, 1973)

Aigialosaurus (Kramberger, 1892)
Adriosaurus suessi (Seeley, 1881)
Pontosaurus (Kramberger, 1892)
Adamisaurus_magnidentatus (Sulimski, 1972)
Bicuspidon_hogreli (Vullo & Rage, 2018)
Bicuspidon_numerosus (Nydam et al., 2002)
Bicuspidon_hatzegiensis (Folie & Codrea, 2005)
Distortodon_rhomboideus (Makádi, 2013)
Dicothodon_bajaensis (Nydam et al., 2007)
FUP-Pv 000018

Polyglyphanodon_stenbergi (Gilmore, 1940)
Peneteius_anquilonius (Estes, 1969)
Tupinambis_teguixin (Linnaeus, 1758)

Rhynchocephalia

Sphenodon punctatus (Gray, 1842)

Iguania

Trioceros jacksonii (Boulenger, 1896)
Uromastyx aegyptia (Forskal, 1775)
Hoplocercus spinosus (Fitzinger, 1843)
Iguana (Linnaeus, 1758)
Polychrus marmoratus (Linnaeus, 1758)
Pristidactylus scapulatus (Burmeister, 1861)
Crotaphytus collaris (Say, 1822)

Liolaemus signifer (Dumèril & Bibron, 1837)

Leiocephalus carinatus (Gray, 1827)

Oplurus cyclurus (Merrem, 1820)

Stenocercus scapularis (Boulenger, 1901)

Phrynosoma modestum (Girard, 1852)

Gekkota

Coleonyx variegatus (Baird, 1858)

Dactylocnemis pacificus (Gray, 1842)

Gecko gekko (Linnaeus, 1758)

“Scincomorpha”

Xantusia vigilis (Baird, 1859)

Cordylus niger (Cuvier, 1829)

Broadleysaurus major (Duméril, 1851)

Timon lepidus (Daudin, 1802)

Lacerta viridis (Laurenti, 1768)

Plestiodon fasciatus (Linnaeus, 1758)

Mabuya mabouya (Bonnaterre, 1789)

Teius teyou (Daudin, 1802)

Petracola ventrimaculatus (Boulenger, 1900)

Anguimorpha

Xenosaurus grandis (Gray, 1856)

Elgaria multicarinata (Blainville, 1835)

Pseudopus apodus (Pallas, 1775)

Heloderma suspectum (Cope, 1869)

Lanthanotus borneensis (Steindachner, 1878)

Varanus salvator (Laurenti, 1768)

Amphisbaenia

Rhineura floridana (Baird, 1858)

Bipes biporus (Cope, 1894)

Blanus cinereus (Vandelli, 1797)

Serpentes

Anilius scytale (Linnaeus, 1758)

Xenopeltis unicolor (Reinwardt, 1827)

Cylindrophis ruffus (Laurenti, 1768)

Dibamidae

Dibamus novaeguineae (Duméril & Bibron 1839)

1.2 Matriz de dados e codificação dos táxons incluídos na matriz (*Adamisaurus magnidentatus* Sulimski, 1972, *Bicuspidon hogreli* Vullo & Rage, 2018, *Bicuspidon numerosus* Nydam et al., 2002, *Bicuspidon hatzeiensis* Folie & Codrea, 2005,

***Distortodon rhomboideus* Makádi, 2013, *Dicothodon bajaensis* Nydam et al., 2007, FUP-Pv000018, *Polyglyphanodon stenbergi* Gilmore, 1940, *Peneteius anquilonius* Estes, 1969 e *Tupinambis teguixin* Linnaeus, 1758**

Adamisaurus_magnidentatus

10000000001?11001000000?00020000000101????00000000?11000002111??1?000??1
0100000?????200000011?000???00?0010000?11011?????????11????1??0?????10??
??0??00??????10100?1100100110010001110?1?110?1??11000000010101??10010??
????????1?0??0?2????????????1????0?????0????????11?????????????1??????????0?
011?0?1????????????????????01011????????????????

Bicuspidon_hogreli

??
??
??????001?000??????0??????????????????????????????00?11000000?000????????????????
??
??

Bicuspidon_numerosus

??
??
??1?1001?000??????0??????????????????????????????00?1101000000000????????????????
??
??

Bicuspidon_hatzeiensis

??
??
??
??
??

Distortodon_rhomboideus

??
??
??????001?000?????0????????????????????????????????10?110000000000????????????????
??
??

Dicothodon_bajaensis

??????????????00?1??
??
??????0011000?????0?????????????????????????????????00?1100001000000????????????????
??
??

FUP-PV_000018

??
??
??????0010000?????0?????????????????????????????????00?11000000?000????????????????
??
??

Polyglyphanodon_stenbergi

10000001001?11011000000?000000000001?1????0001100001100001211??11?000??1
010100100?0?1000001100000??00?00110010?111?1001101?0?11010100?0?0110??
???????110???????1?001100010101003020111001?1101??10000000101?01?2?0010
?1?111?????1110002?1??????00111000?000000?000000111????011?000202??01?0
?211?0111110011?300001??0?000??1?0000101??????00??????

Peneteius_anquilonius

??
??
??????000?000?????0?????????????????????????????????001101?0001?0000????????????????
??
??

Tupinambis_teguixin

10000001001?1100100000?00020000000?0100000?00000001000000101011?10000
111000011??0?10000011000000?000?10110000011??10011100011101100210110101
0010000?101011010??111000100011110001030111001111011?011000000010000003
0000?10111001111110012112010010200111000000000000001?011111100111000202
010100021011111110111130000?0101001101111000011?10011011100?000

1.3 Lista de sinapomorfias

Sinapomorfias comuns a todas as árvores mais parcimoniosas.

(Os números atribuídos aos nos se referem aos nos fornecidos na árvore de consenso)

Protorothyris_archeri:

All trees:

No autapomorphies:

Protocaptorhinus_pricei:

All trees:

Char. 46: 1 --> 0

Char. 127: 1 --> 0

Char. 212: 2 --> 0

Char. 308: 3 --> 2

Captorhinus_aguti:

All trees:

Char. 68: 0 --> 1

Char. 134: 0 --> 1

Char. 177: 1 --> 0

Char. 207: 0 --> 1

Char. 215: 0 --> 1

Char. 275: 1 --> 0

Char. 306: 0 --> 1

Labidosaurus_hamatus:

All trees:

No autapomorphies:

Eunotosaurus_africanus:

All trees:

Char. 35: 1 --> 0

Char. 41: 0 --> 1

Char. 49: 0 --> 1
Char. 64: 1 --> 0
Char. 127: 1 --> 0
Char. 300: 1 --> 0
Char. 308: 0 --> 3
Char. 333: 0 --> 1
Char. 338: 1 --> 0

Proganochelys_queensdedti:

All trees:

Char. 25: 0 --> 1
Char. 31: 3 --> 1
Char. 32: 0 --> 1
Char. 50: 1 --> 0
Char. 113: 1 --> 0
Char. 129: 1 --> 0
Char. 133: 0 --> 2
Char. 137: 0 --> 2
Char. 145: 0 --> 1
Char. 164: 0 --> 1
Char. 181: 1 --> 0

Odontochelys_semitestacea:

All trees:

Char. 227: 0 --> 4
Char. 230: 0 --> 1
Char. 281: 2 --> 1
Char. 303: 0 --> 1
Char. 330: 0 --> 1

Some trees:

Char. 306: 3 --> 1

Kayentachelys_aprix:

All trees:

Char. 19: 0 --> 1
Char. 26: 0 --> 1
Char. 36: 0 --> 1
Char. 40: 2 --> 1
Char. 43: 0 --> 1
Char. 46: 1 --> 0
Char. 61: 1 --> 0
Char. 75: 1 --> 3
Char. 87: 0 --> 1
Char. 88: 1 --> 0
Char. 96: 1 --> 0
Char. 110: 1 --> 0
Char. 124: 0 --> 1
Char. 151: 1 --> 0
Char. 187: 0 --> 1

Char. 214: 0 --> 1
Char. 231: 0 --> 1
Char. 281: 2 --> 0
Some trees:
Char. 125: 1 --> 0

Petrolacosaurus_kansensis:

All trees:
Char. 58: 2 --> 3
Char. 59: 1 --> 0
Char. 75: 0 --> 3
Char. 146: 0 --> 1
Char. 231: 0 --> 1
Char. 306: 3 --> 2
Some trees:
Char. 125: 1 --> 0
Char. 212: 2 --> 0
Char. 256: 0 --> 1
Char. 279: 0 --> 1

Araeoscelis_gracilis:

Some trees:
Char. 249: 1 --> 0

Araeoscelis_casei:

Some trees:
Char. 127: 1 --> 0

Claudiosaurus_germaini:

All trees:
Char. 35: 1 --> 0
Char. 107: 1 --> 0
Char. 279: 0 --> 1
Char. 312: 0 --> 1
Some trees:
Char. 67: 1 --> 0

Youngina_capensis:

All trees:
Char. 255: 0 --> 1
Char. 257: 0 --> 1
Char. 292: 1 --> 0
Char. 302: 0 --> 1
Char. 306: 3 --> 1
Char. 309: 0 --> 1
Char. 342: 0 --> 1

Hovasaurus_boulei:

All trees:

Char. 240: 0 --> 1
Char. 255: 0 --> 1
Char. 256: 0 --> 1
Char. 269: 1 --> 0
Char. 312: 0 --> 1

Acerosodontosaurus_piveteaui:

All trees:
Char. 306: 3 --> 2

Saurosternon_bainii:

All trees:
Char. 242: 0 --> 1
Char. 264: 0 --> 1
Char. 292: 1 --> 0
Char. 302: 0 --> 1
Char. 306: 3 --> 1
Char. 333: 1 --> 0

Coelurosauravus_jaekeli:

All trees:
No autapomorphies:

Coelurosauravus_elivensis:

All trees:
No autapomorphies:

Hupehsuchus_nanchangensis:

All trees:
Char. 3: 0 --> 2
Char. 54: 0 --> 1
Char. 253: 0 --> 1
Char. 342: 0 --> 1
Some trees:
Char. 127: 1 --> 0

Parvinatator_wapitiensis:

All trees:
No autapomorphies:

Gulosaurus_helmi:

All trees:
Char. 27: 0 --> 1
Some trees:
Char. 2: 0 --> 1

Utatusaurus_hataii:

All trees:
Char. 54: 0 --> 1

Char. 253: 0 --> 1

Mixosaurus_panxianensis:

All trees:

Char. 23: 1 --> 2

Char. 44: 1 --> 2

Some trees:

Char. 302: 1 --> 0

Prolacerta_broomi:

All trees:

Char. 133: 2 --> 0

Char. 139: 1 --> 0

Char. 194: 0 --> 1

Char. 290: 2 --> 0

Char. 303: 0 --> 1

Char. 306: 1 --> 0

Char. 317: 0 --> 1

Char. 331: 0 --> 1

Some trees:

Char. 108: 0 --> 1

Char. 120: 0 --> 1

Protorosaurus_speneri:

All trees:

Char. 54: 0 --> 1

Char. 256: 0 --> 1

Char. 268: 1 --> 0

Char. 274: 0 --> 1

Char. 332: 1 --> 0

Some trees:

Char. 151: 0 --> 1

Char. 302: 1 --> 0

Char. 310: 1 --> 0

Char. 319: 0 --> 1

Tanystropheus_longobardicus:

All trees:

Char. 183: 0 --> 1

Char. 277: 0 --> 1

Langobardisaurus_pandolfii:

All trees:

Char. 3: 0 --> 2

Char. 174: 1 --> 0

Char. 181: 0 --> 1

Megalancosaurus_preonensis:

All trees:

Char. 234: 2 --> 3

Char. 265: 0 --> 1
Char. 317: 1 --> 0
Char. 332: 1 --> 0

Macrocnemus_fuyuanensis:

All trees:
Char. 32: 1 --> 0

Macrocnemus_bassanii:

All trees:
Char. 333: 1 --> 0
Some trees:
Char. 335: 0 --> 1

Endennasaurus_acutirostris:

All trees:
Char. 230: 0 --> 1
Char. 317: 1 --> 0
Some trees:
Char. 281: 1 --> 0
Char. 310: 1 --> 0
Char. 334: 0 --> 1
Char. 337: 1 --> 0

Askeptosaurus_italicus:

All trees:
Char. 17: 0 --> 1
Char. 78: 0 --> 1
Char. 82: 0 --> 1
Some trees:
Char. 26: 1 --> 0
Char. 189: 1 --> 0

Xinpusaurus_kohi:

All trees:
Char. 32: 0 --> 1
Char. 316: 0 --> 1
Char. 338: 1 --> 0
Some trees:
Char. 125: 0 --> 1
Char. 290: 1 --> 2

Philydrosaurus_proseilus:

All trees:
Char. 31: 3 --> 2
Char. 212: 2 --> 0
Char. 230: 0 --> 1
Char. 300: 1 --> 0
Char. 303: 0 --> 1
Char. 308: 0 --> 1

Champsosaurus_lindoei:

All trees:

- Char. 1: 0 --> 1
- Char. 16: 1 --> 0
- Char. 21: 0 --> 1
- Char. 210: 0 --> 1
- Char. 310: 0 --> 1

Trilophosaurus_buettneri:

All trees:

- Char. 2: 1 --> 0
- Char. 26: 0 --> 1
- Char. 31: 1 --> 0
- Char. 36: 0 --> 1
- Char. 49: 1 --> 0
- Char. 86: 0 --> 1
- Char. 121: 0 --> 1
- Char. 124: 0 --> 1
- Char. 150: 0 --> 1
- Char. 171: 1 --> 0
- Char. 186: 0 --> 1
- Char. 200: 1 --> 0
- Char. 204: 0 --> 1
- Char. 221: 1 --> 0
- Char. 227: 0 --> 1
- Char. 245: 0 --> 1
- Char. 249: 1 --> 0
- Char. 298: 0 --> 1
- Char. 309: 1 --> 0

Mesosuchus_browni:

All trees:

- Char. 28: 0 --> 1
- Char. 58: 2 --> 3
- Char. 64: 1 --> 0
- Char. 75: 0 --> 1
- Char. 183: 1 --> 0
- Char. 230: 1 --> 0
- Char. 277: 0 --> 1
- Char. 317: 0 --> 1

Some trees:

- Char. 85: 0 --> 1
- Char. 120: 0 --> 1

Howesia_browni:

All trees:

- Char. 67: 1 --> 0

Teyumbaita_sulcognathus:

All trees:

Char. 22: 1 --> 0

Char. 28: 0 --> 1

Char. 139: 1 --> 0

Hyperodapedon_huenei:

All trees:

Char. 172: 0 --> 1

Char. 173: 0 --> 1

Char. 180: 0 --> 2

Char. 194: 0 --> 1

Char. 230: 1 --> 0

Proterosuchus_alexanderi:

All trees:

Char. 67: 1 --> 0

Char. 75: 0 --> 1

Char. 183: 1 --> 0

Some trees:

Char. 108: 0 --> 1

Char. 230: 1 --> 0

Char. 266: 03 --> 2

Proterosuchus_fergusi:

All trees:

Char. 125: 0 --> 1

Char. 139: 1 --> 0

Some trees:

Char. 15: 1 --> 0

Euparkeria_capensis:

All trees:

Char. 24: 0 --> 1

Char. 31: 0 --> 1

Char. 85: 1 --> 0

Char. 134: 0 --> 1

Char. 149: 0 --> 1

Char. 167: 1 --> 0

Char. 298: 0 --> 1

Char. 306: 1 --> 0

Char. 326: 0 --> 1

Char. 328: 0 --> 1

Some trees:

Char. 68: 0 --> 1

Erythrosuchus_africanus:

All trees:

Char. 18: 0 --> 1

Char. 44: 1 --> 0
Char. 50: 1 --> 0
Char. 56: 0 --> 1
Char. 58: 3 --> 2
Char. 67: 1 --> 0
Char. 71: 0 --> 1
Char. 96: 1 --> 0
Char. 104: 1 --> 0
Char. 131: 0 --> 1
Char. 133: 2 --> 0
Char. 151: 1 --> 0
Char. 183: 1 --> 0
Char. 186: 0 --> 1
Char. 189: 1 --> 0
Char. 227: 0 --> 3
Char. 238: 1 --> 0
Char. 278: 0 --> 1
Char. 280: 0 --> 1
Char. 302: 0 --> 1
Char. 303: 0 --> 1
Char. 327: 0 --> 1

Largocephalosaurus_qianensis:

All trees:

Char. 78: 0 --> 1
Char. 82: 0 --> 1
Char. 125: 0 --> 1
Char. 261: 0 --> 1

Some trees:

Char. 61: 0 --> 1

Sinosaurosphargis_yunguiensis:

All trees:

Char. 43: 0 --> 1
Char. 84: 1 --> 2
Char. 258: 0 --> 1

Some trees:

Char. 201: 0 --> 1

Cyamodus_hildegardis:

All trees:

Char. 258: 0 --> 1

Some trees:

Char. 189: 1 --> 0
Char. 326: 0 --> 1

Placodus_gigas:

All trees:

Char. 2: 0 --> 1

Char. 21: 0 --> 1
Char. 32: 0 --> 1
Char. 49: 0 --> 1
Char. 50: 1 --> 0
Char. 54: 0 --> 1
Char. 85: 0 --> 1
Char. 87: 0 --> 1
Char. 106: 1 --> 0
Char. 172: 0 --> 1
Char. 187: 0 --> 1
Char. 261: 0 --> 1
Char. 297: 0 --> 1
Char. 300: 0 --> 1

Wumengosaurus_delicatomandibula:

All trees:

Char. 24: 1 --> 0
Char. 26: 1 --> 0
Char. 60: 0 --> 1
Char. 174: 0 --> 1
Char. 192: 1 --> 0
Char. 220: 0 --> 1
Char. 298: 0 --> 1
Char. 306: 0 --> 1

Serpianosaurus_mirigoliensis:

All trees:

Char. 22: 1 --> 0
Char. 44: 1 --> 2
Char. 49: 0 --> 1
Char. 182: 0 --> 1
Char. 184: 0 --> 1
Char. 317: 0 --> 1

Some trees:

Char. 281: 1 --> 0

Lariosaurus_calcagnii:

All trees:

Char. 57: 0 --> 1
Char. 66: 0 --> 1
Char. 117: 1 --> 0
Char. 178: 3 --> 0

Some trees:

Char. 61: 0 --> 1
Char. 239: 0 --> 1

Pistosaurus_longaevus:

All trees:

Char. 46: 1 --> 0

Char. 71: 0 --> 1
Char. 73: 1 --> 0
Char. 84: 1 --> 0
Char. 227: 0 --> 4
Some trees:
Char. 120: 1 --> 0
Char. 245: 1 --> 0
Char. 281: 1 --> 0

Palaegama_vielhaueri:

All trees:
Char. 35: 1 --> 0
Char. 231: 0 --> 1
Char. 308: 0 --> 3
Char. 341: 1 --> 0

Kuehneosaurus_latus:

All trees:
Char. 31: 0 --> 1
Some trees:
Char. 67: 0 --> 1
Char. 85: 0 --> 1
Char. 117: 1 --> 0
Char. 245: 0 --> 1

Icarosaurus_siefkeri:

Some trees:
Char. 124: 0 --> 1
Char. 299: 1 --> 0
Char. 306: 1 --> 3

Pamelina_polonica:

All trees:
Char. 32: 1 --> 0
Some trees:
Char. 78: 0 --> 1
Char. 123: 0 --> 1
Char. 151: 0 --> 1

Megachirella_wachtleri:

All trees:
Char. 192: 0 --> 1

Marmoretta_oxoniensis:

All trees:
Char. 189: 1 --> 0
Char. 199: 1 --> 0

Paliguana_whitei:

All trees:
Char. 57: 0 --> 1

Sophineta_cracoviensis:

All trees:
Char. 8: 0 --> 1
Char. 107: 1 --> 0

Gephyrosaurus_bridensis:

All trees:
Char. 7: 0 --> 1
Char. 13: 1 --> 0
Char. 23: 1 --> 2
Char. 54: 0 --> 1
Char. 67: 1 --> 0
Char. 71: 0 --> 1
Char. 75: 0 --> 3
Char. 231: 0 --> 1
Char. 279: 0 --> 1
Char. 304: 0 --> 1
Char. 308: 0 --> 1
Char. 330: 0 --> 1

Diphyodontosaurus_avonis:

All trees:
Char. 44: 1 --> 2
Char. 78: 0 --> 1
Char. 82: 0 --> 1
Char. 109: 0 --> 1
Char. 131: 0 --> 1
Char. 199: 1 --> 0

Planocephalosaurus_robinsonae:

All trees:
No autapomorphies:

Homeosaurus_maximiliani:

All trees:
Char. 57: 0 --> 1
Char. 299: 1 --> 0

Clevosaurus_hudsoni:

All trees:
Char. 247: 0 --> 1
Char. 298: 0 --> 1
Char. 306: 3 --> 1

Palaeopleurosaurus_posidoniae:

All trees:

Char. 15: 1 --> 0
Char. 23: 1 --> 0
Char. 44: 0 --> 2
Char. 54: 1 --> 0
Char. 137: 0 --> 2
Char. 187: 2 --> 1
Char. 201: 0 --> 1
Char. 227: 0 --> 4
Char. 235: 1 --> 0
Char. 267: 1 --> 0
Char. 269: 1 --> 0
Char. 290: 2 --> 0
Char. 336: 0 --> 1
Char. 339: 1 --> 0

Kallimodon_pulchellus:

All trees:

Char. 102: 1 --> 0
Char. 184: 1 --> 0
Char. 231: 0 --> 1
Char. 240: 0 --> 1
Char. 283: 0 --> 1
Char. 291: 2 --> 0

Priosphenodon_avelasi:

All trees:

Char. 0: 0 --> 1
Char. 35: 1 --> 0
Char. 43: 0 --> 1
Char. 113: 1 --> 0
Char. 151: 1 --> 0
Char. 192: 0 --> 1
Char. 208: 0 --> 1
Char. 228: 0 --> 1
Char. 279: 0 --> 1

Sphenodon_punctatus:

All trees:

Char. 2: 1 --> 0
Char. 24: 0 --> 1
Char. 38: 1 --> 0
Char. 133: 0 --> 2
Char. 189: 1 --> 0
Char. 199: 1 --> 0
Char. 308: 2 --> 3

Trioceros_jacksonii:

All trees:

Char. 68: 1 --> 0

Char. 72: 0 --> 1
Char. 84: 2 --> 0
Char. 87: 0 --> 1
Char. 93: 0 --> 1
Char. 102: 1 --> 0
Char. 114: 0 --> 1
Char. 120: 1 --> 0
Char. 142: 1 --> 0
Char. 175: 1 --> 0
Char. 215: 0 --> 1
Char. 224: 0 --> 1
Char. 231: 0 --> 1
Char. 285: 1 --> 0
Char. 297: 1 --> 0
Char. 300: 1 --> 0
Char. 303: 1 --> 0
Char. 322: 1 --> 0
Char. 326: 0 --> 1
Char. 332: 0 --> 1

Uromastyx_aegyptia:

All trees:

Char. 22: 0 --> 1
Char. 28: 0 --> 1
Char. 31: 2 --> 0
Char. 32: 1 --> 0
Char. 75: 2 --> 0
Char. 78: 0 --> 1
Char. 105: 0 --> 1
Char. 172: 0 --> 1
Char. 173: 0 --> 1
Char. 232: 0 --> 1
Char. 305: 0 --> 1
Char. 306: 3 --> 2
Char. 328: 0 --> 1
Char. 330: 1 --> 0

Priscagama_gobiensis:

All trees:

Char. 104: 0 --> 1
Char. 183: 1 --> 0
Char. 205: 1 --> 0
Char. 209: 0 --> 12
Char. 210: 0 --> 1

Pleurodontagama_aenigmatoides:

All trees:

Char. 107: 1 --> 0

Igua_minuta:

All trees:

Char. 26: 0 --> 1

Char. 127: 0 --> 1

Polrussia_mongoliensis:

All trees:

Char. 104: 1 --> 0

Char. 107: 1 --> 0

Oplurus_cyclurus:

All trees:

Char. 24: 1 --> 0

Char. 55: 0 --> 1

Char. 101: 0 --> 1

Char. 169: 1 --> 0

Char. 274: 1 --> 0

Stenocercus_scapularis:

All trees:

Char. 137: 2 --> 0

Hoplocercus_spinosus:

All trees:

Char. 22: 0 --> 1

Char. 125: 1 --> 0

Char. 172: 0 --> 1

Char. 190: 1 --> 0

Char. 220: 1 --> 0

Char. 242: 1 --> 0

Char. 277: 0 --> 1

Char. 306: 3 --> 0

Char. 322: 1 --> 0

Pristidactylus_scapulatus:

All trees:

Char. 75: 1 --> 2

Char. 171: 0 --> 1

Char. 235: 0 --> 1

Char. 274: 1 --> 0

Char. 287: 0 --> 1

Iguana_iguana:

All trees:

Char. 31: 0 --> 1

Char. 79: 0 --> 1

Char. 84: 1 --> 0

Char. 98: 0 --> 1

Char. 101: 0 --> 1

Char. 127: 0 --> 1

Char. 170: 0 --> 1
Char. 248: 0 --> 1

Polychrus_marmoratus:

All trees:

Char. 12: 1 --> 0
Char. 72: 0 --> 1
Char. 98: 0 --> 1
Char. 99: 1 --> 0
Char. 109: 0 --> 1
Char. 190: 1 --> 0
Char. 219: 0 --> 2
Char. 247: 1 --> 0
Char. 283: 2 --> 1
Char. 290: 2 --> 1
Char. 306: 3 --> 0

Crotaphytus_collaris:

All trees:

Char. 55: 0 --> 1
Char. 85: 0 --> 1
Char. 102: 1 --> 0
Char. 124: 1 --> 0
Char. 125: 1 --> 0
Char. 248: 0 --> 1

Liolaemus_signifer:

All trees:

Char. 55: 0 --> 1
Char. 70: 0 --> 1
Char. 93: 0 --> 1
Char. 94: 0 --> 1
Char. 102: 1 --> 0
Char. 124: 1 --> 0
Char. 125: 1 --> 0
Char. 266: 0 --> 3
Char. 276: 1 --> 0
Char. 286: 0 --> 1
Char. 306: 3 --> 0

Leiocephalus_carinatus:

All trees:

Char. 92: 0 --> 1
Char. 109: 0 --> 1
Char. 170: 0 --> 1

Phrynosoma_modestum:

All trees:

Char. 76: 0 --> 1

Char. 80: 0 --> 1
Char. 84: 2 --> 1
Char. 98: 0 --> 1
Char. 107: 1 --> 0
Char. 122: 1 --> 0
Char. 124: 1 --> 0
Char. 125: 1 --> 0
Char. 130: 1 --> 0
Char. 166: 0 --> 1
Char. 167: 0 --> 1
Char. 179: 0 --> 1
Char. 199: 0 --> 1
Char. 219: 0 --> 1
Char. 272: 1 --> 0
Char. 281: 2 --> 0
Char. 293: 0 --> 1
Char. 298: 0 --> 1
Char. 304: 0 --> 1
Char. 306: 3 --> 0

Plestiodon fasciatus:

All trees:

Char. 6: 1 --> 0
Char. 7: 1 --> 0
Char. 26: 0 --> 1
Char. 66: 1 --> 0
Char. 70: 0 --> 1
Char. 111: 0 --> 1
Char. 118: 1 --> 0
Char. 126: 0 --> 1
Char. 131: 0 --> 1
Char. 132: 0 --> 1

Mabuya mabouya:

All trees:

Char. 169: 0 --> 1
Char. 170: 0 --> 1
Char. 182: 1 --> 0
Char. 199: 1 --> 0

Slavoia darevskii:

All trees:

Char. 68: 1 --> 0
Char. 82: 0 --> 1
Char. 86: 1 --> 0
Char. 95: 1 --> 0
Char. 132: 0 --> 1
Char. 139: 1 --> 0
Char. 250: 0 --> 1

Char. 300: 1 --> 0

Globaura_venusta:

All trees:

Char. 0: 1 --> 0

Char. 22: 0 --> 1

Char. 105: 0 --> 1

Char. 109: 0 --> 1

Char. 113: 1 --> 0

Char. 125: 1 --> 0

Char. 144: 1 --> 0

Cordylus_niger:

All trees:

Char. 72: 0 --> 1

Char. 126: 0 --> 1

Char. 131: 0 --> 1

Char. 150: 1 --> 2

Char. 180: 2 --> 3

Char. 233: 0 --> 1

Char. 237: 0 --> 2

Char. 250: 0 --> 1

Char. 287: 1 --> 0

Broadleysaurus_major:

All trees:

Char. 12: 0 --> 1

Char. 54: 0 --> 1

Char. 98: 0 --> 1

Char. 107: 0 --> 1

Char. 109: 0 --> 1

Char. 182: 1 --> 0

Char. 272: 1 --> 0

Char. 277: 0 --> 1

Timon_lepidus:

All trees:

Char. 32: 1 --> 0

Char. 72: 0 --> 1

Char. 78: 1 --> 0

Char. 151: 1 --> 0

Char. 233: 0 --> 1

Char. 250: 0 --> 1

Char. 306: 3 --> 0

Lacerta_viridis:

All trees:

Char. 31: 0 --> 3

Char. 43: 0 --> 1

Char. 81: 0 --> 1
Char. 117: 0 --> 1
Char. 137: 0 --> 2
Char. 161: 1 --> 0
Char. 288: 0 --> 1

Meyasaurus_diazromerali:

All trees:

Char. 46: 1 --> 0
Char. 61: 1 --> 0
Char. 82: 0 --> 1
Char. 85: 0 --> 1
Char. 225: 1 --> 0

Paramacellodus_oweni:

All trees:

Char. 197: 1 --> 0

Gobinatus_arenosus:

All trees:

Char. 20: 0 --> 1
Char. 68: 1 --> 0
Char. 192: 1 --> 0

Some trees:

Char. 75: 2 --> 1

Gilmoreteius_chulsanensis:

All trees:

Char. 31: 0 --> 1
Char. 50: 1 --> 0
Char. 61: 1 --> 0
Char. 78: 1 --> 0
Char. 86: 0 --> 1
Char. 104: 1 --> 0
Char. 133: 1 --> 0
Char. 171: 1 --> 0
Char. 203: 0 --> 1

Teius_teyou:

Some trees:

Char. 24: 0 --> 1
Char. 31: 0 --> 1
Char. 72: 0 --> 1
Char. 80: 0 --> 1
Char. 87: 0 --> 1
Char. 105: 1 --> 0
Char. 141: 1 --> 0
Char. 172: 0 --> 1
Char. 205: 1 --> 0

Char. 272: 1 --> 0
Char. 306: 3 --> 0
Char. 330: 1 --> 0

Tupinambis_teguixin:

All trees:

Char. 37: 1 --> 0
Char. 51: 1 --> 0
Char. 58: 2 --> 0
Char. 60: 1 --> 0
Char. 175: 1 --> 0

Some trees:

Char. 72: 0 --> 1
Char. 103: 0 --> 1
Char. 121: 0 --> 1
Char. 137: 0 --> 1
Char. 151: 1 --> 0
Char. 172: 0 --> 1
Char. 180: 2 --> 3
Char. 324: 0 --> 1

Polyglyphanodon_stenbergi:

All trees:

Char. 206: 0 --> 1

Some trees:

Char. 75: 0 --> 1
Char. 109: 0 --> 1
Char. 114: 0 --> 1
Char. 131: 0 --> 1
Char. 133: 2 --> 0
Char. 138: 0 --> 1
Char. 174: 1 --> 0
Char. 178: 1 --> 3
Char. 197: 1 --> 0
Char. 204: 0 --> 1
Char. 205: 1 --> 0
Char. 209: 0 --> 1
Char. 211: 0 --> 2
Char. 215: 0 --> 1
Char. 233: 1 --> 0
Char. 264: 1 --> 0
Char. 293: 0 --> 1
Char. 302: 1 --> 0
Char. 318: 1 --> 0
Char. 339: 1 --> 0
Char. 340: 1 --> 0

