



Universidade de Brasília – UnB

Instituto de Geociências – IG

Programa de Pós-graduação em Geologia

**Análise da microestrutura óssea dos osteodermos de Crocodylomorpha do Grupo Bauru,
(Cretáceo Superior)**

Alex Gabriel Cajado Ferreira

Dissertação de mestrado nº 516

Brasília, dezembro de 2023



Universidade de Brasília – UnB

Instituto de Geociências – IG

Programa de Pós-graduação em Geologia

**Análise da microestrutura óssea dos osteodermos de *Crocodylomorpha* do Grupo Bauru,
(Cretáceo Superior)**

Alex Gabriel Cajado Ferreira

Dissertação de mestrado nº 516

Orientador: Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci

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

Brasília, dezembro de 2023

FICHA CATALOGRÁFICA

F383a Cajado Ferreira , Alex Gabriel
 Análise da microestrutura óssea dos osteodermos de
Crocodylomorpha do Grupo Bauru, (Cretáceo Superior) / Alex
Gabriel Cajado Ferreira ; orientador Rodrigo Miloni
Santucci. -- Brasília, 2023.
 76 p.

 Dissertação (Mestrado em Geologia) -- Universidade de
Brasília, 2023.

 1. Osteodermos . 2. Paleohistologia . 3. Crocodilomorfos.
4. Notosuchia . 5. Grupo Bauru. I. Miloni Santucci, Rodrigo
, orient. II. Título.

Banca examinadora

Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci (UnB)

Prof. Dr. Thiago da Silva Marinho (UFTM)

Prof.^a Dr.^a Julia Klaczko (UnB)

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

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior-Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

Em primeiro lugar, agradeço ao meu orientador, o Professor Dr. Rodrigo Miloni Santucci, por proporcionar-me não apenas a oportunidade, mas também valiosos ensinamentos, exemplos e, acima de tudo, compreensão ao longo dos anos de orientação.

Aos professores do FUP - UnB, Erina Vitória Rodrigues, Tamiel Khan Baiocchi Jacobson, Dulce Maria Sucena da Rocha, Danilo Arruda Furtado, Anete Oliveira, sou grato pela disponibilidade, auxílio, conversas e orientação.

Não posso deixar de mencionar a inspiração que obtive dos paleontólogos que cruzaram meu caminho durante essa jornada, como William Nava, Carlos Eduardo Maia de Oliveira, Henrique Zimmermann e Ricardo Lourenço Pinto.

Aos colegas e amigos do Laboratório de Paleontologia de Dinossauros e Afins (LaPaDa), assim como aos amigos da UnB; Daniel Martins dos Santos, Joyce Celerino de Carvalho, Patrícia Fabiana Rodrigues Costa, Paula Araújo, Gabriela Hirata, Rayssa Nayara, Paulo Ferro, Filipe Alves, Felipe Cardia, Camila Vitória, Brenda Silva e Gabriel Boato. Suas conversas acadêmicas e os momentos de lazer e descontração no laboratório e além dele foram inestimáveis.

A um grande amigo, pela companhia e orientação durante as diversas horas de pedaladas, por estimular meu crescimento e acreditar no meu potencial, Rômulo de Sousa.

Aos membros da banca examinadora, Prof. Dr. Thiago da Silva Marinho da Universidade Federal do Triângulo Mineiro (UFTM) e Prof.^a Dr.^a Julia Klaczko da Universidade de Brasília (UnB) pelas contribuições na versão final do trabalho.

Por fim, mas não menos importante, agradeço à minha mãe pelo apoio e suporte incondicional, compreendendo que mestrado, pesquisa e estudo também representam trabalho. À minha esposa, Paloma Lopes, que sempre acreditou em meu potencial e me incentivou, e aos demais familiares, meu sincero agradecimento pelo apoio, carinho e compreensão.

“Não existe lei além de Faze o que tu queres”

(AL III. 60)

“[...] Um homem cuja vontade consciente está em desacordo com sua Verdadeira Vontade, está desperdiçando sua força. Ele não pode esperar influenciar seu ambiente de forma eficiente.”

Crowley

RESUMO

Os crocodylomorfos vivos fazem parte do grupo monofilético Crocodylia, que atualmente inclui mais de 20 espécies distribuídas nas regiões intertropicais do globo. Além das espécies vivas, como crocodilos, jacarés e gaviais, os Crocodylomorpha também abrangem várias linhagens extintas. No Brasil, os depósitos sedimentares continentais pós-paleozóicos são notáveis pela abundância de fósseis de Crocodylomorpha. Uma característica comum a quase todos os crocodylomorfos, sejam eles vivos ou extintos, é a presença do esqueleto dérmico. Esse revestimento é composto por ossos conhecidos como osteodermos ou placas dérmicas, que são interligados por tecidos fibrosos. Essas placas desempenham papéis essenciais na proteção, flexibilidade, absorção de energia e armazenamento mineral, variando em tamanho, forma, ornamentação e funções de acordo com a espécie. Este estudo tem como objetivo a análise das placas dérmicas de espécies fósseis pertencentes aos táxons Baurusuchidae, Peirosauridae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus* encontrados em depósitos cretáceos do Grupo Bauru. Foram confeccionadas seções delgadas para a análise histológica dos espécimes a fim de comparar suas diferenças e semelhanças morfológicas com outras linhagens vivas e extintas. No decorrer da pesquisa, foram examinados osteodermos de um indivíduo de Baurusuchidae (nas regiões cervical, dorsal anterior e dorsal posterior) e lâminas de Sphagesauridae, tanto da fileira parasagital quanto do escudo ventral. Também foram analisados osteodermos de um Baurusuchidae juvenil. Para efeitos de comparação, lâminas de Candidodontidae e Caimaninae (associados a *Purussaurus*) foram seccionadas. Apesar de as placas dérmicas analisadas serem originárias de famílias distintas de crocodylomorfo notossúquios (Peirosauridae, Baurusuchidae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*), estas apresentam morfologias externas distintas em nível macroscópico. No entanto, a análise histológica revelou notáveis semelhanças, especialmente em relação à estrutura do tecido ósseo. O tecido apresenta fibras dispostas em uma matriz de fibras paralelas e entrelaçada, osteons secundários muito maiores que os primários, indicando processos de reabsorção óssea, e a presença de linhas de crescimento em algumas das lâminas histológicas analisadas.

Palavras-chave: Cretáceo, Notosuchia, histologia, Grupo Bauru, Formação Adamantina

ABSTRACT

The living crocodylomorphs are part of the monophyletic group Crocodylia, which currently includes more than 20 species distributed in intertropical regions around the world. In addition to living species such as crocodiles, alligators, and gharials, Crocodylomorpha also encompasses various extinct lineages. In Brazil, post-Paleozoic continental sedimentary deposits are notable for the abundance of Crocodylomorpha fossils. A common feature in almost all crocodylomorphs, whether living or extinct, is the presence of a dermal skeleton. This covering is composed of bones known as osteoderms or dermal plates, which are interconnected by fibrous tissues. These plates play essential roles in protection, flexibility, energy absorption, and mineral storage, varying in size, shape, ornamentation, and functions according to the species. This study aims to analyze the dermal plates of fossil species belonging to the taxa Baurusuchidae, Peirosauridae, Sphagesauridae, and *Mariliasuchus* from Cretaceous deposits of the Bauru Group. Thin sections were prepared for the histological analysis of specimens to compare their morphological differences and similarities with other living and extinct lineages. During the research, osteoderms from an individual of Baurusuchidae (cervical, anterior dorsal, and posterior dorsal regions) were examined, as well as thin sections from Sphagesauridae, both from the parasagittal row and the ventral shield. Additionally, osteoderms from a juvenile Baurusuchidae were also analyzed. For comparison purposes, thin sections of Candidodontidae and Caimaninae (associated with *Purussaurus*) were studied. Even though the analyzed dermal bones originate from different crocodylomorph families (Peirosauridae, Baurusuchidae, Sphagesauridae, and *Mariliasuchus*), they exhibit distinct external morphologies at the macroscopic level. However, histological analysis revealed notable similarities, especially those regarding the structure of the bone tissue. The tissue exhibits fibers arranged in a matrix of parallel and interwoven fibers, secondary osteons much larger than the primary ones, indicating bone resorption processes, and the presence of growth lines in some of the analyzed histological sections.

Keywords: Cretaceous, Notosuchia, histology, Adamantina Formation.

SUMÁRIO

1. Apresentação	11
Capítulo 1	12
1. Introdução.....	12
2. Contexto geológico regional	15
3. Paleohistologia	18
4. Paleohistologia no Grupo Bauru	19
5. Organização mineral das fibras e classificação da matriz óssea	23
5.1 Tipos de tecido ósseo	25
6. Referências bibliográficas	27
Capítulo 2	34
1. Introdução.....	34
2. Contexto Geológico Regional	35
3. Materiais e Métodos	37
3.1 Seleção dos Materiais.....	37
3.2 Lâminas histológicas:	38
4. Resultados	41
4.1 Descrição das seções delgadas	41
4.2 Esqueletocronologia.....	66
5. Discussão.....	68
6. Conclusões.....	71
7. Referências bibliográficas	72

1. Apresentação

A dissertação a seguir é apresentada no formato de artigo científico, conforme o Art. 35 do Regulamento do Programa de Pós-graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade de Brasília. O presente volume é composto por dois capítulos. O primeiro capítulo aborda os aspectos gerais e a significância das descobertas no Grupo Bauru, além de fornecer uma introdução aos objetivos e um breve histórico da Paleohistologia. Já o segundo capítulo, apresentado no formato de manuscrito, compreende um resumo, introdução, justificativa, objetivos, materiais e métodos, resultados, discussão, conclusões, e referências bibliográficas específicas sobre a análise histológica de osteodermos de crocodilomorfos do Grupo Bauru.

Capítulo 1

1. Introdução

Os registros mais antigos de crocodilomorfos são encontrados em depósitos do Triássico Superior, de cerca de 220 milhões de anos (Benton & Clark, 1988). Considerando todos os crocodilianos, no caso Crocodyliformes atuais, e em conjunto com as aves, são os únicos representantes vivos do grupo Archosauria (Grigg & Kirshner, 2015). Os crocodilomorfos viventes compõem o grupo monofilético Crocodylia, sendo que atualmente existem em torno de 23 espécies conhecidas e distribuídas na zona intertropical do globo terrestre, entre elas estão os jacarés, crocodilos e gaviais. Entretanto, a diversidade do grupo, quando se trata do registro fóssil, é bem superior, contando com linhagens exclusivamente marinhas, como os Teleosauridae, Metriorhynchidae e Dyrosauridae e outros grupos especializados a hábitos terrestres como Notosuchia (Riff et al., 2012).

Notosuchia é um grupo de crocodiliformes com um extenso registro fóssil originado na Gondwana, particularmente em depósitos do Cretáceo encontrados na América do Sul (Figura 1). Mais de 50% das espécies descritas tem sua origem nesta região, sendo que aproximadamente 25% foram identificadas na Formação Adamantina (Grupo Bauru, Brasil) (Celis et al., 2020). Esse clado, inicialmente proposto por Gasparini (1971), exibe uma notável diversidade tanto em termos ecológicos quanto morfológicos (Riff et al. 2012). Os membros desse grupo têm sido frequentemente interpretados como organismos terrestres, devido à falta de adaptações amplamente reconhecidas para a vida aquática, típicas de outros crocodiliformes (Gasparini, 1971; Osi, 2014; Wilberg et al. 2019). Os notossúquios são tipicamente reconhecidos pela presença de uma dentição heterodôntica, e uma variedade significativa de morfologias tem sido observada em seus dentes posteriores, incluindo dentes com coroas com multicúspides (Montefeltro et al. 2009; Pol et al. 2014).

A superfície do corpo dos vertebrados, principalmente nos Crocodylomorpha, possui diversos padrões morfológicos e estruturas especializadas e complexas, as quais estão relacionadas à sua história evolutiva e ecologia, evoluindo estruturas mineralizadas

denominadas de placas dérmicas ou osteodermos, interligadas por suturas e fibras de colágeno não mineralizadas (English, 2018; Sun & Chen, 2013). No entanto, a estrutura, a morfologia funcional e história evolutiva dos osteodermos em relação a outros componentes ósseos permanecem pouco compreendidas, visto que os osteodermos evoluíram independentemente em diferentes espécies e podem ser encontrados em muitas linhagens de vertebrados, constituindo uma parte importante da história evolutiva dos tetrápodes (English, 2018; Yang et al., 2012). Essa cobertura óssea exibe uma variedade de padrões morfológicos com duas características básicas: eles aparecem apenas na superfície externa da derme (teto craniano, lados da mandíbula, cintura escapular, membros, tronco e cauda), consistem em relevos positivo ou negativo, e diferem nos traços vasculares exibidos pela maioria dos ossos corticais (Clarac et al., 2018).

Uma função comumente atribuída aos osteodermos é a de atuar como uma espécie de armadura defensiva contra predadores, como é observado em algumas espécies de peixes. No entanto, estudos têm revelado que a eficácia dos osteodermos como proteção contra predadores pode variar dependendo da espécie em questão e do tipo de predador envolvido. Além disso, foi sugerido que essas estruturas ósseas desempenham múltiplos papéis na biologia dos vertebrados, incluindo a estabilização da coluna vertebral durante a locomoção em terra, servindo como elementos de exibição intraespecífica e desempenhando funções em processos fisiológicos essenciais, como termorregulação e regulação do metabolismo de cálcio (Seidel, 1979; Vickaryous & Sire, 2009; Farlow et al., 2010; Sun & Chen, 2013; Vickaryous et al., 2015; English, 2018). Essa diversidade de funções destaca a significativa importância dos osteodermos na evolução dos vertebrados, oferecendo uma gama de vantagens adaptativas em diferentes contextos.

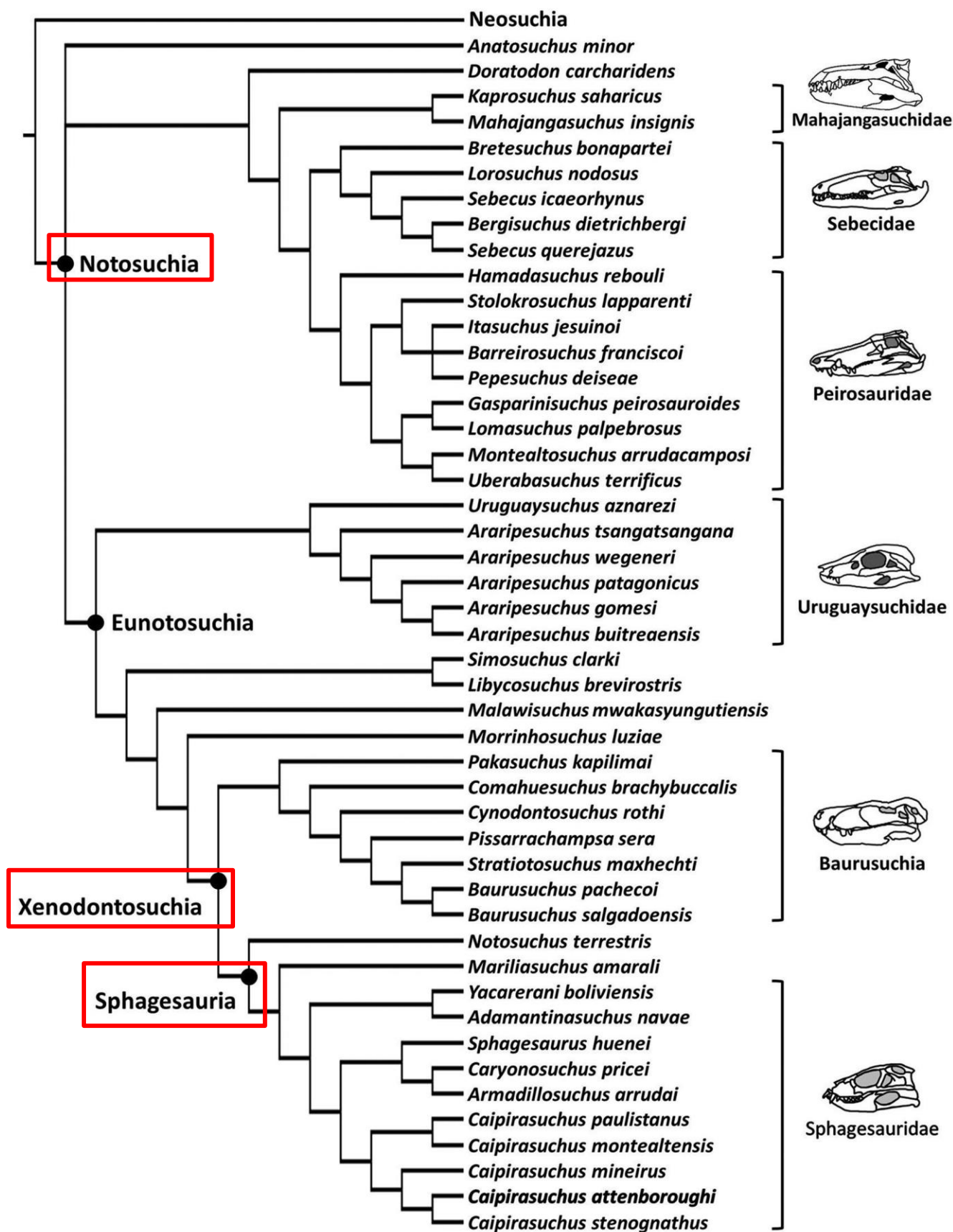


Figura 1. Trecho da árvore de consenso estrito que descreve as relações filogenéticas entre Notosuchia. Retângulo em vermelho destacando os grupos presentes nesse estudo (Fonte: Ruiz et al., 2021).

2. Contexto geológico regional

A origem e evolução da camada de suprabasáltica cretácea no Sudeste do Brasil (Bacia Bauru) tem sido amplamente discutida nos últimos anos desde sua descoberta no final do século XIX, sendo resultado de processos sedimentares associados à evolução da Bacia do Paraná (Batezelli, 2010). A Bacia Bauru corresponde, predominantemente, a uma sequência sedimentar arenosa e está localizada na região centro-sul da Plataforma Sul-Americana, distribuindo-se pelos estados do Paraná, São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Goiás e ainda nordeste do Paraguai, com uma área atual de aproximadamente 370,000 km² (Fernandes & Coimbra, 2000). Apresenta rochas continentais, abrigando depósitos eólicos, lacustres rasos, aluviais e fluviais gerados em condições de clima árido a semiárido, com características sedimentológicas e paleopedológicas específicas (Batezelli, 2010). Atualmente, é dividida em dois grupos: Caiuá e Bauru, onde o primeiro tem caráter essencialmente eólico e o segundo é representado por depósitos lacustres, fluviais e aluviais (Fernandes, 1998; Fernandes & Coimbra, 2000).

Todos os fósseis utilizados neste trabalho são provenientes do interior do Estado de São Paulo, coletados em rochas de idade cretácea (aproximadamente 82 milhões de anos). Representam, na maioria, restos de indivíduos adultos de crocodilomorfos, parcialmente articulados ou isolados, coletados em rochas da Formação Adamantina. Nesse trabalho iremos seguir a proposta de divisão estratigráfica de Batezelli (2010) que subdivide o Grupo Bauru em quatro formações: Araçatuba, Adamantina, Uberaba e Marília.

A Formação Araçatuba, unidade mais basal do Grupo Bauru aflora no norte de São Paulo na região de Jales e ao longo das calhas dos rios Aguapeí e Tietê. É composta por arenitos muito finos, siltosos e siltitos arenosos, de coloração cinza-esverdeada a avermelhada, geralmente maciços, por vezes apresentando estratificações plano-paralelas e sutis estratificações cruzadas acanaladas de pequeno porte, atualmente conhecida por abrigar uma das maiores ocorrências de microfósseis da bacia, representando um sistema de deposição lacustre (Batezelli, 2010). De acordo com trabalho recente de Arai & Fernandes (2023), a

ocorrência de grãos de pólen como *Cretacaeiporites polygonalis* e *Hexaporotricolpites emelianovi* indicam que esses depósitos são do Campaniano inferior, restringindo a idade das demais unidades do Grupo Bauru ao intervalo Campaniano-Maastrichtiano.

A Formação Adamantina foi formalmente proposta por Soares et al. (1980) sendo um conjunto de fácies compostas por bancos de arenito com estratificação cruzada, intercalados a bancos de lamitos, siltitos e arenitos lamíticos. A unidade é muito estudada por possuir um conteúdo fossilífero abundante em vertebrados como peixes, anuros, lagartos, testudinos, crocódilomorfos, dinossauros terópodos e saurópodos e mamíferos (Estes & Price., 1973; Bertini et al., 1993; Marinho & Carvalho, 2009; Ghilardi et al., 2010; Nava & Martinelli, 2011; Bittencourt & Langer., 2011; Brito et al., 2017).

Com ocorrência restrita a Minas Gerais, a Formação Uberaba, localizada no Município de Uberaba, é constituída por arenitos esverdeados e, subordinadamente, por lamitos, siltitos e conglomerados. Os arenitos dessa formação apresentam seleção moderada a baixa, sendo frequentes os intraclastos de argilito e de rocha basáltica com tamanhos sub-milimétricos a centimétricos, correspondendo a depósitos fluviais (Batezelli, 2010).

A Formação Marília é uma unidade composta por arenitos grossos a conglomeráticos, com teor de matriz variável e raras camadas descontínuas de lamitos vermelhos e calcários (Paula e Silva et al., 2003). A Formação Marília se divide em três membros: Echaporã, Serra da Galga e Ponte Alta, ocorrendo nos estados de São Paulo e Minas Gerais, sendo que em São Paulo ocorre o Membro Echaporã e em Minas Gerais ocorrem os membros Ponte Alta e Serra da Galga (Fernandes & Coimbra, 2000). O Membro Echaporã é composto por arenitos finos e grossos, com intercalações conglomeráticas. De forma geral, os arenitos são maciços e carbonáticos, ocorrendo principalmente no interior do Estado de São Paulo (Batezelli, 2010). Apresenta registro fóssil de rizólitos (marcas de raízes), bivalves, icnofósseis de invertebrados, crocódilomorfos, dinossauros saurópodos e terópodos (Bertini et al., 2001; Mineiro et al., 2017; Iori et al., 2021). A grande maioria desses registros fósseis está mal preservada e fragmentada, dificultando a classificação taxonômica. O registro fóssil encontrado no Membro Serra da Galga

em sua maioria representado por fragmentos, apresenta uma quantidade significativa de vertebrados e icnofósseis (Azevedo et al., 2013; Martinelli & Teixeira, 2015; Junior et al., 2017; Mineiro et al., 2018). São encontrados fósseis de peixes, anfíbios, testudinos, crocodilomorfos, dinossauros saurópodos e terópodos nas rochas da Membro Serra da Galga, localizado na região de Uberaba (Estes e Price, 1973; Vasconcellos et al., 2004; Iori & Arruda Campos, 2016; Marinho et al. 2022; Silva Junior et al., 2022; Windholz, et al., 2023).

No Membro Ponte Alta foram encontrados fósseis de vertebrados, fragmentos e ossos completos. Possui semelhança com o Membro Serra da Galga, mas apresenta uma quantidade maior de cimentação carbonática, com ocorrência geralmente de fósseis fragmentados (Azevedo et al., 2013).

