

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE GEOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

RAFAEL CÉSAR LIMA PEDROSO DE ANDRADE

**DESCRIÇÃO PALEOHISTOLÓGICA, INFERÊNCIAS ADAPTATIVAS,
FISIOLÓGICAS E EVOLUTIVAS DE NOTOSUCHIA DO CRETÁCEO DO BRASIL
(ARCHOSAURIA, CROCODYLIFORMES)**



Recife
2018

RAFAEL CÉSAR LIMA PEDROSO DE ANDRADE

**DESCRIÇÃO PALEOHISTOLÓGICA, INFERÊNCIAS ADAPTATIVAS,
FISIOLÓGICAS E EVOLUTIVAS DE NOTOSUCHIA DO CRETÁCEO DO BRASIL
(ARCHOSAURIA, CROCODYLIFORMES)**

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

Área de concentração: Geologia sedimentar e ambiental

Orientadora: Prof^a. Dra. Juliana Manso Sayão

Recife

2018

Catálogo na fonte
Bibliotecária Maria Luiza de Moura Ferreira, CRB-4 / 1469

A553d Andrade, Rafael César Lima Pedroso de.
Descrição paleohistológica, inferências adaptativas, fisiológicas e evolutivas de Notosuchia do Cretáceo do Brasil (Archosauria, Crocodyliformes) / - 2018.
155 folhas, il., tabs., abr., e sigl.

Orientadora: Prof^a. Dra. Juliana Manso Sayão

Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG. Programa de Pós-Graduação em Geociências, 2018.
Inclui Referências.

1. Geociências. 2. Notosuchia. 3. Paleohistologia. 4. Cretáceo. 5. Crocodyliformes
I. Sayão, Juliana Manso (Orientadora). II. Título.

UFPE

551 CDD (22. ed.)

BCTG/2019-116

**DESCRIÇÃO PALEOHISTOLÓGICA, INFERÊNCIAS ADAPTATIVAS,
FISIOLÓGICAS E EVOLUTIVAS DE NOTOSUCHIA DO CRETÁCEO DO BRASIL
(ARCHOSAURIA, CROCODYLIFORMES)**

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

Aprovada em: 06/08/2018.

BANCA EXAMINADORA

Professora Dr^a. Juliana Manso Sayão
Universidade Federal de Pernambuco

Professor Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira
Universidade Federal de Pernambuco

Professor Dr. Bruno Cavalcanti Vila Nova de Albuquerque
Universidade Federal de Pernambuco

Professor Dr. Renan Alfredo Machado Bantim
Universidade Regional do Cariri

Professora Dr^a. Marina Bento Soares
Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Esse trabalho é dedicado especialmente a minha avó Claudete (in memoriam) e minha Tia Rosélia (in memoriam). Mesmo não estando mais aqui entre nós, deram-me forças para concluir as etapas finais desse processo. Obrigado por me ensinarem a ser mais forte quando mais precisei.

AGRADECIMENTOS

Sou e serei eternamente gratos àqueles que de maneira direta ou indireta me ajudaram durante esses quatro anos de doutorado. Foram muitos momentos vividos, diversos tipos de aprendizado que levarei como lição para o resto da minha vida, o que foi bom e o que não foi bom. Foram muitas pessoas que conheci, diversas histórias vividas e compartilhadas, diversas vontades de desistir, diversos momentos de reflexão, diversos momentos de inteira dedicação, solidão, momentos de espera e de expectativas, derrotas e vitórias. São muitos para serem lembrados com textos. Deixo aqui meus sinceros agradecimentos a tudo que foi vivido e aprendido, eles ajudaram a construir o Rafael de hoje. Levarei tudo e todos nas minhas memórias.

Muito obrigado.

RESUMO

Notosuchia são crocodilos terrestres que viveram durante o Cretáceo. A diversidade morfológica presente no grupo implica em diferentes fatores adaptativo - fisiológicos que podem ser registrados na microestrutura óssea. Foram analisados ossos longos e fragmentos costais de Notosuchia a fim de descrever a osteohistologia, verificar padrões de crescimento e possíveis adaptações ecológicas. A metodologia seguiu protocolos paleohistológicos padrões. O complexo fibrolamelar está presente nos fêmures, tíbia e ulna de *Stratiosuchus maxhecthi* e *Baurusuchus* sp. Em *Pissarrachampsia sera* a matriz é paralela-fibrosa com diminuição gradual do ritmo deposicional. As costelas apresentaram osso lamelar-zonal, arranjo vascular simples e remodelamento extensivo. *Armadillosuchus arrudai* apresenta tecido femoral com matriz paralela-fibrosa e vascularização simples. O espécime de *Mariliasuchus amarali* revelou-se um juvenil com complexo fibrolamelar, enquanto as falanges apresentam tecidos secundário. Nenhuma amostra apresentou formação de lamelas circunferenciais externas. Notosuchia apresenta crescimento cíclico e variável, similar aos demais crocodiliformes, porém seu arranjo tecidual sugere maior atividade metabólica. Esse ritmo pode estar ligado à ecologia terrestre e/ou tamanho corpóreo o que parece ser o caso dos Baurusuchidae. Tais indicativos sugerem para este grupo crescimento similar à Dinosauria, enquanto os Sphagesauridae à Crocodylia. A ausência de lamelas externas parece não implicar no crescimento indeterminado em Notosuchia, já que as mortes antes do crescimento assintótico poderiam estar sendo ditadas pela transição K-Pg. A diferença na fisiologia do crescimento em relação aos sobreviventes Sebecosuchia, Neosuchia e Eusuchia sugere que o crescimento lento e cíclico parece, de fato, ter sido determinante para a manutenção dos grupos após a extinção K-Pg.

Palavras-chave: Notosuchia. Paleohistologia. Cretáceo. Crocodyliformes.

ABSTRACT

Notosuchia are terrestrial crocodyliforms that have lived during the Cretaceous. The morphological variety in this group implies in different adaptative and physiological factors that can be registered in the bone microstructure. Here, were analyzed long bones and rib fragments belonging to Notosuchia aiming to describe the bone histology, verify if any growth pattern and, possibly, ecological adaptations. The methodology followed standards paleohistological protocols. The fibrolamellar complex is present in the femora, tibia and ulna of *Stratiotosuchus maxhecthi* and *Baurusuchus* sp. In *Pissarrachampsa sera* the bone matrix is mostly parallel-fibred bone showing gradually decrease in depositional rates. The ribs showed lamellar-zonal bone, simple vascular arrangement and extensive remodeling. *Armadillosuchus arrudai* shows parallel-fibred bone matrix and simple vascular canals and *Mariliasuchus amarali* is a juvenile with formation of fibrolamellar complex in the limb bones and secondary compact cancellous bone in the hand bones. No external fundamental system was found in any of the samples. Notosuchia shows a variable and cyclical growth very similar to other Crocodyliformes, but the histological arrangement suggests higher depositional rates. The rhythm can be associated to the terrestrial ecology and/or body size what can be the case for Baurusuchidae. Given these results, Baurusuchidae seems to grow like Dinosauria and Sphagesauridae like Crocodylia. The absence of the external fundamental system is not directly related to indeterminate growth, what can be associated with the K-P transition. The difference in growth physiology compared to the survivors Pseudosuchia non-Crocodylomorpha, Neosuchia and Eusuchia suggest that the slow and cyclical growth could have been determinant to the maintenance of these groups after the K-P event.

Keywords: Notosuchia. Paleohistology. Cretaceous. Crocodyliforms.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 –	Cladograma mostrando as relações filogenéticas entre Crocodylomorpha e Crocodyliformes	17
Figura 2 –	Ilustração representando as sinapomorfias dos membros posteriores em Crurotarsi e Ornithodira	18
Figura 3 –	Réplica do fóssil de <i>Protosuchus richardsoni</i> (AMNH 3024) depositado no Museu Americano de História Natural	19
Figura 4 –	Representação da morfologia óssea e corpórea de Protosuchia.....	20
Figura 5 –	Árvore de consenso estrito mostrando as relações filogenéticas entre Protosuchidae; Thalattosuchia; Notosuchia e Neosuchia	21
Figura 6 –	Representação da variedade morfológica do crânio dentro em Notosuchia.....	22
Figura 7 –	Representantes vivos do clado Crocodylia	23
Figura 8 –	Esquema dos níveis de organização do tecido ósseo	25
Figura 9 –	Representação esquemática do crescimento de um osso longo em comprimento e diâmetro	26
Figura 10 –	Ilustração esquemática de um osso longo mostrando aspectos morfológicos e localização do tecido compacto e esponjoso	27
Figura 11 –	Representação esquemática de um osteoblasto (célula progenitora) a qual dá origem aos osteócitos (célula madura)	28
Figura 12 –	Exemplos de diferentes matrizes ósseas.....	30
Figura 13 –	Representação esquemática com respectivas fotomicrografias mostrando diferentes organizações da rede vascular no córtex primário	31
Figura 14 –	Representação esquemática mostrando diferentes organizações de ósteons primários e rede vascular dentro do complexo fibrolamelar	32
Figura 15 –	Desenho esquemático de uma secção paleohistológica típica mostrando os principais elementos da microestrutura óssea	33

Figura 16 –	Mapa geológico do Grupo Bauru e secção regional	45
Figura 17 -	Relações estratigráficas do Grupo Bauru na Bacia Bauru...	46
Quadro 1 -	Identificação de material e localidade.....	49
Quadro 2 -	Lista dos clados amostrados, tamanho e hábito ecológico..	51
Figura 18 -	<i>Marillasuchus amarali</i> (MBC - 233; 234; 235 - Pv)	52
Figura 19 -	<i>Aplestosuchus sordidus</i> (LPRP - USP-0029 - 1)	52
Figura 20 -	<i>Pissarrachampsia sera</i> (MBC - 230; 231; 232 - Pv e LPRP USP 0019)	53
Figura 21 -	<i>Baurusuchus</i> sp. (LPRP USP 0634 C; E; F)	53
Figura 22 -	<i>Stratiosuchus maxhecthi</i> (DGM 1477 - R e MCT 1714 - R)	54
Figura 23 -	Metodologia de confecção de lâminas histológicas na UFU.....	56
Figura 24 -	Metodologia de confecção de lâminas histológicas na DMU	57
Figura 25 -	Esboço do esqueleto de um dirosaurídeo com a costela correspondente utilizada marcada em preto (escala = 10 cm)	64
Figura 26 -	Quadro comparativo em diferentes grupos de Archosauria.....	66
Figura 27 -	Cladograma geral dos Archosauria mostrando a presença do EFS em vários grupos	68
Figura 28 -	Filogenia de Baurusuchidae. Seta vermelha mostra a posição de <i>Stratiosuchus</i> e sua relação com os demais táxons	80
Figura 29 -	Material pertencente a <i>Stratiosuchus maxhecthi</i> (DGM 1477 - R e MCT 1714 - R)	82
Quadro 3 -	Informações dos espécimes utilizados.....	82
Figura 30 -	DGM 1477 - R (tíbia esquerda).....	85
Figura 31 -	DGM 147 - R (ulna esquerda).....	87
Figura 32-	DGM 1477 - R (ulna esquerda).....	88
Figura 33 -	MCT 1714 - R (fêmur esquerdo).....	89
Figura 34 -	MCT 1714 - R (fêmur esquerdo).....	90

Figura 35 -	MCT 1714 - R (fêmur direito)	91
Figura 36 -	MCT 1714 - R (fêmur direito).....	92
Figura 37 -	Diferentes padrões de crescimento em Notosuchia, Theropoda e Eusuchia.....	96
Figura 38 -	Cladograma geral dos Notosuchia	111
Quadro 4 -	Dados de Coleção dos espécimes amostrados.....	111
Figura 39 -	LPRP USP 0774.....	114
Figura 40 -	MBC – 233 - Pv.....	115
Figura 41 -	MBC – 234 - Pv.....	116
Figura 42 -	MBC – 235 - Pv.....	117
Figura 43 -	MBC - 236 - Pv.....	118
Figura 44 -	LPRP USP 0019	119
Figura 45 -	MBC – 231 – Pv.....	120
Figura 46 -	MBC – 232 - Pv.....	121
Figura 47 -	LPRP USP 229 - 1.....	122
Figura 48 -	LPRP USP 0634 C.....	123
Figura 49 -	LPRP USP 0634 E.....	125
Figura 50 -	LPRP USP 0634 F.....	126

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 -	Lista de lâminas histológicas confeccionadas por espécime amostrado.....	58
Tabela 2 -	Guia de lixamento e polimento histológico utilizados para a confecção das lâminas	82

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AN – Annulus

BF - Bright Field

CAV - Centro Acadêmico de Vitória

Clong – Canais longitudinais

Cplx – Canais plexiforme

Cret – Canais reticulares

Crad – Canais radiais

CCCB - Compact course cancellous bone

CGM - Cyclical Growth Mark

CM - Cavidade Medular

CPRM - Companhia de Pesquisa de Recursos Mineral

DF - Dark Field

DGM - Divisão de Geologia e Mineralogia

DMU - Des Moines University

EFS - External Fundamental System

EL - Endosteal lamellae

ER - Erosion Rooms

FWR - Full Wave Retarder

J - Jurássico

K – Cretáceo

LAG - Line of Arrested Growth

LAPAS - Laboratório de Ensino Pesquisa em Animais Silvestres

LB - Lamelar Bone

LCE - Lamelas Circunferenciais Externas

LE - Lacunas de Erosão

LE - Lamelas Endosteais

LPC - Linhas de Pausa de Crescimento

LPRP - Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto

LR - Luz Refletida

LT - Luz Transmitida

MBC - Museu de Biodiversidade do Cerrado

MC - Medulary Cavity

MCC - Marcas de Crescimento Cíclicas

MCT - Museu de Ciências da Terra

ME - Matriz Entrelaçado

NC - Nicois cruzados

OL - Osso lamelar

OPF - Osso paralelo-fibroso

OST – Osteóctio

OSB – Osteoblasto

OSC - Osteoclasto

PFB - Paralel-fibred Bone

Pg – Paleógeno

Pv- Paleovertebrados

TOC – Tecido ósseo compacto

TOE – Tecido ósseo esponjoso

TR - Trabeculae

Tr – Triássico

UFPE - Universidade Federal de Pernambuco

UFU - Universidade Federal de Uberlândia

USP - Universidade de São Paulo

WB - Woven Bone

SUMÁRIO

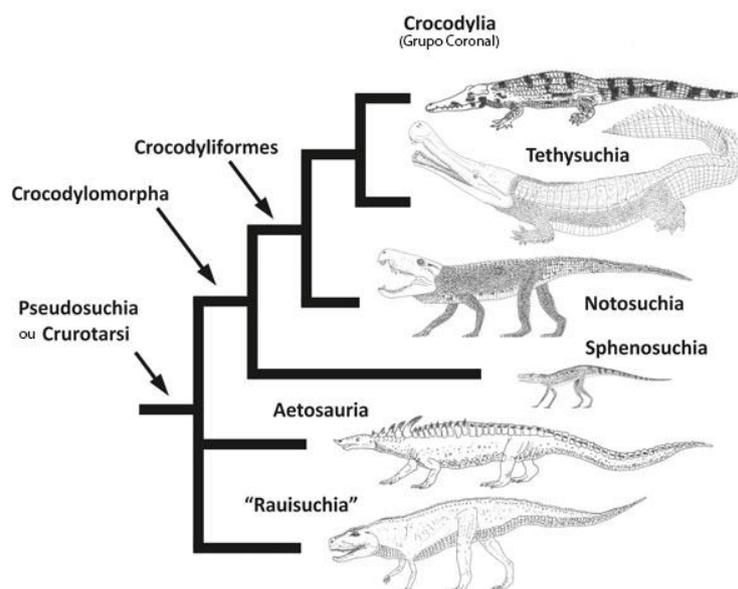
1	INTRODUÇÃO	17
1.1	O TECIDO ÓSSEO E OS NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO.....	24
1.1.2	Biologia e crescimento do tecido ósseo.....	25
1.1.3	Matriz óssea e organização mínero-fibrilar	28
1.1.4	Padrões vasculares e classificações corticais.....	30
1.1.4.1	O complexo fibrolamelar.....	31
1.1.5	Marcas de Crescimento Cíclicas	32
1.1.6	Tecidos secundários	33
1.2	PALEOHISTOLOGIA X CROCODYLIFORMES.....	34
1.2.1	Histórico dos Trabalhos paleohistológicos em Crocodyliformes	35
1.3	HIPÓTESE DO ESTUDO	43
1.4	OBJETIVO GERAL	43
1.5	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	43
2	GEOLOGIA REGIONAL	44
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	49
3.1	RELEVÂNCIA PARA A PESQUISA X LIMITAÇÕES DAS INFERÊNCIAS	50
3.2	PREPARAÇÃO DAS LÂMINAS HISTOLÓGICAS	54
4	RESULTADOS	59
5	NOVOS DADOS SOBRE A PRESENÇA E AUSÊNCIA DO “EXTERNAL FUNDAMENTAL SYSTEM” (EFS) EM ARCOSSAUROS	60

6	OSTEOHISTOLOGIA APONTA SIMILARIDADES ENTRE O CRESCIMENTO DE <i>Stratiosuchus maxhechti</i> (NOTOSUCHIA, BAURUSUCHIDAE) E DINOSSAUROS TERÓPODA	77
7	CARACTERIZAÇÃO GERAL DA MICROESTRUTURA DE OSSOS LONGOS E COSTELAS DE NOTOSUCHIA AVANÇADOS E BAURUSUCHIDAE (CROCODYLIFORMES, NOTOSUCHIA) DO CRETÁCEO SUPERIOR DO BRASIL.....	107
8	CONSIDERAÇÕES FINAIS	137
	REFERÊNCIAS.....	139

1 INTRODUÇÃO

Os Crocodyliformes Hay, 1930 são arcossauros que possuem uma longa trajetória evolutiva, ocuparam diferentes habitats, possuíram uma série de adaptações morfológicas distintas e traços comportamentais peculiares (CLARK 1994; SERENO e LARSSON, 2009). Desde a origem do grupo, no Triássico Superior (aproximadamente 220 Milhões de anos atrás), até os dias atuais, muitas das linhagens já foram extintas e muitas sobreviveram aos diversos eventos de extinção (BENTON, 2005). As únicas formas viventes de Crocodyliformes formam um grupo monofilético denominado Crocodylia Owen, 1842 e são popularmente conhecidos como crocodilianos (RIFF et al., 2012). Juntamente com as aves, eles formam os únicos grupos de arcossauros sobreviventes, estando, desta forma, relacionado evolutivamente com dinossauros e pterossauros (BENTON, 2005). Crocodyliformes está contido em Crocodylomorpha Hay, 1930, grupo mais inclusivo (FIGURA 1) que também reúne os Sphenosuchia Von Huene, 1942 que são crocodilomorfos basais, de pequeno porte e compartilham ancestralidade com os Crocodyliformes, segundo as análises filogenéticas mais recentes (CLARK et al., 2004; NESBITT, 2011 e POL et al., 2011).

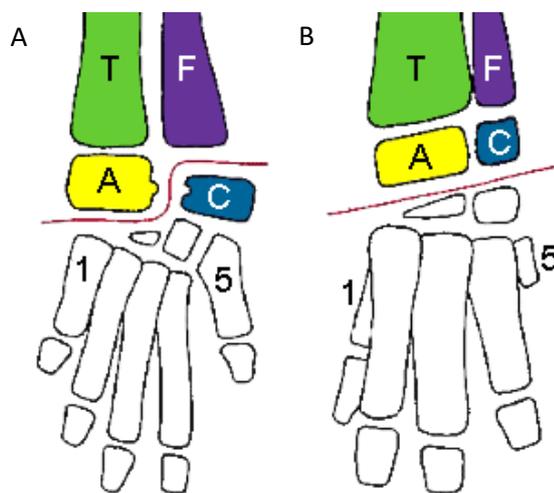
Figura 1 - Cladograma mostrando as relações filogenéticas entre Crocodylomorpha e Crocodyliformes.



Fonte: blogs.scientificamerican.com/tetrapod-zoology

Todavia, os Crocodylomorpha possuem sinapomorfias como a morfologia da dos membros posteriores e dos tarsais onde o astrágalo está associado com a tíbia e o calcâneo com o pé (FIGURA 2). Esse padrão anatômico favorece uma locomoção plantígrada onde calcâneo e astrágalo atuam como um eixo, resultando em um movimento mais amplo e uma passada mais firme (GAUTHIER, 1986; BENTON, 1988; SERENO, 1991; SERENO et al., 1993). Essas características anatômicas são compartilhadas com Ornitosuchidae Friedrich Von Huene, 1914., Aetosauria Lydekker, 1989 e Phytosauria Hermann von Meyer, 1861 e definem a linhagem Crurotarsi Sereno, 1990 sendo posicionados fora de Crocodylomorpha (NESBITT, 2011).

Figura 2 – Ilustração representando as sinapomorfias dos membros posteriores em A. Crurotarsi e B. Ornithodira. T – Tíbia; F – fíbula; A – astrágalo; C – calcâneo; 1 – primeiro dígito; 5 – quinto dígito.



Fonte: <http://www.ucmp.berkeley.edu/diapsids/archomm.html>

Crocodyliformes foi nomeado por Hay (1930) e posteriormente utilizado por Benton (1988) em publicações sobre filogenia de Crocodylomorpha. A descrição do grupo não era muito clara e difundida até a publicação de Sereno et al. (2001a), o qual descreve novos materiais cranianos de Crocodyliformes. Após isso, diversos autores adotaram e incorporaram a definição taxonômica de Crocodyliformes, como Pol & Norell (2004a, b); Gasparini et al. (2006); Pol et al. (2009) e Turner & Sertich (2010) e Nesbitt (2011).

A história evolutiva dos crocodiliformes, propriamente dito, tem início no Triássico Superior, mas o grande grau de irradiação e diversificação data do Jurássico inferior (BRONZATI et al., 2015) e a mesma proposta é levantada para os Crocodylomorpha. O registro mais antigo de Crocodyliformes pertence à Protosuchia, grupo parafilético relacionado aos Mesoeucrocodylia, que inclui grande parte de Crocodyliformes e seus subgrupos (e.g Notosuchia, Thalattosuchia, Dyrosauridae e Crocodylia) (MOOK, 1934; SERENO e LARSSON, 2009). Dentre as espécies de Protosuchidae, *Protosuchus richardsoni* Brown, 1933, originária do Arizona, Estados Unidos (RIFF et al., 2012) (FIGURA 3), data do Jurássico Inferior e por outro lado, *Hemiprotosuchus leali* Bonaparte 1972, da Formação Los Colorados na Argentina apontam que esses animais viveram durante o Noriano, no Triássico superior (POL e LARSSON, 2011).

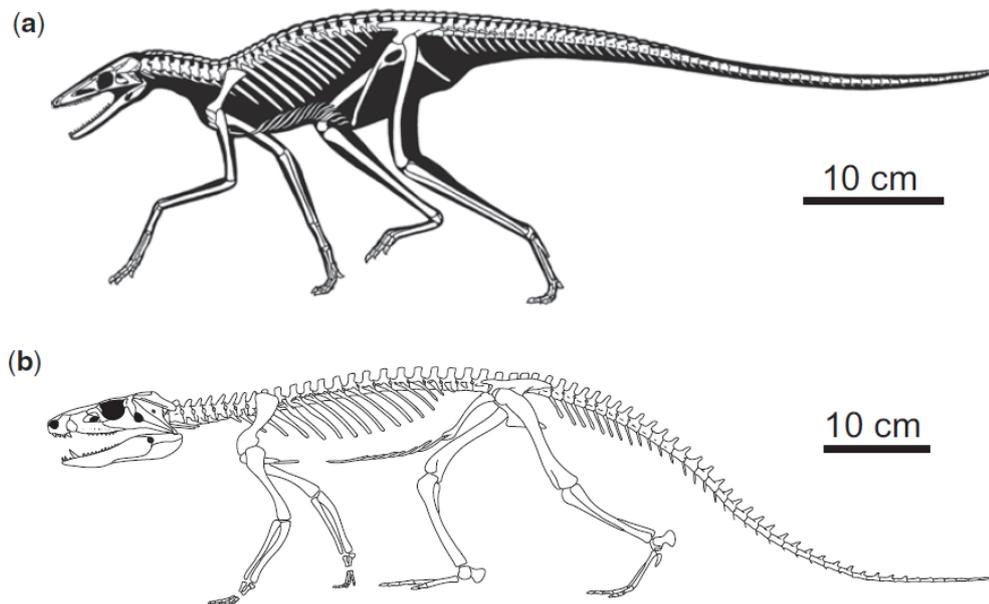
Figura 3 – Réplica do fóssil de *Protosuchus richardsoni* (AMNH 3024) depositado no Museu Americano de História Natural. Escala = 10 cm.



Fonte: Acervo digital do AMNH

A maioria das linhagens de Protosuchia estão restritas ao Jurássico enquanto algumas reaparecem no Cretáceo (CLARK, 2011). Durante o Triássico esses animais eram relativamente pequenos (FIGURA 4), com tamanhos médios de um metro de comprimento, hábitos terrestres, bastante ágeis e atingiram uma ampla distribuição global no Jurássico (POL e LARSSON, 2011).

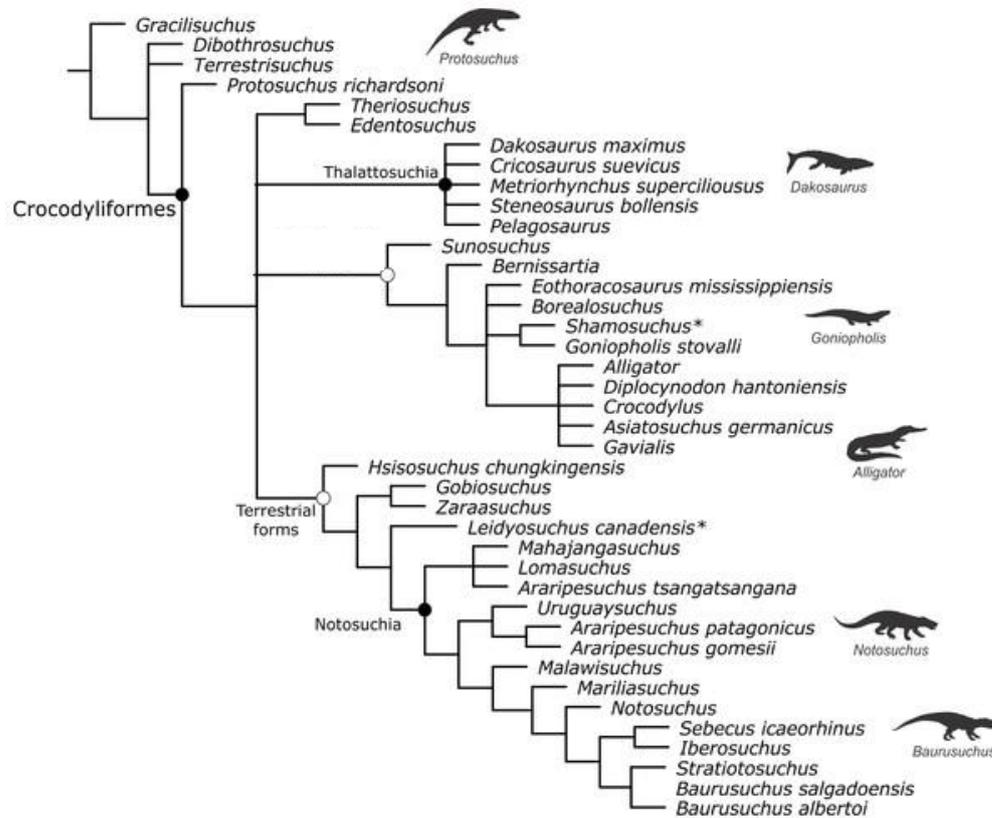
Figura 4 - Representação da morfologia óssea e corpórea de Protosuchia. (a) *Terrestriisuchus gracilis*; (b) *Protosuchus richardsoni*.



Fonte: Irmis et al. 2013.

O Jurássico Inferior parece ter implicado numa diversificação dos Crocodyliformes, já que muito dos registros fósseis são restritos a formas basais ou formas com diversas adaptações anatômicas para a vida aquática como membros anteriores transformados em nadadeiras, cauda hipocerca e glândulas excretoras de sal (FERNÁNDEZ e GASPARINI, 2000; FERNÁNDEZ e HERRERA, 2009) como os Thalattosuchia. Esses Crocodyliformes apresentam registros fósseis que datam do Jurássico e Cretáceo e são oriundos de depósitos sedimentares marinhos. A extinção Tr - J foi, de fato, um gatilho para a prosperidade desses animais onde, temporariamente, coexistiram com os Protosuchia (FERNÁNDEZ e GASPARINI, 2000). Outro grupo originário da extinção Tr - J são os Goniopholididae Owen, 1841 que prosperaram em ambientes semi-aquáticos. A posição filogenética de Thalattosuchia é uma das mais controversas dentro de Crocodyliformes (FIGURA 5) (JOUVE, 2009; POL e GASPARINI, 2009; YOUNG e de ANDRADE, 2009; WILBERG 2010; 2012).

Figura 5 – Árvore de consenso estrito mostrando as relações filogenéticas entre Protosuchia; Thalattosuchia; Notosuchia e Neosuchia.

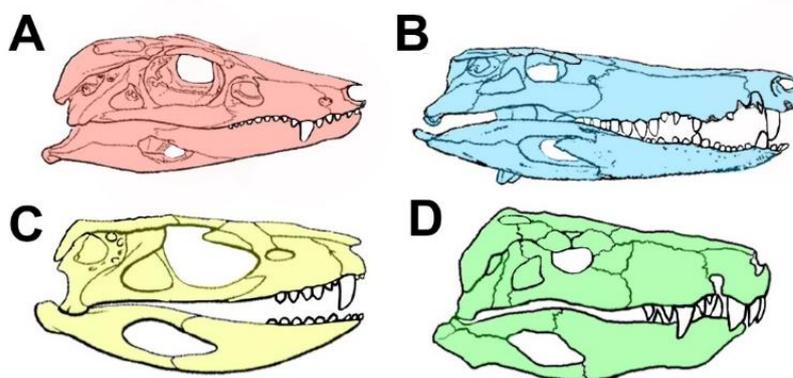


Fonte: Godoy et al. (2016).

Durante o Cretáceo, os Crocodyliformes são encontrados nos mais altos graus de diversificação no registro fóssil. No hemisfério Norte, Crocodyliformes são encontrados como formas residuais que sobreviveram na Ásia Central (WU et al., 1994; WU et al., 1997; POL et al., 2004), juntamente com diversas formas de Neosuchia (BUFFETAUT, 1982; CLARK E NORELL, 1992; BUSCALIONI et al., 2001). Quando comparadas as faunas de Crocodyliformes de ambos hemisférios, os Notosuchia parece ser o grupo mais representativo alcançando um alto nível de diversificação morfológica no hemisfério Sul (POL e LARSSON, 2011). Trata-se de um grupo extremamente diverso do Cretáceo do Gondwana (BUCKLEY et al., 1997; POL e GASPARINI, 2007; SERENO e LARSSON, 2009), especialmente em depósitos da América do Sul (e.g Argentina e Brasil) (POL e GASPARINI, 2007) e apresentam diversos tipos de morfótipos dentários (CLARK et al., 1989; BUCKLEY et al., 2000; RIFF e KELLNER, 2001; NOBRE et al., 2008;

MONTEFELTRO et al., 2009) e cranianos (FIGURA 6). Ainda relacionado com a variedade morfológica dos Notosuchia, outra característica marcante do grupo são os membros superdesenvolvidos que se posicionavam de forma ereta sob o corpo enquanto as narinas e região orbital são direcionadas para região anterior do crânio (e.g. *Simosuchus*, *Pakasuchus*, *Armadillosuchus*, *Notosuchus* e *Mariliasuchus*) (RIFF et al., 2012). Já nos representantes de grande porte, mais especificamente, os grandes Baurusuchidae, apresentam crânios mais robustos, dentição especializada para hipercarnivoria e membros posteriores modificados para posicionar o corpo verticalmente, (PRICE, 1945; BUFFETAUT, 1982; GASPARINI, 1984; KELLNER e CAMPOS, 1999; RIFF e KELLNER, 2001, RIFF et al., 2012), sendo muitos fósseis, de baurussuquídeos, descritos equivocadamente como pertencentes a dinossauros Theropoda (PRICE, 1950).

Figura 6 – Representação da variedade morfológica do crânio dentro em Notosuchia. A - Uruguaysuchidae (*Araripesuchus gomesii*); B - Peirosauridae (*Hamadasuchus reboulii*); C - Notosuchidae (*Notosuchus terrestris*); D - Baurusuchidae (*Baurusuchus salgadoensis*).

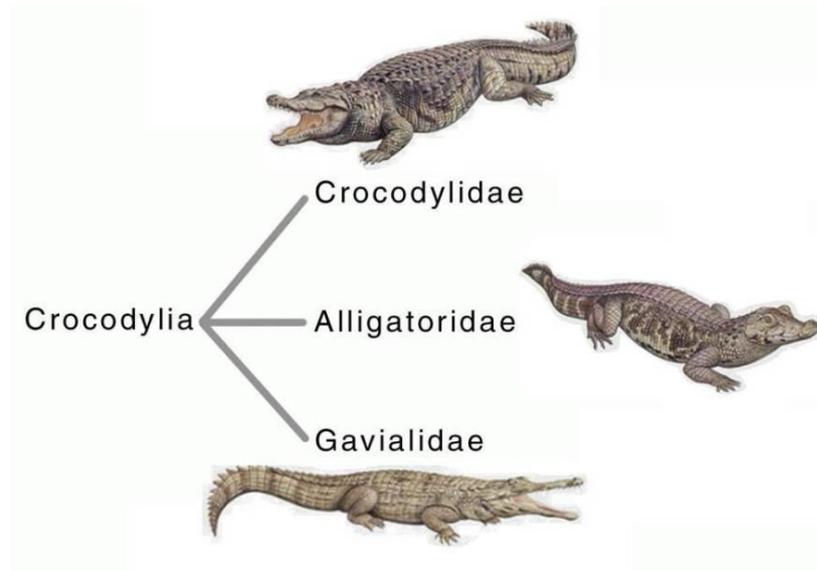


Fonte: modificada de Pol e Leardi (2015).

Os Crocodylia, clado atualmente composto por três famílias: Crocodylidae, Alligatoridae e Gavialidae são representados pelos crocodilos, aligatores e jacarés e os gaviais (FIGURA 7), respectivamente. Os primeiros registros fósseis para esse grupo são datados do Cretáceo superior (POL E LARSSON, 2011; RIFF et al., 2012). A forma corpórea dos animais desse grupo é bastante similar, também apresentam variação no hábito de vida e mantém essas características desde a sua as primeiras descrições de fósseis (POL E LARSSON, 2011). No total, Crocodylia é composto por 23 espécies viventes de animais de médio a grande porte e sua

distribuição está limitada a faixa intertropical, fazendo desses animais bons indicadores de atuais e paleotemperaturas tropicais. (MARKWICK, 1998; POL e LARSSON, 2011; RIFF et al., 2012).

Figura 7 - Representantes vivos do clado Crocodylia.



Fonte: <https://pt.wikipedia.org/wiki/Crocodylia>.

A ocorrência do grupo é ampla, presente em todos os continentes exceto Antártica e Europa, sendo a América do Sul onde se apresentam com maior diversidade relativa, sendo oito espécies dentro de quatro gêneros: *Caiman*, *Melanosuchus*, *Paleosuchus* e *Crocodylus* (RIFF et al., 2012). Após a extinção em massa do fim do Cretáceo, poucos clados de Crocodyliformes sobreviveram, sendo um deles os Crocodylia, os quais passaram a prosperar na Era Cenozoica (POL E LARSSON, 2011). Somados aos Crocodylia, outros dois grupos também foram selecionados após a extinção K-Pg, os Dyrosauridae e Sebecidae. Esses três grupos sobreviventes ocupavam habitats, forma corpórea e consequentemente biologies distintas. Os Dyrosauridae são animais, em sua maioria, com o rostró longo e encontrados em depósitos estuarinos do Paleógeno da África (JOUVE, 2007) e América do Sul (BARBOSA et al., 2008). Por outro lado, os Sebecidae eram animais de focinho alto, dentes achatados lateralmente, semelhantes aos de dinossauros terópodes, e habitaram a América do Sul durante o Paleógeno e início do Neógeno (GASPARINI, 1996). Dentre os três grupos sobreviventes ao evento K-

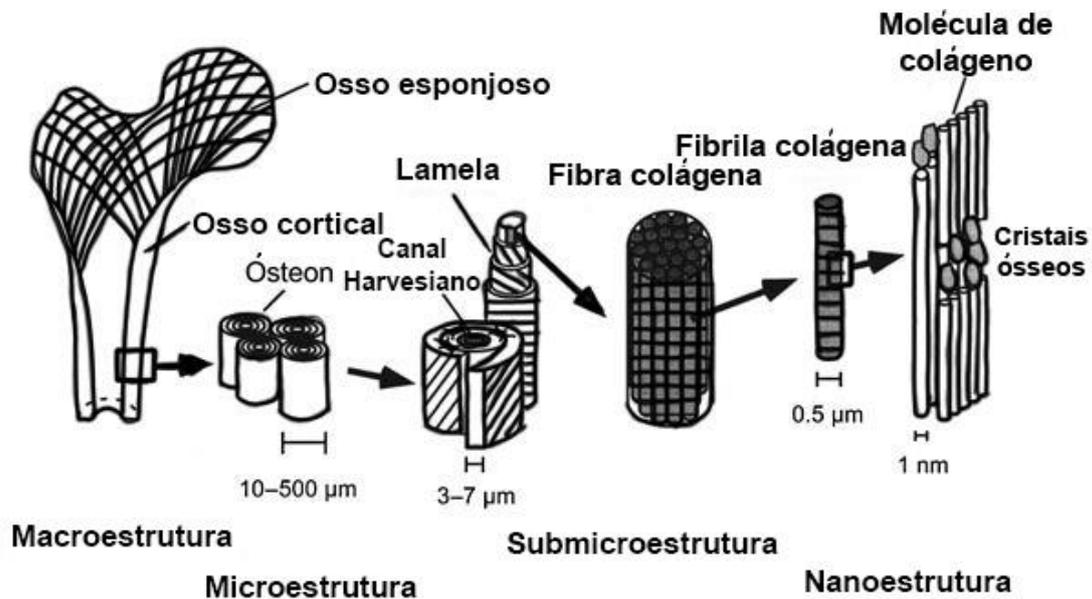
Pg, apenas os Crocodylia obtiveram sucesso em seu processo de irradiação durante o Cenozoico (BRONZATI et al., 2015).

Contudo, a diversidade atual representa apenas uma pequena fração das espécies que já surgiram e desapareceram do planeta durante sua trajetória evolutiva desses animais. Crocodyliformes reúne animais com um papel chave para o entendimento da evolução da vida e do planeta, devido ao seu grande registro fóssil e sua grande capacidade de se adaptar aos diferentes habitats do planeta. Buscando entender os eventos biológicos ligados a extinção e permanência dos diferentes grupos, iremos buscar informações na microestrutura óssea a fim de responder algumas perguntas ligadas à biologia do crescimento, adaptações anatômicas e possíveis respostas que possam contribuir para o entendimento da evolução desses animais.

1.1 O TECIDO ÓSSEO E OS NÍVEIS DE ORGANIZAÇÃO

O osso é um sistema essencialmente natural formado por diferentes tecidos e estruturas (FIGURA 8). A principal característica desse tecido é a presença de matriz inorgânica formada por microcristais de hidroxiapatita que envolvem fibras orgânicas de colágeno tipo I, uma proteína composta de duas cadeias alpha-1 e uma cadeia alpha-2 (MAROTTI, 2000). Além do colágeno a osteocalcina, osteopontina e osteoconectina são as proteínas não-colágenas mais presentes na matriz óssea (MAROTTI, 2000). Essa rede bastante resistente abriga células próprias do tecido ósseo, vasos sanguíneos e vasos linfático e nervos. O segundo nível, histológico, pode se sobrepor ao primeiro, mas requer microscópio óptica para as observações dos detalhes. Neste nível, são observáveis número, tamanho e orientação de trabéculas, canais vasculares e a estrutura geral da matriz extracelular (PETERSEN, 1930). O terceiro nível, citológico, também, sobrepõe-se ao segundo. Nesse nível são observáveis o número, tamanho, organização e arranjo dos osteócitos e detalhes finos da matriz extracelular. O último nível compreende os níveis subcelulares, químicos e propriedades genéticas da matriz (PETERSEN, 1930). Diante dos níveis expostos acima, nesse trabalho serão explorados do primeiro ao terceiro nível de organização óssea.

Figura 8 – Esquema dos níveis de organização do tecido ósseo.



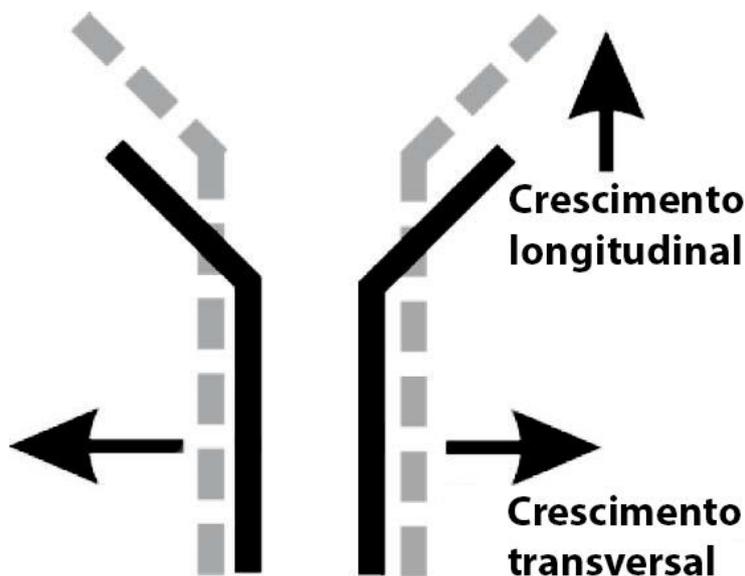
Fonte: Modificada de RHO et al. (1998).