Petracola_ventrimaculatus:

All trees:

Char. 66: 0 --> 1
Char. 67: 0 --> 1
Char. 69: 0 --> 1
Char. 118: 1 --> 0
Char. 126: 0 --> 1
Char. 131: 0 --> 1
Char. 170: 0 --> 1
Char. 182: 1 --> 0
Char. 193: 0 --> 1
Char. 199: 1 --> 0
Char. 203: 0 --> 1
Char. 277: 0 --> 1
Char. 283: 1 --> 2

Xantusia_vigilis:

All trees:

Char. 6: 0 --> 1
Char. 12: 0 --> 1
Char. 24: 0 --> 1
Char. 25: 0 --> 1
Char. 43: 0 --> 1
Char. 68: 1 --> 0
Char. 71: 1 --> 0
Char. 75: 0 --> 3
Char. 89: 0 --> 1
Char. 100: 0 --> 1
Char. 102: 1 --> 0
Char. 122: 1 --> 0
Char. 131: 0 --> 1
Char. 170: 0 --> 1
Char. 176: 0 --> 1
Char. 291: 0 --> 2

Tepexisaurus_tepexii:

All trees:

Char. 46: 1 --> 0
Char. 329: 1 --> 0

Ardeosaurus_brevipes:

All trees:

Char. 82: 0 --> 1

Eichstaettisaurus_schroederi:

All trees:

Char. 13: 1 --> 0
Char. 277: 0 --> 1

Gobekko_cretacicus:

All trees:

Char. 66: 1 --> 0

Char. 197: 1 --> 0

Dactylocnemis_pacificus:

All trees:

Char. 117: 1 --> 0

Char. 142: 0 --> 1

Char. 306: 3 --> 0

Char. 323: 1 --> 0

Gekko_gecko:

All trees:

Char. 11: 0 --> 2

Char. 12: 0 --> 1

Char. 20: 1 --> 0

Char. 78: 0 --> 1

Char. 93: 1 --> 0

Char. 125: 0 --> 1

Char. 128: 0 --> 1

Char. 130: 0 --> 1

Char. 137: 2 --> 0

Char. 157: 0 --> 1

Char. 231: 0 --> 1

Char. 298: 0 --> 1

Coleonyx_variegatus:

All trees:

Char. 7: 0 --> 1

Char. 56: 0 --> 1

Char. 70: 1 --> 0

Char. 71: 0 --> 1

Char. 82: 1 --> 0

Char. 89: 0 --> 1

Char. 155: 1 --> 0

Char. 162: 0 --> 1

Char. 188: 1 --> 0

Char. 219: 0 --> 1

Char. 227: 0 --> 1

Char. 242: 0 --> 2

Huehuecuetzpalli_mixtecus:

All trees:

Char. 2: 0 --> 1

Char. 23: 1 --> 2

Char. 32: 0 --> 1

Char. 58: 2 --> 3

Char. 59: 1 --> 0

Char. 78: 0 --> 1

Char. 85: 0 --> 1

Char. 120: 1 --> 0

Char. 189: 1 --> 0
Char. 298: 0 --> 1
Char. 308: 0 --> 2
Char. 332: 0 --> 1

Dalinghosaurus_longidigitus:

All trees:

Char. 26: 0 --> 1
Char. 29: 0 --> 1
Char. 31: 0 --> 2
Char. 51: 1 --> 0
Char. 144: 1 --> 0

Some trees:

Char. 172: 0 --> 1

Xenosaurus_grandis:

All trees:

Char. 35: 0 --> 1
Char. 126: 0 --> 1
Char. 131: 0 --> 1
Char. 132: 0 --> 1
Char. 150: 1 --> 2
Char. 172: 0 --> 1
Char. 187: 1 --> 2
Char. 230: 1 --> 0
Char. 235: 1 --> 0
Char. 243: 0 --> 1
Char. 266: 0 --> 3
Char. 274: 0 --> 1

Some trees:

Char. 75: 0 --> 2

Pseudopus_apodus:

All trees:

Char. 11: 1 --> 2
Char. 14: 0 --> 1
Char. 31: 0 --> 3
Char. 88: 0 --> 1
Char. 96: 0 --> 1
Char. 128: 0 --> 1
Char. 169: 0 --> 1
Char. 172: 0 --> 1
Char. 199: 1 --> 0
Char. 201: 0 --> 1
Char. 209: 0 --> 2
Char. 210: 0 --> 1
Char. 220: 1 --> 0
Char. 239: 0 --> 1
Char. 243: 0 --> 1

Char. 262: 0 --> 1
Char. 263: 0 --> 1
Char. 266: 0 --> 3
Char. 270: 1 --> 0
Char. 277: 1 --> 0
Char. 281: 2 --> 0
Char. 297: 1 --> 0
Char. 299: 1 --> 0
Char. 300: 1 --> 0
Char. 325: 0 --> 1
Some trees:
Char. 117: 0 --> 1

Elgaria_multicarinata:

All trees:
Char. 22: 0 --> 1
Char. 35: 0 --> 1
Char. 70: 0 --> 1
Char. 75: 02 --> 3
Char. 95: 1 --> 0
Char. 98: 0 --> 1
Char. 187: 1 --> 2
Char. 219: 0 --> 1
Char. 304: 0 --> 1
Char. 305: 0 --> 1
Char. 306: 3 --> 0
Some trees:
Char. 264: 0 --> 1

Heloderma_suspectum:

All trees:
Char. 31: 0 --> 2
Char. 35: 0 --> 1
Char. 89: 0 --> 1
Char. 90: 1 --> 0
Char. 99: 1 --> 0
Char. 109: 0 --> 1
Char. 126: 0 --> 1
Char. 131: 0 --> 1
Char. 190: 1 --> 0
Char. 219: 0 --> 1
Char. 323: 1 --> 0
Some trees:
Char. 8: 1 --> 0
Char. 33: 1 --> 0
Char. 42: 0 --> 1
Char. 72: 0 --> 1
Char. 75: 0 --> 2
Char. 95: 1 --> 0

Char. 113: 0 --> 1
Char. 272: 0 --> 1
Char. 292: 0 --> 1

Lanthanotus_borneensis:

All trees:

Char. 93: 0 --> 1
Char. 96: 0 --> 1
Char. 110: 0 --> 1
Char. 139: 1 --> 0
Char. 172: 0 --> 1
Char. 277: 1 --> 0
Char. 297: 1 --> 0

Some trees:

Char. 21: 0 --> 1
Char. 25: 1 --> 0
Char. 28: 0 --> 1
Char. 42: 0 --> 1
Char. 72: 0 --> 1
Char. 78: 0 --> 1
Char. 95: 1 --> 0
Char. 113: 0 --> 1
Char. 125: 0 --> 1
Char. 145: 0 --> 1
Char. 180: 2 --> 3
Char. 283: 0 --> 1

Varanus_salvator:

All trees:

Char. 90: 1 --> 0
Char. 105: 0 --> 1
Char. 127: 1 --> 0
Char. 202: 0 --> 1
Char. 233: 0 --> 1
Char. 298: 0 --> 1
Char. 303: 1 --> 0
Char. 305: 0 --> 1

Some trees:

Char. 10: 1 --> 0
Char. 21: 0 --> 1
Char. 25: 1 --> 0
Char. 28: 0 --> 1
Char. 78: 0 --> 1
Char. 91: 0 --> 1
Char. 104: 1 --> 0
Char. 107: 1 --> 0
Char. 124: 0 --> 1
Char. 140: 0 --> 1
Char. 145: 0 --> 1

Char. 157: 0 --> 1
Char. 283: 0 --> 2

Aigialosaurus:

All trees:

Char. 66: 0 --> 1
Char. 82: 0 --> 1
Char. 137: 2 --> 1
Char. 234: 2 --> 4
Char. 242: 2 --> 1
Char. 256: 0 --> 1
Char. 323: 1 --> 0
Char. 336: 1 --> 0

Adriosaurus_suessi:

All trees:

Char. 242: 2 --> 1
Char. 307: 0 --> 1
Char. 312: 0 --> 1
Char. 317: 0 --> 1

Pontosaurus:

All trees:

Char. 3: 0 --> 1
Char. 16: 1 --> 0
Char. 66: 0 --> 1
Char. 125: 0 --> 1
Char. 254: 0 --> 1

Najash_rionegrina:

All trees:

Char. 326: 1 --> 0
Char. 328: 1 --> 0

Dinilysia_patagonica:

All trees:

Char. 25: 1 --> 0
Char. 121: 0 --> 1
Char. 199: 1 --> 0

Pachyrhachis_problematicus:

All trees:

No autapomorphies:

Cylindrophis_ruffus:

All trees:

Char. 219: 0 --> 1
Char. 231: 1 --> 0
Char. 232: 1 --> 0

Char. 233: 1 --> 0
Char. 254: 0 --> 1

Xenopeltis_unicolor:

All trees:
Char. 121: 0 --> 1
Char. 127: 1 --> 0
Char. 136: 0 --> 1
Char. 171: 1 --> 0
Char. 198: 0 --> 1
Char. 251: 0 --> 1
Char. 325: 0 --> 1

Anilius_scytale:

All trees:
Char. 128: 1 --> 0
Char. 187: 2 --> 4

Spathorhynchus_fossorium:

All trees:
Char. 31: 0 --> 1
Char. 55: 1 --> 0
Char. 129: 0 --> 1

Rhineura_floridana:

All trees:
Char. 32: 0 --> 1
Char. 103: 0 --> 1

Bipes_biporus:

All trees:
Char. 29: 0 --> 1
Char. 66: 0 --> 1
Char. 69: 0 --> 1
Char. 87: 0 --> 1
Char. 169: 1 --> 0
Char. 187: 2 --> 4
Char. 219: 0 --> 1
Char. 244: 1 --> 0

Blanus_cinereus:

All trees:
Char. 25: 1 --> 0
Char. 114: 1 --> 0
Char. 127: 1 --> 0
Char. 188: 1 --> 0
Char. 205: 1 --> 0
Char. 211: 0 --> 1
Char. 235: 1 --> 0

Char. 243: 0 --> 1

Some trees:

Char. 92: 1 --> 0

Dibamus_novaeguineae:

All trees:

Char. 29: 0 --> 1

Char. 82: 0 --> 1

Char. 95: 1 --> 0

Char. 100: 0 --> 1

Char. 103: 0 --> 1

Char. 124: 0 --> 1

Char. 127: 1 --> 0

Char. 139: 1 --> 0

Char. 141: 1 --> 0

Char. 155: 1 --> 0

Char. 159: 0 --> 1

Char. 166: 0 --> 1

Char. 172: 0 --> 1

Char. 175: 1 --> 0

Char. 182: 1 --> 0

Char. 187: 2 --> 3

Char. 195: 0 --> 1

Char. 198: 0 --> 1

Char. 199: 1 --> 0

Char. 219: 0 --> 1

Char. 326: 1 --> 0

Some trees:

Char. 92: 1 --> 0

FUP_000018:

All trees:

No autapomorphies:

Bicuspidon_hogreli:

All trees:

No autapomorphies:

Distortodon_rhomboideus:

All trees:

Char. 201: 0 --> 1

Adamisaurus_magnidentatus:

All trees:

Char. 7: 1 --> 0

Char. 78: 1 --> 0

Char. 84: 1 --> 2

Char. 90: 1 --> 0

Char. 92: 0 --> 1

Char. 105: 1 --> 0
Char. 128: 0 --> 1
Char. 132: 0 --> 1
Char. 152: 1 --> 0
Char. 168: 0 --> 1
Char. 297: 1 --> 0
Char. 326: 0 --> 1
Some trees:
Char. 162: 1 --> 0
Char. 180: 2 --> 0
Char. 207: 0 --> 1
Char. 209: 0 --> 1
Char. 215: 0 --> 1
Char. 284: 0 --> 1

Node 140:
All trees:
Char. 5: 0 --> 1
Char. 311: 1 --> 0

Node 141:
All trees:
No synapomorphies

Node 142:
All trees:
Char. 31: 0 --> 3
Char. 63: 0 --> 1
Char. 75: 1 --> 3
Char. 168: 0 --> 1
Char. 189: 0 --> 1

Node 143:
All trees:
Char. 84: 1 --> 2
Char. 133: 2 --> 0
Char. 149: 0 --> 1
Char. 156: 0 --> 1
Char. 245: 0 --> 1
Char. 258: 0 --> 1
Char. 278: 0 --> 1
Char. 299: 1 --> 0

Node 144:
All trees:
Char. 31: 0 --> 3
Char. 40: 0 --> 2
Char. 75: 0 --> 1
Char. 239: 1 --> 0

Some trees:
Char. 67: 1 --> 0

Node 145:
All trees:
Char. 151: 0 --> 1
Char. 161: 0 --> 1
Char. 181: 0 --> 1
Char. 183: 0 --> 1
Char. 184: 0 --> 1

Node 146:
All trees:
Char. 22: 0 --> 1
Char. 38: 0 --> 1
Char. 294: 0 --> 1
Char. 309: 0 --> 1

Node 147:
All trees:
Char. 63: 0 --> 1
Char. 64: 0 --> 1
Char. 230: 1 --> 0
Char. 236: 1 --> 0
Char. 238: 1 --> 0
Char. 274: 1 --> 0
Char. 321: 1 --> 0
Some trees:
Char. 174: 0 --> 1

Node 148:
All trees:
Char. 74: 1 --> 0
Char. 189: 0 --> 1

Node 149:
All trees:
Char. 16: 0 --> 1
Char. 51: 0 --> 1
Char. 52: 0 --> 1
Char. 284: 1 --> 0
Char. 319: 1 --> 0
Some trees:
Char. 67: 0 --> 1

Node 150:
All trees:
Char. 36: 1 --> 0
Char. 45: 0 --> 1

Char. 75: 1 --> 0
Char. 84: 2 --> 1
Char. 124: 1 --> 0
Char. 131: 1 --> 0
Char. 154: 0 --> 1
Char. 177: 1 --> 0
Char. 192: 1 --> 0
Char. 198: 0 --> 1
Char. 300: 0 --> 1
Char. 306: 0 --> 3

Node 151:

All trees:

Char. 107: 1 --> 0
Char. 345: 0 --> 1
Char. 346: 0 --> 1

Node 152:

All trees:

Char. 108: 1 --> 0
Char. 344: 0 --> 1

Node 153:

All trees:

Char. 181: 0 --> 1
Some trees:
Char. 183: 0 --> 1
Char. 211: 2 --> 0
Char. 269: 1 --> 0

Node 154:

All trees:

Char. 85: 0 --> 1
Char. 304: 0 --> 1
Char. 310: 0 --> 1

Node 155:

All trees:

Char. 267: 1 --> 0

Node 156:

All trees:

Char. 297: 0 --> 1
Char. 317: 0 --> 1

Node 157:

All trees:

Char. 59: 1 --> 0
Char. 61: 1 --> 0
Char. 76: 0 --> 1

Char. 273: 0 --> 1

Node 158:

All trees:

Char. 240: 0 --> 1

Char. 267: 1 --> 0

Char. 290: 2 --> 1

Char. 300: 1 --> 0

Char. 317: 0 --> 1

Char. 324: 0 --> 1

Some trees:

Char. 104: 1 --> 0

Char. 125: 1 --> 0

Char. 167: 1 --> 0

Char. 249: 1 --> 0

Char. 269: 1 --> 0

Char. 295: 1 --> 0

Char. 302: 0 --> 1

Char. 306: 3 --> 0

Node 159:

All trees:

Char. 35: 1 --> 0

Char. 50: 1 --> 0

Char. 181: 0 --> 1

Char. 321: 0 --> 1

Some trees:

Char. 62: 0 --> 1

Char. 201: 0 --> 1

Char. 281: 2 --> 0

Node 160:

All trees:

Char. 45: 1 --> 0

Some trees:

Char. 182: 0 --> 1

Node 161:

All trees:

Char. 58: 2 --> 3

Node 162:

All trees:

Char. 59: 1 --> 0

Node 163:

All trees:

Char. 41: 0 --> 1

Char. 49: 0 --> 1

Char. 97: 0 --> 1
Some trees:
Char. 108: 1 --> 0
Char. 127: 1 --> 0
Char. 230: 0 --> 1
Char. 238: 0 --> 1
Char. 337: 1 --> 0
Char. 339: 0 --> 1

Node 164:
All trees:
Char. 22: 1 --> 0
Char. 27: 0 --> 1
Char. 29: 0 --> 1
Char. 32: 0 --> 1
Char. 333: 0 --> 1
Some trees:
Char. 104: 0 --> 1
Char. 188: 1 --> 0
Char. 269: 0 --> 1

Node 165:
All trees:
Char. 108: 1 --> 0
Char. 110: 1 --> 0
Char. 196: 0 --> 1
Some trees:
Char. 37: 0 --> 1
Char. 120: 0 --> 1
Char. 223: 0 --> 1
Char. 239: 1 --> 0
Char. 260: 0 --> 1
Char. 306: 0 --> 1

Node 166:
All trees:
Char. 17: 0 --> 1
Char. 279: 1 --> 0
Char. 307: 0 --> 1

Node 167:
All trees:
Char. 167: 0 --> 1
Char. 255: 0 --> 1
Char. 257: 0 --> 1
Char. 304: 0 --> 1
Char. 328: 0 --> 1
Some trees:
Char. 326: 0 --> 1

Node 168:

All trees:

Char. 259: 0 --> 1

Char. 306: 1 --> 0

Some trees:

Char. 1: 1 --> 0

Node 169:

All trees:

Char. 27: 1 --> 2

Char. 303: 0 --> 1

Some trees:

Char. 266: 0 --> 3

Char. 292: 1 --> 0

Node 170:

All trees:

Char. 51: 1 --> 0

Char. 221: 1 --> 0

Char. 303: 0 --> 1

Some trees:

Char. 96: 1 --> 0

Char. 121: 0 --> 1

Char. 182: 0 --> 1

Char. 201: 0 --> 1

Char. 302: 1 --> 0

Node 171:

All trees:

Char. 2: 0 --> 1

Char. 22: 1 --> 0

Char. 38: 1 --> 0

Char. 39: 0 --> 1

Char. 44: 1 --> 0

Char. 46: 1 --> 0

Char. 53: 0 --> 1

Char. 56: 0 --> 1

Char. 61: 1 --> 0

Char. 78: 0 --> 1

Char. 85: 0 --> 1

Char. 90: 0 --> 1

Char. 107: 1 --> 0

Char. 110: 1 --> 0

Char. 135: 0 --> 1

Char. 227: 0 --> 4

Char. 234: 2 --> 3

Char. 249: 1 --> 0

Char. 267: 1 --> 0

Char. 306: 13 --> 2

Node 172:

All trees:

Char. 3: 0 --> 2

Char. 61: 1 --> 0

Char. 72: 0 --> 1

Char. 88: 1 --> 0

Char. 96: 1 --> 0

Char. 104: 1 --> 0

Char. 113: 1 --> 0

Char. 116: 1 --> 0

Char. 125: 0 --> 1

Char. 127: 0 --> 1

Char. 133: 2 --> 0

Char. 174: 1 --> 0

Char. 214: 0 --> 1

Char. 220: 0 --> 1

Node 173:

All trees:

Char. 331: 0 --> 1

Node 174:

All trees:

Char. 84: 1 --> 0

Some trees:

Char. 31: 0 --> 1

Char. 210: 0 --> 1

Node 175:

All trees:

Char. 1: 0 --> 1

Char. 32: 0 --> 1

Char. 47: 0 --> 1

Char. 50: 1 --> 0

Char. 67: 1 --> 0

Char. 81: 0 --> 1

Char. 137: 0 --> 2

Char. 177: 0 --> 1

Char. 178: 1 --> 2

Char. 182: 0 --> 1

Char. 238: 1 --> 0

Node 176:

All trees:

Char. 17: 0 --> 1

Char. 30: 0 --> 1

Char. 64: 1 --> 0

Char. 72: 0 --> 1
Char. 156: 0 --> 1
Char. 181: 1 --> 0
Char. 185: 0 --> 1
Char. 190: 1 --> 0
Some trees:
Char. 68: 1 --> 0
Char. 109: 0 --> 1
Char. 138: 0 --> 1

Node 177:
All trees:
Char. 38: 1 --> 0
Char. 61: 1 --> 0
Char. 192: 0 --> 1
Some trees:
Char. 300: 1 --> 0
Char. 333: 1 --> 0
Char. 342: 0 --> 1

Node 178:
All trees:
Char. 127: 1 --> 0
Char. 229: 0 --> 1
Some trees:
Char. 120: 1 --> 0
Char. 189: 1 --> 0

Node 179:
All trees:
Char. 35: 1 --> 0
Char. 151: 0 --> 1
Char. 192: 0 --> 1
Char. 255: 0 --> 1
Char. 289: 0 --> 1
Some trees:
Char. 96: 1 --> 0
Char. 307: 0 --> 1
Char. 310: 0 --> 1

Node 180:
All trees:
Char. 24: 0 --> 1
Char. 75: 0 --> 1
Char. 292: 1 --> 0
Char. 293: 0 --> 1
Char. 312: 0 --> 1
Char. 335: 0 --> 1
Some trees:

Char. 26: 0 --> 1
Char. 61: 1 --> 0
Char. 102: 1 --> 0
Char. 174: 1 --> 0
Char. 183: 0 --> 1
Char. 245: 0 --> 1
Char. 295: 1 --> 0
Char. 334: 1 --> 0
Char. 336: 0 --> 1

Node 181:

All trees:

Char. 177: 0 --> 1
Char. 180: 0 --> 3
Char. 181: 0 --> 1

Some trees:

Char. 260: 1 --> 0

Node 182:

All trees:

Char. 32: 0 --> 1
Char. 75: 1 --> 0
Char. 307: 1 --> 0

Node 183:

All trees:

Char. 106: 1 --> 0
Char. 282: 0 --> 1
Char. 306: 1 --> 0
Char. 317: 1 --> 0

Some trees:

Char. 180: 0 --> 2

Node 184:

All trees:

Char. 35: 1 --> 0

Some trees:

Char. 127: 1 --> 0
Char. 341: 1 --> 0

Node 185:

All trees:

Char. 231: 0 --> 1

Node 186:

All trees:

Char. 49: 1 --> 0
Char. 71: 0 --> 1

Node 187:

All trees:

Char. 110: 1 --> 0

Char. 167: 1 --> 0

Char. 200: 1 --> 0

Node 188:

All trees:

Char. 60: 0 --> 1

Char. 122: 0 --> 1

Some trees:

Char. 120: 0 --> 1

Char. 211: 2 --> 0

Char. 212: 2 --> 0

Char. 218: 0 --> 1

Char. 235: 0 --> 1

Char. 270: 0 --> 1

Char. 285: 0 --> 1

Char. 297: 0 --> 1

Char. 302: 0 --> 1

Char. 313: 0 --> 1

Char. 321: 0 --> 1

Char. 334: 1 --> 0

Char. 335: 0 --> 1

Node 189:

All trees:

Char. 117: 1 --> 0

Char. 172: 0 --> 1

Char. 175: 1 --> 0

Char. 228: 1 --> 0

Node 190:

All trees:

Char. 58: 2 --> 1

Char. 91: 0 --> 1

Char. 209: 0 --> 1

Char. 210: 0 --> 1

Node 191:

All trees:

Char. 60: 1 --> 0

Char. 123: 0 --> 1

Char. 133: 2 --> 0

Char. 168: 0 --> 1

Char. 205: 1 --> 0

Char. 215: 0 --> 1

Char. 217: 0 --> 1

Node 192:

All trees:

Char. 44: 1 --> 0

Char. 54: 0 --> 1

Char. 66: 1 --> 0

Char. 216: 0 --> 1

Node 193:

All trees:

Char. 4: 0 --> 1

Node 194:

All trees:

Char. 61: 1 --> 0

Char. 84: 1 --> 0

Char. 120: 1 --> 0

Node 195:

All trees:

Char. 265: 0 --> 1

Char. 272: 0 --> 1

Node 196:

All trees:

Char. 31: 0 --> 1

Char. 32: 0 --> 1

Char. 216: 1 --> 0

Char. 247: 0 --> 1

Node 197:

All trees:

Char. 6: 1 --> 0

Char. 92: 1 --> 0

Char. 137: 2 --> 0

Char. 161: 1 --> 0

Char. 168: 0 --> 1

Char. 205: 1 --> 0

Char. 210: 0 --> 1

Char. 237: 0 --> 1

Node 198:

All trees:

Char. 99: 1 --> 0

Char. 190: 1 --> 0

Char. 197: 1 --> 0

Char. 247: 1 --> 0

Node 199:

All trees:

Char. 31: 0 --> 2

Char. 55: 0 --> 1
Char. 78: 1 --> 0
Char. 127: 0 --> 1
Some trees:
Char. 75: 0 --> 2

Node 200:
All trees:
Char. 59: 1 --> 0
Char. 86: 1 --> 0
Char. 95: 1 --> 0
Char. 141: 1 --> 0
Char. 199: 1 --> 0
Char. 286: 1 --> 0
Char. 291: 0 --> 2
Char. 320: 0 --> 1
Char. 329: 1 --> 0

Node 201:
All trees:
Char. 6: 0 --> 1
Char. 44: 0 --> 1
Char. 57: 1 --> 0
Char. 70: 1 --> 0
Char. 107: 0 --> 1

Node 202:
All trees:
Char. 66: 0 --> 1
Char. 127: 1 --> 0

Node 203:
All trees:
Char. 20: 0 --> 1
Char. 32: 0 --> 1
Char. 93: 1 --> 0
Char. 264: 1 --> 0

Node 204:
All trees:
Char. 78: 0 --> 1
Char. 80: 1 --> 0
Char. 99: 0 --> 1
Char. 152: 0 --> 1
Char. 192: 0 --> 1
Char. 238: 1 --> 0
Char. 239: 1 --> 0

Node 205:
All trees:

Char. 107: 1 --> 0
Char. 225: 0 --> 1

Node 206:
All trees:
Char. 44: 2 --> 0

Node 207:
All trees:
Char. 66: 1 --> 0
Char. 127: 0 --> 1
Char. 227: 0 --> 1

Node 208:
All trees:
Char. 22: 1 --> 0
Char. 44: 1 --> 2
Char. 51: 1 --> 0
Char. 247: 0 --> 1
Char. 303: 0 --> 1
Char. 318: 0 --> 1
Char. 329: 0 --> 1

Node 209:
All trees:
Char. 37: 0 --> 1
Char. 197: 0 --> 1
Char. 272: 0 --> 1
Char. 283: 0 --> 1
Char. 341: 1 --> 0

Node 210:
All trees:
Char. 35: 0 --> 1
Char. 131: 0 --> 1
Char. 132: 0 --> 1

Node 211:
All trees:
Char. 104: 1 --> 0
Char. 182: 0 --> 1

Node 212:
All trees:
Char. 274: 0 --> 1
Char. 290: 0 --> 2

Node 213:
All trees:

Char. 11: 0 --> 2
Char. 12: 0 --> 1
Char. 92: 1 --> 0

Node 214:

All trees:

Char. 26: 1 --> 0
Char. 169: 0 --> 1
Char. 231: 0 --> 1
Char. 283: 1 --> 2
Char. 298: 0 --> 1
Char. 304: 0 --> 1

Some trees:

Char. 75: 0 --> 1

Node 215:

All trees:

Char. 84: 2 --> 1
Char. 104: 0 --> 1
Char. 203: 0 --> 1
Char. 276: 0 --> 1
Char. 305: 0 --> 1

Node 216:

All trees:

Char. 170: 0 --> 1

Node 217:

All trees:

Char. 12: 1 --> 0
Char. 197: 1 --> 0
Char. 220: 1 --> 0

Node 218:

All trees:

Char. 171: 1 --> 0
Char. 199: 0 --> 1
Char. 235: 1 --> 0

Node 219:

All trees:

Char. 130: 1 --> 0
Char. 170: 0 --> 1
Char. 221: 1 --> 0
Char. 298: 1 --> 0
Char. 304: 1 --> 0
Char. 320: 1 --> 0

Node 220:

All trees:

Char. 11: 2 --> 0
Char. 77: 0 --> 1
Char. 86: 0 --> 1
Char. 117: 0 --> 1
Char. 127: 0 --> 1

Node 221:

All trees:

Char. 12: 0 --> 1
Char. 75: 02 --> 1
Char. 82: 0 --> 1
Char. 89: 0 --> 1
Char. 92: 1 --> 0
Char. 99: 1 --> 0
Char. 103: 0 --> 1
Char. 107: 1 --> 0
Char. 160: 2 --> 1
Char. 178: 3 --> 1
Char. 231: 0 --> 1
Char. 287: 0 --> 1

Node 222:

All trees:

Char. 11: 0 --> 1
Char. 104: 0 --> 1
Char. 113: 1 --> 0
Char. 247: 1 --> 0
Char. 342: 0 --> 1

Node 223:

All trees:

Char. 26: 1 --> 0
Char. 33: 0 --> 1
Char. 94: 0 --> 1
Char. 192: 1 --> 0
Char. 224: 0 --> 1
Char. 237: 0 --> 1
Char. 242: 1 --> 2
Char. 251: 0 --> 1
Char. 277: 0 --> 1
Char. 288: 0 --> 1

Node 224:

All trees:

Char. 20: 1 --> 0

Node 225:

All trees:

Char. 22: 0 --> 1
Char. 46: 1 --> 0
Char. 72: 0 --> 1
Char. 84: 2 --> 1
Char. 306: 3 --> 0

Node 226:

All trees:

Char. 6: 0 --> 1
Char. 44: 0 --> 1
Char. 45: 1 --> 0
Char. 57: 1 --> 0
Char. 59: 1 --> 0
Char. 78: 1 --> 0
Char. 81: 0 --> 1
Char. 82: 0 --> 1
Char. 251: 0 --> 1
Char. 288: 0 --> 1
Char. 320: 0 --> 1
Char. 342: 0 --> 1

Node 227:

All trees:

Char. 26: 1 --> 0
Char. 35: 0 --> 1
Char. 118: 1 --> 0
Char. 178: 3 --> 1
Char. 298: 0 --> 1

Node 228:

All trees:

Char. 8: 0 --> 1
Char. 89: 0 --> 1
Char. 167: 0 --> 1
Char. 192: 1 --> 0
Char. 203: 0 --> 1

Node 229:

All trees:

Char. 11: 0 --> 2
Char. 75: 0 --> 1
Char. 86: 1 --> 0
Char. 231: 0 --> 1

Node 230:

All trees:

Char. 51: 0 --> 1
Char. 84: 2 --> 1
Char. 237: 0 --> 2
Char. 276: 0 --> 1

Char. 329: 1 --> 0
Some trees:
Char. 66: 0 --> 1

Node 231:
All trees:
Char. 131: 0 --> 1
Char. 132: 0 --> 1
Some trees:
Char. 66: 1 --> 0

Node 232:
All trees:
Char. 22: 0 --> 1
Char. 107: 0 --> 1
Char. 133: 2 --> 1
Char. 190: 1 --> 0

Node 233:
All trees:
Char. 20: 1 --> 0
Char. 193: 0 --> 1
Char. 233: 0 --> 1
Char. 264: 0 --> 1
Char. 286: 1 --> 0
Some trees:
Char. 35: 1 --> 0
Char. 75: 1 --> 2

Node 234:
Some trees:
Char. 50: 1 --> 0
Char. 166: 0 --> 1
Char. 204: 0 --> 01
Char. 290: 2 --> 0
Char. 296: 0 --> 1

Node 235:
All trees:
Char. 71: 1 --> 0
Char. 170: 0 --> 1
Char. 286: 1 --> 0

Node 236:
All trees:
Char. 0: 0 --> 1
Char. 94: 0 --> 1

Node 237:

All trees:

Char. 42: 0 --> 1

Char. 48: 0 --> 1

Char. 72: 0 --> 1

Char. 82: 0 --> 1

Char. 191: 0 --> 1

Char. 283: 1 --> 2

Some trees:

