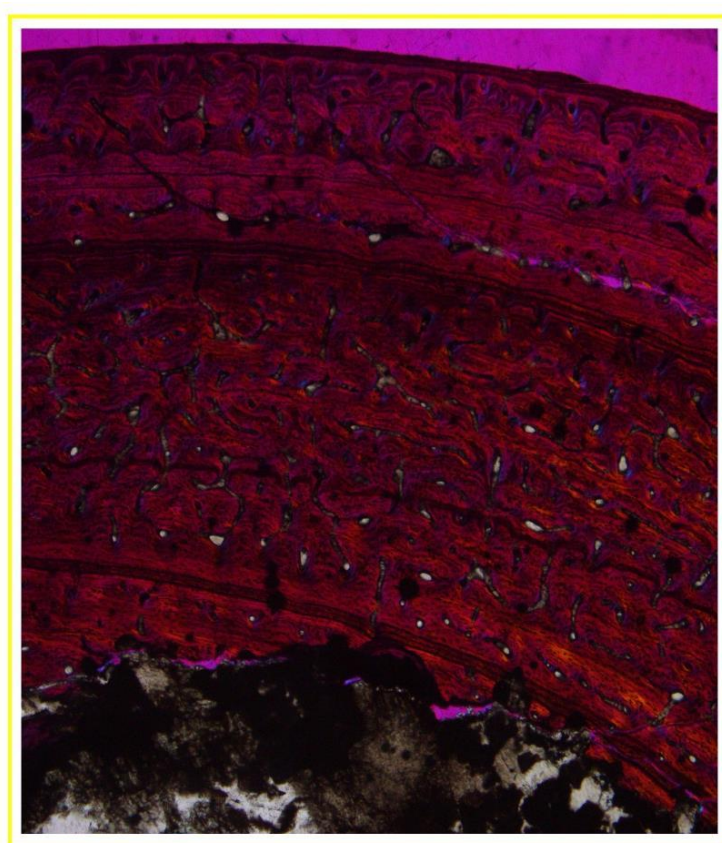


UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO – UFPE
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS – CTG
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS – PPGEOC

MARIANA VALÉRIA DE ARAÚJO SENA

USO DA OSTEOHISTOLOGIA COMO UM PROXY PARA AVALIAÇÃO DE TAXAS
DE CRESCIMENTO E ONTOGENIA EM FÓSSEIS DE *PEPESUCHUS DEISEAE* E
MARILIASUCHUS AMARALI (MESOEUCROCODYLIA, NOTOSUCHIA)



RECIFE

2017

MARIANA VALÉRIA DE ARAÚJO SENA

USO DA OSTEONISTOLOGIA COMO UM PROXY PARA AVALIAÇÃO DE TAXAS
DE CRESCIMENTO E ONTOGENIA EM FÓSSEIS DE *PEPESUCHUS DEISEAE* E
MARILIASUCHUS AMARALI (MESOEUCROCODYLIA, NOTOSUCHIA)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências do Centro de Tecnologia e Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Mestra em Geociências.

Área de concentração: Geologia Sedimentar e Ambiental.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira.

RECIFE

2017

Catálogo na fonte

Biblioteca Margareth Malta, CRB-4 / 1198

S474u Sena, Mariana Valéria de Araújo.

Uso da osteohistologia como um proxy para avaliação de taxas de crescimento e ontogenia em fósseis de *Pepesuchus deiseae* e *Mariliasuchus amarali* (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) / Mariana Valéria de Araújo Sena. – 2017.

114 folhas, il., gráfs., tabs.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira.

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Geociências, 2017.

Inclui Referências.

1. Geociências. 2. Archosauria. 3. Cretáceo Superior. 4. Grupo Bauru. 5. Osteohistologia. 6. Notosuchia. 7. Paleobiologia. I. Oliveira, Gustavo Ribeiro de. (Orientador). II. Título.

MARIANA VALÉRIA DE ARAÚJO SENA

**USO DA OSTEOHISTOLOGIA COMO UM PROXY PARA AVALIAÇÃO DE
TAXAS DE CRESCIMENTO E ONTOGENIA EM FÓSSEIS DE *PEPESUCHUS*
DEISEAE E *MARILIASUCHUS AMARALI* (MESOEUCROCODYLIA,
NOTOSUCHIA)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestra em Geociências.

Aprovada em: 11/07/2017

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira (Orientador)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof.^a Dr.^a Juliana Manso Sayão (Examinador Interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dr. Marco Brandalise de Andrade (Examinador Externo)
Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul

AGRADECIMENTOS

Muitos participaram da elaboração desta dissertação, tanto de forma direta ou indireta, eles me ajudaram no desenvolvimento deste trabalho. Não seria possível listar todos os nomes, porém dentre estes, os principais foram:

O meu orientador, Prof. Dr. Gustavo Oliveira, o qual admiro pela sua ética e coerência científica, e devo muito por me questionar, desafiar e me manter interessada para o desenvolvimento desse estudo.

A Prof^a. Dr^a. Juliana Sayão por me acolher em seu laboratório e me proporcionar o aprendizado da metodologia desta pesquisa e atuar como minha “coorientadora”.

Os curadores da coleção do Setor de Paleovertebrados do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional/UFRJ por cederem todos fósseis utilizados na análise osteohistológica desta pesquisa.

A UFRPE e o seu corpo docente, onde iniciei meus estudos e tive as primeiras oportunidades da minha carreira acadêmica. A minha família, principalmente aos meus pais, Ana Maria e Alberto, e a minha irmã, Maria Luíza, sem o companheirismo e apoio logístico/financeiro de vocês, este estudo seria impossível.

O Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, que me concedeu a bolsa de estudos para realizar a pesquisa do mestrado. O Programa de Pós-graduação em Geociências, devo gratidão especial à Prof^a. Lúcia, por atuar com afinco na melhora do PPGEOC. À Prof^a. Ennelise, pelos conselhos para melhora dessa pesquisa e por toda a ajuda disponibilizada ao longo do curso. A Prof^a. Sandra por me ensinar e permitir a utilização do microscópio petrográfico para as análises e pelo auxílio na identificação dos componentes minerais.

Contribuições importantes foram dadas por:

Companheiros de laboratório, especialmente, Thales, por me ensinar e ajudar a arte de utilizar o Photoshop e o CorelDraw, e Rafael Cavalcanti pela paciência de me apresentar a rotina do laboratório nos meus primeiros dias. Rafael Andrade, Gina, Esaú e Lúcia por me ensinarem a metodologia da preparação das lâminas histológicas e por esclarecem sempre minhas dúvidas. Em especial, a Rafa Andrade, a quem considero um mentor. Aprendi e sigo aprendendo muito com vocês, meninos! Os queridos amigos do PPGEOC, Luana e Leonardo pelos momentos compartilhados durante as aulas, eventos e perrengues de pós-graduandos.

Por fim, agradeço aos funcionários da secretaria, principalmente, Igor e Krishnamurti pelos esclarecimentos e ajuda na parte burocrática do curso. 

“Falemos agora do crocodilo e de seus hábitos. Esse animal não se alimenta durante os quatro meses mais rudes do inverno. Embora possua quatro patas, é anfíbio. Põe os ovos em terra e ali os choca. Passa fora d’água a maior parte do dia, e a noite inteira no rio, porque a água é então mais quente do que o ar e o orvalho. De todos os animais que conhecemos, não há um que se torne tão grande depois de haver sido tão pequeno. Seus ovos não são maiores do que os do ganso, e os animalejos que deles saem são-lhes proporcionais em tamanho. O crocodilo é o único animal que não possui língua, não move o maxilar inferior, e é também o único a aproximar o maxilar superior do inferior. Tem garras muito fortes, e a pele é de tal maneira coberta de escamas, que se torna impenetrável. O crocodilo não enxerga absolutamente na água, mas fora dali, tem a vista muito penetrante. Como vive na água, traz dentro da goela numerosos insetos, que lhe sugam o sangue. Os outros animais e os pássaros o evitam, sendo o troquilídeo o único com quem vive em harmonia, devido aos benefícios que dele recebe. Ao sair da água, o crocodilo espoja-se e põe, habitualmente, as fauces às escancaras na direção de onde sopra o zéfiro. Entrando-lhe pela boca, o troquilídeo (colibri) come todos os insetos que se encontram na sua goela, deixando-o aliviado e reconhecido.”.

(Heródoto 484–425 a.C, Livro II/Euterpe, 68)

RESUMO

Pepesuchus deiseae e *Mariliasuchus amarali* são notossúquios do Cretáceo Superior do sudeste brasileiro. Nosso estudo interpreta a evolução do padrão de crescimento e modo de vida dessas espécies. Secções osteohistológicas foram feitas e analisadas através dos microscópios petrográfico e biológico. A costela de *M. amarali* (UFRPE 5311) revela as lamelas circunferenciais externas (EFS), já o úmero e o rádio mostram osso *compacted coarse cancellous* (CCC) na região endosteal e lamelar-zonal no córtex primário. Há a manutenção do padrão de crescimento primitivo dos arcossauros nos ossos de *Mariliasuchus amarali*. Ambos os metacarpos de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V) mostram um córtex amplo, uma pequena cavidade medular e tecido remodelado com ósteons secundários. O osteodermo mostra um córtex interno formado por tecido fibrolamelar e cavidades de reabsorção pontuais. A tíbia evidencia EFS e lamelas endosteais, e o córtex apresenta tecido fibrolamelar alternando com paralelo-fibroso no córtex primário. A ocorrência de EFS só na costela propõe que o esqueleto axial alcança a maturidade sexual antes do esqueleto apendicular. Nossas análises sugerem que MN 7466-V foi uma fêmea adulta e reprodutora que já havia realizado alguns ciclos ovogenéticos. Nos metacarpos, a ocorrência do aumento da compactação óssea interna implica numa vida mais adaptada a ambiente de águas rasas. A presença de osso fibrolamelar em estágios ontogenéticos avançados indica uma característica registrada para Eusuchia, esse padrão de crescimento incomum pode estar potencialmente relacionado a hábitos semiaquáticos.

Palavras-chave: Archosauria. Cretáceo Superior. Grupo Bauru. Osteohistologia. Notosuchia. Paleobiologia.

ABSTRACT

Pepesuchus deiseae and *Mariliasuchus amarali* are notosuchians from the Late Cretaceous of southeastern Brazil. Our study explains the evolution of the growth pattern and lifestyle of these species. Thin sections were taken and analyzed in petrographic and biologic microscopies. On *M. amarali* (UFRPE 5311) the rib reveals the external fundamental system (EFS). Besides this, the humerus and radius show compacted coarse cancellous bone in the endosteal region and lamellar-zonal in the primary cortex. Also, our analysis indicates that *Mariliasuchus amarali* retain the ancestral growth pattern of archosaurs. On *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V), both metacarpals show a broad cortex, a tiny marrow cavity and remodeling bone with secondary osteons. The osteoderm shows an internal cortex formed by fibro-lamellar bone and local resorption cavities. The tibia has EFS and endosteal lamellae; the primary cortex presents fibro-lamellar bone that is intercalated with parallel-fibered bone. Furthermore, the occurrence of EFS only in the rib proposes that axial skeleton reach the skeletal maturity before the appendicular skeleton. Our analyses suggest that MN 7466-V was a mature female individual, which had performed some ovogenetic cycles. In metacarpals, the increase of the inner bone compaction would have implied life in rather shallow-water environments. The presence of fibro-lamellar bone in advanced ontogenetic stage indicates a feature recorded for Eusuchia, this unusual growth pattern could be potential related with the semi-aquatic habits.

Keywords: Archosauria. Bauru Group. Osteohistology. Late Cretaceous. Notosuchia. Paleobiology.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Biocronologia de Crocodylomorpha baseada em uma análise filogenética e registro de intervalo temporal. Fonte: Retirado de Kellner, Pinheiro e Campos (2014).

21

Figura 2 – Cladograma proposto por Pol et al. (2014) que mostra a relação filogenética de *Mariliasuchus* e peirosaurídeos dentro dos Notosuchia. Fonte: Retirado de Pol et al. (2014).

24

Figura 3 – Reconstrução do notossuquídeo *Mariliasuchus amarali*. Fonte: www.paleosp2015.wixsite.com/paleosp-2015/exposio (2017). Ilustração: Felipe Elias.

25

Figura 4 – Reconstrução do peirosaurídeo *Pepesuchus deiseae* no paleoambiente da Bacia Bauru. Ilustração de Maurílio Oliveira (Museu Nacional, RJ). Fonte: Riff et al. (2017). Ilustração: Maurílio Oliveira.

28

Figura 5 – A–C: Tipos de matriz óssea; D–E: tecidos ósseos complexos. A: Matriz óssea lamelar em *Alligator* sp.; B: Matriz entrelaçada-fibrosa em *Dimetrodon*; C: Matriz paralela-fibrosa em *Confuciusornis*; D: Osso fibrolamelar em *Confuciusornis*; E: Sistema haversiano em *Canis latrans*. Fonte: Retirado de Padian e Lamm (2013).

30

Figura 6 – Cavidades de reabsorção (*Erosion Rooms*, ER) em costela de *Susisuchus anatoceps*. Fonte: Retirado de Sayão et al., (2016).

33

Figura 7 – Complexo fibrolamelar em tíbia de *Proterosuchus* com vários ósteons primários distribuídos. Escala: 100 μ m. Fonte: Retirado de Botha-Brink e Smith (2011).

34

Figura 8 – Ósteons primários (rodeado pelas linhas tracejadas) e canais primários (indicados por seta verde) em tíbia de *Alligator mississippiensis*. Escala: 100 μ m. Fonte: Adaptado de Woodward, Horner e Farlow (2014).

35

Figura 9 – Ósteons secundários (indicados por setas amarelas) em costela de *Guarinisuchus munizi*. Escala: 20 μ m.. Fonte: Retirado de Andrade et al. (2015).

36

Figura 10 – A–E: Microfotografias ilustrando a orientação dos canais vasculares no córtex ósseo. A: Canais longitudinais em tíbia do Theropoda, *Coelophysis*. Escala: 100 μm ; B: Canais laminares da tíbia do Theropoda, *Allosaurus*. Escala: 500 μm ; C: Canais plexiformes da tíbia de uma ema, *Rhea*. Escala: 500 μm ; D: Canais reticulares da falange do pterossauro, *Pterodactylus*. Escala: 100 μm ; E: Canais radiais do fêmur do Ornithopoda, *Maiasaura* (juvenil). Escala: 1000 μm . Fonte: Retirado de Padian e Lamm (2013).

36

Figura 11 – Esquema indicando a organização anatômica e histológica geral do osso. Fonte: Retirado de Pearson Education Inc. 2012.

37

Figura 12 – A: Secção do fêmur em *Alligator mississippiensis* sob a luz natural e B: Sob a luz polarizada; C: Detalhes e identificação do registro de crescimento preservado. Fonte: Retirado de Klein, Scheyer e Tütken (2009).

39

Figura 13 – Mapa da litoestratigrafia da Bacia Bauru: 1 – Fm. Rio Paraná, 2 – Fm. Goio Erê, 3 – Fm. Santo Anastácio, 4 – Gr. Caiuá, 5 – Fm. Vale do Rio do Peixe, 6 – Fm. Uberaba, 7 – Fm. São José do Rio Preto, 8 – Fm. Presidente Prudente, 9 – Fm. Araçatuba, 10 – Fm. Marília. Alinhamentos: Rio Piquirí (Pi), Rio Alonzo (A), São Jerônimo-Curiúva (J), Guapiara (G), Paranapanema (Pp), Ibitinga-Botucatu (I), Rio Moji Guaçú (M), São Carlos-Leme (S), Rio Paraná (P). Fonte: Fernandes e Ribeiro (2015).

40

Figura 14 – Carta Cronolitoestratigráfica da parte oriental da Supersequência Bauru segundo Fernandes e Coimbra (2000). Nesta representação a Formação Adamantina corresponde as formações: Presidente Prudente, São José do Rio Preto e Vale do Rio do Peixe. Pode-se observar que os contatos entre as formações Vale do Rio do Peixe e Marília, e Uberaba e Marília ocorrem de modo gradacional. Fonte: Fernandes e Ribeiro (2015).

42

Figura 15 – Afloramento da Formação Presidente Prudente localizado entre as cidades de Pirapozinho e Presidente Prudente. Foto: Gustavo Oliveira.

45

Figura 16 – Registro de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V) *in situ* em afloramento da Formação Presidente Prudente, localizado entre as cidades de Pirapozinho e Presidente Prudente, em matriz lamítica. Foto: Gustavo Oliveira.

Figura 17 – Elementos ósseos do exemplar UFRPE 5311 de *Mariliasuchus amarali*. A: Úmero direito, vista lateral. Escala: 1 cm. B: Ulna e rádio direitos, vista lateral; C: Costelas. Escala: 5 cm. As linhas vermelhas delimitam as secções realizadas. Abreviações: Costela (**c**); Rádio (**ra**); Úmero (**u**) e Ulna (**ul**). Fonte: Autora.

Figura 18 – Elementos ósseos do exemplar MN 7466-V de *Pepesuchus deiseae*. A e B: Metacarpos; C: Ulnar esquerdo, em vista medial; D: Osteodermo, em vista dorsal. Escala: 1 cm. E: Tíbia direita em vista posterior. Escala: 5 cm. As linhas vermelhas delimitam as secções realizadas. Abreviações: Metacarpo (**mc**); Osteodermo (**ost**); Tíbia (**ti**) e Ulnar (**uln**). Fonte: Autora.

Figura 19 – Ferramentas utilizadas durante a preparação mecânica dos espécimes no Laboratório de Biodiversidade do Nordeste, Centro Acadêmico de Vitória da Universidade Federal de Pernambuco. Foto: Autora.

Figura 20 – Etapas da moldagem dos fósseis. A: Acamamento feito com plastilina (massa de modelar) para a tíbia direita (MN 7466-V); B: Acamamento com paredes de papelão e preenchido com borracha de silicone; C: Moldes do metacarpo A preenchidos com resina; e D: Réplica e moldes do ulnar e do metacarpo A (UFRPE 5400). Foto: Autora.

Figura 21 – Etapas para confecção das lâminas. A: Secção de uma amostra do elemento ósseo com a micro retífica; B: Amostras incluídas em resina epóxi dentro das formas de silicone; C: Blocos incluídos em resina sendo desbastados na politriz metalográfica arrejada com água; D: Montagem das amostras incluídas às lâminas com cola Araldite-2020®; E: Análise das estruturas osteohistológicas nas lâminas sob microscópio ótico. Escala: 1 cm. Foto: Autora, Esaú Araújo, Rafael Andrade e Thales Nascimento.

Figura 22 – A: Secção transversal da costela de *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311). O córtex apresenta organização tecidual paralelo-fibrosa interrompida por LAGs, na região mais externa formada por osso lamelar-zonal ocorreu a deposição de EFS. A região medular é preenchida por tecido esponjoso com inúmeras trabéculas e cavidades de reabsorção. Escala: 1 mm. B e C: Partes ampliadas da secção evidenciando as microestruturas. Escala: 100 µm.

Abreviações: Cavidade medular (**CM**); Cavidades de reabsorção (**CR**); Canal vascular simples (**CVS**); Lamelas circunferenciais externas (**EFS**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Ósteon primário (**OP**) e Trabécula (**Tr**). Imagens: Luz transmitida normal. Foto: Autora.

60

Figura 23 – A: Secção transversal do úmero direito de *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311). O córtex apresenta região periosteal com organização tecidual lamelar-zonal interrompida por LAGs e partes de tecido paralelo-fibroso. Na região endosteal, há osso *compacted coarse cancellous*. Escala: 1 mm. B e C: Partes ampliadas da secção indicando as microestruturas. Escala: 200 µm. Abreviações: Cavidade medular (**CM**); Cavidade de reabsorção (**CR**); Canal vascular simples (**CVS**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Linha de reabsorção (**seta preta**) e Ósteon primário (**OP**). Imagens: Luz transmitida normal. Foto: Autora.

63

Figura 24 – A: Secção transversal da ulna direita de *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311). O córtex com organização tecidual paralelo-fibrosa altamente vascularizada e interrompida por LAGs. A região endosteal apresenta tecido fibrolamelar. Escala: 1 mm. B: Parte ampliada da secção destacando as microestruturas. Escala: 200 µm. Abreviações: Cavidade medular (**CM**); Canal vascular simples (**CVS**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**) e Ósteon primário (**OP**). Imagens: Luz transmitida normal. Foto: Autora.

66

Figura 25 – A: Secção transversal do rádio direito de *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311). O periósteo com organização tecidual lamelar-zonal interrompida por LAGs; a região endosteal é formada por osso *compacted coarse cancellous*. A região medular apresenta tecido esponjoso com inúmeras trabéculas e cavidades de reabsorção. Escala: 1 mm. B: Parte ampliada da secção evidenciando as microestruturas. C: Lacunas dos osteócitos distribuídas na matriz fibrolamelar. Escala: 100 µm. Abreviações: Canal vascular simples (**CVS**); Cavidade de reabsorção (**CR**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Linha de reabsorção (**seta preta**); Ósteon primário (**OP**) e Trabécula (**Tr**). Imagens: Luz transmitida normal. Foto: Autora.

68

Figura 26 – A: Secção transversal do metacarpo A de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V). O córtex periosteal é formado por tecido lamelar com inúmeras marcas de crescimento cíclico e o endósteo exibe o sistema haversiano. Escala: 1 mm. B–D: Partes ampliadas da secção

indicando as microestruturas. Escala: 100 µm. Abreviações: Annulus (**seta verde**); Cavidade medular (**CM**); Lamelas endosteais (**LE**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Ósteon secundário (**OS**) e Sistema haversiano (**SH**). Imagens: Luz transmitida normal. Foto: Autora.

71

Figura 27 – A: Secção transversal do metacarpo B de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V). O córtex é formado por tecido fibrolamelar e paralelo-fibroso. Escala: 1 mm. B e C: Partes ampliadas da secção evidenciando as microestruturas. Escala: 100 µm (**B**) e 200 µm (**C**). Abreviações: Cavidade medular (**CM**); Canal vascular anastomosado (**CVA**); Canal vascular simples (**CVS**); Linha de reabsorção (**seta preta**); Ósteon primário (**OP**). Imagens: Luz transmitida normal (**A,B**) e luz transmitida com polarização cruzada e compensador lambda (**C**). Foto: Autora.

74

Figura 28 – A: Secção transversal do ulnar esquerdo de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V). A organização tecidual é fibrolamelar e paralelo-fibrosa com presença de LAGs e reabsorção óssea ao longo da secção. Escala: 1 mm. B–D: Partes ampliadas da secção evidenciando as microestruturas. Escala: 100 µm. Abreviações: Cavidade de reabsorção (**CR**); Canal vascular simples (**CVS**); Linha de cimento (**seta azul**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Ósteon primário (**OP**); Ósteon secundário (**OS**); Trabéculas (**Tr**). Imagens: Luz transmitida normal. Foto: Autora.

77

Figura 29 – A: Secção longitudinal do osteodermo de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V). A região externa e basal possui organização tecidual paralelo-fibrosa com presença de LAGs; a região central exibe tecido fibrolamelar. Escala: 2 mm. B–F: Partes ampliadas da secção evidenciando as microestruturas. Escala: 1 mm (**B, C, E e F**) e 200 µm (**D**). Abreviações: Cavidade de reabsorção (**CR**); Canal vascular anastomosado (**CVA**); Fibras de Sharpey (**FSh**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Ósteon primário (**OP**); Ósteon secundário (**OS**); “Pit” (**seta amarela**). Imagens: Luz transmitida normal (**A-C,E,F**) e luz transmitida com polarização cruzada e compensador lambda (**D**). Foto: Autora.

80

Figura 30 – A: Secção transversal da tíbia direita de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V). O córtex exibe tecido paralelo-fibroso e fibrolamelar intercalados, com marcas de crescimento

cíclico ao longo da parede cortical. Alguns pontos de remodelamento ósseo são observados na região perimedular. Escala: 2 mm. B–D: Partes ampliadas da secção evidenciando as microestruturas. Escala 100 µm. Abreviações: Annulus (**seta verde**); Cavidade medular (**CM**); Cavidade de reabsorção (**CR**); Canal vascular anastomosado (**CVA**); Canal vascular simples (**CVS**); Lamelas circunferenciais externas (**EFS**); Lamelas endosteais (**LE**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Ósteon primário (**OP**); Ósteon secundário (**OS**).
Imagens: Luz transmitida normal. Foto: Autora.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Lista com todos os elementos seccionados e analisados nesse estudo. Fonte: Autora.

50

Tabela 2 – Medidas dos espécimes utilizados neste estudo (em milímetros). As medidas do osteodermo não foram determinadas, visto que esse material estava bastante fragmentado. Fonte: Autora.

58

Tabela 3 – Lista dos elementos ósseos seccionados neste estudo com seus respectivos tipos de tecidos corticais identificados. Fonte: Autora.

88

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Siglas Institucionais

BIONE	Laboratório de Biodiversidade do Nordeste
LABGEM	Laboratório de Gemologia
LAPASI	Laboratório de Paleontologia e Sistemática
MN	Museu Nacional
MZSP	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
UFPE	Universidade Federal de Pernambuco
UFRJ	Universidade Federal do Rio de Janeiro
UFRPE	Universidade Federal Rural de Pernambuco

Abreviaturas

c	Costela
CCC	<i>Compacted coarse cancellous</i>
CM	Cavidade medular
CR	Cavidade de reabsorção
CVS	Canal vascular simples
EFS	Lamelas circunferenciais externas (= <i>External Fundamental System</i>)
FSh	Fibras de Sharpey
LAG	Linha de pausa de crescimento (= <i>Line of Arrested Growth</i>)
LE	Lamelas endosteais
mc	Metacarpo
OP	Ósteon primário
OS	Ósteon secundário
ost	Osteodermo
ra	Rádio
SH	Sistema haversiano
ti	Tíbia
Tr	Trabécula
u	Úmero
ul	Ulna
uln	Ulnar

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	18
1.1	CONTEXTO EVOLUTIVO DOS CROCODYLIFORMES	18
1.1.1	O gênero <i>Mariliasuchus</i>	23
1.1.1	O gênero <i>Pepesuchus</i>	26
1.2	COMPOSIÇÃO ÓSSEA E CARACTERIZAÇÃO DOS TECIDOS EM TETRAPODA, COM ENFOQUE NOS CROCODYLOMORPHA	29
1.3	GEOLOGIA REGIONAL	39
1.3.1	Supersequência Bauru	39
1.3.1.1	Formação Vale do Rio do Peixe	43
1.3.1.2	Formação Presidente Prudente	44
1.3.1.3	Contexto deposicional de <i>Mariliasuchus amarali</i> e <i>Pepesuchus deiseae</i>	46
2	OBJETIVOS	48
2.1	OBJETIVO GERAL	48
2.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	48
3	MATERIAL E MÉTODOS	49
3.1	MATERIAL	49
3.2	PREPARAÇÃO MECÂNICA E MOLDAGEM DOS FÓSSEIS	53
3.3	PREPARAÇÃO DAS LÂMINAS OSTEOHISTOLÓGICAS	55
3.4	PARÂMETROS OSTEOHISTOLÓGICOS ANALISADOS	57
3.5	ANÁLISE DAS SEÇÕES HISTOLÓGICAS	57
3.6	EDIÇÃO DE IMAGENS	57
4	RESULTADOS	58
4.1	<i>Mariliasuchus amarali</i> (UFRPE 5311)	58
4.1.1	Costela	58

4.1.2	Úmero	62
4.1.3	Ulna	65
4.1.4	Rádio	67
4.2	<i>Pepesuchus deiseae</i> (MN 7466-V)	70
4.2.1	Metacarpo A	70
4.2.2	Metacarpo B	73
4.2.3	Ulnar	76
4.2.4	Osteodermo	79
4.2.5	Tíbia	84
5	DISCUSSÃO	89
5.1	PADRÕES DE CRESCIMENTO E ESQUELETOCRONOLOGIA	89
5.1.1	Tecidos e taxas de crescimento em <i>Pseudosuchia</i>	89
5.1.2	Remodelamento ósseo e mobilização do cálcio	91
5.1.3	Sistema fundamental externo (EFS)	93
5.2	MORFOGÊNESE E ORNAMENTAÇÃO DORSAL DOS OSTEODERMOS.....	94
5.3	FIBRAS DE SHARPEY	95
5.4	HÁBITOS DE VIDA E COMPARAÇÃO OSTEOHISTOLÓGICA COM OUTROS TETRAPODA	96
6	CONCLUSÃO	99
	REFERÊNCIAS	101

1 INTRODUÇÃO

Os Crocodylomorpha possuem seu registro mais antigo datado de cerca de 220 milhões de anos, no Triássico Superior (sensu BENTON; CLARK, 1988). Este grupo inclui todos os crocodilianos, Sphenosuchia e Crocodyliformes, que juntamente com as aves são os únicos representantes vivos de Archosauria. Atualmente, os crocodilianos são representados por 27 espécies (GRIGG; KIRSHNER, 2015), com a América do Sul tendo a maior diversidade relativa do grupo (RIFF et al., 2012). Os representantes atuais pertencem ao clado Crocodylia, distribuídos nas regiões tropicais e subtropicais nas superfamílias Gavialoidea, Crocodyloidea e Alligatoroidea (RIFF et al., 2012).

Até o momento, poucos crocodylomorfos tem padrões paleobiológicos estudados por meio de técnicas aplicadas, o que restringe a discussão sobre a história de vida deste grupo. Utilizamos para este estudo a técnica da osteohistologia, a qual nos traz conhecimento adicional, o qual não pode ser adquirido através da simples análise morfológica. Através dessa técnica podemos identificar especializações microanatômicas, como as já identificadas em *Guarinisuchus munizi* (ANDRADE; SAYÃO, 2014) e *Susisuchus anatoceps* (SAYÃO et al., 2016). Além disso, microestruturas dos osteodermos podem revelar informações sobre a mobilização do cálcio em fêmeas com potencial reprodutor (HUTTON, 1986; KLEIN et al., 2009; TUCKER, 1997). Infelizmente, estudos osteohistológicos em notossúquios são escassos, apenas um foi realizado em ossos longos (CUBO et al., 2017) e dois em osteodermos (BUFFRÉNIL et al., 2014; HILL, 2010). Esta pesquisa busca analisar as taxas de crescimento, as especializações microanatômicas e biomecânicas a fim de reconhecer padrões paleobiológicos da história de vida de dois notossúquios, *Mariliassuchus amarali* e *Pepesuchus deiseae*, por meio da osteohistologia. *Mariliassuchus* e *Pepesuchus* representam duas linhagens evolutivas distintas dentro de Notosuchia (sensu SERENO et al., 2001), permitindo, portanto, uma abordagem mais diversificada.

1.1 CONTEXTO EVOLUTIVO DOS CROCODYLIFORMES

Os Crocodylomorpha pertencem aos Archosauria, este último é composto por duas linhagens: Avemetatarsalia, que inclui as aves, os dinossauros e os pterossauros; e Crurotarsi, que inclui Crocodylomorpha, Phytosauria, Aetosauria e formas referidas como Raurisuchia

(e.g., BRUSATTE et al., 2010). Os crocodylomorfos incluem os Sphenosuchia, pequenos predadores terrestres que viveram do Triássico Tardio ao Jurássico Tardio (CLARK, 1994) e os Crocodyliformes, que são registrados do Mesozoico aos dias atuais, representados pelo grupo coronal Crocodylia (BENTON; CLARK, 1988). Os crocodilianos e as aves atuais são os únicos representantes vivos dos arcossauros (e.g., BRUSATTE et al., 2011).

Os Crocodyliformes são representados por Protosuchia e Mesoeucrocodylia. Os Protosuchia são formas basais que viveram do Triássico Tardio até o Cretáceo Tardio, de pequeno a médio porte e terrestres. O mais antigo registro desse grupo foi encontrado na Argentina, *Hemiprotosuchus leali* Bonaparte, 1971. A maior diversidade de crocodiliformes basais é registrada na Ásia (CLARK, 2011).

Mesoeucrocodylia (sensu WHETSTONE; WHYBROW, 1983) (Fig. 1) é o grupo formado por Mesosuchia e Eusuchia, representa a mais ampla irradiação de crocodylomorpha, com grande disparidade morfológica entre um número amplo de linhagens principais, de forma básica agrupadas em duas linhagens básicas, de acordo com a definição de Sereno et al. (2001). As principais características dos mesoeucrocodilianos são: palato secundário formado pelos maxilares e palatinos, forames para os IX–XI nervos craniais delimitados pelo otoccipital e o canal para a veia temporo-orbital e o V nervo cranial cercado pelo quadrado, esquamosal e otoccipital (BENTON; CLARK, 1988; MOLNAR, 1993). Acetábulo moderadamente profundo; processo pós-acetabular curto anteroposteriormente; as cicatrizes das vértebras sacrais são separadas por superfícies não articuladas; segunda cicatriz da vertebra sacral não se estende à margem posteroventral da superfície medial do processo pós-acetabular; 4º trocânter do fêmur pobremente marcado; tíbia maior que o fêmur; gancho médio-distal na fíbula; a depressão anterior do astrágalo é contínua e sustenta uma “pit” distinta correlacionada ao ligamento astragalar-tarsal (e.g., LEARDI; FIORELLI; GASPARINI, 2015).

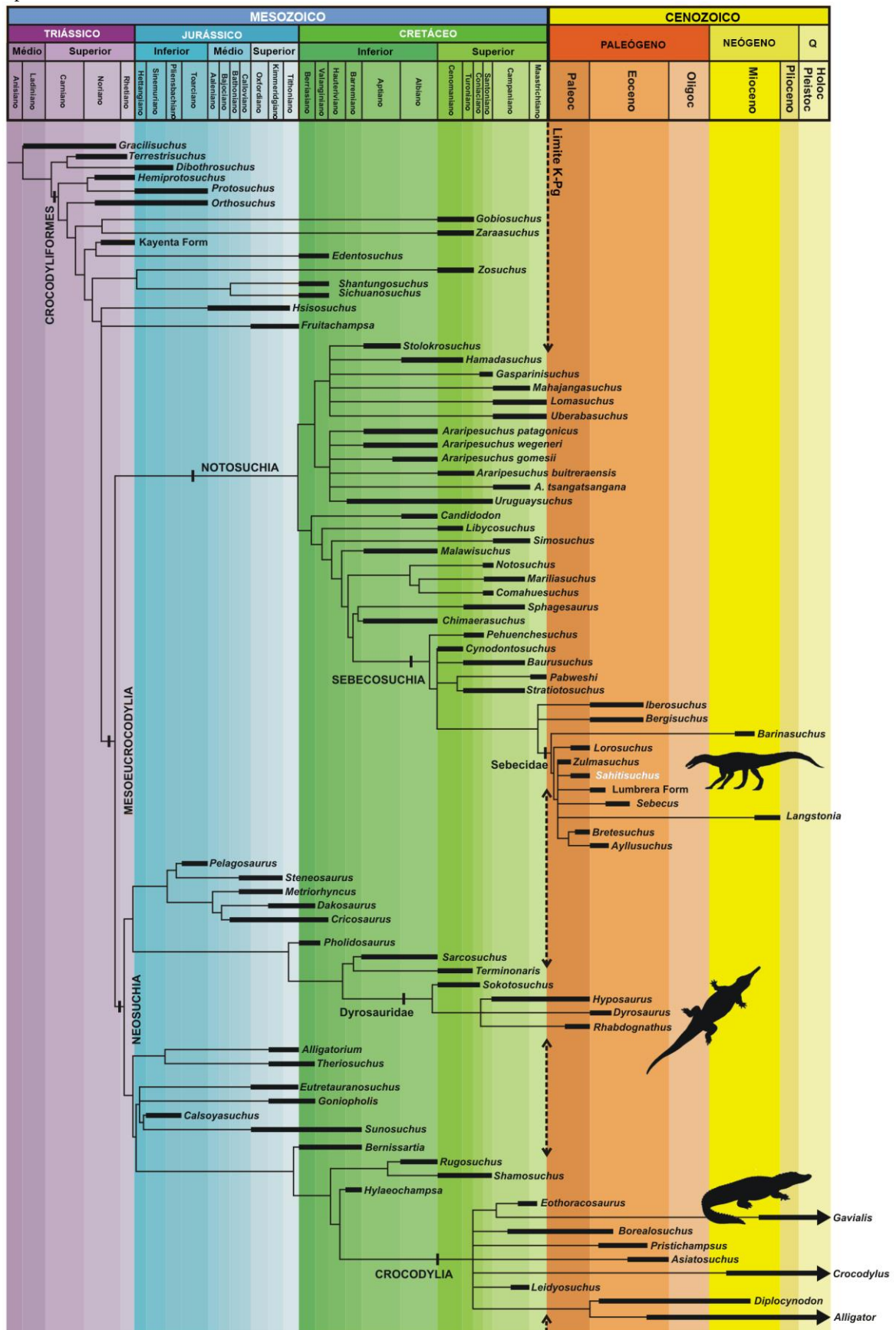
Os Notosuchia (incluindo os Sebecidae) pertencem aos Mesosuchia e corresponde a todos os crocodiliformes mais próximos de *Notosuchus terrestris* do que *Crocodylus niloticus* (sensu SERENO et al., 2001). Os notossúquios apresentam de pequeno a grande porte e hábitos terrestre ou semiaquático. Eles viveram do Cretáceo do Gondwana e da China (*Chimaerasuchus paradoxus* Wu, Sues & Sun, 1995) ao Neógeno (KELLNER; PINHEIRO; CAMPOS, 2014; LARSSON; SUES, 2007; WU; SUES; SUN, 1995). Esses crocodilos apresentam crânios altos e curtos ântero-posteriormente, com órbitas lateralizadas, palato

parcialmente desenvolvido e série dentária frequentemente reduzida (ANDRADE, 2005; BERTINI; CARVALHO, 1999).

As espécies de pequeno porte possuem dentes com cúspides múltiplas e mandíbulas capazes de movimento propalinal com mastigação mais eficaz. Os notossúquios com essas características provavelmente eram onívoros ou herbívoros (ÖSI, 2013; RIFF et al., 2012). Os esfagessaurídeos são dotados de longos dentes caniniformes na pré-maxila e na porção anterior da mandíbula, os dentes posteriores são curtos, ornamentados com grossos denticulos, espesso esmalte e dispostos num padrão oblíquo. A morfologia dentária dos esfagessaurídeos sugere hábito carniceiro. Os baurussuquídeos possuem dentes comprimidos, com carenas finamente serrilhadas (zifodonte), similares aos dos dinossauros Theropoda. Esta característica indica o hábito predador dos Baurusuchidae (BRONZATI; MONTEFELTRO; LANGER, 2015; RIFF et al., 2012).

Os Neosuchia formam um clado dentro de Mesosuchia que aparece no registro fóssil do Cretáceo Inferior ao Paleógeno. São os Crocodyliformes mais próximos de *Crocodylus niloticus* do que *Notosuchus terrestris* (sensu SERENO et al., 2001). O grupo inclui as famílias Atoposauridae, Goniopholidae, Pholidosauridae e Dyrosauridae, entre outras (BENTON; CLARK, 1988). Estes dois últimos apresentam na maioria de suas espécies um rosto longo (longirostria), característica compartilhada com os Thalattosuchia (BENTON; CLARK, 1988). Os Thalattosuchia (Teleosauridae + Metriorhynchidae) são conhecidos do Jurássico ao Cretáceo. Este grupo possui posição filogenética variável, alguns estudos os consideram como uma sublinhagem dos Neosuchia (e.g., JOUVE, 2009; KELLNER; PINHEIRO; CAMPOS, 2014; POL; GASPARINI, 2009), já outros indicam serem um clado basal dentro de Crocodyliformes (e.g., MUELLER-TÖWE, 2005). As espécies deste grupo mostram extrema adaptação à vida marinha, incluindo membros em forma de nadadeiras. A ausência da fenestra intertimpânica é uma característica compartilhada por Pholidosauridae, Dyrosauridae e Thalattosuchia (BENTON; CLARK, 1988). As sinapomorfias dos Neosuchia são: o maxilar e os dentários com duas depressões sinusoidais para encaixe dos grandes dentes; maxilar com ramo ascendente subvertical e processo retroarticular estreito e direcionado posteriormente (BENTON; CLARK, 1988). O maior Crocodyliforme marinho encontrado foi o teleosaurídeo *Machimosaurus rex* Fanti et al., 2016, com mais de nove metros de comprimento (FANTI et al., 2016).

Figura 1 – Biocronologia de Crocodylomorpha baseada em uma análise filogenética e registro de intervalo temporal.



Fonte: Retirado de Kellner, Pinheiro e Campos (2014).

Os Eusuchia apresentam como principais características: o completo desenvolvimento do palato secundário com as coanas limitadas pelos pterigoides; e a vértebra procélica junto ao escudo dérmico paravertebral sagitalmente segmentado (BENTON; CLARK, 1988; SALISBURY; FREY, 2001; SALISBURY et al., 2006). O mais antigo representante do grupo é *Hylaeochampsia vectiana*, do Cretáceo Inferior (Barremiano) do Reino Unido. Os Eusuchia são uma linhagem dos Neosuchia e incluem todos os Crocodyliformes vivos: membros do grupo coronal Crocodylia (BENTON; CLARK, 1988). Os crocodilianos recentes são especializados para uma vida anfíbia, possuem uma cauda comprimida lateralmente e membranas interdigitais nos membros posteriores; as órbitas e orelhas estão localizadas no teto craniano e narinas externas abertas dorsalmente situadas no topo do rosto. Assim, eles podem continuar a ver, ouvir e respirar mesmo quando a maior parte do seu corpo está submersa na água. Quando o animal está completamente submerso as narinas e as orelhas podem ser seladas para manter a água fora. A membrana nictante protege os olhos e a aba palatina protege a garganta contra a entrada de água (e.g., GRIGG; KIRSHNER, 2015). Este clado compreende as superfamílias Crocodyloidea (espécies do gênero *Crocodylus*, *Mecistops* e *Osteolaemus tetraspis*), Alligatoroidea (alligatores e jacarés) e Gavialoidea, a qual inclui o gavial indiano, *Gavialis gangeticus*, além de muitas espécies extintas (McALILEY et al. 2006; SALISBURY et al., 2006). O registro dos Crocodylia inicia-se entre o Campaniano (Alligatoridae e Gavialidae) e Maastrichtiano Tardio (Crocodylidae) da América do Norte e Europa (BROCHU, 2003, 2004).

