



UNIVERSIDADE FEDERAL DO AMAZONAS - UFAM  
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - ICB  
PROGRAMA PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA - PPGZOO

## Revisão sistemática de Gavialoidea (Eusuchia: Crocodylia)

Yasmin Catarina Alves Dantas

Manaus - AM

Junho, 2025

Yasmin Catarina Alves Dantas

Revisão sistemática de Gavialoidea  
(Eusuchia: Crocodylia)

Dissertação submetida à avaliação como  
requisito, para a obtenção do título de Mestre em  
Zoologia no Programa de Pós- Graduação em  
Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas

Orientadora

Prof. Dra. Lucy Gomes de Souza

Coorientadores

Prof. Dr. Raphael Aquino Heleodoro

Prof Dr. Giovanne Mendes Cidade

Universidade Federal do Amazonas - UFAM

Instituto de Ciências Biológicas - ICB

Manaus - AM

Junho, 2025

Ficha Catalográfica

Elaborada automaticamente de acordo com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

---

D192r      Dantas, Yasmin Catarina Alves  
              Revisão sistemática de Gavialoidea (Eusuchia: Crocodylia) / Yasmin  
              Catarina Alves Dantas. - 2025.  
              153 f. : il., color. ; 31 cm.

              Orientador(a): Lucy Gomes de Souza.  
              Coorientador(a): Giovanne Mendes Cidade.  
              Coorientador(a): Raphael Aquino Heleodoro.  
              Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Amazonas, Programa  
              de Pós-Graduação em Zoologia, Manaus, 2025.

              1. Gavial. 2. Filogenia. 3. Tomistominae. 4. Longirostra. I. Souza, Lucy  
              Gomes de. II. Cidade, Giovanne Mendes. III. Raphael Aquino Heleodoro.  
              IV. Universidade Federal do Amazonas. Programa de Pós-Graduação em  
              Zoologia. V. Título

---

# AGRADECIMENTOS

---

Quero, primeiramente, agradecer à minha orientadora prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Lucy Gomes de Souza, que me aceitou como aluna e tem me guiado desde a época da faculdade nos estudos sobre paleontologia de crocodilianos, me dando oportunidades de trabalhar em coleções do MUSA e UFAM, além de compartilhar comigo conhecimentos e discussões, desde a paleontologia até a filosofia.

Agradeço também a ambos os meus co-orientadores, prof. Dr. Giovanne Mendes Cidade e prof. Dr. Raphael Aquino Heleodoro por me auxiliarem quando Lucy não podia, e principalmente, serem compreensivos quando eu mesma passava por momentos difíceis. Os dois sempre apresentaram discussões e correções muito pertinentes ao trabalho, que possibilitou dele estar agora sendo finalizado.

Gostaria de agradecer ao Gil, por ter sido tão compreensivo, solícito e acolhedor desde o início desse mestrado, sempre estando disposto a ajudar nas questões burocráticas envolvendo a bolsa ou o próprio programa de pós. Aproveito e deixo aqui meus profundos agradecimentos a todo o corpo docente do PPGZOO, que contribuíram demais para a minha formação acadêmica. Aprendi muito com cada um dos professores, que influenciaram a pesquisadora que sou hoje.

Agradeço também as professoras Valquíria e Rosemary, do laboratório de geologia da UFAM por permitirem que eu estudasse e organizasse o acervo fóssil da universidade, foi uma experiência enriquecedora e confesso, divertida.

Aos colegas do LaBiSPa, meus profundos agradecimentos por terem feito parte dessa jornada, ajudando não só em questões acadêmicas, mas no âmbito pessoal. Fiz amizades nesse laboratório, que mesmo que perdemos contato no futuro, lembrarei com carinho de cada um pelo resto de minha vida, assim como aos colegas do Vórtex, que não possuo nem palavras para descrever a minha gratidão à essas pessoas tão maravilhosas que foram essenciais no decorrer das atividades na UFAM.

Obrigada a todos os membros das bancas e a todos que prestigiaram minhas apresentações em congressos, todas as críticas, elogios e dicas contribuíram imensamente para o presente trabalho.

Agradecimentos especiais vão para os membros da minha família; meu pai, minha mãe e minha avó, que sempre me apoiaram em minha busca por conhecimento e que não me



deixaram desistir de meus sonhos. Meu irmão Pedro e minha querida melhor amiga, que considero como uma irmã, Marcela, que mesmo em momentos mais difíceis, nunca deixamos de dar boas risadas juntos. E claro, não posso esquecer de meu companheiro, Guilherme Jansen, que aguentou noites de choro, crises de ansiedade ao meu lado e foi essencial para que eu enfim finalizasse essa dissertação.

Agradeço à Willi Henning Society pela disponibilização gratuita do programa TNT (Tree Analysis using New Technology) e ao site Paleobiology database pelas informações de localidade e idade dos espécimes fósseis e das formações fossilíferas.

Por fim, agradeço à FAPEAM por esses dois anos de bolsa, que sem ela, não teria sido capaz de desenvolver esse projeto até o final.

# Revisão Sistemática de Gavialoidea (Eusuchia: Crocodylia)

Autor: Yasmin Catarina Alves Dantas

Orientadora: Profa. Dra. Lucy Gomes de Souza

Coorientador: Prof. Dr. Raphael Aquino  
Heleodoro

Coorientador: Prof. Dr. Giovanne Mendes  
Cidade

## Resumo

Crocodylia é um clado que compreende espécies como aligátors, jacarés, crocodilos, tomistoma e o gavial. Estudos recentes propõem uma grande dicotomia dentro de Crocodylia: Brevirostres e Longirostres. Os Brevirostres seriam aqueles que derivam de um ancestral com um rostro curto (embora algumas formas longirostrinas derivem dentro deste clado, e.g., o gênero *Mecistops*), já os Longirostres são aqueles que derivam de um ancestral de rostro alongado. O presente estudo reavalia as relações filogenéticas do clado Longirostres (Gavialoidea, “Thoracosaurinae” e Tomistominae). Análises morfológicas e moleculares apresentam resultados divergentes quanto à posição das espécies longirostras entre os crocodilianos, e considerando Longirostres suas relações internas também não estão claras. A falta de caracteres homólogos do pós-crânio, aliada à falta de ilustrações dos homólogos existentes e a má interpretação de tais caracteres pode resultar em dados enviesados; é imprescindível a revisão destes homólogos, aliada com suas respectivas ilustrações, para facilitar a codificação em futuros estudos. No presente trabalho, foram estudadas 48 espécies do clado Longirostres e analisados 155 caracteres homólogos morfológicos com a adição de cada uma de suas respectivas ilustrações. A árvore filogenética final contém 45 espécies e, nela, foi possível averiguar a divisão clara que existe entre Tomistominae e Gavialoidea, com Gavialoidea sendo separado em dois grandes grupos (Gavialinae e Gryposuchinae), enquanto Tomistominae apresentou a formação de quatro grandes clados que precisam de mais estudos para sua validação definitiva.

*Palavras-chave:* Gavial, filogenia, Tomistominae.

Autor: Yasmin Catarina Alves Dantas

Orientador: Profa. Dra. Lucy Gomes de Souza

Coorientador: Prof. Dr. Raphael Aquino  
Heleodoro

Coorientador: Prof. Dr. Giovanne Mendes  
Cidade

## Abstract

Crocodylia is a clade that comprises species such as alligators, caimans, crocodiles, tomistoma and the gharial. Recent studies have proposed a major dichotomy within Crocodylia: Brevirostres and Longirostres. Brevirostres are those that derive from an ancestor with a short rostrum (although some longirostrine forms derive within this clade, e.g., the genus *Mecistops*), while Longirostres are those that derive from an ancestor with an elongated rostrum. The present study reevaluates the phylogeny of these Longirostres clade (Gavialoidea, "Thoracosaurinae" and Tomistominae). Morphological and molecular analyses have shown divergent results regarding the position of these longirostres species among crocodylians, and considering Longirostres, their internal relationships are also unclear. The lack of homologous characters of the postcranium, combined with the lack of illustrations of existing homologues and the misinterpretation of such characters may result in biased data; it is essential to review these homologues, together with their respective illustrations, to facilitate coding in future studies. In the present work, 48 species of the Longirostres clade were studied and 155 morphological homologous characters were analyzed with the addition of each of their respective illustrations. The final phylogenetic tree contains 45 species, and, in it, it was possible to verify the clear division that exists between Tomistominae and Gavialoidea, with Gavialoidea being separated into two large groups (Gavialinae and Gryposuchinae), while Tomistominae presented the formation of four large clades that require further studies for their definitive validation.

*Keywords:* Gharial, phylogeny, Tomistominae.

# SUMÁRIO

<b>Introdução</b>	<b>10</b>
1.1 <i>Origem e evolução de Crocodylia</i>	10
1.2 <i>“Longirostríneos”</i>	12
1.3 <i>Filogenias Morfológicas x Filogenias Moleculares</i>	18
1.4 <i>Clados problemáticos</i>	20
1.5 <i>Homólogos problemáticos</i>	22
<b>Objetivos</b>	<b>25</b>
2.1 <i>Objetivo geral</i>	25
2.2 <i>Objetivos específicos</i>	25
<b>Material e métodos</b>	<b>26</b>
3.1 <i>Levantamento de dados</i>	26
3.2 <i>Revisão dos caracteres homólogos</i>	29
3.3 <i>Análises filogenéticas</i>	29
<b>Resultados</b>	<b>31</b>
4.1 <i>Revisão e ilustração dos caracteres homólogos</i>	31
4.2 <i>Análises filogenéticas</i>	111
4.3 <i>Sinapomorfias dos clados</i>	117
<b>Discussão</b>	<b>123</b>
5.1 <i>“Thoracosaurinae”</i>	123
5.2 <i>Brasilosuchus mendesi</i>	126
5.3 <i>Gavialoidea</i>	130
5.4 <i>Tomistominae</i>	135
<b>Conclusão</b>	<b>141</b>
<b>Referências</b>	<b>142</b>

## 1

## Introdução

### 1.1 Origem e evolução de Crocodylia

O clado Crocodylia Owen, 1842 é definido como sendo formado pelo ancestral comum mais recente dos crocodilomorfos vivos *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802), *Crocodylus niloticus* Laurenti, 1768 e *Gavialis gangeticus* (Gmelin, 1789) e todos os seus descendentes (Benton e Clark, 1988; Brochu *et al.*, 2009). O clado teve origem no Cretáceo da América do Norte, cerca de 80 milhões de anos (Brochu, 2003), onde o ambiente de mares internos (Figura 1) proporcionou um ambiente propício para a evolução e diversificação desse clado, que possui muitas adaptações para um estilo de vida semi-aquático (Grigg & Kirshner, 2015; Mannion *et al.*, 2015).

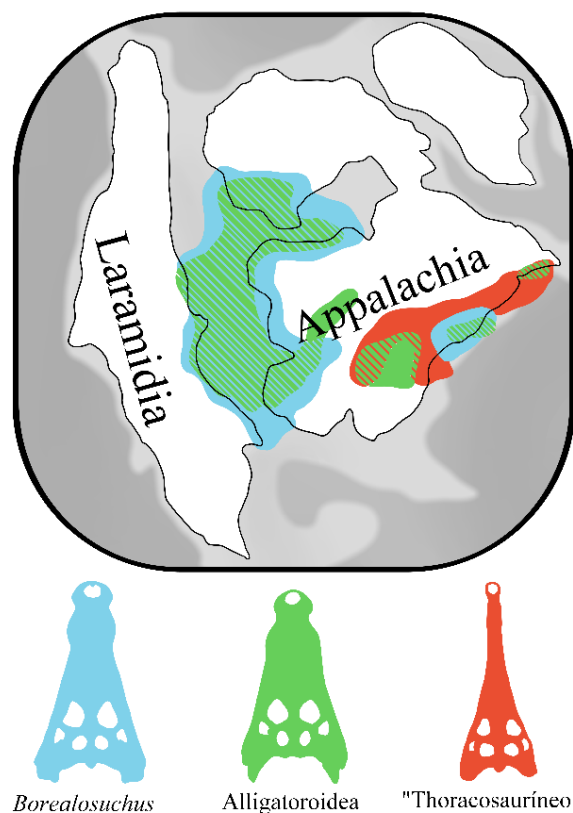


Figura 1 – Representação esquemática de como era a América do Norte no final do Cretáceo, com os mares internos separando os dois grandes continentes da Laramidia e Appalachia. Nele observamos as três linhagens de Crocodylia que ocorriam naquele momento (*Borealosuchus*, Alligatoroidea e os “Thoracosauríneos”). Mapa feito com base na ilustração de Sampson *et al.*, 2010.

A maioria dos crocodilianos pertence a um dos três grandes grupos vivos, seguindo as vertentes das filogenias com dados morfológicos: Alligatoroidea Gray, 1844, Crocodyloidea Fitzinger, 1826 e Gavialoidea Hay, 1930 (Brochu, 2003; Brochu 2013). Os três clados estão restritos às regiões tropicais de clima quente do globo (Figura 2), e estão totalmente extintos no continente Europeu (Grigg & Kirshner, 2015; Brochu, 2003) e Antártica (Willis & Stilwell, 2000). No entanto, o grupo é rico em registros fósseis que podem ser encontrados em quase todos os continentes do globo (Brochu, 2003), com uma diversidade ampla que engloba muitos clados completamente extintos, como Planocraniidae Li, 1976 e o gênero *Borealosuchus* Brochu, 1997 (Brochu, 2013).

Dos grupos vivos, Alligatoroidea estão todos os animais conhecidos popularmente como aligátors e jacarés, atualmente representados por oito espécies vivas, que podem ser encontradas em toda a extensão das Américas e em regiões da China (Brochu, 1999).

Crocodyloidea é um clado cosmopolita e nele estão as espécies popularmente chamadas de crocodilos, os crocodilos-anões e o único vivo da família Tomistominae Kälin, 1955, o *Tomistoma schlegelii* (Müller, 1838) que pode ser encontrado em regiões da Malásia (Brochu, 2000). E, por fim, em Gavialoidea temos o único representante vivo do clado, *Gavialis gangeticus* do sul da Ásia (Índia e Nepal, e historicamente no Paquistão, Butão, Bangladesh e Mianmar).

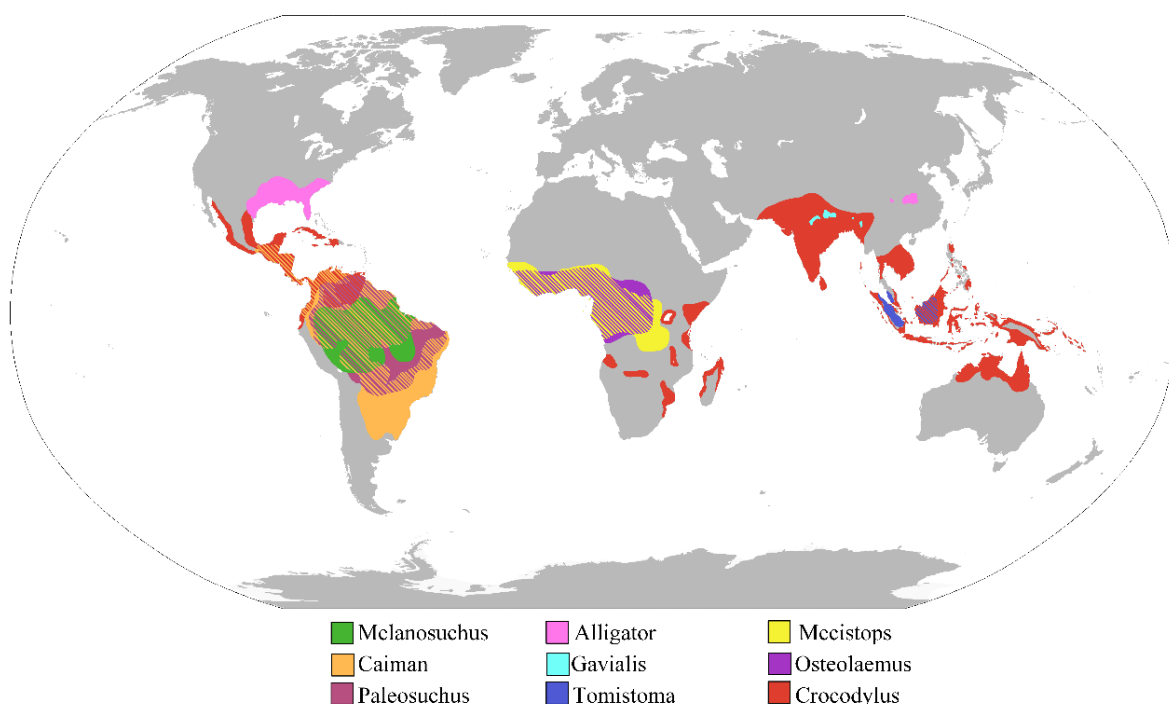


Figura 2 – Mapa da distribuição atual dos gêneros de Crocodylia. Informações da distribuição retirados do site: <https://www.iucnredlist.org>. Mapa base retirado do site: [https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank\\_maps#](https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank_maps#)

Há, ainda, a classificação de Crocodylia em Brevirostres Zittel, 1890 e Longirostres Zittel, 1890, onde Brevirostres engloba o ancestral comum de Alligatoroidea e Crocodyloidea e todos os seus descendentes (Brochu, 1999). Estes são todos os crocodilianos que possuem um focinho relativamente mais curto se comparado com espécies de Gavialoidea ou *Thoracosaurus* Leidy, 1852. A definição de Longirostres, por outro lado, depende do contexto em que está inserido. Harshman e colaboradores (2003) definem Longirostres como englobando o ancestral comum de *Crocodylus niloticus*, *Gavialis gangeticus* e todos os seus descendentes; já Brochu (1999; 2004), trata Longirostres não como um clado, mas como uma forma de chamar morfologicamente esses crocodilianos com focinho comprido e dentição homodonte, chamando-os de táxons “longirostríneos”.

No presente trabalho, usaremos o termo “longirostríneos” para definir todas as espécies dentro de Gavialoidea, “Thoracosaurinae” e Tomistominae, levando em consideração de que se trata de um grupo monofilético, seguindo a vertente de estudos de filogenia de Salas-Gismondi e colaboradores, 2016, Iijima e colaboradores, 2022, e Burke e colaboradores, 2024a e 2024b.

## 1.2 “Longirostríneos”

Em “longirostríneos” (segundo a definição Brochu 1999; 2004), existem três grupos a serem abordados: Gavialoidea, “Thoracosaurinae” Nopcsa 1928 (este, por sua vez, uma subfamília dentro de Gavialoidea, mas recuperado como um clado a parte em trabalhos filogenéticos futuros como Lee & Yates, 2018) e os Tomistominae (recuperados como subfamília de Crocodyloidea em trabalhos antigos, mas como parte de Gavialoidea em trabalhos posteriores). Esses grupos se divergem dos demais por sua anatomia do crânio com um rostro alongado e tubular e uma tendência ao aumento do número de dentes (Brochu, 2003). Os três grupos estão ilustrados na Figura 3 abaixo, com suas diferenciações morfológicas.

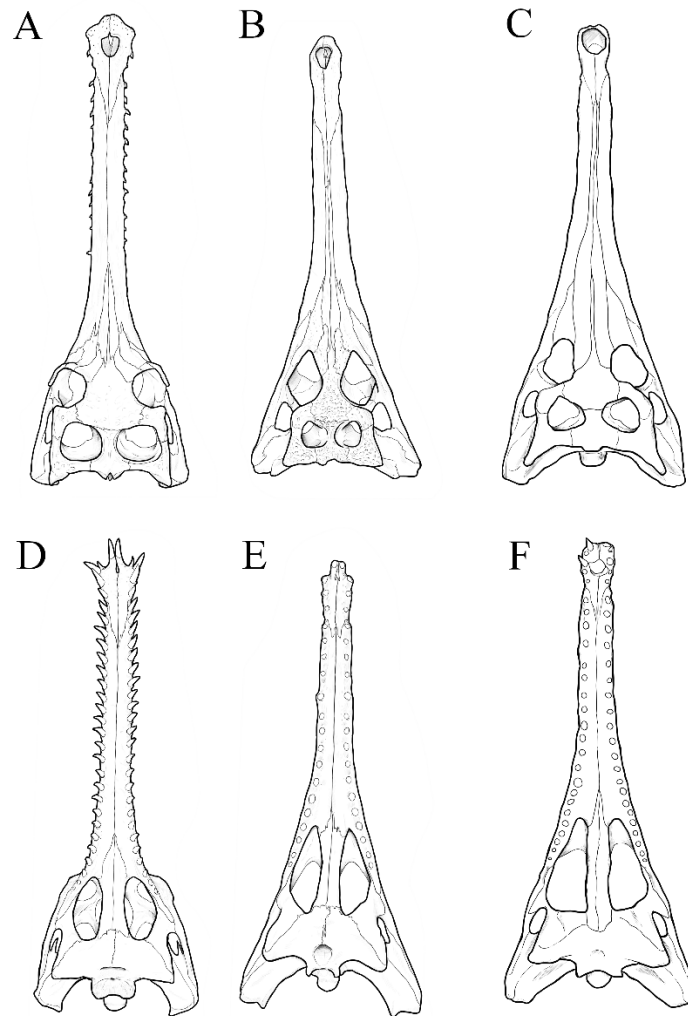


Figura 3 – Ilustração para comparação morfológica dos crânios de *Gavialis gangeticus* (Gavialoidea baseado no crânio UF 118998), *Tomistoma schlegelii* (Tomistominae baseado no crânio TMM 6342) e *Eothoracosaurus mississippiensis* (“Thoracosauríneo” Modificado de Brochu, 2004) respectivamente, nas vistas dorsal (A, B, C) e ventral (D, E, F). Nota-se a maior quantidade de alvéolos presente em Gavialoidea, assim como a lateral de suas órbitas são bem-marcadas no osso. O forame incisivo de *Eothoracosaurus* é maior se comparado aos outros dois clados.

“Thoracosaurinae” já foram descritos como uma família (Cope, 1871) e subfamília (Nopcsa, 1928) quando recuperados como um clado monofilético, mas a maioria dos trabalhos hoje concorda que são um agrupamento parafilético. Existem trabalhos em que foi sugerida a hipótese de que eles possuem relação com Tomistominae (Andrews, 1906; Troxell, 1925; Steel, 1973) por conta de várias características, posteriormente apontadas por Brochu (2003) serem plesiomorfias, tal como o contato dos nasais com a pré-maxila; outros trabalhos, no entanto, apontavam que possuíam relações com Gavialoidea (Brochu, 1997; Brochu, 2004; Jouve *et al.*, 2014; Iijima *et al.*, 2022); ainda há, adicionalmente, a vertente de que são um grupo-irmão aos crocodilianos, ficando fora do grupo-coroa Crocodylia (Rio & Mannion, 2021; Salas-Gismondi *et al.*, 2022).

Em termos biogeográficos, “Thoracosaurinae” surgiram na América do Norte, durante a idade do Campaniano (cerca de 83-72 milhões de anos) com dispersões ocorrendo para a Europa, onde podem ser encontrados em vários países, como a França, até a idade do



Ipresiano (cerca de 56-47 milhões de anos) onde são encontrados em depósitos de rochas marinhas (eg. Brochu, 2004; Brochu, 2006; Brignon, 2017), a tabela 1 abaixo indica as informações biogeográficas desses animais. Essa dispersão pelo oceano foi possível graças às diversas adaptações que eles possuíam para o ambiente marinho (Burke *et al.*, 2024a), tais como um protuberante canal entre os nasais e lacrimais que podem abrigar glândulas de sal.

Tabela 1 – Dados de distribuição geográfica e de idade dos longirostríneos.

<b>Espécie</b>	<b>Formação</b>	<b>Idade</b>	<b>Fonte</b>
<i>"Tomistoma"</i> <i>calaritanum</i> Capellini, 1890	Calcarì de Cagliari, Itália	Mioceno	Nicholl <i>et al.</i> , 2020
<i>"Tomistoma"</i> <i>gaudense</i> (Hulke, 1871)	Clobigerina limestone, Malta	Mioceno	Nicholl <i>et al.</i> , 2020
<i>"Tomistoma"</i> <i>lusitanica</i> , (Vianna & Moraes, 1945)	Quinta da Farinheira, Portugal	Mioceno	Antunes, 1961
<i>Aktiogavialis caribesi</i> Salas-Gismondi <i>et al.</i> , 2018	Urumaco, Venezuela	Mioceno	Salas-Gismondi <i>et al.</i> , 2018
<i>Aktiogavialis</i> <i>puertoricensis</i> Véles- Juarbe <i>et al.</i> , 2007	San Sebastián, Porto Rico	Mioceno	Véles-Juarbe <i>et al.</i> , 2007
<i>Argochampsia krebsi</i> Hua & Jouve, 2004	Couche II, Marrocos	Paleoceno	Hua & Jouve, 2004
<i>Brasilosuchus</i> <i>mendesii</i> Souza-Filho & Bocquentin- Villanueva, 1989	Solimões, Brasil	Mioceno	Souza-Filho & Bocquentin-Villanueva, 1989
<i>Charactosuchus</i> <i>fieldsii</i> Langston, 1965	Honda, Colômbia	Mioceno	Langston, 1965
<i>Dadagavialis gunai</i> Salas-Gismondi <i>et al.</i> , 2018	Cucaracha, Panama	Mioceno	Salas-Gismondi <i>et al.</i> , 2018
<i>Dolicochampsia</i> <i>minima</i> Gasparini & Buffetaut, 1980	Yacoraite, Argentina	Cretáceo	Gasparini & Buffetaut, 1980
<i>Dollosuchoides</i> <i>densmodei</i> Brochu, 2007	Maransart, Bélgica	Eoceno	Brochu, 2007
<i>Eogavialis africanum</i> (Andrews, 1905)	Qasr el-Sagha, Egito	Eoceno	Andrews, 1905
<i>Eogavialis andrewsi</i> (Storrs, 2003)	Nawata, Quênia	Mioceno	Storrs, 2003
<i>Eogavialis</i> <i>gavialoides</i> (Andrews, 1906)	Jebel Qatrani, Egito	Eoceno	Andrews, 1906
<i>Eosuchus lerichei</i> Dollo, 1907	Hannut, França	Paleoceno	Brochu, 2007
<i>Eosuchus minor</i>	Manasquan,	Paleoceno	Marsh, 1870; Brochu,

(March, 1870)	EUA		2006
<i>Eothoracosaurus mississippiensis</i> Brochu, 2004	Ripley, USA	Cretáceo	Brochu, 2004
<i>Gavialis bengawanichus</i> Dubois, 1908	Indonésia, Tailândia	Pleistoceno	Martin <i>et al.</i> , 2012; Martin, 2019
<i>Gryposuchus colombianus</i> Langston, 1965	Honda, Colômbia	Mioceno	Langston, 1965
<i>Gryposuchus croizati</i> Riff & Aguilera, 2008	Urumaco, Venezuela	Mioceno	Riff & Aguilera, 2008
<i>Gryposuchus jessei</i> Gürich, 1912	Solimões, Brasil	Mioceno	Souza <i>et al.</i> , 2018
<i>Gryposuchus neogaeus</i> (Burmeister, 1885)	Entre Rios, Argentina	Mioceno	Riff & Aguilera, 2008
<i>Gryposuchus pachakamue</i> Salas-Gismondi <i>et al.</i> , 2016	Pebas, Peru	Mioceno	Salas-Gismondi <i>et al.</i> , 2016
<i>Gunggamarandu maunala</i> Ristevski <i>et al.</i> , 2021	Darling Downs, Austrália	Plioceno	Ristevski <i>et al.</i> , 2021
<i>Hanyusuchus sinensis</i> Iijima <i>et al.</i> , 2022	Dalin Brigade, China	Pleistoceno	Iijima <i>et al.</i> , 2022
<i>Hesperogavialis cruxenti</i> Bocquetin & Buffetaut, 1981	Urumaco, Venezuela	Mioceno	Bocquetin-Villanueva & Buffetaut, 1981
<i>Ikanogavialis gameroi</i> Sill, 1970	Urumaco, Venezuela	Mioceno	Sill, 1970
<i>Kentisuchus astrei</i> Jouve, 2015	Issel, França	Eoceno	Jouve, 2015
<i>Kentisuchus spenceri</i> (Buckland, 1836)	London clay, Inglaterra	Eoceno	Brochu, 2007
<i>Maomingosuchus acutirostris</i> Massone <i>et al.</i> , 2022	Na Duong, Vietnam	Eoceno	Massone <i>et al.</i> , 2021
<i>Maomingosuchus petrolica</i> (Yeh, 1958)	Maoming series, China	Eoceno	Yeh, 1958; Shan <i>et al.</i> , 2017
<i>Maroccosuchus zennaroi</i> Jonet & Wouters, 1977	Oued Zem, Marrocos	Eoceno	Jouve <i>et al.</i> , 2014
<i>Megadontosuchus Arduini</i> (De Zigno, 1880)	Orizzonte ri Roncà, Itália	Eoceno	Piras <i>et al.</i> , 2007
<i>Melitosaurus champsoides</i> Owen, 1850	Globigerina limestone, Malta	Mioceno	Nicholl <i>et al.</i> , 2020
<i>Ocepesuchus africanus</i> Jouve <i>et al.</i> , 2008	Oulad Abdoun, Marrocos	Cretáceo	Jouve <i>et al.</i> , 2008
<i>Paratomistoma courtii</i> Brochu & Gingerich, 2000	Gehannam, Egito	Eoceno	Brochu & Gingerich, 2000

<i>Penghusuchus pani</i> Shan <i>et al.</i> , 2009	Panghu island, Taiwan	Mioceno	Shan <i>et al.</i> , 2009
<i>Piscogavialis</i> <i>jugaliperforatus</i> Kraus, 1998	Pisco, Peru	Mioceno	Kraus, 1998
<i>Rhamphosuchus</i> <i>crassidens</i> Falconer & Cautley, 1840	Siwalik hills, Paquistão	Plioceno	Lydekker, 1888
<i>Sacacosuchus</i> <i>cordovai</i> Salas- Gismondi <i>et al.</i> , 2022	Pisco, Peru	Mioceno	Salas-Gismondi <i>et al.</i> , 2022
<i>Siquisiquesuchus</i> <i>venezuelensis</i> Brochu & Rincón, 2004	Siquisique, Venezuela	Mioceno	Brochu & Rincón, 2004
<i>Suteksuchus dowsoni</i> (Fourtau, 1920)	Moghara, Egito	Mioceno	Burke <i>et al.</i> , 2024
<i>Thecachampsa</i> <i>antiqua</i> (Leidy, 1851)	Choptank, USA	Mioceno	Myrick, 2001; Weems, 2018
<i>Thecachampsa</i> <i>americana</i> (Leydi, 1852)	Choptank, USA	Mioceno	Myrick, 2001; Weems, 2018
<i>Thoracosaurus</i> <i>neocesariense</i> (de Kay, 1842)	Ripley, USA	Cretáceo	Carpenter, 1983
<i>Toyotamaphimeia</i> <i>machikanensis</i> (Kabatake <i>et al.</i> , 1965)	Ibaraki, Japão	Pleistoceno	Kobayashi <i>et al.</i> , 2006
<i>Toyotamaphimeia</i> <i>taiwanicus</i> (Shikama, 1972)	Tso-chen, Taiwan	Pleistoceno	Cho & Tsai, 2023
<i>Xaymacachampsus</i> <i>kugleri</i> (von Berg, 1969)	Guys hill, Jamaica	Eoceno	Vélez-Juarbe & Brochu, <i>no prelo</i>

Já o clado Gavialoidea é definido como todos os crocodilianos mais proximamente relacionados ao vivente *Gavialis gangeticus* que a *Crocodylus niloticus* e *Alligator mississippiensis*. Todos são animais com diversas modificações no crânio que tornam sua morfologia característica, tais como: separação dos ossos nasais e da pré-maxila; sínfise mandibular longa, a qual o esplenial faz parte, e geralmente ultrapassando o 15° alvéolo dentário; uma grande quantidade de alvéolos maxilares (geralmente ultrapassando 20); órbitas arredondadas com projeção dorsal do osso lacrimal e jugal (Brochu, 2003; Souza, 2015); pré-frontal curto e lacrimal longo, com extenso contato com os nasais (Sill, 1970).

Apesar da morfologia do rostro derivada que Gavialoidea possui, sua caixa craniana e sistema eustaquiano são semelhantes às espécies irmãs de Crocodylia, o que, em inferências filogenéticas com bases de dados morfológicos, estabelece Gavialoidea como um dos primeiros clados a divergir (Brochu, 2004; Brochu, 2006), mesmo que as espécies

mais antigas de Gavialoidea (fora os “Thoracosauríneos”) datam do Eoceno superior (37.2-33.9) da África (Andrews, 1906).

Sistematicamente, há dois grandes clados dentro de Gavialidae Adams, 1954: os Gryposuchinae Vélez-Juarbe *et al.*, 2007 (gaviais americanos) e os Gavialinae Nopcsa, 1923 (gaviais asiáticos) (Hua & Jouve, 2004; Jouve *et al.*, 2008; Riff & Aguilera, 2008). Apesar de, hoje, restar apenas o gavial indiano, a diversidade do grupo já foi bem mais extensa, com a maior abundância de fósseis sendo encontrada na América do Sul, no clado Gryposuchinae (Riff, *et al.*, 2010; Souza, 2015).

Por fim, o clado Tomistominae é composto por espécies que, apesar de também possuírem um focinho comprido e dentição homodonte, não apresentam as diversas modificações no crânio que Gavialoidea possuem, nem a tão extensa quantidade de alvéolos maxilares que, neste grupo, se limita a até 19. Esse clado é representado por apenas uma espécie vivente, mas foi um grupo bastante diversificado e com uma distribuição cosmopolita, com suas espécies mais antigas datando do Eoceno inferior (56-47 milhões de anos) do norte da África (Jouve *et al.*, 2014) até espécies tão recentes como *Hanyusuchus sinensis*, recuperado da era do bronze (Holoceno, 5300-3200 anos atrás) na China (Iijima *et al.*, 2022).

As relações internas de Tomistominae ainda não estão claras, com filogenias como Cho e Tsai (2023) inferindo a relação de parentesco próxima das espécies asiáticas (*Hanyusuchus sinensis*, *Penghusuchus pani* e o gênero *Toyotomaphimeia*), o que não ocorre em trabalhos como Ristevski e colaboradores, 2021. Da mesma forma, Rio e Mannion, 2021 inferem uma relação próxima da espécie *Tomistoma lusitanica* com o gênero *Thecachampsa*, o que não é recuperado por outras filogenias (Ristevski *et al.*, 2021; Salas-Gismondi *et al.*, 2022; Iijima *et al.*, 2022). A avaliação das relações internas de Tomistominae seria importante, não só para elucidar as dúvidas sobre os dois exemplos acima, como para possivelmente identificar novos clados dentro do grupo.

O mapa na Figura 4 ilustra a disposição desses animais longirrostríneos, mostrando sua distribuição cosmopolita e de idades variadas.

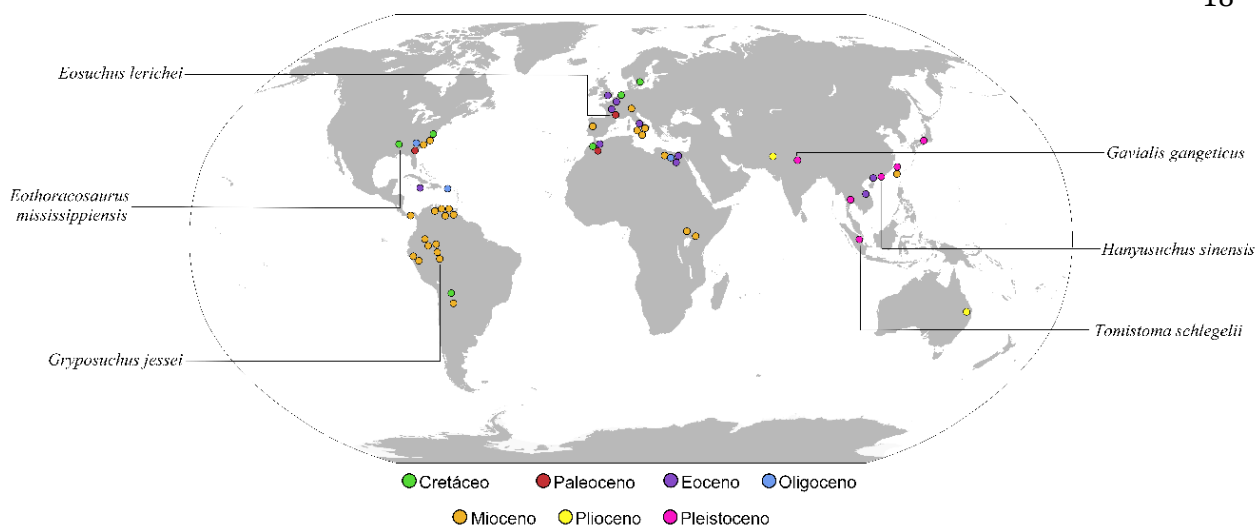


Figura 4 – Mapa da distribuição geral dos longirostríneos, com *Eothoracosaurus mississippiensis* e *Eosuchus lerichei* sendo exemplos de Thoracosauríneos; *Gryposuchus jessei* e *Gavialis gangeticus*, exemplos de Gavialoidea; *Hanyusuchus sinensis* e *Tomistoma schlegelii* como exemplos de Tomistominae. Dados de distribuição e idade referenciados na Tabela 1 acima. Mapa base retirado do site: [https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank\\_maps#](https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank_maps#)

### 1.3 Filogenias Morfológicas x Filogenias Moleculares

Existem divergências históricas entre os resultados de análises filogenéticas baseadas em dados morfológicos e moleculares (Harshman *et al.*, 2003; Rio & Mannion, 2021). Uma das grandes discussões derivadas de tais divergências se deve ao posicionamento do clado Gavialoidea (Figura 5). Essa divergência se tornou amplamente conhecida como “o problema do gavial” (como muito citada por Rio & Mannion, 2021).

Nas inferências filogenéticas baseadas em dados morfológicos, a árvore recuperada apresentava “Thoracosaurinae” como pertencentes ao grupo Gavialoidea, além de mostrar este clado como sendo o primeiro clado a divergir em Crocodylia, enquanto *T. schlegelii* e os outros Tomistominae formam um clado dentro de Crocodyloidea (Brochu, 1997; Brochu, 2004; Jouve *et al.*, 2014).

Já nas filogenias moleculares, Alligatoroidea seria o primeiro grupo a se divergir e Gavialoidea seria o grupo irmão de Tomistominae, com ambos os grupos longirostríneos sendo Crocodyloidea derivados (Harshman *et al.*, 2003; Lee & Yates, 2018; Iijima & Kobayashi, 2019; Rio & Mannion, 2021).

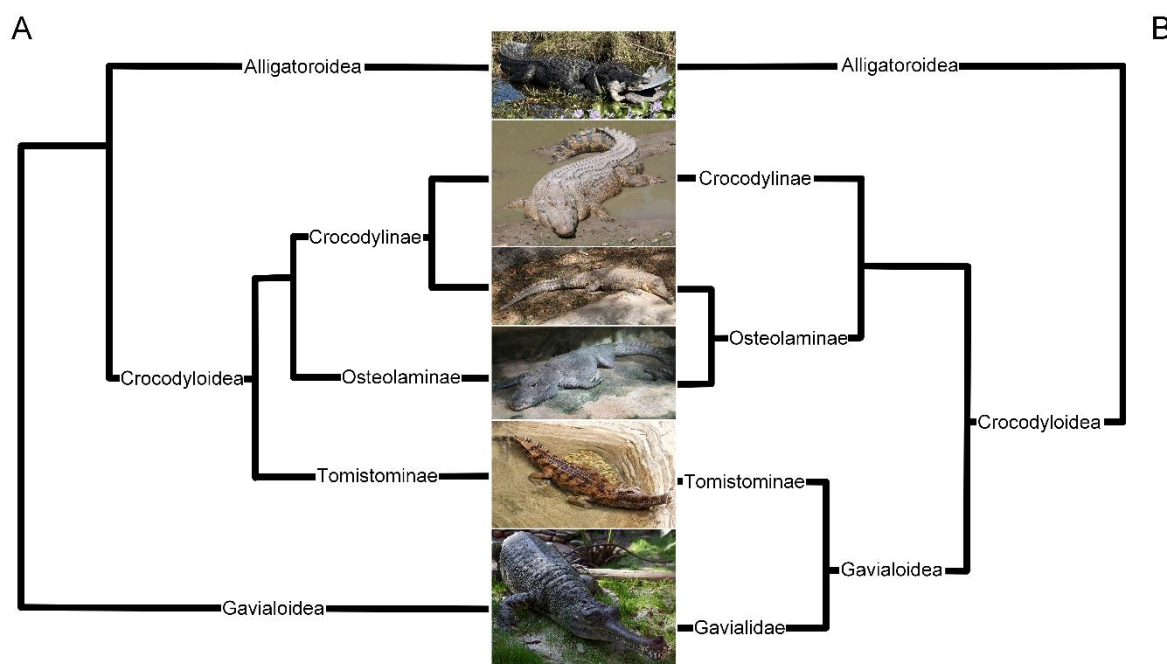


Figura 5 – Representação esquemática das diferentes relações filogenéticas dos Crocodylia vivos, onde “A” se baseia nas análises e evidências morfológicas e “B” se baseia nas análises e evidências moleculares. De cima para baixo, *Alligator mississippiensis* (disponível em: [https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/0f/American\\_Alligator%2C\\_Big\\_Cypress\\_National\\_Preserve%2C\\_Ochopee%2C\\_FL%2C\\_US\\_imported\\_from\\_iNaturalist\\_photo\\_345267533.jpg](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/0/0f/American_Alligator%2C_Big_Cypress_National_Preserve%2C_Ochopee%2C_FL%2C_US_imported_from_iNaturalist_photo_345267533.jpg)); *Crocodylus porosus* (disponível em: <https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/43/SaltwaterCrocodile%28%27Maximo%27%29.jpg>); *Mecistops leptorhynchus* (disponível em: [https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/9e/Mecistops\\_leptorhynchus\\_2009.jpg](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/9/9e/Mecistops_leptorhynchus_2009.jpg)); *Osteolaemus* sp. (disponível em: [https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/14/Crocodile\\_nain\\_aquarium\\_porte\\_dorée\\_Paris.JPG](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/14/Crocodile_nain_aquarium_porte_dorée_Paris.JPG)); *Tomistoma schlegelii* (disponível em: [https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/fd/Tomistoma\\_schlegelii\\_false\\_gharial\\_LA\\_zoo\\_03.jpg](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/f/fd/Tomistoma_schlegelii_false_gharial_LA_zoo_03.jpg)); *Gavialis gangeticus* (disponível em: [https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/17/Indian\\_Gharial\\_Crocodile\\_Digon3.JPG](https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/1/17/Indian_Gharial_Crocodile_Digon3.JPG)).

Esse resultado molecular das árvores tem sido recuperado até mesmo em trabalhos que utilizam dados morfológicos (eg. Salas-Gismondi *et al.*, 2022), o que demonstra como a forma de analisar os homólogos de Crocodylia tem se modificado e que os esforços para resolver o “problema do gavial” continuam.

Há também divergências dentro de Gavialoidea. Nem sempre Gryposuchinae e Gavialinae são recuperados como grupos irmãos (Jouve *et al.*, 2014). Essa classificação é vista em trabalhos como do Brochu (1997, 2004) e Salas-Gismondi *et al.* (2022), no entanto, em diversos outros trabalhos Gryposuchinae é recuperado como um grupo parafilético, e nem mesmo *Gryposuchus* seria um gênero monofilético (eg. Jouve *et al.*, 2014; Lee & Yates, 2018; Rio & Mannion 2021).

## 1.4 Clados problemáticos

Como mencionado anteriormente, há discordâncias entre os autores se Gryposuchinae seria ou não um clado (Jouve *et al.*, 2014; Lee & Yates, 2018; Rio & Mannion, 2021). Apesar da maioria dos trabalhos concordarem em este ser um clado, o fato de haver divergências pode indicar que as diferentes formas de se analisar os dados existentes não esteja concordando em todas as análises, no sentido de que, além de utilizarem formas de análises distintas (buscas heurísticas e exaustivas), nem sempre todos os homólogos são utilizados nessas análises, sendo que alguns podem ser definitivos para se juntar ou separar o grupo.

Há também diversas hipóteses a respeito das relações internas dentro de Tomistominae e Gavialoidea. Nos trabalhos de Brochu (1997; 2004), há a concordância de que Gryposuchinae, Gavialinae e as formas africanas como *Eogavialis* são Gavialoidea, enquanto os clados do gênero *Tomistoma*, *Gavialosuchus* e *Paratomistoma* ocupam um lugar dentro de Tomistominae. Essa tendência permanece em Jouve *et al.* (2014) com a adição dos clados *Maroccosuchus*, *Kentisuchus*, *Thecachampsa*, *Toyotamaphimeia* e *Penghusuchus* para Tomistominae nas análises filogenéticas e em Salas-Gismondi *et al.* (2018) com a adição de *Argochampsa* e *Aktiogavialis* para Gavialoidea.

A classificação desses clados em Gavialoidea (Gavialinae, Gryposuchinae e formas africanas) e Tomistominae (*Tomistoma*, *Gavialoidushcus*, *Paratomistoma*, *Maroccosuchus*, *Kentisuchus*, *Tehcachampsa*, *Toyotamaphimeia*, *Penghusuchus*) permaneceu em trabalhos utilizando abordagens morfológicas como em Ristevski *et al.* (2020), mas esses clados se alteram em trabalhos posteriores sobre filogenia.

O trabalho de Rio e Mannion (2021), que apresentou a junção de Tomistominae e Gavialoidea no clado Longirostres, ou seja, Tomistominae seria uma subfamília dentro do clado, assim como Gryposuchinae e Gavialinae. Além disso, alguns gêneros que antes estariam englobados em Tomistominae, agora estariam num ramo da árvore como primeiro a se divergirem dentro de Longirostres, sendo eles *Maroccosuchus zennaroi*, *Kentisuchus spenceri* e *Dollosuchoides densmorei*.

Já no trabalho de Salas-Gismondi e colaboradores (2022), todas essas espécies de Tomistominae estariam dentro do clado Gavialoidea, mas *Kentisuchus spenceri*, *Dollosuchoides densmorei*, *Maroccosuchus zennaroi* e *Maomingosuchus petrolica* seriam os primeiros a se divergirem, estando fora de Gavialidae. Outra mudança seria a exclusão de “Thoracosaurinae”, sendo eles um grupo irmão à Crocodylia.

Iijima e colaboradores (2022), no entanto, propõe a reintrodução de “Thoracosaurinea” em Crocodylia, como um grupo dentro de Gavialinae. Nessa filogenia, todos os Tomistominae também seriam Gavialoidea, no entanto, espécies

tradicionalmente tidas como Tomistominae (*Paratomistoma courtii*, *Penghusuchus pani* e *Toyotamaphimeia machikanensis*) foram recuperados como pertencentes à Gavialinae.

A maioria dos estudos usando dados moleculares, apontam para uma divergência entre Tomistominae e Gavialoidea de 20 milhões de anos (Oaks, 2011; Pan *et al.*, 2021), o que contradiz o registro fóssil atribuído a estes clados, mostrando espécies bem mais antigas que essa datação (e.g. Hua & Jouve, 2004; Vélez-Juarbe *et al.*, 2007; Salas-Gismondi *et al.*, 2018; Massone *et al.*, 2021; Laurito & Valerio, 2008; Jouve, 2015; Brochu, 2007; Shan *et al.*, 2017), o que suporta hipóteses de cladogênese de cunho morfológico. As espécies mais antigas que esta data citada, estão exemplificados na Figura 6 abaixo.

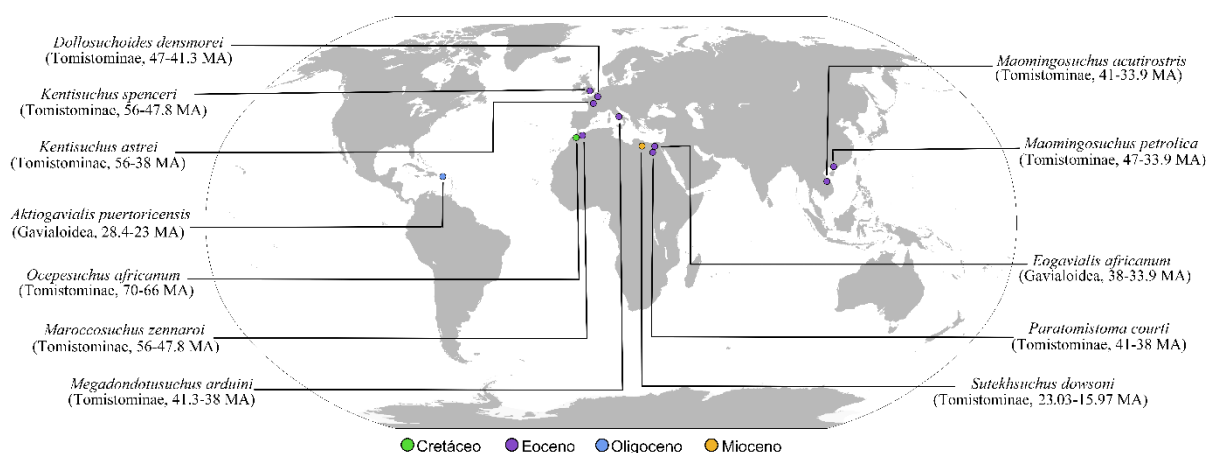


Figura 6 – Mapa das espécies mais antigas que a divergência apontada por dados moleculares de 20 milhões de anos. Dados de distribuição e idade de acordo com informações da Tabela 1. Mapa base retirado do site: [https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank\\_maps#](https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank_maps#)

Um problema comum na paleontologia como um todo é de que algumas espécies são fragmentadas devido a fatores tafonômicos relacionados a sua preservação, o que dificulta sua inclusão em análises filogenéticas (Nicholl *et al.*, 2021; Salas-Gismondi *et al.*, 2022; Cidade *et al.*, 2019), apesar de que há trabalhos que defendem a inclusão dessas espécies fragmentadas caso o que é preservado for possível de ser codificado e trazer inferências importantes para a matriz (Wiens, 2003; Wiens, 2006), que pode ser o caso de espécies como *Brasilosuchus mendesi*, cuja única parte preservada é a parte anterior de seu rosto (eg. Souza-Filho & Bocquetin-Villanueva, 1989; Sánchez-Villagra & Aguilera, 2006), mas que é uma das áreas com mais homólogos em Crocodylia, em especial para os longirostríneos.

Até mesmo uma identificação desatualizada pode ser um problema, o que leva à necessidade de revisões taxonômicas, como ocorreu no caso de *Sutekhsuchus dowsoni*, anteriormente classificado no gênero *Tomistoma* (Burke *et al.*, 2024b) e de *Xaymachacampsus kugleri* (Vélez-Juarbe & Brochu, no prelo).



A falta de expedições e estudos no continente africano, na bacia amazônica, antártica e sul asiático também é um agravante, e como apontado por Cisneros *et al.*, 2022, o colonialismo científico feito por países principalmente europeus nos continentes do sul global afeta não só a ciência como perpetua problemas sociais enfrentados pelos mesmos, como a falta de recursos redirecionados para a pesquisa justamente pela ausência dos espécimes em seus países de origem, bem como o nome de pesquisadores locais não fazendo parte dos artigos produzidos com esses materiais.

Exemplos de como isso pode ser prejudicial são os espécimes de *Tomistoma coppensi* Pickford, 1994 e *Tomistoma caireense* Müller, 1927, onde não se acha o artigo de descrição original do material coletado, sendo a primeira espécie publicada em um livro onde não se foi possível obter um exemplar, e a segunda espécie, em um artigo antigo que não foi possível de se encontrar. Também não foi possível vê-las pessoalmente, já que *Tomistoma coppensi* está depositado em um museu na Uganda e nas pesquisas dessa dissertação, não foi encontrado o local de depósito de *Tomistoma caireense*.

O norte da África se mostra como berço da diversificação desses animais longirostríneos, já que além de muitas espécies recuperadas no começo das linhagens, como *Maroccosuchus zennaroi*, *Argochampsia krebsi* e o gênero *Eogavialis* são encontrados em Formações pelo noroeste do continente, também há a hipótese de dispersão de gaviais derivando da África (Buffetaut, 1982; Brochu & Rincón, 2004; Jouve *et al.*, 2008).

No entanto, há uma linhagem fantasma já bastante discutida em Gavialoidea (Buffetaut, 1982; Langston & Gasparini, 1997; Brochu, 2006; Salas-Gismondi *et al.*, 2016; Jouve *et al.*, 2021), onde já recuperamos Gryposuchinae e Gavialinae como grupos bem estabelecidos, não entendendo como ocorreu a evolução e dispersão exata desses animais, que como já mencionado, teriam surgido de um grupo africano.

O continente africano não é o único de importância para elucidar a lacuna na história evolutiva desses animais, Jouve e colaboradores (2008) já haviam levantado a hipótese da dispersão pelo continente da Antártica para a chegada dos Gavialinae no continente asiático, tendo se derivado de um grupo sul-americano.

Portanto, enquanto não forem feitas descobertas de mais espécies na África, Antártica, Ásia, e até mesmo sul-americanas, com possíveis novas linhagens sendo descritas, as análises filogenéticas de longirostríneos permanecerão incompletas.

## 1.5 Homólogos problemáticos

Como Souza (2019) já apontou, há uma disparidade na quantidade de homólogos do crânio e pós-crânio nos estudos baseados em caracteres morfológicos em Crocodylia, com

os caracteres pós-cranianos representando cerca de  $\frac{1}{4}$  do total comumente estudado (e.g. Souza, 2019; Salas-Gismondi *et al.*, 2022, Ristevski *et al.*, 2020).

Essa disparidade pode ser explicada pelo padrão morfológico e funcional conservativo do pós-crânio de *Crocodylia* se comparado à caracteres do crânio (Fujiwara *et al.*, 2010), apesar de Souza (2019) discordar dessa afirmação alegando que, apesar dos esforços de estudar a anatomia pós-cranial de *Crocodylia* viventes, ainda há lacunas no conhecimento osteológico e tecidual.

Mesmo os caracteres existentes não possuem certa padronização na escrita. Fitzhugh (2006) propôs a ordem de escritas dos caracteres como “esse *sujeito* tem a característica de *atributo*”, obedecendo uma ordem de grandeza das características morfológicas, guiando o leitor da visão do caráter a ser estudado até sua característica mais específica, como mostrado nos exemplos abaixo.

Tabela 2 – Exemplos de caracteres homólogos utilizando as regras de Fitzhugh (2006). Na primeira coluna, estão o “sujeito” do caráter, descrevendo em detalhes, em ordem de grandeza, onde está localizada a característica a ser analisada (coluna 2); e na coluna 3, há as informações de onde foram tiradas esse homólogo descrito.

Sujeito	Atributos	Referência
<b>Pré-maxilla, alvéolos, conformação alveolar:</b>	(0) arqueado, arredondado; (1) primeiro par para frente, 2° ou 3° par projetando para os lados, alvéolos remanescentes numa formação afilada em direção à maxila. (2) primeiro par para frente, 2° ou 3° par projetando para os lados, alvéolos remanescentes numa formação linear em direção à maxila.	Baseado em Souza, 2015, caráter 25.
<b>Ectopterygoide, extensão do processo posterior em relação com a flange do pterygoide:</b>	(0) não atinge a margem posterior. (1) atinge a margem posterior.	Souza, 2015, caráter 65, reescrito de Brochu, 2011, caráter 127.
<b>Mandíbula, margem dorsolateral do surangular:</b>	(0) apresenta um flange lateral rodeando a região ornamentada. (1) não possui flange, margem lisa	Reescrito de Ristevski <i>et al.</i> , 2020, caráter 221, baseado em Lee e Yates, 2018, caráter 203.

Ao contrário do que Sereno (2007) sugere, não foram usados os termos “presente” e “ausente” para os homólogos, e sim foi feita uma descrição mais detalhada das características, já que apenas utilizando os termos citados acima, poderá causar duvidas acerca da descrição, principalmente quando se está tentando identificar uma estrutura que esteja “ausente”.

Outro problema comum no estudo de caracteres homólogos de Crocodylia é a falta de ilustrações claras representando cada homólogo, que, mesmo quando escritos de forma satisfatória, ainda podem causar má interpretação dos caracteres que podem resultar em dados enviesados, como aponta Souza, 2019.

Assim, se faz necessário a revisão desses homólogos morfológicos aliada à presença de suas respectivas ilustrações, para que a codificação de trabalhos futuros seja facilitada. O presente trabalho pretende fazer a revisão desses homólogos, ilustrando aqueles pertinentes aos Longirostres e realizar uma análise filogenética para verificar a robustez dos clados propostos para essas espécies de focinho comprido, a saber, os três grupos principais: Tomistominae, Gavialoidea e “Thoracosaurinae”.

## 2

---

# Objetivos

## 2.1 Objetivo geral

Verificar relações internas de Gavialoidea e sua relação com Tomistominae.

## 2.2 Objetivos específicos

- Verificar se Gryposuchinae é um grupo monofilético;
- Verificar a relação entre Gavialoidea e Tomistominae;
- Propor hipóteses filogenéticas para espécies que nunca foram incluídas em análises filogenéticas, como *Brasilosuchus mendesi*;
- Avaliar as relações filogenéticas entre as espécies de Tomistominae, como os asiáticos *Toyoramaphimeia*, *Pencghusuchus* e *Hanyusuchus*, e a relação de *Tomistoma lusitanica* e o gênero *Thecachampsa*.
- Realizar a revisão dos homólogos gerais de Crocodylia, com foco em longirostríneos para uma maior precisão da codificação dos organismos futuros.

## 3

## Material e métodos

### 3.1 Levantamento de dados

Na Tabela 3, estão citados todos os espécimes estudados no presente trabalho.

Tabela 3 – Todas as espécies válidas de Crocodylia longirostríneos, os espécimes estudados e a maneira pela qual foram estudados – se foram por bibliografia ou por fotografias pessoais – e, por fim, em qual museu eles estão depositados.