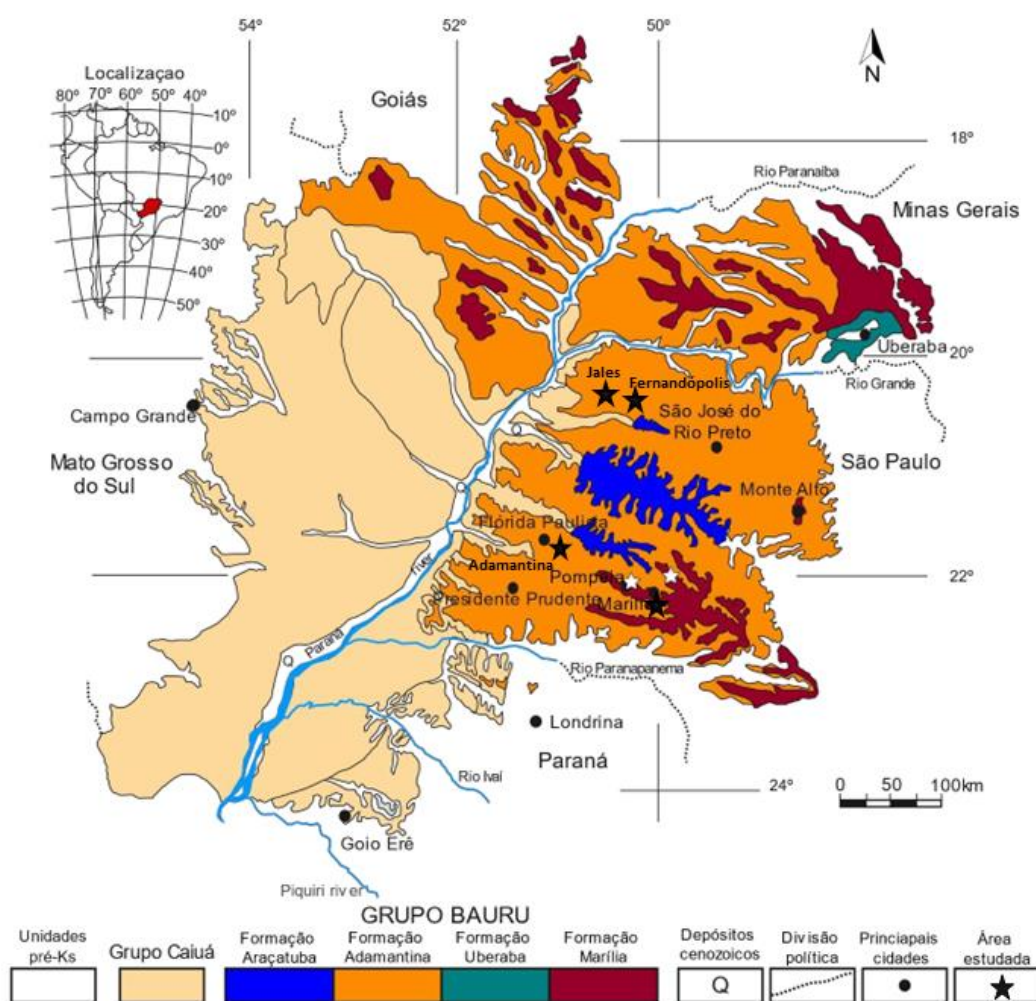


Figura 2. Mapa Geológico do Grupo Bauru (mapa geológico compilado de Fernandes, 1998; Fernandes & Coimbra, 2000).

3. Paleohistologia

O progresso no exame microscópico de tecidos biológicos deu um salto significativo com o advento das lentes de aumento. Anton von Leeuwenhoek é conhecido por sua contribuição para a criação das lentes iniciais usadas nos primeiros microscópios simples no final do século XVII. Durante o século XVII, Zacharias Janssen e seu pai, Hans, desempenharam um papel vital no refinamento do projeto do microscópio e no aprimoramento de suas capacidades com a introdução de lentes compostas (Padian, 2011). Um dos primeiros estudos que abordaram essa questão foi o de Clopton Havers em 1691 que deu origem aos nomes dos “canais” e “sistemas” do osso cortical, estruturas que hoje conhecemos como Canais de Havers (Enlow 1963).

As origens da paleohistologia remontam a meados do século XVIII, quando experimentou um crescimento significativo devido ao aumento das descobertas de fósseis de animais e plantas, impulsionadas pelo desenvolvimento em expansão da paleontologia (Padian, 2011). Os pesquisadores das ciências naturais frequentemente realizavam cortes histológicos para estudar as estruturas de animais e plantas. Dessa forma, o conhecimento histológico dos fósseis foi desenvolvido em paralelo com aqueles que se concentravam nas formas de vida mais recentes (Padian, 2011).

O desenvolvimento da paleohistologia, da petrografia microscópica e da cristalografia dos minerais ocorreu quase simultaneamente. Inicialmente, essas disciplinas utilizavam técnicas semelhantes, embora em ritmos e escalas distintos. Posteriormente, o uso da luz polarizada tornou-se fundamental para a análise óptica de materiais orgânicos (Buffrénil et al. 2021).

A paleohistologia foi amplamente empregada, especialmente por paleoictiólogos, na segunda metade do século XIX. Isso ocorreu principalmente devido à sua capacidade de identificar tipos de tecidos que constituíam características diagnósticas específicas de grupos taxonômicos, permitindo assim a determinação de táxons a partir de pequenos fragmentos ósseos (Quekett, 1849a, 1849b, 1855). Essas pesquisas paleohistológicas continuaram a ser

relevantes durante a primeira metade do século XX, apresentando objetivos similares aos da paleontologia de vertebrados da época (Ricqlès, 2011).

Nas últimas décadas, numerosos estudos foram conduzidos com foco principal nas características biológicas de organismos fósseis, particularmente em relação à microestrutura de restos esqueléticos. Apesar de sofrer vários processos tafonômicos ao longo de milhões de anos, a composição microscópica dos ossos consegue, em muitos casos, resistir e permanecer preservada (Chinsamy, 2005).

A consolidação da paleohistologia como uma disciplina independente ocorreu ao longo da segunda metade do século XX, graças aos esforços de Armand de Ricqlès, que publicou uma série de artigos inovadores. Nesses trabalhos ele apresentou uma classificação tipológica e funcional dos tecidos ósseos. Essa progressão teve origem em sua tese de doutorado, resultando na publicação de 12 artigos nos *Annales de Paléontologie*, de 1968 a 1981. Os trabalhos de Ricqlès trouxeram contribuições pioneiras, pois analisaram minuciosamente a geração de tecido ósseo e seu crescimento no esqueleto apendicular. Essas investigações explicaram como um único osso pode expressar diversos subtipos de tecidos em diferentes regiões e também a presença de diferentes subtipos de tecidos durante o desenvolvimento até a maturidade do indivíduo. Dessa forma, sua pesquisa foi fundamental para a compreensão do amadurecimento e a complexidade dos tecidos ósseos em animais extintos, tornando a paleohistologia uma disciplina essencial para a paleontologia moderna (Ricqlès, 1968, 1969a, 1969b, 1969c, 1972, 1974, 1975, 1976, 1977a, 1977b, 1978a, 1978b, 1981).

4. Paleohistologia no Grupo Bauru

O rico registro de vertebrados do Grupo Bauru é conhecido pela comunidade científica desde o início do século XX. No entanto, apenas nas últimas décadas é que esses depósitos fossilíferos foram minuciosamente estudados, resultando em uma abundância de descobertas taxonômicas. Em termos de diversidade e quantidade, peixes, tartarugas, crocodilianos e dinossauros se destacam como os grupos mais bem representados. Além disso, encontram-

se raros exemplares de anfíbios, lagartos, serpentes, aves e mamíferos nesses depósitos, além de invertebrados, como ostracodes e gastrópodes (Mezzalira, 1959, 1966; Bertini et al. 1993; Dias-Brito et al. 2001; Candeiro et al. 2006; Marinho & Carvalho, 2009; Ghilardi et al., 2010; Nava & Martinelli, 2011; Azevedo et al., 2013; Martinelli & Teixeira, 2015; Junior et al., 2017; Iori et al., 2021; Silva Junior et al., 2022; Windholz, et al., 2023).

Um dos primeiros estudos a abordar a análise da microestrutura dos fósseis pertencentes ao Grupo Bauru foi realizado por Santos (1984). O autor descreveu a espécie *Lepisosteus cominato* com base em dois fragmentos articulados do tronco do peixe, incluindo a nadadeira pélvica, que foram encontrados na região de Pacaembu Paulista, em depósitos da Formação Adamantina, em São Paulo. O estudo incluiu a confecção de seções delgadas das escamas de *Lepisosteus cominato* e, por meio da análise da microestrutura, descreveu a estrutura microscópica das escamas desta espécie, abordando a identificação da organização das camadas de ganoína, das lamelas de tecido ósseo basal e dos canalículos de Williamson.

Desde então, temos observado um crescente número de estudos dedicados à análise da microestrutura óssea em espécimes fósseis do Grupo Bauru. Essas investigações abrangem uma ampla gama de elementos anatômicos, incluindo ossos longos, dentes, costelas, osteodermos, vértebras, escamas e até mesmo coprólitos. Os espécimes em questão são associados a uma variedade de grupos de vertebrados, abrangendo crocodiliformes, pterossauros, peixes e dinossauros (Sayão & Bantim, 2015; Ricart et al., 2017; Bantim et al., 2017; Souza et al. 2019; Costa, 2021; Neto, 2020; Oliveira et al. 2021; Sena et al., 2022; Santos et al. 2022; Sena et al., 2023; Windholz et al. 2023).

Em uma exploração da paleohistologia no contexto do Grupo Bauru, é intrigante observar como a pesquisa científica tem revelado informações cruciais sobre o desenvolvimento e a história de vida de diversas espécies extintas. Souza et al. (2019) conduziram um estudo centrado em *Vespersaurus paranaensis*, utilizando fêmures e tíbias como fontes de dados para estabelecer idades ontogenéticas. Os resultados desse estudo

apontaram para um período de maturidade sexual compreendido entre o sétimo e o décimo ano no que diz respeito aos fêmures, enquanto as tíbias sugeriram uma maturidade mais precoce, ocorrendo entre os três e cinco anos de idade. A discrepância observada na maturidade óssea foi atribuída a variações no crescimento corporal, a análise da matriz óssea revelou que *Vespersaurus* apresentava um crescimento mais lento em comparação com a maioria dos terópodes, o que provavelmente se deveu ao seu tamanho reduzido e às condições climáticas áridas do sudoeste de Gondwana durante o Cretáceo.

Ricart et al. (2019) conduziram uma pesquisa que examinou a histologia dentária de três notossúquios pertencentes ao Grupo Bauru. O estudo proporcionou informações sobre o crescimento dos dentes e os hábitos alimentares dos crocódilomorfos. Foi constatado que a formação dos dentes variou entre os diferentes táxons investigados. No caso de *Mariliasuchus*, observou-se que seus dentes alcançavam pleno desenvolvimento em menos de dois meses, enquanto Sphagesauridae e Baurusuchidae necessitavam de aproximadamente seis meses para o mesmo processo. Adicionalmente, a considerável espessura do esmalte e o seu notável desenvolvimento na região mastigatória em Sphagesauridae sugerem que os mais derivados estão melhor adaptados para o processamento de alimentos em comparação com formas mais basais, como o *Mariliasuchus*.

Outros estudos, como o de Sena et al. (2020) analisaram histologicamente os ossos longos de *Pepesuchus deiseae*, destacando características nos metacarpos, ulna e tíbia. Os metacarpos, com córtex amplo e cavidade medular pequena, indicaram adaptação a ambientes de água rasa através da osteoesclerose. Contrariamente, a ulna apresentou tecido ósseo altamente poroso, sugerindo maior mobilidade nas articulações. A presença do sistema fundamental externo (EFS) na tíbia indicou maturidade somática. A ocorrência de tecido entrelaçado em estágios ontogenéticos avançados é peculiar e compartilhada com eusuchianos. No osteodermo, observou-se osso paralelo fibroso (PFB) no córtex basal e externo, e tecido entrelaçado (WB) no núcleo interno, indicando mobilização de cálcio durante a formação da casca do ovo. Cavidades de reabsorção no núcleo interno do

osteodermo sugerem reabsorção óssea para mobilização de cálcio durante a formação da casca do ovo. A presença de tecido haversiano em um metacarpo pode indicar que pertenceu a uma fêmea adulta que completou ciclos ovogenéticos, sugerindo que *Pepesuchus deiseae* era um indivíduo fêmea adulta e madura.

Santos et al. (2022) fizeram uma descoberta ao descrever o primeiro conjunto de material esquelético de um jovem notossúquio originário da Formação Adamantina. Este achado revelou sua estreita relação com os Baurusuchidae e suscitou um estudo das evidências osteológicas e histológicas associadas ao desenvolvimento desse espécime, destacando notáveis diferenças morfológicas em relação aos indivíduos adultos.

Adicionalmente, Sena et al. (2022) conduziram um estudo sobre a paleohistologia do crocodiliforme *Mariliasuchus amarali* com base em um novo espécime proveniente do Cretáceo Superior do Brasil. A análise histológica revelou um crescimento moderado com a presença de marcas de crescimento, que se assemelhavam às observadas em répteis antigos. Também foram observadas variações notáveis no crescimento entre os ossos axiais e apendiculares. Um processo significativo de remodelação do rádio foi identificado, apresentando um núcleo medular preenchido por osso esponjoso, acrescentando novas evidências ao estudo da paleohistologia dos crocodilomorfos do Grupo Bauru.

No mesmo ano Marchetti et al. (2022) analisaram um esqueleto pós-craniano parcial de Baurusuchidae coletado na Formação Adamantina, Brasil. A presença de tecidos ósseos com diferentes taxas de crescimento indica variação alométrica em úmero, vértebras e osteodermos, sugerindo mudanças ao longo da vida. Os resultados apontaram possível correlação entre atraso no desenvolvimento e mudanças sazonais em ambientes semiáridos.

Explorando ainda mais as contribuições recentes para a paleohistologia no Grupo Bauru, Windholz, et al., (2023) analisaram fósseis de *Uberabatitan ribeiroi* da Formação Serra da Galga no Brasil. Identificando que as costelas cervicais alongadas eram, na verdade, tendões desenvolvidos por metaplasia, semelhante a outros neossaurópodes. A presença de um sistema fundamental externo variável sugere que nem todos os espécimes atingiram a

maturidade esquelética. Houve uma notável remodelação óssea, principalmente nas costelas, mais acentuada do que em outros neossaurópodes no mesmo estágio de desenvolvimento, indicando características típicas de titanossauros.

No mesmo ano, Sena et al. (2023) investigaram a histologia dos osteodermos de *Notosuchia* do Cretáceo do Grupo Bauru, comparando-os com três neossúquios, o que revelou uma estrutura esponjosa semelhante à de outros pseudossúquios, lagartos e tartarugas. A maioria dos osteodermos de notossúquios exibe alta compactação óssea, com variações de osso esponjoso no núcleo, enquanto o neosuchiano *Guarinisuchus* apresenta a menor compactação óssea. O desenvolvimento ontogenético sugere ossificação periosteal predominante, mas um exemplar de *Baurusuchidae* indicou um desenvolvimento metaplásico tardio. A histologia apontou que o centro de ossificação está na quilha dos osteodermos de notossúquios. As fibras de Sharpey, em alguns osteodermos, indicaram a fixação na derme, sugerindo uma espessa camada de pele coriácea subjacente. Os canais vasculares presentes em alguns osteodermos amostrados conectando a camada interna do córtex externo e o núcleo com a superfície externa sugerem aumentar a superfície do osteodermo e a capacidade de transferência de calor em notossúquios terrestres.

No campo da paleohistologia essas pesquisas são essenciais, pois a análise da microestrutura óssea desses fósseis oferece informações sobre o crescimento, idade, desenvolvimento e adaptações evolutivas das espécies extintas que habitaram o Grupo Bauru. Isso nos permite traçar uma imagem mais clara da paleobiologia e da ecologia desses antigos animais, enriquecendo nosso entendimento da vida pré-histórica nessa região.

5. Organização mineral das fibras e classificação da matriz óssea

O tecido ósseo presente nos vertebrados é composto essencialmente pelos mesmos elementos. Ele é constituído por uma matriz orgânica composta por fibras de colágeno, células (osteoblastos, osteoclastos e osteócitos) e vasos sanguíneos, envolvidos por uma matriz inorgânica formada por microcristais de hidroxiapatita ($\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$) (Figura 3).

Essa combinação confere rigidez e resistência aos ossos, embora apresente também certa elasticidade. Após a morte do indivíduo, os componentes orgânicos se decompõem, deixando apenas os componentes inorgânicos que mantêm a microestrutura geral do osso (Chinsamy et al., 1995; Marks & Odgren, 1996; Chinsamy-Turan, 2005; Junqueira & Carneiro, 2004; Ray et al., 2009, 2010).

A arquitetura óssea (Figura 3) pode ser categorizada em dois tipos principais com base no grau de porosidade: osso esponjoso (trabecular) e denso (compacto). Esses dois morfotipos desempenham diversas funções, como a função mecânica e de proteção no caso do osso compacto, e estão associados a funções metabólicas no caso do osso trabecular (Padian & Lamm, 2013; Huttenlocker et al., 2013).

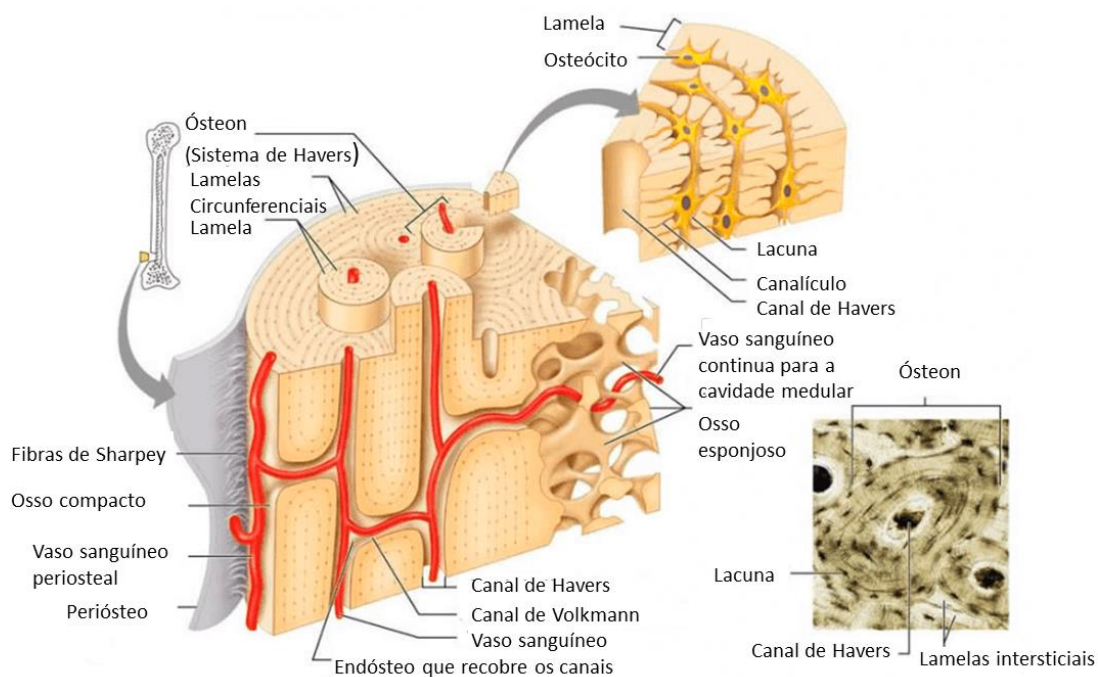


Figura 3 – Desenho esquemático ilustrando diversas estruturas presentes em um osso longo. A superfície endosteal está situada no interior da cavidade medular, ao passo que a superfície periosteal se encontra na camada mais externa do osso. Fonte: Modificado de <https://whatdoesmean.net/what-is-the-osteon-or-haversian-system/>.

Tradicionalmente, três critérios distintos têm sido empregados como fundamentos para a classificação dos tecidos ósseos (Ricqlès, 1975; Francillon-Vieillot et al., 1990). O primeiro está associado à organização da matriz óssea, composta principalmente por fibras colágenas, resultando em categorias como osso fibrolamelar, osso lamelar e osso com fibras paralelas (PFB "*parallel-fibered bone*"). É relevante ressaltar que a disposição dessas fibras

é variável e frequentemente se mescla no mesmo osso (Francillon-Vieillot et al., 1990; Chinsamy-Turan, 2012; Padian & Lamm, 2013).

A segunda classificação fundamenta-se nos padrões de vascularização óssea, dando origem aos conceitos de "osso Haversiano" e "osso não vascular". A terceira baseia-se em padrões ontogenéticos de formação do tecido ósseo, originando uma variedade de conceitos, como "osso centrífugo/centrípeto", "osso primário/secundário" e "osso periosteal/endocondral" (Francillon-Vieillot et al., 1990; Oliveira, 2015).

5.1 Tipos de tecido ósseo

Tecido ósseo lamelar ou lamelar zonal: A estrutura da matriz óssea lamelar é constituída por finas camadas (lamelas) de fibras colágenas densamente compactadas, formando uma organização altamente estruturada (Figura 4). Estas lamelas são dispostas de maneira semelhante a um "compensado", onde as fibras de colágeno mudam de direção a cada camada concêntrica. Esse arranjo resulta em um padrão alternado de regiões escuras e claras quando observado sob luz polarizada. As marcas de crescimento são frequentemente identificadas nesse tipo de tecido (Chinsamy-Turan, 2005; Padian & Lamm, 2013; Huttenlocker et al., 2013).

Tecido paralelo-fibroso (PFB): A matriz óssea de fibras paralelas (pseudolamelares) contém fibrilas de colágeno compactadas dispostas em paralelo (Figura 4). Por esse motivo, o osso de fibras paralelas é altamente anisotrópico na luz sob polarização cruzada. Como na matriz lamelar, a matriz óssea de fibras paralelas é depositada lentamente, geralmente associada ao tecido ósseo de répteis (Padian & Lamm, 2013; Huttenlocker et al., 2013).

Tecido de fibras entrelaçadas ou tecidas ("woven"): É composto por fibras colágenas altamente desordenadas, apresentando tamanhos variados e dispostas de maneira menos compactada e aleatória (Figura 4). Essa ausência de organização é um reflexo da rápida taxa na qual o osso entrelaçado, que é o tipo de tecido ósseo formado mais rapidamente, se desenvolve. O osso entrelaçado é mais comumente encontrado em animais jovens que experimentam taxas elevadas de crescimento (Padian & Lamm, 2013).

Tecido fibrolamelar: Definido como um complexo fibrolamelar, é caracterizado como uma estrutura óssea complexa composta por um entrelaçamento de fibras e ósteons primários com orientações diversas (Figura 4). Esta formação é marcada pela desorganização das fibras e por uma deposição óssea significativamente elevada em comparação com outros tipos de tecidos. Sua presença é mais comum em mamíferos e, especialmente, em animais jovens de outros grupos de tetrápodes. Os tecidos ósseos que compõem o complexo fibrolamelar não são completamente distintos e separados; em um único osso, esses padrões de tecido podem variar e exibir características intermediárias entre dois tipos diferentes.

O tecido fibrolamelar é observado no córtex profundo de indivíduos adultos ou em indivíduos que estão próximos ao tamanho adulto. Próximo à superfície periosteal, o tecido tende a ser predominantemente composto por fibras paralelas ou lamelares. Essa transição reflete uma mudança na taxa de crescimento de um animal imaturo, que está em fase de crescimento rápido, para um animal maduro, onde o crescimento diminui à medida que o tamanho máximo é alcançado (Padian & Lamm, 2013; Huttenlocker et al., 2013).

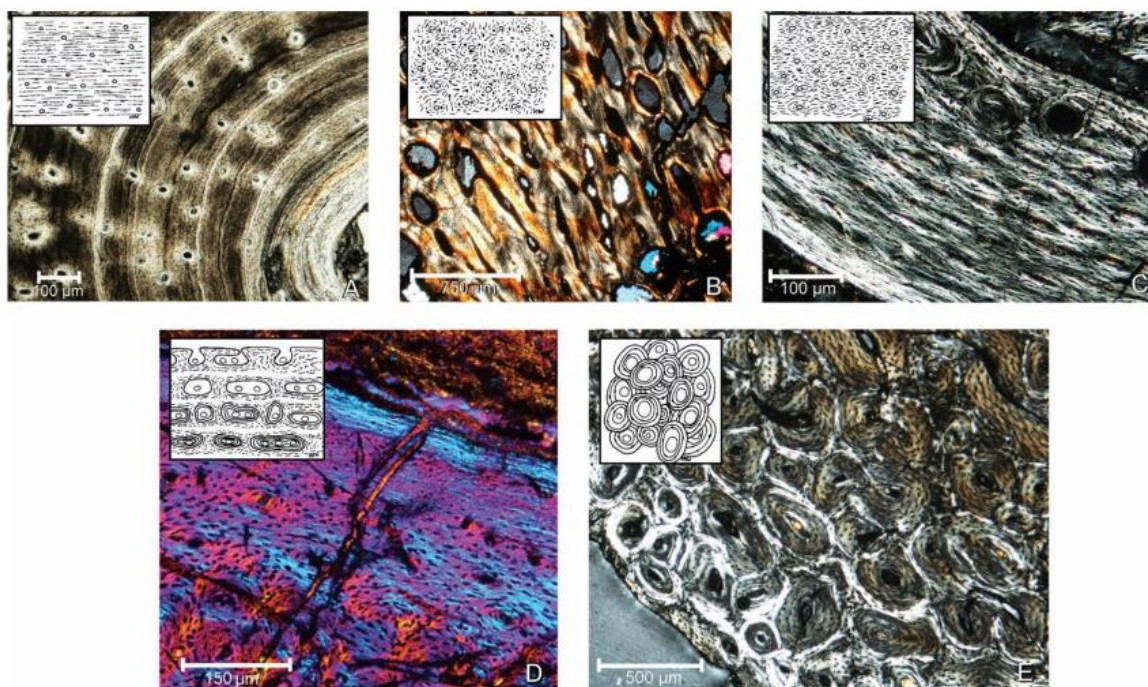


Figura 4 - (A – C) Tipos de matriz óssea e (D, E) complexos de tecido ósseo. (A) Matriz óssea lamelar predominante no rádio *Alligator sp.* (B) Matriz óssea de tecido entrelaçado na vértebra de *Dimetrodon*. (C) Matriz óssea de tecido paralelo fibroso em fêmur de *Confuciusornis*. (D) Osso fibrolamelar no córtex *Confuciusornis*. (E) Osso Haversiano no fêmur de *Canis latrans*. Fonte: Retirado de Padian & Lamm (2013).