1.1.2 Biologia e crescimento do tecido ósseo

O osso é um tecido vascularizado, aeróbico que requer níveis variáveis de consumo de oxigênio que depende diretamente da sua taxa metabólica (PADIAN e LAMN, 2013). Apesar de ser classificado como um tipo de tecido conjuntivo, o osso apresenta diversas funções estruturais como suporte corpóreo, proteção de órgãos internos, e funciona como local de inserção para ligamentos, tendões e músculos (PADIAN e LAMN, 2013). Além de funções estruturais, o tecido ósseo apresenta funções fisiológicas como participação da hematopoese, abriga a cavidade medular, armazenamento de cálcio e fosfato e a regulação metabólica da homeostase mineral (PADIAN e LAMN, 2013). O osso cresce por dois processos principais, o aposicional de acreção superficial (sentido transversal) e transformação de cartilagem em osso, o endocondral (sentido longitudinal) (FIGURA 9) (FRANCILLION-VIEILLOT et al., 1990; de RICQLÈS et al., 1991; CHINSAMY TURAN, 2005; RAY et al., 2009). O crescimento longitudinal ocorre por ossificação endocondral onde o osso é depositado sobre um tecido precursor cartilaginoso e a reabsorção óssea é gradual e realizada por células do tecido cartilaginoso, os condroclastos. O crescimento transversal envolve as superfícies endosteal e periosteal; aumento da deposição óssea na superfície perio e endosteal

requerindo a reabsorção da superfície contralateral correspondente (RAY et al., 2009).

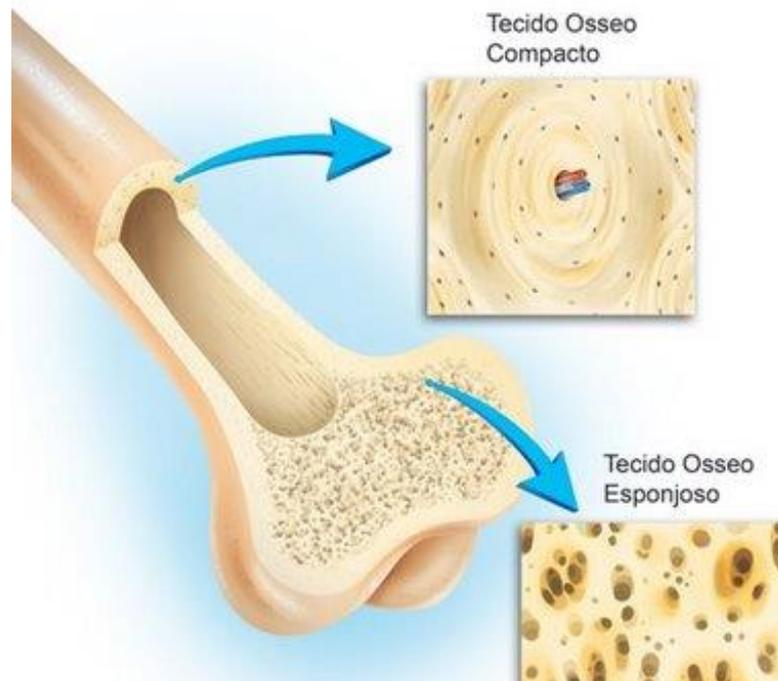
Figura 9 - Representação esquemática do crescimento de um osso longo em comprimento e diâmetro. Linhas pretas e sólidas e cinzas pontilhadas representam o tamanho ósseo antes e depois do crescimento, respectivamente.



Fonte: Ray et al. (2009).

O tecido ósseo apresenta duas formas de organização estrutural e classificações em relação a sua morfologia e disposição: 1 - tecido ósseo compacto (TOC); 2 - tecido ósseo esponjoso (TOE) (FIGURA 10). O tecido compacto se organiza na periferia dos ossos longos e na camada média da estrutura díplloe, apresenta densidade relativa e matriz óssea maiores em relação ao tecido esponjoso, além de organização lamelar mais elaborada (CHINSAMY, 2005). Esse tipo de tecido apresenta-se em três regiões corticais distintas: 1 - região periosteal (mais externa); 2 - córtex propriamente dito (no qual encontramos todas as estruturas) e 3 - região endosteal (tecido que reveste as cavidades internas do osso, como por exemplo, a cavidade medular). O tecido esponjoso se localiza em maior abundância nas epífises dos ossos longos e na camada central de estrutura díplloe, o qual sempre é recoberto por tecido compacto. O arranjo microanatômico do tecido esponjoso apresenta espaços que se anastomosam, formando um padrão similar a esponjas, onde os espaços vazios são denominados de cavidades medulares e as colunas ósseas denominadas de trabéculas (CHINSAMY, 2005).

Figura 10 - Ilustração esquemática de um osso longo mostrando aspectos morfológicos e localização do tecido compacto e esponjoso.

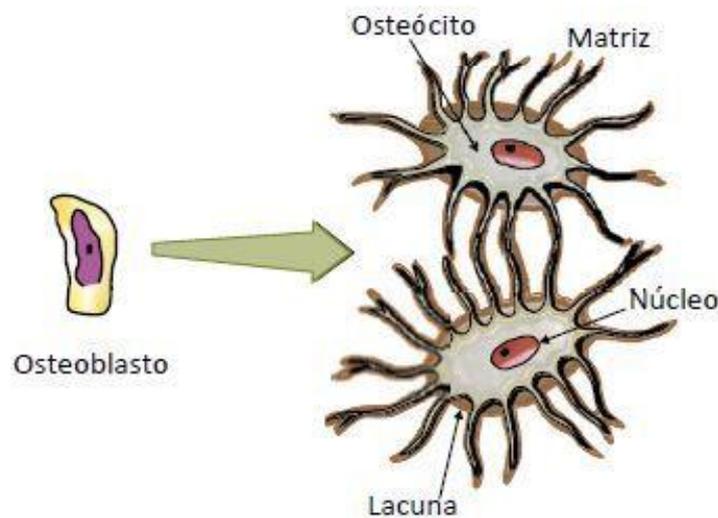


Fonte: histologiaon-off.blogspot.com.br.

As células maduras mais abundantes no tecido ósseo são os osteócitos (OST). Essas células apresentam prolongamentos radiais (canalículos) os quais entram em contato com os mesmos prolongamentos das células adjacentes. Essa rede de canais microscópicos permite a comunicação e a troca de nutrientes entre os osteócitos, uma vez que a matriz extracelular é calcificada e impossibilita funções fisiológicas. Cada célula fica alojada na matriz e, especificamente, numa região individualizada e classificada de lacuna (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2005). A quantidade, arranjo e anatomia dessas células e seus componentes são variáveis, de acordo com o táxon em estudo (CURREY, 2003). Além dos osteócitos, o osso contém os osteoblastos (OSB) e osteoclastos (OSC). Os osteoblastos são células com formato mais cúbico e menores em tamanho e responsáveis pela síntese da matriz óssea. À medida que a matriz é depositada em seu entorno, essas células dão início ao processo de diferenciação celular e dão origem a osteócitos (FIGURA 11). Em contrapartida, os osteoclastos são células multinucleadas e são responsáveis pela reabsorção da matriz óssea. A ação de ambos os grupos de células é responsável pela formação, remodelamento e reparo no tecido ósseo,

manutenção a longo prazo, da homeostase dos íons de cálcio e fosfato (JUNQUEIRA e CARNEIRO, 2005).

Figura 11 - Representação esquemática de um osteoblasto (célula progenitora) a qual dá origem aos osteócitos (célula madura). Observar as lacunas que contém as células ativas na matriz óssea.



Fonte: histologiaon-off.blogspot.com.br.

Durante a ossificação intramembranosa pode haver formação de tecidos primários ou secundários (RAY et al., 2009). Há diferentes tipos de tecido ósseo primário enquanto o secundário é formado por uma reconstrução do osso pré-existente, o processo chamado de remodelamento Harvesiano. A sequência dessa formação envolve, primeiro, o aumento reabsortivo dos canais primários ou ósteons primários. Esse evento é seguido por uma deposição centrípeta de lamelas concêntricas de osso lamelar formando estruturas chamadas de ósteons secundários. Os ósteons secundário apresentam linhas de cemento (reversas) que são depositadas ao redor dos ósteons secundários e mostra a extensão da reabsorção iniciada pelo ósteon primário.

1.1.3 Matriz óssea e organização mínero-fibrilar

O tecido ósseo possui diferentes classificações baseadas em sua composição; porosidade; modos de formação; estágio de desenvolvimento e características anatômicas (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). Em sua publicação FRANCILLON-VIEILLOT et al. (1990) apresentaram classificações dentro de uma variação de padrões da matriz óssea e cada classificação possui

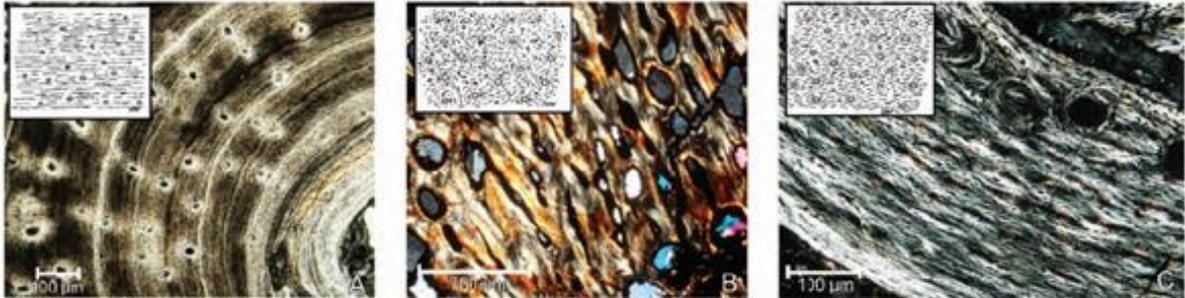
suas implicações fisiológicas. As mesmas classificações foram adotadas nesse estudo como forma de classificação da matriz dos espécimes selecionados

Osso lamelar - A matriz é composta por deposições de finas lamelas de fibras colágenas altamente organizadas (FIGURA 12A). As lamelas são depositadas em um padrão denominado “plywood” (cores alternadas), onde as fibras mantêm direção igual e cria um padrão de cores claras e escuras sob microscópio. A taxa de deposição nesse tipo de tecido é classificada baixa. O osso lamelar é encontrado como formador do córtex primário, em animais pequenos e de crescimento lento, mas também pode ser observado dentro de outros locais como preenchendo cavidades para formar ósteons primários e secundários (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). Por fim, o tecido também pode ser observado na construção de trabéculas ósseas no tecido esponjoso.

Osso entrelaçado (“woven”) - O osso entrelaçado é composto por deposições de fibras as quais não apresentam organização preferencial e variam de tamanho e arranjo, os quais podem ser aleatórios e espaçadas (FIGURA 12B). A ausência de organização preferencial é um reflexo de uma alta taxa metabólica de deposição. O osso entrelaçado é, geralmente, encontrado em animais imaturos, recém-nascidos com altas taxas de crescimento, possui uma alta vascularização e porosidade. Geralmente contém bastantes ósteons primários e secundários (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990).

Osso paralelo-fibroso - Osso paralelo-fibroso (ou pseudolamelar) é formado pelo arranjo de fibras colágenas intimamente conectadas e organizadas em paralelo (FIGURA 12C). Esse tipo de tecido é classificado como de crescimento lento, mas também interpretado como uma condição intermediária entre os dois subtipos citados, lamelar e entrelaçado (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990). Segundo Padian e Lamn (2013), esse tecido é comumente encontrado em tartarugas e crocodilianos, aves e alguns mamíferos.

Figura 12 - Exemplos de diferentes matrizes ósseas. A - Osso lamelar em rádio de *Alligator* (Crocodylia atual); B - Osso entrelaçado em vértebra de *Dimetrodon* (Synapsida do Permiano inferior); C - Osso paralelo-fibroso em fêmur de *Confuciosornis* (Ave basal do Cretáceo inferior).

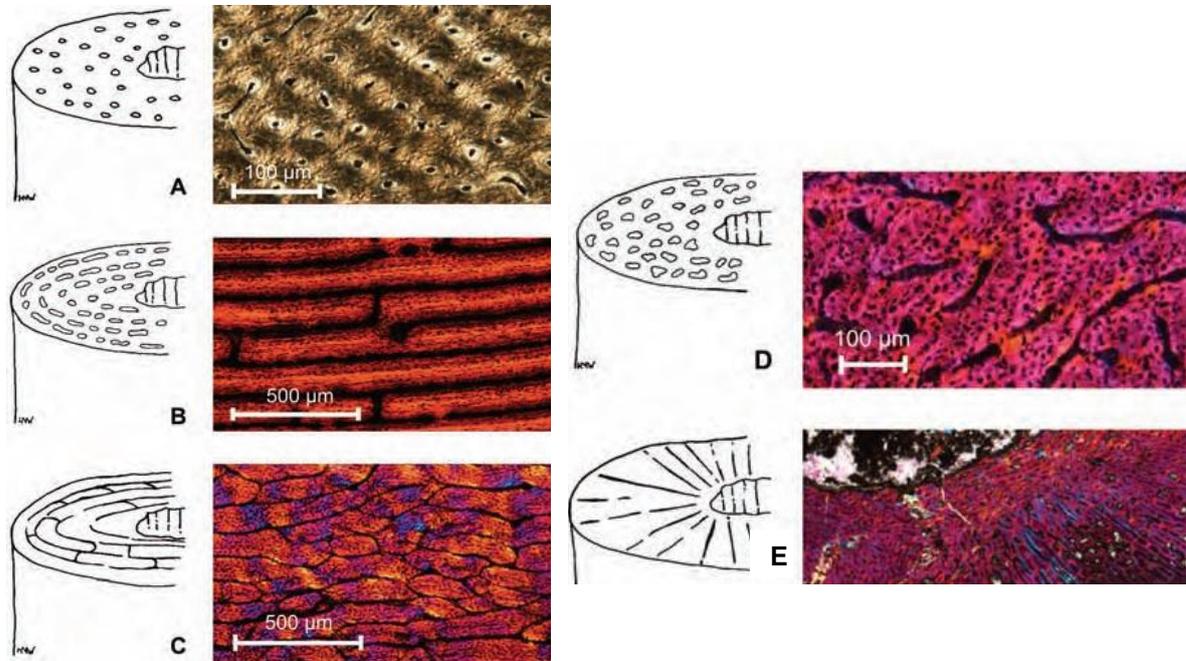


Fonte: Modificado de Padian e Lamn (2013).

1.1.4 Padrões vasculares e classificações corticais

O tecido ósseo é suprido por vasos sanguíneos que atravessam o osso em sentido longitudinal (Canais de Harvers) e no sentido transversal (canais de Volkmann) os quais conectam os canais adjacentes de forma radial. O arranjo desses canais pode resultar numa rede a qual domina o perfil histológico. A compreensão do arranjo vascular é essencial para o entendimento da função e crescimento ósseo. Em secções transversais de ossos longos, diversos padrões são encontrados, incluindo longitudinal (Clong); laminar (Clam); plexiforme (Cplx), reticular (Cret) e radial (Crad) (FIGURA 13). Numa secção óssea, os canais simples e longitudinais podem se organizar de maneira aleatória ou em seqüências circunferenciais, também chamada de laminar. Quando os vasos laminares estão conectados por uma rede densa de canais radiais, a classificação é alterada para plexiforme (uma rede mais elaborada). Se os canais anastomosados apresentarem padrão oblíquo, o padrão é classificado como reticular. E, finalmente, quando eles se arranjam de forma mais radial, é assim que é classificado. Apesar dessas nomenclaturas e interpretações serem bastante subjetivas, o que é levado em consideração é o arranjo geral e organização, os quais estão ligados diretamente com a taxa metabólica (PADIAN e LAMN, 2013).

Figura 13 - Representação esquemática com respectivas fotomicrografias mostrando diferentes organizações da rede vascular no córtex primário. A – Longitudinal (CLong); B – laminar (Clam); C – plexiforme (Cplx); D –reticular (Cret); E – radial (Crad).



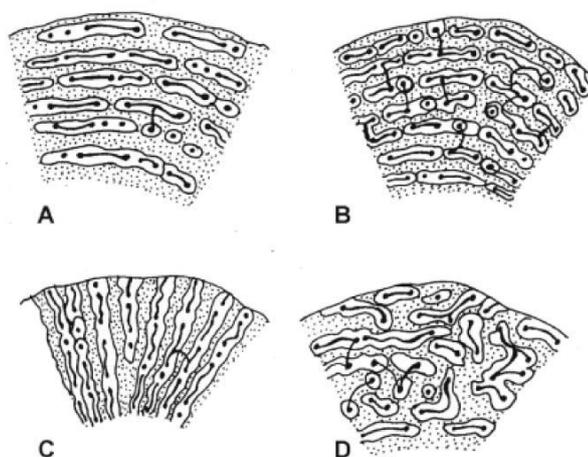
Fonte: Lamn, (2003).

1.1.4.1 O complexo fibrolamelar

O complexo fibrolamelar é classificado como o mais alto nível de histovariabilidade do tecido ósseo. O complexo é produzido por uma disjunção espaço-temporal das fibras da matriz óssea e da rede vascular, sendo coordenados por um conjunto de processos fisiológicos que o modelam de formas variáveis (ENLOW e BROWN, 1957) (FIGURA 14). O arranjo microestrutural é caracterizado pela deposição de fibras altamente entrelaçadas entre si e depositadas rapidamente, devido às taxas metabólicas no tecido. O complexo fibrolamelar exibe uma rede vascular anastomosada que pode se organizar em padrões reticulares, lamilar, radial e/ou plexiforme. Os canais vasculares, geralmente, são preenchidos externamente por osso lamelar como forma de reforçar estruturalmente a periferia desses canais, formando os ósteons primários. Uma descrição mais detalhada foi fornecida por CURREY (1960) e por último, FRANCILLON-VIEILLOT et al. (1990). Em um mesmo elemento ósseo, o complexo fibrolamelar pode aparecer em associado a outros tipos de tecidos FRANCILLON-VIEILLOT et al. (1990). É comum observar o complexo fibrolamelar no córtex interno e região perimedular uma vez

que durante os estágios iniciais de desenvolvimento, os animais possuem uma maior taxa metabólica ligada ao crescimento (PADIAN e LAMN, 2003). Quando associado a tecidos paralelo-fibroso ou lamelar nas regiões, caracterizando transições na taxa de deposição óssea. Essas transições mostram uma mudança na velocidade e taxa de crescimento (PADIAN e LAMN, 2003)

Figura 14 - Representação esquemática mostrando diferentes organizações de ósteons primários e rede vascular dentro do complexo fibrolamelar. Padrões: A - laminar; B - plexiforme; C - radial; D - reticular.



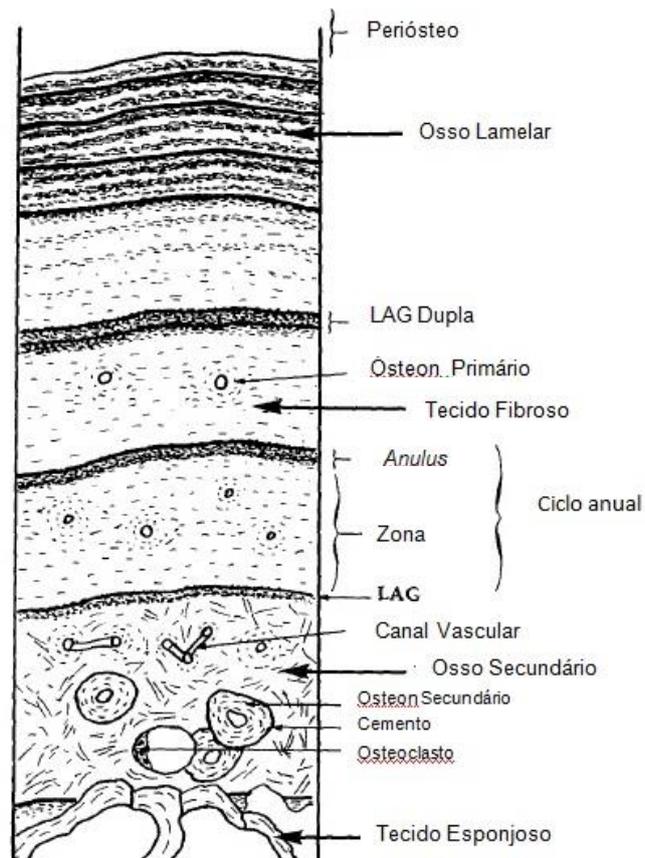
Fonte: Ray et al. (2009).

1.1.5 Marcas de Crescimento Cíclicas

As marcas formadas na matriz óssea durante o crescimento do tecido também são compostas por linhas de pausa de crescimento (LPC), annuli, e deposições de tecido lamelar na região periosteal e endosteal que podem indicar maturidade esquelética e são classificadas como lamelas endo e periosteais (PEABODY 1961; de RICQLÈS, 1969; KLEVEZAL, 1996; CHINSAMY, 1997). As marcas de crescimento indicam variação ou pausas na taxa de crescimento do osso, e são depositadas ciclicamente dentro de uma matriz lamelar ou paralela-fibrosa e diversos tipos de marcas podem ocorrer dentro do osso compacto. Algumas delas são úteis para determinar a idade ou taxa de crescimento de um determinado animal (PADIAN e LAMN, 2003). Marcas de crescimento cíclicas são, geralmente, limitadas por uma zona óssea. Uma zona representa um período de deposição numa taxa de crescimento e pode consistir de qualquer tipo de tecido ósseo ou padrão vascular. Um annulus, formado por uma ou mais camadas de

tecido paralelo-fibroso ou lamelar, representa um período de crescimento lento e apresenta menor espessura em comparação a uma zona. Uma LAG (linha de pausa de crescimento), representa uma parada efetiva com possível reabsorção óssea local (FIGURA 15).

Figura 15 - Desenho esquemático de uma secção paleohistológica típica mostrando os principais elementos da microestrutura óssea.



Fonte: modificado de Francillon-Vieillot e Geraudie (1990).

1.1.6 Tecidos secundários

A ossificação endosteal é geralmente classificada como um evento que ocorre após a reabsorção de tecido ósseo pré-existente e separado do tecido primário por uma linha de cementação. A formação desse tecido é caracterizada pelo modo de deposição centrípeta (Lamn, 2003; RAY et al., 2009) e formam dois diferentes tipos de tecido:

Compact coarse cancellous bone (CCCB) - Geralmente, o CCCB é formado por osso remodelado onde as trabéculas se espessam até preencher e reduzir os

espaços intertrabeculares à canais vasculares estreitos. Esse tipo de osso ocorre devido à remodelamento externo, circundando a cavidade medular (RAY et al., 2009).

Lamelas circunferenciais internas (LCI) - essa classificação é utilizada para o tecido ósseo depositado nas paredes da cavidade medular. A cavidade medular, primariamente, aparece na diáfise do osso em desenvolvimento e, então, expande-se longitudinalmente e transversalmente. Quando a reabsorção cessa, novo osso lamelar endosteal pode ser depositado. A presença dessas lamelas indica o fim da expansão da cavidade medular.

1.2 PALEOHISTOLOGIA X CROCODYLIFORMES

O tecido ósseo é uma ferramenta indispensável para a investigação do crescimento de animais vertebrados devido a sua capacidade de reter as informações do desenvolvimento ontogenético durante seu processo de formação e desenvolvimento (ENLOW e BROWN 1956; PEABODY 1961; ENLOW 1969; SAYÃO et al., 2016). As marcas de crescimento podem ser apagadas pelos processos de fisiológicos de reabsorção óssea e remodelamento secundário (BENNET, 1993; CHINSAMY, 1995, HORNER et al., 1999; STEEL, 2008) e informações mais antigas sobre o desenvolvimento ontogenético podem ser perdidas. Após todas as etapas bioestratinômicas (pós-morte) o tecido ósseo pode vir a se fossilizar (REID, 1981) e guardar todas essas informações por milhões de anos. Os aspectos observáveis no tecido ósseo são o formato, disposição e densidade de lacunas de osteócitos e canais vasculares, deposição e disposição das fibras de colágeno e formação da matriz óssea, assim como as taxas relativas de deposição tecidual (AMPRINO, 1947; CURREY, 1984).

O arranjo observável em indivíduos fósseis também são os mesmos identificáveis em animais viventes (WOODWARD, 2011; WOODWARD et al., 2014) os quais fornecem dados comparativos para inferências paleoevolutivas, dentro de uma ou em diferentes linhagens. Tecidos e taxas de deposição óssea são similares e parecem manter estratégias conservativas durante a evolução dos vertebrados. Essa hipótese é sustentada por evidências recentes onde a densidade de osteócitos está relacionada com a taxa metabólica basal em amniotas viventes (MULLENDER

et al., 1996; BROMAGE et al., 2009; CUBO et al., 2012). O potencial de reconstrução e estimativa do crescimento em táxons fósseis parece ser alta. Devido a isso, a paleohistologia é aplicada em diversos grupos de vertebrados, mas em não foi extensamente aplicada nos Crocodyliformes. Nesse trabalho aplicamos a técnica da osteohistologia e verificamos padrões teciduais em *Notosuchia* a fim de identificar fatores que podem ter influenciado (ou até mesmo diretamente condicionado) mudanças evolutivas no crescimento, como mudanças na morfologia, ecologia ou até mesmo eventos catastróficos de maior magnitude.

1.2.1 Histórico dos Trabalhos paleohistológicos em Crocodyliformes

A osteohistologia em arcossauros já possibilitou realizar inferências sobre habilidade de termorregulação (CHINSAMY, 1990; CHINSAMY e HILLENIUS, 2004), estratégias de crescimento e o tempo da maturidade sexual (ERICKSON, 2005; ERICKSON et al., 2006; LEE e WERNING, 2008), dimorfismo sexual (SCHWEITZER et al., 2005), modos de vida e comportamento (ERICKSON et al., 2006; VARRICCHIO et al., 2008; IBIRICU et al., 2013; IBRAHIM et al., 2014). Tais análises também foram desenvolvidas em ornitópodas e saurópodas (HORNER et al., 2000; KLEIN e SANDER 2008; STEIN et al., 2010; ZHAO et al., 2013).

Os primeiros trabalhos com histologia de Crocodyliformes datam do final dos anos 70. Essas pesquisas eram realizadas com ênfase em curvas de crescimento em aligatores americanos (CHABRECK e JOANEN 1979), com subsequentes trabalhos sobre morfogênese e ornamentação óssea em crocodilianos fósseis e recentes (BUFFRÈNIL, 1982). Esse material reúne informações valiosas para a paleoecologia dos representantes fósseis e elucidam alguns questionamentos sobre a biologia de espécies viventes.

Um dos pioneiros a utilizar grupos fósseis foram Buffetaut et al. (1982). Os autores utilizaram material de *Dyrosaurus phosphaticus* Thomas, 1983, um Dyrosauridae de hábito marinho. Os autores seccionaram o centro vertebral e focinho (mandíbula e maxila) e descrevem a presença de tecido zonal lamelar (zonas de tecido lamelar intercaladas por *annuli*). A presença desse tipo de arranjo sugere um crescimento cíclico e lento para essa espécie. Os autores realizaram comparações com o crescimento de *Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768 e

afirmaram que a estrutura óssea em Dyrosauridae está mais relacionada a uma vida aquática devido a diminuição de massa óssea. Os autores utilizam a região palatina para realizar a realização da esqueletocronologia e contabilizaram 15 (quinze) ciclos de crescimento.

Em Hutton (1986), o autor utiliza fêmures e osteodermos de *Crocodylus niloticus*. Foram utilizados 22 animais juvenis de aproximadamente 1.5 anos onde o método de injeções de tetraciclina fluorescente em ciclos regulares foi aplicado. O objetivo foi detectar o componente químico na estrutura óssea e, assim, avaliar o comportamento da fisiologia tecidual quanto à deposição óssea. O autor relata que o córtex ósseo em crocodilianos registra eventos durante o desenvolvimento ontogenético. Além da deposição óssea, foi possível quantificar as estratificações corticais e relacionar aos eventos ecológicos e ambientais e observar a reabsorção durante o crescimento alométrico. As regiões determinadas como mais fidedignas para a estimativa esqueletocronológica foram as regiões dorsolaterais de úmeros e fêmures que se apresentam menos espessas na secção transversal. Nos osteodermos foi detectada a mobilização de minerais de cálcio em fêmeas na fase de ovoposição. Um ano após o mesmo autor publicou mais dois trabalhos sobre crescimento e ecologia de Alligatoridae (HUTTON 1987a; 1987b). Quatro anos após, Games (1990) utilizou material da mesma espécie e aplicou métodos osteohistológicos clássicos. O objetivo foi reconstruir curvas de crescimento para *C. niloticus*. O autor discutiu a esqueletocronologia como um método bastante controverso e faz ressalvas quanto à validade. Um dos fatores que limita a validade real das curvas, é a deposição anual de tecido ósseo. O autor alega que muitos outros fatores podem atuar como inibidores e promotores da deposição tecidual. A conclusão é que a contagem das zonas de crescimento em fêmures foi mais difícil quando comparado aos osteodermos.

Hua e Buffrènil (1996), apresentam a integração da histologia óssea, biomecânica e ecologia. Foi utilizado material de Thalattosuchia (*Steneosaurus* e *Metriorhynchus*), grupo Semi e totalmente aquático (marinhos), como úmero, tíbia, fíbula, fêmur, costela, coracoide, osteoderma, vértebra e focinho (maxila e mandíbula). Ao analisarem 18 amostras, os autores observaram que os

teleosaurídeos tinham menos adaptações aquáticas para a vida marinha quando comparadas às dos metriorrinquídeos devido a distribuição da massa óssea. As feições histológicas apresentadas por esses animais mostram menos adaptações quando comparadas a tetrápodes totalmente adaptados para uma vida marinha como Ichthyosauria (BUFFRÉNIL e MAZIN, 1990) e cetácea (FELTS e SPURRELL 1965 e 1966). Os autores ressaltam que após a extinção dos Thalattosuchia, as adaptações morfológicas e ecológicas reaparecem em Dyrosauridae, de hábito ecológico e anatomia bastante similares. Em Tucker (1997), o autor utilizou osteodermos e pós-occipitais pertencentes a *Crocodylus johnstoni* Krefft, 1873. Foi avaliada a atividade fisiológica dos íons minerais nos elementos ósseos através de análises estatísticas de regressão linear, análise de covariância (ANCOVA), e coeficientes de variação de repetibilidade das linhas de crescimento. O autor conclui que as fêmeas mobilizam cálcio a cada ciclo reprodutivo para a deposição dos ovos. Uma fêmea em período de ovoposição pode ter sua idade subestimada, pela contagem de marcas de crescimento que foram reabsorvidas pelos processos naturais do tecido.

De Ricqlès et al. (2003) publicaram o primeiro trabalho paleohistológico com abordagem evolutiva focada em Pseudosuchia não-Crocodylomorpha do Triássico. Os autores utilizaram fêmures, tíbia, rádio e úmeros pertencentes a *Aetosauria*, *Phytosauria* e *Poposauria*. Após as análises histológicas e comparações devidas com *Coelophysis* sp., *Herrerasaurus* sp. E *Alligator* sp. Os autores concluem que os Pseudosuchia não-Crocodylomorpha não apresentam o mesmo padrão de crescimento quando comparado aos demais grupos de dinossauros analisados, mas se assemelha bastante aos crocodilianos vivos. Esses animais apresentam alta ciclicidade deposicional com formações de tecidos de rápida deposição, linhas de pausa de crescimento e uma diminuição gradual das zonas de crescimento ósseo ao longo do desenvolvimento ontogenético. A hipótese conclusiva criada pelos autores é que as taxas de crescimento rápido se desenvolveram em arcossauriformes e foram mantidas e elaboradas em Ornitosuchia quanto os Pseudosuchia não - Crocodylomorpha mantiveram crescimento mais variável e cíclico. Tumarkin-Deratzian (2007) publicou sobre a histologia de fêmures, tíbias e úmeros de *Alligator mississippiensis* Doudin, 1802. A autora descreve que A.

mississippiensis pode formar tecidos de alta taxa metabólica como complexo fibrolamelar em fases mais avançadas do desenvolvimento. Tal fato é independente da condição selvagem ou de cativeiro e, até mesmo, de condições ideais de clima e saúde do animal. Baseado nas discussões da autora e suas interpretações o osso fibrolamelar parece ser comum em *Crocodylus johnstoni* (CHINSAMY e HILLENIOUS, 2004; CHINSAMY - TURAN, 2005), *Crocodylus porosus* (CHINSAMY e HILLENIOUS, 2004), em espécies não identificadas pertencentes a *Crocodylus* (ENLOW, 1969), e em gaviais fósseis (CHINSAMY e HILLENIOUS, 2004).

Até a publicação de Hill (2010) não havia, na literatura, dados sobre a histologia de Notosuchia. O autor utilizou osteodermos de *Simosuchus clarkii* Buckley et al. 2000 e realizou análises paleohistológicas aprofundadas e os resultados obtidos foram utilizados para algumas inferências fisiológicas. Duas características histológicas são observadas, porosidade significativa devido a presença de muitas áreas de reabsorção óssea e a comunicação das amplas cavidades de absorção. O autor não consegue contabilizar as linhas de crescimento com estimativa de idade devido a alta absorção óssea e textura superficial. Diante desse cenário não foram respondidas ou levantadas hipóteses sobre ecologia para esse grupo. Um ano após Woodward et al. (2011) publicaram um trabalho que contribui bastante para o entendimento do crescimento determinado dentro de Crocodyliformes. Nesse trabalho foram utilizados fêmures de *Alligator mississippiensis* criados em cativeiro sob condições consideradas ideais por 27 anos. Nas análises histológicas os autores consideram que o achado mais importante do trabalho foi a descoberta de EFS em fêmures. O tecido cortical foi descrito como paralelo-fibroso que indica que esses animais apresentam crescimento moderadamente rápido com pausas efetivas e anuais, mesmo em condições consideradas ideais. De toda forma, os resultados obtidos a partir de aligátors de cativeiro mostra que presença de EFS não está relacionada a longevidade de um animal. Um osso longo não registra, de forma acurada, o registro de crescimento quando a maturidade esquelética é atingida. Por final, o EFS, por si só, não indica que o crescimento assintótico total foi atingido.

Três anos após, Andrade e Sayão (2014) trazem dados acerca dos Dyrosauridae e fazem uma contribuição considerável acerca do tema. Os autores

utilizaram o fêmur e tíbia de *Guarinisuchus munizi* Barbosa et al. 2008 e utilizam o método paleohistológico para auxiliar em interpretações paleoecológicas e paleofisiológicas. Encontraram EFS no fêmur, tecido cortical lamelar, linhas e marcas de crescimento e evidências de crescimento lento e cíclico em ambos os espécimes. Os resultados histológicos adicionados a literatura sugerem que esse animal possuía uma baixa densidade óssea devido as distribuições dos tecidos compacto e esponjoso. Tal característica foi interpretada como uma vantagem morfológica ao hábito semi-aquático já descrito para os animais deste clado, fazendo desses animais, nadadores ágeis. A evidência de EFS no fêmur de *Guarinisuchus* reforça que EFS está presente em Neosuchia. No mesmo ano, Woodward et al. (2014) publicaram sobre variabilidade intraesquelética. Os autores utilizaram 90% do esqueleto de um *Alligator mississippiensis* e confirmam variabilidade intraesquelética em *Alligator*. Diante das análises, os autores afirmam que o úmero, tíbia e fêmur são ideais para para estimar taxas e crescimento enquanto rádio é melhor utilizado para a esqueletocronologia devido aos devidos arranjos microestruturais. Os autores afirmam que mesmo que dois elementos ósseos do mesmo espécime fossem amostrados na mesma região, eles apresentariam marcas, registros e medidas distintas por fatores diversos. Também sugerem que essas afirmações sejam levadas em consideração nas próximas análises histológicas.

Um ano seguinte Andrade et al. (2015) (trabalho integrante dessa tese de doutorado) publicaram novos achados de EFS em outro elemento ósseo de Dyrosauridae. Após a confirmação dessa estrutura em uma costela, o trabalho fala sobre EFS em Arcossauria e as inferências evolutivas e de crescimento dentro dos Crocodyliformes. Os autores reafirmaram que o EFS possa ser uma regra e não uma exceção dentro do clado. Um ano após o mesmo grupo de autores, Sayão et al. (2016), trazem uma nova contribuição a respeito dos Neosuchia. Os autores utilizaram uma ulna e uma costela de *Susisuchus anatoceps* e observaram um crescimento relativamente lento devido à organização das fibras corticais, dinâmica cíclica e nenhum sinal de remodelamento ósseo. A costela apresenta o remodelamento mais avançado, o que já é esperado e, principalmente, para região em que a amostra foi retirada. Os autores relacionam os padrões de distribuição e

fisiologia óssea com a ecologia semi-aquática já registrada e descrita para animais mais próximos aos Crocodylia. No mesmo ano Company e Pereda-Suberbiola (2016) publicaram o primeiro estudo paleohistológico com Eusuchia fóssil. Os autores utilizaram uma secção do úmero de *Acynodon* e observaram matriz zonal e padrões combinados de crescimento lento e cíclico, similares aos observados em Pseudosuchia não - Crocodylomorpha (RICQLÉS et al., 2003). Mesmo o registro das lamelas circunferenciais externas (= EFS) sendo raros em ossos de Crocodyliformes, os autores desse estudo identificam sua presença. O arranjo microestrutural observado nesse elemento ósseo, obedece aos padrões comumente encontrado nos membros do clado Crocodylia. A conclusão desse trabalho é que os Eusuchia basais compartilham características semelhantes aos grupos viventes.

Cubo et al., (2017), publica o primeiro estudo paleohistológico com ossos longos de Notosuchia. Os autores iniciam o trabalho resgatando hipóteses que *Iberosuchus* mantinha taxas metabólicas semelhantes aos grandes predadores Pseudosuchia não - Crocodylomorpha do Triássico. Duas hipóteses foram testadas nesse estudo, a primeira é se o hábito cursorial (terrestre) influencia diretamente nas altas taxas metabólicas, enquanto a segunda hipótese fala que a extinção K - Pg possa ter selecionado apenas os animais de baixa taxa metabólica. Dois fêmures foram amostrados e mostraram organização tecidual referente a um animal de crescimento lento e cíclico ao longo da sua vida. Os autores concluem que assim como em Pseudosuchia não - Crocodylomorpha, o hábito terrestre não está exclusivamente associado a crescimento com altas taxas metabólicas. Os resultados encontrados em *Iberosuchus* não retratam toda a realidade do clado dos Notosuchia, já que se trata de um clado diverso e muitos fatores atuam sobre e influenciam na dinâmica ontogenética. Os autores sugerem mais estudos com representante Notosuchia a fim de refutar ou suportar as hipóteses levantadas. Wascow e Matheus (2017) utilizaram costela de *Goniopholis* e apresentaram um estudo sobre histologia costal em dinossauros e crocodyliformes. Segundo postulado previamente pelos mesmos autores, a porção mais proximal da costela é a região que preserva o maior número de informações do desenvolvimento ontogenético (WASCOW e SANDER, 2014). Devido à trajetória da porção proximal

para a distal (AMPRINO, 1947). O tecido lamelar encontrado na costela amostrada aponta crescimento mais lento, acompanhado de pouca vascularização, ausência de lamelas circunferenciais externas e presença de fibras de Sharpey. Os autores concluem que o método de análise costal não substitui as análises em ossos longos quando o objetivo é a obtenção de taxas anuais de crescimento. Por fim, costelas não reabsorvem o tecido ósseo na região posteromedial e preservam as primeiras marcas cíclicas de crescimento. No mesmo ano, no IV simpósio internacional de paleohistologia, Pellegrini et al. (2017), apresentou dados preliminares sobre úmeros e fêmures de *Hyposaurus rogersii*. Observaram predominância de matriz cortical lamelar e pouca atividade de remodelamento. A histologia óssea se assemelha bastante aos resultados obtidos em ANDRADE e SAYÃO, 2014. A ausência de EFS não está confirmada. Os autores apontam a presença de lamelas na superfície do osso, formando bandas escuras. Se confirmada a presença da estrutura, trata-se do terceiro registro de EFS para dirossaurídeos. Também no mesmo ano, a última contribuição acerca do tema Ricart (2017), em forma de tese de doutorado, publica um estudo paleohistológico com dentes e ossos longos de Notosuchia. Baurusuchidae; Sphagesauridae e *Mariliasuchus* foram utilizados. O autor amostrou dentes de Notosuchia da Bacia Bauru e concluiu que apesar de estarem proximamente relacionados, os três representantes apresentam variação na espessura do esmalte e número de linhas de crescimento dentário. Em *Mariliasuchus* o dente se formava em torno de dois meses enquanto que em Sphagesauridae e Baurusuchidae os dentes se formavam em média de meio ano (seis meses). Os autores justificam que essa variação é devido à variação de formas e hábitos dentro de Notosuchia. Os animais com maiores espessuras do esmalte, apresentará, conjuntamente, linhas de desgaste na posição horizontal, fortes indícios de mastigação, hábito já proposto para *Mariliasuchus*.

Diante dos resultados e hipóteses postulados pelos diversos autores ao longo desses últimos anos de pesquisa, podemos observar que os trabalhos com Crocodyliformes estão começando a ganhar mais força e novos dados estão ajudando a responder perguntas acerca da paleobiologia do grupo.

Os Pseudosuchia não - Crocodylomorpha, clado utilizado como grupo externo em diversas comparações paleoevolutivas, apresentam crescimento, em

geral, similar a *Crocodylia*. Ambos os clados apresentam crescimento bastante cíclico, zonal com variações de tecido fibrolamelar e presença de EFS (De RICLÈS et al., 2003). Os osteodermas apresentam um processo de ossificação distinto dos ossos longos e mostra ser uma ferramenta essencial para observação da mobilização e fisiologia do cálcio (HUTTON, 1986; TUCKER, 1997). O conhecimento acerca dos *Thallosuchia* permite concluir que o hábito de vida também pode estar diretamente relacionado com as variações de distribuição de densidade óssea. Em geral, esse grupo é descrito como tendo histologia óssea similar a *Dyrosauridae* (BUFFETAUT et al., 1982; ANDRADE e SAYÃO, 2014; ANDRADE et al., 2015 e PELLEGRINI et al., 2017). Até o momento, *Crocodyliformes* marinhos apresentam predominância de crescimento cíclico/regular e lento e a presença de EFS, uma estrutura ainda rara para *Crocodyliformes*. Outra espécie que apresenta crescimento dos ossos longos semelhante aos *Dyrosauridae* é o *Neosuchia* de tamanho diminuto, *Susisuchus anatoceps*. Os dados apresentados comprovam a hipótese da variabilidade intraesquelética e sua ligação diretamente com a ecologia do animal. Em relação aos *Notosuchia*, a histologia já permitiu inferir sobre hábitos alimentares, variação na morfologia dentária em algumas espécies herbívoras, pequenas e em grandes carnívoros. Também dentro de *Notosuchia*, *Sebecidae* mostrou evidências que uma alta taxa metabólica ligada ao crescimento ósseo não depende apenas do hábito terrestre e grande porte.