Char. 125: 1 --> 0

Node 238:

All trees:

Char. 126: 0 --> 1

Char. 127: 0 --> 1

Node 239:

All trees:

Char. 66: 1 --> 0

Char. 127: 0 --> 1

Char. 235: 1 --> 0

Char. 251: 1 --> 0

Char. 283: 1 --> 0

Char. 288: 1 --> 0

Some trees:

Char. 8: 0 --> 1

Char. 272: 1 --> 0

Node 240:

All trees:

Char. 78: 1 --> 0

Char. 168: 0 --> 1

Char. 182: 1 --> 0

Char. 207: 0 --> 1

Node 241:

All trees:

Char. 206: 0 --> 1

Char. 343: 1 --> 0

Some trees:

Char. 125: 1 --> 0

Char. 157: 1 --> 0

Node 242:

All trees:

Char. 130: 1 --> 0

Char. 168: 1 --> 0

Char. 306: 3 --> 0

Char. 315: 1 --> 0

Char. 318: 1 --> 0

Char. 326: 0 --> 1
Char. 329: 1 --> 0
Char. 337: 0 --> 1
Char. 339: 1 --> 0
Char. 342: 1 --> 0
Some trees:
Char. 33: 1 --> 0
Char. 117: 0 --> 1
Char. 180: 2 --> 3

Node 243:
All trees:
Char. 322: 1 --> 0

Node 244:
All trees:
Char. 106: 1 --> 0
Char. 190: 1 --> 0
Char. 277: 1 --> 0

Node 245:
All trees:
Char. 250: 0 --> 1

Node 246:
All trees:
Char. 96: 0 --> 1
Char. 165: 0 --> 1
Char. 212: 0 --> 2
Char. 231: 0 --> 1
Char. 232: 0 --> 1
Char. 233: 0 --> 1
Char. 249: 1 --> 0

Node 247:
All trees:
Char. 26: 0 --> 1
Char. 42: 0 --> 1
Char. 72: 0 --> 1
Char. 114: 0 --> 1
Char. 234: 2 --> 01
Char. 263: 0 --> 1
Char. 270: 1 --> 0
Char. 285: 1 --> 0

Node 248:
All trees:
Char. 128: 0 --> 1
Char. 181: 0 --> 1

Node 249:

All trees:

Char. 34: 0 --> 1
Char. 135: 0 --> 1
Char. 140: 0 --> 1
Char. 156: 0 --> 1
Char. 182: 1 --> 0
Char. 184: 1 --> 0
Char. 236: 1 --> 0
Char. 241: 0 --> 1

Some trees:

Char. 92: 1 --> 0

Node 250:

All trees:

Char. 16: 1 --> 0
Char. 55: 0 --> 1
Char. 90: 1 --> 0
Char. 161: 1 --> 0
Char. 162: 1 --> 0
Char. 189: 0 --> 1
Char. 196: 1 --> 0

Node 251:

All trees:

Char. 14: 0 --> 1
Char. 130: 0 --> 1
Char. 197: 0 --> 1

Node 252:

All trees:

Char. 106: 0 --> 1
Char. 113: 0 --> 1
Char. 117: 1 --> 0
Char. 125: 0 --> 1
Char. 143: 0 --> 1
Char. 148: 0 --> 1
Char. 212: 0 --> 1
Char. 239: 0 --> 1
Char. 254: 0 --> 1

Some trees:

Char. 157: 0 --> 1

Node 253:

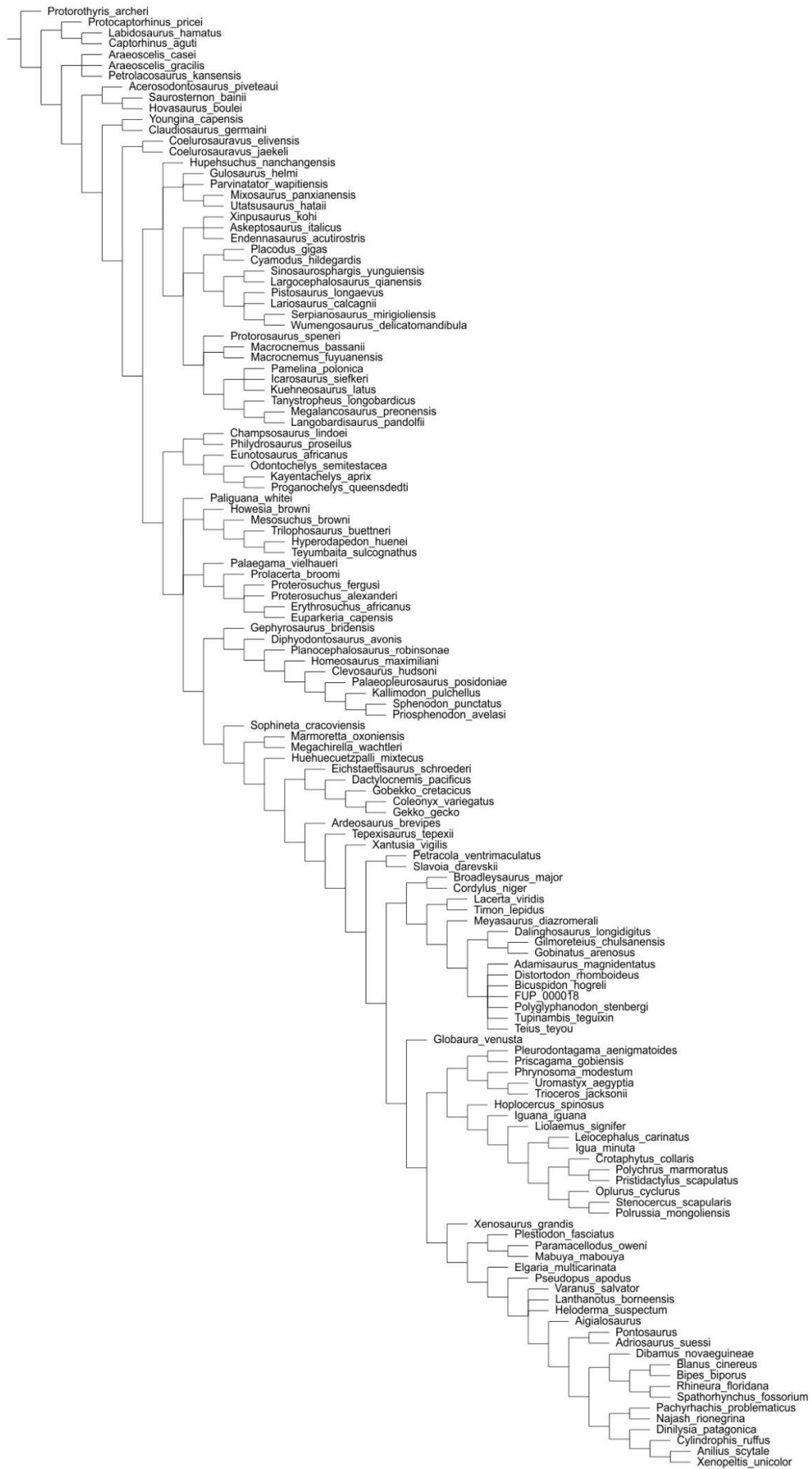
All trees:

Char. 7: 1 --> 0
Char. 12: 0 --> 1
Char. 55: 0 --> 1

Char. 61: 1 --> 0
Char. 167: 0 --> 1
Char. 169: 0 --> 1
Char. 206: 1 --> 0
Char. 207: 1 --> 0
Char. 220: 1 --> 0
Char. 235: 0 --> 1
Char. 244: 2 --> 1
Some trees:
Char. 8: 1 --> 0
Char. 247: 1 --> 0

Node 254:
All trees:
Char. 73: 1 --> 0
Char. 102: 1 --> 0
Char. 126: 0 --> 1
Char. 132: 0 --> 1
Char. 147: 0 --> 1
Char. 158: 0 --> 1
Char. 246: 0 --> 1

Strict consensus of 1152 trees (4 taxa excluded)



CAPÍTULO 3

DESCRIÇÃO E SISTEMÁTICA DE UM NOVO SQUAMATA FÓSSIL DA FORMAÇÃO QUIRICÓ, CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA SANFRANCISCANA, BRASIL.

**DESCRIÇÃO ANATÔMICA E SISTEMÁTICA DE UM NOVO NOTOSSÚQUIO
BASAL (MESOEUCROCODYLIA; CROCODYLIFORMES) DA FORMAÇÃO
QUIRICÓ, CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA SANFRANCISCANA,
BRASIL.**

Resumo: Os Notosuchia são crocodylomorfos terrestres, típicos do Cretáceo e restritos, basicamente, ao Gondwana. Os mesmos desenvolveram uma grande diversidade morfológica, algumas delas comparáveis aos mamíferos, como o desenvolvimento de heterodontia (podendo apresentar dentes multicuspidados). Até o momento, o maior número de espécies descritas ocorre na América do Sul, que possui quase três vezes a diversidade genérica da África-Madagascar. Aqui, descrevemos uma nova espécie de notossúquio basal, o mais antigo para o Cretáceo brasileiro, pertencente à família Candidodontidae, encontrado em depósitos da Bacia Sanfranciscana, Formação Quiricó (Cretáceo Inferior). Este espécime possui um novo tipo de heterodontia com ausência de caniniformes nos maxilares e dentários e dentes que gradualmente tornam-se maciços posteriormente, e possuem uma carena mediana alongada e acentuada, circundada por cíngulos com denticulos. A análise filogenética recupera o novo táxon FUP-Pv 000019 como sendo um Candidodontidae e este grupo como um todo, como sendo o clado mais basal de Notosuchia.

Palavras-chave: Candidodontidae, Cretáceo Inferior, Bacia Sanfranciscana, Notossúquio.

1. INTRODUÇÃO

Candidodontidae (Carvalho et al. 2004) é uma família extinta de crocodiliformes heterodontes do Eocretáceo, restrita ao Gondwana (África e América do Sul). Esta é representada pelas espécies *Candidodon itapecuruense* Carvalho 1994, *Lavocatchampsia sigogneaurussellae* Martin & Broin, 2016, *Malawisuchus mwakasyungutiensis* Gomani 1997 e *Pakasuchus kapilimai* O'Connor et al., 2010. Quando cunharam o termo Candidodontidae, Carvalho et al. (2004) definiram o clado como o ancestral comum mais recente de *Candidodon*, *Mariliasuchus* e todos os seus descendentes. Estudos mais recentes, como Martin & De Broin (2016), mudaram a configuração dos táxons representantes desta família, fazendo revisão da diagnose do grupo e definindo-o como notossúquios de pequeno porte, com rostro triangular, dentição com coroas complexas, molariformes relativamente grandes, dentes em sua maioria cingulados (ausente em *Pakasuchus*), por vezes com cúspides acessórias e circundando toda a borda da coroa. Apesar de definida por Carvalho et al. (2004) e suportada por alguns estudos mais recentes (Martin & De Broin, 2016 e Bravo et al., 2021), a família Candidodontidae não foi recuperada como monofilética por autores como Pol et al. (2012, 2014), Leardi et al. (2015a), Fiorelli et al. (2016) e Martinelli et al. (2018).

Apresentamos aqui, uma nova espécie de Candidodontidae, FUP-Pv-000019, proveniente da Bacia Sanfranciscana, norte de Minas Gerais, que, além de representar possivelmente um dos notossúquios mais basais já conhecidos, também auxilia nosso conhecimento da distribuição biogeográfica desse clado nas principais massas continentais gondwânicas que precederam a abertura do Atlântico Sul. O espécime é relativamente completo e bem preservado, sendo recuperado parcialmente articulado e em associação próxima com outros fósseis, como gastrópodes, peixes Lepisosteidae e

dipnoicos, lagartos e dinossauros saurópodos e terópodos, representando um importante paleoecossistema continental (Carvalho & Santucci, 2018; 2021).

Foram utilizadas técnicas de tomografia computadorizada e, conseqüentemente, articulação digital de elementos apendiculares para se obter detalhamento anatômico e a codificação mais completa possível. A inclusão desse novo táxon na filogenia, e também uma revisão de caracteres dos candidodontídeos, resultou em uma nova topologia que traz importantes implicações para o entendimento do início da radiação dos notossúquios.

1.1. Contexto Geológico Regional

Os depósitos da Bacia Sanfranciscana se estendem por uma grande área, cobrindo, em parte, o Cráton do São Francisco, aflorando essencialmente nos estados de Minas Gerais, Goiás, Bahia e Piauí, ocupando uma área de aproximadamente 150.000 Km², com depósitos essencialmente continentais, abrangendo desde o Carbonífero até o Cenozoico (Campos & Dardenne, 1997a e b).

A unidade geológica com maior expressividade paleontológica é a Formação Quiricó, com ocorrências de gastrópodes, crustáceos, peixes, lagartos, dinossauros terópodos e saurópodos (Bittencourt, et al. 2018, 2020; Carvalho & Meisey, 2008; Carvalho & Santucci, 2018 e 2021; Zaher et al., 2011, 2020). A Formação Quiricó, de acordo com Campos & Dardenne (1997a) e Carvalho & Kattah (1998) é essencialmente lacustre, com depósitos associados a fluxos de turbidez de baixa densidade.

Com relação à datação, a Formação Quiricó que possui diferentes propostas de idades, todas baseadas em estudos de microfósseis. Lima (1979), sugeriu uma idade Barremiana para esses depósitos considerando seu registro de palinomorfos, no caso

correspondendo à Palinozona de *Trasitoripollis crisopolensis*. Arai et al. (1995), também baseados em palinomorfos, corroboraram a idade Barremiana, pois encontraram um conjunto dos mesmos palinomorfos que também aponta para a mesma palinozona identificada por Lima (1979), mas destacaram que alguns níveis de folhelhos, mais no topo da Formação Quiricó, seriam pós-barremianos, visto que não apresentam o palinomorfo *Trasitoripollis crisopolensis* mas possuem ocorrências de grãos de *Afropollis*.

Ostracodes não marinhos encontrados nos níveis mais inferiores desta formação sugerem também uma idade barremiana (Carmo et al., 2004). Mais recentemente, Leite et al. (2018), estudando novas amostras de ostracodes, sugeriram uma idade valanginiana para a Formação Quiricó, mas Coimbra (2020) questionou algumas das atribuições taxonômicas feitas por Leite et al. (2018) e considerou que a maioria desses ostracodes pertence a novos táxons endêmicos.

O crocódilomorfo estudado aqui foi coletado em arenitos maciços e avermelhados da formação supracitada, localizados imediatamente acima da sequência dos típicos arenitos finos e lamitos lacustres com laminação plano-paralela. Nos mesmos níveis e perto do local de coleta, marcas onduladas e gretas de ressecamento foram encontradas, indicando a proximidade com a margem do corpo lacustre, além de fósseis de gastrópodes (ainda inéditos) e restos de peixes lepisosteídeos e dipnoicos (Carvalho & Santucci, 2021).

De acordo com Cabral et al. (2021), a porção superior da Formação Quiricó possui uma crescente interação com outros sistemas deposicionais, com o aumento da proporção das fácies flúvio-eólicas, que podem estar associadas aos estágios iniciais de deposição da Formação Três Barras sobre o lago Quiricó. Os mesmos autores dividem a Formação Quiricó em uma porção inferior, caracteristicamente lacustre e uma superior com maior

influência flúvio-eólica. Nesse sentido, como o material aqui reportado foi encontrado em arenitos maciços a poucos centímetros acima da sequência lacustre, consideramos que se trate da porção média da Formação Quiricó.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

O crocodilomorfo aqui descrito (FUP-Pv 000019) está depositado na Universidade de Brasília – Campus de Planaltina e foi coletado no afloramento situado na cidade de Campo Azul, Estado de Minas Gerais (Fig. 1).

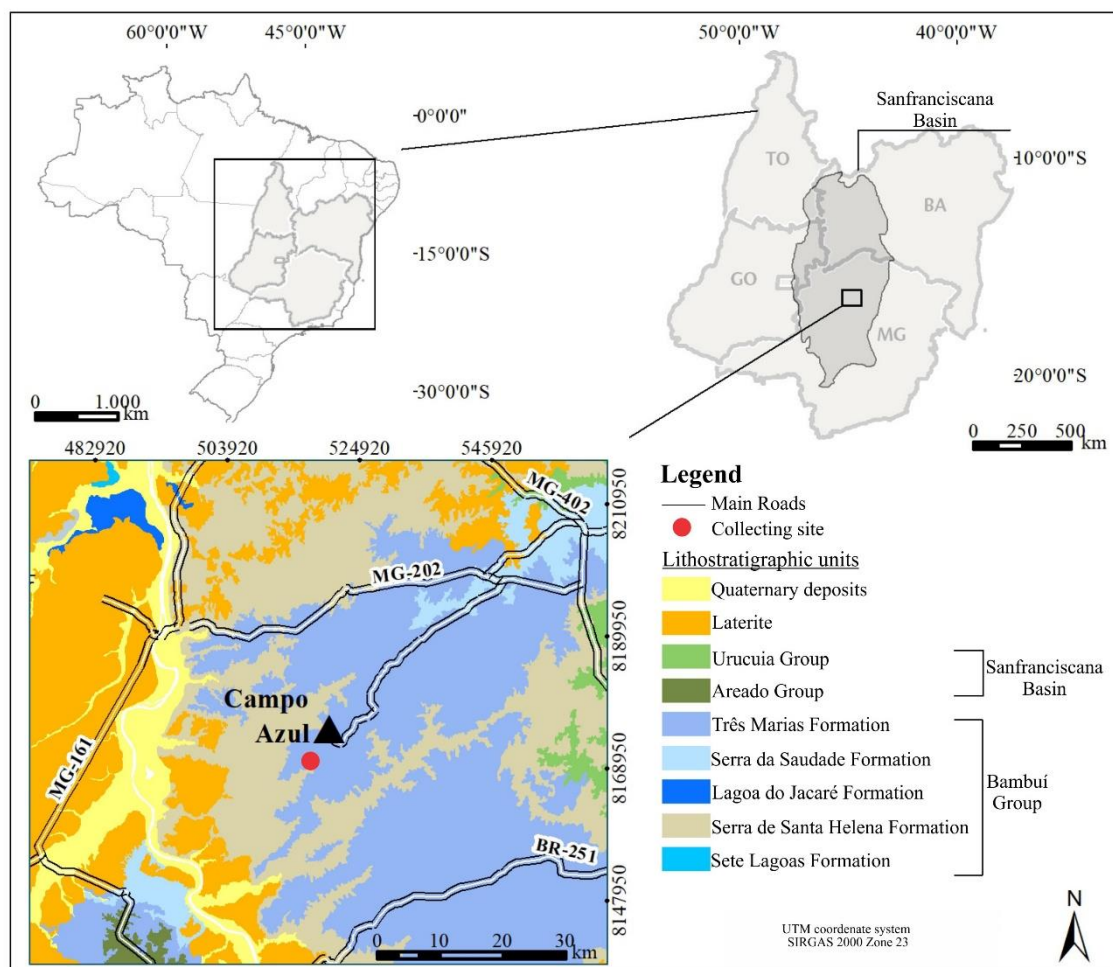


Figura 1: Mapa de localização do afloramento da Formação Quiricó (Cretáceo Inferior), na cidade de Campo Azul, Minas Gerais, Brasil.

2.1 Tomografia

O exemplar FUP-Pv 000019, foi digitalizado em um microtomógrafo de raios X, com foco micrométrico, da marca ZEISS Xradia Versa XRM-510 no Laboratório de Caracterização Tecnológica (LCT) da Universidade de São Paulo (USP). Foram tomografados o crânio incluindo a mandíbula, e o membro posterior composto por falanges, metacarpos e ossos longos. Essas duas porções foram tomografadas em uma resolução de corte de 0,05 mm usando uma tensão de 100 kV e uma intensidade de 70 mA. As imagens foram processadas com o uso do programa ITK-SNAP (Yushkevich et al. 2006).

2.2 Análise Cladística

FUP-Pv 000019 foi incluído no conjunto de dados da matriz de Fiorelli et al. (2016), que se trata de uma versão atualizada da matriz de dados de, a qual, por sua vez, é baseada nos trabalhos de Clark (1994), Ortega et al. (2000), Pol (2003), Turner & Sertich (2010), Andrade et al. (2011), Pol et al. (2012, 2014), Leardi et al. (2015a), Leardi et al. (2015b) e Martin & De Broin (2016), que compreende 440 caracteres e 113 táxons. No total, foram codificados dois táxons para essa matriz, que foram incorporados aos 113 originais, sendo FUP-Pv 000019 e *L. sigogneaurussellae*, aumentando o número de táxons evolvidos para 115. Uma versão mais atualizada dessa matriz de dados (Cunha et al. 2020) foi usada como base para este estudo.

Na matriz utilizada foi efetuada a revisão de caracteres codificados para as espécies *C. itapecuruense*, *M. mwakayasyunguti*, *P. kapilimai*, *L. sigogneaurussellae* e *Chimaeresuchus paradoxus* Wu & Sues, 1996 (Informação Suplementar II). Tal revisão utilizou-se de imagens do holótipo de *Pakasuchus*, cedidas pelo autor (Patrick O'Connor), e observações feitas durante a visita do único espécime de *Candidodon*,

depositado na Universidade Federal do Rio de Janeiro – Departamento de Geologia. As espécies *M. mwakayasyunguti*, *L. sigogneaurussellae* e *Chimaeresuchus paradoxus*, foram recodificadas através de consultas aos artigos de descrição dos mesmos (Wu & Sues, 1996; Gomani 1997; Ősi, 2013; Pol et al. 2014 e Martin & De Broin 2016).

O novo táxon adicionado à matriz, FUP-Pv 000019, está parcialmente completo com crânio e pós-crânio bem preservados, enquanto a espécie *L. sigogneaurussellae* está com o crânio bem fragmentado, com somente a região médio-anterior preservada. Mantivemos os caracteres ordenados usados por Fiorelli et. al. (2016), sendo eles: 1, 3, 6, 10, 23, 37, 43, 44, 45, 49, 65, 67, 69, 71, 73, 77, 79, 86, 90, 91, 96, 97, 105, 116, 126, 140, 142, 143, 149, 167, 182, 187, 193, 197, 226, 228, 279, 339, 356, 357 e 364. Porém, como alguns desses caracteres são binários, os mesmos foram retirados da lista de ordenamento (3, 167, 187, 226 e 339).

As análises foram realizadas no programa TNT (Goloboff et al. 2008) para a busca das árvores mais parcimoniosas, sendo implementada em duas rodadas. Foi também utilizado o método de busca heurístico devido ao grande número de espécies presente na matriz de dados, além do método de adição de táxons randômica, para se evitar a criação de ótimos locais.

Na primeira rodada foi executado o algoritmo *New Technology* com TBR como método de rearranjo para 10.000 replicatas. As árvores mais parcimoniosas obtidas nesta primeira busca foram armazenadas na memória e submetidas a uma segunda rodada usando a busca *Traditional Search* com TBR como método de rearranjo para as árvores retidas na memória na primeira etapa. O conjunto de árvores mais parcimoniosas obtido foi submetido a um consenso estrito e a árvore resultante foi usada como hipótese de

trabalho. Índices de decaimento (suporte de Bremer) e *bootstrap* foram usados como métodos para inferência de suporte dos grupos monofiléticos.

3. RESULTADOS

3.1 Sistemática Paleontológica

CROCODYLOMORPHA Walker, 1970

MESOEUCROCODYLIA Whetstone & Whybrow, 1983

NOTOSUCHIA Gasparini, 1971

ZIPHOSUCHIA Ortega, Gasparini, Buscalioni, & Calvo, 2000

CANDIDODONTIDAE Carvalho, Ribeiro, & Ávila, 2004

FUP-Pv 000019

Diagnose: Notossúquio de pequeno porte caracterizado pela presença da seguinte combinação de características (autapomorfias estão marcadas com asterisco): crânio marcado por rostro triangular em vista dorsal (Fig. 5A e B); crista sagital vertical do supraoccipital bem desenvolvida* (Fig. 5I e J); hiperdesenvolvimento do *foramen aerum** (Fig. 5I e J); heterodontia avançada, com a presença de incisiformes e molariformes, sendo estes últimos com cíngulos denticulados ou não (Fig. 3); presença de um processo posterior da sutura sinfisial em vista palatal* (Fig. 5C e D); placas dérmicas retangulares (mais transversalmente largas que compridas) com crista sagital deslocada para a margem lateral* (Fig. 6C, D, F e G).

Holótipo: FUP-Pv 000019, crânio articulado com mandíbula e dentição parcialmente completa, pós-crânio semi-articulado, incluindo membros anteriores e posteriores, além de placas dérmicas.

Localidade tipo: Município de Campo Azul, Estado de Minas Gerais, Brasil; Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana; Barremiano-Aptiano, Cretáceo Inferior (Lima 1979, Arai et al. 1995, Carmo et al. 2004).

Descrição: O material preservado corresponde a um único espécime que consiste em crânio e pós-crânio semi-articulado (Fig. 2; Fig. 4; Fig. 5). O crânio e a mandíbula estão quase completos, sem evidência de deformação, os dentes estão bem preservados faltando apenas dois molariformes, um na região posterior do maxilar esquerdo, e outro no dentário esquerdo também na região posterior. Entretanto, houve uma visível compressão dorsoventral do crânio, colapsando os nasais, e alguns ossos, principalmente apendiculares, encontram-se desarticulados. O esqueleto pós-craniano está parcialmente preservado, faltando a região cervical e cintura pélvica (Fig. 2). De maneira geral, tem-se as placas dérmicas, vértebras dorsais e caudais articuladas, escápula, e dois membros anteriores e parte do posterior, que estão semi-articulados (Fig. 9). O material não possui nenhum sinal de transporte ou abrasão e não há duplicação de ossos, mostrando que todos os elementos recuperados pertencem ao mesmo indivíduo (Fig.2).

Crânio: O crânio é pequeno, com aproximadamente 45 mm, e está em bom estado de preservação (Fig. 4; Fig. 5), incluindo a textura original dos ossos, apesar de um achatamento dorsoventral que distorceu a morfologia original de alguns ossos e a presença de uma fratura que o seccionou entre as órbitas e o rosto, a qual também

afeta a mandíbula. Alguns ossos não foram preservados, como o pré-maxilar, lacrimal, pré-frontal, palpebral e parte do palatino. É importante apontar que apresenta uma série de características consistentes com um semaforonte que ainda não havia atingido maturidade esquelética. Dentre elas estão: (1) órbitas grandes em relação ao resto do crânio (Fig. 4A, C e D; Fig. 5E, F, G e H); (2) suturas cranianas não completamente fundidas (Fig. 4A; Fig. 5A e B); (3) vértebras com sutura neurocentral ainda não totalmente fechada; (4) fenestra supratemporal pequena com fossa rasa (Fig. 4.A; Fig. 5A e B); (5) ornamentação incipiente do dermocrânio (Fig. 4; Fig. 5); (6) alto grau de pneumatização em todos os ossos do crânio.

Em vista dorsal ou palatal (Fig.4B; Fig. 5C e D), o crânio transiciona gradualmente de uma forma retangular posteriormente, ao longo do teto craniano, para um rostro mais afinado na região anterior. Lateralmente (Fig. 4C e D; Fig. 5E, F, G e H), apesar de estar parcialmente colapsado, o crânio articulado com a mandíbula possui um formato elíptico, com margem dorsal reta e margem ventral arqueada. Há a presença de fenestra anteorbital entre o maxilar e o lacrimal (Fig. 5F). Esta é circundada por uma fossa curta e possui um formato triangular, com um dos vértices voltados dorsalmente, assim como visto em outras formas relacionadas *Candidodon itapecuruense*, *Notosuchus terrestres* e *Lavocatchampsia sigogneaurussellae* (Carvalho, 1994; Fiorelli & Calvo, 2008; Martin & De Broin, 2016).

A fenestra infratemporal também tem um formato triangular (Fig. 5G e H), mas está mais laterodorsalmente disposta, além de ser substancialmente mais comprida do que alta. A fenestra supratemporal, por sua vez, é elíptica, com eixo maior inclinado lateralmente (Fig. 5A e B). Além das fenestras supracitadas, o teto

craniano e a região temporal são marcados por processos proeminentes dos esquamosais, que se sobressaem em relação as superfícies laterais e occipital do crânio.

A região occipital (Fig. 4F; Fig. 5I e J), em sua porção dorsal, é caracterizada por uma crista medial bem-marcada no supraoccipital. Não possui crista no parietal e no frontal. Os pterigoides são bem desenvolvidos e inclinados posteriormente, formando superfícies contínuas ausentes de fossas, forâmens ou fenestras, apesar de um pouco fraturados essas características são facilmente observadas.

Em vista palatal, é possível observar que as aberturas da coana estão fragmentadas, impedindo assim a descrição de seu formato original (Fig. 4; Fig. 5C e D). Contudo, foi possível observar um provável septo e sua posição, estando entre os palatinos e o pterigoide. A superfície do crânio é pouco ornamentada e lisa, com pequenas porções que contêm irregularidades e rugosidades (Fig. 4A; Fig. 5A e B). As mandíbulas foram preservadas em sua totalidade, apresentando sínfise mandibular e ramos esquerdo e direito completos. Suas fenestras mandibulares externas são relativamente grandes e ovaladas em vista lateral (Fig. 4C e D; Fig. 5E, F, G e H), estando localizadas nas porções posteriores dos ramos mandibulares. A sínfise mandibular é composta pelos dentários e pelos espleniais, estes últimos compondo cerca de 40% de seu comprimento total (Fig. 4B, Fig. 5C e D). Adicionalmente, esta possui um formato em “y” incipiente, não apresentando um deflecção muito exacerbada em relação aos ramos mandibulares.

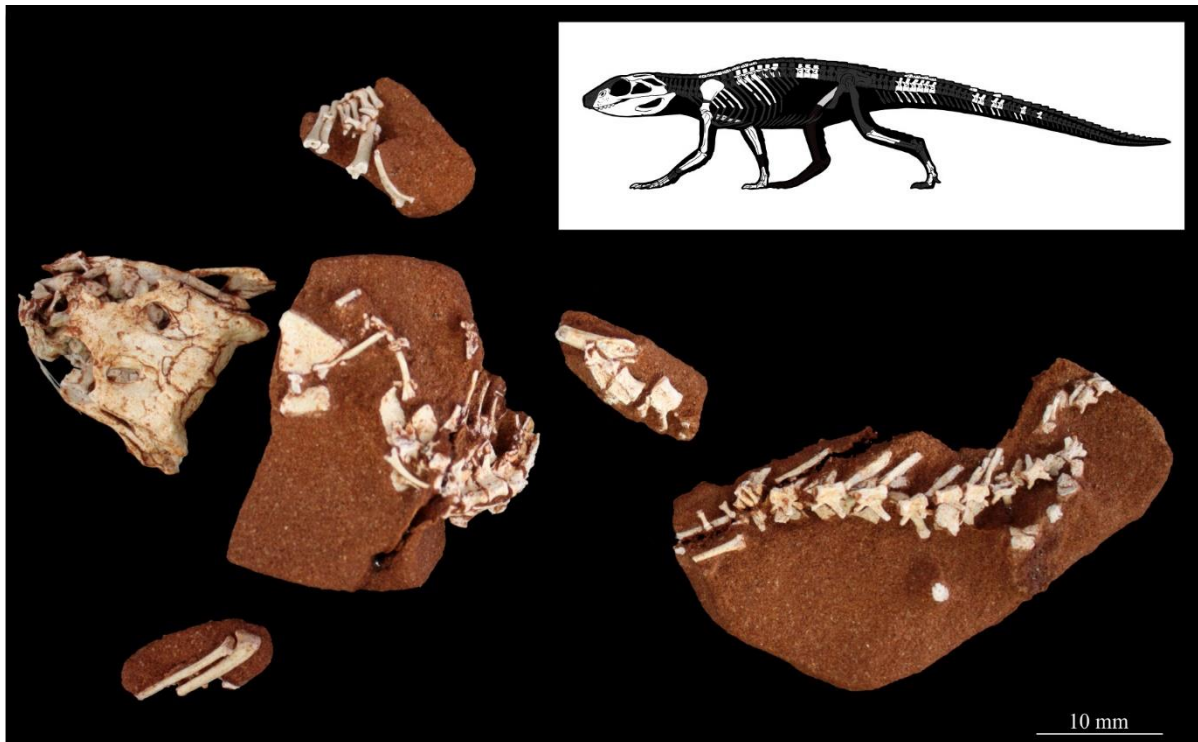


Figura 2: Fotografia em vista dorsal do exemplar FUP-Pv 000019 e reconstituição esquelética (reconstituição, Felipe Alves Elias).