6. Referências bibliográficas

- Arai, M.; Fernandes, L. A. 2023. Lower Campanian palynoflora from the Araçatuba Formation (Bauru Group), Southeastern Brazil. *Cretaceous Research*, 150, 105586.
- Azevedo, K. L.; Vega, C. S.; Fernandes, L. A. 2013. Taphonomic aspects of vertebrate fossils from Bauru Group, Upper Cretaceous, Brazil. *Boletim Paranaense de Geociências*, 68, 68–69, 43–51.
- Bantim, R. A. M.; Sayão, J.M.; Weinchutz, L. C.; Kellner, A. W. A. 2017. Osteohistologia de um grande pterossauro Pterodactyloide da Formação Goio-Erê (Cenomaniano), Grupo Caiuá, Bacia Bauru. In: XXV Congresso Brasileiro de Paleontologia. Ribeirão Preto. Anais do XXV Congresso Brasileiro de Paleontologia. Ribeirão Preto: Gráfica Editora São Francisco, 2017. 1. 30-30.
- Batezelli, A. 2010. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das bacias Caiuá e Bauru. *Revista Brasileira de Geociências* 40: 265–285.
- Benton, M. J., & Clark, J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. 8.1-8.11.
- Bertini, R. J.; Marshall, L. G.; Gayet, M.; Brito, P. 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (Upper Bauru Group, Late Cretaceous, Brazil). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie, Abhandlungen*, 188, 71-101.
- Bertini, R.J.; Santucci, R.M.; Arruda Campos, A.C. 2001 Titanossauros (Sauropoda: Saurischia) no Crétáceo Superior Continental (Formação Marília, Membro Echaporã) de Monte Alto, Estado de São Paulo, e correlação com formas associadas do Triângulo Mineiro. *Geociências*, 20, 1. 93–103.
- Bittencourt, J. S.; Langer, M. C. 2011. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their Biogeographic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83, 23–60.
- Bruto, P.M., Nava, W.R., Martinelli, A.G., 2017. A new fossil Amiidae (Holostei: Halecomorphi) from the upper cretaceous Adamantina Formation, southeastern Brazil, with comments on western Gondwana amiids. *Cretaceous Research*, 77, 39-43.
- Buffrénil, V., de Ricqlès, A. J., Zylberberg, L., & Padian, K. (Eds.). 2021. Vertebrate skeletal histology and paleohistology.
- Candeiro, C. R. A., & Martinelli, A. G. 2006. A review of paleogeographical and chronostratigraphical distribution of mesoeucrocodylian species from the upper Cretaceous beds from the Bauru (Brazil) and Neuquén (Argentina) groups, Southern South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 22(1-2), 116-129.
- Celis, A., Narváez, I., Arcucci, A., & Ortega, F. 2020. Lagerstätte effect drives notosuchian palaeodiversity (Crocodyliformes, Notosuchia). *Historical Biology*, 33(11), 3031-3040.
- Chinsamy, A., Chiappe, L. M., & Dodson, P. 1995. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. *Paleobiology*, 21(4), 561-574.
- Chinsamy-Turan, A. 2005. The microstructure of dinosaur bone: Deciphering biology with fine-scale techniques. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

- Chinsamy-Turan, A. (Ed.). 2011. *Forerunners of Mammals: Radiation, Histology, Biology*. Indiana University Press.
- Clarac, F., De Buffrénil, V., Cubo, J., & Quilhac, A. 2018. Vascularization in ornamented osteoderms: physiological implications in ectothermy and amphibious lifestyle in the crocodylomorphs? *Anatomical Record*, 301(1), 175–183.
- Costa, P. F. R. 2021. Preparação, descrição e comparação da biota fóssil da Formação Adamantina (Grupo Bauru), Cretáceo Superior da região de Presidente Prudente, Estado de São Paulo.
- Dias-Brito, D., Musacchio, E. A., Castro, J. D., Maranhão, M. S., Suárez, J. M., & Rodrigues, R. (2001). Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil-concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. *Revue de Paléobiologie*, 20(1), 245-304.
- English, L. T. 2018. Evolution of Functional Morphology of Osteoderms Across Crocodylomorpha. 77.
- Enlow, D. H. 1963. Principles of bone remodeling. Springfield, IL: Charles C. 1-131.
- Estes, R., & Price, L. I. 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. *Science*, 180(4087), 748-751.
- Farlow, J. O., Hayashi, S., & Tattersall, G. J. 2010. Internal vascularity of the dermal plates of *Stegosaurus* (Ornithischia, Thyreophora). *Swiss Journal of Geosciences*, 103, 173-185.
- Fernandes, L. A. 1998. Estratigrafia e evolução geológica da parte oriental da Bacia Bauru (Ks, Brasil) (Doctoral dissertation, Universidade de São Paulo).
- Fernandes, L. A., & Coimbra, A. M. 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). *Revista brasileira de Geociências*, 30(4), 717-728.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F. J., Sire, J. Y., ... & de Ricqlès, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*, 1, 471-530.
- Gasparini, Z. B. 1971. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana*, 8(2), 83-103.
- Ghilardi, R. P.; Rosa, M. Da S. A. S. M. 2010. Anatomia interna de alguns moluscos bivalves fósseis do grupo Bauru (cretáceo superior, Bacia Bauru), Brasil: implicações paleoecológicas. *Terr@ Plural*, 4, 1, 113–120.
- Grigg, G.; Kirshner, D. 2015. *Biology and evolution of crocodylians*. Nova York: Comstock Publishing, 672.
- Huttenlocker, A. K., Woodward, H. N., Hall, B. K., Padian, K., & Lamm, E. T. (2013). The biology of bone. *Bone histology of fossil tetrapods*, 13-34.

- Iori, F.V. & Arruda-Campos A.C. 2016. Os crocodiliformes da Formação Marília (Bacia Bauru, Cretáceo Superior) na Região de Monte Alto, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19: 537-546.
- Iori, F., Ismael de Araújo Júnior, H., Simionato Tavares, S. A., da Silva Marinho, T., & Martinelli, A. G. 2021. New theropod dinosaur from the late Cretaceous of Brazil improves abelisaurid diversity.
- Junior, J. C. S., Martinelli, A. G., Ribeiro, L. C., & Marinho, T. S. 2017. Description of a juvenile titanosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 76, 19-27.
- Junior, J. C. S., Martinelli, A. G., Marinho, T. S., da Silva, J. I., & Langer, M. C. 2022. New specimens of Baurutitan britoi and a taxonomic reassessment of the titanosaur dinosaur fauna (Sauropoda) from the Serra da Galga Formation (Late Cretaceous) of Brazil. *PeerJ*, 10, e14333.
- Junqueira, L. C. & Carneiro, J. 2004. *Histologia Básica: texto & atlas*. São Paulo: São Paulo, 10^aed., 554.
- Marchetti, I., Delcourt, R., Tavares, S. A., Canalli, J., Nascimento, P. M., & Ricardi-Branco, F. 2022. Morphological and paleohistological description of a new Baurusuchidae specimen from the Adamantina Formation, Upper Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 114, 103693.
- Marinho, T.S., Carvalho, I.S., 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. 27, 36–41.
- Marinho, T. S., Martinelli, A. G., Basilici, G., Soares, M. V. T., Marconato, A., Ribeiro, L. C., & Iori, F. V. 2022. First Upper Cretaceous notosuchians (Crocodyliformes) from the Uberaba Formation (Bauru Group), southeastern Brazil: enhancing crocodyliform diversity. *Cretaceous Research*, 129, 105000.
- Marks, S. C.; Odgren, P. R. 1996. The Structure and Development of Bone. In: Bilezikian, J. P.; Raisz, L. G.; Rodan, G. A. (Eds.). *Principles of bone biology*, San Diego: London Academic Press. 3–14.
- Martinelli, A. G., & Teixeira, V. P. A. 2015. The Late Cretaceous vertebrate record from the Bauru Group in the Triângulo Mineiro, southeastern Brazil. *Boletín Geológico y Minero*, 126(1), 129–158.
- Mezzalira, S. 1959. Nota preliminar sobre as recentes descobertas paleontológicas no Estado de São Paulo. *Instituto Geográfico de Geológico*, São Paulo, 2, 1-7.
- Mezzalira, S. 1966. Os Fósseis do Estado de São Paulo. *Instituto Geográfico e Geológico*, São Paulo, Boletim 45, 1-132.
- Mineiro, A. S., Santucci, R. M., Rocha, D. M. S., Andrade, M. B., Nava, W. R. 2017. Invertebrate ichnofossils and rhizoliths associated with rhizomorphs from the Marília Formation (Echaporã Member), Bauru Group, Upper Cretaceous, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*.
- Mineiro, A. S., & Santucci, R. M. 2018. Ichnofabrics and ichnofossils from the continental deposits of the Serra da Galga Member, Marília Formation, Bauru Group (Upper

- Cretaceous), Uberaba, Minas Gerais, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 86, 287-300.
- Montefeltro, F. C., Laurini, C. R., & Langer, M. C. 2009. Multicusped crocodyliform teeth from the Upper Cretaceous (São José do Rio Preto Formation, Bauru Group) of São Paulo, Brazil. *Cretaceous Research*, 30(5), 1279-1286.
- Nava, W. R. & Martinelli, A. G. 2011. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), São Paulo State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83, 291–299. 10.1590/S0001-37652011000100017.
- Neto, T. A. 2020. Paleohistology of titanosaurs (Sauropoda, Dinosauria) of the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Southeast Brazil, with comments on taphonomy= Paleohistologia de titanossauros (Sauropoda, Dinosauria) da Bacia Bauru (Cretáceo Superior), Sudeste do Brasil, com comentários em tafonomia (Doctoral dissertation, [sn]).
- Oliveira, F. A., Santucci, R. M., De Oliveira, C. E. M., & De Andrade, M. B. 2021. Morphological and compositional analyses of coprolites from the Upper Cretaceous Bauru Group reveal dietary habits of notosuchian fauna. *Lethaia*, 54(5), 664-686.
- Oliveira, Y. A. B. D. 2015. Paleohistologia comparada em osteodermos de *Panochthus* sp. Burmeister, 1866 e *Neuryurus* sp. Ameghino, 1889 (*Xenarthra*, *Glyptodontoidea*) (Universidade Federal de Pernambuco).
- Padian, K. 2011. Vertebrate paleohistology then and now: A retrospective in the light of the contributions of Armand de Ricklès. *Comptes Rendus Palevol*. 10, 303-309.
- Padian, K.; Lamm, E., 2013. Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation. University of California Press. 185.
- Paula e Silva, F.; Hung Kiang, C.; Caetano Chang, M. 2003. Perfis de referenciado grupo Bauru (K) no estado de São Paulo. *Geociências*. 22, 1, 21–32.
- Pol, D., Nascimento, P.M., Carvalho, A.B., Riccomini, C., Pires-Domingues, R.I. And Zaher, H. 2014. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. *PLoS ONE*, 9(4), e93105.
- Quekett, J. T. 1849a. On the intimate structure of bone, as composing the skeleton in the four great classes of animals, viz., mammals, birds, reptiles and fishes, with some remarks on the great value of the knowledge of such structure in determining the affinities of minute fragments of organic remains. – *Transactions of the Microscopical Society of London*, 2: 46–58.
- Quekett, J. T. 1849b. Additional observations on the intimate structure of bone. *Transactions of the Microscopical Society of London*, 2: 59–64.
- Quekett, J. T. 1855. *Descriptive and Illustrated Catalogue of the Histological Series Contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England*, Vol. 2; London, 122–129 pp.
- Ray, S., Bandyopadhyay, S. and Appana, R. 2010. Bone histology of a kannemeyeriid dicynodont *Wadiasaurus*: palaeobiological implications. 73–89. In S. Bandyopadhyay (ed.) *New aspects of Mesozoic biodiversity. Lecture Notes in Earth Sciences*, 132. Springer.

- Ray, S., Mukherjee, D., & Bandyopadhyay, S. 2009. Growth patterns of fossil vertebrates as deduced from bone microstructure: case studies from India. *Journal of Biosciences*, 34, 661-672.
- Ricart, R. S. D., Santucci, R. M., Andrade, M. B., Oliveira, C. E. M., Nava, W. R., & Degrazia, G. F. 2019. Dental histology of three notosuchians (Crocodylomorpha) from the Bauru Group, Upper Cretaceous, South-eastern Brazil. *Historical Biology*, 33(7), 1012-1023.
- Ricqlès, A., 1968. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes I. — Origine du tissu osseux plexiforme des dinosauriens sauropodes. *Ann. Paleontol.* 54, 133–145.
- Ricqlès, A., 1969a. L'histologie osseuse envisagée comme indicateur de la physiologie thermique chez les tétrapodes fossiles. *C. R. Acad. Sci. Paris. Ser. D.* 268, 782–785.
- Ricqlès, A., 1969b. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes II. — Quelques observations sur la structure des os longs des thériodontes. *Ann. Paleontol.* 55, 3–52.
- Ricqlès, A., 1969c. Short histological observations on mesosaurs. *Proc. Malacol. Soc. Lond.* 38, 556.
- Ricqlès, A., 1972. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes III. — Titanosuchiens dinocéphales et dicynodontes. *Ann. Paleontol.* 58, 17–60.
- Ricqlès, A., 1974. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes IV. — Eothériodontes et pélycosaures. *Ann. Paleontol.* 60, 1–39.
- Ricqlès, A., 1975. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. — Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Première partie, structures. *Ann. Paleontol.* 61, 51–129.
- Ricqlès, A., 1976. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. — Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions. *Ann. Paleontol.* 62, 71–126.
- Ricqlès, A., 1977a. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. — Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions, suite. *Ann. Paleontol.* 63, 33–56.
- Ricqlès, A., 1977b. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. — Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Deuxième partie, fonctions, fin. *Ann. Paleontol.* 63, 133–160.
- Ricqlès, A., 1978a. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. — Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Troisième partie, évolution. *Ann. Paleontol.* 64, 85–111.
- Ricqlès, A., 1978b. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. — Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tétrapodes. Troisième partie, évolution, fin. *Ann. Paleontol.* 64, 153–184.

- Ricqlès, A. 1981. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes. VI. – Stégocéphales. *Ann. Paleontol.* 67, 141–160.
- Ricqlès, A. 2011. Vertebrate palaeohistology: Past and future. *Comptes Rendus Palevol.* 10:509-515.
- Riff, D., Souza, R. G., Cidade, G. M., Martinelli, A. G., & Souza-Filho, J. D. 2012. Crocodilomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. *Terræ*, 9(1/2), 12-40.
- 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(4), 265-287.
- Santos, D.M., Santucci, R.M., Oliveira, C. E.M., & Andrade, M.B. 2022. A baurusuchid yearling (Mesoeucrocodylia, Crocodyliformes), from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil. *Historical Biology*, 34(11), 2137-2151.
- Santos, R. S. 1984. *Lapisosteus cominatoi* n. sp., da Formação Bauru, Estado de São Paulo, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 56 (2), 197-202.
- Sayão, J. M., & Bantim, R. A. M. 2015. A Paleontologia no século XXI: novas técnicas e interpretações. *Ciência e Cultura*, 67(4), 45-49.
- Seidel, M.R., 1979. The osteoderms of the American alligator and their functional significance. *Herpetologica*, pp.375-380.
- Sena, M. V. D. A., Andrade, R. C. L. P. D., Carvalho, L. B. D., Azevedo, S. A. K. D., Sayao, J. M., & Oliveira, G. R. 2022. Paleohistology of the crocodyliform *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini, 1999 (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) based on a new specimen from the Upper Cretaceous of Brazil. *Comptes Rendus Palevol*, 21(17), 349-361.
- Sena, M. V., Andrade, R. C., Sayão, J. M., & Oliveira, G. R. 2020. Bone microanatomy of *Pepesuchus deiseae* (Mesoeucrocodylia, Peirosauridae) reveals a mature individual from the Upper Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 90, 335-348.
- Sena, M. V. D. A., Marinho, T. D. S., Montefeltro, F. C., Langer, M. C., Fachini, T. S., Nava, W. R., ... & Cubo, J. 2023. Osteohistological characterization of notosuchian osteoderms: Evidence for an overlying thick leathery layer of skin. *Journal of Morphology*, 284(1), e21536.
- Soares, P. C., Landim, P. M., Fulfaro, V. J., & Sobreiro Neto, A. F. 1980. Ensaio de caracterização ao estratigráfica do Cretáceo no Estado de Sao Paulo: Grupo Bauru. *Rev. Bras. Geociênc*, 10(3).
- Souza, G. A., Soares, M. B., Brum, A. S., Zucolotto, M., Sayão, J. M., Weinschütz, L. C., & Kellner, A. W. 2020. Osteohistology and growth dynamics of the Brazilian noasaurid *Vespersaurus paranaensis* Langer et al., 2019 (Theropoda: Abelisauroida). *PeerJ*, 8, e9771.
- Sun, C. Y., & Chen, P. Y. 2013. Structural design and mechanical behavior of alligator (*Alligator mississippiensis*) osteoderms. *Acta biomaterialia*, 9(11), 9049-9064.

- Vasconcellos, F. M., Arruda, J. T., Rocha-Barbosa, O., & de Souza Carvalho, I. 2004. Fangues ungueais de crocodilomorfos da Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *Anuário IGeo* 27: 53-63.
- Vickaryous, M.K. and Sire, J.Y., 2009. The integumentary skeleton of tetrapods: origin, evolution, and development. *Journal of Anatomy*, 214(4). 441-464.
- Vickaryous, M.K., Meldrum, G.;Russell, A.P., 2015. Armored geckos: A histological investigation of osteoderm development in *Tarentola* (Phyllodactylidae) and *Gekko* (Gekkonidae) with comments on their regeneration and inferred function. *Journal of Morphology*, 276(11). 1345-1357.
- Wilberg, E. W., Turner, A. H., & Brochu, C. A. 2019. Evolutionary structure and timing of major habitat shifts in Crocodylomorpha. *Scientific reports*, 9(1), 514.
- Windholz, G. J., González, R., Cerda, I. A., Bellardini, F., Silva, J. C. G., Marinho, T. S., ... & Martinelli, A. G. 2023. Osteohistology of *Uberabatitan ribeiroi* (Dinosauria, Sauropoda) provides insight into the life history of titanosaurs. *Historical Biology*, 1-11.
- Yang, W., Chen, I. H., McKittrick, J., & Meyers, M. A. 2012. Flexible dermal armor in nature. *JOM*, 64(4), 475–485.

Capítulo 2

Análise da microestrutura óssea dos osteodermos de *Crocodylomorpha* do Grupo Bauru, (Cretáceo Superior)

1. Introdução

A ornamentação óssea abrange uma diversidade de padrões morfológicos que apresentam duas características fundamentais. Primeiramente, esses padrões estão limitados à superfície externa dos ossos dérmicos, que inclui o topo do crânio, a região lateral das mandíbulas, alguns componentes da cintura escapular e os osteodermos; em segundo lugar, esses padrões consistem em elevações ou depressões repetitivas, isto é, relevos côncavos (covas e sulcos) ou salientes (cristas) na superfície dos ossos dérmicos que se distinguem das impressões vasculares exibidas pela maioria dos córtices ósseos (Buffrénil et al., 2015).

A morfologia dos vertebrados, particularmente nos *Crocodylomorpha*, é notável devido a estruturas especializadas, como placas dérmicas ou osteodermos, interligadas por suturas e fibras de colágeno não mineralizadas (English, 2018; Sun & Chen, 2013). No entanto, a compreensão da estrutura, morfologia funcional e história evolutiva dos osteodermos em relação a outros componentes ósseos é limitada, uma vez que essas estruturas evoluíram independentemente em diferentes espécies e são encontradas em diversas linhagens de vertebrados, desempenhando um papel essencial na história evolutiva dos tetrápodes (English, 2018; Yang et al., 2012).

Embora os osteodermos sejam frequentemente associados à função de proteção contra predadores, estudos (e.g. Sun & Chen, 2013; Dacke et al., 2015; English, 2018) revelaram que sua eficácia, nesse aspecto, pode variar entre espécies e tipos de predadores. Além da proteção, essas estruturas ósseas desempenham múltiplos papéis na biologia dos vertebrados, incluindo a estabilização da coluna vertebral durante a locomoção terrestre, funções em exibição intraespecífica, termorregulação e regulação do metabolismo do cálcio (Seidel, 1979; Farlow et al., 2010; Sun & Chen, 2013; Dacke et al., 2015; English, 2018; Inacio Veenstra &

Broeckhoven, 2022). A diversidade de funções dos osteodermos destaca sua importância na evolução dos vertebrados e sua capacidade de oferecer vantagens adaptativas em diversos contextos (Buffrénil et al., 2021).

Neste cenário, a análise detalhada dos osteodermos provenientes de diversos clados de crocodylomorfos do Grupo Bauru, especificamente os Baurusuchidae, Sphagesauridae, *Mariliasuchus* e Peirosauridae da Formação Adamantina, fornece uma oportunidade para a obtenção de evidências paleohistológicas abrangentes.

Neste artigo, propomos realizar uma análise detalhada das microestruturas dos osteodermos de crocodylomorfos fósseis provenientes da Formação Adamantina. O foco principal será nas espécies atribuídas às famílias Baurusuchidae, Peirosauridae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*. A coleta abrange uma quantidade significativa de placas dérmicas, totalizando 18 exemplares, dos quais 10 estão associados à família Baurusuchidae. Adicionalmente, utilizaremos placas associadas a Candidodontidae e Caimaninae para fins comparativos, incluindo indivíduos juvenis e adultos. Além disso, a análise contemplará diferentes placas dérmicas do mesmo indivíduo e de regiões anatômicas distintas (cervical e dorsais).

2. Contexto Geológico Regional

A discussão sobre a origem e evolução da camada de rochas sedimentares posteriores aos derrames de basalto da Formação Serra Geral no Sudeste do Brasil, especificamente na Bacia Bauru, remonta ao século XIX, quando foi inicialmente descoberta. Essa questão tem sido debatida ao longo dos anos e está intrinsecamente ligada aos processos sedimentares que moldaram a evolução da Bacia do Paraná (Batezelli, 2010). Conforme Batezelli (2010), a Bacia Bauru é uma grande região com rochas essencialmente areníticas localizada no centro-sul da Plataforma Sul-Americana, abrangendo os estados do Paraná, São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul e Goiás e ainda o nordeste do Paraguai, com aproximadamente 370,000 km² (Figura 1). Ela contém rochas continentais e depósitos lacustres, aluviais e fluviais, formados em condições de clima árido a semiárido, com características sedimentológicas específicas (Batezelli, 2010). No cenário atual, a Bacia Bauru se divide em dois grupos: Caiuá e Bauru,

sendo o primeiro predominantemente eólico e o segundo composto por depósitos lacustres, fluviais e aluviais (Fernandes, 1996; Fernandes & Coimbra, 2000).

Os fósseis utilizados neste estudo foram coletados em rochas de idade cretácea (Campaniano-Maastrichtiano) no interior do Estado de São Paulo e consistem principalmente em restos de crocodilomorfos adultos, encontrados principalmente na Formação Adamantina. A estratigrafia adotada divide o Grupo Bauru em quatro formações: Araçatuba, Adamantina, Uberaba e Marília (Figura 1).