A posição do falso gavial, *Tomistoma schlegelii* Müller, 1838, alterna entre Crocodyloidea e Gavialoidea (BROCHU, 2004; GATESY et al., 2003; JOUVE, 2015; MARTIN, 2008; SALISBURY et al., 2006). A maior diversidade de espécies pertence ao gênero *Crocodylus*, que possui 13 espécies (MARTIN, 2008). Em comparação com os crocodylomorfos extintos, que eram cosmopolitas e habitavam diversos ambientes, atualmente, os crocodilianos estão restritos a zonas intertropicais, exceto pelas duas espécies de *Alligator*, as quais toleram temperaturas mais frias. Eles habitam ambientes de água doce, porém algumas espécies de crocodídeos são adaptadas ao ambiente de água salgada, devido a queratinização da superfície oral e um conjunto de glândulas excretoras de sais na língua, como por exemplo, a espécie *Crocodylus porosus* Schneider, 1801, o maior Sauropsida vivo (BROCHU, 2003). Dentro dos Eusuchia encontra-se o maior crocodiliano que existiu, o *Purussaurus brasiliensis* Barbosa-Rodrigues, 1892. Este Caimaninae viveu durante o

Mioceno brasileiro, na região do atual Estado do Acre e atingiu 12,5 metros de comprimento (AURELIANO et al., 2015).

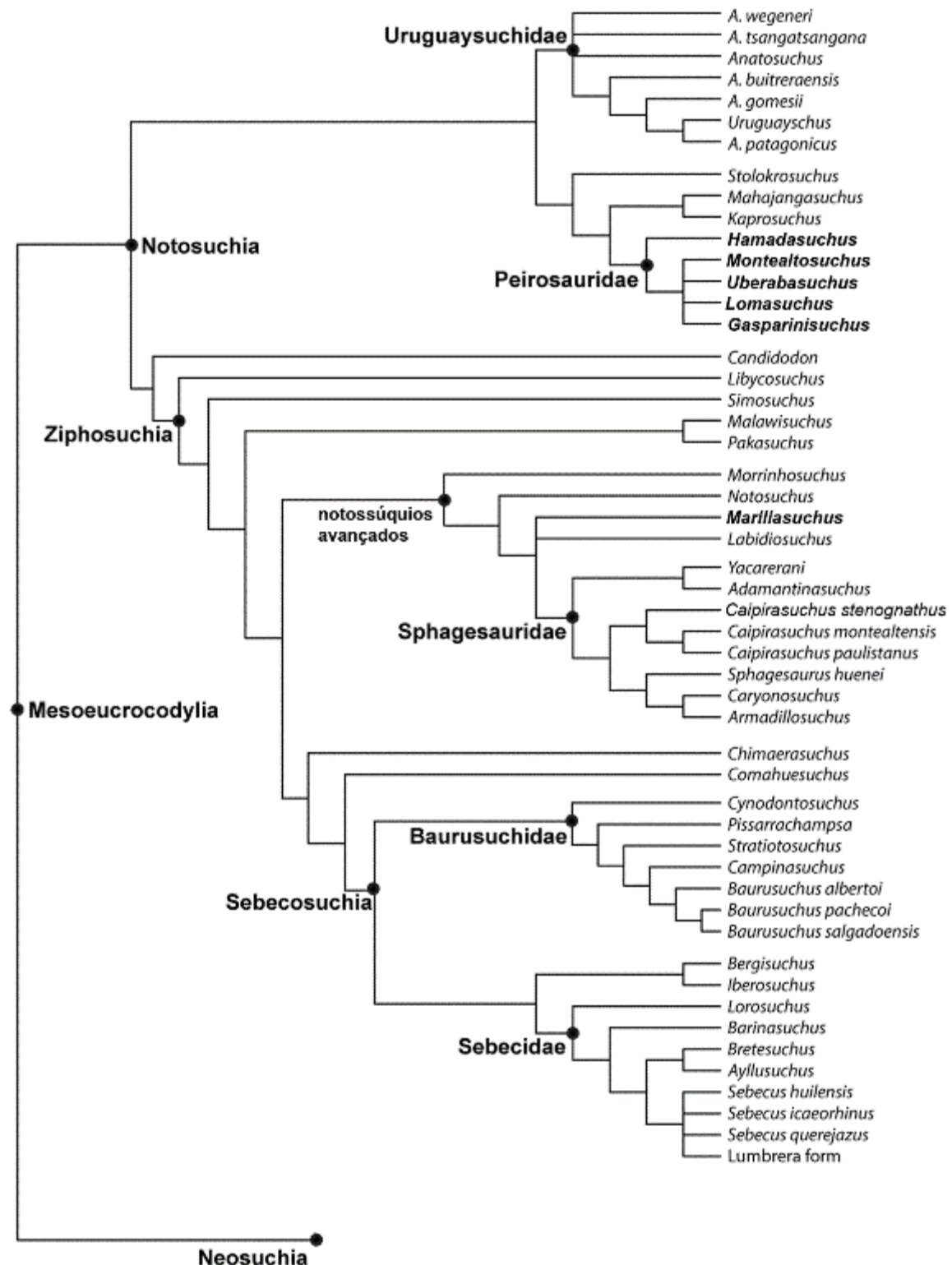
Assim observamos que os Crocodyliformes apresentavam uma grande diversidade, de tamanho, hábitos alimentares e adaptações anatômicas. A diversidade morfológica dos crocodilos atuais é apenas uma porção comparada aos extintos (CLARK, 1994).

1.1.1 O gênero *Mariliasuchus*

O gênero *Mariliasuchus* pertence à Infraordem Notosuchia (ANDRADE; BERTINI, 2008a; CARVALHO; BERTINI, 1999; POL et al., 2014), eventualmente alocado em Notosuchidae (ver ANDRADE; BERTINI, 2008a; ANDRADE et al, 2011). Juntamente aos esfagessaurídeos, *Mariliasuchus* é considerado como pertencente aos notossúquios avançados (Fig. 2), devido a presença de quatro dentes pré-maxilares e movimentação no eixo anteroposterior (propalinal) da mandíbula (POL et al., 2014). *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896 (Santoniano do Grupo Neuquén) e *Mariliasuchus* também compartilham diversas características, tais como a presença das fenestras do quadrado e a maxilo-palatinas (ANDRADE; BERTINI, 2008a).

O gênero é composto por duas espécies, *M. amarali* Carvalho & Bertini, 1999 e *M. robustus* Nobre et al., 2007, ambas provenientes do município de Marília, Formação Vale do Rio do Peixe e Araçatuba (ANDRADE; BERTINI, 2008a; FERNANDES; RIBEIRO, 2015), Grupo Bauru. A formação Vale do Rio do Peixe corresponde a maior parte da formação Adamantina no esquema estratigráfico mais convencional, esta unidade estratigráfica data do Campaniano–Maastrichtiano (ANDRADE; BERTINI, 2008a; ZAHER et al., 2006). *Mariliasuchus* é um dos poucos notossúquios com um amplo número de espécimes no Brasil, o que contribui para um maior conhecimento sobre o táxon (ANDRADE; BERTINI, 2008a). O holótipo de *Mariliasuchus amarali* (UFRJ DG 50-R) foi descrito a partir de um indivíduo juvenil, o que foi inferido devido ao pequeno tamanho do crânio em relação a suas órbitas grandes; sutura interfrontal não fusionada; e o tamanho similar das circunferências externa e interna das fenestras supratemporais, provavelmente pelo baixo desenvolvimento do *musculus adductor* (ANDRADE; BERTINI, 2008a; VASCONCELOS; CARVALHO, 2005).

Figura 2 – Cladograma proposto por Pol et al. (2014) que mostra a relação filogenética de *Marillasuchus* e peirosaurídeos dentro dos Notosuchia.



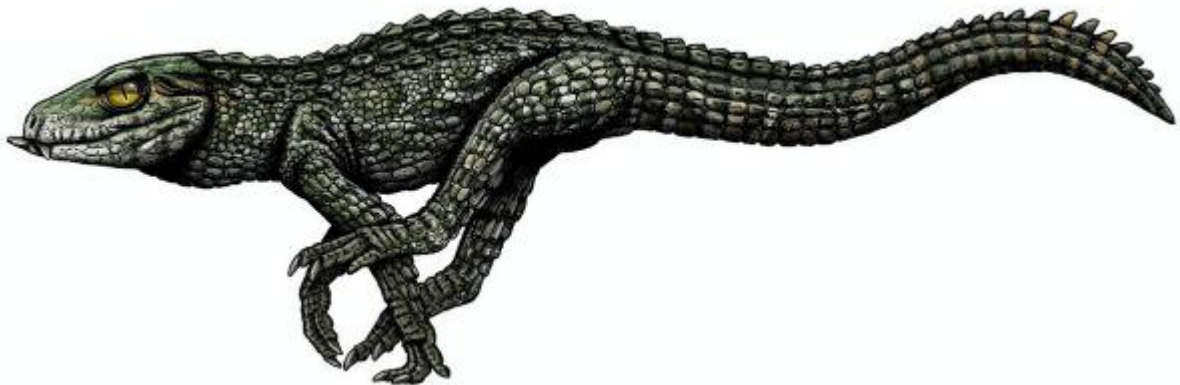
Fonte: Retirado de Pol et al. (2014).

Marillasuchus robustus é caracterizada por um crânio mais robusto do que *M. amarali*, com a porção posterior cranial mais alta e lateralmente comprimida.

Posteriormente, a partir da porção anterior das órbitas de *Mariliasuchus robustus*, o crânio se expande lateralmente de forma abrupta. A mandíbula de *M. robustus* também é mais expandida lateralmente e proporcionalmente mais curta que em *M. amarali* (Fig. 3). O gênero possui as seguintes características: crânio pequeno com região rostral curta; as órbitas são grandes e localizadas na região mediana do crânio; as narinas externas estão na extremidade anterior do crânio, característica dos Crocodyliformes terrestres (NOBRE et al., 2007; ZAHER et al., 2006). Na pré-maxila há dois dentes anteriores, cônicos, o terceiro é hipertrofiado e os incisiformes possuem estrias longitudinais (CARVALHO; BERTINI, 1999).

Zaher et al. (2006) analisaram quatro crânios de *Mariliasuchus amarali* (MZSP-PV 50, MZSP-PV 51, MN 6298-V, MN 6756-V) e posicionaram a espécie como grupo irmão de *Comahuesuchus*, um notossúquio argentino do Cretáceo Superior. Estudos subsequentes também sustentam uma estreita relação filogenética entre os clados *Notosuchus*, *Mariliasuchus* e *Comahuesuchus* (ANDRADE; BERTINI, 2008a). Os notossúquios avançados proposto por Pol et al. (2014) é um grupo formado por *Notosuchus*, *Morrinhosuchus*, *Mariliasuchus*, *Labidiosuchus*, e Sphagesauridae com distribuição restrita ao Cretáceo Superior da América do Sul e ampla radiação adaptativa devido a diversidade morfológica dos táxons (POL et al., 2014).

Figura 3 – Reconstrução do notossuquídeo *Mariliasuchus amarali*.



Fonte: www.paleosp2015.wixsite.com/paleosp-2015/exposio (2017). Ilustração: Felipe Elias

A presença dos alvéolos procumbentes do pré-maxilar e dentes dispostos horizontalmente na região anterior do dentário está relacionado à habilidade da mandíbula dos notossúquios em desenvolver movimentos no eixo anteroposterior (ZAHER et al., 2006). *Mariliasuchus amarali* apresenta os ápices das coroas dentárias desgastados, sendo esse desgaste derivado dos movimentos mandibulares já citados e da mastigação do alimento. Devido a essa abrasão dentária, encontrada tanto em molariformes de *M. amarali* quanto em

Sphagesaurus huenei Price, 1950, é compreendido que estes animais se alimentavam de plantas e alimentos mais rígidos e fibrosos. Portanto, esses crocodilos apresentavam uma dieta onívora (NOBRE; CARVALHO, 2006). Os molariformes zifomorfos de *M. amarali* estão relacionados ao processamento da comida dentro da cavidade oral (ANDRADE; BERTINI, 2008b). Além disso, os dentes incisiformes prostados eram utilizados durante o comportamento de forragear para cavar o solo (NOBRE et al., 2008).

1.1.2 O gênero *Pepesuchus*

Pepesuchus é um crocodilomorfo metassúquio destrito como um Peirosauridae (CAMPOS et al., 2011), inserido em Notosuchia (sensu Sereno et al., 2001), mas eventualmente alocado em Itasuchidae (GEROTO; BERTINI, 2012). A posição filogenética de Peirosauridae ainda não é estável. Alguns estudos posicionam o clado dentro de Notosuchia (e.g., KELLNER; PINHEIRO; CAMPOS, 2014; POL et al., 2014; SERTICH; O'CONNOR, 2014), já outras pesquisas os agrupam dentro de Neosuchia (e. g., ORTEGA et al., 2000) ou como grupo-irmão dos neossúquios (e. g., LEARDI; POL, 2009). Outras propostas também relacionam os Peirosauridae aos Trematochampsidae (e. g., MONTEFELTRO, 2013). Neste estudo, seguimos a relação filogenética proposta por Pol et al. (2014), por ser um estudo mais atual e tratar os crocodyliformes estudados, *Pepesuchus deiseae* e *Marillasuchus amarali*, como representantes de duas linhagens filogenéticas diferentes dentro de Notosuchia. Este cenário permite uma abordagem mais ampla do grupo.

Pepesuchus deiseae Campos et al., 2011, (Fig. 4) foi descrita a partir de dois crânios, mandíbulas, vértebras sacrais e caudal e elementos dos membros. O holótipo dessa espécie é proveniente da Formação Presidente Prudente (Campaniano–Maastrichtiano) do Grupo Bauru, entre as cidades de Pirapozinho e Presidente Prudente, São Paulo, Brasil.

Os peirosaurídeos são representados por notossúquios predadores terrestres de médio porte (VASCONCELLOS, 2006), continentais do Cretáceo do Gondwana (CARVALHO et al., 2010), que habitaram a América do Sul (Argentina e Brasil) (CAMPOS et al., 2011; CARVALHO; RIBEIRO; AVILLA, 2004; GASPARINI, 1982; GASPARINI; CHIAPPE; FERNANDEZ, 1991; MARTINELLI et al., 2012;) e África (Marrocos, República do Níger e Tanzânia) (BUFFETAUT, 1994; LARSSON; GADO, 2000; LARSSON; SUES, 2007; SERTICH; O'CONNOR, 2014). A espécie *Peirosaurus torminni* Price, 1955, foi descoberta

na Formação Marília (Grupo Bauru, Maastrichtiano), próximo a Peirópolis, Minas Gerais, Brasil. Sua descrição inclui fragmentos craniais e pós-craniais (PRICE, 1955). Price (1955) incluiu a espécie entre os Sebecosuchia, contudo, Gasparini (1982) estabeleceu a Família Peirosauridae com base no holótipo de *Peirosaurus torminni* (PRICE, 1955) e um novo material encontrado pertencente a *Gasparinisuchus peirosauroides* Martinelli et al., 2012 contendo: pré-maxilar e maxilar direito, dentes isolados e elementos pós-craniais. Esses fragmentos ósseos de *G. peirosauroides* datam do Santoniano da Formação Bajo de la Carpa, Grupo Neuquén na Argentina e foi descrito, originalmente, como *Peirosaurus torminni* (CALVO; PORFIRI, 2010; GARRIDO, 2010).

Até o momento, as espécies sul-americanas abrangem nove táxons que estiveram presentes no Cretáceo da Argentina e Brasil (Aptiano ao Maastrichtiano). A espécie *Lomasuchus palpebrosus* Gasparini et al., 1991, foi descrita a partir de um crânio e um fragmento mandibular, na Formação Portezuelo (Turoniano–Coniaciano) (BARRIOS; PAULINA-CARABAJAL; BONA, 2015; LIO et al., 2015), Grupo Neuquén em Loma de la Lata da Província de Neuquén, Argentina.

Uberabasuchus terrificus Carvalho, Ribeiro & Avilla, 2004, foi descrita através de um crânio, mandíbula e alguns elementos axiais e apendiculares encontrados na Formação Marília (Maastrichtiano) do Grupo Bauru, no município de Uberaba, Minas Gerais, Brasil. *Montealtosuchus arrudacamposi* Carvalho, Vasconcellos & Tavares, 2007, foi descrito através de um crânio, mandíbula, elementos axiais e apendiculares e osteodermos, entre os municípios de Monte Alto e Taiaçu, São Paulo, Brasil, na Formação Vale do Rio do Peixe, Grupo Bauru (Turoniano–Santoniano). *Barcosuchus gradilis* Leardi & Pol, 2009, foi descrita a partir de crânio, mandíbula e fragmentos pós-craniais, próximo à vila de El Escorial, na Província Chubut, Argentina; na Formação Cerro Barcino (Aptiano–Albiano) do Grupo Chubut.

Bayomesasuchus hernandezi Barrios, Paulina-Carabajal & Bona, 2015, foi descrito a partir de fragmentos craniais provenientes da Formação Cerro Lisandro (Turoniano) Neuquén, Argentina. *Patagosuchus anielensis* Lio et al., 2015 o holótipo desta espécie é composto de fragmentos craniais, uma vértebra dorsal, um osteodermo e um humero direito, encontrados perto da cidade de Añelo, na Província de Neuquén, Argentina. Na Formação Portezuelo (Turoniano–Coniaciano) do Grupo Neuquén na Pedreira Baal em Loma de la Lata.

Figura 4 – Reconstrução do peirosaurídeo *Pepesuchus deiseae* no paleoambiente da Bacia Bauru.



Fonte: Riff et al. (2012). Ilustração: Maurílio Oliveira

Os táxons africanos incluem ao menos três gêneros. *Hamadasuchus rebouli* Buffetaut, 1994 (BUFFETAUT, 1994; LARSSON; SUES, 2007), proveniente do Kem Kem Beds (Albiano–Cenomaniano), Marrocos. Buffetaut (1994) designou um dentário esquerdo e seis dentes como o holótipo de *H. rebouli* e incluiu a espécie primeiramente como pertencente à Família Trematochampsidae. O fragmento de mandíbula (ROM 49282) descrito por Larsson e Sues (2007) diverge morfologicamente do holótipo de *H. rebouli*, porém ainda não foram realizados estudos que confirmem tratar-se de táxons distintos. A espécie de rostro longo, *Stolokrosuchus lapparenti* Larsson & Gado, 2009, foi descrita a partir de um crânio quase completo do Cretáceo Inferior (Aptiano), proveniente da República do Níger, encontrado na Formação Elrhaz. A posição filogenética de *Stolokrosuchus* ainda é incerta além de peirosaurídeo, algumas análises mostram esse crocodilo como um Neosuchia basal (ANDRADE et al., 2011) ou grupo-irmão de Mahajangasuchidae e Peirosauridae (BARRIOS; PAULINA-CARABAJAL; BONA, 2015; SERTICH; O’CONNOR, 2014). A espécie *Rukwasuchus yajabaliyekundu* Sertich & O’Connor, 2014, foi descrita a partir de um crânio parcialmente preservado da Formação Galula (Aptiano–Cenomaniano), na Tanzânia (SERTICH; O’CONNOR, 2014).

Dentre outros, os Peirosauridae são conhecidos pelos seguintes caracteres morfológicos: A pré-maxila apresenta cinco dentes subcirculares, exceto em *H. rebouli* que possui apenas quatro dentes; há um encaixe na junção do pré-maxilar/maxilar para receber o

4º dente da mandíbula; o processo anterior da maxila adentra a pré-maxila, em vista ventral; as narinas externas são separadas pelo processo anterior dos nasais, estes ossos se apresentam longos e estreitos (GASPARINI, CHIAPPE; FERNANDEZ, 1991; GASPARINI, 1982; LARSSON; SUES, 2007). O palpebral, quando preservado, mostra-se quase integralmente suturado aos ossos craniais, o que limita a mobilidade ocular (ANDRADE; HORNUNG, 2011). A dentição é heterodonte e zifodonte, com dentes anteriores mais finos e alongados e os posteriores são curtos e globulares ou espatulares. Porém, o holótipo de *P. deiseae* não apresenta as serrilhas nas carinas dentárias (CAMPOS et al., 2011; GASPARINI, 1982). A sínfise mandibular estende-se até o 8º em *G. peirosauroides* e *P. anielensis*; até o 10º dente em *U. terrificus* e *B. hernandezi*. As espécies de *H. rebouli* e *Barcinosuchus* apresentam, respectivamente, a maior (alcança o 11º alvéolo) e a menor sínfise (atinge os 3º–4º alvéolo) (BARRIOS; PAULINA-CARABAJAL; BONA, 2015; CARVALHO; RIBEIRO; AVILLA, 2004; LARSSON; SUES, 2007; LEARDI; POL, 2009; LIO et al., 2015; MARTINELLI et al., 2012).

O contato entre o nasal e o lacrimal é uma característica variável em Peirosauridae. Este contato está presente em *P. deiseae*, *H. rebouli*, *S. lapparenti* e *R. yajabaliyekundu*, implicando no isolamento entre pré-frontal e maxila. A condição oposta é encontrada em *Montealtosuchus. arrudacamposi*, *U. terrificus*, *G. peirosauroides* e *L. palpebrosus*. O contato entre esses ossos é desconhecido em *Barcinosuchus gradilis* (CAMPOS et al., 2011; CARVALHO; RIBEIRO; AVILLA, 2004; CARVALHO; VASCONCELLOS; TAVARES, 2007; GASPARINI; CHIAPPE; FERNANDEZ, 1991; LARSSON; GADO, 2000; LARSSON; SUES, 2007; LEARDI; POL, 2009; MARTINELLI et al., 2012; SERTICH; O'CONNOR, 2014).

1.2 COMPOSIÇÃO ÓSSEA E CARACTERIZAÇÃO DOS TECIDOS EM TETRAPODA, COM ENFOQUE NOS CROCODYLOMORPHA

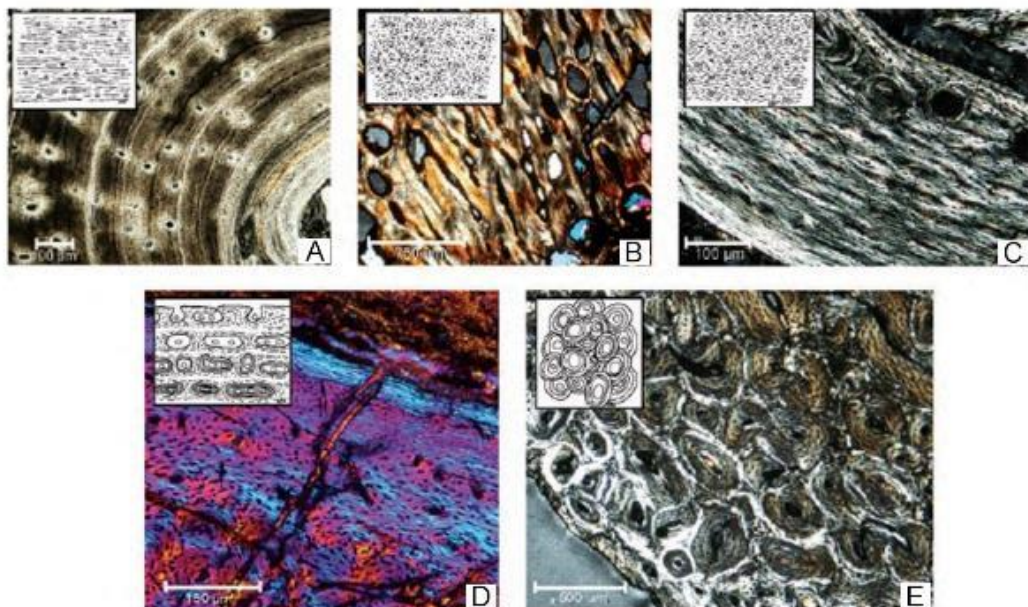
O tecido ósseo é um tecido conjuntivo especializado caracterizado pela matriz extracelular mineralizada, a qual confere a rigidez e força ao osso, porém há também um grau de elasticidade. O Colágeno tipo I é o principal constituinte (95%) da matriz orgânica, denominada osteoide. Os cristais de hidroxiapatita compostos por cálcio e fosfato também integram essa matriz (MARKS; ODGREN, 1996). Há dois morfotipos de ossos: o osso compacto, formado por fibras colágenas densamente compactadas em lamelas, esse morfotipo tem função mecânica e de proteção. Enquanto, o osso esponjoso é caracterizado por uma

organização de fibras mais frouxas e com matriz porosa; está relacionado às funções metabólicas (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

O tecido ósseo pode ser classificado pela: composição, porosidade; modo de formação; estágio de desenvolvimento e características morfológicas (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). A classificação deste trabalho segue o sistema adotado por Huttenlocker, Woodward e Hall (2013), onde cada padrão tem implicações fisiológicas importantes.

Osso com matriz lamelar: consiste de finas camadas/lamelas de fibras colágenas compactas altamente organizadas no tecido (Fig.5A). As lamelas são depositadas em um padrão de madeira compensada (tecido *plywood-like*), no qual as fibras colágenas mudam de direção ao se depositarem em camadas concêntricas. Sob a luz polarizada isso cria um padrão alternado de claro-escuro. Os anéis de crescimento são comumente encontrados neste tecido com baixa taxa de deposição. O osso lamelar também é encontrado no preenchimento das cavidades para formar os ósteons primários; espaços de reabsorção para formar os ósteons secundários e na formação das trabéculas de reconstrução do osso esponjoso medular (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

Figura 5 – A–C: Tipos de matriz óssea; D-E: tecidos ósseos complexos. A: Matriz óssea lamelar em *Alligator* sp.; B: Matriz entrelaçada-fibrosa em *Dimetrodon*; C: Matriz paralela-fibrosa em *Confuciusornis*; D: Osso fibrolamelar em *Confuciusornis*; E: Sistema haversiano em *Canis latrans*.



Fonte: Retirado de Padian e Lamm (2013).

Osso entrelaçado fibroso: A matriz óssea entrelaçada consiste de fibras colágenas de diversos tamanhos dispostas aleatoriamente (Fig. 5B). A pouca organização é o resultado da rápida taxa de deposição do tecido. Como consequência, esse tipo de matriz aparece de forma

isotrópica escura sob a luz polarizada. Esse tipo de tecido é encontrado em animais juvenis com altas taxas de crescimento, é altamente vascularizado e poroso; frequentemente contém inúmeras cavidades primárias e haversianas (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

Osso com matriz paralela-fibrosa ou pseudo-lamelar: Esse tipo de matriz (Fig. 5C) contém densos pacotes de fibras colágenas organizadas em paralelo. Por causa disso, o tecido é altamente anisotrópico sob a luz polarizada. A taxa de deposição dessa matriz é lenta (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

Osso fibrolamelar: é definido como um complexo de osso entrelaçado fibroso contendo ósteons primários (Fig. 5D). Os tipos de tecido fibrolamelar não são totalmente distintos. Esse complexo tecido apresenta nuances ou apresenta características intermediárias entre os dois tipos de tecido. Entre o endóstio de um indivíduo adulto comumente é observada a matriz fibrolamelar, e próximo à superfície do perióstio há o predomínio de tecido lamelar ou paralelo-fibroso. Essa transição reflete uma mudança na taxa de crescimento de um rápido crescimento do animal imaturo, junto à deposição de tecido fibrolamelar para um crescimento mais lento do animal adulto. A organização vascular laminar e reticular parece se justapor às taxas de crescimento nesse tecido (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

Sistema haversiano: No processo de remodelamento os canais vasculares (canais haversianos) são circundados por lamelas e formam os ósteons secundários (PARFITT, 1994) (Fig. 5E). Esses canais contêm vasos sanguíneos e nervos, e um fluído intersticial. Por causa desse conteúdo característico o sistema haversiano é considerado uma unidade óssea independente (QIU et al., 2003). O processo de remodelamento haversiano previne ou repara microdanos e microfraturas. Os ósteons maiores estão associados com um estilo de vida mais ativo. A carga mecânica aumenta a iniciação do remodelamento haversiano, e este é priorizado em relação à adição de massa através da modelagem óssea, pois o custo energético de adição é menor (QIU et al., 2003).

O tecido ósseo possui os seguintes tipos celulares presentes na superfície óssea: os osteoblastos, osteoclastos, células de revestimento e os osteócitos, estes últimos estão na matriz mineralizada (MARKS; ODGREN, 1996).

Os osteoblastos produzem uma nova camada óssea ou lamelas, sintetizando fibras colágenas e proteínas não colágenas do osteoide e as mineraliza. Esta mineralização da matriz

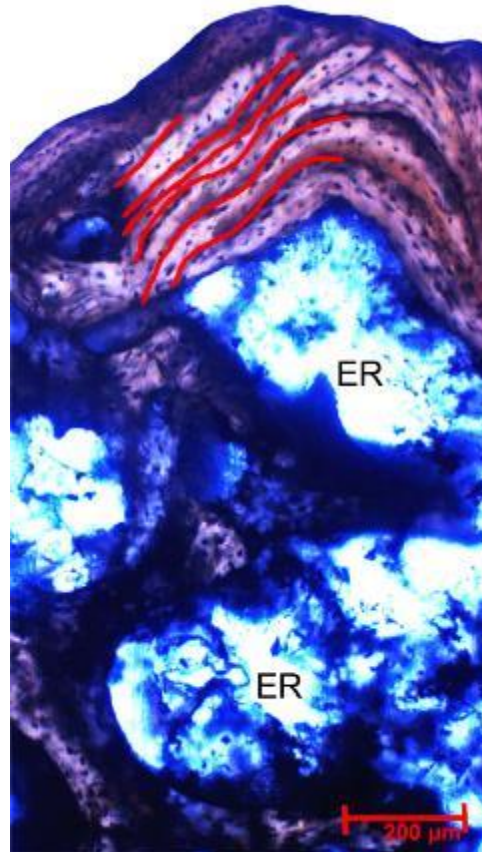
óssea previne o crescimento ósseo por crescimento intersticial, uma vez que o crescimento ósseo envolve a superposição de novas camadas, um processo dependente da capacidade osteogênica do periósteo e endósteo (MARKS; ODGREN, 1996).

Enquanto secretam as proteínas do osteoide, os osteoblastos afundam dentro da matriz e se diferenciam em osteócitos. Os osteoblastos que não produzem osteoides tornam-se quiescentes, recobrando a superfície óssea que não formam ou reabsorvem o osso (MARKS; ODGREN, 1996). A função destas células, denominadaas células de revestimento, ainda é desconhecida, porém, elas têm sido relacionadas à função de sensores de tensão mecânica (LIAN; STEIN, 1999), ou precursores para osteoblastos (MARKS; ODGREN, 1996; VÄÄNÄNEN; ZHAO, 1996).

A reabsorção óssea é realizada pelos osteoclastos (MARKS; ODGREN, 1996). Essas células são largas e multinucleadas, encontradas em contato a superfície óssea, onde elas dissolvem o mineral da matriz para a remodelagem e crescimento ósseo em um meio ácido, levando à degradação (VÄÄNÄNEN; ZHAO, 1996). Como um resultado, a superfície mostra pequenas depressões do tamanho dos osteócitos conhecidas como lacunas de Howship. As cavidades de reabsorção são amplas depressões causadas pela reabsorção durante o remodelamento secundário (Fig. 6) (SAYÃO et al., 2016).

A relação entre a atividade de deposição óssea dos osteoblastos e a reabsorção óssea dos osteoclastos varia ao longo da vida do organismo, definindo três principais processos durante o desenvolvimento esquelético: crescimento, modelagem e remodelagem. O crescimento ósseo (longitudinal e radial) ocorre durante a fase juvenil. O crescimento longitudinal ocorre na epífise e metaepífise dos ossos longos, onde a cartilagem prolifera antes da mineralização formar o tecido ósseo primário. Na modelagem, o osso modifica sua forma em resposta a fatores fisiológicos ou biomecânicos, esses ajustes são independentes dos osteoblastos e dos osteoclastos. Os ossos estendem-se proporcionalmente a idade devido à deposição no periósteo e reabsorção do endósteo. A remodelagem óssea é o processo no qual o osso é renovado para manutenção da sua resistência e homeostase. Neste sistema ocorre a reabsorção óssea e formação do novo osso para evitar a acumulação de micro anomalias. A remodelagem é contínua até a morte do animal (CLARKE, 2008).

Figura 6 – Cavidades de reabsorção (*Erosion Rooms*, ER) em costela de *Susisuchus anatoceps*.

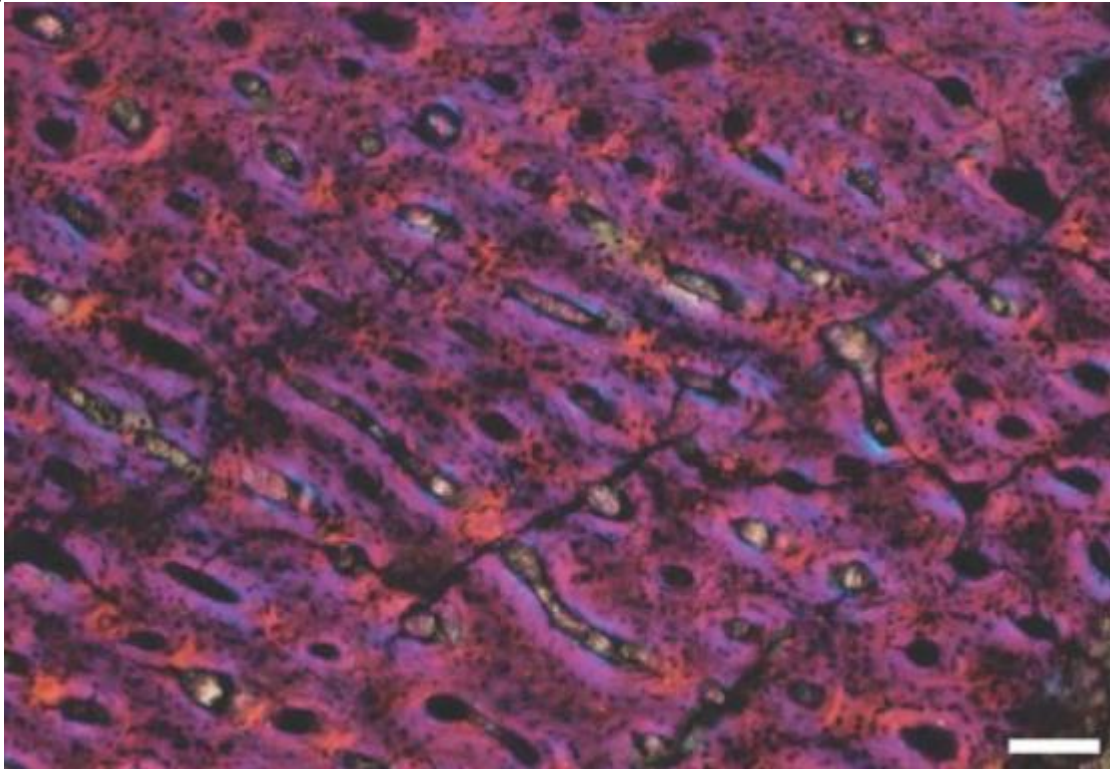


Fonte: Retirado de Sayão et al. (2016).

As estruturas microscópicas testemunham a remodelagem óssea durante seu crescimento, no qual várias regiões são realocadas para novas posições na medida em que o osso cresce e sofre estresse mecânico (ENLOW, 1969; MARKS; ODGREN, 1996).

Os ossos contêm vasos sanguíneos rodeados por anéis ósseos concêntricos denominados de ósteons. Quando a formação óssea é rápida, a matriz é aleatória e desorganizada, resultando em um tecido ósseo entrelaçado. Esse tecido engloba os vasos sanguíneos e, o osso lamelar posteriormente é depositado ao redor desses vasos, formando os ósteons primários (Fig. 8), permitindo que o tecido seja definido como fibrolamelar (Fig. 7) (CHINSAMY, 1997). A espessura do tecido fibrolamelar, que é formado principalmente por ósteons primários (Fig. 4), ajuda a estimar a taxa de deposição óssea e também indica a taxa de metabolismo basal do indivíduo (PADIAN; RICQLÈS; HORNER, 2001).

Figura 7 – Complexo fibrolamelar em tíbia de *Proterosuchus* com vários ósteons primários distribuídos. Escala: 100 μ m.

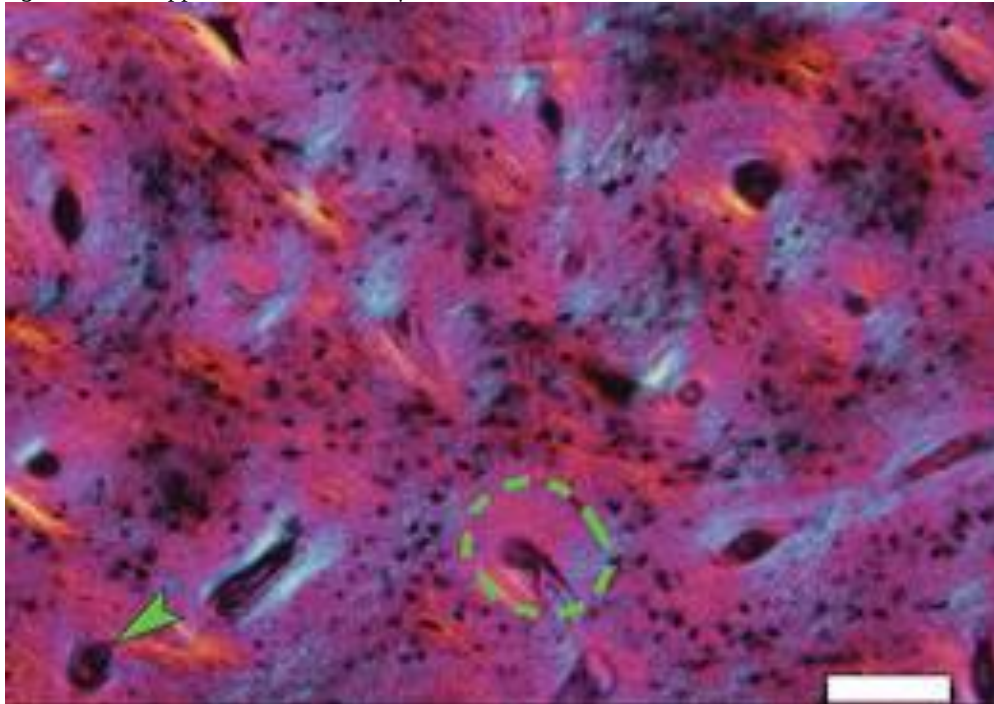


Fonte: Retirado de Botha-Brink e Smith (2011).

Nos animais vivos, o tecido fibrolamelar reflete altas taxas de crescimento e sugere, para auxiliar este crescimento, altas taxas metabólicas basais (PADIAN; RICQLÈS; HORNER, 2001). É o tecido predominantemente encontrado nos ossos de Ornitosuchia; já nos ossos dos Pseudosuchia são dominantes as zonas lamelares cíclicas e canais vasculares simples que refletem crescimento mais lento e sugerem baixo metabolismo basal (NAKAJIMA; HOUSSAYE; ENDO, 2014; RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 2003). Por exemplo, a presença de abundantes canais vasculares radiais no complexo fibrolamelar e ausência de anéis de crescimento em *Proterosuchus* sugeriram que o indivíduo SAM-PK-K140b apresentava um crescimento rápido no período de sua morte (BOTHABRINK; SMITH, 2011).

Os ósteons secundários (Fig. 9) resultam da remodelagem óssea e são produzidos pelo processo denominado reconstrução haversiana. Isso envolve a remoção do osso ao redor do canal vascular pelos osteoclastos, seguida pela subsequente reposição óssea na cavidade de erosão pelos osteoblastos (CHINSAMY, 1997).

Figura 8 – Ósteons primários (rodeado pelas linhas tracejadas) e canais primários (indicados por seta verde) em tíbia de *Alligator mississippiensis*. Escala: 100 μ m.

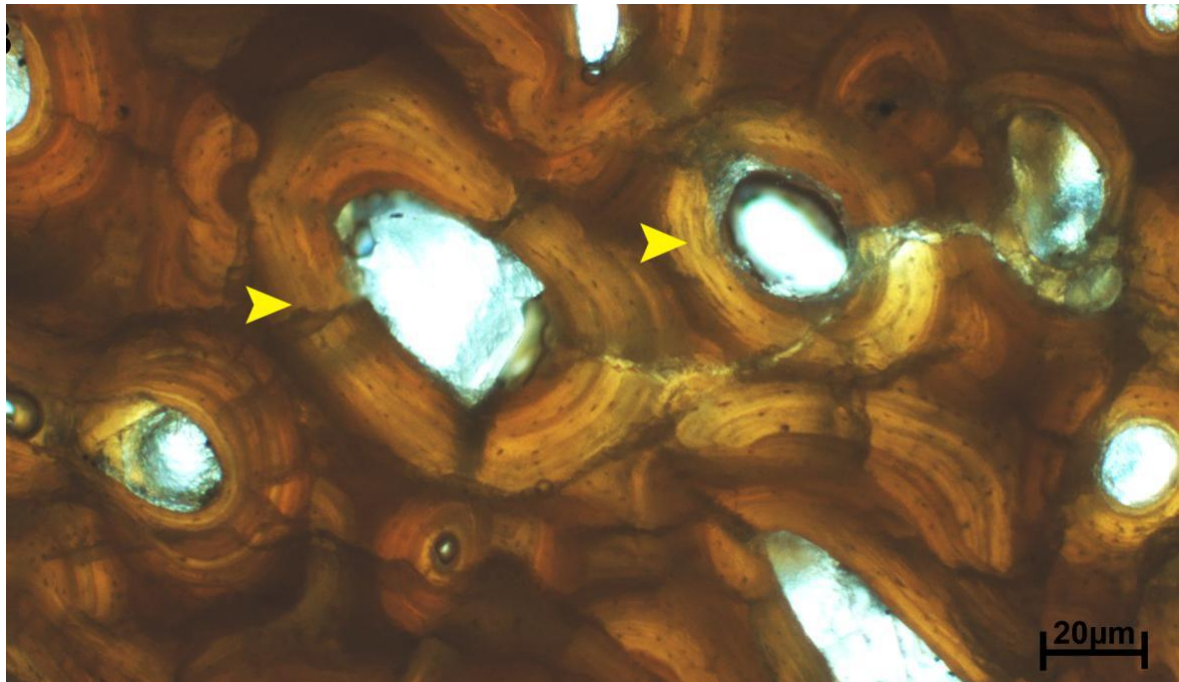


Fonte: Adaptado de Woodward, Horner e Farlow (2014).