Informações a respeito de clados mais derivados mostram que *Eusuchia*, incluindo *Crocodylia*, apresentam ampla variação cíclica com formação de osso entrelaçado, paralela-fibroso e lamelar em diferentes estágios do desenvolvimento (PAREDA e SUBERBIOLA, 2016) com uma alta prevalência de zonas distintas. Diversos fatores são postulados como influenciadores dessa variação. Os ossos também funcionam como reservatórios de íons de cálcio os quais são mobilizados para a composição da casca dos ovos durante o período de ovoposição (TUCKER, 1997). Também há registro de crescimento determinado em fêmur de animais em cativeiro (WOODWARD et al., 2011), mas a estrutura ainda é considerada bastante rara. Há, também, confirmado que diferentes respostas sobre a fisiologia de *Crocodylia* são melhores observáveis em diferentes elementos (WOODWARD et

al., 2014). As costelas também são bem importantes porque apresentam fisiologia de crescimento mais lento e diferente quando comparada aos ossos longos (RICART, 2017).

1.3 HIPÓTESE DO ESTUDO

Através da descrição da microestrutura óssea de *Notosuchia* iremos testar as seguintes hipóteses:

- 1- Há correlação entre a microestrutura óssea e a taxa metabólicas tecidual, crescimento e hábitos ecológicos (regra de Amprino);
- 2- Há presença de crescimento determinado em *Notosuchia*;
- 3- Há variabilidade intraespecífica na microestrutura esquelética em um mesmo indivíduo;
- 4- Há correlação entre microestrutura óssea e estratégias de crescimento entre as diferentes espécies analisadas.

1.4 OBJETIVO GERAL

Definir parâmetros histológicos dos materiais ósseos de *Notosuchia*, a fim de identificar o arranjo morfológico, as estratégias fisiológicas do crescimento, possíveis adaptações específicas e implicações evolutivas dentro do clado de *Crocodyliformes*.

1.5 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Descrever a histologia dos tecidos ósseos de *Notosuchia* avançados e *Baurusuchidae*;
- Identificar os estágios ontogenéticos dos espécimes;
- Traçar as estratégias de crescimento com possível certificação das estratégias que o grupo possui;
- Confirmar a relação da microestrutura e o hábito previamente descrito para o grupo;
- Comparar os padrões histológicos observados nos *Notosuchia* com os demais crocodylomorfos cuja histologia é conhecida, a fim de identificar possíveis afinidades fisiológicas que possam estar diretamente relacionados com a filogenia do clado.

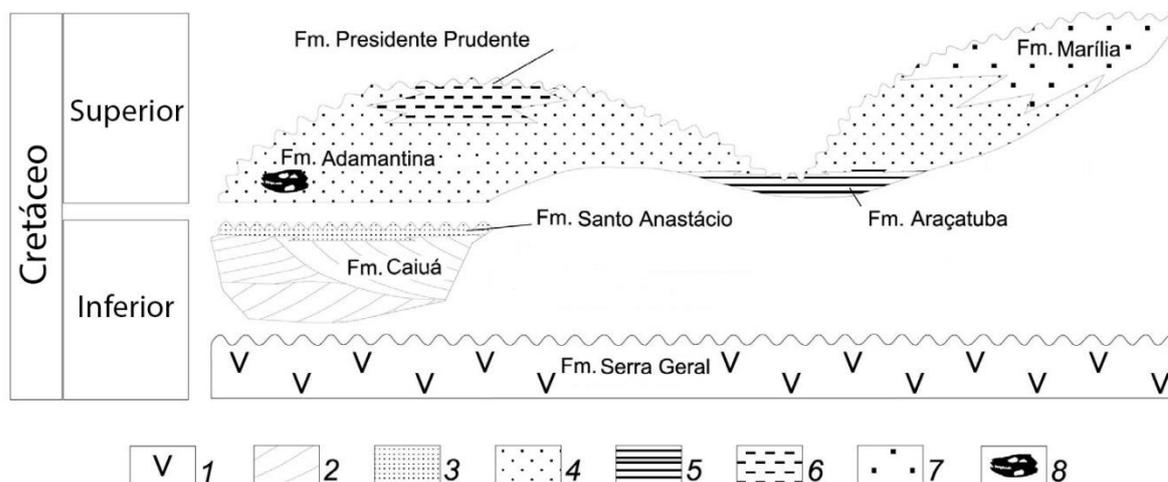
2 GEOLOGIA REGIONAL

A Bacia Bauru (FIGURA 16) tem sua história deposicional iniciada durante o Neocretáceo e ocorre em seis diferentes estados brasileiros, Paraná, Minas Gerais, São Paulo, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso e Goiás ocupando uma área de aproximadamente 379.362 Km² (e.g FERNANDES e RIBEIRO 2015). Essa bacia é classificada como uma bacia cratônica de interior que se desenvolveu na porção sudeste-central da plataforma Sul-Americana, sobre os basaltos da Formação Serra Geral e sedimentos do Grupo Caiuá, ambos do início do Cretáceo (POL et al., 2014). A documentação de fósseis para o Grupo Bauru vai desde microfósseis, invertebrados, peixes, anfíbios, serpentes, lagartos, arcossauros e mamíferos (BERTINI et al., 1993; FERNANDES, 2004, BITTENCOURT e LANGER 2011).

Desde o Triássico superior até o final do Cretáceo, um regime extensional atuou sobre a Placa Sul-Americana, dentro do Gondwana, permitindo a sua quebra e a, conseqüente, formação do oceano Atlântico Sul (ZERFASS et al., 2004). Após sua quebra a América do Sul muda sua direção para o sentido oeste e aumenta a taxa de convergência em direção à Placa de Farallon (MALONEY et al., 2013), dando origem a orogênese andina. No interior do continente, sucessões sedimentares foram depositadas sobre as deposições paleozoicas e a Bacia Bauru tem sua origem sobre as rochas da Formação Serra Geral (FIGURA 17).

O grupo Bauru é subdividido em diversas formações e membros, mas a nomenclatura estratigráfica varia de acordo com a literatura (POL et al., 2014; MENEGAZZO et al., 2016). A nomenclatura adotada aqui segue a mesma publicada por Soares et al (1980) que vem sendo melhor entendida ao longo das últimas três décadas. Esse sistema a divide em seis Formações: Caiuá, Santo Anastácio, Araçatuba, Adamantina, Presidente Prudente e Marília (SOARES et al., 1980; FERNANDES e COIMBRA 1996; BRUM et al., 2016).

Figura 17 - Relações estratigráficas do Grupo Bauru na Bacia Bauru. 1 - Rochas basálticas; 2 - Arenitos cruzados; 3 - Arenitos estratificados; 4 - Arenito intercalados com argilas; 5 - Arenito, siltito e argila; 6 - Arenito e argila; 7 - Arenito e conglomerado com cementação de calcita; 8 - fósseis de Notosuchia.



Fonte: Pol et al. (2014).

É altamente reconhecido que a maioria do Grupo Bauru, com exceção do Grupo Caiuá, pertença ao Cretáceo superior, mas não há dados exatos sobre a datação individual das unidades. As tentativas de estimativa de idade geológica baseadas em correlações estratigráficas, bioestratigrafia de vertebrados e microfósseis e magnetiestratigrafia (BRUSSATE et al., 2017) já foram utilizadas. Os sedimentos do Grupo Bauru abrigam muitos ossos de tetrápodes, dentes e ovos, geralmente associados a outros fósseis vertebrados e invertebrados, sendo eles peças fundamentais no auxílio das datações. As unidades mais fossilíferas do grupo são Adamantina e Marília (CANDEIRO et al., 2006) enquanto o Grupo Caiuá apresenta icnofósseis, ossos isolados (KELLNER 1996; CANDEIRO et al., 2004b) e espécies de vertebrados descritas como pterossauros da família Tapejaridae, *Caiuajara dobruskii* (MANZIG et al., 2014) e lagartos Acrodontia, *Gueragama sulamericana* (SIMÕES et al., 2015).

Formação Adamantina - O paleoclima deposicional para a Fm. Adamantina é interpretado como um sistema de rios entrelaçados (FERNANDES e COIMBRA, 2000). Sua composição é de arenitos de cor castanha a avermelhada, lamitos e conglomerados com intercalações lamíticas. Os grãos siliciclásticos de quartzo e hematita que a compõe, possuem forma arredondada a sub-arredondada, indicado uma seleção moderada. Além disso, apresenta laminação com marcas de onda com

estratificações paralela a cruzada, icnofósseis como marcas de raízes. De acordo com Fernandes e Coimbra (2000), a Formação Adamantina pode ser fracionada em Vale do Rio do Peixe, Presidente Prudente e São José do Rio Preto. Esta formação é a mais antiga unidade da região oeste do estado de São Paulo e dentre seus principais registros fossilíferos estão agrupamentos de ovos de Crocodylomorpha (MAGALHÃES-RIBEIRO e SOUTO, 1999) e serpentes (ZAHER et al., 2003). Uma grande diversidade de Crocodylomorfos do Cretáceo são provenientes dessa unidade como *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945, *Sphagesaurus huenei* Price, 1950, *Mariliasuchus amarali* Carvalho e Bertini, 1999, *Stratiotosuchus maxhecthi* Campos et al., 2001, *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho et al., 2005, *Montealtosuchus arrudacamposi*, *Adamantinasuchus navae* Nobre e Carvalho, 2006 e *Mariliasuchus robustus* Nobre et al., 2007, Carvalho et al., 2007, *Sphagesaurus montealtoensis* Andrade e Bertini, 2008 e *Armadillosuchus arrudai* Marinho e Marinho, 2009. Além de crocodilos terrestres, há, também, registros de dinossauros titanossaurídeos como *Gondwanatitan faustoi* Kellner e Azevedo, 1999, *Adamantinasaurus mezzalirai* Satucci e Bertini, 2006 e dinossauros terópodos como abelissaurídeos (CANDEIRO et al., 2002a, b; 2004a).

Formação Marília - A Formação Marília é mais jovem, com afloramentos em Goiás, Minas Gerais e São Paulo. Consiste de arenitos com concreções de carbonatos de cálcio de granulometria média a fina e intercalados por conglomerados (FÚLFARO e BARCELOS, 1991). Seus pacotes sedimentares foram formados em sistemas de leques aluviais associados com o levantamento da borda leste da Bacia Bauru (RICCOMINI 1997). Em sua grande parte, é composta por bancos métricos de arenitos grossos com grãos angulosos e seixos subarredondados de quartzo. Dias Brito et al. (2001) sugerem que a sedimentação desta unidade resultou de aportes episódicos de fluxos de lama em pequenas lagoas efêmeras, hidroquimicamente instáveis. A hipótese do clima semi-árido é reforçada pelos indícios de depósitos aluviais por rios, eólicos retrabalhados, carbonatos pedogênicos e paleossolos. A idade dessa formação é, geralmente, considerada Maastrichtiano baseado em assembleias de carófitas e ostracodes (GOBBO - RODRIGUES et al., 1999), vertebrados (FERNANDO e COIMBRA 1996) e o fato de estar sobreposta à Formação Adamantina (Santoniano - Maastrichtiano) (ZAHER et al., 2006) num

padrão interdigitado a abrupto. A associação fossilífera dessa unidade é composta por saurópodes, terópodes, crocodiliformes e bivalves (BERTINI et al., 2001; GHILARD et al., 2011; MENDEZ et al., 2014).

3 MATERIAL E MÉTODOS

As amostras de Crocodylomorpha utilizadas foram provenientes de material cedido previamente coletados e depositados em coleções das Universidade de São Paulo - USPRP e Museu de Biodiversidade do Cerrado (MBC) da Universidade Federal de Uberlândia (UFU). Alguns materiais foram depositados primariamente nas Divisão de Geologia e Mineralogia (DGM) e Museu de Ciências da Terra (MCT), ambos do DNPM (Departamento Nacional de Proteção Mineral) e cedidos à UFU (Quadro 1). Com o objetivo de estabelecer padrões biológicos para o grupo a seleção do material foi feita, dentro das limitações de disponibilidade do material fóssil, de forma a abranger representantes com formas, tamanhos e ecologias distintas. Os espécimes selecionados foram: 1 - *Armadillosuchus arrudai* (LPRP-USP 0774); 2 - *Mariliasuchus amarali* (MBC-233; 234; 235-Pv); 3 - *Stratiotosuchus maxhechti* (DGM 1477-R e MCT 1714-R); 4 - *Pissarrachampsa sera* (LPRP USP 0019; MBC-230, 231 e 232 Pv); 5 - *Baurusuchus* spp. (LPRP-USP 0634 C; E; F) e 6 - *Aplestosuchus sordidus* (LPRP USP 0029-1).

Quadro 1 - Identificação de material e localidade

Espécime	Nº. coleção	Elemento ósseo	Formação	Localidade
<i>Stratiotosuchus maxhechti</i>	DGM 1477-R	Ulna esquerda	Presidente Prudente	Irapurú-SP
<i>Stratiotosuchus maxhechti</i>	DGM 1477-R	Tíbia esquerda	Presidente Prudente	Irapurú-SP
<i>Stratiotosuchus maxhechti</i>	MCT1714-R	Fêmur direito	Presidente Prudente	Irapurú-SP
<i>Stratiotosuchus maxhechti</i>	MCT1714-R	Fêmur esquerdo	Presidente Prudente	Irapurú-SP
<i>Pissarrachampsa sera</i>	LPRP/USP 0019	Costela	Adamantina	Campina Verde-MG
<i>Pissarrachampsa sera</i>	MBC-230-Pv	Metacarpo II	Adamantina	?

<i>Pissarrachampsa sera</i>	MBC-231-Pv	Costela	Adamantina	?
<i>Pissarrachampsa sera</i>	MBC-232-Pv	Costela	Adamantina	?
<i>Aplestosuchus sordidus</i>	LPRP 0029-1	Costela	Adamantina	Jales-SP
<i>Baurusuchus spp.</i>	LPRP-USP 0634 C	Fêmur	Adamantina	Jales-SP
<i>Baurusuchus spp.</i>	LPRP-USP 0634 E	Tíbia	Adamantina	Jales-SP
<i>Baurusuchus spp.</i>	LPRP-USP 0634 F	Costela	Adamantina	Jales-SP
<i>Armadillosuchus arrudai</i>	LPRP-USP 0774	Fêmur	Adamantina	Jales-SP
<i>Mariliasuchus amarali</i>	MBC-233-Pv	Tíbia-Fíbula (membro direito)	Adamantina	Marília-SP
<i>Mariliasuchus amarali</i>	MBC-234-Pv	Falange proximal	Adamantina	Marília-SP
<i>Mariliasuchus amarali</i>	MBC-235-Pv	Falange distal	Adamantina	Marília-SP

Fonte: O autor (2018).

3.1 RELEVÂNCIA PARA A PESQUISA X LIMITAÇÕES DAS INFERÊNCIAS

Para realizar um estudo paleohistológico o material a ser utilizado é a peça chave para a resposta das hipóteses postuladas. De acordo com Lamn e Werning (2003), a região central da diáfise dos ossos longos é a melhor região para a retirada das amostras pois há menos ocorrência de outros tipos de tecido como cartilagem ossificada, assim como menos remodelamento ósseo devido a inserção muscular. O tecido ósseo varia devido a diversos fatores os quais incluem estágio ontogenético, elemento ósseo e posição da amostra retirada, por exemplo. A comparação “igual para igual” é a melhor estratégia para assegurar que as

inferências estejam sendo endereçadas corretamente para os espécimes analisados.

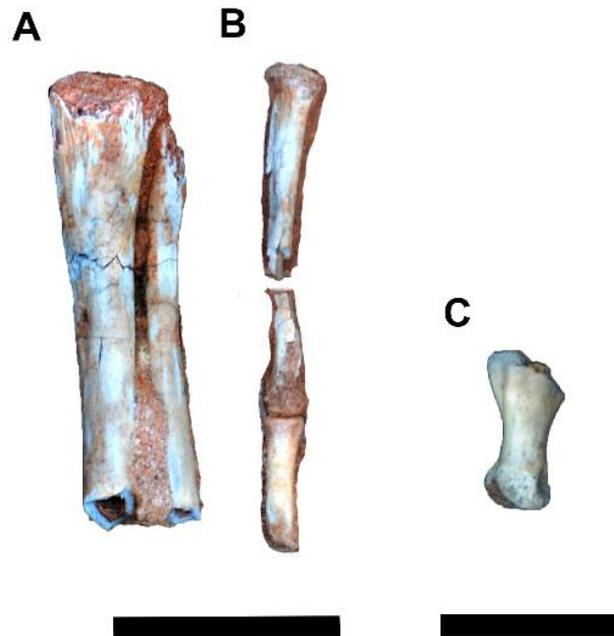
Algumas vezes, o uso de espécimes raros, táxons que sejam representados por poucos indivíduos, estado de preservação ou, até mesmo, a acessibilidade ao material fossilífero diminui drasticamente o desenho metodológico do estudo paleohistológico. Quando não se há amostras padronizadas nesse tipo de estudo, ainda é possível realizar comparações limitadas, mas as interpretações precisam ser cuidadosamente realizadas e, sempre, levar em consideração todas possibilidades que possam alterar os dados. Nessa pesquisa, as amostras não seguem um padrão devido às disponibilidades nas coleções e estado de preservação dos elementos selecionados, variando de fragmentos ósseos, ossos parcialmente completos e ossos completos (Quadro 2).

Quadro 2 - Lista dos clados amostrados, tamanho estimado e hábito ecológico referido

Clado	Táxon	Tamanho estimado	Hábito
Notosuchia	<i>Armadillosuchus arrudai</i>	?	Fossorial/terrestre
Avançados	<i>Mariliasuchus amarali</i>	0,5 - 1 m	Terrestre
	<i>Baurusuchus</i> sp.	~3.8 m (Godoy et al., 2016)	Terrestre
Baurusuchidae	<i>Stratiosuchus maxhecti</i>	4 m (Riff e Kellner 2011)	Terrestre
	<i>Pissarrachampsia sera</i>	~2 - 3.5 m (Godoy et al., 2016)	Terrestre

Fonte: O autor (2018).

Figura 18 - *Mariliasuchus amarali* (MBC - 233; 234; 235 - Pv). A - Tíbia-fíbula; B - falange proximal; C - falange distal. Escala = 1 cm.



Fonte: O autor (2018).

Figura 19 - *Aplestosuchus sordidus* (LPRP - USP-0029 - 1). A - Fragmento da Costela. Escala = 1 cm.



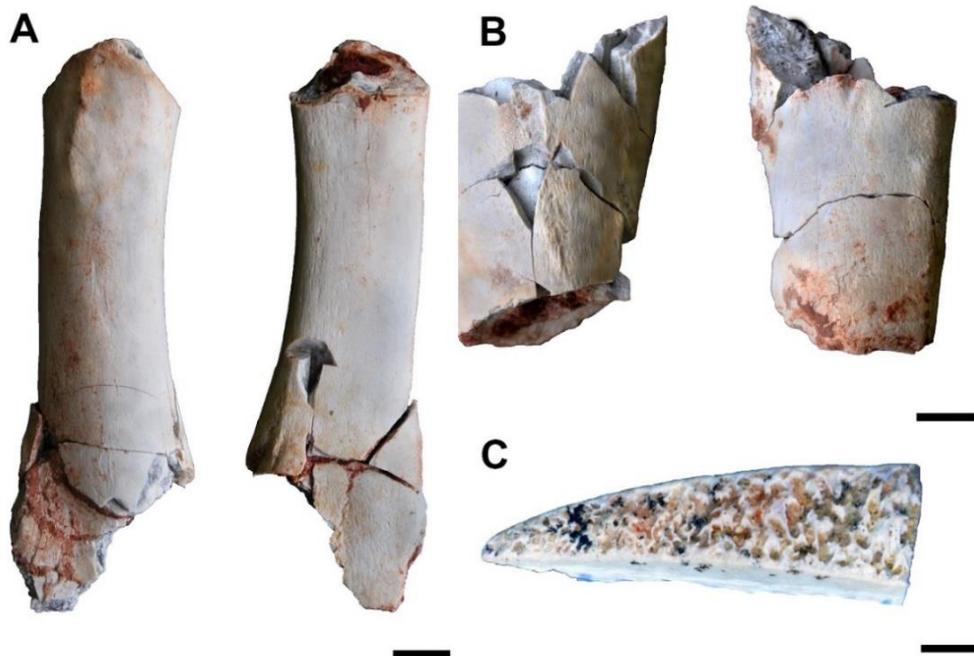
Fonte: O autor (2018).

Figura 20 - *Pissarrachampsia sera* (MBC - 230; 231; 232 - Pv e LPRP USP 0019). A - Metacarpal; B - costela, C - costela; D - metacarpal. Escala = 1 cm.



Fonte: Andrade, 2018.

Figura 21 - *Baurusuchus* sp. (LPRP USP 0634 C; E; F). A - Fêmur; B - tibia; C - costela. Escala = 1 cm.



Fonte: Andrade, 2018.

Figura 22 - *Stratiotosuchus maxhecthi* (DGM 1477 - R e MCT 1714 - R). A - Ulna esquerda; B - tíbia esquerda; C - Fêmur direito; D - Fêmur esquerdo. Escala = 5 cm.



Fonte: Andrade, 2018.

3.1 PREPARAÇÃO DAS LÂMINAS HISTOLÓGICAS

As lâminas utilizadas nessa pesquisa foram confeccionadas em três laboratório distintos. 01 - Laboratório de Biodiversidade do Nordeste (BIONE), localizado na Universidade Federal de Pernambuco - CAV, 02 - Universidade Federal de Uberlândia juntamente com a FOUFU (Faculdade de Odontologia da Universidade Federal de Uberlândia) e 03 - Des Moines University, Departamento de Anatomia, Laboratório de Paleohistologia. Todos os fósseis utilizados nesta tese foram medidos e fotografados antes de serem submetidos ao método de corte, seguindo a metodologia proposta por Lamm (2013).

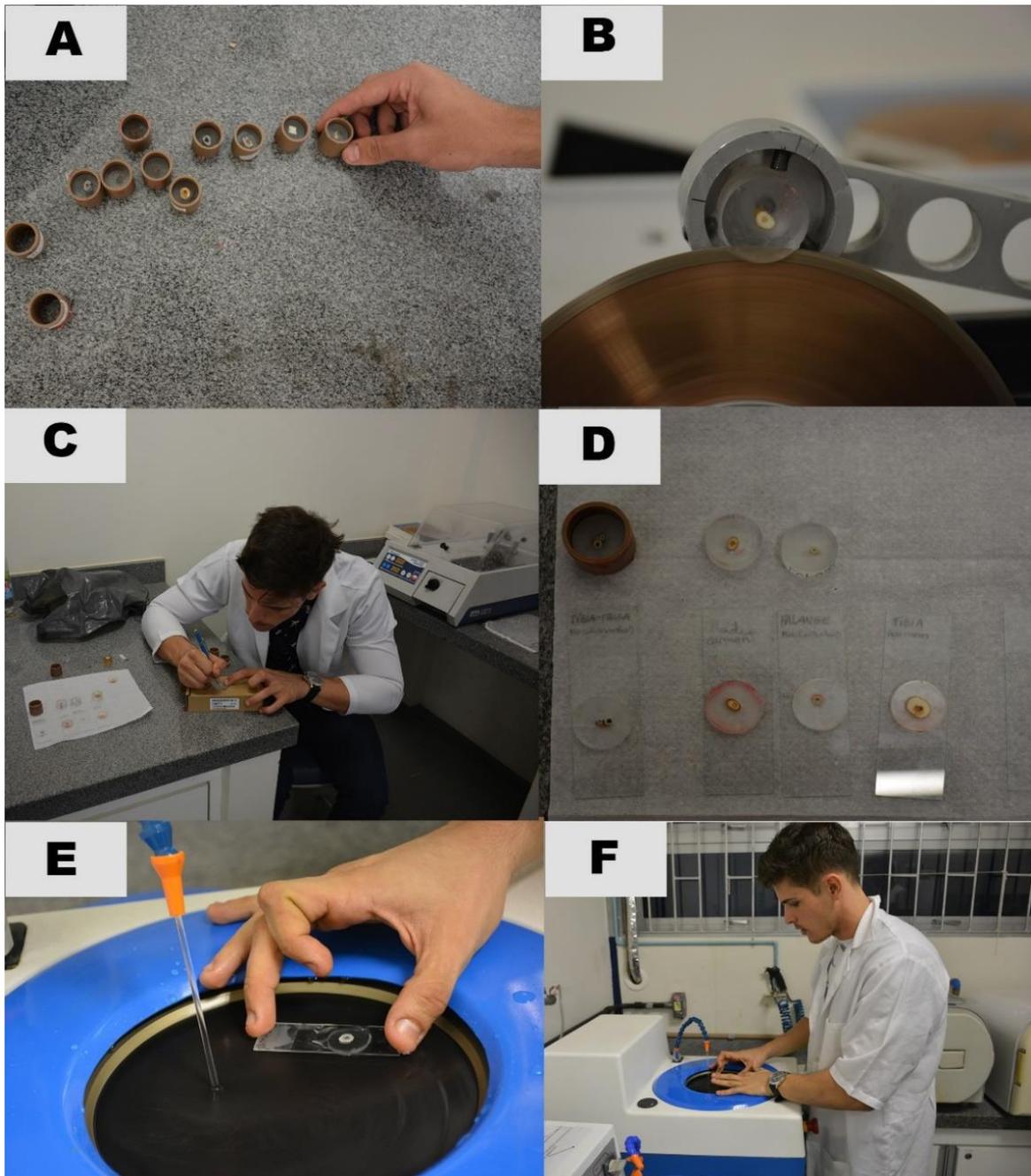
No Laboratório de Biodiversidade do Nordeste (BIONE), as amostras de *Baurusuchus* sp. foram submetidas ao processo de confecção de lâminas. As diáfises dos elementos ósseos foram revestidas com dupla camada de resina epóxi para impedir a perda das camadas mais externas, comumente destruídas durante o corte. Fragmentos de 0,5 mm a 1 cm foram retiradas dos ossos com auxílio de uma microretífica (Dremel 4000 com cabo extensor 225), com um disco de diamante acoplado, e posteriormente incluídas por completo em resina epóxi cristal em devidas formas de silicone. Após curados, os blocos de resina, foram seccionados

(TABELA 3) os lados de montagem das seções foram desbastados e polidos, utilizando uma máquina de polimento metalográfico (AROPOL-E, AROTEC LTDA) com lixas abrasivas. Para evitar que a água que penetrou na microestrutura óssea durante o desbaste manchasse a lâmina, os blocos de resina foram secos em uma estufa a uma temperatura de 100 °C. A superfície polida foi então colada com adesivo epóxi em lâminas de vidro. Repetiu-se o processo, agora lixando a superfície externa, até atingir uma espessura de 35 µm (CHINSAMY E RAATH, 1992; LAMM, 2013; ANDRADE E SAYÃO, 2014). Finalizada a preparação das lâminas histológicas, as secções foram examinadas e fotografadas em um microscópio de luz transmitida (Zeiss Inc. Barcelona, Espanha) acoplado a uma câmera AxioCam, com software de obtenção de imagens Axio Imager.M2.

No Laboratório da Faculdade de Odontologia da Universidade Federal de Uberlândia (FOUFU) (FIGURA 23), a mesma metodologia empregada na UFPE foi empregada nos espécimes de *Mariliasuchus amarali* e *Pissarrachampsia sera* curados os blocos de resina, as amostras foram seccionadas em uma cortadeira com lâminas diamantadas. O processo de colagem e desgaste das amostras, foram repetidos sucessivamente. Durante o PDSE, parte das lâminas já confeccionadas e elementos ósseos pertencentes a *Stratiotosuchus maxhectchi*, *Pissarrachampsia sera* e *Baurusuchus* sp. foram levados ao laboratório de paleohistologia e neurobiologia da Des Moines University (DMU) (FIGURA 24). O processo de confecção de lâminas seguiu o protocolo padrão proposto por já publicados (LAMM, 2013) com exceção para algumas técnicas e equipamentos ainda não utilizados. No momento da inclusão da amostra na resina, os espécimes foram submetidos à câmara de vácuo a fim de minimizar e/ou eliminar as bolhas de ar que possam interferir na visualização no momento das análises microscópicas. Após 24 horas curando em estufa, os blocos de resina foram submetidos ao processo de corte onde as lâminas diamantadas permitiram precisão na hora da laminação. As etapas de colagem, desgaste e polimento final foram replicadas de acordo com os protocolos já existentes (LAMM, 2013). Após atingida, a espessura final, o estabilizador penetrante (composto químico o qual reforça a estrutura óssea e mineral) foi utilizado em todas as amostras. Após finalizadas, as amostras foram analisadas em microscópio Nikon Eclipse LV100ND com aumentos totais de 50 x e

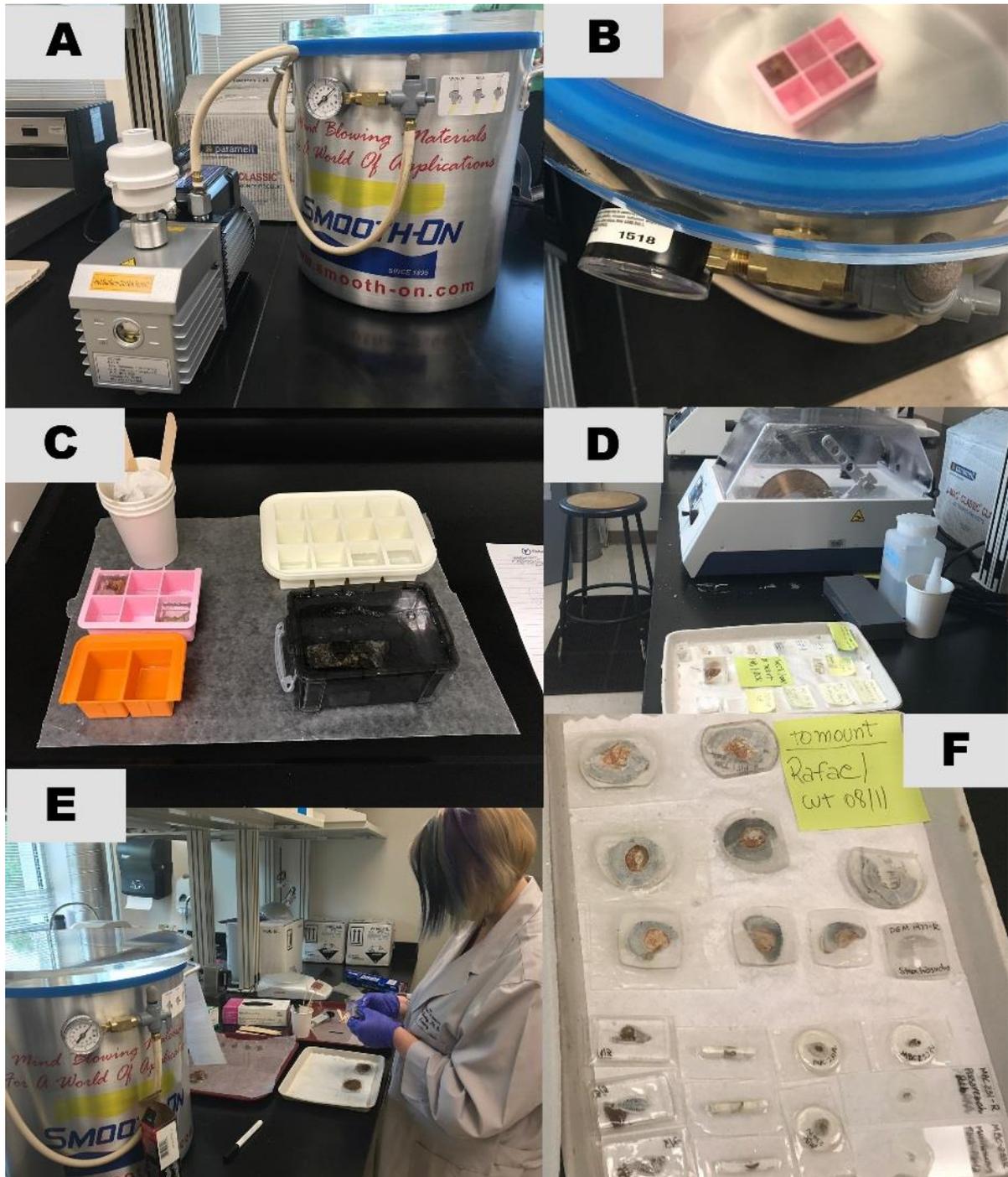
100 x. As amostras foram escaneadas e fotografadas com uma câmera Nikon DS-Fi2 acoplada ao microscópio. Todas as imagens foram editadas no Photoshop CC.

Figura 23 - Metodologia de confecção de lâminas histológicas na UFU. A - Emblocamento do material; B - Corte dos blocos de resina utilizando cortadeira de precisão com lâmina diamantada; C - Marcação do material; D - Colagem dos cortes em suas respectivas lâminas de vidro; E - Processo de lixamento para atingir espessura desejada; F - Processo de finalização e polimento das secções histológicas.



Fonte: O autor (2018).

Figura 24 - Metodologia de confecção de lâminas histológicas na DMU. A - Câmara de vácuo utilizada para a retirada de ar dentro da resina; B - Material emblocado submetido ao processo de retirada de bolhas; C - processo de curagem em estufa; D - Preparação dos blocos para o corte de fatias na lâmina de precisão; E - Processo de colagem do material fatiado em suas lâminas de vidro; F - Material semi-finalizado em processo de secagem.



Fonte: O autor (2018)

Tabela 1. Lista de lâminas histológicas confeccionadas por espécime amostrado.

Táxon	Número de lâminas
<i>Stratiosuchus maxhecti</i>	3
<i>Stratiosuchus maxhecti</i>	3
<i>Stratiosuchus maxhecti</i>	2
<i>Stratiosuchus maxhecti</i>	2
<i>Pissarrachampsia sera</i>	1
<i>Pissarrachampsia sera</i>	1
<i>Pissarrachampsia sera</i>	2
<i>Pissarrachampsia sera</i>	1
<i>Baurusuchus</i> spp.	1
<i>Baurusuchus</i> spp.	1
<i>Baurusuchus</i> spp.	3
<i>Armadillosuchus arrudai</i>	2
<i>Marillasuchus amarali</i>	2
<i>Marillasuchus amarali</i>	1
<i>Marillasuchus amarali</i>	1

4 RESULTADOS

Os resultados obtidos durante os quatro anos de pesquisa foram estruturados em forma três periódicos científicos. O primeiro trabalho reúne uma revisão bibliográfica sobre lamelas externas e crescimento assintótico em arcossauros. O segundo artigo reúne informações histológicas e inferências fisiológicas sobre a espécie *Stratiotosuchus maxhecthi* e o terceiro trabalho reúne informações gerais sobre histologiae comentários gerais sobre ossos longos e costelas de Baurusuchidae e Notosuchia Avançados.

5 NOVOS DADOS SOBRE A PRESENÇA E AUSÊNCIA DAS LAMELAS CIRCUNFERENCIAIS EXTERNAS (LCE) EM ARCOSSAUROS

RESUMO

A presença das lamelas circunferenciais externas (= *external fundamental system - EFS*) nos ossos dos tetrápodes indicam uma finalização efetiva de qualquer crescimento periosteal. Embora esteja confirmado em alguns Archosauromorpha, a ideia de um crescimento contínuo nesse grupo ainda permanece. Aqui são apresentados novos dados sobre presença de *EFS* em Neosuchia, um clado composto por crocodiliformes terrestres e suas implicações na história evolutiva dos arcossauros. Utilizamos uma costela, parcialmente completa, referida à um crocodilo dirossaurídeo (CAV 0014-V). O córtex é composto por tecido zonal-lamelar, rede vascular com ósteons primários e canais vasculares simples, dispostos longitudinalmente. Ósteons secundários ocorrem no córtex inferior e no tecido esponjoso, marcando o remodelamento ósseo. Na região periosteal foi detectada a presença de deposição de *EFS*, indicando o final do crescimento assintótico do espécime e caracterizando-o como esqueleticamente maduro. O arranjo microestrutural condiz com um animal de metabolismo e acreção periosteal lentos, o que já é conhecido para táxons evolutivamente relacionados a Dyrosauridae. Até o momento a formação de *EFS* foi confirmada em Pseudosuchia não-Crocodylomorpha, Crocodylomorpha fósseis e vivente, Pterosauria e Dinosauria. A presença dessa estrutura nesses grupos confirma a presença de *EFS* em clados extintos e atuais. Novas evidências sobre *EFS* adicionariam suporte a hipótese de crescimento determinado como regra e não exceção nos Archosauria.

Palavras-chave: *EFS*. Crescimento determinado. Arcosauria. Paleohistologia.

NEW DATA ABOUT THE PRESENCE AND ABSENCE OF THE EXTERNAL FUNDAMENTAL SYSTEM IN ARCHOSAURS

ABSTRACT

The presence of external fundamental system (EFS), in tetrapods, indicates an effective stop signal in any significant periosteal growth. Although it is present in some Archosauromorpha, the idea of a continuous growth in this group remains. Here, new data about the presence of the EFS in Neosuchia, a clade composed of terrestrial crocodyliforms, and its implications throughout archosaurs evolutive history, are presented. We sampled a partially complete rib, referred to a dirosaurid crocodile (CAV 0014-V). The cortex was composed of a lamellar-zonal bone, vascularization constituted of primary osteons and simple vascular canals with longitudinal arrangement. Secondary osteons occur in the inner cortex and spongy bone, indicating the remodeling process. The presence of EFS was detected periostically, revealing the end of asymptotic growth and characterizing the specimen as skeletically mature. Its microstructural arrangement is consistent with a slow growth and metabolical rate animal, which is already known to crocodiles and their basal related groups. Until now, the EFS has been detected in Pseudosuchia, Crocodylomorpha, Pterosauria and Dinosauria, identifying the determinate growth in archosaurs since extinct to extant groups. New EFS evidences would support the hypothesis of determinate growth as a rule not an exception to Archosauria.

Keywords: External Fundamental System. Determinate Growth. Arcosauria. Paleohistology

INTRODUÇÃO

O Sistema Fundamental Externo, tradução direta de EFS (External Fundamental System) e sinônimo de Lamelas Circunferenciais Externas (LCE), é uma camada composta por uma série de lamelas e fibras colágenas, algumas vezes presente em amostras histológicas na porção mais externa de uma secção óssea transversal, especialmente nos ossos longos (WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2011). Essa série de camadas com vascularização ausente ou reduzida aparece na superfície periosteal quando o crescimento assintótico é atingido (e.g. CORMACK, 1987; STARCK; CHINSAMY, 2002; PONTON et al., 2004). A presença dessas camadas indica uma parada efetiva no crescimento periosteal de ossos longos e confirma o alcance da maturidade óssea (embora o osso ainda possa crescer em largura) (LEE; O'CONNOR, 2013; WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2011; ANDRADE; SAYÃO, 2014).

O EFS já foi detectado em vários grupos de répteis, mas a ideia que esses animais poderiam crescer continuamente durante toda sua vida, ainda permanece. Essa microestrutura óssea também já foi confirmada em mamíferos (CORMACK, 1987), aves (PONTON et al., 2004) e dinossauros não avianos (ERICKSON et al., 2004; HORNER; PADIAN, 2004; PADIAN et al., 2004). Nesse trabalho são apresentados novos dados sobre a histologia óssea de um *Dyrosauridae* da Bacia da Paraíba (Pernambuco, Brasil). A apresentação dos novos dados está atrelada a uma revisão focada nas controvérsias e implicações sobre a presença e ausência na formação do EFS em *Pseudosuchia*, grupo que inclui os *Crocodylomorpha*.

MATERIAL E MÉTODOS

O espécime selecionado para amostragem trata-se de uma costela parcialmente preservada, sob número de tombo – CAV 0014 - V. O espécime encontra-se depositado na coleção paleontológica do Centro Acadêmico de Vitória (CAV) da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), Vitória de Santo Antão, Pernambuco, Brasil. A costela foi encontrada na localidade do *Guarinisuchus munizi* Barbosa, Kellner e Viana, 2008. CAV 0014 - V foi coletado após a retirada do holótipo, no mesmo nível estratigráfico e foi encontrada associada a uma mandíbula

alongada pertencendo a Dyrosauridae juntamente com outros elementos apendiculares. Portanto, o material aqui utilizado, foi atribuído a um dirossaurídeo.

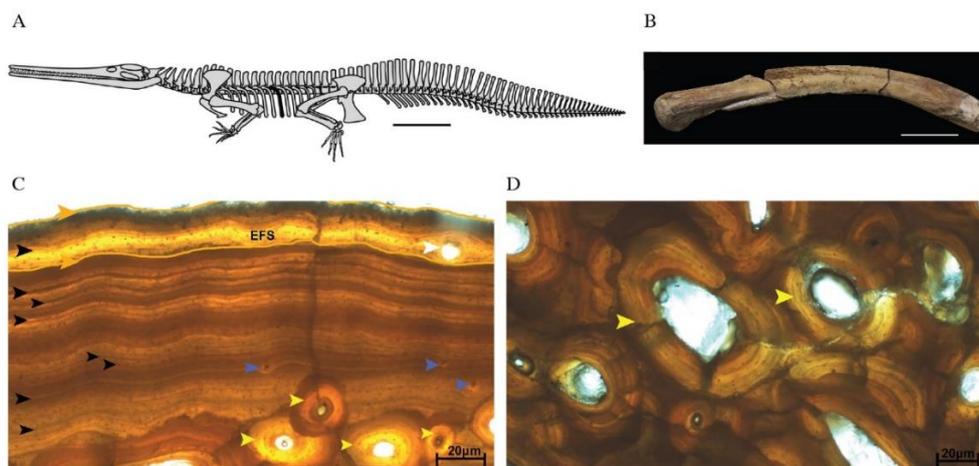
Para o preparo das lâminas, amostras de 0.5 cm de espessura foi obtida da porção central do espécime (FIGURA 25). Os ossos foram medidos e fotografados de acordo com o protocolo técnico de Lamn (2013). As amostras foram incluídas em resina transparente Epoxy RESAPOL T-208 catalisada com 202 BUTANOX M50 e cortes foram realizados utilizando lâmina de precisão diamantada. Em seguida, cada fatia foi colada em lâmina de vidro e submetida ao método de desgaste e polimento, utilizando uma politriz metalográfica (AROPOL-E, Arotec LTDA) da Arotec. O método abrasivo utiliza-se lixas de diferentes granulometrias de ordem crescente (60/P60, 120/P120, 320/P400, 1200/P2500) até atingir uma espessura de 30–60. Para observar as estruturas histológicas, foi utilizado um microscópio óptico de luz transmitida juntamente com nicóis paralelos e cruzados, para aumentar a birrefringência. As imagens foram obtidas utilizando uma AxioCam digital sight camera (Zeiss Inc., Barcelona, Spain) acoplada a um microscópio de luz transmitida, Axio Imager.M2 (Zeiss Inc. Barcelona, Spain).