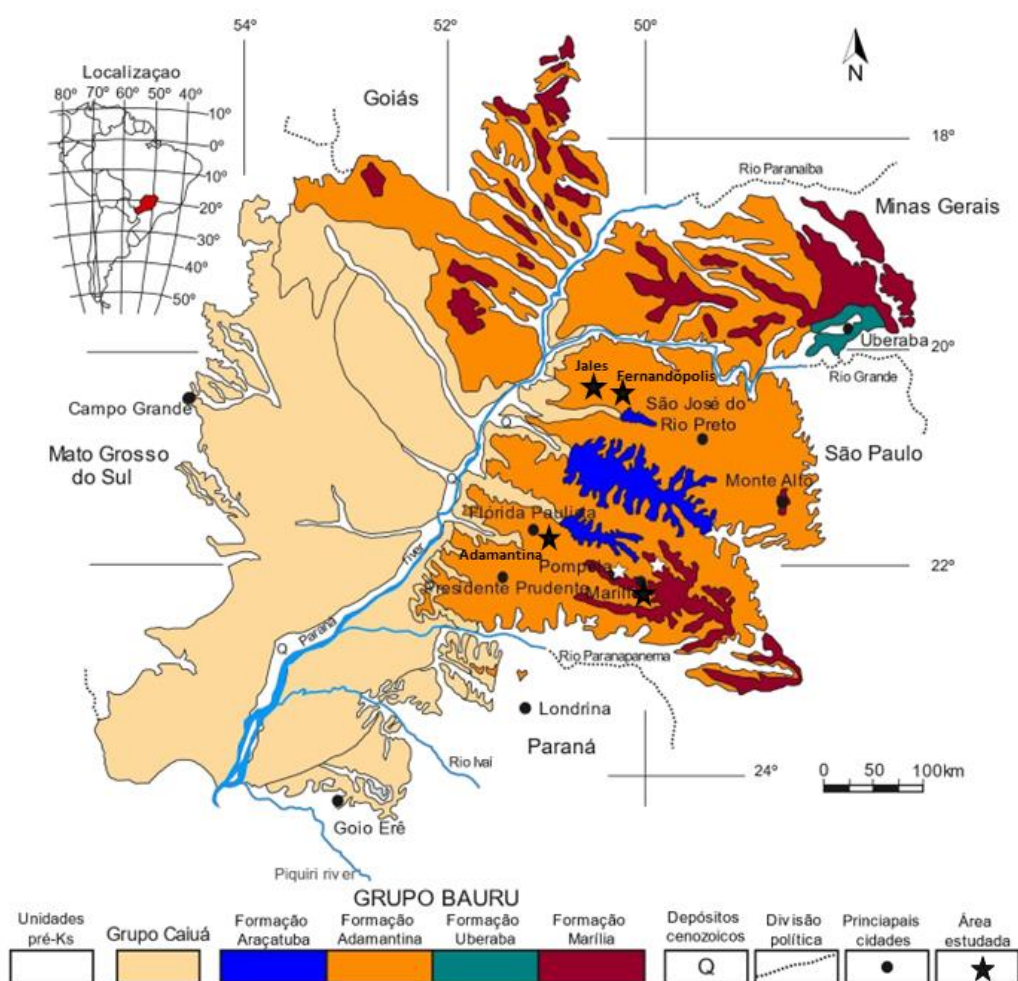


Figura 1 - Mapa Geológico do Grupo Bauru (mapa geológico compilado de Fernandes & Coimbra, 1996; Fernandes, 1998). Estrelas em preto indicam os pontos de coleta dos materiais do Grupo Bauru aqui estudados.

As rochas pertencentes à Formação Adamantina são interpretadas como resultado do depósito por meio de um sistema de rios entrelaçados, conforme apontado por Fernandes & Coimbra (2000) e Batezelli et al. (2003). Essa formação consiste em uma variedade de fácies, compreendendo bancos de arenito com estratificação cruzada, intercalados com bancos de lamitos, siltitos e arenitos lamíticos, como descrito por Batezelli (2010). Esta unidade geológica

tem sido extensivamente estudada devido à sua riqueza fossilífera, notadamente em relação a vertebrados como peixes, anuros, lagartos, testudinos, crocodilomorfos, dinossauros terópodos e saurópodos e mamíferos. Destaca-se que entre esses fósseis, os crocodilomorfos emergem como os mais notáveis em termos de diversidade e abundância (Estes & Price., 1973; Bertini et al., 1993; Marinho & Carvalho, 2009; Ghilardi et al., 2010; Nava & Martinelli, 2011; Bittencourt & Langer., 2011; Brito et al., 2017). Os afloramentos que deram origem aos osteodermos examinados estão localizados nas regiões de Jales e Fernandópolis, no noroeste do Estado de São Paulo.

3. Materiais e Métodos

3.1 Seleção dos Materiais

Os osteodermos fósseis analisados neste estudo estão depositados na coleção FUP - Faculdade UnB Planaltina. Foram selecionadas 18 osteodermos de espécies fósseis do Grupo Bauru (Cretáceo Superior), sendo alguns deles placas isoladas e outras associadas a esqueletos articulados, representando grupos dentro de Notosuchia (Baurusuchidae, Peirosauridae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*). Dois exemplares de osteodermos associados a Caimaninae (*Purussaurus*) e um exemplar de osteodermo associado a Candidodontidae também foram seccionados para análises e comparações (Tabela 1 e Figura 2).

O material foi preparado mecanicamente com o auxílio de agulhas, ponteiras e lupa binocular para a remoção do sedimento presente nas placas dérmicas. Os fósseis coletados e utilizados no trabalho são provenientes, em sua maioria, do interior do Estado de São Paulo. As exceções são a placa de Candidodontidae, proveniente de depósitos do Cretáceo Inferior da Bacia Sanfranciscana, de Minas Gerais, e os osteodermos de *Purussaurus*, provenientes de rochas da Formação Solimões, no Acre. Representam, na maioria, restos de indivíduos adultos e parcialmente articulados ou isolados.

Tabela 1. Lista com todos os elementos seccionados e analisados nesse estudo.

Número de tombo	Espécie	Táxon	Posição anatômica	Lâmina
FUP-Pv 000019	Candidodontidae indet.	Candidodontidae	Dorsal	BB01A
FUP-Pv 000034	<i>Itasuchus</i>	Peirosauridae	Indeterminado	IT001A
FUP-Pv 000035	<i>Mariliasuchus</i>	Notosuchidae	Dorsal	MA001A
FUP-Pv 000036	<i>Mariliasuchus</i>	Notosuchidae	Dorsal	MA001B
IFSP-VTP/PALEO-0001	Sphagesauridae indet.	Sphagesauridae	Dorsal	SP001A
IFSP-VTP/PALEO-0001	Sphagesauridae indet.	Sphagesauridae	Escudo ventral	SP001B
IFSP – VTP/PALEO-0004	<i>Baurusuchus</i> indet.	Baurusuchidae	Cervical	BT01A
IFSP – VTP/PALEO-0004	<i>Baurusuchus</i> indet.	Baurusuchidae	Dorsal anterior	BT01B
IFSP – VTP/PALEO-0004	<i>Baurusuchus</i> indet.	Baurusuchidae	Dorsal posterior	BT01C
FUP-Pv 000037	<i>Baurusuchus</i> indet.	Baurusuchidae	Caudal anterior	BC02A
FUP-Pv 000037	<i>Baurusuchus</i> indet.	Baurusuchidae	Caudal posterior	BC02B
IFSP – VTP/PALEO-0003	<i>Baurusuchus</i> indet.	Baurusuchidae	Dorsal posterior	BL03A
IFSP – VTP/PALEO-0005	<i>Baurusuchus</i> indet.	Baurusuchidae	Dorsal anterior	BO04A
IFSP – VTP/PALEO-0005	<i>Baurusuchus</i> indet.	Baurusuchidae	Caudal anterior	BO04B
FUP-Pv 000038	<i>Baurusuchus</i> indet.	Baurusuchidae	Caudal posterior	BI05A
FUP-Pv 000039	<i>Baurusuchus</i> indet.	Baurusuchidae	Caudal posterior	BI05B
FUP-Pv 000040	<i>Purussaurus</i> indet.	Alligatoridae	Indeterminado	PR001A
FUP-Pv 000041	<i>Purussaurus</i> indet.	Alligatoridae	Indeterminado	PR001B

3.2 Lâminas histológicas:

As lâminas histológicas foram confeccionadas usando os métodos tradicionais como em Scheyer et al. (2014a), Burns et al. (2013), Cubo et al. (2017) e Hill (2010) usando impregnação de resina epóxi em câmara a vácuo devido à fragilidade do material fóssil. Para as seções delgadas, os cortes foram feitos transversalmente na porção média da placa, sendo as seções delgadas analisadas com o microscópio petrográfico com luz normal e luz polarizada da marca Zeiss AXIO Scope.A1 com câmera acoplada.

Nesse trabalho foram adotadas a classificação proposta por Francillon-Vieillot et al. (1990) para categorizar os sistemas com base na disposição do sistema vascular na matriz mineralizada. Isso resulta em diversos padrões de organização. Portanto, neste estudo, o termo "complexo ósseo fibrolamelar" ou simplesmente "osso fibrolamelar" será empregado em lugar do termo "osso plexiforme", que havia sido previamente descrito por Enlow & Brown (1957) e Currey (1960).

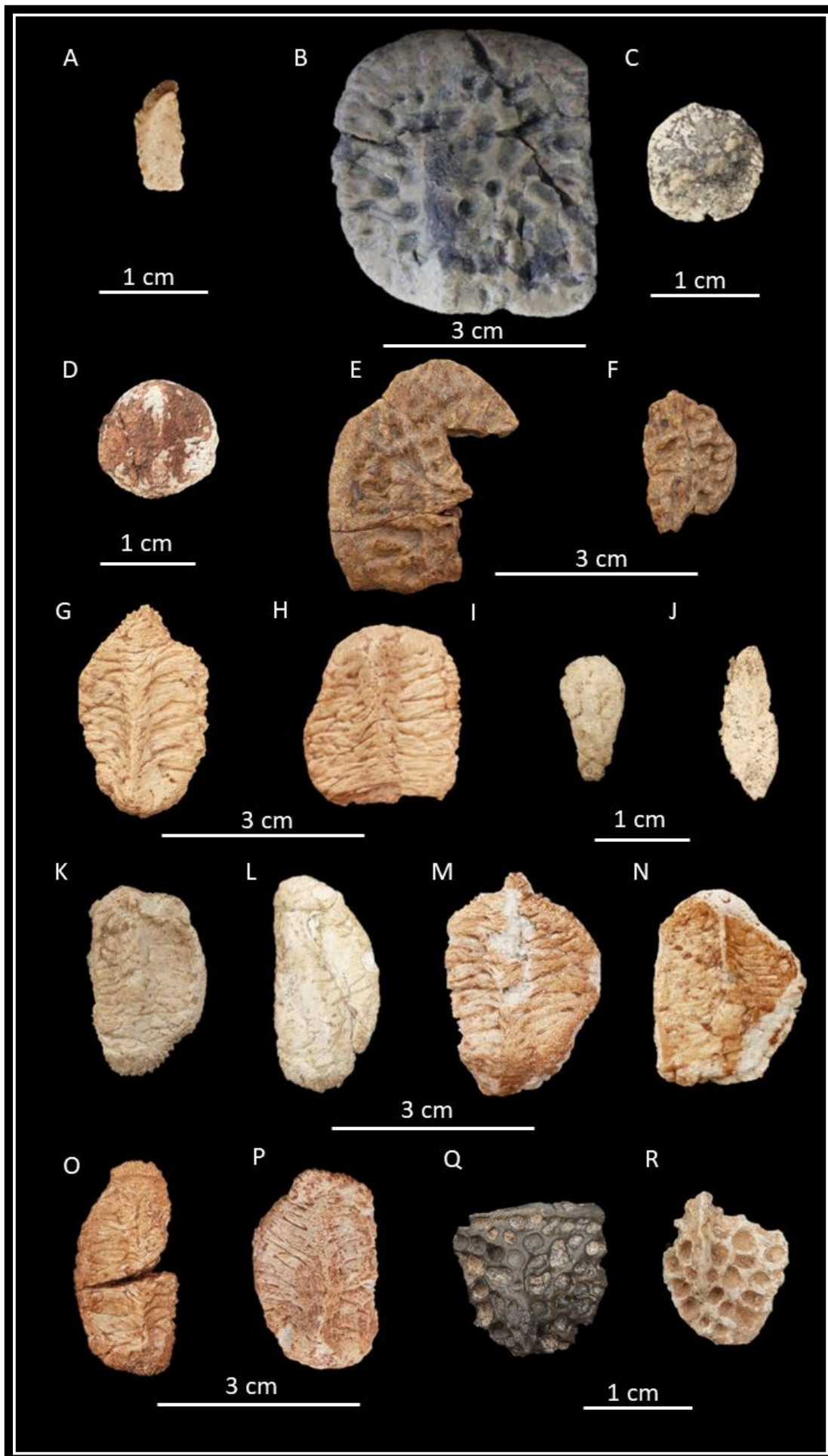


Figura 2 - Morfologia dos osteodermos analisados: Candidodontidae (A). Peirosauridae (B). *Mariliasuchus* (C-D). Sphagesauridae (E-F). Baurusuchidae (G-P). Caimaninae (Q-R).

3.3 Tomografia dos osteodermos:

Duas placas dérmicas de *Mariliasuchus* foram imageadas 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, para cada placa, usando uma tensão de 100 kV e uma intensidade de 70 mA. 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 (Figura 3).

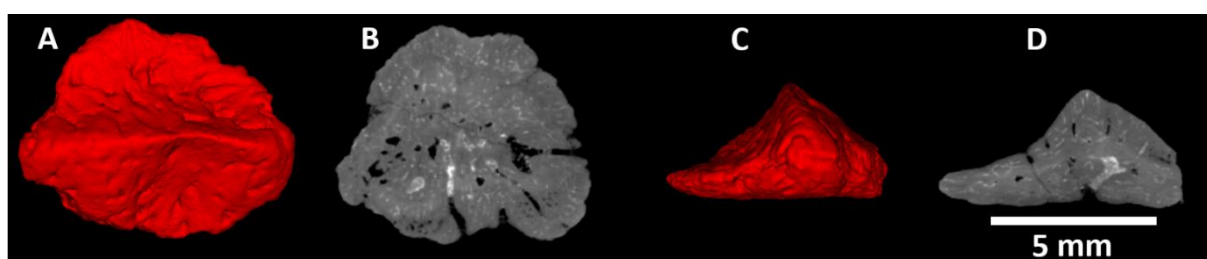


Figura 3 - Microtomografia de osteodermo de *Mariliasuchus*. A – Segmentação 3D em vista dorsal. B – Corte coronal. C – Segmentação 3D em vista anterior. D – Corte transversal. Observar padrão de canais e vascularização em B.

Quando necessário fazer referência à organização macroscópica e os parâmetros morfológicos dos osteodermos, é utilizada a nomenclatura proposta por Tavares et al. (2015) e Montefeltro (2019). Essa classificação estabelece a subdivisão do conjunto de placas dérmicas em quatro categorias principais: o escudo nocal, que compreende os osteodermos localizados na região das vértebras cervicais; o escudo dorsal, abrangendo os osteodermos associados às vértebras torácicas, lombares e laterais do tronco; o escudo ventral, englobando os osteodermos na região do abdômen; e o escudo apendicular, que se refere aos osteodermos nos membros anteriores e posteriores, como ilustrado na figura 4.

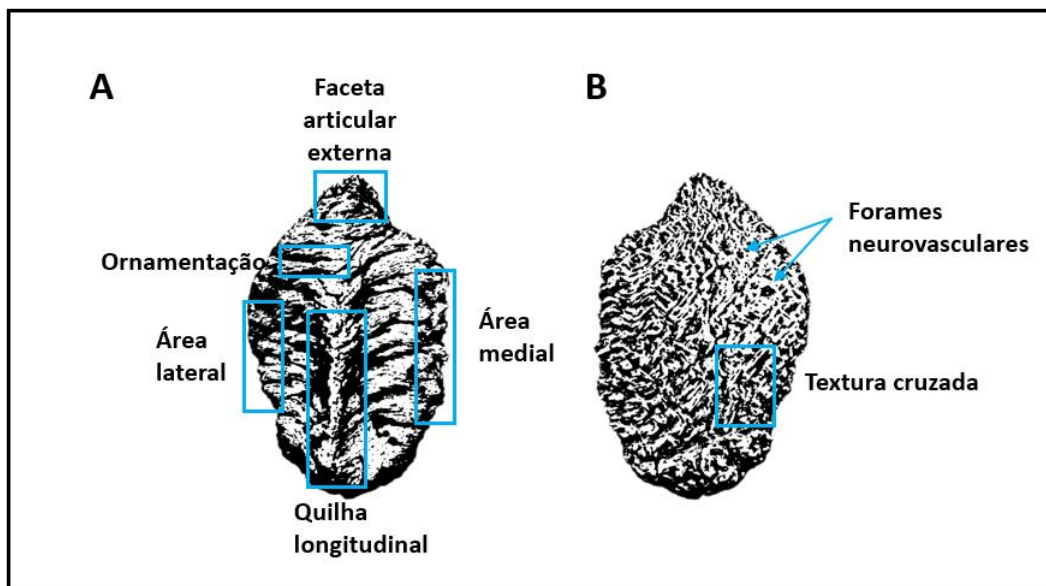


Figura 4 - Orientação e estruturas de osteodermo Baurusuchidae. A, superfície externa; B, superfície interna. Fonte: autor.

4. Resultados

4.1 Descrição das seções delgadas

Osteodermo associado a esqueleto articulado de um *Candidodontidae* juvenil da Bacia Sanfrancisca:

Lâmina BB01A – Osteodermo dorsal: Candidodontidae - FUP-Pv 000019.

Osteodermo dorsal completo de um indivíduo juvenil associado a *Candidodontidae*. Não apresenta crista dorsal, sua superfície é lisa e sem ornamentações. Uma característica interessante nesse osteodermo é a presença de tecido entrelaçado (WB) em todos os córtices e no seu núcleo interno. O tecido é altamente denso e desorganizado em toda extensão da placa dérmica, não exibe linhas de pausa de crescimento, o que indicaria um rápido crescimento (Figura 5 A). As lacunas de osteócitos estão presentes em abundância no córtex e no núcleo interno, possuem formato irregular e estão dispostas aleatoriamente. Na margem lateral do osteodermo elas estão sobrepostas e formando um aglomerado, o que acaba por obscurecer o tipo de tecido ósseo ao qual estão conectadas (Figura 5 A3).

A vascularização de ambos os córtices e núcleo interno consiste em canais vasculares simples, ósteons primários e secundários em abundância. No núcleo interno não ocorre o processo de reabsorção, dessa forma as cavidades de erosão não são formadas. Esse osteodermo

apresenta um padrão altamente desorganizado das suas fibras, a matriz óssea é formada predominante por fibras entrelaçadas (WB) e algumas porções, por tecido fibrolamelar (Figura 5 A1). As fibras de Sharpey, quase não são perceptíveis, mas podem ser observadas principalmente no córtex externo, sendo escassas e orientadas perpendicularmente à superfície externa dos osteodermos.

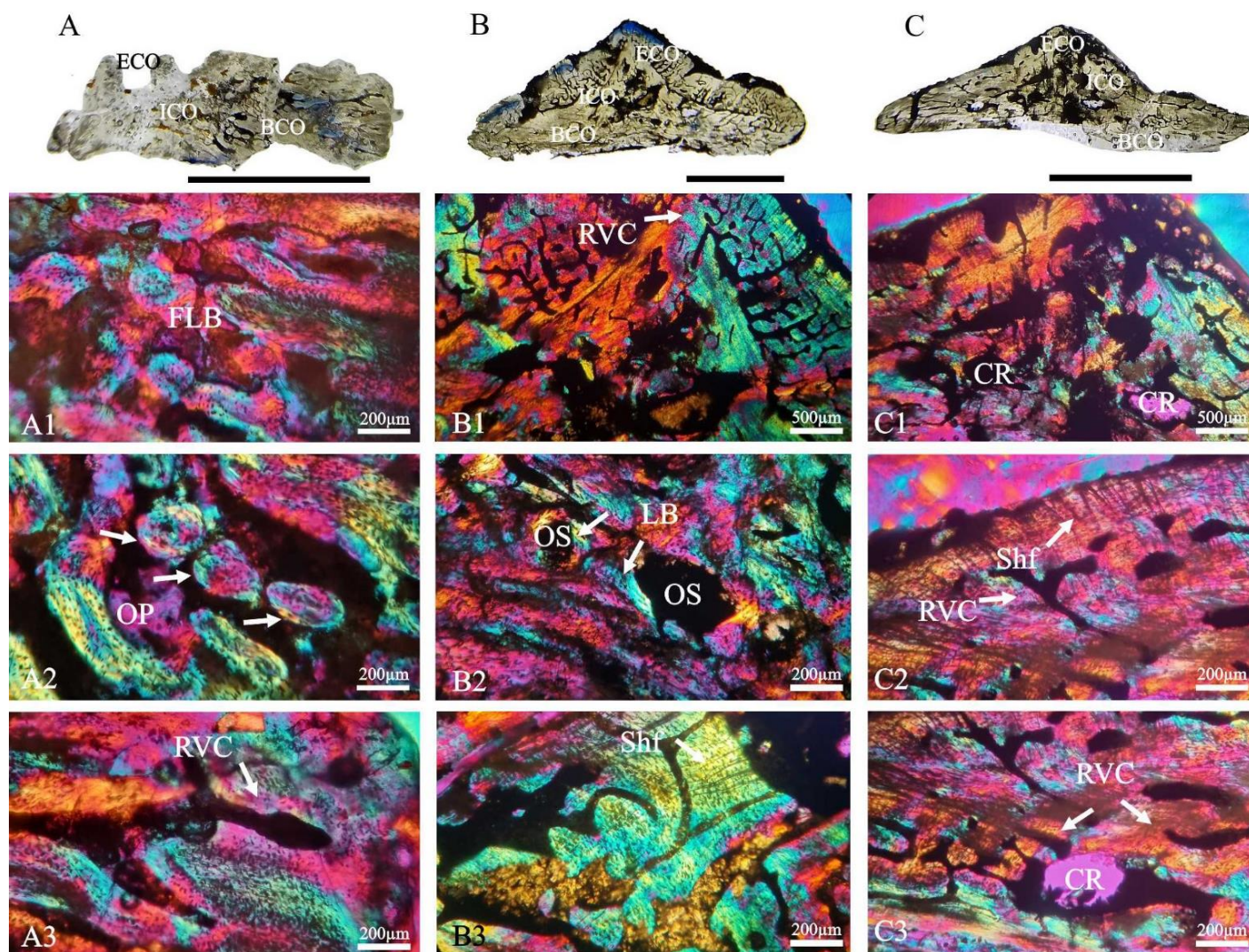


FIGURA 5 – Osteodermo associado a *Candidodontidae* – A (FUP-Pv 000019). Osteodermos de *Mariliasuchus* - B (FUP-Pv 000035) e C (FUP-Pv 000036). (A1) Tecido fibrolamelar no córtex interno. (A2) Ósteons primários na matriz fibrolamelar no núcleo interno. (A3) Detalhe dos canais vasculares no córtex interno. (B1) Ampliação do córtex externo com a presença de canais vasculares em anastomose. (B2) Ósteons secundários exemplificando o processo de remodelação no núcleo interno, envolto por tecido lamelar. (B3) Longas fibras de Sharpey dispostas de forma perpendicular à matriz óssea. (C1) Ampliação do córtex externo com cavidades de reabsorção e canais vasculares em anastomose. (C2) Fibras de Sharpey perpendiculares à superfície dorsal do osteodermo juntamente com canais vasculares em anastomose. (C3) Cavidade de reabsorção e canais vasculares no núcleo interno. Imagens: luz transmitida normal (A – C) e luz polarizada com compensador lambda (A1 - C3). BCO, córtex basal; CR, cavidade de reabsorção; ECO, córtex externo; FLB, osso fibrolamelar; ICO, núcleo interno; LB, osso lamelar; OP, ósteon primário; RVC, canal vascular reticular; ShF, fibras de Sharpey; SO, ósteon secundário; WB, osso entrelaçado. Osteodermo dorsal - FUP-Pv 000019 (A1 – A3). Osteodermo dorsal - FUP-Pv 000035 (B1 – B3). Osteodermo dorsal - FUP-Pv 000036 (C1 – C3). Barras de escalas: 5mm.

Osteodermo isolado associado a Peirosauridae:

Lâmina IT001A – Isolado: Peirosauridae - FUP-Pv 000034

Esse osteodermo apresenta uma superfície ornamentada com escavações arredondadas e ovaladas. A crista é bem pronunciada, paralela ao plano sagital e se desenvolve na região central da placa (Figura 6 A). O córtex externo é formado por tecido de fibras paralelas (PFB), interrompido por linhas de crescimento (LAGs) e, ao longo de sua extensão, é possível identificar aproximadamente sete linhas de crescimento (Figura 6 A5). A porção lateral do córtex é formada por tecido lamelar zonal vascularizado por canais reticulares anastomosados. No tecido lamelar zonal, as lacunas dos osteócitos acompanham a orientação paralela das fibras de colágeno e possuem formato ovalado.

No córtex externo, é possível notar uma modificação na sua superfície exterior. O osso ornamentado passa por uma reorganização em sua camada superficial, principalmente nas proximidades do sulco adjacente à crista parasagital. Uma camada birrefringente (sob luz polarizada) composta por tecidos que contêm fibras paralelas de diferentes espessuras cobre a parte inferior e as paredes da cova ornamental (Figura 6 A7). Essa camada é distinta dos tecidos ósseos subjacentes, sendo separada por uma linha de reversão, também conhecida como linha de cimentação de acordo com a descrição de Francillon-Vieillot et al. (1990).