As funções dos ósteons secundários de acordo com Enlow (1962) são: adaptações aos estresses mecânicos; mobilização e redistribuição dos minerais; realocação do tecido ósseo necrótico e manutenção dos ligamentos ósseos com os músculos. Os ossos possuem vasos sanguíneos (canais de Havers e canais de Volkmann), os quais se conectam e formam uma rede sanguínea anastomosada. A caracterização da orientação dos canais vasculares é fundamental à compreensão da função e crescimento ósseo (Enlow, 1962) (Fig. 10).

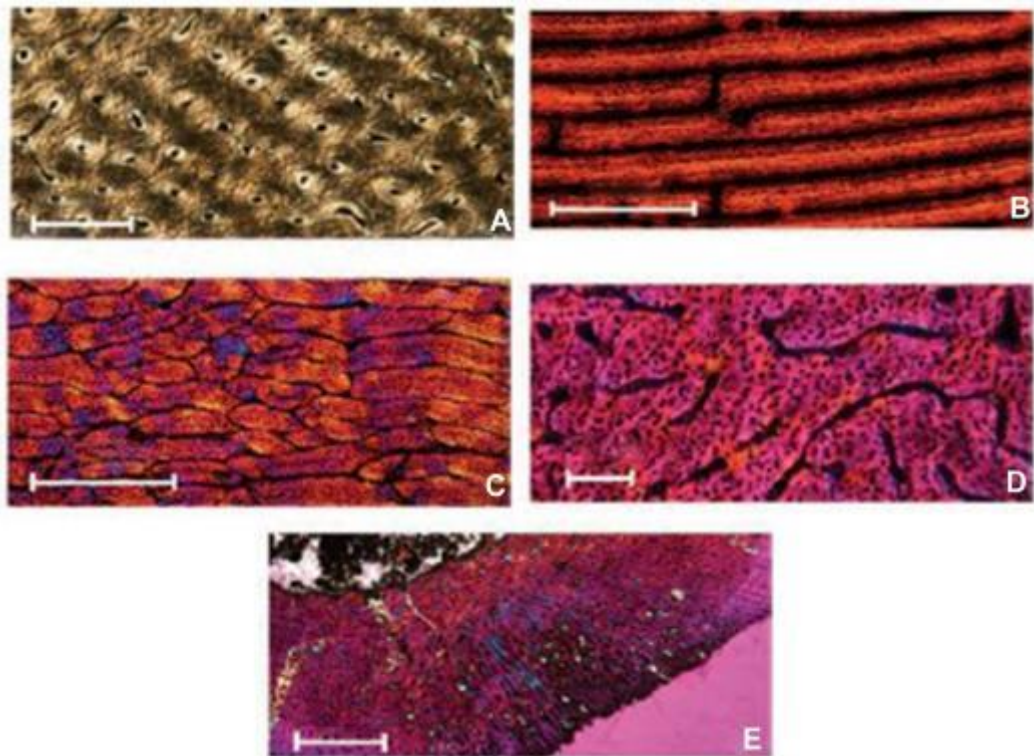
Os osteócitos são células derivadas dos osteoblastos que se incorporam na matriz óssea durante o crescimento ósseo (FRANZ-ODENDAAL; HALL; WITTEN, 2006). Estas células raramente são preservadas, porém há estudos que identificaram osteócitos em dinossauros (SCHWEITZER, 2011; SCHWEITZER et al., 2013). Geralmente, só as lacunas dos osteócitos são preservadas e observadas nas lâminas (Fig. 11), uma vez que estas lacunas são espaços onde estas células residiam dentro do tecido ósseo. As lacunas são conectadas entre si por pequenos poros chamados canalículos (MARKS; POPOFF, 1988). Essa rede de conexão possui função mecanossensitiva (KLEIN-NULEND et al., 2013).

Figura 9 – Ósteons secundários (indicados por setas amarelas) em costela de *Guarinisuchus munizi*. Escala: 20 μm .



Fonte: Retirado de Andrade et al. (2015).

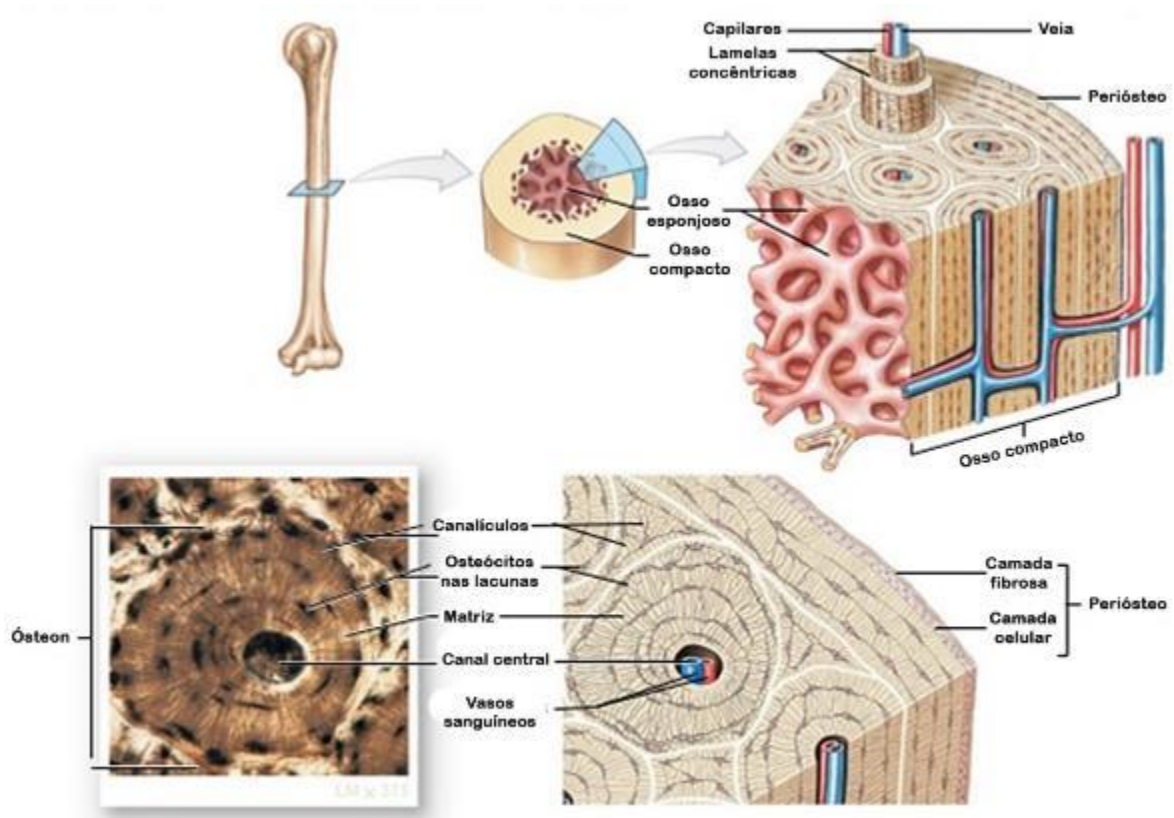
Figura 10 – A–E: Microfotografias ilustrando a orientação dos canais vasculares no córtex ósseo. A: Canais longitudinais em tíbia do Theropoda, *Coelophysis*. Escala: 100 μm ; B: Canais laminares da tíbia do Theropoda, *Allosaurus*. Escala: 500 μm ; C: Canais plexiformes da tíbia de uma ema, *Rhea*. Escala: 500 μm ; D: Canais reticulares da falange do pterossauro, *Pterodactylus*. Escala: 100 μm ; E: Canais radiais do fêmur do Ornithopoda, *Maiasaura* (juvenil). Escala: 1000 μm .



Fonte: Retirado de Padian e Lamm (2013).

Os osteócitos também ajudam na manutenção da homeostase, pois eles sinalizam para outros osteócitos, osteoblastos e osteoclastos sobre danos no tecido ou mudanças por estresse ambiental, assim eles inibem ou promovem a remodelagem óssea (TETI; ZALLONE, 2009). As lacunas dessas células são preservadas nos ossos fossilizados e fornecem um bom modelo de forma, tamanho e densidade dos osteócitos dos animais em vida (STEIN; WERNER, 2013). A densidade das lacunas dos osteócitos (*Osteocyte Lacunar Density*, OLD) no córtex dos ossos dos membros de tetrápodes fósseis sugere relação com força mecânica e diferencial de carga; taxas de metabolismo basal e de crescimento (RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 2003); e locais de ligamentos musculares (BYBEE; LEE; LAMM, 2006).

Figura 11 – Esquema indicando a organização anatômica e histológica geral do osso.



Fonte: Retirado de Pearson Education Inc. 2012.

As microestruturas indicadoras de crescimento são as marcas de crescimento cíclico (*Cyclical Growth Marks*, CGMs), que estão registradas nas estruturas ósseas dos Tetrápoda, por ciclos anuais (CUBO et al., 2012; EVANS et al., 2015; NAKAJIMA; HOUSSAYE; ENDO, 2014). Estas marcas variam por indivíduo e por ano, em diferentes tipos de ossos. As linhas de pausa de crescimento (*Lines of Arrested Growth*, LAGs) são um tipo de CGMs (WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2014) e ocorrem como finas linhas que indicam uma

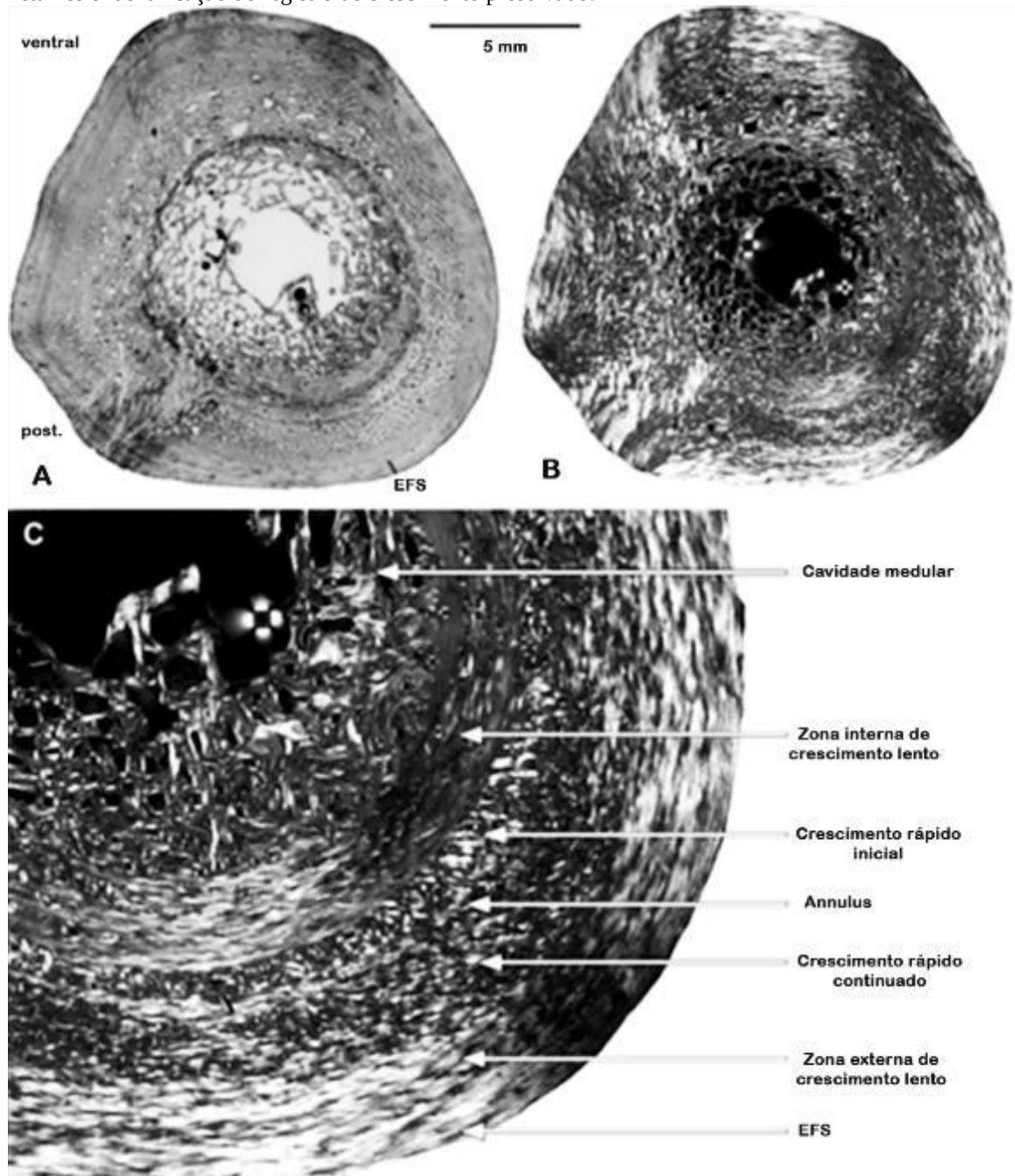
área de tecido permineralizado formado devido a parada de crescimento temporário, após um período de um ano de deposição óssea. Elas ocorrem paralelas à margem do periósteo, contornando o osso e não erodem os ósteons (WILSON; CHIN, 2014). Por isso, elas são usadas para estimar a idade do indivíduo. O segundo tipo de CGMs são os anéis de crescimento, denominados de *Annuli* (WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2014). Estes anéis de crescimento são depósitos regulares de tecido ósseo ao longo do córtex, frequentemente caracterizados pela redução do osteócitos e/ou densidade do canal vascular (WILSON; CHIN, 2014).

As marcas de crescimento fortemente espaçadas entre tecidos avasculares na margem externa do córtex que são usadas para inferir a maturidade somática dos indivíduos. Estas lamelas circunferenciais são chamadas de Sistema fundamental externo (*External Fundamental System*, EFS) (HORNER et al., 1999) (Fig. 12) (KLEIN; SCHEYER; TÜTKEN, 2009) ou Lamelas circunferenciais externas (*Outer Circumferential Layer*, OCL) (ENLOW; BROWN, 1957) (ver ANDRADE et al., 2015 para revisão).

No geral, o arcabouço ósseo é adaptado ao peso do animal e para propriedades mecânicas do osso, por exemplo, os ossos dos membros forneceram melhores resultados para estudos histológicos, pois contiveram o mínimo de tecido ósseo secundário nas partes médias da diáfise, portanto eles exibiram o registro mais completo do crescimento do indivíduo (BOTHABRINK; SMITH, 2011); os de origem dérmica, tais como osteodermos também foram utilizados (KLEIN; SCHEYER; TÜTKEN, 2009).

Wall (1983) mediu o volume e o peso dos ossos dos membros de mamíferos aquáticos e terrestres. Ele concluiu que os de animais aquáticos tinham maiores densidades do que os terrestres e sugeriu que animais aquáticos usam um aumento da compactação da massa óssea para atingir a flutuabilidade na água e neutralizar a boiância dos pulmões. Chinsamy (1991) identificou um modelo semelhante, no qual crocodilos de hábitos aquáticos apresentam maiores espessuras nas paredes ósseas comparadas aos terrestres.

Figura 12 – A: Secção do fêmur em *Alligator mississippiensis* sob a luz natural e B: Sob a luz polarizada; C: Detalhes e identificação do registro de crescimento preservado.



Fonte: Retirado de Klein, Scheyer e Tütken (2009).

1.3 GEOLOGIA REGIONAL

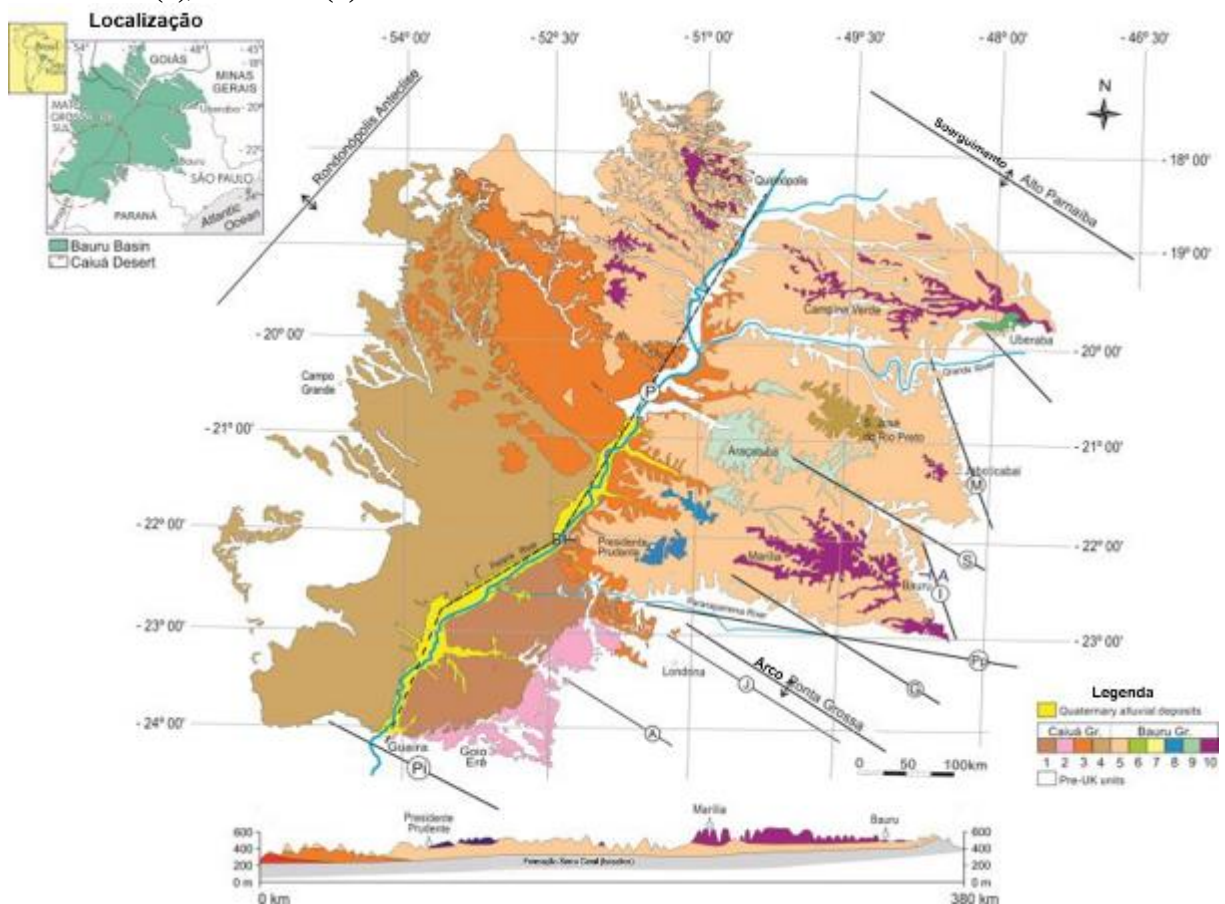
1.3.1 Supersequência Bauru

A estratigrafia desta da Supersequência Bauru (SSB) é motivo de controvérsia entre os pesquisadores, sendo que há duas correntes principais: representadas por Almeida (1964) e

Fernandes e Coimbra (1996, 2000). O primeiro estudo considerou a sedimentação ocorrida no Cretáceo Superior como parte da Bacia do Paraná. Por outro lado, Fernandes e Coimbra (1996) propuseram o nome ‘Bacia Bauru’ para essa nova área de acumulação sedimentar.

Neste trabalho utilizamos a estratigrafia proposta por Fernandes e Coimbra (2000) e revisada por Fernandes e Ribeiro (2015), que propuseram a divisão da formação Adamantina (sensu SOARES et al., 1980) em três formações distintas: Vale do Rio do Peixe, São José do Rio Preto e Presidente Prudente. Atualmente a SSB apresenta forma de borboleta e tem como principal eixo, o Rio Paraná (Fig. 13) (BATEZELLI, 2015; FERNANDES; COIMBRA, 2000; FERNANDES; RIBEIRO, 2015).

Figura 13 – Mapa da litoestratigrafia da Bacia Bauru: 1 – Fm. Rio Paraná, 2 – Fm. Goio Erê, 3 – Fm. Santo Anastácio, 4 – Gr. Caiuá, 5 – Fm. Vale do Rio do Peixe, 6 – Fm. Uberaba, 7 – Fm. São José do Rio Preto, 8 – Fm. Presidente Prudente, 9 – Fm. Araçatuba, 10 – Fm. Marília. Alinhamentos: Rio Piquirí (Pi), Rio Alonzo (A), São Jerônimo-Curiúva (J), Guapiara (G), Paranapanema (Pp), Ibitinga-Botucatu (I), Rio Moji Guaçu (M), São Carlos-Leme (S), Rio Paraná (P).



Fonte: Fernandes e Ribeiro (2015).

A Supersequência Bauru foi formada dentro da plataforma sul-americana após o riftamento do megacontinente gondwânico e início da evolução do Oceano Atlântico-Sul

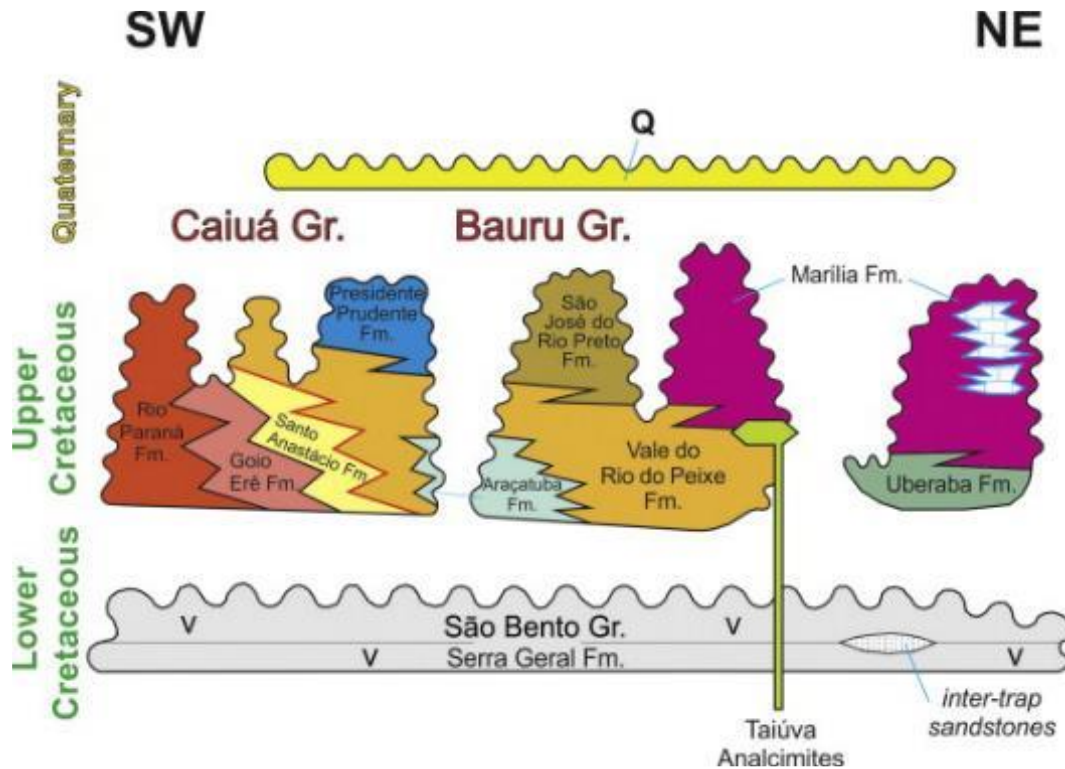
durante o Cretáceo Inferior (FERNANDES; RIBEIRO, 2015). Consequentemente, houve a subsidência causada pelo novo ajustamento isostático, como resultado do acúmulo de cerca de 2000 metros de derrames basálticos da Formação Serra Geral, da Província basáltica continental Paraná-Etendeka. Esta formação pertence ao Grupo São Bento (FERNANDES; COIMBRA, 2000) e constitui o embasamento da Supersequência Bauru (BATEZELLI, 2015), apresentando um contato discordante com a mesma (MILANI et al., 2007).

A atividade vulcânica cessou no Cretáceo Inferior e a área que se tornaria a Supersequência Bauru permaneceu exposta, embora em subsidência até o nível de base, o que permitiu a acumulação de sedimentos durante do Cretáceo Superior (FERNANDES; RIBEIRO, 2015); sua espessura máxima é de cerca de 300 metros depositados durante o Coniaciano ao Maastrichtiano (FERNANDES; RIBEIRO, 2015). A SSB abrange uma área de 370.000 km², nos Estados de Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Mato Grosso do Sul, Goiás e Mato Grosso e Nordeste do Paraguai.

A Supersequência é dividida em dois grupos: Caiuá e Bauru, os quais são depositados respectivamente na parte ocidental e oriental (sensu FERNANDES; COIMBRA, 1996, 2000). A mudança lateral entre os grupos é gradual e interdigitada. O primeiro corresponde aos sistemas eólicos no interior do Deserto Caiuá (FERNANDES; COIMBRA, 1994) e constitui as formações: Rio Paraná, Goio Erê e Santo Anastácio. O segundo grupo corresponde a depósitos relacionados aos sistemas de clima semiárido e representa as formações: Vale do Rio do Peixe, Araçatuba, Uberaba, São José do Rio Preto, Presidente Prudente e Formação Marília (Fig. 14) (FERNANDES; COIMBRA, 2000; FERNANDES, 1998; MILANI et al., 2007; SILVA; KIANG; CAETANO-CHANG, 2009).

O preenchimento da SSB ocorreu em duas principais fases: a primeira aconteceu em condições desérticas no interior da supersequência e a segunda ocorreu em condições semiáridas às margens, onde tinha disponível mais água (sistema fluvial-eólico). A primeira fase corresponde ao soterramento do substrato basáltico por uma extensa cobertura arenosa, formada principalmente por depósitos de lençóis de areia com dunas de tamanhos moderados e depósitos de *loess* intercalados. Neste estágio, a atividade fluvial foi restrita aos rios efêmeros no deserto. Os sistemas desérticos compreendem as formações: Vale do Rio do Peixe, Santo Anastácio, Goio Erê e Rio Paraná. No estágio inicial de preenchimento, o relevo original do substrato criou condições endorreicas na zona interior da região, onde uma ampla área pantanosa foi estabelecida durante o estágio seguinte de clima semiárido (FERNANDES; RIBEIRO, 2015).

Figura 14 – Carta Cronolitoestratigráfica da parte oriental da Supersequência Bauru segundo Fernandes e Coimbra (2000). Nesta representação a Formação Adamantina corresponde as formações: Presidente Prudente, São José do Rio Preto e Vale do Rio do Peixe. Pode-se observar que os contatos entre as formações Vale do Rio do Peixe e Marília, e Uberaba e Marília ocorrem de modo gradacional.



Fonte: Fernandes e Ribeiro (2015).

A Formação Rio Paraná compreende depósitos de complexos de dunas de cristas sinuosas eólicas de grande porte (*draas*), de região central de sand sea. A formação Goio Erê é caracterizada por depósitos periféricos, de dunas eólicas de porte moderado, de cristas sinuosas, e interdunas úmidas/aquosas. A Formação Santo Anastácio consiste de depósitos de lençóis de areia, essencialmente secos, acumulados em extensas e monótonas planícies desérticas, marginais aos grandes complexos de dunas do Deserto Caiuá e raramente, depósitos de enxurradas de chuvas torrenciais eventuais, denominados *wadis* (FERNANDES; COIMBRA, 2000; FERNANDES; RIBEIRO, 2015).

A Formação Vale do Rio do Peixe constitui depósitos eólicos; a Formação Araçatuba acumulou-se em ambiente paludial de águas salinas rasas e calmas, com períodos de exposição; a Formação Uberaba, corresponde a depósitos de sistema fluvial entrelaçado e de fluxos em lençol (FERNANDES; RIBEIRO, 2015).

Na segunda fase da sedimentação importantes sistemas fluviais foram desenvolvidos e houve uma reativação tectônica que resultou no avanço de leques aluviais na área. Os

sistemas eólico-fluviais compõem as formações: Marília, São José do Rio Preto e Presidente Prudente. Ainda sobre a Formação Marília, o Membro Echaporã tem deposição eólica formada por lençóis arenosos e os membros Serra da Galga e Ponte Alta são formados na parte distal dos sistemas de leques aluviais, estes dois últimos ocorrem apenas no triângulo mineiro, Minas Gerais. O clima permaneceu quente e seco durante estas fases de sedimentação com condições desérticas dentro da bacia (FERNANDES; RIBEIRO, 2015).

A Supersequência Bauru possui grande diversidade de fósseis e icnofósseis em seus estratos. Particularmente, o Grupo Bauru fornece um importante cenário da biota terrestre do Mesozoico brasileiro (MENEGAZZO; BERTINI; MANZINI, 2015). Este grupo detém a maior diversidade de Crocodyliformes gondwânicos do Brasil (CAMPOS et al., 2011; CARVALHO; BERTINI, 1999; CARVALHO; RIBEIRO; AVILLA, 2004; CARVALHO; VASCONCELLOS; TAVARES, 2007; KELLNER et al., 2011; NASCIMENTO; ZAHER, 2010; NOBRE; CARVALHO, 2006; NOBRE et al., 2007; PRICE, 1955; RIFF et al., 2012).

1.3.1.1 Formação Vale do Rio do Peixe

A Formação Vale do Rio do Peixe (segundo Fernandes e Coimbra, 2000) é a maior unidade na parte leste da SSB, com afloramentos em grande parte da região oeste de São Paulo e do Triângulo Mineiro (MG). A idade desta formação data do Campaniano–Maastrichtiano (ZAHER et al., 2006). Esta Formação encontra-se sobreposta de forma gradativa sobre a Formação Araçatuba apresentando contato sub-horizontal, não erosivo, que reflete o progressivo de assoreamento eólico do Pantanal Araçatuba (FERNANDES; COIMBRA, 2000). A Formação ocorreu devido à ação eólica em áreas de planície e *wadis*. Sua espessura máxima é de 100 metros (FERNANDES; COIMBRA, 2000; FERNANDES; RIBEIRO, 2015; MILANI et al., 2007).

Esta formação compreende estratos tabulares de arenitos finos de coloração amarronzada clara, rosada a alaranjada, estes arenitos são intercalados com siltitos ou lamitos arenosos de cor creme a marrom, nos estratos maciços ocorrem zonas de estratificação/laminação plano-paralela grosseira, formadas por: a) superfícies onduladas às vezes com laminação interna; b) ondulações de adesão; ou c) planos bem definidos, com lineação de partição, apresenta cimentação por carbonato de cálcio pontuais (FERNANDES; COIMBRA, 2000).

Os estratos siltosos são mais frequentes na parte ocidental e norte da área. Têm cores creme a marrom, estrutura maciça ou estratificação plano-paralela mal definida, fendas de dessecação e bioturbação, com seleção moderada e grãos arredondados a subarredondados de quartzo e hematita (FERNANDES; COIMBRA, 2000; FERNANDES; RIBEIRO, 2015; MILANI et al., 2007). Embora as litofácies arenosas sejam predominantes, há maior frequência de intercalações lamíticas rumo ao vale do Rio Paraná. No sudoeste da área, a Formação Vale do Rio do Peixe apresenta unidades de ambiente desértico no interior, com aumento da frequência e do porte das intercalações com estratificação cruzada de origem eólica (FERNANDES; COIMBRA, 2000).

1.3.1.2 Formação Presidente Prudente

A Formação Presidente Prudente (Fig. 15) ocorre na parte superior de interflúvios dos rios do Peixe e Paranapanema (região de Presidente Prudente), assim como dos rios Aguapeí e do Peixe nas cotas mais altas desses interflúvios, abaixo das quais aflora a Formação Vale do Rio do Peixe. O contato entre elas é interdigitado, denotando a gradual instalação de depósitos fluviais da Formação Presidente Prudente sobre a os depósitos eólicos da Formação Vale do Rio do Peixe. A Formação Presidente Prudente tem espessura máxima em torno de 50 metros e data do Campaniano–Maastrichtiano (FERNANDES; COIMBRA, 2000; FERNANDES; RIBEIRO, 2015; MILANI et al., 2007).

Essa formação depositou-se em sistema fluvial meandrante arenoso fino, de canais rasos com sinuosidade relativamente baixa. A unidade é composta pela alternância de depósitos de preenchimento de canais amplos e rasos, com depósitos de planícies de inundação e de rompimento de diques marginais (*crevasses*). A baixa declividade regional determinou o caráter meandrante das áreas interiores da área. Nas litofácies de *crevasses* encontram-se fósseis de vertebrados mais articulados, como tartarugas e crocodilos (Fig. 16) (CAMPOS et al., 2011; FERNANDES; COIMBRA, 2000; FERNANDES; RIBEIRO, 2015; FERNANDES, 1998; MILANI et al., 2007).

Figura 15 – Afloramento da Formação Presidente Prudente localizado entre as cidades de Pirapozinho e Presidente Prudente.



Foto: Gustavo Oliveira.

Figura 16 – Registro de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V) *in situ* em afloramento da Formação Presidente Prudente, localizado entre as cidades de Pirapozinho e Presidente Prudente, em matriz lamítica.



Foto: Gustavo Oliveira.

1.3.1.3 Contexto deposicional de *Marillasuchus amarali* e *Pepesuchus deiseae*

Tanto *Pepesuchus deiseae* quanto *Marillasuchus amarali* são notossúquios que habitaram áreas da região sudeste do Brasil durante o Cretáceo Superior. O ambiente onde os fósseis foram coletados possuía clima semiárido. *Marillasuchus amarali* é proveniente da Formação Vale do Rio do Peixe, Grupo Bauru (sensu FERNANDES; COIMBRA, 2000), representada por depósitos de arenitos intercalados com siltitos e lamitos arenosos. Os arenitos consistem principalmente de depósitos eólicos, enquanto os lamitos foram provavelmente depositados em depressões de corpos aquosos efêmeros durante períodos de inundações (FERNANDES; COIMBRA, 2000). Os ossos estavam envolvidos em matriz arenítica proveniente do afloramento da margem direita do córrego Água Formosa, 10 km ao sul da cidade de Marília e 500 m da estrada secundária entre Marília e a localidade de Ocaçu, São Paulo. Os fósseis foram encontrados articulados e associados a outros indivíduos

de *M. amarali*, sugerindo que os animais foram fossilizados no local onde morreram. Nesta formação foram coletados também outros crocodyliformes baurusuquídeos (CARVALHO; CAMPOS; NOBRE, 2005; MONTEFELTRO; LARSSON; LANGER, 2011; NASCIMENTO; ZAHER, 2010)

O local onde *Pepesuchus* foi coletado é comumente chamado de ‘Tartaruguito’, pertencente a Formação Presidente Prudente (sensu FERNANDES; COIMBRA, 2000) e possui matriz lamítica. O afloramento fica próximo ao Km 736 da antiga rodovia Sorocabana, entre as cidades de Pirapozinho e Presidente Prudente, São Paulo (22°13’14.9”S, 51°25’58.3”W) (CAMPOS et al., 2011). A litologia do Tartaruguito é composta por ciclos alternados de arenitos e lamitos depositados em sistema meandrante com *crevasses* (FERNANDES; COIMBRA, 2000). O material de *Pepesuchus deiseae* foi coletado em ambiente interpretado como ribeirão com secas sazonais. Esse peirosaurídeo foi encontrado em associação com fósseis de tartarugas (*Bauruemys elegans* (Suárez, 1969) e *Roxochelys wanderleyi* Price, 1953). Esses animais provavelmente se agrupavam em corpos de água efêmeros em períodos de estiagem e morreram quando houve um período de seca prolongado (MARIANI; ROMANO, 2017; SOARES et al., 1980)

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Descrever e comparar as microestruturas osteohistológicas apresentadas pelos espécimes, que são provenientes das localidades tipo (topotipos) de *Pepesuchus deiseae* e *Mariliasuchus amarali*; e inferir sobre os padrões paleoecológicos dessas espécies.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Descrever as microestruturas histológicas dos ossos de *Pepesuchus deiseae* e *Mariliasuchus amarali*;
- Realizar a comparação paleohistológica entre as espécies;
- Identificar o estágio ontogenético dos espécimes;
- Identificar taxas de crescimento, especializações microanatômicas e biomecânicas de *Pepesuchus deiseae* e *Mariliasuchus amarali*.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 MATERIAL

O material de estudo consistiu em: uma costela, um úmero, uma ulna e um rádio do membro anterior direito, pertencentes à *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311) (Fig. 17); uma tíbia direita, um osteodermo, um ulnar esquerdo e dois metacarpais de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V) (Fig. 18). Esses ossos foram seccionados, totalizando nove secções osteohistológicas de Notosuchia do Cretáceo Superior da Formação Vale do Rio do Peixe e Formação Presidente Prudente, Grupo Bauru, Brasil.

MN 7466-V foi coletado em 2012, apresenta boa preservação com pequeno grau de deformação tafonômica. Durante o processo de fossilização houve o predomínio da permineralização por carbonatos (calcita ou aragonita), preenchendo os espaços vazios no interior dos ossos. Este material foi atribuído a *Pepesuchus deiseae* através da análise da morfologia craniana na dissertação de mestrado de Natan Santos Brilhante. Foram encontrados associados ao crânio uma série de elementos pós-crânio na matriz rochosa, tais como: escápulas, coracoide, ulna, rádio, úmero, falanges, ungueais, osteodermos, chevrons (arcos hemais) e algumas vértebras articuladas. Alguns elementos ósseos desse espécime foram utilizados no presente estudo.

UFRPE 5311 é um exemplar preservado em articulação parcial, em posição de vida, onde os ossos individualmente se encontram em bom estado de preservação, predominando processos de substituição e permineralização da cavidade medular por óxidos de ferro. UFRPE 5311 foi atribuído como pertencente à *Mariliasuchus amarali* devido a associação deste espécime com outros indivíduos completos desse táxon durante a coleta em 2010.

Os elementos ósseos tanto de *Mariliasuchus amarali* quanto de *Pepesuchus deiseae* são considerados pertencentes ao mesmo indivíduo por espécie, uma vez que os mesmos foram coletados associados a indivíduos quase completos e com muitos elementos articulados. A partir das microestruturas figuradas nas secções podemos inferir sobre a esquelotovariabilidade e esquelotocronologia em cada indivíduo. O material pertencente à *Mariliasuchus* está depositado na coleção de paleontologia do Laboratório de Paleontologia e Sistemática do Departamento de Biologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). Os espécimes de *Pepesuchus* estão depositados na coleção do Setor de

Paleovertebrados do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ).

A Tabela 1 fornece a lista dos espécimes analisados neste estudo. Ossos dos membros foram preferencialmente selecionados para a análise, pois contém o mínimo de tecido ósseo secundário (remodelado) na porção média da diáfise, portanto conservam um registro mais fidedigno do crescimento do animal (CHINSAMY, 1990; FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990; HORNER; RICQLÈS; PADIAN, 1999), permitindo uma maior compreensão da microestrutura óssea dos indivíduos.