Dentes do dentário: Os dentes são multicuspidados, divididos em incisiformes e molariformes. Os caniniformes no dentário são ausentes (não desenvolvidos) assim como nos maxilares (Fig. 3A, B e C). A característica mais marcante dos dentes preservados é a heterodontia, que varia de dentes cônicos, subcônicos, pequenos (mais anteriores) a dentes molariformes grandes e robustos (mais posteriores) (Fig. 3B e C). Todos os dentes molariformes possuem um cingulo, com exceção do primeiro molariforme (quarto dente na linha dentária). A morfologia do cingulo e número de cúspides acessórias varia ao longo da linha dentária. O cingulo apresenta pequenas cúspides acessórias bastante numerosas dispostas ao redor da base da coroa do dente (Fig. 3B). A linha dentária do dentário direito possui dez dentes preservados, e a esquerda oito dentes. Em todos os dentes é possível observar uma constrição na junção da coroa com a raiz. As raízes em todos os dentes

são mais longas em relação a coroa (Fig. 3F). O primeiro dente é um incisiforme, possui um formato cônico, unicuspidado e com implantação vertical, não apresenta o cingulo na base da coroa, projetando-se anteriormente. No ápice da coroa, em vista oclusal, é possível observar um formato ovalado. O segundo dente também é um incisiforme, unicuspidado e cônico. A coroa é um pouco mais alta que no primeiro dente, apresenta o ápice da coroa ovalado, assim como no primeiro dente, e não apresenta evidência do cingulo. O terceiro dente (o último incisiforme) em ambos os dentários, apresenta uma cúspide e formato subcônico. A coroa é um pouco menor que o segundo dente, assim como os dois dentes descritos anteriormente não apresenta evidência do cingulo. O ápice da coroa em vista oclusal é ovalado, e projeta-se lingualmente, e está inclinando suavemente para porção posterior do dentário.

O quarto dente é um molariforme, com duas cúspides, uma mesial que é mais alta, e uma distal que é menor, ambas com o formato subcônico. A coroa é mesiodistalmente mais longa que o terceiro dente, no ápice da coroa em vista oclusal tem o formato ovalado, a base é mais robusta em relação aos dentes anteriores. Não há evidência do cingulo, assim como nos três dentes incisiformes descritos anteriormente.

O quinto dente é similar ao quarto dente, possui duas cúspides um mais alta na porção mesial, e outra menor na porção distal. É subcônico, e em vista oclusal o ápice da coroa é ovalado. A base da coroa tem o diâmetro maior que os três dentes mais anteriores, e apresenta um cingulo, que se estende por toda a borda da coroa, com três cúspides acessórias na região labial, e quatro na porção lingual. A raiz é mais larga que a coroa em relação aos três primeiros dentes descritos.

O sexto dente é um molariforme, subcônico e bicúspide. Possui uma cúspide na porção mesial que é alta e uma menor na porção distal. A coroa é bem mais robusta que nos dois molariformes anteriormente descritos. Na base da coroa possui um cingulo que se estende por todo diâmetro da coroa, nesse cingulo apresentam cúspides acessórias, duas na porção labial, e três na porção lingual, características essas observadas em ambos os dentários. Na microtomografia é possível observar um dente de reposição no dentário direito.

O sétimo dente é multicuspidado, com uma cúspide central alta e duas cúspides menores, uma mesial e outra distal. A coroa possui dimensões maiores e robustas que os molariformes descritos anteriormente. Ainda sobre a coroa, observa-se que a mesma é mais curta em altura que os dos dentes mais anteriores. A base da coroa possui um cingulo que se entende por todo o diâmetro da base, ou seja, ele se estende pela margem labial e lingual da coroa. Na borda têm-se as cúspides acessórias, na porção labial três cúspides, e três na lingual.

O oitavo dente é tricúspide, tem uma cúspide central alta, e duas menores, uma mesial e outra distal. A coroa do dente é mais larga que o sétimo dente, e bem mais robusta. Na base da coroa há um cingulo que se estende por toda a margem lingual e labial da coroa, nas bordas encontram-se as cúspides acessórias, são duas na porção lingual e três na labial, em ambos os dentários.

O nono e o décimo dentes só estão preservados no dentário direito. O nono é multicuspidado, com uma cúspide central alta, e duas menores, uma mesial e outra distal. A coroa curta em relação aos dentes descritos anteriormente. O décimo dente é multicuspidado, com uma cúspide central (como uma crista), é o mais robusto dentre

os molariformes, também possui um cíngulo que circunda toda porção lingual e labial, porém diferente dos outros não possui cúspides acessórias circundando a região do cíngulo (Fig. 3C).

Dentes maxilares: Os dentes são multicuspidados e exibem um outro tipo de heterodontia sem caniniformes desenvolvidos nos maxilares e consistem apenas em dentes subcônicos (incisiformes) e molariformes (Fig. 3A). Os dentes molariformes são multicuspidados, ovais em vista oclusal, e são orientados de forma oblíqua em relação a fileira de dentes, características essas compartilhadas com *Yacarerani boliviensis*, *Notosuchus terrestris*, *Adamantinasuchus navae*, *Sphagesaurus* e *Lavocatchampsia sigogneaurussellae*.

O primeiro dente em ambos os maxilares é cônico, com raiz constricta e menor do que os outros dentes restantes (Fig. 3A). A implantação é vertical. O segundo apresenta uma morfologia subcônica, com a porção posterior da coroa ovalada, e a borda mesial convexa. No maxilar esquerdo, no segundo dente observa-se um dente de reposição preservado (Fig. 3D). O terceiro dente é um molariforme (m1). O ápice da coroa consiste em duas cúspides, a mesial é mais alta que a distal (Fig. 3A), o ápice da cúspide mesial do maxilar direito está desgastado (danificado e/ou fraturado), a raiz e a coroa são longas. Na porção mesiolabial e distolabial apresenta um cíngulo com duas pequenas cúspides acessórias na borda. Em vista lingual observa-se na base da coroa uma cúspide acessória, porém o cíngulo está ausente.

O quarto dente m2 é mais robusto que os três dentes anteriores, possui uma cúspide central alta e duas cúspides menores, uma mesial e outra distal, o ápice de ambas as cúspides estão preservados. Entre a coroa e a raiz há uma constrição bem

marcada, parecida com um pescoço que marca a junção das mesmas. Essa característica também é observada nos outros molariformes maxilares. Na base da coroa é possível observar um cíngulo que se estende por toda a borda da base. A região labial possui um cíngulo com duas cúspides acessórias, e na porção lingual do cíngulo uma cúspide acessória.

O quinto dente m3 possui a coroa mais robusta que o quarto dente m2. A coroa é constituída por uma cúspide central alta, e duas cúspides menores uma mesial e outra distal. Na base da coroa há um cíngulo que se estende da porção labial até a lingual, percorrendo todo o comprimento da coroa. O cíngulo labial possui 2 cúspides acessórias em sua borda. No cíngulo lingual há duas cúspides acessórias visíveis. Na junção da coroa com a raiz observa-se uma constrição, parecida com um pescoço assim como observado no quarto dente (m2).

O sexto dente (m4) possui coroa mais curta, robusta e larga que os molariformes mais anteriores. A coroa possui três cúspides uma central mais alta e duas menores na porção mesial e outra na distal. A coroa e a raiz são constrictas, na base está presente um cíngulo que se estende por toda a base e, devido a superfície larga do dente, o cíngulo fica côncavo, e na porção labial possui duas cúspides acessórias na borda. Em vista lingual o cíngulo também apresenta duas cúspides acessórias visíveis.

O sétimo dente m5 está preservado apenas no lado esquerdo do maxilar, no lado direito não se preservou. A coroa e a raiz são bem mais robustas que os outros dentes maxilares preservados, a coroa é larga, e possui um cíngulo que se estende por toda a base do dente (Fig. 3G). O cíngulo é bem marcado, dando um aspecto côncavo

ao dente. A coroa possui três cúspides, uma central mais alta, que parece estar um pouco desgastada, e duas menores uma na porção mesial e outra na distal. Na porção labial do cíngulo é possível observar cúspides acessórias, assim como na porção lingual.

Dentes de reposição: Há pelo menos 4 dentes de reposição, observados no corte transversal da tomografia computadorizada. Dentes de substituição são visíveis na maxila e no dentário (Fig. 3D, E, F e G). Seu grau de desenvolvimento não apresenta qualquer padrão definido, e estão localizados nas seguintes posições dentárias: segundo e quinto dente do maxilar esquerdo (Fig. 3D) e terceiro, quinto e sexto dentes do maxilar direito (Fig. 3E); primeiro, sexto e oitavo dentes do dentário esquerdo (Fig. 3F) e quarto dente do dentário direito. Os dentes de substituição consistem apenas em coroas (Fig. 3D, E F). Estas coroas têm o mesmo formato dos dentes funcionais (os dentes da região anterior tanto do dentário quanto da maxila, possuem as coroas altas e os dentes posteriores maxilares e do dentário são de coroa baixa), mas são mais afiados, isso devido provavelmente ao fato de não terem sido usados.

Dentário: Em vista palatal os dentários estão semiarticulados e formam um triângulo (Fig. 4B; Fig. 5C e D). O dentário direito é o melhor preservado, com todos os dentes preservados, sendo 10 dentes no total. A porção esquerda está com a região medial fragmentada logo após o 8º dente. A porção anterolateral do dentário apresenta uma série de forames neurovasculares profundos (Fig. 4B; Fig. 5D). Após a região sinfiseal, a ornamentação diminui de intensidade, ficando mais espaçada e com o formato de ranhuras largas, até chegar na porção medial onde não possui ornamentação (Fig. 4B; Fig. 5D). Como já observado no dentário direito, foram

observados dez dentes multicuspidados, sendo os seis dentes mais anteriores cilíndricos e subcônicos, os quadros dentes mais posteriores mais robustos. Em vista lateral o dentário apresenta uma curvatura ou convexidade ventral (Fig. 4C e D; Fig. 5E, F, G e H). A sínfise é estreita, e tem um formato de “y”, assim como o que ocorre em alguns *Candidodontidae* e “notossúquios avançados”. A sutura sinfiseal é longa e se estende da porção anterior (ponta do dentário) até o nível da borda distal do oitavo dente (Fig. 5D).

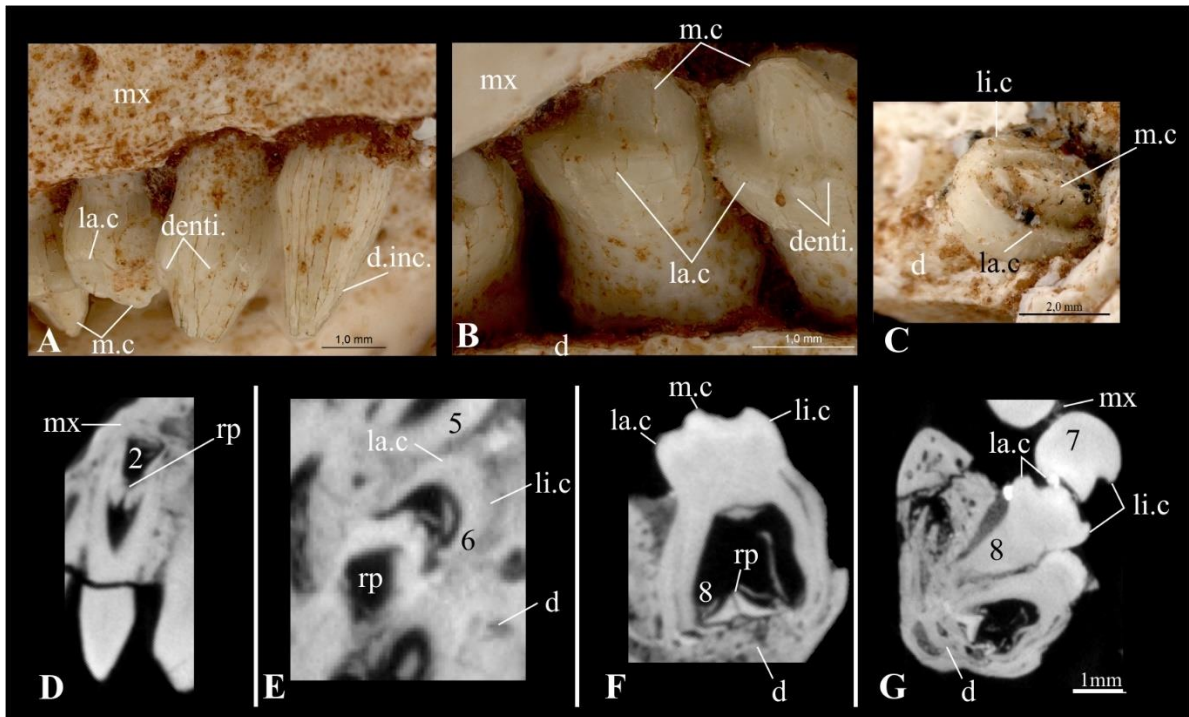


Figura 3: Dentes maxilares de FUP-Pv 000019. A) vista labial; Dentes do dentário. B) vista labial; C) vista oclusal do último molar do dentário direito. Corte transversal de microtomografia de dentes do maxilar e dentário. D) segundo dente maxilar; E) sexto dente do dentário com dente de reposição; F) oitavo dente do dentário; G) dente sétimo do maxilar e dente oitavo do dentário. Abreviações: **d**, dentário; **denti**, dentículos; **d. inc.**, dente incisivo; **la.c**, cingulo labial; **li.c**, cingulo lingual; **m.c**, carena medial; **mx**, maxilar; **rp**, dente de reposição.

Esplênial: O esplênial mede 14,5 mm, tem um formato triangular, é robusto e convexo, dando à extremidade da região posterior da mandíbula uma forma

sigmoide em vista oclusal (Fig. 5D). O mesmo está bem preservado no dentário direito e fragmentando no esquerdo na porção média-posterior. Em vista ventral na porção anterior, o esplenial entra em contato com o dentário seguindo até a região sínfiseal, participando de uma porção extensa da sínfise mandibular, com até 40% (5,8 mm). Em vista pósterio-ventral o esplenial forma a borda ântero-ventral interna da fenestra mandibular. Na porção anterior, em vista dorsal, após o *foramen intermandibular oralis*, é possível observar uma saliência suave na região posterior do esplenial. A borda dorsal do esplenial na região médio-posterior delimita a margem dos alvéolos. Em vista ventral, quando articulada, forma uma superfície plana da região anterior à posterior, e no final da sínfise esse processo forma uma concavidade. Ao lado do processo sínfiseal está o *foramen intermandibular oralis* (FIO), que possui formato oval e é bem desenvolvido (Fig. 4F; Fig. 5J). Em vista dorsal a sínfise quando articulada forma um canal com superfície convexa.

Surangular: O surangular é alongado e convexo, situado na porção dorsolateral da região posterior do dentário, formando a borda posterodorsal da fenestra mandibular (Fig. 4D, C e D; Fig. 5E, F, G e H). Acima da fenestra mandibular é convexo dorsoventralmente e suavemente curvado em sua região posterior, onde se liga a área do articular. Em vista lateral na região pósterio-dorsal observa-se a sutura que conecta o surangular ao angular (Fig. 5F e H). O surangular possui uma superfície lisa sem ornamentação, e consiste em uma única lâmina que se sobrepõe ao dentário, mas não atinge o nível da extremidade posterior dos alvéolos dentário. O processo anterior do surangular não é bifurcado, mas tem uma extremidade anterior arredondada. Margeia a porção dorsal da fenestra mandibular.

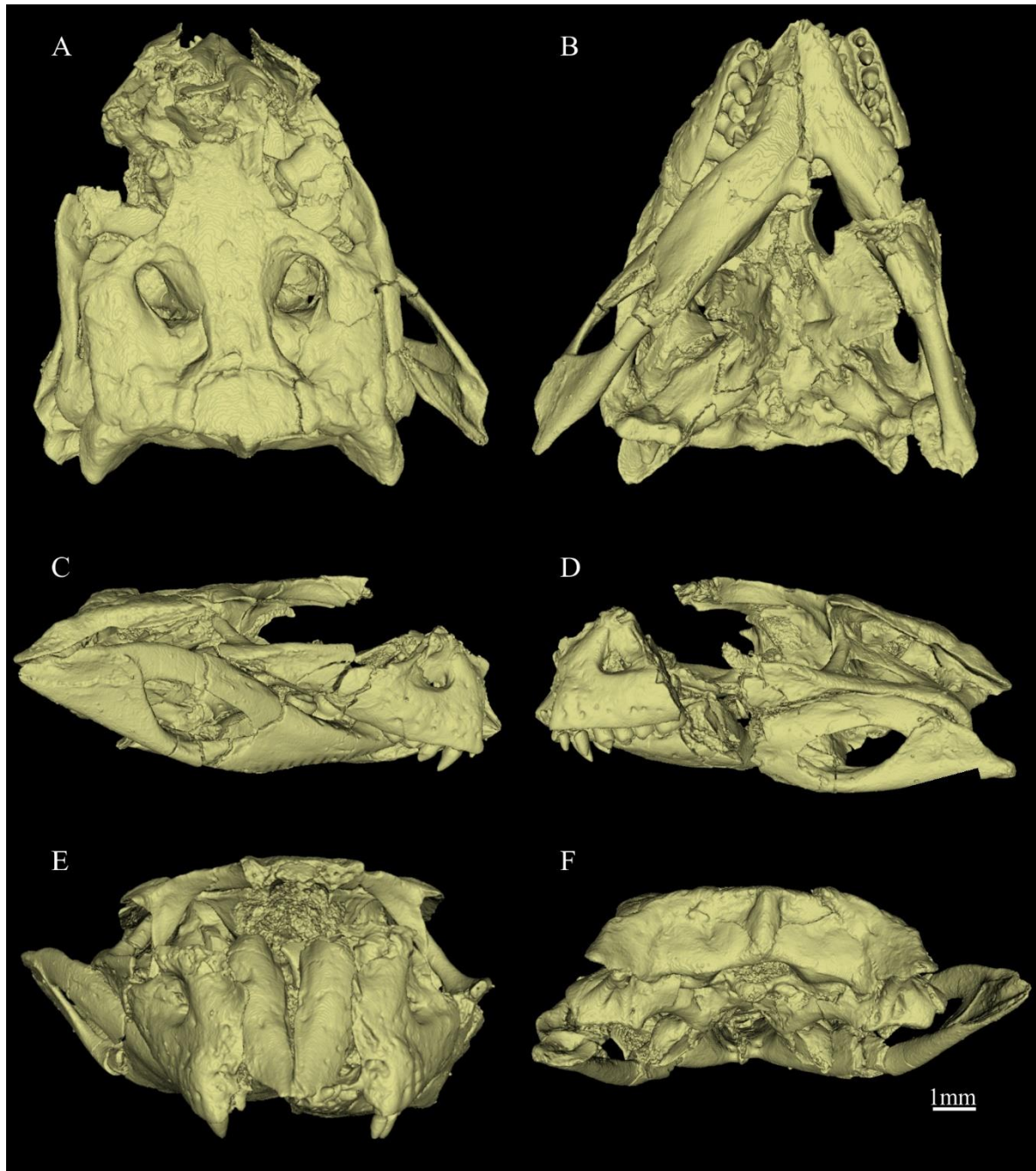


Figura 4: Segmentação tridimensional da superfície do crânio de FUP-Pv 000019. Crânio em A) vista dorsal; B) vista palatal; C) lateral direita; D) lateral esquerda; E) vista anterior e F) vista posterior.

Articular: O articular está na porção posterior do ramo do dentário, é um osso robusto que se liga lateralmente ao surangular (formando uma grande sutura), e ventralmente ao angular (Fig. 5F e J). O articular está preservado somente no ramo

esquerdo do dentário. Em vista médio-dorsal possui uma crista proeminente que se estende do articular para o angular. A região glenóide projeta-se medialmente, e possui um formato subcircular, sendo seguida pelo processo retroarticular. A área glenóide é levemente convexa dorsalmente (não possui cristas). O processo retroarticular é circular e expandido transversalmente, com uma aba lateral, com concavidade rasa. As abas mediais projetam-se pósterio-ventralmente. Em vista dorsal na região anterior do retroarticular observa-se dos pares de forâmens.

Maxilar: A superfície do maxilar, está muito fragmentada, e não se preservou por completo, com exceção das superfícies laterais esquerda e direita (Fig. 4C e D; Fig. 5E, F, G e H). Os maxilares estão semi-articulados e, apesar do dentário ter se preservado colado à superfície do maxilar, é possível observar através das imagens de microtomografia computadorizada a sutura entre os maxilares, que também encontram-se posteriormente com o palatino. Em corte transversal, observou-se que o ramo do palatino, apesar de bastante fragmentado, possui uma morfologia subtriangular e côncava.

O maxilar esquerdo não tem sua porção posterior (processo do jugal) preservado (Fig. 5F). Em vista dorsal do crânio observa-se que a superfície externa do maxilar forma uma parede quase vertical. Na porção ventral o maxilar é mais largo lateralmente e possui uma fileira completa com sete dentes. Em sua margem látero-ventral, logo acima dos dentes, observam-se pequenos forâmens neurovasculares de formato circular que aumentam de tamanho em direção aos dentes posteriores. Esses forâmens não são igualmente distribuídos nos dois maxilares. Na porção mais anterior da maxila entre os quatro primeiros dentes é possível observar uma ornamentação que consiste em pequenas “covas circulares” que são espaçadas, característica essa

observada em ambas as laterais (Fig. 5E, F, G e H). O processo posterior se estende até pouco depois da barra pós-orbital.

Os dentes maxilares estão bem preservados e visíveis. O maxilar direito possui seis dentes preservados, faltando um dente na porção posterior da fileira dentária, que seria o “último dente”, que não se preservou assim como o ectopterigóide na lateral direita do maxilar, e sete dentes no maxilar esquerdo. Os dentes maxilares aumentam de tamanho gradualmente, conforme vão seguindo para a região posterior do maxilar, ou seja, estão ficando mais robustos.

Jugal: Apesar de ambos os jugais estarem preservados (Fig. 4A, C e D; Fig. 5A, B, E, F, G e H), o elemento esquerdo é mais completo, permitindo uma descrição mais detalhada de sua morfologia. O jugal é um osso triradial e achatado lateralmente, composto por um ramo anterior, que contacta o maxilar, um segundo ramo dorsomedial, que compõe parte da barra pós-orbital, e um posterior, responsável por formar a margem ventral da fenestra infratemporal, fusionando com o quadradojugal. Os dois últimos compõem, juntos, as margens anterior e ventral da fenestra infratemporal, respectivamente. Em contraste com os ramos posteriores, a porção anterior do jugal é expandida dorsoventralmente, formando uma superfície triangular e ventralmente defletida. O jugal também é marcado pela presença de uma crista infraorbital, que emerge do ramo posterior que continua anteriormente na margem da órbita (Fig. 5H). O processo que compõe a barra pós-orbital é cilíndrico e grácil, ascendendo da superfície medial do jugal e suturando com um processo semelhante do pós-orbital. A margem ventral do elemento com um todo é concava em vista lateral, seguindo o formato da superfície do surangular (Fig. 5F). Foi possível observar que está em contato com ectopterigóide em sua região médio-ventral, sendo

a porção preservada alongada e cilíndrica. Na superfície próximo a barra pós-orbital, apresenta um forame neurovascular diminuto. A superfície do jugal não apresenta ornamentações.

Nasal: Os nasais estão parcialmente preservados (Fig. 4E), sendo possível distinguir somente suas porções anteriores. Estas são pareadas, com clara superfície medial para contato entre os elementos, além de serem dorsoventralmente achatadas, transversalmente largas quando próximas ao frontal, com claro afinamento anterior, gerando uma forma triangular na região dorsal do rostro. Seu estado de preservação permite inferir somente seu contato com os maxilares lateroventralmente e com o frontal posteriormente. Assim com os outros componentes do crânio, não possui superfície ornamentada. Devido ao seu aspecto fragmentado, foi possível observar um grau de pneumatização dos nasais, que estão preenchidos por sedimento.

Pré-Frontal: a fratura que perpassa o crânio afetou, principalmente, os pré-frontais, que têm preservadas suas porções posteriores, em contato com o frontal, além de seus pilares mediais (Fig. 5B e F). Dorsalmente, seus fragmentos posteriores têm formato de cunha e apresentam um sulco raso próximo ao contato com o frontal. Suas margens laterais compõem a borda anterodorsal das orbitas, sendo levemente soerguidas em relação a superfície dorsal do frontal. A fratura permitiu a observação dos pilares do pré-frontal, que além de estarem verticalmente dispostos, são largos transversalmente, porém achatados anteroposteriormente, tendo um aspecto laminar. Próximo ao contato com o nasal os pilares se encontram no plano medial, fechando a passagem do bulbo olfativo.

Frontal: Apresenta um formato triangular e/ou trapezoidal em vista dorsal (Fig. 4A; Fig. 5A e B), levando em conta que a porção mais anterior foi fragmentada. Anteriormente ele afina à medida que entra em contato com os nasais e os pré-frontais. Posteriormente, o frontal adentra a fossa supratemporal, é possível observar um contato tríplice entre ele o pós-orbital e o lateroesfenoide ou frontal. A sutura entre o frontal e o parietal é transversal e no plano sagital tem formato de “v” (Fig. 4A; Fig. 5B). Sua superfície dorsal não possui crista sagital, que é comumente vista em outros notossúquios, sendo apenas levemente ornamentado com rugosidades e ranhuras. Em vista anterior, o frontal apresenta processos laterais descendentes (crista cranii), que limitavam os bulbos olfativos, além de uma protuberância sagital na face ventral, que formava o sulco anteroposterior do mesmo (crista medial da face ventral do frontal). Anteriormente, faz sutura com o nasal na altura da porção anterior, de onde estaria o restante da órbita que não ficou preservada. Posteriormente, está limitado pelo parietal e pós-orbital, com sutura póstero-lateral encontrando-se com o início da abertura temporal superior.

Pós-orbital: O pós-orbital é composto por um processo anteromedial que contacta o frontal (Fig. 4A; Fig. 5A e B), é um processo descendente que forma a barra orbital, e por fim um processo posterior que é dorsoventralmente achatado, cuja margem lateral faz parte da barra temporal. Em vista dorsal, o pós-orbital possui o formato de um “L” invertido, e sua margem medial não possui fossa e compõe os limites da fenestra supratemporal. Em vista látero-ventral observa-se que o quadrado e o quadrado-jugal contactam o pós-orbital, o que pode ser visto na face ventral do pós-orbital. A margem anterior do pós-orbital é concava e servia de encaixe para o

palpebral posterior. Na barra temporal há estrias de inserção do “*ear flap*”. Observa-se pouca ornamentação no geral.

Parietal: Inicia-se na região anterior das aberturas temporais superiores estendendo-se até o início do supraoccipital (Fig. 4A; Fig. 5A e B). Em vista dorsal é retangular, e marcado por cristas laterais que precedem sua contribuição para as fossas supratemporais. Sua margem posterior apresenta espessamento que continua nos esquamosais envolvendo o supraoccipital. Não possui cristas sagital e/ou medial. Além do frontal, o parietal entra em contato com o látero-esfenoide lateralmente. Esse contato pode ser visualizado na fossa supratemporal. A ornamentação é pouco desenvolvida, por se tratar de um indivíduo juvenil.

Supraoccipital: Está localizado no teto craniano entre o parietal e os esquamosais. Possui configuração retangular em vista dorsal, enquanto em vista occipital revela uma forma em “T”, devido à presença de uma crista (sagital) vertical robusta que é margeada lateralmente por pequenas depressões (Fig. 5J). Essa crista vertical atenua ventralmente, se encaixando entre os exoccipitais, mas não atingindo a margem do forâmen magnum (Fig. 5J). Em sua margem occipital há rugosidade longitudinais, que junto com as depressões laterais, são evidências de áreas de inserção muscular.

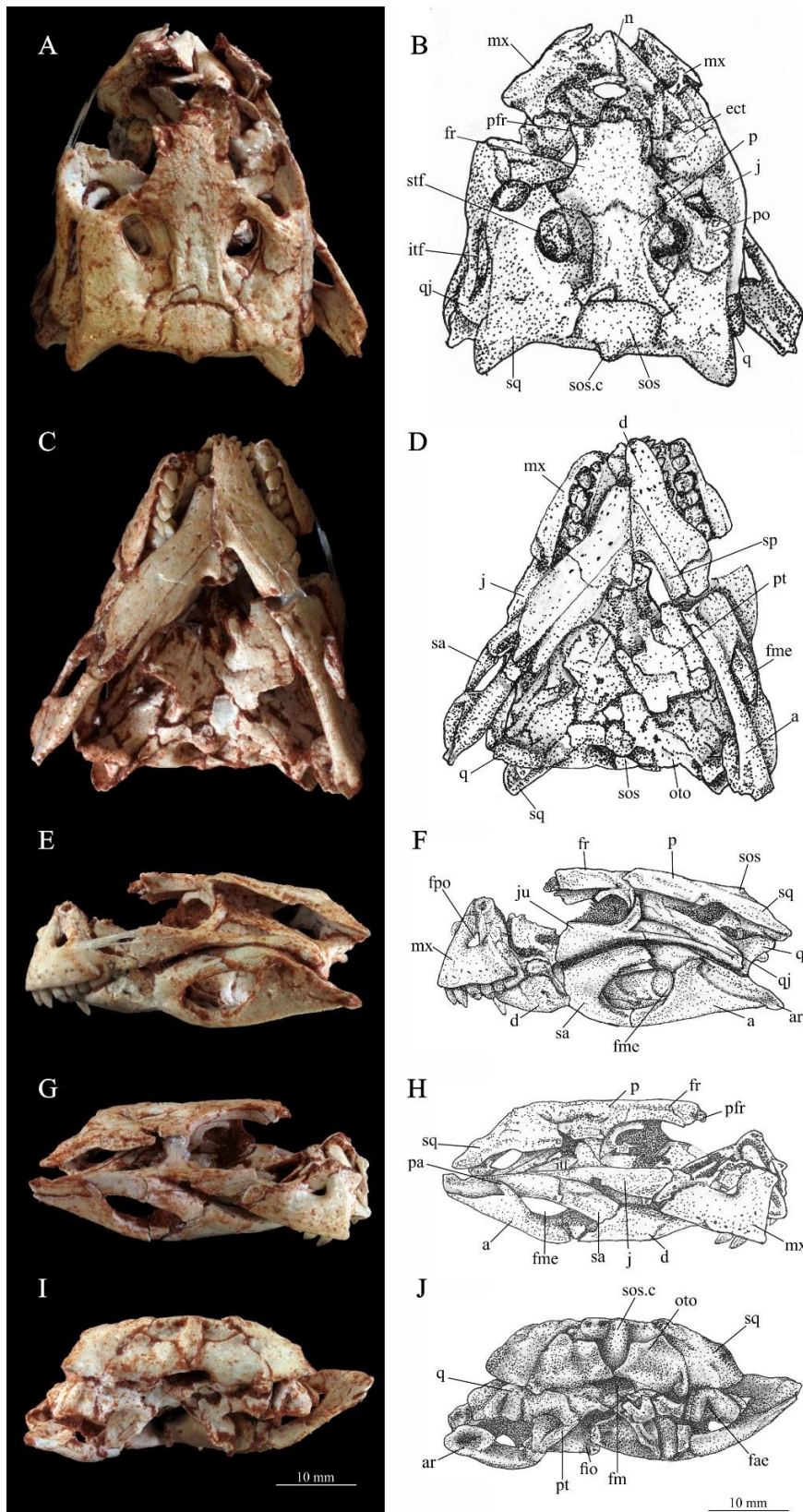


Figura 5: Fotos e esquemas do crânio de FUP-Pv 000019. A) e B) vista dorsal; C) e D) vista palatal; E) e F) vista lateral esquerda; G) e H) vista lateral direita; I) e J) vista posterior. **Abreviações:** a, angular; ar, articular; d, dentário; ect, ectopterigóide; fr, frontal; fae, *foramen aerum*; fio, *foramem intemandibular oralis*; fm, *foramem magnum*;

fme, fenestra mandibular; **fpo**, fenestra pós-orbital; **itf**, fenestra infratemporal; **j**, jugal; **mx**, maxila; **n**, nasal; **oto**, otoccipital; **p**, parietal; **pa**, processo do articular; **pfr**, pré-frontal; **po**, pós-orbital; **pt**, pterigóide; **q**, quadrado; **qj**, quadradojugal; **sa**, surangular; **sos**, supraoccipital; **sos.c**, crista do supraoccipital; **sp**, esplenial; **sq**, esquamosal; **stf**, fenestra supratemporal.