O núcleo interno desenvolve grandes cavidades de reabsorção, algumas dessas cavidades percorrem o núcleo interno e córtex externo (Figura 6 A2 e A3). Os ósteons secundários aparecem em abundância e são envoltos por tecido lamelar (Figura 6 A3, A4 e A8). A vascularização consiste em canais vasculares simples, ósteons primários e cavidades de erosão (Figura 6 A5). As áreas não remodeladas no núcleo interno revelam a presença de tecido ósseo entrelaçado e ósteons primários (complexo fibrolamelar) (Figura 6 A5).

O córtex basal apresenta tecido de fibras paralelas interrompidas por linhas de pausa de crescimento (LAGs), sendo que há aproximadamente 11 linhas visíveis (Figura 6 A9). As porções laterais do córtex basal são compostas de tecido entrelaçado, nessas porções as lacunas de osteócitos estão dispostas de forma aleatória, alguns ósteons primários são evidentes. Os

canais vasculares nesse córtex são escassos e majoritariamente de formato reticular. Esses canais com padrão reticular estão concentrados, principalmente, na região mais interna do córtex. A transição entre o tecido de fibras entrelaçadas que ocupa o núcleo interno e o tecido paralelo fibroso que compõe os córtices é gradual, marcado pelas marcas de crescimento cíclico na forma de linhas de crescimento interrompido (LAGs) (Figura 6– A5).

As fibras de Sharpey estão presentes em todo o osteodermo, sendo que no córtex basal estão orientadas perpendicularmente às linhas de crescimento. No córtex externo elas estão orientadas perpendicularmente à superfície (Figura 6 A6).

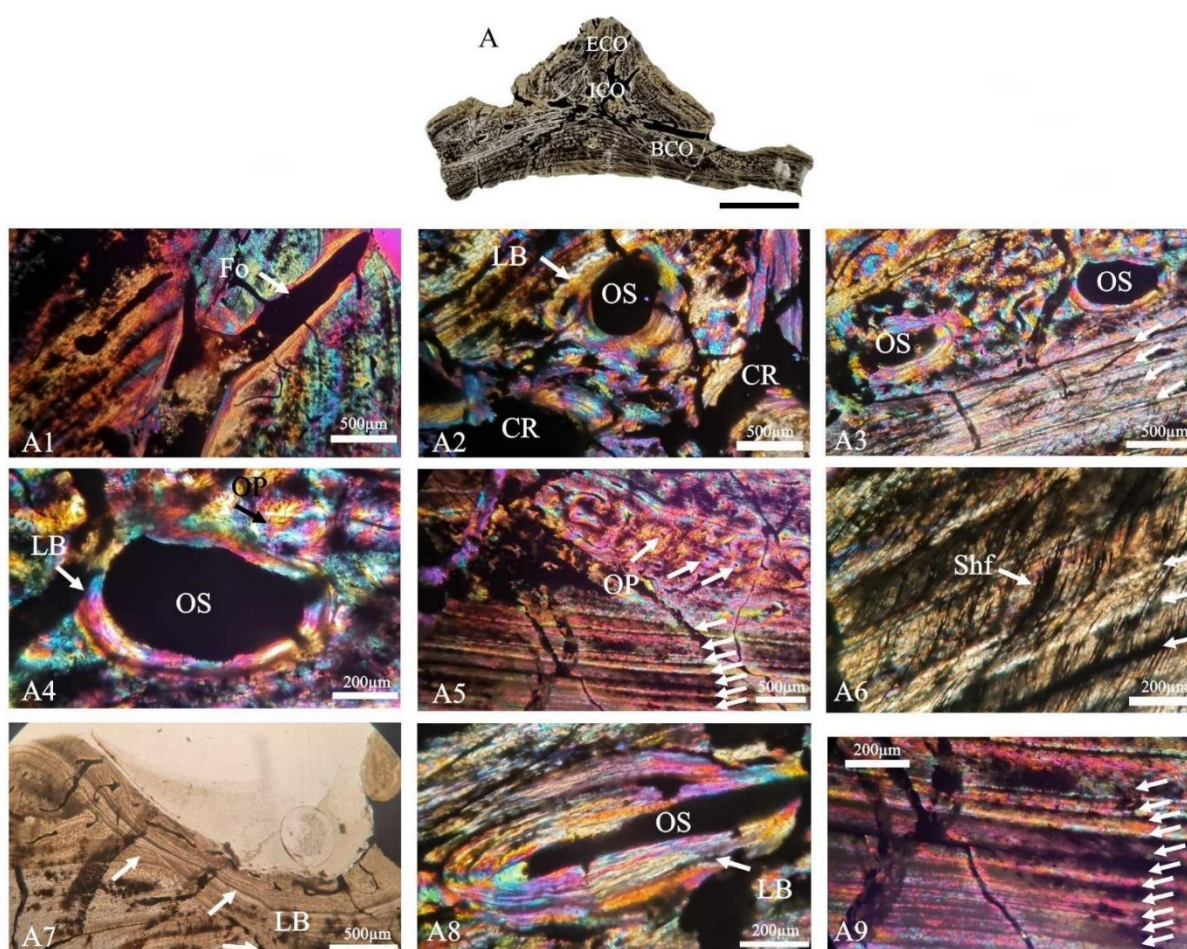


FIGURA 6- Osteoderma associado a Peirosauridae (FUP-Pv 000034) do Grupo Bauru, Brasil. (A) Osteoderma isolado. (A1) Forâmen neurovascular percorrendo o córtex externo até a superfície dorsal do osteoderma. (A2) Um ósteon secundário solitário exemplifica o processo de remodelação no núcleo interno, com tecido remodelado visível ao longo de suas margens. (A3) Ósteons secundários envolvidos por tecido lamelar próximos às marcas de crescimento cíclico (setas brancas). (A4) Ósteon secundário solitário em processo de remodelação em suas margens. (A5) Detalhe das marcas de crescimento cíclico (setas brancas), acima ósteons primários. (A6) Longas fibras de Sharpey perpendiculares às marcas de crescimento. (A7) Remodelação óssea no córtex superficial, ao examinar uma seção transversal sob luz normal, ocorre um processo distinto. Inicialmente, depósitos iniciais (identificado por um asterisco) são gradualmente absorvidos, resultando na formação de uma depressão. Posteriormente, essa depressão é revestida por osso secundário, que pode ser do tipo lamelar ou composto por fibras paralelas (PFB). Esse processo de transformação é marcado por uma ou várias linhas de reversão (também chamadas de linhas de cimentação), destacadas por setas. (A8) Ósteons secundários alongados com tecido lamelar em suas margens. (A9) Marcas de crescimento no córtex basal (setas brancas). Imagens: Luz transmitida normal (A6 e A7) e luz polarizada com compensador lambda (A1-A5, A8-A9). BCO, córtex basal; CR, cavidade de reabsorção; ECO, córtex externo; Fo, forâmen; ICO, núcleo interno; LB, osso lamelar; OP, ósteon primário; PFB, osso de fibras paralelas; RVC, canal vascular reticular; ShF, fibras Sharpey; SO, ósteon secundário. Barras de escalas 5mm.

Osteodermos isolados associados a *Mariliasuchus*:*Lâmina MA001A: Mariliasuchus - FUP-Pv 000035*

A superfície é pouco ornamentada e não possui depressões ou sulcos profundos, sua crista parasagital está localizada centralmente na superfície dorsal do osteodermo, sendo bem desenvolvida e bem pronunciada, criando uma área medial e uma área lateral do mesmo tamanho (Figura 5 B). Córtex externo é composto por uma combinação de tecido paralelo fibroso (PFB) e tecido de fibras entrelaçadas (WB). A rede vascular é formada por vários canais reticulares anastomosados, alguns desses canais percorrem o córtex externo até a superfície dorsal da placa. É interessante destacar que nas porções laterais dos córtices esses canais vasculares são mais abundantes, indicando uma alta vascularização (Figura 5 B1 e B2).

As lacunas de osteócitos presentes no tecido paralelo fibroso estão organizadas seguindo a orientação das fibras e possuem o formato alongado, já nas porções laterais dos córtices onde é encontrado o tecido entrelaçado, elas possuem formato arredondado e irregular, estão densamente arranjadas e não possuem uma orientação preferencial.

O núcleo interno é composto por grandes cavidades de reabsorção e ósteons secundários envoltos por tecido lamelar (Figura 5 B2). O córtex basal é composto por tecido ósseo entrelaçado e paralelo fibroso, apresentando poucos canais vasculares reticulares em relação ao córtex externo. As fibras de Sharpey podem ser observadas em todos os córtices, no córtex externo estão orientadas perpendicularmente com a superfície da placa, já no córtex basal e no núcleo interno estão orientadas perpendicularmente umas às outras (Figura 5 B3).

Lâmina MA001B: Mariliasuchus - FUP-Pv 000036

Sua superfície é lisa e não apresenta ornamentação por depressões ou sulcos profundos, a crista está orientada centralmente na superfície dorsal do osteodermo, criando uma área medial e uma área lateral do mesmo tamanho (Figura 5 C). O córtex externo possui uma rede vascular bem definida e é vascularizado por canais reticulares anastomosados. Alguns desses canais vasculares se ramificam do córtex externo até a superfície dorsal do osteodermo. É interessante ressaltar que nas porções laterais dos córtices os canais vasculares aparecem em maior número

(Figura 5 C1). A matriz óssea predominante nesse córtex é de tecido de fibras paralelas (PFB). As lacunas de osteócitos presentes estão organizadas seguindo a orientação das fibras e possuem o formato alongado.

No núcleo interno podem ser observados grandes cavidades de reabsorção óssea envoltas por tecido lamelar. Podem ser observados ósteons primários na porção lateral do núcleo interno, os ósteons secundários são escassos (Figura 5 C3).

A composição principal da matriz óssea do córtex basal é de tecido paralelo fibroso, em algumas porções laterais apresenta tecido de fibras entrelaçadas. As lacunas de osteócitos no tecido paralelo fibroso seguem a orientação das fibras, já nas porções de tecido entrelaçado não possuem uma orientação e seus formatos são irregulares. Em ambos os córtices apresentam longas fibras de Sharpey, no córtex externo e em suas laterais as fibras são longas e perpendiculares à superfície externa (Figura 5 C2). Já no córtex basal as fibras são longas e estão orientadas perpendicularmente umas às outras.

A análise das tomografias dos dois osteodermos isolados de *Mariliasuchus* (Figura 3) proporcionou uma visão detalhada da vascularização dessas estruturas ósseas. Os resultados revelaram uma rede vascular bem desenvolvida, identificando diversos canais vasculares distribuídos ao longo dos córtices. Essa distribuição sugere uma ramificação vascular em ambos os córtices, juntamente com a observação de cavidades de erosão, indicando a presença de um núcleo interno esponjoso.

Padrão histológico *Mariliasuchus*:

Os dois osteodermos associados a *Mariliasuchus* (FUP-Pv 000035, FUP-Pv 000036) seccionados exibem um padrão vascular altamente desenvolvido. Os canais vasculares anastomosados estão predominantemente localizados nas margens laterais do córtex externo, com alguns desses canais vasculares se estendendo do córtex externo até a superfície dorsal. Os córtices basal e externo apresentam menor espessura e são compostos por tecidos de fibras paralelas (PFB) e entrelaçadas (WB). Grandes cavidades de erosão constituem o núcleo interno. Este padrão vascular e a composição da matriz óssea assemelham-se ao que foi descrito por

Sena et al. (2022) em osteodermos de *Mariliasuchus amarali* (MPM 087). As fibras de Sharpey estão presentes no córtex externo desses dois osteodermos, sendo longas e percorrendo a matriz óssea até a superfície dorsal dos osteodermos.

Osteodermos fragmentados associados a esqueleto articulado de um Sphagesauridae:

Lâmina SP001A - Dorsal: Sphagesauridae - IFSP-VTP/PALEO-0001

No osteodermo dorsal de Sphagesauridae (descrito em Cunha et al. 2020), sua superfície externa apresenta uma ornamentação composta por uma rede de cristas separando as fossetas arredondadas (Figura 7 A), seus córtices são espessos, compostos por tecido ósseo quase avascular de fibras paralelas. O núcleo interno desses osteodermos é formado por osso remodelado, apresentando numerosas cavidades de reabsorção e ósteons secundários (Figura 7 A2), cercados por tecido ósseo lamelar (Figura 7 A1). Os ósteons primários em menor quantidade são visíveis nas porções laterais do córtex juntamente com tecido paralelo fibroso (Figura 7 A3).

O córtex basal é composto por tecido paralelo fibroso (PFB), e as lacunas de osteócitos têm uma forma alongada e seguem a orientação longitudinal das fibras. Nas regiões laterais, as lacunas não apresentam um padrão definido e estão dispostas aleatoriamente. Observa-se uma tonalidade escura, visto como material opaco no microscópio de luz polarizada, que provavelmente resulta da incorporação de óxidos de ferro durante os processos diagenéticos. No entanto, o padrão microestrutural presente não pode ser completamente analisado (Figura 7 A).

Lâmina SP001B - Escudo ventral: Sphagesauridae - IFSP-VTP/PALEO-0001

Na superfície externa estão presentes algumas poucas depressões que definem a ornamentação superficial do osteodermo (Figura 7 B). O cortex externo é formado por tecido entrelaçado (WB) e por ósteons primários (Figura 7 B2). As lacunas dos osteócitos possuem formato arredondado em grande quantidade e distribuídas aleatoriamente na matriz, os canalículos percorrem a matriz mineralizada e se conectam com as lacunas adjacentes. A rede vascular é composta por poucos canais vasculares reticulares em ambos os córtices.

No núcleo interno o processo de reabsorção é observado através de grandes cavidades que estão circundadas por tecido lamelar (Figura 7 B2). Entre as cavidades, as fibras estruturais ossificadas (Fibras de Sharpey) estão presentes e dispostas perpendicularmente, sendo tão densamente distribuídas no córtex externo e no núcleo interno que acabam por escurecer o tipo de tecido ósseo ao qual estão conectadas (Figura 7 B3). Apresenta uma tonalidade escura, visto como material opaco no microscópio de luz polarizada, provavelmente resultado da incorporação de óxidos de ferro durante o processo diagenético. Por esse motivo, o padrão microestrutural presente não pode ser completamente observado (Figura 7 B).

Padrão histológico Sphagesauridae:

Os osteodermos de Sphagesauridae, IFSP-VTP/PALEO-0001, do escudo dorsal e ventral apresentam uma característica interessante: sua estrutura interna é composta por cavidades de reabsorção de grande tamanho que se estendem de uma extremidade à outra, cercadas por tecido remodelado. Essas cavidades de reabsorção delimitam os osteodermos em dois córtices compactos (externo e basal), sendo que a área central comumente contém osso trabecular. O tecido lamelar está presente ao redor dessas cavidades de reabsorção. No caso de IFSP-VTP/PALEO-0001 (escudo dorsal), essas cavidades de reabsorção são menores, enquanto em IFSP-VTP/PALEO-0001 (escudo ventral), são maiores e apresentam uma maior quantidade de tecido remodelado. Em ambos os casos, o núcleo interno é sempre mais vascularizado do que o osso cortical. Essa vascularização consiste em canais vasculares simples, ósteons primários ou cavidades de reabsorção. Além disso, processos de remodelação levam à formação de ósteons secundários. Tanto no escudo dorsal quanto no escudo ventral não é possível identificar com clareza as estruturas presentes no córtex basal. Isso pode ser explicado pela presença de uma coloração mais escura, visto como material opaco no microscópio de luz polarizada, que é resultado de uma possível incorporação de óxidos de ferro durante os processos diagenéticos.

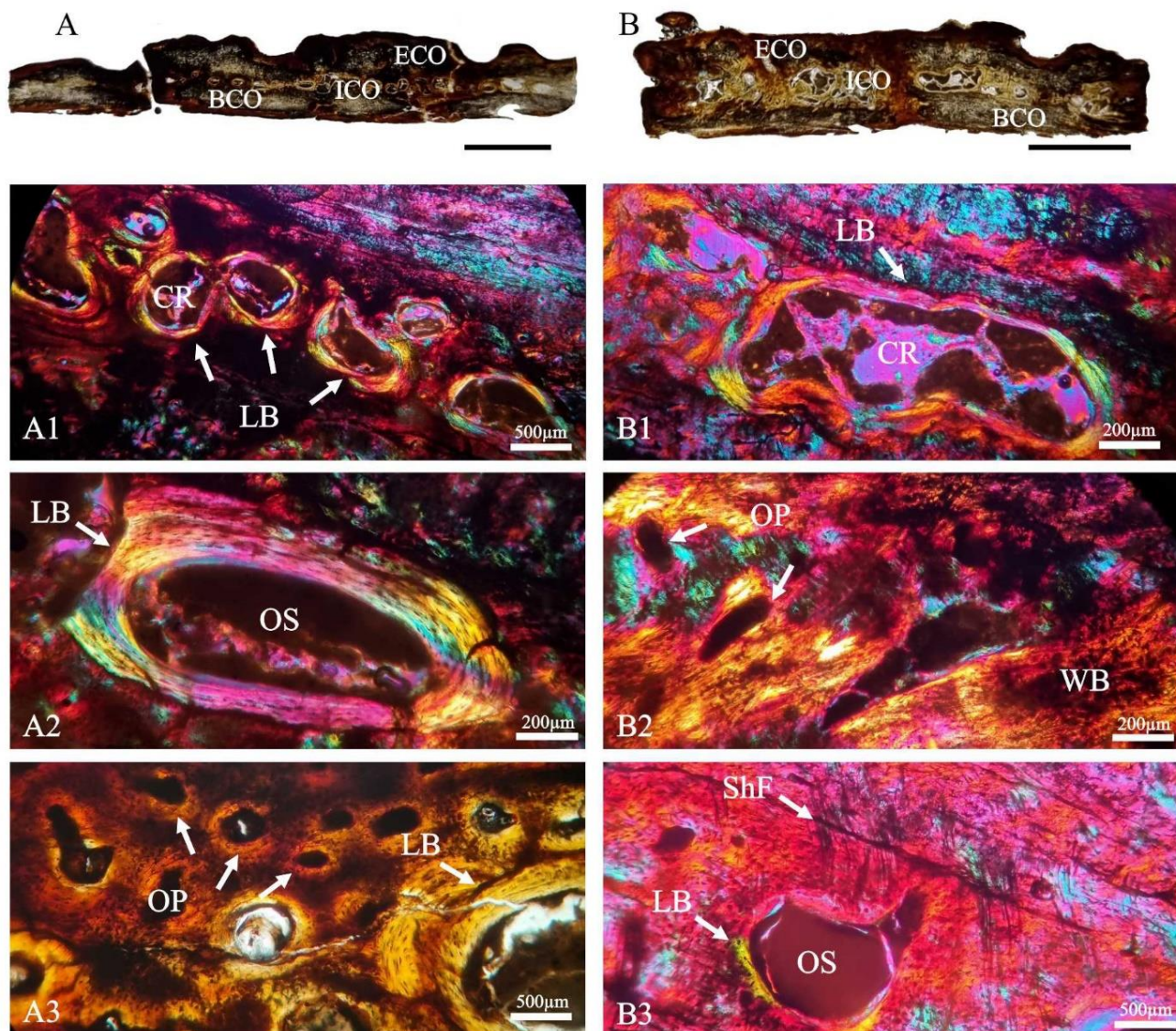


FIGURA 7 - Osteoderms de Sphagesauridae A e B (IFSP-VTP/PALEO-0001) do Grupo Bauru, Brasil. (A) osteodermo dorsal, (A) osteodermo do escudo ventral. (A1) Cavidades de reabsorção no núcleo interno envoltas com tecido lamelar. (A2) Um ósteon secundário solitário exemplifica o processo de remodelação no núcleo interno, com tecido remodelado visível ao longo de suas margens. (A3) Detalhe dos ósteons primários presentes no córtex externo. (B1) Formato alongado da cavidade de reabsorção, envolta com tecido lamelar. (B2) Ósteons primários na matriz óssea de tecido entrelaçado. (B3) Ósteon secundário, em suas margens é possível observar tecido remodelado e longas fibras de Sharpey percorrendo a matriz óssea. Imagens: luz transmitida normal (A, A3 e B) e luz polarizada com compensador lambda (A1, A2, B1 – B3). BCO, córtex basal; CR, cavidade de reabsorção; ECO, córtex externo; ICO, núcleo interno; LB, osso lamelar; OP, ósteon primário; ShF, fibras Sharpey; SO, ósteon secundário; WB, osso entrelaçado. Barras de escala: 5mm.

Osteoderms completos associados a esqueleto articulado de um Baurusuchidae adulto:

Lâmina BT01A – Cervical: Baurusuchidae - IFSP – VTP/PALEO-0004

Osteodermo retirado da região cervical, apresentando uma boa preservação, sem sulcos proeminentes em sua superfície dorsal (Figura 8 A). Seu córtex externo apresenta vários canais vasculares, alguns conectando a camada interna à superfície externa. O córtex externo exibe um padrão simples, com pouca ornamentação e depressões. Uma característica interessante é a

presença de numerosos canais vasculares primários simples e anastomosados, encontrados tanto na parte externa quanto no núcleo interno (Figura 8 A1), podendo ser observada mais de uma orientação nesses padrões vasculares, longitudinal e reticular.

Esse córtex integra longas fibras de Sharpey, tanto no núcleo interno quanto externo, orientadas perpendicularmente à matriz óssea (Figura 8 A1). O tecido ósseo primário é composto principalmente por fibras entrelaçadas e fibras paralelas (PFB). É rico em lacunas de osteócitos, que apresentam formas arredondadas e irregulares. Essas lacunas são abundantes no tecido ósseo primário e exibem um padrão desorganizado. É possível observar canalículos percorrendo a matriz mineralizada e conectando-se às lacunas adjacentes.

Seu núcleo interno é poroso, há numerosos ósteons primários, embora os ósteons secundários sejam menos evidentes, apresentando pequenas cavidades de reabsorção envoltas por tecido lamelar (Figura 8 A2). O córtex basal apresenta um padrão inter cruzado de fibras perpendiculares formando uma trama. Esse padrão é evidenciado pela matriz óssea de tecido entrelaçado (WB) (Figura 8 A2). Não foi possível observar marcas de crescimento cíclico na forma de linhas de crescimento (LAGs) nos córtices desse osteodermo.

Lâmina BT01B– Dorsal anterior: Baurusuchidae - IFSP – VTP/PALEO-0004

Observando essa seção transversal do osteodermo, notamos que ele não exhibe ornamentação superficial, apenas sulcos rasos e de distribuição limitada (Figura 8 B), o córtex externo é constituído por tecido ósseo paralelo-fibroso (PFB). Apresenta padrão vascular reticular e longitudinal, numerosos canais vasculares reticulares anastomosados podem ser observados (Figura 8 B1).

No núcleo da placa é possível observar ósteons secundários e cavidades de erosão em processo de reabsorção óssea, circundados por tecido lamelar (Figura 8 B2). As marcas de crescimento cíclicas são depositadas no núcleo interno, algumas delas sendo destruídas pelo processo de reabsorção óssea (Figura 8 B1). As lacunas dos osteócitos no núcleo interno apresentam formas arredondadas e irregulares e não demonstram uma orientação preferencial, algumas formando fileiras paralelas e outras não. As fibras de Sharpey estão orientadas

perpendicularmente à matriz óssea, já no córtex externo elas se orientam perpendicularmente à superfície do osteodermo.

O córtex basal é composto por uma combinação de matriz óssea entrelaçada (WB) e matriz fibrosa paralela (PFB), sendo que a maior parte desse córtex é ocupada pela matriz entrelaçada. A vascularização do córtex consiste em canais simples e canais reticulares, e é possível observar alguns canais percorrendo o córtex basal até a superfície ventral do osteodermo (Figura 8 B3). Nas regiões laterais do córtex basal, o tecido entrelaçado forma uma malha densa, o que dificulta a visualização de algumas estruturas.

Lâmina BT01C– Dorsal posterior: Baurusuchidae - IFSP – VTP/PALEO-0004

Seção transversal de um osteodermo dorsal posterior, não apresentando ornamentação aparente, possui uma crista orientada medialmente (Figura 8 C). O córtex externo consiste em tecido paralelo fibroso (PFB) com muitos canais vasculares reticulardes em todo o córtex. As lacunas de osteócitos têm uma forma alongada e estão inseridas em uma matriz de fibras paralelas, algumas das quais seguem a orientação das fibras e outras estão dispostas aleatoriamente (Figura 8 C2). Na margem dos córtices, as fibras de Sharpey são orientadas perpendicularmente à superfície e tornam-se mais espessas e são claramente retas e paralelas. Essas fibras são mais pronunciadas na borda lateral (Figura 8 C1).