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

Número de Tombo	Táxon	Elementos
UFRPE 5311	<i>Mariliasuchus amarali</i>	Costela
UFRPE 5311	<i>Mariliasuchus amarali</i>	Úmero
UFRPE 5311	<i>Mariliasuchus amarali</i>	Ulna
UFRPE 5311	<i>Mariliasuchus amarali</i>	Rádio
MN 7466-V	<i>Pepesuchus deiseae</i>	Metacarpo A
MN 7466-V	<i>Pepesuchus deiseae</i>	Metacarpo B
MN 7466-V	<i>Pepesuchus deiseae</i>	Ulnar
MN 7466-V	<i>Pepesuchus deiseae</i>	Osteodermo
MN 7466-V	<i>Pepesuchus deiseae</i>	Tíbia

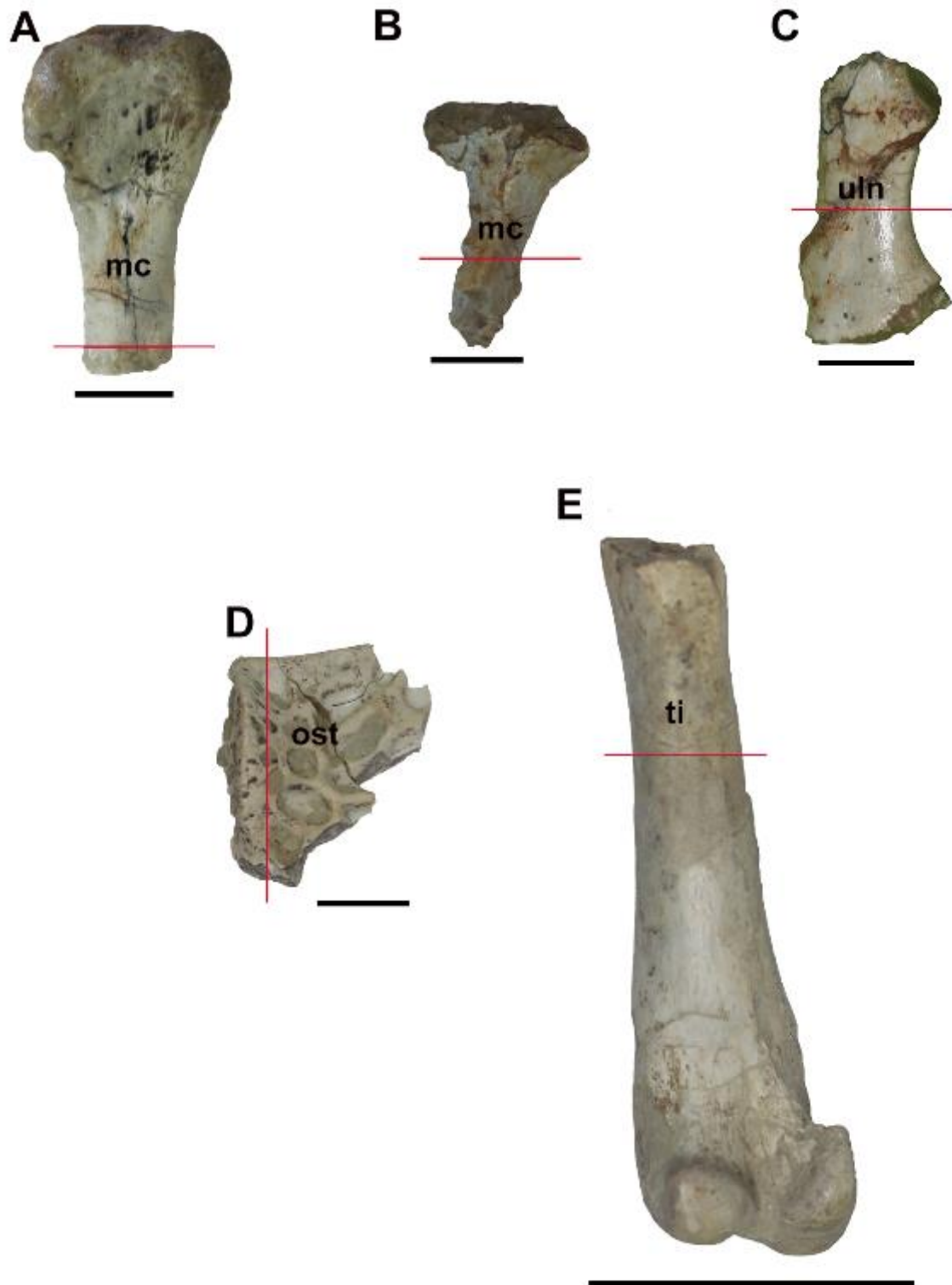
Fonte: Autora.

Figura 17 – Elementos ósseos do exemplar UFRPE 5311 de *Mariliasuchus amarali*. A: Úmero direito, vista lateral. Escala: 1 cm. B: Ulna e rádio direitos, vista lateral; C: Costelas. Escala: 5 cm. As linhas vermelhas delimitam as secções realizadas. Abreviações: Costela (c); Rádio (ra); Úmero (u) e Ulna (ul).



Foto: Autora.

Figura 18 – Elementos ósseos do exemplar MN 7466-V de *Pepesuchus deiseae*. A e B: Metacarpos; C: Ulnar esquerdo, em vista medial; D: Osteodermo, em vista dorsal. Escala: 1 cm. E: Tíbia direita em vista posterior. Escala: 5 cm. As linhas vermelhas delimitam as secções realizadas. Abreviações: Metacarpo (**mc**); Osteodermo (**ost**); Tíbia (**ti**) e Ulnar (**uln**).



3.2 PREPARAÇÃO MECÂNICA E MOLDAGEM DOS FÓSSEIS

Os exemplares MN 7466-V e UFRPE 5311 foram preparados mecanicamente, para que posterior a esse processo os espécimes fossem seccionados. Entretanto, MN 7466-V já havia sido preparado pela equipe do Museu Nacional da UFRJ quando emprestado para estudo. UFRPE 5311 foi preparado usando caneta pneumática (modelo Paleoaro PAT-2.5S com uma ponteira de carbide 2.5 stylus), acoplada a um compressor de ar portátil (Schulz AIRPlus 2,3MS) e ferramentas manuais (Fig. 19). Essa etapa foi realizada no Laboratório de Biodiversidade do Nordeste, no Centro Acadêmico de Vitória (CAV/UFPE).

Figura 19 – Ferramentas utilizadas durante a preparação mecânica dos espécimes no Laboratório de Biodiversidade do Nordeste, Centro Acadêmico de Vitória da Universidade Federal de Pernambuco.



Foto: Autora.

Anterior ao seccionamento, os elementos foram medidos, fotografados e moldados de acordo com o protocolo de Lamm (2013). As medidas externas dos ossos foram obtidas utilizando um paquímetro digital (Mitutoyo Absolute digimatic, 150 mm, Japão), os valores obtidos estão dispostos na tabela 2.

Para preservar suas informações morfológicas externas os espécimes foram moldados em borracha de silicone (Quimihal Polissil Indústria e Comércio Ltda., São Paulo, Brasil), catalisada com catalisador rápido ícone (Quimihal), numa proporção de 3%. Após 24 horas os moldes estavam prontos e então réplicas em resina (RESAPOL T-208 catalisadas com BUTANOX M50 - IBEX QUIMICOS E COMPÓSITOS, Recife, Brasil) foram produzidas para os fósseis (Fig. 20). Os moldes e réplicas estão depositados na coleção de paleontologia da UFRPE sob o tombo UFRPE 5400.

Figura 20 – Etapas da moldagem dos fósseis. A: Acamamento feito com plastilina (massa de modelar) para a tíbia direita (MN 7466-V); B: Acamamento com paredes de papelão e preenchido com borracha de silicone; C: Moldes do metacarpo A preenchidos com resina; e D: Réplica e moldes do ulnar e do metacarpo A (UFRPE 5400).

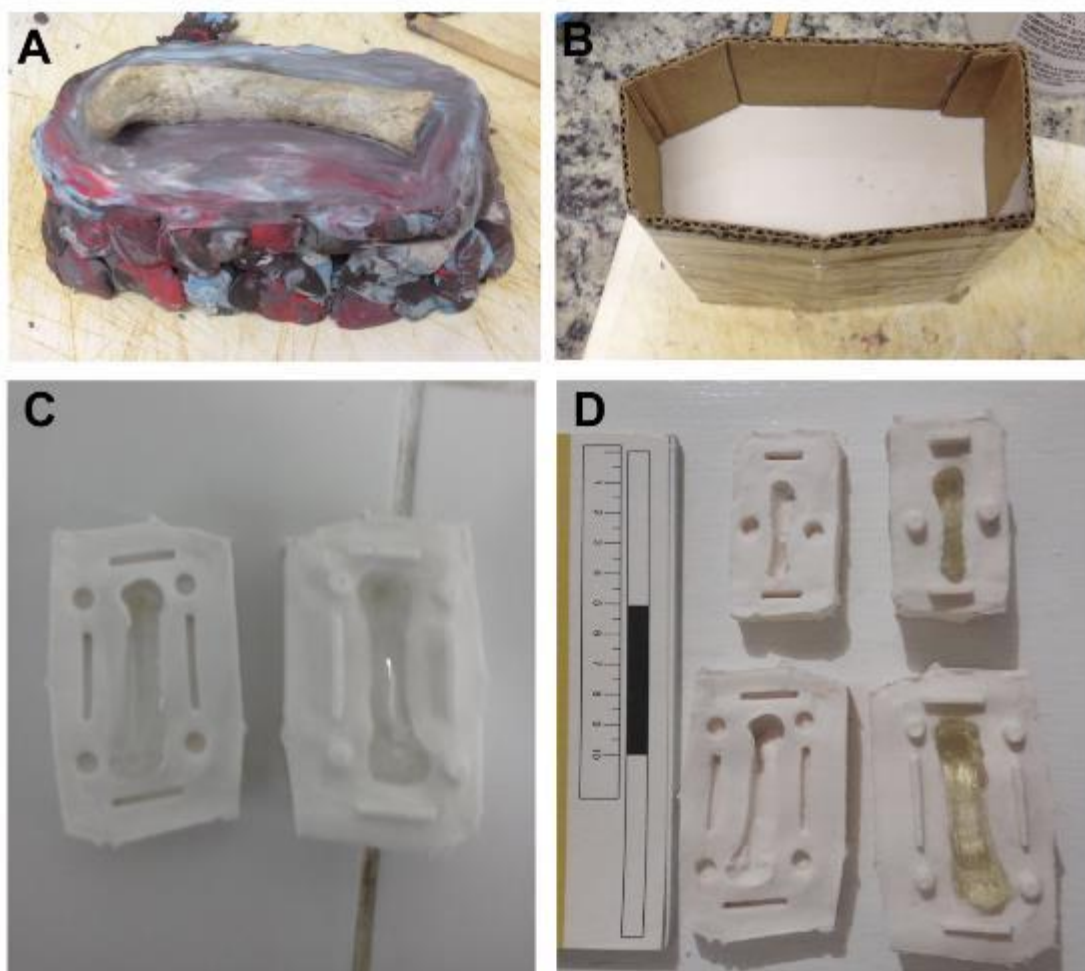


Foto: Autora.

3.3 PREPARAÇÃO DAS LÂMINAS OSTEOHISTOLÓGICAS

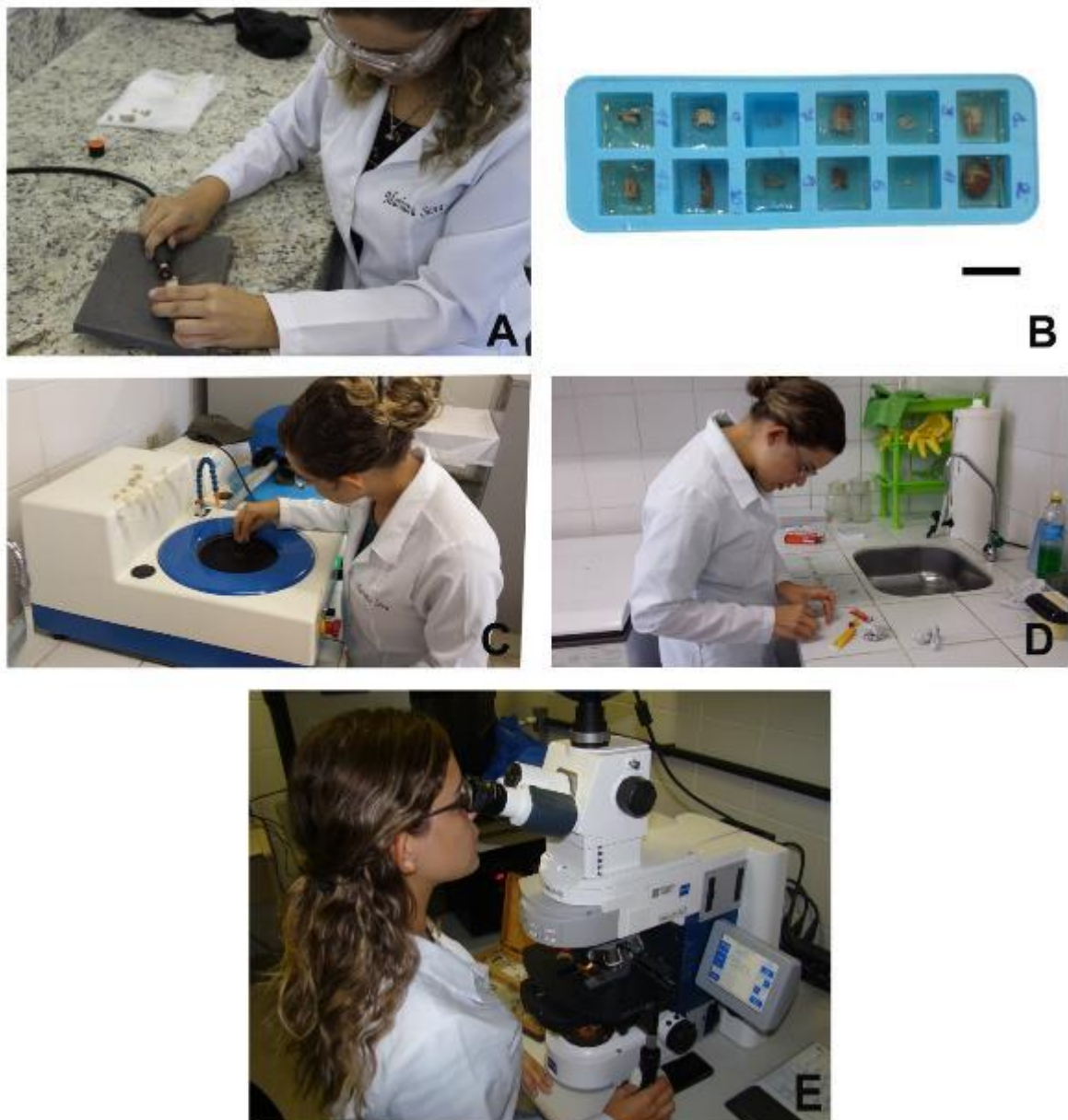
As secções de ossos longos foram transversais e feitas na porção medial da diáfise. No osteodermo, a secção foi longitudinal, retirada da quilha (CHINSAMY-TURAN, 2005; HILL, 2010). Uma vez seccionados, cada amostra foi cuidadosamente etiquetada, além disso, foi feita também uma duplicata de cada secção no Laboratório de Biodiversidade do Nordeste (BIONE/UFPE).

Cada secção por amostra com espessura média de 0,5 cm foi obtida de cada elemento, cortada com duas microretíficas de mão acopladas a discos de corte (9929 DREMEL digital 400 series e Black & Deck RT18KA) (Fig. 21A). Então, seguimos com os procedimentos padronizados em Andrade e Sayão (2014); Chinsamy e Raath (1992); Lamm (2013) e Sayão et al. (2016). As amostras foram incluídas em resina epóxi transparente, RESAPOL T-208, catalisada com BUTANOX M50 a 1% ou a 10% (IBEX QUÍMICOS E COMPÓSITOS, Recife, Brasil). Posterior à inclusão, foram deixadas a temperatura ambiente por 24 horas (Fig. 21B). Após esse período as secções incluídas foram cortadas com a micro retífica de mão acoplada a um disco de corte (9929 DREMEL digital 400 series) para retirar o excesso de resina das extremidades. É importante ressaltar que quando alguma parte do osso permaneceu exposta, o que indicou risco de se desprender durante o processo de desbastamento, foi necessário realizar uma nova inclusão de resina para incluir a parte exposta.

As secções foram desbastadas utilizando uma politriz metalográfica (AROPOL-E, Arotec LTDA), acoplada com lixas abrasivas com granulometrias de tamanho decrescentes (100/P120, 360/P400 e 1200) (Fig. 21C). Após essa etapa de polimento, esperamos a secagem dos blocos para fixá-los. Os blocos foram fixados em lâminas para microscopia (Precision® Glass line com espessura de 1 a 1.2 mm e dimensões de 26 a 76 mm) com cola Araldite-2020® (2 tubos, componente A e B, mesma quantidade de cada e misturados em superfície limpa antes de aplicar nas secções) (Fig. 21D). Esta cola é utilizada porque seu índice de refração é semelhante ao do vidro, servindo como uma “cola invisível” entre lâmina e lamínula. A face polida da secção foi fixada à lâmina. Para evitar a formação de bolhas da cola realizamos movimentos pressionando a secção sobre a lâmina. Após essa etapa aguardamos a secagem da cola por 20 minutos. Depois recomeçamos o processo de desbastar com a lixa de granulometria 100/P120 até uma espessura de 5 mm (lâmina + amostra). Em seguida, desbastamos com a lixa de granulometria 360/P400 e finalmente foi utilizada a lixa de granulometria 1200 até ser alcançada uma espessura final em torno de 30-60 micrômetros

e retirar o excesso de ranhuras. Ao longo do polimento com a segunda e terceira lixa, as lâminas foram analisadas ao microscópio ótico a fim de monitorar e verificar se as estruturas estavam evidentes.

Figura 21 – Etapas para confecção das lâminas. A: Secção de uma amostra do elemento ósseo com a micro retífica; B: Amostras incluídas em resina epóxi dentro das formas de silicone; C: Blocos incluídos em resina sendo desbastados na politriz metalográfica arrejada com água; D: Montagem das amostras incluídas às lâminas com cola Araldite-2020®; E: Análise das estruturas osteohistológicas nas lâminas sob microscópio ótico. Escala: 1 cm.



Fotos: Autora, Esaú Araújo, Rafael Andrade e Thales Nascimento.

3.4 PARÂMETROS OSTEONISTOLÓGICOS ANALISADOS

Um estudo osteonistológico envolve: descrever as amostras e, se possível, determinar as variações presentes no tecido ósseo (RAY; BOTHA; CHINSAMY, 2004). Assim foram analisados os padrões das microestruturas ósseas e os tipos de matriz óssea: osso lamelar, osso entrelaçado-fibroso e osso paralelo-fibroso. Também foram analisados tecidos ósseos complexos: fibrolamelar e sistema haversiano. Além dos padrões vasculares: laminar, longitudinal, reticular e radial.

A terminologia utilizada neste estudo segue a proposta de Francillon-Vieillot et al. (1990) para os tipos de tecido; Huttenlocker, Woodward e Hall (2013) e Scheyer e Sander (2004) para osteodermo. Para osteodermo, o termo “basal” é utilizado aqui para a face direcionada ao interior do crocodilo e o termo “externo” para a face em contato com a superfície epidérmica do animal.

3.5 ANÁLISES DAS SECÇÕES HISTOLÓGICAS

As lâminas foram observadas usando microscópios óptico e petrográfico de luz transmitida com nicóis paralelos/cruzados e compensador lambda. Imagens das secções foram obtidas utilizando uma câmera digital AxioCam (Zeiss Inc. Barcelona, Espanha), conectada a um microscópio óptico de luz transmitida Imager. M2/Axio (Zeiss Inc. Barcelona, Espanha); e petrográfico Olympus BX51 de luz transmitida (Olympus Corporation, Tóquio, Japão), acoplado a uma câmera Olympus DP26 (Olympus Corporation, Tóquio, Japão), sob luz normal e polarizada com compensador lambda (λ). As imagens foram obtidas a partir dos aumentos de 4X, 5X e 10X (Fig. 21E) com magnificação total de 46, 56 e 106. Esta etapa foi realizada no Laboratório de Biodiversidade do Nordeste (CAV/UFPE) e no Laboratório de Gemologia (UFPE/Sede).

3.6 EDIÇÃO DE IMAGENS

Para o tratamento das imagens foi utilizado o programa Adobe® Photoshop® CS6.

4 RESULTADOS

A partir da medição dos diferentes elementos ósseos dos notossúquios estudados, obtivemos os valores mostrados na tabela 2. Com relação a estrutura microanatômica, *Mariliasuchus amarali* e *Pepesuchus deiseae* mostram-se osteohistologicamente diversos. Nossos resultados indicam um crescimento diferenciado entre ossos apendiculares e ossos axiais no indivíduo de *M. amarali* e uma taxa de crescimento lenta caracterizada por tecido lamelar-zonal. No indivíduo de *P. deiseae* o metacarpo A e o osteodermo evidenciam pertencer a uma fêmea reprodutora; o ulnar parece esclarecer que a porosidade óssea também está relacionada com a pressão biomecânica exercida sobre o osso, por fim, a tíbia apresenta um crescimento característico dos eusuquianos. Segue abaixo a descrição detalhada da microestrutura óssea de cada elemento.

Tabela 2 – Medidas dos espécimes utilizados neste estudo (em milímetros). As medidas do osteodermo não foram determinadas, visto que esse material estava bastante fragmentado.

Medidas (mm)	UFRPE 5311 costela	UFRPE 5311 úmero	UFRPE 5311 ulna	UFRPE 5311 rádio	MN 7466-V metacarpo A	MN 7466-V metacarpo B	MN 7466-V ulnar esquerdo	MN 7466-V tíbia direita
Comprimento total	58.23	79.32	84.56	74.43	55.66	28.45	31.66	109.90
Largura epífise proximal	?	?	10.71	7.41	19.51	?	?	?
Largura epífise distal	?	11.58	10.67	?	13.38	?	?	32.88

Fonte: Autora.

4.1 *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311)

4.1.1 Costela

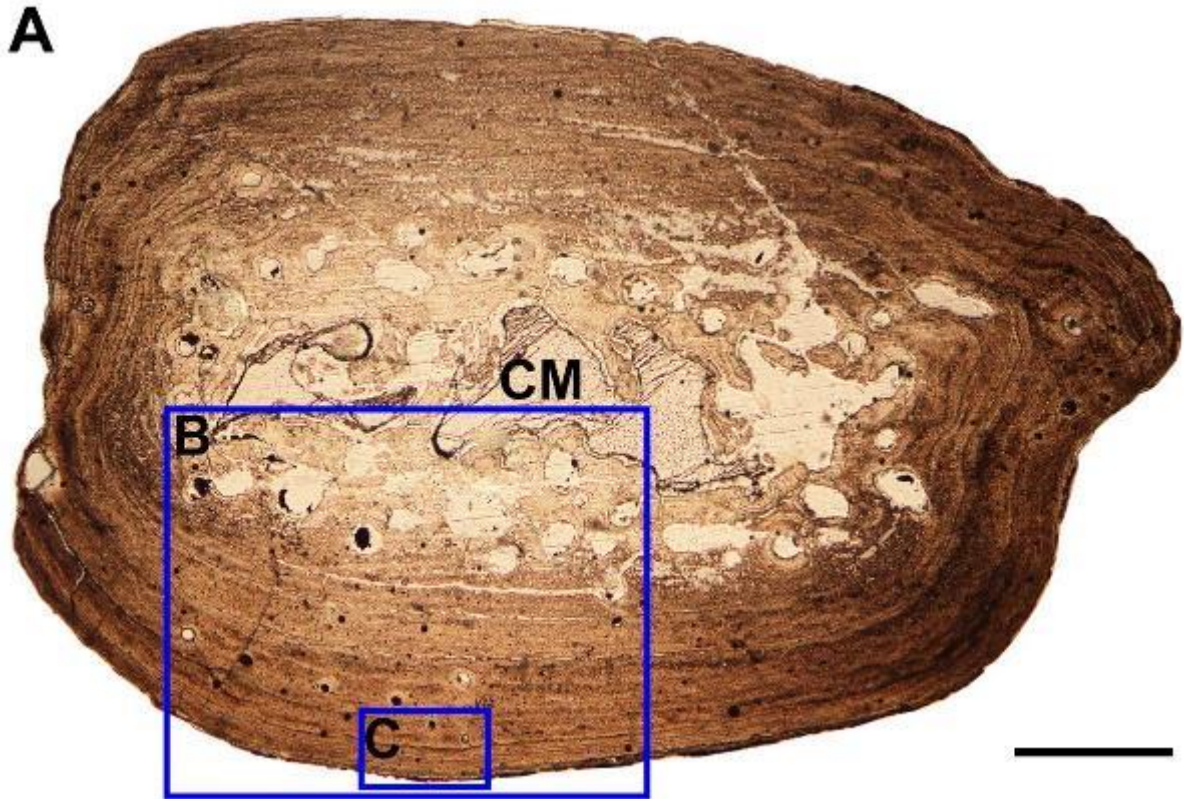
A costela de *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311) foi preservada quase completa, apenas a porção proximal estava ausente. A secção foi realizada na porção medial da diáfise (Fig. 17C).

O córtex é formado por tecido paralelo-fibroso, interrompido por linhas de pausa de crescimento (LAGs) ao longo de sua extensão (Fig. 22A). A tabela 3 indica resumidamente os tipos de tecidos corticais observados em cada elemento ósseo. Existem quatro LAGs simples e uma LAG dupla, sendo esta última a LAG mais externa (Fig. 22B). Estas estruturas dividem o córtex em seis zonas distintas de crescimento. Em direção a superfície periosteal (orientação centrífuga), a terceira zona indica o período de maior deposição óssea. Na sua margem externa o córtex é formado por tecido lamelar-zonal e apresenta lamelas circunferenciais externas (EFS) (Fig. 22C).

O processo de remodelamento é extenso na região medular, a qual é preenchida por osso esponjoso. Nesta região ocorrem diversos ósteons secundários em estágios avançado de desenvolvimento, trabéculas e cavidades de reabsorção.

A vascularização da costela é formada por poucos canais vasculares simples, ósteons primários e secundários dispersos pela região cortical e medular. Os canais vasculares simples e ósteons primários são semelhantes à luz do microscópio, porém partem de uma osteogênese distinta. A deposição de tecido lamelar de maneira centrípeta ao redor dos canais vasculares forma os ósteons primários, já os canais vasculares simples não possuem a diferenciação de tecido em volta deles. A orientação dos canais vasculares é fundamentalmente longitudinal.

Figura 22 – A: Secção transversal da costela de *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311). O córtex apresenta organização tecidual paralelo-fibrosa interrompida por LAGs, na região mais externa formada por osso lamelar-zonal ocorreu a deposição de EFS. A região medular é preenchida por tecido esponjoso com inúmeras trabéculas e cavidades de reabsorção. Escala: 1 mm. B e C: Partes ampliadas da secção evidenciando as microestruturas. Escala: 100 μ m. Abreviações: Cavidade medular (CM); Cavidades de reabsorção (CR); Canal vascular simples (CVS); Lamelas circunferenciais externas (EFS); Linha de pausa de crescimento (seta vermelha); Osteon primário (OP) e Trabécula (Tr). Imagens: Luz transmitida normal.



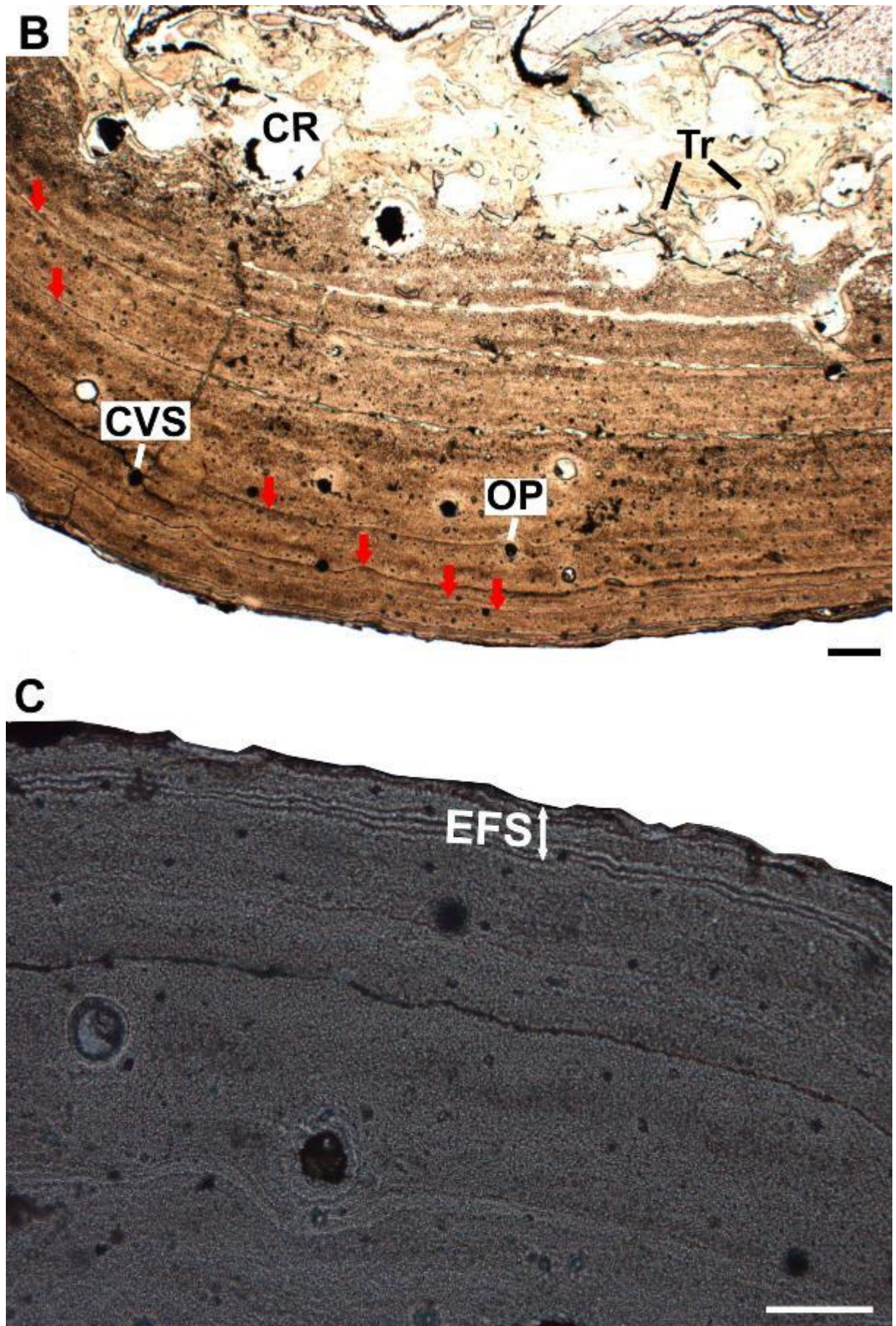


Foto: Autora.

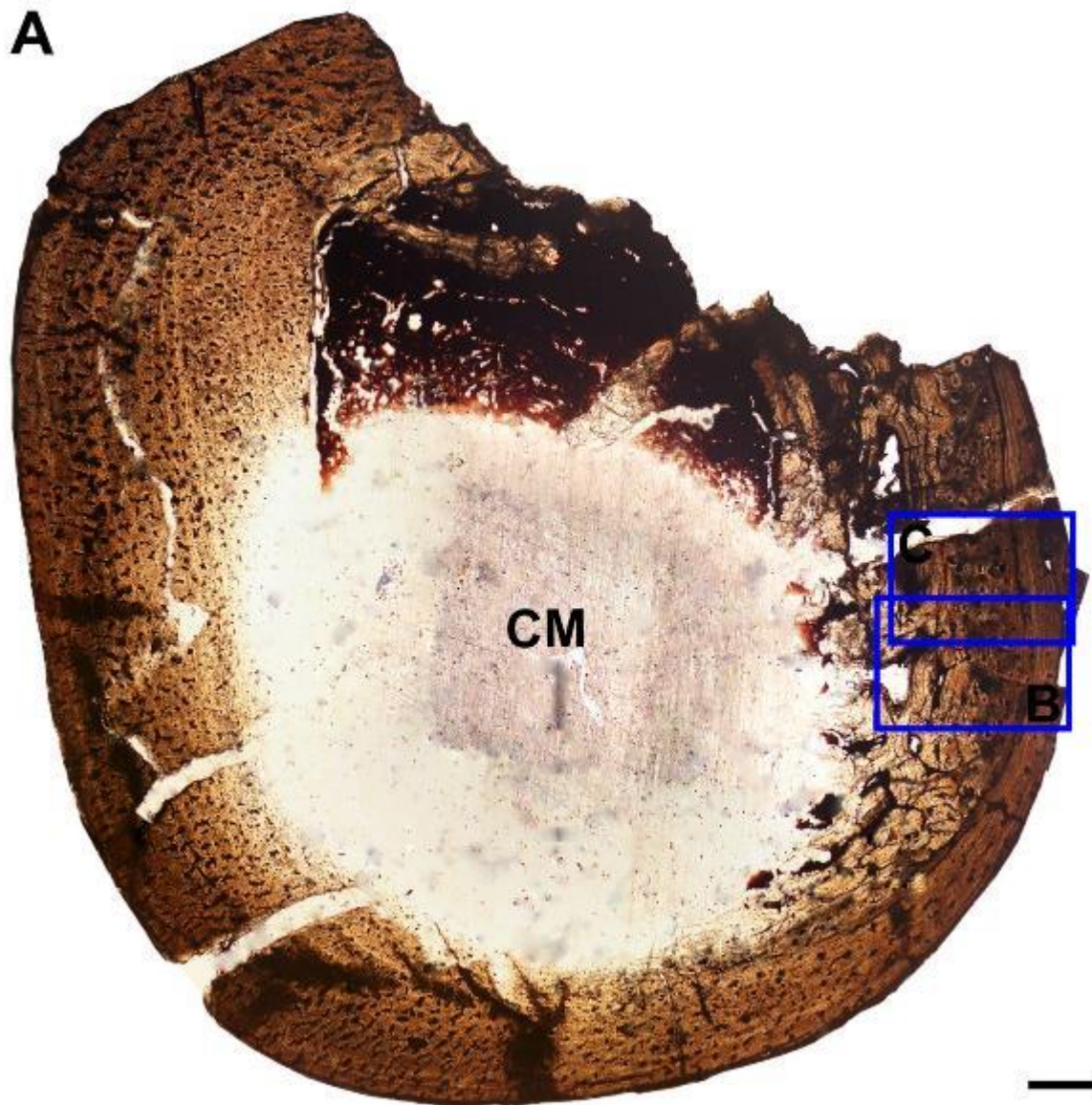
4.1.2 Úmero

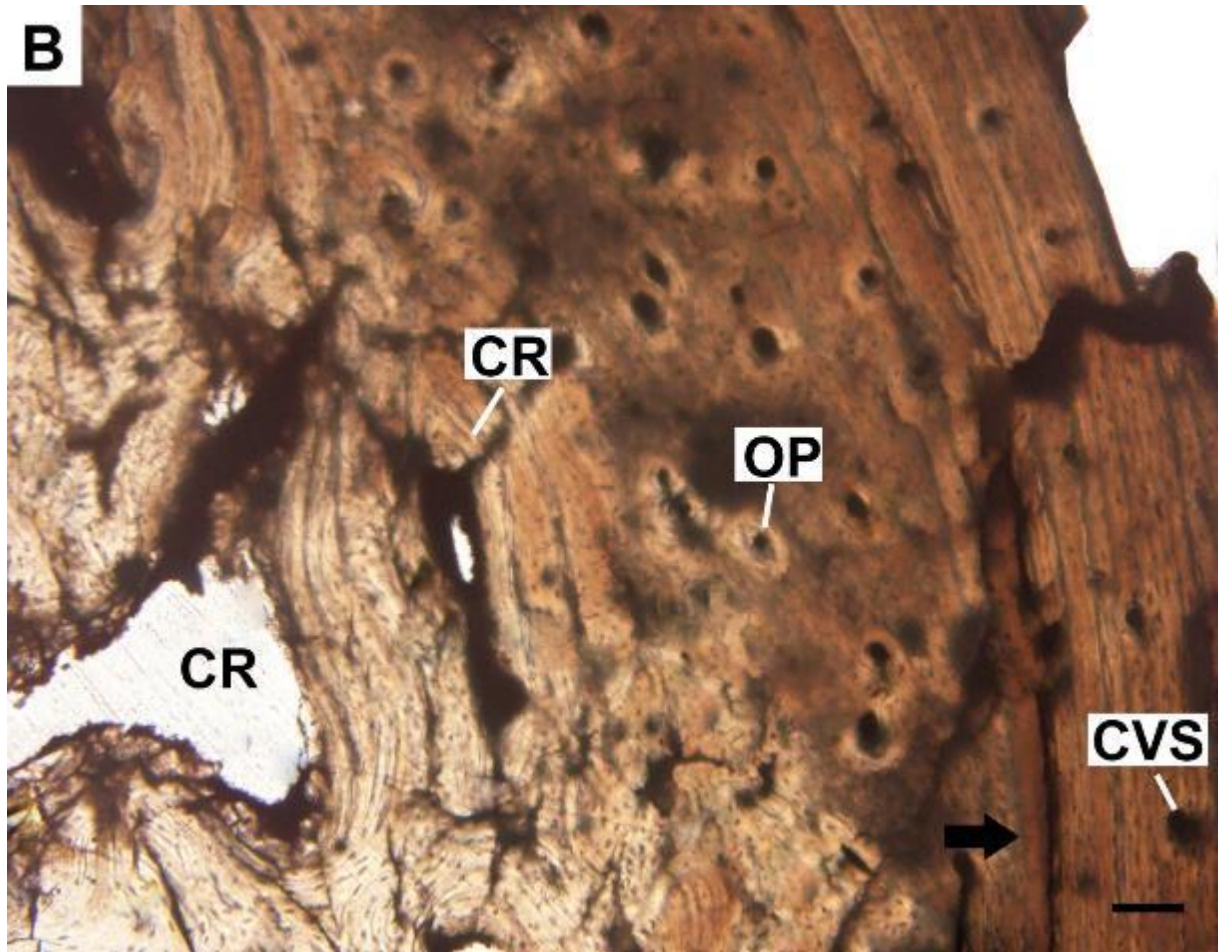
O úmero de *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311) está preservado articulado a ulna e ao rádio (Fig. 17A). É um osso bastante fraturado, porém uma porção da diáfise foi conservada completa e utilizada para esta análise.

A secção transversal do úmero (Fig. 23A) possui uma ampla cavidade medular e uma parede cortical estreita. A região periosteal apresenta um tecido lamelar-zonal interrompido por LAGs (Fig. 23C) e escassos canais vasculares simples. Nesta região ocorrem poucas lacunas dos osteócitos, estas são achatadas e seguem a direção paralela das fibras colágenas.

Uma linha de reabsorção determina a região limítrofe irregular entre o osso lamelar-zonal com o osso *compacted coarse cancellous* que forma a região endosteal (Fig. 23B). O osso *compacted coarse cancellous* é caracterizado por um extenso processo de remodelamento e formado por tecido lamelar. A vascularização é composta por canais vasculares simples com orientação longitudinal. As trabéculas são formadas por espessas camadas de osso lamelar e circundam as cavidades de reabsorção. As LAGs definem as quatro zonas de crescimento presentes na secção (Fig. 23C). As lacunas dos osteócitos possuem formas globulares e achatadas, distribuídas aleatoriamente na região endosteal. A cavidade medular do úmero estava preenchida com sedimentos, os quais foram removidos pela politriz durante a fase de preparação das secções delgadas.

Figura 23 – A: Secção transversal do úmero direito de *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311). O córtex apresenta região periosteal com organização tecidual lamelar-zonal interrompida por LAGs e partes de tecido paralelo-fibroso. Na região endosteal, há osso *compacted coarse cancellous*. Escala: 1 mm. B e C: Partes ampliadas da secção indicando as microestruturas. Escala: 200 μ m. Abreviações: Cavidade medular (CM); Cavidade de reabsorção (CR); Canal vascular simples (CVS); Linha de pausa de crescimento (seta vermelha); Linha de reabsorção (seta preta) e Ósteon primário (OP). Imagens: Luz transmitida normal.





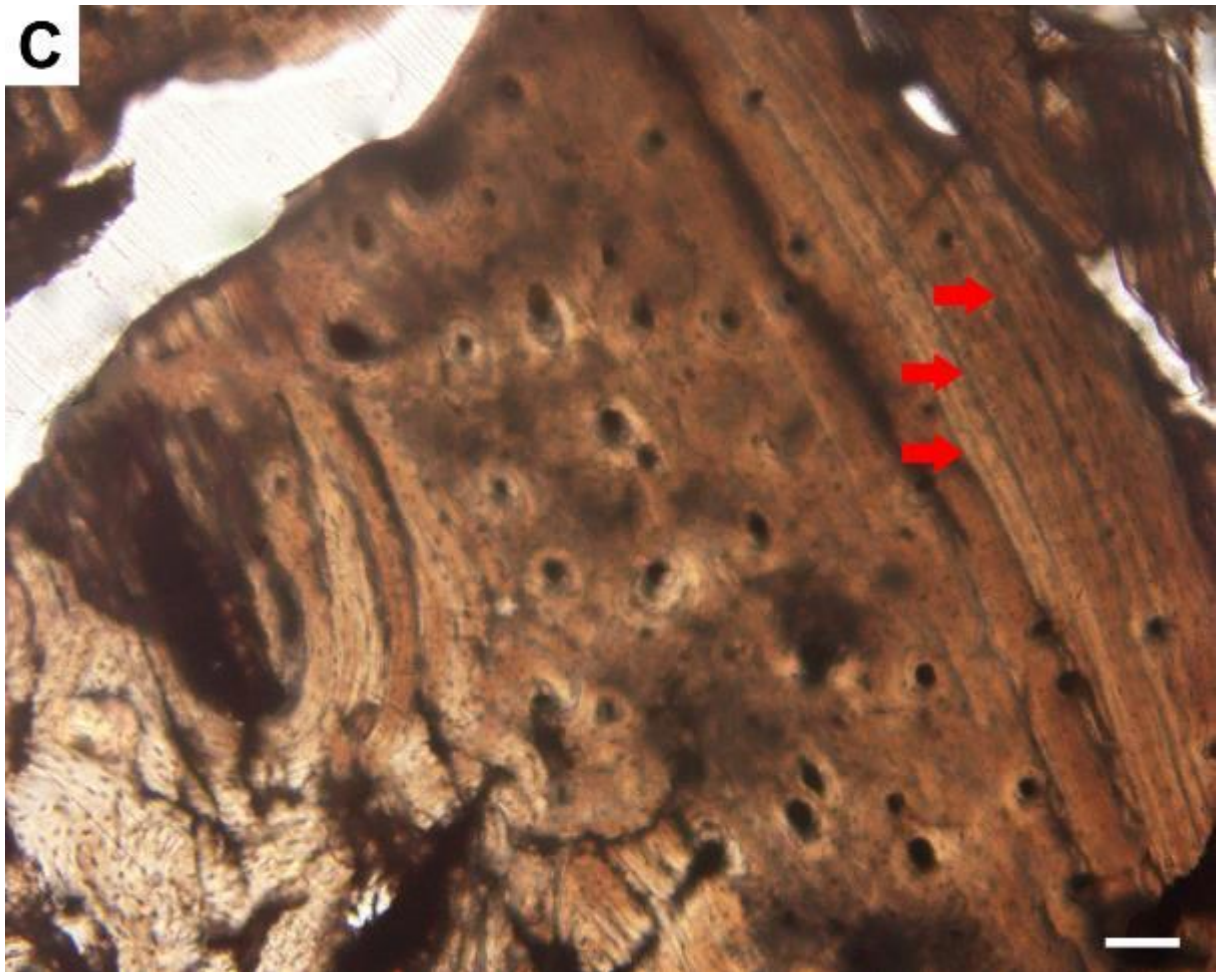


Foto: Autora.