RESULTADOS

CAV 0014 - V encontrava-se parcialmente completa. A secção foi realizada o mais próximo possível da região da diáfise onde o córtex geralmente é mais espesso, fornecendo mais informações. O córtex é composto de tecido lamelar com espessura de 105.42 μm . A densidade de osteócitos é alta por todo o córtex e em volta dos canais vasculares. A densidade da rede vascular varia substancialmente e diminui no sentido endo – periosteal. A rede vascular é formada por canais simples e ósteons primários. A orientação dos canais é predominantemente longitudinal, mostrando sinais de anastomose. Na região do córtex externo é visível o início do remodelamento ósseo. A costela apresenta três LAGs no córtex externo seguidas por uma LAG-dupla. A quarta e quinta linha estão na região perimedular. Não é possível inferir a idade de forma exata, devido a presença de muitos ósteons e remodelamento extensivo. Poucos ósteons secundários são observados no córtex e alguns, raros, na camada de EFS, mostrando que também já havia sinais de

remodelamento. Os ósteons secundários são encontrados em alta quantidade e tamanho na região endosteal.

Figura 25 - Esboço do esqueleto de um dirosaurídeo com a costela correspondente utilizada marcada em preto (escala = 10 cm). B - Vista geral de CAV 0014-V (escala= 10 cm). C - Tecido cortical. Setas azuis indicam os canais vasculares, setas amarelas apontam ósteons secundários, setas brancas os ósteons primários e as pretas, as LAGs. As setas e linhas laranja indicam o EFS. D - Área de tecido secundário, remodelado. Setas amarelas apontam ósteons secundário e tecido lamelar.



Fonte: Andrade et al. (2015).

EXTERNAL FUNDAMENTAL SYSTEM NOS ARCOSSAUROS

CAV 0014-V mostra a deposição do External Fundamental System (= EFS) /Lamelas Circunferenciais externas (=LCE). Nessa estrutura foi identificada uma LAG, mostrando que após a parada do crescimento, o animal ainda mostra indícios de atividades metabólicas relacionadas ao crescimento. Nos arcossauros, o EFS já foi identificado em alguns grupos (FIGURA 26). Em Pseudosuchia não - Crocodylomorpha, essa microestrutura foi registrada no fêmur de *Stagonolepis* (DE RICQLÈS et al., 2003), úmero de *Postosuchus kirkpatricki* Chatterjee, 1985 e em *Terrestriuchus* (DE RICQLÈS et al., 2003). Em Crocodylia, há registro no fêmur de *Alligator mississippiensis* (WOODWARD et al., 2011) enquanto nos registros fósseis, ela já foi identificada em Dyrosauridae. Em Pterosauria, o EFS já foi identificado na ulna de ornitoqueirídeo (STEEL, 2008), no membro anterior de um azhdarquídeo *Montanazhdarcho* (PADIAN; DE RICQLÈS; HORNER, 1995). Também, está presente nos ossos de grandes pterodactyloides (DE RICQLÈS et al., 2000;

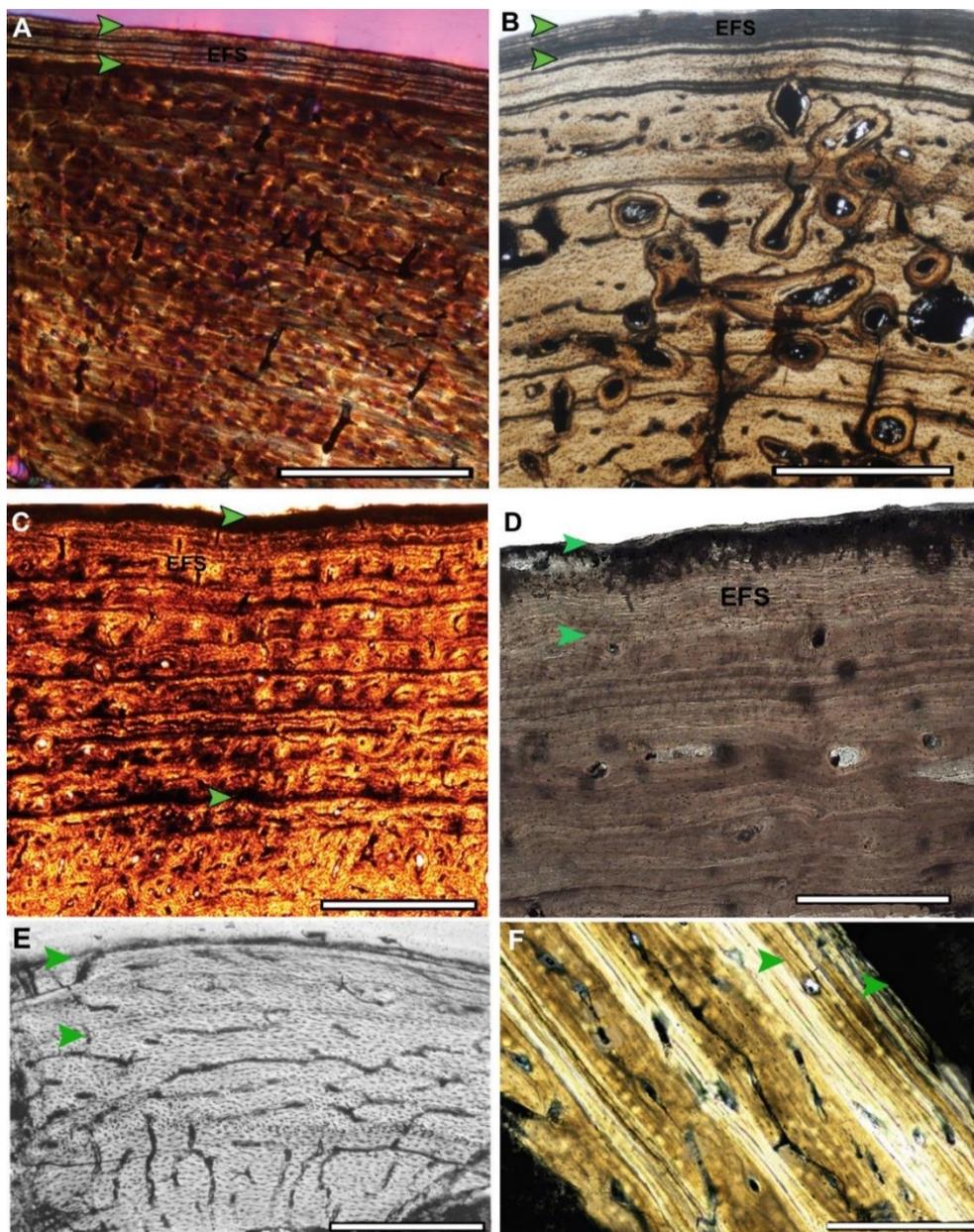
SAYÃO, 2003; STEEL, 2008) e na falange alar de *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus* (KELLNER et al., 2013). Em Dinosauria, o EFS já foi detectado em muitos táxons como sauropodomorfos basais, em placas dorsais de *Stegosaurus* (SAITTA, 2015), na tíbia de um dinossauro hadrosaurídeo *Hypacrosaurus stebingeri* Horner e Currie, 1994 (HORNER; DE RICQLÈS; PADIAN, 1999). O espécime de *Deinonychus antirrhopus* Ostrom, 1969 apresentou EFS na gastrália e nas costelas dorsais (PARSONS; PARSONS, 2015). O EFS já foi registrado na fíbula de *Tyrannosaurus* (HORNER; PADIAN, 2004). Em dinossauros avianos, a maioria dos registros pertencem a aves neognatas (AMPRINO; GODINA, 1947), até então apenas em *Struthio*, *Rhea* e *Casuaris* (CHINSAMY; CHIAPPE; DODSON, 1995). Além disso, o EFS foi descoberto bem desenvolvido em *Confuciusornis* (DE RICQLÈS et al., 2003).

DISCUSSÃO

Em arcossauros, a história do crescimento assintótico está presente desde os grupos basais até os mais recentes (FIGURA 27) (DE RICQLÈS et al., 2003; WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2011). Essa ideia já foi alvo de diversas discussões, mas o fim do crescimento linear, o que faz o animal crescer em comprimento, é marcada pela deposição do EFS (CORMACK, 1987; CHINSAMY, 1990; HORNER et al., 1999; DE RICQLÈS et al., 2003; ERICKSON et al., 2004; SANDER et al., 2006; XU et al., 2006; KÖHLER; MOYÀ-SOLÀ, 2009; WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2011). O fim do crescimento assintótico indica o início do crescimento secundário o que fornece robustez ao tecido devido à constante deposição marginal. Para ser identificado corretamente o EFS precisa apresentar uma, várias ou, até mesmo, incontáveis LAGs em seu interior. A sua presença indica um acréscimo contínuo de *annulli* que são depositados em ciclos anuais, o que dependerá da fisiologia de cada espécie, pressões seletivas os quais esses animais tenham sofrido, ou ambas as condições. (CASTANET et al., 1977; DE BUFFRÉNIL, 1980; HUTTON, 1986; ANDRADE; SAYÃO, 2014). A presença de EFS em crocodilianos é “rara”, apesar de já ter sido encontrada em fêmures de *Alligator mississippiensis* de cativeiro (WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2011) mas seu registro, até então, não se encontra distribuído amplamente entre as

espécies sendo já notificado em Dyrosauridae anteriormente. (ANDRADE; SAYÃO, 2014). Os dados apresentados nesse estudo reforçam o crescimento determinado para os Crocodyliformes.

Figura 26 – Quadro comparativo em diferentes grupos de Archosauria. A - Fotomicrografia do fêmur *Alligator mississippiensis* de cativo (escala = 2 mm.). B - Histologia óssea da diáfise umeral de *Desmotosuchus* (escala = 1 mm). C - Córtex externo da diáfise fibular de *Tyrannosaurus* (escala = 1 mm), modificado de Woodward; Horner and Farlow (2011). D - Secção histológica de Dyrosauridae (escala = 1 mm). E - Histologia óssea da diáfise femoral de *Confuciosornis sanctus* Hou et al., 1995 (Scale bar = 1 mm), modificado de Ricqlès et al. (2003). F - Córtex da diáfise da primeira falange alar de *Tropeognathus* cf. *T. mesembrinus* (Scale bar = 1 mm), modificada from Kellner et al. (2013). As setas verdes indicam a camada de EFS em todas as micrografias.



Fonte: Andrade et al. (2015).

A descrição do padrão tecidual das costelas é consistente com os dados prévios do fêmur e da tíbia, o que caracteriza um metabolismo de crescimento mais lento (ANDRADE; SAYÃO, 2014). A formação de tecido de crescimento lento já foi indentificado em grupos relacionados como Pseudosuchia (DE RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 2003), crocodilos marinhos, os Thalattosuchia (HUA; DE BUFFRÈNIL, 1996) e na descrição histológicas de *Dyrosaurus phospaticus* (BUFFETAUT et al., 1982). De fato, o EFS em Neosuchia derivados é esperado devido aos registros em clados basais como Pseudosuchia não - Crocodylomorpha e em grupos derivados como Dinosauria e Pterosauria. Não seria surpresa outras linhagens apresentarem essa característica, então quando o *A. mississippiensis* (WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2011) apresentou as lamelas circunferenciais externas, podemos reafirmar o crescimento determinado uma característica basal em Archosauria. Os padrões de deposição óssea nos Pseudosuchia não - Crocodylomorpha basais, Neosuchia avançados e Eusuchia viventes apresentam algumas similaridades na sequência deposicional. Nos ossos longos de todos esses táxons citados há indícios da presença de matriz fibrolamelar apenas nos períodos pós nascimento de crescimento acelerado (comum em vertebrados). Após o estágio inicial os ossos parecem entram em um padrão cíclico e típico zonal e lamelar. Em cada diferente zona de crescimento, identificamos o início da aceleração do crescimento e sua redução. Há presença de zona óssea bem vascularizado onde estão contidos todos os ósteons e camadas mais avasculares e finalizadas pela formação de LAG (DE RICQLÈS et al., 2003; WOODWARD; HORNER; FARLOW, 2011; ANDRADE; SAYÃO, 2014). Esta condição é o oposto do que se encontra em dinossauros e pterossauros (PADIAN; HORNER; DE RICQLÈS, 2004). Pterossauros jovens cresciam rapidamente nos seus estágios iniciais do desenvolvimento ontogenético e depois o crescimento desacelerava quando chegavam a fase de sub-adultos. Nessa fase, as camadas lamelares se formam no endo e periósteo indicando que o crescimento diminuiu ou cessou (STEEL, 2008). Esse padrão de crescimento é observado em Pterosauria, mas não nos Pseudosuchia não - Crocodylomorpha (grupo mais intimamente relacionado aos Crocodyliformes) e nos crocodilos atuais, incluindo CAV 0014-V.

animais com altas taxas metabólicas (CURRY, 1999; DE RICQLÈS et al., 2003). Todavia, esse arranjo tecidual parece ser oposto em Crocodyliformes. Baseado nessas evidências, os crocodilos parecem ter desenvolvido uma outra estratégia de crescimento provavelmente resultados de caminhos metabólicos distintos de outros grupos de arcossauros.

Diante de todas as evidências discutidas podemos postular a hipótese de que os padrões vistos em Pseudosuchia e Ornithosuchia originaram-se na base desses clados e se manteve presente até os dias atuais. Pseudosuchia não - Crocodylomorpha, Neosuchia e Eusuchia apresentam crescimento lento e cíclicos já os Ornithosuchia é caracterizado por um crescimento rápido o qual diminui a medida do seu desenvolvimento (BUFFETAUT et al., 1982; HUA; DE BUFFRÈNIL, 1996; DE RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 2003), caracterizando duas estratégias de crescimento dentro de Archosauria.

CONCLUSÃO

A não formação de EFS em alguns grupos de arcossauros não implica na sua ausência no grupo. Isso pode ser explicado simplesmente pelo fato do espécime amostrado ter perdido suas camadas corticais mais periféricas. Além disso, a escassez de trabalhos paleohistológicos com alguns táxons contribui para isso. A descoberta da deposição de EFS em outros grupos de répteis poderia suportar a hipótese de crescimento determinado como bem estabelecida entre os arcossauros. Conclui-se, também, que os Pseudosuchia não-Crocodylomorpha apresentam um padrão basal de crescimento em arcossauros. Uma hipótese alternativa seria que os padrões histológicos e os modos de crescimento que eles representam evoluíram dentro de Archosauriformes e foram mantidos em Ornithosuchia e Crocodylomorpha os quais mantiveram crescimento mais lento e mais cíclico.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Prof. Dr. Antônio Barbosa (DEGEO-UFPE) pela coleta do material utilizado nesse estudo. A Mateus Barbosa por ajudar nas edições das imagens.

Agradecemos ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo financiamento. Agradecemos ao PPGEOC-UFPE.

REFERÊNCIAS

AMPRINO, R.; GODINA, G. La struttura delle ossa nei vertebrati. Ricerche comparative negli anfi e negli amnioti. Commentationes. Pontificia Academia Scientiarum, v. 11, p. 329-467, 1947.

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.

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, v. 275, p. 1385-1391, 2008.

BUFFETAUT, E.; DE BUFFRÉNIL, V. DE RICQLÈS, A.J.; SPINAR, Z.V. Remarques anatomiques et paléohistologiques sur *Dyrosaurus phosphaticus*, crocodilien mesosuchien des Phosphates yprésiens de Tunisie. Annales de Paleontologie, v. 68, p. 327-341, 1982.

CASTANET, J.; MEUNIER, A. DE RICQLÈS, A.J. L'enregistrement de la croissance cyclique par les tissue osseux chez les vertébrés poikilothermes: données comparative et essai de synthese. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, v. 3, p. 183-202, 1977.

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

CHINSAMY, A. CHIAPPE L.M.; DODSON, P. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. *Paleobiology*, v. 21, p. 561-574, 1995.

CORMACK, D.H. 1987. *Ham's Histology*. JB Lippincott Company, Philadelphia, 1987.

CURRY, K.A. Ontogenetic histology of *Apatosaurus* (Dinosauria, Sauropoda): new on growth rates and longevity. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 19, p. 654-665, 1999. 209 pp.

DACKE, C.G.; ARKLE, S.; COOK, D.J.; WORMSTONE, I.; JONES, S.; ZAIDI, M. BASCAL, Z.A. Medullary bone and avian calcium regulation. *Journal of Experimental Biology*, v. 184, p. 63-88, 1993.

DE BUFFRÉNIL, V. Mise em évidence de l'incidence des conditions de milieu sur la croissance de *Crocodylus siamensis* (Schneider 1801) et valeur des marques de croissance squelettiques pour l'évaluation de l'âge individuel. *Archives de zoologie expérimentale et générale*, v. 121, p. 63-76, 1980.

DE RICQLÈS, A. J. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux

des tetrápodes. Troisième partie, évolution. Annales de Paléontologie, v. 64, n. 1, p. 85-111, 1978.

DE RICQLÈS, A.J.; PADIAN, K. HORNER, J.R.; On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. Annales de Paleontologie, v. 89, p. 67-101, 2003.

DE RICQLÈS, A.J.; PADIAN, K.; HORNER, J.R.; FRANCILLON-VIEILLOT, H. Palaeohistology of the bones of pterosaurs (Reptilia: Archosauria): anatomy, ontogeny, and biomechanical implications. Zoological Journal of the Linnean Society, v. 129, p. 349-385, 2000.

DE RICQLÈS, A.J.; PADIAN, K.; HORNER, J.R.; LAMM, E.-T.; MYHRVOLD, N. Osteohistology of *Confuciusornis sanctus* (Theropoda: Aves). Journal of Vertebrate Paleontology, v. 23, n. 2, p. 373-386, 2003.

ERICKSON, G.M.; MAKOVICKY, P.J.; CURRIE, P.J.; NORELL, M.A.; YERBY, S.A.; BROCHU, C.A. Gigantism and comparative life-history parameters of tyrannosaurid dinosaurs. Nature, v. 430, p. 772-775, 2004.

HORNER, J.R.; DE RICQLÈS, A.J.; PADIAN, K. Variation in Dinosaur Skeletochronology Indicators: Implications for Age Assessment and Physiology. Paleobiology, v. 25, n. 3, p. 295-304, 1999.

HORNER, J.R.; DE RICQLÈS, A.J.; 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, p. 115-129, 2000.

HORNER, J.R.; PADIAN, K. Age and growth dynamics of *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, v. 271, p. 1875-1880, 2004.

HUA, S. DE BUFFRÉNIL, V. 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.

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

KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D.A.; SAYÃO, J.M.S.; SARAIVA, A.A.F.; RODRIGUES T.; OLIVEIRA, G.; CRUZ, L.A.; COSTA, F.R.; SILVA, H.P.; FERREIRA, J.S. The largest flying reptile from Gondwana: a new specimen of *Tropeognathus cf. T. mesembrinus* Wellnhofer, 1987 (Pterodactyloidea, Anhangueridae) and other large pterosaurs from the Romualdo Formation, Lower Cretaceous, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 85, n. 1, p. 113-135, 2013.

KÖHLER, M.; MOYÀ-SOLÀ, S. Physiological and life history strategies of a fossil large mammal in a resource-limited environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 106, n. 48, p. 20354-20358, 2009. 210.

LAMM, E.T. Bone Histology of Fossil Tetrapods. In: PADIAN K, LAMM E-T. Preparation and Sectioning of Specimens. University of California Press, 2013, p. 55-160.

LEE, A.H.; O'CONNOR, P.M. Bone histology confirms determinate growth and small body size in the noasaurid theropod *Masiakasaurus knopfleri*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 33, n. 4, p. 865-876, 2013.

LEE, A.H.; WERNING, S. Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, v. 105, p. 582-587, 2008.

PADIAN, K.; DE RICQLÈS, A.J.; HORNER, J.R. Bone histology determines identification of a new fossil taxon of pterosaur (Reptilia: Archosauria). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Serie Ila*, v. 320, p. 77-84, 1995.

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

PARSONS, W.L.; PARSONS, K.M. Morphological Variations within the Ontogeny of *Deinonychus antirrhopus* (Theropoda, Dromaeosauridae). *PLoS ONE*, v. 10, n. 4, 2015.

PONTON, F.; ELZANOWSKI, A.; CASTANET, J.; CHINSAMY, A.; DE MARGERIE, E.; DE RICQLÈS, A.J.; CUBO, J. Variation of the outer circumferential layer in the limb bones of birds. *Acta Ornithologica*, v. 39, p. 21-24, 2004.

SAITTA, E.T. Evidence for Sexual Dimorphism in the Plated Dinosaur *Stegosaurus mjosi* (Ornithischia, Stegosauria) from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Western USA. PLoS ONE, v. 10, n. 4, 2015.

SAYÃO, J.M. Histovariability in bones of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results. In: BUFFETAUT, E.; MAZIN, J.-M. Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs. Geological Society of London, Special Publication, 2003. v. 217, p. 335-342.

SCHWEITZER, M.H.; MARSHALL, C.L. A molecular model for the evolution of endothermy in the dinosaur-bird lineage. Journal of Experimental Zoology (Molecular Development and Evolution), v. 291, p. 317-338, 2001.

SCHWEITZER, M.H.; WITTMAYER, J.L.; HORNER, J.R. Gender-specific reproductive tissue in ratites and *Tyrannosaurus rex*. Science, v. 308, p. 1456-1460, 2005.

STARCK, J.M.; CHINSAMY, A. Bone microstructure and developmental plasticity in birds and other dinosaurs. Journal of Morphology, v. 254, p. 232-246, 2002.

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

XU, X.; CLARK, J. M.; FORSTER, C.A.; NORELL, M.A.; ERICKSON, G.M.; EBERTH, D.A.; JIA, C.K.; ZHAO, Q. A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. Nature, v. 439, p. 715-718, 2006.

WERNING, S. The Ontogenetic Osteohistology of *Tenontosaurus tilletti*. PLoS ONE, v. 7, n. 3, 2012. 211.

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.

6 OSTEONISTOLOGIA INDICA SIMILARIDADES NO CRESCIMENTO DE *Stratiotosuchus maxhecthi* (NOTOSUCHIA, BAURUSUCHIDAE) E DINOSSAUROS TERÓPODAS

Resumo

Durante o Cretáceo Superior do Gondwana, atualmente correspondente ao Brasil, os crocodiliformes Notosuchia evoluíram em diversas morfologias com diferentes ecologias. Dentre as espécies, *Stratiotosuchus maxhecthi* possui diversas características similares à terópodes, encontradas no crânio e nos ossos dos membros. Aqui nós descrevemos o primeiro estudo paleohistológico sobre os ossos longos de *S. maxhecthi* testando a hipótese de que a ecologia terrestre implica em altas taxas de crescimento e possíveis características dinossaurianas presentes. Dois fêmures pertencentes a DGM 1477-R e ulna e tibia esquerdas a MCT 1714-R foram utilizados para confecção das lâminas histológicas. Os resultados mostraram presença de crescimento cíclico e formação de complexo fibrolamelar durante todos os ciclos deposicionais. Durante os intervalos de crescimento eles depositavam finas camadas de osso lamelar o que demonstra uma diminuição na taxa de deposição. Comparando o arranjo organizacional do tecido ósseo em crocodilianos vivos, o crescimento em *S. maxhecthi*, apresenta uma taxa de deposição mais alta. Quando comparados aos dinossauros terópodes, a dinâmica do crescimento é bastante similar exceto pela deposição das lamelas externas, já registradas em abelisaurídeos confirmando crescimento determinado. A ausência de lamelas externas significa em *S. maxhecthi* não implica em crescimento indeterminado e sugere que essa espécie não atingia o crescimento assintótico até os doze anos de idade. O crescimento mais acelerado em *S. maxhecthi* parece não ter sido uma vantagem evolutiva durante o período transicional K-Pg.

Palavras-Chave: Paleohistologia, Cretáceo, Baurusuchidae, *Stratiotosuchus maxhecthi*, Theropoda.

OSTEOHISTOLOGY INDICATES SIMILARITIES IN THE GROWTH OF *Stratiotosuchus maxhecthi* (NOTOSUCHIA, BAURUSUCHIDAE) AND THEROPOD DINOSAURS

ABSTRACT

During the Late Cretaceous of Gondwana, currently correspondent to Brazil, Notosuchia Crocodyliforms evolved into a diverse range of morphologies with different ecologies. Among the species is the terrestrial *Stratiotosuchus maxhecthi* described as having many theropod features in its anatomy that are found in the skull and limb bones. Here we describe the first paleohistological study on the long bones of *S. maxhecthi* testing the hypothesis that terrestrial ecology implies on high growth rates and looking for any theropod feature in this taxon regarding its ontogeny. Two femora (DGM 1477-R) and a left ulna and tibia (MCT 1714-R) were used to prepare the histological slides. The results showed the prevalence of cyclical growth and primary cortical bone, composed essentially by fibrolamellar tissue. During the growth cycles, they deposited thin layers of lamellar bone with some effective pauses. Compared to living crocodylians the growth shows a higher depositional rate and a more complex organization pattern. When compared to theropod dinosaurs, the dynamics show to be very similar, except for the formation of EFS found in abelisauroids but not in *S. maxhecthi*. The absence of the external fundamental system means that these animals died before reaching the maximum size and possibly they could take more than twelve years to reach maximum size. The overall microanatomy suggests that a higher metabolical rate could not be the better strategy to survive during the K-Pg transition.

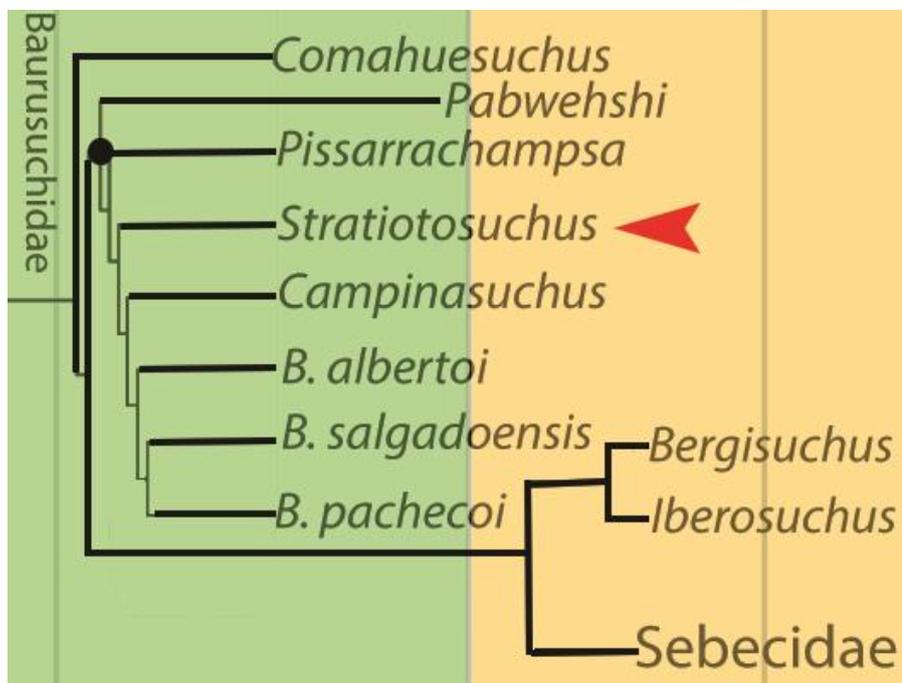
Keywords: Paleohistology, Cretaceous, Baurusuchidae, *Stratiotosuchus maxhecthi*, Theropod.

INTRODUÇÃO

Durante o Cretáceo Superior do Gondwana, nas terras correspondentes ao Sudeste brasileiro, os Notosuchia evoluíram em uma diversa gama de morfologias e diferentes ecologias (POL et al., 2014). Entre as sinapomorfias compartilhadas entre eles estão a presença de dentição heterodonte, crânio comprimido lateralmente, narinas posicionadas anteriormente, modificações dos membros como espaço reduzido entre o rádio e a ulna e uma curvatura femoral menos acentuada (ANDRADE e BERTINI, 2008; NASCIMENTO e ZAHER, 2011; CARVALHO et al., 2011). Há registros de uma grande radiação que levou à diferenciação dentária que inclui especialização para hipercarnivoria, insetivoria, onívora em potencial e herbivoria (CLARK et al., 1989; BUCKLEY et al., 2000; RIFF e KELLNER, 2001; NOBRE et al., 2008; MONTEFELTRO et al., 2009).

Baurusuchidae, está contido em Notosuchia (Figura 28), com registros fósseis documentados para no Cretáceo Inferior da Argentina como *Cynodontosuchus* e *Wargosuchus* (WOODWARD, 1896; MARTINELLI e PAIS, 2008). No Brasil, o grupo é mais diversificado, possuindo seis gêneros: *Baurusuchus*, *Campinasuchus*, *Pissarrachampsia*, *Aplestosuchus*, *Gondwanasuchus* e *Stratiosuchus* (PRICE, 1945; CARVALHO et al., 2011; MONTEFELTRO et al., 2011; MARINHO et al., 2013; GODOY et al., 2014, CAMPOS et al., 2001). Diferentes formas como *Pabweshi pakistanensis* Wilson et al. 2001, do Paquistão é documentado no sul da Ásia (WILSON et al., 2001). Baurusuchidae também mostra algumas afinidades com Sebecosuchia, um grupo de crocodiliformes que sobreviveram à extinção do K-Pg, que contém *Iberasuchus macrodon* Antunes, 1975 do Paleoceno da Espanha. Desde a descrição de *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945, notou-se uma semelhança do gênero com alguns dinossauros terópodes como o crânio comprimido, dentes laminares e a posição das narinas que não são correspondentes à uma ecologia anfíbia, como nos crocodilianos modernos (GASPARINI, 1981; CAMPOS et al., 2001; CARVALHO et al., 2005).

Figura 28- Filogenia de Baurusuchidae. Seta vermelha mostra a posição de *Stratiosuchus* e sua relação com os demais táxons. As cores verde e amarelo, ao fundo, indicam o limite K-Pg (Cretáceo-Paleógeno), respectivamente.



Fonte: Pol e Leardi (2015).

Por outro lado, *Stratiosuchus maxhecti* Campos, Suarez, Riff e Kellner, 2001 apresentou características dinossaurianas que vão além da anatomia craniana (ver RIFF e KELLNER, 2011 para uma revisão) como postura totalmente ereta e ecologia terrestre. Baseado nas descrições de *Baurusuchus* spp. (CAMPOS et al., 2001; NASCIMENTO E ZAHER, 2011), *Stratiosuchus* e outras espécies Notosuchia possuem ecologia terrestre, o que se tornou uma característica bem estabelecida dentre as espécies (MONTEFELTRO et al., 2011 e POL et al., 2014 para uma revisão).

O tecido ósseo é uma ferramenta útil para investigar a história do crescimento e desenvolvimento ontogenético em vertebrados fósseis e vivos (FRANCILLON-VIEILLOT et al., 1990; Games; 1990; de Margerie et al., 2004; Schweitzer et al., 2005; Montes et al., 2010). Nos animais vertebrados, os processos metabólicos do crescimento são registrados na microestrutura óssea deixando marcas e feições específicas e características (AMPRINO, 1947; RICQLÈS, 1975; RICQLÈS et al., 1991; CASTANET et al., 2000; MONTES et al., 2010; MARGERIE et al., 2002; CUBO

et al., 2012). A histologia óssea está provando ser uma ferramenta ideal para responder questões e hipóteses sobre ecologia e paleobiologia dos crocodiliformes extintos e vivos (HUTTON, 1986; HUA e BUFFRÉNIL, 1996; HILL, 2010; ANDRADE e SAYÃO, 2014; SAYÃO et al., 2016; CUBO et al., 2017). Dentre os Notosuchia, as únicas espécies submetidas à microanálise óssea foram *Simosuchus clarkii* (HILL, 2010) e *Iberosuchus macrodon* (CUBO et al., 2017). Neste último, os autores analisaram dois fêmures e concluíram que uma ecologia terrestre não está diretamente associada ao crescimento acelerado. A conclusão foi feita devido à prevalência da formação de tecido de crescimento lento nas amostras analisadas. Eles também afirmaram que este táxon mostra a capacidade de formar tecidos de crescimento rápido durante o desenvolvimento ontogenético e esta condição pode não ser uma regra para todos os Notosuchia (CUBO et al., 2017). Aqui, é apresentada a primeira análise osteohistológica nos longos de *Stratiosuchus maxhecthi* e uma discussão sobre a hipótese anteriormente levantada por Cubo et al. (2017).

MATERIAL E MÉTODOS

GEOLOGIA X *Stratiosuchus maxhecthi*

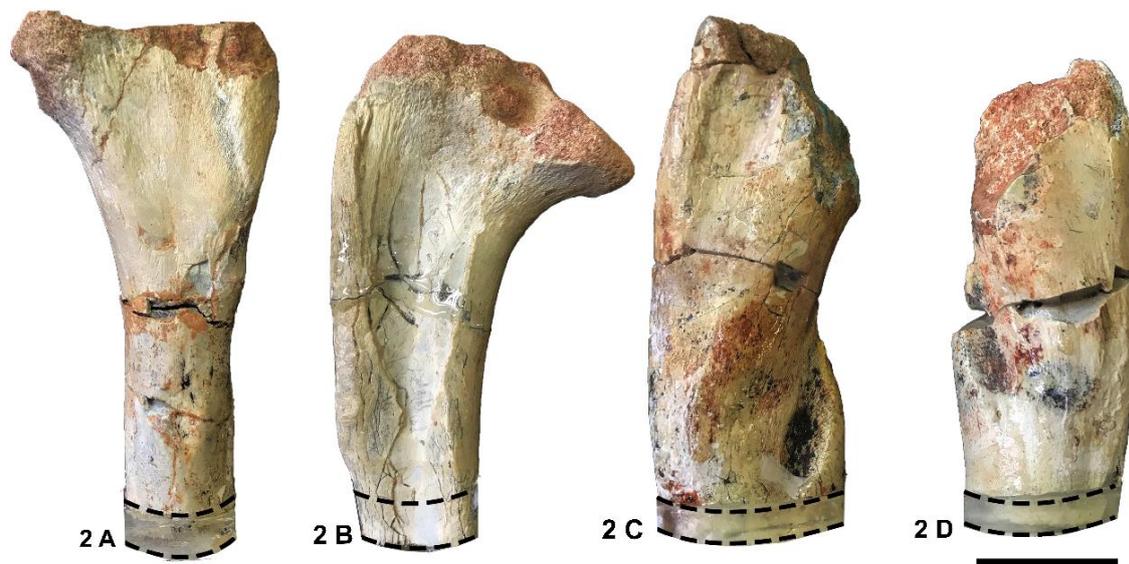
O material utilizado aqui foi proveniente de uma escavação não controlada e não possui dados estratigráficos precisos. Os ossos foram coletados na Formação Presidente Prudente, Bacia Bauru e associados à *Stratiosuchus maxhecthi* por Riff e Kellner (2011). Os autores afirmam que o fóssil veio da cidade de Irapurú, São Paulo - Brasil. Neste estudo, quatro ossos longos pertencentes a dois espécimes diferentes de *Stratiosuchus maxhecthi* (Quadro 1) foram seccionados. Parte do material usado aqui foi descrito anteriormente por Riff e Kellner (2011). O Holótipo de *Stratiosuchus maxhecthi* (DGM 1477 - R) e um segundo indivíduo (MCT 1714-R) estão depositados no Museu de Ciências da Terra (MCT), emprestado temporariamente à Universidade Federal de Uberlândia (UFU) (Figura 29).

LÂMINAS HISTOLÓGICAS

O material utilizado foi submetido ao método protocolado de confecção de lâminas paleohistológicas publicado por Lamm (2013). O material foi parcialmente amostrado no Laboratório de Paleobiologia e Microestruturas (LAPAMI) da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE-CAV) e levados para o Laboratório de Paleohistologia da Des Moines

University (DMU). As etapas de lixamento e polimento final das lâminas estão descritas abaixo (Tabela 2).

Figura 29 - Material pertencente a *Stratiotosuchus maxhecthi* (DGM 1477 - R e MCT 1714 - R). 2A - Ulna esquerda, epífise proximal em vista anterior; 2B - Tíbia esquerda, epífise proximal em vista anterior; 2C - fêmur direito, diáfise média em vista anterior; 2D - fêmur esquerdo, diáfise média em vista anterior. Linhas pontilhadas indicam de onde as amostras foram retiradas. Escala: 5 cm.



Fonte: O autor (2018).

Quadro 3 - Informações dos espécimes utilizados.

Nº de coleção	Elemento ósseo	Localidade e Formação geológica
DGM 1477 - R (Holótipo)	Ulna esquerda	Irapurú - SP/ Presidente Prudente
DGM 1477 - R (Holótipo)	Tíbia esquerda	Irapurú - SP/ Presidente Prudente
MCT 1714 - R	Fêmur direito	Irapurú - SP/ Presidente Prudente
MCT 1714 - R	Fêmur esquerdo	Irapurú - SP/ Presidente Prudente

Fonte: O autor (2018).

Tabela 2 - Guia de lixamento e polimento histológico utilizados para a confecção das lâminas.

Granulometria	Espessura final aproximada
60	~ 0.7 mm
120	~ 0.5 mm
180	~ 0.3 mm
320	~ 0.15 mm
600	Variável - visível ao microscópio
1200	Polimento final

Fonte: O autor (2018).

MICROSCOPIA E OBTENÇÃO DAS IMAGENS

Após finalizadas, todas as lâminas foram observadas, digitalizadas e fotografadas sob um microscópio Nikon Eclipse LV100ND com aumentos totais de 50 x e 100 x. As imagens foram obtidas com uma câmera Nikon DS-Fi2 acoplada ao microscópio. As imagens foram obtidas em luz transmitida, luz refletida e nicóis cruzados ($\lambda = 530 \text{ nm}$). As edições de imagens foram realizadas no Adobe Photoshop CC versão 19.0. Todas as terminologias histológicas seguem o mesmo que em Francillon-Vieillot et al. (1990).

RESULTADOS

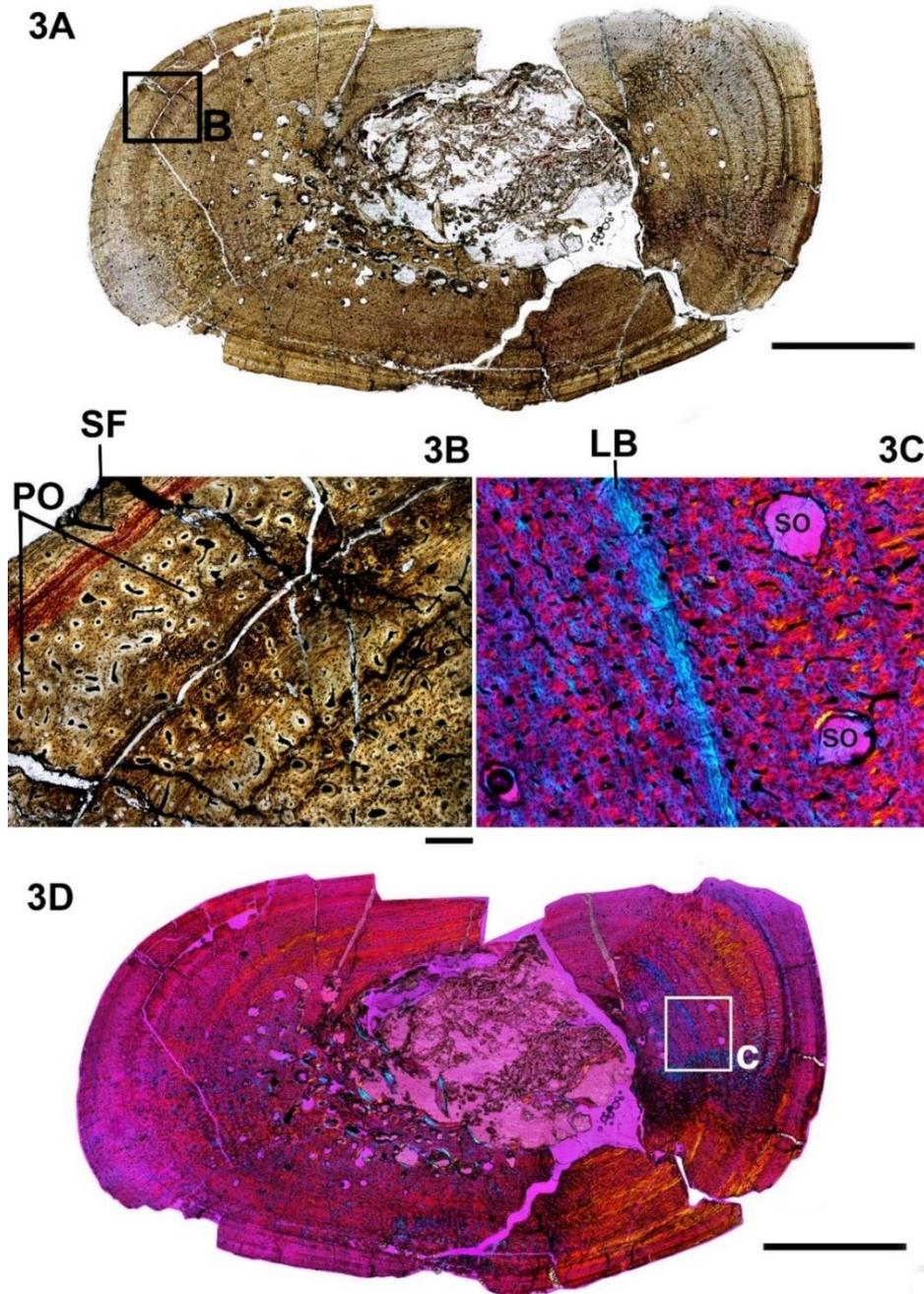
DGM 1477-R

Tíbia esquerda

A secção apresenta a cavidade medular parcialmente preservada e lamelas circunferenciais internas ao seu redor (Figura 30). O córtex primário é composto por fibras entrelaçadas com finas inclusões de tecido lamelar, apresentando um padrão zonal e cíclico. As lacunas dos osteócitos são distribuídas aleatoriamente ao longo da matriz e estão alinhadas às fibras de colágeno. A rede vascular é complexa com diferentes padrões de anastomoses como canais simples, radiais e reticulares. Ósteons primários também são observados na matriz e distribuídos por todo o córtex. Um total de dez zonas de crescimento com anulações de tecido lamelar marcando

diminuições do ritmo de crescimento. Não há formação de LAG durante os primeiros estágios de desenvolvimento mas algumas são visíveis no córtex médio e externo. Nestas mesmas regiões, as inclusões de osso lamelar se tornam mais finas. Não há deposição de lamelas externas (EFS). O processo de remodelação parece não ser extenso, mas ativo devido à presença de osteons secundários. Há presença de fibras de Sharpey, mas nenhuma formação óssea secundária foi observada. Com base nas estruturas descritas, a tíbia do DGM 1477-R é composta por complexo ósseo fibrolamelar sustentado ao longo dos anos.