Espécie	Espécimes	Referência	Museu
<i>"Tomistoma"</i> <i>calaritanum</i>	MDLCA 148	Nicholl <i>et al.</i> , 2021	Museo Geologico Giovanni Capellini, Bologna, Italy
<i>"Tomistoma"</i> <i>gaudense</i>	NMNH-T11228	Nicholl <i>et al.</i> , 2021	National Museum of Natural History, Mdina, Malta
<i>"Tomistoma"</i> <i>lusitanica</i>		Fotografia pessoal	Museu Geológico, Lisboa, Portugal
<i>Aktiogavialis</i> <i>caribesi</i>	MCNC 95-72V	Salas-Gismondi <i>et al.</i> , 2018	Museo de Ciencias Naturales de Caracas, Caracas, Venezuela
<i>Aktiogavialis</i> <i>puertoricensis</i>	UPRMP 3094	Fotografia pessoal	Universidade de Puerto Rico Department of Geology Paleontology Collection, Mayagüez, Puerto Rico
<i>Argochampsia</i> <i>krebsi</i>	OCP DEK-GE 1202	Hua e Jouve, 2004	Office Chérifien des Phosphates, Khouribga, Morocco
<i>Brasilosuchus</i> <i>mendesi</i>	MCNC PAL 126 72V	Fotografia pessoal	Museo de Ciencias Naturales de Caracas, Caracas, Venezuela
<i>Charactosuchus</i> <i>fieldsi</i>		Fotografia pessoal	
<i>Dadagavialis gunai</i>	UF312850	Salas-Gismondi <i>et al.</i> , 2018	University of Florida, Gainesville, Florida, USA
<i>Dolicochampsia</i> <i>minima</i>		Fotografia pessoal	
<i>Dollosuchoides</i> <i>densmodei</i>	IRSNB 1748	Brochu, 2007	Institut Royal des Sciendes Naturalles de Belgique, Bruxelas, Bélgica

<i>Eogavialis africanum</i>	AMNH 5075	Fotografia pessoal	American Museum of Natural History, Nova York, EUA
<i>Eogavialis andrewsi</i>	KNM-LT 22943	Sotrrs, 2003	National Museum of Kenya, Palaeontology Division, Nairobi, Kênia
<i>Eogavialis gavaloides</i>		Fotografia pessoal	
<i>Eosuchus lerichei</i>	IRNSB 1740	Brochu, 2006	Institut Royal des Sciendes Naturalles de Belgique, Bruxelas, Bélgica
<i>Eosuchus minor</i>	USNM 299730	Fotografia pessoal	United States Nariional Museum of Natural History, Washington, DC, EUA
<i>Eothoracosaurus mississippiensis</i>	MSU 3293	Brochu, 2004	Dunn-Seiler Museum, Mississippi State University, Starkville, EUA
<i>Gavialis bengawanichus</i>	DMR-KR-201202-1	Martin <i>et al.</i> , 2012	Khok Sung Collection, Department of Mineral Resources, Kangkok, Tailândia
<i>Gavialis gangeticus</i>	<i>Gavialis gangeticus</i> NHM; UF 118998 (gainsville); UF 118998 (TMM Austin)	Fotografia pessoal	Natural History Museum, Londres, Inglaterra; University of Florida, Gainesville, Florida, USA; Texas Science & Natural History Museum, Texas, EUA
<i>Gryposuchus colombianus</i>	IGM 184696	Fotografia pessoal	
<i>Gryposuchus croizati</i>	AMU-CURS-58	Fotografia pessoal	Alcadía del Municipio Urumaco, Venezuela
<i>Gryposuchus jessei</i>		Fotografia pessoal	
<i>Gryposuchus neogaeus</i>	MLP 26-413	Fotografia pessoal	Museo de La Plata, Argentina
<i>Gryposuchus pachakamue</i>	MUSM 1981; MUSM 987	Salas-Gismondi <i>et al.</i> , 2016	Museum of National University of San Marcos, Lima, Peru
<i>Gunggamarandu maunala</i>	QMF14.548	Ristevski <i>et al.</i> , 2020	Queensland Museum, Brisbane, Queensland, Austrália
<i>Hanyusuchus sinensis</i>	XM 12-1558	Iijima <i>et al.</i> , 2022	
<i>Hesperogavialis cruxenti</i>		Fotografia pessoal	Museo del Hombre, Universidad Nacional Experimental Francisco Miranda, Coro,

			Venezuela
<i>Ikanogavialis gameroi</i>	VF-1165; VF-1166	Fotografia pessoal	Facultad de Geología de la Universidad Central de Venezuela, Caracas
<i>Kentisuchus astrei</i>	MHNT.PAL.2010.0.49	Jouve, 2015	Muséum d'Histoire Naturelle de Touloude, França
<i>Kentisuchus spenceri</i>	BMNH 3875	Brochu, 2007	Natural History Museum, Londres, Inglaterra
<i>Maomingosuchus acutirostris</i>	GPIT-PV-31657	Massonne <i>et al.</i> , 2021	Geologisch-Paläontologisches Institut Tübingen, Germany
<i>Maomingosuchus petrolica</i>	DM-F0001	Shan <i>et al.</i> , 2017	Darwin Museum, Keelung, Taiwan
<i>Maroccosuchus zennaroii</i>	OCP DEK-GE 311; MHNT.PAL.2006.80.11	Jouve <i>et al.</i> , 2014	Office Chérifien des Phosphates, direction des exploitations, Khouribga, Morocco; Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, França
<i>Megadontosuchus arduini</i>	MGPD 1Z	Piras <i>et al.</i> , 2007	Museo di Geologia e Paleontologia, Università degli Studi di Padova, Itália
<i>Melitosaurus champsoides</i>	NHMUK PV OR41151	Nicholl <i>et al.</i> , 2021	Natural History Museum, London, UK
<i>Ocepesuchus africanus</i>	OCP DEK-GE 45	Jouve <i>et al.</i> , 2008	Office Chérifien des Phosphates, direction des exploitations, Khouribga, Morocco
<i>Paratomistoma courtii</i>	CGM 42188	Brochu e Gingerich, 2000	Cairo Geological Museum, Cairo, Egito
<i>Penghusuchus pani</i>	NMNS-005645	Shan <i>et al.</i> , 2009	National Museum of Natural Science, Taiwan
<i>Piscogavialis jugaliperforatus</i>	SMNK 1282 PAL	Fotografia pessoal	Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, Alemanha
<i>Rhamphosuchus crassidens</i>	BMNH R 39802	Fotografia pessoal	Natural History Museum, Londres, Inglaterra
<i>Sacacosuchus cordovai</i>	MUSM 162; MUSM 161	Salas-Gismondi <i>et al.</i> , 2022	Vertebrate Palaeontology Collection of the Natural History Museum of San Marcos University, California, EUA
<i>Siquisiquesuchus venezuelensis</i>	MBLUZ-P-5050	Brochu e Rincón, 2004	
<i>Suteksuchus dowsoni</i>	NHMUK PV R 4769	Fotografia pessoal	Natural History Museum, Londres, Inglaterra

<i>Thecachampsa antiqua</i>		Fotografia pessoal	
<i>Thecachampsa americana</i>	Amer. Mus. No. 5663	Mook, 1921	The American Museum of natural History, EUA
<i>Thoracosaurus neocesariense</i>		Leidy, 1986	
<i>Tomistoma schlegelii</i>	TMM 6342	Fotografia pessoal	Texas Memorial Musuem, EUA
<i>Toyotamaphimeia machikanensis</i>	MOUF00001	Kobayashi <i>et al.</i> ,	Museum of Osaka University, Japão
<i>Toyotamaphimeia taiwanicus</i>		Cho & Tsai, 2023	National Museum of Nature and Science, Tsukuba, Japão
<i>Xaymacachampsus kugleri</i>	USNM 543100	Fotografia pessoal	National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, USA

### 3.2 Revisão dos caracteres homólogos

Foi feito uma compilação e avaliação crítica das matrizes de Souza 2015, Vélez-Juarbe e Brochu *in press*, Ristevski e colaboradores, 2020 e Salas-Gismondi e colaboradores, 2022 para que houvesse uma maior compreensão dos homólogos utilizados em filogenias de Crocodylia. A partir de tal análise os mais pertinentes, ou seja, aqueles que apresentavam variabilidade dentro dos grupos de animais longirostríneos, foram selecionados, estudados e reescritos, quando necessário, caso houvesse a falta de informação precisa da localização de uma estrutura, ou mesmo na separação de um caráter em dois ou mais. Havendo também a adição de novos homólogos e caracteres percebidos nesse estudo.

A nomenclatura osteológica seguiu o trabalho de Romer (1956) e de Iordansky (1973). Para a identificação e comparação dos ossos do crânio de Crocodylia viventes, foi analisado Mook (1921) enquanto a nomenclatura para o formato do rostro de Crocodylia foi baseado em Busbey (1995).

Os caracteres foram ilustrados com o programa FireAlpaca v.2.11.5, onde apenas homólogos dentro de longirostrine foram ilustrados, pois eram o foco do trabalho.

### 3.3 Análises filogenéticas



A matriz possui 48 táxons e 155 homólogos, e teve como grupo externo *Eothoracosaurus mississippiensis*, já que em estudos filogenéticos prévios como Fulano e Ciclano o mesmo é proposto como grupo irmão de todas as demais espécies. Baseado nessas hipóteses o mesmo foi selecionado como grupo externo.

A matriz foi produzida no programa Mesquite versão 3.03 (Maddison e Maddison, 2015) com valores numéricos representando os homólogos estudados e com o caractere “?” representando os dados que não foram possíveis de serem analisados e o símbolo de “-” (menos) para dados inaplicáveis (Wilkinson, 1995), mesmo que os programas considerem ambos como dados ausentes iguais (Strong e Lipscomb, 1999; Fitzhugh, 2006). Os caracteres multiestados foram todos tratados como não aditivos.

A matriz de dados foi analisada com algoritmos de busca heurística no programa *Tree Analysis Using New Technology* (TNT v.1.1) (Goloboff *et al.*, 2008; Goloboff & Catalano, 2016). A memória disponível para as análises foi de 600 MBytes, o que permitiu ao programa armazenar 600.000 árvores.

Foi feita uma busca de árvores de comprimento mínimo com o *New Technology* utilizando os parâmetros *Sectorial Search*, *Tree fusing* (cujos valores continuaram o mesmo definido no programa), *ratchet* (25 substituições feitas ou 99% de trocas completas, 8 up-weighting prob., 8 down-weighting prob., e um número total de 10 iterações), *Driver Search* (20 addseqs iniciais, 50 vezes de comprimento mínimo), *Random seed* igual a 0 e sem o colapso de árvores após a busca. Esta serviu como uma busca vertical de onde o resultado (as melhores ilhas encontradas) foram o ponto de partida da segunda análise utilizando o *Traditional Search* que realizou a busca horizontal para encontrar todas as árvores das ilhas encontradas (Souza, 2023).

As árvores de comprimento mínimo foram colapsadas utilizando o comando “condense1;collapse” e o texto “STATS.RUN” para recuperar os índices de retenção e consistência (RI e CI, respectivamente) e, por fim, um consenso estrito delas foi gerado, e o comando “resols&” proporcionou a exploração das politomias do consenso, este comando tem por finalidade facilitar a visualização do formato da politomia e esclarecer as possíveis respostas para ela encontradas durante a análise (Souza, 2023).

## 4

## Resultados

### 4.1 Revisão e ilustração dos caracteres homólogos

A matriz final possui 155 homólogos. Esses foram os homólogos pertinentes aos Crocodylia “longirostríneos”, distribuídos abaixo na ordem em que foram utilizados na confecção da matriz filogenética, seguidos de suas respectivas ilustrações.

1. Maxila, alvéolos, superfície labial dos dentes anteriores da maxila: (0) é suave; (1) possui cristas (Figura 7). Reformulado de Ristevski et al., (2020), caráter 197, modificado de Massone et al., (2019), caráter 198.

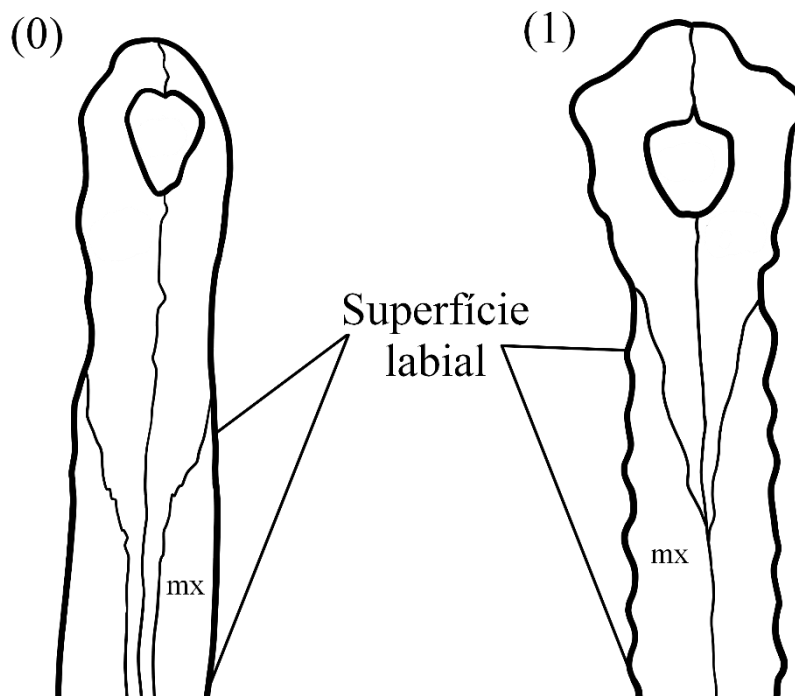


Figura 7 – Vista dorsal do rosto de (0) *Tomistoma schlegelii* e (1) *Gavialis gangeticus*. mx – maxila.

2. Maxila, alvéolos, alvéolo maxilar com o maior diâmetro: (0) 3; (1) 5; (2) 4; (3) 4 e 5 são do mesmo tamanho; (4) 6; (5) Dentes maxilares homodontes; (6) Alvéolos maxilares aumentam de diâmetro posteriormente até o penúltimo alvéolo; (7) 7 (Figura 8). Modificado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 90, adaptado de Norell, 1988, caráter 1.

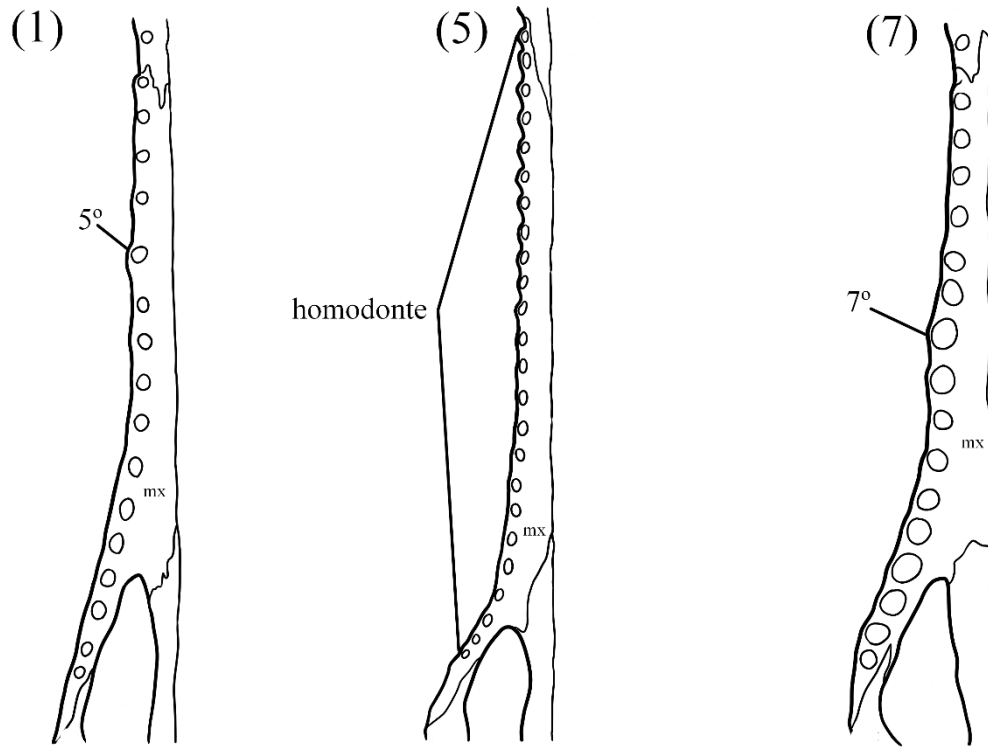


Figura 8 – Vista ventral do crânio de (1) *Tomistoma schlegelii*, (2) *Gavialis gangeticus* e (7) *Hanyusuchus sinensis*. mx – maxila.

3. Maxila, alvéolos, contagem de alvéolos maxilares: (0) 11 ou menos; (1) 12-16; (2) 17-20; (3) 21-28; (4) mais de 29 (Figura 9). Ristevski et al., 2020, caráter 223, modificado de Young (2016), caráter 156.

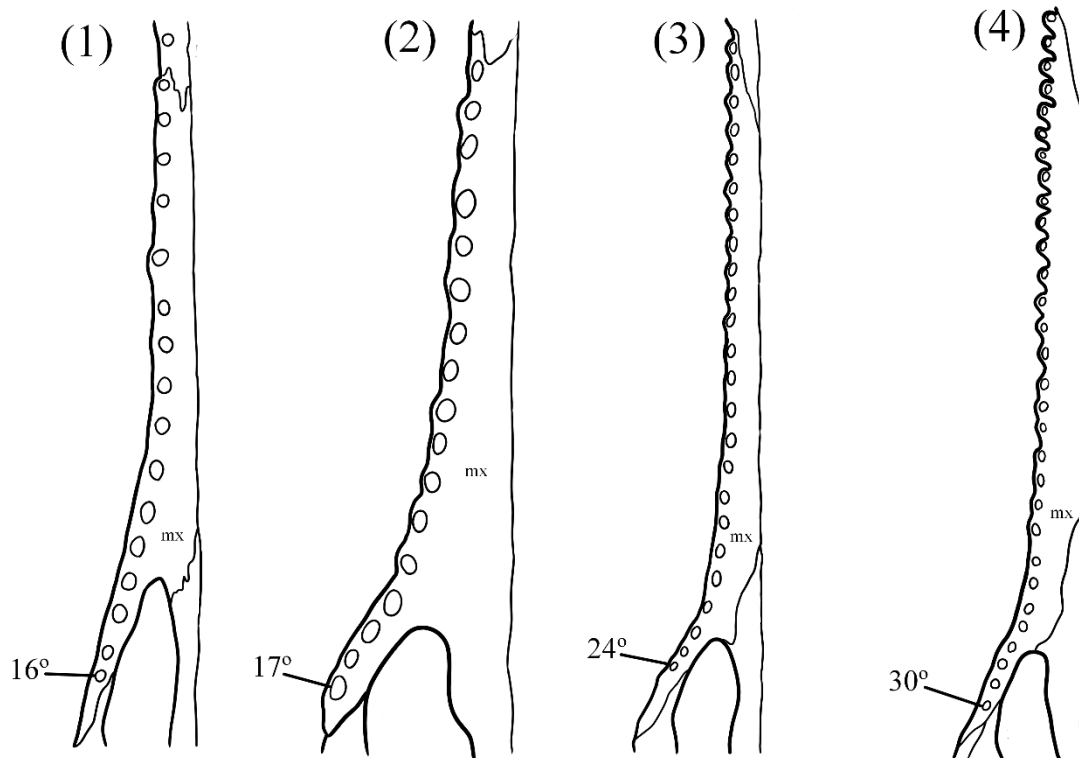


Figura 9 – Vista ventral do crânio de (1) *Tomistoma schlegelii*, (2) *Eosuchus lerichei*, (3) *Gavialis gangeticus* e (4) *Ikanogavialis gameroi*. mx – maxila; 16°, 17°, 24°, 30° - último alvéolo maxilar.

4. Maxila, alvéolos, número de dentes ao lado da fenestra suborbital: (0) pelo menos seis dentes; (1) menos que seis dentes (Figura 10). Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 216.

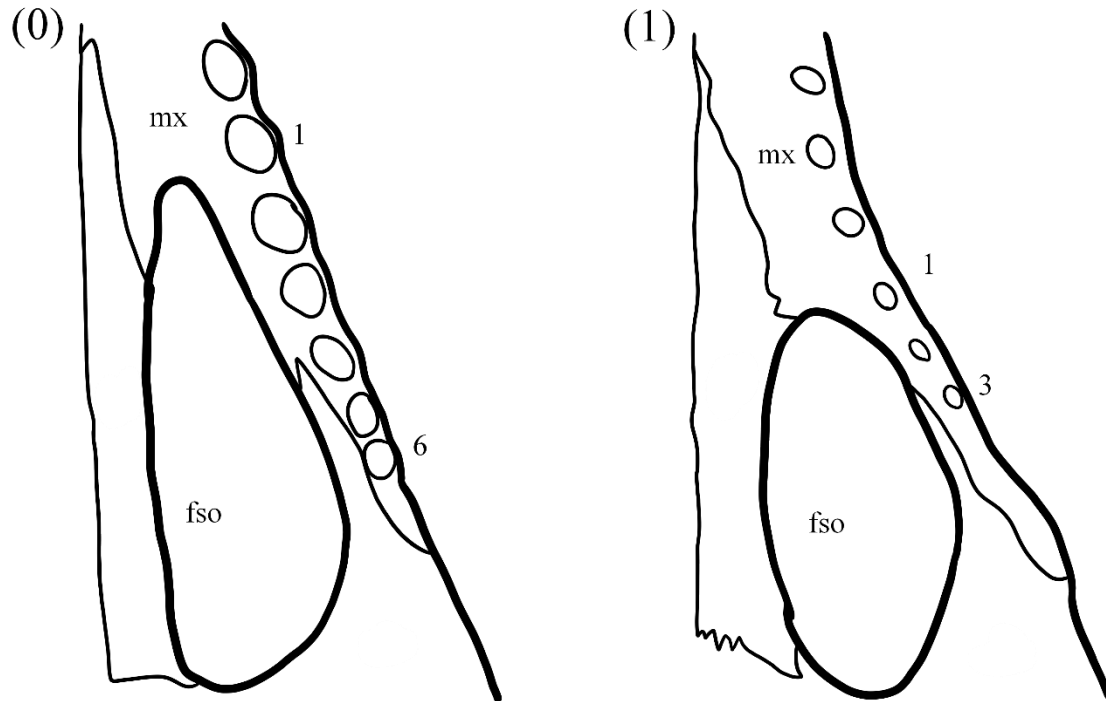


Figura 10 – Vista ventral do crânio de (0) *Dollosuchoides densmorei*, (1) *Gavialis gangeticus*. mx – maxila; fso – fenestra suborbital.

5. Maxila, alvéolos, penúltimo alvéolo maxilar: (0) diâmetro menor ou igual do último alvéolo maxilar; (1) diâmetro maior que o último alvéolo maxilar (Figura 11). Modificado de Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 106, adaptado de Brochu (2011), caráter 106.

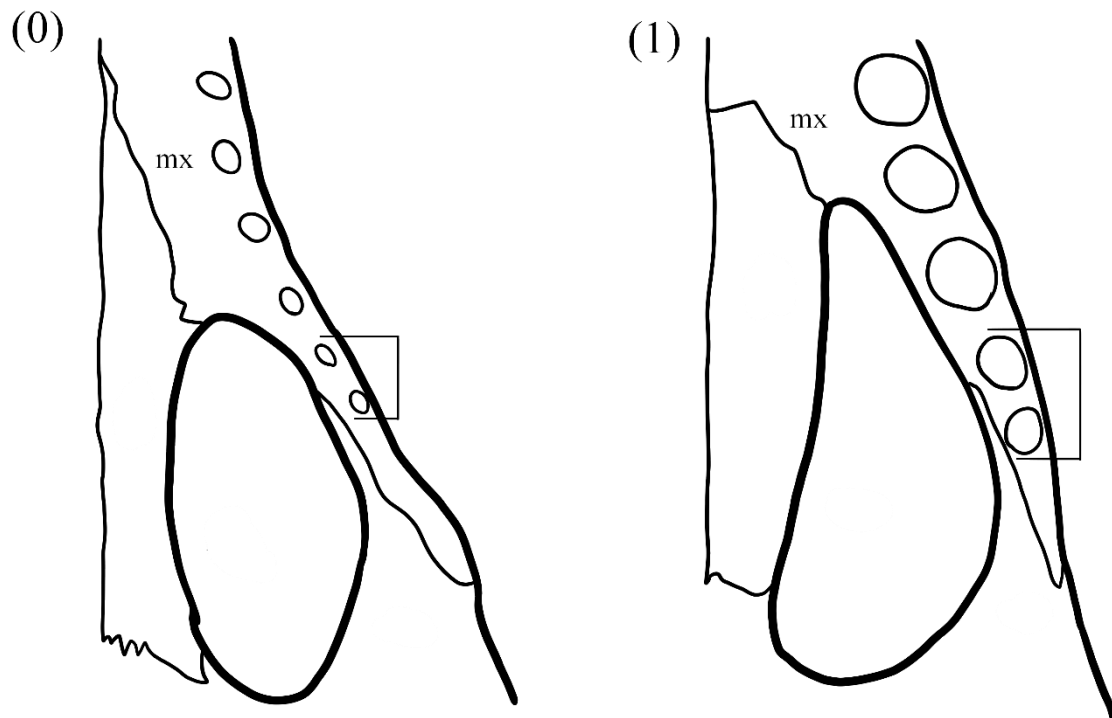


Figura 11 – Vista ventral do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Hanyusuchus sinensis*. mx – maxila.

6. Maxila, processo posterior ventral, comprimento do processo posterior após o último alvéolo maxilar: (0) mais longo que o comprimento do último alvéolo; (1) mais curto ou igual ao comprimento do último alvéolo (Figura 12). Modificado de Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 189, Jouve (2004), caráter 173.

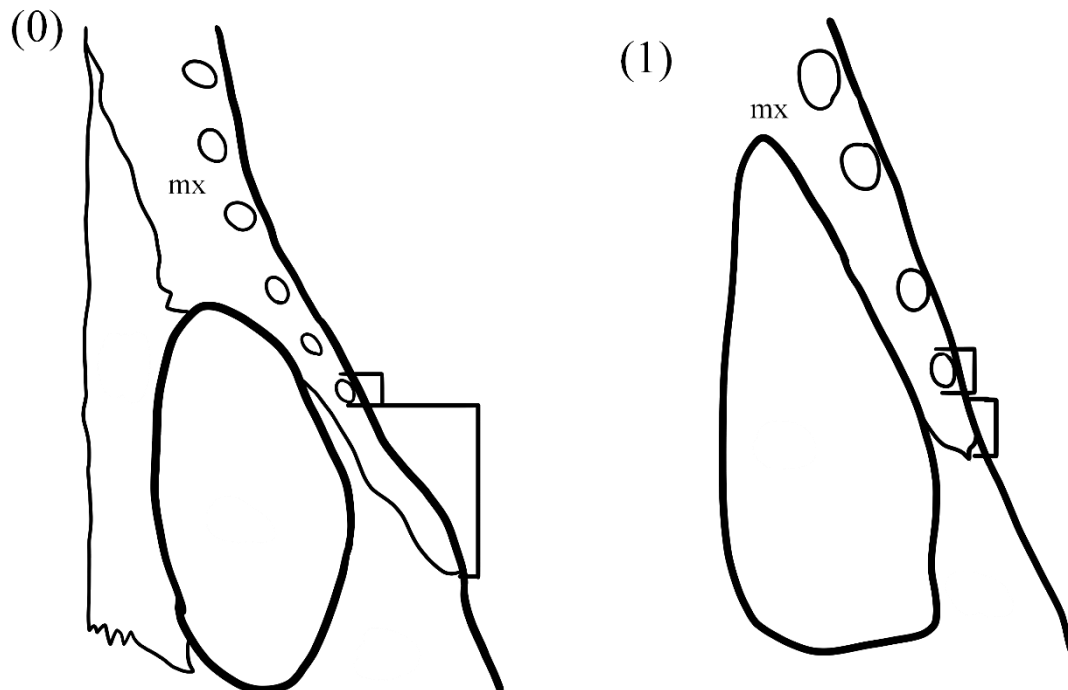


Figura 12 – Vista ventral do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Sacacosuchus cordovai*. mx – maxila.

7. Pré-maxila, alvéolos, conformação alveolar: (0) em arco; (1) sinuoso; (2) linear (Figura 13). Modificado de Souza, (2015), caráter 25.

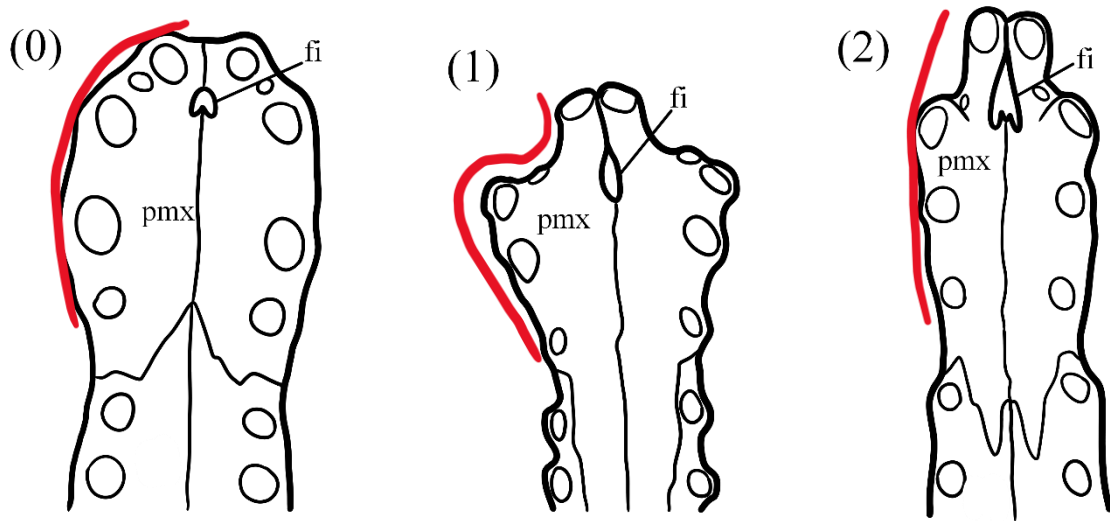


Figura 13 – Vista ventral do rosto de (0) *Toyotamaphimeia machikanensis*, (1) *Gavialis gangeticus* e (2) *Tomistoma schlegelii*. pmx – pré-maxila, fi – forame incisivo.

8. Pré-maxila, alvéolos, configuração da margem anterior: (0) projetada medialmente; (1) não projetada (Figura 14). Adaptado de Ristevski et al., (2020), caráter 226, Souza (2015), caráter 25.

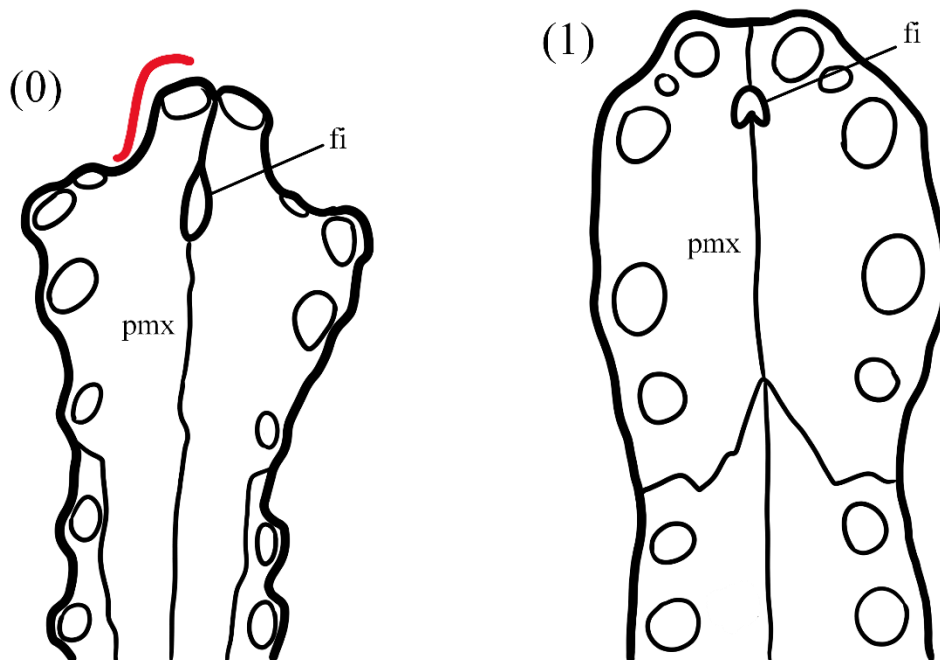


Figura 14 – Vista ventral do rosto de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Toyotamaphimeia machikanensis*. pmx – pré-maxila, fi – forame incisivo.

9. Pré-maxila, alvéolos, variação do espaço interalveolar entre os três primeiros alvéolos: (0) diastema entre primeiro, segundo e terceiro equivalente; (1) diastema entre segundo e terceiro maior que o primeiro e segundo; (2) diastema entre o primeiro e o

segundo maior que o segundo e terceiro (Figura 15). Souza (2015), caráter 56, reformulado de Jouve et al., (2014), caráter 224.

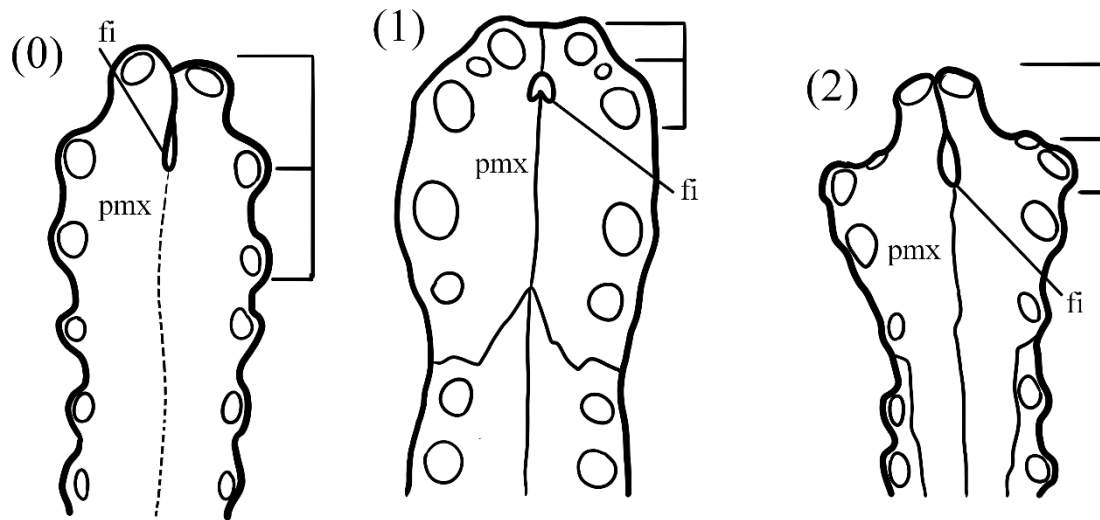


Figura 15 – Vista ventral do rostro de (0) *Piscogavialis jugaliperforatus*, (1) *Toyotamaphimeia machikanensis* e (2) *Gavialis gangeticus*. pmx – pré-maxila, fi – forame incisivo.

10. Pré-maxila, alvéolos, maior dente da pré-maxila: (0) 2; (1) 3; (2) 4; (3) 3 e 4; (4) Todos do mesmo tamanho; (5) 4 e 5; (6) 1 e 4; (7) 1, 2 e 3 são os maiores (Figura 16). Modificado de Ristevski et al., (2020), caráter 189, modificado de Massonne et al., (2019), caráter 190, baseado em Wang et al., (2016), caráter 190.

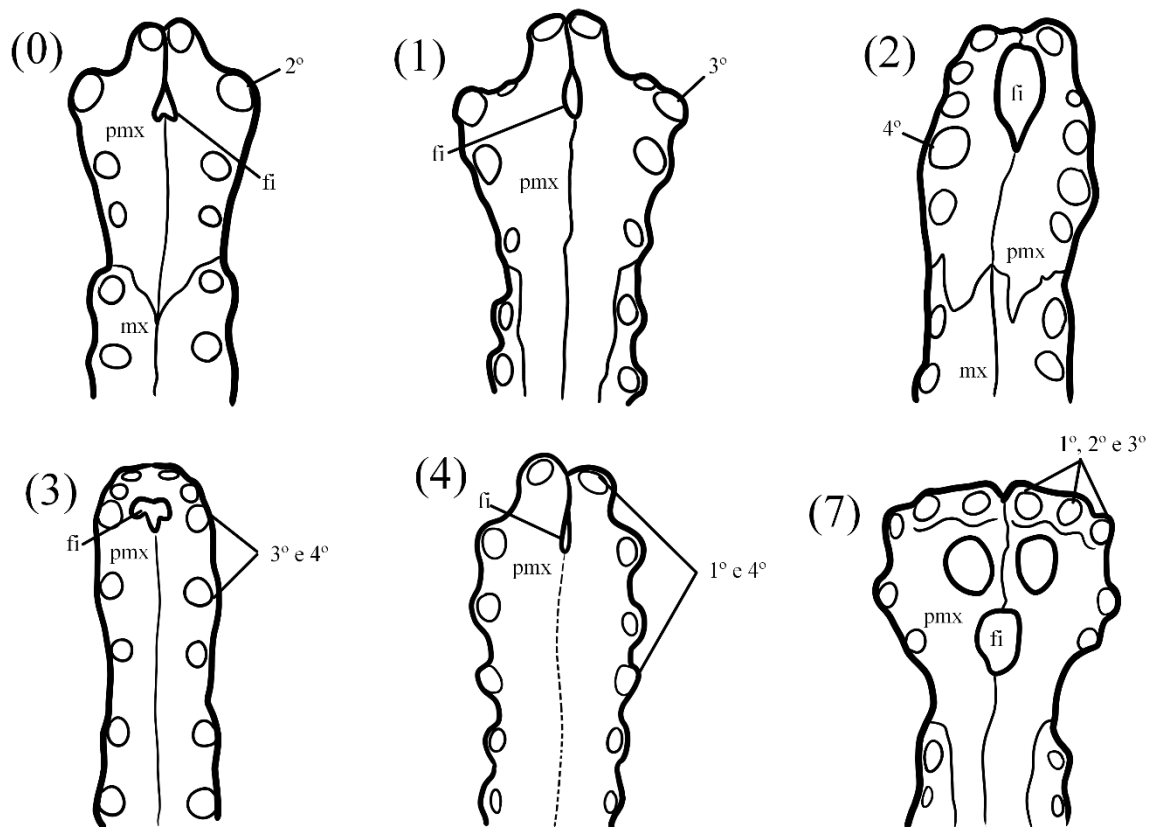


Figura 16 – Vista ventral do rosto de (0) *Gryposuchus pachakamue*, (1) *Gavialis gangeticus*, (2) *Eosuchus lerichei*, (3) *Sacacosuchus cordovai*, (4) *Piscogavialis jugaliperforatus* e (7) *Argochampsia krebsi*. mx – maxila; pmx – pré-maxila, fi – forame incisivo.

11. Pré-maxila, alvéolos, quantidade de alvéolos: (0) 3 alvéolos; (1) 4 alvéolos; (2) 5 alvéolos (Figura 17). Souza (2015), caráter 54, reformulado de Brochu (2011), caráter 87.

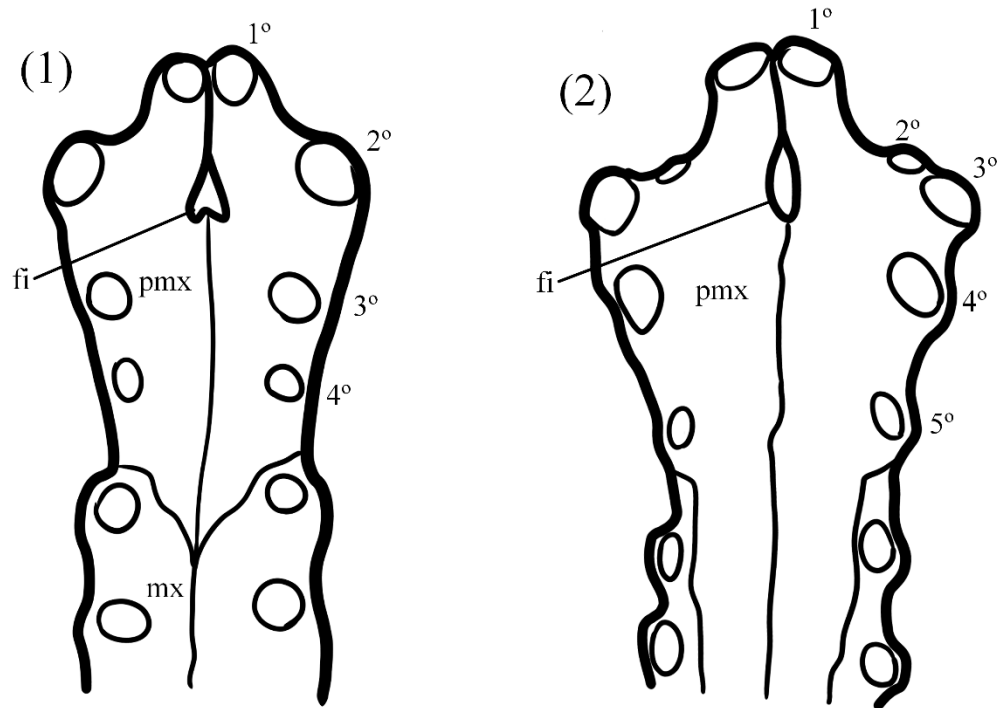


Figura 17 – Vista ventral do rosto de (0) *Gryposuchus pachakamue*, (1) *Gavialis gangeticus*. mx – maxila; pmx – pré-maxila, fi – forame incisivo.

12. Pré-maxila, forame incisivo, maior diâmetro transversal: (0) menor ou igual ao diâmetro do primeiro alvéolo pré-maxilar; (1) maior que 2 vezes o diâmetro do primeiro alvéolo pré-maxilar (Figura 18). Reformulado de Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 88, modificado de Jouve et al., (2008), adaptado de Brochu (1999), caráter 124.



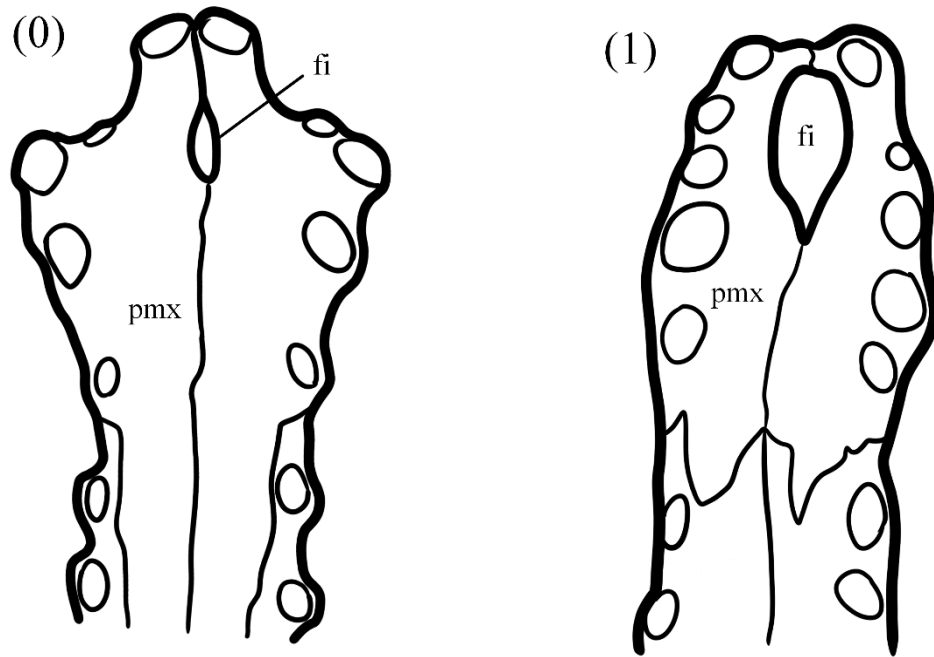


Figura 18 – Vista ventral do rostró de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Eosuchus lerichei*. - pmx – pré-maxila, fi – forame incisivo.

13. Pré-maxila, forame incisivo: (0) não toca a borda dentária; (1) se projeta na borda dentária, entre os primeiros alvéolos pré-maxilares (Figura 19). Reformulado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 86.

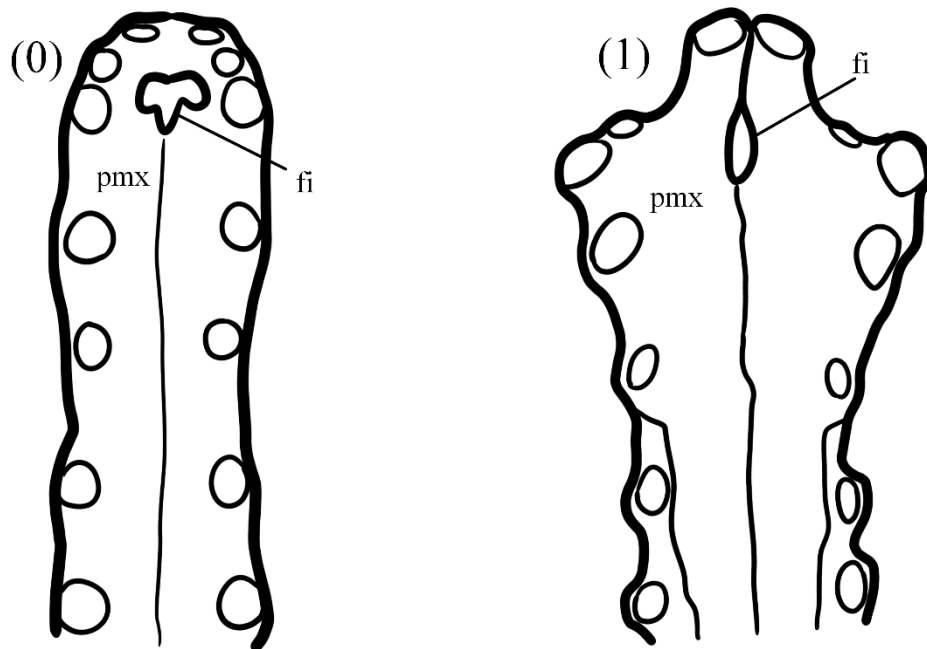


Figura 19 – Vista ventral do rostró de (0) *Sacacosuchus cordovai*, (1) *Gavialis gangeticus*. pmx – pré-maxila, fi – forame incisivo.

14. Pré-maxila, narina, formato da margem anterior: (0) emarginado; (1) convexo; (2) agudo (Figura 20). NOVO.

Observação: o homólogo 14 é novo, e descreve o formato da margem anterior da narina dos crocodilianos, que possuem três formatos distintos: (0) emarginados, quando há uma reentrância medial do osso na narina. (1) convexo, quando não há nem uma reentrância nem uma invaginação aguda anteriormente, a margem é reta ou arredondada. (2) agudo, quando há uma invaginação anteriormente da narina, adentrando a sutura da pré-maxila.

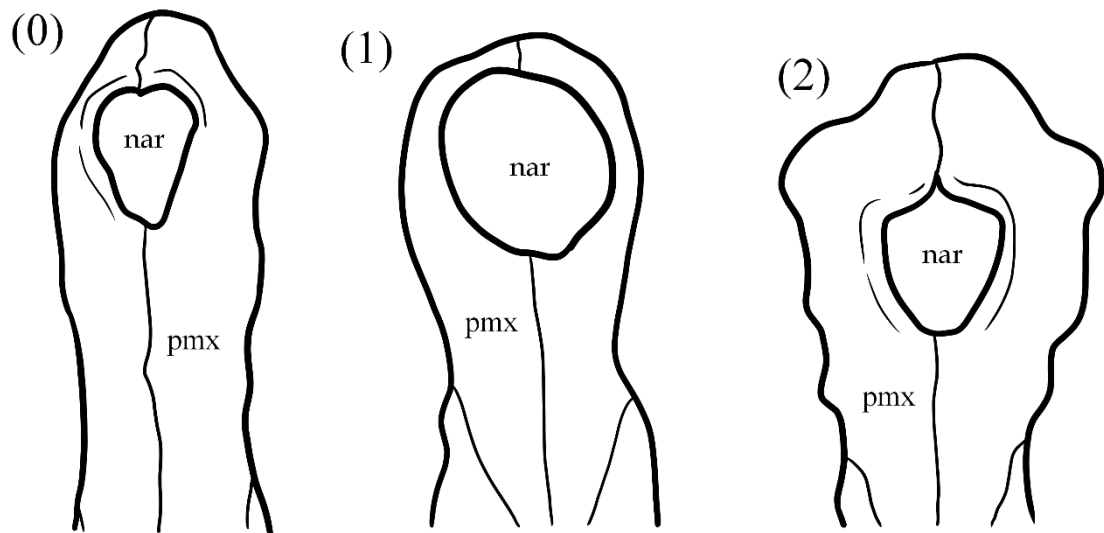


Figura 20 – Vista dorsal do rosto de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Eothoracosaurus mississippiensis*, (2) *Gavialis gangeticus*. pmx – pré-maxila, nar – narina.

15. Pré-maxila, narina, narina externa dos machos reprodutores maduros: (0) permanece similar à das fêmeas; (1) desenvolve a ghara (Figura 21). Ristevski et al., (2020), caráter 84, modificado de Brochu & Storrs (2012), caráter 84.

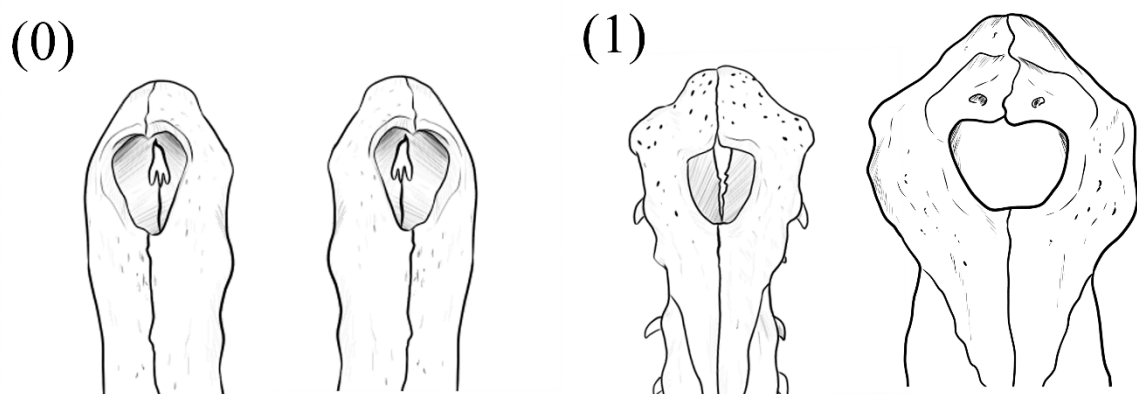


Figura 21 – Vista dorsal do rosto de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. Diferenciação de macho e fêmea baseado na imagem de Hone et al., 2020.

16. Pré-maxila, narina, narina externa: (0) bifurcada pelos nasais; (1) nasais estão em contato, mas não a bifurcam; (2) nasais excluídos da narina (Figura 22). Reformulado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 81, adaptado de Norell (1988), caráter 3.

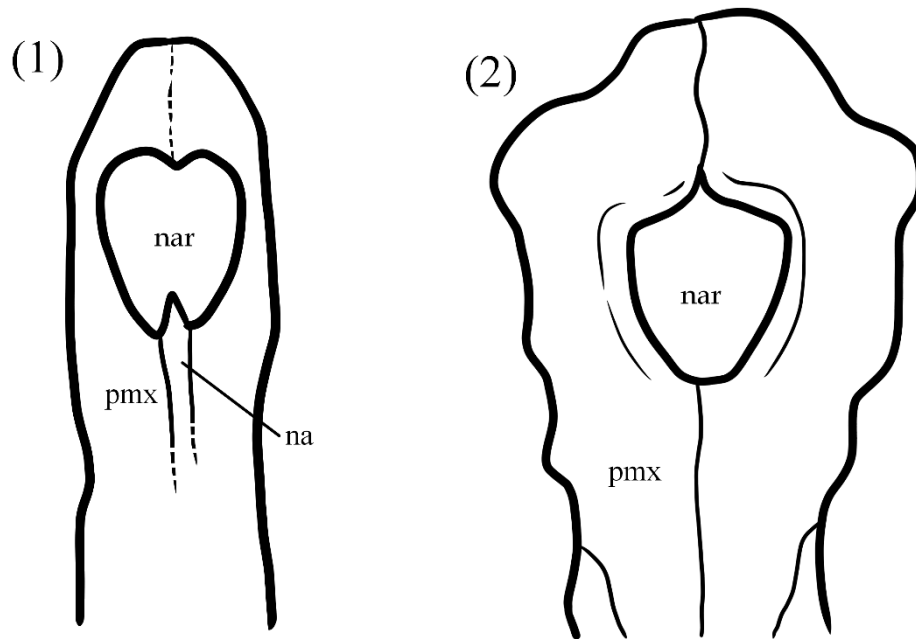


Figura 22 – Vista dorsal do rosto de (1) *Sacacosuchus cordovai*, (2) *Gavialis gangeticus*. pmx – pré-maxila, nar – narina, na – nasal.

17. Pré-maxila, narina, narina externa: (0) Possui abertura nivelada com a superfície dorsal da pré-maxila; (1) É circundada por uma crista (Figura 23). Ristevski et al., (2020), caráter 85, modificado de Brochu & Storrs (2012), caráter 85.

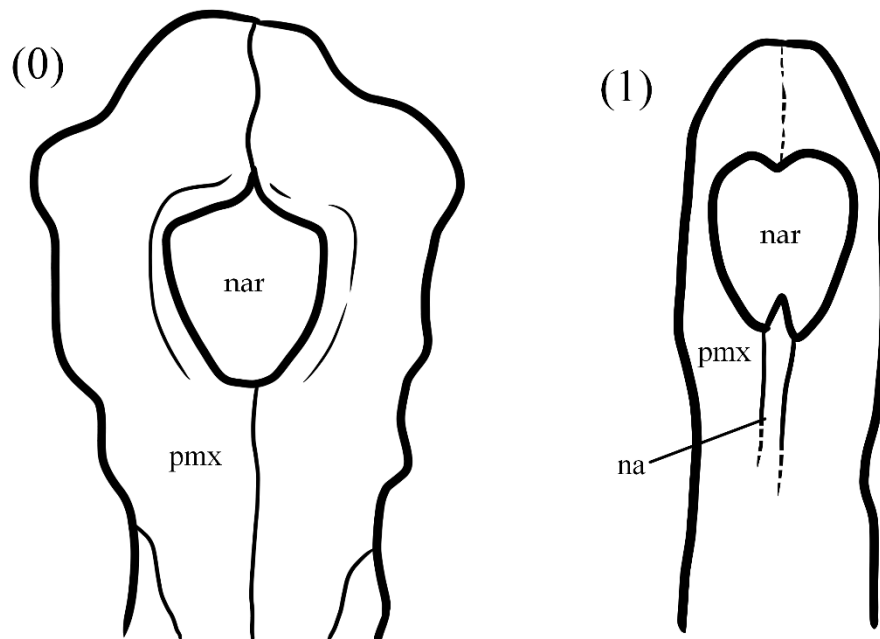


Figura 23 – Vista dorsal do rosto de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Sacacosuchus cordovai*. pmx – pré-maxila, nar – narina, na – nasal.

18. Pré-maxila, narina, porção posterior: (0) arredondada; (1) com um processo emarginado (Figura 24). NOVO.

Observação: o homólogo 18 é novo, e descreve o formato da porção posterior da narina dos crocodilianos, possuindo dois formatos distintos: (0) arredondada, quando a margem posterior não possui nenhuma reentrância do osso da narina ou pré-maxila. (1) com um processo emarginado quando o osso da pré-maxila ou narina lança um processo anterior na margem posterior da narina.

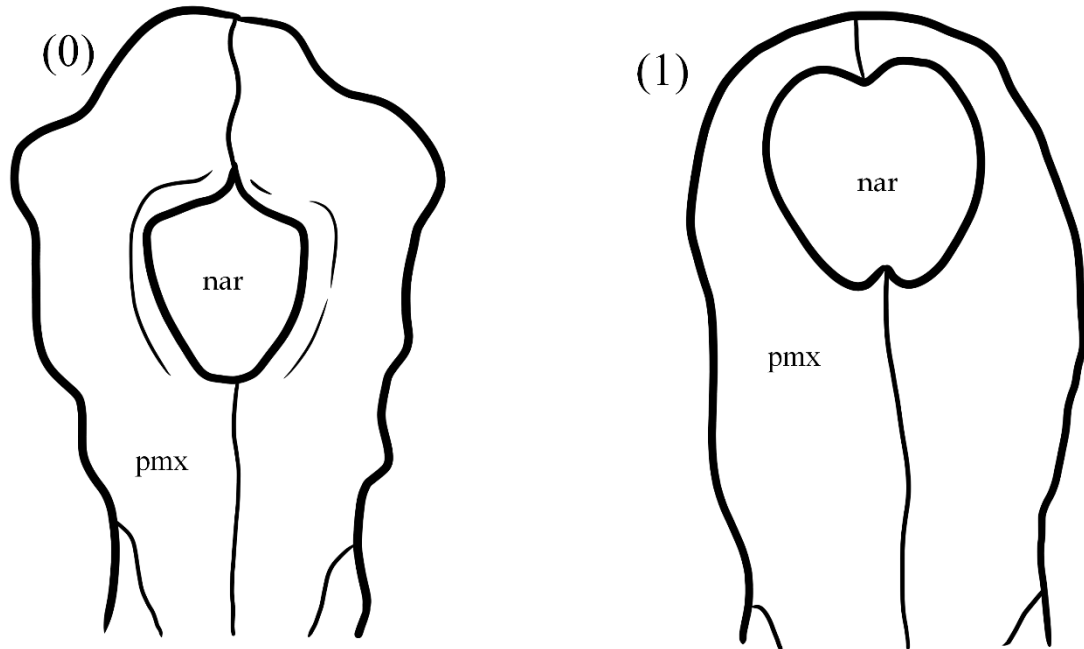


Figura 24 – Vista dorsal do rostró de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Toyotamaphimeia machikanensis*. pmx – pré-maxila, nar – narina.

19. Pré-maxila, narina, formato: (0) mais larga que longa; (1) igual em tamanho; (2) mais longa que larga (Figura 25). Reformulado de Souza et al., (2015), caráter 24, reformulado de Brochu (2011), caráter 83.

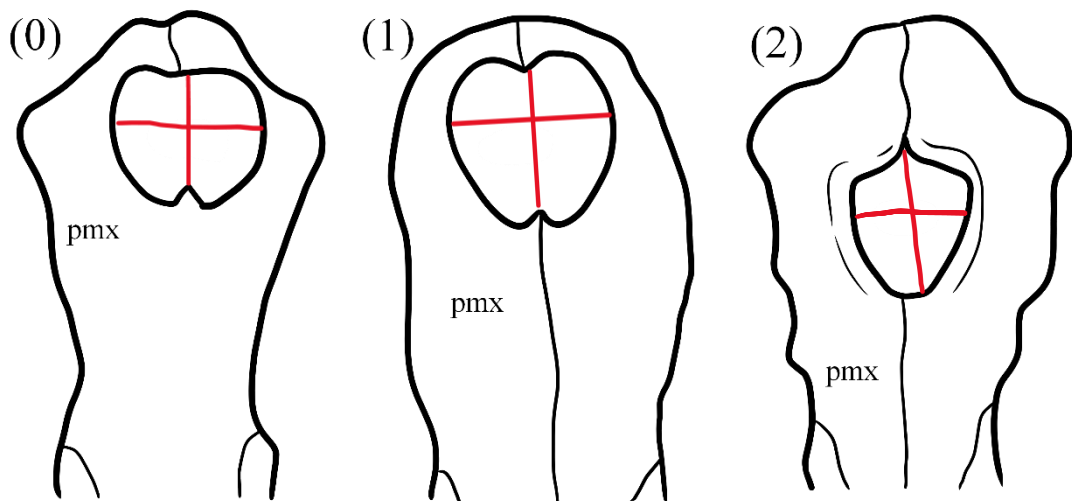


Figura 25 – Vista dorsal do rostró de (0) *Gryposuchus pachakamue*, (1) *Toyotamaphimeia machikanensis*, (2) *Gavialis gangeticus*. pmx – pré-maxila.