No núcleo interno, é possível notar a presença de ósteons secundários passando por um processo de reabsorção óssea e pequenas cavidades de erosão (Figura 8 C3). Na região central, algumas linhas de crescimento (LAGs) podem ser observadas sendo destruídas pelo processo de reabsorção. O tecido entrelaçado (WB) constitui para a maior parte do córtex basal, sendo que em algumas áreas, o tecido paralelo fibroso (PFB) se torna evidente. As lacunas dos osteócitos exibem formas planas ou arredondadas nesse córtex. A rede vascular é composta por canais vasculares simples e anastomosados em grande quantidade, bem como ósteons secundários.

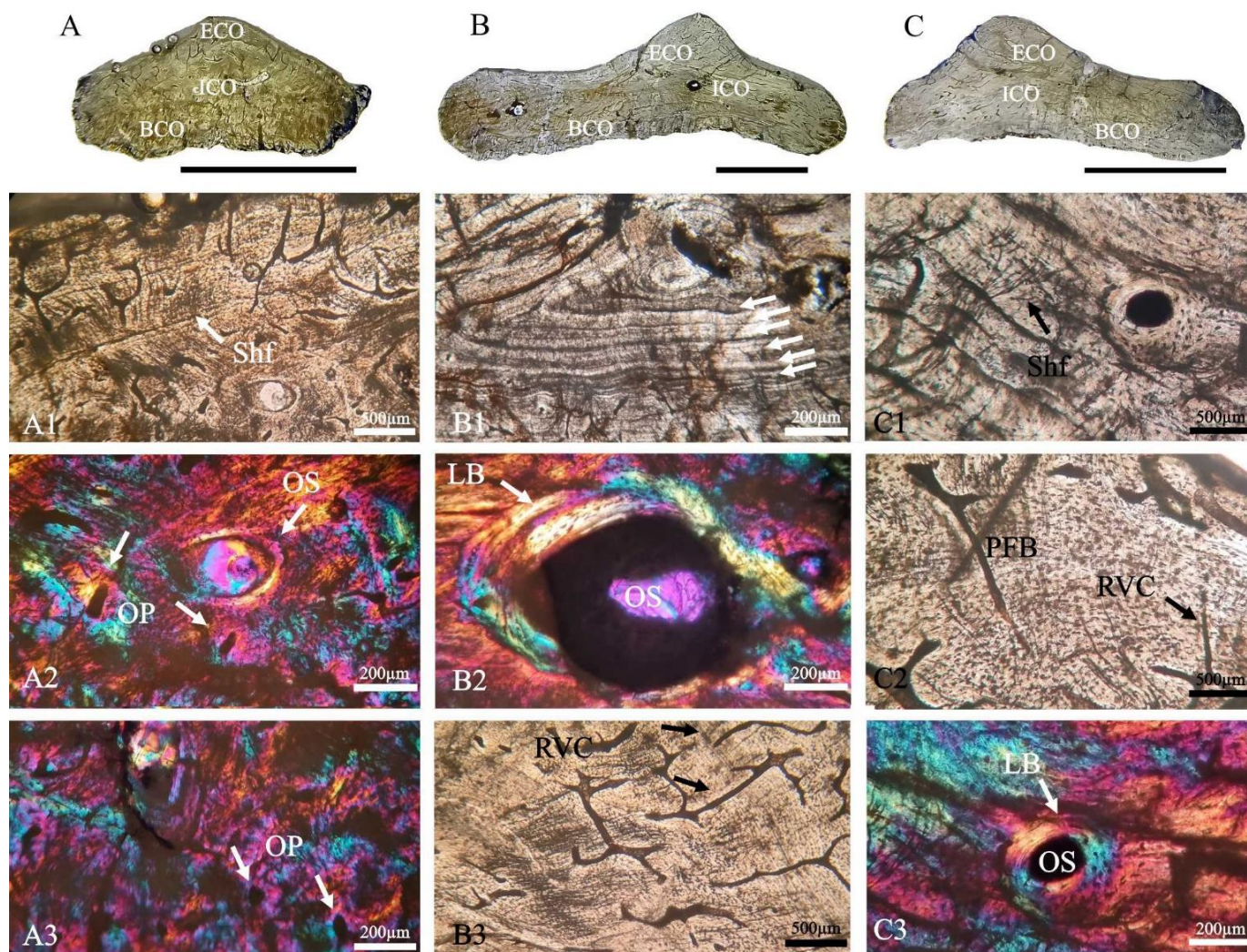


FIGURA 8 - Osteoderms de Baurusuchidae (IFSP – VTP/PALEO - 0004) do Grupo Bauru, Brasil. (A) osteodermo cervical, (B) osteodermo dorsal anterior, (C) osteodermo dorsal posterior. (A1) Detalhes das fibras de Sharpey orientadas perpendicularmente à superfície externa. (A2) Ósteons primários e um ósteon secundário na matriz óssea. (A3) Ósteons primários na matriz de fibras entrelaçadas (WB). (B1) Osso cortical exibindo um padrão de fibras paralelas que é interrompido por marcas de crescimento cíclico (setas brancas). (B2) Ósteon secundário isolado representando o processo de remodelação no núcleo interno, em suas margens é possível observar tecido remodelado (LB). (B3) Detalhe dos canais vasculares reticulares anastomosados no córtex. (C1) Longas fibras de Sharpey orientadas perpendicularmente à matriz óssea. (C2) Detalhe da matriz óssea de tecido paralelo fibroso juntamente com canais vasculares reticulares anastomosados. (C3) Ósteon secundário isolado com tecido lamelar em suas margens. Imagens: Luz transmitida normal (A, A1, B, B1, B3, C, C1 e C2) e luz polarizada com compensador lambda (A2, A3, B2, C3). BCO, córtex basal; ECO, córtex externo; ICO, núcleo interno; OP, ósteon primário; SO, ósteon secundário; PFB, osso de fibras paralelas; RVC, canal vascular reticular; ShF, fibras Sharpey; LB, osso lamelar. Barras de escalas: 5mm.

Osteoderms completos associados a uma cauda articulada Baurusuchidae adulto:

Lâmina BC02A – Caudal anterior: Baurusuchidae - FUP-Pv 000037

O material apresenta boa preservação, a superfície não apresenta ornamentações por sulcos ou depressões, a crista é pouco desenvolvida e é orientada parasagitalmente no osteodermo (Figura 9 A). Contém numerosas fibras estruturais densamente compactadas, finas

e paralelas em toda extensão do osteodermo.

No córtex externo o conjunto predominante de fibras é orientado aproximadamente em paralelo à superfície do osteodermo, seguindo a curvatura da superfície. Já no córtex basal as fibras possuem um maior diâmetro e estão dispostas perpendicularmente umas com as outras. A rede vascular é composta de canais vasculares reticulares, alguns conectando o córtex externo com a superfície dorsal do osteodermo. Uma característica interessante é a presença de várias linhas ou camadas empilhadas umas sobre as outras, próximas ao ápice da crista de tecido ósseo lamelar zonal (Figura 9 A1). As lacunas dos osteócitos exibem formas planas ou fusiformes e seguem a orientação dessas fibras.

A região do núcleo interno apresenta algumas cavidades de erosão que estão associadas a reabsorção óssea, mas o tecido ósseo secundário não está presente. A matriz óssea entrelaçada (WB) é predominante no córtex basal, apesar do tecido paralelo fibroso (PFB) ser observado em algumas porções laterais desse córtex.

Lâmina BC02B - Caudal posterior: Baurusuchidae - FUP-Pv 000037

Osteodermo possui pouca ornamentação superficial sem grandes sulcos ou depressões, sua crista é orientada parasagitalmente, é pouco pronunciada na porção anterior devido a sua borda de articulação com a placa adjacente (Figura 9 B). O córtex é composto por tecido ósseo lamelar zonal que exibe um elevado nível de remodelação. São comuns linhas de reabsorção e múltiplas interseções ocorrem entre as camadas que são depositadas em sequência (Figura 9 B1). Nas margens laterais desse córtex é possível observar tecido ósseo entrelaçado (WB). Os canais vasculares estão bem distribuídos na extensão do córtex e esses canais são majoritariamente de padrão reticular, especialmente na região mais externa e laterais (Figura 9 B). É importante destacar a existência de alguns desses canais vasculares que se irradiam do córtex externo e se estendem até a superfície dorsal do osteodermo. Observa-se um forame próximo à base da quilha, atravessando o córtex externo até a superfície dorsal do osteodermo (Figura 9 B2).

A matriz óssea predominante no núcleo interno é de tecido entrelaçado (Figura 9 B3), o

tecido paralelo fibroso (PFB) é evidente em algumas porções. Algumas cavidades de erosão e ósteons secundários em processo de reabsorção óssea, circundados por tecido lamelar remodelado, podem ser observados.

Nas margens é possível observar ósteons primários. As lacunas dos osteócitos apresentam formas arredondadas e irregulares e não demonstram uma orientação preferencial, algumas formando fileiras paralelas e outras não, elas são mais visíveis no córtex externo e menos no córtex basal. É possível observar canalículos percorrendo a matriz mineralizada e conectando-se às lacunas adjacentes. As fibras de Sharpey exibem orientação perpendicular à matriz óssea tanto no córtex externo quanto no núcleo interno.

O tecido entrelaçado (WB) presente no córtex basal é menos denso em comparação ao núcleo interno, suas fibras são menos densas e há pouca presença de tecido paralelo fibroso (Figura 9 B3). A rede vascular apresenta canais reticulares com anastomoses, muitos deles se irradiam pelo córtex até a superfície ventral do osteodermo. As fibras de Sharpey nesse córtex são longas e estão dispostas perpendicularmente umas com as outras.

Osteodermo completo associado a um esqueleto de *Baurusuchidae* juvenil articulado:

Lâmina BL03A – Dorsal Posterior: Baurusuchidae - IFSP – VTP/PALEO-0003

Osteodermo bem preservado e não apresenta ornamentação superficial por sulcos ou depressões, sua crista é lisa e pouco desenvolvida, orientada parasagitalmente (Figura 9 C). O córtex externo apresenta tecido paralelo-fibroso (PFB) em toda sua extensão. A camada interna do córtex basal consiste em tecido ósseo lamelar-zonal interrompido por marcas de crescimento espaçadas (Figura 9 C1 e C2). As lacunas de osteócitos possuem formato alongado ou fusiforme e estão orientadas de acordo com as fibras. Nas margens laterais do córtex basal os feixes de fibras de Sharpey exibem uma orientação perpendicular à matriz óssea. Já na porção mais interna desse córtex as fibras são longas e estão orientadas perpendicularmente às linhas de crescimento (Figura 9 C3). No núcleo interno é possível observar uma região onde o tecido ósseo encontra-se em processo de reabsorção e vários ósteons secundários circundados com tecido lamelar. Entre essas cavidades de reabsorção o tecido entrelaçado pode ser evidenciado (Figura 9 C1). As lacunas de osteócitos são mais evidentes no núcleo interno, principalmente

as margens das cavidades de reabsorção óssea, onde possuem formato e orientação irregulares. Os canalículos podem ser visualizados percorrendo a matriz mineralizada e estabelecendo conexões com as lacunas circundantes. A rede vascular nesse osteodermo não apresenta um padrão vascular preferencial, a vascularização é composta por ósteons primários, algumas cavidades de erosão e ósteons secundários. Em algumas porções o tecido ósseo é praticamente avascular.

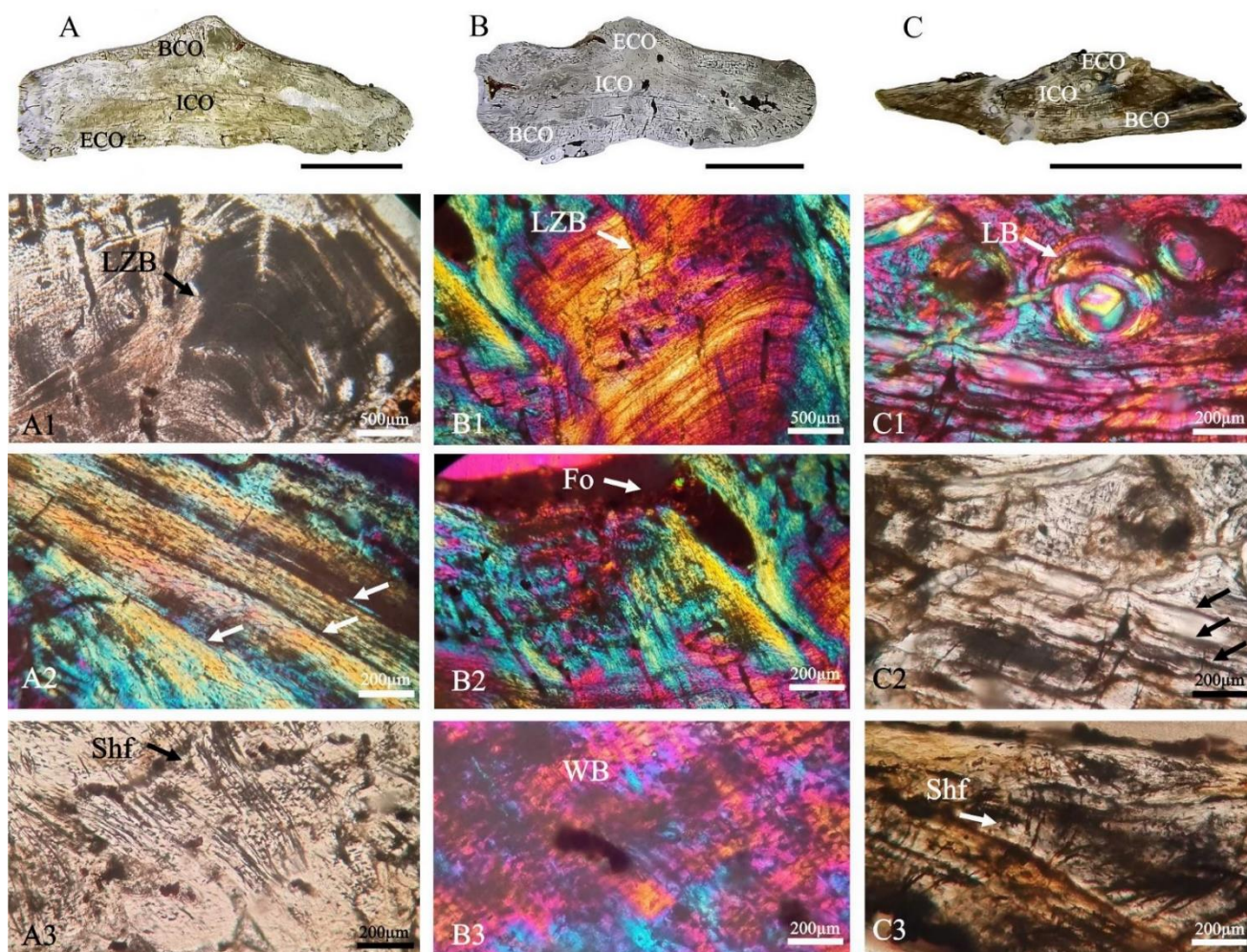


FIGURA 9 - Osteoderms de Baurusuchidae (A e B) FUP-Pv 000037 (C) IFSP - VTP/PALEO - 0003 do Grupo Bauru, Brasil. (A) Osteodermo caudal. (B) osteodermo caudal, (C) Osteodermo dorsal posterior. (A1) Córtex externo mostrando transição entre tecidos ósseos lamelares zonais e de fibras paralelas. (A2) Detalhe do osso primário com três marcas de crescimento cíclica preservadas. (A3) Fibras de Sharpey perpendiculares a matriz óssea de tecido entrelaçado. (B1) Tecido ósseo lamelar zonal próximo ao ápice da crista. (B2) Forâmen neurovascular percorrendo o córtex externo até a superfície dorsal do osteodermo. (B3) Detalhe do tecido de fibras entrelaçadas (WB). (C1) Um ósteon secundário solitário exemplifica o processo de remodelação no núcleo interno, com tecido remodelado visível ao longo de suas margens. (C2) Osso cortical apresenta um arranjo de fibras paralelas interrompido por marcas de crescimento cíclico (setas brancas). (C3) Fibras de Sharpey orientadas perpendiculares à matriz óssea. Imagens: luz transmitida normal (A, A1, A3, B, C, C2 e C3) e luz polarizada com compensador lambda (A2, B1, B2, B3 e C1). BCO, córtex basal; ECO, córtex externo; ICO, núcleo interno; ShF, fibras de Sharpey; LB, osso lamelar; LZB, osso zonal lamelar; Fo, forâmen; WB, osso entrelaçado. Barras de escalas: 5mm.

Osteodermos completos associados a pelve de Baurusuchidae articulado:*Lâmina BO04A – Dorsal Proximal: Baurusuchidae - IFSP – VTP/PALEO-0005*

A superfície possui uma leve ornamentação com depressões e poços pouco definidos, sua crista é deslocada medialmente e não é bem desenvolvida (Figura 10 A). O córtex externo exibe tecido de fibras paralelas (PFB) orientadas longitudinalmente e as lacunas de osteócitos têm formato achatado e seguem a orientação das fibras paralelas (Figura 10 A1).

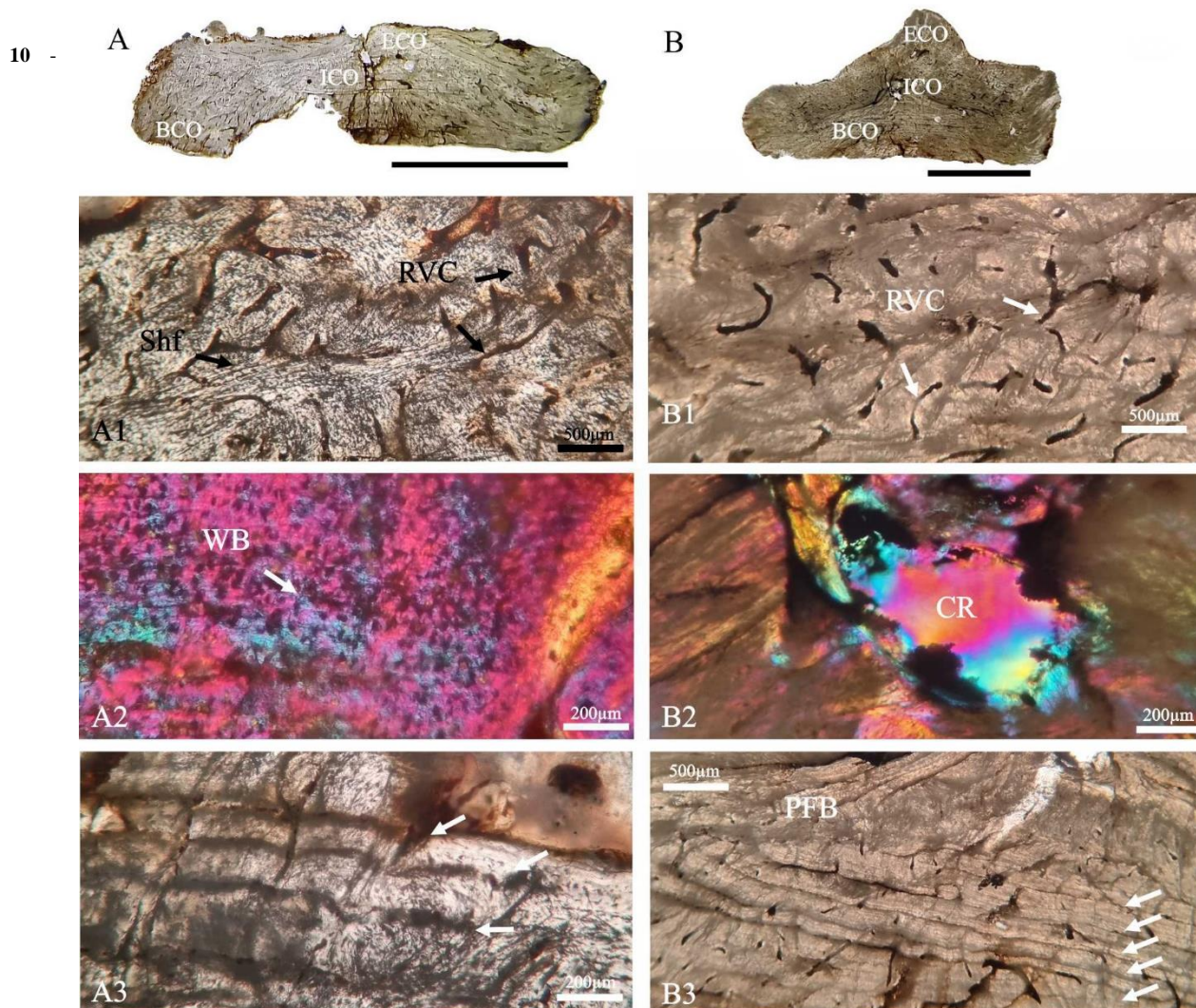
O núcleo interno é composto de tecido de fibras entrelaçadas (WB) e vascularizado por canais vasculares longitudinais e ósteons primários; outras porções exibem cavidades de erosão circundadas por tecido lamelar (Figura 10 A2). Também é possível observar algumas linhas de crescimento no núcleo interno sendo destruídas pelo processo de reabsorção (Figura 10 A3). A remodelação interna é leve neste osteodermo.

Nas porções laterais da placa e no córtex basal é possível identificar tecido de fibras entrelaçadas (WB) e uma grande quantidade de canais vasculares anastomosados. Já no córtex externo esses canais são menos numerosos. As lacunas de osteócitos mostram uma aparência irregular e não possuem uma orientação aparente nessas porções. Elas estão densamente agrupadas. Os feixes de fibras de Sharpey integram a matriz, tanto na parte externa quanto na parte basal, e estão orientadas perpendicularmente umas com as outras, em algumas regiões estão perpendiculares à matriz óssea (Figura 10 A).

Lâmina BO04B – Caudal anterior: Baurusuchidae - IFSP – VTP/PALEO-0005

Esse osteodermo apresenta uma superfície pouco ornamentada sem sulcos e depressões, sua crista é bem pronunciada, definida e levemente deslocada medialmente (Figura 10 B). Seus córtices são compostos por tecido ósseo de fibras entrelaçadas (WB), em algumas poucas porções é possível observar tecido de fibras paralelas (PFB). As lacunas de osteócitos apresentam uma aparência ovalada e irregular e não possuem uma orientação definida. Em toda sua extensão é possível observar uma grande quantidade de canais vasculares simples e anastomosados ligando a parte interna com a superfície externa da osteodermo, indicando uma alta vascularização (Figura 10 B1).

O núcleo interno é composto por tecido de fibras paralelas (PFB), em outras porções do núcleo grandes cavidades de erosão são visíveis (Figura 10 B2). Também é possível observar algumas linhas de crescimento saindo do núcleo interno e sendo destruídas pelas cavidades de erosão (Figura 10 B3). Os feixes de fibras de Sharpey exibem uma orientação perpendicular à matriz óssea. Já na porção mais interna do núcleo, as fibras são longas e estão orientadas perpendicularmente às linhas de crescimento (LAGs) (Figura 10 B3).



FIGURA

Osteoderms de Baurusuchidae A e B (IFSP – VTP/PALEO -0005) do Grupo Bauru, Brasil. (A) osteodermo dorsal proximal. (B) osteodermo caudal proximal anterior. (A1) Detalhes das fibras de Sharpey que estão dispostas de forma perpendicular à matriz óssea, junto a canais vasculares reticulares anastomosados no córtex. (A2) Detalhe do tecido ósseo de fibras entrelaçadas (WB). (A3) Detalhe de três marcas de crescimento cíclicas no tecido ósseo indicadas por setas brancas. (B1) Detalhe dos canais vasculares reticulares anastomosados no córtex. (B2) Formato alongado da cavidade de reabsorção. (B3) Osso cortical apresenta um arranjo de fibras paralelas que é interrompido por marcas de crescimento cíclico, indicadas por setas brancas. Imagens: luz transmitida normal (A, A1, A3, B, B1 e B3) e luz polarizada com compensador lambda (A2 e B2). BCO, córtex basal; CR, cavidade de reabsorção; ECO, córtex externo; ICO, núcleo interno; OP, ósteon primário; PFB, osso de fibras paralelas; RVC, canal vascular reticular; ShF, fibras de Sharpey; WB, osso entrelaçado. Barras de escalas: 5mm.

Osteoderms completos isolados associados a Baurusuchidae:

Lâmina BI05A– Caudal posterior: Baurusuchidae - FUP-Pv 000038

Osteodermo isolado associado a Barusuchuidae sendo um osteodermo caudal posterior.

A superfície é pouco ornamentada e não possui depressões ou sulcos profundos, sua crista parasagital está localizada centralmente na superfície dorsal do osteodermo, sendo bem desenvolvida e bem pronunciada criando uma área medial (*pars mediale*) e uma área lateral (*pars laterale*) do mesmo tamanho (Figura 11 A). Observa-se um forame próximo à base da quilha, atravessando o córtex externo até a superfície dorsal do osteodermo (Figura 11 A1).