Figura 30 - DGM 1477 - R (tíbia esquerda). A - seção transversal de DGM 1477-R. A área circundada em preto indica de onde a figura B foi retirada. B - Córtex externo composto por matriz entrelaçada e inclusão lamelar (destacado em vermelho). Uma fratura no tecido é visível, provavelmente devido à presença de um ponto fraco entre as camadas e gerado por um LAG. C - córtex médio. O complexo fibrolamelar é visível sob luz polarizada. Observar a fina camada de osso lamelar formando ciclos distintos. D - Seção transversal DGM 1477 - R sob luz polarizada (FWR). Observar a orientação das fibras de colágeno que criam diferentes padrões de coloração. Quadrado branco mostra de onde a figura C foi retirada. LB - osso lamelar; Ósteons primários; SF- fibras de Sharpey. A e B – luz transmitida (LT); C e D – nicóis cruzados (NC). Escala. A e D: 5 mm; B e C: 0,25 mm.



Fonte: O autor (2018).

Ulna esquerda

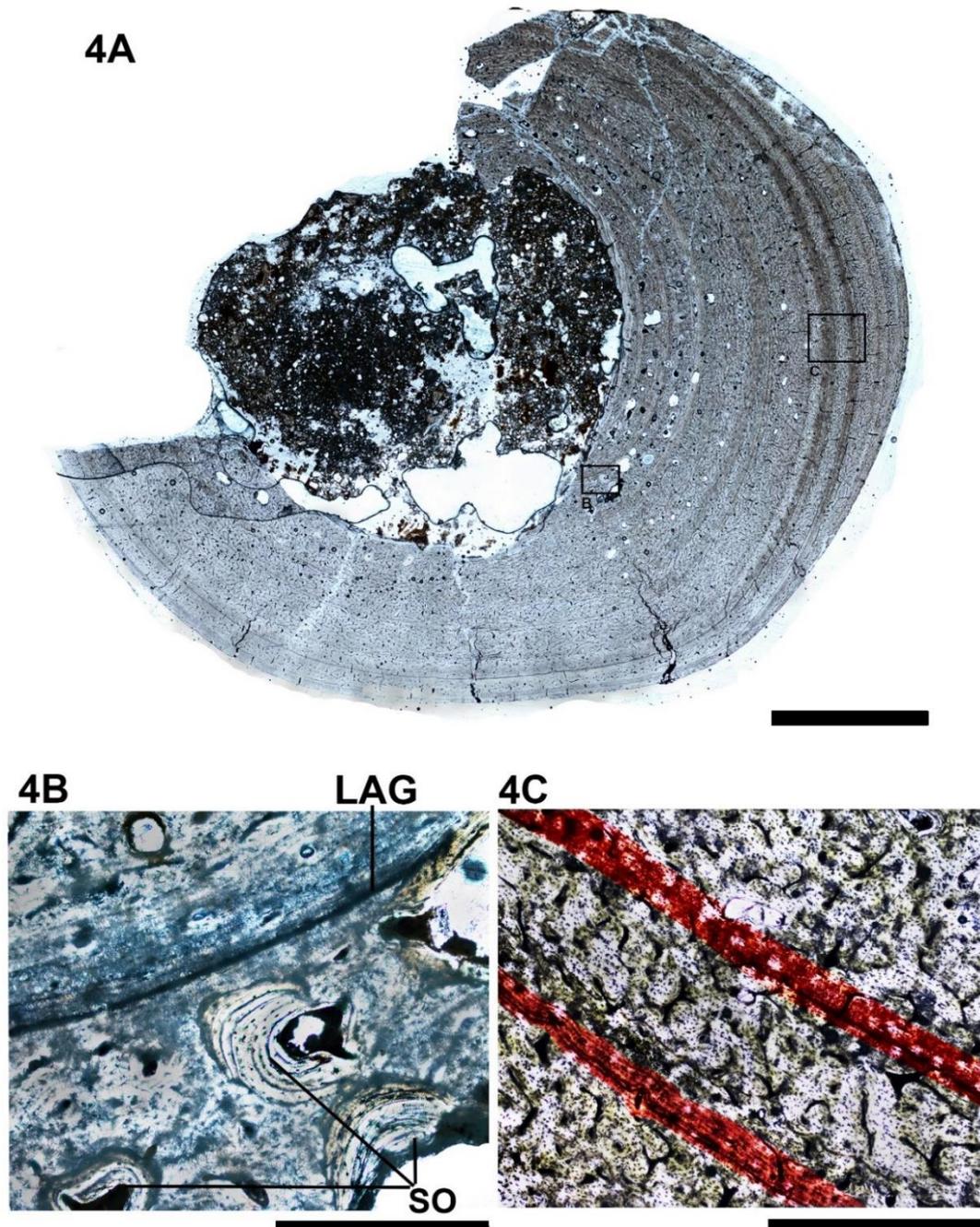
A secção apresenta cavidade medular circundada pelas lamelas circunferenciais internas (Figura 31 e 32). O córtex primário é similar à tíbia e composto por três tecidos ósseos com deposição zonal. A mesma organização encontrada na tíbia em relação às lacunas de osteócitos e fibras colágenas está presente aqui). A rede vascular é complexa com o padrão diferente de anastomoses. Dez a doze ciclos de crescimento são visíveis. O crescimento é mais rápido durante os estágios iniciais e diminui ao longo do tempo. As LAGs são visíveis no córtex externo e as zonas são mais finas nessa região, mas nenhum EFS é formado. É possível observar remodelação secundária e não há fibras de Sharpey visíveis.

MCT 1714-R

Fêmures direito e esquerdo

As descrições são válidas para ambos os fêmures, esquerdo (Figura 33 e 34) e direito (Figura 35 e 36). O formato da secção direita do fêmur é semi-circular e está parcialmente preservada enquanto o esquerdo está fragmentado. Apresentam cavidade medular e camadas circunferenciais internas parcialmente preservadas. O córtex primário é composto por matriz entrelaçada com finas camadas de osso lamelar. O crescimento é cíclico, com zonas mais espessas no córtex interno, tornando-se mais finos ao longo do tempo. As lacunas de osteócitos são distribuídas aleatoriamente e se alinham às fibras de colágeno. Ambos elementos apresentam uma rede vascular complexa com diferentes padrões de anastomoses vascular (simples, radial e reticular) juntamente com os ósteons primários. Ambos os fêmures mostram de 7 a 9 zonas cíclicas de crescimento. Ambos os elementos mostram ter uma alta taxa de crescimento sustentada que diminui devido à presença de zonas mais finas próximo ao córtex externo. O remodelamento secundário estava ativo, mas nenhuma formação óssea secundária foi observada. No fêmur esquerdo, o processo de remodelação é visível na região córtex interno e médio.

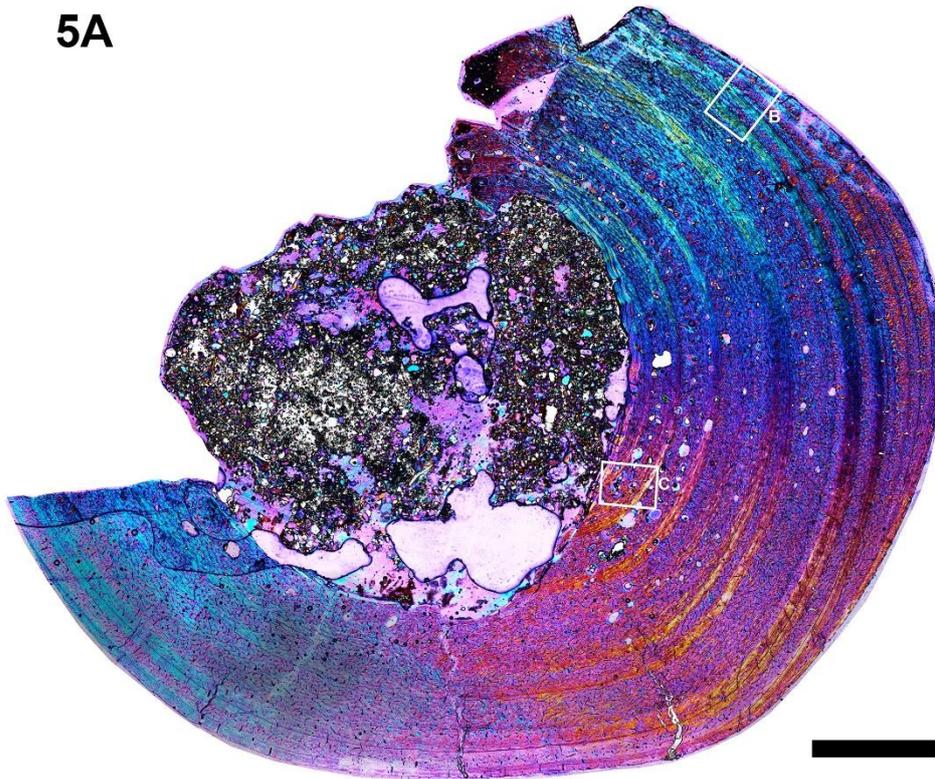
Figura 31 - DGM 147 - R (ulna esquerda). A - Corte transversal de DGM 1477 - R. Observar as áreas destacadas (B e C). B - Região perimedular (córTEX interno). Ósteons secundários envolvidos por tecido lamelar e uma LAG são visíveis nesse campo. C - córtex médio. É possível identificar zonas compostas por complexo fibrolamelar e zonas finas de osso lamelar são visíveis (destacadas em vermelho). LAG - linhas de pausa de crescimento; SO - ósteons secundários. A, B e C – luz transmitida (LT). Escalas. A: 5 mm B: 0,25 mm; C: 1 mm.



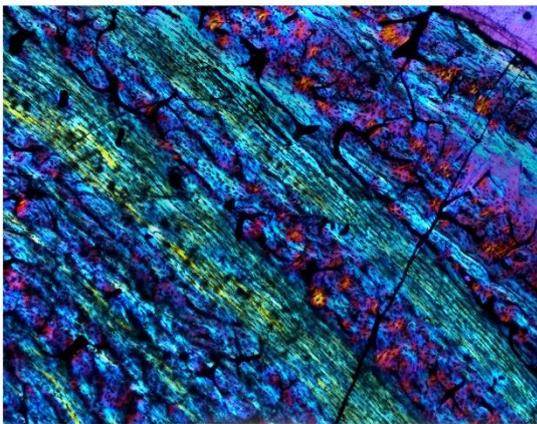
Fonte: O autor (2018).

Figura 32 - DGM 1477 - R (ulna esquerda). A - Corte transversal de DGM 1477 - R. Observar as áreas destacadas (B e C). B - córtex externo. Observar o arranjo fibrilar (entrelaçado e lamelar) formando zonas distintas. C - córtex interno. Zonas de complexo fibrolamelar e ósteons secundários são visíveis. LB - osso lamelar; SO - ósteons secundários; WB - osso entrelaçado. A, B e C – nicóis cruzados (NC). Escalas. A : 5 mm; B e C: 0,25 mm.

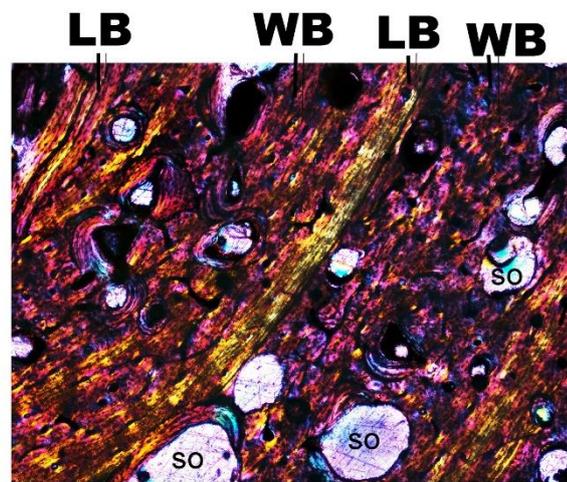
5A



5B

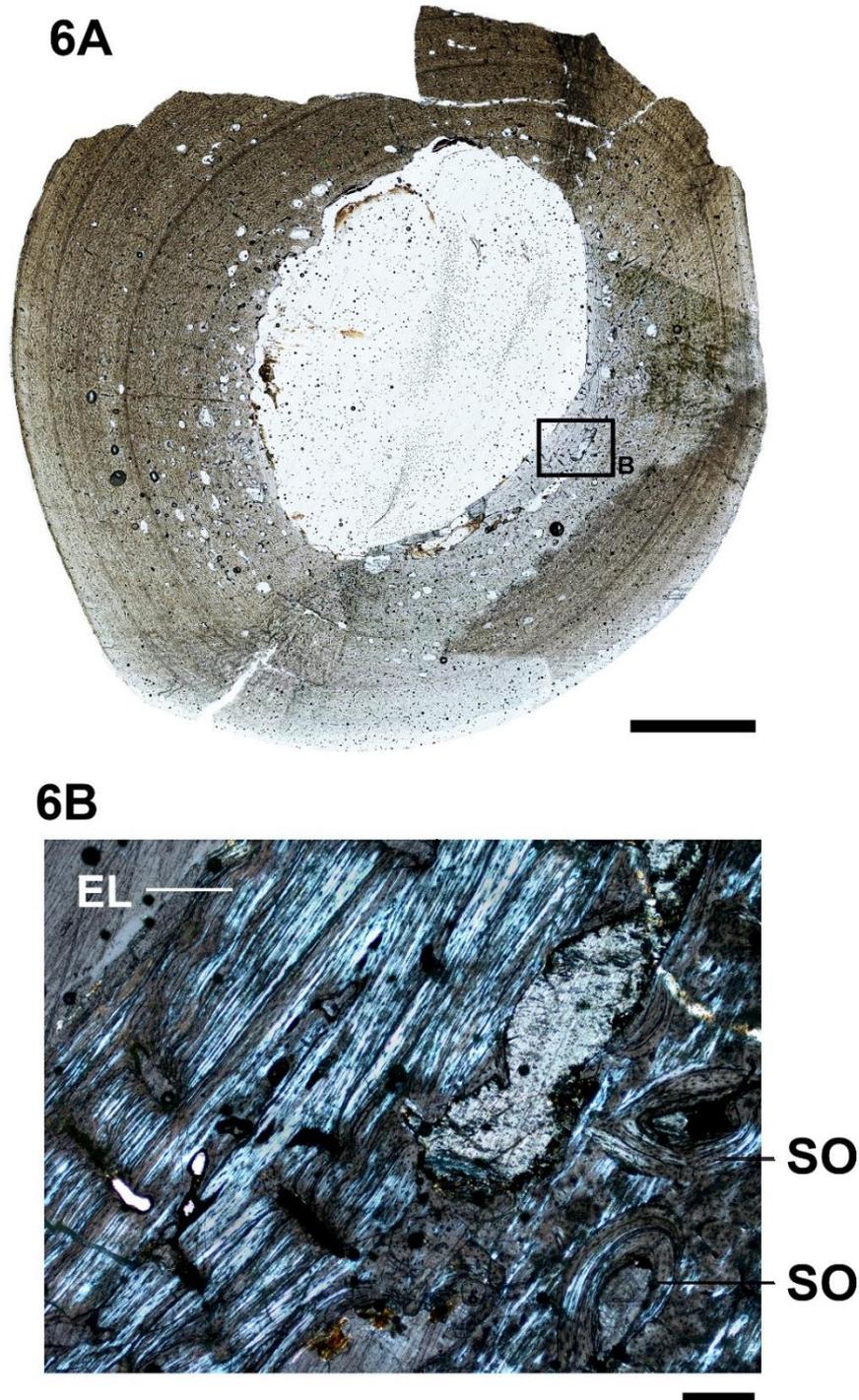


5C



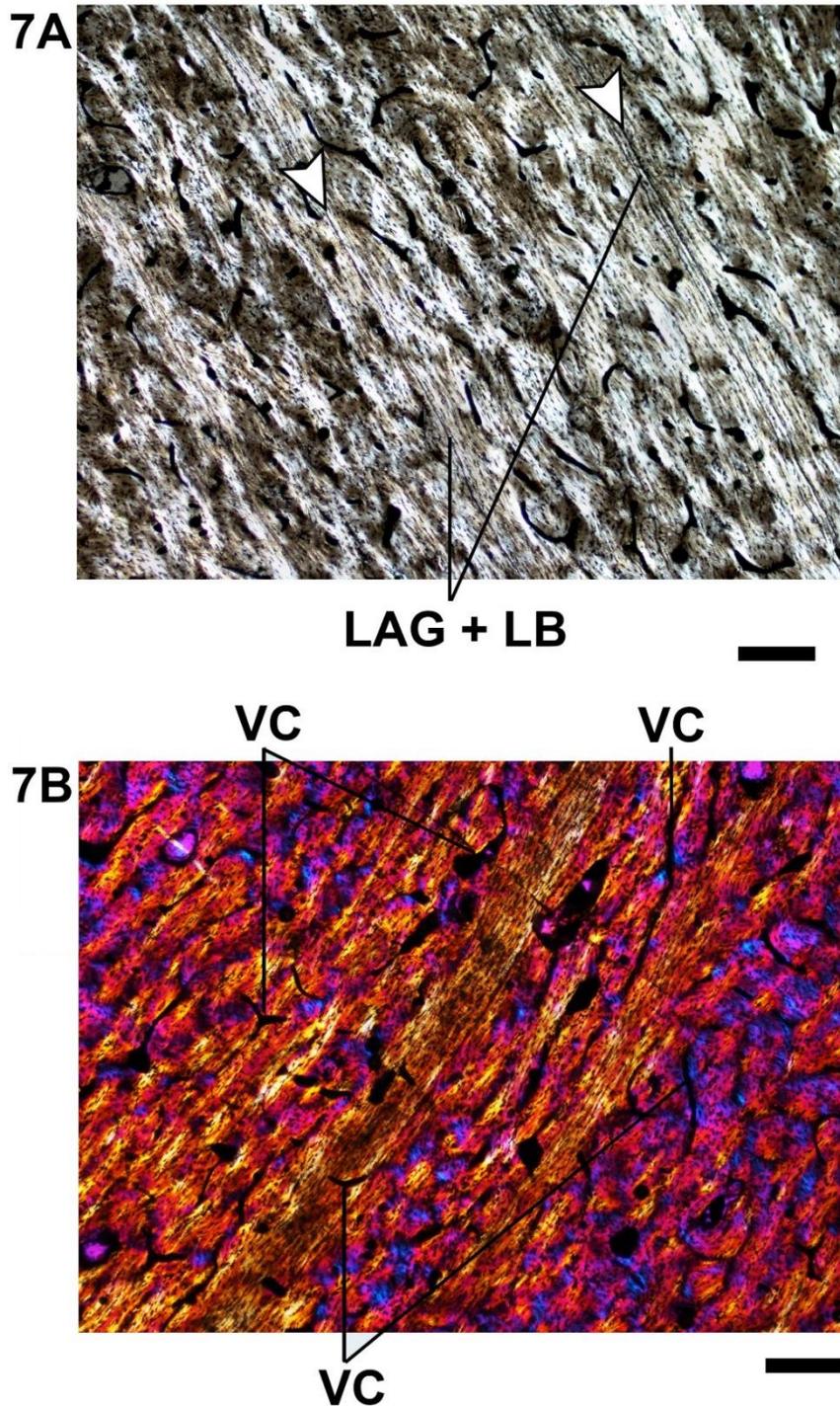
Fonte: O autor (2018).

Figura 33 - MCT 1714 - R (fêmur esquerdo). A - Corte transversal de MCT 1714 - R. Observar a área destacada de onde "B" foi tirado. B - córtex médio. Córtex primário composto por complexo fibrolamelar e osso lamelar. Presença de canais radiais finos e anastomosados. Ósteons secundários estão presentes nesta região. SO - ósteons secundários. A - luz transmitida (LT); B - luz refletida (LR). Escalas. A: 5 mm; B: 0,25 mm.



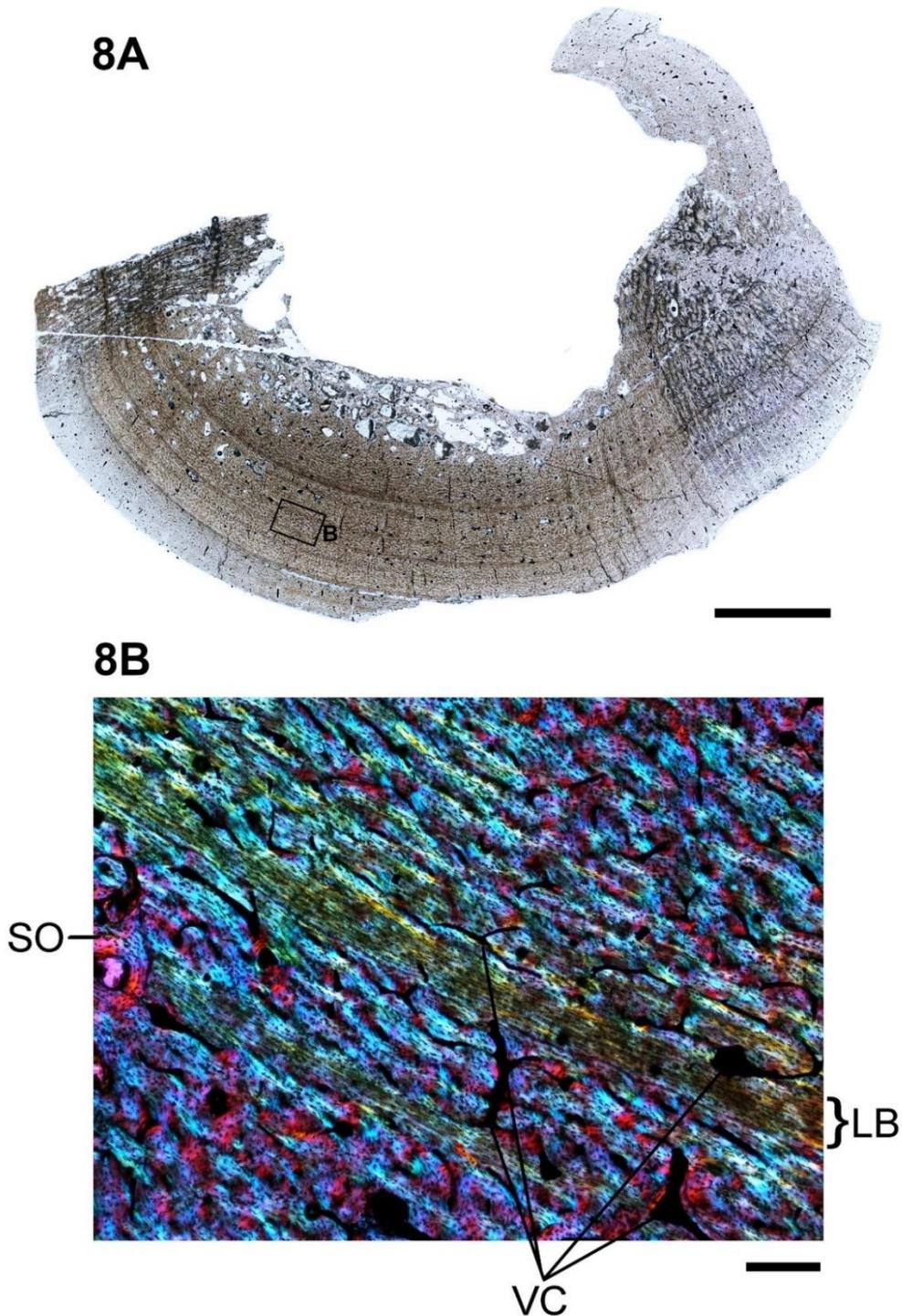
Fonte: O autor (2018).

Figura 34 - MCT 1714 - R (fêmur esquerdo). A - Corte transversal de MCT 1714 - R. Observe a predominância de tecido lamelar que compõe as zonas no córtex externo juntamente com finas LAGs. B - córtex externo. Observar os ósteons primários imersos na matriz paralela-fibrosa. Setas brancas - LAGs (linhas de crescimento interrompido); Setas cinza - ósteons primários. A - luz transmitida; B - luz refletida. Escalas. A e B - 0,25 mm.



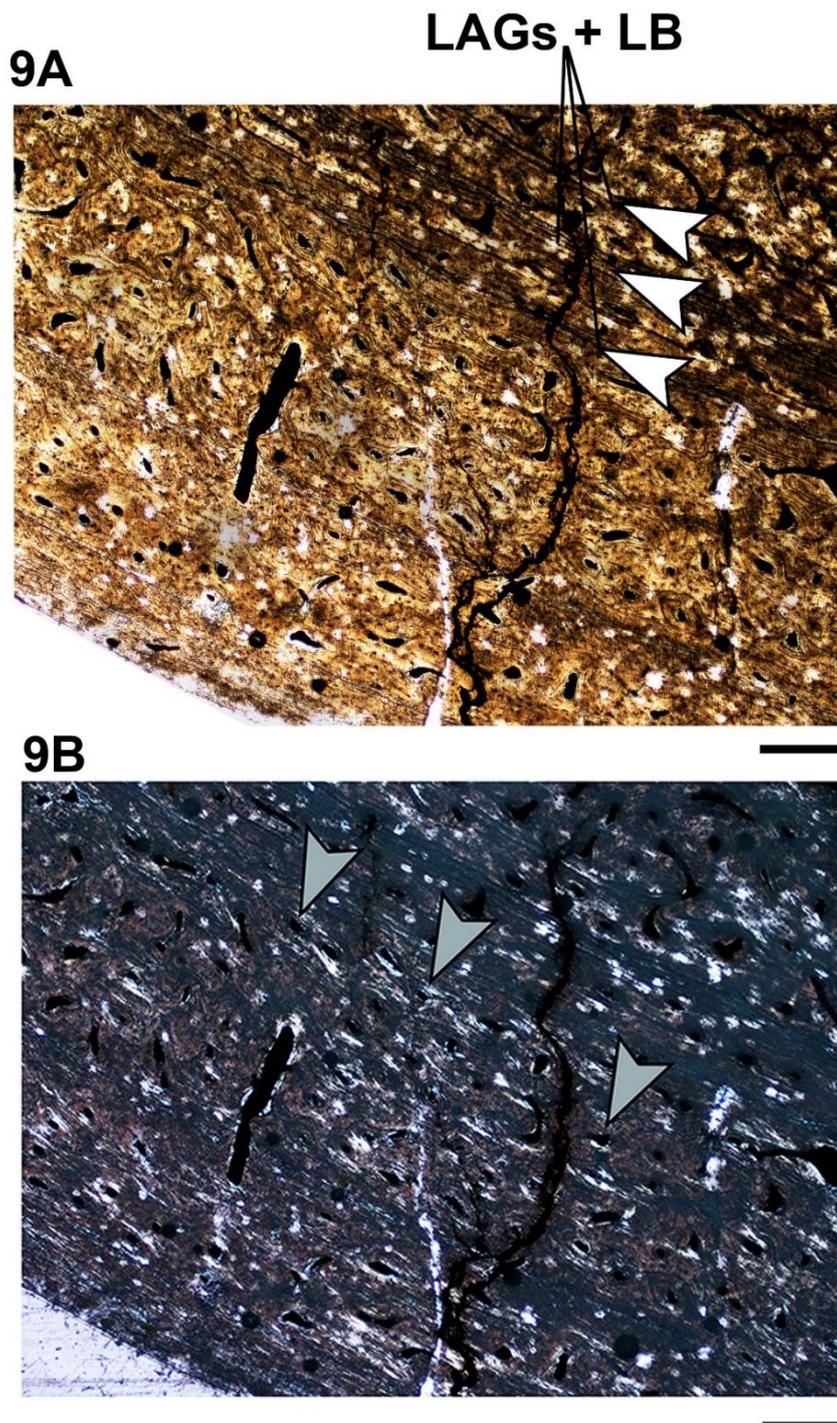
Fonte: Oautor (2018).

Figura 35 - MCT 1714 - R (fêmur direito). A- Seção transversal de MCT 1714 - R. Observe a área destacada de onde "B" foi tirado. B-córtex médio. Observe as fibras de colágeno que constituem as lamelas endosteais (EL) e as lacunas de osteócitos alinhadas à elas. O córtex primário é composto por matriz entrelaçada. Osteons secundários onvoltos por osso lamelar estão presentes nesta região. SO - ósteons secundários; EL - lamela endosteal. A - luz trasmitida; B - luz refletida. Escalas A: 5 mm; B: 0,25 mm.



Fonte: O autor (2018).

Figure 36 - MCT 1714 - R (fêmur direito). A - CórteX médio de MCT 1714-R. Observar as zonas que contêm LAGs entre o osso lamelar. B - córtex externo. Observe a complexidade da anastomose dos canais vasculares. O osso lamelar não apresenta vascularização. Setas brancas - LAGs (linhas de crescimento interrompido); VC - canais vasculares A - campo escuro (DF); B - retardador de onda total. Barras de escala: A e B - 0,25 mm.



DISCUSSÃO

A microdinâmica e estrutura do tecido ósseo já foi amplamente estudada por Amprino (1947) que observou a relação entre a taxa de crescimento, de um determinado indivíduo, e a estrutura geral da organização cortical. A partir dessas observações, muitos artigos foram publicados suportando esta hipótese. A regra de que a estrutura óssea está relacionada com as taxas de crescimento é conhecida como "regra de Amprino" e foi testada extensivamente desde então (MONTES et al., 2010; MONTES et al., 2010; HUNTENLOCKER e FARMER, 2017). Além da fisiologia do crescimento, a histologia óssea tem sido usada para inferir sobre hábitos e modos de locomoção juntamente a dados macroanatômicos, tafonômicos e químicos (WALL, 1983; FISH e STAIN, 1991; KRILOFF et al., 2008; DE BUFFRÉNIL et al., 2010; HAYASHI et al., 2013; IBRAHIM et al., 2014; HOUSSAY et al., 2015b; SAYÃO et al., 2016). De acordo com o complexo fibrolamelar encontrado em *Stratiotosuchus*, confirma-se uma alta taxa de deposição e crescimento.

Uma publicação recente, algumas hipóteses foram levantadas a respeito da paleobiologia de *Sebecosuchia* (CUBO et al., 2017). Os autores seccionaram dois fêmures pertencentes a *Iberosuchus macrodon* e testaram se o hábito cursorial, previamente referido, está refletido na microestrutura óssea mas os resultados em *I. macrodon* refutaram a hipótese. Os autores encontraram um córtex primário composto por osso paralelo-fibroso, rede vascular simples, zonas de crescimento cíclicas e formação de LAGs. A microanatomia indica que o animal crescia lentamente e poderia, eventualmente, aumentar a taxa de deposição óssea durante a ontogenia. Além disso, eles apontam que o processo de crescimento e suas variações são bastante complexos e influenciados por diversos fatores. Por outro lado, DGM 1477-R e MCT 1714-R, mostraram a predominância de zonas de crescimento compostas por uma matriz tecidual e rede vascular bastante complexa caracterizando a formação cíclica de complexo fibrolamelar nesta espécie (Figura 37). Inclusões mais finas de tecido lamelar, contendo poucos ou nenhum canal vascular e formações esporádicas de LAGs também são visíveis entre as zonas fibrolamelares. Desta forma, *Stratiotosuchus* mostra ter uma elevada acreção periosteal com diminuições graduais, rápidas e paradas efetivas durante os ciclos anuais de crescimento. Quando comparados, ambos os fêmures de *Iberosuchus* e *Stratiotosuchus*, este último pode

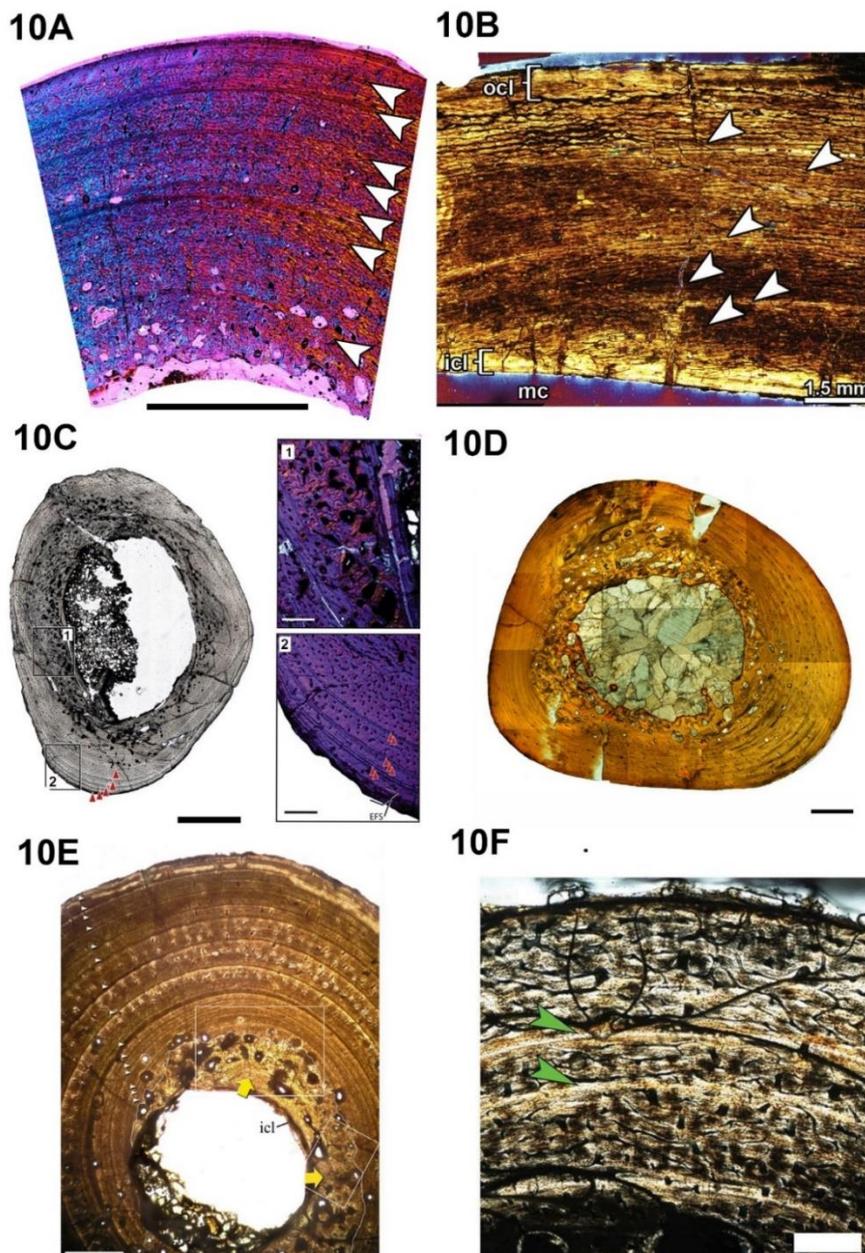
ser considerado como tendo um crescimento proporcionalmente mais acelerado devido a organização tecidual. A formação de complexo fibrolamelar sustentado ao longo dos anos aponta que o crescimento pode diferir entre os Notosuchia e parece ser a maior taxa já registrada dentre os demais Crocodyliformes. A composição óssea predominante nos ossos longos de *Crocodylus* (ENLOW e BROWN, 1957; 1958), *Thalattosuchia* (HUA e BUFFRÈNIL, 1996), *Alligator* (LEE, 2004) *Dyrosauridae* (ANDRADE e SAYÃO, 2014), *Susisuchus* (SAYÃO et al., 2016) e *Acynodon* (COMPANY e PEREDA-SUBERBIOLA, 2016), é zonal lamelar com esporádicas formações de complexo fibrolamelar, principalmente nos estágios iniciais de desenvolvimento.

Em relação à morfologia apendicular, *Stratiotosuchus maxhecthi* apresenta diversas características de um animal de postura bípede (PARRISH, 1986; RIFF e KELLNER, 2011). Essas características podem ser encontradas no coracoide, falanges, cintura pélvica e nos membros (PARRISH, 1986; NASCIMENTO e ZAHER, 2011; RIFF e KELLNER, 2011). Na descrição original de *Stratiotosuchus maxhecthi*, ambos os fêmures mostraram-se mais robustos e retilínios em relação ao eixo corpóreo quando comparados aos Crocodylia. A torção proximal entre o fêmur e os côndilos apresenta uma torção de 36°, em *S. maxhecthi*, enquanto em *Caiman* 52° (Riff e Kellner, 2011). Os autores afirmam que *S. maxhecthi* apresenta as inserções musculares similares a *Raiosuchidae* e dinossauros basais quando comparados a outros Crocodyliformes (CARRANO, 2000; HUTCHINSON, 2001a; RIFF e KELLNER, 2011). Com base nessas informações, as fibras de Sharpey encontradas na tíbia de DGM 1477 indicam tração mecânica gerada pela inserção do tríceps sural (RIFF e KELLNER, 2011). As fibras não são visíveis nos fêmures nem na ulna, o que pode estar diretamente relacionado à área seccionada. A presença das fibras de Sharpey na tíbia de *S. maxhecthi* reforçam a existência de pressões biomecânicas para a fixação muscular, manutenção de sua postura ereta e trações exercidas durante a locomoção. Além da anatomia, *S. maxhecthi* também mostra semelhanças microanatômicas em relação aos dinossauros terópodes. As publicações mais recentes sobre histologia óssea neste grupo de dinossauros revelaram que fêmures de abelisaurídeos apresentaram córtex composto por complexo fibrolamelar, complexa rede vascular e predomínio de tecido lamelar nos estágios mais avançados

da ontogenia, presença de LAGs e lamelas externas na superfície periosteal (CANALE et al., 2016). Da mesma forma, a microestrutura do fêmur de terópode do Cretáceo do Marrocos mostrou predomínio de tecido fibrolamelar com uma complexa rede vascular que variou entre reticular e laminar, diminuição na taxa de crescimento, deposição de camadas de osso lamelar, presença de LAGs e deposição de EFS (EVANS et al., 2015). Os mesmos padrões e ritmos são observados em outros dinossauros terópodes como *Allosaurus* (BYBEE, 2006) e *Masiakasaurus* (LEE e O'CONNOR, 2013).

As lamelas circunferenciais externas são classificadas como uma série de finas camadas de tecido lamelar que é depositada na superfície periosteal que determina o final da atividade de acreção óssea (ANDRADE et al., 2015). Potencialmente, é uma característica sinapomórfica compartilhada entre os Arcosauria (WOODWARD et al., 2011; ANDRADE et al., 2015) uma vez que já foi encontrado em Dinosauria (EVANS et al. 2015; CANALE et al., 2016), Pterosauria (SAYÃO et al., 2003) e em Pseudosuchia - Crocodylomorpha (WOODWARD et al., 2011; ANDRADE et al., 2015) e nos “não - Crocodylomorpha” (RICLQÈS et al., 2003). *S. maxhecthi* não apresentou deposição de lamelas externas o que pode apontar crescimento indeterminado em Baurusuchidae. Uma vez que as lamelas externas já foram registradas em grupos já mencionados e não há dados sobre gigantismo em Notosuchia essa hipótese não parece ser suportada. Uma hipótese alternativa para a ausência é, simplesmente, o não alcance de crescimento assintótico até o momento de sua morte. Se for o caso para DGM 1477 - R e MCT 1714 - R, essa espécie parece levar mais de doze anos para alcançar o crescimento assintótico, pelo menos nos elementos ósseos analisados. Outra hipótese que pode ser reforçada, com a morte desses animais, é que o evento K-Pg poderia estar filtrando apenas os animais de crescimento lento como é o caso dos Sebecidae (CUBO et al., 2017), Eusuchia (COMPANY e PEREDA - SUBERBIOLA, 2016) e Dyrosauridae (BUFFETAUT et al., 1982; ANDRADE e SAYÃO, 2014). Uma vez que os clados sobreviventes compartilham ecologia semi-aquática e a osteohistologia de *S. maxhecthi* é compatível com a de um animal terrestre e cursorial, há possibilidade dos animais exclusivamente terrestres pudessem estar sendo mais afetados pelo evento de extinção.