20. Pré-maxila, sutura, processo pré-maxilar dorsal quando há longirrostria: (0) curto, não se estende além do terceiro alvéolo maxilar; (1) longo, estendendo além do terceiro alvéolo maxilar (Figura 26). Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 87.

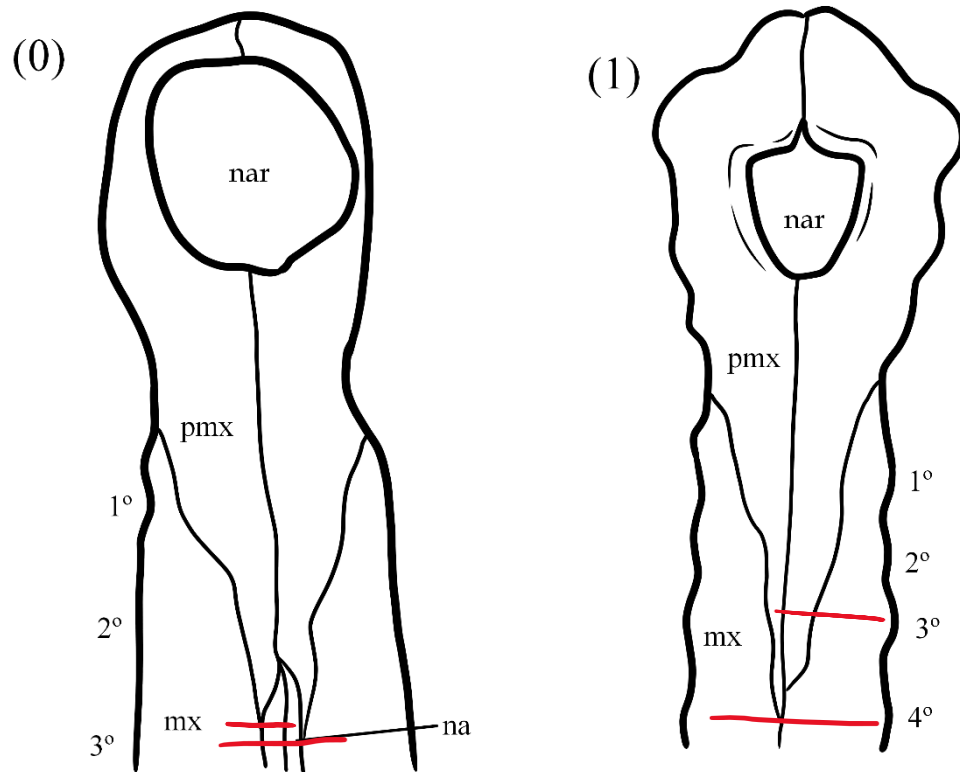


Figura 26 – Vista dorsal do rosto de (0) *Eothoracosaurus mississippiensis*, (1) *Gavialis gangeticus*. pmx – pré-maxila, nar – narina, mx – maxila, na – nasal. 1º, 2º, 3º, 4º - alvéolos.

21. Pré-maxila, sutura, encontro entre a maxila e pré-maxila: (0) sutura se encontra exatamente no encaixe; (1) sutura está desalinhada com o encaixe (Figura 27). Reformulado de Ristevski et al., (2020), caráter 195, modificado de Massonne et al., (2019), caráter 196.

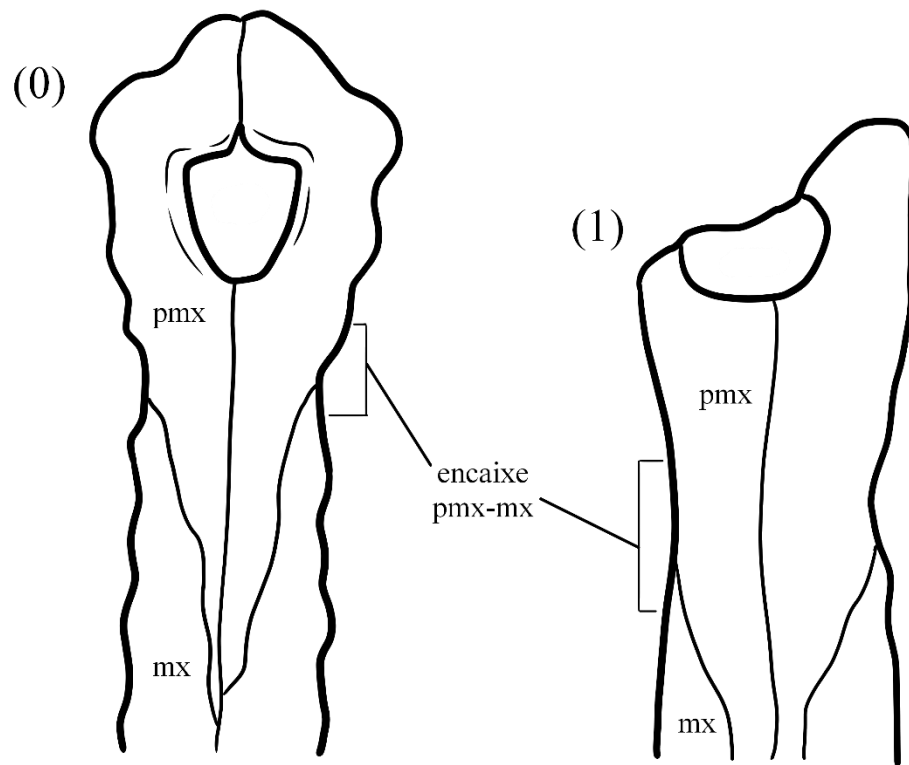


Figura 27 – Vista dorsal do rostró de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Hanyusuchus sinensis*. pmx – pré-maxila, mx – maxila.

22. Pré-maxila, sutura, formato do processo posterior ventral: (0) em forma de “w”; (1) plano ou concavo/convexo; (2) em forma de “v” (Figura 28). Reformulado de Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 185 e de Souza (2015), caráter 55.

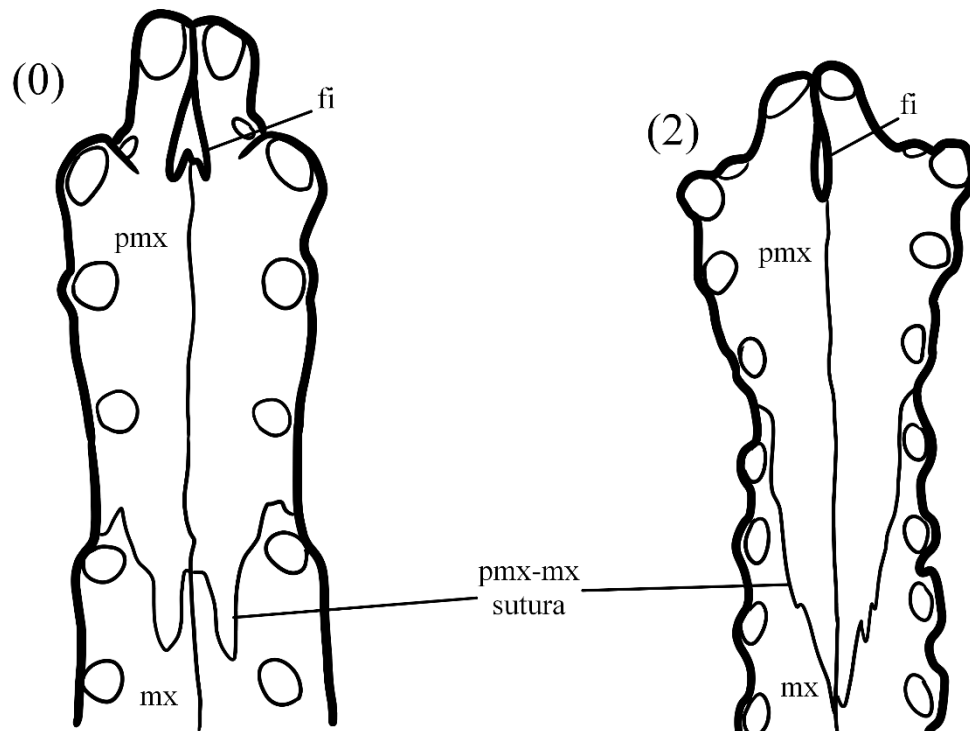


Figura 28 – Vista ventral do rostro de (0) *Tomistoma schlegelii*, (2) *Gavialis gangeticus*. pmx – pré-maxila, mx – maxila, fi – forame incisivo.

23. Pré-maxila, sutura, prolongamento da sutura pré-maxilar-maxilar na vista ventral: (0) vai até no máximo à margem posterior do 1º alvéolo maxilar; (1) vai até no máximo à margem posterior do 2º alvéolo maxilar; (2) vai até no máximo à margem posterior do 3º alvéolo maxilar; (3) passa do 3º alvéolo maxilar (Figura 30). Baseado em Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 214.

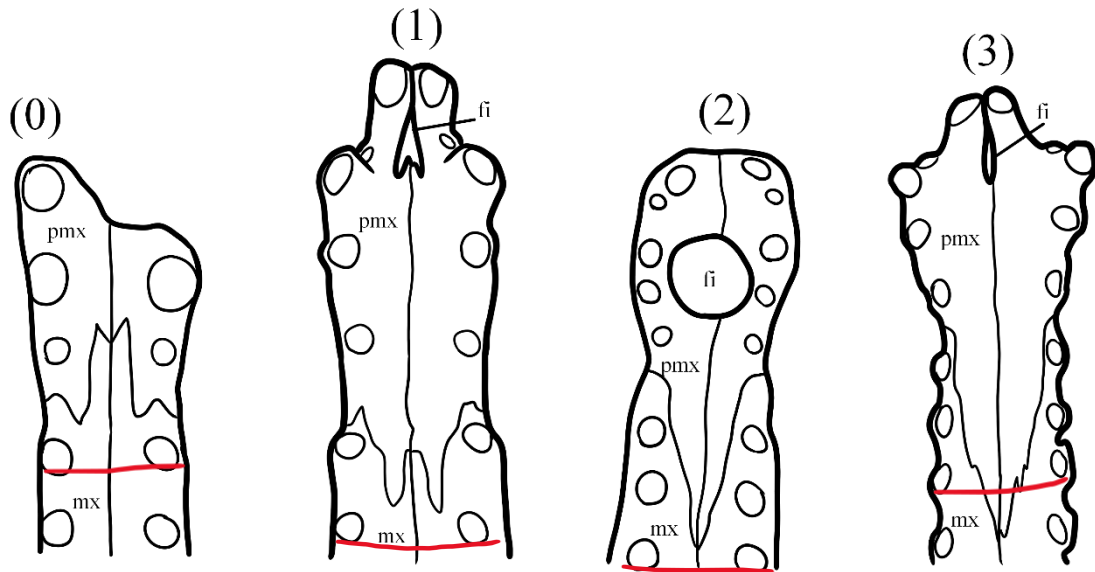


Figura 29 – Vista ventral do rostro de (0) *Hanyusuchus sinensis*, (1) *Tomistoma schlegelii*, (2) *Eothenacosaurus mississippiensis*, (3) *Gavialis gangeticus*. pmx – pré-maxila, mx – maxila, fi – forame incisivo.

24. Pré-maxila, sutura, porção medial no processo ventral posterior da pré-maxila: (0) permanece posterior ao último alvéolo pré-maxilar; (1) passa o último alvéolo pré-maxilar anteriormente (Figura 30). Baseado em Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 214.

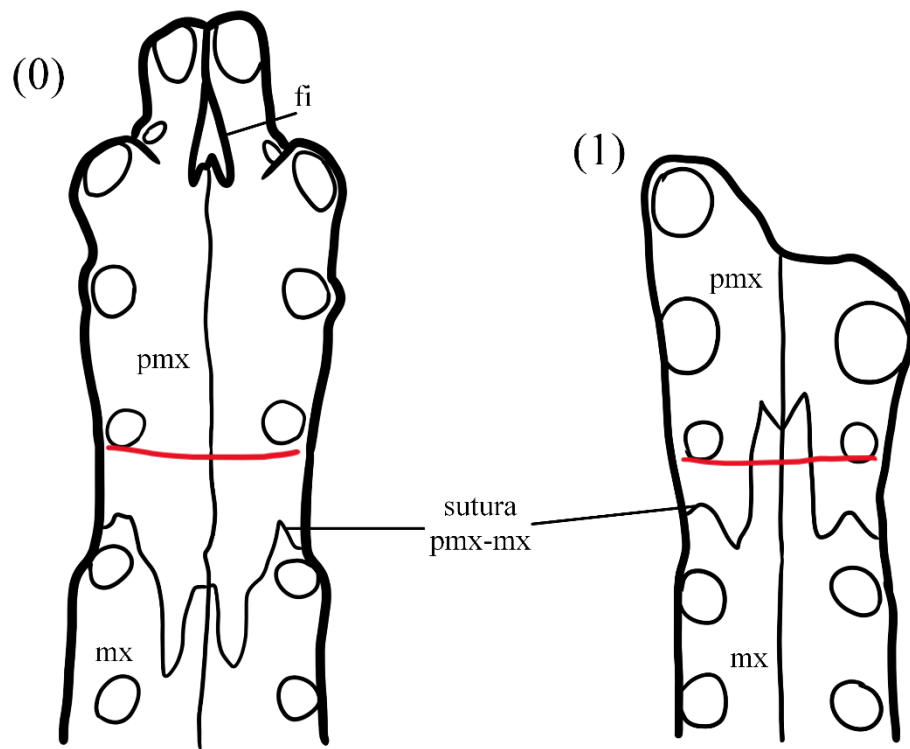


Figura 30 – Vista ventral do rostró de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Hanyusuchus sinensis*. pmx – pré-maxila, mx – maxila, fi – forame incisivo.

25. Rostro, visão dorsal, contato entre nasal e pré-maxila: (0) nasal e pré-maxila se tocam; (1) nasal e pré-maxila não se tocam, maxila ultrapassa medialmente (Figura 31). Souza (2015), caráter 26, reformulado de Brochu (2011), caráter 82.

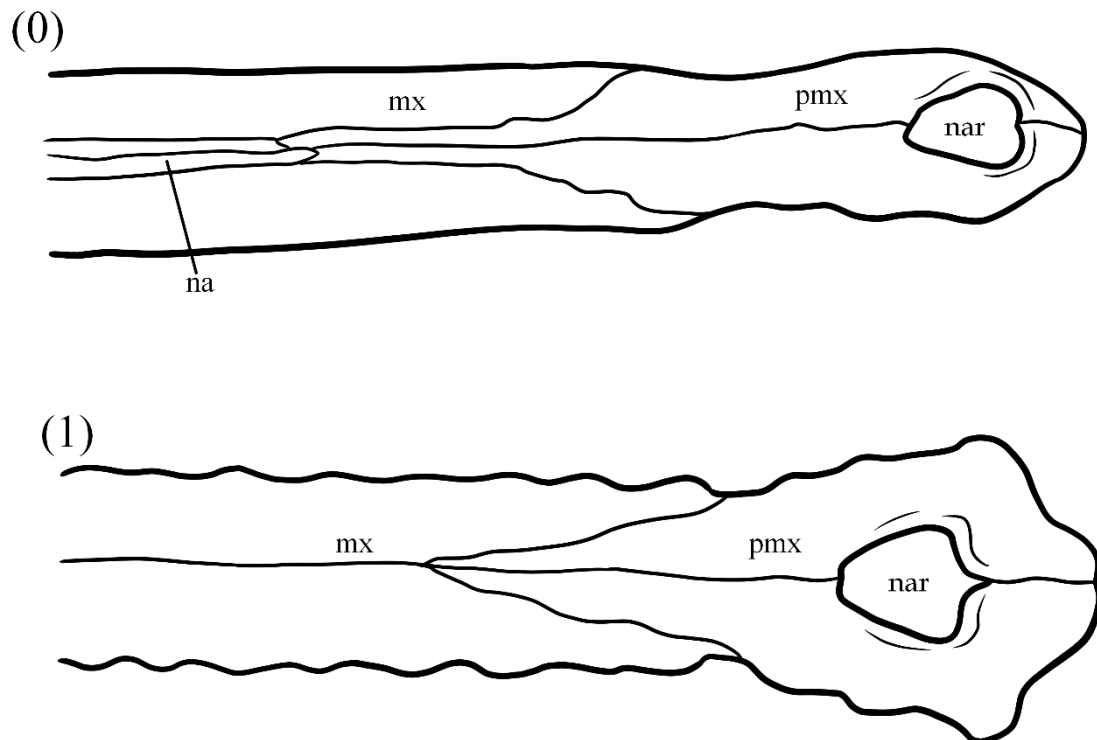


Figura 31 – Vista dorsal do rostró de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. pmx – pré-maxila, mx – maxila, nar – narina, na – nasal.



26. Rostro, visão dorsal, maxila, processo posterior: (0) processo posterior que penetra a margem anterior do lacrimal; (1) processo posterior que borda a porção anterior do nasal e lacrimal; (2) processo posterior que penetra entre o lacrimal e nasal (Figura 32). Souza (2015), caráter 27, reformulado de Brochu (2011), caráter 128 e de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 123.

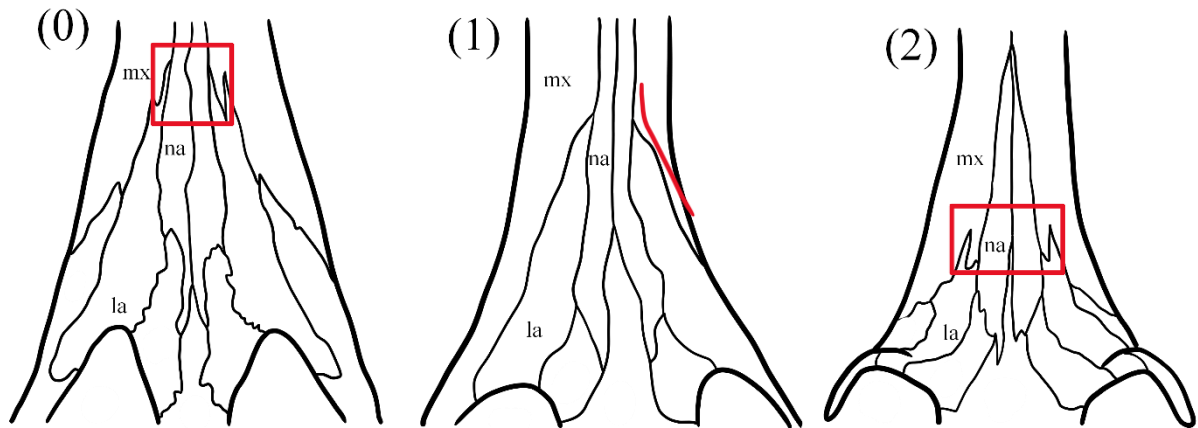


Figura 32 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gryposuchus pachakamue*, (2) *Gavialis gangeticus*. mx – maxila, na – nasal, la – lacrimal.

27. Rostro, visão dorsal, prolongamento posterior dos nasais: (0) alcançam a margem das órbitas; (1) não alcançam as órbitas (Figura 33). Reformulado de Ristevski et al., (2020), caráter 193, baseado em Massonne et al., (2019), caráter 194.

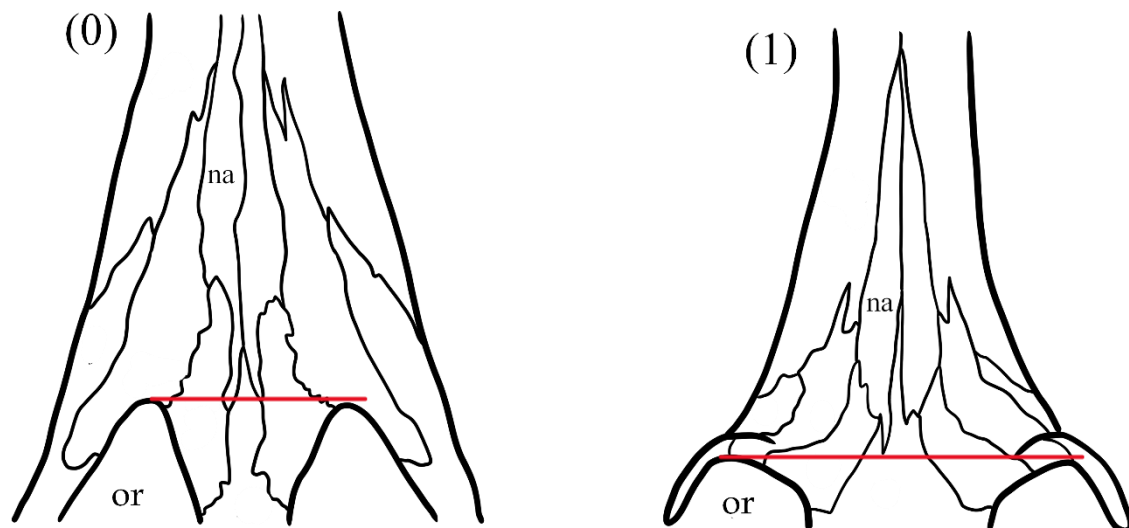


Figura 33 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. na – nasal, or – órbitas.

28. Rostro, visão dorsal, comparação do comprimento do lacrimal em relação ao pré-frontal: (0) lacrimal é mais longo; (1) pré-frontal é mais longo; (2) ambos alongam

igualmente (Figura 34). Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 125, modificado de Norell (1988), caráter 7.

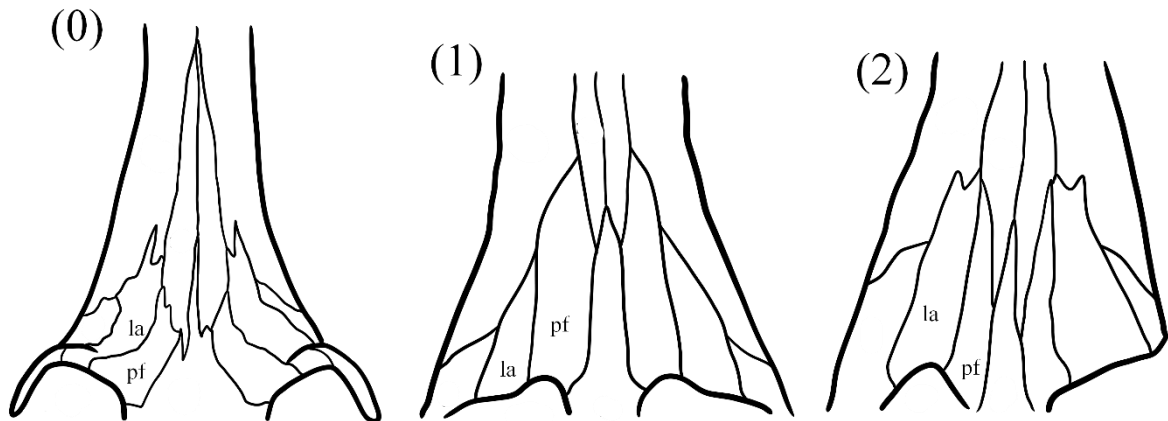


Figura 34 – Vista dorsal do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Ikanogavialis gameroi*, (2) *Kentisuchus spenceri*. la – lacrimal, pf – pré-frontal.

29. Rostro, processo anterior do frontal, comprimento em relação ao processo anterior do pré-frontal: (0) processo anterior do frontal mais curto ou com o mesmo comprimento do processo anterior do pré-frontal; (1) processo anterior do frontal mais longo que o processo anterior do pré-frontal (Figura 35). Souza (2015), caráter 29, reformulado e predicados invertidos de Jouve et al., (2008), caráter 171.

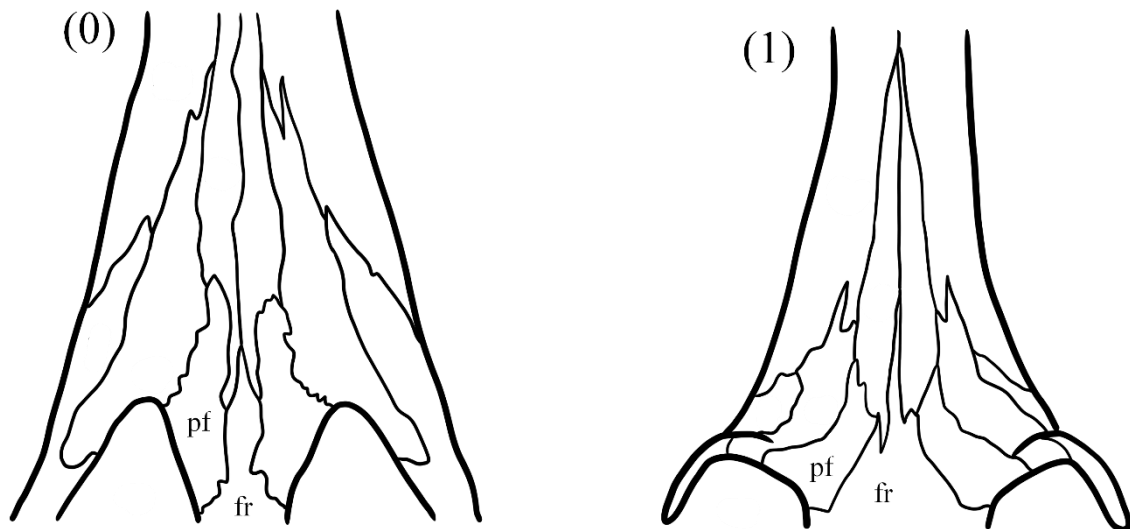


Figura 35 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. pf – pré-frontal, fr – frontal.

30. Rostro, processo anterior do frontal, comprimento em relação ao processo anterior do jugal: (0) processo anterior do frontal mais curto ou tão longo quanto processo anterior do jugal; (1) processo anterior do frontal mais longo que processo

anterior do jugal (Figura 36). Souza (2015), caráter 30, reformulado de Jouve et al., (2008), caráter 174.

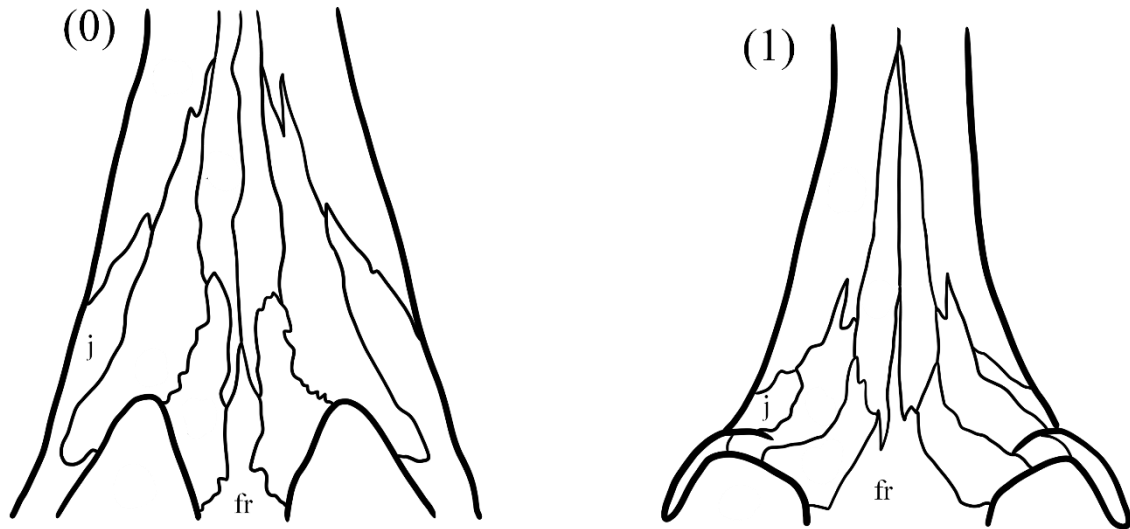


Figura 36 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. j – jugal, fr – frontal.

31. Rostro, processo anterior do frontal, morfologia da sutura com o nasal: (0) forma um complexo sutural amplo; (1) contato é mínimo (Figura 37). Modificado de Souza (2015), caráter 28, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 131.

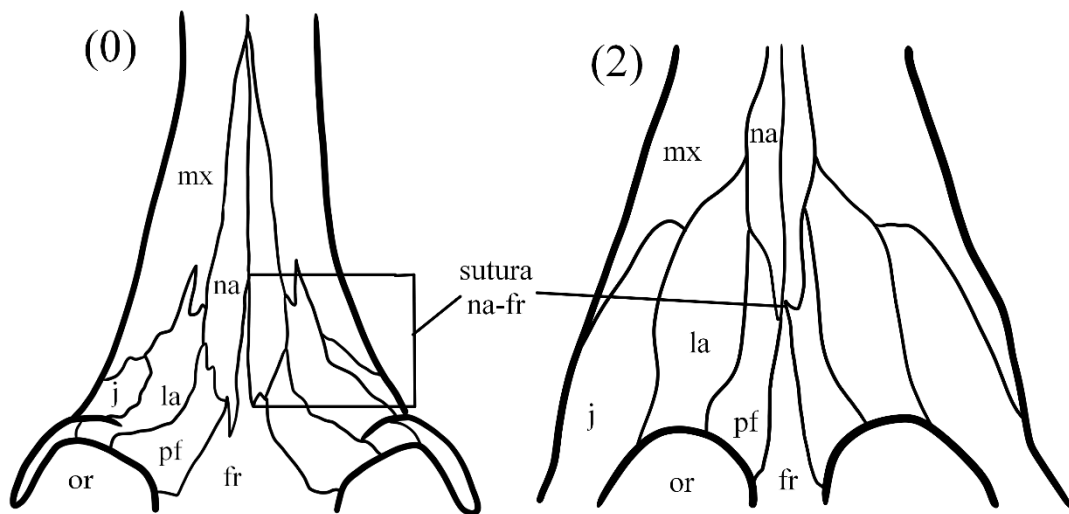


Figura 37 – Vista dorsal do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Hanyusuchus sinensis*. mx – maxila, na – nasal, j – jugal, la – lacrimal, pf – pré-frontal, fr – frontal, or – órbitas.

32. Rostro, cristas pré-orbitais: (0) modestas ou inexistentes; (1) muito proeminentes (Figura 38). Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 94.

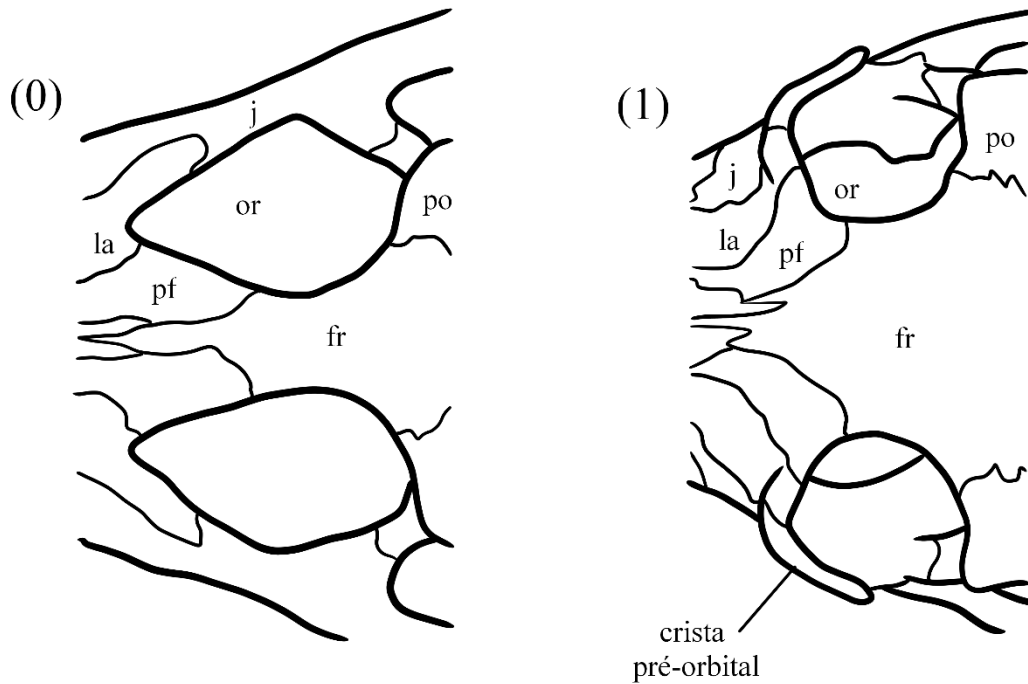


Figura 38 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. j – jugal, la – lacrimal, pf – pré-frontal, fr – frontal, or – órbitas, po – pós-orbital.

33. Caixa craniana, forame anterior aos ramos do palatino do nervo VII cranial, relação com basisfenóide: (0) ventral; (1) ventro-lateral (Figura 39). Souza (2015), caráter 72, reformulado e predados invertidos de Brochu (2011), caráter 161.

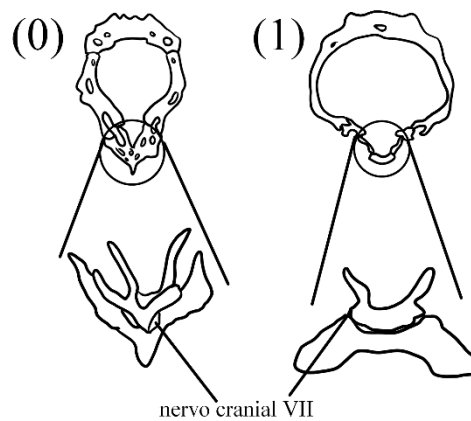


Figura 39 – Tomografia do crânio de (0) *Alligator mississippiensis*, (1) *Gavialis gangeticus* baseado na ilustração de Brochu (1997) figura 110. Essa estrutura raramente se preserva em fósseis, no entanto o gênero *Eosuchus* possui a característica (0) para esse homólogo.

34. Caixa craniana, basisfenóide, parede anterior ao forame trigeminal: (0) não visível em visão occipital; (1) basisfenóide extensamente exposto (Figura 40). Adaptado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 158.

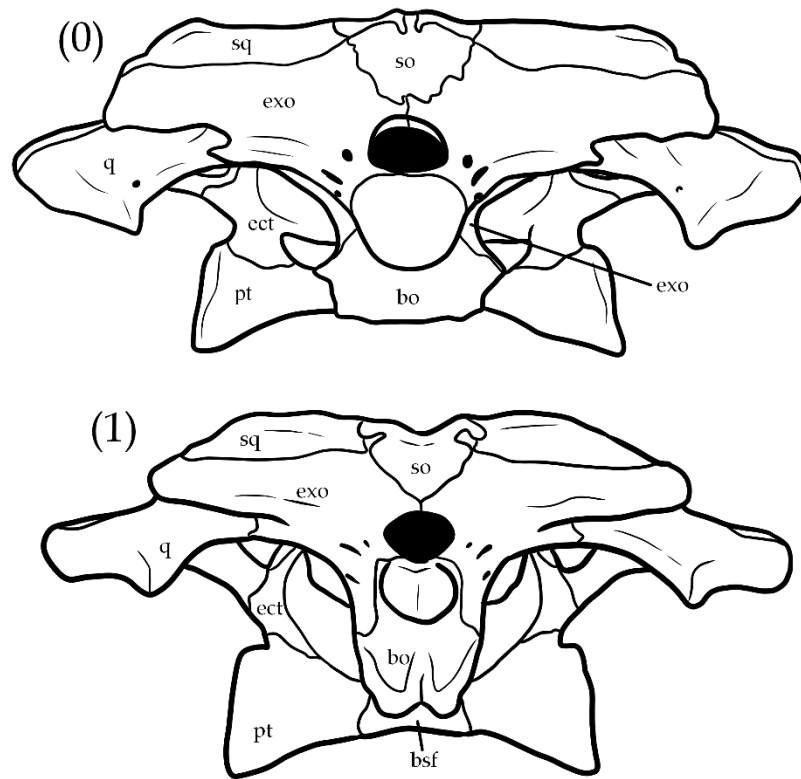


Figura 40 – Vista occipital do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, bo – sabioccipital, bsf – basisfenóide.

35. Caixa craniana, basisfenóide, abertura do forame carótida lateral situada: (0) lateralmente; (1) dorsalmente (Figura 41). Adaptado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 164.

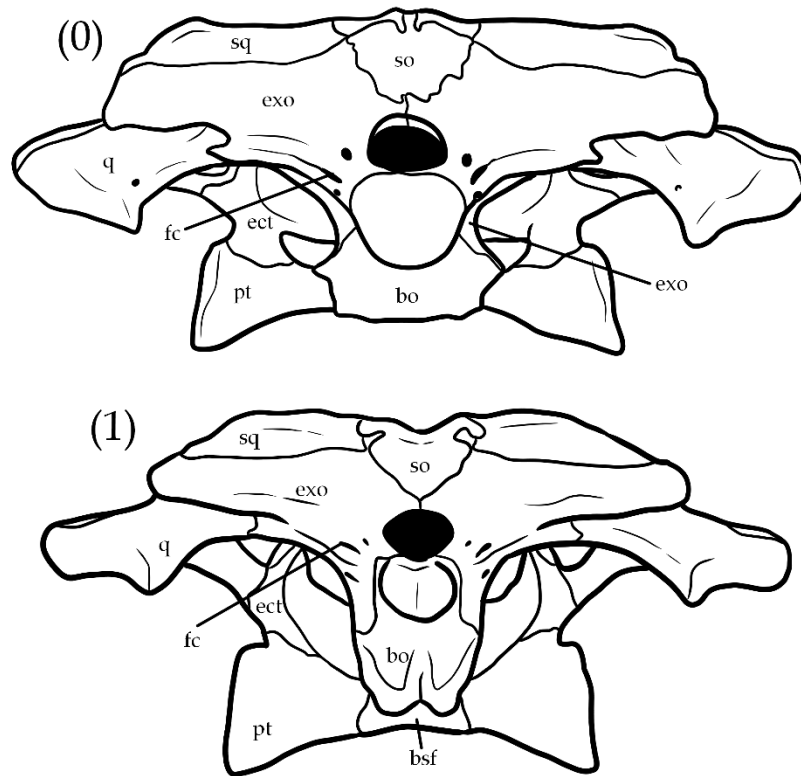


Figura 41 – Vista occipital do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, bo – basioccipital, bsf – basisfenóide, fc – forame carótida.

36. Caixa craniana, basisfenóide, largura da porção localizada ventralmente ao basioccipital: (0) fina; (1) larga ântero-posteriormente (Figura 42). Souza (2015), caráter 74, reformulado de Brochu (2011), caráter 172.

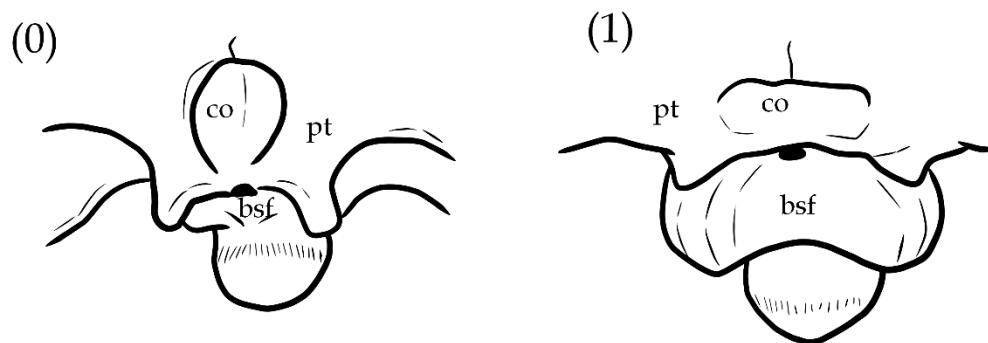


Figura 42 – Vista ventral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. co – coana, pt – pterigoide, bsf – basisfenóide.

37. Caixa craniana, exoccipital, visibilidade da sutura com o esquamosal em visão dorsal: (0) exoccipital inclinado, sutura do esquamosal visível dorsalmente; (1) exoccipital vertical, sutura do esquamosal não é visível dorsalmente (Figura 43). Souza (2015), caráter 70, reformulado de Hua & Jouve (2004), caráter 167.

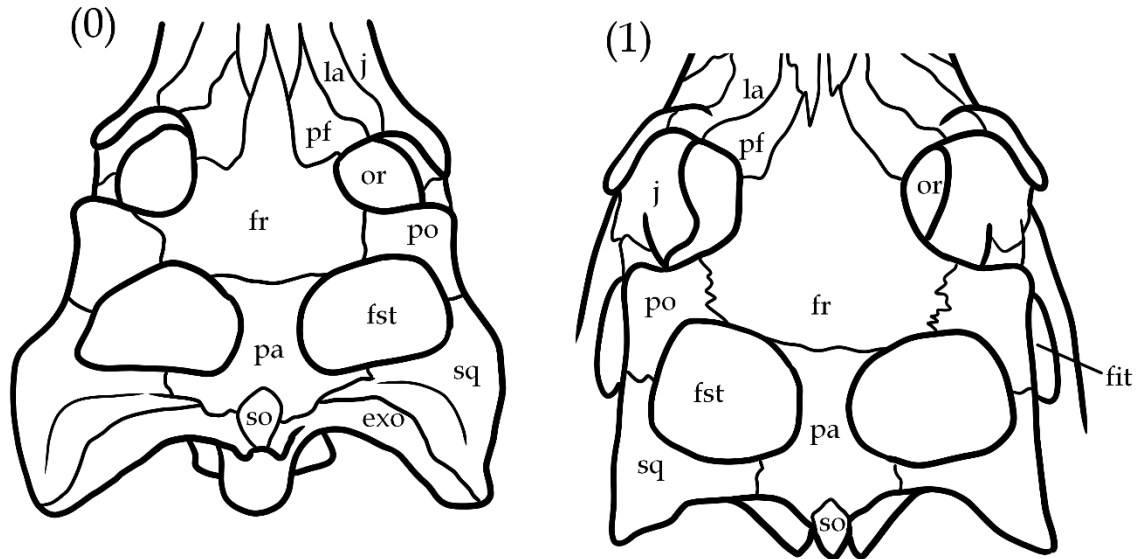


Figura 43 – Vista dorsal do crânio de (0) *Gryposuchus colombianus*, (1) *Gavialis gangeticus*. la – lacrimal, pf – pré-frontal, fr – frontal, or – órbitas, j – jugal, po – pós-orbital, pa – parietal, sq – squamosal, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal, so – supraoccipital, exo – exoccipital.

38. Caixa craniana, parede externa, exposição proótica: (0) obscurecida pelo quadrado e laterosfenóide externamente; (1) muito exposta (Figura 44). Souza (2015), caráter 75, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 164.

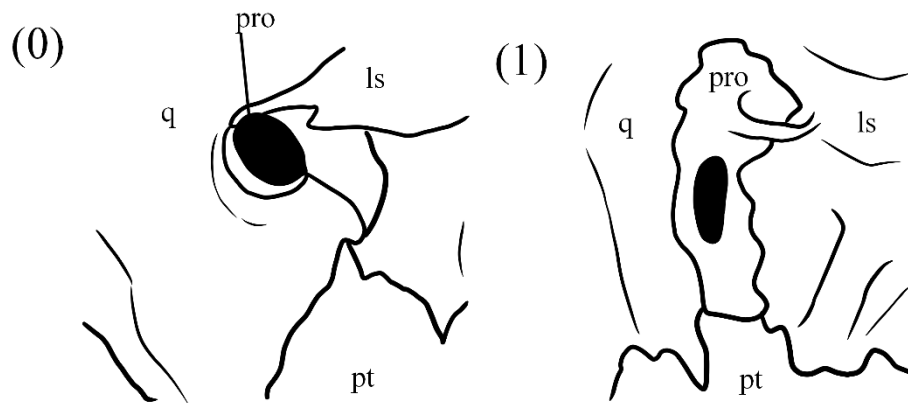


Figura 44 – Vista ventral do crânio de (0) *Alligator mississippiensis*, (1) *Gavialis gangeticus* baseado na ilustração de Brochu (1997) figura 112. O caráter (0) desse homólogo pode ser observado em Gryposuchinae. q – quadrado, pt – pterigoide, ls – laterosfenóide, pro – proótica.

39. Caixa craniana, orientação do laterosfenóide do processo capitato em relação com a linha medial: (0) Anteroposterior; (1) Lateralmente (Figura 45). Souza (2015), caráter 76, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 166.

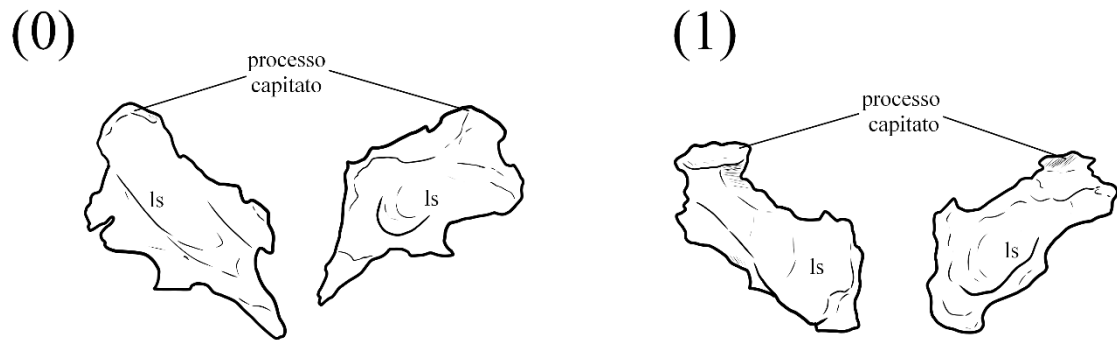


Figura 45 – Vista lateral e medial do laterosfenóide de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus* baseado na ilustração de Kuzmin *et al.*, (2021) figura 9. ls – laterosfenóide.

40. Caixa craniana, morfologia da porção lateral do basisfenóide: (0) Porção lateral lisa; (1) Apresenta um sulco anterior (Figura 46). Souza (2015), caráter 73, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 162.

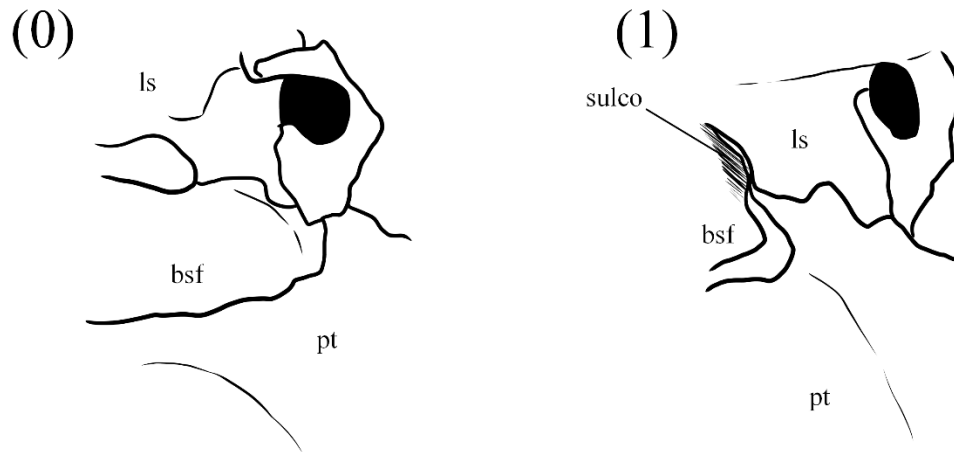


Figura 46 – Vista lateral da caixa craniana de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus* baseado na ilustração de Brochu (1997) figura 111. ls – laterosfenóide, bsf – basisfenóide, pt – pterigoide.

41. Caixa craniana, visão occipital, processo pós-occipital dos supraoccipitais: (0) muito espaçados; (1) pouco espaçados (Figura 47). Adaptado de Ristevski *et al.*, (2020), caráter 229.



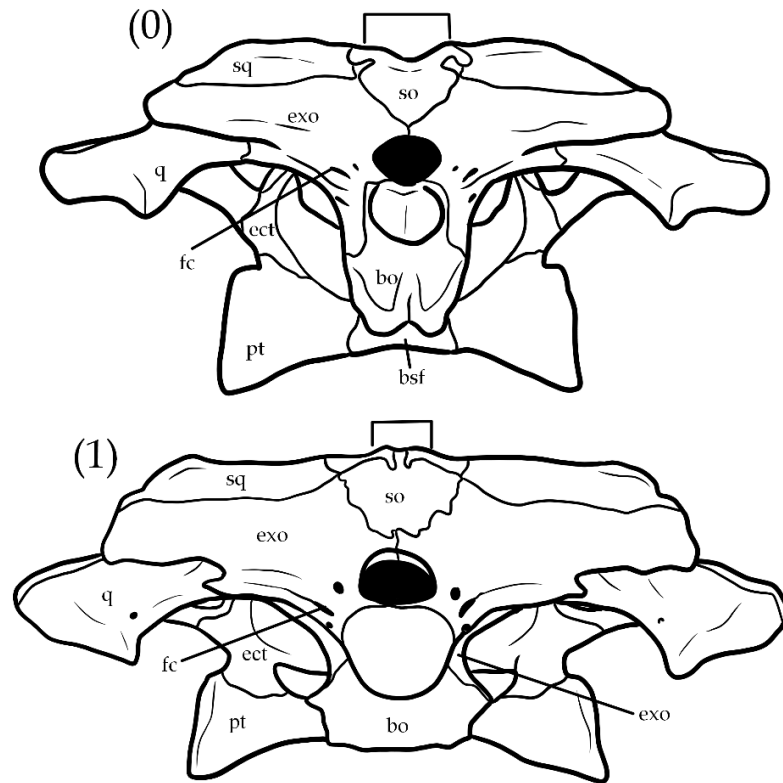


Figura 47 – Vista occipital do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, bo – sabioccipital, bsf – basisfenóide, fc – forame carótida.

42. Caixa craniana, visão occipital, processo pós-occipital dos supraoccipitais: (0) pequeno; (1) grande (Figura 48). Adaptado de Ristevski et al., (2020), caráter 229.

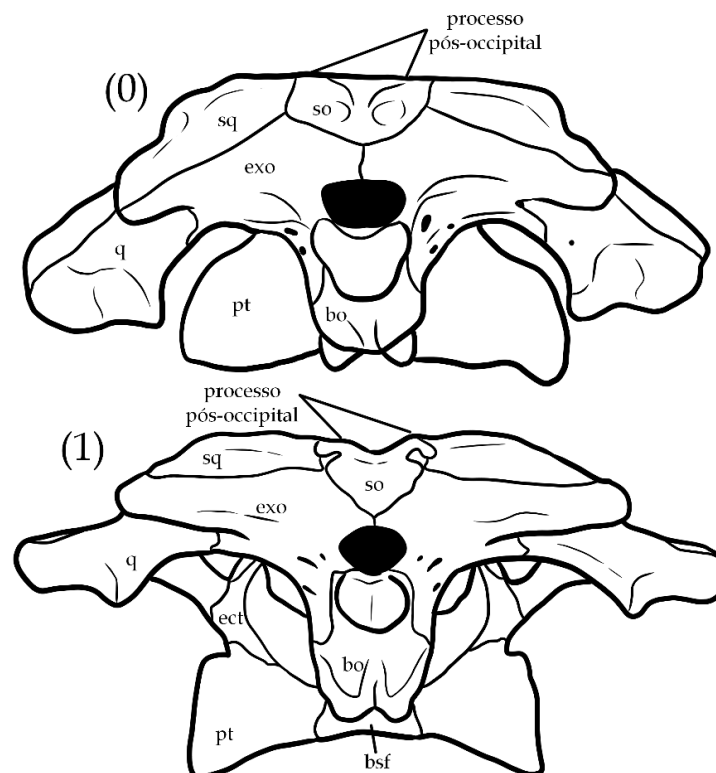


Figura 48 – Vista occipital do crânio de (0) *Maomingosuchus petrolica*, (1) *Tomistoma schlegelii*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, bo – basioccipital, bsf – basisfenóide.

43. Caixa craniana, visão occipital, contato das suturas dos otocipitais: dorsal ao forame Magnum: (0) Longo, pelo menos metade do tamanho do forame Magnum; (1) Curto, menor da metade do tamanho do forame Magnum (Figura 49). Modificado de Ristevski et al., (2020), caráter 196, modificado de Massonne et al., (2019), caráter 197.

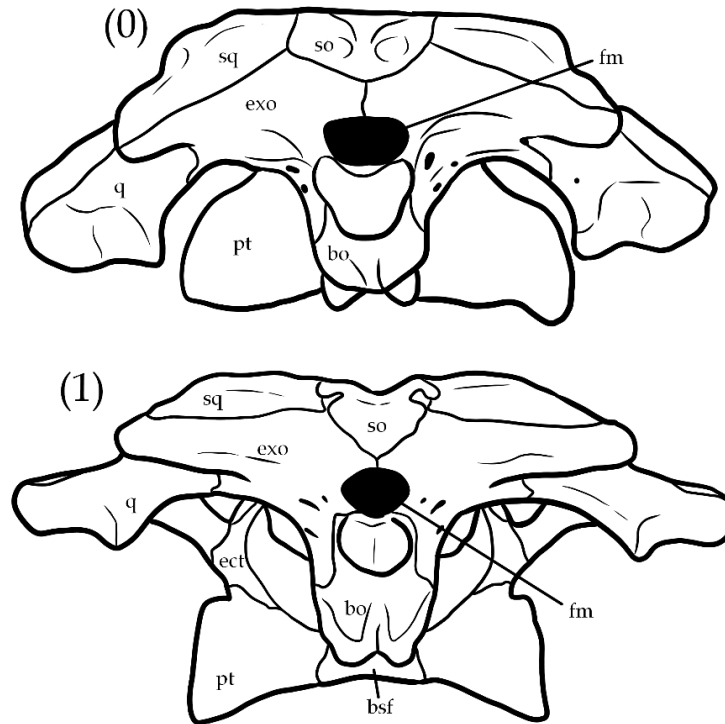


Figura 49 – Vista occipital do crânio de (0) *Maomingosuchus petrolica*, (1) *Tomistoma schlegelii*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, bo – basioccipital, bsf – basisfenóide.

44. Caixa craniana, visão occipital, processo ventral do basioccipital com exoccipital em relação ao côndilo occipital: (0) está paralelo ou converge ventralmente; (1) ventralmente divergentes (Figura 50). Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 196.

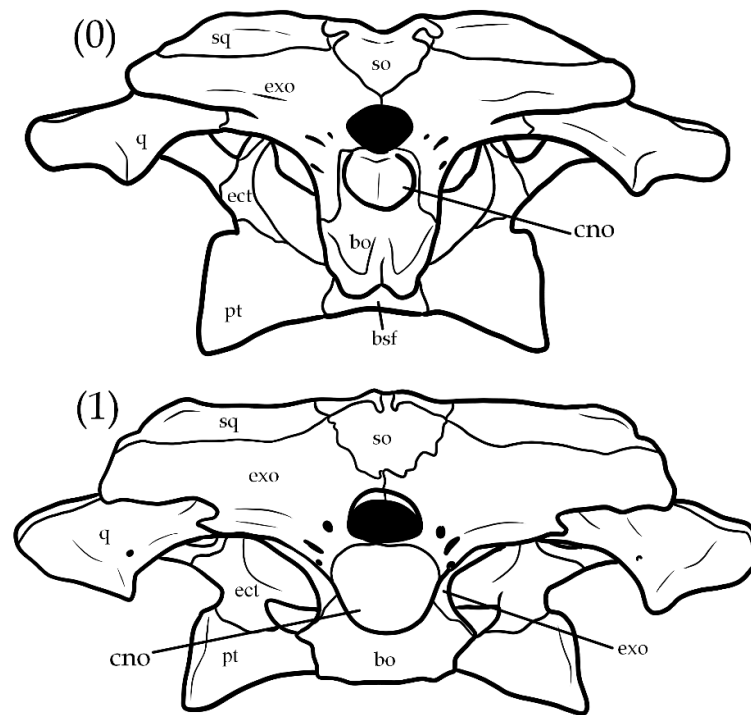


Figura 50 – Vista occipital do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, bo – basioccipital, bsf – basisfenóide, cno – côndilo occipital.

45. Caixa craniana, pilares pré-frontais, base da estrutura: (0) Sólida; (1) Com grande recesso pneumático (Figura 51). Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 105.

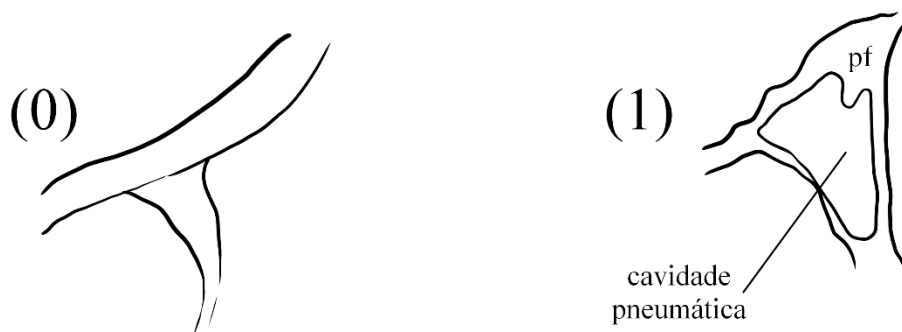


Figura 51 – Vista lateral dos pilares pré-frontais de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Alligator mississippiensis*. pf – pré-frontal. baseado na ilustração de Brochu (1997) figura 91. pf – pré-frontal.

46. Caixa craniana, pilares pré-frontais, formato da margem dorsal: (0) Expandidos antero posteriormente; (1) Estreitos, sem expansão (Figura 52). Souza (2015), caráter 77, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 108.



Figura 52 – Vista lateral dos pilares pré-frontais de (0) *Crocodylus johnstoni*, (1) *Gavialis gangeticus*. pf – pré-frontal. baseado na ilustração de Brochu (1997) figura 91. pf – pré-frontal.

47. Caixa craniana, pilares pré-frontais, formato do processo medial: (0) Expandidos antero posteriormente; (1) Expandidos dorso-ventralmente (Figura 53). Souza (2015), caráter 78, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 109.