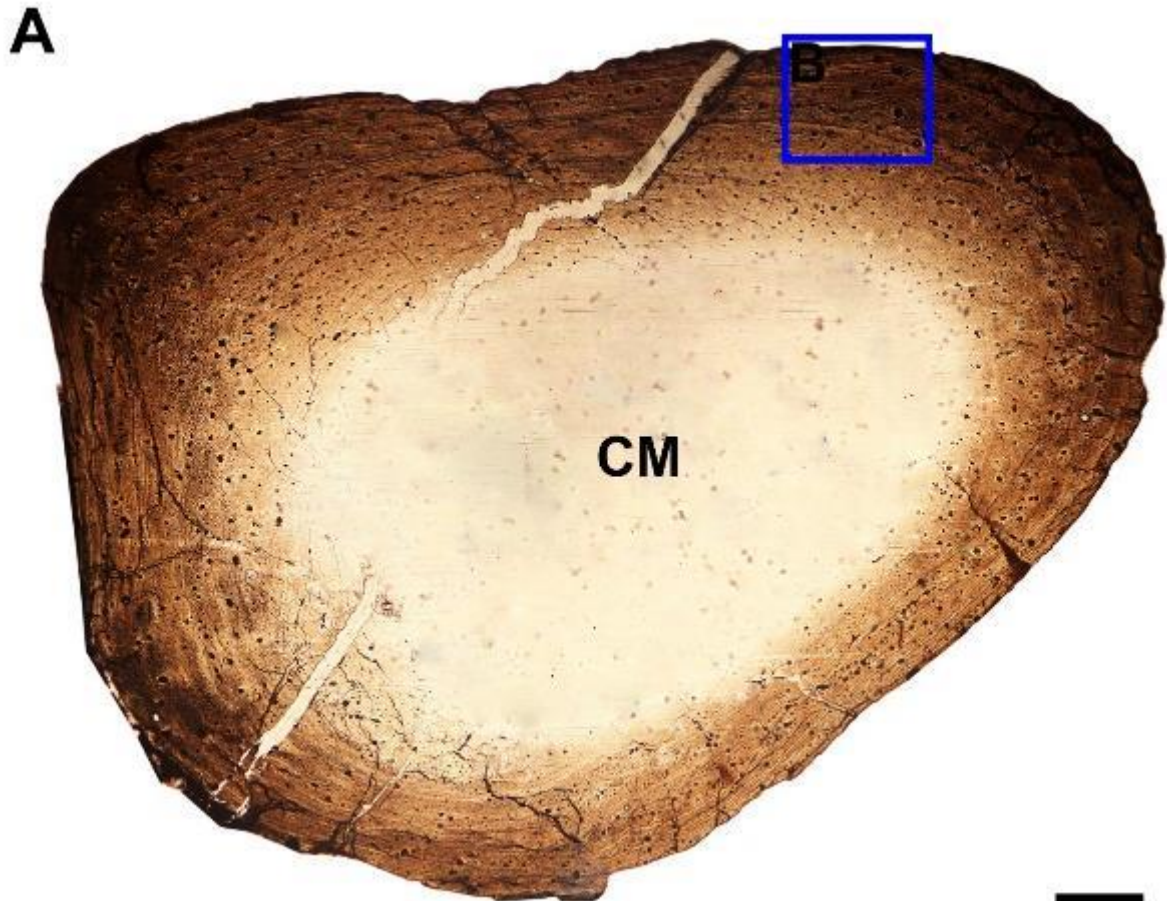
4.1.3 Ulna

A região subperiosteal é formada por tecido lamelar-zonal vascularizado por raros canais vasculares simples com orientação longitudinal. No tecido lamelar-zonal, as lacunas dos osteócitos seguem a orientação paralela das fibras colágenas. As marcas de crescimento são constituídas por quatro LAGs na região, as quais não são contínuas ao longo do córtex, mas em algumas porções elas se fundem (Fig. 24B). A ulna não exhibe sinais de deposição de lamelas circunferenciais externas (EFS).

O córtex interno exhibe tecido paralelo-fibroso interceptado por quatro LAGs, a matriz óssea consiste de fibras colágenas mutualmente paralelas e moderadamente vascularizada por canais vasculares simples e ósteons primários com orientação longitudinal. As lacunas dos osteócitos são achatadas e seguem linhas semicirculares na secção ou circundam os ósteons primários. Assim como aconteceu com a cavidade medular do úmero, a cavidade medular da

ulna estava preenchida com sedimentos, os quais foram removidos pela politriz durante a fase de preparação das secções delgadas (Fig. 24A).

Figura 24 – A: Secção transversal da ulna direita de *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311). O córtex com organização tecidual paralelo-fibrosa altamente vascularizada e interrompida por LAGs. A região endosteal apresenta tecido fibrolamelar. Escala: 1 mm. B: Parte ampliada da secção destacando as microestruturas. Escala: 200 μ m. Abreviações: Cavidade medular (**CM**); Canal vascular simples (**CVS**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**) e Ósteon primário (**OP**). Imagens: Luz transmitida normal.



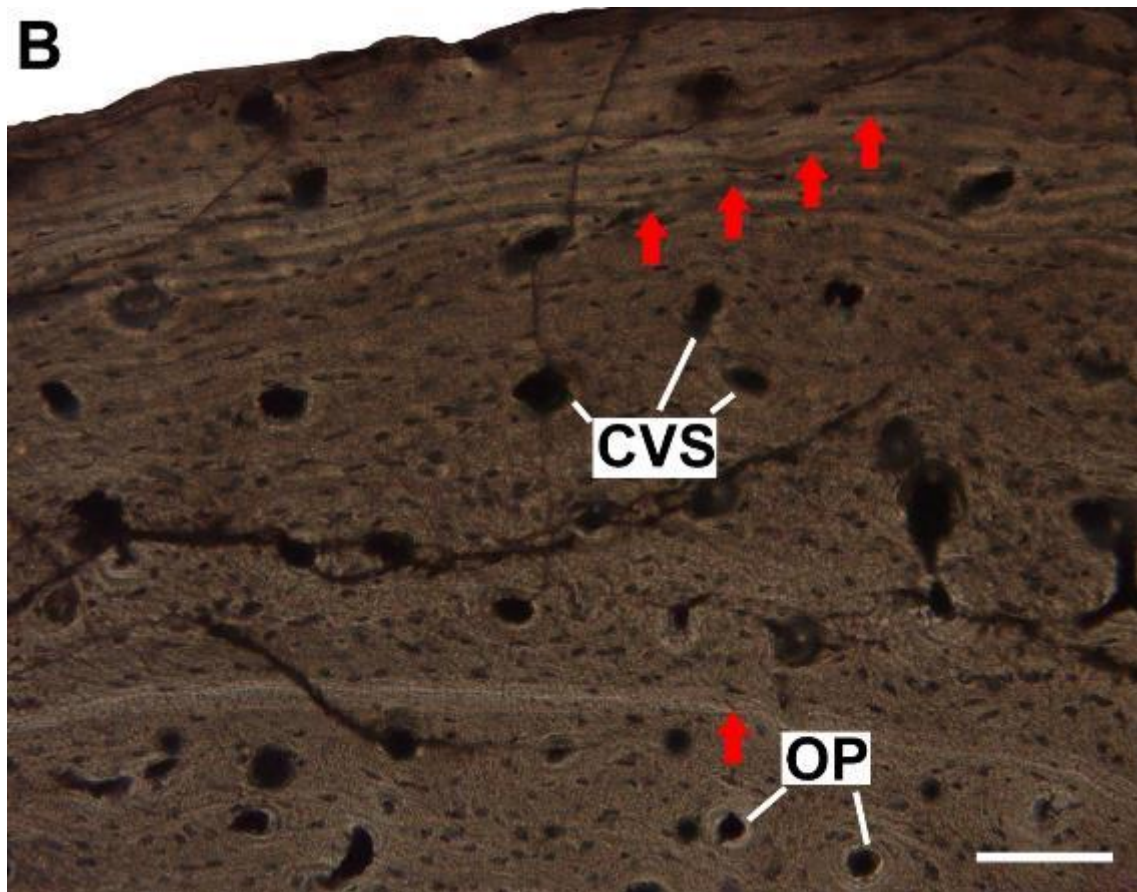


Foto: Autora.

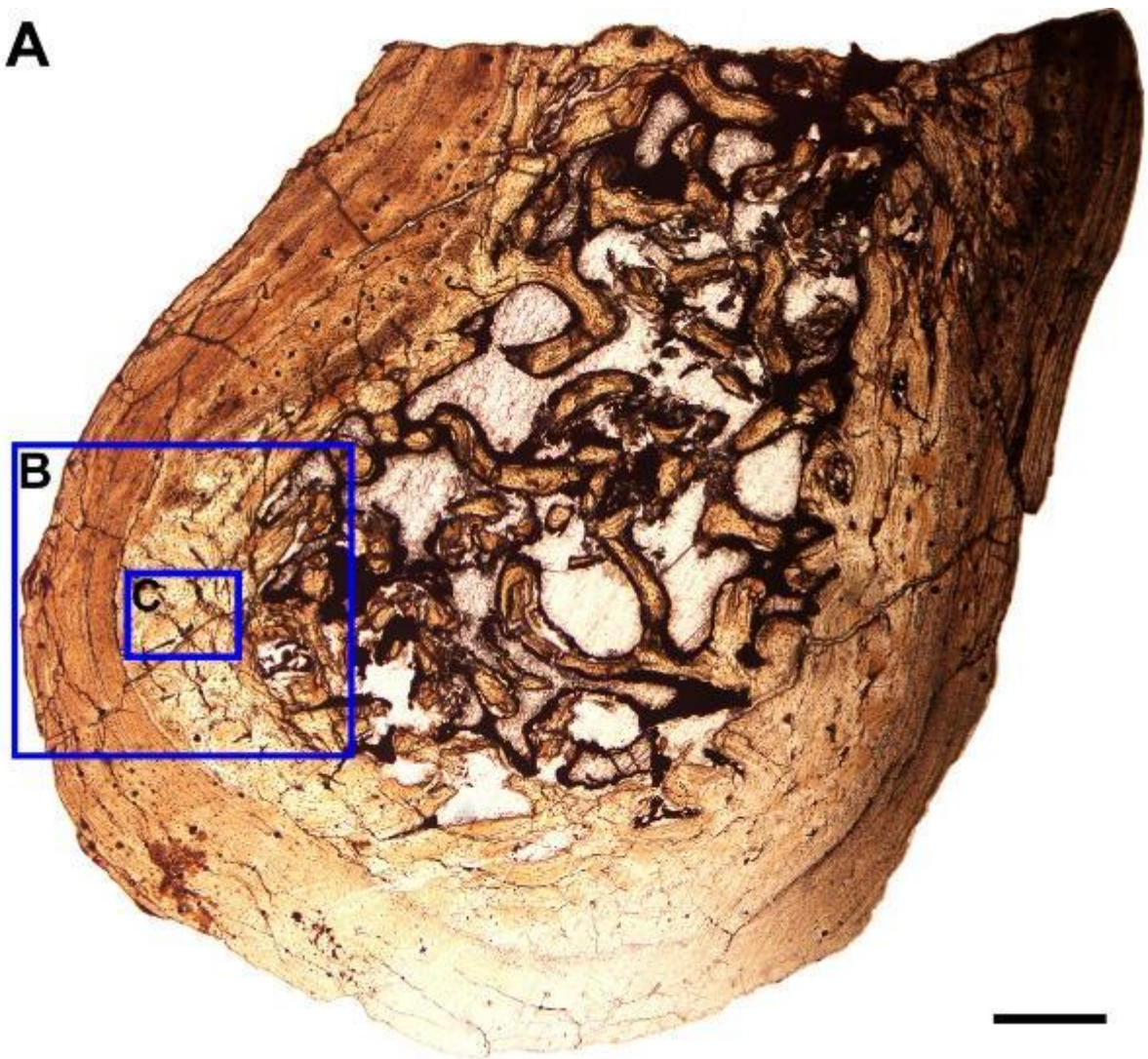
4.1.4 Rádio

A secção transversal do rádio de *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311) (Fig. 25A) exibe uma zona periosteal formada por tecido lamelar-zonal. A rede vascular desta região é formada por escassos ósteons primários e canais vasculares com orientação longitudinal. São registradas nessa região cinco linhas de pausa de crescimento dentre as quais uma é LAG-dupla (Fig. 25B). A zona periosteal é separada da endosteal por uma conspícua linha de reabsorção. Seis zonas de crescimento são delimitadas pelas LAGs. As lacunas de osteócitos são achatadas e escassas, elas seguem a orientação das fibras da matriz óssea.

A região endosteal é composta por osso *compacted coarse cancellous* que possui origem secundária formado por tecido lamelar, o qual preenche os espaços intertrabeculares, formando espessas trabéculas e cavidades de reabsorção. Essa área é localizada perto da porção metafiseal nos estágios ontogenéticos prematuros. O osso lamelar mostra uma disposição ordenada das fibras colágenas. Nesse osso, as lacunas dos osteócitos possuem formas achatadas (Fig. 25C) e seguem a orientação das fibras colágenas. A rede vascular é

composta por estreitos canais vasculares. A região medular é completamente preenchida por osso esponjoso (trabecular), constituído por cavidades de reabsorção circundadas por finas trabéculas, as quais são formadas por tecido lamelar.

Figura 25 – A: Secção transversal do rádio direito de *Mariliasuchus amarali* (UFRPE 5311). O perióstio com organização tecidual lamelar-zonal interrompida por LAGs; a região endosteal é formada por osso *compacted coarse cancellous*. A região medular apresenta tecido esponjoso com inúmeras trabéculas e cavidades de reabsorção. Escala: 1 mm. B: Parte ampliada da secção evidenciando as microestruturas. C: Lacunas dos osteócitos distribuídas na matriz fibrolamelar. Escala: 100 μ m. Abreviações: Canal vascular simples (CVS); Cavidade de reabsorção (CR); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Linha de reabsorção (**seta preta**); Ósteon primário (OP) e Trabécula (Tr). Imagens: Luz transmitida normal.



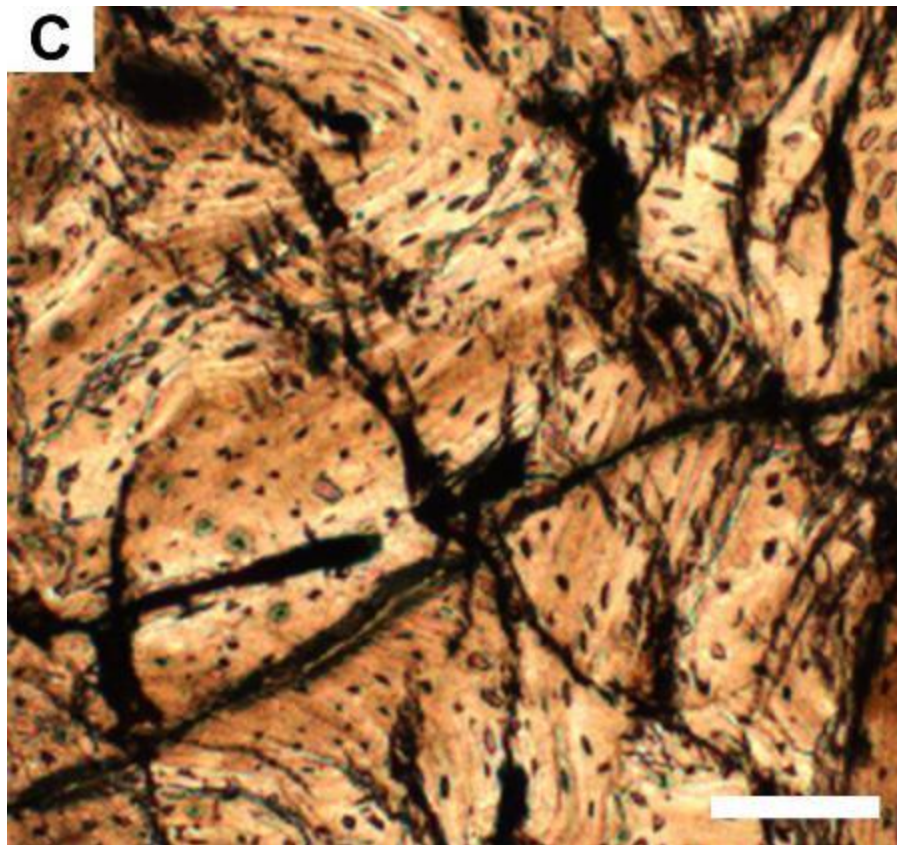
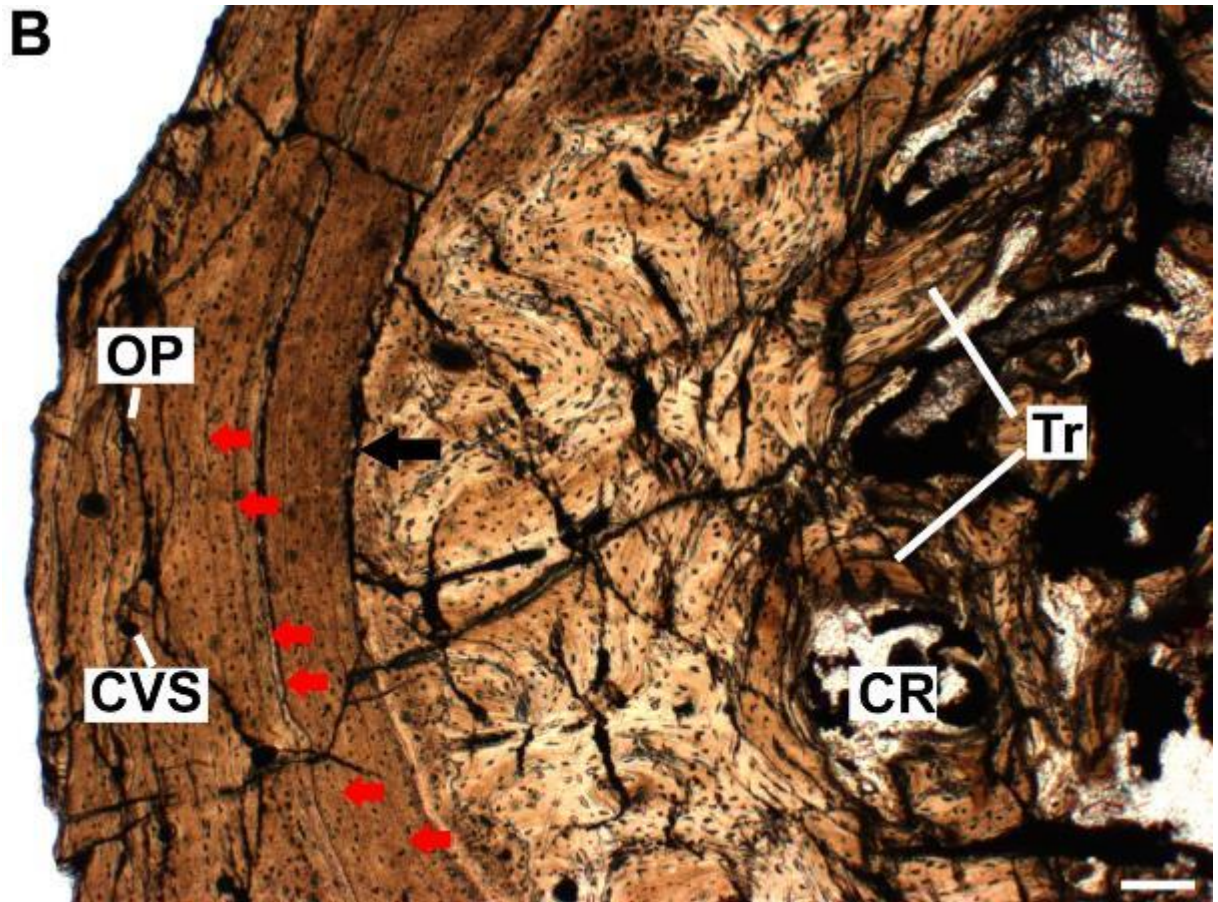


Foto: Autora.

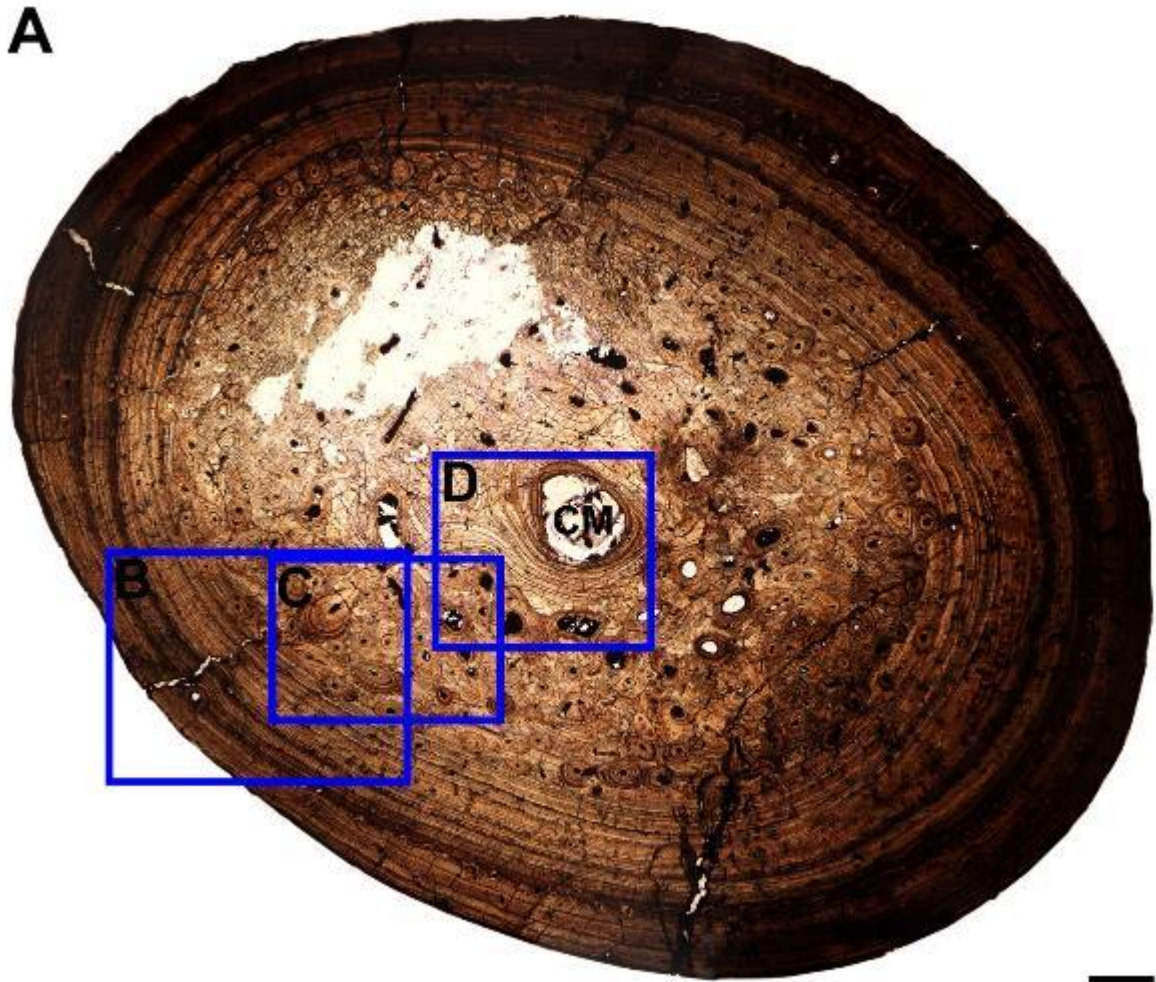
4.2 *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V)

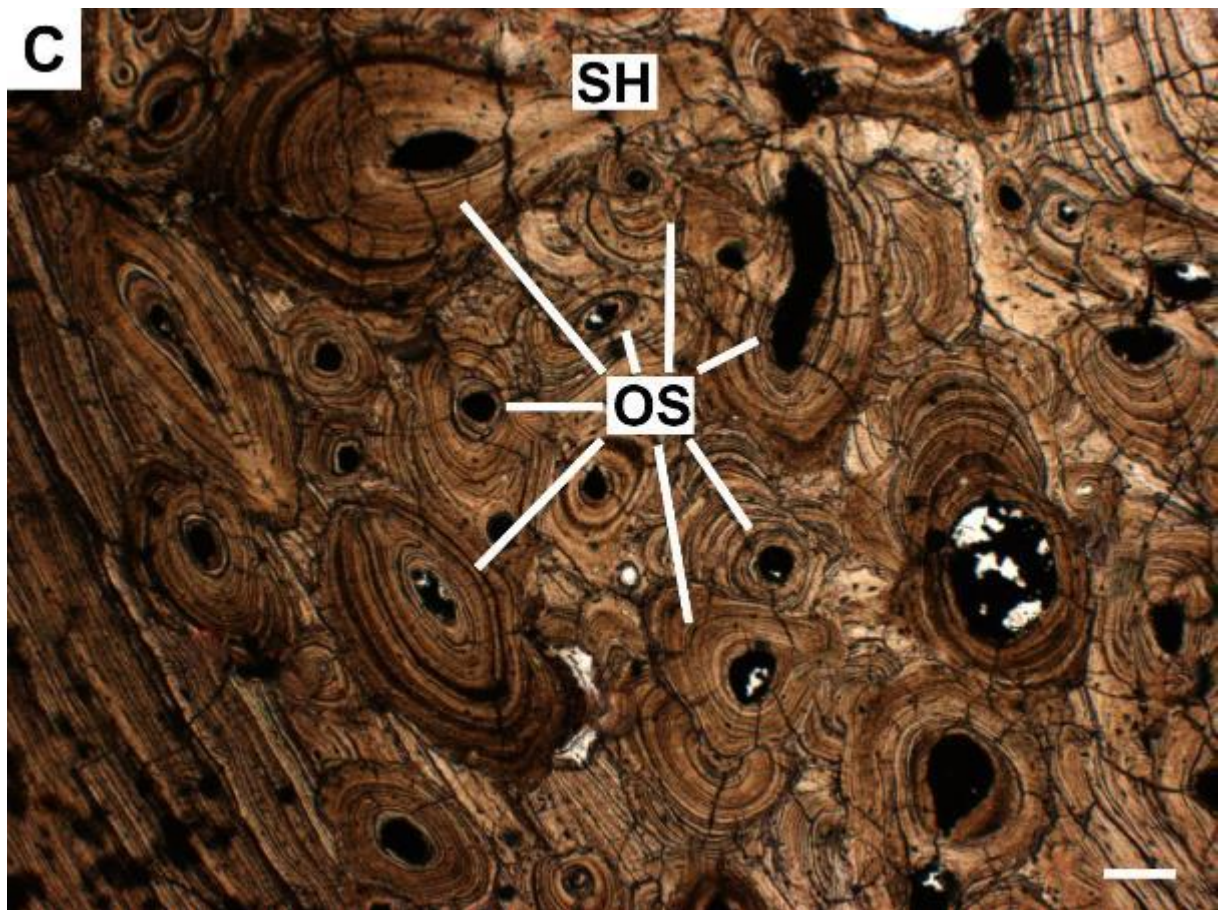
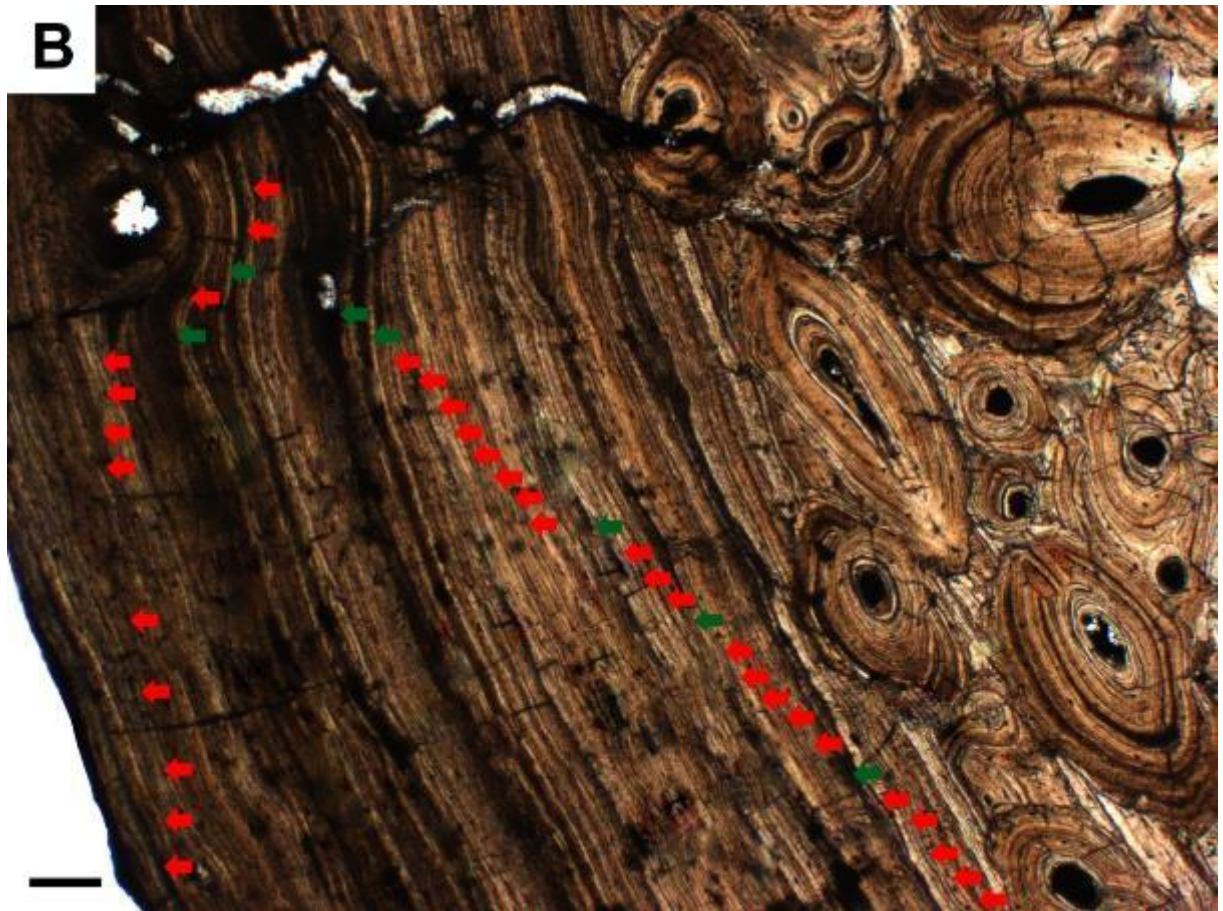
4.2.1 Metacarpo A

O metacarpo A de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V) (Fig. 18A) apresenta em sua secção transversal (Fig. 26A) um padrão de osso osteoesclerótico. A parede cortical espessa, preenchida por tecido lamelar, caracterizado pela deposição de finas camadas com vascularização escassa constituída por alguns ósteons primários e canais vasculares simples. O córtex periosteal apresenta várias e distintas marcas de crescimento, ao total são 33 linhas de pausa de crescimento e sete annuli (Fig. 26B).

O córtex interno é formado por tecido remodelado, com inúmeros ósteons secundários de orientação longitudinal (Fig. 26C). As lacunas dos osteócitos são poucas e seguem a orientação da matriz lamelar que preenchem os espaços envolta dos canais vasculares dos ósteons secundários. A região perimedular é constituída por tecido lamelar, constituindo as lamelas endosteais que indicam a cessação da expansão da cavidade medular (Fig. 26D) e circundam a pequena cavidade medular livre de trabéculas.

Figura 26 – A: Secção transversal do metacarpo A de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V). O córtex periosteal é formado por tecido lamelar com inúmeras marcas de crescimento cíclico e o endósteo exibe o sistema haversiano. Escala: 1 mm. B–D: Partes ampliadas da secção indicando as microestruturas. Escala: 100 μ m. Abreviações: Annulus (**seta verde**); Cavidade medular (**CM**); Lamelas endosteais (**LE**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Ósteon secundário (**OS**) e Sistema haversiano (**SH**). Imagens: Luz transmitida normal.





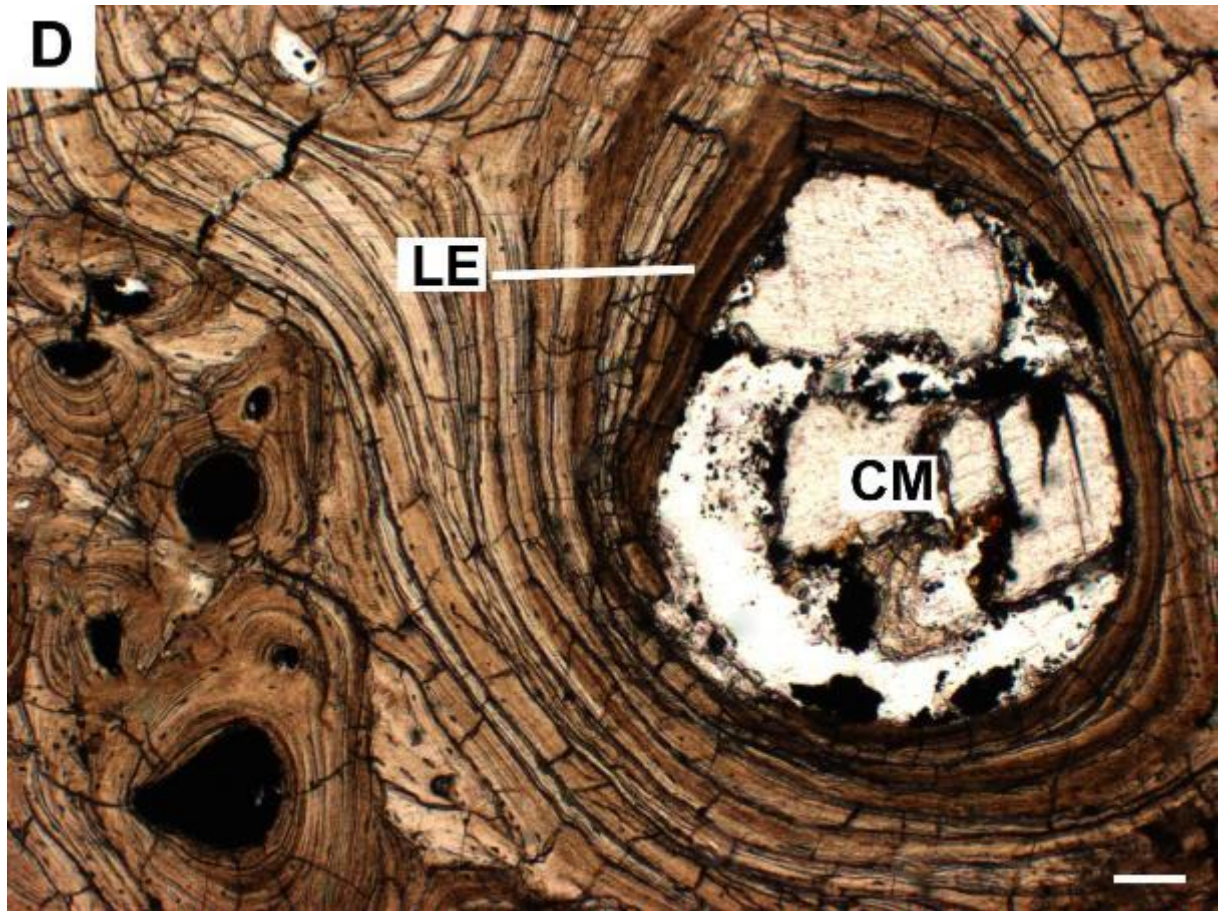


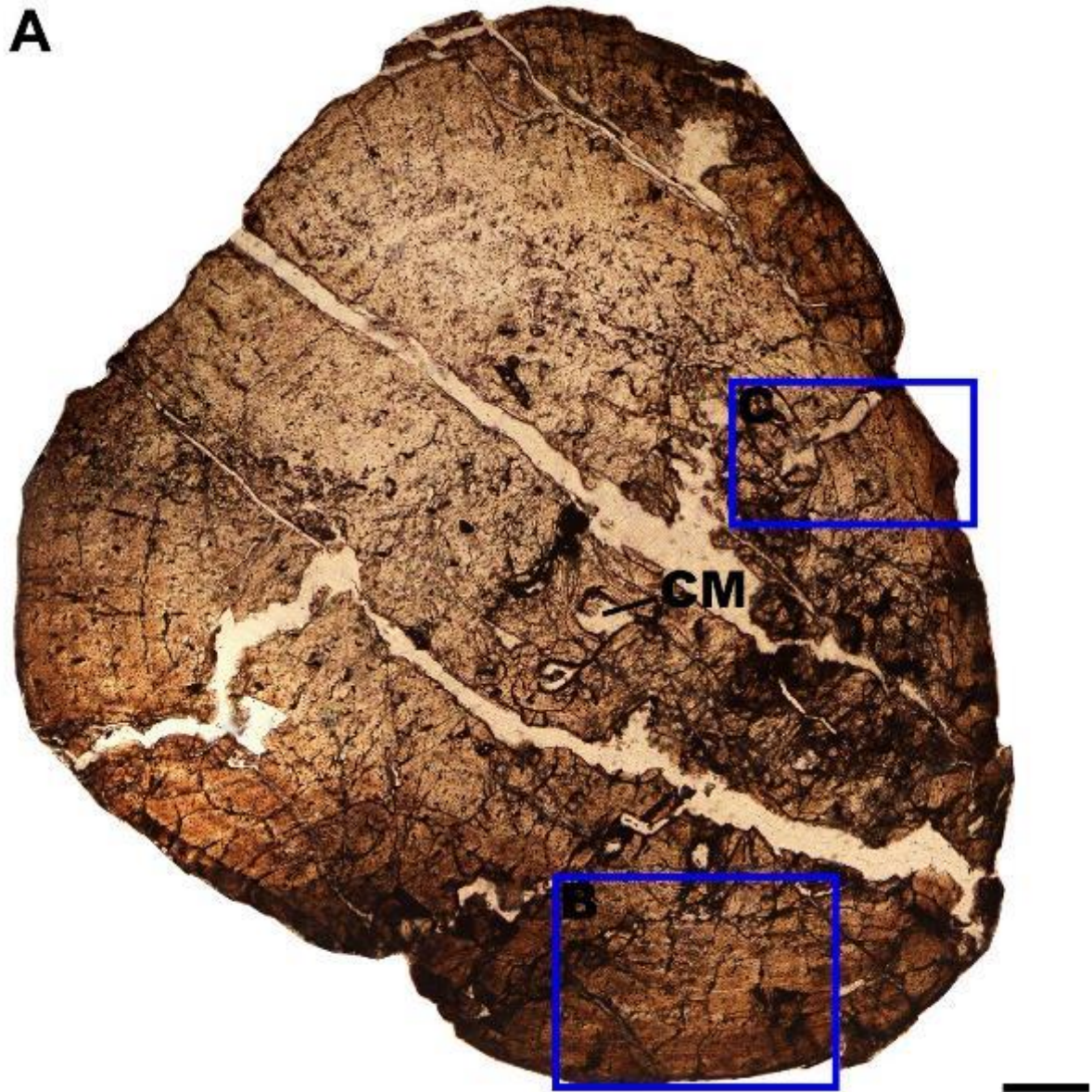
Foto: Autora.