O córtex externo é composto por tecido paralelo fibroso (PFB) e vários canais vasculares reticulares anastomosados, alguns desses canais se estendem do córtex até a superfície dorsal do osteodermo. As lacunas de osteócitos possuem uma orientação longitudinal e formato achatado seguindo a orientação das fibras (Figura 11 A2).

O núcleo interno e o córtex basal apresentam tecido paralelo fibroso (PFB) em sua grande maioria. Em suas porções laterais é possível identificar tecido de fibras entrelaçadas (WB), formando uma matriz óssea totalmente desorganizada (Figura 11 A3). Algumas cavidades de reabsorção óssea são nítidas no núcleo interno. As lacunas de osteócitos nas porções laterais estão dispostas aleatoriamente e não possuem uma orientação preferencial, com formato irregular e ovalado. As fibras de Sharpey podem ser observadas principalmente nas laterais do osteodermo e no córtex basal, sendo orientadas perpendicularmente à matriz óssea.

Lâmina BI05B– Caudal posterior: Baurusuchidae - FUP-Pv 000039

Osteodermo caudal posterior isolado associado a Baurusuchidae, sua superfície dorsal não possui ornamentação aparente por depressões ou poços. Uma característica importante é a presença de uma quilha longitudinal bem desenvolvida e deslocada medialmente, criando uma área medial menor (*pars mediale*) e maior área lateral (*pars laterale*), (Figura 11 B).

O córtex externo apresenta tecido paralelo fibroso (PFB) em quase toda sua extensão, observa-se vários canais vasculares reticulares anastomosados espalhados em toda a região, as lacunas de osteócitos possuem formato achatado e são orientadas longitudinalmente seguindo a orientação das fibras, formando fileiras paralelas.

No núcleo interno, cavidades de erosão são visíveis circundadas por tecido paralelo fibroso e vários ósteons primários e alguns ósteons secundários. Nessas porções também é possível observar tecido entrelaçado (WB), as lacunas de osteócitos são numerosas e bem vascularizadas pelos canais reticulares (Figura 11 B1 e B2).

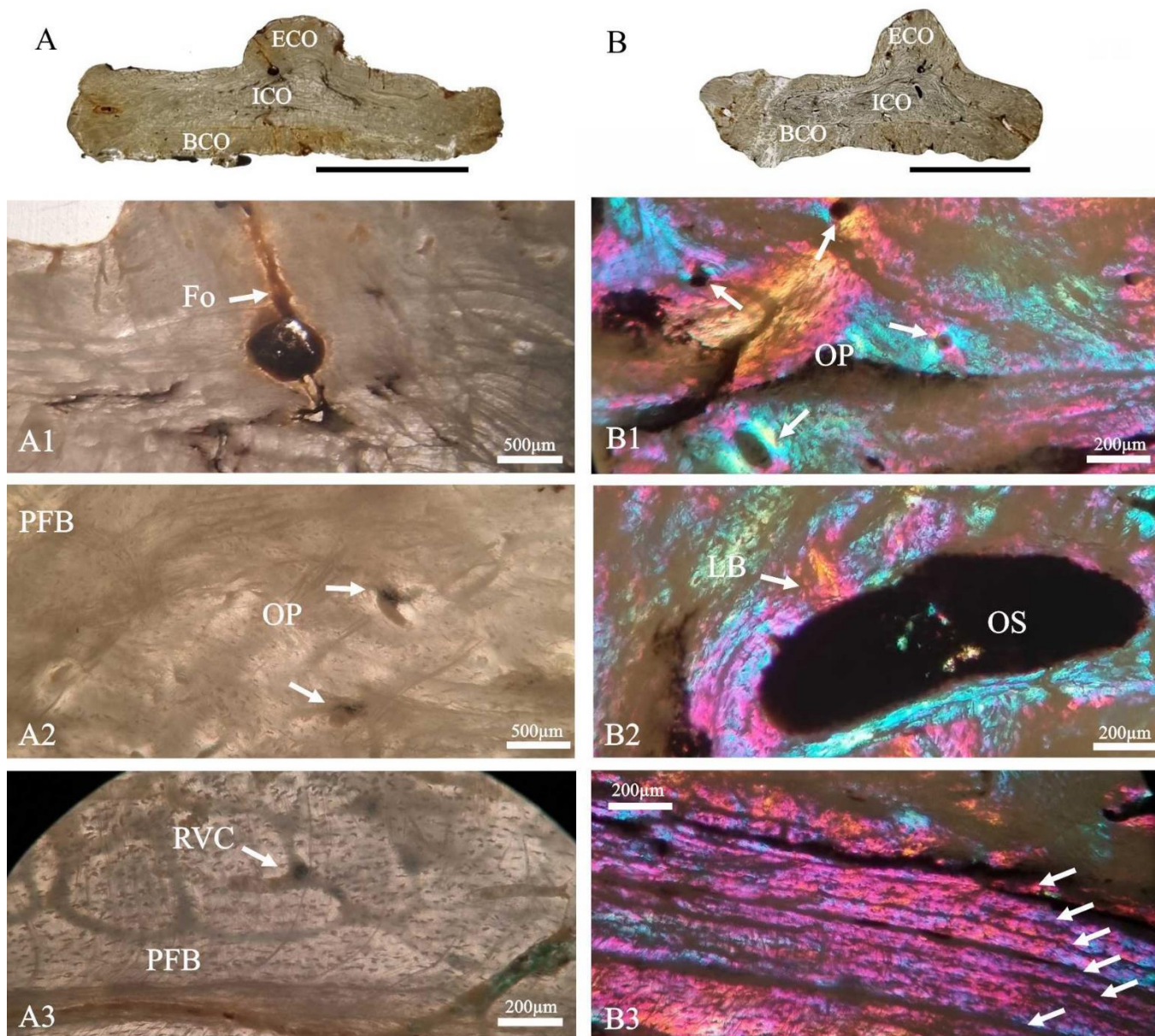


FIGURA 11 - Osteoderms de Baurusuchidae. A (FUP-Pv 000038) B (FUP-Pv 000039) do Grupo Bauru, Brasil. (A) osteodermo caudal posterior, (B) osteodermo caudal posterior, (A1) Forâmen neurovascular percorrendo o córtex externo até a superfície dorsal do osteodermo. (A2) Ósteons primários na matriz de tecido paralelo fibroso. (A3) Detalhe do tecido paralelo fibroso juntamente com canais reticulares em anastomose. (B1) Ósteons primários no córtex externo. (B2) Ósteons secundário envolto com tecido lamelar. (B3) Marcas de crescimento cíclicas no tecido ósseo indicados por setas brancas. Imagens: luz transmitida normal (A, A1, A2, A3 e B) e luz polarizada com compensador lambda (B1 – B3). BCO, córtex basal; ECO, córtex externo; Fo, Forâmen; ICO, núcleo interno; LB, osso lamelar; OP, ósteon primário; PFB, osso de fibras paralelas; RVC, canal vascular reticular; ShF, fibras de Sharpey; SO, ósteon secundário. Barras de escalas 5mm.

O córtex basal é composto por tecido entrelaçado (WB) em toda sua extensão, alguns canais vasculares reticulares percorrem o córtex basal e se conectam com a superfície ventral

do osteodermo. As fibras de Sharpey estão presentes em todo o osteodermo, sendo na margem lateral orientadas perpendicularmente à superfície, e tornando-se mais espessas e claramente retas e paralelas. Essas fibras são mais pronunciadas nas bordas laterais e no corte basal. Na porção lateral observa-se um forâmen atravessando o córtex basal até a superfície lateral do osteodermo (Figura 11 B). Também é possível observar algumas dessas fibras de Sharpey perpendiculares às linhas de crescimento nesse córtex basal (Figura 11 B3).

Padrão histológico Baurusuchidae:

Houve uma variação significativa nos osteodermos de Baurusuchidae IFSP – VTP/PALEO-0004 examinados, especialmente em relação ao padrão vascular e às cavidades de erosão com tecido lamelar. Durante a análise dos três osteodermos de posições corporais diferentes (um cervical e dois dorsais, incluindo um dorsal posterior), observou-se que seus padrões vasculares são distintos entre si. Notou-se um aumento na vascularização e no tamanho das cavidades de erosão ao se comparar os três osteodermos. Na região mais próxima à crista dorsal, os canais anastomosados e os ósteons primários exibiram um crescimento constante em sua quantidade.

De maneira semelhante, as cavidades de erosão no núcleo interno de cada osteodermo também seguiram essa tendência de aumento, quanto mais próximo da região caudal, tanto os canais vasculares quanto as cavidades de erosão tendem a aumentar suas quantidades. Essa variação parece refletir as alterações microanatômicas relacionadas à localização topográfica do corpo do indivíduo, por exemplo, o osteodermo cervical de IFSP – VTP/PALEO-0004, apresenta uma estrutura vascular menos acentuada em comparação com os outros dois osteodermos dorsais retirados do mesmo indivíduo.

Entretanto, observou-se que o padrão vascular em IFSP – VTP/PALEO-0003, um exemplar de osteodermo associado a um indivíduo juvenil de Baurusuchidae, difere em relação aos outros espécimes do mesmo táxon analisados nessa região do córtex. Nos córtices, foram encontrados poucos canais vasculares reticulares anastomosados e ósteons primários. No entanto, o padrão no núcleo interno permanece inalterado em relação aos outros espécimes. Os

dois osteoderms caudais isolados (FUP-Pv 000038, FUP-Pv 000039) mantêm o padrão de vascularização.

Uma característica interessante observada é o ápice da crista parasagital nos osteoderms de Baurusuchidae analisados (Figura 9 A1 e B1), eles exibem uma notável alteração em sua posição desde a fase juvenil até a maturidade, indicando que, durante o processo de crescimento, a posição dessa crista pode variar consideravelmente, podendo ser mais acentuada na direção medial ou lateral.

Osteoderms completos isolados associados a Caimaninae (*Purussaurus*):

Lâmina PR001A: Caimaninae - FUP-Pv 000040

O osteoderma apresenta uma coloração mais escura em algumas regiões, com tonalidade amarelo escuro, provavelmente resultante da incorporação de óxidos de ferro durante o processo diagenético, o que dificulta a visualização de algumas estruturas microanatômicas, visto como material opaco no microscópio de luz polarizada.

A superfície dorsal é altamente ornamentada, com a presença de fossas e depressões profundas que definem a sua ornamentação superficial, sua crista é bem desenvolvida e paralela ao plano sagital e se desenvolve na região central do osteoderma (Figura 12 A). O córtex externo é composto de tecido paralelo fibroso (PFB) e entrelaçado avascular (Figura 12 A1). As lacunas de osteócitos presentes não possuem organização definida e estão dispostas aleatoriamente na matriz óssea, possuindo formato achatado ou fusiforme.

No núcleo interno o processo de reabsorção é observado através de grandes cavidades de reabsorção que estão circundadas por tecido ósseo lamelar. Diferentemente do córtex externo, a vascularização do núcleo interno consiste em ósteons secundários e grandes cavidades de erosão (Figura 12 A1). Córtex basal apresenta marcas de crescimento cíclico na forma de linhas de crescimento (LAGs), é formado por tecido lamelar-zonal. Os canais vasculares nesse córtex são escassos, vascularizados por alguns canais simples e alguns ósteons secundários (Figura 12 A2). As lacunas de osteócitos no tecido lamelar-zonal seguem a orientação das fibras. As fibras de Sharpey são mais abundantes nas porções laterais dos

córtices, sendo longas e percorrendo a matriz óssea de um córtex até o outro. Já no córtex basal, as fibras são curtas e estão orientadas perpendicularmente às linhas de crescimento (Figura 12 A3).

Lâmina PR001B: Caimaninae - FUP-Pv 000041

A superfície desse osteodermo é bem ornamentada por depressões e cavidades profundas, sua crista parasagital é bem pronunciada e levemente deslocada medialmente (Figura 12 B). O córtex externo é composto principalmente por tecido ósseo primário com uma organização tecidual que envolve tecido paralelo fibroso (PFB) e tecido entrelaçado (WB). A rede vascular é composta por alguns canais simples e poucos ósteons secundários (Figura 12 B1). As lacunas de osteócitos estão distribuídas em ambos os córtices e organizadas seguindo a orientação das fibras, com formato alongado ou fusiforme. Nas porções laterais as lacunas estão densamente agrupadas e possuem formato irregular.

O núcleo interno é composto por grandes cavidades de reabsorção e ósteons secundários envoltos por tecido lamelar, e nas margens das cavidades é possível identificar tecido entrelaçado (WB). O processo de reabsorção é bem observado através de cavidades de reabsorção, que estão localizadas no núcleo interno e nas regiões próximas ao ápice da crista, a vascularização consiste em ósteons secundários e cavidades de erosão (Figura 12 B1 e B2).

A matriz óssea do córtex basal é composta por tecido entrelaçado (WB) e paralelo fibroso (PFB) (Figura 12 B3), diferentemente do córtex externo, o córtex basal é quase avascular, com a presença de poucos canais primários e ósteons. Não foi possível observar marcas de crescimento cíclico na forma de linhas de crescimento (LAGs) nos córtices desse osteodermo. As fibras de Sharpey são mais abundantes nas porções laterais do córtex basal, são longas e percorrem a matriz óssea do córtex até o núcleo interno, já no córtex externo as fibras são curtas e estão orientadas perpendicularmente à superfície do osteodermo (Figura 12 B2).

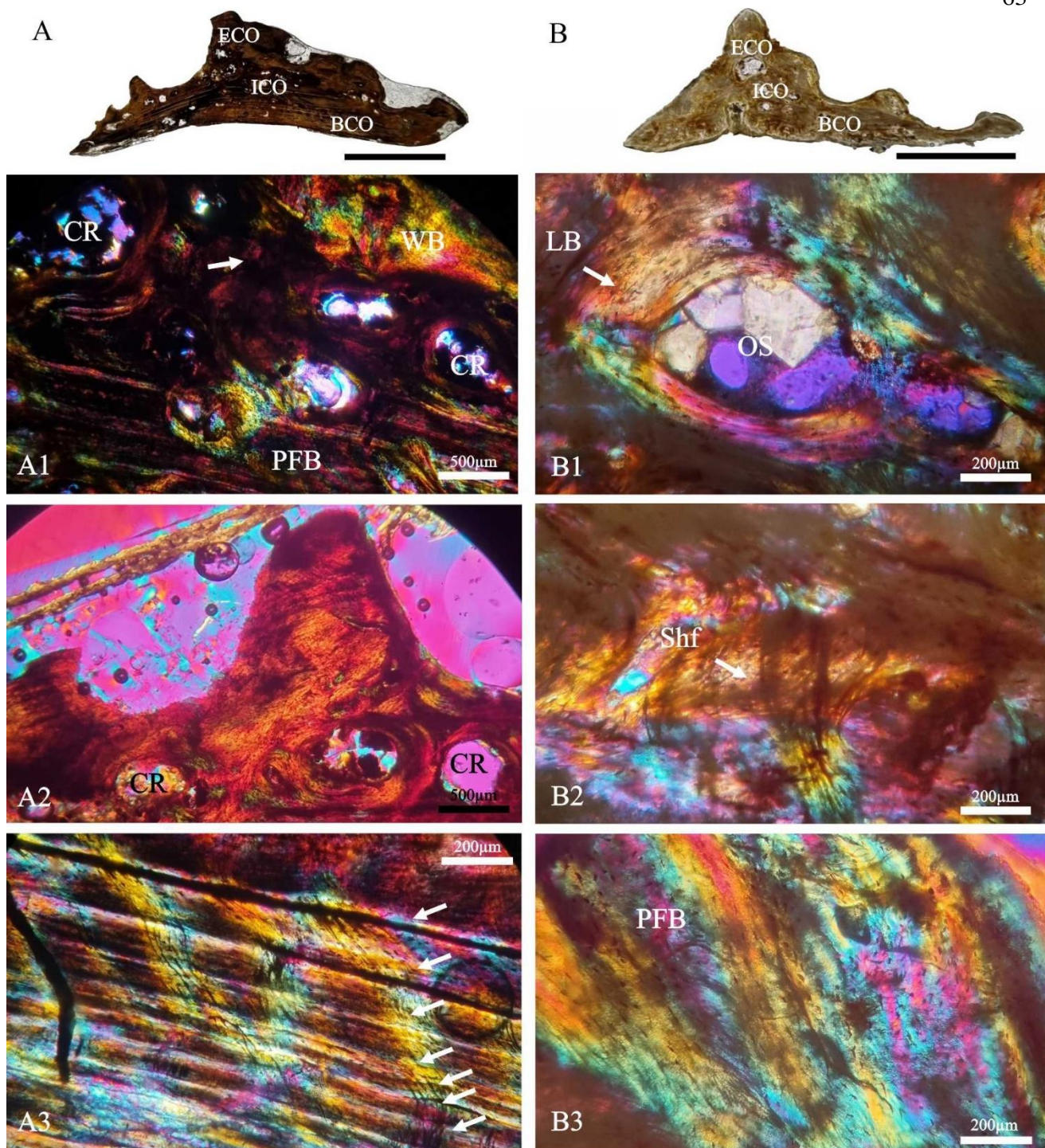


FIGURA 12 - Osteoderms associados a Caimaninae (*Purussaurus*). A (FUP-Pv 000040) e B (FUP-Pv 000041). (A) Osteodermo isolado, (B) Osteodermo isolado. (A1) Detalhe das cavidades de reabsorção no núcleo interno, pode ser observado tecido entrelaçado e tecido paralelo fibroso no córtex externo. (A2) Cavidade de reabsorção no córtex externo próximo ao ápice da crista. (A3) Osso cortical exibe um padrão de fibras paralelas que é interrompido por marcas de crescimento cíclico (setas brancas). (B1) Ósteon secundário solitário exemplifica o processo de remodelação no núcleo interno, com tecido remodelado visível ao longo de suas margens. (B2) Detalhes das fibras de Sharpey que estão dispostas de forma perpendicular à matriz óssea. (B3) Ampliação da matriz óssea de tecido paralelo fibroso. Imagens: luz transmitida normal (A e B) e luz polarizada com compensador lambda (A1 – A3, B1 – B3). BCO, córtex basal; CR, cavidade de reabsorção; ECO, córtex externo; ICO, núcleo interno; LB, osso lamelar; PFB, osso de fibras paralelas; ShF, fibras Sharpey; SO, ósteon secundário; WB, osso entrelaçado. Barras de escalas: 5mm.

Padrão histológico Caimaninae:

A ornamentação superficial em ambos os osteodermos associados a Caimaninae (FUP-Pv 000041 e FUP-Pv 0000420) é altamente desenvolvida, caracterizada por depressões, cavidades e cristas claramente delineadas. Em relação à estrutura interna, tanto na lâmina PR001A (FUP-Pv 000040) quanto na lâmina PR001B (FUP-Pv 000041), o córtex externo é composto por tecido ósseo paralelo fibroso (PFB) e entrelaçado avascular (WB). O núcleo interno contém grandes cavidades de reabsorção, circundadas por tecido ósseo lamelar. A vascularização em ambos os casos é composta por uma rede vascular que inclui canais simples e ósteons secundários, embora a vascularização seja menos pronunciada no córtex basal. Lacunas de osteócitos estão presentes em ambos os córtices e seguem a orientação das fibras, geralmente apresentando um formato alongado ou fusiforme.

As fibras de Sharpey também estão presentes, sendo mais abundantes nas porções laterais dos córtices e mais curtas no córtex externo. A lâmina PR001A (FUP-Pv 000040) exibe uma coloração mais escura em algumas regiões, em contraste, na lâmina PR001B (FUP-Pv 000041), essa coloração está ausente devido à sua melhor preservação. Além disso, a lâmina da placa dérmica FUP-Pv 000040 apresenta linhas de crescimento (LAGs) no córtex basal, enquanto em FUP-Pv 000041 essas linhas não são observadas. A crista sagital em FUP-Pv 000040 é bem desenvolvida e segue paralelamente ao plano sagital, enquanto na lâmina FUP-Pv 000041, a crista apresenta um leve deslocamento medial.

Padrão histológico geral dos osteodermos:

Todos os osteodermos seccionados apresentam morfologia externa diferente e foram retirados de regiões corporais distintas. Candidodontidae FUP-Pv 000019 (dorsal), Baurusuchidae IFSP – VTP/PALEO-0004 (cervical, dorsal e dorsal posterior), Baurusuchidae FUP-Pv 000037 (caudais), Baurusuchidae IFSP – VTP/PALEO-0003 (dorsal), Baurusuchidae IFSP – VTP/PALEO-0005 (dorsal e caudal), Baurusuchidae FUP-Pv 000038, FUP-Pv 000039 (caudais), *Mariliasuchus* FUP-Pv 000035, FUP-Pv 000036 (dorsais), Sphagesauridae IFSP-VTP/PALEO-0001 (dorsal e escudo ventral) e Caimaninae FUP-Pv 000040 e FUP-Pv 000041

(região indeterminada).

O córtex externo apresenta semelhanças entre todos os osteodermos, com algumas variações notáveis em diferentes grupos, como Baurusuchidae, *Mariliasuchus*, Sphagesauridae e Peirosauridae. Nestes, a rede vascular é composta por canais simples e anastomosados. Já em Caimaninae e Candidodontidae FUP-Pv 000019, o córtex externo é quase avascular, sem canais vasculares anastomosados, sendo a vascularização limitada a poucos ósteons primários. Todos exibem um núcleo interno com sinais de reabsorção óssea, variando a intensidade da reabsorção, em menor ou maior grau.

Em Candidodontidae, a seção foi obtida por meio de um corte horizontal, ao contrário dos demais, por se tratar de um indivíduo juvenil e sua placa ser muito fina e frágil. O seu núcleo interno é composto por tecido fibrolamelar e não apresentam sinais de reabsorção óssea, o tecido fibrolamelar está geralmente associado à alta taxa deposição óssea (Amprino 1947; Buffrénil 1980; Forster 1990; Chinsamy 1997). O complexo ósseo fibrolamelar encontrado nesse osteodermo não apresenta a típica estrutura de tecido ósseo compacto, com lamelas organizadas em paralelo ou fibras colágenas ordenadas. Em vez disso, a matriz é composta predominantemente por tecido ósseo entrelaçado fibroso, caracterizado pela presença de fibras colágenas desorganizadas de tamanhos variados, dispostas de maneira irregular. A disposição aleatória dessas fibras reflete altas taxas de deposição durante a formação do tecido ósseo, resultando em um padrão desorganizado e não direcionado, com osteócitos arredondados (Padian & Lamm, 2013).

O córtex basal nos osteodermos analisados é composto por uma combinação de tecido entrelaçado (WB) e paralelo fibroso (PFB) e as lacunas de osteócitos estão dispostas aleatoriamente com formato ovalado. Nos osteodermos de Sphagesauridae e Caimaninae algumas regiões do córtex basal não apresentam essas estruturas visíveis. A presença de uma coloração mais escura em tais regiões, visto como material opaco no microscópio de luz polarizada, pode ser atribuída à incorporação de óxidos de ferro durante o processo diagenético, o que dificulta a sua visualização.

4.2 Esqueletocronologia

Existem duas abordagens para estimar a taxa de crescimento por meio da histologia, uma delas envolve a avaliação do tipo de tecido ósseo primário, uma vez que diferentes tipos de tecido ósseo estão associados à taxas de crescimento distintas. Certos grupos de tecido ósseo podem ser classificados em quatro categorias principais. Primeiramente, há o tecido ósseo fibrolamelar sem linhas de pausa de crescimento, sinalizando um crescimento rápido. Em seguida, temos o tecido ósseo fibrolamelar com linhas de pausa de crescimento, indicando taxas de crescimento intermediárias. Também, encontramos o osso lamelar e o osso paralelo fibroso, que são típicos de indivíduos com taxas de crescimento mais baixas (Ricqlès et al., 1991; Castanet et al., 2000; Padian et al., 2001; Margerie et al., 2002; Padian & Lamm, 2013). A segunda abordagem é a esqueletocronologia, termo criado por Castanet (1982) que consiste na utilização de marcas de crescimento que ocorrem de maneira cíclica e com uma periodicidade conhecida (ou presumida) presentes nas regiões ossificadas do esqueleto dos vertebrados.

As linhas de crescimento em osteodermos de répteis existentes, como anéis e/ou Linhas de Crescimento Interrompido (LAGs, ou “*lines of arrested growth*”) estão geralmente relacionadas à interrupções ou fases de redução da deposição óssea ao longo do crescimento de um indivíduo. Essas marcas de crescimento estão frequentemente associadas a ciclos anuais. No entanto, o padrão específico e a formação de marcas de crescimento podem variar entre as diferentes espécies de répteis, podendo ser influenciados por fatores como condições ambientais, nutrição e características da história de vida (Hutton, 1986; Tucker, 1997; Erickson & Brochu, 1999; Erickson et al., 2003; Buffrénil et al., 2021).