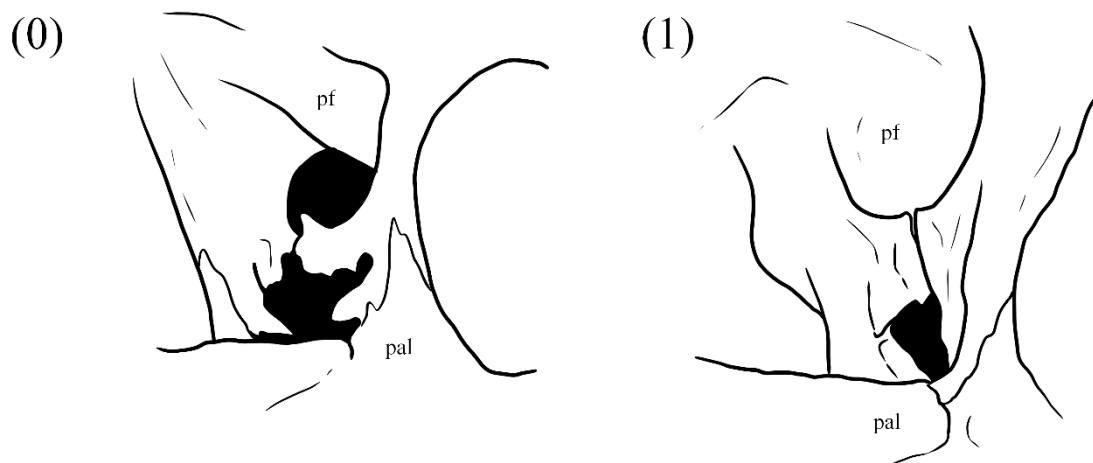


Figura 53 – Vista lateral dos pilares pré-frontais de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. pf – pré-frontal. baseado na ilustração de Brochu (1997) figura 90. pf – pré-frontal, pal – palatino.

48. Coana, porção interna: (0) não possui septo; (1) possui septo (Figura 54). Adaptado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 120.

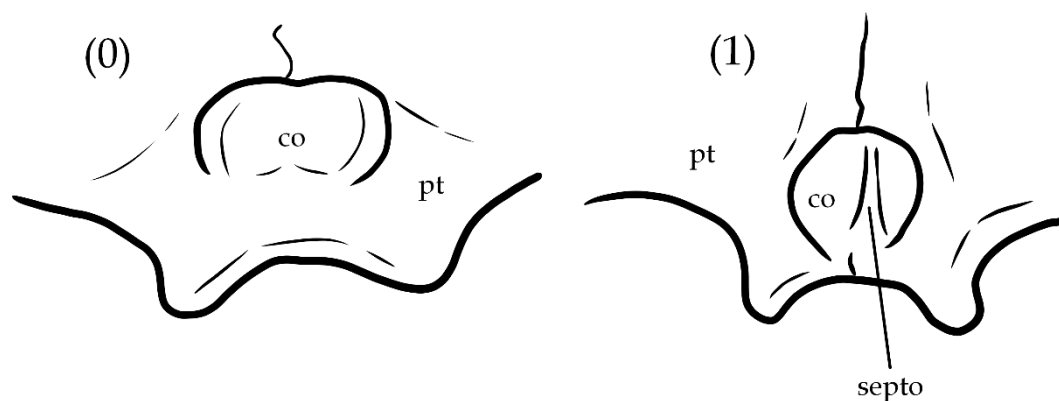


Figura 54 – Vista ventral do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. pt – pterigoide, co – coana.

49. Coana, formato da porção secundária: (0) ovoide, com ápice direcionado posteriormente; (1) triangular, com ápice direcionado anteriormente (Figura 55). Ristevski et al., (2020), caráter 218, baseado em Lee & Yates (2018), caráter 163.

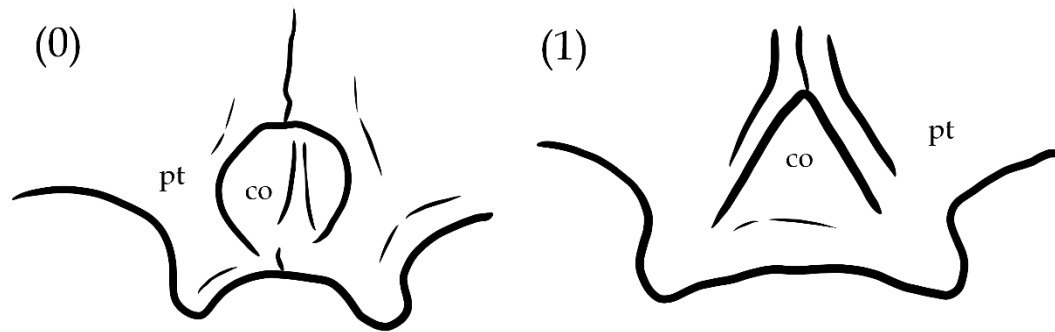


Figura 55 – Vista ventral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Penghusuchus pani*. pt – pterigoide, co – coana.

50. Coana, formato: (0) contorno circular; (1) subretangular (Figura 56). Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 209.

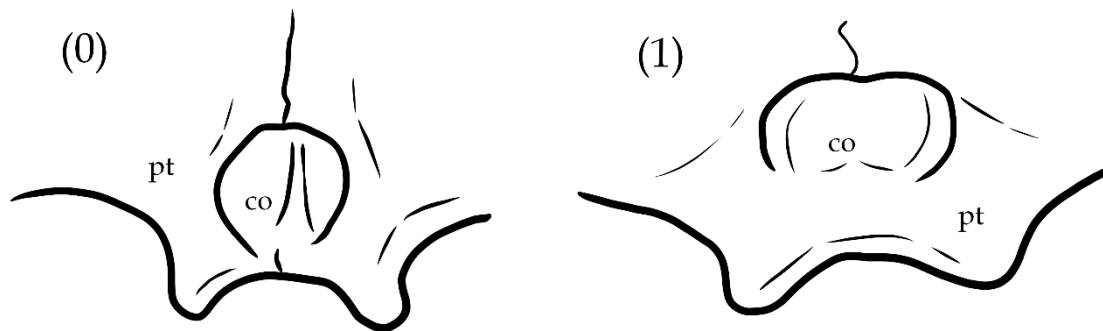


Figura 56 – Vista ventral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. pt – pterigoide, co – coana.

51. Ectopterigoide, extensão do processo posterior em relação à beira do pterigoide: (0) não alcança a margem posterior; (1) alcança margem posterior (Figura 57). Souza (2015), caráter 65, reformulado de Brochu (2011), caráter 127.

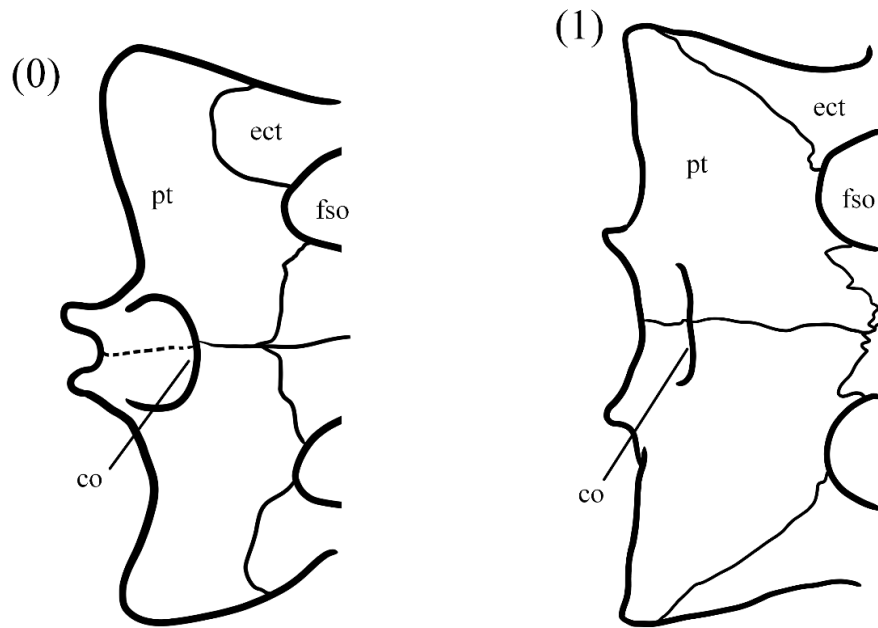


Figura 57 – Vista ventral do crânio de (0) *Piscogavialis jugaliperforatus*, (1) *Gavialis gangeticus*. pt – pterigoide, co – coana, ect – ectopterygoide, fso – fenestra suborbital.

52. Ectopterygoide, participação na barra pós-orbital: (0) não possui nenhum processo dorsal, contato somente ventral com a barra do pós-orbital; (1) possui um processo que compõe a porção interna da barra do pós-orbital (Figura 58). Souza (2015), caráter 66, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 132.

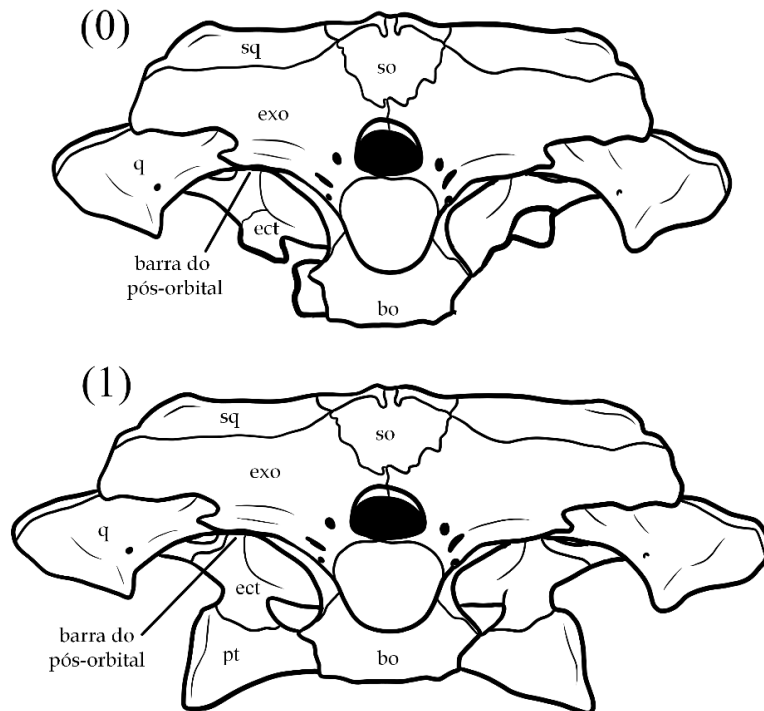


Figura 58 – Vista occipital do crânio de (0) *Ikanogavialis gameroi*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterygoide, pt – pterigoide.

53. Exoccipital, relação com túbero basioccipital: (0) acaba dorsalmente ao túbero basioccipital; (1) envia um processo ventral que compõe o túbero basioccipital (Figura 59). Souza (2015), caráter 71, reformulado de Brochu (2011), caráter 176.

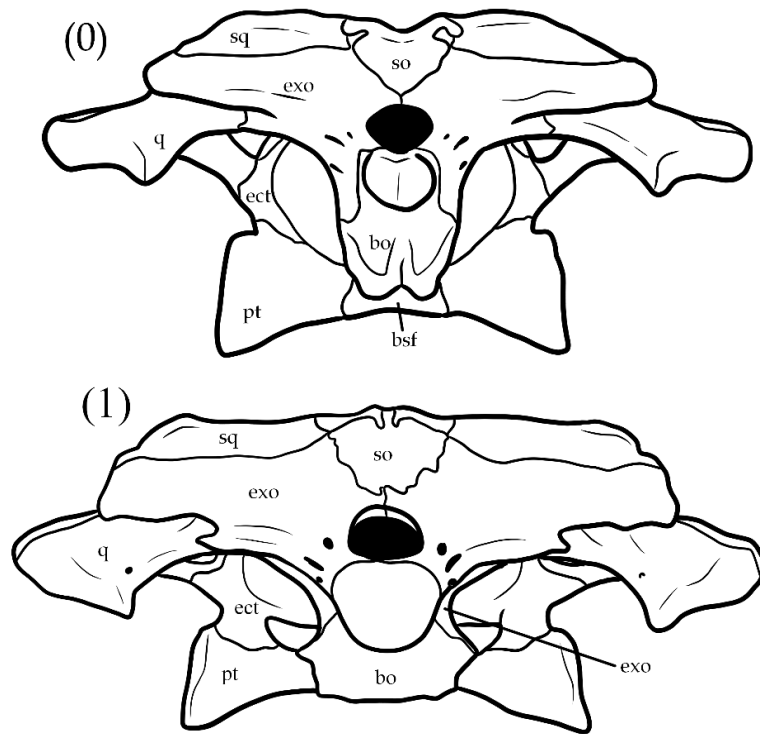


Figura 59 – Vista occipital do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide.

54. Fenestra infratemporal: (0) possui um ângulo dorsal agudo, fenestra possui um formato triangular; (1) margem dorsal forma uma curvatura suave, fenestra possui formato ovoide (Figura 60). Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 204.

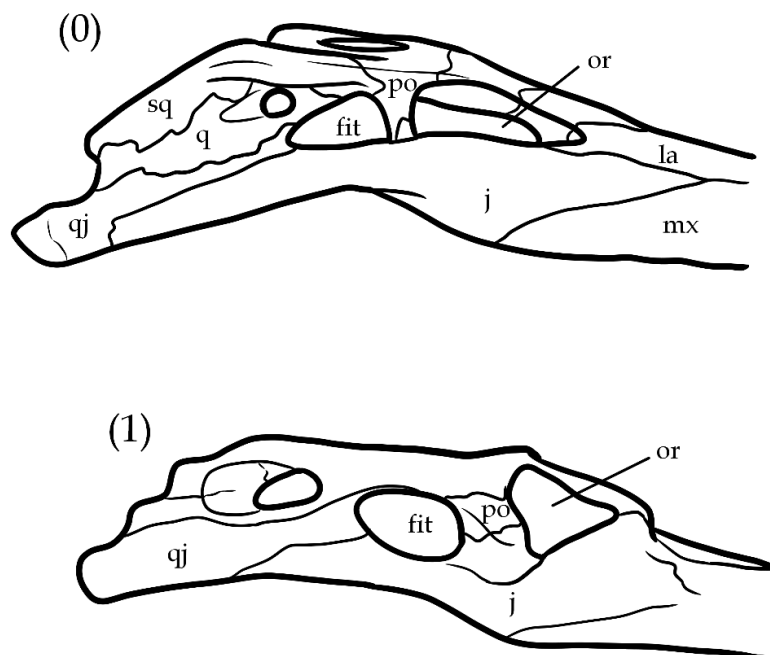


Figura 60 – Vista lateral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gryposuchus colombianus*. sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal, fit – fenestra infratemporal, po – pós-orbital, j – jugal, la – lacrimal, mx – maxila, or – órbitas.

55. Barra inter-fenestral entre as fenestras suborbitais, posição da porção lateral do palatino que compõe a parede medial da fenestra suborbital: (0) margens laterais visíveis na visão ventral, mas não alcançam o mesmo nível horizontal da porção medial; (1) margens laterais verticais, não são visíveis na visão ventral (Figura 61). Souza (2015), caráter 62.

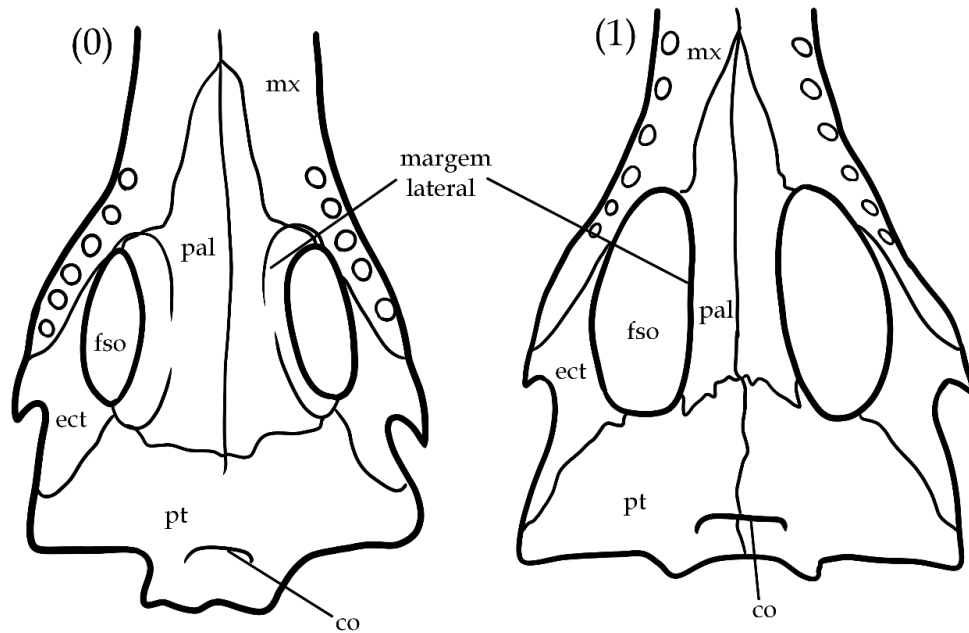


Figura 61 – Vista ventral do crânio de (0) *Gryposuchus colombianus*, (1) *Gavialis gangeticus*. pt – pterigoide, ect – ectopterigoide, co – coana, pal – palatino, mx – maxila, fso – fenestra suborbital.

56. Barra inter-fenestral entre as fenestras suborbitais, porção anterior que compõe a margem médio anterior da fenestra suborbital, proporção com a porção medial: (0) anteriormente alargada, envia um processo lateral na fenestra suborbital; (1) são do mesmo tamanho (paralelos) ou são finos anteriormente (Figura 62). Souza (2015), caráter 60, reformulado de Brochu (2011), caráter 120.



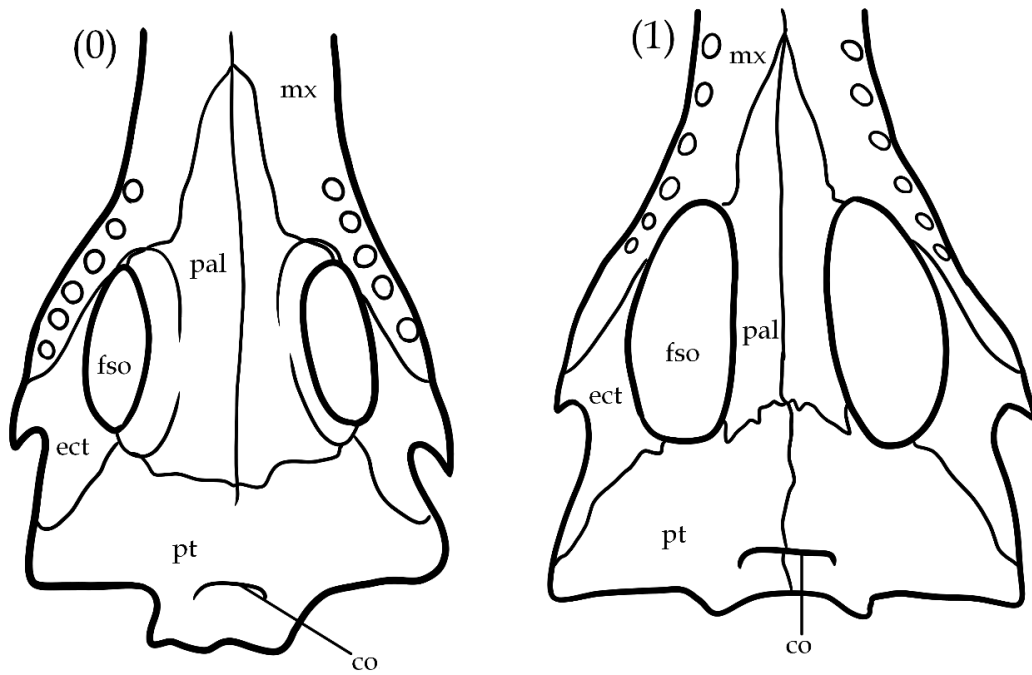


Figura 62 – Vista ventral do crânio de (0) *Gryposuchus colombianus*, (1) *Gavialis gangeticus*. pt – pterigoide, ect – ectopterigoide, co – coana, pal – palatino, mx – maxila, fso – fenestra suborbital.

57. Barra inter-fenestral entre as fenestras suborbitais, porção posterior que compõe a margem médio posterior da fenestra suborbital, proporção com a porção medial: (0) Porção posterior alargada, enviando um processo lateral na fenestra suborbital; (1) São do mesmo tamanho (paralelos) ou ficam finos posteriormente (Figura 63). Souza (2015), caráter 61, reformulado de Brochu 2011, caráter 117.

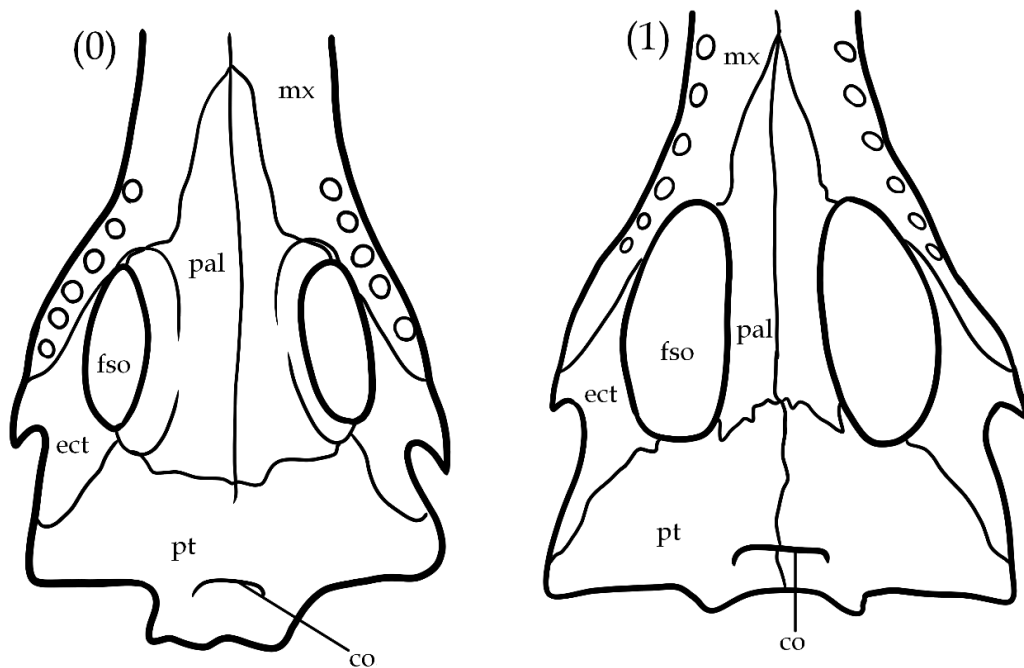


Figura 63 – Vista ventral do crânio de (0) *Gryposuchus colombianus*, (1) *Gavialis gangeticus*. pt – pterigoide, ect – ectopterigoide, co – coana, pal – palatino, mx – maxila, fso – fenestra suborbital.

58. Órbitas, margem lateral, morfologia na visão lateral na lâmina ascendente do jugal: (0) margem dorsal convexa ou plana, a lâmina excede a barra pós-orbital, prevenindo que a base seja vista na visão lateral; (1) margem dorsal com um entalhe proeminente, a base do pós-orbital é visível numa visão lateral (Figura 64). Souza (2015), caráter 32, reformulado de Brochu (2011), caráter 138.

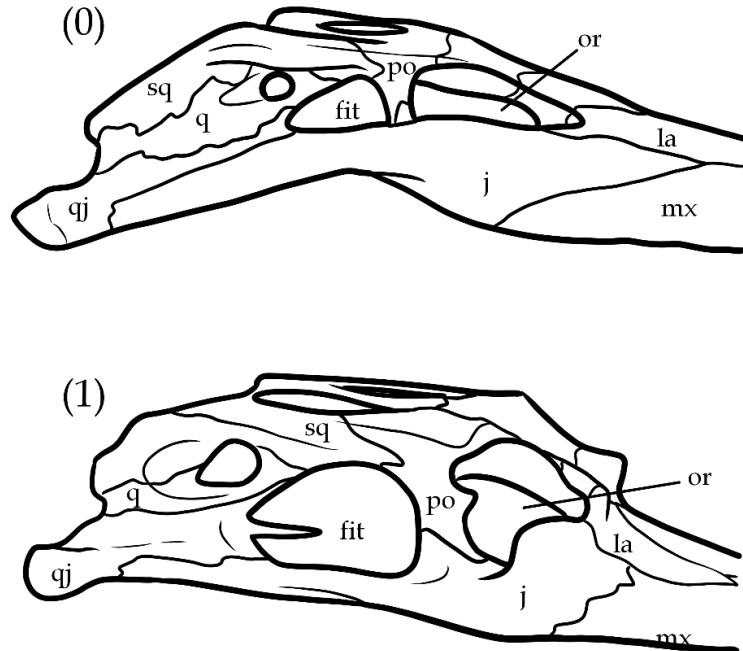


Figura 64 – Vista lateral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal, j – jugal, fit – fenestra infratemporal, po – pós-orbital, or – órbitas, la – lacrimal, mx – maxila.

59. Órbitas, margem posterior da abertura óptica: (0) pós-orbital é reto; (1) pós-orbital é curvado (Figura 65). Modificado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 144.

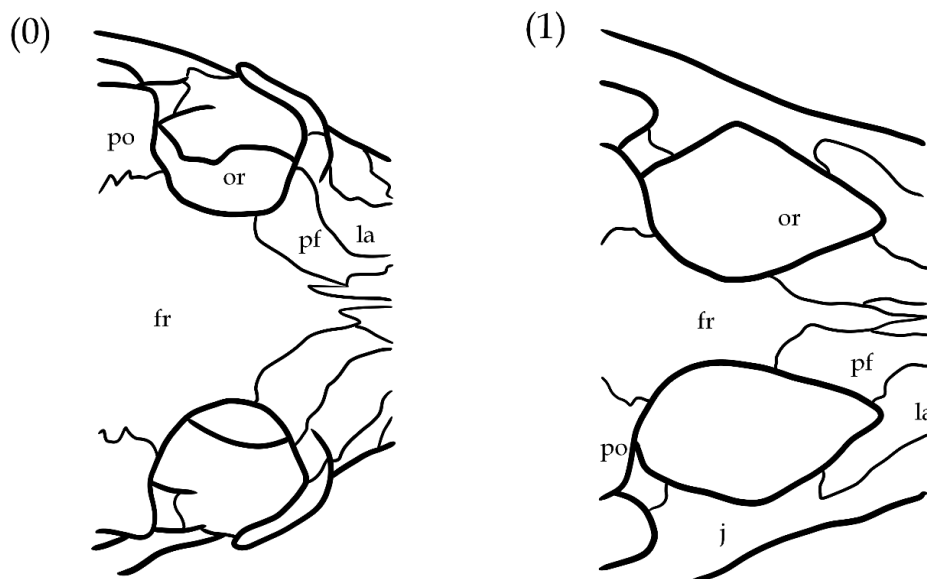


Figura 65 – Vista dorsal do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. po – pós-orbital, fr – frontal, or – órbitas, pf – pré-frontal, la – lacrimal.

60. Órbita, largura do espaço interorbital: (0) delgado, espaço interorbital com tamanho similar à maior largura do nasal; (1) largo, espaço interorbital com tamanho similar à menor largura do rostro (Figura 66). Souza (2015), caráter 33, reformulado de Jouve et al., (2008), caráter 177.

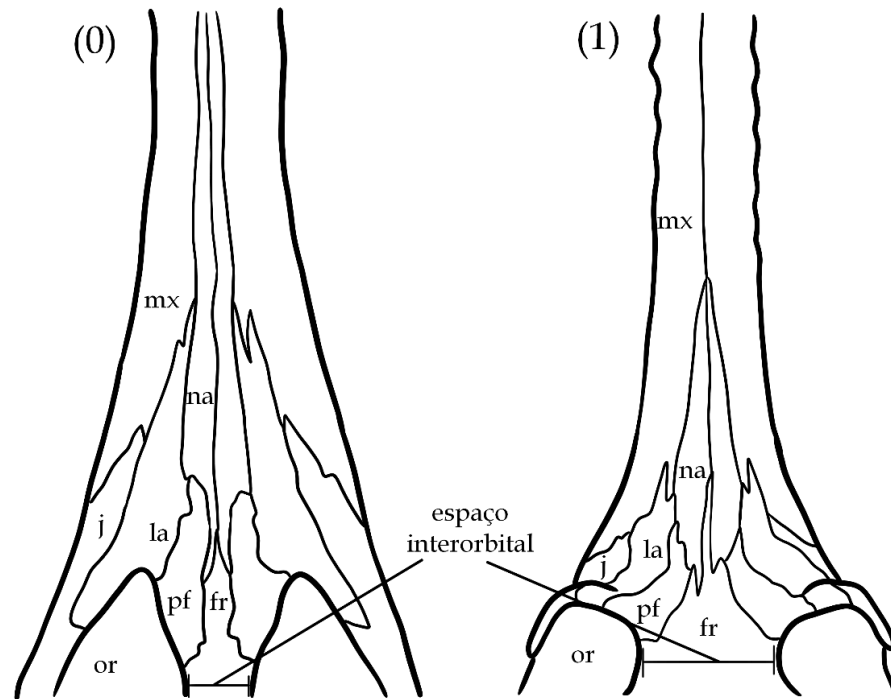


Figura 66 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. fr – frontal, or – órbitas, pf – pré-frontal, la – lacrimal, j – jugal, na – nasal, mx – maxila.

61. Órbitas: (0) mais longas que largas; (1) mais largas que longas ou equidistantes (Figura 67). Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 200.

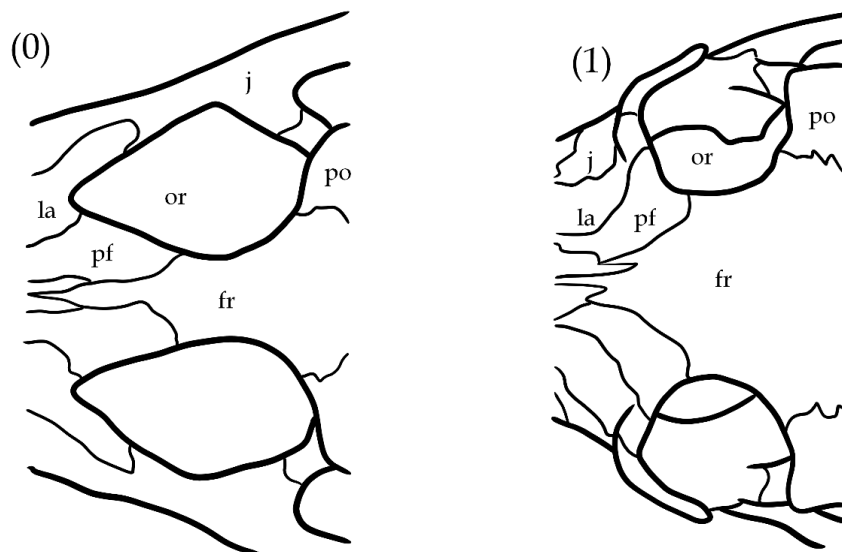


Figura 67 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. fr – frontal, or – órbitas, pf – pré-frontal, la – lacrimal, j – jugal, po – pós-orbital.

62. Palatino, processo anterior, formato da sutura com a maxila: (0) anteriormente ampla, com formato concavo/convexo; (1) em forma de “W”; (2) em formato de cunha (Figura 68). Souza, (2015), caráter 59, reformulado de Brochu (2011), caráter 116.

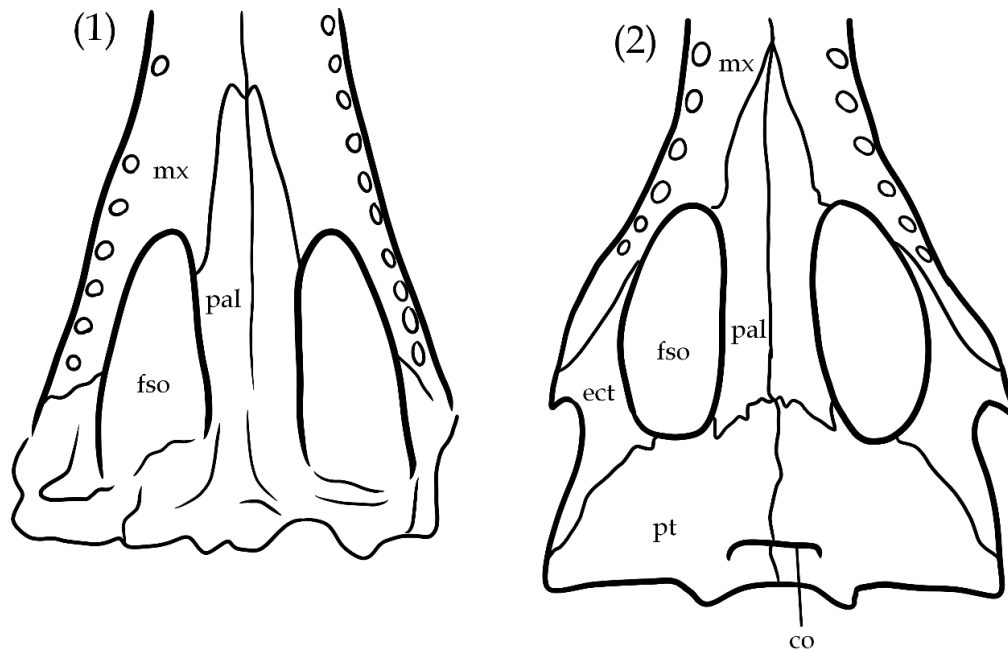


Figura 68 – Vista ventral do crânio de (1) *Argochampsia krebsi*, (2) *Gavialis gangeticus*. ma – maxila, pal – palatino, fso – fenestra suborbital, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, co – coana.

63. Palatino, porção delimitada pela fenestra suborbital, porção anterior, relação do contato com a maxila: (0) maxila envia um processo posterior no palatino, formando um entalhe medial; (1) processo posterior da maxila não penetra no palatino, formando uma sutura retilínea (Figura 69). Souza (2015), caráter 58.

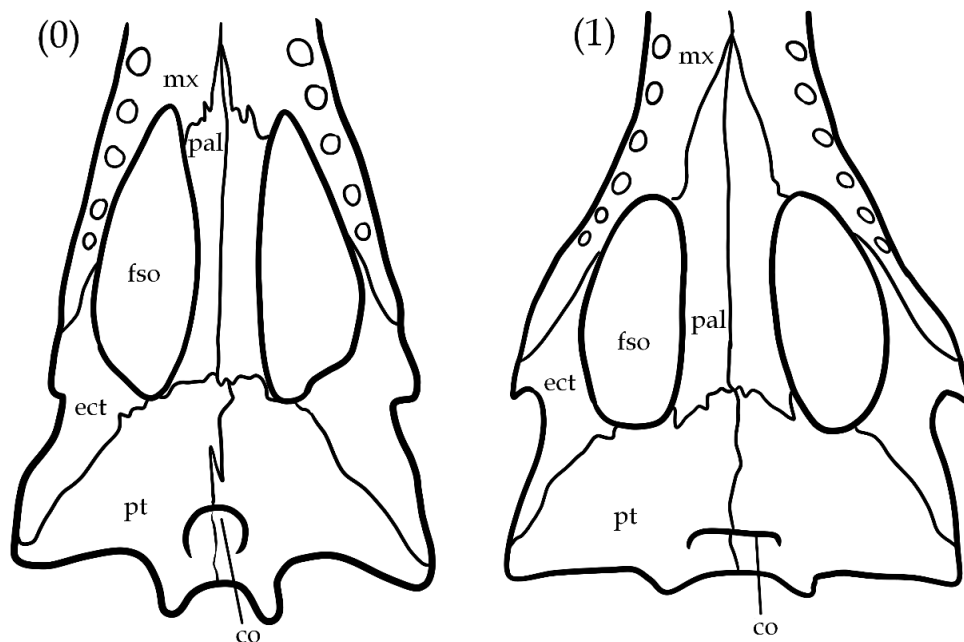


Figura 69 – Vista ventral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. ma – maxila, pal – palatino, fso – fenestra suborbital, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, co – coana.

64. Barra pós-orbital, relação do contato com a margem do jugal: (0) inserida na margem medial do jugal; (1) continua na superfície dorsal do jugal (Figura 70). Souza (2015), caráter 48, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 135.

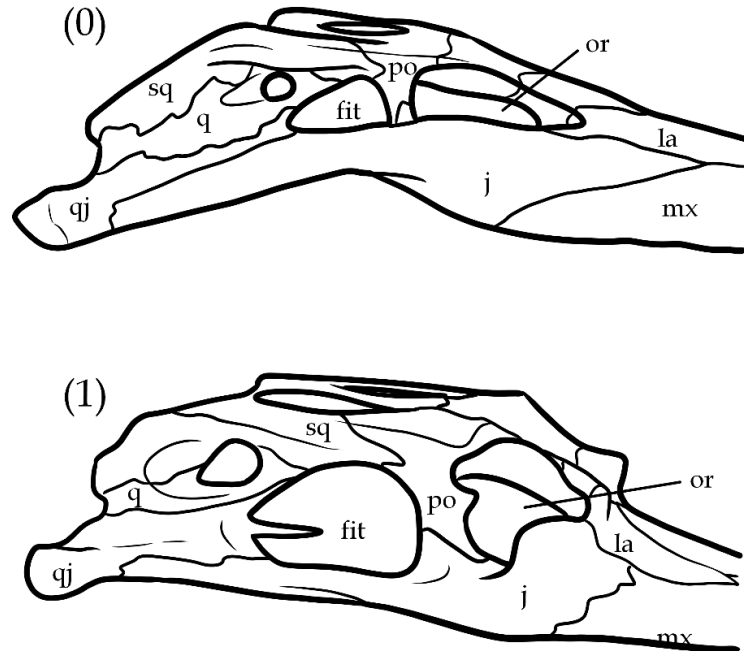


Figura 70 – Vista lateral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. ma – maxila, j – jugal, la – lacrimal, or – órbitas, po – pós-orbital, fit – fenestra infratemporal, sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal.

65. Barra pós-orbital, configuração da margem lateral: (0) suave, sem projeções; (1) esculturas laterais em forma de plataforma (Figura 71). Souza (2015), caráter 51, reformulado de Brochu 2011, caráter 134.

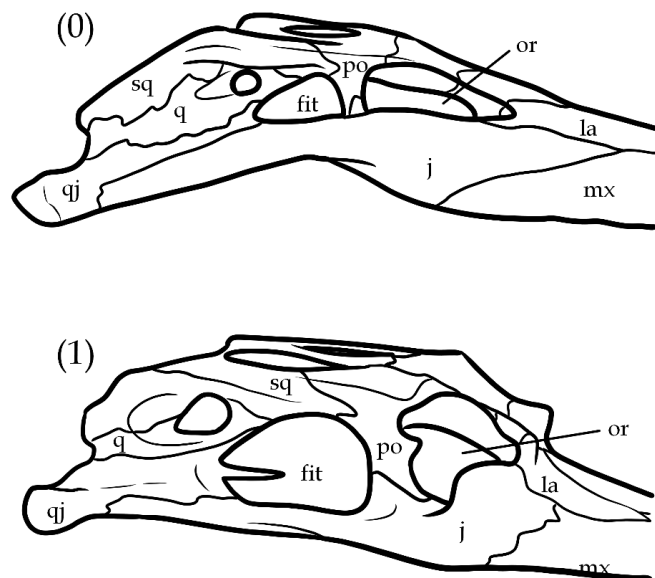


Figura 71 – Vista lateral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. ma – maxila, j – jugal, la – lacrimal, or – órbitas, po – pós-orbital, fit – fenestra infratemporal, sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal.

66. Barra pós-orbital, pós-orbital, contato do processo ventral com outros ossos: (0) Contata jugal ventralmente e squamosal e quadradojugal posteriormente; (1) Contata jugal ventralmente e squamosal posteriormente (Figura 72). Souza (2015), caráter 49, reformulado de Brochu (2011), caráter 143 e 145.



Figura 72 – Vista ventral do crânio de (0) *Alligator mississippiensis*, (1) *Tomistoma schlegelii*. baseado na ilustração de Brochu (1997) figura 97. j – jugal, po – pós-orbital, sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal.

67. Barra pós-orbital, relação de tamanho e formato: (0) delgado, circular em seção transversal; (1) maciço, alonga antero-posteriormente em seção transversal (Figura 73). Souza (2015), caráter 50, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 133.

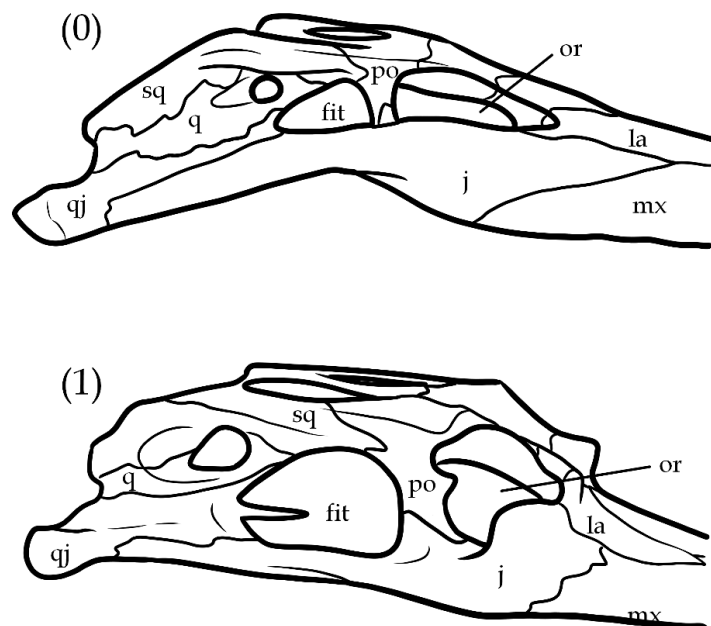


Figura 73 – Vista lateral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. ma – maxila, j – jugal, la – lacrimal, or – órbitas, po – pós-orbital, fit – fenestra infratemporal, sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal.

68. Barra pós-orbital, relação do declive com o teto do crânio: (0) lateralmente inclinado; (1) verticalmente obscurecido pelo teto do crânio (Figura 74). Souza (2015), caráter 47, reformulado de Jouve et al., (2008), caráter 184.

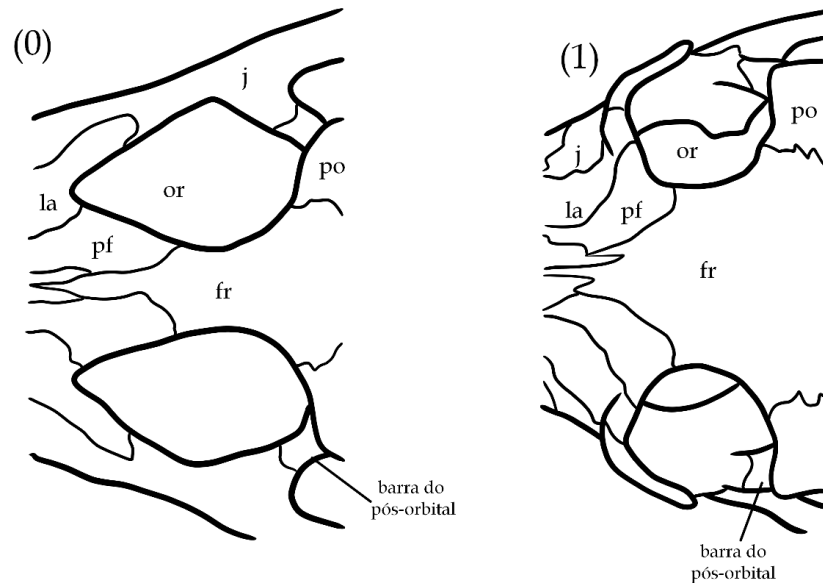


Figura 74 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. j – jugal, la – lacrimal, or – órbita, po – pós-orbital, fr – frontal.

69. Pterigoide, formato da região anterior à coana: (0) apresenta depressão contínua; (1) apresenta duas concavidades separadas; (2) superfície plana alinhada com restante do osso (Figura 75). Souza (2015), caráter 63.

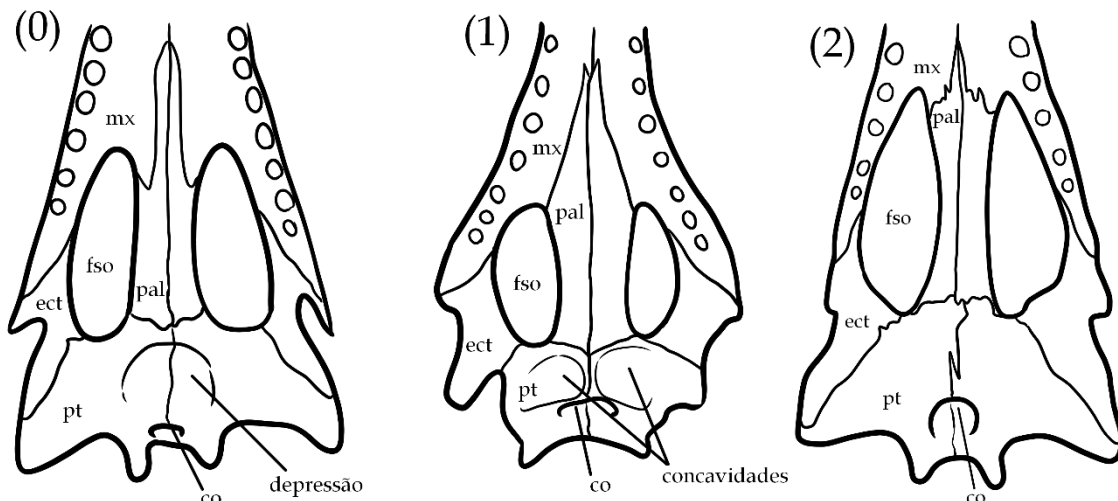


Figura 75 – Vista ventral do crânio de (0) *Eosuchus lerichei*, (1) *Gavialis bengawanicus*, (2) *Tomistoma schlegelii*. mx – maxila, pal – palatino, fso – fenestra suborbital, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, co – coana.

70. Pterigoide, processo posterior, tamanho e formato geral da porção posterior: (0) grande, formando uma margem concava/convexa na margem posterior do pterigoide; (1) pequena, formando margem linear (Figura 76). Souza (2015), caráter 64, reformulado de Brochu (2011), caráter 171.

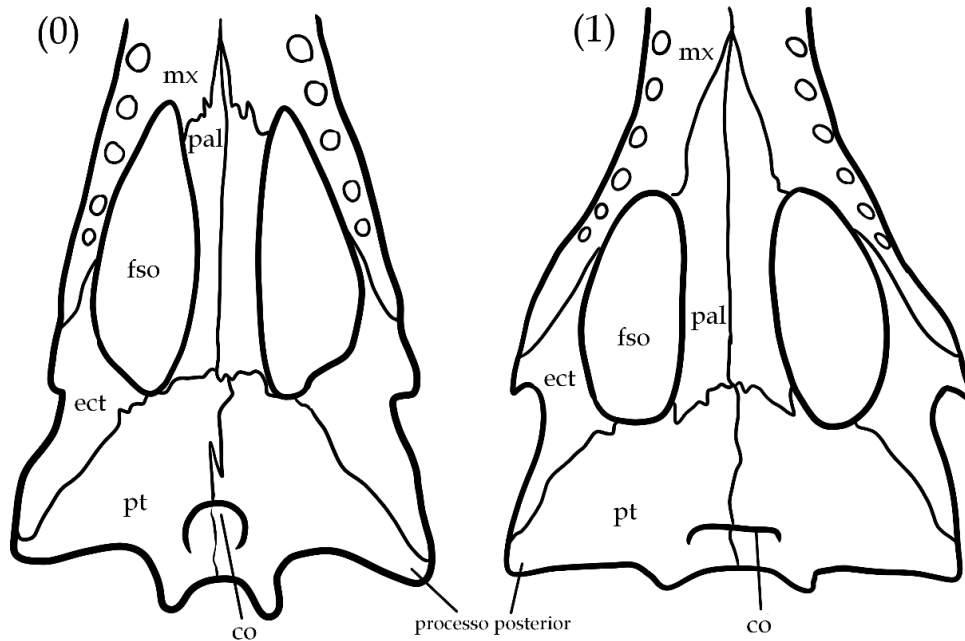


Figura 76 – Vista ventral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. mx – maxila, pal – palatino, fso – fenestra suborbital, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, co – coana.

71. Pterigoide, processo posterior medial: (0) longo; (1) curto (Figura 77). Adaptado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 166.

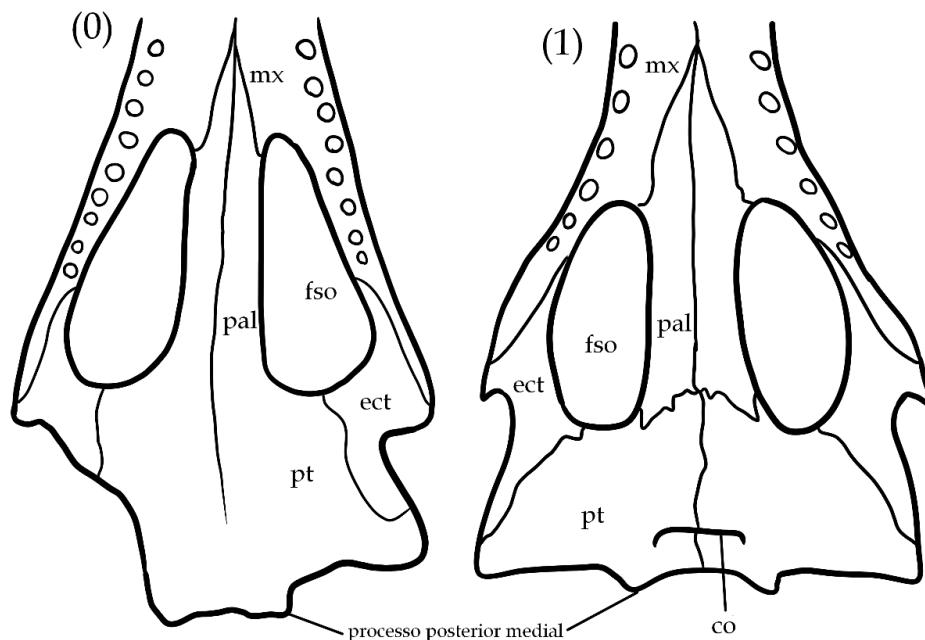


Figura 77 – Vista ventral do crânio de (0) *Eothoracosaurus mississippiensis*, (1) *Gavialis gangeticus*. mx – maxila, pal – palatino, fso – fenestra suborbital, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, co – coana.

72. Pterigoide, superfície lateral e anterior à coana interna: (0) nivela com a margem da coana; (1) empurra para dentro ântero-lateralmente à abertura da coana; (2) empurra para dentro ao redor da coana para formar o pescoço ao redor da abertura; (3) evertido



da superfície plana para formar pescoço ao redor da abertura (Figura 78). Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*) caráter 118.

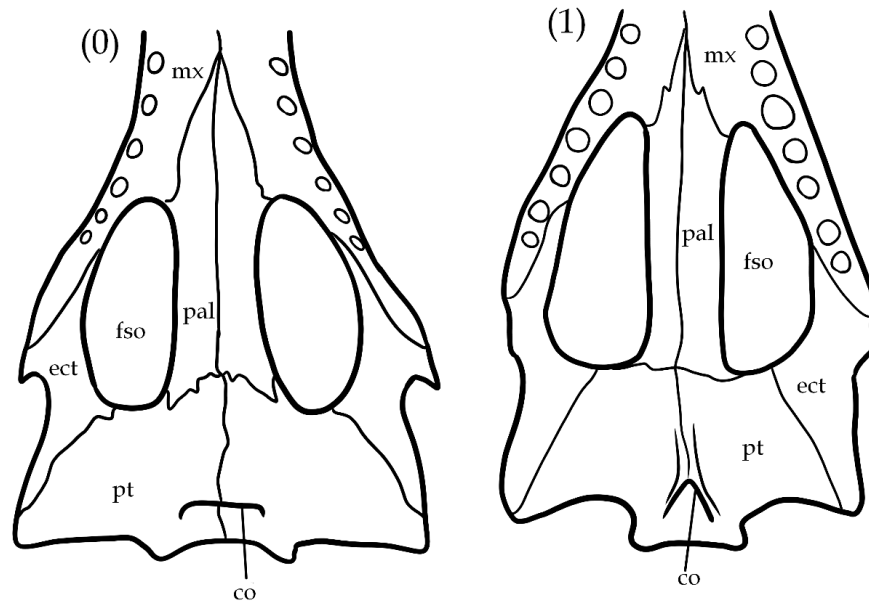


Figura 78 – Vista ventral do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Penghusuchus pani*. mx – maxila, pal – palatino, fso – fenestra suborbital, ect – ectopterygoide, pt – pterigoide, co – coana.

73. Pterigoide, processo com o quadrado numa visão occipital: (0) possui mínimo ou nenhuma exposição occipital; (1) evidente exposição occipital ventro-lateralmente (Figura 79). Ristevski et al., (2020), caráter 214, modificado de Lee & Yates (2018), caráter 116.

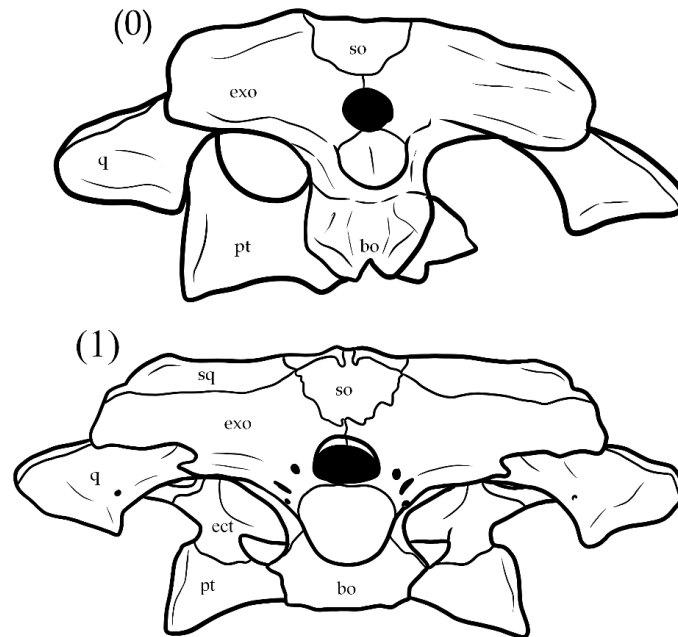


Figura 79 – Vista occipital do crânio de (0) *Eoarthosaurus mississippiensis*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterygoide, pt – pterigoide, bo – basioccipital.

74. Pterigoide, quando o processo posterior medial é pequeno: (0) se projeta pósterio-ventralmente; (1) se projeta posteriormente (Figura 80). Adaptado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 166.

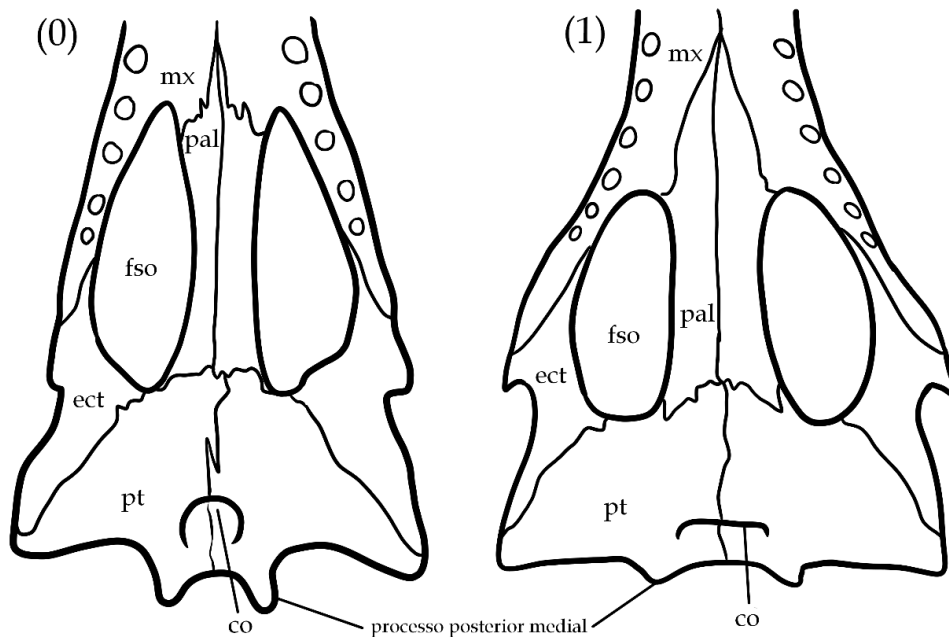


Figura 80 – Vista ventral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. mx – maxila, pal – palatino, fso – fenestra suborbital, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, co – coana.

75. Quadrado, forâme aéreo, posição angulada: (0) próximo à margem medial do quadrado; (1) próximo da margem lateral do exoccipital (Figura 81). Adaptado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 172.

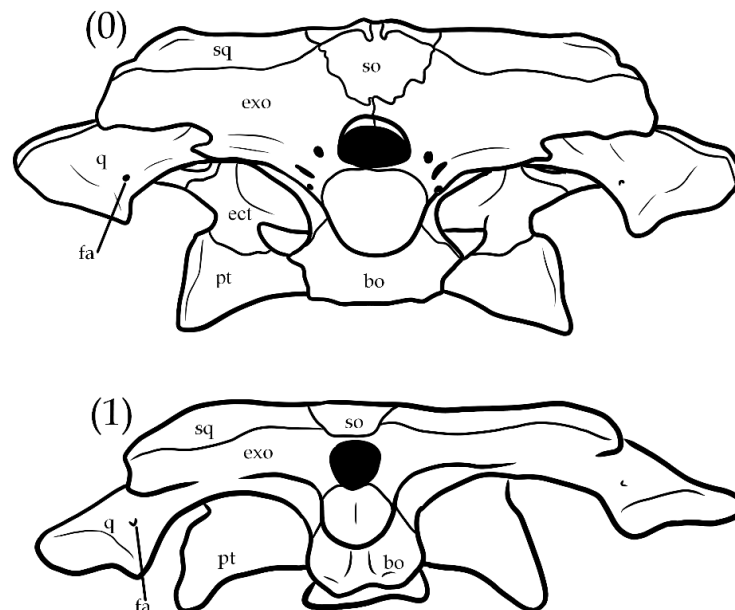


Figura 81 – Vista occipital do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Penghusuchus pani*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, bo – basioccipital, fa – forâme aéreo.

76. Quadrado, tamanho do forame: (0) comparativamente largo; (1) reduzido ao tamanho de uma perfuração pequena ou completamente fechado (Figura 82). Souza (2015), caráter 67, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2013), caráter 178.