Figura 37 - Diferentes padrões de crescimento em Notosuchia, Theropoda e Eusuchia. A - Secção da ulna esquerda de DGM 1477-R. Observar sete ciclos de crescimento indicados pelas setas brancas. As zonas são compostas por complexo fibrolamelar e osso lamelar. B - Fêmur de Abelissauridae (Theropoda). As setas brancas mostram seis ciclos de crescimento. C - seção transversal de um dinossauro terópode (Theropoda). Observar as imagens 1 e 2 e o processo de remodelação perimedular. Observar a presença de LAG e osso lamelar. Setas vermelhas mostram LAGs. D - Fêmur de *Iberosuchus macrodon* (Notosuchia). Observar o osso primário composto por matriz paralela-fibrosa com canais longitudinais e paralelos. E - Seção transversal de *Acynodon* (Eusuchia). Observar quinze ciclos de crescimento apontados pelas setas brancas. Córtex primário composto por osso lamelar e canais vasculares simples e organizados. As setas amarelas mostram a matriz óssea entrelaçada no primeiro ciclo de crescimento. F - Secção transversal femoral de *Alligator mississippiensis* (Crocodylia). O córtex primário é composto de osso fibrolamelar e anelli de tecido lamelar, apontado pelas setas verdes. Retiradas de CANALLE et al. (2016); EVANS et al. (2015); CUBO et al. (2017); COMPANY e PEREDE-SUBERBIOLA (2016) e WOODWARD et al. (2014). Escalas. A: 5 mm; C: 5 mm, 1 e 2: 0,5 mm; D: 2 mm; E: 0,25 mm; F: 0,1 mm.



Fonte: O autor (2018).

CONCLUSÕES

A deposição de complexo fibrolamelar com pequenas diminuições de acreção óssea sustentada ao longo dos anos confirma que *Stratiotosuchus maxhecthi* possui uma dinâmica de crescimento similar a dinossauros terópoda, mas ainda possui ciclicidade característica dos Crocodyliformes. A hipótese de que o hábito terrestre está intimamente ligado a altas taxas metabólicas se confirma para *S. maxhecthi*. Devido à ausência de lamelas externas *S. maxhecthi* parece demorar mais de doze anos para atingir o crescimento assintótico. O hábito terrestre e crescimento acelerado em *S. maxhecthi* poderiam estar sendo uma desvantagem evolutiva em relação aos demais Crocodyliformes que sobreviveram à extinção K-Pg.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem a Rodolfo Santos (LAPALEO-UFU) por auxiliar no manejo dos fósseis e à Faculdade de Odontologia da Universidade Federal de Uberlândia (FOUFU), onde os fósseis foram primariamente processados. Além disso, agradecemos a Renan Bantim (Universidade Regional do Cariri-URCA), Esaú Victor de Araújo e Mariana Sena (UFPE) por contribuir nas discussões dos tópicos e nas análises e edições das imagens. Os autores também agradecem à Universidade de Des Moines por receber R.C.L.P.A como estudante de intercâmbio no laboratório de paleohistologia, onde o trabalho pôde ser desenvolvido.

Financiamento: Essa pesquisa foi financiada pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES-PDSE) [número do processo 88881.1132283/2016-01]; e pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, [número do processo 147466/2014-8].

REFERÊNCIAS

- AMPRINO, R. La structure du tissu osseux envisagee comme expression de differences dans la vitesse de l'accroissement. *Archives de Biologie*, v. 58, p. 315-330. 1947.
- ANDRADE, M.B.; BERTINI, R.J. A new *Sphagesaurus* (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. *Historical Biology*, v. 20, p. 2-10136. 2008.
- 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, p. 102189. 2014. doi: 10.1371/journal.pone.0102189.
- ANDRADE, R. C. L. P.; BANTIM, R. A. M.; LIMA, F. J.; CAMPOS, L. S.; ELEUTERIO, L. H. S.; SAYÃO J.M. New data about the presence and absence of the external fundamental system in Archosaurs. *Cadernos de Cultura e Ciência*, v.14, n.1, p. 200-211. 2015.
- BUCKLEY, G.A.; BROCHU, C.A.; KRAUSE, D.W.; POL, D. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, v. 405, p. 941–944. 2000.
- BUFFETAUT, E.; DE BUFFRÉNIL, V.; DE RICQLÈS, A.; SPINAR, Z.V. Remarques anatomiques et paléohistologiques sur *Dyrosaurus phosphaticus*, crocodylien mesosuchien des Phosphates yprésiens de Tunisie. *Annls paléont.*, v. 68, p. 327–341. 1982.
- BYBEE, P.J.; LEE, A.H.; LAMN, E.T. Sizing the Jurassic theropod dinosaur *Allosaurus*: assessing growth strategy and evolution of ontogenetic scaling of limbs. *Journal of Morphology*, 267, 347–359. 2006. doi.org/10.1002/jmor.10406.

CAMPOS, D.A.; SUAREZ, J.M.; RIFF, D.; KELLNER, A.W.A. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia*, v. 57, p. 1-7. 2001.

CANALE, J.I.; CERDA, I.S.; NOVAS, F.E.; HALUZA, A. Small-sized abelisaurid (Theropoda: Ceratosauria) remains from the Upper Cretaceous of northwest Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, v. 62, p. 18-28. 2016.

CARRANO, M.T. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. *Paleobiology*, v. 26, p. 489–512. 2000.

CARRIER, D.R. Function of the intercostal muscles in trotting dogs: ventilation or locomotion? *Journal of Experimental Biology*, v. 199, p. 1455–1465. 1996.

CARVALHO, I.S.; CAMPOS, A.; CELSO, A.; NOBRE, P, H. Gondwana Research. Japan: International Association for Gondwana Research, v. 8, n. 1, p. 11–30. 2005. doi:10.1016/S1342-937X (05)70259-8.

CARVALHO, I.S.; TEIXEIRA, V.P.; FERRAZM, N.L.; RIBEIRO, L.C.; MARTINELLI, A.G.; NETO, F.M.; SERTICH, J.J.; CUNHA, G.C.; CUNHA, I.C.; FERRAZ, P.F. *Campinasuchus dinzi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. *Zootaxa*, v. 2871, p.19–42. 2011.

CASTANET, J. Age estimation and longevity in reptiles. *Gerontology*, v. 40, p. 174-192. 1994.

CASTANET, J.; ROGERS, KC J.; CUBO, J. Periosteal bone growth rates in extant ratites (ostriche and emu). Implications for assessing growth in dinosaurs. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, v. 323, p. 543-550. 2000.

CLARK, J.M.; JACOBS, L.; DOWNS, W. Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. *Science*, v. 244, p. 1064–1066. 1989.

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. 2016.

CUBO, J.; LE ROY, N.; MARTINEZ-MAZA, C.; MONTES, L. Paleohistological estimation of bone growth rate in extinct archosaurs. *Paleobiology*, v. 38, p. 335–349. 2012.

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

DE BUFFRENIL, V.; CANOVILLE, A.; D'ANASTASIO, R.; DOMNING, DP. Evolution of sirenian pachyosteosclerosis, a model-case for the study of bone structure in aquatic tetrapods. *Journal of Mammalian Evolution*, v. 17, p. 101–120. 2010.

DE MARGERIE, E. J.; CUBO, J.; CASTANET. 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.

DE MARGERIE, E.; ROBIN, J.P.; VERRIER, D. J.; CUBO, R.; GROSCOLAS., CASTANET, J. Assessing a relationship between bone microstructure and growth rate: a fluorescent labelling study in the king penguin chick (*Aptenodytes patagonicus*). *Journal of Experimental Biology*, v. 207, p. 869–879. 2004.

DE RICQLÈS, A. Recherches paleohistologiques sur les os longs des tetrapodes VII. – Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des tetrapodes. Première partie, structures. *Annales de Paléontologie*, v. 61, p. 51-129. 1975.

DE RICQLÈS, A.; MEUNIER, F.J.; CASTANET, J.; FRANCILLON-VIEILLOT, H. Comparative microstructure of bone, p. 1-78 in: *Bone Volume 3: Bone Matrix and Bone Specific Products*. BK Hall, Ed. CRC Press: Boca Raton. 1991.

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. 186–214. 1957.

ENLOW, D.H.; BROWN, S.O. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part III. *Texas Journal of Science*, v. 10, p. 187–230. 1958.

EVANS, D.C.; BARRETT, P.M.; BRINK, K.S.; CARRANO, M.T. 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.

FISH, F.E.; STEIN, B.R.; Functional correlates of differences in bone density among terrestrial and aquatic genera in the family Mustelidae (Mammalia). *Zoomorphology*, v. 110, p. 339–345. 1991.

FRANCILLON-VIEILLOT, H.; DE BUFFRENIL, V.; CASTANET, J.; GERAUDIE, J.; MEUNIER, F.J.; SIRE, J. Y.; L, ZYLBERBERG. DE RICQLÈS, A. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. pp. 471–530. 1990. in: *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*, Volume 1. JG Carter, Ed. Van Nostrand Reinhold: New York.

GAMES, I. Growth curves for the Nile crocodile as estimated by skeletochronology. *Proceedings of the 10th Working Meeting of the Crocodile Specialist Group*. Species Survival Commission of the International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources, Gainesville, Florida, p. 111–121. 1990.

GASPARINI, Z.B. Los Crocodylia fosiles de la Argentina. *Ameghiniana*, XVIII., v. 3, n. 4, p. 177-205. 1981.

GODOY, P.L.; MONTEFELTRO, F.C.; NORELL, M.A.; LANGER, M.C. An Additional Baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with Evidence of Interspecific Predation among Crocodyliformes. *PLoS ONE*, v. 9: e97138. 2014. doi: 10.1371/journal.pone.0097138.

HAYASHI, S.; HOUSSAYE, A.; NAKAJIMA, Y.; CHIBA, K.; ANDO, T.; SAWAMURA, H.; INUSUKA, N.; KANEKO, N.; OSAKI, T. Bone inner structure suggests increasing aquatic adaptations in Desmostylia (Mammalia, Afrotheria). PLoS ONE, v. 8, 59146. 2013.

HILL, R.V. Osteoderms of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the late cretaceous of Madagascar. J Vert Pal., v. 6, p. 154–176. 2010. doi: 10.1080/02724634.2010.518110

HOUSSAYE, A.; WASKOW, A.; HAYASHI, S.; CORNETTE, R.; LEE, A.H.; HUTCHINSON, J.R. Biomechanical evolution of solid bones in large animals: a microanatomical investigation. Biological Journal of the Linnean Society, v.117, p. 350– 371. 2015b.

HUA, S.; BUFFRÉNIL, V. 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.

HUTCHINSON, J.R. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). Zoological Journal of the Linnean Society, v. 131, p. 169–197. 2001a.

HUTTENLOCKER, A.K.; FARMER, C.G. Bone Microvasculature Tracks Red Blood Cell Size Diminution in Triassic Mammal and Dinosaur Forerunners. Current Biology v. 27, p. 48–54. 2017.

HUTTON, J. M. Age determination of living Nile crocodiles from the cortical stratification of bone. Copeia, v. 2, p. 332–341. 1986.

IBRAHIM, N.; SERENO, P.C.; DAL SASSO, C.; MAGANUCO, S.; FABBRI, M.; MARTILL, D.M.; ZOUHRI, S.; MYHRVOLD, N.; IURINO, D.A. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. Science, v. 345, p. 1613–1616. 2014.

KRILOFF, A.; GERMAIN, D.; CANOVILLE, A.; VINCENT, P.; SACHE, M.; LAURIN, M. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 21, p. 807–826. 2008.

LAMM, E. T. Bone histology of fossil tetrapods. In: K. Padian & E-T. Lamn (eds.) *Preparation and sectioning of specimens*, University of California Press, p. 55-160. 2013.

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.H.; O'CONNOR, P.M. Bone histology confirms determinate growth and small body size in the noasaurid theropod *Masiakasaurus knopfleri*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 33, p. 865–876. 2013. doi.org/10.1080/02724634.2013.743898.

MARINHO, T.S.; IORI, F.V.; CARVALHO, I.S.; VASCONCELLOS, F.M. *Gondwanasuchus scabrosus* gen. et sp. nov., a new terrestrial predatory crocodyliform (Mesoeucrocodylia: Baurusuchidae) from the Late Cretaceous Bauru Basin of Brazil. *Cretaceous Research*, v. 44, p. 104–111. 2013.

MARTINELLI, A.G.; PAIS, D.F. A new baurusuchid crocodyliform (Archosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Comptes Rendus Palevol.*, v. 7, p. 371–381. 2008.

MONTEFELTRO, F.C.; LAURINI, C.R.; LANGER, M.C. Multicusped crocodyliform teeth from the Upper Cretaceous (São José do Rio Preto Formation, Bauru Group) of São Paulo, Brazil. *Cretaceous Research*, v. 30, p. 1279–1286. 2009.

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, p. 21916. 2011. doi: 10.1371/journal.pone.0021916

MONTES, L. J.; CASTANET, J.; CUBO. Relationship between bone growth rate and bone tissue organization in amniotes: first test of Amprino's rule in a phylogenetic context. *Animal Biology*, v. 60, p. 25–41. 2010.

NASCIMENTO, P.M.; ZAHER, H. The skull of the Upper Cretaceous baurusuchid crocodile *Baurusuchus albertoi* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia), and its phylogenetic affinities. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 163, p. 116–131. 2011.

NOBRE, P.H.; SOUZA CARVALHO, I.; VASCONCELLOS, F.M.; DE SOUTO, P.R. Feeding behavior of the Gondwanic Crocodylomorpha *Marillasuchus amarali* from the Upper Cretaceous Bauru Basin, Brazil. *Gondwana Research*, v. 13, p. 139–145. 2008.

PARRISH, J.M. Locomotor adaptations in the hindlimb and pelvis of the Thecodontia. *Hunteria*, v. 1, p. 1–35. 1986.

POL, D.; LARSSON, H.C.E. 1st Symposium on the evolution of crocodyliforms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, v. 163, p.1–6. 2011.

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

PRICE, L.I. A new reptile from the Cretaceous of Brazil. *Notas Preliminares e Estudos, Servicio Geologia Mineralogia do Brasil*, v. 25, p. 1–8. 1945.

REID, R. E. H. Apparent zonation and slowed late growth in a small Cretaceous Theropoda. *Modern Geology, Londres*, v. 18, p. 391-406. 1992.

RIFF, D.; KELLNER, A.W.A. On the dentition of *Baurusuchus pachecoi* Price (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia*, v. 59, p. 1–15. 2001.

RIFF, D.; KELLNER, A. W. A. Baurusuchids crocodyliforms as theropod mimics: clues from the appendicular morphology of *Stratiotosuchus maxhechti* (Upper Cretaceous of Brazil). *Zoological Journal of the the Linnean Society*, v. 163, p. 37-S56. 2011.

SAYÃO, J.M. Histovariability in bones of two pterodactyloid pterosaurs from the Santana Formation, Araripe Basin, Brazil: preliminary results. *Geol Soc Spec*, v. 217, p. 335–342. 2003. doi: 10.1144/GSL.SP.2003.217.01.21

SAYÃO, J.M. BANTIM, R.A.M. ANDRADE, R.C.L.P. LIMA, F.J. SARAIVA, A.A.F. FIGUEIREDO, R.G. Paleohistology of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha, Neosuchia): Comments on Growth Strategies and Lifestyle. 2016. *PLoS ONE*, v. 11, n. 5, p. 0155297. doi: 10.1371/journal.pone.0155297.

SCHWEITZER, M. H. J. L.; WITTMAYER, J.; HORNER, J. Genderspecific reproductive tissue in ratites and *Tyrannosaurus rex*. *Science*, v. 308, p. 1456–1460. 2005.

TAVARES, S.A.S.; FRESIA, R.B.; SANTUCCI, R.M. Theropod teeth from the Adamantina Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Monte Alto, São Paulo, Brazil. *Cretaceous Research*, v. 50, p. 59-71. 2014. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2014.03.021>.

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

WILSON, J.A.; MALKANI, M.S.; GINGERICH, P.D. New crocodyliform (Reptilia, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous Pab Formation of Vitakri, Balochistan (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan*, v. 30, p. 321–336. 2001.

WOODWARD, A.S. On two mesozoic crocodilians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (gen. nov) from the red sandstones of Territory of Neuquén (Argentina). *Anales del Museo de La Plata, Serie Paleontológica*, v. 4, p. 1–20. 1896.

WOODWARD, H.N.; HORNER, J.R.; FARLOW, J.O. Osteohistological evidence for determinate growth in the American Alligator. *J Herpetol.*, v. 45, n. 3, p. 339–342. 2011. doi: 10.1670/10-274.1.

7 CARACTERIZAÇÃO GERAL DA MICROESTRUTURA DE OSSOS LONGOS E COSTELAS DE NOTOSUCHIA AVANÇADOS E BAURUSUCHIDAE (CROCODYLIFORMES, NOTOSUCHIA) DO CRETÁCEO SUPERIOR DO BRASIL

RESUMO

Notosuchia agrupa Crocodyliformes essencialmente terrestres que viveram durante o Cretáceo no Sudeste do Brasil. A grande variedade de formas e ecologias também reflete adaptações que são observadas na macroestrutura dos fósseis. A osteohistologia é uma ferramenta útil para obter informações sobre a fisiologia do crescimento e conseqüentemente inferir sobre a paleobiologia de animais vivente e extintos. Diante da escassez de resultados osteohistológicos em ossos de Notosuchia, apresentamos uma descrição preliminar dos ossos longos e fragmentos de costela pertencentes aos Notosuchia avançados e Baurusuchidae. Os resultados observados nos ossos longos desses animais é uma alta ciclicidade e arranjo elaborado da matriz óssea. Os resultados obtidos em Sphagesauridae sugere um crescimento moderadamente rápido e alternado, em *Marialiasuchus* há formação de tecidos secundários associados a muitas fibras de Sharpey nos ossos da mão. Em Baurusuchidae foi observada formação do complexo fibrolamelar nos ossos longos de *Baurusuchus* sp. As costelas mostraram prevalência de tecido zonal lamelar com remodelamento extensivo. Nenhum espécime mostrou a formação de lamelas externas. Os resultados preliminares permitem concluir que Notosuchia apresenta crescimento cíclico e variável, similar aos demais crocodyliformes, porém seu arranjo tecidual sugere maior atividade metabólica. Esse ritmo pode estar ligado à ecologia terrestre e/ou tamanho corpóreo o que parecer ser o caso dos Baurusuchidae. Tais indicativos sugerem para este grupo crescimento similar à Dinosauria, enquanto os Sphagesauridae à Crocodylia. A ausência de lamelas externas parece não implicar no crescimento indeterminado em Notosuchia, já que as mortes antes do crescimento assintótico poderiam estar sendo ditadas pela transição K - Pg.

Palavras-Chave: Notosuchia. Baurusuchidae. Sphagesauridae. Crocodyliformes. Osteohistologia. Cretáceo.

GENERAL DESCRIPTION OF THE LONG BONE MICROSTRUCTURE OF ADVANCED NOTOSUCHIA AND BAURUSUCHIDAE (CROCODYLIFORMES, NOTOSUCHIA) FROM THE LATE CRETACEOUS OF BRAZIL

ABSTRACT

Notosuchia are terrestrial Crocodyliformes that have lived during the Late Cretaceous in Brazil. The great morphological and ecological variety also reflects adaptations that are observed in the fossil microstructure. The osteohistology is a useful tool to obtain information about physiology and growth which allow to infer about the paleobiology of living and extinct animals. Due to the lack of data regarding Notosuchia osteohistology, we present a preliminar description of long bones and ribs from Baurusuchidae and Advanced Notosuchia. The observed results show a high cyclicity and complex bone matrix. In Sphagesauridae, it is observed a moderately fast and alternate growth, in *Marialiasuchus* it is observed the formation of secondary bone associated to many Sharpey's fibers. In Baurusuchidae, there is fibrolamellar complex formation in the long bones. The ribs showed lamellar – zonal formation with extensive remodelling process. None of the specimen showed the formation of the External Fundamental System. The results presented here allow to conclude that Notosuchia have a variable and cyclical growth, like the other Crocodyliformes, however the bone tissue suggests a higher metabolic rate. The rhythm can be linked to the terrestrial ecology and/or body size what can be the case for Baurusuchidae. These facts suggest growth like Dinosauria while Sphagesauridae to Crocodylia. The absence of EFS seems not to imply in determine growth in Notosuchia, once the death before asymptotic growth could be being caused by the K – P transition.

Keywords: Notosuchia. Baurusuchidae. Sphagesauridae. Crocodyliforms, Osteohistology. Cretaceous.

INTRODUÇÃO

Notosuchia agrupa crocodilos bastante diversificados com as mais variadas formas e hábitos e viveram na região do Gondwana durante o Cretáceo Superior (TURNER e SERTICH, 2010; POL et al., 2014 e POL e LEARDI, 2015). O grupo foi nomeado após a descrição de *Notosuchus terrestris* Gasparini, 1971 e, em seguida, *Cynodontosuchus rothi*, ambos do Cretáceo da Patagônia (WOODWARD, 1896; POL AND LEARDI, 2015), sendo os primeiros registros na América do Sul (POL e LEARDI, 2015). Notosuchia são descritos como organismos essencialmente terrestres com possíveis formas semiaquáticas (SENA et al., 2018), devido à ausência de adaptações morfológicas para a ocupação de habitats exclusivamente aquáticos, as quais estão presentes em outros crocodiliformes, incluindo os grupos vivos (GASPARINI 1971; OSI 2013; POL et al., 2014). Dentre as sinapomorfias presentes em Notosuchia, a presença de dentição heterodonte parece ser bem expressiva (BUCKLEY et al., 2000; RIFF & KELLNER, 2001; NOBRE et al., 2008; MONTEFELTRO et al., 2009) e junto com uma grande diversidade de crânios e formas dentárias parecem estar diretamente ligadas a eventos de radiação (POL e LEARDI, 2015 para uma revisão). Existem registros de formas com especializações exclusivas para hipercarnivoria, insetivoria e herbivoria, além de outros morfótipos que também apresentam dentição atípicas como é o caso em *Sphagesaurus* Price, 1950, *Itasuchus* Price, 1955 e *Peirosaurus* Price, 1955 (PRICE, 1950 a; b, 1955). Além da dentição, outra característica compartilhada é a capacidade de protrusão mandibular, esse movimento articular do crânio com a mandíbula permite movimentos de mastigação mais efetivos e melhor manipulação dos alimentos na cavidade oral, sendo esta, não observada em outros grupos Crocodyliformes (POL, 2003 e OSI, 2013).

Sucessivas descrições de Notosuchia mostraram que a variação morfológica vai além da dentição e mastigação, mas que há diferenças na forma e tamanho corpóreo. A diversidade vai desde formas pequenas como *Araripesuchus* Price, 1959 (ORTEGA et al., 2000; POL e APESTEGUÍA, 2005) e *Mariliasuchus* Carvalho e Bertini, 1999 (CARVALHO e BERTINI, 1999) até indivíduos de grande porte como *Baurusuchus* Price, 1945 (CARVALHO et al., 2005), animais com características dinossaurianas como em *Stratiotosuchus* Campus, Suarez, Riff e Kellner, 2001 (RIFF e KELLNER, 2001; RIFF e KELLNER, 2011) e *Pissarrachamps* Montefeltro, Larsson,

e Langer, 2011 (MONTEFELTRO et al., 2011; GODOY et al., 2016), animais com hábitos escavadores/fossoriais como é o caso em *Armadillosuchus* Marinho e Carvalho, 2009 (MARINHO e CARVALHO, 2009) e formas com redução significativa do focinho, *Simosuchus* Buckley et al., 2000 (HILL, 2010). Os diferentes hábitos e formas corpóreas implicam em adaptações ósseas a nível tecidual (CUBO et al., 2017), o osso registra processos fisiológico com diferentes feições histológicas, o que pode ser interpretado e fornecer dados paleobiológicos importantes para os Notosuchia (HILL, 2010; CUBO et al., 2017).

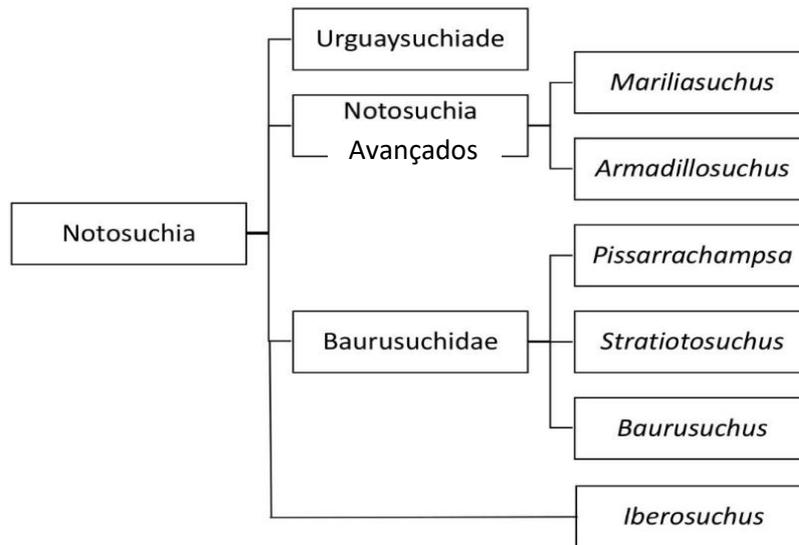
A osteohistologia vem ajudando a obter respostas sobre a paleoecologia em Notosuchia (ver HILL, 2010 e CUBO et al., 2017), as informações existentes, até o presente momento, são que o hábito terrestre e tamanho corpóreo não estão diretamente ligados a rápidas taxas de crescimento, pelo menos em Sebecosuchia (CUBO et al., 2017). Não há informações de como o crescimento acontece em outras espécies e como a dinâmica pode variar entre os diferentes grupos e morfótipos. A fim de descrever a histologia óssea, verificar a presença de padrões e variações teciduais e testar hipóteses previamente levantadas sobre o crescimento de Notosuchia, foram selecionados dois grupos com morfologias e hábitos distintos. De acordo com as topologias filogenéticas previamente publicadas (TURNER e SERTICH, 2010; ANDRADE et al., 2011; MONTEFELTRO et al., 2013; SERTICH e O'CONNOR, 2014; POL et al., 2014; LEARDI et al., 2015), atualmente há cinco grupos compondo Notosuchia, sendo quatro deles linhagens monofiléticas: Uruguaysuchidae; Peirosauriae; Ziphosuchia basal; Notosuchia avançados (inclui Sphagesauridae) e Baurusuchidae (Figura 38).

MATERIAL E MÉTODOS

Foram seccionadas doze (12) amostras de ossos longos e costelas pertencentes a espécimes de Baurusuchidae (predadores ativos e topo de cadeia) e "Notosuchia avançados" (diversas formas e hábitos). O estado de preservação do material variou entre parcialmente preservados e fragmentos ósseos. Diante do estado de preservação e relativa escassez do material fóssil, as amostras não são provenientes de regiões padronizadas, limitando as inferências e interpretações. O material pertence as coleções da Universidade Federal de Uberlândia (UFU) e

Universidade de São Paulo (USP) (Quadro 3). As amostras foram confeccionadas seguindo os protocolos padrões de técnicas paleohistológicas publicados em Lamm, 2013.

Figura 38 - Cladograma geral dos Notosuchia. Observar as relações filogenética entre os grupos selecionados.



Fonte: modificado de Pol e Leardi (2015).

Quadro 4 - Dados de coleção dos espécimes amostrados

Espécie	Nº de coleção	Elemento ósseo	Localidade/Fm.geológica
<i>Armadillosuchus arrudai</i>	LPRP USP 0774	Fêmur direito	Jales-SP/ Adamantina
<i>Mariliasuchus amarali</i>	MBC-233-Pv	Tíbia-fíbula	Marília-SP/Adamantina
<i>Mariliasuchus amarali</i>	MBC-234-Pv	Falange	Marília-SP/Adamantina
<i>Mariliasuchus amarali</i>	MBC-235-Pv	Falange	Marília-SP/Adamantina
<i>Mariliasuchus amarali</i>	MBC-236-Pv	Falange	Marília-SP/Adamantina

<i>Aplestosuchus sordidus</i>	LPRP USP 0229a	costela	Campina Adamantina	Verde-MG/
<i>Pissarrachampsa sera</i>	LPRP USP 0019	Metacarpo	Irapurú-SP/ Presidente Prudente	
<i>Pissarrachampsa sera</i>	MBC 231 PV	Metatarso IV	Fm. Adamantina	
<i>Pissarrachampsa sera</i>	MBC 232 PV	Costela	Fm. Adamantina	
<i>Baurusuchus</i> sp.	LPRP USP 0634 C	Fêmur	Jales-SP/ Adamantina	
<i>Baurusuchus</i> sp.	LPRP USP 0634 E	Tíbia	Jales-SP/ Adamantina	
<i>Baurusuchus</i> sp.	LPRP USP 0634 F	Costela	Jales-SP/ Adamantina	

Fonte: O autor (2018).

MICROSCOPIA E EDIÇÃO DAS IMAGENS

Após finalizadas, as amostras foram observadas, escaneadas e fotografadas em microscópio Nikon Eclipse LV100ND sob aumento total de 50 e 100 vezes. As imagens foram obtidas por uma câmera Nikon DS-Fi2. As lâminas foram observadas sob luz transmitida e luz polarizada (Full Wave Retarder) com o valor de $\lambda = 530$ nm. O processo de edição de imagens foi realizado utilizando o software Adobe Photoshop CC versão 19.0. As terminações histológicas utilizadas aqui seguem as pré-estabelecidas por Francillon-Vieillot et al. (1990).

RESULTADOS

NOTOSUCHIA AVANÇADOS

Armadillosuchus

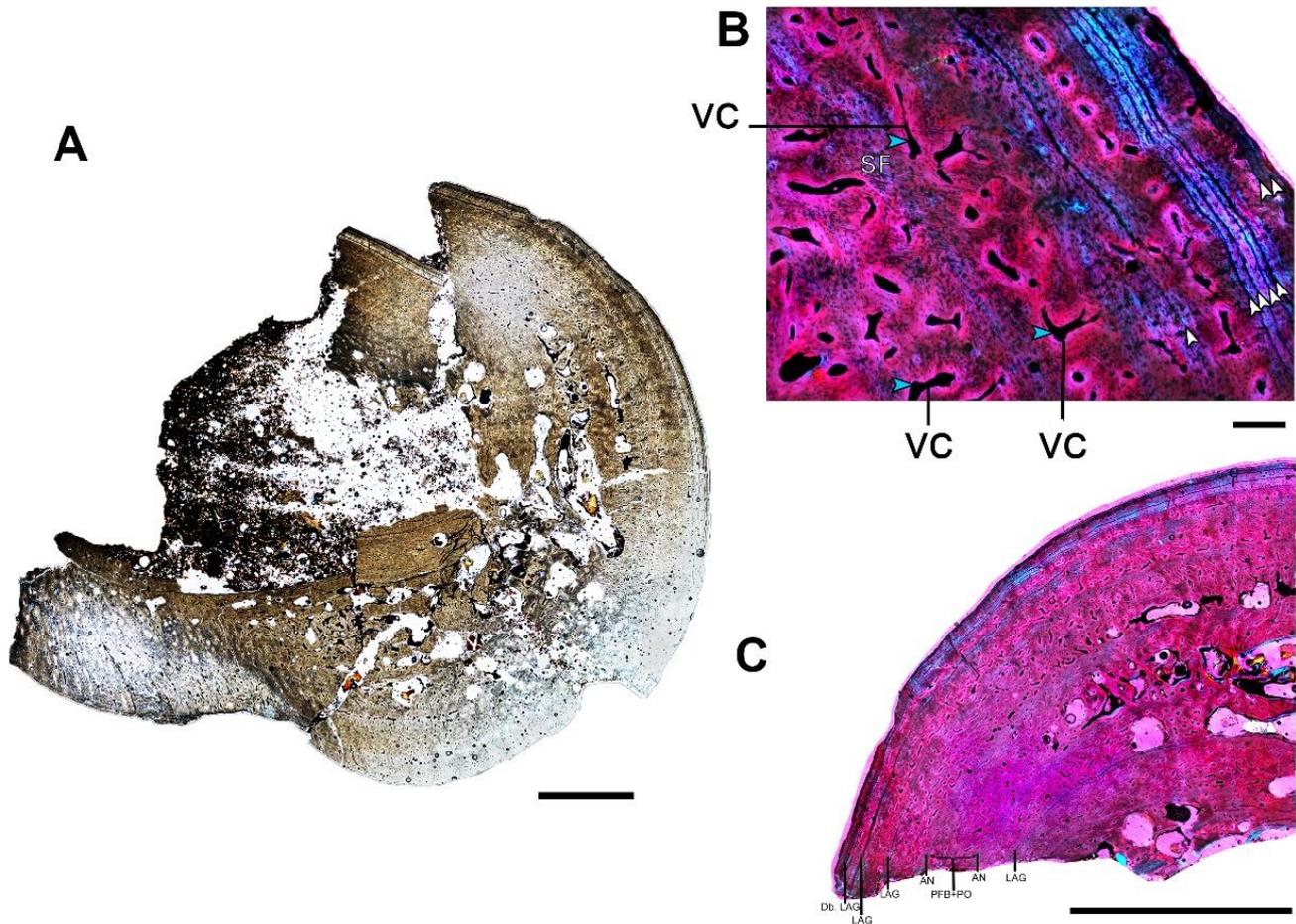
LPRP USP 0774. A secção transversal está parcialmente completa devido ao estado fragmentário do material (FIGURA 39). O córtex primário é estritamente composto por matriz entrelaçada formando osso paralelo-fibroso (PFB), rede vascular composta por diversos canais reticulares com baixa quantidade de anastomoses e ósteons primários. A matriz de osso paralelo-fibroso predomina no córtex interno e médio enquanto na região periosteal há presença de matriz lamelar e formação de

diversas linhas de pausa de crescimento (LAG). No total, nove linhas foram identificadas juntamente com a presença de fibras de Sharpey. Da região perimedular até a região periosteal são visíveis as zonas formadas durante os ciclos deposicionais. Algumas zonas de crescimento não apresentam LAGs, mas formam annuli (observada entre o terceiro e quarto ciclo). A presença de ósteons secundários na região média e interna confirmam remodelamento ativo e extensivo. No geral, o crescimento em LPRP USP 0074 apresenta taxa moderadamente alta, devido ao arranjo microestrutural, bastante variável e taxa decrescente de deposição óssea. Não há evidência de EFS na região periosteal.

Mariliasuchus

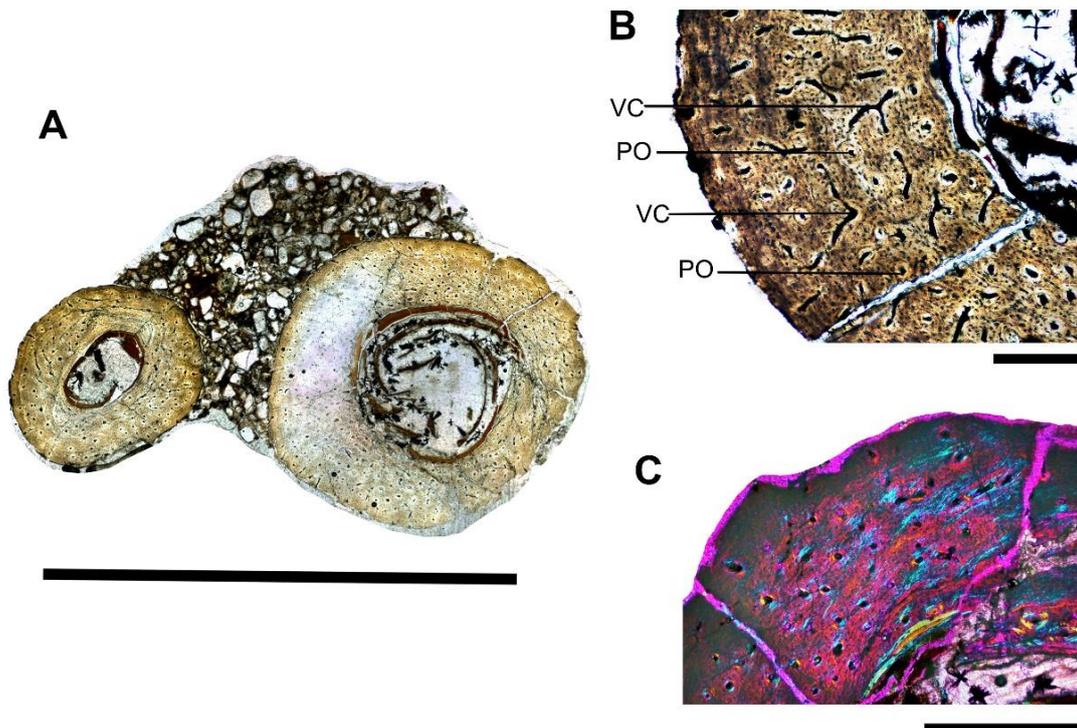
MBC – 233 - Pv. A Secção transversal da tíbia-fíbula está completa e ambos elementos em posição anatômica. Presença de matriz cortical jovem com fibras entrelaçadas bastante formando matriz paralelo-fibrosa (PFB) em ambos os elementos, formando um complexo fibrolamelar simples. Apenas uma zona de crescimento é identificável nas duas amostras. Ambas possuem cavidade medular livre e ampla e formação de lamelas internas as quais apresentam um aspecto bastante imaturo com coloração distinta sob luz transmitida (FIGURA 40). A rede vascular na tíbia e na fíbula, é essencialmente composta por ósteons primários e canais vasculares simples os quais não possuem arranjo preferencial e poucas anastomoses reticulares. Não há marcas de crescimento visível nesse espécime o que o caracteriza como um juvenil. Não há presença de ósteons secundários e EFS.

Figura 39 - LPRP USP 0774. A - Fragmento do fêmur de *Armadillosuchus arrudai* (luz transmitida). B - Região do córtex médio e superior (luz polarizada). Observar a matriz óssea composta por osso paralelo-fibroso. Observar a presença dos canais vasculares e das diferentes zonas de crescimento. As setas brancas apontam as LAGs que aumentam de número em direção a superfície periosteal. Presença de fibras de Sharpey. C - Perfil de LPRP USP 0774 (luz polarizada). Notar a baixa birrefringência derivada do tecido paralelo-fibroso e padrão reticular de anastomose dos canais vasculares. Oito zonas de crescimento são observadas. SO - Ósteons secundários; PO - Ósteon primário; SF - Fibras de Sharpey; AN - Annulus; PFB-PO - Osso paralelo-fibroso; LAG - Linha de pausa de crescimento. Escala para A e B = 0.25 mm; C = 5 mm.



Fonte: O autor (2018).

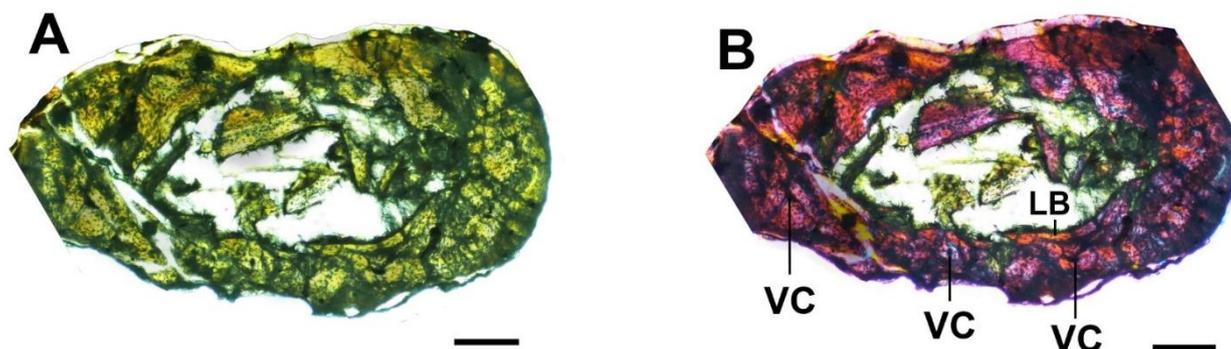
Figura 40 – MBC – 233 - Pv. A - Secção completa da tíbia-fíbula de *Mariliasuchus amarali* (luz transmitida) B - Perfil da tíbia (luz transmitida). Observar uma única zona de crescimento composta por complexo fibrolamelar. Observar a presença de matriz entrelaçada e rede vascular composta de ósteons primários e canais com anastomoses reticulares. C - Perfil do córtex primário da fíbula (luz polarizada). Notar alta birrefringência derivada da matriz de fibras entrelaçadas. Indícios de formação das lamelar internas, observar camadas de alta birrefringência na região perimedular. PO - Ósteon primário; VC - Canais vasculares. Escala para A = 5 mm; B e C = 0.25 mm.



Fonte: O autor (2018).

MBC – 234 - Pv. A secção da amostra encontra-se fragmentada (FIGURA 41) mas ao se observar sob luz polarizada, uma baixa birrefringência e disposição aleatória das lacunas de osteócitos são identificáveis. Poucos canais vasculares simples são identificáveis. Uma fina camada de tecido lamelar, provavelmente proveniente das lamelas internas, é visível sob luz polarizada. Não há presença de ósteons secundários e lamelas externas.

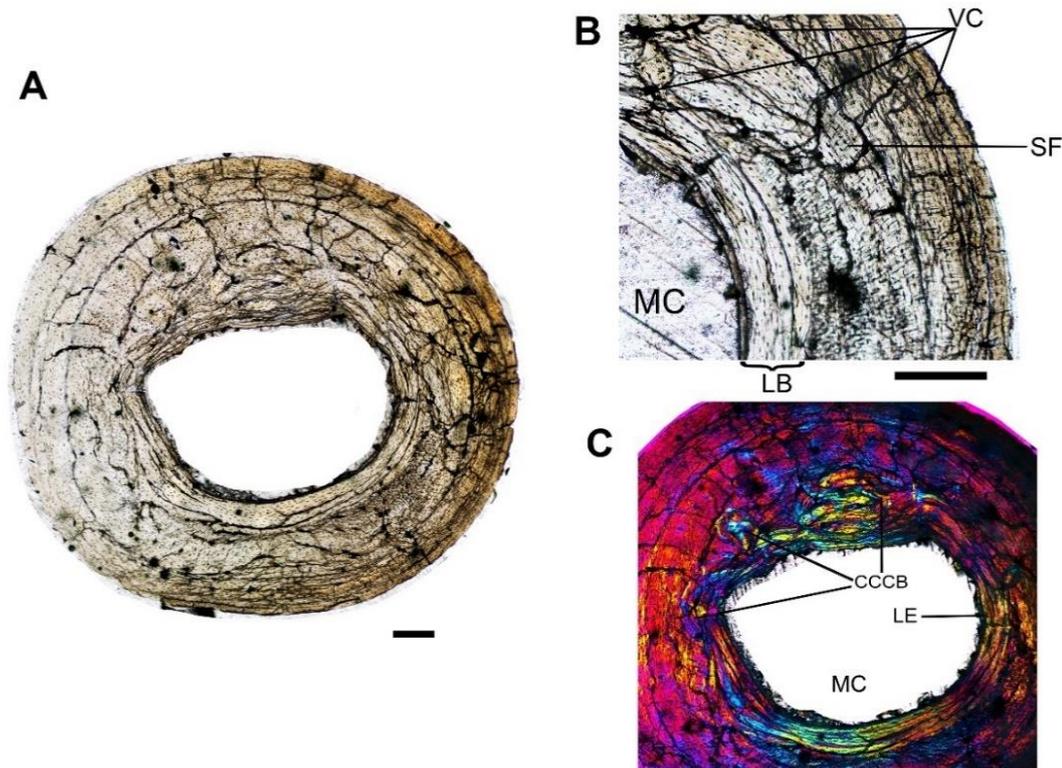
Figura 41 – MBC – 234 - Pv. A - Secção parcial da falange de *Mariliasuchus amarali* (luz transmitida). B - Secção parcial da falange de MBC-234-Pv (luz polarizada). Observar a baixa birrefringência do tecido paralelo-fibroso que envolve canais vasculares formando CCCB. Circundando a cavidade medular fragmentada, observa-se uma fina camada de lamela endosteal (osso lamelar). VC - Canais vasculares; LB - Osso lamelar. Escala para A e B = 0.25 mm.