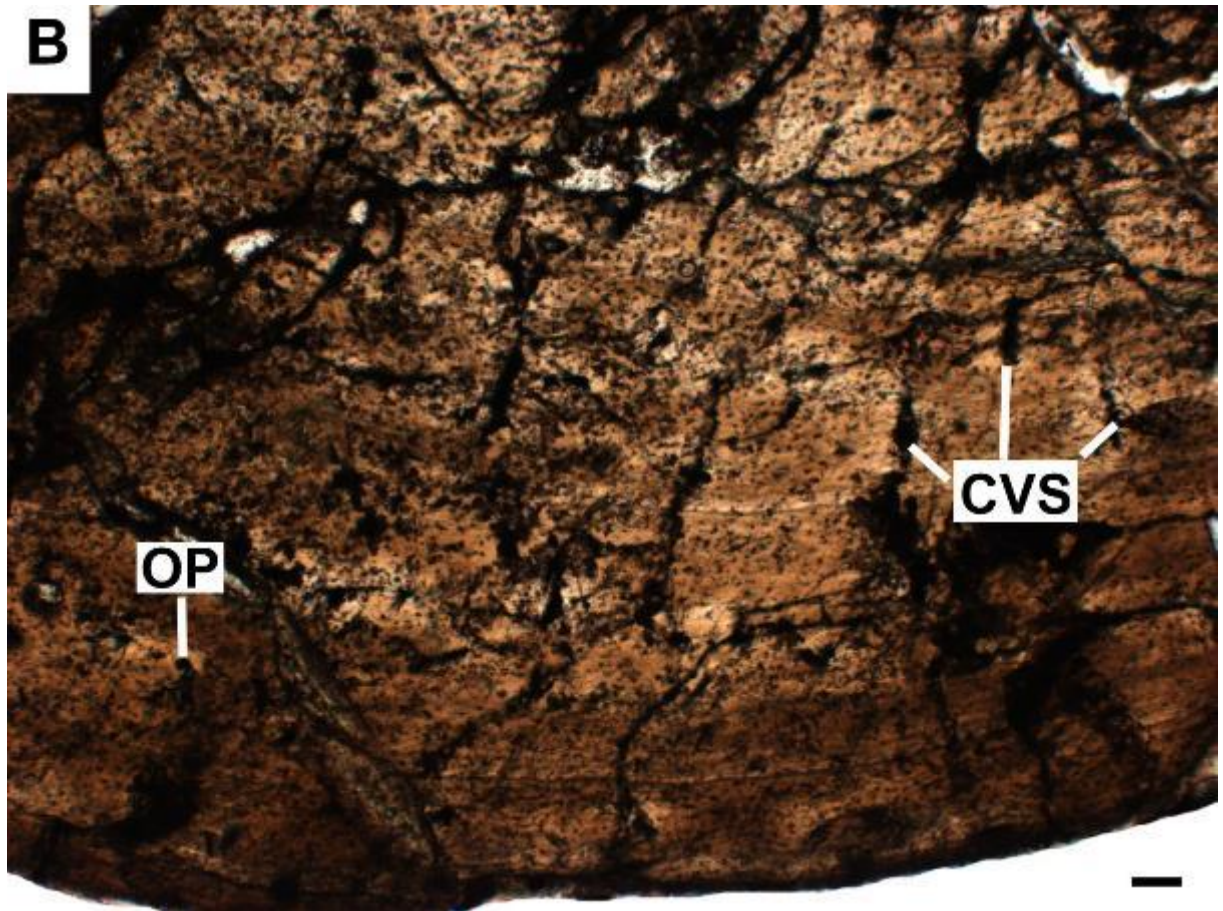
4.2.2 Metacarpo B

O metacarpo B de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V) (Fig. 18B) exibe em sua secção osteohistológica (Fig. 27A) um cortéx pouco vascularizado com matriz paralela-fibrosa. Na região medular, há uma pequena cavidade medular bordeada por tecido lamelar, indicando um padrão de osteoesclerose. Através da luz polarizada com compensador lambda é possível determinar uma tênue linha de reabsorção (Fig. 27C), que delimita a região periosteal de tecido paralelo-fibroso com a região endosteal, formada por osso *compacted coarse cancellous* formado pelo expressivo processo de remodelamento.

A região periosteal é formada por tecido paralelo-fibroso com poucos canais vasculares simples com orientação longitudinal e radial (Fig. 27B). As lacunas de ósteocitos são escassas na matriz periosteal. Devido a intensa fragmentação da amostra, as marcas de crescimento cíclico não foram confirmadas. Na região endosteal, o osso *compacted coarse cancellous* apresenta matriz lamelar anisotrópica sob luz polarizada de aspecto convoluto (Fig. 27C), com abundantes lacunas dos osteócitos distribuídas aleatoriamente.

Figura 27 – A: Secção transversal do metacarpo B de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V). O córtex é formado por tecido fibrolamelar e paralelo-fibroso. Escala: 1 mm. B e C: Partes ampliadas da secção evidenciando as microestruturas. Escala: 100 μm (B) e 200 μm (C). Abreviações: Cavidade medular (CM); Canal vascular anastomosado (CVA); Canal vascular simples (CVS); Linha de reabsorção (**seta preta**); Ósteon primário (OP). Imagens: Luz transmitida normal (A,B) e luz transmitida com polarização cruzada e compensador lambda (C).





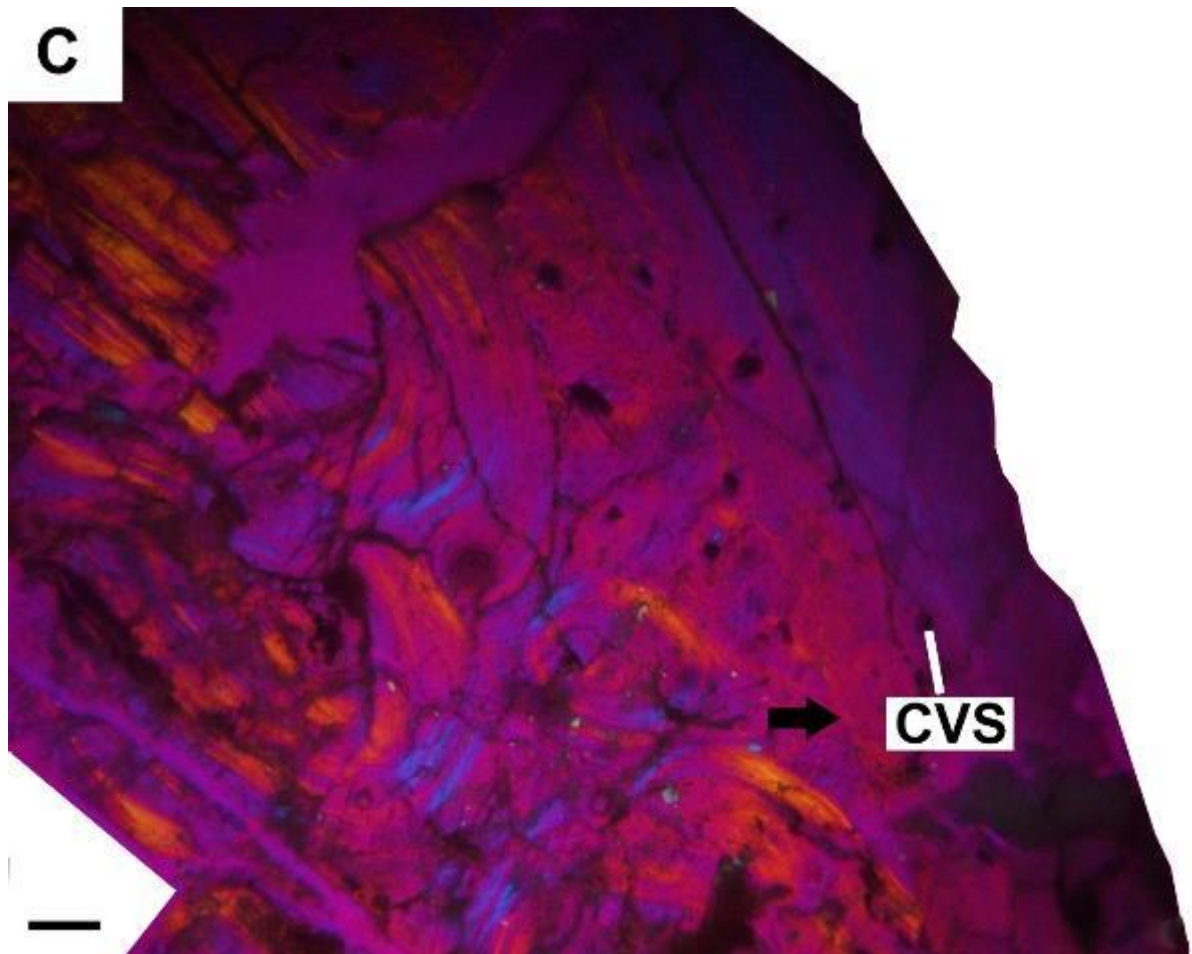


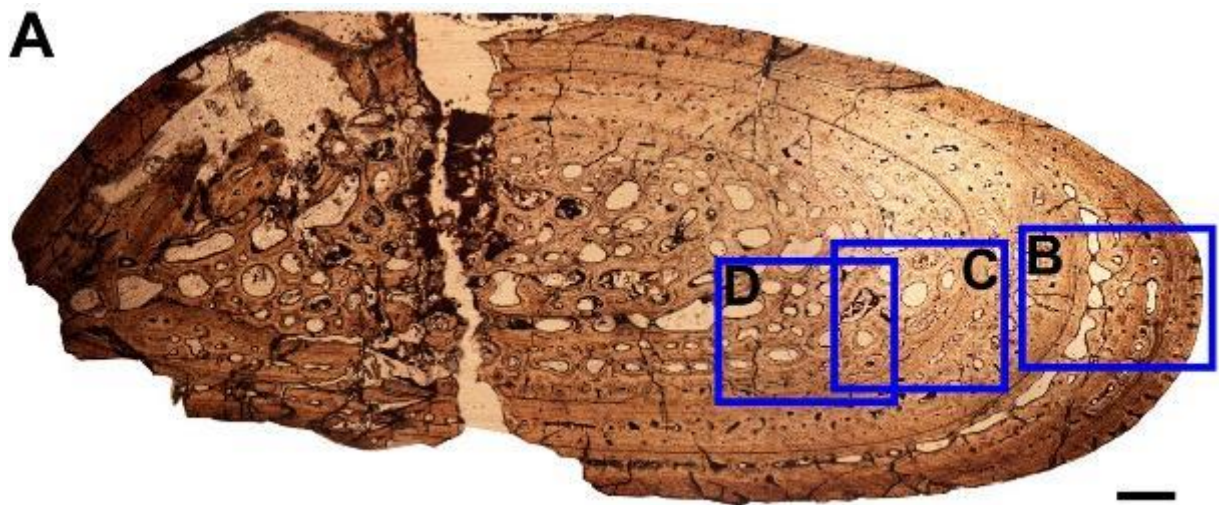
Foto: Autora.

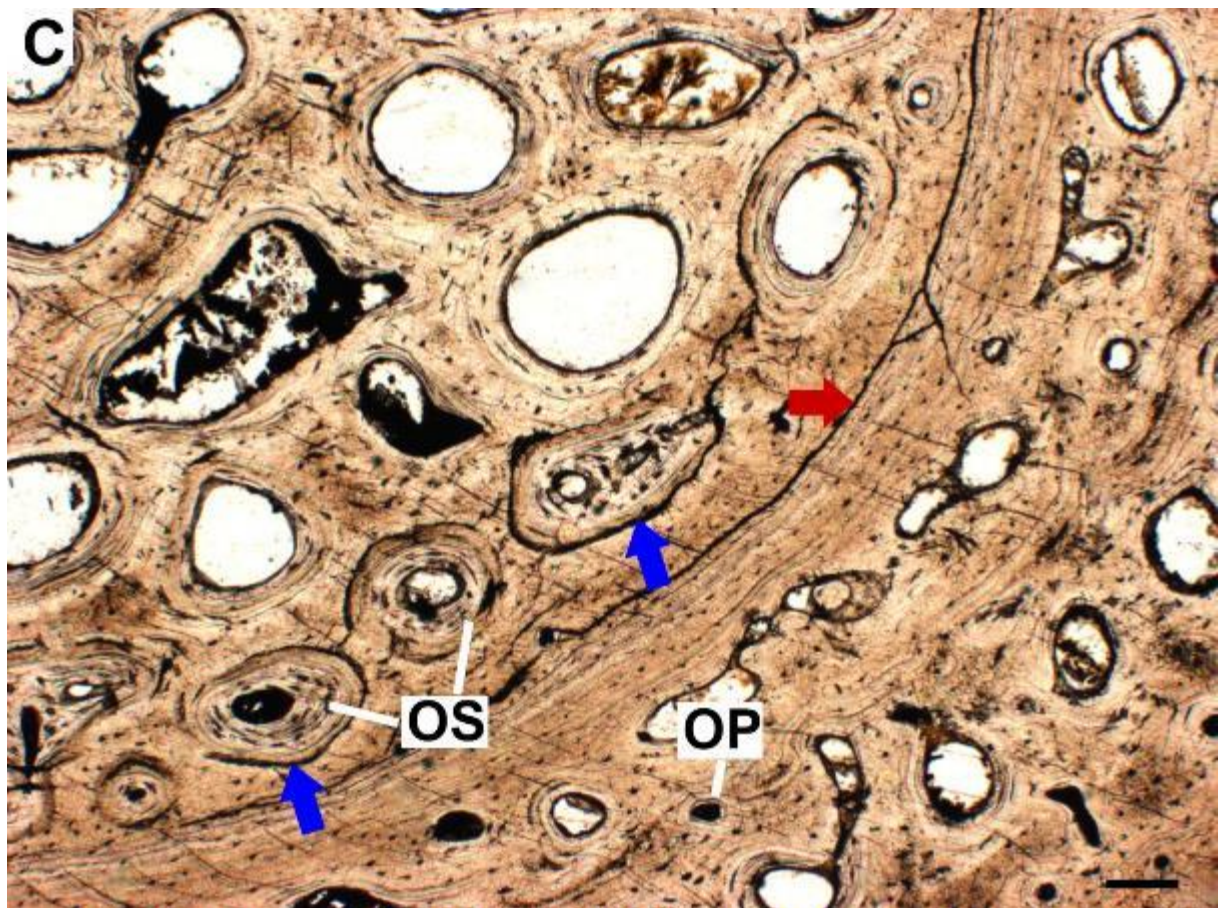
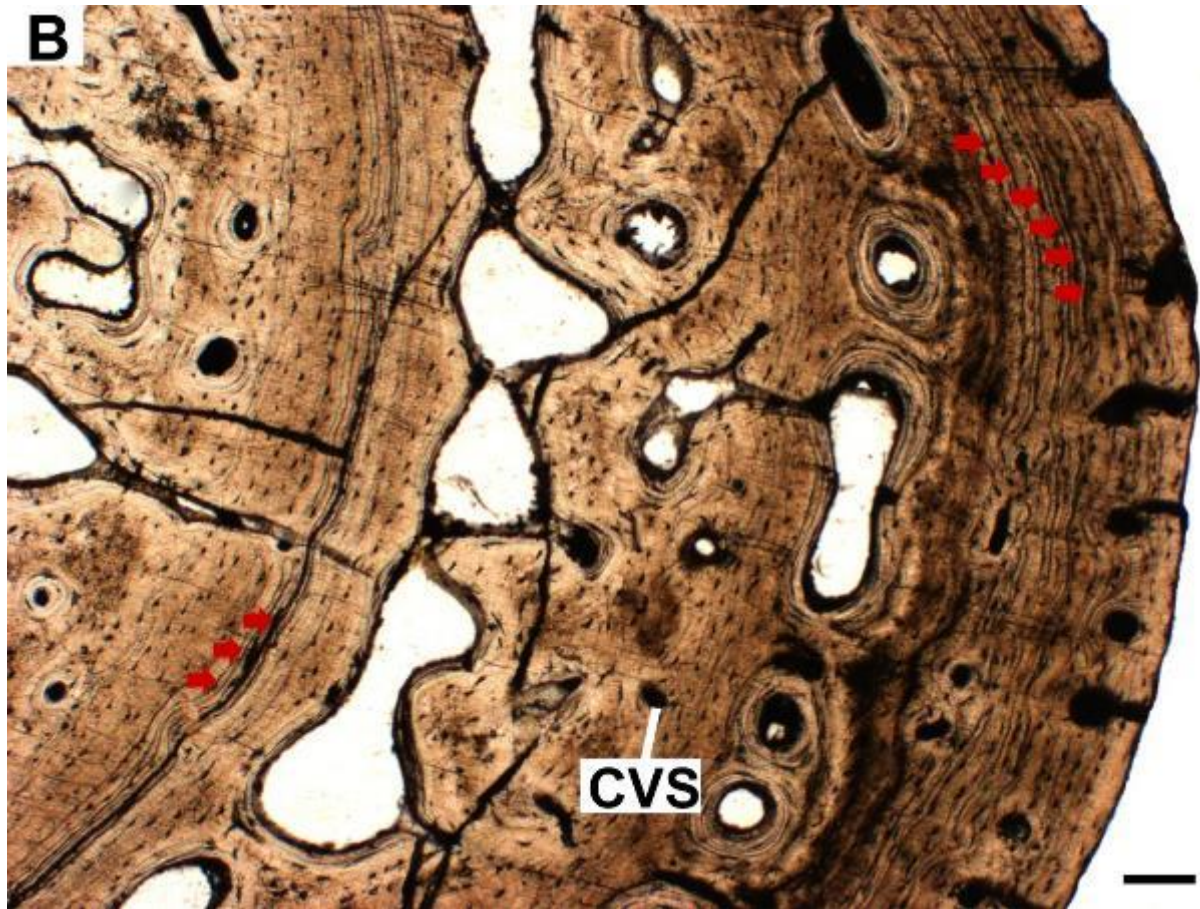
4.2.3 Ulnar

O ulnar de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V) (Fig. 18C) trata-se de osso leve, composto em sua maior parte por tecido esponjoso. Em sua secção transversal (Fig. 28A), o osso esponjoso progride da região periosteal à endosteal. Na região do córtex com osso primário, observamos tecido lamelar-zonal, caracterizado por matriz paralela-fibrosa e lamelar, com vascularização escassa e marcas de crescimento cíclicos predominando. A região subperiosteal é composta por seis linhas de crescimento (Fig. 28B). A vascularização do córtex primário é composta por ósteons primários e canais vasculares simples, com orientação longitudinal. Na região média do córtex primário ocorreu a deposição de quatro LAGs, três dessas linhas são bem próximas e a quarta mais afastada em direção ao córtex interno (Fig. 28B–C). Ao longo de todo o córtex, o processo de remodelamento é extensivo. O osso secundário formado é caracterizado por cavidades de reabsorção, trabéculas e ósteons secundários, rodeados por tecido lamelar e delimitados pelas linhas de cimento (Fig. 28C). As linhas de cimento delimitam as zonas de reabsorção do osso primário e a formação do osso

secundário. A região medular está preenchida por osso esponjoso, composto por várias cavidades de reabsorção, trabéculas e ósteons secundários em avançado estágio de desenvolvimento (Fig. 28D). Ao longo da secção, as lacunas dos osteócitos apresentam padrão de distribuição paralela das fibras colágenas, formando fileiras semicirculares no osso lamelar-zonal.

Figura 28 – A: Secção transversal do ulnar esquerdo de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V). A organização tecidual é fibrolamelar e paralelo-fibrosa com presença de LAGs e reabsorção óssea ao longo da secção. Escala: 1 mm. B–D: Partes ampliadas da secção evidenciando as microestruturas. Escala: 100 μ m. Abreviações: Cavidade de reabsorção (**CR**); Canal vascular simples (**CVS**); Linha de cimento (**seta azul**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Ósteon primário (**OP**); Ósteon secundário (**OS**); Trabéculas (**Tr**). Imagens: Luz transmitida normal.





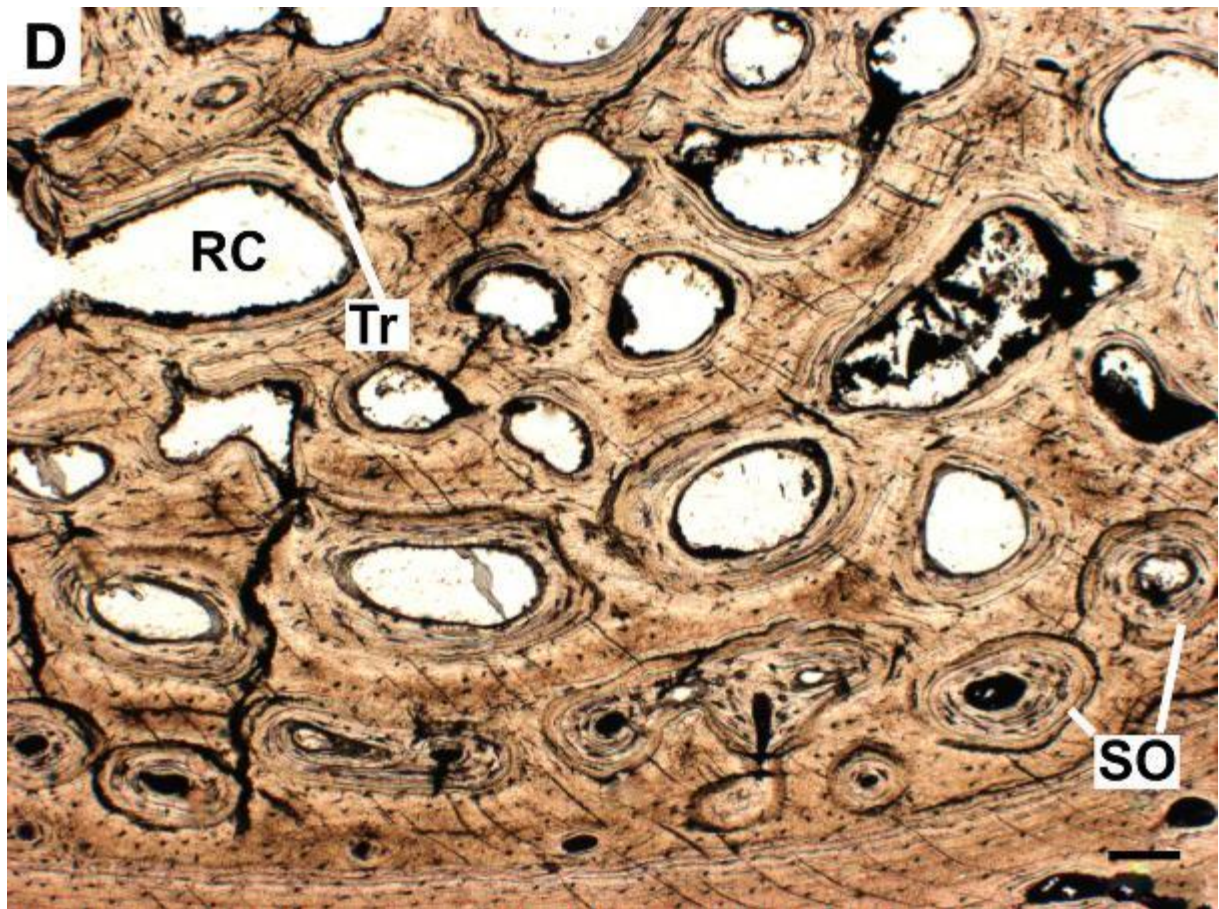


Foto: Autora.

4.2.4 Osteodermo

Uma unidade do escudo paravertebral de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V), que preservava a região da quilha, foi selecionada para o seccionamento longitudinal (Fig. 18D), sendo o único osso dérmico da amostra. A superfície dorsal do osso apresenta inúmeros poços, denominados de *pits*, que são pequenas depressões bastante comuns na superfície externa dos ossos craniais e dos osteodermos. Em contrapartida, a superfície ventral é plana e sem ornamentação. A secção (Fig. 29A) apresenta algumas fraturas preenchidas com veios de carbonatos.

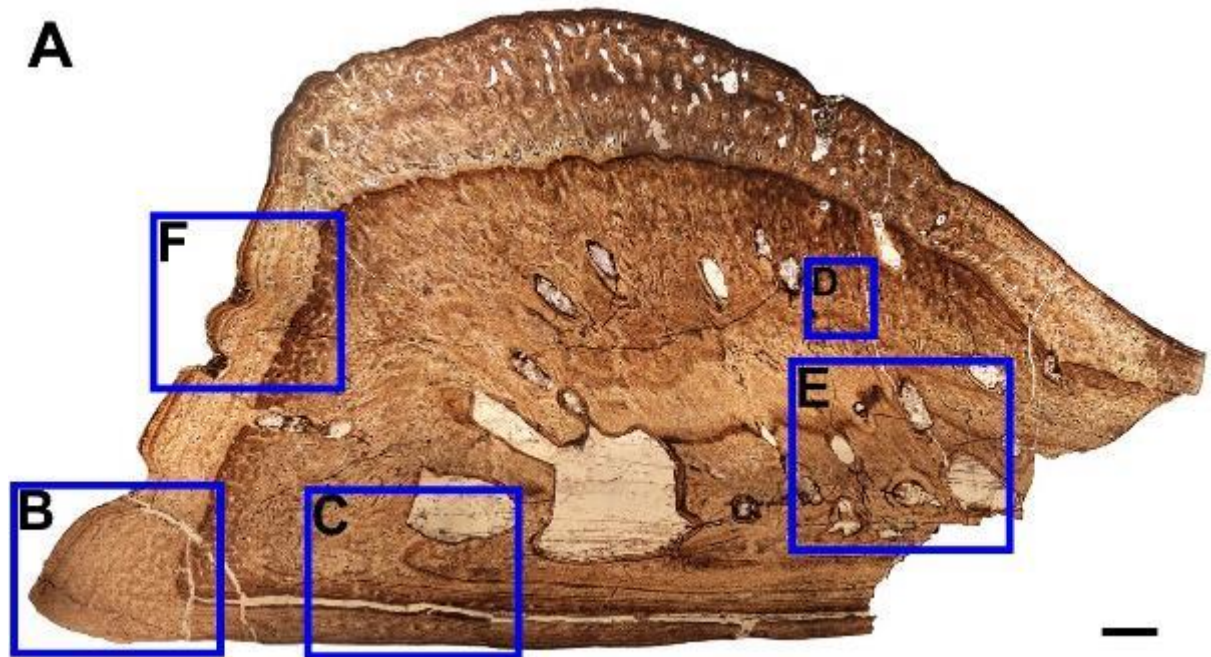
Na superfície cortical externa estão presentes algumas depressões, que formam a ornamentação dorsal óssea constituída por *pits* e sulcos (Fig. 29F). As margens externas são formadas por tecido paralelo-fibroso.

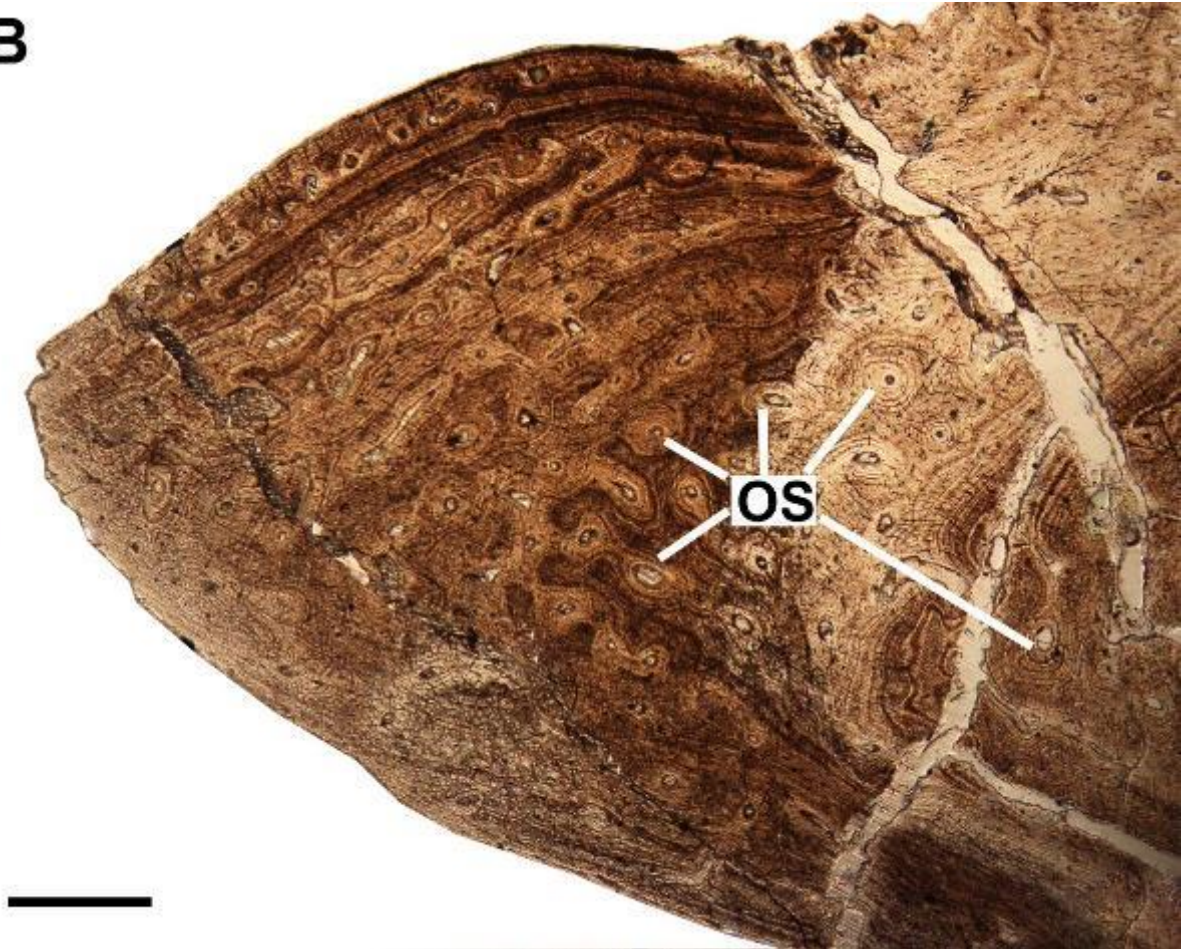
A região central (SCHEYER; SANDER, 2004) ou interna (CERDA; DESOJO, 2011) é formada por matriz entrelaçada-fibrosa (*woven-fibred*). Este tipo de osso está associado à rápida osteogênese por isso é caracterizado por feixes de fibras colágenas sem arranjo espacial

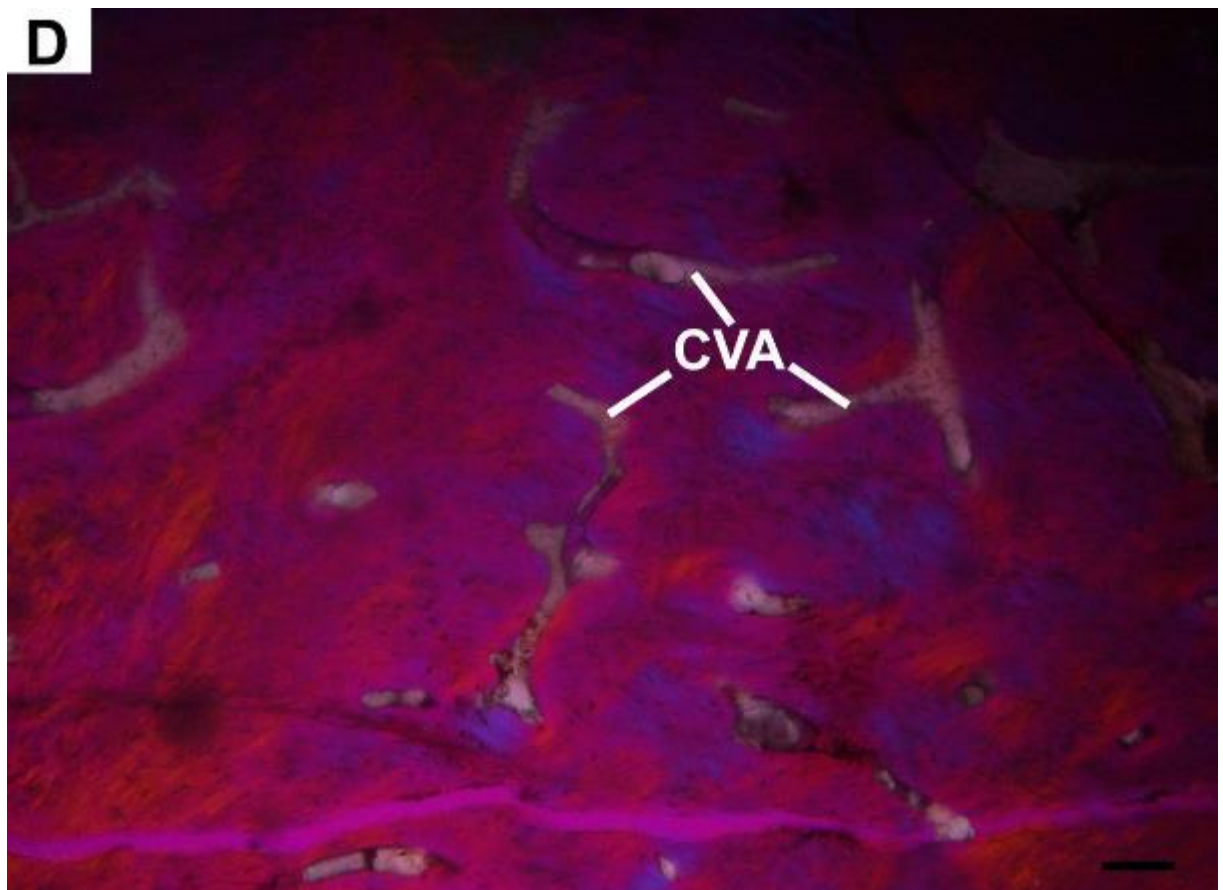
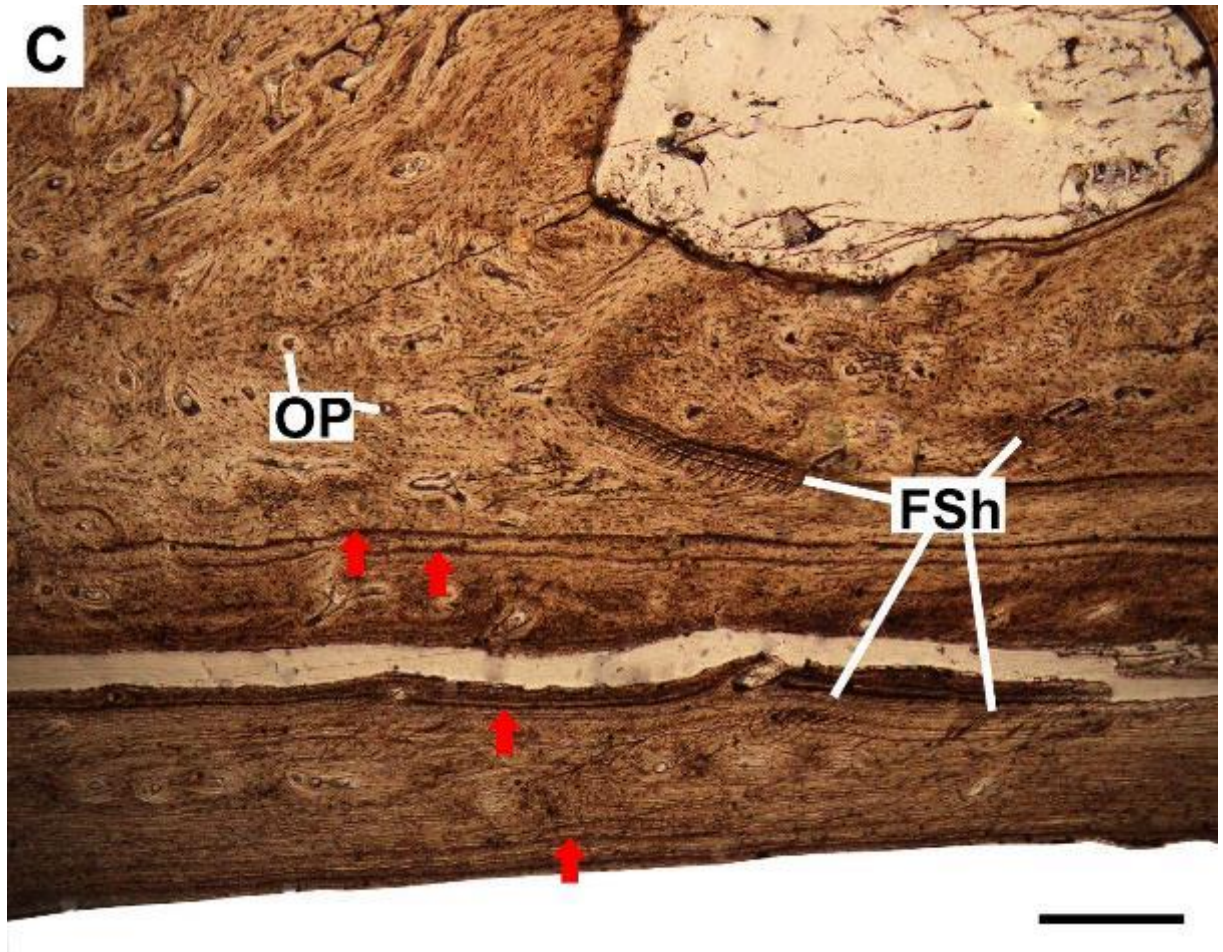
ordenado. As lacunas dos osteócitos mostram-se achatadas e arredondadas em grande quantidade e distribuídas aleatoriamente. O processo de reabsorção pelos osteoclastos é evidenciado pelas cavidades de reabsorção (Fig. 29E), circundadas por lamelas concêntricas de tecido lamelar. No córtex interno, o tipo de tecido é fibrolamelar, caracterizado por matriz entrelaçada e ósteons primários, circundados por tecido lamelar que preenchem os espaços vazios ao redor dos canais vasculares. A rede vascular é composta por canais vasculares simples e anastomosados (Fig. 29D), ósteons primários e escassos ósteons secundários (Fig. 29B), com orientação reticular e longitudinal.

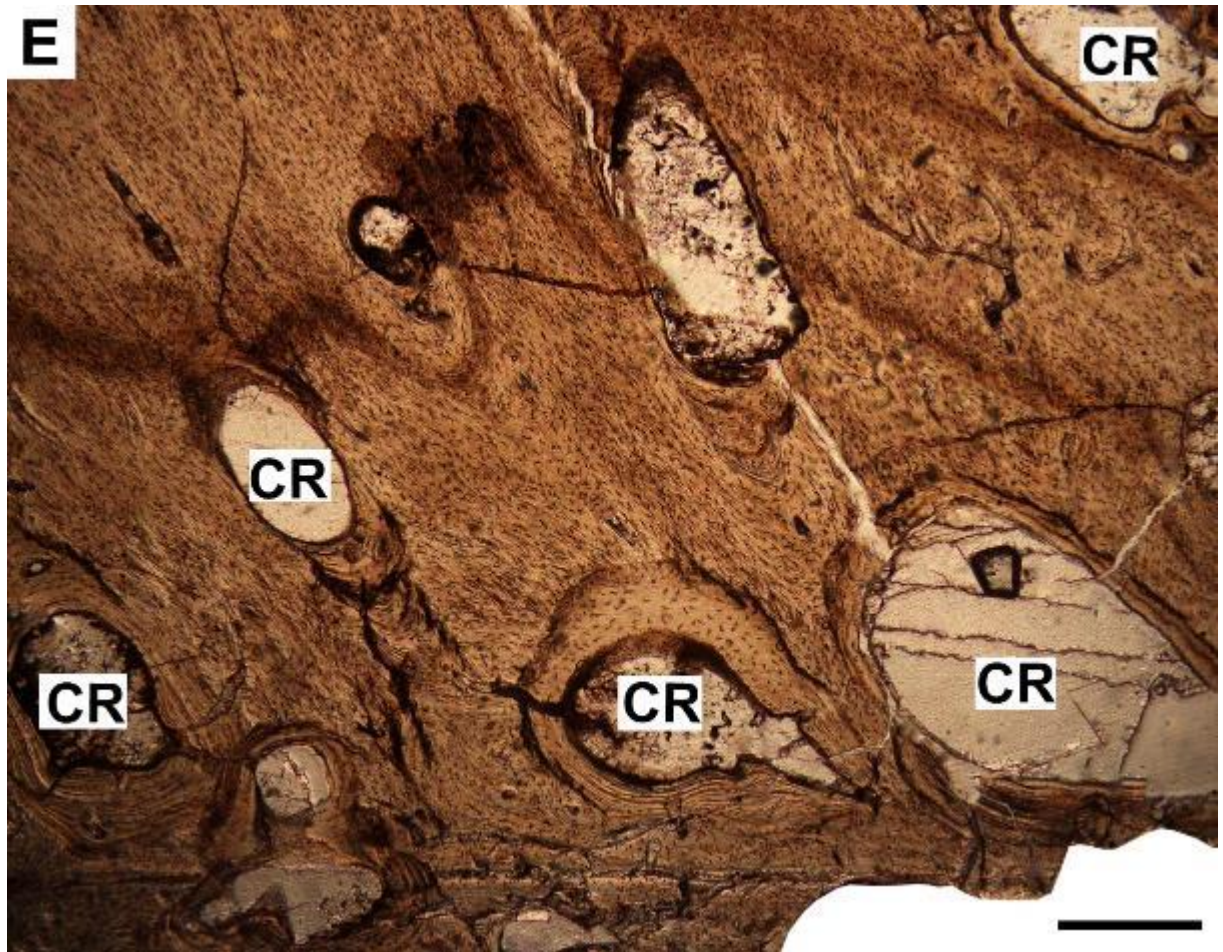
A região cortical basal é caracterizada por crescimento periódico com organização tecidual paralela-fibrosa com quatro marcas de crescimento, três linhas de crescimento e um annulus. Estas marcas de crescimento são interceptadas perpendicularmente pelas fibras de Sharpey (Fig. 29C), encontradas principalmente nas superfícies basal e externa do osteodermo.

Figura 29 – A: Secção longitudinal do osteodermo de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V). A região externa e basal possui organização tecidual paralelo-fibrosa com presença de LAGs; a região central exibe tecido fibrolamelar. Escala: 2 mm. B–F: Partes ampliadas da secção evidenciando a microestruturas. Escala: 1 mm (B, C, E e F) e 200 μ m (D). Abreviações: Cavidade de reabsorção (CR); Canal vascular anastomosado (CVA); Fibras de Sharpey (FSh); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Ósteon primário (OP); Ósteon secundário (OS); “Pit” (**seta amarela**). Imagens: Luz transmitida normal (A-C,E,F) e luz transmitida com polarização cruzada e compensador lambda (D).