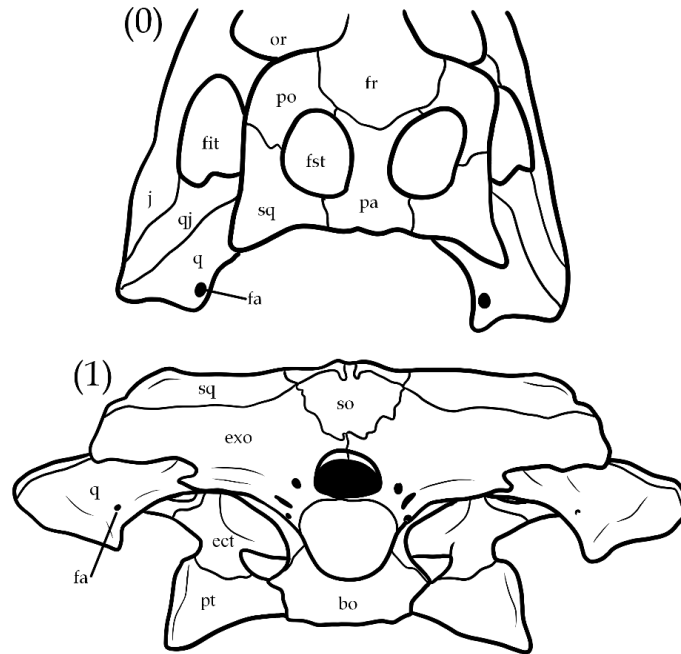


Figura 82 – Vista dorsal do crânio de (0) *Eosuchus lerichei*, e vista occipital de (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, bo – basioccipital, fa – forame aerum, or – órbitas, po – pós-orbital, fr – frontal, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal, pa – parietal, j – jugal, qj – quadradojugal.

77. Quadrado, hemicôndilo medial, orientação em relação com o hemicôndilo lateral numa visão occipital: (0) horizontal; (1) ventralmente refletido (Figura 83). Souza (2015), caráter 69, reformulado de Brochu 2011, caráter 181.

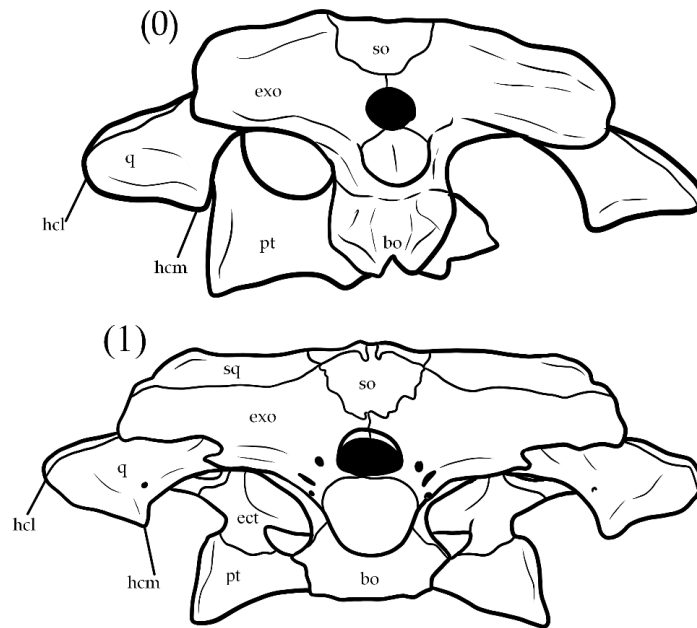


Figura 83 – Vista occipital do crânio de (0) *Eothoracosaurus mississippiensis*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, bo – basioccipital, fa – forame aerum, hcl – hemicôndilo lateral, hcm – hemicôndilo medial.

78. Quadrado, relação da posição entre os hemicôndilos numa visão dorsal: (0) apresenta um entalhe ântero-posteriormente; (1) linearmente quase horizontal ou convexo posteriormente (Figura 84). Souza (2015), caráter 68, reformulado de Brochu (2011), caráter 181.

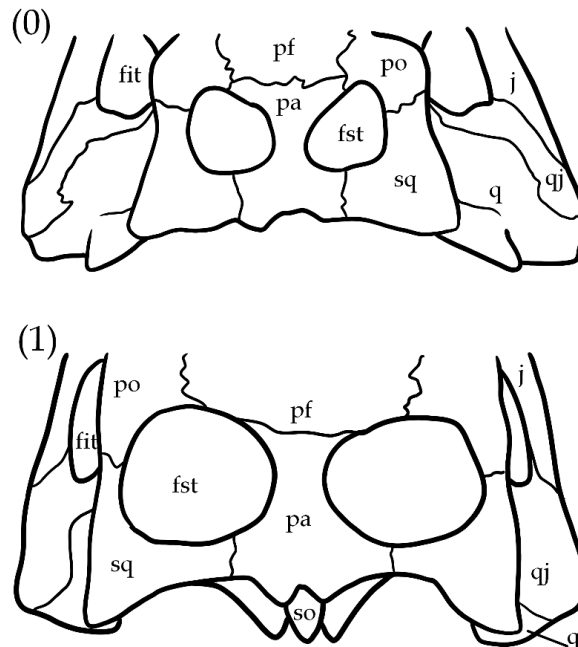


Figura 84 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, qj – quadradojugal, j – jugal, pa – parietal, po – pós-orbital, pf – pré-frontal, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestral infratemporal.

79. Quadrado, relação do tamanho dos hemicôndilos em visão dorsal: (0) hemicôndilo lateral mais comprido que o medial; (1) hemicôndilo medial maior que o lateral (Figura 85). Souza (2015), caráter 68, reformulado de Brochu (2011), caráter 181.

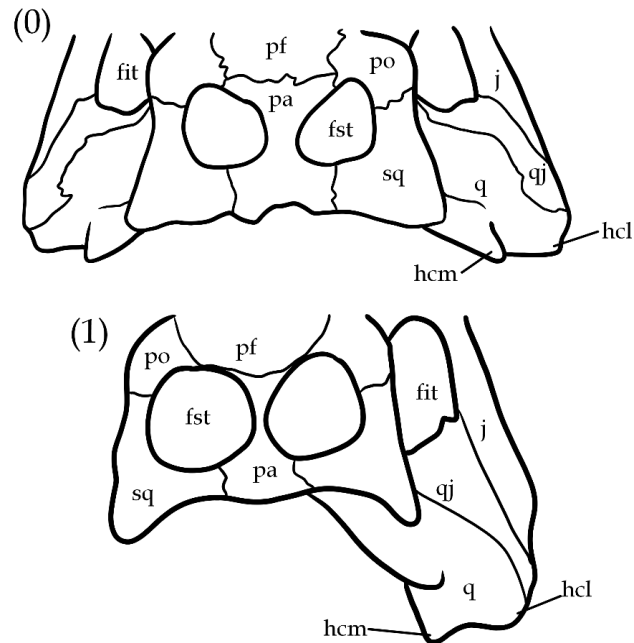


Figura 85 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Eosuchus minor*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, qj – quadradojugal, j – jugal, pa – parietal, po – pós-orbital, pf – pré-frontal, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestral infratemporal, hcl – hemicôndilo lateral, hcm – hemicôndilo medial.

80. Quadradojugal: (0) possui processo anterior ao longo da barra temporal menor; (1) não possui processo anterior (Figura 86). Adaptado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 139.

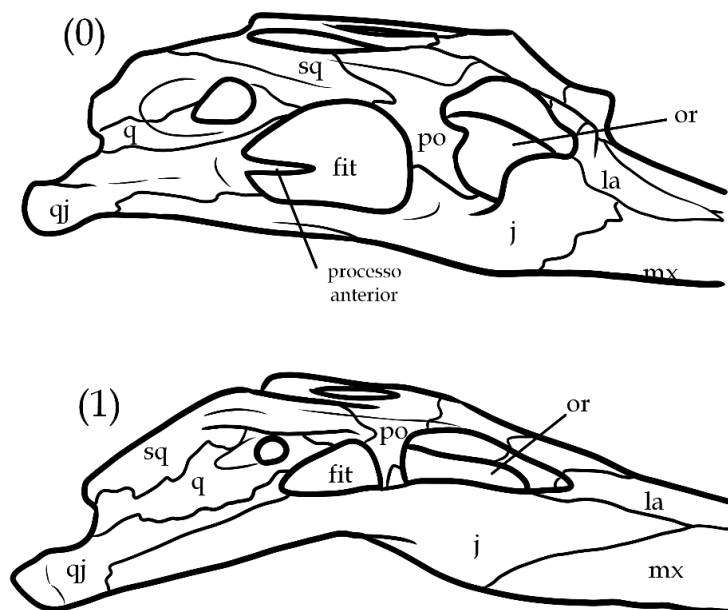


Figura 86 – Vista lateral do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal, j – jugal, po – pós-orbital, la – lacrimal, mx – maxila, fit – fenestra infratemporal, or – órbitas.

81. Recessus oticus externus (*sensu* Iordansky, 1973) configuração da margem posterior: (0) conspicuamente curvada; (1) suave, quase reta (Figura 87). Souza (2015), caráter 53, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 149.

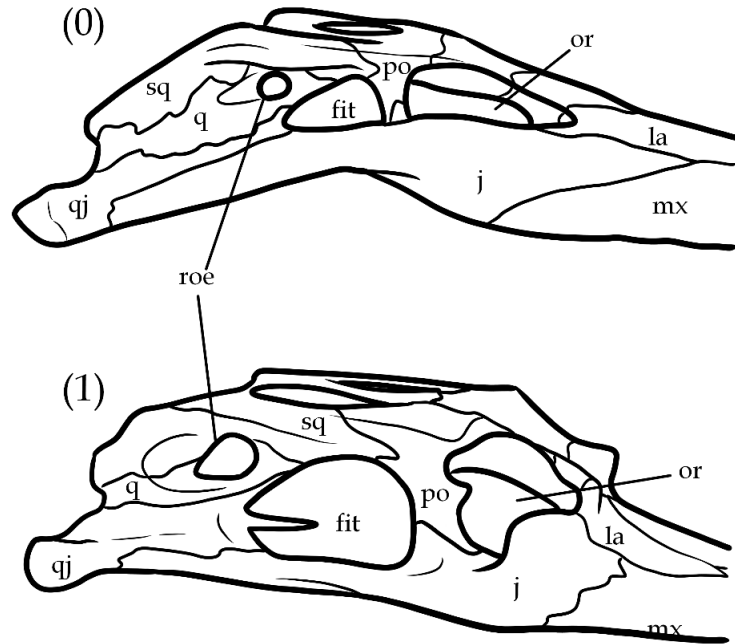


Figura 87 – Vista lateral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal, j – jugal, po – pós-orbital, la – lacrimal, mx – maxila, fit – fenestra infratemporal, or – órbitas, eoc – recessus oticus externus.

82. Recessus oticus externus (*sensu* Iordansky, 1973), bordas ventral e dorsal do sulco do squamosal para musculatura da válvula do ouvido externo: (0) paralelas; (1) projetando-se anteriormente (Figura 88). Souza (2015), caráter 52, reformulado de Brochu (2011), caráter 147.

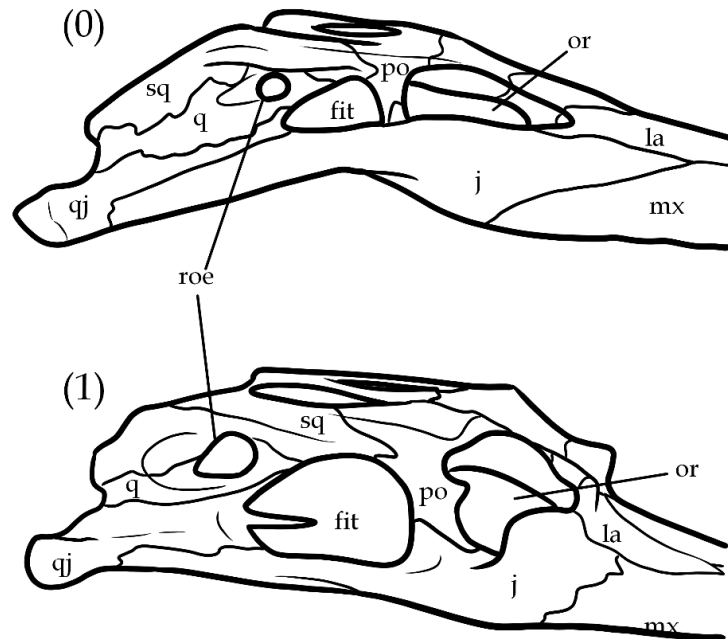


Figura 88 – Vista lateral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal, j – jugal, po – pós-orbital, la – lacrimal, mx -maxila, fit – fenestra infratemporal, or – órbitas, eoc – recessus oticus externus.

83. Teto do crânio, sutura parietal-frontal, relação com a fenestra supratemporal: (0) sutura não encosta na fenestra supratemporal, está totalmente exposta no teto do crânio; (1) sutura penetra na porção médio anterior da fenestra supratemporal (Figura 89). Souza (2015), caráter 36, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 150.

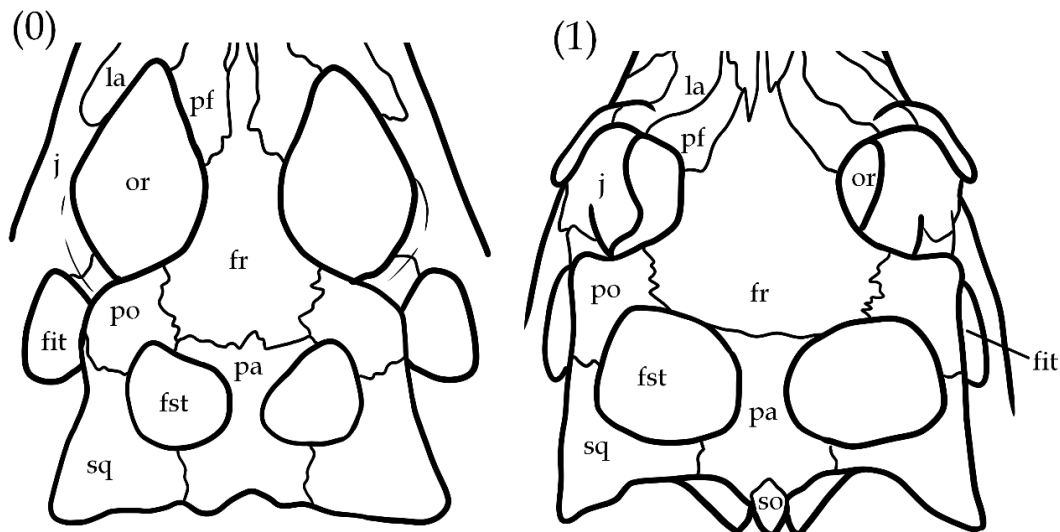


Figura 89 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. la – lacrimal, pr – pré-frontal, j – jugal, fr – frontal, or – órbitas, po – pós-orbital, sq – squamosal, pa – parietal, so – supraoccipital, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal.

84. Teto do crânio, sutura parietal-frontal, formato: (0) côncavo/convexo; (1) linear (Figura 90). Souza (2015), caráter 37, reformulado de Brochu (2011), caráter 151.

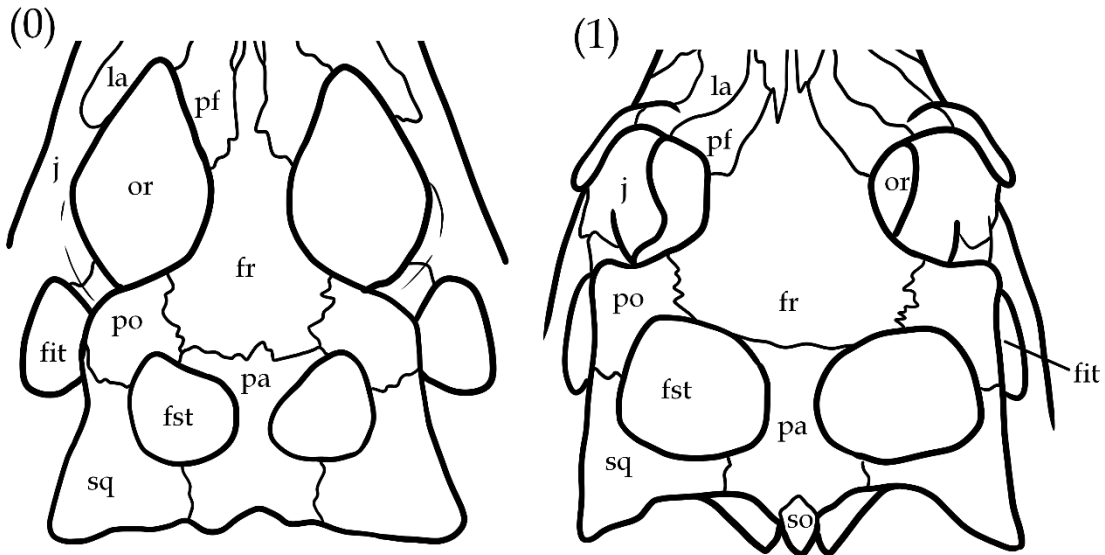


Figura 90 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. la – lacrimal, pr – pré-frontal, j – jugal, fr – frontal, or – órbitas, po – pós-orbital, sq – squamosal, pa – parietal, so – supraoccipital, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal.

85. Teto do crânio, barra inter-fenestral formada pelo parietal, largura em relação com a margem lateral da fenestra supratemporal: (0) mais fino; (1) igual ou maior (Figura 91). Souza (2015), caráter 39, reformulado de Jouve et al., (2014), caráter 238.

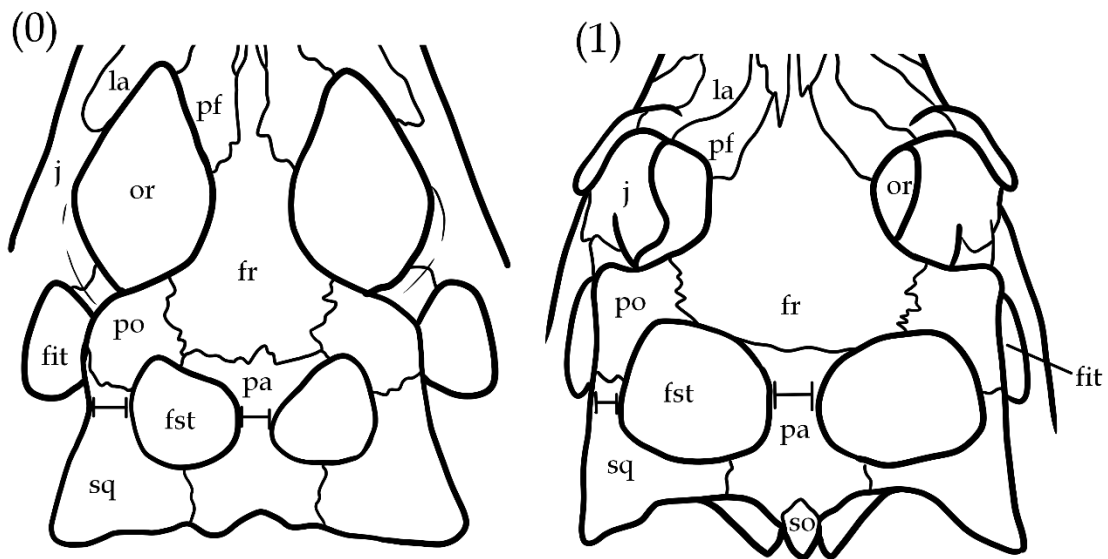


Figura 91 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. la – lacrimal, pr – pré-frontal, j – jugal, fr – frontal, or – órbitas, po – pós-orbital, sq – squamosal, pa – parietal, so – supraoccipital, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal.

86. Teto do crânio, margens laterais no nível da sutura do esquamosal com pós-orbital: (0) apresentam uma constrição medial; (1) linear, margens são paralelas ou inclinadas ântero-medialmente (Figura 92). Souza (2015), caráter 42.



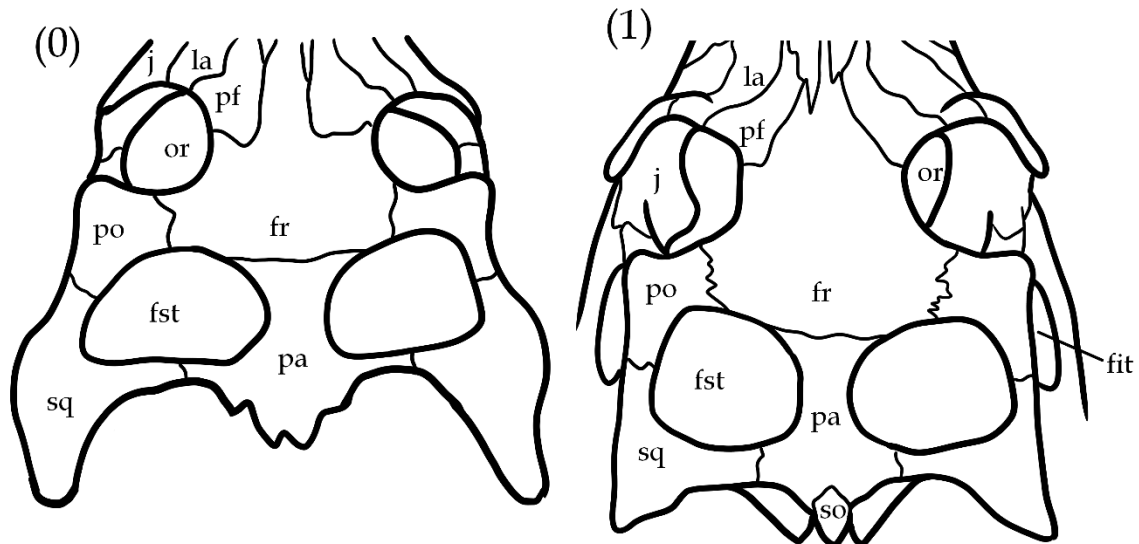


Figura 92 – Vista dorsal do crânio de (0) *Gryposuchus colombianus*, (1) *Gavialis gangeticus*. la – lacrimal, pr – pré-frontal, j – jugal, fr – frontal, or – órbitas, po – pós-orbital, sq – squamosal, pa – parietal, so – supraoccipital, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal.

87. Teto do crânio, margens da fenestra supratemporal, largura da margem posterior em relação com a lateral: (0) mais fina; (1) igual ou mais larga (Figura 93). Souza (2015), caráter 40, reformulado de Jouve et al., (2008), caráter 179.

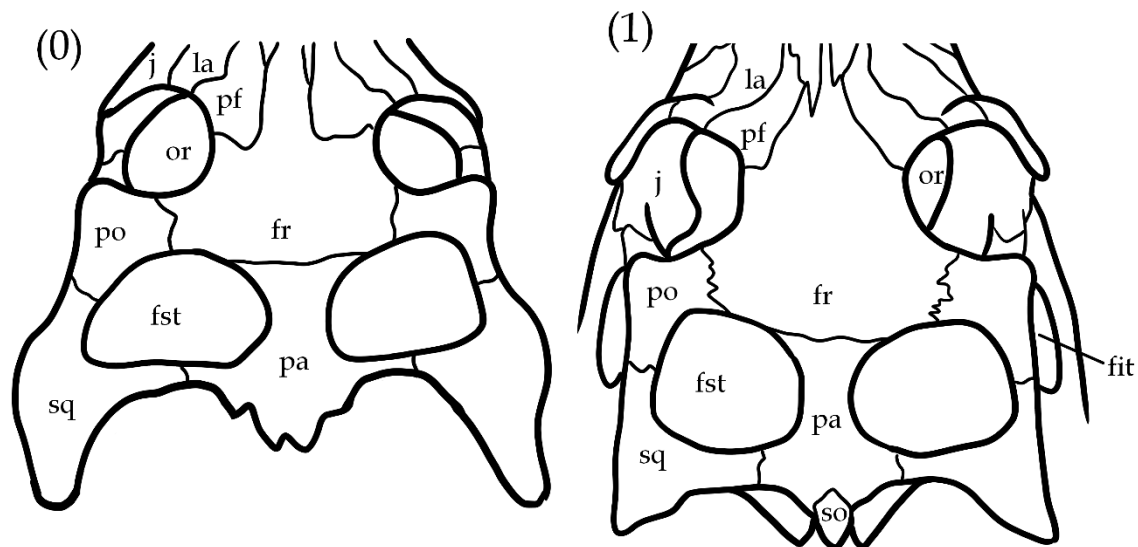


Figura 93 – Vista dorsal do crânio de (0) *Gryposuchus colombianus*, (1) *Gavialis gangeticus*. la – lacrimal, pr – pré-frontal, j – jugal, fr – frontal, or – órbitas, po – pós-orbital, sq – squamosal, pa – parietal, so – supraoccipital, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal.

88. Teto do crânio, visão occipital, quando a superfície do teto inclina ventralmente: (0) perfil dorsal linear ou concava, porção medial elevada; (1) próximo à sutura esquamosal-parietal, porção medial não elevada (Figura 94). Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 231.

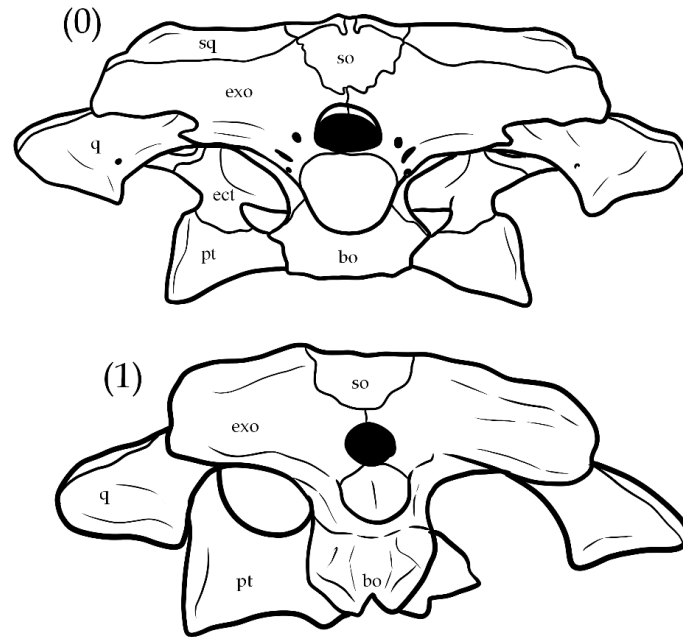


Figura 94 – Vista occipital do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Eothoracosaurus mississippiensis*. sq – squamosal, so – suraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, bo – basioccipital.

89. Teto do crânio, posição da sutura do parietal com supraoccipital: (0) sutura numa visão occipital, parietal impede supraoccipital de chegar até o teto do crânio dorsalmente; (1) sutura numa visão dorsal, supraoccipital exposto dorsalmente e impede que o parietal chegue até a margem posterior do teto do crânio; (2) sutura numa visão dorsal, supraoccipital envia um processo anterior no parietal (Figura 95). Souza (2015), caráter 46, reformulado de Brochu (2011), caráter 160.

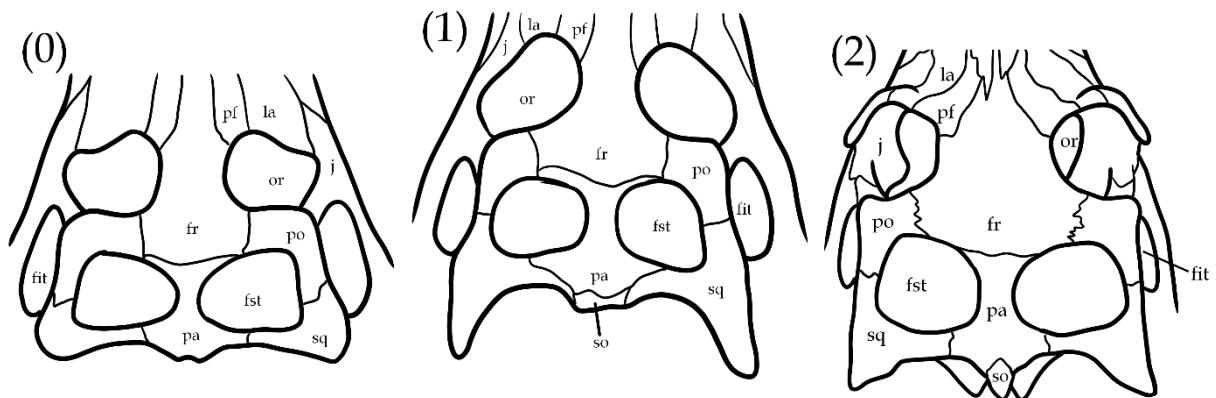


Figura 95 – Vista dorsal do crânio de (0) *Ikanogavialis gameroi*, (1) *Piscogavialis jugaliperforatus*, (2) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, so – suraoccipital, pa – parietal, po – pós-orbital, fr – frontal, pf – pré-frontal, la – lacrimal, j – jugal, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal.

90. Teto do crânio, pós-orbital, processo anterior da porção lateral que compõe a margem latero posterior da órbita: (0) ângulo formado entre a margem látero-anterior do teto do crânio e a margem posterior da órbita menor que 90°; (1) ângulo formado entre a

margem látero-anterior do teto do crânio e a margem posterior da órbita igual ou maior que 90° (Figura 96). Souza (2015), caráter 35.

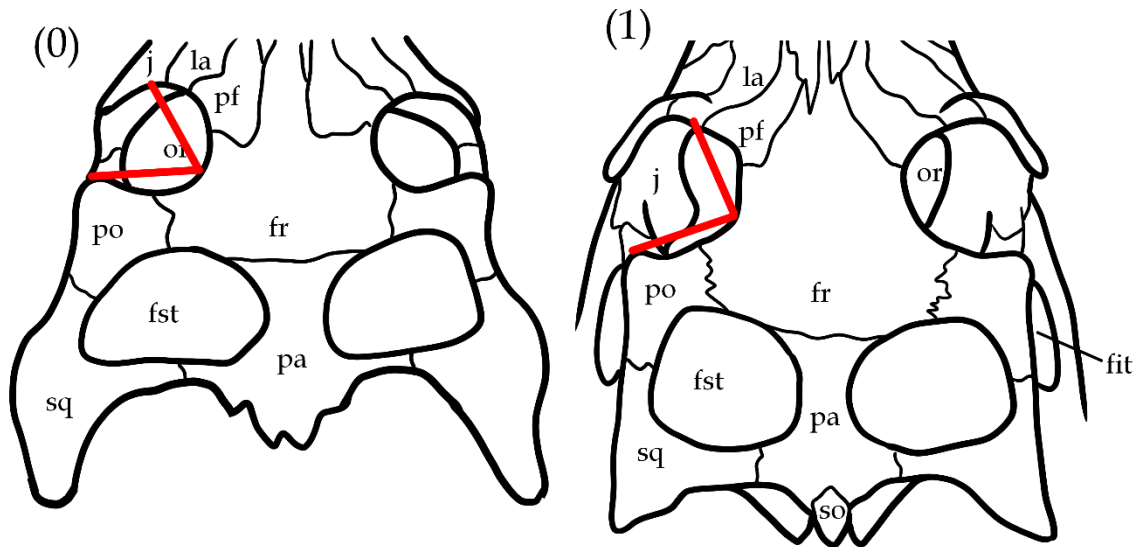


Figura 96 – Vista dorsal do crânio de (0) *Gryposuchus colombianus*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, so – suraoccipital, pa – parietal, po – pós-orbital, fr – frontal, pf – pré-frontal, la – lacrimal, j – jugal, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal. Em vermelho, linhas indicando o ângulo da margem posterior com latero anterior da órbita.

91. Teto do crânio, esquamosal, formato da descida póstero-ventral da porção subdérmica em seu canto póstero-lateral é: (0) projetada; (1) sinuosa (Figura 97). Ristevski et al., (2020), caráter 213, baseado em Lee & Yates (2018), caráter 88.

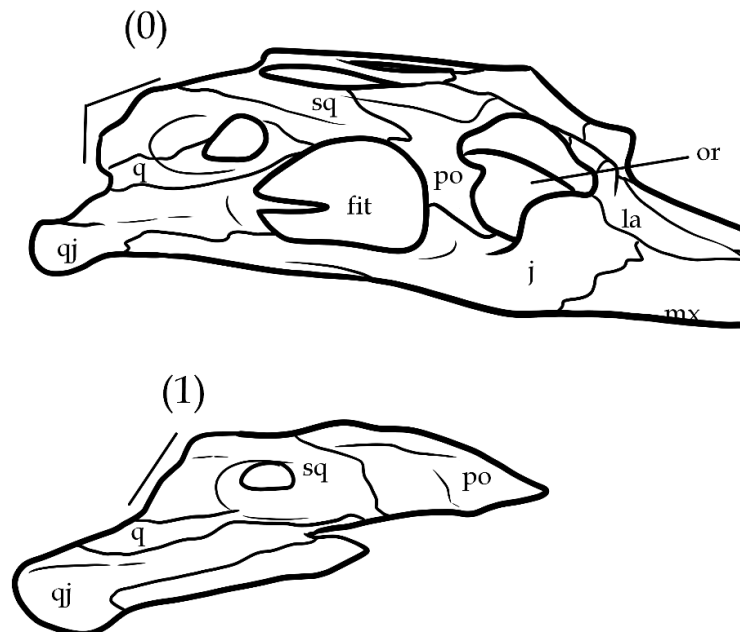


Figura 97 – Vista lateral do crânio de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Eogavialis africanum*. sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal, j – jugal, mx – maxila, la – lacrimal, po – pós-orbital, or – órbita, fit – fenestra infratemporal.

92. Teto do crânio, esquamosal, extensão do processo posterior (pontas do esquamosal) em relação ao processo anterior: (0) prolongações posteriores mais compridas que anteriores; (1) prolongações posteriores iguais ou menos que anteriores (Figura 98). Souza (2015), caráter 44, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 158.

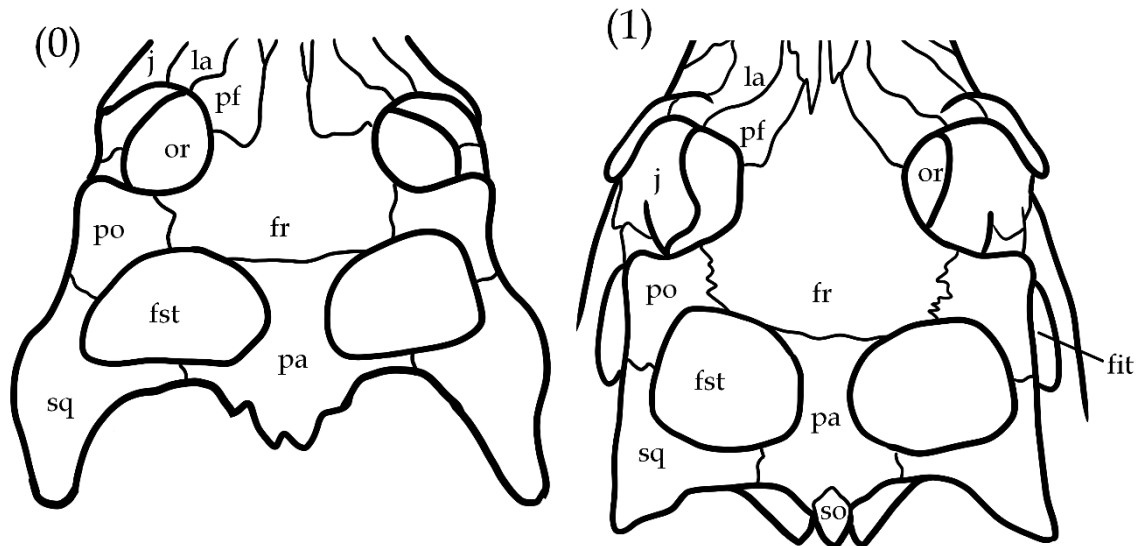


Figura 98 – Vista dorsal do crânio de (0) *Gryposuchus colombianus*, (1) *Gavialis gangeticus*. la – lacrimal, pf – pré-frontal, j – jugal, or – órbitas, fr – frontal, po – pós-orbital, pa – parietal, sq – squamosal, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal.

93. Teto do crânio, esquamosal, margem lateral acima do recessus oticus (Iordansky, 1973): (0) processo ventro-lateral acima do recessus oticus externus; (1) horizontalizado, porção ventral do processo lateral no mesmo nível que o resto da lateral do teto do crânio (Figura 99). Souza (2015), caráter 43.

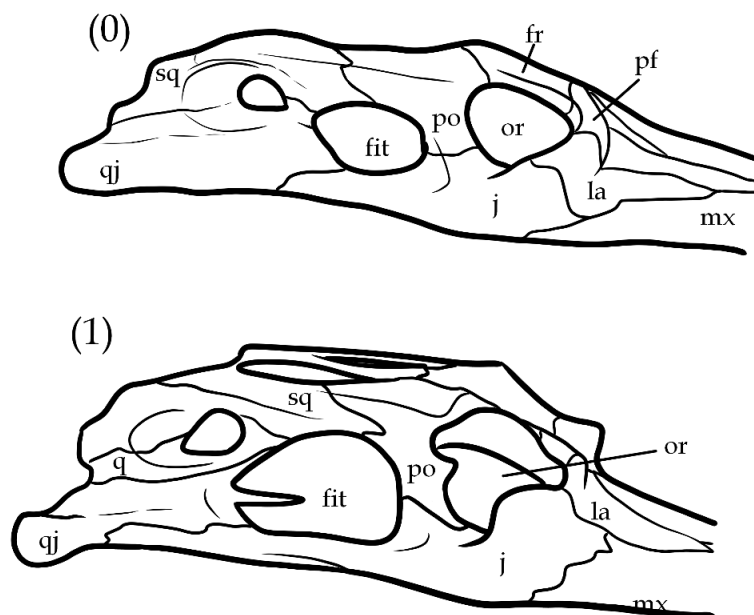


Figura 99 – Vista lateral do crânio de (0) *Gryposuchus colombianus*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal, j – jugal, mx – maxila, la – lacrimal, pf – pré-frontal, po – pós-orbital, or – órbitas, fit – fenestra infratemporal.

94. Teto do crânio, esquamosal, orientação das pontas: (0) póstero-lateralmente; (1) posteriormente (Figura 100). Souza (2015), caráter 45.

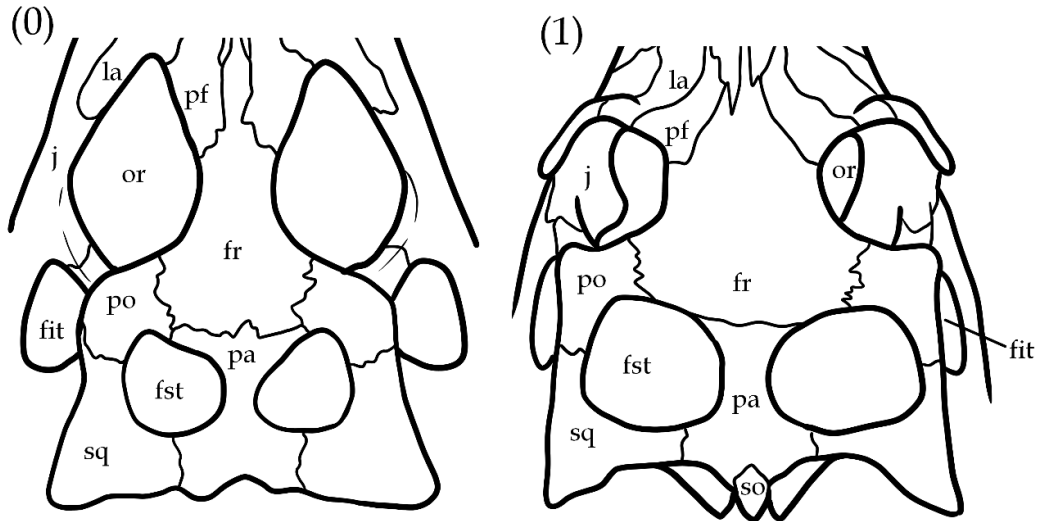


Figura 100 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. la – lacrimal, pf – pré-frontal, j – jugal, or – órbitas, fr – frontal, po – pós-orbital, pa – parietal, sq – squamosal, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal.

95. Teto do crânio, esquamosal, quando as pontas apresentam pelo menos metade do comprimento do teto do crânio: (0) pontas descem posteriormente do teto do crânio; (1) pontas descem no mesmo nível do teto do crânio (Figura 101). Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 226.

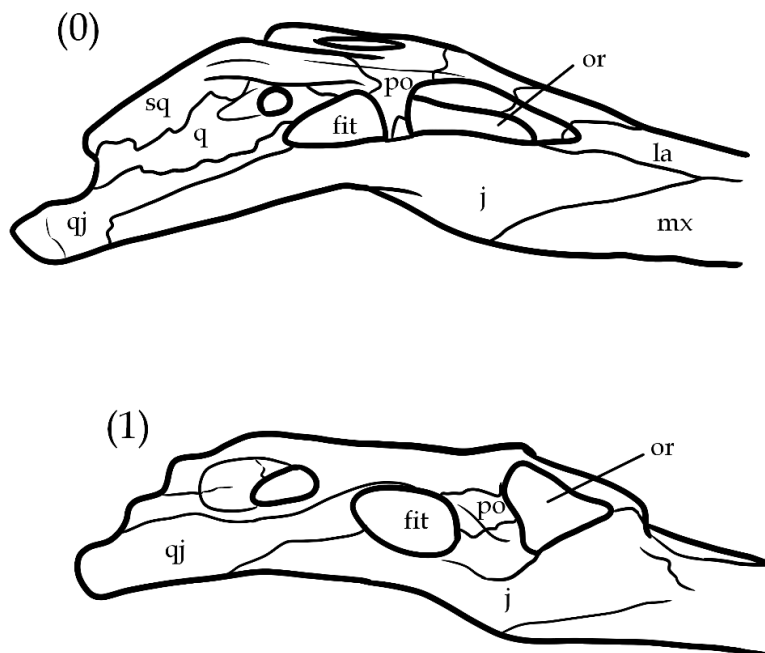


Figura 101 – Vista lateral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gryposuchus colombianus*. sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal, j – jugal, mx – maxila, la – lacrimal, pf – pré-frontal, po – pós-orbital, or – órbitas, fit – fenestra infratemporal.

96. Teto do crânio, sutura do esquamosal e pós-orbital, orientação a sutura em porção ventral: (0) orientado medialmente; (1) orientado ventralmente (Figura 102). Souza (2015), caráter 38, reformulado e predicados invertidos de Brochu (2011), caráter 146.

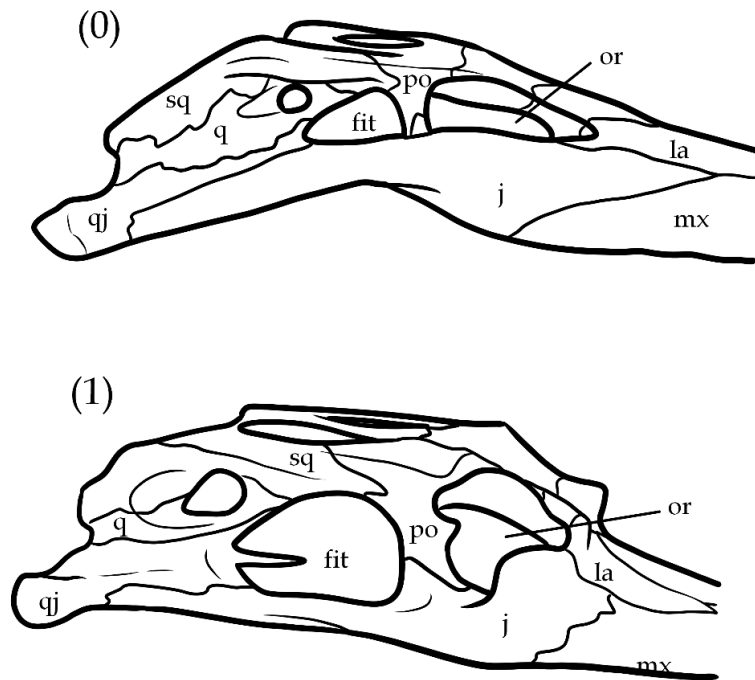


Figura 102 – Vista lateral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal, j – jugal, mx – maxila, la – lacrimal, pf – pré-frontal, po – pós-orbital, or – órbitas, fit – fenestra infratemporal.

97. Teto do crânio, fenestra supratemporal, barra formando a borda posterior, no nível da sutura do pós-orbital e esquamosal: (0) robusta, com a espessura sendo maior que 18% do comprimento do teto do crânio; (1) espessura mínima de 8-18% do comprimento do teto do crânio; (2) fina, com a espessura mínima sendo menos que 8% do comprimento do teto do crânio (Figura 103). Ristevski et al., (2022), caráter 209, adaptado de Lee & Yates (2018), caráter 95.

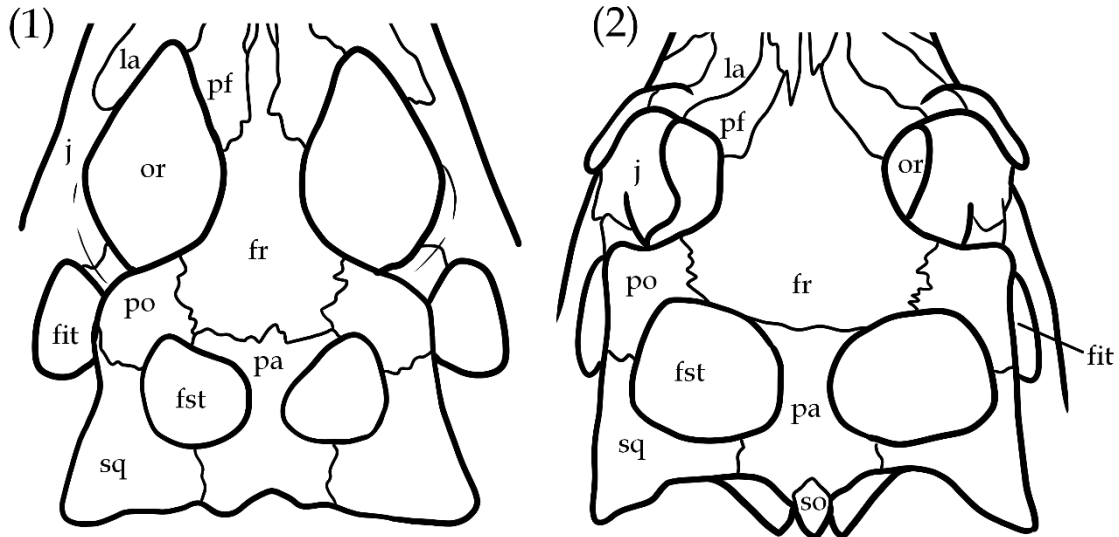


Figura 103 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. la – lacrimal, pf – pré-frontal, j – jugal, or – órbitas, fr – frontal, po – pós-orbital, pa – parietal, sq – squamosal, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal.

98. Teto do crânio, fenestra supratemporal, parede posterior: (0) sutura do esquamosal e parietal passa medialmente ao forame orbito-temporal, quase nenhum desenvolvimento da fossa medial do forame; (1) sutura do esquamosal e parietal intersecta a margem dorsal da fossa do forame orbito-temporal (Figura 104). Salas-Gismondi et al., (2022), caráter 233, modificado de Rio & Mannion (2021), caráter 88.

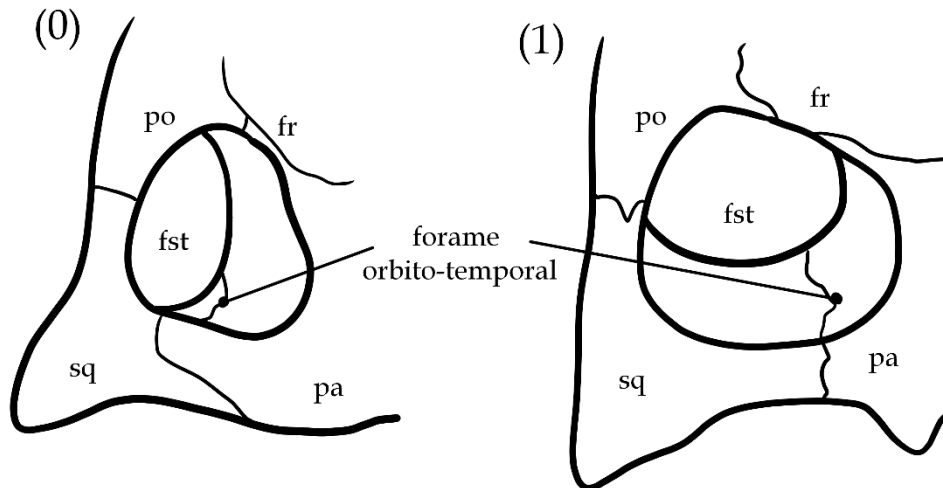


Figura 104 – Vista dorsal do crânio de (0) *Eosuchus minor*, (1) *Gavialis gangeticus*. fr – frontal, po – pós-orbital, pa – parietal, sq – squamosal, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal.

99. Teto do crânio, fenestra supratemporal, formato: (0) arredondada, margens quase que equidistantes; (1) elíptica, mais longa que larga; (2) quadrada, mais larga que longa (Figura 105). Souza (2015), caráter 41, reformulado de Jouve et al., (2008), caráter 199.

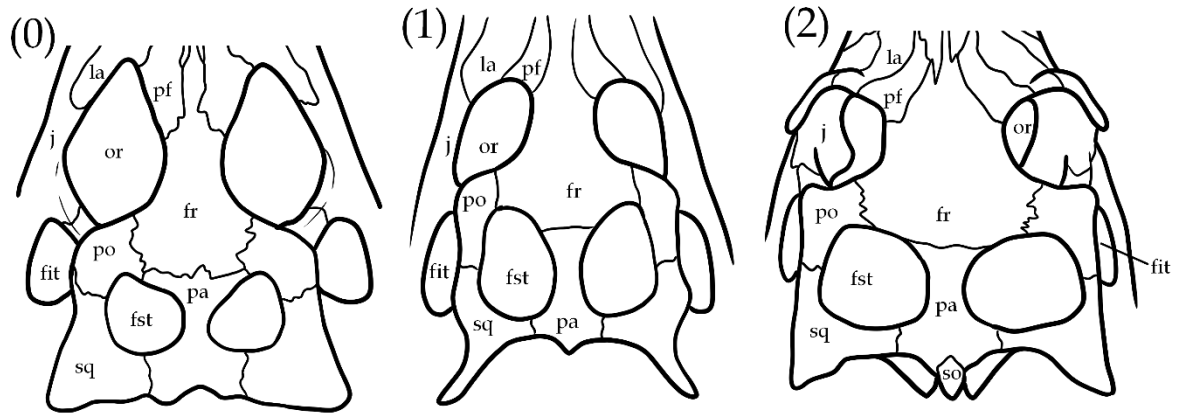


Figura 105 – Vista dorsal do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Argochampsia krebsi*, (2) *Gavialis gangeticus*. la – lacrimal, pf – pré-frontal, j – jugal, or – órbitas, fr – frontal, po – pós-orbital, pa – parietal, sq – squamosal, fst – fenestra supratemporal, fit – fenestra infratemporal.

100. Teto do crânio, variação do eixo plano: (0) variação ventral; (1) teto do crânio plano (Figura 106). Souza (2015), caráter 34, reformulado de Brochu (2011), caráter 156.

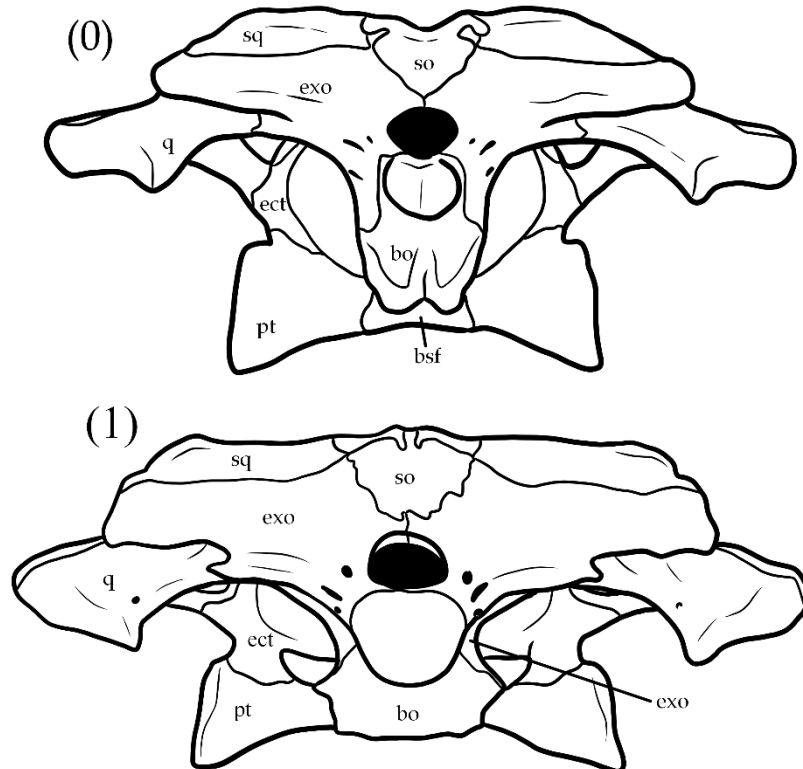


Figura 106 – Vista occipital do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, so – supraoccipital, exo – exoccipital, q – quadrado, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, bo – basioccipital, bsf – basisfenóide.

101. Teto do crânio, pós-orbital: (0) não contactam o quadrado ou quadradojugal medialmente; (1) contactam quadradojugal mas não o quadrado, medialmente; (2) contactam quadrado e quadradojugal num ângulo dorsal à fenestra infratemporal; (3)



contactam quadradojugal com um processo descendente significativo (Figura 107). Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 138.

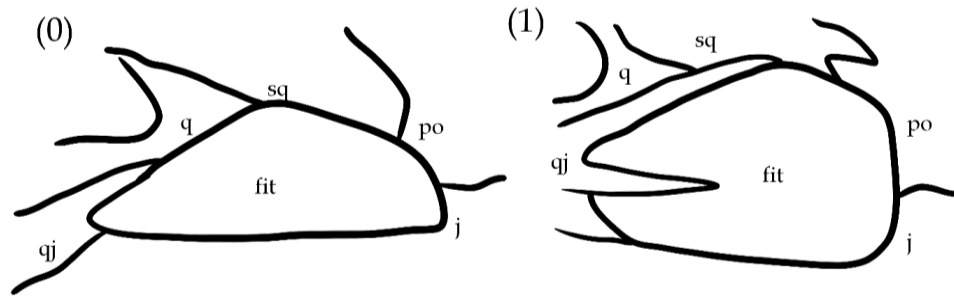


Figura 107 – Vista lateral do crânio de (0) *Piscogavialis jugaliperforatus*, (1) *Gavialis gangeticus*. sq – squamosal, q – quadrado, qj – quadradojugal, po – pós-orbital, j – jugal, fit – fenestra infratemporal. Note como o quadrado em *Gavialis gangeticus* se estende até quase encostar o pós-orbital posteriormente na visão lateral, o que ocorre na visão interna da caixa craniana.

102. Fenestra suborbital, relação entre a sutura do pterigoide e palatino: (0) quase num ângulo posterior à fenestra suborbital; (1) longe do ângulo posterior da fenestra suborbital (Figura 108). Adaptado de Vélez-Juarbe & Brochu (*in press*), caráter 113.

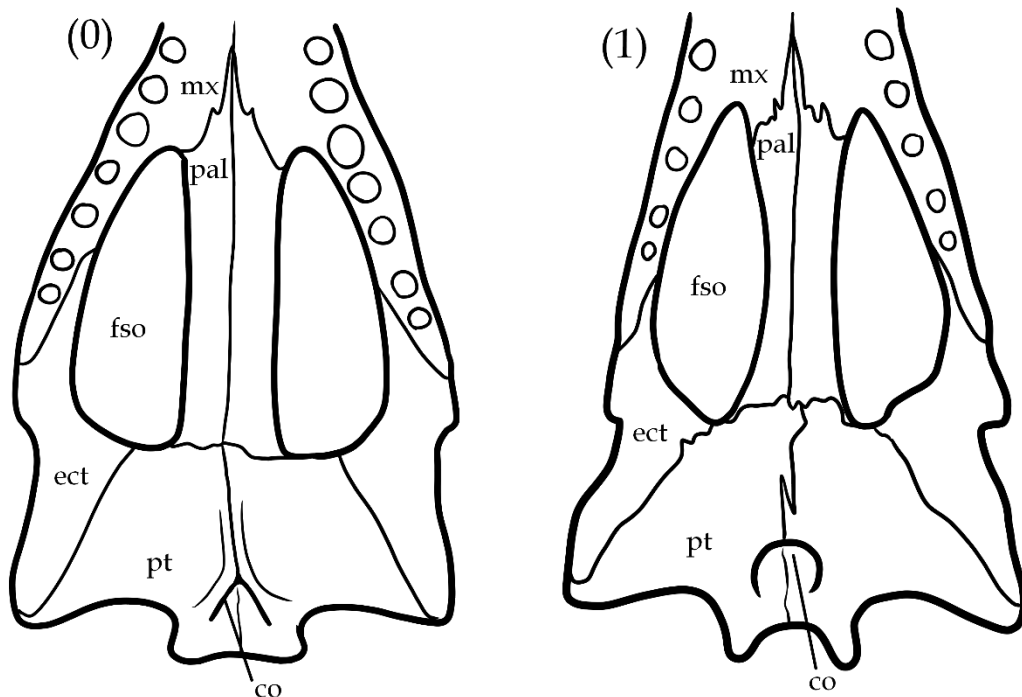


Figura 108 – Vista ventral do crânio de (0) *Penghusuchus pani*, (1) *Tomistoma schlegelii*. mx – maxila, pal – palatino, fso – fenestra suborbital, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, co – coana.

103. Fenestra suborbital, formato da margem lateral: (0) forma um canto angular de quase 90°, um entalhe na região medial da face medial do ectopterigoide formando duas margens lineares; (1) forma uma concavidade suave, sem entalhe na região medial da face medial do ectopterigoide (Figura 109). Souza (2015), caráter 57, reformulado de Brochu (2011), caráter 112 e 119.