Otoccipital: Estão localizados na região occipital, entre a crista medial do supraoccipital. Os mesmos possuem um formato de asa, com uma depressão na região de sutura com o supraoccipital (Fig. 4F; Fig. 5J). São verticais e transversalmente largos, e nesse espécime possui um pequeno processo dorsal em formato de cunha, que se encaixa entre o supraoccipital e o esquamosal. Adicionalmente, os exoccipitais compõem quase que inteiramente o forâmen magnum, com exceção de sua margem ventral, porém contribui pouco para a formação do côndilo occipital, que é formado majoritariamente pelo basioccipital.

Esquamosal: Margeia a abertura temporal superior em sua porção posterior, na porção médio-lateral está entre o parietal e a sutura do supraoccipital (Fig. 4A; Fig. 5A e B). Anteriormente, faz contato com o pós-orbital e, posteriormente, com exoccipital e ventralmente com o quadrado. Dorsalmente desenvolve uma morfologia trapezoidal, marcada por um processo posterior agudo, que ultrapassa a superfície occipital. O esquamosal é expandido lateralmente formando barra temporal, que sobrepõe o recesso ótico. Esta barra é levemente defletida ventralmente na sua margem lateral. Assim com outros ossos do teto craniano, possui apenas ornamentação incipiente em forma de irregularidades na sua superfície.

Quadrado: Em vista lateral, sua porção distal é inclinada dorsoventralmente (Fig. 4D; Fig. 5E e F), enquanto ventralmente apresenta uma curvatura medial, onde

contata os ossos do basicrânio (basisfenoide e basioccipital) (Fig. 5D e J), além dos pterigóides. Também se relaciona dorsalmente com o esquamosal, e ventrolateralmente com o quadradojugal (Fig. 5D). A porção dorsal do quadrado apresenta depressão elíptica lateral, que compõe seu recesso ótico. Este é medialmente profundo, com uma incisão ótica bem marcada e dorso-posteriormente disposta, onde se insere o meato auditivo externo (EAM), caracterizado por possuir uma grande câmara anterior separa da cavidade do ouvido interno propriamente dita por um largo septo (*otic butress* sensu Montefeltro *et al.*, 2016). Esta última apresenta margem arredondada com um pequeno espessamento de borda. O processo distal do quadrado desenvolve os côndilos lateral e medial, sendo o lateral com uma maior superfície de articulação e separados por um sulco ventral. Em vista occipital, o processo articular do quadrado traz um *foramen aerum* relativamente grande em relação ao elemento (Fig. 4F; Fig. 5J), que se desenvolve a partir de um profundo sulco que atinge a divisão entre os côndilos (Fig. 5J). Adicionalmente, esta porção do quadrado também apresenta uma projeção aguda posterior, levemente inclinada na direção ventral, que contacta a superfície ventral do processo posterior do esquamosal. Também é importante ressaltar a concavidade ventral presente no quadrado, próximos aos côndilos, que está associada a um sulco raso. Apresentando seus côndilos articulares com a mandíbula, que são separados entre si por uma reentrância em sua margem ventral. Na superfície dorsal mantém-se em contato com o esquamosal. Rostrolateralmente articula-se amplamente com o quadradojugal. Por fim, texturalmente, o quadrado é liso, assim como visto em outros crocodiliformes, independente de seus estágios ontogenéticos.

Ectopterigóide: Localizado ventralmente, e parcialmente fragmentado, o ectopterigóide neste espécime é um elemento alongado em seu eixo anteroposterior, com sua porção anterior inclinada dorsolateralmente, onde forma um contato triplo com a maxila e jugal (Fig. 4A; Fig. 5A e B), porém não participando da margem o alvéolo do molar mais posterior, assim como nos *Caipirasuchus* e *Candidodon*, já em *Mariliasuchus* o ectopterigóide participa da margem lateral do alvéolo do último dente do maxilar. Seu processo ventral é mais transversalmente expandido, compondo uma longa sutura com as asas do pterigóide, de modo a formar uma única superfície sólida. Em vista palatal, suas margens medial e posterior são responsáveis por marcar a fenestra suborbital. Esta aparenta ter sido elíptica, com eixo maior anteroposterior. Na sua superfície dorsal, próximo a sua margem lateral, os ectopterigóides se tornam visivelmente mais espessos e robustos, aumentando a área de inserção do *M. pterigoideus dorsalis* e também da cartilagem transiliens.

Pterigóides: As asas dos pterigóides possuem um formato triangular e são inclinadas lateralmente, com o vértice voltado para a região posterior (Fig. 4B; Fig. 5C e D). Não apresentam grande espessura, sendo elementos laminados e/ou achatados dorsoventralmente. Em vista palatal, sua margem posterior forma o contato com o basiesfenóide, que apesar de fragmentado, aparenta ter tido um formato triangular (Fig. 5D). Esta região também é circundada por dois processos posteriores dos pterigóides, que localmente estão suturados aos quadrados. Os pterigóides também são marcados por uma clara depressão medial anteroposterior, que se exacerba quando próxima da coana. Esta está localizada principalmente nos pterigóides, mas também nos ectopterigóides e palatinos anteriormente. Infelizmente, devido ao parcial colapso do crânio, a morfologia da coana não pode ser integralmente

observada, preservando somente um possível septo sagital. Também devido a fragmentação parcial, foi possível distinguir a projeção anterodorsal que fecha os sinos paranasais.

Ossos do basicrânio: Os componentes do basicrânio estão muito fragmentados devido a compressão dorsoventral a qual o crânio foi submetido. Contudo, foi possível inferir um formato triangular para o basiesfenóide em vista palatal, que está contido entre os pterigóides, quadrados e basioccipital. Este último é fino anteroposteriormente e está melhor preservado, sendo que em vista occipital forma o côndilo occipital e depois expande-se transversalmente em direção a superfície palatal.

PÓS-CRÂNIO

Vértebras dorsais: São uma sequência com sete vértebras dorsais preservadas articuladas, da porção mais anterior (média), isso devido as mesmas estarem aumentando de tamanho como é possível observar pelas costelas preservadas. Do lado direito e esquerdo parte das costelas estão respectivamente articuladas e semi-articuladas, por isso infere-se que são vértebras dorsais anteriores e medias (Fig. 6A e B). No exemplar preservado estão faltando apenas pequenas porções do centro vertebral e dos processos transversos de algumas vértebras preservadas. No geral, as vértebras estão em bom estado de preservação.

As vértebras da porção média da série preservada, vd3, vd4 e vd5 apresentam o centro com o melhor estado de preservação. Os centros vertebrais são ligeiramente anficélicos e/ou pouco anficélicos, possuindo formato de carretel, com as faces lateral e ventral anteroposteriormente côncavas. Nas vertebrae com o centro fragmentado

observa-se que o tecido ósseo esponjoso não está desenvolvido. As suturas entre o centro e o arco estão presentes, sendo sutis, entretanto, bem visíveis, diferentemente do que ocorre nas caudais descritas neste trabalho, onde as suturas neuro-centrais não estão presentes. Os arcos neurais em vista lateral ocupam toda superfície dorsal do centro.

Os canais neurais, por estarem articulados, são de difícil observação em todas as dorsais preservadas, exceto nas dorsais que estão fragmentadas, onde o canal é observado. O canal neural é ligeiramente mais largo que alto, a borda é plana e achatada, é relativamente grande ocupando boa parte da base do arco neural, de modo que as laterais têm paredes ósseas finas.

Nas vértebras dorsais, as parapófises, diapófises, pré-zigapófises e pós-zigapófises estão presentes na maior parte da sequência de vértebras preservadas, porém pouco visíveis (Fig. 6H), pois as vértebras estão articuladas. As parapófises são mais curtas que as diapófises, se inclinam ligeiramente para frente, e se projetam horizontalmente para os lados. Em seção transversal as parapófises das vértebras anteriores preservadas são elípticas, reforçadas ventralmente por uma lâmina/protuberância centro-parapofiseal. Essa condição muda conforme se caminha para as vértebras posteriores mais preservadas, onde as parapófises ficam mais achatadas dorsoventralmente, e essa lâmina/protuberância centro-parapofiseal desaparece.

A diapófise é mais longa que a parapófise, e se projeta para cima e para trás nas vértebras posteriores preservadas, de modo que a articulação da porção distal fica ligeiramente posicionada para cima da parapófise. Assim como na parapófise, a

diapófise apresenta uma lâmina/protuberância ventral centro-diapofiseal. Em seção transversal é elíptica, com o eixo maior projetado anteroposteriormente. Nas vértebras torácicas mais posteriores preservadas, a parapófise se une a diapófises por uma lâmina diapo-parapofiseal.

Aparentemente, a pré-zigapófise é uma pequena protuberância, que se projeta a partir da margem anteroposterior da parapófise. A pós-zigapófise é uma protuberância que se projeta mais lateralmente que posteriormente, a partir da base do espinho neural.

O espinho neural é uma estrutura laminar, achatada lateralmente e longa anteroposteriormente, até onde se pode observar. Não é suportada por nenhuma lâmina como a espino-prezigapofiseal.

São 14 costelas dorsais preservadas, sendo sete de cada lado (direito e esquerdo), duas delas desarticuladas. As costelas mais anteriores de ambos os lados estão melhor preservadas, e as mais posteriores preservadas somente na região do capitulum e o tuberculum. O capitulum é mais desenvolvido (longo) que o tuberculum em todas as costelas. De maneira geral o capitulum é uma projeção do eixo formado pelo eixo principal da costela. O tuberculum é um eixo divergente. Existe uma lâmina que se desenvolve entre o capitulum e o tuberculum que os une, essa região é deprimida em vista lateral e medial, apresentando uma concavidade. Das costelas preservadas, as anteriores são maiores e mais arqueadas, e as posteriores são mais retas. Em seção transversal, as costelas anteriores são elípticas, e as posteriores circulares. As margens anterior e posterior das costelas mais anteriores, nas bordas observa-se uma crista desenvolvida em toda diáfise. Nas costelas mais anteriores

preservadas em vista lateral, há uma crista pouco desenvolvida, que sai da junção entre o capitulum e o tuberculum, e percorre toda a superfície lateral da diáfise.

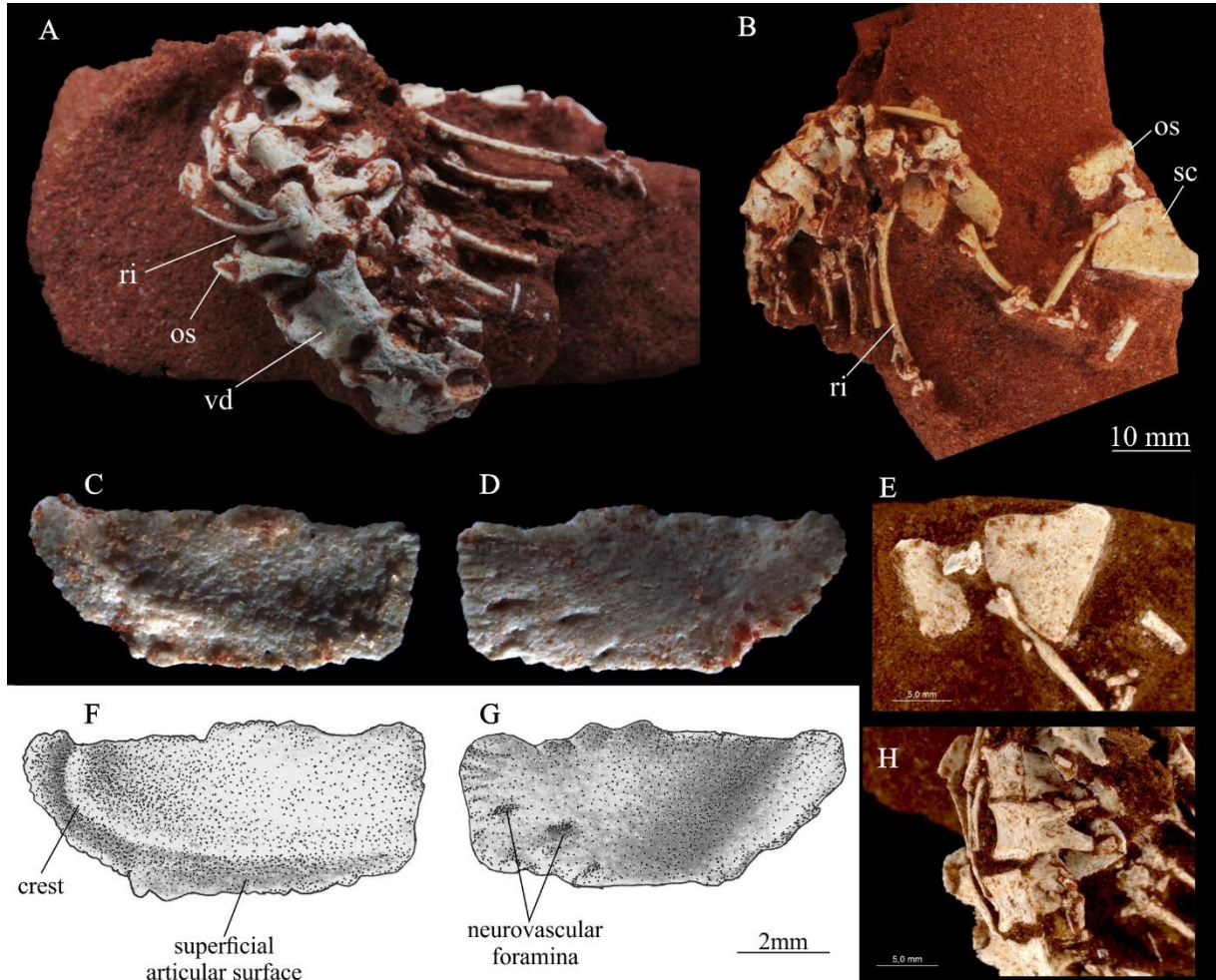


Figura 6: Fotos e ilustração da porção anterior do esqueleto axial, e escudo dermal de FUP-Pv 000019. A) esqueleto axial; B) vértebras dorsais anteriores, articuladas com osteodermos; placa dérmica da região dorsal média. C) e F) vista dorsal de placa dérmica da região dorsal média; D) e G) vista ventral; E) vista dorsal escápula; H) vértebras dorsais médias. **Abreviações:** ri, costela; vd, vértebra dorsal; os, osteodermos; sc, escápula.

Vértebras caudais: São uma série com 13 vértebras da porção médio posterior, articuladas e semi-articuladas preservadas em FUP-Pv 000019 (Fig. 7A). Apesar das sequências caudais não serem conhecidas para notossúquios basais, infere-se que se trata de vertebras da porção médio posterior. As vértebras caudais

estão bem preservadas, algumas não têm os espinhos neurais preservados, o centro vertebral de algumas vértebras está fragmentado, e os arcos hemais estão preservados e muitas vezes próximos a posição original.

Os centros vertebrais são ligeiramente anficélicos (côncavos), e estão completamente fusionados nas caudais mais posteriores, diferente do que ocorre nas dorsais anteriores preservadas, onde os centros não estão fusionados, assim como observado em indivíduos juvenis.

De maneira geral, o centro vertebral, nas caudais mais anteriores tem formato de carretel (Fig. 7B e C), e nas caudais mais posteriores são mais arredondados. As articulações são circulares nas caudais anteriores preservadas, e a face ventral nas caudais anteriores é lateralmente plana, anteroposteriormente curva e/ou côncava. Em algumas caudais a face ventral possui uma sutil crista bem pronunciada na porção posterior. Essa sutil crista lateral em algumas vértebras é mais desenvolvida na porção posterior. Em vista ventral, a face ventral apresenta um estreitamento na porção média do centro, e nas vértebras caudais mais posteriores a face ventral é côncava, deixa de ser plana e apresenta um perfil suave e transversalmente arredondado. As faces laterais são côncavas anteroposteriormente, sendo que nas caudais mais anteriores possuem uma depressão rasa e arredondada, logo abaixo do processo transversal, e nas caudais posteriores são achatadas dorsoventralmente e alongadas.

Os processos transversos são bem desenvolvidos, inclinados, projetando-se para trás com um ângulo de aproximadamente 45°. Também se projetam levemente para cima, e saem do limite dorsal do centro. O processo transversal está localizado mais ou menos na linha do centro vertebral, e na base do arco neural, ocupando

predominantemente a borda superior do centro vertebral. Os processos transversos são achatados dorsoventralmente, com um perfil praticamente laminar. Na porção ventral e posterior observa-se que é reforçado por uma lâmina, que se liga à margem ventral posterior e vai até a porção posterior do centro vertebral. Essas características estão presentes apenas nas cinco primeiras caudais preservadas. Em vista dorsal, o processo transversal apresenta uma incipiente lâmina/protuberância que liga o espinho neural margeando a porção dorsal.

O arco neural é relativamente baixo e ocupa quase toda porção dorsal do centro vertebral, sendo anteroposteriormente longo. As pré-zigapófises não são robustas (Fig. 7B), e projetam-se um pouco mais abaixo da margem de articulação anterior e posterior do centro. Essas projeções não são muito longas. As pré-zigapófises também se projetam lateralmente. Aparentemente, as pré-zigapófises não são suportadas por nenhuma lâmina, exceto por uma robusta lâmina espino-prezigapofiseal. As facetas articulares são elípticas, planas e voltadas para dentro nas primeiras caudais preservadas, e voltadas para cima nas caudais mais posteriores.

Na pós-zigapófises observa-se uma projeção simples que parte da base do espinho neural, não possuem nenhuma lâmina que as suportam. As facetas articulares são elípticas, planas e voltadas para fora nas caudais anteriores e para baixo nas caudais posteriores.

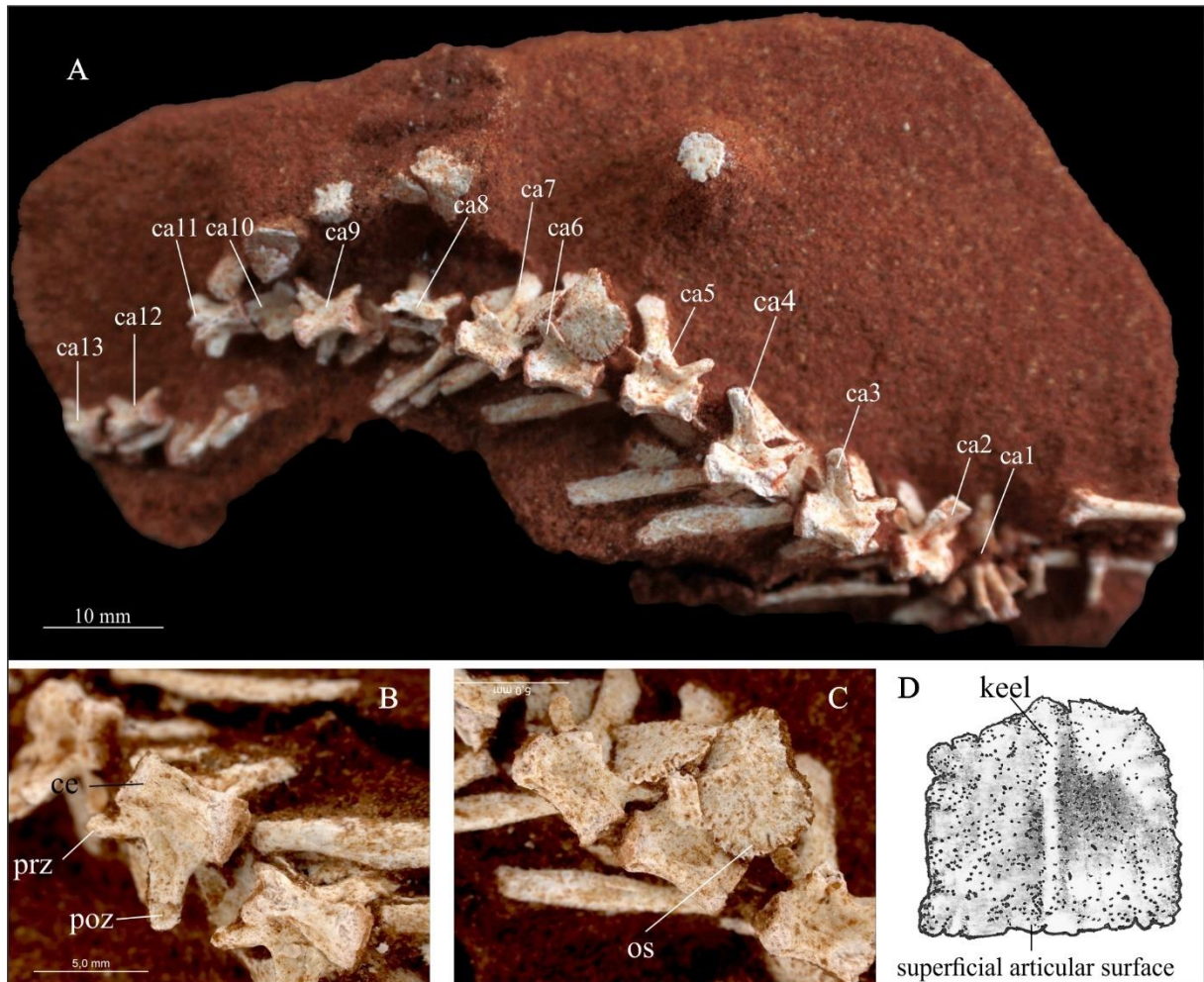


Figura 7: Fotos do esqueleto axial posterior e ilustração do osteodermos de FUP-Pv 000019. A) sequência de vértebras caudais anteriores; B) vista ventral de vértebra caudal; C) placa dérmica caudal; D) ilustração da placa dérmica caudal em vista dorsal. **Abreviações:** ce, centro vertebral; os, osteodermo; poz, pós-zigapófise; prz, pré-zigapófise.

O espinho neural está quebrado, não visível nas quatro caudais mais anteriores, exceto por um fragmento na Ca2. O espinho neural é bem achatado lateralmente, é levemente inclinado para trás, a base é mais larga anteroposteriormente pela presença da lâmina espino-prezigapofiseal já mencionada anteriormente, e pela lâmina pós-espinhal. A extremidade distal do espinho neural é arredondada, e ligeiramente mais expandida anteroposteriormente do que na porção média.

É possível observar 11 arcos hemais preservados. Apesar de não estarem exatamente articulados aos seus respectivos centros vertebrais, estão em uma posição muito próxima ao que seria a posição original. Considerando a morfologia do centro vertebral e a presença de cristas ventrolaterais na porção posterior do centro, aparentemente esses arcos hemais se articulavam na borda ventro-posterior de cada centro. Embora não se tenha certeza sobre a posição original dos arcos hemais em relação à cauda, todos eles estão inclinados de maneira semelhante para trás. De maneira geral, os arcos hemais são achatados lateralmente, tanto a projeção articular quanto a distal. Os arcos hemais associados às vértebras caudais mais anteriores são mais longos, os processos articulares são relativamente curtos, sendo o processo distal quatro vezes maior. O canal hemal é relativamente estreito e aberto dorsalmente. Portanto, não é possível saber com segurança se esse canal hemal estreito é uma condição morfológica, ou se o arco hemal foi achatado lateralmente depois do soterramento. Aparentemente, o efeito da deformação não se aplica por dois motivos: primeiro, as vértebras caudais que também estão preservadas na mesma posição não apresentam nenhum sinal de deformação, e a face ventral das vértebras caudais é estreita também, mostrando que as articulações não estariam muito espaçadas uma da outra lateralmente, indicando que os processos articulares não estariam separados um do outro. A articulação com o centro vertebral não tem uma superfície articular bem desenvolvida, e a porção distal do arco hemal termina com um perfil meio quadrado. Os arcos hemais diminuem de tamanho para a parte posterior da cauda, apresentando metade do tamanho nas caudais mais posteriores preservadas.

Coracoide: Em FUP-Pv 000019 o coracoide esquerdo está completo, medindo 15 milímetros de comprimento (Fig. 8). No material é possível observar a articulação

glenóide, o forame do coracoide, a crista e os processos em ótimo estado de preservação. A extremidade proximal do coracoide é expandida e tem um contorno retangular. Na região onde se localiza a articulação glenóide possui o formato arredondado na região de sutura com a escapula. A região da articulação glenóide é a porção mais expandida e robusta desta extremidade, e possui o formato ovalado.

O perfil da superfície articular da escapula é arredondado (Fig. 8A e C), diferente do formato de “L” e sub-retangular da maioria dos *Notosuchia*. De maneira geral, a expansão da articulação da região proximal é menos pronunciada em relação aos outros notossúquios, como por exemplo, *Simosuchus*, *Yacarerani*, dentre outros. Ao redor de toda articulação glenóide observa-se um contorno, como se fosse um lábio bem-marcado. O forâmen do coracoide está localizado perto da margem proximal, tem formato circular e está localizado no limite da região de articulação do glenóide com a escapula.

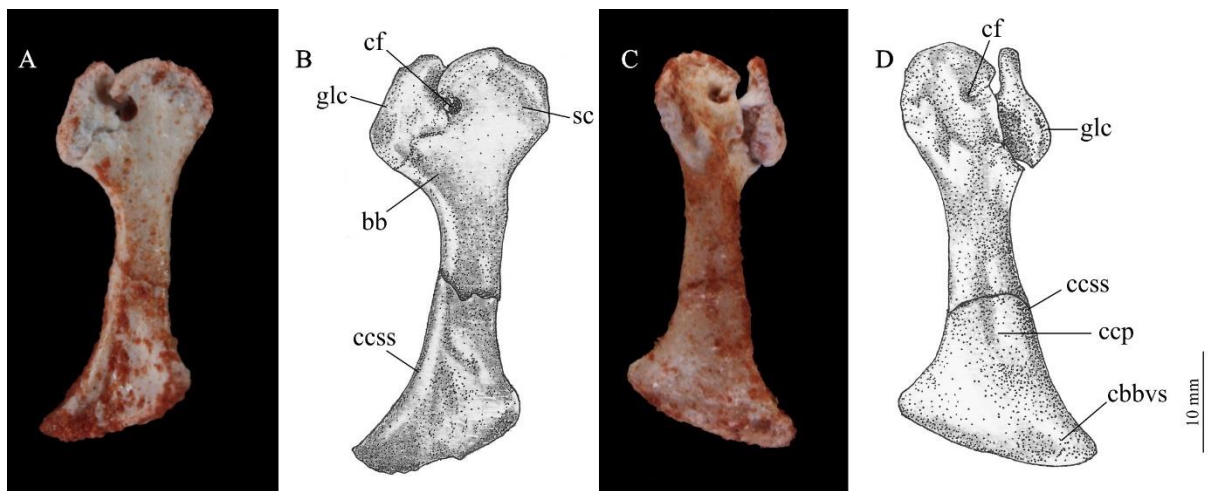


Figura 8: Fotos e desenhos ilustrando o coracoide esquerdo do holótipo FUP-Pv 000019. A) e B) vista posterior; C) e D) vista lateral. **Abreviações:** **bb**, M. bíceps brachii; **cbbvs**, M. coracobrachialis brevis ventralis; **cf**, foramen do coracoide; **ccp**, M. costocoracoideus profundus; **ccss**, M. costocoracoideus superficialis; **glc**, faceta glenóide do coracoide; **sc**, M. supracoracoideus.

A diáfise é achatada, sendo que o achatamento é mais pronunciado na porção distal, mas proximamente da margem ventral. Logo na porção mais posterior da articulação glenóide, observa-se uma crista oblíqua posteroglenóide (ocpglp) pouco desenvolvida, que se desenvolve ao longo da diáfise do coracoide. Apresenta uma depressão para inserção do músculo *biceps brachii* (bb) e o *supracoracoideus* (sc) (Fig. 8B). Porém, não apresenta uma depressão para inserção do ligamento escápulo-external. A porção distal do coracoide é torcida em relação a região proximal, formando um ângulo de 90°. A região posterior é mais expandida que a extremidade anterior, é também mais achatada, e expandida dorsoventralmente, sendo que a expansão ventral é mais desenvolvida que a dorsal. Porém, não chega a ter o desenvolvimento como em *Simosuchus*. Em vista lateral, essa região posterior apresenta uma depressão ampla e suave, que representa a inserção muscular do músculo *coracoideus profundus* (ccp), *costocoracoideus superficialis* (ccss), e *coracobrachialis brevis ventralis* (cbbvs) (Fig. 8D). Em vista medial, a porção da diáfise não apresenta nenhuma depressão.

Escápula: A escápula está fragmentada, estando sem a região anterior (Fig. 6E). Apresenta apenas a região pósterodorsal e porção média preservada. Como na preparação do exemplar ela ficou articulada com outros ossos, só é possível observar sua região medial. A seção da diáfise é mais expandida látero-medialmente, sua margem ventro-posterior é mais fina. A porção média da diáfise, que separa a porção anterior da posterior, é mais constrita. E a projeção pósterodorsal não é muito proeminente.

Úmero: Em FUP-Pv 000019 apenas o úmero direito está parcialmente preservado (Fig. 9A). A porção mais dorsal das epífises proximais está fragmentada e/ou ausente, assim como as porções condilares distais, impedindo uma descrição mais detalhada da morfologia dessas regiões. O úmero desse espécime é caracterizado por ser um elemento

fino, com diáfise alongada e majoritariamente retilínea, com apenas uma suave curvatura posterior, além de epífise proximal anteroposteriormente comprimida/achatada, porém transversalmente larga, com uma grande depressão triangular na sua porção anterior (Fig. 9D, E, F, G, H e I). A seção transversal é aproximadamente circular.

A metáfise distal se quebra antes do desenvolvimento dos côndilos articulares propriamente ditos, mas é possível observar o início da formação de uma depressão/sulco vertical intercondilar separando a porção lateral e medial. A epífise proximal é marcada na sua margem lateral pela crista deltopeitoral, que consiste em um proeminente espessamento com ápice curvado medialmente. Diferentemente de notossúquios mais derivados, em FUP-Pv 000019, assim como em *Araripesuchus*, a porção distal da crista deltopeitoral não se projeta ventralmente e, portanto, não invade a diáfise umeral (Turner, 2006; Pol et al., 2012). A grande depressão anterior supracitada é interpretada aqui como a área de inserção do *M. coracobrachialis brevis* (Fig. 9E) (cbb *sensu* Sertich & Groenke, 2010), esta é limitada lateralmente pela crista deltoide e medialmente pela margem côncava e projeção do processo umeral medial. Apesar das imagens tomográficas não permitirem a visualização de cicatrizes de inserção/origem muscular, a posição do grupo *M. pectoralis* e *M. supracoracoideus* foi inferida para o ápice anterior da crista deltopeitoral, que é a região mais espessa da mesma. Observa-se um prolongamento medial substancial do processo umeral preservado da epífise proximal, que, por consequência, gera uma margem medial com uma longa curvatura. Esta compõe a região anterior de origem do *M. triceps brachii caput mediale*, que se estendia pela diáfise (Fig. 9D, F e I).