Linhas de crescimento são comuns em todos os tipos de tecido ósseo e sua nitidez pode depender de fatores externos relacionados ao clima e à ecologia local. No entanto, é importante ressaltar que essas marcas não devem ser consideradas características histológicas definitivas para a classificação de um tipo específico de tecido ósseo. Tais marcas de crescimento são úteis para estimar a idade e para a análise de dois aspectos: a determinação da idade e a reconstrução da história de vida dos organismos (Buffrénil et al., 2021).

Se assumirmos que as marcas de crescimento preservadas (LAGs) nos osteodermos analisados foram depositadas de forma anual, somente nos espécimes com remodelação interna mínima seria possível calcular a idade dos indivíduos contando o número dessas marcas presentes no osso cortical. Nas amostras de Peirosauridae (FUP-Pv 00003) e Caimaninae (FUP-Pv 000040 e FUP-Pv 000041) observam-se um maior número de linhas de crescimento, totalizando 11 e 13, respectivamente. Da mesma forma, ocorrem linhas de crescimento em outros exemplares amostrados. No entanto, é importante destacar que a idade estimada por meio deste método é sempre uma idade mínima devido às alterações secundárias que ocorrem no núcleo interno.

Quanto às lâminas de IFSP – VTP/PALEO-0004 e IFSP – VTP/PALEO-0005, de Baurusuchidae, as linhas de crescimento são depositadas no núcleo interno, mas algumas delas são destruídas pelo processo de reabsorção óssea. Isso torna impossível contar com precisão a quantidade de linhas e estimar a idade dos indivíduos. Nas duas amostras de FUP-Pv 000037, é interessante notar a presença de várias linhas empilhadas umas sobre as outras próximas ao ápice da crista, esse padrão se assemelha ao observado nos osteodermos de phytossauros e aetossauros (Scheyer et al., 2014a). No caso da amostra BI05A, a contagem das linhas não foi possível devido à sua preservação. Já a amostra FUP-Pv 000038 apresenta 5 linhas de crescimento próximo ao núcleo interno.

Nenhuma das placas analisadas referente às lâminas BT01A (IFSP-VTP/PALEO-0004), BB01A (FUP-Pv 000019), MA001A (FUP-Pv 000035), MA001B (FUP-Pv 000036) e PR001B (FUP-Pv 000041) representantes dos grupos, Baurusuchidae, Candidodontidae, Mariliasuchus e Caimaninae respectivamente, apresentaram linhas de crescimento evidentes. No caso de FUP-Pv 000019, por se tratar de um indivíduo juvenil, e apresentar tecido de fibras entrelaçadas e fibrolamelar em ambos os córtices, as linhas de crescimento não são evidentes. Quanto às lâminas de IFSP-VTP/PALEO-0001, elas exibem uma tonalidade escura, visto como material opaco no microscópio de luz polarizada, possivelmente devido à incorporação de óxidos de ferro durante o processo diagenético. Por esse motivo, o padrão microestrutural

presente não pode ser completamente observado.

5. Discussão

Nos indivíduos de Baurusuchidae analisados (IFSP – VTP/PALEO-0005, IFSP – VTP/PALEO-0003, FUP-Pv 000037, FUP-Pv 000038 e FUP-Pv 000039) é possível observar um aumento na vascularização e nas cavidades de erosão da mesma forma que IFSP – VTP/PALEO-0004 (esqueleto de Baurusuchidae articulado), esse padrão vascular e das cavidades de erosão é semelhante ao encontrado no Baurusuchidae (MPMA 62.0002.02; Marchetti et al., 2022) e Baurusuchidae (LPRP/USP 0634; Sena et al., 2023), onde os córtices são altamente vascularizados e apresentam pequenas cavidade de erosão.

Por exemplo, nos osteodermos caudais FUP-Pv 000037 é interessante destacar a presença de tecido lamelar zonal, apresentando alto grau de remodelamento no ápice da crista dorsal, as linhas de reabsorção são comumente identificadas no tecido e numerosas interseções surgem entre as camadas depositadas de forma sequencial. Essa estrutura se assemelha àquela observada em osteodermos de fitossauros e aetossauros (Scheyer et al., 2014). Também foram identificados numerosos canais vasculares anastomosados nesses córtices. No caso de IFSP – VTP/PALEO-0005, o padrão vascular se repete, com a presença de canais vasculares anastomosados em abundância e ósteons primários nos córtices, bem como amplas cavidades de erosão cercadas por tecido lamelar no núcleo interno.

É interessante notar que, quanto mais próximo da região caudal, ou nos osteodermos caudais em si, esse padrão se torna mais evidente, mesmo em osteodermos retirados de indivíduos diferentes. Um dos indivíduos analisados (IFSP–VTP/PALEO-0005) revelou-se provavelmente ser uma fêmea, sugerido pela presença de um fragmento de ovo encontrado em sua pelve. Essa descoberta sugere uma possível associação entre a variação na microestrutura observada em Baurusuchidae e seu sexo, bem como o estado reprodutivo. Paralelamente, é interessante notar que nos osteodermos de crocodilos atuais, uma remodelação interna mais acentuada é evidenciada nas fêmeas durante o período reprodutivo (Hutton, 1986, Tucker, 1997, Klein et al., 2009, Dacke et al., 2015). Nesse contexto, ocorre uma significativa mobilização de

minerais para a formação das cascas dos ovos, indicando possíveis similaridades nos processos reprodutivos entre os crocodilianos atuais e o *Baurusuchidae* estudado.

Essa variação morfológica também pode ser relacionada ao processo de desenvolvimento ontogenético, podendo esta correlacionada com o mesmo padrão de fechamento das suturas neurocentrais das vértebras e o desenvolvimento do esqueleto axial em crocodilianos. É interessante notar que as suturas neurocentrais começam a se fechar inicialmente nas vértebras caudais e progridem em direção às cervicais durante o crescimento dos animais (Brochu 1996), da mesma forma que os canais vasculares tendem a aumentar sua quantidade, dos osteodermos cervicais para os caudais. De acordo com Brochu (1996) e Irmis (2007), o fechamento dessas suturas pode ser usado como marcadores valiosos para avaliar e monitorar o desenvolvimento ontogenético em arcossauros, permitindo uma compreensão mais abrangente das mudanças morfológicas que ocorrem ao longo do tempo em sua anatomia.

O núcleo interno de todos os osteodermos analisados é altamente diversificado, exibindo uma ampla variação no tecido ósseo, com algumas áreas mostrando padrões entrelaçados de fibras ósseas, enquanto outras possuem uma disposição de fibras paralelas entre as cavidades de reabsorção, essa variação no núcleo interno foi observada em osteodermos de notossúquios por Sena et al. (2023).

O remodelamento interno está presente em todos os osteodermos, com a intensidade desse fenômeno variando. Em relação ao osteodermo de *Peirosauridae* (FUP-Pv 000034), observa-se uma remodelação na sua superfície externa. O córtex superficial do osso ornamentado passa por uma reestruturação, especialmente perto do sulco próximo à crista parasagital, uma camada birrefringente composta por tecidos com fibras paralelas ou lamelares de espessura variável cobre o fundo e a parede da depressão de ornamentação. Essa camada é separada dos tecidos ósseos subjacentes por uma linha de reversão, também conhecida como linha de cimentação, de acordo com a descrição de Francillon-Vieillot et al. (1990). Essas características indicam que a camada lamelar, ou camada de fibras paralelas (PFB), representa um depósito ósseo secundário de reconstrução, que se forma no local após o término de um

processo de reabsorção local, como destacado por Buffrénil et al. (2015). Conforme Buffrénil (1982) observou, à medida que os crocodilianos amadurecem, as superfícies dorsais dos osteodermos sofrem modificações devido à reabsorção e acreção, resultando na erosão das lâminas. A superfície ventral, por sua vez, não exhibe essa escultura, mas também é influenciada pelo processo de remodelação.

Em todos os osteodermos examinados nota-se uma transição gradual entre os tecidos compacto e esponjoso. Apresentando uma estrutura trilaminar, na qual é possível distinguir dois córtices distintos, um externo e outro basal, em torno de um núcleo interno de osso esponjoso. Essa composição pode ser observada, por exemplo, em *Rauisuchia Fasolasuchus tenax* e *Rauisuchia* indet. que apresentam essa mesma estrutura esponjosa composta por um núcleo central esponjoso cercado por dois córtices compactos (Cerda et al., 2013), em osteodermos de titanosauros o osso esponjoso comumente ocupa a área central que é cercada por córtices compactos (Cerda et al. 2015). Esse padrão pode ser observado em outros grupos como: aetosauros e testudinos (Witzmann & Soler-Gijón, 2010; Cerda & Desojo, 2011; Scheyer et al., 2014a; Scheyer et al., 2014b; Skutschas et al., 2017; Sena et al., 2021).

A disposição das fibras de Sharpey nos osteodermos analisados demonstra variações ao longo da transição do córtex externo para o basal. No córtex externo, estas fibras caracterizam-se por sua extensão e robustez, enquanto no córtex basal, elas assumem uma natureza mais curta, delgada e notavelmente numerosa, essas características são observadas nos osteodermos de *Notosuchia* por Sena et al. (2023). A abundância de fibras de Sharpey no córtex basal reflete a presença de numerosos feixes de colágeno no estrato compacto. Por outro lado, o córtex externo está conectado à camada superficial, caracterizada por feixes menores de colágeno dispostos de forma mais frouxa. Esse padrão evidencia a conexão entre o córtex basal e a camada compacta da derme como proposto por Burns et al. (2013).

As fibras de Sharpey inserem-se de forma perpendicular à superfície externa do osso nos córtices externos de osteodermos de FUP-Pv 000034, FUP-Pv 000035 e nos osteodermos de *Baurusuchidae* (IFSP – VTP/PALEO-0004, FUP-Pv 000037, IFSP – VTP/PALEO-0003,

IFSP – VTP/PALEO-0005, FUP-Pv 000038 e FUP-Pv 000039). Esses achados indicam que as fibras de Sharpey nos córtex externos parecem estar uniformemente ligadas à fixação de uma camada de tecido conjuntivo, o que sugere a ancoragem dos osteodermos na derme (Scheyer et al., 2007). Esse padrão semelhante foi identificado em osteodermos de notossúquios por Sena et al. (2023), que propõem uma associação dessa característica com a existência de uma camada dérmica coriácea revestindo os osteodermos, assemelhando-se à que cobre as placas do casco das tartarugas atuais de carapaça mole e das tartarugas-de-couro marinhas.

6. Conclusões

Embora intimamente relacionados, os grupos sob investigação (Baurusuchidae, Sphagesauridae, Peirosauridae e *Mariliasuchus*) exibem notáveis diferenças em sua microestrutura. Após uma análise detalhada dos osteodermos de crocodilomorfos pertencentes ao Grupo Bauru e à posterior comparação com outras espécies fósseis de crocodilomorfos é possível traçar as seguintes conclusões:

A análise histológica dos osteodermos mostrou variação notável na estrutura, principalmente no padrão vascular e nas cavidades de erosão com tecido lamelar. Essa variação foi observada em osteodermos de diferentes posições corporais, sugerindo que a localização no corpo pode influenciar a microanatomia. As variações na inclinação da crista parasagital nos osteodermos de Baurusuchidae ao longo do desenvolvimento ontogenético podem ter implicações importantes para a taxonomia dessa família. As mudanças morfológicas ao longo do crescimento podem ser usadas para identificar estágios de crescimento e ajudar na reconstrução da filogenia. A análise histológica também revelou padrões distintos nos osteodermos de diferentes grupos, como Baurusuchidae, Peirosauridae, Sphagesauridae e *Mariliasuchus*. Isso sugere que a microanatomia dos osteodermos pode ser uma característica útil na diferenciação desses grupos.

A análise das linhas de crescimento nos osteodermos pode ser usada para estimar a idade dos indivíduos. No entanto, a presença e a clareza dessas linhas variam entre os osteodermos e podem ser afetadas por fatores como condições ambientais e de desenvolvimento. Portanto, a

idade estimada com base nessas linhas é uma estimativa mínima devido às alterações secundárias nos osteodermos estudados. A análise histológica também revelou a presença de diferentes tipos de tecido ósseo nos osteodermos, incluindo tecido fibrolamelar, tecido fibrolamelar com linhas de pausa de crescimento, osso lamelar e osso paralelo fibroso, que estão associados a diferentes taxas de crescimento. É importante notar que as marcas de crescimento nos osteodermos podem ser influenciadas por fatores externos, como condições ambientais, nutrição e história de vida dos espécimes estudados. Portanto, a interpretação das linhas de crescimento deve levar em consideração esses fatores.

A análise histológica dos osteodermos fornece informações valiosas sobre a microanatomia, crescimento, idade e taxonomia dos crocodylomorfos, contribuindo para uma compreensão mais abrangente da biologia e evolução desses animais.

7. Referências bibliográficas

- Amprino R. 1947. La structure du tissue osseux envisagé comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement [The structure of bone tissue is considered as an expression of differences in the rate of growth]. *Arch Biol.* 58. 315–330. French.
- Batezelli, A., Saad, A.R., Perinotto, J.A.J., Fulfaro, V. J., & Etchebehere, M. L. D. C. 2003. Análise Estratigráfica aplicada à Formação Araçatuba (Grupo Bauru-Ks) no centro-oeste do Estado de São Paulo. *Geociências*, 22(1), 5-32.
- Batezelli A. 2010. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru. *Revista Brasileira de Geociências* 40, 265–285.
- Bertini, R. J.; Marshall, L. G.; Gayet, M.; Brito, P. 1993. Vertebrate faunas from the Adamantina and Marília formations (Upper Bauru Group, Late Cretaceous, Brazil). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paleontologie, Abhandlungen*, 188, 71-101.
- Bittencourt, J. S.; Langer, M. C. 2011. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their Biogeographic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83, 23–60.
- Brito, P.M., Nava, W.R., Martinelli, A.G., 2017. A new fossil Amiidae (Holostei: Halecomorphi) from the upper cretaceous Adamantina Formation, southeastern Brazil, with comments on western Gondwana amiids. *Cretaceous Research*, 77, 39-43.
- Brochu, C. A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16(1), 49-62.
- Buffrénil V. 1980. Mise en évidence de l'influence des conditions de milieu sur la croissance de *Crocodylus siamensis* (Schneider, 1801) et valeur des marques de croissance squelettiques pour l'évaluation de l'âge individuel. [Demonstration of the influence of environmental

conditions on the growth of *Crocodylus siamensis* (Schneider, 1801) and the value of skeletal growth marks for the evaluation of individual age]. *Arch Zool Exp Gen.* 121, 63–76.

- Buffrénil, V. 1982. Morphogenesis of bone ornamentation in extant and extinct crocodylians. *Zoomorphology*, 99(2), 155-166.
- Buffrénil, V., Clarac, F., Fau, M., Martin, S., Martin, B., Pellé, E., & Laurin, M. 2015. Differentiation and growth of bone ornamentation in vertebrates: a comparative histological study among the Crocodylomorpha. *Journal of Morphology*, 276(4), 425-445.
- Buffrénil, V., de Ricqlès, A. J., Zylberberg, L., & Padian, K. (Eds.). 2021. Vertebrate skeletal histology and paleohistology. *crc Press*. <https://doi.org/10.1201/9781351189590>.
- Burns, M. E., Vickaryous, M. K., & Currie, P. J. 2013. Histological variability in fossil and recent alligatoroid osteoderms: systematic and functional implications. *Journal of morphology*, 274(6), 676-686.
- Castanet, J. 1982. Recherche sur la croissance du tissu osseux des reptiles. Application: la méthode squelette chronologique. Thèse d'Etat, Paris, Université Paris VII.
- Castanet, J., Rogers, K. C., Cubo, J., & Jacques-Boisard, J. 2000. Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostriche and emu). Implications for assessing growth in dinosaurs. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences-Series III-Sciences de la Vie*, 323(6), 543-550.
- Cerda, I. A., & Desojo, J. B. 2011. Dermal armour histology of aetosaurs (Archosauria: Pseudosuchia), from the Upper Triassic of Argentina and Brazil: Aetosaurinae osteoderm bone histology. *Lethaia*, 44, 417–428
- Cerda, Ignacio & Desojo, Julia & Scheyer, Torsten & Schultz, Cesar. 2013. Osteoderm microstructure of “rauisuchian” archosaurs from South America. *Geobios*. 46. 273–283. [10.1016/j.geobios.2013.01.004](https://doi.org/10.1016/j.geobios.2013.01.004).
- Cerda, Ignacio & Ia, Rodolfo & Powell, Jaime & Lopez, Oscar. 2015. Morphology, Microanatomy, and histology of titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) osteoderms from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 35. [10.1080/02724634.2014.905791](https://doi.org/10.1080/02724634.2014.905791).
- Chinsamy A. 1997. Assessing the biology of fossil vertebrates through bone histology. *Palaeontologia Africana J.* 33:29–35.
- Cubo, J., Köhler, M., & De Buffrenil, V. 2017. Bone histology of *Iberosuchus macrodon* (Sebecosuchia, Crocodylomorpha). *Lethaia*, 50(4), 495-503.
- 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.
- Currey, J. D. 1960. Differences in the blood-supply of bone of different histological types. *Journal of Cell Science*, 3(55), 351-370.

- Dacke, C. & Elsey, R. & Trosclair, P. & Sugiyama, Toshie & Nevarez, Javier & Schweitzer, Mary. 2015. *Alligator* osteoderms as a source of labile calcium for eggshell formation. *Journal of Zoology*. 297. 10.1111/jzo.12272.
- Enlow, D. H.; Brown, S. O. 1957. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part I. *Texas Journal of Science*. 8, p.403-443.
- Erickson, G.M., Brochu, C.M., 1999. How the ‘terror crocodile’ grew so big. *Nature* 398, 205–206.
- Erickson, G.M., de Ricqlès, A., de Buffrénil, V., de Molnar, R.E., Bayless, M.K., 2003. Vermiform bones and the evolution of gigantism in *Megalania*—how a reptilian fox became a lion. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23, 966–970.
- Estes, R., & Price, L. I. 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. *Science*, 180(4087), 748-751.
- Farlow, J. O., Hayashi, S., & Tattersall, G. J. 2010. Internal vascularity of the dermal plates of *Stegosaurus* (Ornithischia, Thyreophora). *Swiss Journal of Geosciences*, 103, 173-185.
- Fernandes, L. A. 1998. Estratigrafia e evolução geológica da parte oriental da Bacia Bauru (Ks, Brasil). 216. Tese – Programa de Pós-graduação em Geologia sedimentar, Universidade de São Paulo.
- Fernandes, L. A., Coimbra, A. M. 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). *Revista Brasileira de Geociências*, 30 (4), 717-128.
- Forster CA. 1990. Evidence for juvenile groups in the ornithopod dinosaur *Tenontosaurus tilletti* ostrom. *J. Paleontol* 64, 164–165.
- Francillon-Vieillot, H., de Buffrénil, V., Castanet, J., Géraudie, J., Meunier, F. J., Sire, J. Y., ... & de Ricqlès, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*, 1, 471-530.
- Ghilardi, R. P.; Rosa, M. Da S. A. S. M. 2010. Anatomia interna de alguns moluscos bi-valves fósseis do grupo Bauru (cretáceo superior, Bacia Bauru), Brasil: implicações paleoecológicas. *Terr@ Plural*, 4, 1, 113–120.
- Hill, R. V. 2010. Osteoderms of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 30, 154–176.
- Hutton, J. M. 1986. Age determination of living Nile crocodiles from the cortical stratification of bone. *Copeia*, 332-341.
- Inacio Veenstra, L. L., & Broeckhoven, C. 2022. Revisiting the thermoregulation hypothesis of osteoderms: a study of the crocodylian *Paleosuchus palpebrosus* (Crocodylia: Alligatoridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 135(4), 679-691.
- Irmis, R. B. 2007. Axial skeleton ontogeny in the Parasuchia (Archosauria: Pseudosuchia) and its implications for ontogenetic determination in archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27(2), 350-361.
- Klein, N., Scheyer, T.M., Tütken, T., 2009. Skeletochronology and isotopic analysis of a captive individual of *Alligator mississippiensis* Daudin, 1802. *Fossil Record* 12, 121–131.

- Marinho, T.S., Carvalho, I.S., 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. 27, 36–41. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2008.11.005>.
- Margerie, E., Cubo, J., & Castanet, J. 2002. Bone typology and growth rate: testing and quantifying ‘Amprino’s rule’ in the mallard (*Anas platyrhynchos*). *Comptes Rendus Biologies*, 325(3), 221-230.
- Mineiro, A. S., Santucci, R. M., Rocha, D. M. S., Andrade, M. B., Nava, W. R. 2017. Invertebrate ichnofossils and rhizoliths associated with rhizomorphs from the Marília Formation (Echaporã Member), Bauru Group, Upper Cretaceous, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*. Doi: 10.1016/j.jsames.2017.10.010.
- Nava, W. R. & Martinelli, A. G. 2011. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), São Paulo State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83, 291–299. 10.1590/S0001-37652011000100017.
- Montefeltro, F. C. 2019. The osteoderms of baurusuchid crocodyliforms (Mesoeucrocodylia, Notosuchia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 39(2), e1594242.
- Padian, K., & Lamm, E. T. 2013. Why study the bone microstructure of fossil tetrapods. *Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation*. University of California Press, Los Angeles, 1-11.
- Padian, K., de Ricqlès, A. J., & Horner, J. R. 2001. Dinosaurian growth rates and bird origins. *Nature*, 412(6845), 405-408.
- Ricqlès, A. De, Meunier, F. J., Castanet, J., Francillon-Vieillot, H. 1991. Comparative microstructure of bone. In: Hall, B.K. (Ed.), *Bone. Bone Matrix and Bone Specific Products*. CRC Press, Boca Raton, FL. 3, 1–78.
- Scheyer, T.M. and Sánchez-Villagra, M.R., 2007. Carapace bone histology in the giant pleurodiran turtle *Stupendemys geographicus*: phylogeny and function. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52. 1.
- Scheyer, Torsten & Danilov, I. & Sukhanov, V. & Syromyatnikova, E. 2014b. The shell bone histology of fossil and extant marine turtles revisited. *Biological Journal of the Linnean Society*. 112. 10.1111/bij.12265.
- Scheyer, Torsten & Desojo, Julia & Cerda, Ignacio. 2014a. Bone histology of phytosaur, Aetosaur, and other archosauriform osteoderms (Eureptilia, Archosauromorpha). *Anatomical record (Hoboken, N.J.: 2007)*. 297. 10.1002/ar.22849.
- Seidel, M. R. 1979. The osteoderms of the American alligator and their functional significance. *Herpetologica*, 375-380.
- Sena, M. V. A., Bantim, R. A. M., Saraiva, A. A. F., Sayão, J. M., & Oliveira, G. R. 2021. Shell and long-bone histology, skeletochronology, and lifestyle of *Araripemys barretoii* (Testudines: Pleurodira), aside-necked turtle of the lower cretaceous from Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 93, e20201606.
- Sena, M. & Marinho, T. & Montefeltro, F. & Langer, M. & Schneider Fachini, T. & Nava, W. & Pinheiro, A. & Araújo, E. Victor & Aubier, P. & Andrade, R. & Sayao, J. & Oliveira, G. & Cubo, J. 2022. Osteohistological characterization of notosuchian osteoderms:

- Evidence for an overlying thick leathery layer of skin. *Journal of Morphology*. 284. e21536. 10.1002/jmor.21536.
- Skutschas, P. P., Boitsova, E. A., Cherepanov, G. O., & Danilov, I. G. 2017. Shell bone histology of the pan-caretochelyid turtle *Kizylkumemys schultzi* from the Upper Cretaceous of Uzbekistan and shell bone morphology transformations in the evolution of pan-trionychian turtles. *Cretaceous Research*, 79, 171–181.
- Soares, P. C., Landim, P. M., Fulfaro, V. J., & Sobreiro Neto, A. F. 1980. Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no Estado de São Paulo: Grupo Bauru. *Rev. Bras. Geociênc.*, 10(3).
- Tavares, S. A. S., Ricardi-Branco, F., & de Souza Carvalho, I. 2015. Osteoderms of *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Peirosauridae) from the Turonian-Santonian (Upper Cretaceous) of Bauru Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, 56, 651-661.
- Tucker, A.D., 1997. Validation of skeletochronology to determine age of freshwater crocodiles (*Crocodylus johnstoni*). *Marine and Freshwater Research* 48, 343–351.
- Witzmann, F., & Soler-Gijón, R. 2010. The bone histology of osteoderms in temnospondyl amphibians and in the chroniosuchian *Bystrowiella*. *Acta Zoologica*, 91, 96–114.
- 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.