B





F

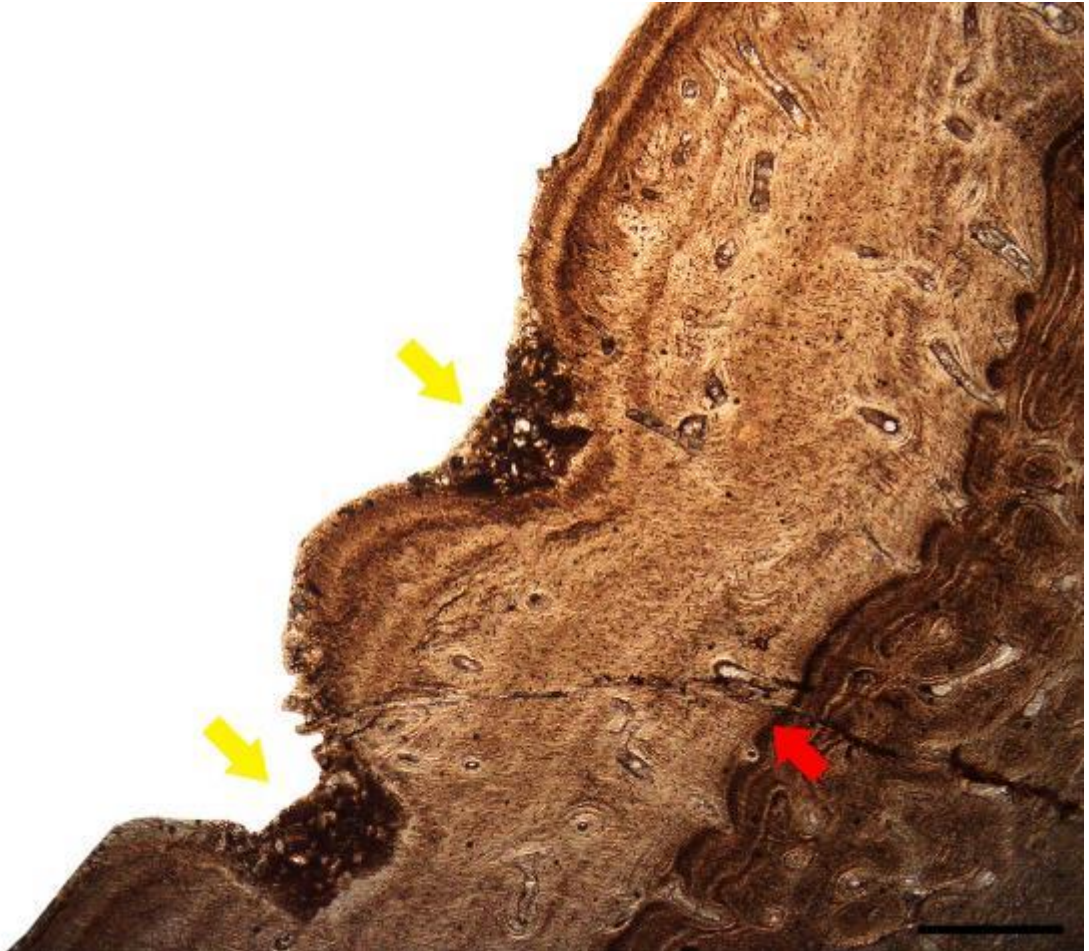


Foto: Autora.

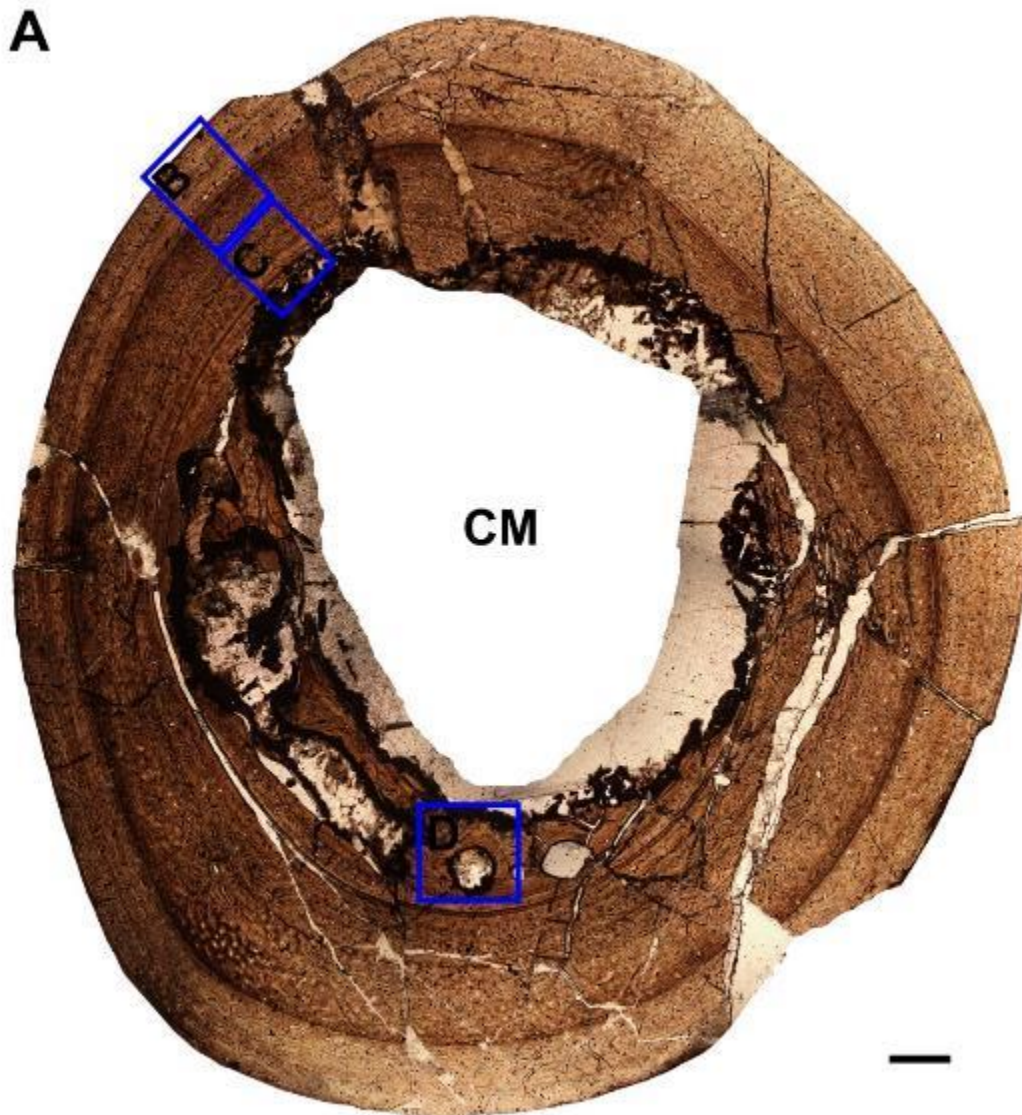
4.2.5 Tíbia

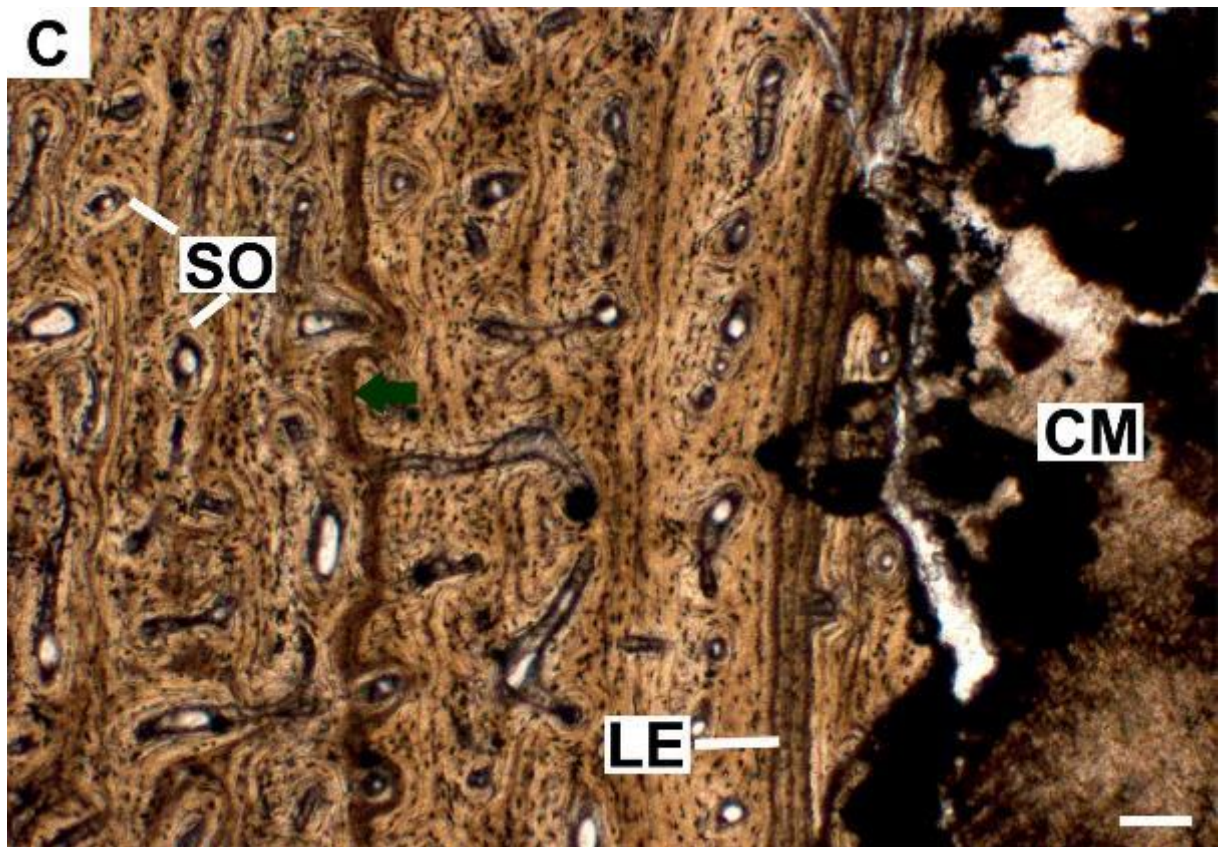
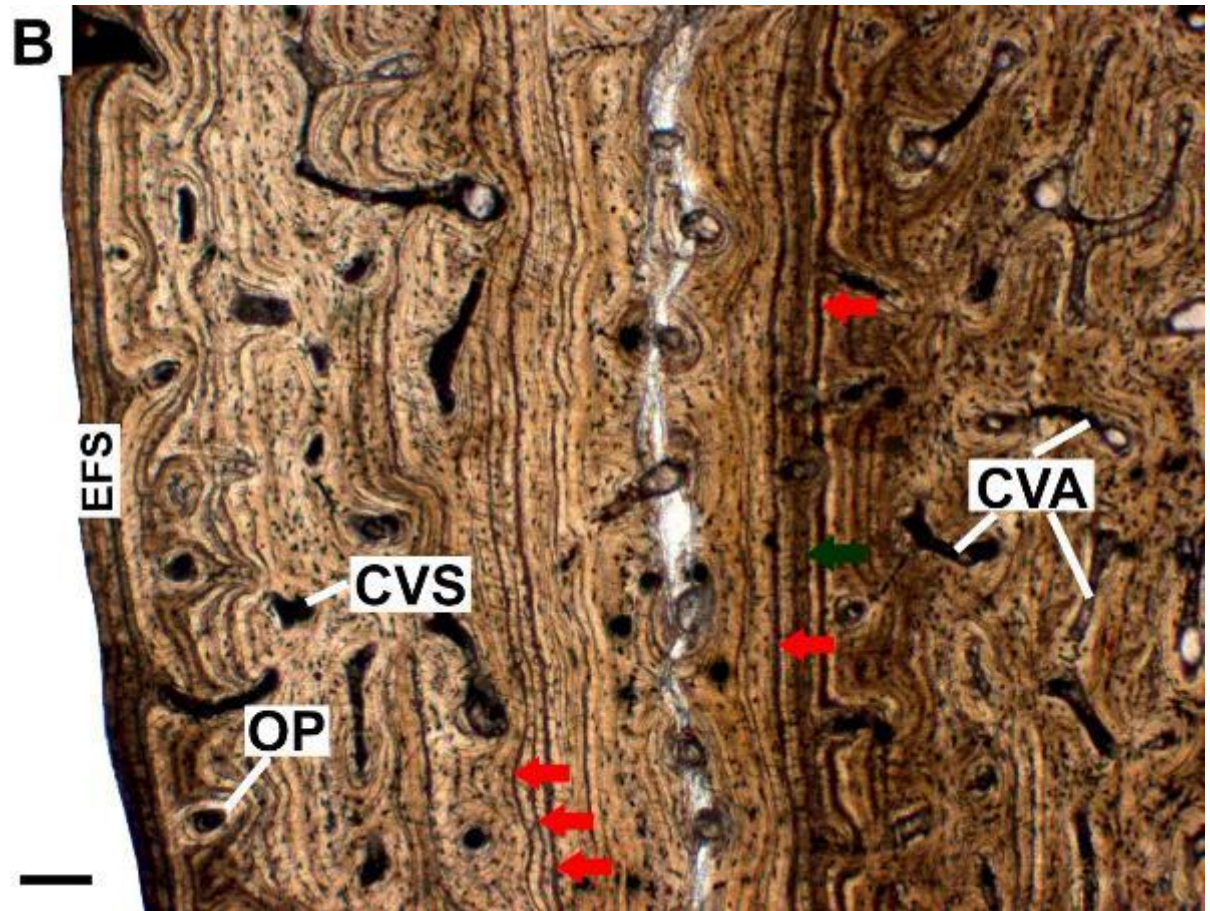
A tíbia direita de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V) está quase completa, porém a epífise proximal está ausente e a secção foi realizada na porção proximal da diáfise (Fig. 18E). A cavidade medular da tíbia está completamente preenchida por carbonato. A secção transversal (Fig. 30A) também apresenta o sistema fundamental externo (EFS) (Fig. 30B). Esta microestrutura é composta por lamelas circunferenciais avasculares, depositadas por tecido lamelar na margem externa do periósteo.

O córtex apresenta tecido fibrolamelar e paralelo-fibroso intercalados ao longo de sua extensão. As regiões de tecido fibrolamelar são altamente vascularizadas com presença dos ósteons primários e secundários e dos canais vasculares. Os canais vasculares anastomosados também estão distribuídos pelo córtex com orientação reticular. As porções formadas por tecido paralelo-fibroso são pouco vascularizadas. As lacunas dos osteócitos estão distribuídas aleatoriamente pela matriz fibrolamelar e seguem uma orientação paralela às fibras nos tecidos paralelo-fibroso e lamelar. As marcas de crescimento são constituídas por quatro

linhas de pausa de crescimento, dentre elas a terceira é uma LAG-tripla e dois annuli. A região perimedular exhibe as lamelas endosteais (Fig. 30C). Estas marcas de crescimento delimitam as cinco zonas de crescimento do osso, das quais a segunda zona indica a maior taxa de crescimento ósseo na tíbia. Na região perimedular evidencia-se o processo de reabsorção óssea caracterizada por algumas cavidades de reabsorção (Fig. 30D) e ósteons secundários em início da anastomose.

Figura 30 – A: Secção transversal da tíbia direita de *Pepesuchus deiseae* (MN 7466-V). O córtex exhibe tecido paralelo-fibroso e fibrolamelar intercalados, com marcas de crescimento cíclico ao longo da parede cortical. Alguns pontos de remodelamento ósseo são observados na região perimedular. Escala: 2 mm. B–D: Partes ampliadas da secção evidenciando as microestruturas. Escala 100 μ m. Abreviações: Annulus (**seta verde**); Cavidade medular (**CM**); Cavidade de reabsorção (**CR**); Canal vascular anastomosado (**CVA**); Canal vascular simples (**CVS**); Lamelas circunferenciais externas (**EFS**); Lamelas endosteais (**LE**); Linha de pausa de crescimento (**seta vermelha**); Ósteon primário (**OP**); Ósteon secundário (**OS**). Imagens: Luz transmitida normal.





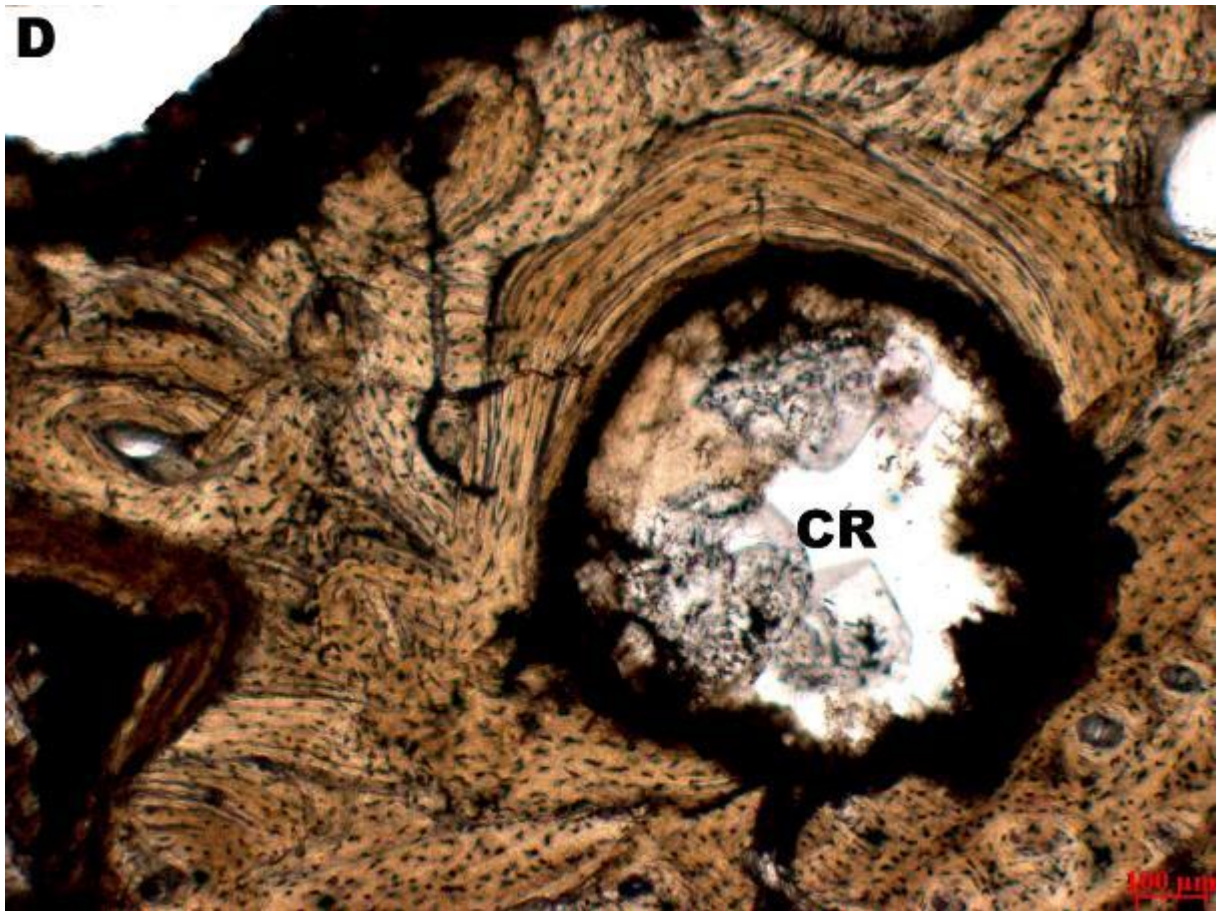


Foto: Autora.

Tabela 3 – Lista dos elementos ósseos seccionados neste estudo com seus respectivos tipos de tecidos corticais identificados.

Número de Tombo	Táxon	Elementos	Tipo de tecido cortical
UFRPE 5311	<i>Mariliasuchus amarali</i>	Costela	Lamelar-zonal e paralelo-fibroso
UFRPE 5311	<i>Mariliasuchus amarali</i>	Úmero	Lamelar-zonal e osso compacted coarse cancellous
UFRPE 5311	<i>Mariliasuchus amarali</i>	Ulna	Lamelar-zonal e paralelo-fibroso
UFRPE 5311	<i>Mariliasuchus amarali</i>	Rádio	Lamelar-zonal e osso compacted coarse cancellous bone
MN 7466-V	<i>Pepesuchus deiseae</i>	Metacarpo A	Lamelar e sistema haversiano
MN 7466-V	<i>Pepesuchus deiseae</i>	Metacarpo B	Paralelo-fibroso e osso compacted coarse cancellous
MN 7466-V	<i>Pepesuchus deiseae</i>	Ulnar	Lamelar-zonal e lamelar
MN 7466-V	<i>Pepesuchus deiseae</i>	Osteodermo	Fibrolamelar e paralelo-fibroso
MN 7466-V	<i>Pepesuchus deiseae</i>	Tíbia	Fibrolamelar e paralelo-fibroso

Fonte: Autora.

5 DISCUSSÃO

5.1 PADRÕES DE CRESCIMENTO E ESQUELETOCRONOLOGIA

5.1.1 Tecidos e taxas de crescimento em *Pseudosuchia*

Na microanatomia dos arcossauros comumente observamos o tecido fibrolamelar, que é frequentemente encontrado em animais pertencentes à linhagem dos Ornitosuchia, enquanto o tecido paralelo-fibroso e lamelar-zonal são registrados em representantes de *Pseudosuchia* (HORNER; PADIAN; RICQLÈS, 2001; HORNER; RICQLÈS; PADIAN, 2000; PADIAN; RICQLÈS; HORNER, 2001; RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 2003; RICQLÈS et al., 2003). No presente estudo, os dois tipos de tecidos são representados nos elementos ósseos dos Crocodyliformes analisados.

A partir dos resultados obtidos nos ossos apendiculares, foi possível observar estratégia de crescimento com padrão típico de tecido lamelar-zonal com períodos de descontinuidades estruturais, porém sem finalização do crescimento ósseo definitivo (RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 2003). O tecido lamelar-zonal reflete uma taxa de crescimento lenta, típica de animais ectotérmicos (AMPRINO, 1947; FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990; RAY; MUKHERJEE; BANDYOPADHYAY, 2009). Este padrão de crescimento mais cíclico, em estágios ontogenéticos avançados, é usualmente encontrado dentre os *Pseudosuchia* triássicos (RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 2003; RICQLÈS et al., 2008), *Iberosuchus macrodon*, um *Sebecosuchia* cenozoico (CUBO; KÖHLER; BUFFRÉNIL, 2017) e *Alligator mississippiensis* (WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2014), indicando que o espécime notossúquio *Mariliasuchus amarali* UFRPE 5311 apresenta características osteohistológicas de um subadulto. A organização tecidual de *M. amarali* é semelhante ao padrão encontrado em representantes de *Pseudosuchia* fósseis e recentes, o que sugere a manutenção das taxas de crescimento através do processo evolutivo.

A interpretação de que esse espécime tenha atingido estágios ontogenéticos sem, no entanto, alcançar sua maturidade esquelética pode indicar o estabelecimento da maturidade sexual. Os crocodilos e os dinossauros não-avianos exibem a maturidade reprodutiva antes de estabelecer seu crescimento assintótico. Já os dinossauros avianos apresentam maturidade reprodutiva após o crescimento assintótico ser estabelecido (LEE; WERNING, 2008). O

estabelecimento precoce da maturidade sexual (antes da maturidade somática), em dinossauros, está relacionada a necessidade de se reproduzir mais precocemente e altas taxas de mortalidade de indivíduos adultos (LEE; WERNING, 2008).

Para *Pepesuchus deiseae*, o metacarpo com o córtex formado por tecido lamelar apresenta a menor taxa de crescimento (RAY; MUKHERJEE; BANDYOPADHYAY, 2009). Em *Mariliasuchus amarali* a menor taxa de crescimento foi registrada nos ossos apendiculares, caracterizada por tecido lamelar-zonal pouco vascularizado. A estratégia de crescimento ósseo registrada para *Pseudosuchia*, encontrada em ambos os táxons, foi o aumento da deposição de matriz paralela-fibrosa ou lamelar em direção ao córtex externo. A baixa taxa de crescimento encontrada no metacarpo resulta da menor necessidade de deposição óssea requeridas para ossos de pequeno diâmetro, o contrário ocorre nos ossos longos (WASKOW; SANDER, 2014).

O padrão de crescimento lento de crocodilos era considerado possivelmente uma característica primitiva dos arcossauros (PADIAN; HORNER; RICQLÈS, 2004). Porém, estudos mais recentes indicam que as baixas taxas de crescimento é uma característica derivada (WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2014). Previamente, o *Pseudosuchia*, *Terrestriisuchus* foi considerado como detentor de taxas de crescimento altas similar aos *Ornithosuchia*, devido ao preenchimento total do córtex por tecido fibrolamelar (RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 2003), porém foi proposto que este espécime se trata de um indivíduo juvenil (ALLEN, 2003; RICQLÈS et al., 2008).

A trajetória de crescimento da tíbia mostra uma taxa de crescimento alta, até o período que o animal atingiu sua maturidade somática, intercalada com períodos de crescimento moderado (AMPRINO, 1947; MARGERIE; CUBO; CASTANET, 2002), onde aparecem marcas de crescimento cíclico, indicando pausa (LAGs) ou redução (annuli) de crescimento ósseo (RAY; MUKHERJEE; BANDYOPADHYAY, 2009). Este osso não apresenta o padrão típico dos ossos longos para *Pseudosuchia*, conforme estabelecido por Ricqlès, Padian e Horner (2003), o qual indica um primeiro estágio de crescimento rápido por deposição de tecido fibrolamelar, seguido de ciclos de tecido paralelo-fibroso pouco vascularizado, interrompido por LAGs, finalizado pela deposição do tecido avascular, EFS (Fig. 30B). O córtex da tíbia indica estratégias de crescimento alternando entre taxas de crescimento altas (zonas com deposição de matriz fibrolamelar) e taxas de crescimento intermediárias (zonas com tecido paralelo-fibroso). Estas últimas interrompidas por áreas de retardo do crescimento ou sua parada definitiva.

Além da tíbia de *Pepesuchus*, as altas taxa de crescimento em Crocodyliformes de estágio ontogenético avançado, a partir da presença de tecido fibrolamelar já foram assinaladas no úmero do Eusuchia ?*Acynodon*, de estágio ontogenético tardio (COMPANY; PEREDA-SUBERBIOLA, 2017), e em *A. mississippiensis* (CHINSAMY; HILLENUS, 2004; TUMARKIN-DERATZIAN, 2007). Esses estudos revelaram que não há estratégias de crescimento que separem os diferentes grupos de arcossauros, Ornitosuchia e Pseudosuchia. Todavia, ocorre uma tendência de rápidas taxas de crescimento em Ornitosuchia (PADIAN; HORNER; RICQLÈS, 2004; PADIAN; RICQLÈS; HORNER, 2001), e taxas de crescimento mais lentas entre os Pseudosuchia (ANDRADE; SAYÃO, 2014; SAYÃO et al., 2016), com vascularização mais rara em direção à zona periosteal (LEE, 2004). Nosso estudo corrobora a ideia de que altas taxas de crescimento surgem de maneira independente, sem necessidade de alta atividade do metabolismo basal (CHINSAMY; HILLENUS, 2004), a partir do Cretáceo Superior em diferentes linhagens de Crocodyliformes. Esse padrão encontrado na tíbia foi identificado até o momento apenas em Eusuchia. Portanto, esta similaridade pode indicar um estilo de vida semelhante aos crocodilos vivos.

5.1.2 Remodelamento ósseo e mobilização do cálcio

Assim como a costela dos neossúquios, *Guarinisuchus munizi* Barbosa, Viana & Kellner 2008 (ANDRADE et al., 2015) e de *Susisuchus anatoceps* Salisbury et al. 2003 (SAYÃO et al., 2016), a costela do notossúquio *Mariliasuchus amarali* exibe um amplo processo de remodelamento na região medular, representado por várias cavidades de reabsorção. Portanto, mostra-se não ser um elemento indicado para esqueletocronologia em Crocodyliformes, devido a destruição das marcas de crescimento mais internas durante o remodelamento ósseo. O córtex interno da costela da espécie de grande porte *Guarinisuchus munizi* (2.79–3.43 m) (HASTINGS et al., 2010) apresenta sistema haversiano, diferentemente das secções transversais da costela das espécies de pequeno porte [p. ex: *Mariliasuchus amarali* (1.4 m) e *Susisuchus anatoceps* (1.10 m)] (SAYÃO et al., 2016). A presença de sistema haversiano previne propagação de microfraturas e aumenta a resistência óssea (MARTIN; BURR, 1982). A formação deste tipo de osso está associada a intensas pressões biomecânicas sofridas pelo osso em animais de grande massa corpórea (LEE; STAINES; TAYLOR, 2002), tais como *Guarinisuchus*. *Mariliasuchus amarali* foi um notossúquio terrestre, enquanto que *Susisuchus anatoceps* e *Guarinisuchus munizi* apresentavam hábitos

semiaquático e marinho costeiro, respectivamente (ANDRADE; BERTINI, 2008a; BARBOSA, KELLNER, VIANA, 2008; SAYÃO et al., 2016). Nossa análise não identificou nenhum diferencial microanatômico do esqueleto axial entre esses Crocodyliformes através da mudança das condições ambientais.

O papel dos osteodermos dos crocodilianos na mobilização de cálcio e minerais já foi evidenciado em estudos anteriores a partir da microanatomia (HUTTON, 1986; TUCKER, 1997; KLEIN; SCHEYER; TÜTKEN, 2009). No osteodermo de *Pepesuchus* as cavidades de reabsorção indicam que este animal estava em processo de remodelamento quando veio a óbito. Em fêmeas reprodutoras e silvestres de *A. mississippiensis*, os osteodermos apresentam grande quantidade de osso remodelado, porém nenhuma atividade de remodelamento intensa é observada nos ossos longos (SCHWEITZER et al., 2007). Em contrapartida, fêmeas reprodutoras cativas de *A. mississippiensis* exibiram extensa reabsorção óssea na região medular dos ossos longos para metabolizar o cálcio (KLEIN; SCHEYER; TÜTKEN, 2009). Concluimos que em condições naturais, provavelmente os osteodermos são a primeira fonte de mobilização do cálcio para formação da casca dos ovos em Crocodyliformes, conservando a integridade dos ossos longos. Por outro lado, em condições mais constantes de temperatura e dieta, como as encontradas em cativeiro, os ossos longos também são utilizados para realizar este processo.

O córtex interno dos osteodermos das fêmeas reprodutoras de *Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768 (HUTTON, 1986), *Alligator mississippiensis* (KLEIN; SCHEYER; TÜTKEN, 2009) e *Crocodylus johnstoni* Krefft, 1873 (TUCKER, 1997) exhibe expansão dos canais vasculares, e extenso remodelamento ósseo, devido a reabsorção do cálcio para a calcificação das cascas dos ovos durante a ovogênese (CHINSAMY; CERDA; POWELL, 2016; HUTTON, 1986). Este processo destrói as marcas de crescimento cíclico, consequentemente promove alta variação nesta região cortical. Portanto, o osteodermo não é adequado para inferir a esqueletocronologia em táxons extintos (sem identificação do sexo) e em fêmeas que atingiram a maturidade sexual em táxons recentes (HUTTON, 1986; KLEIN; SCHEYER; TÜTKEN, 2009). Outro fator que também interfere no metabolismo do cálcio são as patologias, elas podem causar deficiência de cálcio e estimular a reabsorção óssea nos osteodermos, isso ocorre frequentemente em animais cativos (KLEIN; SCHEYER; TÜTKEN, 2009), o qual não é aplicado neste estudo.

O remodelamento haversiano encontrado em ossos de *Thalattosuchia* foi relacionado ao metabolismo do cálcio para ovogênese, portanto, pertencentes às fêmeas reprodutoras

(HUA; BUFFRÉNIL, 1996). O sistema haversiano presente no metacarpo de *Pepesuchus* (Fig. 26C) sugere ter sido consequência deste mesmo processo. O padrão integrado entre as várias marcas de crescimento cíclico junto ao sistema haversiano no córtex interno é indicado, por Hua e Buffrénil (1996), como pertencente a fêmeas adultas em processo de ovogênese que já realizaram vários ciclos ovogênicos. A presença das lamelas endosteais (Fig. 26D) corrobora o fato de que o animal atingiu sua maturidade sexual (WANG et al., 2015). Portanto, a microanatomia do osteodermo e metacarpo indicam que MN 7466-V era uma fêmea em fase reprodutora.

5.1.3 Sistema fundamental externo (EFS)

O sistema fundamental externo ou lamelas circunferenciais externas são constituídos por linhas de pausa de crescimento muito próximas umas das outras, depositadas na margem externa do periósteo quando o animal atinge o crescimento assintótico (PADIAN; WERNING; HORNER, 2016; RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 2003). Em Crocodyliformes, esta microestrutura já foi registrada em *A. mississippiensis* (WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2011); num Eusuchia da Espanha ?*Acynodon* (COMPANY; PEREDA-SUBERBIOLA, 2017) e em *G. munizi* (ANDRADE; SAYÃO, 2014). Neste estudo ampliamos o registro de EFS para *Marillasuchus amarali* e *Pepesuchus deiseae*.

Além de indicar o crescimento assintótico em arcossauros, a presença ou a ausência de EFS em diferentes elementos ósseos de um mesmo esqueleto sugere distintos ritmos de crescimento ósseo em um indivíduo. Em *Pepesuchus*, a tíbia foi o único elemento a mostrar o EFS, indicando que o animal atingiu sua maturidade somática. Já em *Marillasuchus amarali*, a costela do espécime UFRPE 5311 exibe esta microestrutura (Fig. 22C), entretanto o EFS encontra-se ausente no úmero, ulna e rádio. Desta forma, constata-se que o esqueleto axial atinge seu crescimento assintótico precocemente, enquanto o esqueleto apendicular continua a se desenvolver. Por apresentar um ritmo de crescimento distinto dos outros elementos analisados não é um osso adequado para estimativa etária em Crocodyliformes. Além disso, Padian (2011) afirma que, de modo geral, a costela e a fíbula não são bons elementos para esqueletocronologia. Em contrapartida aos nossos resultados, as análises osteohistológicas realizadas por Waskow e Mateus (2017) em costelas dorsais de dinossauros e um crocódilomorfo do Jurássico Superior de Portugal, demonstram que esses elementos registram

o crescimento ósseo tão bem quanto os ossos apendiculares. Contudo, as análises devem ser realizadas nas porções proximais das costelas, já que estas partes possuem menos tecido remodelado do que as porções distais mais recentes (WASKOW; SANDER, 2014).

5.2 MORFOGÊNESE E ORNAMENTAÇÃO DORSAL DOS OSTEODERMOS

A presença de tecido paralelo-fibroso no córtex basal e externo e córtex interno com matriz fibrolamelar no osteodermo MN 7466-V corrobora Buffrénil et al. (2014) e Ricqlès et al. (2001). Nestes estudos, os autores indicam que na morfogênese dos osteodermos de *Crocodylomorpha* ocorre a formação de um núcleo de origem metaplásica, mineralização do tecido conjuntivo da derme, sucedido pela adição de tecido lamelar ou paralelo-fibroso de origem osteoblástica, semelhante aos dos lagartos extintos da linhagem *Glytosaurinae* (BUFFRÉNIL et al., 2011).

Os osteodermos e os ossos craniais apresentam uma ornamentação dorsal que é comum em *Crocodyliformes* e *Phytosauria* (BUFFRÉNIL et al., 2014; SCHEYER; SANDER, 2004). Na linhagem dos *Crocodylomorpha*, esta ornamentação exhibe constante transformação, progredindo, quantitativamente, diretamente proporcional ao estágio ontogenético do animal e dimensão óssea (BUFFRÉNIL et al., 2014; SCHEYER; SANDER, 2004). Em contrapartida, *Goniopholidae* não segue esse padrão de ornamentação. O desenvolvimento ontogenético faz com que os alongados sulcos evoluam para pequenas “pits” (ANDRADE; HORNUNG, 2011; WU; BRINKMAN; RUSSEL, 1996). As funções relacionadas a ornamentação óssea são: ancoragem de pele; termorregulação, proteção mecânica e trocas gasosas entre o animal e o meio. A ornamentação mais pronunciada dos eussúquios, provavelmente, auxilia num processo termorregulador mais efetivo (CLARAC et al., 2015). Já o menor grau de remodelamento ósseo e a preferência por deposição óssea para formação das cristas que separam as “pits” e sulcos, estão relacionados a necessidade de *Euscolosuchus* ter um maior suporte à ancoragem da pele (SCHEYER; SUES, 2016). A morfogênese desta ornamentação é causada pelo processo de reabsorção óssea local e posterior ação osteoblástica para reconstrução da base e paredes dessas depressões (BUFFRÉNIL, 1982; BUFFRÉNIL et al., 2014; HUA; BUFFRÉNIL, 1996). Contrário à esta hipótese, Vickaryous e Hall (2008) indicam que a ornamentação dorsal é produto da pontual deposição óssea e não por reabsorção osteoclástica. Os pits externos são resultados do remodelamento local (HUA; BUFFRÉNIL, 1996) e os sulcos resultam do remodelamento

assimétrico (BUFFRÉNIL et al., 2014). Segundo Buffrénil (1982), os sulcos, quando presentes, sugerem altas taxas de crescimento, além de indicar a orientação e direção do crescimento ósseo. O tamanho e profundidade dos pits e sulcos variam para se adaptar as novas dimensões do osso durante o crescimento ósseo (BUFFRÉNIL, 1982; BUFFRÉNIL et al., 2014). Em contraste com a ornamentação bem marcada por profundos pits e sulcos em *Pepesuchus*, outro notossúquio, *Simosuchus clarki*, apresenta uma ornamentação dorsal dos osteodermos suave e pouco pronunciada. Na microanatomia dos osteodermos de *Simosuchus clarki* a ornamentação não é evidenciada pelo córtex externo (HILL, 2010) através dos processos de reabsorção e reconstrução óssea, semelhante ao padrão encontrado nos osteodermos de *Rauisuchia* (CERDA et al., 2013).

5.3 FIBRAS DE SHARPEY

As fibras de Sharpey sustentam os estratos dérmicos anexos às superfícies externas e basais dos osteodermos (CERDA; DESOJO, 2011; SCHEYER; SANDER, 2004) e mantêm um contato mais resistente entre os escudos ósseos (CERDA; DESOJO, 2011). Estas fibras são mais numerosas próximas às LAGs no osteodermo de *Pepesuchus*. Esta característica também é observada em *Alligator mississippiensis* (WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2014), e em maior abundância no córtex basal (Fig. 29C) do que no externo, semelhante ao notossúquio africano, *Simosuchus clarki* (HILL, 2010); dos crocodylianos vivos (*A. mississippiensis*, *Caiman crocodilus* e dois Crocodylidae indeterminados); aligatídeos extintos da América do Norte (*Leidyosuchus* e *Leidyosuchus/Albertachampsia*) (BURNS; VICKARYOUS; CURRIE, 2013); e de um aligatídeo da França, *Diplocynodon remensis* Martin et al. 2014 (BUFFRÉNIL et al., 2014). Esse padrão conservativo persiste ao longo da história evolutiva dos Crocodyliformes, o qual corrobora Burns, Vickaryous e Currie (2013), quando o estudo sugere que as fibras de Sharpey estão mais presentes na superfície basal dos osteodermos dos crocodilos devido à presença de numerosos e organizados feixes de fibras colágenas no *estratum compactum* da derme, no qual o córtex basal tem contato direto. Em contraste, o estrato superficial, no qual está localizado o córtex externo, mostra feixes de fibras colágenas menores e menos organizados.

Os córtices basal e externo dos osteodermos de Crocodyliformes se mantêm estáveis, conservando marcas de crescimento cíclico (ERICKSON; BROCHU, 1999; HUTTON, 1986; KLEIN; SCHEYER; TÜTKEN, 2009; WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2014). Em

contraste, a região central apresenta distintos padrões de organização tecidual devido a diferença na mobilização do cálcio demonstrando ser mais ativa metabolicamente. A alta quantidade de cavidades de reabsorção no córtex interno do osteodermo de *P. deiseae* indica provavelmente início de reabsorção de cálcio e sugere que esse elemento ósseo pertencia a um indivíduo fêmea, como já apresentado em estudos anteriores com outros táxons (HUTTON, 1986; TUCKER, 1997), corroborado pelo padrão encontrado no metacarpo A.

5.4 HÁBITOS DE VIDA E COMPARAÇÃO OSTEOHISTOLÓGICA COM OUTROS TETRAPODA

As especializações ósseas estão vinculadas principalmente ao modo de locomoção dos diferentes grupos de tetrápodes de hábitos aquáticos ou semiaquáticos e não são diagnosticadas em ossos de táxons terrestres (BUFFRÉNIL; RAGE, 1993; HOUSSAYE et al., 2013; HOUSSAYE; SANDER; KLEIN, 2016; WIFFEN et al., 1995). Para análise desses padrões levamos em consideração apenas os ossos dos membros. Os padrões osteoporótico e osteoesclerótico são evidenciados em diferentes elementos ósseos de MN 7466-V.

Ambos os metacarpos de *Pepesuchus* apresentam osteoesclerose, com córtices espessos e cavidades medulares pequenas (Figs. 26A e 27A). Esta especialização óssea é caracterizada pelo aumento da compactação óssea interna, devido à inibição da atividade condroclástica e osteoclástica e/ou preenchimento das cavidades internas (BUFFRÉNIL et al., 2008, 2010; HOUSSAYE, 2009). A osteoesclerose já foi identificada em *Mesoeucrocodylia* por Sayão et al. (2016) em uma ulna de *Susisuchus anatoceps* e foi relacionada ao hábito semiaquático deste animal, para controle da flutuabilidade. O aumento da compactação óssea aumenta a densidade óssea e permite que alguns ossos sejam utilizados como lastro. Além disso, o córtex do metacarpo A apresenta padrão similar ao do úmero do teleossaurídeo *Steneosaurus* (HUA; BUFFRÉNIL, 1996). Se outros ossos dos membros apresentarem osteoesclerose, poderíamos confirmar o hábito semiaquático para *Pepesuchus deiseae*. *Marillasuchus* não pode apresentar osteoesclerose, pois esta é incompatível com a locomoção terrestre (HOUSSAYE; SANDER; KLEIN, 2016).