Fonte: O autor (2018).

MBC – 235 - Pv. Secção completa da falange média mostra uma matriz cortical primária composta por osso paralelo-fibroso, poucos elementos vasculares, cavidade medular ampla e lamelas internas na região perimedular (FIGURA 42). A composição histológica é bastante curiosa pois há presença de CCCB (Compact Coarse Cancellous Bone) de origem secundária. A rede vascular é bastante simples com poucos canais vasculares aleatoriamente distribuídos. Há presença de fibras de Sharpey espalhadas sugerindo local de inserção muscular. As marcas de crescimento não são distintas entre canais vasculares, que estão dispostos perpendicularmente ao córtex. A birrefringência gerada pelos diferentes tipos de tecido, permitem a fácil distinção e identificação do CCCB e da sua origem (lamelas internas). Não há presença de ósteons secundários e/ou lamelas externas.

Figura 42 – MBC – 235 - Pv. A - Secção completa da falange média de *Marilia suchus amarali* (luz transmitida). B - Perfil completo da retirado de “A” (luz transmitida). Observar a matriz paralelo-fibrosa altamente vascularizada por canais simples com disposição aleatória. Fibras de Sharpey são visíveis. C - Região perimedular (luz polarizada). Notar a alta birrefringência derivada do tecido lamelar e as invaginações do osso lamelar que preenchem os espaços subjacentes formando osso secundário (CCCB= compact coarse cancellous bone). VC - Canal vascular; SF- fibras de Sharpey; LB - osso lamelar; MC - cavidade medular; LE - lamelas endosteais. Escala para A e C = 0.25 mm; B = 0.25 mm.

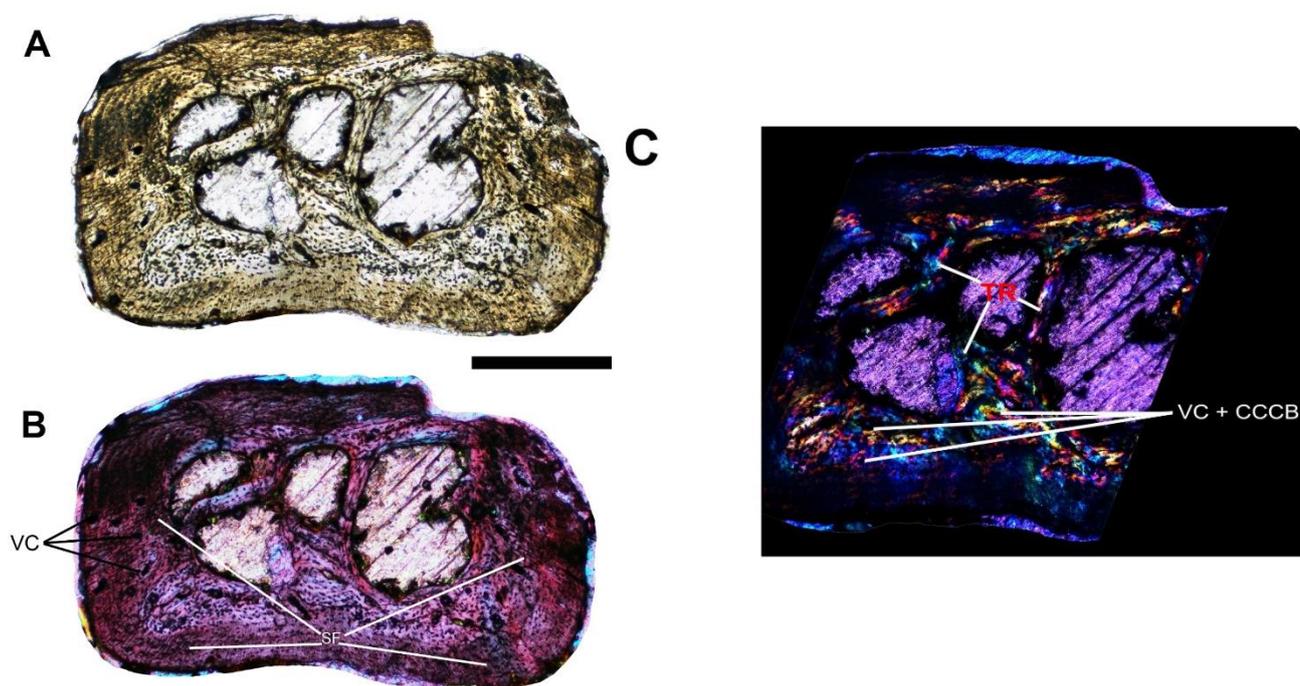


Fonte: O autor (2018).

MBC – 236 - Pv. Secção completa da falange proximal mostra distinção entre região central composta por osso secundário e periferia densa com muitas fibras de Sharpey (FIGURA 43). A região interna apresenta lacunas de erosão, osso trabecular resultante de remodelamento ósseo. Não há marcas de crescimento visível e poucos canais vasculares simples são visualizados randomicamente em ambas as camadas. Sob nicois cruzados e auxílio de lamínula de água, pode-se observar as fibras mais nitidamente na região periférica. O remodelamento ósseo gerou tecido ósseo secundário que se invaginou da cavidade medular formando o CCCB. Sem o auxílio da água, a birrefringência das camadas lamelares internas aumenta. O CCCB, ao se invaginar acaba englobando os canais vasculares, o que acaba se assemelhando a ósteons secundários. Na região mais periférica, o tecido paralelo-fibroso apresenta

uma birrefringência bem menor e uma maior quantidade de fibras de Sharpey, resultantes da inserção muscular. Não há presença de marcas de crescimento.

Figura 43 – MBC-236 - Pv. A - Secção completa da falange de *Mariliasuchus amarali* (luz transmitida). B - Imagem retirada de "A" (luz polarizada). Observar a região perimedular composta por osso secundário e região periférica composta por tecido paralelo-fibroso e fibras de Sharpey. C - Imagem retirada de "B" (luz polarizada). Canais vasculares envolvidos por osso secundário, formando CCCB e osso trabecular (ambos tecidos secundários) e indicados pelas setas brancas. CCCB - compact coarse cancellous bone; TR - Trabéculas; VC - Canal vascular; SF - Fibras de Sharpey. Escala para A, B e C = 0.25 mm.



Fonte: O autor (2018).

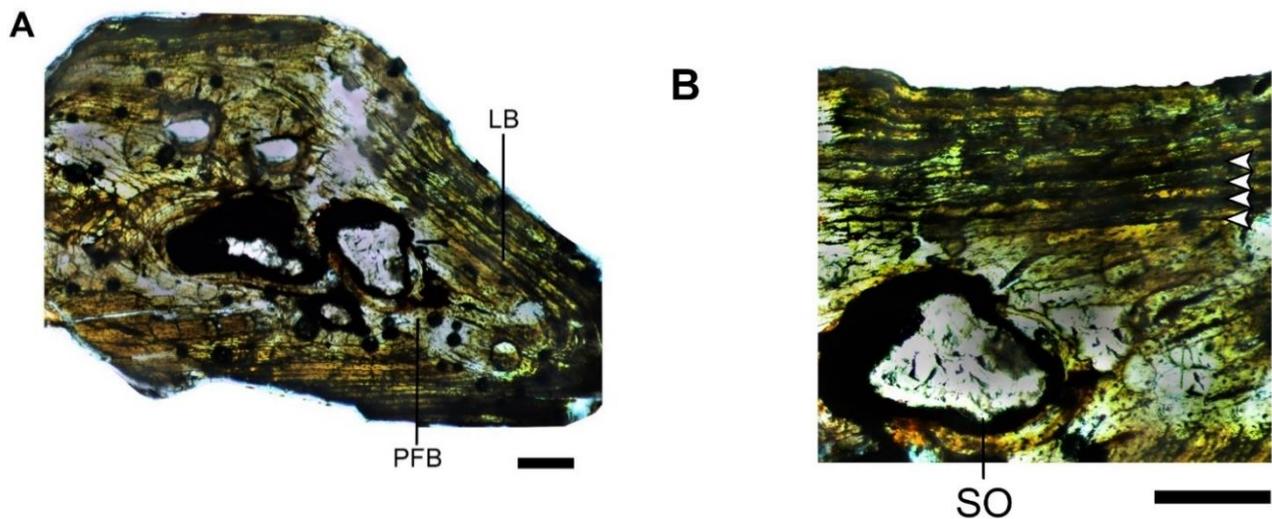
BAURUSUCHIDAE

Pissarrachampsia

LPRP USP 0019. A secção transversal apresenta córtex primário formado por osso paralelo fibroso, ausência de organização fibrilar, cavidade medular livre e ósteons secundários com formação de lamelas circunferenciais na região perimedular (FIGURA 44). Na região periférica ao tecido paralelo-fibroso é visível a deposição de osso lamelar e ausência de canais vasculares. É possível identificar interrupção na acreção periosteal em LPRP USP 0019, devido a presença de 09 LAGs na região cortical. Apesar do material ser fragmentário, podemos sugerir que, no geral, o

metacarpo de *Pissarrachamps* apresenta uma taxa de crescimento moderada e cíclica, com interrupções. Não foi observado a presença de EFS.

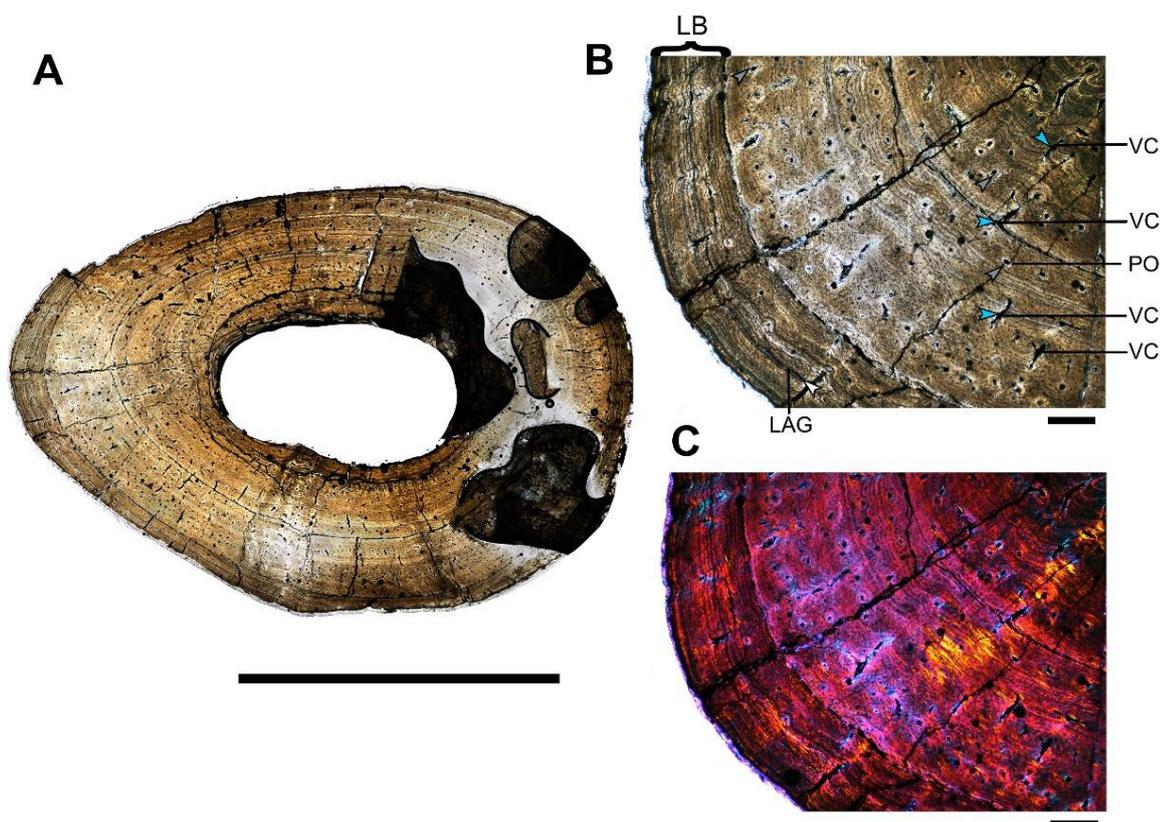
Figura 44 - LPRP USP 0019. A - Secção transversal do metacarpo de *Pissarrachamps sera* (luz transmitida). A imagem mostra duas regiões distintas. A região central é composta por osso paralelo-fibroso (fibras mais desorganizadas) enquanto osso lamelar (organizado em camadas) a circunda. A região central apresenta ósteons secundários e remodelamento ativo. B - Imagem retirada de "A" (luz transmitida). Observar 04 LAGs indicadas pelas setas brancas e presença de um ósteon secundário imerso na matriz secundária. PFB - Osso paralelo-fibroso; LAG - Linha de pausa de crescimento; LB - Osso lamelar; SO - Ósteon secundário. Escala para A e B= 0.25 mm.



Fonte: O autor (2018).

MBC – 231 - Pv. Secção completa do Metatarso IV revela uma matriz cortical composta por tecido lamelar-zonal. Diversas zonas de crescimento com predominância de tecido lamelar e paralelo-fibroso são nitidamente visíveis. A rede vascular é composta ósteons primários, canais simples com baixo grau de anastomoses e distribuídos paralelamente, acompanhando a organização fibrilar (FIGURA 45). A cavidade medular é ampla com formação de lamelas endosteais. As zonas de crescimento são visíveis e intercaladas por finas faixas de tecido lamelar, LAGs ou annuli. É possível observar uma diminuição significativa na taxa de deposição óssea devido a predominância de tecido lamelar na região periosteal. A linha reversa é visível sob luz polarizada. Não há sinal de deposição de lamelas externas.

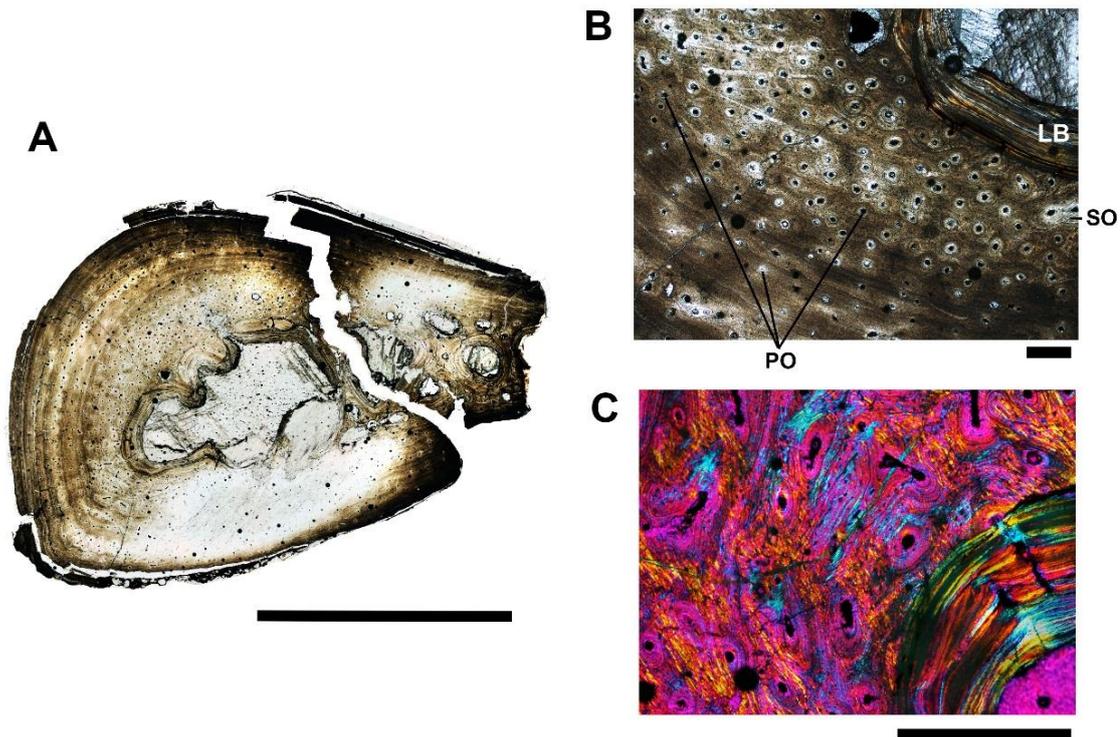
Figura 45 – MBC – 231 - Pv. A - Secção completa do metatarso IV de *Pissarrachampsia sera* (luz transmitida). B - Imagem retirada de "A" (luz polarizada). Região do córtex superior e médio composta por osso paralelo-fibroso, densa vascularização composta por ósteons primários e canais simples e paralelos, obedecendo ao arranjo fibrilar. Notar a presença dos canais vasculares e das diferentes zonas de crescimento. Na porção mais externa, observa-se a deposição de tecido lamelar com rede vascular menos elaborada. A setas brancas apontam uma LAG enquanto as demais os elementos da rede vascular. C - Imagem retirada de "B" (luz polarizada). Notar a alta birrefringência derivada do tecido paralelo-fibroso (porção interna) e o padrão lamelar (porção externa). PO - Ósteon primário; VC - Canal vascular; LAG - Linha de pausa de crescimento. Escalas A= 5 mm; B e C = 0.25 mm.



Fonte: O autor (2018).

MBC – 232 - Pv. A Secção mostra córtex primário composto por complexo lamelar-zonal. Diversas zonas de crescimento com predominância e alternância de tecidos lamelar e paralelo-fibroso, assim como observado em MBC – 231 - PV. A rede vascular é composta por poucos canais simples e canais anastomosados organizados (FIGURA 46). Há presença de ósteons primários em toda a amostra, principalmente na região interna, juntamente com ósteons secundários e formação de lamelas internas. Dessa maneira, há uma diminuição significativa na taxa de acreção óssea devido à deposição contínua de tecido lamelar, evidenciado por zonas que diminuem significativamente de espessura. Não foi observada presença de lamelas externas.

Figura 46 – MBC – 232 - Pv. A - Secção semi-completa da costela de *Pissarrachampsia sera* (luz transmitida). B - Imagem retirada de "A" (luz transmitida). Região do córtex interno e perimedular composta por osso paralelo-fibroso, vascularizada por ósteons primários e canais simples arranjados de forma paralela, seguindo o mesmo arranjo fibrilar. Na porção mais externa, observa-se a deposição de tecido lamelar com uma rede vascular menos elaborada. C - Porção interna do córtex primário (luz polarizada). Notar a alta birrefringência do tecido lamelar secundário (porção interna) e fibrilar (porção externa). Nessa imagem é visível o arranjo fibrilar que envolve os vasos sanguíneo e abriga os osteócitos. PO - ósteon primário; SO - ósteon secundário; LB - osso lamelar. Escalas. A = 5 mm; B e C = 0.25 mm.



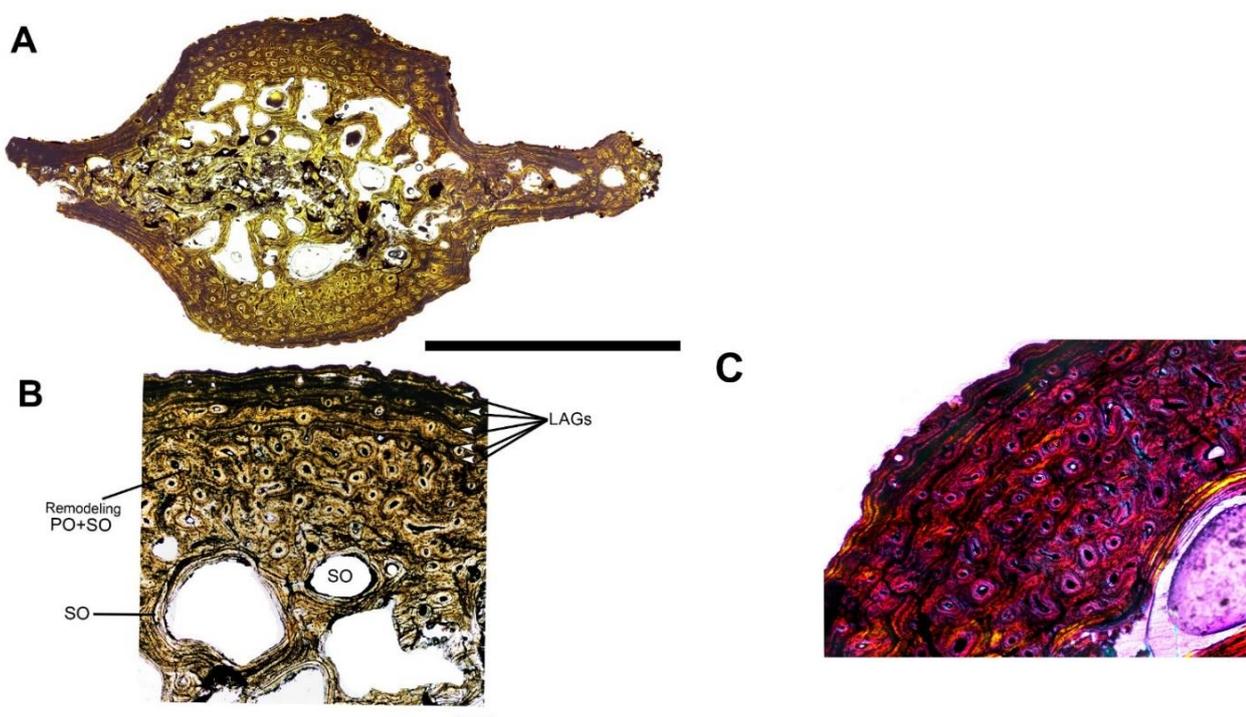
Fonte: O autor (2018).

Aplestosuchus

LPRP USP 229 - 1. A secção transversal apresenta formato circular com processos lateral achatados e um processo de remodelamento bastante extensivo da matriz paralela-fibrosa. A rede vascular é formada por canais simples, anastomosados de forma reticular e ósteons primários em diferentes estágios de desenvolvimento (FIGURA 47). Na região do córtex superior é visível a presença de linhas de pausa de crescimento que possuem um formato convoluto devido a ação osteônica do remodelamento. A presença de LAGs nessa região revela uma taxa decrescente de acreção periosteal. Na região interna, observamos a presença de osso secundário

trabecular sendo remodelado por ósteons. Não foi observada deposição de lamelas externas.

Figura 47 - LPRP USP 229-1. A - Secção transversal da costela *Aplestosuchus sordidus* (luz transmitida). Região central com remodelamento extensivo, presença de trabéculas e alta quantidade de ósteons. B - Imagem retirada de "A" (luz transmitida). Córtex primário composto de tecido paralelo fibroso o qual se transforma em lamelar à medida que atinge a região periosteal. Linhas de pausa de crescimento e remodelamento ativo são visíveis. C - Detalhe do córtex primário (luz polarizada). Observar a baixa birrefringência do tecido paralelo fibroso, lamelas e ósteons em diferentes padrões de coloração e estágios de maturação, respectivamente. PO - Ósteon primário; SO - Ósteons secundários; LAG - Linhas de pausa de crescimento. Escalas A = 5 mm; B e C = 0.25 mm.



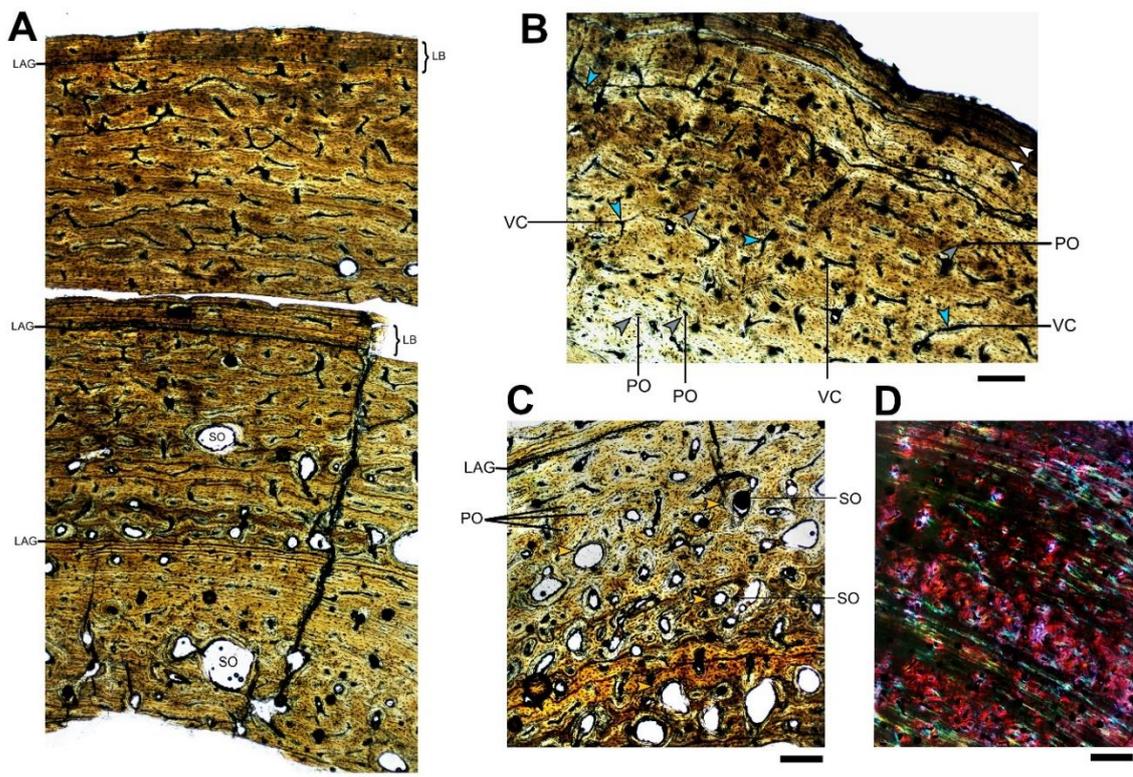
Fonte: O autor (2018).

Baurusuchus sp.

LPRP USP 0634 C. A secção transversal está parcialmente preservada e não foi possível a obtenção da secção completa. O córtex primário é formado pelo complexo fibrolamelar intercalado com deposições de tecido lamelar (FIGURA 48). O tecido lamelar é predominante no córtex externo. Quatro ciclos de crescimento cíclico, diminuições e paradas efetivas são distinguíveis. As zonas de tecido fibrolamelar apresentam uma rede vascular composta de ósteons e canais vasculares simples e anastomosados de forma reticular enquanto os depósitos lamelares são avasculares. Ósteons primários e secundários são abundantes na região perimedular. Sob nicois

cruzados, é possível observar composições distintas. As áreas de tecido lamelar e complexo fibrolamelar apresentam coloração diferente devido à organização fibrilar. Não há deposição de lamelas externas.

Figura 48 - LPRP USP 0634 C. A - Perfil do fêmur de *Baurusuchus* sp. Três zonas de crescimento são observáveis e separadas por LAGs. Na região periosteal há presença de tecido lamelar e ósteons secundários espalhados por toda amostra. B - Detalhe da região do córtex superior. Notar o padrão da rede vascular, composta por por canais simples e ósteons primários. C - Detalhe da região do córtex interno. Presença de ósteons secundários em diferentes níveis de maturação e LAG com formação de tecido lamelar. D - Detalhe do córtex médio. Notar os diferentes padrões de birrefringência da matriz entrelaçada e lamelar. SO - Ósteons secundários; PO - Ósteon primário; LAG - Linhas de pausa de crescimento; VC - Canal vascular. Escala para A, B, C e D = 0.25 mm.

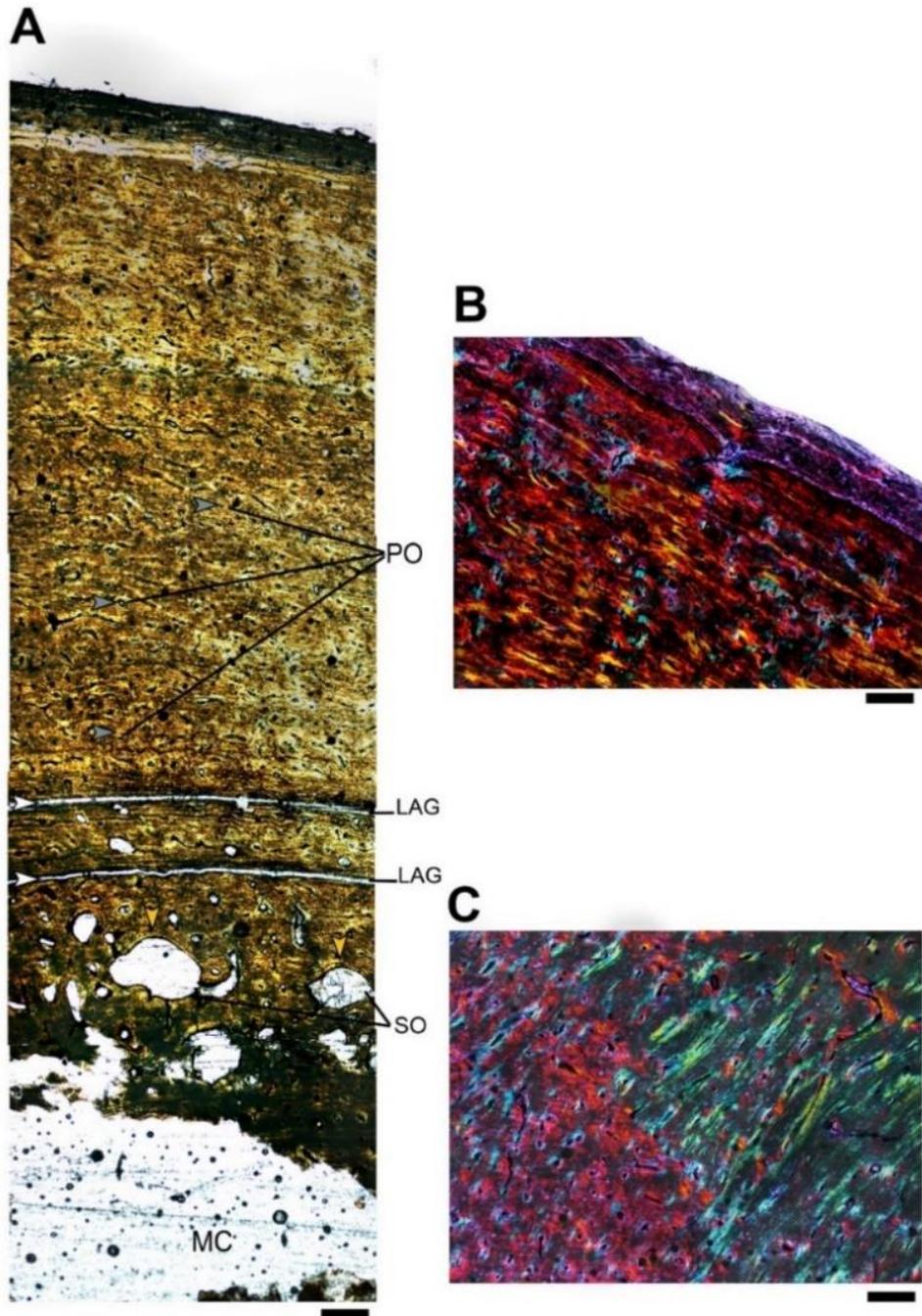


Fonte: O autor (2018).

LPRP USP 0634 E. A secção transversal está parcialmente preservada e não foi possível a obtenção da secção completa. O córtex primário é composto por complexo fibrolamelar intercalado por finas faixas de tecido lamelar (FIGURA 49). Três ciclos de crescimento são visíveis e o crescimento mostra-se cíclico com poucas diminuições e paradas efetivas durante o desenvolvimento ontogenético. As zonas de tecido fibrolamelar apresentam uma rede vascular composta por ósteons primários e canais vasculares simples e poucas anastomoses são visíveis nesse perfil. Na região do córtex superior é visível uma diminuição do ritmo de deposição óssea devido a

presença de zona de tecido lamelar. Na região do córtex médio, observa-se o arranjo da rede vascular e fibrilar. As diferentes cores representam diferentes direções das fibras colágenas. Não há presença de lamelas externas.

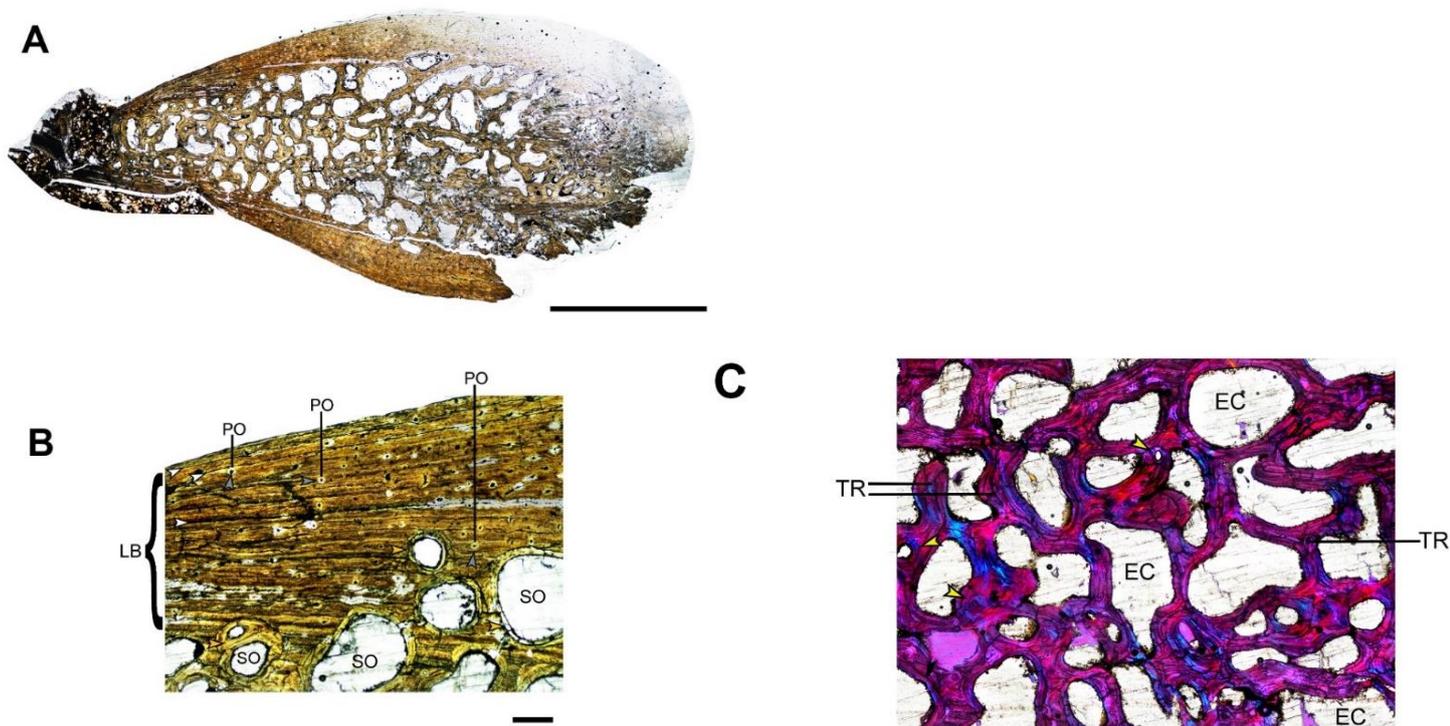
Figura 49 - LPRP USP 0634 E. A - Perfil da tíbia de *Baurusuchus* sp. (luz transmitida). Três zonas de crescimento são observáveis e separadas por LAGs. Na região periosteal há presença de tecido lamelar e ósteons secundários na região do córtex inferior, seguidos de diversos ósteons primários e canais simples no córtex médio e superior. B - Imagem retirada de "A" (luz polarizada). Notar o padrão interdigitado das fibras de colágeno e rede vascular composta por canais simples e ósteons primários. C - Detalhe da região do córtex médio (luz polarizada). Fibras entrelaçadas em diferentes sentidos e direções formando colorações distintas. SO - Ósteons secundários; PO - Ósteon primário; LAG - Linhas de pausa de crescimento; MC - Cavidade medular. Escalas. A, B e C = 0.25 mm.



Fonte: O autor (2018).

LPRP USP 0634 F. A secção transversal está semicompleta e apresenta processo lateral preservado. O córtex primário é composto de osso lamelar e apresenta remodelamento ósseo extensivo. A rede vascular é formada por canais simples com poucas anastomoses e diversos ósteons primários em diferentes estágios de desenvolvimento (FIGURA 50). Na região do córtex superior é visível a presença de diversas LAGs (completas e incompletas). A matriz lamelar apresenta ósteons secundários próximos a superfície periosteal juntamente com remodelamento secundário e formação de trabéculas ósseas e diversas cavidades de erosão.

Figura 50 - LPRP USP 0634 F. A - Perfil da costela de *Baurusuchus* sp (luz transmitida). Notar remodelamento extenso e a formação de osso trabecular enquanto nas regiões superior e inferior observa-se córtex primário com grande atividade osteônica. B - Região remanescente de córtex primário (luz transmitida). Observar presença de canais simples e ósteons secundários. As setas brancas apontam as LAGs que se formaram durante o desenvolvimento as paradas de deposição óssea. C - Detalhe da região central (luz polarizada). Observar a formação de trabéculas ósseas formadas. As setas amarelas mostram a presença de ósteons secundários em tecido trabecular (formação de osso secundário e lacunas de erosão. SO- Ósteons secundários; PO- Ósteon primário; TR- trabéculas; EC- Lacunas de erosão; LB- Osso lamelar. Escalas A= 5 mm; B e C= 0.25 mm.



DISCUSSÃO

NOTOSUCHIA AVANÇADOS - *Mariliasuchus*; *Armadillosuchus*

Na tíbia-fíbula de *M. amarali* é visível apenas um único ciclo de deposição óssea formado por complexo fibrolamelar. A presença desse complexo indica que durante os primeiros estágios de desenvolvimento, *M. amarali* crescia com altas taxas deposicionais. Altas taxas metabólicas em estágios pós-eclosão já é conhecido entre os Crocodyliformes (COMPANY e PEREDA-SUBERBIOLA, 2016) incluindo táxons atuais (WOODWARD et al., 2011; WOODWARD et al., 2014). Com apenas um ciclo deposicional, ausência de lamelas externas, ausência de ósteons secundários e lamelas internas possivelmente em formação, *M. amarali* parece ser um animal juvenil e estaria em seus primeiros anos de desenvolvimento ontogenético. De acordo com Fernández (2009), Crocodyliformes de hábitos terrestres apresentam um desenvolvimento mais acelerado da tíbia e fíbula quando comparado as formas semiaquáticas atuais (ver NOBRE e CARVALHO, 2013). A formação de complexo fibrolamelar em MBC 233 PV suporta a ideia de altas taxas metabólicas nos estágios iniciais de desenvolvimento nos membros posteriores em *M. amarali*. Em relação aos arranjos teciduais observados nas falanges, dois tipos de tecido são distintos, osso primário na periferia com diversas fibras de Sharpey e osso secundário compactado (compact coarse cancellous bone = CCCB) circundando a cavidade medular e observado nas três amostras falangeais. A presença de CCCB indica que esses animais produziam tecido ósseo secundários para preencher as cavidades de erosão resultantes do remodelamento ósseo. A presença de CCCB gera uma linha reversa de contato entre o tecido primário e secundário e serve de reforço estrutural quando presente em vertebrados. O mesmo tecido secundário foi reportado em outros grupos Archosauria como em metatarsos de Sphenisciformes, Aves (CERDA et al., 2015) em ossos não-apendiculares de Pterosauria (PRONDVAI e STEIN, 2014) e evidências, ainda não confirmadas, em um fêmur de Notosuchia (CUBO et al., 2017). Em Notosuchia avançados, *M. amarali* é a primeira espécie a revelar a formação de CCCB. A presença de tecido primário rico em fibras de Sharpey envolvendo o CCCB indica que esse tenha sido depositado devido às trações mecânicas causadas pela musculatura associada às falanges.

Armadillosuchus arrudai apresentou crescimento cíclico, predominância de complexo fibrolamelar sustentado com vascularização moderada e paradas efetivas durante o crescimento. O padrão histológico femoral apresenta dinâmica de crescimento similar aos Pseudosuchia não-Crocodylomorpha (de RICQLÈS et al., 2003) e Crocodylia (WOODWARD et al., 2011; WOODWARD et al., 2014), sugerindo que o complexo fibrolamelar menos elaborado possa se uma característica comum a essa espécie. *Armadillosuchus arrudai* apresenta características anatômicas compatíveis com um animal de um hábito escavador (PRICE, 1950; JUHN, 1968; POL, 2003), neste caso o fossorialismo parece não impor uma especialização ou estratégia ainda não conhecida para os Crocodyliformes. Adicionalmente, oito ciclos de crescimento, remodelamento ativo e moderadamente extensivo no córtex médio e inferior são observados, sugerindo um estágio ontogenético adulto para LPRP USP 0074.