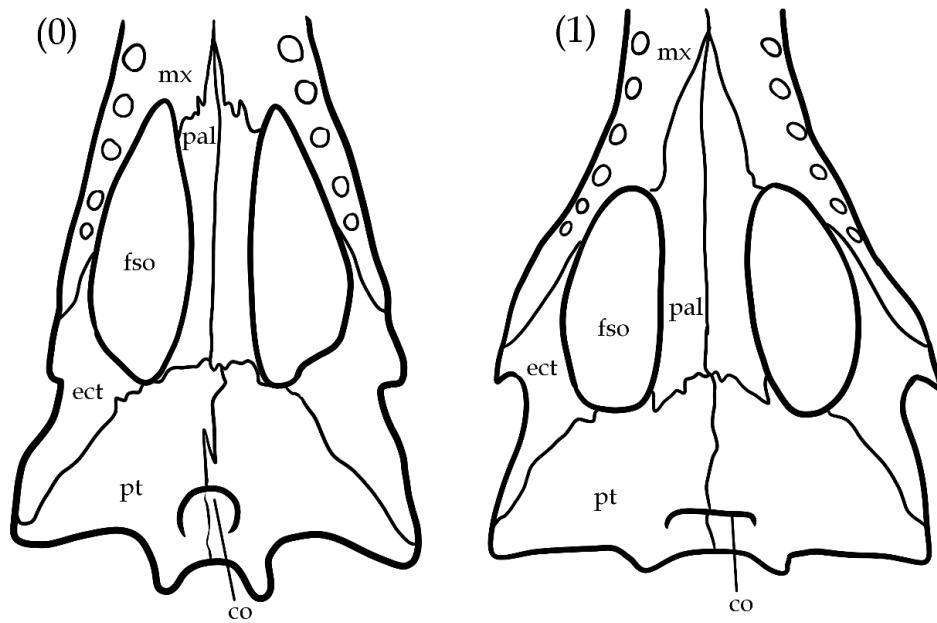


Figura 109 – Vista ventral do crânio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. mx – maxila, pal – palatino, fso – fenestra suborbital, ect – ectopterigoide, pt – pterigoide, co – coana.

104. Dentário, alvéolos, quantidade de alvéolos: (0) 14 ou menos; (1) 15-19; (2) 20-29; (3) 30 ou mais (Figura 110). Ristevski et al., 2020, caráter 224, modificado de Young 2014, caráter 158.

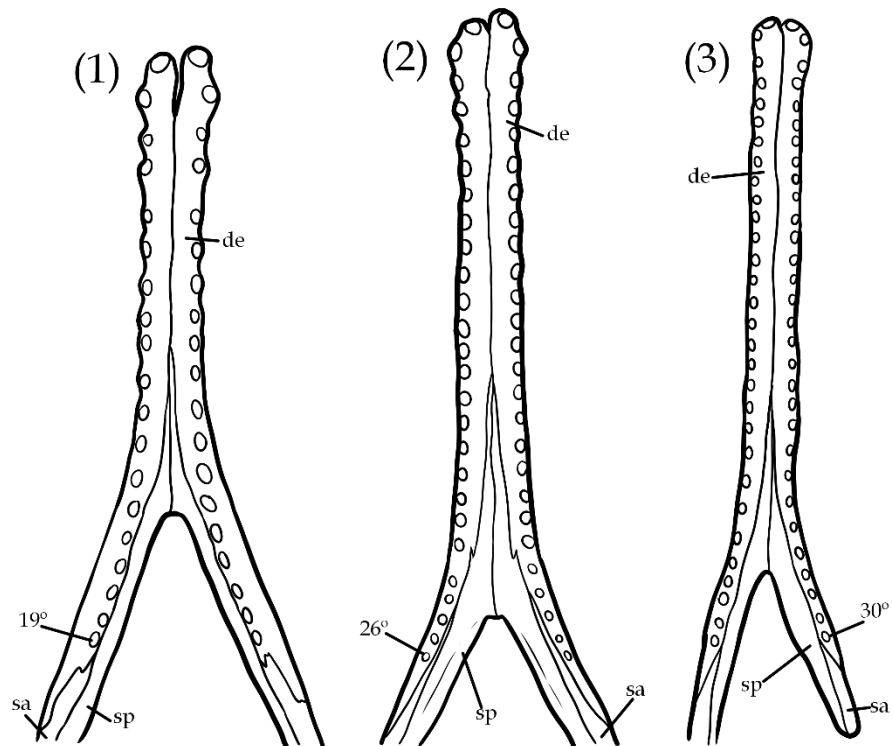


Figura 110 – Vista dorsal do mandíbula de (1) *Tomistoma schlegelii*, (2) *Gavialis gangeticus*, (3) *Piscogavialis jugaliperforatus*. de – dentário, sa – surangular, sp – esplenial, 19°, 26°, 30° - numeração do último alvéolo mandibular.

105. Dentário, alvéolos, entre o 4º e 10º alvéolos, o dentário está: (0) curvado; (1) retilíneo (Figura 111). Modificado de Vélez-Juarbe & Brochu *in press*, caráter 49.

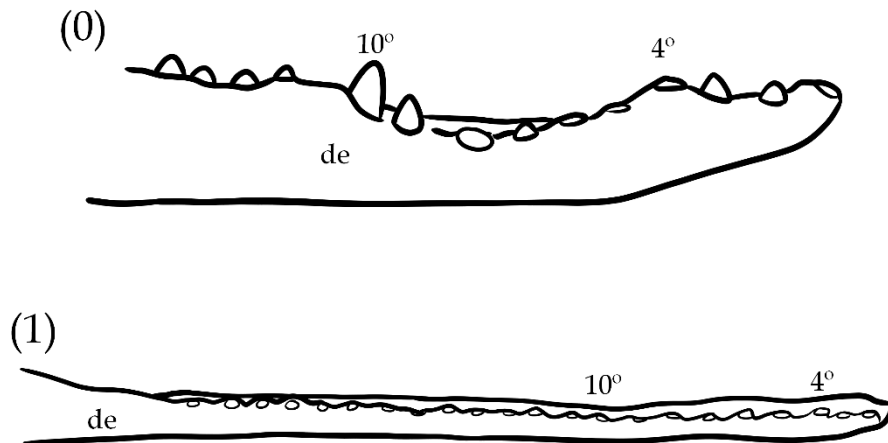


Figura 111 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Marccosuchus zennaroii*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, 4º, 10º - contagem de alvéolos.

106. Dentário, alvéolos, primeiros quatro alvéolos do dentário: (0) são do mesmo tamanho ou menos que os outros alvéolos dentários; (1) são os maiores do dentário (Figura 112). Salas-Gismondi et al., 2022, caráter 199.

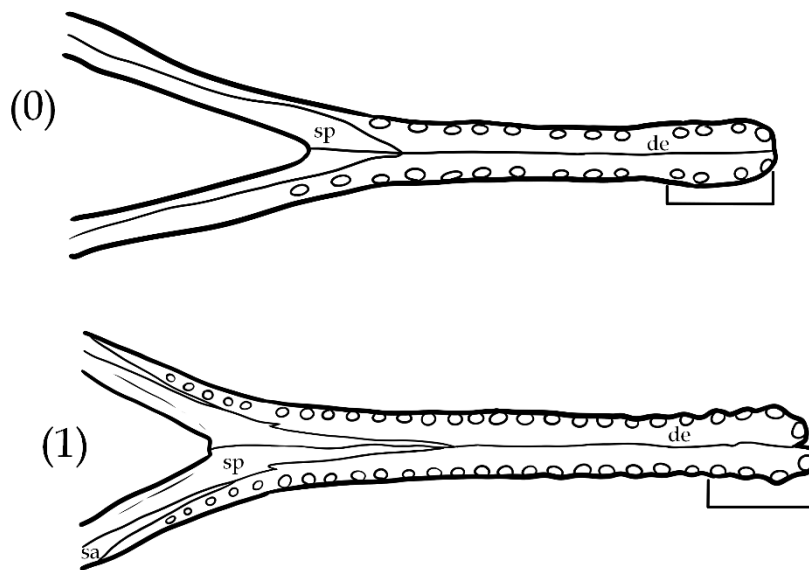


Figura 112 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Eothenacosaurus mississippiensis*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, sp – esplenial.

107. Dentário, alvéolos, maior alvéolo dentário imediatamente após o quarto é: (0) 13 ou 14; (1) 13 ou 14 e a série atrás deles; (2) 11 ou 12; (3) sem diferenciação; (4) atrás do 14; (5) 10 (Figura 113). Ristevski et al., 2020, caráter 51, adaptado de Massonne et al., 2019, caráter 51, modificado de Brochu 2004, caráter 167.

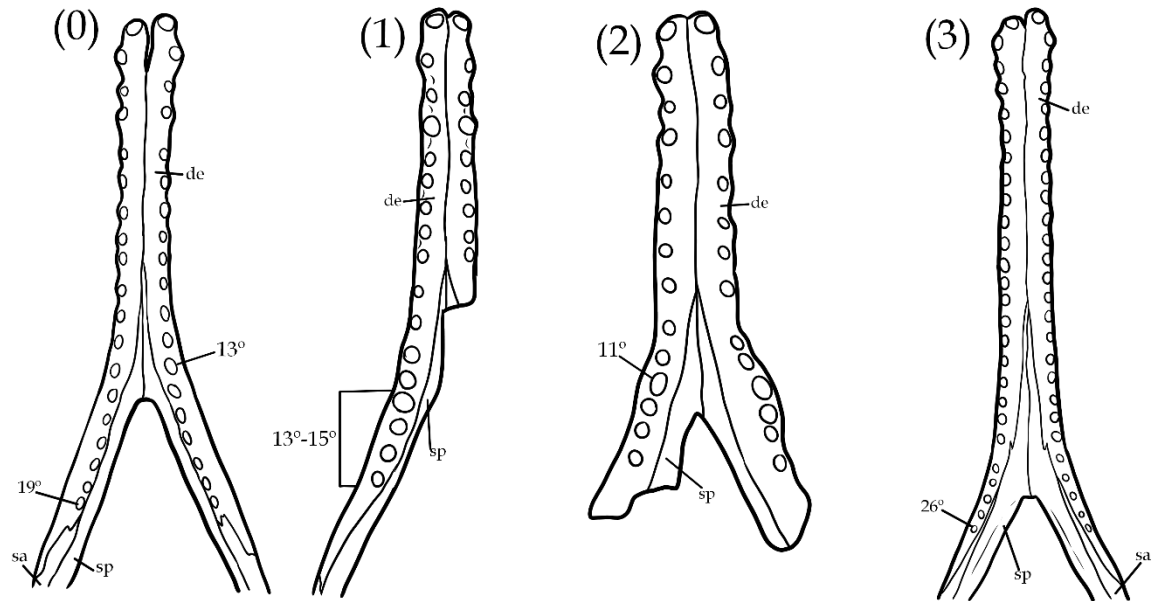


Figura 113 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Hanyusuchus sinensis*, (2) *Thecachampsia americana*, (3) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, sp – esplenial, sa – surangular, 19°, 13°, 15°, 26°, 11° - alvéolos.

108. Dentário, alvéolos, posição do 4º alvéolo em relação ao 3º: (0) margem medial do 4º alvéolo não excede a linha medial do 3º alvéolo; (1) 4º alvéolo mais medial e consequentemente, em posição mais dorsal que o 3º alvéolo (Figura 114). Souza 2015, caráter 22.

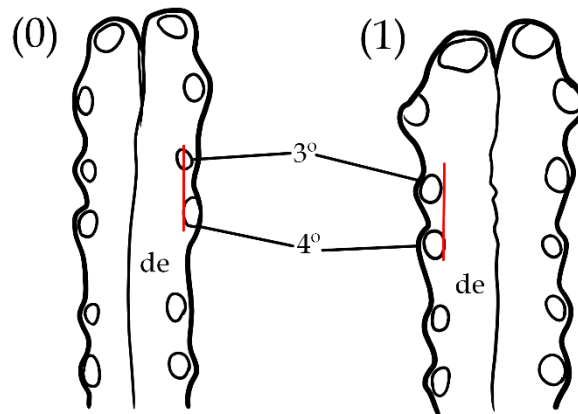


Figura 114 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, 3º, 4º - alvéolos.

109. Dentário, alvéolos, posição do 2º alvéolo em relação ao 1º: (0) inteiramente lateralmente, margem medial do 2º alvéolo distante da margem lateral do 1º alvéolo; (1) 2º alvéolo alinhado posteriormente com o 1º alvéolo; (2) 2º alvéolo em uma posição póstero-lateralizada em relação ao 1º, com a margem medial do 2º alinhada com a margem lateral do 1º (Figura 115). Souza 2015, caráter 23

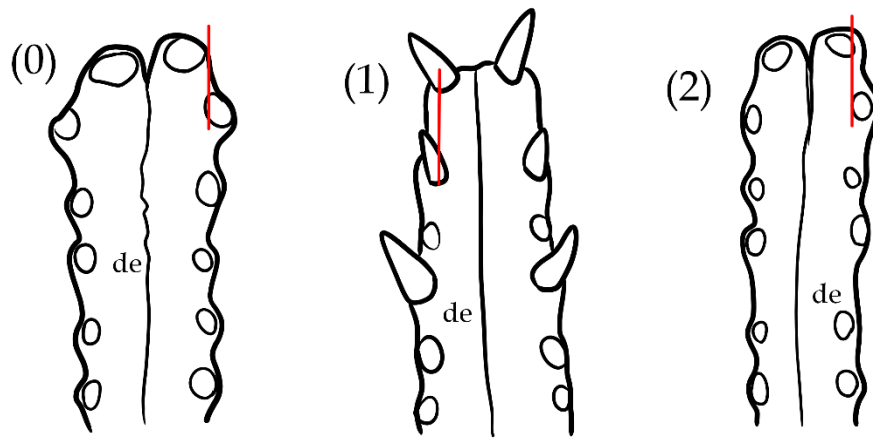


Figura 115 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Penghusuchus pani*, (2) *Tomistoma schlegelii*. de – dentário.

110. Dentário, alvéolos, relação do tamanho entre o 3º e 4º alvéolos do dentário: (0) são aproximadamente do mesmo tamanho; (1) 4º significativamente maior que o 3º (Figura 116). Souza 2015, caráter 21, reformulado de Brochu 2011, caráter 47 e Jouve et al., 2014, caráter 52.

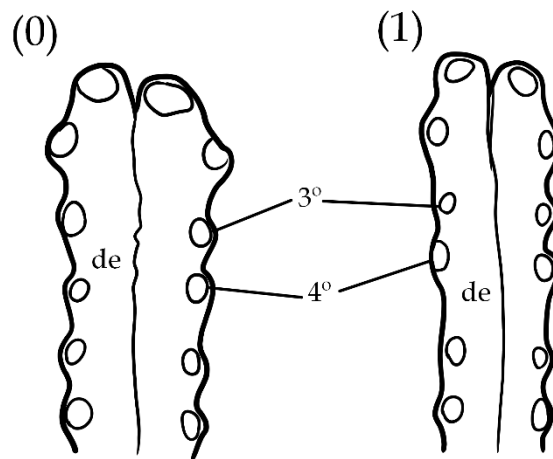


Figura 116 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. de – dentário, 3º, 4º - alvéolos.

111. Dentário, altura relativa da área dorso ventral dos alvéolos 1-4 para 11-12: (0) no mesmo nível ou acima; (1) abaixo (Figura 117). Salas-Gismondi et al., 2022, caráter 217, adaptado de Bona 2007.

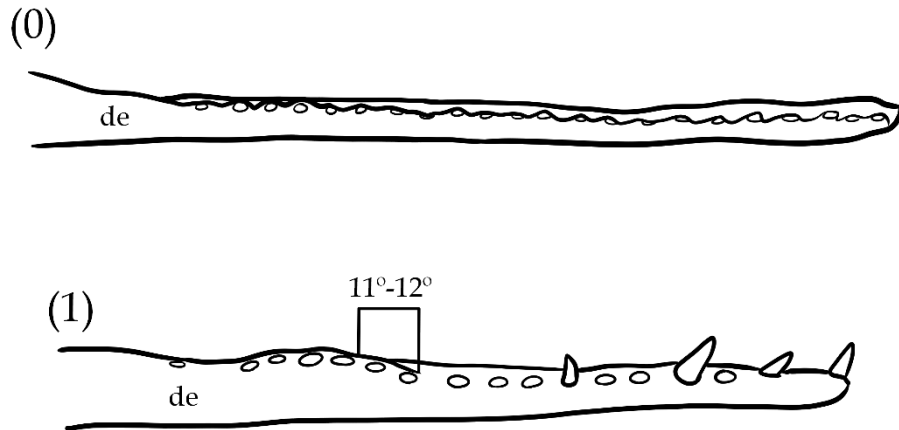


Figura 117 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Penghusuchus pani*. de – dentário.

112. Dentário, área posterior entre o esplenial e angular: (0) esplenial forma um processo posterior com o angular no lado ventral; (1) não forma esse processo ventral (Figura 118). Modificado de Salas-Gismondi et al., 2022, caráter 193, baseado em Jouve 2004, caráter 187.

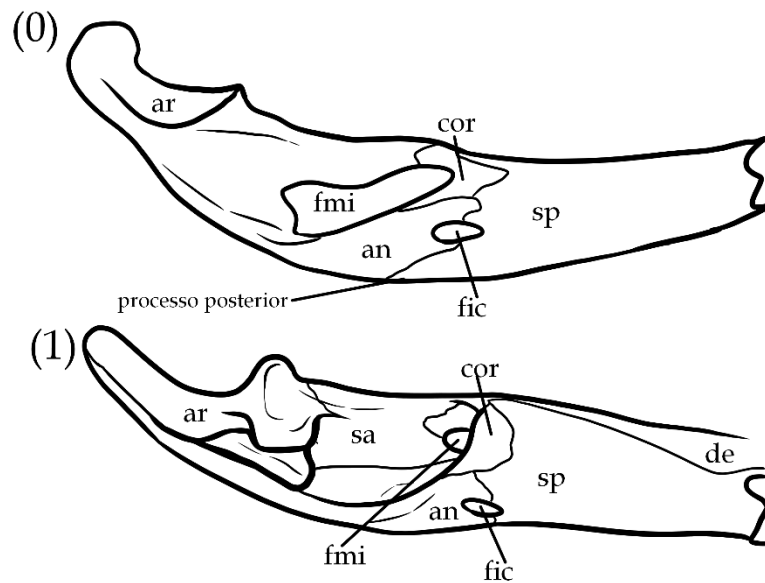


Figura 118 – Vista medial da mandíbula de (0) *Gryposuchus colombianus*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, sp – esplenial, cor – coronoide, an – angular, sa – surangular, ar – articular, fic – forame intermandibulares caudalis, fmi – fenestra mandibular interna.

113. Dentário, forma da margem ventro-lateral: (0) suavemente arredondado; (1) curvado num ângulo de aproximadamente 90°, resultando em uma superfície ventral horizontal e superfície lateral vertical (Figura 119). Ristevski et al., 2020, caráter 219, modificado de Lee & Yates 2018, caráter 181.

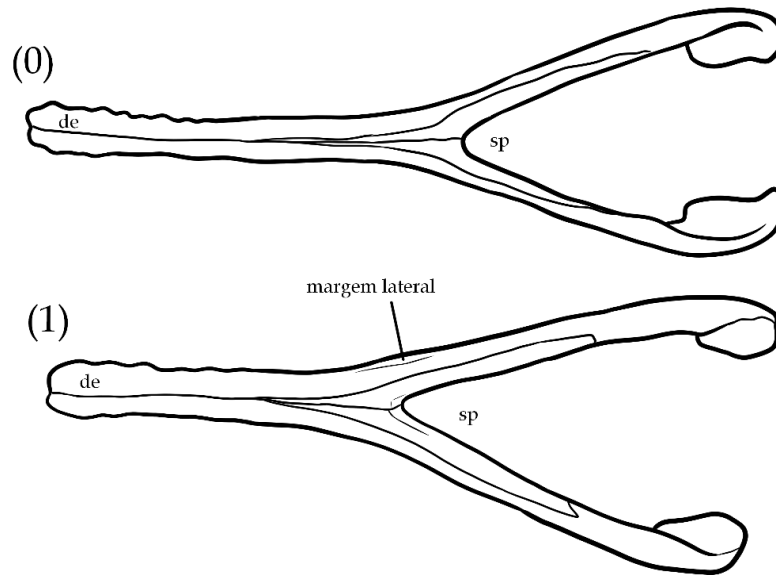


Figura 119 – Vista ventral da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. de – dentário, sp – esplenial.

114. Fenestra mandibular externa, formato: (0) é uma abertura fina; (1) grande; (2) muito grande, maior parte do *foramen intermandibularis caudalis* visível na vista lateral (Figura 120). Salas-Gismondi et al., 2022, caráter 232, baseado em Brochu 1999, caráter 62.

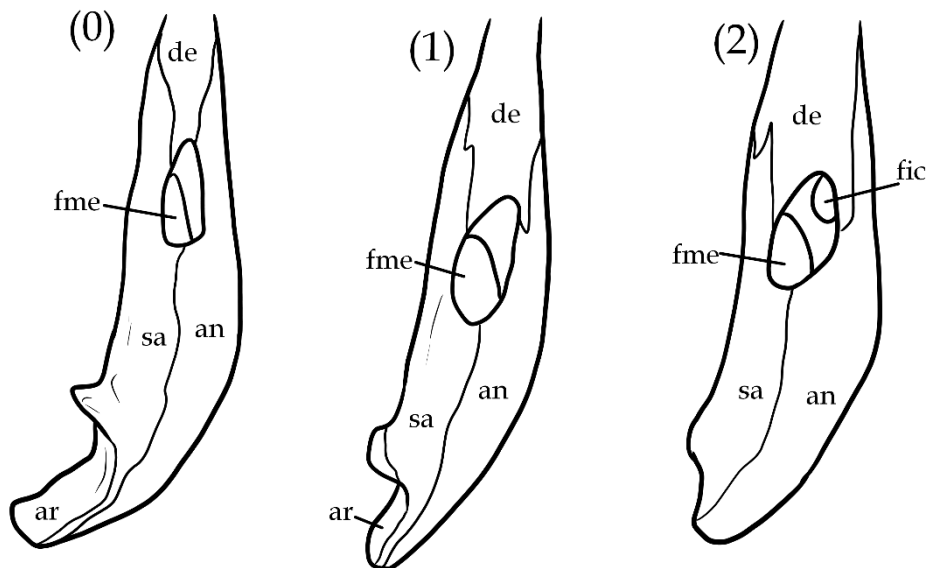


Figura 120 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*, (2) *Maomingosuchus petrolica*. de – dentário, sa – surangular, an – angular, ar – articular, fic – forame intermandibularis caudalis, fme – fenestra mandibular externa.

115. Mandíbula, angular: (0) se estende dorsalmente até ou além do final anterior do *foramen intermandibularis caudalis*, com a ponta anterior sendo fina; (1) não se estende dorsalmente além do final anterior do *foramen intermandibularis caudalis*, com a ponta anterior sendo reta (Figura 121). Vélez-Juarbe & Brochu *in press*, caráter 64.

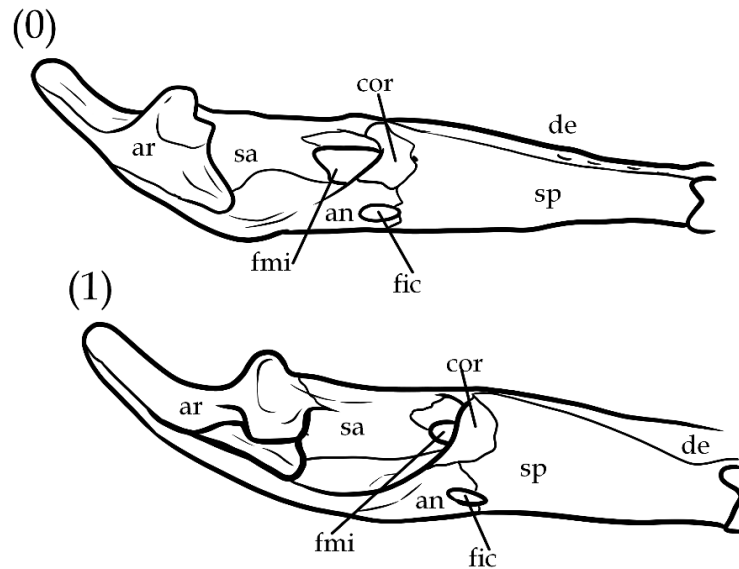


Figura 121 – Vista medial da mandíbula de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, sp – esplenial, cor – coronoide, sa – surangular, an – angular, ar – articular, fic – forame intermandibularis caudalis, fmi – fenestra mandibular interna.

116. Mandíbula, sutura do angular com surangular: (0) contatam a fenestra mandibular externa num ângulo posterior na maturidade; (1) passam pela margem ventral da fenestra mandibular externa na maturidade (Figura 122). Vélez-Juarbe & Brochu *no prelo*, caráter 59, adaptado de Norell 1988, caráter 40.

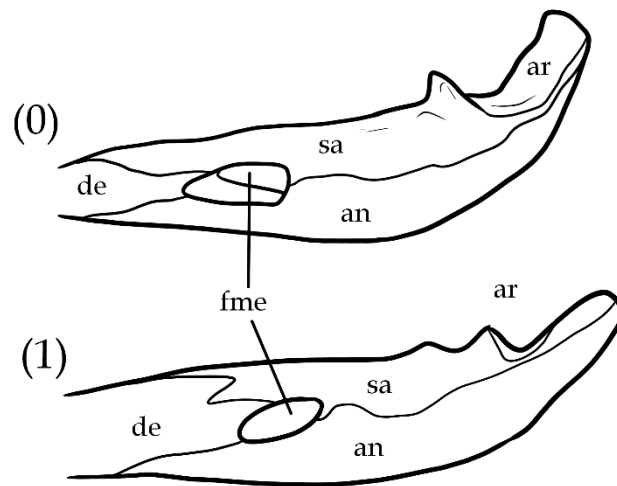


Figura 122 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Hanyusuchus sinensis*. de – dentário, sa – surangular, an – angular, ar – articular, fme – fenestra mandibular externa.

117. Mandíbula, coronoide, relação com o *foramen intermandibularis medius*: (0) sutura anterior do coronoide envolve apenas a metade posterior do forame; (1) coronoide envolve completamente o forame (Figura 123). Modificado de Souza 2015, caráter 19, reformulado e predicados invertidos de Brochu 2011, caráter 55.



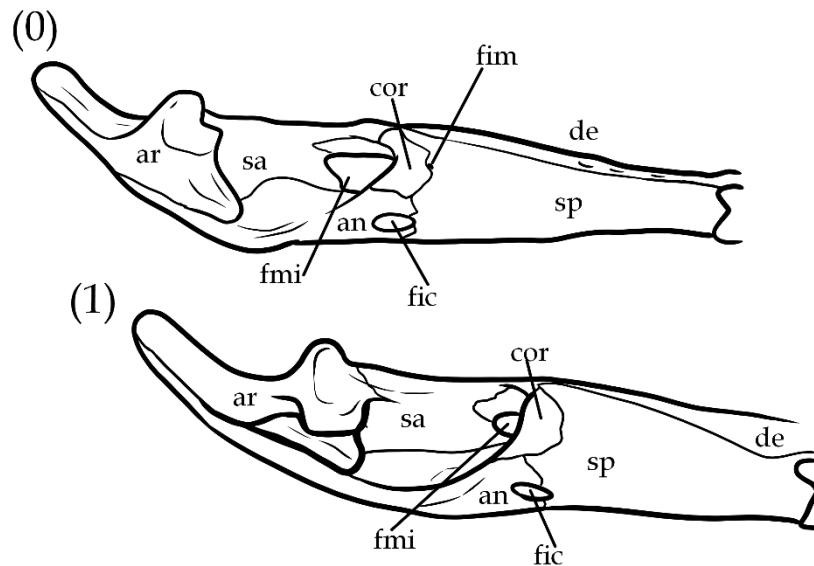


Figura 123 – Vista medial da mandíbula de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, sp – esplenial, cor – coronoide, an – angular, sa – surangular, ar – articular, fic – forame intermandibularis caudalis, fim – forame intermandibularis medius, fmi – fenestra mandibular interna.

118. Mandíbula, margem dorso-lateral do surangular: (0) margem achatada; (1) margem superior do surangular concava (Figura 124). Reformulado de Ristevski et al., 2020, caráter 221, baseado em Lee & Yates 2018, caráter 203.

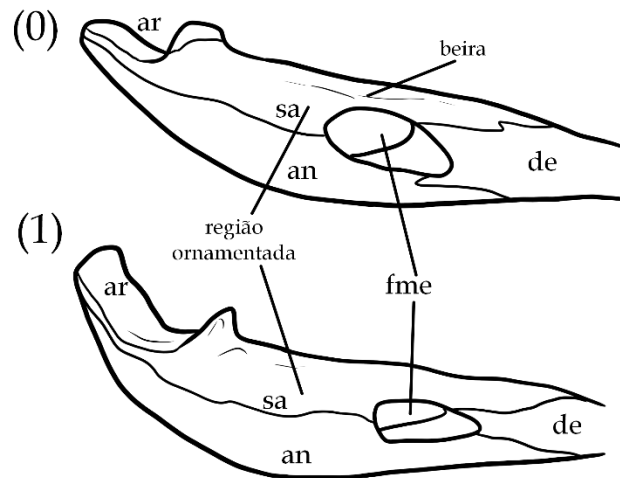


Figura 124 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, an – angular, sa – surangular, ar – articular, fme – fenestra mandibular externa.

119. Mandíbula, fenestra mandibular externa, posição do processo agudo posterior no angular ventral à fenestra: (0) No angular, sem bordar a fenestra; (1) Dorsal ao angular, bordando a fenestra (Figura 125). Salas-Gismondi et al., 2022, caráter 221.

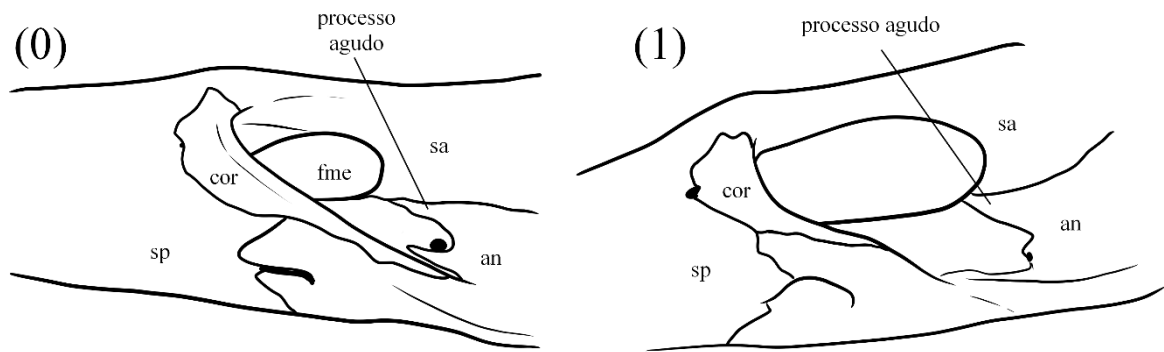


Figura 125 – Vista medial da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. an – angular, sa – surangular, fme – fenestra mandibular externa, sp – esplenial, cor – coronoide.

120. Mandíbula, fenestra mandibular externa, composição da margem ventral: (0) possui um processo posterior do angular que borda a margem ventral; (1) dentário forma a margem anterior da fenestra (Figura 126). Reformulado de Salas-Gismondi et al., 2022, caráter 220, adaptado de Jouve 2016, caráter 240.

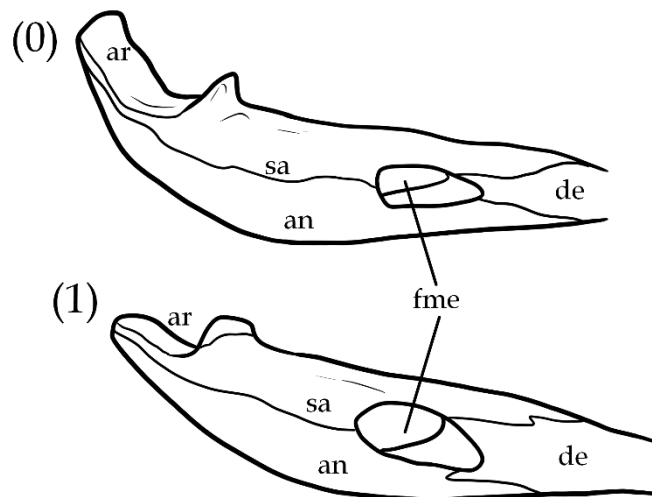


Figura 126 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. de – dentário, an – angular, sa – surangular, ar – articular, fme – fenestra mandibular externa.

121. Mandíbula, fenestra mandibular externa: (0) fechada; (1) forma uma cavidade que perfura a mandíbula lateralmente (Figura 127). Reformulado de Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 62, Clark 1994, caráter 75.

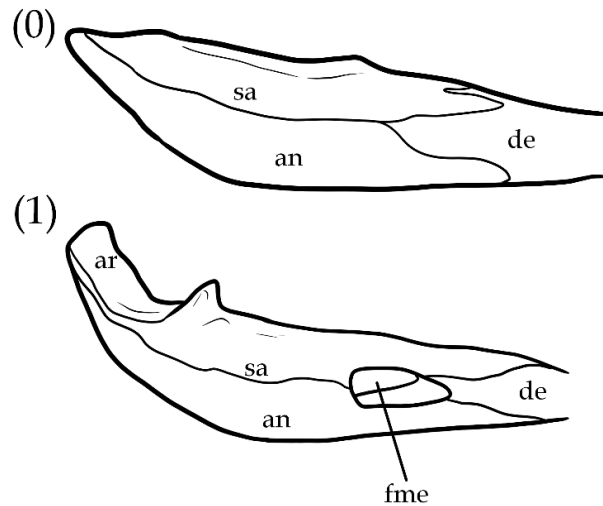


Figura 127 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Eothoracosaurus mississippiensis*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, an – angular, sa – surangular, ar – articular, fme – fenestra mandibular externa.

122. Mandíbula, posição do forame aéreo: (0) na margem extrema do processo retro articular; (1) longe da margem do processo retro articular (Figura 128). Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 69, adaptado de Norell 1988, caráter 16.

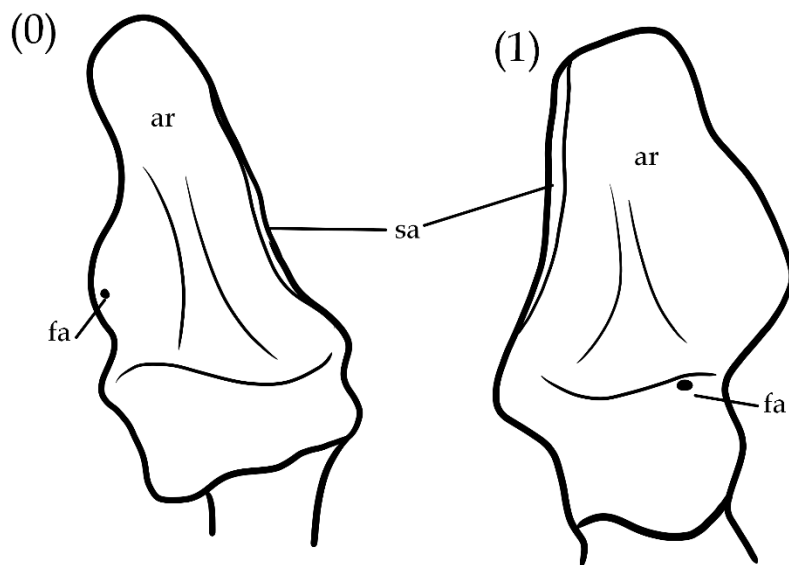


Figura 128 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Gryposuchus colombianus*, (1) *Maomingosuchus petrolica*. ar – articular, sa – surangular, fa – forame aerum.

123. Mandíbula, visão lateral da margem dorsal do surangular atrás da crista pós-glenoide, em relação com a margem imediatamente anterior à crista: (0) está acima; (1) está abaixo (Figura 129). Reformulado de Salas-Gismondi et al., 2022, caráter 194, baseado em Jouve 2004, caráter 194.

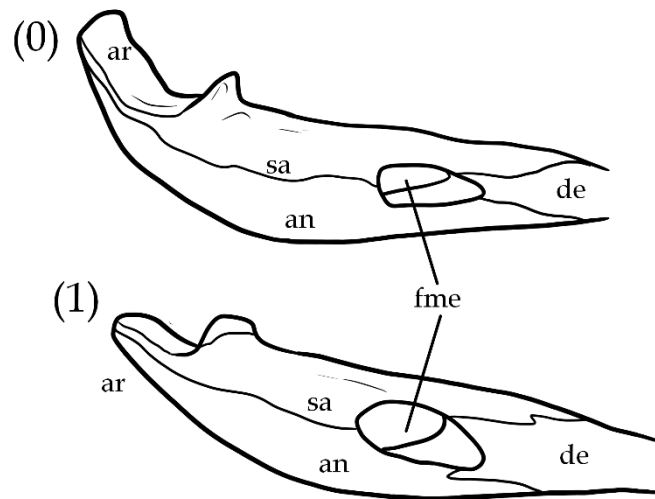


Figura 129 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. de – dentário, sa – surangular, an – angular, ar – articular, fme – fenestra mandibular externa.

124. Mandíbula, forame lingual da artéria do articular e nervo alveolar: (0) Perfura o surangular apenas; (1) Perfura a sutura do surangular com angular (Figura 130). Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 68.

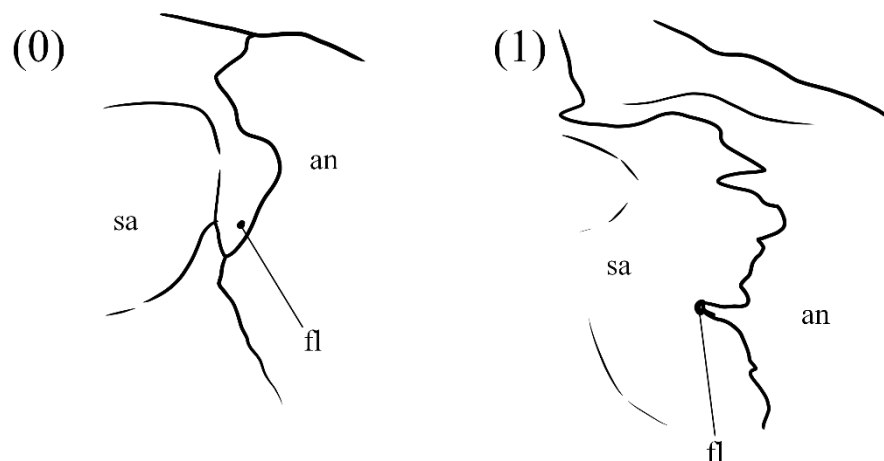


Figura 130 – Vista medial da mandíbula de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Crocodylus acutus*. Baseado na ilustração de Brochu (1997) figura 75. sa – surangular, an – angular, fl – forame lingual.

125. Mandíbula, ramo mandibular do nervo V cranial no esplenial: (0) Com perfuração; (1) Sem perfuração (Figura 131). Reformulado de Vélez-Juarbe & Brochu *no prelo*, caráter 51, adaptado de Norell 1988, caráter 15.

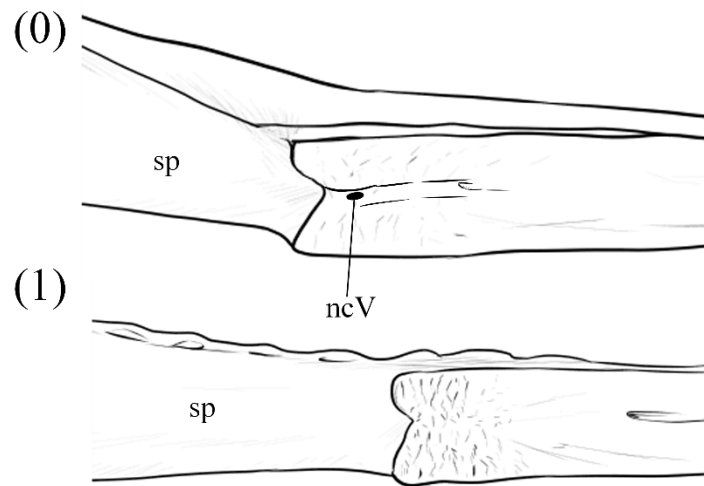


Figura 131 – Vista medial da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. sp – esplenial, ncV – nervo cranial V.

126. Mandíbula, projeção do processo retro articular: (0) pósterio dorsalmente; (1) posteriormente (Figura 132). Vélez-Juarbe & Brochu *no prelo*, caráter 70, adaptado de Benton & Clark 1988, caráter 71.

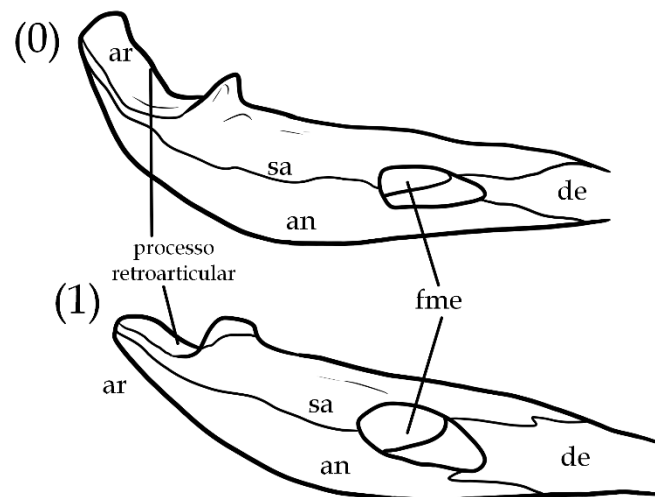


Figura 132 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. de – dentário, sa – surangular, an – angular, ar – articular, fme – fenestra mandibular externa.

127. Mandíbula, retro articular: (0) não forma uma crista; (1) forma uma crista (Figura 133). Reformulado de Salas-Gismondi et al., 2022, caráter 203.

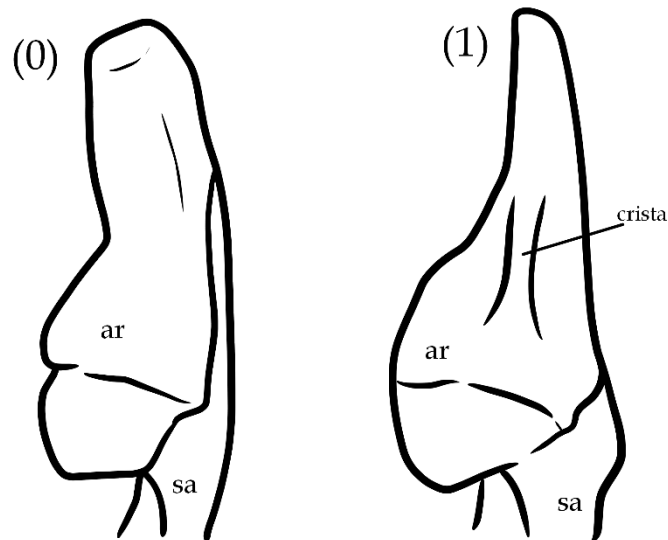


Figura 133 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Gryposuchus pachakamue*. ar – articular, sa – surangular.

128. Mandíbula, esplenial: (0) forma um processo entre angular e coronoide; (1) não forma um processo, sutura entre angular e coronoide é reta (Figura 134). Reformulado de Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 58.

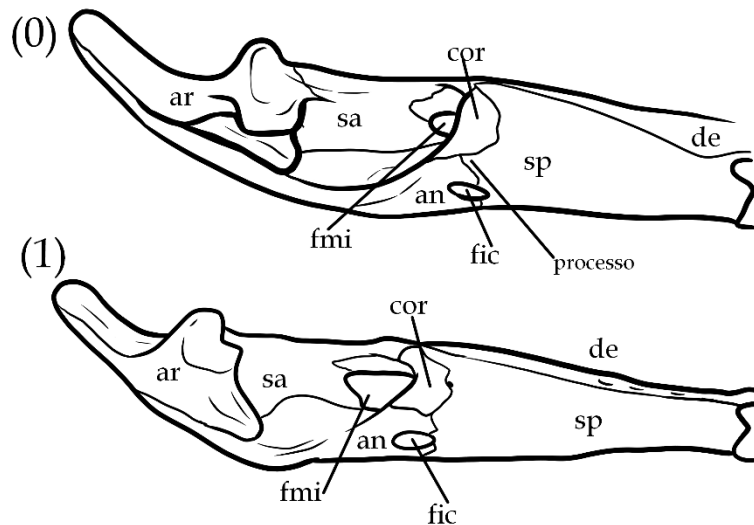


Figura 134 – Vista medial da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*. de – dentário, sp – esplenial, cor – coronoide, an – angular, sa – surangular, ar – articular, fic – forame intermandibularis caudalis, fmi – fenestra mandibular interna.

129. Mandíbula, surangular, superfície dorsal lateral à fossa glenoide: (0) continua até a ponta dorsal da parede lateral da fossa glenoide; (1) truncado e não continua dorsalmente (Figura 135). Adaptado de Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 66.

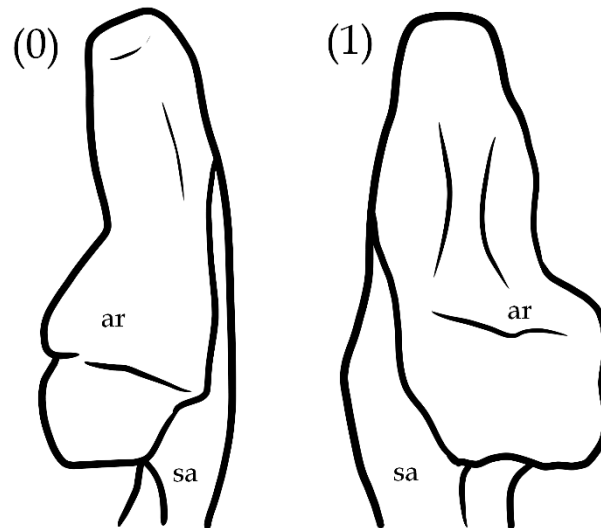


Figura 135 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Toyotamaphimeia machikanensis*. ar – articular, sa – surangular.

130. Mandíbula, surangular, superfície dorsal lateral à fossa glenoide: (0) lisa; (1) intensamente ornamentada (Figura 136). Baseado em Ristevski et al., 2020, caráter 190, baseado em Wang et al., 2016, caráter 191.

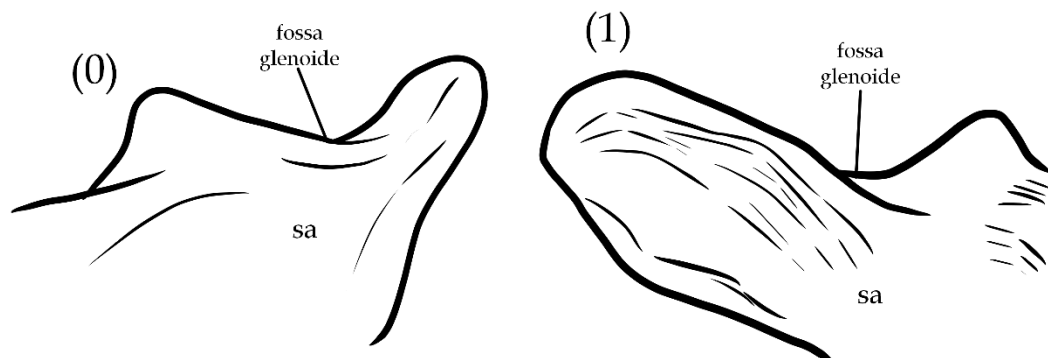


Figura 136 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Eothoracosaurus mississippiensis*, (1) *Toyotamaphimeia machikanensis*. sa – surangular.

131. Mandíbula, surangular, superfície dorsal lateral à fossa glenoide: (0) Possui único buraco; (1) Possui dois buracos; (2) Possui um sulco alongado próxima à metade anterior da fossa glenoide (Figura 137). Baseado em Ristevski et al., 2020, caráter 190, baseado em Wang et al., 2016, caráter 191.

132. Sínfise mandibular, extensão da sínfise do dentário baseado no número de alvéolos dentários: (0) estende até o 15º alvéolo; (1) estende além do 15º alvéolo (Figura 138). Adaptado de Souza 2015, caráter 20, reformulado de Brochu 2011, caráter 49.

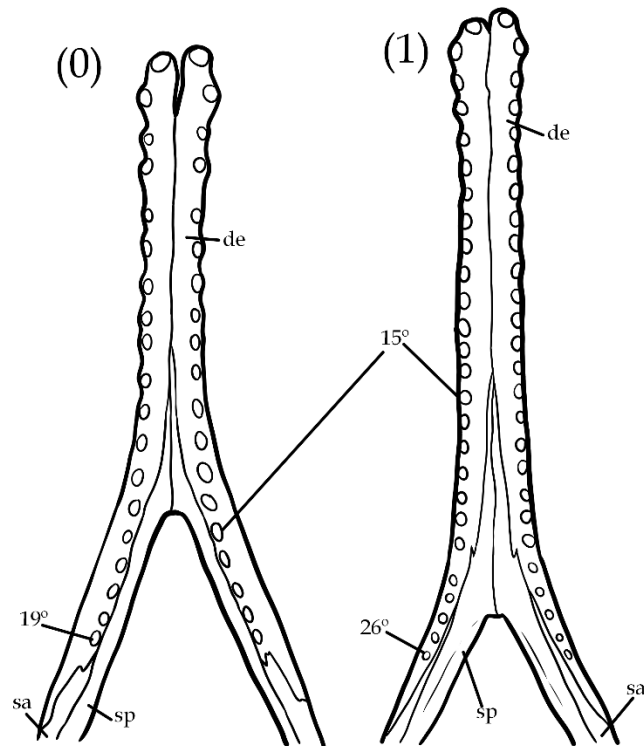


Figura 138 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, sp – esplenial, sa – surangular, 19°, 26°, 15° - alvéolos.

133. Sínfise mandibular, esplenial: (0) está adjacente a não mais que cinco alvéolos dentários; (1) mais longa que cinco alvéolos dentários (Figura 139). Baseado em Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 53.

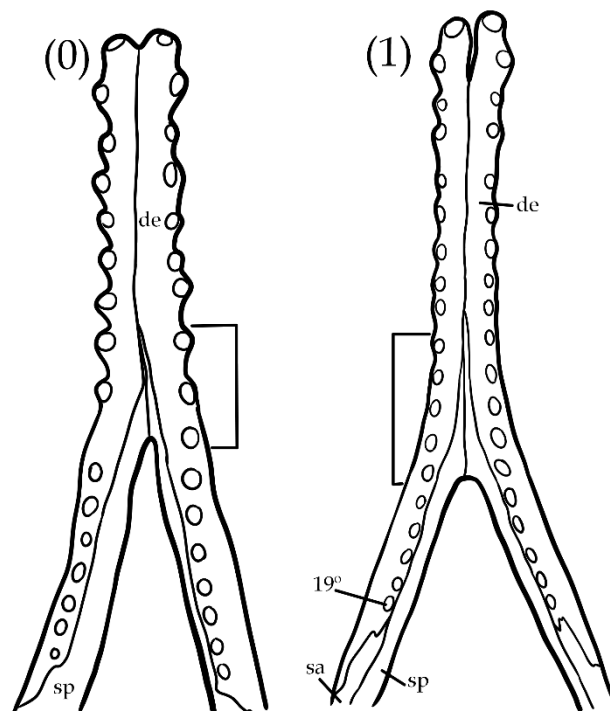


Figura 139 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Dollosuchoides densmorei*, (1) *Tomistoma schlegelii*. de – dentário, sp – esplenial.



134. Sínfise mandibular, esplenial: (0) forma um v largo; (1) forma um V estreito (Figura 140). Baseado em Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 53.

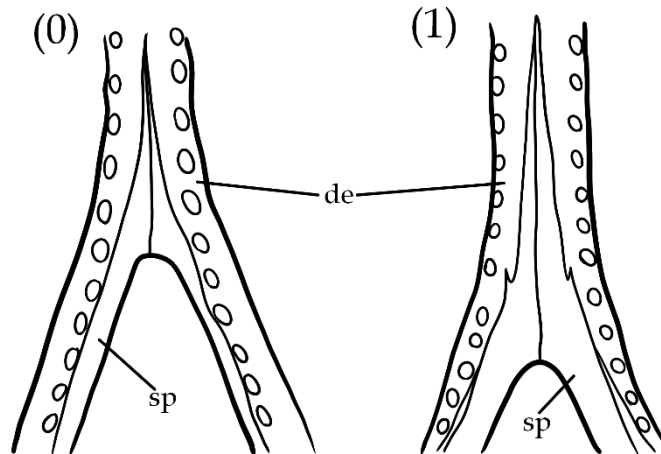


Figura 140 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, sp – esplenial.

135. Fenestra mandibular, formato da cavidade: (0) posicionada horizontalmente; (1) posicionada verticalmente (Figura 141). NOVO.

Observação: o homólogo 135 é novo, e descreve a posição do eixo transversal da fenestra mandibular externa, que pode ser (0) posicionada horizontalmente, em que o eixo transversal é completamente reto horizontalmente. (1) posicionada verticalmente, quando o eixo transversal é inclinado quase que verticalmente.

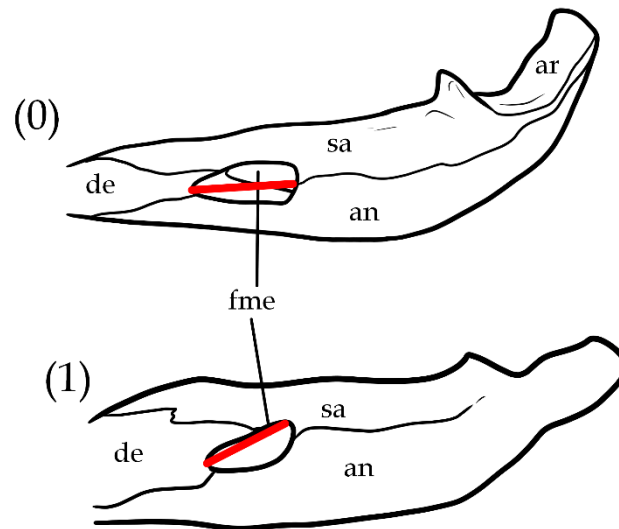


Figura 141 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Toyotamaphimeia machikanensis*. de – dentário, sa – surangular, an – angular, ar – articular, fme – fenestra mandibular externa.

136. Surangular, porção látero-medial, relação entre os alvéolos dentários: (0) processo anterior curto, não chegando a nenhum alvéolo dentário; (1) processo anterior

longo, chegando a pelo menos um alvéolo dentário (Figura 142). Souza 2015, caráter 16, reformulado e predicados invertidos de Brochu 2011, caráter 62.

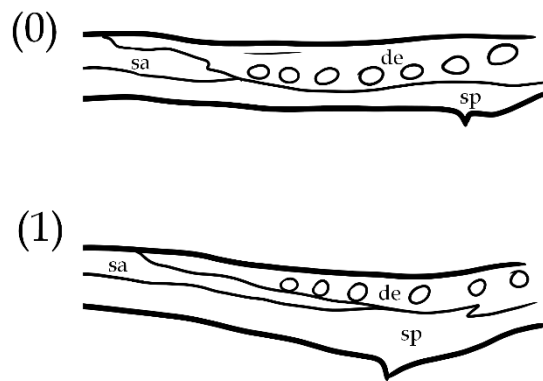


Figura 142 – Vista dorsal da mandíbula de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, sp – esplenial, sa – surangular.

137. Surangular, porção posterior, relação do contato com processo retro articular: (0) surangular chega à porção látero-posterior do processo; (1) surangular termina anteriormente ao final da porção látero-posterior do processo (Figura 143). Souza 2015, caráter 18, reformulado de Brochu 2011, caráter 72.

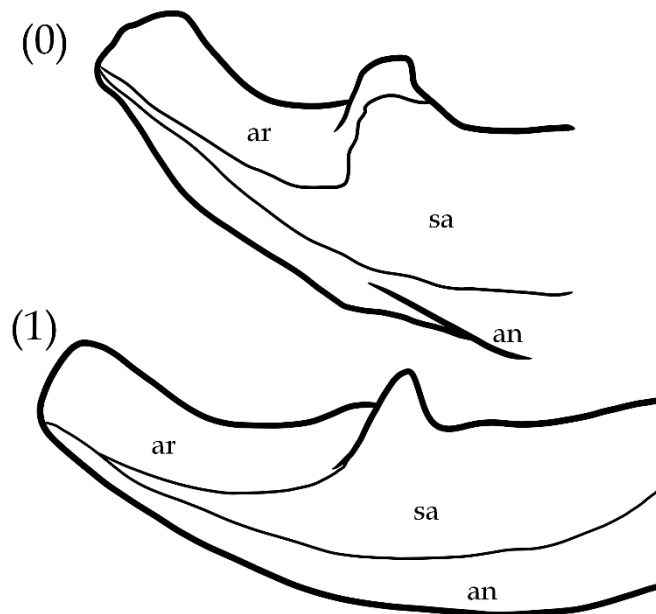


Figura 143 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. an – angular, ar – articular, sa – surangular.

138. Sutura do surangular com angular, em relação à borda da fenestra mandibular externa: (0) é reta; (1) é curvada (Figura 144). Baseado em Ristevski et al., 2020, caráter 199, baseado em Massonne et al., 2019, caráter 201.

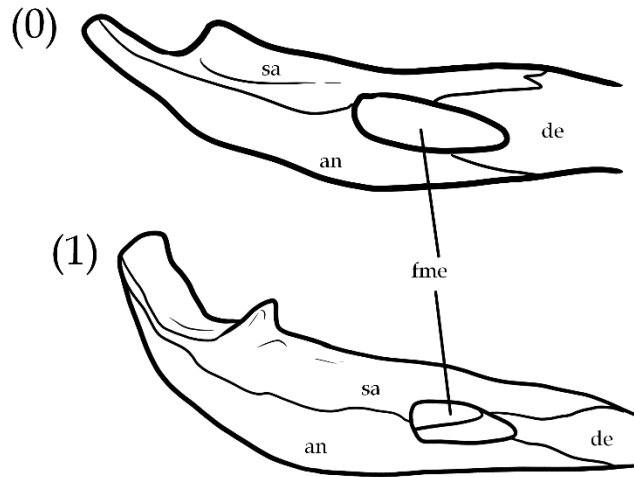


Figura 144 – Vista lateral da mandíbula de (0) *Eosuchus minor*, (1) *Gavialis gangeticus*. de – dentário, sa – surangular, an – angular, fme – fenestra mandibular externa.

139. Eixo, eixo neural, orientação da metade anterior da espinha: (0) horizontal; (1) declina anteriormente (Figura 145). Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 11.

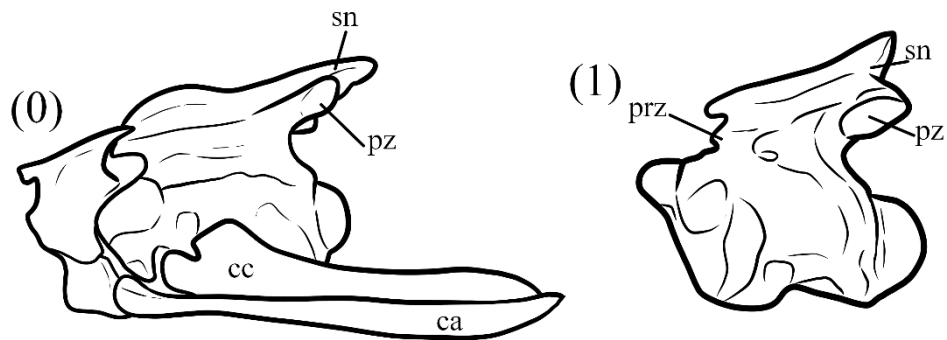


Figura 145 – Vista lateral da vértebra de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Toyotamaphimeia machikanensis*. ca – costela atlantal, cc – costela cervical, sn – espinha neural, prz – pré-zigapófise, pz – pós-zigapófise.