O processo umeral medial possui uma irregularidade superficial que pode ser interpretada como a inserção do *M. subscapularis* (Fig. 9E). Em vista posterior, a epífise

proximal apresenta uma proeminente crista vertical que separa sua porção mais medial da região que margeia a crista deltóide. Entre essas, desenvolve-se uma depressão acentuada, que, potencialmente, marca os limites entre o *M. triceps brachii caput mediale* medialmente e o *M. triceps brachii caput laterale* lateralmente (Fig. 9D, E, F, G, H e I). Dorsalmente, a região de inserção do *M. scapulothoracalis* não foi preservada completamente. A diáfise, em sua região média, possui seção transversal com formato subcircular/subtriangular e, juntamente com as metáfises, apresenta superfície do perióstio relativamente lisa.

Rádio: Estão preservados o rádio direito e esquerdo, ambos semi-articulados com a ulna (Fig. 9A e B). O elemento esquerdo está melhor preservado, incluindo sua extremidade proximal articular, porém não a distal. O rádio direito, mesmo incompleto, mede aproximadamente 2,4 mm de espessura, marcado por uma diáfise retilínea, delgada e alongada, região articular proximal com formato retangular em contorno e laterais arredondadas.

Na porção medial da diáfise observa-se uma inclinação ântero-medial suave. A superfície articular apresenta uma leve concavidade que articula com os côndilos do úmero. Na margem lateral, observa-se uma leve expansão defletindo ventralmente para a faceta proximal da ulna. Anterior à superfície articular proximal, é possível identificar uma cicatriz/sulco bem marcado que se estende ao longo da diáfise até a região distal, onde se encontrariam os limites mais laterais do *M. supinator* (Fig. 9J, K e L).

Ulna: As duas estão preservadas, a direita e a esquerda, e, assim como no rádio, o esquerdo está melhor preservado, com a região de articulação proximal intacta (Fig. 9A e B). A ulna é anteroposteriormente mais curta que o rádio, com aproximadamente 1.9

mm de comprimento. A diáfise desta é constricta mediolateralmente em relação a sua extremidade proximal. Em vista proximal, é possível observar a superfície articular ulnar, com um formato subtriangular, composta por uma superfície bilobada para a recepção do rádio e dos côndilos umerais, além de um processo olecraniano com formato retangular e deslocado em relação ao eixo principal da diáfise.

Ventralmente ao processo olecraniano é possível observar a área de inserção do *triceps brevis*, e passando para uma perspectiva lateral, há também a presença de um sulco longitudinal nesta superfície, que aqui é interpretado como a interface/limite entre os músculos *M. extensor carpi radialis brevis* dorsalmente, e *M. flexor ulnaris* ventralmente (Fig. 9M e N) (Meers, 2003; Sertich & Groeke, 2010). Em vista anterior, é possível distinguir uma crista longitudinal que percorre a diáfise, também presente na ulna de outros táxons (*Simosuchus clarki* Wu & Sues, 1996; *Yacararani* Leardi et al. 2015). Abaixo da articulação proximal observa-se um sulco/fossa profundo bem-marcado em vista medial, marcando a origem do *M. pronator quadratus* (Fig. 9M).

Manus (autopodium): Diferentemente de outros candidodontídeos, que não apresentam elementos do autopódio bem preservados, FUP-Pv 000019 tem uma mão esquerda e outra direita parcialmente completa (Fig. 9A, B e C; Fig. 10). Uma fratura percorre a porção distal da ulna e rádio e carpais proximais (radial, ulnar e pisiforme), causando a perda, pelo menos parcial, dessas regiões e/ou elementos. Contudo, todos os cinco metacarpais/metapodiais estão presentes e articulados uns com os outros. Adicionalmente, os dígitos I e II encontram-se completos, com fórmula falangeal 2:3 e terminando em falanges ungueais recurvadas e lateromedialmente comprimidas.

Os carpais proximais, mesmo que parcialmente preservados, encontram-se articulados em posição de vida com a região distal do ulnar, o maior elemento, paralela ao radial, e o pisiforme posterolateral em relação ao dois. O ulnar está diretamente acima dos metacarpais I e II, enquanto o radial se localiza próximo aos metacarpais II, IV e V. O pisiforme consiste em uma pequena ossificação semi-arredondada e levemente achatada dorsoventralmente, com um possível forame neurovascular se desenvolvendo em uma reentrância posterior.

Os metapodiais são marcados por processos articulares proximais com formatos triangulares em vista anterior, diáfises com comprimentos e espessura transversal inversamente proporcionais, e o desenvolvimento de côndilos articulares distais. Estes se encontram articulados em sucessão, com o processo articular proximal do MC I sobrepondo-se o MC II e assim sucessivamente (Fig. 10A e B). A articulação entre elementos se dá nos processos proximais, através de projeções mediais ventralmente côncavas, que se encaixam em superfícies convexas nas laterais da face anterior das mesmas, resultando em um arranjo em série. Diferentemente de outros notossúquios com elementos do autopódio conhecidos, as cristas longitudinais separando as áreas de articulação na região proximal em vista anterior/dorsal são pouco desenvolvidas (Turner, 2006; Sertich & Groeke, 2010).

O MC I é o metapódio mais robusto (Fig. 10A e B), proximodistalmente curto, com uma diáfise espessa, seção transversal mais elíptica e tróclea bem desenvolvida na extremidade distal, marcada por depressão semicircular medial separando os côndilos articulares, que são aproximadamente simétricos.

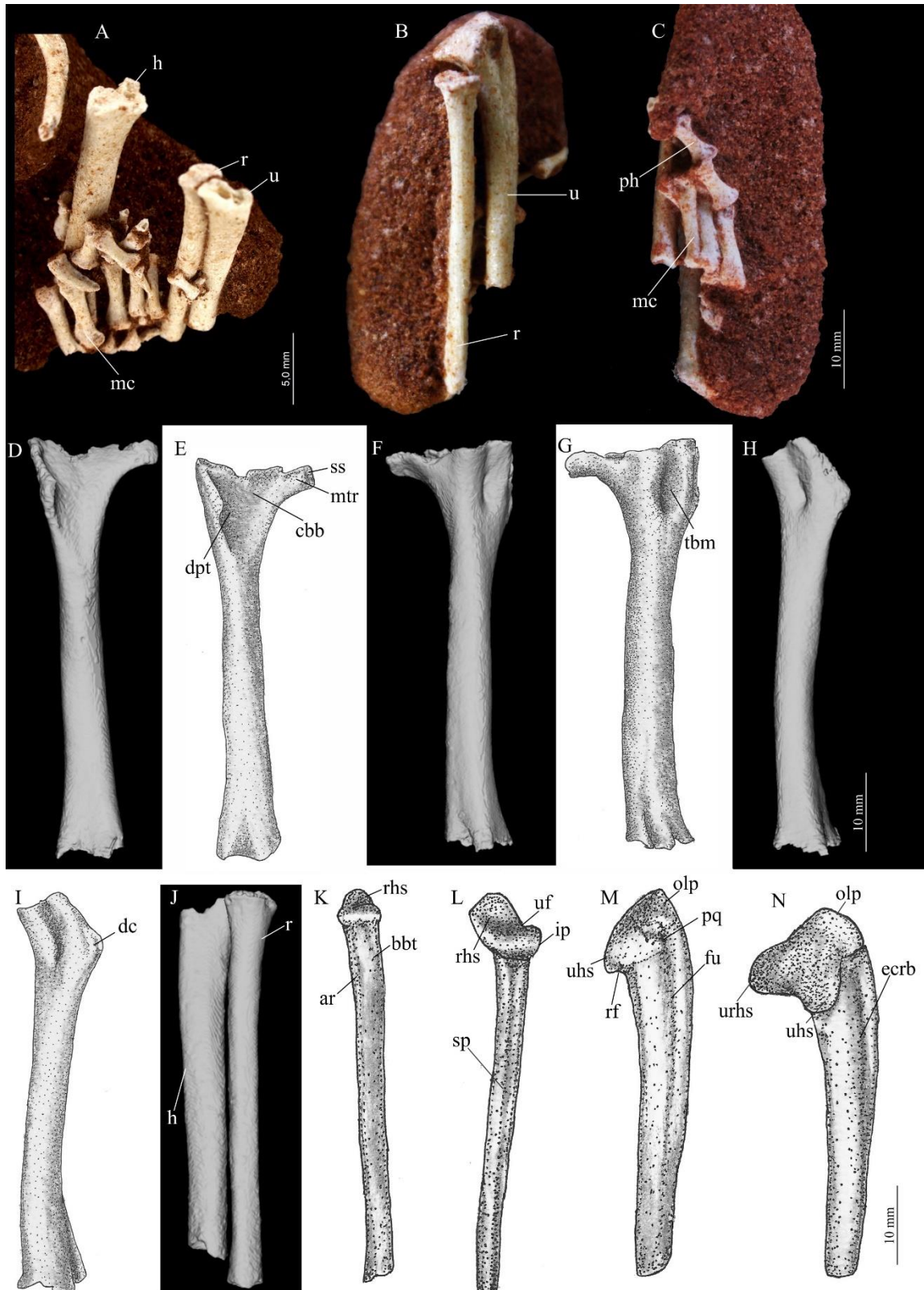


Figura 9: Fotos do esqueleto, segmentação 3D e desenhos dos ossos da porção apendicular anterior de FUP-Pv 000019. A) mão direita articulada em vista dorsal; B) e C) mão esquerda articulada. Úmero direito. D) e) vista anterior; F) e G) vista posterior; H) e I) vista lateral; J) rádio e ulna direita; K) e L) rádio esquerdo vista lateral; M) e N) rádio e ulna direita vista anterior e lateral.

ulna esquerda vista lateral. **Abreviações:** **ar**, M. aductor radialis; **bbt**, M. bíceps branchii tubérculo de inserção; **cbb**, M. coracobrachialis; **dc**, M. deltoideus clavicularis; **dpt**, crista deltopeitoral; **ecrb**, M. extensor carpi radialis brevis; **fu**, M. flexor ulnaris; **h**, úmero, **ip**, processo lateral radiohumeral da face articular; **mc**, metacarpal; **mtr**, crista medial do tríceps; **olp**, processo oleocraneano; **pq**, M. pronator quadratus; **r**, rádio; **rf**, faceta radial; **rhs**, face articular do radiohumeral; **sp**, M. supinator; **ss**, M. subscapularis; **tbm**, M. tríceps branchii caput mediale; **u**, ulna; **uf**, faceta ulnar; **uhs**, faceta ulnar humeral; **urhs**, faceta radiohumeral da ulna.

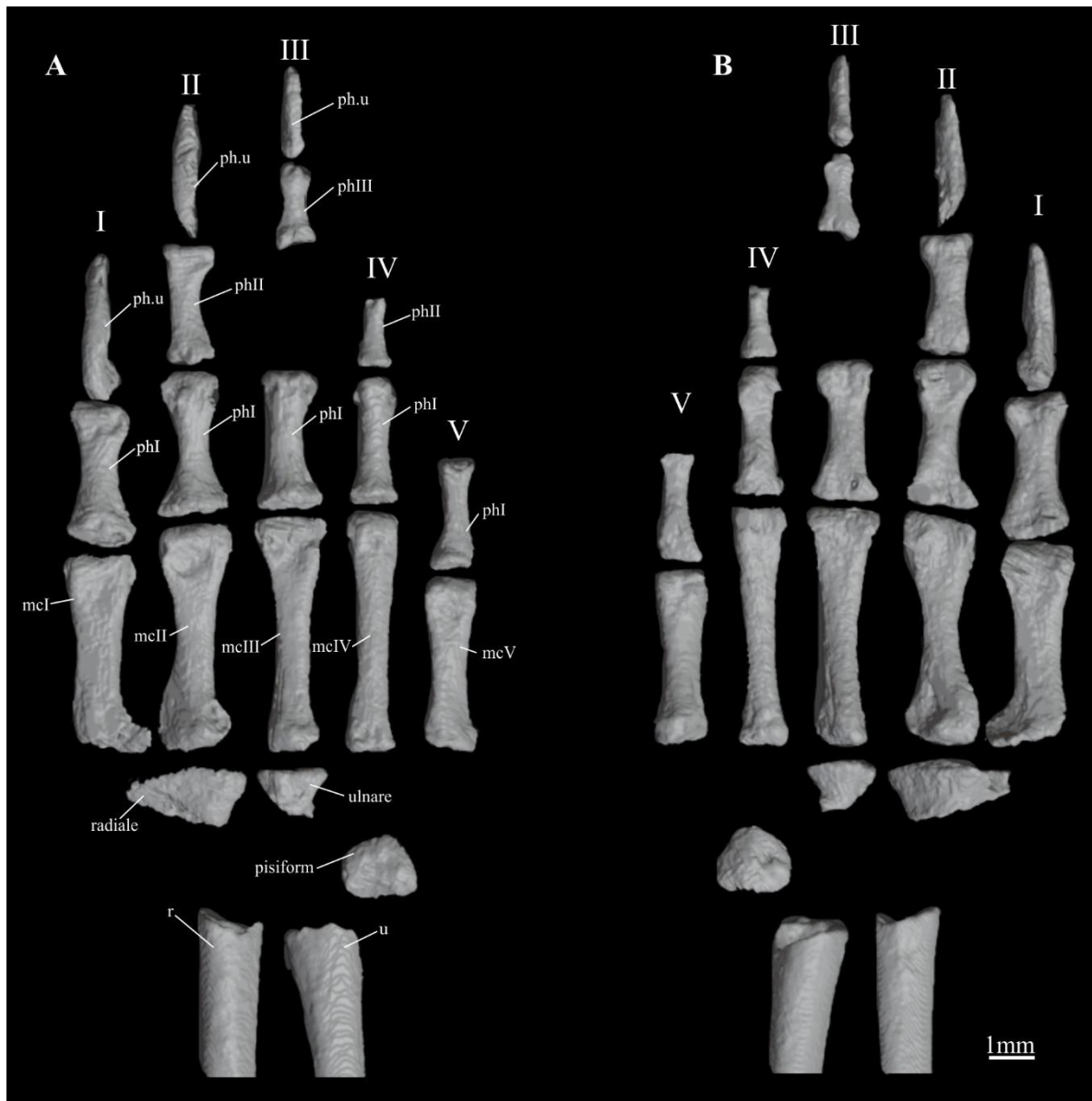


Figura 10: Segmentação 3D dos elementos da mão direita desarticulados de FUP-Pv 000019. A) vista dorsal; B) vista palmar. **Abreviações:** **mc**, metacarpal; **ph**, falanges; **ph.u**, falanges ungueais; **r**, rádio; **u**, ulna; **I, II, III, IV e V**, número dos dígitos.

O MC II possui um maior comprimento próximo-distal (Fig. 10A e B), processo proximal e tróclea mais transversalmente largos, além de um visível achatamento da diáfise. Observa-se, também, devido ao truncamento dos elementos metapodiais, uma torção/rotação da porção articular proximal em relação a tróclea, de modo a compensar a inclinação gerada pela articulação. Esta rotação é mais exacerbada nos MC III, IV e V (Fig. 10A e B), que são marcados por um alongamento e afinamento ainda maior das diáfises, tornando-se elementos mais gráceis em relação aos mediais.

Assim como mencionado acima, somente os dígitos I e II possuem todos as falanges preservadas (Fig. 10A e B), com o último ainda articulado, porém com uma forte inflexão posterior. A falange proximal do primeiro dígito é alongada, apresenta metáfise proximal constricta mediolateralmente e um arqueamento anterior da diáfise, gerando uma superfície palmar côncava. A tróclea é expandida transversalmente e apresenta cêndilos assimétricos, sendo o medial maior e mais anteriormente projetado que o lateral, gerando uma superfície articular inclinada, que também se propaga na faceta de articulação proximal da falange ungueal, que é deslocada em relação ao eixo principal. Esta é a maior das falanges terminais, caracterizada por uma lâmina comprimida lateralmente e com faceta palmar côncava, ganhando um aspecto recurvado. Sua superfície lateral e medial apresenta um sulco longitudinal, consistente com irrigação sanguínea que alimentava uma cobertura queratinosa, assim como em arcossauros atuais (Romer 1956).

O segundo dígito é composto por uma sequência de três falanges (Fig. 10A e B), incluindo a ungueal, também em formato de garra. A mais proximal delas é mais alta dorsoventralmente e tem a região proximal transversalmente expandida para acompanhar a tróclea do MC II, seguida de uma segunda falange de morfologia similar, porém menor e com margem medial mais recurvada que a lateral (Fig. 10A e B). A falange ungueal do

segundo dígito é menor que a primeira, mas ainda conserva seu aspecto e inserção inclinada em relação ao seu eixo longitudinal.

O MC III é mais alongado proximodistalmente que o MC I e II (Fig. 10A e B), e, assim com o último, também dispõe de côndilos aproximadamente simétricos. A primeira falange segue o padrão de sua equivalente no dígito II, sendo mais dorsoventralmente alta que o metacarpal ao qual se articula, com diáfise constricta e porções proximais e distais expandidas com dimensões similares. Infelizmente, este dígito não se encontra completo, uma vez que a segunda falange foi perdida. Ainda assim, a terceira e quarta (ungueal) estão presentes e preservadas em proximidade uma da outra. A terceira falange é diminuta, mais achatada dorsoventralmente em relação as posteriores, porém suas epífises proximal e distal estão parcialmente erodidas, perdendo detalhes anatômicos. A falange terminal do terceiro dígito também consiste em garra mediolateralmente comprimida, ventralmente recurvada e com articulação deslocada de sua extensão principal, mas neste caso substancialmente menor que as falanges ungueais dos dígitos I e II.

O quarto dígito é formado por um metacarpal alongado (Fig. 10A e B), marcado por uma transição mais suave entre a diáfise e as extremidades proximal e distal, sua única falange proximal preservada é mais curta e detém inflexão ventral da metáfise que sucede a concavidade proximal de articulação.

Por fim, o quinto dígito (Fig. 10A e B), completo com suas duas falanges, é marcado pelo seu aspecto mais tubular, com diáfises retilíneas e pouca constrição lateral e/ou expansão transversal das extremidades. Seu metacarpal, o MC V, é o mais curto da série e o que apresenta o maior nível de rotação da porção proximal em relação a tróclea.

Faz-se necessário ressaltar o nível de incerteza quanto a fórmula falangeal não só de FUP-Pv 000019, mas também de outros notossúquios, que raramente dispõem de

autopódios bem preservados (Turner 2006; Nascimento & Zaher, 2010; Sertich & Groeke, 2010). Apesar de seu potencial conservativo nas linhagens de tetrápodes, crocodilianos vivos apresentam discrepâncias interespecíficas relevantes de suas fórmulas falangeais, mesmo que proximamente aparentados, além de não haver, necessariamente, uma relação direta entre número de núcleos de ossificação durante a ontogenia e o número fixo de falanges na maturidade. (Romer, 1956; Vieira et al., 2016; Gregorovičová et al., 2018). Sendo assim, é preciso cautela ao extrapolar um número fixo para notossúquios baseados em espécimes completos, não sendo possível determinar, em alguns casos, a completude/incompletude com um razoável nível de segurança.

Osteodermos: Existem osteodermos preservados na região dorsal (Fig. 6C, D, F e G) e na caudal (Fig. 7C e D), alguns com placas isoladas mais perto das vértebras caudais. Os osteodermos estão semiarticulados, aderidos às vértebras na região do espinho neural, configurando duas fileiras de placas ósseas parassagitais. As placas dérmicas preservadas estão associadas à sequência de vértebras preservadas. As placas da região dorsal diferem morfológicamente das placas dérmicas da região caudal. Na região dorsal/torácica as placas dérmicas têm formato aproximadamente retangular, a superfície ventral não apresenta o padrão *criss-cross* (Fig. 6C, D, F e G). A borda medial é reta indicando que as duas fileiras parassagitais se conectavam medialmente uma com a outra, tanto a borda da superfície posterior e anterior são retas e paralelas entre si (Fig. 11A, B e C). A margem/borda lateral é suavemente arredondada na porção látero-anterior, e apresenta uma pequena projeção na borda látero-posterior. Em vista externa, ocorre uma ornamentação incipiente, na forma de pequenas depressões e sulcos rasos. No entanto, por ser juvenil essa ornamentação não é bem desenvolvida, ou pode ser que seja normal do indivíduo. Nas placas dérmicas dorsais há uma crista que é pouco desenvolvida

orientada dorsoposteriormente e deslocada para borda lateral (Fig. 6C, D, F e G). Essas cristas parecem não se desenvolver por toda crista anteroposterior da placa dérmica.

As placas dérmicas caudais mais anteriores e médias apresentam um contorno quadrangular (Fig. 7C e D) e têm a superfície interna sem o padrão criss-cross como o que ocorre nas placas dérmicas torácicas. As placas dérmicas apresentam a borda lateral reta, e a crista anteroposterior mais aguda e desenvolvida. As cristas estão mais centralizadas, ao invés de estar deslocadas para a borda lateral como nas dorsais. As cristas não se desenvolvem até a borda anterior o que indica sobreposição. Nas caudais mais distais as cristas são menos compridas e arredondadas.

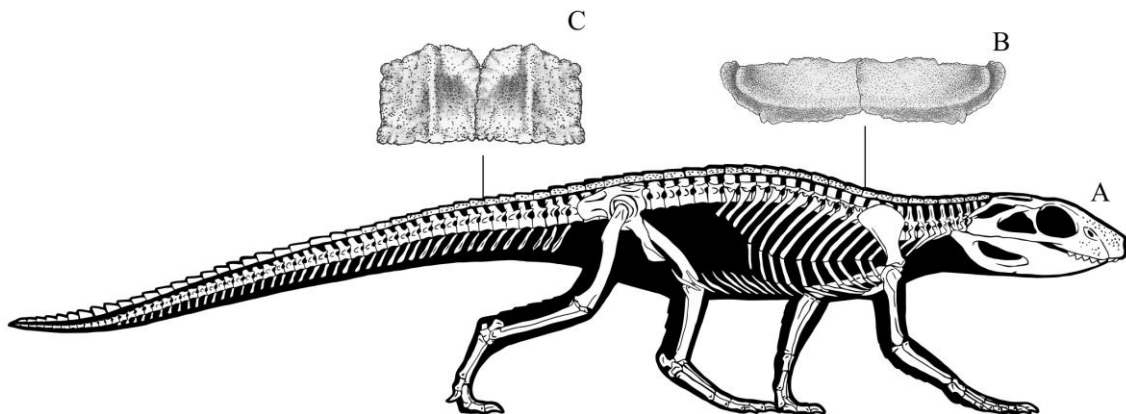


Figura 11: FUP-Pv 000019. A) reconstituição do esqueleto em vista lateral (By. Felipe Alves Elias); B) placas dérmicas dorsais articuladas; C) placas dérmicas caudais articuladas.

3.2 Sistemática Filogenética

A análise filogenética reteve 1.440 árvores mais parcimoniosas, com 1.712 passos (Informação Suplementar II). Em destaque temos a recuperação da família Candidodontidae como grupo-irmão dos demais notossúquios na topologia de consenso estrito. Este resultado só foi possível através da exclusão de táxons muitos incompletos

(por exemplo, *Coringasuchus*, *Microsuchus*, *Neuquensuchus*, *Pabwehshi* e *Pehuenchesuchus*, seguindo o protocolo utilizado por Fiorelli et al. 2016), que causam uma enorme politomia na árvore, colapsando grande parte dos grupos de crocodylomorfos. Também foi excluída da análise a espécie *Chimaeresuchus paradoxus* que, após a revisão de sua codificação, assim como os táxons mencionados acima, estava causando politomias entre muitos grupos de crocodylomorfos.

A topologia geral de Notosuchia é distinta daquelas obtida por Pol et al. (2012, 2014), Leardi et al. (2015a), Leardi et al. (2015b), Fiorelli et al. (2016), Martin & De Broin (2016) e Martinelli et al. (2018), uma vez que *Libycosuchus* e *Simosuchus* divergem antes do último ancestral em comum mais recente entre os denominados ‘notossúquios avançados’ (Pol, 2005) e os sebecossúquios (Fig. 12).

No presente trabalho a família Candidodontidae seria a linhagem mais basal de notossúquios, tendo como espécie mais basal *Candidodon itapecurensis*, seguida por uma dicotomia entre *Lavocatchampsia* e FUP-Pv 000019 e o clado que inclui *Pakasuchus kapilimai* e *Malawisuchus mwakayasyunguti*. As sinapomorfias que unem o clado são os caracteres: 76 (área de inserção para M. pterigoideus posterior não se estendendo para a superfície lateral do angular (0)); 106 (quatro dentes pré-maxilares – não preservados em FUP-Pv 000019 e *Lavocatchampsia* (1)); 186 (haste posterior na borda posterior da sínfise mandibular (1)); 361 (largura do palatino ao nível da extremidade anterior da fenestra suborbital com cerca da metade da largura do palato maxilar); 388 (nenhuma ou pouca variação do tamanho dos denticulos ao longo das carenas denticuladas (0)).

Após a divergência de Candidodontidae, foi recuperada, assim como em outros trabalhos, uma relação evolutiva próxima entre Uruguaysuchidae e Peirosauridae, cujo ancestral em comum forma uma dicotomia com Ziphosuchia.

Assim como citado acima, as relações evolutivas dentro de Ziphosuchia são levemente divergentes de outros trabalhos, uma vez que *Libycosuchus* e *Simosuchus* não têm relação próxima com os ‘notossúquios avançados’ mais basais. Curiosamente, estes também estão mais relacionados, formando um pequeno clado que inclui *Llanosuchus*, *Morrinhosuchus* e *Notosuchus*, divergindo antes dos demais. A topologia de táxons mais derivados, incluindo Sphagesauridae e afins, mantém-se a mesma, marcada pela presença de esfagossauros de pequeno porte (essencialmente do gênero *Caipirasuchus*) e de grande porte (*Armadillosuchus* e *Caryonosuchus*). Por fim, os baurussuquídeos e sebecídeos, diferentemente de Larsson & Sues (2007), continuam por formar o clado Sebecosuchia.

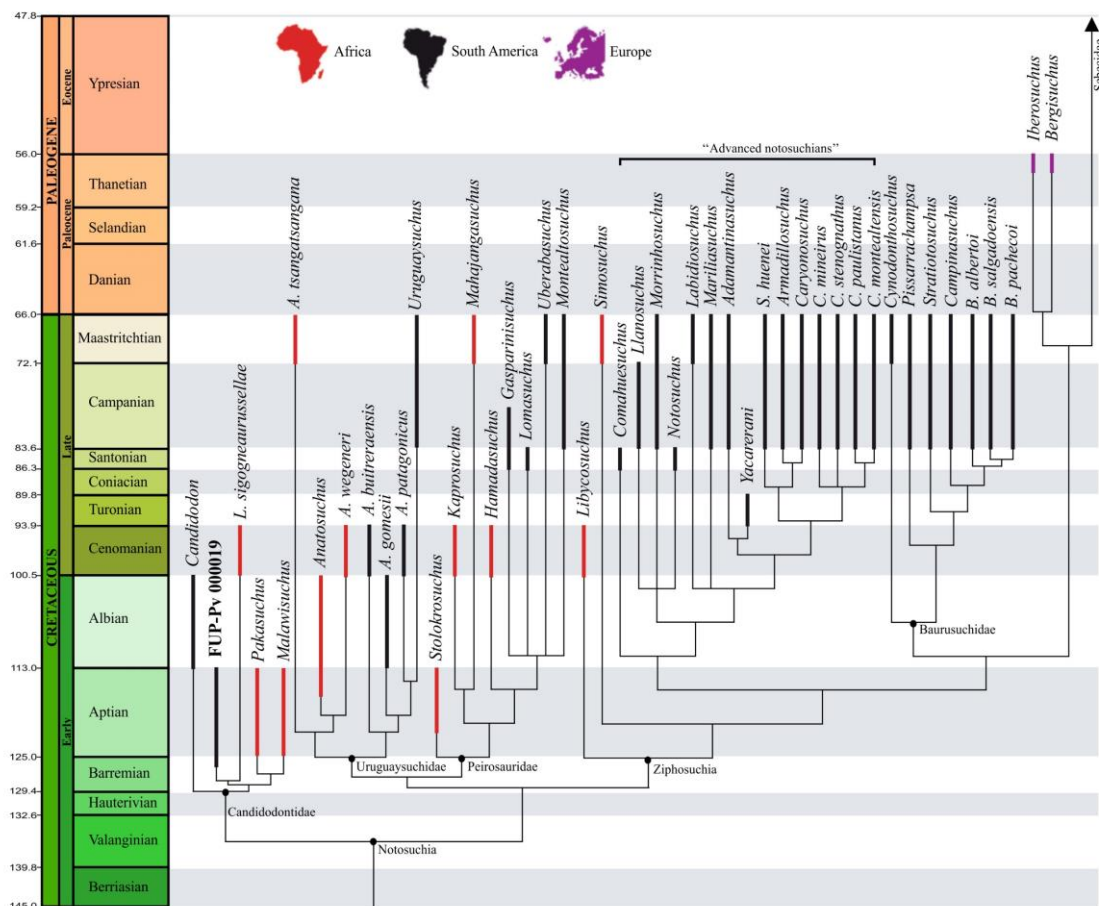


Figura 12: Filogenia baseada na matriz de Fiorelli et al. (2016) modificada de Pol et al. (2014) incluído o exemplar FUP-Pv 000019, utilizando caracteres ordenados (versão mais atualizada de Cunha et al., 2020). Árvore calibrada de consenso estrito de 1.440 MPTs de 1.712 passos cada.

4. DISCUSSÃO

4.1 Morfologia

O espécime FUP-Pv 000019 é um juvenil e ocupa uma posição mais basal dentro de *Notosuchia*, distinto dos “notossúquios avançados” descritos para o Cretáceo brasileiro. O espécime apresenta um conjunto de características plesiomórficas e derivadas no contexto de sua linhagem evolutiva dentro de *Mesoeucrocodylia* que no Neocretáceo culminaria nos denominados “notossúquios avançados” (*sensu* Pol et al., 2014). No entanto, faz-se necessário comparações osteológicas que englobem não somente táxons mais proximamente aparentados, mas que compartilhem um maior número de caracteres com o mesmo, como: *Candidodon*, *Malawisuchus*, *Pakasuchus* e *Lavocatchampsa* (Carvalho, 1994; Gomani, 1997; O’Connor et al., 2010; Martin & De Broin, 2016), mas também espécies mais derivadas e próximas biogeograficamente, como: *Morrinhosuchus*, *Notosuchus*, *Mariliasuchus*, além de esfagessaurídeos como *Yacarerani*, *Adamantinasuchus*, *Armadillosuchus*, e membros do gênero *Caipirasuchus* (Zaher et al., 2006; Fiorelli e Calvo, 2008; Novas et al., 2009; Iori e Carvalho, 2011; Pol et al., 2014; Iori et al., 2018). Desse modo, foi possível discutir as implicações evolutivas e biogeográficas do material aqui apresentado, com destaque para possíveis eventos de vicariância resultantes da quebra do Gondwana, que se intensificou ao longo do Eocretáceo (Collier et al., 2017).

A anatomia craniana de FUP-Pv 000019 se assemelha, principalmente a *Lavocatchampsa sigogneaurussellae*, mas também a *Malawisuchus* e *Pakasuchus*, além de *Candidodon* em menor grau, porém diverge destes em caracteres relevantes, alguns destes aqui interpretados como autopomorfias que sustentam a nova espécie. Devido a incompletude de *L. sigogneaurussellae*, somente as porções rostrais e de sínfise mandibular puderam ser comparadas.