Alguns tetrápodes apresentam paquiostose, hiperplasia do córtex periosteal, sem origem patológica e com alteração do volume ósseo, de acordo com Buffrénil e Rage (1993) e osteoesclerose no mesmo osso, condição denominada de paquiosteoesclerose, onde há

hiperplasia do córtex periosteal, enquanto a região medular é compacta sem remodelamento (DOMNING; BUFFRÉNIL, 1991). Os juvenis de plesiossauros apresentam esta condição e assim eles deviam viver em mares rasos, pois os ossos densos não seriam propícios à natação em mar aberto (WIFFEN et al., 1995).

A tíbia não apresenta nenhuma destas especializações ósseas, o que sugere que a osteoesclerose pode estar presente apenas nos membros anteriores. Então, se o úmero, ulna ou rádio apresentarem este mesmo padrão, podemos inferir que *P. deiseae* utiliza seus membros como lastros para controlar sua movimentação na água, assim como os crocodilianos atuais (GRIGG; KIRSHNER, 2015) e *Susisuchus anatoceps* (SAYÃO et al., 2016). Então, dependemos que outros estudos sejam realizados com outros ossos de *Pepesuchus* para confirmar essa hipótese.

Já a osteoporose, ausência de deposição de osso secundário durante o remodelamento e consequente perda de massa óssea (HOUSSAYE et al., 2014; RICQLÈS; BUFFRÉNIL, 2001), é encontrada em ossos longos e carapaça dos animais que possuem natação rápida (BUFFRÉNIL; RAGE, 1993) e habitam mar aberto (WIFFEN et al., 1995). O ulnar é um osso poroso e leve, porém não apresenta característica de osso verdadeiramente osteoporótico, como encontrado nos ictiossauros (HOUSSAYE et al., 2014), nos cetáceos (BUFFRÉNIL; SCHOEVAERT, 1988) e nas tartarugas marinhas (SCHEYER et al., 2014). Estes animais possuem ossos longos osteoporóticos, utilizados para natação mais ágil em mar aberto (HOUSSAYE et al., 2013). A causa desta possível osteoporose no ulnar (Fig. 28A) é que este osso, juntamente com o radial, são ossos curtos com articulações proximais com a ulna e rádio e distais com os ossos do carpo. Ou seja, são ossos que estão em frequente movimentação. Então a especialização para um padrão osteoporótico de redução de massa óssea auxilia na melhor manobrabilidade (SANCHEZ; SCHUCH, 2013). Contudo, Houssaye et al. (2014) indicam que, para determinar estas especializações ósseas, várias secções em diferentes locais do elemento devem ser realizadas, assim identificam-se variações microanatômicas, pois a análise de uma única secção pode induzir a uma interpretação equivocada.

A presença do córtex interno do osteodermo preenchido por tecido fibrolamelar altamente vascularizado sugere uma taxa de crescimento rápida para formação da quilha de *P. deiseae*. Quando a maturidade sexual é atingida ou o crescimento ótimo da quilha foi estabelecido, uma LAG foi depositada (Fig. 28F) e a taxa de crescimento reduzida, representada pela matriz paralela-fibrosa. Em aligatordeos vivos e fósseis, a hipertrofia da

quilha induz ao remodelamento no córtex interno, enquanto os córtices basal e externo permanecem estáveis (BURNS; VICKARYOUS; CURRIE, 2013).

O osteodermo de *Pepesuchus deiseae* possui uma quilha alta, essa característica tem implicações para os hábitos semiaquáticos na ecologia dos Crocodyliformes. Uma quilha alta auxilia na hidrodinâmica e estabiliza o nado, assim como indicado para *Itasuchus jesuinoi* Price, 1955 (MARINHO; RIBEIRO; CARVALHO, 2006).

6 CONCLUSÃO

Os ossos lamelar-zonal e fibrolamelar são os tipos de tecidos ósseos mais comuns nos ossos dos notossúquios *Mariliasuchus amarali* e *Pepesuchus deiseae*, respectivamente. O tecido lamelar-zonal é comum em crocodilos fósseis e recentes, já o tecido fibrolamelar pode ocorrer em estágio ontogenético avançado em peirossaurídeos.

Os ossos de diferentes tamanhos apresentam também diferentes taxas de crescimento, relacionados diretamente as suas diferentes necessidades de deposição óssea. Alguns são mais propensos a sofrer remodelação óssea, por exemplo, o metacarpo, o ulnar e o rádio. Além disso, os elementos preservam diferentes números de marcas de crescimento. A quantidade de LAGs e tipo de matriz presente no tecido cortical indicam que a tíbia e o metacarpo A possuem a maior e menor taxa de crescimento ósseo de *Pepesuchus deiseae*, respectivamente. Além disso, no osteodermo, a presença de um córtex interno, preenchido por tecido fibrolamelar altamente vascularizado, sugere uma taxa de crescimento rápida para formação de uma quilha alta em *P. deiseae*.

Os elementos apendiculares apresentam padrões de crescimento similares, todavia, o úmero e o rádio exibem uma ampla região de tecido secundário remodelado, indicando um processo de remodelamento mais extensivo. A costela de *Mariliasuchus amarali* apresenta padrão de crescimento diferenciado e sugere que o esqueleto axial atinge seu crescimento assintótico (presença de EFS) antes dos elementos apendiculares. A partir da deposição de osso lamelar-zonal podemos concluir que o notossúquio terrestre *Marialiasuchus* exibe padrão de crescimento derivado determinado para arcossauros. Enquanto isso, *Pepesuchus* apresenta taxa de crescimento incomum para crocodilos, mas com registro em Eusuchia. Provavelmente esse peirossaurídeo também possuía hábito semiaquático.

Para análise da ontogenia em *Pepesuchus deiseae*, o osso mais indicado é a tíbia, este é o único elemento que indica que o animal atingiu maturidade somática anterior a sua morte. Para *Mariliasuchus amarali*, o padrão tecidual dos ossos apendiculares indica que este espécime era um animal subadulto quando morreu. A maturidade sexual é evidenciada em *Pepesuchus deiseae* pela deposição das lamelas endosteais na região perimedular.

O osteodermo, por ser um elemento que apresenta alta plasticidade microanatômica, não é indicado para análises de esqueletocronologia. A organização da estrutura microanatômica dos osteodermos dos notossúquios depende do sexo do animal analisado e do

seu estágio ontogenético. Portanto, a utilização dos osteodermos para esqueletocronologia não é adequada. As fases ontogenéticas em Crocodyliformes fósseis podem ser identificadas facilmente pelas microestruturas. Entretanto a osteohistologia não é exata em relação a idade exata desses animais, pois o número de LAGs varia entre os elementos e muitas podem ser obliteradas pelo remodelamento ósseo.

A microanatomia do osteodermo e do metacarpo A indicam um padrão encontrado em fêmeas. Os osteodermos mostram ser as fontes primárias de mobilização do cálcio durante a ovogênese em Crocodyliformes. Todavia, os metacarpos podem também ser utilizados como fonte de cálcio para ciclos ovogênicos em fêmeas de *Pepesuchus deiseae*.

Duas especializações ósseas foram identificadas: a primeira foi a osteoesclerose exibida nos metacarpos, relacionada ao hábito semiaquático para *Pepesuchus deiseae*. Entretanto, análises nos ossos longos dos membros anteriores são necessárias para confirmar esta hipótese. A outra especialização óssea foi registrada no ulnar, que exibe osteoporose, sendo esta especialização óssea associada, provavelmente, ao aumento do controle da manobrabilidade deste osso junto as suas articulações.

Concluimos então que os notossúquios apresentam uma versatilidade da organização microanatômica dentre indivíduos distintos e entre os elementos ósseos do mesmo esqueleto, relacionados ao seu hábito de vida, estágio ontogenético, fatores biomecânicos e modo de articulação entre os ossos.

REFERÊNCIAS

- ALLEN, D. J. Ontogenetic determination of a new specimen confirms *Terrestrisuchus* to be a junior synonym of *Saltoposuchus*. **Palaeontological Association Newsletter**, v. 53, p. 72–74, 2003.
- ALMEIDA, F. F. M. Tectônica da Bacia do Paraná no Brasil. **Instituto de Pesquisas Tecnológicas do Estado de São Paulo S/A, São Paulo, Brasil Relatório IPT**. v. 143, p. 1–96, 1980.
- AMPRINO, R. La structure du tissu osseux envisagée comme l'expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. **Archives de Biologie**, v. 58, p. 315–330, 1947.
- ANDRADE, M. B.; BERTINI, R. J. Morphological and anatomical observations about *Mariliasuchus amarali* and *Notosuchus terrestris* (Mesoeucrocodylia) and their relationships with other South American notosuchians. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 66, n. 1, p. 5–62, 2008a.
- ANDRADE, M. B.; BERTINI, R. J. Morphology of the dental carinae in *Mariliasuchus amarali* (Crocodylomorpha, Notosuchia) and the pattern of tooth serration among basal Mesoeucrocodylia. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 66, n. 1, p. 63–82. 2008b.
- ANDRADE, M. B.; HORNUNG, J. J. A new look into the periorbital morphology of *Goniopholis* (Mesoeucrocodylia: Neosuchia) and related forms. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. 2, p. 352–368, 2011.
- ANDRADE, M. B. et al. A new berriasian species of *Goniopholis* (Mesoeucrocodylia, Neosuchia) from England, and a review of the genus. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 163, p. S66–S108, 2011.
- ANDRADE, R. C. L. P. et al. New data about the presence and absence of the external fundamental system in archosaurs. **Caderno de Cultura e Ciência**, v. 14, n. 1, p. 200–211, 2015.
- ANDRADE, R. C. L. P.; SAYÃO, J. M. Paleohistology and lifestyle inferences of a dyrosaurid (Archosauria: Crocodylomorpha) from Paraíba Basin (Northeastern Brazil). **PLoS ONE**, v. 9, n. 7, 2014.
- AURELIANO, T, et al. Morphometry, bite-force, and paleobiology of the Late Miocene caiman *Purussaurus brasiliensis*. **PLoS ONE**, v. 10, n. 2, 2015.
- BARBOSA, J. A.; KELLNER, A. W. A.; VIANA, M. S. S. New dyrosaurid crocodylomorph and evidences for faunal turnover at the K–P transition in Brazil. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 275, p. 1385–1391, 2008.
- BARRIOS, F.; PAULINA-CARABAJAL, A.; BONA, P. A new peirosaurid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. **Ameghiniana**, v. 53, n. 1, p. 14–25, 2015.

BATEZELLI, A. Continental systems tracts of the Brazilian Cretaceous Bauru Basin and their relationship to the tectonic and climatic evolution of South America. **Basin Research**, v. 29, n. S1, p. 1–25, 2015.

BENTON, M. J.; CLARK, J. M. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: BENTON, M. J. (Ed.). **The phylogeny and classification of tetrapods: amphibians, reptiles, birds**. Oxford: Claderon Press, 1988. p. 295–338.

BJORNDAL, K. et al. Age and growth in sea turtles: limitations of skeletochronology for demographic studies. **Copeia**, v. 1, p. 23–30, 1998.

BOTHA-BRINK, J.; SMITH, R. M. H. Osteohistology of the Triassic archosauromorphs *Prolacerta*, *Proterosuchus*, *Euparkeria*, and *Erythrosuchus* from the Karoo Basin of South Africa. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. 6, p. 1238–1254, 2011.

BROCHU, C. A. A new Late Cretaceous gavialoid crocodylian from eastern North America and the phylogenetic relationships of thoracosaur. **Journal Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 3, p. 610–633, 2004.

BROCHU, C. A. Phylogenetic approaches toward crocodilian history. **Annual Review of Earth and Planetary Science**, v. 31, n. 1, p. 357–397, 2003.

BRONZATI, M.; MONTEFELTRO, F. C.; LANGER, M. C. Diversification events and the effects of mass extinctions on Crocodyliformes evolutionary history. **Royal Society Open Science**, v. 2, n. 5, 2015.

BRUSATTE, S. L. et al. Macroevolutionary patterns in the evolutionary radiation of archosaurs (Tetrapoda: Diapsida). **Earth Environmental Science Transactions of Royal Society of Edinburgh**, v. 101, n. 3–4, p. 367–382, 2011.

BRUSATTE, S. L. et al. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 8, n. 1, p. 3–47, 2010.

BUFFETAUT, E. A new crocodilian from the Cretaceous of southern Morocco. **Comptes rendus de l'Académie des Sciences II**, v. 319, n. 2, p. 1563–1568, 1994.

BUFFRÉNIL, V. DE. et al. An enamel-like tissue, osteodermine, on the osteoderms of a fossil anguid (Glyptosaurinae) lizard. **Comptes Rendus Palevol**, v. 10, p. 427–437, 2011.

BUFFRÉNIL, V. DE. et al. Differentiation and growth of bone ornamentation in vertebrates: A comparative histological study among the Crocodylomorpha. **Journal of Morphology**, v. 279, n. 4, p. 425–445, 2014.

BUFFRÉNIL, V. DE. et al. Evolution of sirenian pachyosteosclerosis, a model-case for the study of bone structure in aquatic tetrapods. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 17, n. 2, p. 101–120, 2010.

BUFFRÉNIL, V. DE. et al. Variation in bone histology of middle Eocene sirenians from western Europe. **Geodiversitas**, v. 30, n. 2, p. 425–432, 2008.

BUFFRÉNIL, V. DE. Morphogenesis of bone ornamentation in extant and extinct crocodilians. **Zoomorphology**, v. 99, p. 155–166, 1982.

BUFFRÉNIL, V. DE.; RAGE, J. C. La “pachyostose” vertébrale de *Simoliophis* (Reptilia, Squamata): données comparatives et considérations fonctionnelles. **Annales de Paléontologie**, v. 79, p. 315–355, 1993.

BUFFRÉNIL, V. DE.; SCHOEVAERT, D. On how the periosteal bone of the delphinid humerus becomes cancellous: ontogeny of a histological specialization. **Journal of Morphology**, v. 198, p. 149–164, 1988.

BURNS, M. E.; VICKARYOUS, M. K.; CURRIE, P. J. Histological variability in fossil and recent alligatoroid osteoderms: systematic and functional implications. **Journal of Morphology**, v. 274, p. 676–686, 2013.

BYBEE, P. J.; LEE, A. H.; LAMM, E. T. Sizing the Jurassic theropod dinosaur *Allosaurus*: assessing growth strategy and evolution of ontogenetic scaling of limbs. **Journal of Morphology**, v. 267, n. 3, p. 347–359, 2006.

CALVO, J. O.; PORFIRI, J. D. New material of peirosaurids from Neuquén, Patagonia: its age. **Brazilian Geographical Journal**, v. 1, n. 1, p. 50–64, 2010.

CAMPOS, D. A. et al. On a new peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous, Bauru Group, southeastern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, n. 1, p. 317–327, 2011.

CARVALHO, I. S. et al. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 297, n. 2, p. 252–262, 2010.

CARVALHO, I. S.; BERTINI, R. J. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru. **Geología Colombiana**, v. 248, n. 24, p. 83–105, 1999.

CARVALHO, I. S.; CAMPOS, A. C. A.; NOBRE, P. H. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha (Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**, v. 8, p. 11–30, 2005.

CARVALHO, I. S.; RIBEIRO, L. C. B.; AVILLA, L. S. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**, v. 7, n. 4, p. 975–1002, 2004.

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

CERDA, I. A. et al. Osteoderm microstructure of “rauisuchian” archosaurs from South America. **Geobios**, v. 46, n. 4, p. 273–283, 2013.

CERDA, I. A.; DESOJO, J. B. Dermal armour histology of aetosaurs (Archosauria: Pseudosuchia), from the Upper Triassic of Argentina and Brazil. **Lethaia**, v. 44, n. 4, p. 417–428, 2011.

CHINSAMY, A. Assessing the biology of fossil vertebrates through bone histology. **Palaeontologia Africana**, v. 33, p. 29–35, 1997.

CHINSAMY, A. Physiological implications of the bone histology of *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Theropoda). **Palaeontologia Africana**, v. 27, p. 77–82, 1990.

CHINSAMY, A. **The osteohistology of femoral growth within a clade: a comparison of the crocodile *Crocodylus*, the dinosaurs *Massospondylus* and *Syntarsus*, and the birds *Struthio* and *Sagittarius***. 1991. 200 f. Tese-University of Witwatersrand, Johannesburg, 1991.

CHINSAMY, A.; CERDA I.; POWELL, J. Vascularised endosteal bone tissue in armoured sauropod dinosaurs. **Scientific Reports**, v. 6, n. 24858, p. 1–8, 2016.

CHINSAMY, A.; HILLENIOUS, W. J. Physiology of nonavian dinosaurs. In: WEISHAMPEL, D. B.; DODSON, P.; OSMOLSKA, H. (Eds.). **The Dinosauria**. Berkeley: University of California Press, 2004. p. 643–659.

CHINSAMY, A.; RAATH, M. A. Preparation of fossil bone for histological examination. **Palaeontologia Africana**, v. 29, p. 39–44, 1992.

CHINSAMY-TURAN, A. **The microstructure of dinosaur bone: deciphering biology with fine-scale techniques**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. 224 p.

CLARAC, F. et al. A quantitative assessment of bone area increase due to ornamentation in the Crocodylia. **Journal of Morphology**, v. 276, p. 1183–1192, 2015.

CLARK, J. M. A new shartegosuchid crocodyliform from the Upper Jurassic Morrison Formation of western Colorado. **Zoological Journal Linnean Society**, v. 163, n. 1, p. 152–172, 2011.

CLARK, J. M. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. In: FRASER, N.C.; SUES, H. D. (Eds.). **The shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods**. New York: Cambridge University Press, 1994. p. 84–97.

CLARKE, B. Normal bone anatomy and physiology. **Clinical Journal of the American Society of Nephrology**, v. 3, p. 131–139, 2008.

COMPANY, J; PEREDA-SUBERBIOLA, X. Long bone histology of a eusuchian crocodyliform from the Upper Cretaceous of Spain: Implications for growth strategy in extinct crocodiles. **Cretaceous Research**, v. 72, p. 1–7, 2017.

CUBO, J. et al. Paleohistological estimation of bone growth rate in extinct archosaurs. **Paleobiology**, v. 38, n. 2, p. 335–349, 2012.

CUBO, J.; KÖHLER, M.; BUFFRÉNIL, V de. Bone histology of *Iberosuchus macrodon* (Sebecosuchia, Crocodylomorpha). **Lethaia**, p. 1–9, 2017.

DOMNING, D. P.; BUFFRÉNIL, V. DE. Hydrostasis in the Sirenia: quantitative data and functional interpretations. **Marine Mammal Science**, v. 7, n. 4, p. 331–368, 1991.

ENLOW, D. H. A study of the postnatal growth and remodeling of bone. **American Journal of Anatomy**, v. 110, p. 79-101, 1962.

ENLOW, D. H. The bone of reptiles. In: GANS, C.; BELLAIRS, A.; PARSONS, T. (Eds.). **Biology of the reptilia**. London: Academic Press, 1969. p. 45–77.

ENLOW, D. H.; BROWN S.O. A comparative histological study of fossil and Recent bone tissues. Part II. **Texas Journal of Science**, v. 9, p. 185–214, 1957.

ERICKSON, G. M.; BROCHU, C. A. How the terror crocodile grew so big. **Nature**, v. 398, p. 205–206, 1999.

EVANS, D. C. et al. Osteology and bone microstructure of new, small theropod dinosaur material from the early Late Cretaceous of Morocco. **Gondwana Research**, v. 27, p. 1034–1041, 2015.

FANTI, F. et al. The largest thalattosuchian (Crocodylomorpha) supports teleosaurid survival across the Jurassic–Cretaceous boundary. **Cretaceous Research**, v. 61, p. 263–274, 2016.

FERNANDES, L. A. **Estratigrafia e evolução geológica da parte oriental da Bacia Bauru (KS)**. 1998. 272 f. Tese (Doutorado em Geologia Sedimentar) - Universidade de São Paulo, São Paulo. 1998.

FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 68, n. 2, p. 195–205, 1996.

FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. O Grupo Caiuá (Ks): Revisão estratigráfica e contexto deposicional. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 24, n.3, p. 164–176, 1994.

FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. Revisão estratigráfica da parte oriental da bacia Bauru, (Neocretáceo). **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30, n. 4, p. 717–728, 2000.

FERNANDES, L. A.; RIBEIRO, C. M. Evolution and palaeoenvironment of the Bauru Basin (Upper Cretaceous, Brazil). **Journal of South American Earth Sciences**, v. 61, p. 71–90, 2015.

FRANCILLON-VIEILLOT, H. et al. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: CARTER, J. G. (Ed.). **Skeletal biomineralization: Patterns, processes and evolutionary trends**. New York: Van Nostrand Reinhold, 1990. p. 471–530.

FRANZ-ODENDAAL, T. A.; HALL, B. K.; WITTEN, P. E. Buried alive: how osteoblasts become osteocytes. **Developmental Dynamics**, v. 235, n. 1, p. 176–190, 2006.

GARRIDO, A. C. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, v. 12, n. 2, p. 121–177, 2010.

GASPARINI, Z. Una nueva familia de cocodrilos zifodontes cretácicos de América del Sur. In: Congreso Latinoamericano de Geología, 1981, Buenos Aires. Actas del 58 Congreso Latinoamericano de Geología. Buenos Aires, 1982. p. 317–329.

GASPARINI, Z.; CHIAPPE, L. M.; FERNANDEZ, M. A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodilians. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 11, n. 3, p. 316–333, 1991.

GATESY, J. et al. Combined support for wholesale taxic atavism in gavialine crocodylians. **Systematic Biology**, v. 52, n. 3, p. 403–422, 2003.

GEROTO, C. F. C.; BERTINI, R. J. Preliminary phylogenetic analysis of some Crocodyliformes clades (Crocodylomorpha: Archosauromorpha) recovered from the Adamantina and Marília formations (Bauru Group), Campanian/Maastrichtian from Southeastern Brasil. **Paleontologia em Destaque**, edição especial, p. 129, 2012.

GRIGG, G.; KIRSHNER, D. **Biology and Evolution of Crocodylians**. Nova Iorque: Cornell University Press, 2015. 672 p.

HASTINGS, A. K. et al. A new small short-snouted dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of northeastern Colombia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, p. 139–162, 2010.

HILL, R. V. Osteoderms of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n. 1, p. 154–176, 2010.

HORNER, J. R.; PADIAN, K.; RICQLÈS, A. J. DE. Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs. **Palaeobiology**, v. 27, p. 39–58, 2001.

HORNER, J. R.; RICQLÈS, A. J. DE.; PADIAN, K. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 1, p. 115–129, 2000.

HORNER, J. R.; RICQLÈS, A. J. DE.; PADIAN, K. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. **Paleobiology**, v. 25, n. 3, p. 295–304, 1999.

HOUSSAYE, A. “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. **Integrative Zoology**, v. 4, n. 4, p. 325–340, 2009.

HOUSSAYE, A. Advances in vertebrate paleohistology: recent progresses, discoveries and new approaches. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 112, n. 4, p. 645–648, 2014.

HOUSSAYE, A. et al. A new look at ichthyosaur long bone microanatomy and histology: implications for their adaptation to an aquatic life. **PLoS ONE**, v. 9, n. 4, 2014.

HOUSSAYE, A. et al. Microanatomical and histological features in the long bones of Mosasaurine mosasaurs (Reptilia, Squamata) – implications for aquatic adaptation and growth rates. **PLoS ONE**, v. 8, n. 10, 2013.

HOUSSAYE, A.; SANDER, M.; KLEIN, N. Adaptive patterns in aquatic amniote bone microanatomy – more complex than previously thought. **Integrative and Comparative Biology**, v. 56, n. 6, p. 1349–1369, 2016.

HUA, S.; BUFFRÉNIL, V. DE. Bone histology as a clue in the interpretation of functional adaptations in the Thalattosuchia (Reptilia, Crocodylia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 16, p. 703–717, 1996.

HUTTENLOCKER, A. K.; WOODWARD, H. N.; HALL, B. K. The biology of bone. In: PADIAN, K.; LAMM, E. T. (Eds.). **Bone histology of fossil tetrapods**. Berkeley: University of California Press, 2013. p. 13–34.

HUTTON, J. M. Age determination of living Nile crocodiles from the cortical stratification of bone. **Copeia**, v. 1986, p. 332–341, 1986.

JOUE, S. The skull of *Teleosaurus cadomensis* (Crocodylomorpha; Thalattosuchia), and phylogenetic analysis of Thalattosuchia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, p. 88–102, 2009.

JOUE, S. A new basal tomistomine (Crocodylia, Crocodyloidea) from Issel (Middle Eocene; France): palaeobiogeography of basal tomistomines and palaeogeographic consequences. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 177, n. 1, p. 165–182, 2015.

KELLNER, A. W. A. et al. A new crocodylomorph (Sphegesauridae, Notosuchia) with horn-like tubercles from Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 163, p. 57–65, 2011.

KELLNER, A. W. A.; PINHEIRO, A. E. P.; CAMPOS, D. A. A New Sebecid from the Paleogene of Brazil and the Crocodyliform Radiation after the K–Pg Boundary. **PLoS ONE**, v. 9, n. 1, 2014.

KLEIN, N.; SCHEYER, T.; TÜTKEN, T. Skeletochronology and isotopic analysis of a captive individual of *Alligator mississippiensis* Daudin, 1802. **Fossil Record**, v. 12, n. 2, p. 121–131, 2009.

KLEIN-NULEND, J. et al. Mechanosensation and transduction in osteocytes. **Bone**, v. 54, n. 2, p. 182–190, 2013.

KÖHLER, M. et al. Seasonal bone growth and physiology in endotherms shed light on dinosaur physiology. **Nature**, v. 487, p. 358–361, 2012.

LAMM, E. T. Paleohistology widens the field of view in paleontology. **Proceedings Microscopy and Microanalysis**, v. 13, n. 2, p. 50–51, 2007.

LAMM, E. T. Preparation and sectioning of specimens. In: PADIAN, K.; LAMM, E. T.; (Eds.). **Bone Histology of Fossil Tetrapods**. California: University of California Press, 2013. p. 55–160.

LARSSON, H. C. E.; GADO, B. A new Early Cretaceous crocodyliform from Niger. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen**, v. 317, n. 1, p. 131–141, 2000.

LARSSON, H. C. E.; SUES, H. D. Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Morocco. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 149, n. 4, p. 533–567, 2007.

LEARDI, J. M.; POL, D. The first crocodyliform from the Chubut Group (Chubut Province, Argentina) and its phylogenetic position within basal Mesoeucrocodylia. **Cretaceous Research**, v. 30, n. 6, p. 1376–1386, 2009.

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

LEE, A. H. Histological organization and its relationship to function in the femur of *Alligator mississippiensis*. **Journal of Anatomy**, v. 204, p. 197–207, 2004.

LEE, A.; WERNING, S. Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 105, n. 2, p. 582–587, 2008.

LEE, T. C.; STAINES, A.; TAYLOR, D. Bone adaptation to load: microdamage as a stimulus for bone remodeling. **Journal of Anatomy**, v. 201, p. 437–446, 2002.

LIAN, J. B.; STEIN, G. S. The cells of bone. In: SEIBEL, M. J.; ROBINS, S. P.; BILEZIKIAN, J. P. (Eds.). **Dynamics of bone and cartilage metabolism**. San Diego: Academic Press, 1999. p. 165–185.

LIO, G. et al. A new peirosaurid (Crocodyliformes) from the Late Cretaceous (Turonian–Coniacian) of Patagonia, Argentina. **Historical Biology: An International Journal of Paleobiology**, v. 28, n. 6, p. 835–841, 2015.

MARGERIE, E. DE.; CUBO, J.; CASTANET, J. Bone typology and growth rate: testing and quantifying ‘Amprino’s rule’ in the mallard (*Anas platyrhynchos*). **Comptes rendus Biologies**, v. 325, p. 221–230, 2002.

MARIANI, T. F.; ROMANO, P. S. R. Intra-specific variation and allometry of the skull of Late Cretaceous side-necked turtle *Bauruemys elegans* (Pleurodira, Podocnemididae) and how to deal with morphometric data in fossil vertebrates. **Peerj**, v. 5, 2017.

MARINHO, T.S; RIBEIRO, L. C. B.; CARVALHO, I.S. Morfologia de osteodermos de crocodilomorfos do sítio paleontológico de Peirópolis (Bacia Bauru, Cretáceo Superior). **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 29, n. 2, p. 44–53, 2006.

MARKS, S. C.; ODGREN, P. R. 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, 1996. p. 3–14.

MARKS, S. C.; POPOFF, S. N. Bone cell biology: the regulation of development, structure, and function in the skeleton. **The American Journal of Anatomy**, v. 183, n. 1, p. 1–44, 1988.

MARTIN, R. B.; BURR, D. B. A hypothetical mechanism for the stimulation of osteonal remodeling by fatigue damage. **Journal of Biomechanics**, v. 15, p. 137–139, 1982.

MARTIN, S. Global diversity of crocodiles (Crocodilia, Reptilia) in freshwater. **Hydrobiologia**, v. 595, n. 1, p. 587–591, 2008.

MARTINELLI, A. G. et al. A new peirosaurid from the Upper Cretaceous of Argentina: implications for specimens referred to *Peirosaurus torminni* Price (Crocodyliformes: Peirosauridae). **Cretaceous Research**, v. 37, p. 191–200, 2012.

McALILEY, R. L. et al. Are crocodiles really monophyletic? – Evidence for subdivisions from sequence and morphological data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 39, n. 1, p. 16–32, 2006.

MENEGAZZO, M. C.; BERTINI, R. J.; MANZINI, F. F. A new turtle from the Upper Cretaceous Bauru Group of Brazil, updated phylogeny and implications for age of the Santo Anastácio Formation. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 58, p. 18–32, 2015.

MILANI, E. J. et al. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15, n. 2, p. 265–287, 2007.

MOLNAR, R. E. Biogeography and phylogeny of the Crocodylia. In: GLASBY, C. J.; ROSS, G. J. B.; BEESLEY, P. L. (Eds.). **Fauna of Australia**. Canberra: Australian Government Printing Service, 1993. p. 344–348.

MONTEFELTRO, F. C. **Revisão filogenética de Mesoeucrocodylia: irradiação basal e principais controvérsias**. 2013. 285 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, São Paulo. 2013.

MONTEFELTRO, F.C.; LARSSON, H. C. E.; LANGER, M. C. A new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of Baurusuchidae. **PLoS ONE**, v. 6, n. 7, 2011.

MUELLER-TÖWE, I. J. Phylogenetic relationships of the Thalattosuchia. **Zitteliana**, v. A45, p. 211–213, 2005.

NAKAJIMA, Y.; HOUSAYE, R.; ENDO, H. Osteohistological of the Early Triassic ichthyopterygian reptile *Utatsusaurus hataii*: Implications for early ichthyosaur biology. **Acta Palaentologica Polonica**, v. 56, n. 2, p. 719–734, 2014.

NASCIMENTO, P. M.; ZAHER, H. A new species of *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described for the family Baurusuchidae. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 50, n. 21, p. 323–361, 2010.

NOBRE, P. H. et al. *Mariliasuchus robustus*, um novo Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) da Bacia Bauru, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 30, n. 1, p. 32–42, 2007.

NOBRE, P. H. et al. Feeding behavior of the Gondwanic Crocodylomorpha *Mariliasuchus amarali* from the Upper Cretaceous Bauru Basin, Brazil. **Gondwana Research**, v. 13, p. 139–145, 2008.

NOBRE, P. H.; CARVALHO, I. S. *Adamantinasuchus navae*: a new Gondwanan Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. **Gondwana Research**, v. 10, p. 370–378, 2006.

ÖSI, A. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. **Historical Biology: An International Journal of Paleobiology**, v. 26, n. 3, p. 279–414, 2013.

PADIAN, K.; WERNING, S.; HORNER, J. R. A hypothesis of differential secondary bone formation in dinosaurs. **Comptes Rendus Palevol**, v. 15, n. 1–2, p. 40–48, 2016.

PADIAN, K. Vertebrate palaeohistology then and now: a retrospective in the light of the contributions of Armand de Ricqlès. **Comptes Rendus Palevol**, v. 10, p. 303–309, 2011.

PADIAN, K.; HORNER, J. R.; RICQLÈS, A. J. DE. Growth in small dinosaurs and pterosaurs: the evolution of archosaurian growth strategies. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, p. 555–571, 2004.

PADIAN, K.; RICQLÈS, A. J. DE.; HORNER, J. R. Dinosaurian growth rates and bird origins. **Nature**, v. 412, p. 405–408, 2001.

PARFITT, A. M. Osteonal and hemi-osteonal remodeling: the spatial and temporal framework for signal traffic in adult human bone. **Journal of Cellular Biochemistry**, v. 55, p. 273–286, 1994.

POL, D. et al. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. **PLoS ONE**, v. 9, n. 4, 2014.

POL, D.; GASPARINI, Z. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia, Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. **Journal of Systematic Paleontology**, v. 7, n. 3, p. 163–197, 2009.

PRICE, L. I. Novos crocodilídeos dos arenitos da Série Bauru. Cretáceo do Estado de Minas Gerais. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 27, n. 4, p. 487–498, 1955.

QIU, S. et al. Histomorphometric assessment of haversian canal and osteocyte lacunae in different-sized osteons in human rib. **The Anatomical Record**, v. 272, n. 2, p. 520–525, 2003.

RAY, S.; BOTHA, J.; CHINSAMY, A. Bone histology and growth pattern of some nonmammalian therapsids. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 3, p. 634–648, 2004.

RAY, S.; MUKHERJEE, D.; BANDYOPADHYAY, S. Growth patterns of fossil vertebrates as deduced from bone microstructure: case studies from India. **Journal of Biosciences**, v. 34, n. 5, p. 661–672, 2009.

- RICQLÈS, A. J. DE. et al. Histology of dermal ossifications in an ankylosaurian dinosaur from the Late Cretaceous of Antarctica. **Asociación Paleontológica Argentina**, v. 7, p. 171–174, 2001.
- RICQLÈS, A. J. DE. et al. Osteohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda: Aves). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, n. 2, p. 373–386, 2003.
- RICQLÈS, A. J. DE. et al. On the origin of high growth rates in archosaurs and their ancient relatives: complementary histological studies on Triassic archosauriforms and the problem of a “phylogenetic signal” in bone histology. **Annales de Paléontologie**, v. 94, p. 57–76, 2008.
- RICQLÈS, A. J. DE.; BUFFRÉNIL, V. DE. Bone histology, heterochronies and the return of Tetrapods to life in water: where are we? In: MAZIN, J. M.; BUFFRÉNIL V. DE. (Ed.). **Secondary adaptation of tetrapods to life in water**. München: Proceedings of the International Meeting Poitiers, 2001. p. 289–310.
- RICQLÈS, A. J. DE.; PADIAN K.; HORNER, J. R. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. **Annales de Paléontologie**, v. 89, p. 67–101, 2003.
- RIFF, D. et al. Crocodilomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. **TERRÆ**, v. 9, p. 12–40, 2012.
- SALISBURY, S. W. et al. The origin of modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia. **Proceedings of the Royal Society**, v. 273, p. 2439–2448, 2006.
- SALISBURY, S. W.; FREY, E. A biomechanical transformation model for the evolution of semi-spheroidal articulations between adjoining vertebral bodies in crocodilians. In: GRIGG, G. C.; SEEBACHER, F.; FRANKLIN, C. E. (Eds.). **Crocodylian biology and evolution**. Chipping Norton: Surrey Beatty & Sons, 2001. p. 85–134.
- SANCHEZ, S.; SCHOCH, R. R. Bone histology reveals a high environmental and metabolic plasticity as a successful evolutionary strategy in a long-lived homeostatic triassic temnospondyl. **Evolutionary Biology**, v. 40, p. 627–647, 2013.
- SAYÃO, J. M. et al. Paleohistology of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha, Neosuchia): comments on growth strategies and lifestyle. **PLoS ONE**, v. 11, n. 5, 2016.
- SCHEYER, T. M. et al. The shell bone histology of fossil and extant marine turtles revisited. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 112, p. 701–718, 2014.
- SCHEYER, T. M.; SANDER, P. M. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 24, n. 4, p. 874–893, 2004.
- SCHEYER, T. M.; SUES, H. D. Expanded dorsal ribs in the Late Triassic pseudosuchian reptile *Euscolosuchus olseni*. **Journal of Vertebrate Paleontology**. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 2016.
- SCHWEITZER, M. H. et al. Do egg-laying crocodilian (*Alligator mississippiensis*) archosaurs form medullary bone?. **Bone**, v. 40, p. 1152–1158, 2007.

SCHWEITZER, M. H. et al. Molecular analyses of dinosaur osteocytes support the presence of endogenous molecules. **Bone**, v. 52, n. 1, p. 414–423, 2013.

SCHWEITZER, M. H. Soft tissue preservation in terrestrial mesozoic vertebrates. **Annual Review of Earth Planetary Sciences**, v. 39, n. 1, p. 187–216, 2011.

SERENO, P. C.; LARSSON, H. C. E. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. **ZooKeys**, v. 28, p. 1–143, 2009.

SERENO, P.C. et al. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. **Science**, v. 294, p. 1516–1519, 2001.

SERTICH, J. J. W.; O'CONNOR, P. M. A new crocodyliform from the middle Cretaceous Galula Formation, southwestern Tanzania. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 34, n. 3, p. 576–596, 2014.

SILVA, F. P.; KIANG, C. H.; CAETANO-CHANG, M. R. Sedimentation of the Cretaceous Bauru Group in São Paulo, Paraná Basin, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 28, p. 25–39, 2009.

SOARES, P. C. et al. Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no estado de São Paulo: Grupo Bauru. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 10, p. 177–185, 1980.

STEEL, L. 2008. The palaeohistology of pterosaur bone: an overview. **Zitteliana**, v. B28, p. 109–125, 2008.

STEIN, K. W. H.; WERNER, J. Preliminary analysis of osteocyte lacunar density in long bones of tetrapods: all measures are bigger in sauropod dinosaurs. **PLoS ONE**, v. 8, n. 10, 2013.

TETI, A.; ZALLONE, A. Do osteocytes contribute to bone mineral homeostasis? Osteocytic osteolysis revisited. **Bone**, v. 44, n. 1, p. 11–16, 2009.

TUCKER, A. D. Validation of skeletochronology to determine age of freshwater crocodiles (*Crocodylus johnstoni*). **Marine and Freshwater Research**, v. 48, p. 343–351, 1997.

TUMARKIN-DERATZIAN, A. R. Fibrolamellar bone in wild adult *Alligator mississippiensis*. **Journal of Herpetology**, v. 41, n. 2, p. 341–345, 2007.

TURNER, A. H.; SERTICH, J. J. W. Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n. 1, p. 177–236, 2010.

VÄÄNÄNEN, K.; ZHAO, H. Osteoclast function: biology and mechanisms. In: BILEZIKIAN, J. P.; RAISZ, L. G.; RODAN, G. A. (Eds.). **Principles of bone biology**, San Diego: London Academic Press, 1996. p. 127–139.

VASCONCELLOS, F. M. **Descrição do pós-crânio de *Uberabasuchus terrificus* Carvalho, Ribeiro & Avilla 2004 (Crocodylomorpha, Peirosauridae) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru: Inferências morfofuncionais e paleoautoecológicas**. 2006. 156 f. Dissertação (Mestrado em Geologia) – Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 2006.

VASCONCELLOS, F. M.; CARVALHO I.S. Estágios de desenvolvimento de *Mariliasuchus amarali*, Crocodyliformes Mesoeucrocodylia da Formação Adamantina, Cretáceo Superior da Bacia Bauru, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 28, p. 49-69, 2005.

VICKARYOUS, M. K.; HALL, B. K. Development of the dermal skeleton in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia) with comments on the homology of osteoderms. **Journal of Morphology**, v. 269, p. 398–422, 2008.

WALL, W. P. The correlation between limb-bone density and aquatic habits in recent mammals. **Journal of Paleontology**, v. 57, n. 2, p. 197–207, 1983.

WANG, X.; et al. Eggshell and histology provide insight on the life history of a pterosaur with two functional ovaries. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 1, p. 1–11, 2015.

WASKOW, K.; MATEUS, O. Dorsal rib histology of dinosaurs and a crocodile from western Portugal: skeletochronological implications on age determination and life history traits. **Comptes Rendus Palevol**, 2017.

WASKOW, K.; SANDER, P. M. Growth record and histological variation in the dorsal ribs of *Camarasaurus* sp. (Sauropoda). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 34, n. 4, p. 852–869, 2014.

WHETSTONE, K. N.; WHYBROW, P. J. A “cursorial” crocodilian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa. **Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas** v. 106, p. 1–37, 1983.

WIFFEN, J. et al. Ontogenetic evolution of bone structure in Late Cretaceous Plesiosauria from New Zealand. **Geobios**, v. 28, p. 625–40, 1995.

WILSON, L. E.; CHIN, K. Comparative osteohistology of *Hesperornis* with reference to pygoscelid penguins: the effects of climate and behaviour on avian bone microstructure. **Royal Society Open Science**, v. 1, p. 1–16, 2014.

WOODWARD, H. N.; HORNER, J. R.; FARLOW J. O. Quantification of intraskeletal histovariability in *Alligator mississippiensis* and implications for vertebrate osteohistology. **PeerJ**, v. 2, n. e422, 2014.

WOODWARD, H. N.; HORNER, J. R.; FARLOW J. O. Osteohistological evidence for determinate growth in the American Alligator. **Journal of Herpetology**, v. 45, n. 3, p. 339–342, 2011.

WU, X.-C.; BRINKMAN, D. B.; RUSSEL, A. P. *Sunosuchus junggarensis* sp. nov. (Archosauria: Crocodyliformes) from the Upper Jurassic Xinjiang, People’s Republic of China. **Canadian Journal of Earth Sciences**, v. 33, p. 606–630. 1996.

WU, X.-C.; SUES, H. D.; SUN, A. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. **Nature**, v. 376, n. 6542, p. 678–680, 1995.

ZAHER, H. et al. Redescription of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). **American Museum Novitates**, n. 3512, p. 1–40, 2006.