140. Eixo, eixo neural: (0) é mais pontiaguda, sem crista; (1) possui uma crista na espinha (Figura 146). Adaptado de Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 12.

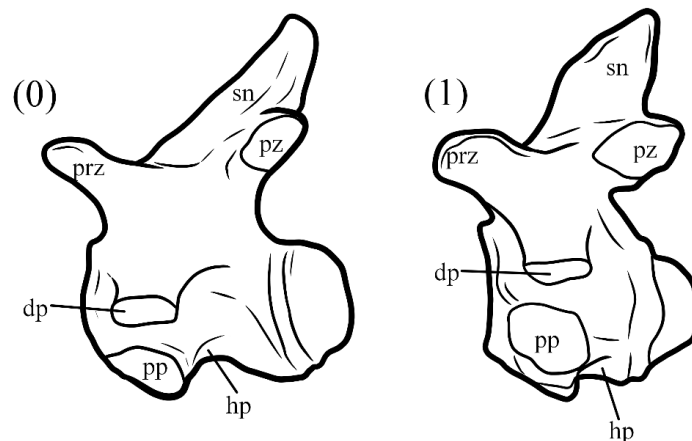


Figura 146 – Vista lateral da vértebra de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Toyotamaphimeia machikanensis*. sn – espinha neural, prz – pré-zigapófise, pz – pós-zigapófise, dp – diapófise, pp – parapófise, hp – hipófise.

141. Eixo, base do arco neural, morfologia: (0) sem processo lateral, arco neural contínuo; (1) com um processo lateral (diapófise) (Figura 147). Souza 2015, caráter 4, reformulado de Brochu 2011, caráter 14.

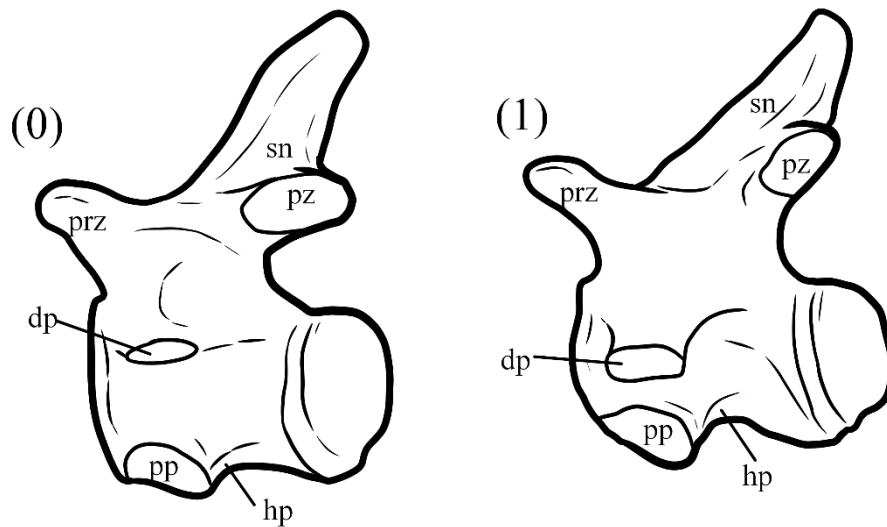


Figura 147 – Vista lateral da vértebra de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. sn – espinha neural, prz – pré-zigapófise, pz – pós-zigapófise, dp – diapófise, pp – parapófise, hp – hipófise.

142. Eixo, morfologia da hipófise: (0) é uma estrutura única; (1) é bifurcada (Figura 148). Souza 2015, caráter 2, reformulado de Brochu 2011, caráter 16.

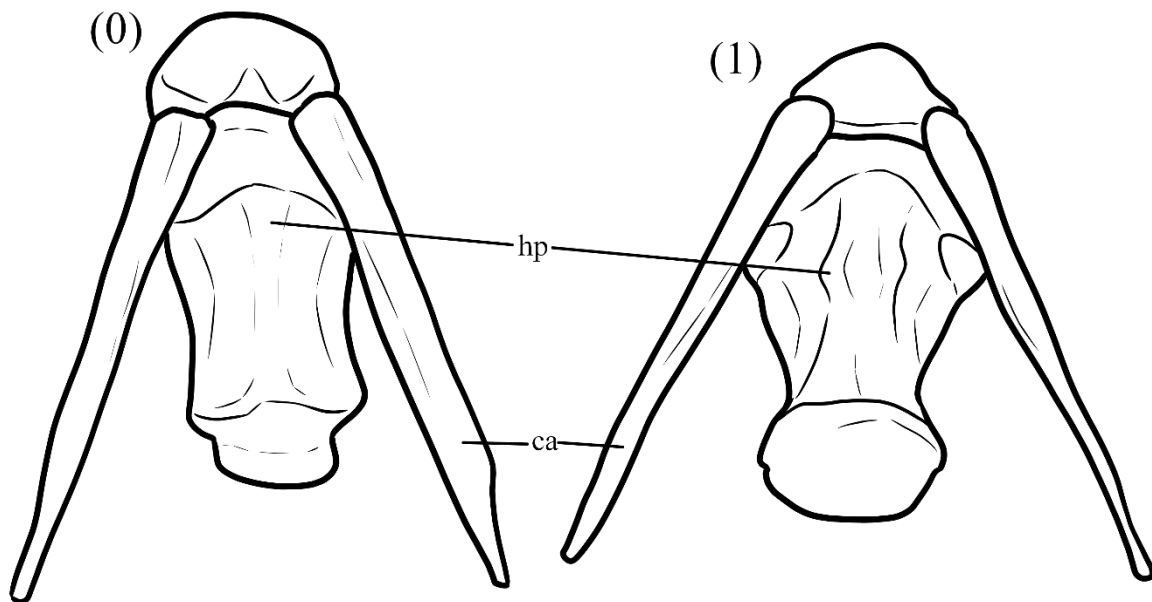


Figura 148 – Vista ventral da vértebra de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*. ca – costela atlantal, hp – hipófise.

143. Coronoide, margem superior: (0) Quase horizontal; (1) Fortemente curvada anteriormente (Figura 149). Souza 2015, caráter 8, reformulado e predicados invertidos de Brochu 2011, caráter 56.

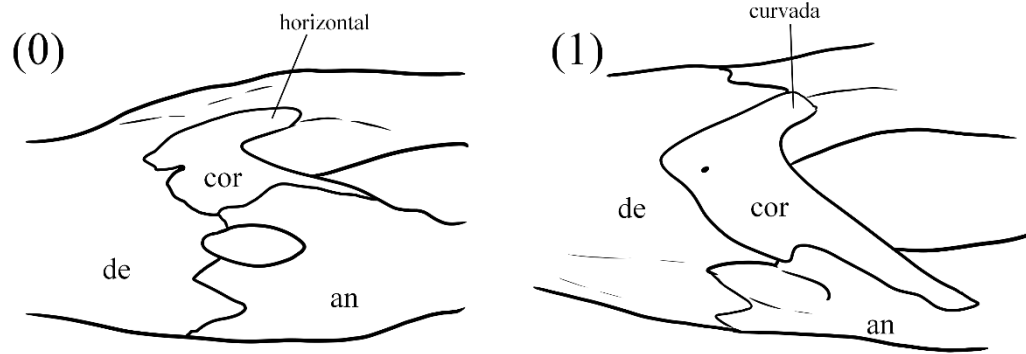


Figura 149 – Vista medial da mandíbula de (0) *Alligator mississippiensis*, (1) *Caiman latirostris*, baseado na ilustração de Brochu (1997), figura 69. cor – coronoide, an – angular, de – dentário.

144. Úmero, crista delto-peitoral, visão dorsal, cicatriz muscular para o *musculus teres major* e *musculus dorsalis scapulae*: (0) ambos estão inseridos no mesmo tendão/cicatriz; (1) estão inseridos em diferentes tendões/cicatriz (Figura 150). Souza 2015, caráter 7, reformulado e predicados invertidos de Brochu 2011, caráter 28.

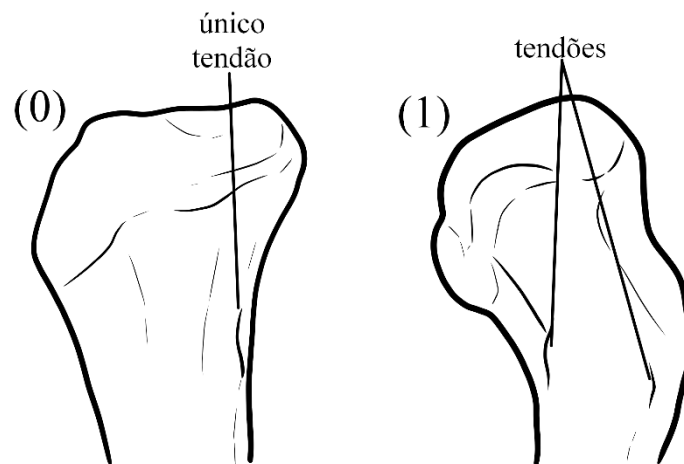


Figura 150 – Visão aproximada do úmero de (0) *Alligator mississippiensis*, (1) *Gavialis gangeticus* baseado na ilustração de Brochu (1997), figura 56. O caráter (0) normalmente é visto em Tomistominae.

145. Úmero, crista delto-peitoral, formato em relação com a porção proximal do úmero: (0) emerge abruptamente, sendo marcadamente convexa; (1) emerge suavemente, sendo mais linear (Figura 151). Souza 2015, caráter 6, reformulado e predicados invertidos de Brochu 2011, caráter 27.

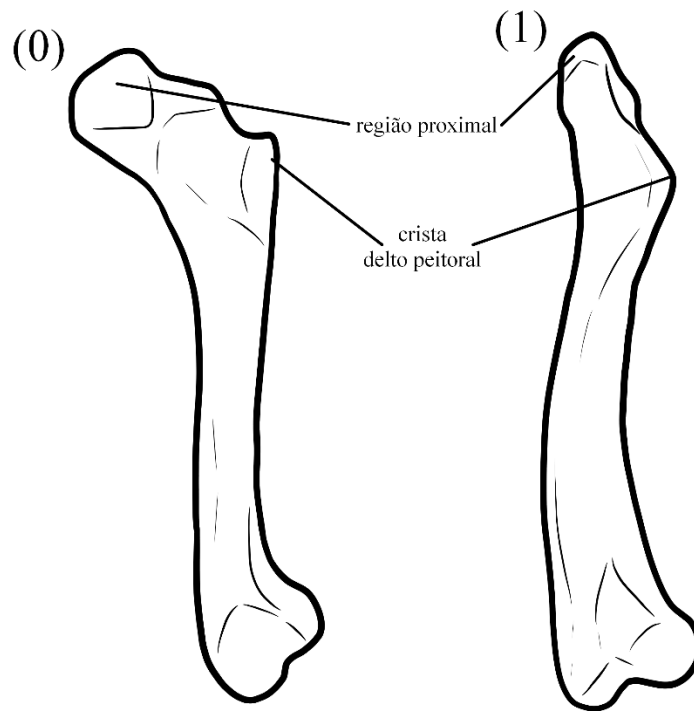


Figura 151 – Úmero de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*.

146. Ílio, processo anterior, tamanho: (0) processo anterior não separa do resto da margem anterior; (1) proeminente separação da margem anterior (Figura 152). Souza 2015, caráter 10, reformulado e predicados invertidos de Brochu 2011, caráter 33.

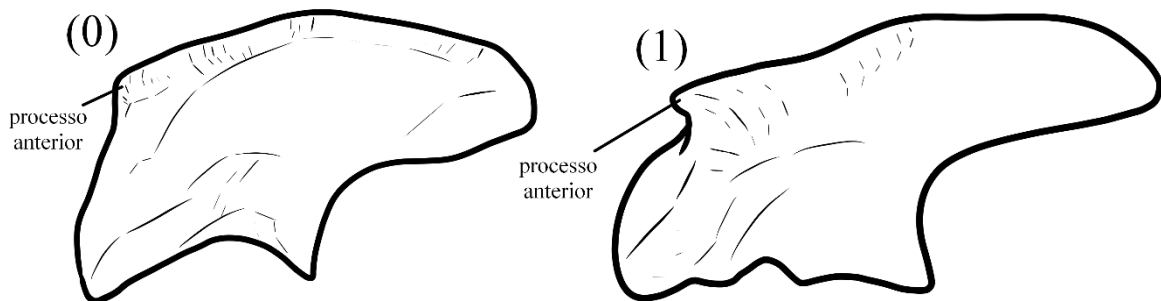


Figura 152 – Visão lateral do ílio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*.

147. Ílio, margem dorsal da lâmina: (0) arredondada com um entalhe dorsal; (1) arredondada com margem lisa (Figura 153). Souza 2015, caráter 11, reformulado de Brochu 2011, caráter 38.



Figura 153 – Visão lateral do ílio de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*.

148. Osteodermo, osteodermos dorsais, aspecto dorsal: (0) plano, sem a presença de projeção dorsal; (1) quilha separando dorsalmente (Figura 154). Souza 2015, caráter 12, reformulado de Brochu 2011, caráter 38.

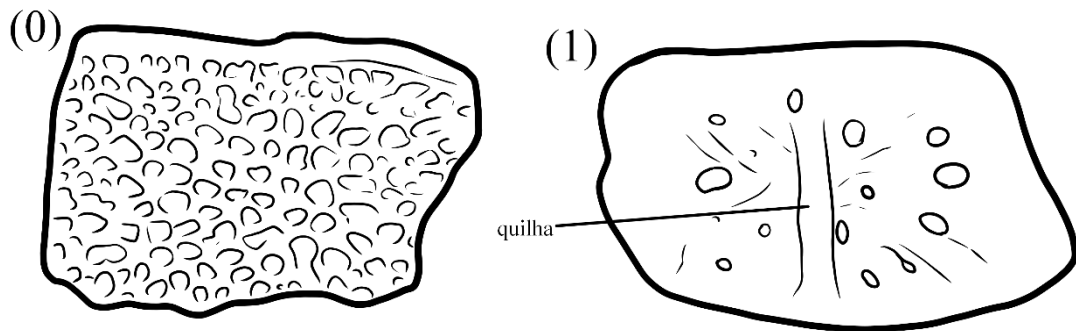


Figura 154 – Osteodermos de (0) *Eothoracosaurus mississippiensis*, (1) *Gavialis bengawanicus*.

149. Osteodermo, osteodermos dorsais da linha média, morfologia da margem anterior: (0) lisa, sem processo anterior; (1) apresentam um processo anterior (Figura 155). Souza 2015, caráter 14, reformulado e predicados invertidos de Brochu 2011, caráter 43.

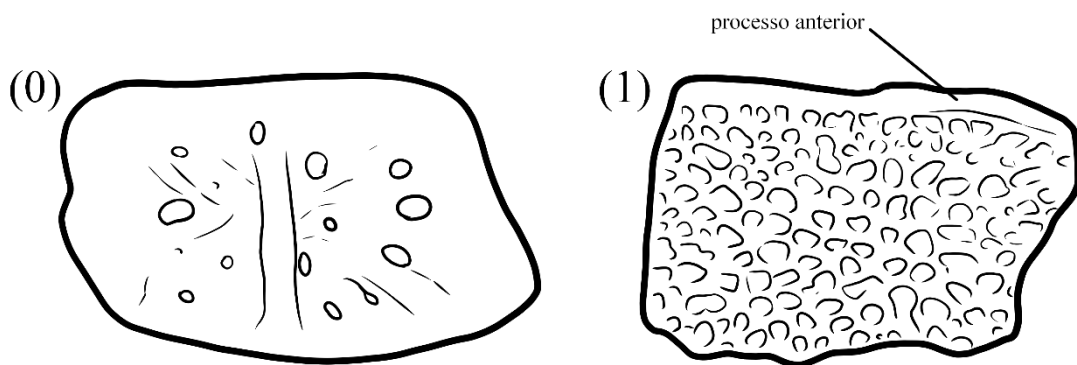


Figura 155 – Osteodermos de (0) *Gavialis bengawanicus*, (1) *Eothoracosaurus mississippiensis*.

150. Osteodermo, quantidades de osteodermos dorsais por linha: (0) 4; (1) 6; (2) 8; (3) 10; Souza 2015, caráter 13, reformulado e predicados invertidos de Brochu 2011, caráter 40.

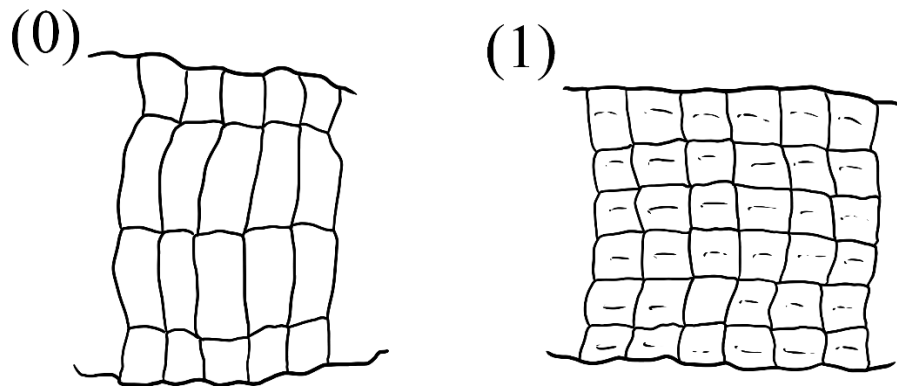


Figura 156 – Osteodermos dorsais de (0) *Bernissartia fagesii*, (1) *Crocodylus johnstoni*, baseada em Brochu (1997), figura 63.

151. Proatlases: (0) possui um processo anterior; (1) são lisas (Figura 157). Adaptado de Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 3.

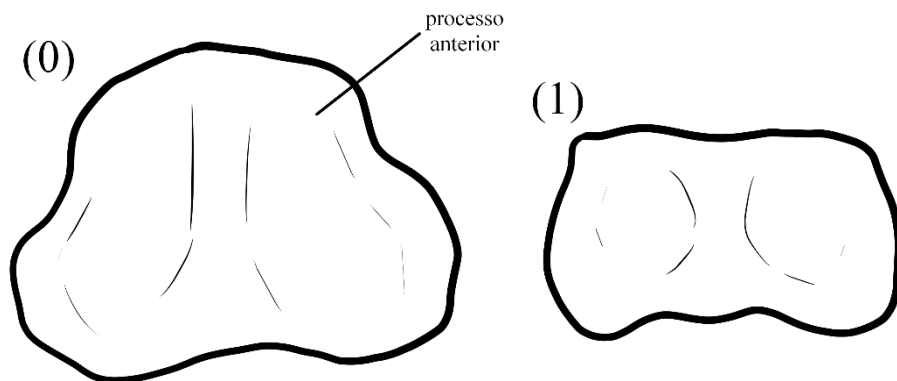


Figura 157 – Proatlases de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii* baseado em Brochu (1997), figura 45.

152. Proatlases, formato: (0) boomerang; (1) alça; (2) maciço e em forma de bloco (Figura 158). Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 2.

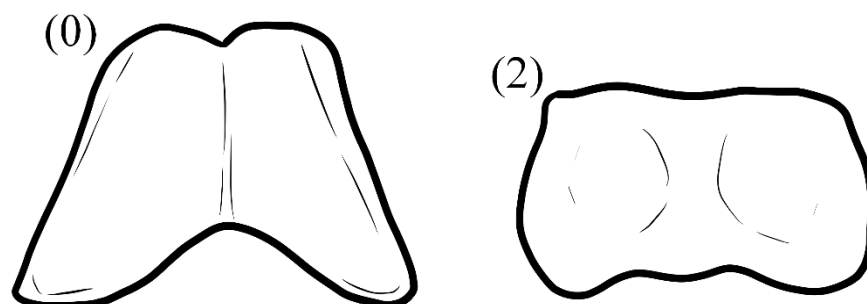


Figura 158 – Proatlases de (0) *Toyotamaphimeia machikanensis*, (2) *Tomistoma schlegelii*.



153. Escapulo coracoide, faceta anterior à fossa glenoide: (0) ampla e apontando anteriormente; (1) uniformemente afilada (Figura 159). Souza 2015, caráter 9, reformulado e predicados invertidos de Brochu 2011, caráter 26.

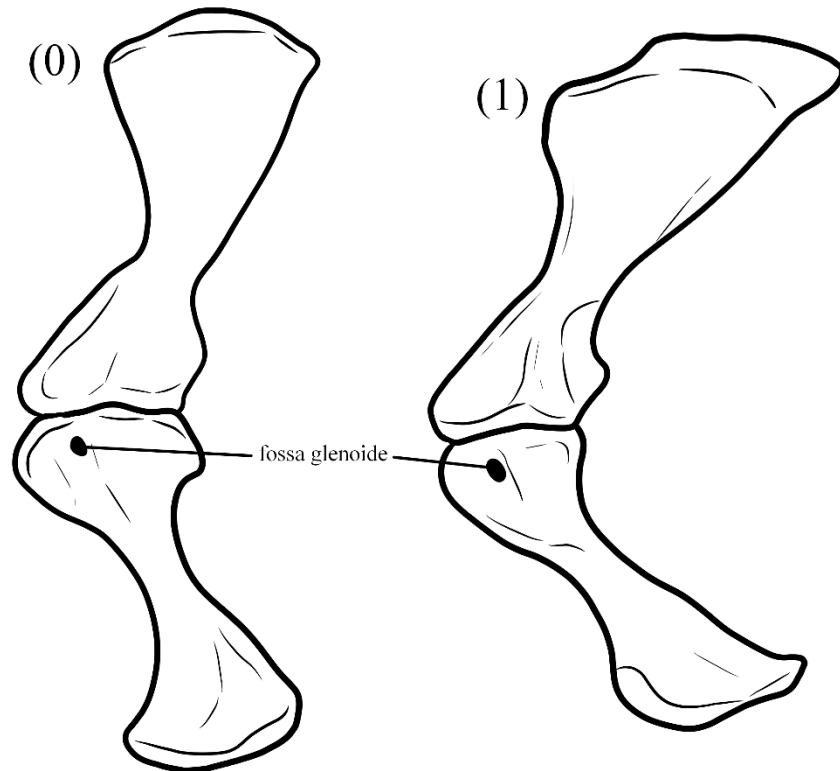


Figura 159 – Escápula de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*.

154. Vértebra, projeção anterior do capítulo da costela sacral: (0) anteriormente ao tubérculo e é bastante visível numa visão dorsal; (1) quase no mesmo plano, capítulo muito obscurecido dorsalmente (Figura 160). Vélez-Juarbe & Brochu no prelo, caráter 21.

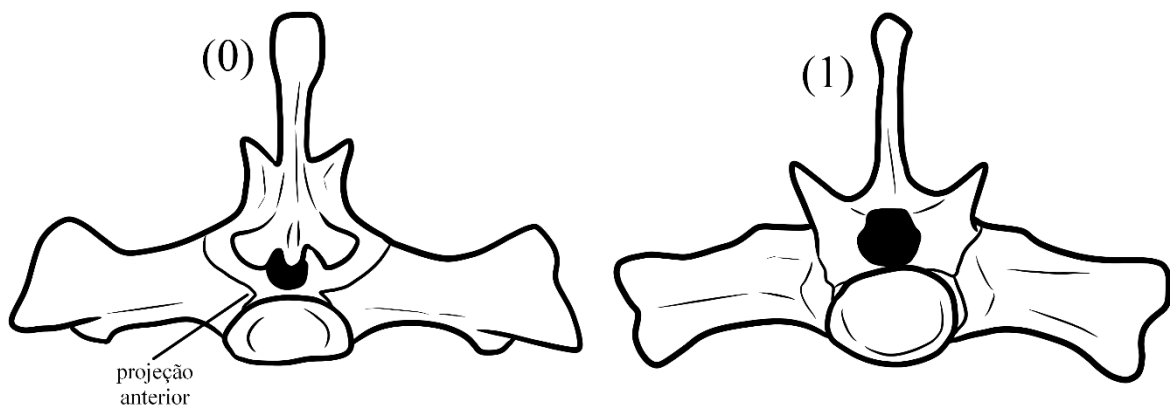


Figura 160 – Visão frontal da primeira vértebra sacral de (0) *Gavialis gangeticus*, (1) *Tomistoma schlegelii*.

155. Vertebra, Terceira vertebra cervical (primeira pós-axial), tamanho da hipófise: (0) proeminente; (1) não-proeminente (Figura 161). Souza 2015, caráter 5, reformulado de Brochu 2011, caráter 18.

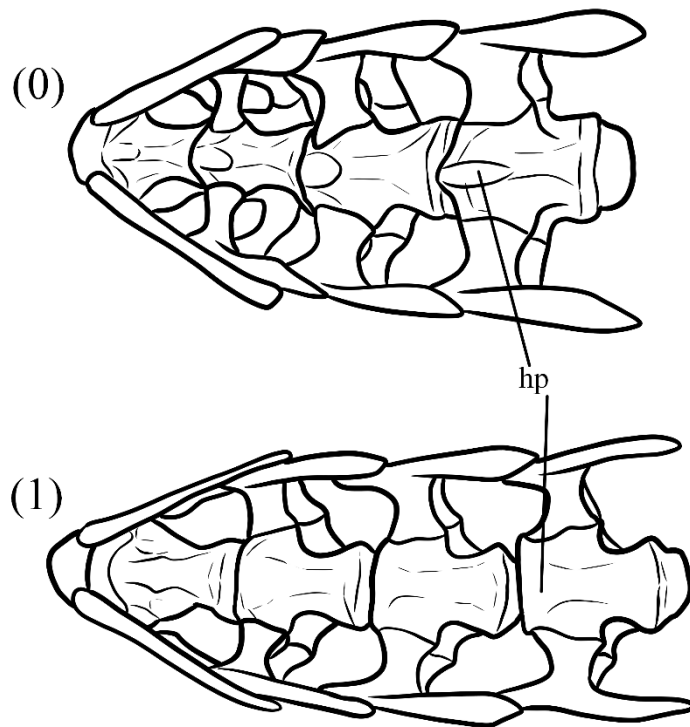


Figura 161 – Visão ventral de (0) *Tomistoma schlegelii*, (1) *Gavialis gangeticus*.

## 4.2 Análises filogenéticas

Foram recuperadas seis árvores de comprimento mínimo, com índice de consistência (CI) 0,45 e índice de retenção (RI) 0,71, em que o CI indica o quão homoplástica é a árvore obtida, ou seja, há muitas estruturas que não derivam de um ancestral comum, e sim de analogia ou atavismo. Já o RI indica o quanto as sinapomorfias explicam as ramificações da árvore.

O consenso das árvores está representado na Figura 162 abaixo.

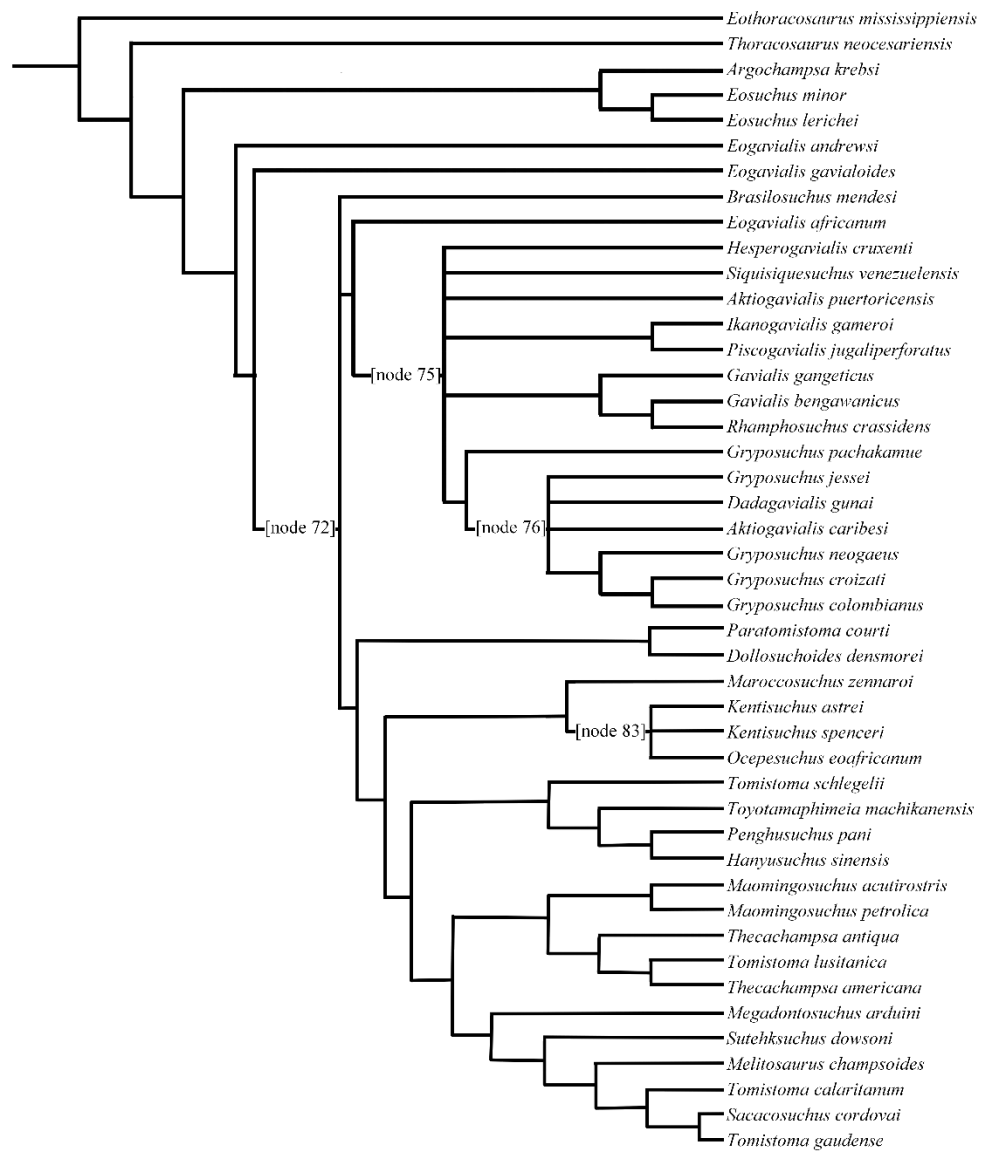


Figura 162 – Árvore consenso obtido das análises filogenéticas.

As espécies *Eothoracosaurus mississippiensis* e *Thoracosaurus neocesariensis* são ambas pertencentes à costa leste marinha dos Estados Unidos, na formação Ripley (Carpenter, 1983; Brochu, 2004), onde podem ser encontrados em associação com invertebrados marinhos, evidenciado seu estado costeiro (Zarski et al 1998; Erickson 1998).

O clado formado por *Argochampsia krebsi* e o gênero *Eosuchus* representa espécies que também são encontradas em ambientes marinhos (Jouve et al., 2008; Martin et al., 2014; Burke et al., 2024a), sendo elas a Formação Oulad Abdoun em Marrocos, Formação Shark River nos Estados Unidos e a Formação Hannut na França, onde podem ser encontrados associados à fósseis de animais marinhos como peixes cartilaginosos, tartarugas e outros crocodilianos (Bardet et al., 2010; Vincett III, 2022).

O gênero *Eogavialis* se mostrou polifilético, com apenas uma espécie sendo considerada Gavialoidea verdadeiro (*Eogavialis africanum*). As duas espécies que se encontram foram desse grupo são *Eogavialis andrewsi* (Formação Nawata do Kênia) e *Eogavialis gavialoides* (Formação Jebel Qatrani, Egito), ambas localizações com um ambiente fluvial (Storrs, 2003; Andrews, 1906) o que mostra uma adaptação posterior a esse tipo de ambiente, contrário ao marinho como eram as linhagens que vieram previamente a *Eogavialis*.

Como visto, existem algumas politomias na árvore, que serão explicadas no texto abaixo. São elas o [nó 72], com 3 conflitos topológicos; o [nó 75], com 2 conflitos na politomia; o [nó 76], também com 2 topologias distintas; e, por fim, o [nó 83], com 3 conflitos topológicos.

Dentre esses nós, o [nó 72] é o que une Gavialoidea e Tomistominae, normalmente nomeado como Longirostres (Brochu, 2004). Esta politomia ocorreu por conta de *Brasilosuchus mendesi* (como está representado na figura 163) que, devido a seus espécimes fragmentados, gerou instabilidade em seu posicionamento, podendo ser tanto um Tomistominae (topologia 1) que aparece em uma árvore, um Gavialoidea (topologia 2) que aparece em três árvores, ou grupo irmão de Gavialoidea + Tomistominae (topologia 3) onde aparece em duas árvores. Nas duas primeiras, ele teria sido o primeiro de cada linhagem a se divergir.

Na primeira topologia, os homólogos 10 e 17 sustentam *Brasilosuchus* como o primeiro Tomistominae a se divergir, sendo eles: maior dente da pré-maxila sendo o 3º e a abertura da narina nivelada com a pré-maxila. Na segunda topologia, apenas o homólogo 10 a sustenta, e na terceira, apenas o homólogo 17.

A espécie *Brasilosuchus mendesi* é um longirostríneo da Formação Solimões, habitando um ambiente fluvial (Souza-Filho, Bocquetin-Villanueva, 1989). Em ambas as três topologias, ele seria um ramo que evoluiu adaptações para o ambiente de água doce, como ocorreu com as duas espécies de *Eogavialis* citadas acima.

[node 72] resoluções



Figura 163 – Topologias do [nó 72], com o primeiro ramo mostrando *Brasilosuchus* como clado irmão de Tomistominae; o segundo ramo, *B. mendesi* seria irmão de Gavialoidea; e no terceiro ramo, ele seria um clado irmão de Gavialoidea e Tomistominae.

Ambos os [nó 75] e [nó 76] são pertinentes a Gavialoidea. As politomias do [nó 75] estão representadas na figura 164 e mostram as duas possíveis topologias, sendo a primeira mostrando Gavialinae [nó 74] como clado irmão de Gryposuchinae, com *Aktiogavialis puertoricensis* como o primeiro a se divergir dentro desse clado, o [nó 77] representado pelos animais dos gêneros *Gryposuchus*; e *Piscogavialis* e *Ikanogavialis* [nó 78] como clados irmão de *Hesperogavialis* e *Siquisiquesuchus*, resolução essa que apareceu em 3 árvores. Já a segunda resolução mostra *Hesperogavialis cruxenti* como o primeiro a se divergir e Gavialinae como grupo irmão do restante dos Gryposuchinae. Nessa segunda topologia, o [nó 77], formado pelo gênero *Gryposuchus* também seria o grupo-irmão dos clado formado por *Piscogavialis* e *Ikanogavialis*, e apareceu em 3 árvores também.

Na primeira topologia, os homólogos que sustentam Gavialinae como grupo irmão dos gaviais latinos são o 13, 15, 29, 71, 84, 94, 97, 109 e 132, e os que sustentam *Hesperogavialis cruxenti* como espécie irmã de *Siquisiquesuchus venezuelensis* é o homólogo 25, que remete ao contato das pré-maxilas com os nasais, onde ocorre esse contato em todos os gaviais latinos, menos nessas duas espécies. Adicionalmente, o que tornaria essas duas espécies irmãs das espécies *Piscogavialis* e *Ikanogavialis* seriam os homólogos 28 e 65, que seriam possuir um pré-frontal maior que o lacrimal, e uma projeção lateral na barra do pós-orbital.

Já na segunda topologia, os homólogos que sustentam *Hesperogavialis cruxenti* como o primeiro a se divergir dentro desse grupo são o 25 e o 132. Sendo assim, a maxila separando medialmente os nasais da pré-maxila seria uma características ancestral, que foi mantida em Gavialinae, perdida em Gryposuchinae, mas recuperada na espécie *Siquisiquesuchus venezuelensis*.

[node 75] resoluções

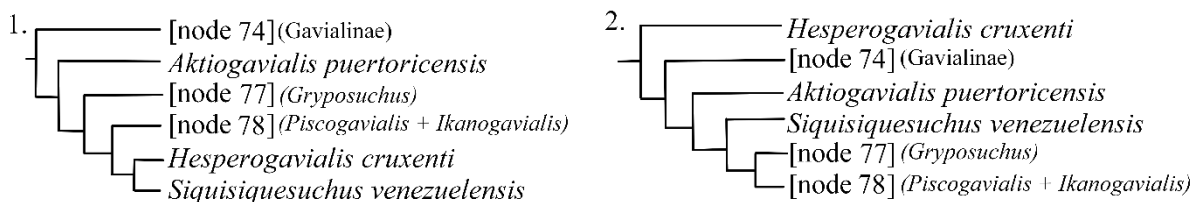


Figura 164 – Topologias do [nó 75] das árvores obtidas na análise. Na primeira Gavialinae é grupo irmão de Gryposuchinae, com *A. puertoricensis* sendo o primeiro a se divergir no grupo, e na segunda, *H. cruxenti* é uma espécie mais basal às duas subfamílias.

O [nó 76] possui duas topologias para a politomia (Figura 165). Essa politomia é pertinente ao gênero *Gryposuchus*, onde o [nó 80] engloba as espécies *G. neogaeus*, *G. croizati* e *G. colombianus*. Na árvore, o gênero possui familiaridade com as espécies

*Aktiogavialis caribesi* e *Dadagavialis gunai*. A primeira resolução aponta para *A. caribesi* como o primeiro a se divergir nessa linhagem, com *Dadagavialis* e *Gryposuchus jessei* e o [nó 80] formando uma politomia, que ocorreu em 4 árvores. Já a segunda resolução aponta para a monofilia do gênero *Gryposuchus*, com *Aktiogavialis* e *Dadagavialis* como primeiros a se divergirem no clado, aparecendo em 2 árvores.

Os homólogos que suportam *Aktiogavialis caribesi* como o primeiro a se divergir nessa politomia seriam o 6 e o 32, que apontam para um processo posterior da pré-maxila curto após o último alvéolo maxilar e cristas pré-orbitais proeminentes, o que não existia nos *Gryposuchinae* anteriormente a esse ramo da árvore. Já o homólogo 17, que indica uma abertura da narina nivelada com a pré-maxila, une tanto o [nó 80], *Gryposuchus jessei* e *Dadagavialis gunai* na primeira topologia, como apenas o [nó 80] e *Gryposuchus jessei* na segunda topologia.

[node 76] resoluções



Figura 165 – Topologias do [nó 76] das árvores obtidas na análise.

Já o [nó 83] informa sobre a proximidade das espécies *Ocepesuchus africanum*, *Kentisuchus astrei* e *Kentisuchus spenceri* como mostrado na figura 166. A sinapomorfia que une esse nó é a do homólogo 28, que descreve o lacrimal e pré-frontal alongando igualmente na superfície do rosto. As árvores não mostraram nenhuma sinapomorfias para separá-los dentro deste clado, no entanto, a primeira topologia apareceu em uma árvore, a segunda apareceu também em apenas uma, enquanto a terceira, apareceu em 4.

[node 83] resoluções

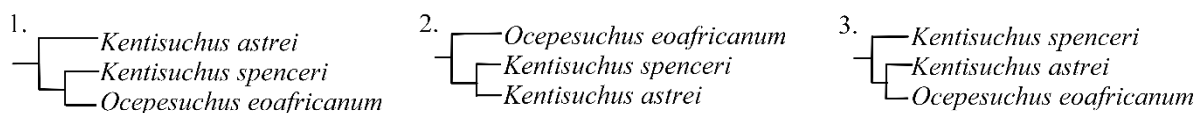


Figura 166 – Topologias do [nó 83] das árvores obtidas na análise. A primeira resolução mostra *Kentisuchus spenceri* como espécie irmã de *Ocepesuchus eoaffricanum*; a segunda resolução mostra ambas as espécies de *Kentisuchus* como irmãs; e, por fim, a terceira mostra *Kentisuchus astrei* e *Ocepesuchus eoaffricanum* como espécies irmãs.

Com todas as politomias discutidas, a árvore com as resoluções foi elaborada como visto na imagem 167 abaixo. Não foi escolhida nenhuma topologia nos [nó 72] nem no [nó 83], já que não havia sinapomorfias o suficiente para colaborar com alguma das três específicas. Portanto, os clados Gavialoidea, Tomistominae e *Brasilosuchus mendesi* continuam formando uma politomia, assim como *Ocepesuchus eoafricanum* e o gênero *Kentisuchus*.

A topologia escolhida para o [nó 75] foi a de Gavialinae como grupo irmão de Gryposuchinae, já que havia mais sinapomorfias suportando essa formação na árvore. Por fim, a topologia escolhida para o [nó 76] mostra a politomia de *Dadagavialis gunai*, *Gryposuchus jessei* e o [nó 80], que apareceu 4 vezes nas 6 árvores obtidas.

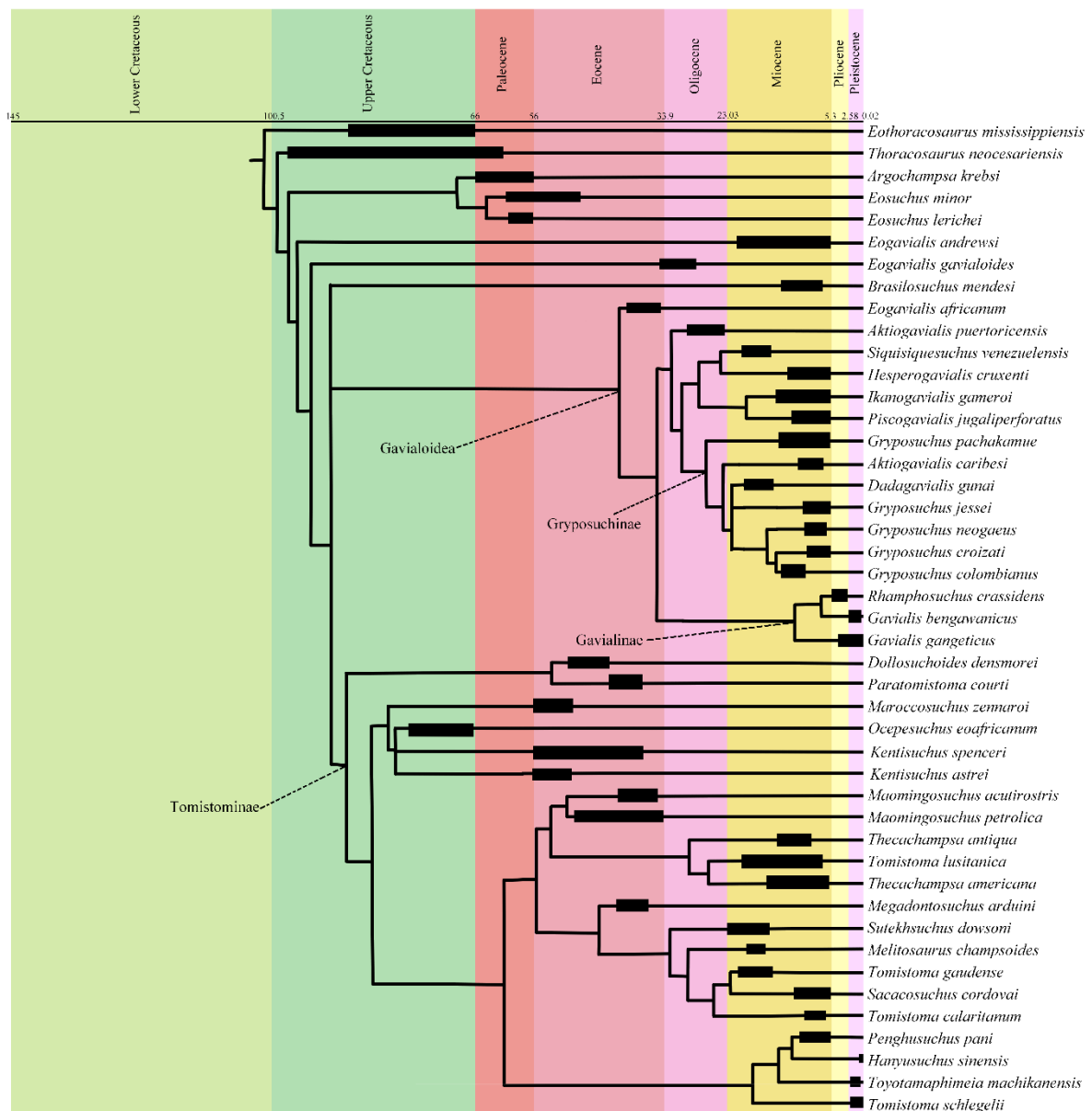


Figura 167 – Árvore com as politomias resolvidas.

### 4.3 Sinapomorfias dos clados

Os grupos formados nas árvores e as sinapomorfias que os suportam estão explicados nesse tópico.

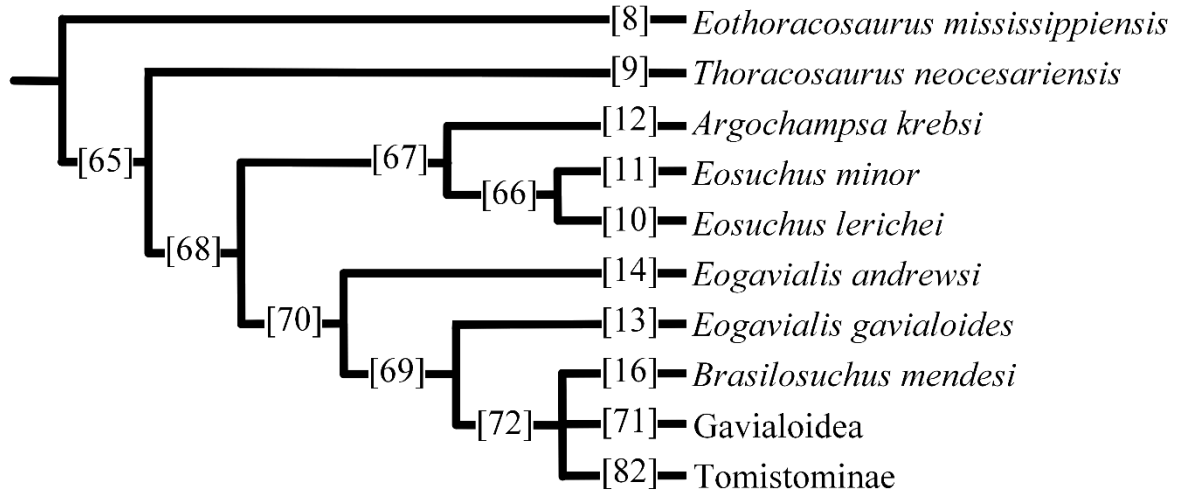


Figura 168 – Recorte da árvore dos longirostres basais com a indicação de suas sinapomorfias.

Começando com os longirostres basais (Figura 168), há o [nó 67], que une o gênero *Eosuchus* e *Argochampsia krebsi*. As características que unem esses dois gêneros em um grupo são: processo anterior do palatino em forma de “W”, barra do pós-orbital lateralmente inclinada e a barra interfenestral formada pelo parietal menor que a barra lateral da fenestra (figura 169). O [nó 66] é o que une o gênero *Eosuchus*, que, de acordo com a árvore obtida, podem ser definidos por terem: 17-20 dentes maxilares, narina externa nivelada com a superfície da pré-maxila, nasais que chegam até a margem das órbitas, nervo cranial VII ventral em relação ao basisfenóide, forame aéreo largo e sutura parietal-frontal que não contata a fenestra supratemporal, estando totalmente exposta no teto do crânio.



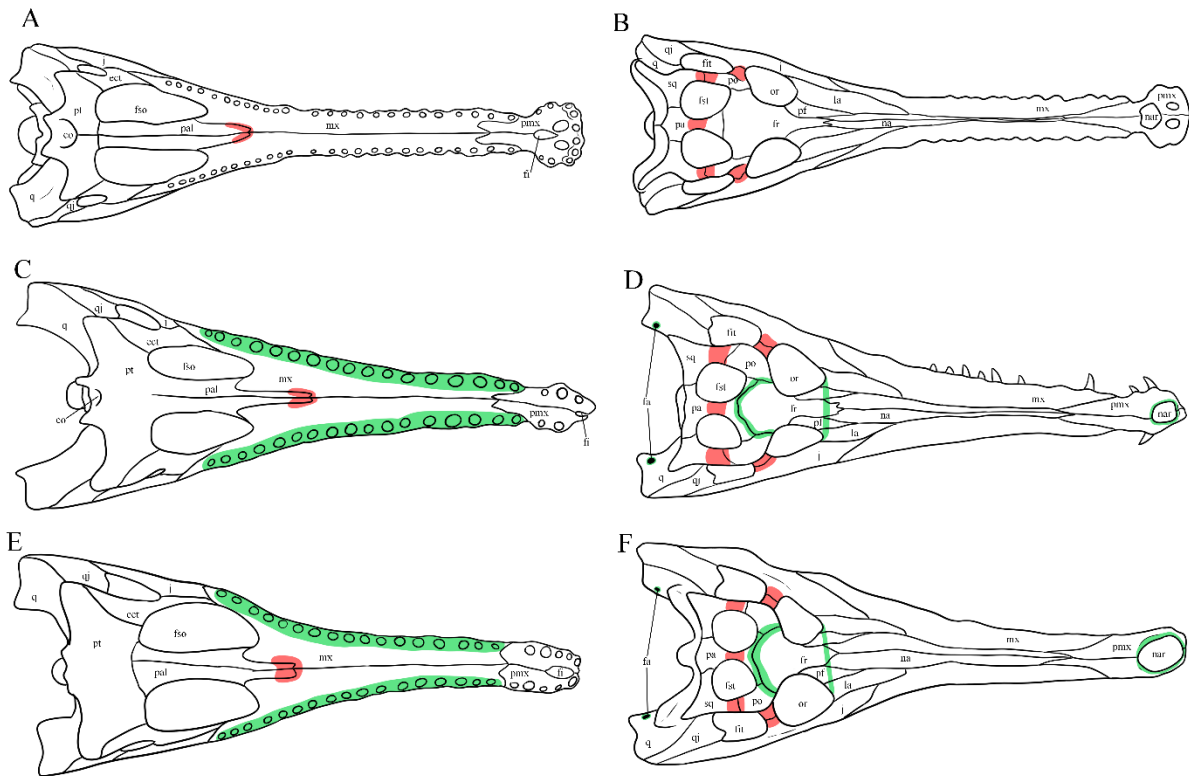


Figura 169 – Ilustrações de *Argochampsia krebsi* (A, B), *Eosuchus lerichei* (C, D) e *Eosuchus minor* (E, F), onde as estruturas marcadas com vermelho representam as sinapomorfias do grupo, e em verde, do gênero *Eosuchus*.

O [nó 70] representa a diversificação dos longirostríneos mais derivados, e suas características que os definem são: margem anterior da pré-maxila com processo medial, forame incisivo diminuto, porção anterior da narina com convexidade ventral, processo medial da sutura entre a pré-maxila e a maxila ultrapassando o 3º alvéolo maxilar e órbitas arredondadas.

Por fim, temos os [nó 71] e [nó 82], que definem os clados Gavialoidea (cujo recorte da árvore mostrando as sinapomorfias mapeadas está representado na figura 170) e Tomistominae (representados na figura 171), respectivamente.

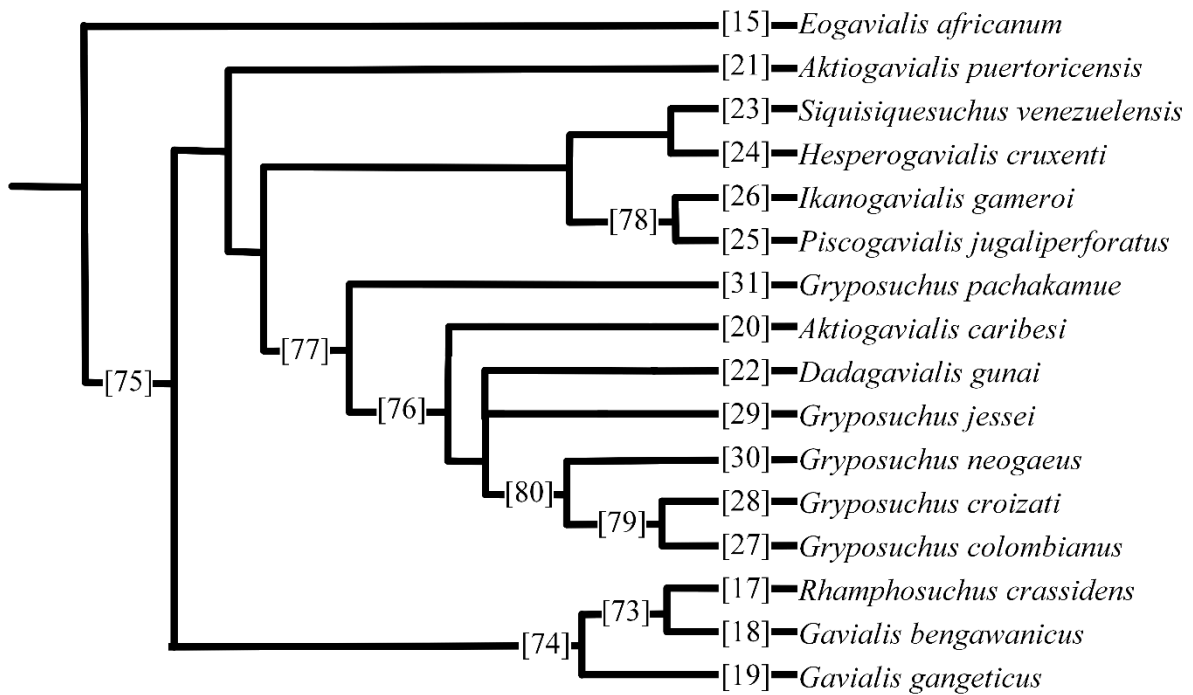


Figura 170 – Recorte da árvore onde estão os Gavialoidea, com a indicação de suas sinapomorfias.

Foi considerado como Gavialoidea os animais a partir de *Eogavialis africanum*, onde há todos os longirostrines mais proximamente relacionados à *Gavialis gangeticus* do que à *Tomistoma schlegelii*, e suas sinapomorfias são: porção medial do teto do crânio elevada numa visão occipital, processo ventral do basioccipital ventralmente divergente em relação ao côndilo occipital, conformação alveolar sinuosa, e margem lateral do pós-orbital com projeções.

O [nó 75] representa Gavialidae, englobando apenas os Gryposuchinae (gaviais latino americanos) e Gavialinae (gaviais asiáticos), excluindo os africanos (nessa árvore representados apenas por *Eogavialis africanum*). Suas sinapomorfias são: forâme incisivo que se projeta entre o 1<sup>os</sup> alvéolos pré-maxilares, a formação da ghara nos machos reprodutores, sutura do frontal ultrapassando a do pré-frontal, processo medial do pterygoide pequeno, sutura do parietal-frontal linear, pontas squamosais orientadas posteriormente, borda posterior da fenestra supratemporal fina, 2<sup>o</sup> alvéolo dentário localizado lateralmente ao 1<sup>o</sup> e a sínfise mandibular extensa, atingindo até o 15<sup>o</sup> alvéolo dentário.

No [nó 74], temos os Gavialinae, grupo dos Gavialidae asiáticos, que são todos os Gavialoidea mais proximamente relacionados à *Gavialis gangeticus* do que à *Gryposuchus jessei*, que engloba *Rhamphosuchus crassidens* e o gênero *Gavialis*. Suas sinapomorfias são as seguintes: nasal e pré-maxila sem contato, processo posterior da maxila penetrando

entre lacrimal e nasal, cristas pré-orbitais proeminentes, coana mais larga do que longa, com a margem anterior reta transversalmente, e a sutura retilínea do palatino com a maxila.

De acordo com a árvore, o que une os Gavialidae latinos, a partir de *Aktiogavialis puertoricensis*, é a exposição proótica obscurecida pelo quadrado e laterosfenóide. Por ser uma espécie mais basal às outras espécies, há diversas características que a distinguem dos outros gaviais latinos. As formas mais derivadas possuem as seguintes sinapomorfias: margem posterior da fenestra supratemporal mais fina que a lateral, processo ventrolateral localizado acima do *recessus oticus externus*, e uma fenestra supratemporal mais larga que longa.

O [nó 77] engloba os Gryposuchinae verdadeiros (todos os Gavialoidea mais proximamente relacionados à *Gryposuchus jessei* do que à *Gavialis gangeticus* e *Hesperogavialis cruxenti*), que correspondem aos crocodilianos do gênero *Gryposuchus* e, nessa árvore, também as espécies *Aktiogavialis caribesi* e *Dadagavialis gunai*. As sinapomorfias de Gryposuchinae são as seguintes: um forame incisivo grande e a narina mais larga que longa. Como *Aktiogavialis caribesi* e *Dadagavialis gunai* não preservaram a porção anterior da pré-maxila, não é possível averiguar a quantidade de alvéolos pré-maxilares; no entanto, todos os outros Gryposuchinae possuem apenas 4 alvéolos na pré-maxila.

O grupo-irmão de Gryposuchinae é um clado que engloba as espécies *Siquisiquesuchus venezuelensis*, *Hesperogavialis cruxenti*, *Ikanogavialis gameroi* e *Piscogavialis jugaliperforatus*. A sinapomorfia que os une é a margem lateral do pós-orbital lisa e sem projeções. O que une *Hesperogavialis cruxenti* com *Siquisiquesuchus venezuelensis* é que ambos não possuem contato dos nasais com a pré-maxila; e as sinapomorfias que unem *Ikanogavialis gameroi* e *Piscogavialis jugaliperforatus* são a barra do pós orbital lateralmente inclinada, o fato de ambos possuírem 30 alvéolos dentários e o 3º e 4º alvéolos dentários serem do mesmo tamanho.

Aqui foi chamado de Tomistominae todas as espécies agrupadas no [nó 82], sendo todos os longirostríneos mais proximamente relacionados à *Tomistoma schlegelii* que à *Gavialis gangeticus*, e suas sinapomorfias nesta árvore são as seguintes: 5º alvéolo maxilar como o maior, a presença de 12 a 16 alvéolos maxilares, o processo ventral da sutura da maxila-pré-maxila compreendendo até, no máximo, a margem posterior do primeiro alvéolo, basisfenóide exposto occipitalmente, coana septada, órbitas mais longas que largas, a presença de 15 a 19 alvéolos mandibulares, fenestra mandibular grande,

margem do surangular achatada, superfície lateral à fossa glenoide ornamentada, esplenial não adjacente a mais que cinco alvéolos dentários e esplenial formando um V largo.



Figura 171 – Recorte da árvore onde estão os Tomistominae, com a indicação de suas sinapomorfias.