Contudo, tanto FUP-Pv 000019 como *Malawisuchus* e *Pakasuchus* compartilham um formato geral triangular do crânio em vista dorsal, marcado por ser transversalmente largo na região posterior e mais fino no rostro, com uma transição gradual entre os dois. *Pakasuchus* e FUP-Pv 000019 possuem as porções laterais dos jugais mais arqueadas que *Malawisuchus*, que apresenta laterais mais retilíneas (Gomani, 1997). *Candidodon* diverge desse padrão, por possuir um crânio mais alongado, sem maior discrepância na espessura transversal entre as porções anterior e posterior (Nobre & Carvalho, 2002). Todos exibem frontais e parietais com pouca constrição lateral, sendo dorsoventralmente achatados e sem a presença de uma quilha sagital. Os tetos cranianos são retangulares, com processos posteriores agudos dos esquamosais, fenestras supratemporais relativamente pequenas, elípticas e com sua região anterior deslocada lateralmente, além fossas mais desenvolvidas lateroposteriormente.

Os parietais estão presentes nesses táxons, exceto em *Pakasuchus* (a observação dessa porção é prejudicada pela presença de sedimento no holótipo) e *L. sigogneaurussellae* (que não se preservou). As margens laterais são levemente côncavas e mais espessas, que margeiam as fenestras supratemporais. Diferentemente de FUP-Pv 000019 e *Pakasuchus*, há um expressivo avanço posterior da fossa supratemporal sobre os esquamosais em *Malawisuchus*, ausente em outros táxons (assim como observado em MEL-49, Turner & Sertich, 2010, fig 2C). O complexo frontal-parietal em Sphagesauridae e formas próximas é distinto do apresentado acima, sendo marcado por cristas sagitais proeminentes nos frontais e parietais muito restritos na sua porção mediana (Nobre e Carvalho, 2006; Martinelli et al., 2018).

Observa-se, que em FUP-Pv 000019 e *Malawisuchus*, ambos possuem sutura entre o frontal e parietal em forma de "v", enquanto em *Pakasuchus* e *Candidodon* essa mesma característica não é determinada. O grau de contribuição dos supraoccipitais no

teto craniano difere entre eles e, por vezes, é difícil de se determinar, mas em *Pakasuchus* aparenta assumir um formato de meia-lua e mais restrito, enquanto que em *Malawisuchus* e FUP-Pv 000019 tem uma forma retangular mais regular, além de ser claramente sobreposta pelos esquamosais e parietais em suas margens, resultando em um elemento levemente deprimido em relação ao resto do teto craniano (Gomani, 1997, prancha 2; O'Connor et al., 2010, fig. 1A; Turner & Sertich, 2010, fig 2C). Considerando somente este último elemento, FUP-Pv 000019 difere bastante no desenvolvimento da crista vertical dos supraoccipitais, que é mais robusta do que *Pakasuchus* e *Malawisuchus*, além de ser acompanhada por depressões adjacentes na face occipital (autapormorfia).

A fenestra anteorbital, é uma condição plesiomórfica em crocodiliformes (Colbert et al., 1951), e tem uma distribuição heterogênea dentre essas formas, não aparentando estar relacionada, necessariamente com um sinal evolutivo. A mesma está ausente em *Pakasuchus*, assim como na forma possivelmente mais basal *Libycosuchus* (Ibrahim et al., 2020), e também ausente e reduzida em táxons mais próximos do grupo coronal como: *Mariliasuchus* e *Morrinhosuchus* (Zaher et al., 2006; Iori et al., 2018). Esse estado contrasta com a presença em FUP-Pv 000019, *Malawisuchus* e *Candidodon*, dentre os notossúquios mais basais, além de esfagessaurídeos do gênero *Caipirasuchus* (Iori e Carvalho, 2011; Pol et al., 2014; Martinelli et al., 2018).

Apesar de serem recuperados em posições basais dentro dos "notossúquios avançados", *Libycosuchus* e *Candidodon* não se assemelham no mesmo grau que os táxons supracitados, e apresentam diferenças cranianas importantes em relação a FUP-Pv 000019 e *Candidodon* possui um aspecto geral da morfologia craniana similar, como discutido acima, principalmente na arquitetura do teto craniano e palato, porém exibe um padrão de ornamentação do dermocrânio distinto, marcado por *pits* largos e pronunciados, além de um caniniforme maxilar hipertrofiado e achatado labiolingualmente (também

visto em *Pakasuchus* Carvalho, 1994; O'Connor et al., 2010). Tal discrepância no desenvolvimento da ornamentação pode ser decorrente do estágio de desenvolvimento do espécime aqui descrito.

Libycosuchus, por sua vez, expõe um crânio mais oreinirostro, o teto craniano mais estreito anteroposteriormente, e grandes fenestras supratemporais circulares (Ibrahim et al., 2020). Além disso, este táxon ainda possui coanas em uma posição anterior no palato, e não possui dentição preservada, não permitindo avaliar se possuía o mesmo grau de heterodontia visto em formas aparentadas (Ősi, 2013).

A disposição do palato e basicrânio de FUP-Pv 000019 permite comparações concisas. Seus ectopterigóides e pterigóides formam uma única superfície contínua, sem o desenvolvimento de fossas e/ou fenestras, condição essa compartilhada por outras formas basais relacionadas (Gomani, 1997; Nobre & Carvalho, 2002), e também por *Morrinhosuchus* (Iori et al., 2018) e distinta das superfícies fenestradas adjacentes às coanas em *Caipirasuchus* (Martinelli et al., 2018), marcadas pelo prolongamento posterior dos palatinos, que amplia as margens das narinas internas. Entretanto, ainda que tenha asas dos pterigóides sólidas, em *Malawisuchus* estas são mais anteroposteriormente restritas (Gomani, 1997; Ősi, 2013).

A distância entre o basicrânio (porção ventral do basioccipital e basiesfenóide) e a margem posterior dos pterigóides, anteriormente discutida para esfagessaurídeos por Dias et al. (2020), também varia entre esses táxons e possui potencial filogenético. FUP-Pv 000019 possui essas características em uma organização compacta, com pouco ou nenhum distanciamento entre os dois, assim como também visto em *Candidodon* e *Libycosuchus*. Outros, como *Malawisuchus*, *Morrinhosuchus*, *Mariliasuchus* e *Yacarerani* exibem reentrâncias conspícuas em “v” nas bases dos pterigóides, o que gera uma impressão de deslocamento anterior das coanas (Zaher et al., 2006; Ősi, 2013; Iori

et al., 2018). Em Sphagesauridae, essas reentrâncias também estão presentes, porém em menor grau, com exceção de *Caipirasuchus stenoganthus* (Pol et al., 2014).

Assim como o crânio, a sínfise e os ramos mandibulares de FUP-Pv 000019 compartilham características com formas basais e derivadas. Começando pela porção posterior, onde as fenestras mandibulares externas de FUP-Pv 000019 são marcadamente elípticas e posicionadas posteriormente nos ramos mandibulares em vista lateral e, de maneira semelhante a *Malawisuchus* e *Pakasuchus*, são margeadas na borda posterior por uma projeção ascendente do angular que sobrepõe o surangular localmente (Gomani, 1997; O'Connor et al., 2010). Este pequeno processo está ausente em formas mais derivadas que possuem os ramos mandibulares preservados, como por exemplo: *Notosuchus*, *Morrinhosuchus*, *Mariliasuchus* e esfagessaurídeos em geral (Zaher et al., 2006; Fiorelli e Calvo, 2008; Iori et al., 2018; Martinelli et al., 2018).

Dentre os notossúquios mais basais, somente *Libycosuchus*, *Lavocatchampsa* e *Malawisuchus* possuem suas sínfises mandibulares preservadas e/ou ilustradas em publicações. *Libycosuchus*, seguindo o mesmo padrão do resto de sua anatomia craniana, continua sendo incomum, divergindo das outras formas apresentando uma sínfise curta com forte arqueamento medial dos ramos mandibulares, resultando em um formato de "u" em vista dorsal/ventral (Ibrahim et al., 2020, figura 77D-E). *L. sigogneaurussellae* e *Malawisuchus* compartilham um pronunciamento anteroposterior da sínfise e significativa participação dos esplenais na mesma forma que FUP-Pv 000019 (que chega a 40% do comprimento sinfisial total), porém este último têm um grau de deflexão maior dos ramos mandibulares em relação ao plano sagital, acentuando seu formato em "y", além do desenvolvimento de uma protuberância sinfisial posterior na sutura, gerando duas concavidades laterais, sendo estes caracteres autopomórficos para FUP-Pv 000019 e Cristas sinfisiais laterais em relação a sutura medial estão ausentes em FUP-Pv 000019 e

são potencialmente autopomórficos para *L. sigogneaurussellae* (Martin & De Broin, 2016). A presença em *Malawisuchus* é difícil de se determinar, mas este aparenta ter estruturas similares no espécime MAL-49 (Ósi, 2013, fig 13B).

O comprimento da sínfise mandibular e o grau de inflexão dos ramos mandibulares em relação ao plano sagital, que resultam em um formato de "y", são características cruciais para o entendimento da evolução do processamento oral dos esfagessaurídeos e formas aparentadas, tornando-se sinapomorfias importantes que sustentam o clado (*Sphagesauria sensu* Ruiz et al., 2021). Entretanto, esta configuração geral, em conjunto com heterodontia e implantação oblíqua dos dentes, não é exclusiva dos mesmos, evoluindo também em protossúquios basais como *Edentosuchus tienshanensis*, do Cretáceo Inferior da China, e a forma Kayenta do Jurássico Inferior dos EUA (Pol et al., 2004; Ósi, 2013), demonstrando o potencial para a geração de homoplasias com o uso indiscriminado desses caracteres. Assim sendo, e aceitando as topologias mais recentes (Martinelli et al., 2018; Cunha et al., 2020), é possível observar um padrão de progressivo aumento da sínfise e inflexão dos ramos nos "notossúquios avançados" em direção ao grupo coronal (*Sphagesauridae*). Neste contexto, é claro, essa progressão é evolutivamente informativa, mas é sempre preciso se ater à possibilidade de convergência em linhagens mais basais.

Os dentes caniniformes no exemplar FUP-Pv 000019 são ausentes e/ou pouco desenvolvidos, assim como em *L. sigogneaurussellae*, condição diferente da que ocorre nas espécies: *Candidodon*, *Malawisuchus* e *Pakasuchus*, onde caniniformes são bem desenvolvidos e estão localizados no maxilar. Observa-se também que em algumas espécies de notossúquios avançados os caniniformes são bem desenvolvidos, porém localizados no pré-maxilar como nos *Sphagesauridae* (*Yacararani*, *Caipirasuchus*

paulistanus, *C. stenognathus*, *C. mineirus* e *C. montealtensis*). Ainda dentro dos notossúquios avançados algumas espécies possuem os caniniformes hipertrofiados e localizados também no pré-maxilar, como observado em *Adamantinasuchus*, *Armadillosuchus*, *Mariliasuchus* e *Notosuchus*. Os dentes molariformes são multicuspidados, ovais e possuem uma crista parasargital em vista oclusal, e são orientados de forma oblíqua em relação a fileira de dentes, características essas compartilhada com *L. sigogneaurussellae*, *Malawisuchus*. A morfologia do cíngulo e número de cúspides acessórias varia ao longo da linha dentária. O cíngulo apresenta pequenas cúspides acessórias bastante numerosas dispostas ao redor da base da coroa do dente, como observados nas espécies *L. sigogneaurussellae*, *Candidodon* e *Malawisuchus*. Ambos possuem morfologia dentária complexa, diferente de *Chimaerasuchus paradoxus* pela ausência de múltiplas fileiras de tubérculos (Wu et al., 1995; Wu & Sues, 1996), é distinto dos Sphagesauridae e *Notosuchus terrestris* que possuem a seção transversal dos dentes molariformes em forma de gota (Lecuona e Pol, 2008; Pol et al., 2014), é diferente de *Simosuchus clarki* que possui o formato dos dentes em forma de folha (Buckley et al., 2000).

FUP-Pv 000019 possui características dentárias semelhantes a *L. sigogneaurussellae*, *Candidodon* e *Malawisuchus*. Ambos têm coroas distintas nos dentes molariformes, cúspides cingulares, dentes uniradiculares e uma raiz deprimida medialmente. No entanto, as cúspides cingulares linguais em dentes molariformes posteriores são pouco desenvolvidas (ou não existem) em *Malawisuchus* e FUP-Pv 000019 os primeiros dentes maxilares apresentam cúspides únicas em FUP-Pv 000019, *L. sigogneaurussellae* e *Candidodon*, enquanto *Malawisuchus* (ver Ósi, 2013 Fig. 13) possui dentes multicúspides.

Candidodon não possui dentes incisiformes estriados (Carvalho, 1994: fig. 5) e os quatro primeiros dentes molariformes são do mesmo tamanho, enquanto *Malawisuchus* tem dentes incisiformes superiores estriados e tamanhos variáveis de dentes molariformes. Todas as cúspides longitudinais em *Chimaerasuchus* se estendem até a extremidade anterior do dente (Wu et al., 1995: figs. Id, 2b) enquanto em *Malawisuchus* não.

A relação da biomecânica dessa morfologia, em consonância com diferentes variações de heterodontia, foi abordada em detalhe por Ósi (2013), que revela dificuldades na atribuição direta desse estado com a herbivoria, variando de caso a caso. Melstrom & Irmis (2019), utilizando-se de grande base de dados, mapearam a diversidade dentária e alimentar dentro de Crocodylomorpha, apontando tanto para herbivoria como também para onivoria para essas linhagens, ao passo que trabalhos recentes de histologia dentária e inclusões em coprólitos parecem corroborar herbivoria para os esfagessaurídeos (Oliveira et al., 2021; Ricart et al., 2021). Isso demonstra a complexidade dessas inferências e a carência de estudos adicionais. Em síntese, formas como FUP-Pv 000019 ajudam a expandir nosso entendimento da diversidade morfológica e alimentar dos notossúquios da América do Sul, que exibiam certo grau de disparidade já no Cretáceo Inferior.

O esqueleto pós-craniano de FUP-Pv 000019 apresenta variações morfológicas significativas quando comparado com outros notossúquios. Alguns elementos do pós-crânio encontram-se bastante fragmentados dificultado assim a comparação com outros espécimes, como a escapula é úmero que estão com as facetas de articulação fragmentadas.

De maneira geral o esqueleto pós-craniano de FUP-Pv 000019 apresenta uma estrutura típica dos outros notossúquios. A ulna de FUP-Pv 000019 apresenta um processo olecraniano com formato retangular (Fig. 9M e N), assim como em *Yacarerani boliviensis*, *Notosuchus terrestris* e *Simosuchus clarki*. Porém, difere dos mesmos por apresentar o processo olecraniano deslocado em relação ao eixo principal da diáfise. A borda da ulna em FUP-Pv 000019 apresenta dois processos em vista proximal, um anterior e um anterolateral, assim como observados em outros notossúquios (e. g. *Notosuchus*, *Simosuchus*, *S. icaeorhinus*, *Stratiosuchus* e *B. albertoi*). Ventralmente ao processo olecraniano, existem marcas de inserção muscular do *tríceps brevis*, e um sulco longitudinal nesta superfície que se insere *M. extensor carpi radialis brevis* dorsalmente, e *M. flexor ulnaris* ventralmente (Fig. 9M e N), similar ao que podemos observar em crocodilianos recentes e em *Simosuchus* (Meers, 2003; Sertich & Groeke, 2010). Apesar de não estar completamente preservada, na porção distal observa-se um sulco/fossa profundo bem-marcado em vista medial, marcando a origem do *M. pronator quadratus*, similar ao que encontramos em *Y. boliviensis* (Leard et al. 2015: fig. 10).

O rádio de FUP-Pv 000019 apresenta a diáfise levemente curvada lateralmente (Fig. 9K e L), o mesmo é observado em *Y. boliviensis* e *A. tsangatsangana*. A superfície articular apresenta uma leve concavidade que articula com os côndilos do úmero, assim como em *Y. boliviensis*, *Caipirasuchus mineirus* e *Simosuchus*.

Comparando o escudo dérmico com diversos clados de Notosuchia e crocodiliformes basais, observa-se que a morfologia do escudo dérmico dorsal e caudal de FUP-Pv 000019 (Fig. 6C, D, F e G; Fig. 7D; Fig. 11) se assemelha, mais proximamente, ao estado de carácter encontrado nos denominados protossúquios, incluindo Gobiosuchidae. Estas formas apresentam placas dérmicas dorsais retangulares, sendo transversalmente mais largas do que compridas, além de possuírem quilha sagital

deslocada para a extremidade lateral, mas que não alcançam a margem, que é ligeiramente defletida (e.g. *Protosuchus richardsoni* Colbert, 1951; *Orthosuchus stormbergi*, Nash 1968; Dollman et al., 2018; *Cassisuchus sanziumi*, Buscalioni, 2017). É possível observar diferenças pontuais, que incluem os padrões de ornamentação, que em *O. stormbergi* é marcada por grandes pits arredondados, enquanto em FUP-Pv 000019, *P. richardsoni* e *C. sanziumi* a superfície é lisa e /ou marcada por sulcos rasos (Fig. 11). Esta diferença pode estar relacionada ao estágio ontogenético desses espécimes.

Com tudo, apesar de não serem proximamente relacionados na maioria das topologias, tanto membros de Uruguaysuchidae quanto de Peirosauridae apresentam osteodermos dorsais levemente similares ao aspecto geral descrito acima. Por exemplo, *Araripesuchus gomesi* Price 1959, *A. wegneri* Buffetaut & Taquet, 1979; Sereno & Larsson, 2009 e *A. patagonicus* Ortega et al., 2000, também possuem placas dorsais retangulares, porém não com a mesma razão entre os eixos transversal e anteroposterior, tornando-as mais quadrangulares em relação a FUP-Pv 000019, estes também têm quilha deslocada lateralmente, mas não no mesmo grau visto acima. Peirosaurídeos como *Montealtosuchus arrudacamposi* Carvalho et al. 2007, dispõem de escudos dérmicos similares a *Araripesuchus*, porém mais desenvolvidos.

Notossúquios relacionados a FUP-Pv 000019, como *Candidodon*, *L. sigogneaurussellae*, *Malawisuchus* e *Pakasuchus* são marcados pela ausência de escudos dérmicos bem preservados e/ou ilustrados, impedindo comparações mais detalhadas. Entretanto, placas dérmicas pertencentes a *Candidodon* descritas por Nobre (2004), apesar de serem interpretadas como placas de contorno e distinguem-se quanto a ornamentação, pois apresentam quilhas que margeiam a borda lateral. *Malawisuchus*, por sua vez, apresenta situação semelhante, com uma única placa de contorno com quilha

sagital lateral e, assim como *Pakasuchus*, placas caudais mais ovaladas com quilhas centralizadas (Fig. 7D) (Gomani, 1997; O'Connor et al., 2010).

Formas mais derivadas dentro dos denominados “notossúquios avançados”, como *Marillasuchus amarali* Carvalho & Bertini 1999, são bem distintas da morfologia dérmica de FUP-Pv 000019, sendo arredondada em vista superficial com quilha sagital central e cristas transversais auxiliares (Nobre & Carvalho, 2013). Esfagessaurídeos propriamente ditos são díspares em relação à morfologia de seus osteodermos, com formas de tamanho corporal grande, como *Armadillosuchus*, detendo escudos cervicais e dorsais altamente coesos, onde fileiras parassagittais de placas estariam suturadas entre si, enquanto *Caipirasuchus mineirus*, por exemplo, apresenta uma única fileira dupla com placas individuais elípticas (Marinho & Carvalho, 2009; Martinelli et al., 2018).

Em síntese, tais comparações, quando vistas em seu contexto filogenético, levantam a hipótese de que o estado plesiomórfico do escudo dérmico para crocodiliformes consistia em uma fileira dupla e parassagittal de placas dérmicas retangulares, com quilhas deslocadas para a margem lateral (Fig. 11A). Posteriormente, as mesmas ganharam aspecto mais quadrangular ao longo da série caudal, e suas quilhas migraram para posições mais centrais (Fig. 11B). Este estado, observado nos protossúquios, teria sido herdado e pouco modificado por Uruguaysuchidae, Peirosauridae e o clado aqui recuperado de notossúquios basais. Conseqüentemente, a modificação e/ou derivação morfológica de osteodermos seria um caráter adicional que uniria o clado Ziphosuchia (Fig. 11).

4.2 Sistemática Filogenética

A família Candidodontidae, primeiramente criada por Carvalho et al. (2004), e composta aqui por *Malawisuchus*, *Pakasuchus*, *Candidodon*, e o gênero *Lavocatchampsa*, apresenta uma história convoluta, sendo suportada por alguns trabalhos recentes (Martin & De Broin, 2016 e Bravo et al., 2021), enquanto em outros estudos seus membros compõem uma sucessão de linhagens associadas a Sphagesauridae (Pol et al., 2014; Martinelli et al., 2018). A nova configuração aqui apresentada é relevante uma vez que os coloca como a linhagem mais basal de notossúquios conhecida até o presente momento, marcando uma primeira radiação dos mesmos durante o Eocretáceo em Gondwana (Barremiano – Aptiano).

Uma vez que FUP-Pv 000019 é o táxon mais basal do clado, pode-se inferir que a família tem sua origem evolutiva na América do Sul, subsequentemente ampliando sua distribuição para o norte e sudoeste do continente africano. Entretanto, esse quadro pode mudar com o surgimento de novos fósseis. Curiosamente, *Candidodon* revelou ser a espécie mais basal dentre os candidodontídeos (Fig. 12), contudo, essa topologia pode estar sendo afetada pela ausência de uma descrição detalhada dos espécimes disponíveis, principalmente com o foco na anatomia craniana e inferência/determinação das suturas entre os elementos do mesmo. A codificação de *Candidodon* encontra-se prejudicada pela ausência desses detalhes, exacerbada pela intensa ornamentação do dermocrânio, que podem vir a luz com o auxílio de técnicas como a tomografia computadorizada.

Candidodontidae como o clado mais basal dentre os notossúquios também tem implicações importantes para o entendimento do estado ancestral e evolução do clado durante o Período Cretáceo. Uma possibilidade é que a heterodontia hiperdesenvolvida

do grupo seria, na verdade, plesiomórfica, sendo revertida na maioria das linhagens mais derivadas (Uruguaysuchidae, Peirosauridae e Sebecosuchia) e mantida nos ‘notossúquios avançados’, culminando em Sphagesauridae. É possível também que o ancestral em comum de todos os notossúquios fosse homodonte, com tal estado sendo herdado pelos mexo- e grandes predadores, e a heterodontia sendo uma homoplasia de Candidodontidae e os ‘notossúquios avançados’.

Apesar do registro mais antigo de um notossúquio consistir em um rostro do táxon *Razanandrongobe sakalava* Maganuco, Dal Sasso & Pasini, 2006 do Jurássico Inferior de Madagascar (Maganuco et al. 2006), a radiação adaptativa principal do clado só ocorreu ao longo do Cretáceo e, seguindo o presente cladograma, pode ser compreendida em três pulsos. O primeiro deles marcado pela evolução e diversificação dos candidodontídeos entre a América do Sul e África, já no Barremiano-Aptiano; o segundo com o surgimento dos primeiros membros do gênero *Araripesuchus* e Peirosaurídeos (Nicholl et al., 2021) no Albiano, também entre o norte da África e Brasil; e o terceiro pulso concentrado, essencialmente, no sudeste brasileiro (Bacia Bauru) já no final do Cretáceo e caracterizado por ser mais especioso que a diversidade moderna de crocodilianos atuais, a despeito da pequena distribuição geográfica. Tal padrão de distribuição dos notossúquios atesta para a retenção de conexões continentais entre a América do Sul e Norte da África pelo menos até o Cenomaniano, que é consistente com os modelos de surgimento do Atlântico Sul, que se iniciou de sul para norte (Scotese 2014).

5. CONCLUSÕES

A espécie descrita neste trabalho é um juvenil de notossúquio basal, distinto dos “notossúquios avançados” descritos para o Cretáceo brasileiro. A anatomia craniana de FUP-Pv 000019 se assemelha, principalmente, a *Lavocatchampsa sigogneaurussellae*, mas também a *Malawisuchus* e *Pakasuchus*, além de *Candidodon* em menor grau. Contudo, FUP-Pv 000019, *Malawisuchus*, *Pakasuchus* e *Lavocatchampsa*, compartilham um formato geral triangular do crânio em vista dorsal.

FUP-Pv 000019 apresenta características únicas que o diferenciam de outros *Candidodontidae*, como a presença da seguinte combinação de características: crânio marcado por rostro triangular em vista dorsal; crista sagital vertical do supraoccipital bem desenvolvida; hiperdesenvolvimento do *foramen aerum*; heterodontia avançada, com a presença de incisiformes e molariformes, sendo estes últimos com cíngulos denticulados ou não; presença de um processo posterior da sutura sinfisial em vista palatal; placas dérmicas retangulares (mais transversalmente largas que compridas) com crista sagital deslocada para a margem lateral.

O material aqui descrito apresenta um cíngulo, com pequenas cúspides acessórias bastante numerosas dispostas ao redor da base da coroa do dente, como observados nas espécies *L. sigogneaurussellae*, *Candidodon* e *Malawisuchus*. Apesar dos dentes caniniformes no exemplar FUP-Pv 000019 não serem desenvolvidos, o mesmo compartilha essa característica com *L. sigogneaurussellae*, condição diferente daquela que ocorre em *Candidodon*, *Malawisuchus* e *Pakasuchus*, onde os caniniformes são bem desenvolvidos e estão localizados no maxilar.

Na análise filogenética realizada, recupera-se o novo táxon FUP-Pv 000019 como sendo integrante da família Candidodontidae que, por sua vez, está na base de Notosuchia, sendo o clado mais basal com distribuição restrita para o Gondwana. FUP-Pv 000019 está mais relacionado à *Lavocatchampsa sigogneaurussellae*, com o qual compartilha as seguintes sinapomorfias: (158) dentário liso lateralmente na região do sétimo alvéolo (0); e (188) cúspides dos dentes posteriores com carena mediana flanqueada por cíngulo lingual/labial com bordas cuspidadas (2). Também, junto com *Malawisuchus*, *Pakasuchus* e *Candidodon* constituem a família Candidodontidae, suportada pelas seguintes sinapomorfias, 76 (área de inserção para M. pterigoideos posterior não se estendendo para a superfície lateral do angular (0); 106 (quatro dentes pré-maxilares – não preservados em FUP-Pv 000019 e *Lavocatchampsa* (1); 186 (haste posterior na borda posterior da sínfise mandibular (1); 361 (largura do palatino ao nível da extremidade anterior da fenestra suborbital com cerca da metade da largura do palato maxilar); 388 (nenhuma ou pouca variação do tamanho dos denticulos ao longo das carenas denticuladas (0).

A posição mais basal de Candidodontidae dentro de Notosuchia parece ser mais congruente com a distribuição geográfica (América do Sul e África) e cronológica (basicamente de idade aptiana/albiana) das espécies que a compõem sendo, de maneira geral, os exemplares mais antigos de Notosuchia relativamente bem preservados conhecidos.

A mudança das relações de Candidodontidae dentro de Notosuchia mostra que a inserção de táxons mais completos em estudos filogenéticos envolvendo fósseis pode causar mudanças significativas na topologia das árvores obtidas.

REFERÊNCIAS

- ARAI, M., DINO, R., MILHOMEM, P.S., SGARBI, G.N.C. 1995. Micropaleontologia da Formação Areado, Cretáceo da Bacia Sanfranciscana: estudo dos ostracodes e palinologia. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 14, 1995. Atas, Uberaba, SBP, pp. 1–2.
- ANDRADE, M.B.; EDMONDS, R.; BENTON, M.J.; SCHOUTEN, R. 2011. A new Berriasian species of *Goniopholis* (Mesoeucrocodylia, Neosuchia) from England, and a review of the genus. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S66–S108.
- BITTENCOURT, J.S., ROHN, R., GALLEGO, O.F., MONFERRAN, M.D., UHLEIN, A. 2018. The morphology and systematics of the clam shrimp *Platyestheria* gen. nov. *abaetensis* (Cardoso) (Crustacea, Spinicaudata) from the Lower Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, southeast Brazil. *Cretaceous Research* 91, 274–286.
- BITTENCOURT, J.S., SIMÕES, T.R., CALDWELL, M.W., LANGER, M.C. 2020. Discovery of the oldest South American fossil lizard illustrates the cosmopolitanism of early South American squamates. *Communications Biology* 3, 201.
- BRAVO, G.G.; POL, D.; GARCÍA-LÓPEZ, D.A. 2021. A new sebecid mesoeucrocodylian from the Paleocene of northwestern Argentina: *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 41, e1979020. <https://doi.org/10.1080/02724634.2021.1979020>
- BUCKLEY, G.A.; BROCHU, C.A.; KRAUSE, D.W.; POL, D. 2000. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature* 405(6789):941–944 DOI 10.1038/35016061.
- BUFFETAUT, E. & TAQUET, P. 1979. Un nouveau Crocodylien mesosuchien dans le Campanien de Madagascar, *Trematochampsia oblita*, n. sp. *Bulletin de la Societe Geologique de France* 2:183–188.
- BUSCALIONI, A.D. 2017. The Gobiosuchidae in the early Evolution of Crocodyliformes. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 37: e1324459.

CABRAL, V.C., MESCOLOTTI, P.C., VAREJÃO, F.G. 2021. Sedimentary facies and depositional model of the Lower Cretaceous Quiricó Formation (Sanfranciscana Basin, Brazil) and their implication for the occurrence of vertebrate fauna at the Coração de Jesus region. *Journal of South American Earth Sciences* 112, 1036.

CLARK, J.M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. In: Fraser NC, Sues HD, eds. *In the Shadow of the Dinosaurs; Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge: Cambridge University Press, 84–97.

CAMPOS, J.E.G.; DARDENNE, M.A. 1997a. Origem e evolução tectônica da Bacia Sanfranciscana. *Revista Brasileira de Geociências*. **27** (3): 283-294.

CAMPOS, J.E.G.; DARDENE, M.A. 1997b. Estratigrafia e sedimentação da Bacia Sanfranciscana: uma revisão. *Revista Brasileira de Geociências*. **27** (3): 269-282.

CARMO, D.A.; TOMASSI, H.Z.; OLIVEIRA, S.B.S.G. 2004. Taxonomia e distribuição estratigráfica dos ostracodes da Formação Quiricó, Grupo Areado (Cretáceo inferior), Bacia Sanfranciscana, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7 (2): 139-149.

CARVALHO, I.S. 1994. *Candidodon*: um crocodilo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo Inferior - Brasil). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 66: 331-346.

CARVALHO, I.S. & KATTAH, S.S. 1998. As pegadas fósseis do paleodeserto da Bacia Sanfranciscana (Jurássico Superior-Cretáceo Inferior, Minas Gerais). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 70 (1): 53-67.

CARVALHO, I.S.; RIBEIRO, L.C.B.; AVILLA, L.S. 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 7:975–1002.

CARVALHO, I.S.; VASCONCELLOS, F.M.; TAVARES, S.A.S. 2007. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. *Zootaxa* 1607: 35–46.

CARVALHO, M.S.S. & MEISEY, J. G. 2008. New occurrence of *Mawsonia* (Sarcopterygii: Actinistia) from the Early Cretaceous of the Sanfranciscana Basin, Minas

Gerais, southeastern Brazil. In: Cavin, L., Longbottom, A. & Richter, M. (eds.) *Fishes and the Break-up of Pangea* **295**: 109-144.

CARVALHO, J.C. & SANTUCCI, R.M. 2018. New dinosaur remains from the Quiricó formation, Sanfranciscana Basin (Lower Cretaceous), Southwestern Brazil. *Cretaceous Research*, 85: 20-27. doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103632.

CARVALHO, J.C. & SANTUCCI, R.M. 2021. New fish remains from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous, Sanfranciscana Basin), Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 111 (2021) 103430. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2021.103430>.

COIMBRA, J.C., 2020. The genus *Cypridea* (Crustacea, Ostracoda) and the age of the Quiricó Formation, SE Brazil: a critical review. *Revista Brasileira de Paleontologia* 23 (2), 90–97.