BAURUSUCHIDAE - *Pissarrachampsa*; *Baurusuchus*; *Aplestosuchus*

P. sera apresentou formação de tecido lamelar-zonal no metatarso e na costela. A presença de múltiplas zonas que se alternam entre deposições de fibras entrelaçadas e lamelares, acompanhadas de canais simples e alinhados apontam que Baurusuchidae parece ter a capacidade depositar tecido ósseo em ciclos lentos de deposição, independente do elemento ósseo. Tecidos de mesma natureza foram previamente descritos em ossos longos de *Iberosuchus macrodon* (CUBO et al., 2017), animais descritos como predadores ativos e essencialmente terrestres assim como *Pissarrachampsa*, indicando que predadores terrestres também podem formar complexo lamelar-zonal nos ossos dos membros. MBC-231-Pv também há predominância de osso lamelar-zonal com transição brusca de osso paralelo-fibroso para essencialmente lamelar na região limite do córtex médio e superior. Tecidos lamelar-zonais já foram observados em outros Crocodyliformes como Dyrosauridae (ANDRADE et al., 2015), Thallatosuchia (HUA e BUFFRÈNIL, 1996), Eusuchia basal (COMPANY e PEREDEA-SUBERBIOLA, 2016) e *Susisuchus* (SAYÃO et al., 2016), todos esses grupos possuem alguma relação com habitats aquáticos, ao contrário de *Pissarrachampsa sera* (GODOY et al., 2016). As costelas, diferentemente dos ossos longos, conseguem preservar melhor o histórico do crescimento em vertebrados (CURREY, 2002; HALL, 2005), fato devido à baixa taxa de deposição periosteal e

modificação estrutural da costela durante o crescimento. O centro de crescimento da costela localiza-se na porção proximal, que vai sendo preservada, enquanto novo tecido é depositado na extremidade distal o que causa diferença no tipo de tecido depositado, taxa de remodelamento e número de LAGs preservadas (HORNER et al., 2000; WASKOW e SANDER, 2014; WOODWARD et al., 2014; WASKOW e MATEUS, 2017).

Em MBC-232-Pv, o córtex primário da costela, as lamelas internas e a baixa quantidade de ósteons secundários sugerem que o fragmento costal tenha sido derivado de porções mais proximais. Complementarmente, MBC-232-Pv apresenta seis zonas de crescimento indicando um estágio ontogenético de sub - adulto. A costela pertencente a LPRP 229a (GODOY et al., 2014) mostra grau extensivo de remodelamento do córtex primário composto por osso lamelar-zonal, alta quantidade de ósteons primários e secundários em todo o córtex, o remodelamento é observado em quase totalidade da amostra. A ação do remodelamento parece ter apagado grande parte das linhas e marcas de crescimento, dificultando a estimativa da idade e estágio ontogenético de LPRP 229a. A cavidade medular é composta de tecido secundário trabecular onde há presença de remodelamento secundário ativo, sugerindo estágio ontogenético avançado para LPRP USP 229a.

A terceira costela pertence a LPRP USP 0634 F, que foi atribuída ao gênero *Baurusuchus*. Há presença de córtex lamelar-zonal e arranjo simples das zonas e da vascularização. Essas evidências reforçam que há menor taxa de acreção periosteal nas costelas em relação aos ossos apendiculares também em *Notosuchia*. Nos ossos apendiculares de LPRP USP 0634, a tíbia e o fêmur exibiram matriz cortical composta essencialmente por complexo fibrolamelar sustentado em matriz entrelaçada e arranjo tecidual elaborado. A acreção óssea parece ser acelerada durante os primeiros anos e diminui gradativamente, característica também é observada em *Armadillosuchus*. A ausência de lamelas externas, poucos ciclos de crescimento sugerem um estado adulto com crescimento ativo para LPRP USP 0634.

CONCLUSÃO

Diante dos resultados observados, os tecidos dos ossos longos de *M. amarali* e *A. arrudai* mostram indícios de um crescimento dinâmico com moderadas taxas de

acrecção óssea e zonalidade, indicando similaridade aos Crocodylia. O tecido secundário compactado (CCCB) foi observado nas falanges de *Marialiasuchus*, sendo o primeiro registro desse tecido em Notosuchia e possivelmente atribuído às trações biomecânicas uma vez que está acompanhado de fibras de Sharpey. As costelas em Baurusuchidae mostram predominância de tecido lamelar-zonal enquanto os ossos longos, formação de complexo fibrolamelar, confirmando variabilidade intraesquelética. Os fêmures de *Armadillosuchus arrudai* e *Baurusuchus* apresentam diferença na dinâmica do crescimento sugerindo uma deposição mais lenta em Sphagesauridae em comparação a Baurusuchidae. Essa diferença na velocidade de deposição óssea parece não estar diretamente relacionado ao hábito terrestre e/ou tamanho. Os estágios ontogenéticos dos espécimes variaram desde animais bastante juvenis a indivíduos adultos. Ressaltamos que a variabilidade no padrão do crescimento em Notosuchia parece ser multifatorial assim como nos demais grupos de Crocodyliformes.

REFERÊNCIAS

ANDRADE, M.B.; EDMONDS, R.; BENTON, M.J.; SCHOUTEN, R. 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. 66–108. 2011.

BUCKLEY, G.A.; BROCHU, C.A.; KRAUSE, D.W.; POL, D. A pugnosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, v. 405, p. 941–944. 2000.

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.; BERTINI, R.J. *Mariliasuchus*, um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Revista Geología Colombiana*, v. 24, p. 83–105. 1999.

CUBO, J.; KOHLER, M.; BUFFRÈNIL, V. Bone histology of *Iberosuchus macrodon* (Sebecosuchia, Crocodylomorpha). *Lethaia*, 2017. DOI: 10.1111/let.12203.

CURREY, J.D. *Bones. Structure and Mechanics*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA (436 p.). 2002.

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

GODOY, P.L.; BRONZATI, M.; ELTINK, E. MARSOLA, J.C.A.; CIDADE, G.M.; LANGER, M.C.; MONTEFELTRO, F.C. Postcranial anatomy of *Pissarrachampsia sera* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Late Cretaceous of Brazil: insights on lifestyle and phylogenetic significance. *PeerJ*, v. 4, p. e2075. 2016. doi 10.7717/peerj.2075.

GODOY, P.L.; MONTEFELTRO, F.C.; NORELL, M.A.; LANGER, M.C. An additional baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with evidence of interspecific predation among Crocodyliformes. *PLoS ONE*, v. 9: p. e97138. 2014. doi 10.1371/journal.pone.0097138.

HALL, B.K. *Bone and Cartilage: Developmental and Evolutionary Skeletal Biology*. Elsevier Academic Press, London, p. 787. 2005.

HILL, R.V. Osteoderms of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the late cretaceous of Madagascar. *J Vert Pal.*, v. 6, p. 154–176. 2010. doi: 10.1080/02724634.2010.518110.

HORNER, J.R. DE RICQLÈS, A. PADIAN, K. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetic series of skeletal elements. *J. Vert. Paleontol.* v. 20, n. 1, p. 115–129. 2000. doi: 10.1671/0272-4634(2000)020[0115:LBHOTH]2.0.CO;2.

CERDA, I.A.; TAMBUSI, C.P.; DEGRANGE, F.J. Unexpected microanatomical variation among Eocene Antarctic stem penguins (Aves: Sphenisciformes), *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*, v. 27, n. 5, p. 549-557. 2015. doi: 10.1080/08912963.2014.896907.

LAMM, E.T. Preparation and sectioning of specimens. In Padian, K. & Lamm, E.-T. (eds): 2013. *Bone Histology of Fossil Tetrapods*, 55–160. University of California Press, Berkeley.

MAGALHÃES RIBEIRO, C.M.; CARVALHO, I.S.; NAVA, W.R. Ovos de crocodilomorfos da Formação Araçatuba (Bacia Bauru, Cretáceo Superior), Brasil. In: Gallo, V.B., Silva. 2006.

MARINHO, T.S.; CARVALHO, I.S. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 27, p. 36–41. 2009.

MARZOLA, M.; RUSSO, J.; MATEUS, O. Identification and comparison of modern and fóssil crocodylian eggs and eggshell structure. *Hist. Biol.*, v. 27, n. 1, p. 115–133. 2015.

MONTEFELTRO, F.C.; LARSSON, H.C.; FRANÇA, M.A.; LANGER, M.C. A new neosuchian with Asian affinities from the Jurassic of northeastern Brazil. *Naturwissenschaften*, v. 100, p. 835 - 841. 2013. doi: 10.1007/s00114-013-1083-9.

MONTEFELTRO, F.C.; LAURINI, C.R.; LANGER, M.C. Multicusped crocodyliform teeth from the Upper Cretaceous (São José do Rio Preto Formation, Bauru Group) of São Paulo, Brazil. *Cretaceous Research*, v. 30, p. 1279–1286. 2009.

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. 2011. *PLoSOne*. V. 6, n. 7, p. e21916. doi: 10.1371/journal.pone.0021916.

NOBRE, P.H.; SOUZA CARVALHO I.; VASCONCELLOS F.M.; SOUTO P.R. Feeding behavior of the Gondwanic Crocodylomorpha *Mariliasuchus amarali* from the Upper Cretaceous Bauru Basin, Brazil. *Gondwana Research*, v. 13, p. 139–145. 2008.

OLIVEIRA, C.E.M.; SANTUCCI, R.M.; ANDRADE, M.B.; FULFARO, V.J.; BASÍLIO, J.A.F.; BENTON, M.J. Crocodylomorph eggs and eggshells from the Adamantina Formation (Bauru Group), Upper Cretaceous of Brazil. *Palaeontology*, v. 54, p. 309–321. 2011.

ORTEGA, F.; GASPARINI, Z.; BUSCALIONI, A.D.; CLVO, J.O. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 20, p. 57–76. 2000.

ÖSI A. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Historical Biology*, v. 26, p. 279–414. 2013. doi:10.1080/08912963.2013.777533.

POL, D.; LEARDI, J.M. Diversity patterns of Notosuchia (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) during the Cretaceous of Gondwana. En: M. Fernández y Y. Herrera (Eds.) *Reptiles Extintos - Volumen en Homenaje a Zulma Gasparini*. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, v. 15, n. 1, p. 172–186. 2015. dx.doi.org/10.5710/PEAPA.10.06.2015.108.

POL, D. New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 23, p. 817–831. 2003.

POL, D.; APESTEGUÍA, S. New *Araripesuchus* Remains from the Early Late Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates*, v. 3490, p. 1–38. 2005.

POL, D.; NASCIMENTO, P.; CARVALHO, M.; RICCOMINI, A.B.; PIRES-DOMINGUES, R.A. ZAHER, H. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. *PLoS ONE*, v. 9, p. e93105. 2014. Doi: 10.1371/journal.pone.0093105.

PRICE, L.I. On a new crocodylian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the State of São Paulo, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 22, p. 77–83. 1950a.

PRICE, L.I. Os crocodylideos da fauna da Formação Baurú do Cretáceo terrestre do Brasil Meridional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, v. 22. P. 473–490. 1950b.

PRONDVAI, E.; STEIN, K.H.W. Medullary bone-like tissue in the mandibular symphyses of a pterosaur suggests non-reproductive significance. *Scient. Reports*, v.4, p. 6253. 2014.doi: 10.1038/srep06253.

RIFF, D.; KELLNER, A. W. A. Baurusuchids crocodyliforms as theropod mimics: clues from the appendicular morphology of *Stratiotosuchus maxhecti* (Upper Cretaceous of Brazil). *Zoological Journal of the the Linnean Society*, v. 163, p. 37-56. 2011.

RIFF, D.; KELLNER, A.W.A. On the dentition of *Baurusuchus pachecoi* Price (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Boletim do Museu Nacional, Nova Série, Geologia*, v. 59, p.1–15. 2001.

SENA, M.V.A.; ANDRADE, R.C.L.P.; OLIVEIRA, G.R.; SAYÃO, J.M. Bone microanatomy of *Pepesuchus deiseae* (Mesoeucrocodylia, Peirosauridae) reveals a mature individual from the Upper Cretaceous of Brazil, *Cretaceous Research*. 2018. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.06.008>.

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, p. 576–596. 2014.

TURNER, A.; SERTICH, J.J.W. Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Special Issue, Memoir, v.10, p.177–236. 2010.

VASCONCELLOS, F.M.; CARVALHO, I.S. Paleoichnological assemblage associated with *Baurusuchus salgadoensis* remains, a Baurusuchidae Mesoeucrocodylia from the Bauru Basin, Brazil (Late Cretaceous). *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, v.51, p. 227–237. 2010.

WASKOW, K.; MATEUS, O. Dorsal rib histology of dinosaurs and a crocodile from western Portugal: Skeletochronological implications on age determination and life history traits. *C. R. Palevol*. 2017. doi.org/10.1016/j.crpv.2017.01.003.

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

WOODWARD, A.S. On two mesozoic crocodylians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (gen. nov.) from the red sandstones of Territory of Neuquén (Argentina). *Anales del Museo de La Plata, Serie Paleontológica*, v. 4, p. 1–20. 1896.

8 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Após as observações realizadas nesse presente estudo, pode-se concluir que a ausência de lamelas externas (EFS) em todos os ossos de *Notosuchia* analisados não necessariamente confirma crescimento indeterminado para esses animais e pode estar relacionado apenas ao acaso. Outra ideia que pode ser levantada é que as mortes antes do crescimento assintótico poderiam estar sendo ditadas pela transição K-Pg. A presença das lamelas em outros Dinosauria (Aves inclusas), Mammalia, Eusuchia viventes e extintos, Dyrosauridae e grupos externos à Crocodylomorpha reforçam que *Notosuchia* em algum momento podiam atingir crescimento assintótico, o que não aconteceu com os espécimes analisados. A diferença na fisiologia do crescimento em relação aos sobreviventes Sebecosuchia, Neosuchia e Eusuchia sugere que o crescimento mais lento e cíclico e aparentemente variações nas formações teciduais. Essas evidências parecem, de fato, terem sido determinante para a manutenção dos grupos após a extinção K - Pg.

A segunda hipótese testada foi a correlação entre microestrutura e hábito ecológico. Ao analisar os ossos longos de *Stratiosuchus maxhechti* (Baurusuchidae) foi visto a formação de complexo fibrolamelar sustentado acompanhado por pequenas diminuições no ritmo de crescimento por, pelo menos, doze ciclos anuais. Esses resultados são bem parecidos em *Baurusuchus* sp. e compatíveis com animais predadores terrestres e aumenta a semelhança dessa espécie à dinossauros terópoda. Em *Armadillosuchus* de hábito escavador foi observada uma semelhança do crescimento aos atuais Crocodylia, os quais também apresentam semelhança com os Pseudosuchia não-Crocodylomorpha. *Notosuchia* apresenta crescimento cíclico e variável, similar aos demais Crocodyliformes, porém seu arranjo tecidual sugere maior atividade metabólica. Esse ritmo pode estar ligado à ecologia terrestre e/ou tamanho corpóreo o que parecer ser o caso dos Baurusuchidae. Tais indicativos sugerem para este grupo crescimento similar à Dinosauria, enquanto os Sphagesauridae à Crocodylia. Por outro lado, o crescimento cíclico parece ser uma característica compartilhada entre todos os Crocodyliformes e Pseudosuchia. Conclui-se que a correlação entre microestrutura óssea e hábito ecológico ainda não está muito bem definida nos Crocodyliformes.

A hipótese de variabilidade esquelética do crescimento em diferentes elementos ósseo parece se confirmar em *Notosuchia*. Os diferentes arranjos fibrilares e rede vascular em costelas e ossos longos de “*Notosuchia* avançados” e *Baurusuchidae* mostraram que esses animais formam complexo fibrolamelar em estágios iniciais do desenvolvimento, matriz paralela fibrosa e entrelaçada em ossos longos e tecido secundário compactado em metacarpais e falanges. Ao contrário dos ossos longos, há evidências de predominância de tecido zonal lamelar zonal nas costelas.

REFERÊNCIAS

AMPRINO, R. La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. *Arch. Biol.*, v. 58, p. 315–330. 1947.

BARBOSA, J.A.; KELLNER, A.W.A.; SALES VIANA, M.S. New dyrosaurid crocodylomorph and evidences of a faunal turnover at the K-P transition in Brazil. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, v. 275, p. 1385–1391. 2008

BENNETT, S. C. Taxonomy and systematics of the Late Cretaceous pterosaur *Pteranodon* (Pterosauria, Pterodactyloidea). - *Occasional Papers of the Natural History Museum, The University of Kansas Lawrence, Kansas*, v. 169, p. 1-70. 1993.

BENTON, M. J. *The phylogeny and classification of the tetrapods*, Oxford: Clarendon Press, v.1. 1988.

BENTON, M. J. *Vertebrate Paleontology*. 3^a edition. London: Blackwell Science Limited, p. 566. 2005.

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

BERTINI, R.J.; SANTUCCI, R.M. & ARRUDA-CAMPOS, A.C. Titanossauros (Sauropoda: Saurischia) no Cretáceo Superior continental (Formação Marília, Membro Echaporã) de Monte Alto, estado de São Paulo, e correlação com formas associadas do Triângulo Mineiro. *Geociências*, v. 20, p. 93–103. 2001.

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

BONAPARTE, J.F. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina. *Opera Lilloana*, v. 22, p. 1–183. 1972.

BROMAGE, T.G.R.S.; LACRUZ, R. H.O.G.G.; HM GOLDMAN, S.C.; MCFARLIN, J.; WARSHAW, W.; DIRKS, A.; PEREZ- OCHOA, I.; SMOLYAR, D.H.; ENLOW, AND AD BOYDE. Lamellar bone is an incremental tissue reconciling enamel rhythms, body size, and organismal life history. *Calcified Tissue International*, v. 84, p. 388-404. 2009.

BRONZATI, M.; MONTEFELTRO, F.C.; LANGER, M.C. Diversification events and the effects of mass extinctions on Crocodyliformes evolutionary history. *R. Soc. open sci*, v.2, p.140-385. 2015. doi.org/10.1098/rsos.140385.

BRUM AS, MACHADO EB, CAMPOS DA AND KELLNER AWA. Morphology and internal structure of two new abelisaurid remains (Theropoda, Dinosauria) from the Adamantina Formation (Turonian Maastrichtian), Bauru Group, Paraná Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, v.60, p. 287-296. 2016.

BRUSATTE, S.L.; CANDEIRO, C.R.A.; SIMBRAS, F.M. 2017. The last dinosaurs of Brazil: The Bauru Group and its implications for the end-Cretaceous mass extinction. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 89(3): 1465-1485.

BUCKLEY, G.A.; BROCHU, C.A.; KRAUSE, D.W. Hyperdiversity and the paleobiogeographic origins of the Late Cretaceous crocodyliforms of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 17 (Suppl. no. 3): 35A. 1997.

BUCKLEY, G.A.; BROCHU, C.A.; KRAUSE, D.W.; POL, D. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature*, v. 405, p. 941–944. 2000.

BUFFETAUT, E. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des Crocodiliens mésosuchiens. *Mémoires de la Société Géologique de France*, v. 142, p. 1–88. 1982.

BUFFETAUT, E.; BUFFRÉNIL, V.; RICQLÈS, A.; SPINAR, Z.V. Remarques anatomiques et paléohistologiques sur *Dyrosaurus phosphaticus*, crocodilien mesosuchien des Phosphates yprésiens de Tunisie. *Annales paléontologie*, v. 68, p. 327– 341. 1982.

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

BUFFRÉNIL, V.; MAZIN, E.J.M. Bone histology of the ichthyosaurs: comparative data and functional interpretation. *Paleobiology*, v. 16, p. 435-447. 1990.

BUSCALIONI, A.D.; ORTEGA, F.; WEISHAMPEL, D.B.; JIANU, C.M. A revision of the crocodyliform *Allodaposuchus precedens* from the Upper Cretaceous of the Hateg Basin, Romania. Its relevance in the phylogeny of Eusuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 21, p. 74–86. 2001.

CANDEIRO, C, R, A; MARTINELLI, A, G. A review of paleogeographical and chronostratigraphical distribution of mesoeucrocodylian species from the upper Cretaceous beds from the Bauru (Brazil) and Neuquen (Argentina) groups, Southern South America. *Journal of South American Earth Sciences*, v. 22, p. 116– 129. 2006.

CANDEIRO, C.R.A.; ABRANCHES, C.T.; ABRANTES, E.A.; AVILLA, L.S.; MARTINS, V.C.; MOREIRA, A.L.; TORRES, S.R.; BERGQVIST, L.P. Dinosaur remains from

western São Paulo State, Brazil (Bauru Basin, Adamantina Formation, Upper Cretaceous). *Journal of South American Earth Science*, v. 18, p. 1–10. 2004a.

CANDEIRO, C.R.A.; MARINHO, T.S.; OLIVEIRA, E.C. Distribuição geográfica dos dinossauros da Bacia Bauru (Cretáceo Superior). *Revista Sociedade & Natureza*, v. 16, n.30, p. 33–55. 2004b.

CANDEIRO, R.; TORRES, S.; MOREIRA, A.; MARTINS, V.; ABRANTES, E.; AVILLA, L.; ABRANCHES, C.; BERGQVIST, L. Novos achados de Dinosauria no oeste do estado de São Paulo, na Formação Adamantina (Bacia Bauru), Cretáceo Superior. In: *Boletim do VI Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil e II Simpósio sobre El Cretácico de América del Sur*, São Pedro, São Paulo, p. 409–413. 2002.

CHABRECK, R.H.; T. JOANEN, Growth rates of American alligators in Louisiana. *Herpetologica*, v. 35, p.51-57. 1979.

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

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

CHINSAMY, A.; W, J, HILLENIUS. Physiology of nonavian dinosaurs. In D. B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, p. 643–659. 2004. 2nd ed. University of California Press, Berkeley.

CHINSAMY, A.; CHIAPPE, L. M.; DODSON, P. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. *Paleobiology*, v. 21, n. 4, p. 561–574. 1995.

CHINSAMY, A.; HILLENIUS, W.G. Physiology of Nonavian Dinosaurs. In: Weishampel DB, Dodson P, Osmólska H, editors. *The Dinosauria*. 2nd ed. Berkeley: University of California Press, p. 643–659. 2004.

CHINSAMY-TURAN, A. *The Microstructure of Dinosaur Bone: Deciphering Biology with Fine-Scale Techniques*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. 2005.

CLARK, J.M.; JACOBS, L.; DOWNS, W. Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. *Science*, v. 244, p. 1064–1066. 1989.

CLARK, J.M.; NORELL, M.A. The Early Cretaceous crocodylomorph *Hylaeochampsia vectiana* from the Wealden of the Isle of Wight. *American Museum Novitates*, v. 3032, p. 1–19. 1992.

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

CLARK, J. M.; XU, X.; FORSTER, C. A.; WANG, Y. A Middle Jurassic ‘sphenosuchian’ from China and the origin of the crocodylian skull. *Nature*, v. 430, p. 1021–1024. 2004.

CLARK, J.M. A new shartegosuchid crocodyliform from the Upper Jurassic Morrison Formation of western Colorado. *Zoological Journal of Linnean Society*, v.163, p. 152–172. 2011. doi:10.1111/j.1096-3642.2011.00719. x.

CUBO, J.; N LE ROY, C.; MARTINEZ-MAZA, L MONTES. Paleohistological estimation of bone growth rate in extinct archosaurs. *Paleobiology*, v.38, p. 335-349. 2012.

CUBO, J.; KÖHLER, M.; DE BUFFRÉNIL, V. Bone histology of *Iberosuchus macrodon* (Sebecosuchia, Crocodylomorpha). *Lethaia*. 2017. doi. 10.1111/let.12203.

CURREY JD. The many adaptations of bone. *Journal of Biomechanics*, v. 36, p. 1487–1495. 2003.

DE RICQLÈS, A. J. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes II. Quelques observations sur la structure des os longs des thériodontes. *Annales de Paléontologie*, v. 55, p. 3–52. 1969.

ENLOW, D. H. The bone of reptiles. In C. Gans, A. Bellairs, and T. S. Parsons (eds.), *Biology of the Reptilia*, v. 1, Morphology A, p. 45–80. 1969. Academic Press, New York.

ENLOW, D.H. The bone of reptiles. p.45-80. 1969. in *Biology of the Reptilia*, v.1, Morphology A. C Gans, Ed. Academic Press: New York.

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. 186-214. 1957.

ERICKSON, G.M.; CURRIE, P.J.; INOUE, B.D.; WINN, A.A. Tyrannosaur life tables: an example of non-avian dinosaur population biology. *Science*, v. 313, p.213–217. 2006.

ERICKSON, G.M. Assessing dinosaur growth patterns: a microscopic revolution. *Trends Ecol Evol*, v. 20, p. 677–684. 2005.

FELTS, W. J. Some structural and developmental characteristics of cetacean (Odontocete) radii. A study of adaptive osteogenesis. *American Journal of Anatomy*, v. 118 p.103-134. 1966.

FELTS, W. J.; SPURRELL, A. Structural orientation and density of cetacean humeri. *American Journal of Anatomy*, v. 116, p. 171-203. 1965.

FERNANDES, L.A.; COIMBRA, A.M. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). *An Acad Bras Cienc*, v. 68: p.195-205. 1996.

FERNANDES, L.A. Mapa litoestratigráfico da parte oriental da bacia bauru (PR, SP, MG), escala 1:1.000.000. *Boletim Paranaense de Geociências*. 55, 53-66. 2004.

FERNANDES, L.A.; RIBEIRO, C.M.M. Evolution and palaeoenvironment of the Bauru Basin (upper Cretaceous, Brazil). *J. S. Am. Earth Sci.* v. 61, p. 71-90. 2015. doi.org/10.1016/j.jsames.2014.11.007.

FERNÁNDEZ, M.; GASPARINI, Z.B. Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. *Lethaia*, v. 33, p. 269–276. 2000.

FERNÁNDEZ, M.; HERRERA, Y. Paranasal sinus system of *Geosaurus araucanensis* and the homology of the antorbital fenestra of metriorhynchids (Thalattosuchia; Crocodylomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 29, p. 702–714. 2009.

FRANCILLON-VIEILLOT, H.; BUFFRENIL, V.; CASTANET, J.; GERAUDIE, J.; MEUNIER, F.J.; SIRE, J.Y.; ZYLBERBERG, L.; DE RICQLÈS, A. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues: p. 471–548 in Carter JG (ed.). 1990.

FÚLFARO, V.J.; BARCELOS, J.H. Grupo Bauru no Triângulo Mineiro: uma nova visão litoestratigráficas. In: Simpósio de Geologia do Sudeste, v.2, Rio Claro, p. 59–66. 1991.

GASPARINI, Z. New Tertiary Sebecosuchia (Crocodylia: Mesosuchia) from Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 4, p. 85–95. 1984.

GASPARINI, Z.B. Biogeographic evolution of the South American crocodylians. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, v. 30, p. 159–184. 1996.

GASPARINI, Z.; POL, D.; SPALLETTI, L. A. An unusual marine crocodyliform from the Jurassic–Cretaceous boundary of Patagonia. *Science*, v. 311, p. 70–73. 2006.

GASPARINI, Z.B.; CHIAPPE, L.M. Skeletal Biomineralization Patterns, Processes and Evolutionary Trends. Van Nostrand Reinhold, New York. and Neuronal Interactions, v.1, p. 133–136. 1986.

GAUTHIER, J. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the California Academy of Sciences*, São Francisco, v.8, p.1-56. 1986.

GHILARDI, R.P.; D'AGOSTA, F.C.P.; ALVES, K.; ARRUDA-CAMPOS, A.C. Tafonomia de moluscos fósseis do Grupo Bauru (Cretáceo Superior, Bacia Bauru) na região do município de Monte Alto, São Paulo, Brasil. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*. v. 6, p. 197–206. 2011.

GOBBO-RODRIGUES, S.R.; PETRI, S.; BERTINI, R.J. Ocorrências de Ostrácodes na Formação Adamantina do Grupo Bauru, Cretáceo Superior da Bacia do Paraná e possibilidades de correlação com depósitos isócronos argentinos. Parte I – Família Ilyocyprididae. *Acta Geol Leopoldensia*. v. 23, p. 3-13. 1999.

HILL, R.V. Osteoderms of *simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*. v. 6, p. 154–176. 2010.

HORNER, J. R.; DE RICQLÉS, A. E PADIAN, K. Variation in dinosaur Skeletochronology indicators: implications for age assesment and physiology. *Paleobiology*. v. 25, n. 3, p. 295-304. 1999.

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

HUTTON, J.M. Growth and feeding ecology of the Nile crocodile *Crocodylus niloticus* at Ngezi, Zimbabwe. *Journal of Animal Ecology*. v. 56, p. 25-38. 1987a.

HUTTON, J.M. Techniques for ageing wild crocodilians. pp. 211-216 in *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Eds. G.J.W. Webb, S.C. Manolis and P.J. Whitehead. Surrey Beatty and Sons, Australia. 1987b.

IBIRICU, L.M.; MARTÍNEZ, R.D.; CASAL, G.A.; CERDA, I.A. The behavioral implications of a multi-individual bonebed of a small theropod dinosaur. *PLoS One*. v. 8, p. 1–11. 2013.

IBRAHIM, N.; SERENO, P.C.; SASSO, C.D.; MAGANUCO, S.; FABBRI, M.; MARTILL, D.M.; ZOUHRI, S.; MYHRVOLD N, IURINO DA. Semiaquatic adaptations in a giant predatory dinosaur. *Science*. v. 345, p. 1613–1616. 2014.

JOUVE, S. Taxonomic revision of the dyrosaurid assemblage (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of the Iullemeden Basin, West Africa. *Journal of Paleontology*. v.81, p. 163–175. 2007.

JOUVE, S. The skull of *Teleosaurus cadomensis* (Crocodylomorpha; Thalattosuchia), and phylogenetic analysis of Thalattosuchia. *J. Vert. Palaeontol.* v.29, p. 88–102. 2009. doi:10.1080/02724634.2009.10010364.

JUNQUEIRA, L.C.; CARNEIRO, J. Bone: p. 134–152 in *Basic Histology: Text and Atlas*. 2005.

KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D.A. First early Cretaceous theropod dinosaur from Brazil with comments on Spinosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. v. 199, p.151-166. 1996.

KELLNER, A.W.A.; CAMPOS, D.A. Vertebrate paleontology in Brazil – a review. *Episodes*. v. 22, p. 238–251. 1999.

KLEIN, N.; SANDER, P.M. Ontogenetic stages in the bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*. v. 34, p. 247–263. 2008.

KLEVEZAL, G. A. *Recording Structures of Mammals. Determination of Age and Reconstruction of Life History*; Rotterdam (Balkema Publishers). pp.274. 1996.

LEE, A.H.; WERNING, S. Sexual maturity in growing dinosaurs does not fit reptilian growth models. *Proc Natl Acad Sci USA*. v.105, p.582–587. 2008.

MAGALHÃES-RIBEIRO, C.M.; SOUTO, P.R.F.; Fragmentos de cascas de ovos fósseis e coprólitos da Bacia Bauru (Ks): Aplicação na interpretação ambiental. In:

Boletim do VI Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil e II Simpósio sobre El Cretácico de América del Sur, São Pedro, São Paulo, p. 501–507. 1999.

MALONEY, K.T.; CLARKE, G.L.; KLEPEIS, K.A.; QUEVEDO, L. The Late Jurassic to present evolution of the Andean margin: drivers and the geological record. *Tectonics*. v.32, n.5, p. 1049-1065. 2013. doi.org/10.1002/tect.20067.

MANZIG, P.C.; KELLNER, A.W.A.; WEINSCHÜTZ, L.C.; FRAGOSO, C.E.; VEGA, C.S.; GUIMARÃES, G.B.; GODOY, L.C.; LICCARDO, A.; RICETTI, J.H.C.; MOURA, C.C. Discovery of a Rare Pterosaur Bone Bed in a Cretaceous Desert with Insights on Ontogeny and Behavior of Flying Reptiles. *PLoS ONE*. 9 (8): e100005. 2015. doi: 10.1371/journal.pone.0100005

MARKWICK, P.J. Crocodylian diversity in space and time: the role of climate in paleoecology and its implication for understanding K/T extinctions. *Paleobiology*. v. 24, p. 470– 497. 1998.

Marotti, G. The osteocyte as a wiring transmission system. *Journal of Musculoskeletal McGraw-Hill*, New York. 2000.

MÉNDEZ, A.H.; NOVAS, F.E.; IORI, F.V. New record of Abelisauroid Theropods from the Bauru Group (Upper Cretaceous), São Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, v. 17, p. 23–32. 2014. doi:10.4072/rbp.2014.1.03.

MENEGAZZO, M.C.; CATUANEANU, O.; CHANG, H.K. The South American retroarc foreland system: The development of the Bauru Basin in the back-bulge province. *Marin Petrol Geol.* p. 73-131e156. 2016.

MONTEFELTRO, F.C.; LAURINI, C.R.; LANGER, M.C. Multicusped crocodyliform teeth from the Upper Cretaceous (São José do Rio Preto Formation, Bauru Group) of São Paulo, Brazil. *Cretaceous Research* 30: 1279–1286. 2009.

MOOK, C.C. The evolution and classification of the Crocodylia. *J Geol.* v. 42, p. 295–304. 1934.

MULLENDER, M.G.R.; HUISKES, H.; VERSLEYEN, P BUMA. Osteocyte density and histomorphometric parameters in cancellous bone of the proximal femur in five mammalian species. *Journal of Orthopaedic Research* 14: 972-979. 1996.

NESBITT, S. J. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 352,1–292. 2011.

NOBRE, P.H.; SOUZA CARVALHO, I.; VASCONCELLOS, F.M.; SOUTO, P.R. Feeding behavior of the Gondwanic Crocodylomorpha *Mariliasuchus amarali* from the Upper Cretaceous Bauru Basin, Brazil. *Gondwana Research* 13: 139– 145. 2008.

O'CONNOR, P.M.; SERTICH, J.J.W.; STEVENS, N.J.; ROBERTS, E.M.; GOTTFRIED, M.D.; HIERONYMUS, T.L.; JINNAH ZA, RIDGLEY R, NGASALA SE, TEMBA J. The evolution of mammallike crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana. *Nature* 466: 748–751. 2010.

PADIAN, K.; LAMM, E. T. Bone histology of fossil tetrapods: advancing methods, analysis, and interpretation. Oakland, University of California Press, 285 p. 2013.

PEABODY, F.E. Annual growth zones in vertebrates (living and fossil). *Journal of Morphology* 108: 11-62. 1961.

PETERSEN, H. Die Organe des Skelettsystems. In W. v. Möllendorff (ed.), *Handbuch der mikroskopische Anatomie des Menschen*. Springer, Berlin. 1930.

POL, D.; NORELL, M. A. A new crocodyliform from Zos Canyon, Mongolia. *American Museum Novitates*, 3445, 1–36. 2004a

POL, D.; NORELL, M. A. A new gobiosuchid crocodyliform taxon from the Cretaceous of Mongolia. *American Museum Novitates*, 3458, 1–31. 2004b.

POL, D.; GASPARINI, Z.B. Crocodyliformes. In: Gasparini Z, Salgado L, Coria RA, eds. *Patagonian fossil reptiles*. Bloomington, IN: Indiana University Press, 116–142. 2007.

POL, D.; GASPARINI, Z. Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia, Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia. *J. Syst. Paleontol.* 7, 163–197. 2009. doi:10.1017/S1477201908002605.

POL, D.; TURNER, A. H.; NORELL, M. A. Morphology of the Late Cretaceous crocodylomorph *Shamosuchus djadochtaensis* and a discussion of neosuchian phylogeny as related to the origin of Eusuchia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 324, 1–103. 2009.

POL, D.; POWELL, J.E. A new sebecid mesoeucrocodylian from the Rio Loro Formation (Palaeocene) of north-western Argentina. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S7–S36. 2011.

POL, D.; NASCIMENTO, P.; CARVALHO, M.; RICCOMINI, A.B.; PIRES-DOMINGUES, R.A.; ZAHER, H. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. *PLoS ONE* 9: e93105. 2014. Doi: 10.1371/journal.pone.0093105.

PRICE, L.I. A new reptile from the Cretaceous of Brazil. *Divisão de Geologia e Mineralogia, Estudos e Notas Preliminares* 25: 1–8. 1945

PRICE, L.I. Os crocodilídeos da fauna da Formação Bauru do Cretáceo terrestre do Brasil Meridional. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 22: 473–490. 1950.

RAY, S.; MUKHERJEE, D.; S BANDYOPADHYAY, S. Growth patterns of fossil vertebrates as deduced from bone microstructure: case studies from India; J. Biosci. 34 661–672. 2009. Doi. 10.1007/s12038-009-0055-x

RICCOMINI, C. Arcabouço estrutural e aspectos do tectonismo gerador e deformador da Bacia Bauru no estado de São Paulo. Rev Bras Geoci 27(2): 153-162. 1997.

RICQLÉS, A.DE.; PADIAN, K.; HORNER, J.R. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. Annales de Paleontologie 89, 67–101. 2003

RIFF, D.; KELLNER, A.W.A. On the dentition of *Baurusuchus pachecoi* Price (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. Boletim do Museu Nacional, Nova Série, *Geologia* 59: 1–15. 2001.

RIFF, D.; SOUZA, R. G.; CIDADE, G. M.; MARTINELLI, A. G. ; SOUZA-FILHO, J. P. Crocodilomorfos: A maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. *Terrae* (Online), v. 9, p. 12-40. 2012.

SAYÃO, J.M.; BANTIM, R.A.M.; ANDRADE, R.C.L.P.; LIMA, F.J., SARAIVA, A.A.F., FIGUEIREDO, R.G., KELLNER, A.W.A. Paleohistology of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha, Neosuchia): Comments on growth strategies and lifestyle. PLoS ONE 11(5), e0155297. 2016. doi: 10.1371/journal.pone.0155297.

SCHEYER, T.M.; DESOJO, J.B. Paleohistology and external microanatomy of Rausuchian osteoderms (Archosauria: Pseudosuchia). *Palass.* 54 (6); 1289-1302. 2011.

SERENO PC, LARSSON HCE. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys* 28: 1–143. 2009.

SERENO, P. C. Basal Archosaurs. Society of Vertebrate Paleontology, v. 11, Memoir 2. 1991.

SERENO, P. C.; FORSTER, C. A.; ROGERS, R. R.; MONETTA, A. M. Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of Dinosauria. Nature, v.361, n.6407, p.64-66. 1993.

SERENO, P. C.; LARSSON, H. C. E.; SIDOR, C. A.; GADO, B. The giant crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. Science, 294, 1516–1519. 2001.

SIMÕES, T R.; WILNER, E; CALDWELL, M W.; WEINSCHÜTZ, LC.; KELLNER, A. W. A. A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. Nature Communications. 6: 8149. 2015. doi:10.1038/ncomms9149.

SOARES, P.C.; LANDIM, P.M.B.; FULFARO, V.J. SOBRIERO NETO, A.F. Ensaio de Caracterização estratigráfica do Cretáceo no estado de São Paulo: Grupo Bauru. Rev Bras Geocienc 10: 177-185. 1980.

STEEL, L. The palaeohistology of pterosaur bone: an overview. Zitteliana, B28:109-125. 2008.

STEIN, K.; CSIKI, Z.; ROGERS, K.C.; WEISHAMPEL, D.B.; REDELSTORFF, R.; CARBALLIDO, J.L.; SANDER, P.M. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). Proc Natl Acad Sci USA. 107:9258–9263. 2010

TUCKER AD. Validation of Skeletochronology to determine age of freshwater crocodiles (*Crocodylus johnstoni*). Mar Freshwater Res. 48, 343-51. 1997.

TURNER, A. H.; SERTICH, J. J. W. Phylogenetic history of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, 10,177–236. 2010.

VARRICCHIO, D.J.; SERENO, P.C.; ZHAO, X.; TAN, L.; WILSON, J.A.; LYON, G.H. Mudtrapped herd captures evidence of distinctive dinosaur sociality. *Acta Palaeontol Pol.* 53:567–578. 2008.

WASKOW, K., SANDER, P.M. Growth record and histological variation in the dorsal ribs of *Camarasaurus* sp. (Sauropoda). *J. Vert. Paleontol.*34 (4), 852–869. 2014.

WASKOW, K.; MATEUS, O. Dorsal rib histology of dinosaurs and a crocodile from western Portugal: Skeletochronological implications on age determination and life history traits. *C. R. Palevol.* 2017. doi.org/10.1016/j.crpv.2017.01.003.

WILBERG, E. The phylogenetic position of Thalattosuchia (Crocodylomorpha) and the importance of outgroup choice. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 187A. 2010.

WILBERG, E. W. Phylogenetic and morphometric assessment of the evolution of the longirostrine crocodylomorphs. PhD dissertation, University of Iowa, Iowa City. 2012.

WOODWARD, H.N.; HORNER, J.R.; FARLOW, J.O. Osteohistological evidence for determinate growth in the American Alligator. *J Herpetol*, 45(3):339-342. 2011. 77. 2011.

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

WU, X.C.; BRINKMAN, D.B.; LÜ, J.C. A new species of *Shantungosuchus* from the Lower Cretaceous of Inner Mongolia (China), with comments on *S. Chuhsienensis* Young, 1961 and the phylogenetic position of the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 210–229. 1994.

WU, X.C.; SUES, H.D.; DONG, Z.M. *Sichuanosuchus shuhanensis*, a new? Early Cretaceous Protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China), and the monophyly of Protosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 89–103. 1997.

YOUNG, M.T.; ANDRADE, M.B. What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany. *Zool J Linn Soc Lond* (157):551–585. 2009. doi:10.1111/j.1096-3642.2009.00536.x.

ZAHER, H.; POL, D.; CARVALHO, A.B.; RICCOMINI, C.; CAMPOS, D. NAVA, W. Redescription of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). *Am Mus Novit* 3512: 1-40. 2006.

ZAHER, H.D.; LANGER, M.C.; FARA, E.; CARVALHO, I.S.; ARRUDA, J.T. A mais antiga serpente (anilioidea) brasileira: Cretáceo Superior do Grupo Bauru, General Salgado, SP. *Paleontologia em Destaque* 44, 50–51. 2003.

ZERFASS, H.; CHEMALE, J.R.F.; SCHULTZ, C.L.; LAVINA, E. Tectonics and sedimentation in Southern South America during Triassic. *Sediment. Geol.* 166 (3e4), 265e292. 2004. dx.doi.org/10.1016/j.sedgeo.2003.12.008.

ZHAO, Q.; BENTON, M.J.; SULLIVAN, C.; SANDER, P.M.; XU, X. Histology and postural change during the growth of the ceratopsian dinosaur *Psittacosaurus lujiatunensis*. *Nat Commun.* 4:1–8. 2013.