COLBERT, E.H.; MOOK, C.C.; BROWN, B. 1951. The ancestral crocodylian *Protosuchus*. *Bulletin of the AMNH*; v. 97, article 3.

COLLIER, J.S., MCDERMOTT, C.; WARNER, G.; GYORI, N.; SCHNABEL, M.; MCDERMOTT, K.; HORN, B.W. 2017. New constraints on the age and style of continental breakup in the South Atlantic from magnetic anomaly data. *Earth and Planetary Science Letters* 477:27–40.

CUNHA, G.O.; SANTUCCI, R.M.; DE ANDRADE, M.B.; DE OLIVEIRA, C.E.M. 2020. Description and phylogenetic relationships of a large-bodied sphagesaurid notosuchian from the Upper Cretaceous Adamantina Formation, Bauru Group, São Paulo, southeastern Brazil. *Cretaceous Research* 106:104259.

DIAS, W.A.F.; IORI, F.V.; GHILARDI, A.M.; FERNANDES, M.A. 2020. The pterygoid region and cranial airways of *Caipirasuchus paulistanus* and *Caipirasuchus montealtensis* (Crocodyliformes, Sphagesauridae), from the Upper Cretaceous Adamantina Formation, Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research* 106:104192.

DOLLMAN, K.N.; CLARK, J.M.; NORELL, M.A.; XING, X.; CHOINIÈRE, J.N. 2018. Convergent evolution of a eusuchian-type secondary palate within Shartegosuchidae: American Museum Novitates, v.3901, p.1–23.

FIGLIOTTI, L.E. & CALVO, J. 2008. New remains of *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896 (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos Do Museu Nacional*, 66:83–124.

FIGLIOTTI, L.E.; LEARDI, J.M.; HECHENLEITNER, E.M.; POL, D.; BASILICI, G.; GRELLET-TINNER, G. 2016. A new late Cretaceous crocodyliform from the western margin of Gondwana (La Rioja Province, Argentina). *Cretaceous Research* 60:194–209. DOI 10.1016/j.cretres.2015.12.003.

GASPARINI, Z.B. 1971. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana* 8:83–103.

GOLOBOFF, P.A., FARRIS, J.S., NIXON, K.C., 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24, 774–786.

GOMANI, E.M. 1997. A crocodyliform from the Early Cretaceous dinosaur beds, Northern Malawi. *Journal of Vertebrates Paleontology* 17: 280–294.

GREGOROVÍČOVÁ, M.; KVASILOVÁ, A.; SEDMERA, D. 2018. Ossification Pattern in Forelimbs of the Siamese Crocodile (*Crocodylus siamensis*): Similarity in Ontogeny of Carpus Among Crocodylian Species. *The Anatomical Record*, 301:1159–1168.

IBRAHIM, N.; SERENO, P.C.; VARRICCHIO, D.J.; MARTILL, D.M.; DUTHEIL, D.B.; UNWIN, D.M.; BAIDDER, L.; LARSSON, H.C.E.; ZOUHRI, S.; A. KAOUKAYA. 2020. Geology and paleontology of the Upper Cretaceous Kem Group of eastern Morocco. *ZooKeys* 928:1–216.

IORI, F.V. & CARVALHO, I.S. 2011. *Caipirasuchus paulistanus*, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian–Santonian), Bauru Basin, Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:1255–1264.

IORI, F.V.; MARINHO, T.S.; CARVALHO, I.S.; FRARE, L.A.S. 2018. Cranial morphology of *Morrinhosuchus luziae* (Crocodyliformes, Notosuchia) from the Upper Cretaceous of the Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research* 86:41–52.

LARSSON, H.C.E. & SUES, H.D. 2007. Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Morocco. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149(4):533–567. DOI 10.1111/j.1096-3642.2007.00271.x.

LEARDI, J.M.; FIORELLI, L.E.; GASPARINI, Z. 2015a. Redescription and reevaluation of the taxonomical status of *Microsuchus schilleri* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Neuquén, Argentina. *Cretaceous Research* 52:153–166. DOI 10.1016/j.cretres.2014.09.007.

LEARDI, J.M.; POL, D.; NOVAS, F.E.; SUAREZ RIGLOS M. 2015b. The postcranial anatomy of *Yacarerani boliviensis* and the phylogenetic significance of the notosuchian postcranial skeleton. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35(6):e 995187. DOI 10.1080/02724634.2014.995187.

LEITE, A.M., CARMO, D.A., RESS, C.B., PESSOA, M., CAIXETA, G.M., DENEZINE, M., ADORNO, R. R., ANTONIETTO, L.S. 2018. Taxonomy of limnic Ostracoda (Crustacea) from the Quiricó formation, Lower Cretaceous, São Francisco basin, Minas Gerais state, Southeast Brazil. *J. Paleontol.* 92 (4), 661–680.

LECUONA, A. & POL, D. 2008. Tooth morphology of *Notosuchus terrestris* (Notosuchia: Mesoeucrocodylia): new evidence and implications. *Comptes Rendus Palevol* 7:407–417.

LIMA, M.R. 1979. Palinologia dos calcários laminados da Formação Areado, Cretáceo de Minas Gerais. In: *Simpósio Regional de Geologia 2. Atas*, Rio Claro, UNESP, pp. 203–216.

MAGANUCO, S; DAL SASSO, C, PASSINI, G. 2006. A new large predatory archosaur from the Middle Jurassic of Madagascar. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano* 147(I):19-51.

MARINHO, T.S. & CARVALHO, I.S. 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Science* 27: 36-41.

MARTIN, J.E. & DE BROIN, F.L. 2016: A miniature notosuchian with multicuspid teeth from the Cretaceous of Morocco, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36:1211534. DOI: 10.1080/02724634.2016.1211534.

MARTINELLI, A.G.; MARINHO, T.S.; IORI, F.V.; RIBEIRO, L.C.B. 2018. The first *Caipirasuchus* (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil: new insights on sphagesaurid anatomy and taxonomy. *PeerJ* 6:e5594.

MEERS, M.B. 2003. Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *The Anatomical Record* 274A (2):891–916. DOI 10.1002/ar.a.10097.

MELSTROM, K. & IRMIS, R. 2019. Repeated Evolution of Herbivorous Crocodyliforms during the Age of Dinosaurs. *Current Biology* 29.

MONTEFELTRO, F.C.; ANDRADE, D.V; LARSSON, H.C.E. 2016. The evolution of the meatal chamber in crocodyliforms. *Journal of Anatomy* 228: 838-863.

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 (São Paulo)* 50(21):323–361. DOI 10.1590/s0031-10492010002100001.

NASH, D. 1968. A crocodile from the Upper Triassic of Lesotho. *Proc Zool Soc Lond* **156**, 163– 179.

NICHOLL, C.S.C.; HUNT, E.S.E; OUARHACHE, D.; MANNION, P.D. 2021. A second peirosaurid crocodyliform from the mid-Cretaceous Kem Group of Morocco and the diversity of Gondwanan notosuchians outside South America. *Royal Society Open Science*, 8: 211254.

- NOVAS, F.E.; PAIS, D.F.; POL, D.; CARVALHO, I.D.S.; SCANFERLA, A.; MONES, A.; RIGLOS, M.S. 2009. Bizarre notosuchian crocodyliform with associated eggs from the Upper Cretaceous of Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29:1316–1320.
- NOBRE, P.H. & CARVALHO, I.S. 2002. Osteologia do crânio de *Candidodon itapecuruense* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) do Cretáceo do Brasil. In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 6, 2002. *Boletim*, São Pedro, p. 77-82.
- NOBRE, P.H. 2004. Morfologia Pós-Craniana de *Candidodon itapecuruense* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia), do Cretáceo do Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7(1):87-92.
- NOBRE, P.H.; & CARVALHO, I.S. 2006. *Adamantinasuchus navae*: a new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Gondwana Research* 10: 370-378.
- NOBRE, P.H. & CARVALHO, I.S. 2013. Postcranial skeleton of *Mariliasuchus amarali* Carvalho and Bertini, 1999 (Mesoeucrocodylia) from the Bauru Basin, Upper Cretaceous of Brazil. *Ameghiniana* 50(1):98–113. DOI 10.5710/amgh.15.8.2012.500.
- O’CONNOR, P.M.; SERTICH, J.J.W.; STEVENS, N.J.; ROBERTS, E.M.; GOTTFRIED, M.D.; HIERONYMUS, T.L.; JINNAH ZA, RIDGLEY R, NGASALA SE, TEMBA J. 2010. The evolution of mammallike crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana. *Nature* 466: 748–751.
- OLIVEIRA, F.A.; SANTUCCI, R.M.; OLIVEIRA, C.E.M.; ANDRADE, M.B. 2021. Morphological and compositional analyses of coprolites from the Upper Cretaceous Bauru Group reveal dietary habits of notosuchian fauna. *Lethaia* 54: 664-686.
- ORTEGA, F.; GASPARINI, Z.; BUSCALIONI, A.D.; CALVO, J.O. 2000. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:57–76.
- ÓSI, A. 2013. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Historical Biology* 26:279–414.

POL, D. 2003. New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(4):817–831. DOI 10.1671/a1015-7.

POL, D. 2005. Postcranial remains of *Notosuchus terrestris* (Archosauria: Crocodyliformes) from the upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 42(1):1–17.

POL, D.; S. JI, J.; CLARK, M.; CHIAPPE, L.M. 2004. Basal crocodyliforms from the Lower Cretaceous Tugulu Group (Xinjiang, China), and the phylogenetic position of *Edentosuchus*. *Cretaceous Research* 25:603–622.

POL, D., LEARDI, J.M.; LECUONA, A.; KRAUSE, M. 2012. Postcranial anatomy of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliformes, Sebecidae) from the Eocene of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32(2):328–354. DOI 10.1080/02724634.2012.646833.

POL, D.; NASCIMENTO, P.; CARVALHO, M.; RICCOMINI, A.B.; PIRES DOMINGUES, R.A.; ZAHER, H. 2014. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. *PLoS ONE* 9:93105. Doi: 10.1371/journal.pone.0093105.

RICART, R.S.D.; SANTUCCI, R.M.; ANDRADE, M.B.; OLIVEIRA, C.E.M.; NAVA, W.R.; DEGRAZIA, G.F. 2021. Dental histology of three notosuchians (Crocodylomorpha) from the Bauru Group, Upper Cretaceous, South-eastern Brazil. *Historical Biology* 33:1012–1023.

ROMER, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. Chicago: University of Chicago Press, 772 pp.

RUIZ, J.V.; BRONZATI, M.; FERREIRA, G.S.; MARTINS, K.C.; QUEIROZ, M.V.; LANGER, M.C.; MONTEFELTRO, F.C. 2021. A new species of *Caipirasuchus* (Notosuchia, Sphagesauridae) from the Late Cretaceous of Brazil and the evolutionary history of Sphagesauria. *Journal of Systematic Palaeontology* 19:265–287.

SERENO, P.C. & LARSSON, H.C.E. 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys* 28:1–143. DOI 10.3897/zookeys.28.325.

SERTICH, J.W. & GROENKE, J.R. 2010. The appendicular skeleton of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. Society of Vertebrate Paleontology Memoir. In: Krause DW, Kley NJ, eds. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(Supplement 6):122–153.

SCOTESE, R.C. 2014. Atlas of Late Cretaceous Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, volume 2, The Cretaceous, Maps 16 – 22, Mollweide Projection, PALEOMAP Project, Evanston, IL.

TURNER, A.H. 2006. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Historical Biology* 18(3):255–369. DOI 10.1080/08912960500516112.

TURNER, A.H. & SERTICH, J.J.W. 2010. Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:177–236.

VIEIRA, L.G.; SANTOS, A.L.Q.; LIMA, F.C.; MENDONÇA, S.H.S.T.; MENEZES, L.T.; SEBBEN, A. 2016. Ontogeny of the Appendicular Skeleton in *Melanosuchus niger* (Crocodylia: Alligatoridae). *Zoological Science*, 33(4):372-383.

WALKER, A.D. 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 257:323–372.

WU, X.C., & SUES, H.D. 1996. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16:688–702.

WHETSTONE, K.N. & Whybrow, P.J. 1983. A ‘cursorial’ crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa. *Occasional Papers of the Museum of Natural History of the University of Kansas* 106:1–37.

WU, X.C.; SUES, H.D.; SUN, A. 1995. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. *Nature* 376: 678–680.

YUSHKEVICH, P.A.; PIVEN, J.; HAZLETT, H.C.; SMITH, R.G.; HO, S.; GEE, J.C.; GERIG, G. 2006: User-guided 3D active contour segmentation of anatomical structures: Significantly improved efficiency and reliability. *NeuroImage* 31, 1116–1128.

ZAHER, H.; POL, D.; CARVALHO, A.B.; RICCOMINI, C.; CAMPOS, D.; NAVA, W. 2006. Redescription of the Cranial Morphology of *Mariliasuchus Amarali*, and Its Phylogenetic Affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). *American Museum Novitates* 2006:1–40.

ZAHER, H., POL, D., CARVALHO, A. B. NASCIMENTO, P. M. AND RICCOMINI, C. 2011. A complete skull of an Early Cretaceous sauropod and the evolution of advanced titanosaurs. *PLoS ONE* 6 (2): e16663.

ZAHER, H.; POL, D.; NAVARRO, B.A.; DELCOURT, R.; CARVALHO, A.B. 2020. An Early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil sheds light on the cranial evolution of the Abelisauridae. *Comptes Rendus Palevol* 19 (6), 101–115.

SUPPLEMENTARY INFORMATION 1

ANATOMICAL DESCRIPTION AND SYSTEMATICS OF A NEW BASAL NOTOSUCHIAN (MESOEUCROCODYLIA; CROCODYLIFORMES) FROM THE QUIRICÓ FORMATION, LOWER CRETACEOUS OF SANFRANCISCANA BASIN, BRAZIL

1. Phylogenetic analysis of FUP-Pv 000019

1.1 Analytical procedure – The TNT (Goloboff et al., 2008) phylogenetic program was utilized to recover the topologies thus presented in this paper. Firstly, a heuristic search was conducted, with 10000 replicates and retaining 10 trees per replication cycle, followed by a TBR branch-swapping phase. The most parsimonious trees were again submitted to a novel cycle of TBR, resulting in strict consensus calibrated tree of 1,440 MPTs of 1,712 steps each.

1.2 Utilization of recently modified characters – It is important to stress that a modified character was utilized in the present analysis. Character 188, first conceived by Gomani (1997), has seen alterations over the years (Buckley et al., 2000; Pol et al., 2014), culminating in the most recent one by Martin & Broin (2016). The character was scored following the latest of those by the latter:

Cusps of posterior teeth: unique apical cusp (0); multicuspid, with or without a cingulum (1); median carina(e) flanked by lingual/labial cingulum with cuspidate edges (2).

1.3 Taxon List

Adamantinasuchus navae (Nobre and Carvalho, 2006)

Alligator mississippiensis (Clark, 1994; Brochu, 1999)

Alligatorium (Wellnhofer, 1971; Clark, 1986, 1994)

Anatosuchus minor (Serenio and Larsson, 2009)

Araripesuchus buitreaensis (Pol and Apesteguia, 2005)

Araripesuchus gomesii (Price, 1959)

Araripesuchus patagonicus (Ortega et al., 2000)

Araripesuchus tsangatsangana (Turner, 2006)

Araripesuchus wegneri (Buffetaut, 1981; Serenio and Larsson, 2009)

Argochampsia krebsi (Hua and Jouve, 2004)

Armadillosuchus (Marinho and Carvalho, 2009)

Asiatosuchus germanicus (Brochu, 1999, 2003)

Ayllusuchus fernandezi (Gasparini, 1984)

Barinasuchus arveloi (Paolillo and Linares, 2007)

Baurusuchus albertoi (Nascimento and Zaher, 2010)

Baurusuchus pachecoi (Price, 1945)

Baurusuchus salgadoensis (Carvalho et al., 2005)

Bergisuchus dietrichbergi (Kuhn, 1968; Rossmann et al., 2000)

Bernissartia fagesii (Buscalioni and Sanz, 1990; Norell and Clark, 1990; Brochu, 1999)

Borealosuchus formidabilis (Erickson, 1976; Brochu, 1997b, 1999)

Bretesuchus bonapartei (Gasparini et al., 1993)

Caipirasuchus montealtensis (Andrade and Bertini, 2008a)

Caipirasuchus paulistanus (Iori and Carvalho, 2011)

Caipirasuchus steneognathus (Pol et al., 2014)

Caipirasuchus mineirus (Martinelli et al., 2018)

Calsoyasuchus valliceps (Tykoski et al., 2002)

Campinasuchus dinizi (Carvalho et al., 2011)

Candidodon itapecurensis (Carvalho, 1994; Nobre and Carvalho, 2001)

Caryonosuchus pricei (Kellner et al., 2011a)

Chimaeresuchus paradoxus (Wu and Sues, 1996)

Comahuesuchus brachybuccalis (Bonaparte, 1991)

Coringasuchus anisodontis (Kellner et al., 2009)

Cricosaurus araucanensis (Gasparini and Dellape, 1976)

Cricosaurus suevicus (Fraas, 1902)

Crocodylus niloticus (Clark, 1994; Brochu, 1999)

Cynodontosuchus rothi (Woodward, 1896)

Dakosaurus andiniensis (Vignaud and Gasparini, 1996)

Dakosaurus maximus (Fraas, 1902)

Dibothrosuchus elpahros (Wu and Chatterjee, 1993)

Diplocynodon hantoniensis (Brochu, 1999)

Dyrosaurus (Buffetaut, 1978; Clark, 1986, 1994; Jouve, 2005)

Edentosuchus tienshanensis (Young, 1973)

Eothoracosaurus mississippiensis (Brochu, 2004)

Eutretauranosuchus delfsi (Mook, 1967; Clark, 1986, 1994).

Fruitachampsia callinoni (Clark, 1985, 1994).

Gasparinisuchus peirosauroides (Gasparini et al., 1991; Martinelli et al., 2012).

Gavialis gangeticus (Clark, 1994; Brochu, 1999).

Glen Rose Form (Brochu 1997a, 1999; USNM 22039, MCZ 4453)

Gobiosuchus kielanae (Osmolska, 1972)

Goniopholis simus (Mook, 1942; Clark, 1986, 1994; Salisbury et al., 1999)

Goniopholis stovalli (Mook, 1964)

Gracilisuchus stipanicorum (Romer, 1972)

Hamadasuchus reboulii (Buffetaut, 1994; Larsson and Sues, 2007)

Hemiprotosuchus leali (Bonaparte, 1971)

Hsisosuchus chowi (Peng and Zhu, 2005)

Hsisosuchus chungkingensis (Young and Chow, 1953; Li et al., 1994; Wu et al., 1994a)

Hylaeochampsia vectiana (Clark and Norell, 1992)

Hyposaurus rogersii (Troxell, 1925; Denton et al., 1997)

Iberosuchus macrodon (Antunes, 1975; Ortega et al., 2000; Ortega, 2004)

Kaprosuchus saharicus (Serenio and Larsson, 2009)

Kayenta Form (Clark, 1986; UCMP 97638, 125359, 125871)

Labidiosuchus amicum (Kellner et al., 2011b)

Lavocatchampsia sigogneaurussellae (Martin & Broin, 2016)

Leidyosuchus canadensis (Brochu, 1997b, 1999, 2003; Wu et al., 2001c)

Libycosuchus brevirostris (Stromer, 1914)

Llanosuchus tamaensis (CRILAR-Pv 502)

Lomasuchus palpebrosus (Gasparini et al., 1991)

Lorosuchus nodosus (Pol and Powell, 2011)

Lumbrera form (unpublished sebecid, new taxon; PVL 6385)

Mahajangasuchus insignis (Buckley and Brochu, 1999; Turner and Buckley, 2008)

Malawisuchus mwakayasyunguti (Clark et al., 1989; Gomani, 1997)

Mariliasuchus amarali (Carvalho and Bertini, 1999)

Metriorhynchus casamiquelai (Gasparini and Diaz, 1977)

Metriorhynchus superciliosus (de Blainville, 1853; Wenz, 1968)

Microsuchus schilleri (Dolgopol de Saez, 1928; Leardi et al., 2015)

Montealtosuchus arrudacamposi (Carvalho et al., 2007)

Morrinhosuchus luziae (Iori and Carvalho, 2009)

Neuquensuchus universitas (Fiorelli and Calvo, 2007)

Notosuchus terrestris (Gasparini, 1971)

Orthosuchus stormbergi (Nash, 1975)

Pabweshi pakistanus (Wilson et al., 2001)

Pakasuchus kapilimai (O'Connor et al. 2010)

Pehuenchesuchus enderi (Turner and Calvo, 2005)

Pelagosaurus typus (Eudes-Deslongchamps, 1864)

Pholidosaurus purbeckensis (Owen, 1878; Clark, 1986, 1994; Salisbury, 2002)

Pissarrachampsa (Montefeltro et al., 2011)

Pristichampsus vorax (Brochu, 1999)

Protosuchus haughtoni (Busbey and Gow, 1984)

Protosuchus richardsoni (Colbert and Mook, 1951)

Rhabdognathus (Brochu et al., 2002)

Rugosuchus nonganensis (Wu et al., 2001b)

Sarcosuchus imperator (De Broin and Taquet, 1966; Sereno et al., 2001)

Sebecus huilensis (Langston, 1965; Busbey, 1986; Langston and Gasparini, 1997)

Sebecus icaeorhinus (Colbert, 1946)

Sebecus querejazus (Buffetaut and Marshall, 1991)

Shamosuchus djadochtaensis (Mook, 1924)

Shantungosuchus hangjinensis (Wu et al., 1994b)

Sichuanosuchus huidongensis (Peng, 1995)

Sichuanosuchus shuhanensis (Wu et al., 1997)

Simosuchus clarki (Buckley et al., 2000; Krause and Kely, 2010; Georgi and Krause, 2010; Sertich and Groentke, 2010)

Sokotosuchus ianwilsoni (Halstead, 1975; Buffetaut, 1979; Clark, 1986, 1994)

Sphagesaurus huenei (Price, 1950; Pol, 2003)

Steneosaurus bollensis (Jaeger, 1828; Westphal, 1962)

Stolokrosuchus lapparenti (Larsson and Gado, 2000)

Stratiosuchus maxhechti (Campos et al., 2001; Riff, 2003; Pinheiro et al., 2007)

Sunosuchus junggarensis (Wu et al., 1996)

Terminonaris robusta (Mook, 1934; Wu et al., 2001a)

Terrestrisuchus gracilis (Crush, 1984)

Theriosuchus pusillus (Owen, 1879; Clark, 1986, 1994; Ortega et al., 2000)

Uberabasuchus terrificus (Carvalho et al., 2004)

Uruguaysuchus aznarezi (Rusconi, 1933)

Yacararani boliviensis (Novas et al., 2009)

Zaraasuchus shepardi (Pol and Norell, 2004b)

Zosuchus davidsoni (Pol and Norell, 2004a)

1.4 Mudança de estado de caractere

***Malawisuchus mwakasyunguti* Gomesi 1997**

Char. 1: 1 → 0
Char. 9: 1 → 0
Char. 16: 0/1 → 1
Char. 18: →
Char. 22: 0/1 → 0
Char. 23: 0/1 → 2
Char. 26: 0 → ?
Char. 32: 0 → ?
Char. 35: ? → 0
Char. 69: 1 → 2
Char. 70: 0/1 → 1
Char. 72: ? → 1

Char. 96: 0 → ?
Char. 98: 0 → ?
Char. 103: 1 → 0
Char. 155: ? → 1
Char. 161: ? → 1
Char. 167: 0 → 2
Char. 188: 0/1 → 2
Char. 198: ? → 0
Char. 221: ? → 0
Char. 225: ? → 0
Char. 229: ? → 1
Char. 238: ? → 0
Char. 239: ? → 0
Char. 243: ? → 1
Char. 262: 0 → 1
Char. 265: ? → 0
Char. 290: ? → 0
Char. 295: ? → 0
Char. 363: 0 → 1
Char. 364: ? → 1
Char. 384: ? → 0
Char. 394: 0 → 1
Char. 440: ? → 0

***Candidodon itapecurensis* Carvalho 1994**

Char. 23: 0/1 → ?
Char. 28: ? → 0
Char. 34: ? → 1
Char. 38: ? → 1
Char. 45: ? → 0
Char. 52: ? → 1
Char. 65: ? → 2
Char. 75: ? → 0
Char. 92: ? → 0
Char. 93: ? → 0
Char. 101: ? → 0
Char. 104: ? → 0
Char. 113: 0 → 1
Char. 133: ? → 0
Char. 140: 0 → 1
Char. 145: ? → 1
Char. 149: 1 → 0
Char. 188: 0 → 2
Char. 201: ? → 0
Char. 202: ? → 0
Char. 219: ? → 0
Char. 220: ? → 1
Char. 221: ? → 0

Char. 225: ? → 0
Char. 226: 1 → ?
Char. 237: 0 → ?
Char. 262: ? → 0
Char. 271: ? → 0
Char. 357: ? → 1
Char. 358: ? → 0
Char. 363: 0 → 1
Char. 364: ? → 1
Char. 394: 0 → 1
Char. 440: ? → 0

***Pakasuchus kapilimai* O'Connor et al. 2010**

Char. 90: 1 → 2
Char. 93: ? → 0
Char. 95: 0 → ?
Char. 96: 0 → ?
Char. 97: 0 → ?
Char. 103: ? → 0
Char. 131: 0 → ?
Char. 145: ? → 0
Char. 171: ? → 1
Char. 358: ? → 0

***Lavocatchampta sigogneaurussellae* Martin & Broin 2016**

Char. 106: 1 → ?
Char. 155: 0 → 1
Char. 191: 0 → ?
Char. 193: ? → 2
Char. 277: 1 → ?
Char. 363: 0 → 1
Char. 364: ? → 1
Char. 385: ? → 0
Char. 388: 0 → ?
Char. 394: 0 → 1

***Chimaeresuchus paradoxus* Wu and Sues, 1996**

Char. 9: 1 → 0
Char. 10: 2 → ?
Char. 79: 0 → ?
Char. 84: 1 → ?
Char. 90: 2 1 → ?
Char. 121: 1 → ?
Char. 130: 0 → ?
Char. 137: 0 → ?
Char. 160: 0 → 1

Char. 188: 0/1 → 1
Char. 231: 0 → 1
Char. 246: 0 → 1
Char. 287: 0 → 1
Char. 388: 2 → ?
Char. 400: 0/1 → 0
Char. 309: 1 → 0

1.5 Data matrix and score for *Candidodon itapecurensis* Carvalho 1994, *Malawisuchus mwakayasyunguti* Gomani 1997, *Pakasuchus kapilimai* O'Connor et al. 2010, *Yacarerani boliviensis* Novas et al. 2009, *Lavocatchampsia sigogneaurussellae* Martin & Broin 2016, and FUP-Pv 000019.

Candidodon

201??0?102??0011100010?110?0110001022110100001??2011?1000?10?1?02?112???
??0?21100?????????00??????01101?01??011????010011?1?10000000100?11001?1?
0001??0?0?00??101?0?1011100?1?0000?0001?20001[12]10100100001?100?0000000
00010??00??000000100??0?0?00?00?000100?00??00110??1?0??000000?????0?00
00000??0?00??0210?1[01]011
0?????????????????0000?00100??00001000?00?00?0???????????????????????????????

L. sigogneaurussellae

1?0?????0?00?????1?????????????2???1?????????2?
0?0?????????????????????0????1?????????11????????0????????0??1?????????????01?
??0111011?????1??1?0????0?01?210??2???
??0?????????????????0??0?0???
?????????????????????????????????????0?????????????1101??0?????????????000?01
00?1?0????0????0??1

Malawisuchus

001?00?1020000?1100010211?0?110?01022110100011??20??1000?10?1?03?112111
0100211001????1??210000?????01012111??01?0??01100101?11000??100110101?0
?0001??01010001101002001?10??1?00?0?000012?0012111001000?11100000000000
0000??00[01]?010000100000?0?1??00??001?0?00????10?00??1?0??100010000?????
00?00001????1?1?1????0????0????????????????????????????????????100?00??0?0011
00?[01]?0?????????????000??100?1?0000000?00??0?0????????????????????????10??
00

Pakasuchus

101??0?1?21??1110001011?1?01100010221101000??12?11?1000?10?1?03?21111?0
1002?110??????2?00?????0?011?13?01?????01100?????00?000?001111011000
0011100101000?101001?011??0?1?0000100001100?1211100100001?100?00000000
000000??000?00110??????0??0?0001?0?00?????0??0??????10000000??????00?00
0010??1?????????????0?????0111??????????????????10????02?0?0000?0??1?0
??0?1?011????00??100?10?000?????00?????????????????????????????????

Yacararani

101?00?102??00?1100010111100011011022110110021112011??1000?0?1?03121111?
00001100011?121??2500??????112112211100??100211101001011100101111?01?
??0111110010000001010000011100?1?0000?0?11120011211101100011110000?0000
00000??020010111011000000?00000?000100?000??110000??10000?000110000010?
?000100111100001?11000010011001110111?????001100001011200011110?111200
1100101012111110110111101100?1101111101000000010?[01]001011101011111001
11110011112?00

FUP-Pv 000019.

?01?????0?????110?0001110?00010010221?0????11012011?1000010?1?0??11?1110
1003?10011??????0011000001001?11210110??0110?????1??0??0100111[01]011
0??01??010?00111?1?021001100?1?00?000?011210?02?01001?00111100?000??000
0000??0?????0?0?00??????0000?000??0??0??1100?00??????000??00??0100??
000??0????1??0000000?0??????1??????????0??????????100??1210?0??110001
?00001111000??1000??0100?1??000??0??0?1??00????11??1??????????01??0

Strict consensus of 1440 trees (7 taxa excluded)



CONSIDERAÇÕES FINAIS

O conjunto de fósseis aqui descritos para a Formação Quiricó constituem em ocorrências inéditas de um *Notosuchia* e um *Borioteiioidea* nesta unidade geológica. Para o *Borioteiioidea* foram identificados os dois ramos do dentário, um direito e outro esquerdo. Apesar dos dentes não estarem bem preservados, o material da Bacia Sanfranciscana se assemelha mais à espécie *Bicuspidon hogreli* encontrado nas *Kem Kem Beds*, no Marrocos. Foi possível estabelecer que os dentes posteriores do material brasileiro apresentam duas cúspides, que estão dispostas na região lingual e outra na labial, assim como ocorre no material africano *B. hogreli*. Considerando todas as espécies de *Bicuspidon* conhecidas, FUP-Pv 000018 se assemelha mais à *B. hogreli*, diferindo apenas com relação à sua região sinfiseal, que é mais protuberante e desenvolvida no material brasileiro.

Para o notossúquio, foram recuperados o crânio (quase completo), elementos do esqueleto axial e apendicular articulados de um exemplar pertencente à família *Candidodontidae*. É possível observar uma grande semelhança entre a espécie *Lavocatchampsia sigogneaurussellae* Martin & Broin 2016, encontrado na África com o material coletado em Campo Azul (FUP-Pv 000019). A ocorrência desses fósseis reforça e documenta uma provável intercomunicação da paleofauna da América do Sul e da África, durante o Eocretáceo antes da abertura do Oceano Atlântico.

Essa ocorrência de *Candidodontidae* para a Formação Quiricó é o registro mais antigo desse táxon na América do Sul e África, estando no intervalo Barremiano-Aptiano, segundo Lima (1979), Arai et al. (1995) e Carmo et al. (2004). Seguindo das ocorrências mais recentes da África, *Malawisuchus mwakasyungutiensis* e *Pakasuchus kapilimai*, que estão no Aptiano, e no Nordeste brasileiro, *Candidodon itapecuruense* que data do

Albiano e *L. sigogneaurussellae* no intervalo Albiano-Cenomaniano. Tal registro é importante, pois traz novas pistas sobre evolução da família.

Com base nas ocorrências do notossúquio e Borioteiioidea, os mesmos representam as primeiras ocorrências dos respectivos grupos para a bacia e fornecem informações importantes sobre a distribuição dos grupos na Gondwana.