Há vários grupos formados dentro de Tomistominae, com o [nó 81] englobando *Paratomistoma courtii* e *Dollosuchoides densmorei*, cuja sinapomorfia é que os nasais vão até a margem das órbitas nessas espécies. O [nó 84] une *Maroccosuchus zennaroi*, *Ocepesuchus eoafricanum* com o gênero *Kentisuchus*, e suas sinapomorfias são a conformação alveolar em arco e a narina em contato com os nasais; e o [nó 83] mostra a relação filogenética de *Kentisuchus* com *Ocepesuchus*, os unindo pelo lacrimal e pré-frontal que se alongam igualmente.

O que separa esses primeiros Tomistominae que se ramificaram dos demais é que esses últimos vão possuir a sutura pré-maxilar em formato de “W”, o processo posterior do pterigoide pequeno e a projeção do retro articular em uma posição posterior.

Dentro dos Tomistominae que ramificaram posteriormente, temos três grandes grupos: o primeiro unindo os gêneros *Maomingosuchus*, *Thecachampsia* e a espécie *Tomistoma lusitanica*. As sinapomorfias desse grupo são as seguintes: conformação alveolar entre os três primeiros alvéolos pré-maxilares homogênea, a porção anterior da narina arredondada e a fenestra infratemporal com formato ovoide. Esse grupo se diverge

em dois clados, sendo o primeiro composto pelo gênero *Maomingosuchus*, cujas sinapomorfias são: os alvéolos pré-maxilares em arco e a porção posterior da narina em “W”. Já o segundo clado une *Thecachamps* com a espécie *Tomistoma lusitanica*, suportados pelas seguintes sinapomorfias: processo posterior ventral da pré-maxila em formato de cunha e a sutura da pré-maxila que vai até a margem posterior do terceiro alvéolo, no máximo.

O segundo grupo engloba diversas espécies, e a única sinapomorfia juntando todas elas é a sutura do frontal ultrapassando a do pré-frontal. Dentro desse grupo, temos a relação de *Sacacosuchus cordovai* com duas espécies de *Tomistoma*: *Tomistoma calaritanum* e *Tomistoma gaudense*. As sinapomorfias que une essas três espécies são as seguintes: a narina circundada por uma crista, sutura da pré-maxila com maxila desalinhada com entalhe, o nasal chegando até a margem das órbitas e um frontal menor que o pré-frontal, indo contra a sinapomorfia do grupo.

Por fim, o terceiro grupo une *Tomistoma schlegelii* com *Hanyusuchus sinensis*, *Toyotamaphimeia machikanensis* e *Penghusuchus pani*. Suas sinapomorfias são as seguintes: contato da sutura dos exoccipitais acima do forame magno curta, maior alvéolo dentário após o quarto sendo o 13º ou 14º, a sínfise mandibular mais longa que cinco alvéolos dentários e uma fenestra mandibular externa retilínea.

Dentro desse grupo, há a divisão de dois clados; um com apenas *Tomistoma schlegelii* como representante e outro que engloba as espécies restantes. Este último grupo possui sinapomorfias bem singulares, que os definiriam como um grupo monofilético próprio. Suas sinapomorfias são as seguintes: o sétimo alvéolo como o maior da maxila, a conformação alveolar em arco, terceiro e quarto dentes como os maiores da pré-maxila, o processo medial da sutura da pré-maxila ultrapassando o último alvéolo pré-maxilar anteriormente, presença de contato mínimo na sutura frontal-nasal, coana não-septada e órbitas arredondadas. Já *Tomistoma schlegelii* seria o único Tomistominae verdadeiro, implicando na necessidade de diversas revisões taxonômicas para o restante do grupo.

# 5

---

## Discussão

### 5.1 “Thoracosaurinae”

Recuperados nesse ramo (Figura 172) da árvore estão os crocodilianos longirostríneos que não se enquadraram nem entre os Gavialoidea nem entre os Tomistominae, formando um grupo parafilético que daria origem a ambos os clados posteriormente.

Em geral, todas as árvores filogenéticas de Crocodylia concordavam que a espécie *Eothoracosaurus mississippiensis*, e indivíduos dos gêneros *Thoracosaurus* e *Eosuchus* se encontravam em uma posição mais basal na árvore, entre os primeiros crocodilianos a se divergir, ainda no Cretáceo (Brochu 1997; Brochu 2004; Jouve *et al.*, 2014; Lee & Yates, 2018; Rio & Mannion, 2021; Salas-Gismondi *et al.*, 2022).

No entanto, *Argochampsia krebsi* também foi recuperado como pertencente a esse grupo de longirostríneos basais e, ainda, como espécie irmã do gênero *Eosuchus*. Isto diverge, por exemplo, de trabalhos como Salas-Gismondi e colaboradores 2016 e 2019, que recuperavam a espécie como irmão de *Aktiogavialis* – sendo, assim, um Gavialoidea verdadeiro.

*Brasilosuchus mendesi*, *Eogavialis andrewsi* e *Eogavialis gavialoides* também foram recuperados como irmãos de Gavialoidea e Tomistominae. No entanto, se isso se deve realmente ao grau de parentesco que possuem ou a uma posição possivelmente incorreta devido a seus restos fragmentados com poucas sinapomorfias, ainda é algo que precisa de mais estudos.

Apesar da posição um pouco incerta dessas três espécies, a árvore os considera como mais proximamente relacionados aos grupos de Gavialoidea e Tomistominae do que aos “Thoracosaurinae”, como visto no [nó 70], que os separa dos longirostríneos mais basais.

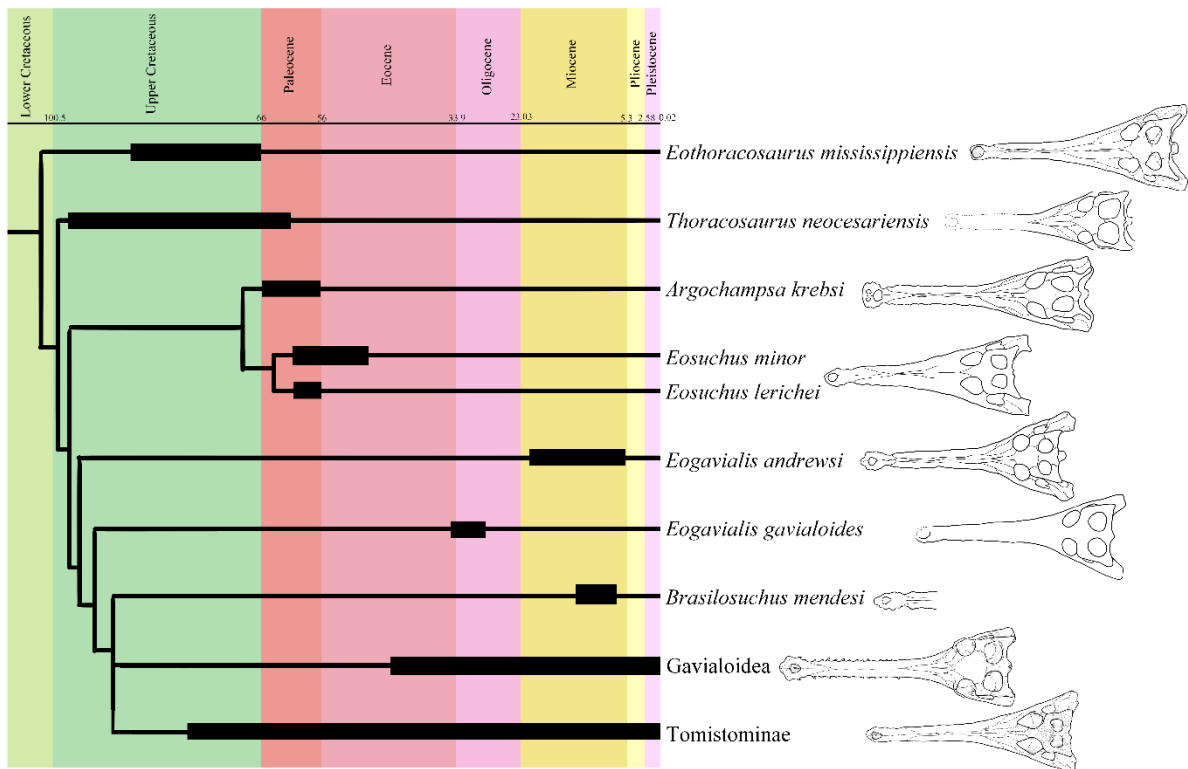


Figura 172 – De cima para baixo: *Eothoracosaurus mississippiensis*, *Thoracosaurus neocesariensis*, *Argochampsia krebsi*, *Eosuchus lerichei*, *Eogavialis andrewsi*, *Eogavialis gavialoides*, *Brasilosuchus mendesi*, *Gavialis gangeticus* e *Tomistoma schlegelii*. *gavialoides*

A biogeografia desses animais está ilustrada na figura 173. Podemos traçar a dispersão desses animais como tendo surgido na América do Norte (*Eothoracosaurus mississippiensis*, *Thoracosaurus neocesariensis*) o que está de acordo com trabalhos sobre “Thoracosaurinae” (Brochu, 2004), com sua posterior dispersão para a Europa pelo Oceano Atlântico como demonstrado pela espécie *Eosuchus lerichei* (Brochu, 2006; Burke *et al.*, 2024a).

O clado *Eosuchus*+*Argochampsia* mostra uma possível especiação em anel, ou especiação parapátrica, onde o ancestral desse clado possivelmente vivia no oceano formado pelo leste dos Estados Unidos, norte pantanoso da África e ilhas marinhas da Europa (Csiki-Sava *et al.*, 2015; Candeiros *et al.*, 2018), o que corresponde às três Formações de ambiente marinho em que são encontrados (Jouve *et al.*, 2008; Martin *et al.*, 2014).

Apesar de adaptações fisiológicas para a tolerância de um crocodiliano em vida marinha não se preservarem no esqueleto, visto que as estruturas de excreções salinas são estruturas de tecidos moles, que estão localizadas principalmente próxima à cloaca e na língua (Grigg & Kirschner, 2015; Vélez-Juarbe *et al.*, 2007), já havia teorias de que *Eosuchus* possuía tais adaptações (Taplin & Grigg, 1989; Delfino *et al.*, 2005; Brochu,

2006), o que se comprovou através dos estudos de tomografia feitos por Burke *et al.*, 2024a.

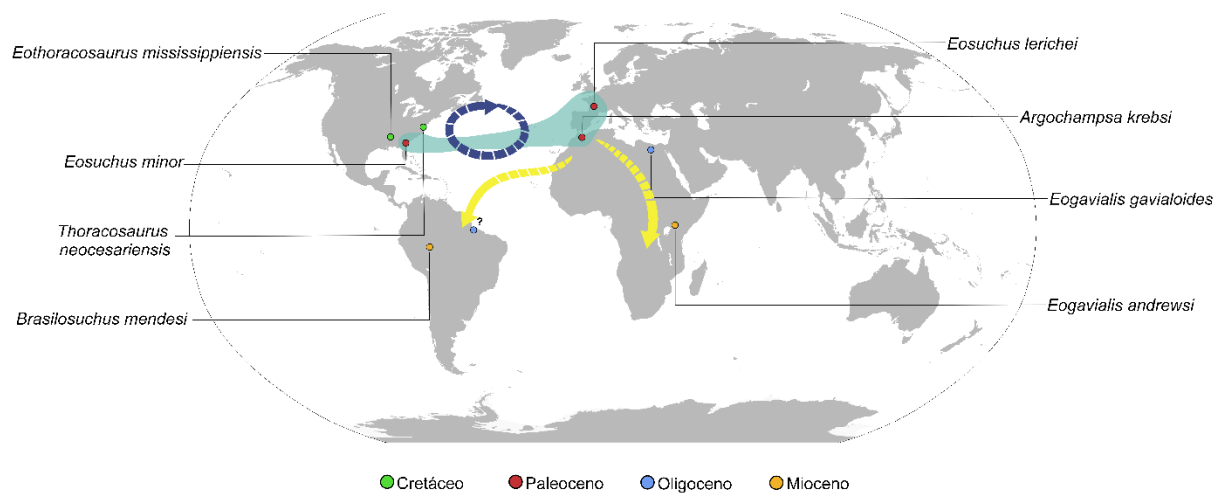


Figura 173 – Mapa da distribuição geral dos longirostríneos. Dados de distribuição e idade de acordo com informações da Tabela 1. Mapa base retirado do site: [https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank\\_maps#](https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank_maps#). Seta em azul representa a especiação parapatrica do clado *Eosuchus+Argochampsia*, e em amarelo, possíveis migrações pelo continente africano e pelo oceano até a América do Sul, com localidade do Oligoceno representando o longirostríneo indeterminado (Moraes-Santos *et al.*, 2011).

Há uma notória lacuna na história evolutiva e geográfica dos longirostríneos no continente africano, como visto na Figura 172 e 173 acima. Deveria haver fósseis de longirostríneos da África desde o final do Cretáceo ou início do Paleoceno, no entanto eles só estão presentes no início do Oligoceno (*Eogavialis gavioloides*). A falta de expedições paleontológicas nesses locais pode estar subestimando a quantidade de espécies e, consequentemente, escondendo linhagens que ajudariam a elucidar a evolução da distribuição de Gavialoidea e Tomistominae posteriormente ao Paleoceno e Eoceno, também como a provável migração que teriam feito para a América do Sul.

Há possíveis registros de longirostríneos no Brasil, com Moraes-Santos e colaboradores 2011 descrevendo fragmentos indeterminados do Oligoceno da Formação Pirabas, e a espécie do Cretáceo do estado da Bahia, *Thoracosaurus bahiensis* Marsh, 1869. No entanto, mesmo tendo a certeza de que os fragmentos do Oligoceno se trata de um longirostríneo, eles não possuem sinapomorfias para enquadrá-lo em uma análise de filogenia (Souza, 2015) nem definir a qual clado ele pertence, e a espécie *Thoracosaurus bahiensis* foi considerada como um *nomen dubium* por Souza e colaboradores 2015.

No entanto, se os fragmentos descritos por Moraes-Santos e colaboradores forem um longirostríneo basal, então a linhagem que daria origem à *Brasilosuchus mendesi* teria



chegado à América do Sul através do oceano Atlântico, realizando uma dispersão provavelmente do norte da África até o Norte do Brasil.

Pela distribuição no mapa, provavelmente, tanto “Thoracosaurinae” como as formas mais basais de Gavialoidea e Tomistominae eram animais costeiros, com adaptações para o ambiente marinho, o que possibilitou sua rápida distribuição global, com a ocupação de ambientes lacustres e fluviais (*Brasilosuchus mendesi*, *Eogavialis gavialoides* e *Eogavialis andrewsi* são espécies encontradas em rochas de ambiente de água doce) tendo sido uma evolução posterior dos clados que ocorreu independente em várias linhagens (Vélez-Juarbe *et al.*, 2007; Delfino *et al.*, 2005; Brochu, 2006; Jouve *et al.*, 2008; Rio & Mannion, 2021; Burke *et al.*, 2024a).

## 5.2 *Brasilosuchus mendesi*

Como discutido anteriormente, *Brasilosuchus mendesi* forma uma politomia com Gavialoidea e Tomistominae, que implica três possibilidades evolutivas na árvore: 1. *Brasilosuchus* seria o primeiro Gavialoidea a se divergir; 2. *Brasilosuchus* seria o primeiro Tomistominae a se divergir; 3. *Brasilosuchus* seria uma espécie irmã à Tomistominae+Gavialoidea, sendo pertencente a um clado a parte.

Na primeira topologia (Figura 174) haveria duas dispersões para a América do Sul, a primeira representada pelo clado a qual *Brasilosuchus mendesi* pertence, e uma segunda dispersão do clado de *Aktiogavialis puertoricensis*, que daria origem aos Gryposuchinae.

Como explicado no tópico anterior, essa dispersão de *Brasilosuchus* pode ser relacionada com os fragmentos descritos por Moraes-Santos e colaboradores (2011). *Eogavialis africanum* é uma espécie do Egito, e tanto por estar em rochas de idades anteriores à *Brasilosuchus*, como também estar na área de possível origem do clado anterior à dispersão, *Eogavialis africanum* pode representar um ramo que permaneceu na África, e não uma dispersão do clado de volta para a África.

Após isso, ocorre a diversificação dos clados Gryposuchinae e Gavialinae, onde ocorre a segunda dispersão para a América do Sul. Especificações da dispersão de Gavialoidea serão explicadas em tópicos seguintes.

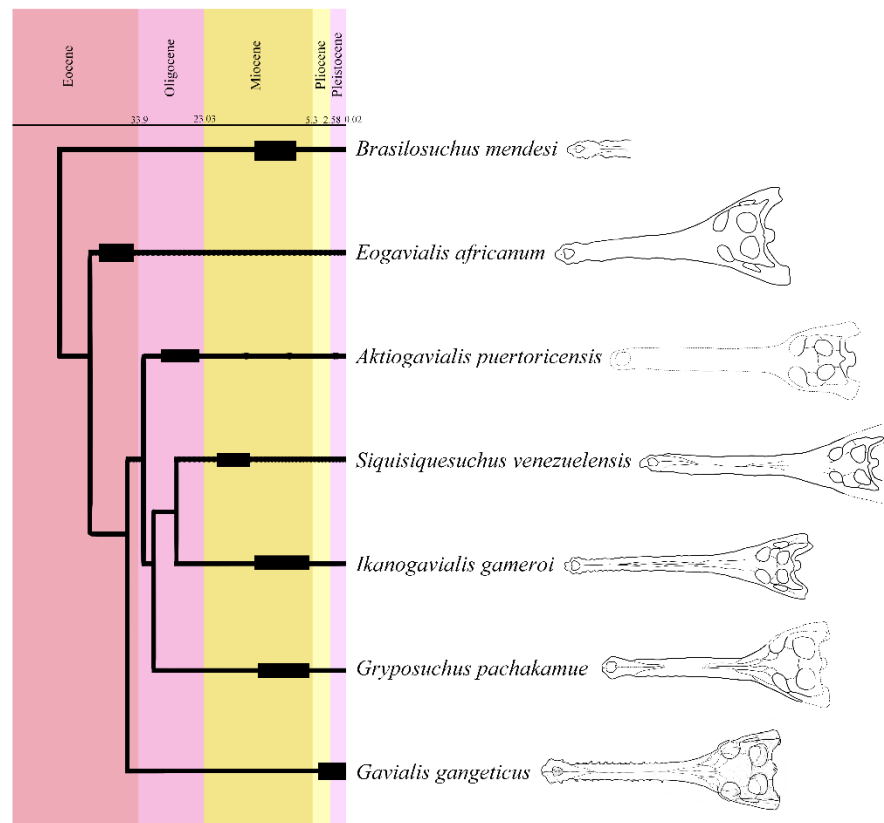


Figura 174 – Primeira topologia da árvore, onde *Brasilosuchus mendesi* é o primeiro Gavialoidea a se divergir. De cima para baixo: *Brasilosuchus mendesi*, *Eogavialis africanum*, *Aktiogavialis puertoricensis*, *Siquisiquesuchus venezuelensis*, *Ikanogavialis gameroi*, *Gryposuchus pachakamue*, *Gavialis gangeticus*.

Na segunda topologia (Figura 175), *Brasilosuchus mendesi* pertenceria à Tomistominae, fazendo parte do primeiro ramo da árvore a se divergir. Evidências ainda sugeririam que o clado surgiu no norte da África, e os fragmentos de Moraes-Santos e colaboradores ainda indicaria a dispersão do clado de *Brasilosuchus* até a América do Sul pelo Atlântico.

Tanto *Dollosuchoides densmorei* quanto *Maroccosuchus zennaroi* são espécies que podem ser encontradas na Europa e África, respectivamente, então, assim como a primeira topologia, devem representar o ramo que permaneceu no continente de origem, onde deram origem a seus respectivos clados.

*Maomingosuchus petrolica* e *Thecachampsia antiqua* representam espécies de um ramo asiático e norte americano, respectivamente, e as especificações de sua distribuição e evolução serão explicadas em tópicos futuros. No entanto, a espécie *Sacacosuchus cordovai*, também é da América do Sul, o que indica uma segunda dispersão para o continente, independente da dispersão realizada por *Brasilosuchus mendesi*.

A adição de *Brasilosuchus mendesi* dentro de Tomistominae faz com que a linhagem tenha se originado logo no começo do Cretáceo tardio, criando uma grande linhagem

fantasma, que permanece até com a consideração de que os fragmentos do Pará sejam parte do clado de *Brasilosuchus*, já que eles são pertencentes ao Oligoceno.

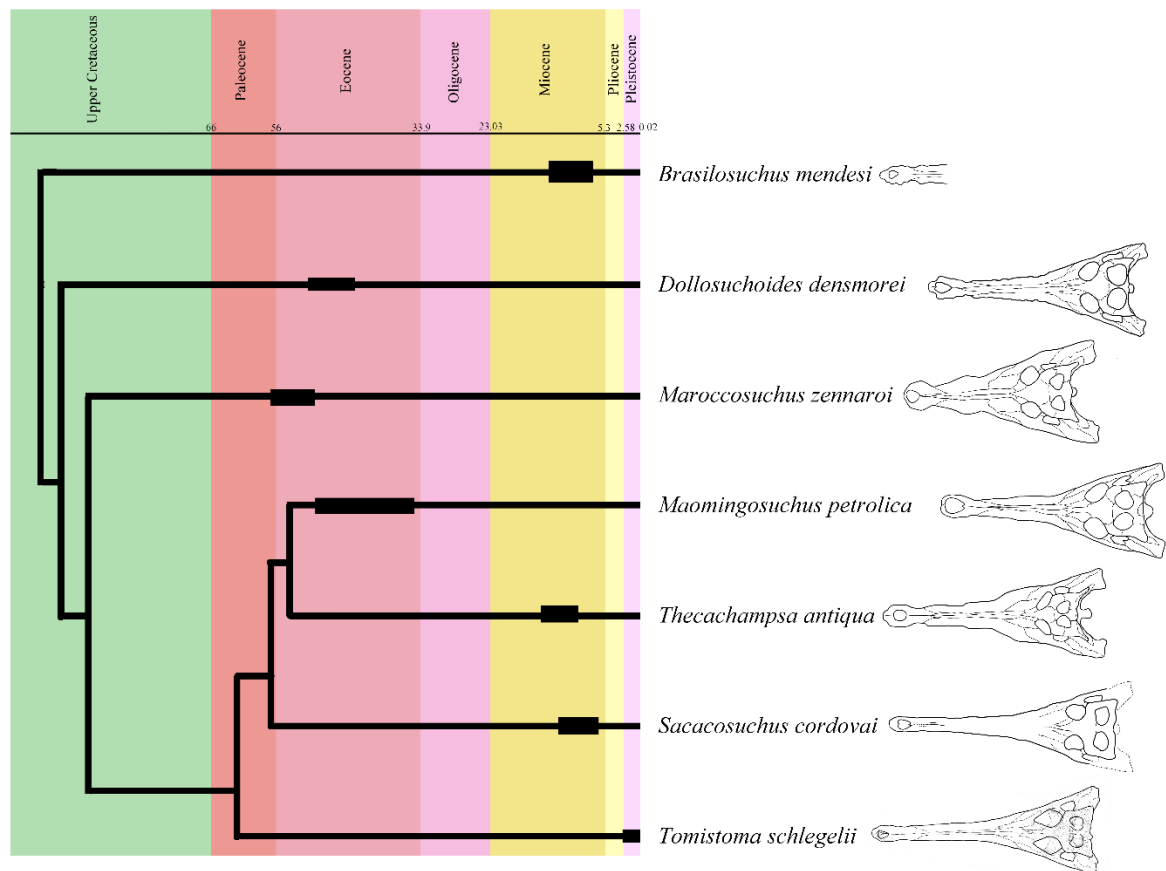


Figura 175 – Segunda topologia da árvore, onde *Brasilosuchus mendesi* é o primeiro Tomistominae a se divergir. De cima para baixo: *Brasilosuchus mendesi*, *Dollosuchoides densmorei*, *Maroccosuchus zennaroï*, *Maomingosuchus petrolica*, *Thecachampsia antiqua*, *Sacacosuchus cordovai*, *Tomistoma schlegelii*.

Na terceira topologia (Figura 176), há poucas diferenças das duas anteriores. *Brasilosuchus mendesi* seria uma espécie de um clado à parte de Gavialoidea e Tomistominae, sendo uma espécie de ambiente de água doce da América do Sul. Sua dispersão ainda seria explicada pelos fragmentos de Moraes-Santos e colaboradores, e assim como na segunda topologia, haveria uma grande linhagem fantasma desse clado desde o Cretáceo tardio. Gavialoidea teriam feito apenas uma dispersão para a América do Sul, dando origem aos Gryposuchinae, e Tomistominae também haveria feito apenas uma única migração para a América do Sul, dando origem a *Sacacosuchus cordovai*.

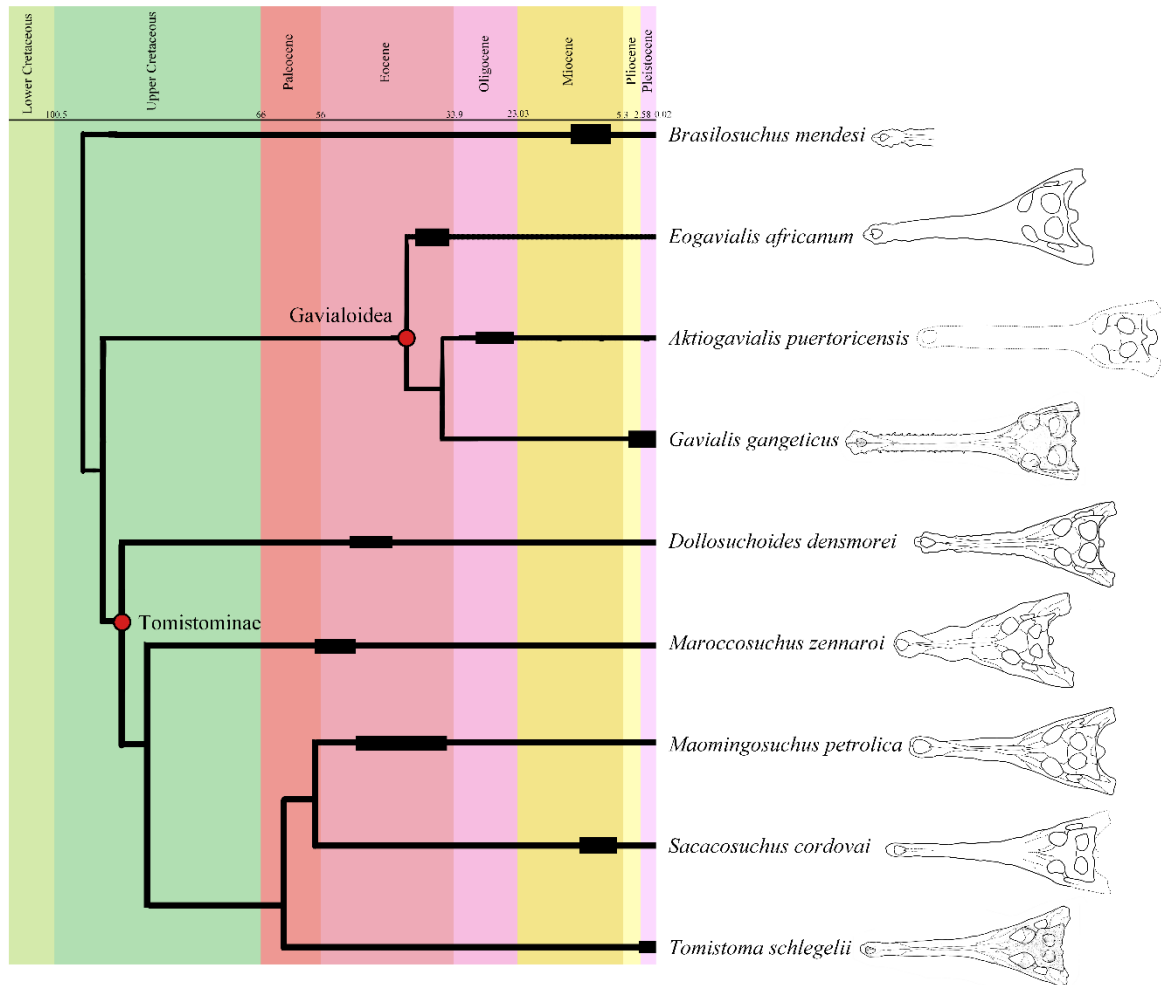


Figura 176 – Terceira topologia da árvore, onde *Brasilosuchus mendesi* é uma espécie irmã ao clado Gavialoidea+Tomistominae. De cima para baixo: *Brasilosuchus mendesi*, *Eogavialis africanum*, *Aktiogavialis puertoricensis*, *Gavialis gangeticus*, *Dollosuchoides densmorei*, *Maroccosuchus zennaroi*, *Maomingosuchus petrolica*, *Sacacosuchus cordovai*, *Tomistoma schlegelii*.

O mapa abaixo (Figura 177) ilustra as possíveis dispersões discutidas acima. Independente da topologia utilizada, os longirostríneos parecem ter feito três dispersões distintas para a América do Sul pelo oceano Atlântico.

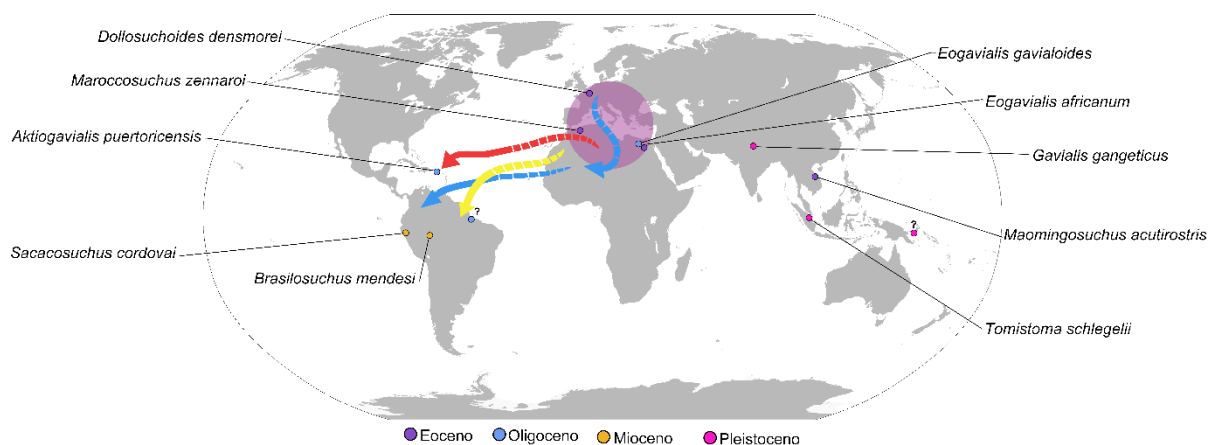


Figura 177 – Mapa da distribuição de longirostríneos baseado nas três topologias de *Brasilosuchus mendesi*. Dados de distribuição e idade de acordo com informações da Tabela 1. Mapa base retirado do site: [https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank\\_maps#](https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank_maps#). Círculo roxo representa o possível local de origem das linhagens citadas no texto acima. Seta amarela indica a dispersão de *Brasilosuchus mendesi*. Seta em azul indica a dispersão de *Sacacosuchus cordovai*. Seta vermelha indica a dispersão de Gryposuchinae.

### 5.3 Gavialoidea

Neste ramo (Figura 178) estão recuperados os longirostríneos considerados como Gavialoidea verdadeiros. São eles os gaviais africanos, representados aqui apenas por *Eogavialis africanum*, os gaviais americanos (Gryposuchinae) e os gaviais asiáticos (Gavialinae).

*Eogavialis africanum* é recuperado como o primeiro a se divergir dentro dessa linhagem, sendo uma espécie do final do Eoceno africano, da Formação Qars el-Sagha (Andrews, 1905). Não existem registros de Gavialoidea do Paleoceno nem do começo do Eoceno, o que causa uma lacuna na história evolutiva desses animais (Brochu, 2006), tendo vários autores já discutido sobre essa linhagem fantasma no Paleogeno (Buffetaut, 1982; Langston & Gasparini, 1997; Salas-Gismondi *et al.*, 2016; Jouve *et al.*, 2021).

De acordo com a filogenia obtida, Gavialoidea teria surgido na África, já que tanto as espécies mais proximamente relacionadas ao clado, quanto *Eogavialis africanum*, espécie mais basal dentro de Gavialoidea, são animais encontrados no continente africano, o que torna a possibilidade dessa lacuna ser preenchida através de descobertas de fósseis nas formações do continente relativamente alta. Portanto, assim como dito no tópico dos “Thoracosaurinae”, se fazem necessárias pesquisas paleontológicas mais aprofundadas da África.

Após a divergência de *Eogavialis africanum*, Gavialoidea parece se dividir em três linhagens dentro de Gavialidae (Gryposuchinae+Gavialinae). Uma delas é a própria Gavialinae, que engloba o gênero *Gavialis* e a espécie *Rhamphosuchus crassidens*; e as outras duas estão dentro de Gryposuchinae. Ambas possuem o ancestral comum *Aktiogavialis puertoricensis*, mas como visto na imagem abaixo, se dividem em dois grupos posteriormente. A primeira linhagem engloba *Siquisiquesuchus venezuelensis*, *Hesperogavialis cruxenti*, *Ikanogavialis gameroi* e *Piscogavialis jugaliperforatus*. A segunda englobando o gênero *Gryposuchus*, *Aktiogavialis caribesi* e *Dadagavialis gunai*.

Nos resultados, houve uma politomia discutida no que se dizia respeito à Gavialidae, onde havia duas topologias possíveis. Como já apresentado anteriormente, a topologia escolhida foi a de que Gavialidae e Gryposuchinae são grupos irmãos, onde *Aktiogavialis*

*puertoricensis* é o primeiro da linhagem a se divergir e a espécie *Hesperogavialis cruxenti* é irmã de *Siquisiquesuchus venezuelensis*. Essa topologia condiz tanto com a idade quanto com a distribuição geográfica de Gryposuchinae. *Hesperogavialis* viveu entre 11.6-5.3 milhões de anos, habitando ambientes lacustres, enquanto *Aktiogavialis puertoricensis* é o Gavialidae mais antigo registrado (28.5 milhões de anos), tendo hábitos de vida marinha (Vélez-Juarbe *et al.*, 2007)

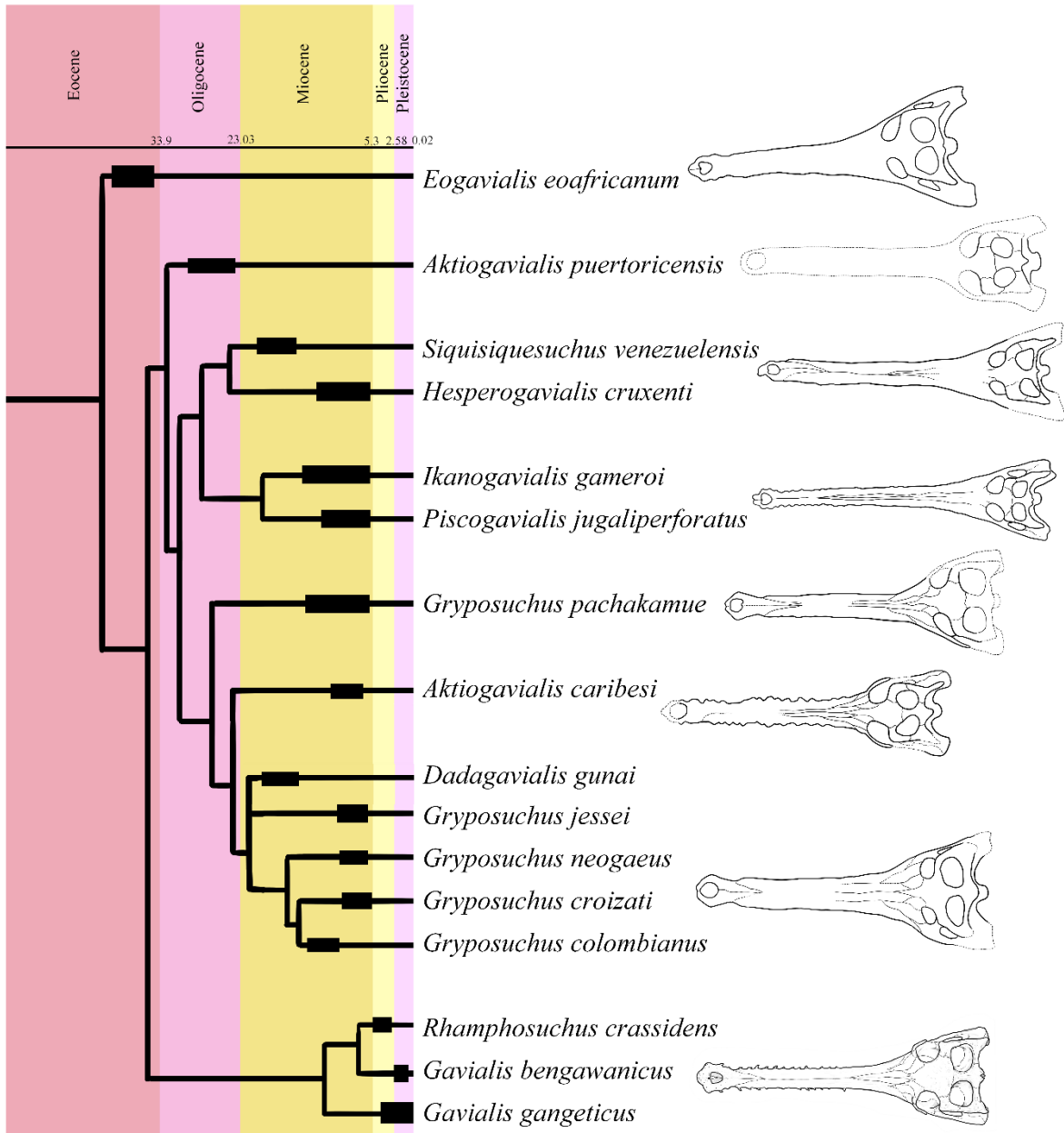


Figura 178 – De cima para baixo: *Eogavialis eoaffricanum*, *Aktiogavialis puertoricensis*, *Siquisiquesuchus venezuelensis*, *Piscogavialis jugaliperforatus*, *Gryposuchus pachakamue*, *Aktiogavialis caribesi*, *Gryposuchus croizati* e *Gavialis gangeticus*.

Quando comparamos os resultados da árvore com a biogeografia de Gavialoidea, fica evidente que o ancestral dessa linhagem era um animal do norte da África e de hábitos marinhos, evidenciado por *Eogavialis africanum* (Andrews, 1905). Os espécimes fragmentados recuperados da formação Pirabas de Belém-Pará (Moraes-Santos *et al.*, 2011) não podem ser descartados como pertencentes à Gavialoidea; junto de *Aktiogavialis puertoricensis*, são os registros mais antigos da linhagem, ambos são da América do Sul e habitando ambientes marinhos (Vélez-Juarbe *et al.*, 2007).

A partir desse ponto, os resultados das árvores obtidas indicam que houve dois eventos de dispersão distintos de Gavialidae para a América do Sul. A primeira dá origem ao ramo *Siquisiquesuchus venezuelensis*, *Hesperogavialis cruxenti*, *Ikanogavialis gameroi* e *Piscogavialis jugaliperforatus*; e a segunda dá origem ao gênero *Gryposuchus*, e as espécies *Aktiogavialis caribesi* e *Dadagavialis gunai*. Essa possibilidade já havia sido discutida por Rio & Mannion (2021) e Salas-Gismondi *et al.*, 2016., com apenas o segundo grupo, que engloba *Gryposuchus*, sendo Gryposuchinae de fato, o que acarreta na necessidade de uma nova nomenclatura e diagnose para o grupo anterior que une *S. venezuelensis*, *H. cruxenti*, *I. gameroi* e *P. jugaliperforatus*.

As especiações dentro de Gryposuchinae são complexas, e intrinsecamente ligadas com as transformações ambientais que ocorriam na Amazônia durante o Oligoceno e Mioceno.

Durante o Oligoceno até o início do Mioceno, havia uma invasão marinha no norte da América do Sul, ao mesmo tempo que tinha indícios de uma forte correnteza na bacia que depositava sedimentos de origem fluvial (Díaz de Gamero, 1977, 1989, 1996), o que proporcionou a dispersão massiva de Gryposuchinae pela América do Sul.

*Siquisiquesuchus venezuelensis* (Formação Castillo) e *Aktiogavialis caribesi* (Formação Urumaco) podem representar linhagens que permaneceram com essas adaptações ao ambiente marinho (Wheeler, 1963; Brochu, 2004; Salas-Gismondi *et al.*, 2018), com seus grupos irmãos *Hesperogavialis cruxenti*, *Dadagavialis gunai* e o gênero *Gryposuchus* possuindo uma adaptação posterior ao ambiente fluvial/lacustre.

Durante o início do Mioceno, havia uma transgressão marinha do mar do Caribe (Hoorn *et al.*, 1995), cuja conexão foi interrompida no final do Mioceno médio pelo soerguimento dos Andes da Colômbia. Esse acontecimento é o provável evento que levou à especiação de *Dadagavialis*, da Formação Cucaracha (Salas-Gimsondi *et al.*, 2018).

Há indicativos de que esse soerguimento também teria acarretado uma drenagem do Orinoco, interrompendo sua conexão com os demais corpos d'água da bacia (Dengo &

Covey, 1993). Isso teria isolado espécies como *Hesperogavialis* e *Ikanogavialis* (ambos da Formação Urumaco), como também separado *Piscogavialis* (Formação Pisco) na costa leste do Peru (Sill, 1970; Kraus, 1998 Riff *et al.*, 2010), sendo essa última uma espécie que reteve as adaptações para o ambiente marinho.

Por fim, as especiações que deram origem às espécies de *Gryposuchus* podem ser explicadas pelo grande sistema fluvial-lacustre ocasionado pela formação do Rio Amazonas que se conectava com o Orinoco (Hoorn *et al.*, 1995). Quando ocorreu o soerguimento dos Andes, além do isolamento do Orinoco, houve também a formação de grandes complexos lacustres que ficaram isolados entre si (Díaz de Gamero, 1996). Que dariam origem à *Gryposuchus pachakamue* (Formação Pebas), *Gryposuchus jessei* (Formação Solimões), *Gryposuchus neogaeus* (Formação Entre Rios), *Gryposuchus croizati* (Formação Urumaco) e *Gryposuchus colombianus* (Formação Honda), onde todos esses animais teriam adaptações ao estilo de vida fluvial, contrário aos animais do começo da linhagem (Langston, 1965; Riff & Aguilera, 2008; Riff *et al.*, 2010; Souza *et al.*, 2018; Salas-Gismondi *et al.*, 2016).

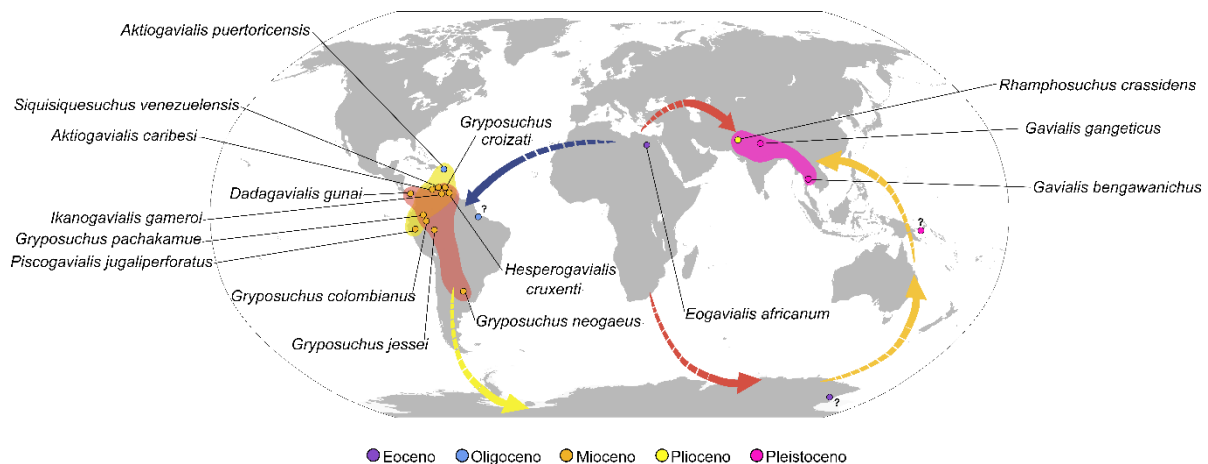


Figura 179 – Mapa da distribuição geral dos longirostríneos. Dados de distribuição e idade de acordo com informações da Tabela 1. Mapa base retirado do site: [https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank\\_maps#](https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank_maps#). Marcação vermelha representa os Gryposuchinae verdadeiros, em amarelo os Gavialoidea latinos fora de Gryposuchinae e, em rosa, os Gavialinae. Seta azul mostra a dispersão trans-atlântica de Gavialoidea até as Américas, seta amarela, a hipótese de dispersão do novo mundo; seta vermelha representa a hipótese de dispersão do velho mundo; e as setas laranjas representam um caminho da Antártica até a Ásia, que poderia ter sido feito independente das hipóteses acima.

Há duas teorias sobre como pode ter ocorrido a dispersão para a Ásia. Uma delas é a “Teoria de dispersão do Velho Mundo”, em que Gavialinae (Gaviais asiáticos) teria surgido de uma população africana (Buffetaut, 1982; Langston & Gasparini, 1997; Brochu & Rincón, 2004). A segunda é a “Teoria de Dispersão do Novo Mundo” (Jouve *et al.*, 2008),



em que Gavialinae teria surgido de uma população da América central ou sul, e se dispersado para a Ásia através do Oceano Pacífico ou pela Antártica – que, naquele momento, não estava coberta de gelo (Wilf *et al.*, 2013). Fósseis de Gavialidae já foram recuperados também em ilhas da Oceania (Martin *et al.*, 2012, Molnar, 1982) e um suposto registro da Antártida relacionado à Gavial também foi feito (Willis & Stilwell, 2000), como mostrado na Figura 179, o que sugere que houve, em algum momento, dispersão de gaviais nessas ilhas marinhas.

Adaptações vestigiais para a tolerância salina na espécie vivente *Gavialis gangeticus* existem, tais como poros de osmorregulação e uma cavidade bucal queratinizada (Tapplin & Grigg, 1989; Brochu & Rincón, 2004), o que apontaria para a ocorrência de dispersões oceânicas em Gavialinae, corroborando com as duas hipóteses, como mostra a figura acima. No entanto, dado que a filogenia demonstra que Gryposuchinae e Gavialinae evoluíram provavelmente de uma população africana, o ancestral de Gavialinae pode ter feito o caminho indicado pela seta vermelha, pela sul da África, chegando na Antártida, e posteriormente tendo dispersado pelas ilhas da Oceania até chegar no continente Asiático, corroborando, em parte, com a “Teoria de Dispersão do Velho Mundo”.

Chegando na Ásia, Gavialinae teria ocupado a área conhecida como Colinas de Siwalik, que era uma grande bacia de depósito sedimentar formada pelo soerguimento dos Himalaias (Martin, 2019). Ao que estudos indicam, a origem do gênero *Gavialis* se deu nas Colinas de Siwalik, com espécimes mais antigas datando do Plioceno da Índia (Piras & Kotsakis, 2005; Brochu, 1997), assim como a origem de *Rhamphosuchus crassidens*, e a dispersão posterior desses animais até Tailândia e Malásia teria ocorrido já no Pleistoceno (Claude *et al.*, 2011; Martin *et al.*, 2012).

Boa parte das montanhas do leste do Himalaia se desenvolveram durante o Plioceno e Pleistoceno (Hutchison, 1989), essas modificações de paisagem ocasionaram na conexão e posterior desconexão das bacias daquela área, o que pode ter colaborado com a especiação desses animais (Brooksfield, 1998; Claude *et al.*, 2011).

Outro fator interessante a ser estudado nas filogenias de Gavialoidea é o surgimento da ghara, estrutura que está presente tanto na linhagem asiática como em *Gryposuchus croizati* (Riff & Aguilera, 2008). Apenas estudos futuros poderão elucidar se essa estrutura já estava presente no ancestral comum dessas linhagens ou evoluiu independentemente em cada uma delas.

## 5.4 Tomistominae

Neste ramo (Figura 180) estão recuperados os longirostríneos considerados como “Tomistominae” verdadeiros. Houve a formação de seis clados na filogenia de “Tomistominae”, que é um grupo muito diverso e cosmopolita. Há poucas características que justificariam essas espécies serem agrupadas numa mesma subfamília, então o presente trabalho propõe a criação de novas subfamílias para abrigar os clados, e que apenas as espécies proximamente relacionadas ao *Tomistoma schlegelii* sejam chamadas de fato de Tomistominae. No entanto, para facilitar, toda vez que o texto estiver se referindo ao grupo mais abrangente, será utilizado a grafia “Tomistominae”.

De acordo com a árvore obtida, *Paratomistoma courtii* e *Dollosuchoides densmorei* teriam sido os primeiros a se divergir e formariam um clado-irmão aos outros “Tomistominae”. Ambas são espécies do Eoceno, sendo uma do norte da África e outro da Europa central. Segundo a filogenia obtida, “Tomistominae” existem desde o final do cretáceo, como indica a espécie *Ocepesuchus eoafricanum*, então há uma linhagem fantasma dos primeiros “Tomistominae” e os primeiros membros do primeiro clado a se divergir (*Paratomistoma courtii*, *Dollosuchoides densmorei*), e como a maioria desses animais, especialmente de linhagens basais, podem ser encontradas no norte da África e Europa (Mook, 1955; Brochu & Gingerich, 2000; Brochu, 2007; Jouve, 2008; Piras *et al.*, 2007; Jouve *et al.*, 2014; Jouve, 2015), essa é a provável localização de origem de “Tomistominae”.

Houve muitas mudanças climáticas e no nível dos oceanos desde o final do Cretáceo até o começo do Eoceno nessa parte do globo, que foram cruciais para a evolução de diversos organismos (Morsi *et al.*, 2008), essa localização abrigava o mar de Tethys, que era um grande corpo hídrico marinho que se conectava com o Atlântico pelo oeste e se estendia até o mediterrâneo e oceano Índico no leste, e foi um oceano que persistiu durante o Paleogeno (Anan, 2022), e podemos afirmar que era um ambiente de água salgada devido às espécies de ostracodes recuperadas nessas formações (Morsi *et al.*, 2008), o que faz com que o começo da linhagem de “Tomistominae” tenha sido em ambiente marinho, e suas adaptações para o ambiente lacustre, uma evolução posterior.

O segundo clado a se divergir segundo a árvore seria o que engloba *Maroccosuchus zennaroï*, *Ocepesuchus eoafricanum* e o gênero *Kentisuchus*. Essa familiaridade de *Kentisuchus* com *Maroccosuchus* já havia sido recuperada anteriormente por Rio & Mannion (2021). Como mostra a figura 181, são todos animais encontrados na Europa e norte da África. Houve a politomia na árvore entre as duas espécies de *Kentisuchus* e a

espécie *Ocepesuchus eoafricanum*, o que pode indicar que a última espécie possa pertencer ao gênero *Kentisuchus*, havendo a necessidade de uma revisão filogenética e de nomenclatura mais aprofundadas.

Ambas as espécies de *Kentisuchus* possuem uma biogeografia e idade mais próximas (noroeste europeu, Eoceno) se comparado com *Ocepesuchus eoafricanum* (norte da África, Cretáceo), além de já ter sido recuperado uma familiaridade das duas espécies de *Kentisuchus* (Jouve, 2015) o que pode indicar que elas podem ser de fato espécies mais proximamente relacionadas entre si do que com *Ocepesuchus*.

O terceiro clado engloba os gêneros *Maomingosuchus*, *Thecachampsia* e a espécie *Tomistoma lusitanica*. Neste trabalho, o gênero *Tomistoma* foi recuperado como parafilético e nenhuma das espécies teve relação próxima entre si, o que já era proposto por trabalhos anteriores, sendo o mais recente, Nicholl e colaboradores 2021. Essa relação entre os gêneros *Maomingosuchus*, *Thecachampsia* e a espécie *Tomistoma lusitanica* já havia sido recuperada anteriormente (Rio & Mannion, 2021; Shan *et al.*, 2017; Brochu, 2007), mostrando a possível relação de monofilia do grupo e a nomeação do clado como “*Thecachampsinae*” fazendo referência ao gênero mais antigo do grupo, *Thecachampsia*, unindo todas as espécies relacionadas filogeneticamente à *Thecachampsia americana* e *Maomingosuchus acutirostris*.

A linhagem de *Maomingosuchus* é asiática enquanto *Thecachampsia* pode ser encontrado tanto na América do Norte quanto na Europa, o que torna a dispersão desse clado semelhante à dispersão de Alligatorioidea. Brikiatis (2014) já discutiu possíveis rotas de dispersão de Alligatorioidea tanto pelo estreito de Bering (final do cretáceo e começo do Paleoceno), rota de De Geer (começo do Paleoceno) ou pela rota Theluan na Groelândia (Final do Paleoceno), corroborado por outros autores (Kostakis *et al.*, 2004; Rio & Mannion, 2021). Por mais que essa área do norte da Europa, Ásia e Groelândia esteja coberto de gelo atualmente, sendo inabitável para crocodilianos, um registro de um Alligatoridae do começo do Eoceno demonstra que em épocas passadas, essas áreas eram mais quentes (Estes & Hutchison, 1980), tornando possível a passagem desses animais pelo continente, e a posterior dispersão para a Ásia.

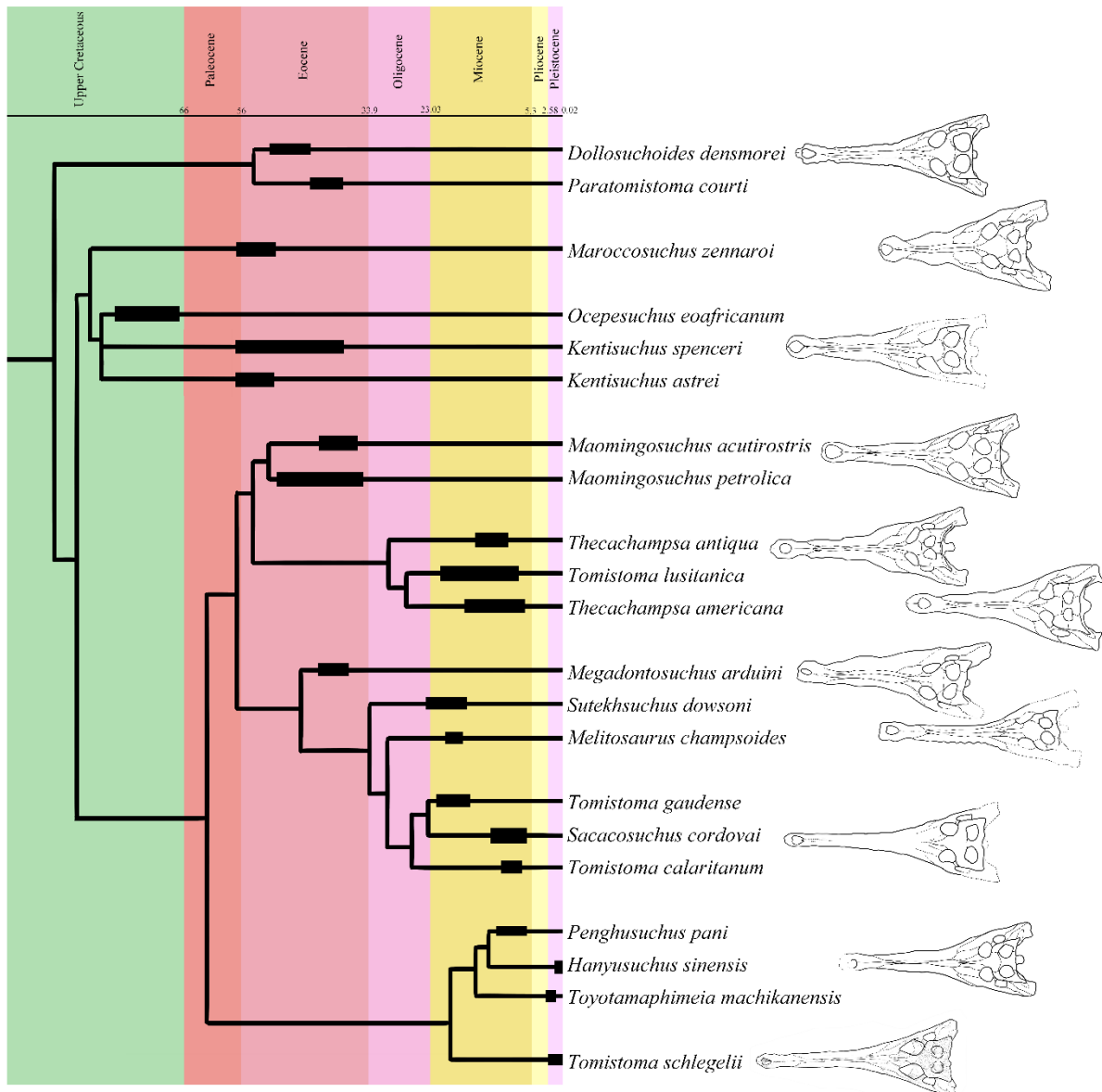


Figura 180 – De cima para baixo: *Dollosuchoides densmorei*, *Maroccosuchus zennaroi*, *Kentisuchus spenceri*, *Maomingosuchus petrolica*, *Tomistoma lusitanica*, *Thecachampsa americana*, *Megadontosuchus Arduini*, *Sutekhsuchus dowsoni*, *Sacacosuchus cordovai*, *Hanyusuchus dinensis*, *Tomistoma schlegelii*.

A espécie *Tomistoma lusitanica* tendo essa relação próxima com o clado *Thecachampsa* pode indicar que a espécie pode ter o seu gênero remanejado e, com tantos trabalhos recuperando essa relação próxima, pode-se assumir que a espécie seja eventualmente realocada no gênero *Thecachampsa*.

O quarto clado a se divergir engloba as espécies *Megadontosuchus arduini*, *Sutekhsuchus dowsoni*, *Melitosaurus champsoides*, *Tomistoma gaudense*, *Sacacosuchus cordovai* e *Tomistoma calaritanum*. É um grupo majoritariamente encontrado no norte da África e sul da Europa, com a única exceção sendo *Sacacosuchus cordovai*, encontrado na América do Sul. As sinapomorfias desse clado são apenas o pré-frontal menor que o

frontal. Este clado é o que necessitaria de mais revisões para confirmar as relações filogenéticas obtidas.

Em relação à sua dispersão, *Sacacosuchus cordovai* merece uma atenção a mais. Sendo a única espécie que fez uma dispersão transoceânica para a América do Sul. Sua dispersão pode ser relacionada com os fragmentos de Pirabas (Moraes-Santos *et al.*, 2011). Como na época de especiação de *Sacacosuchus*, já havia ocorrido o soerguimento dos Andes na Colômbia, separando a Amazônia do oceano caribenho (Hoorn *et al.*, 1995), é provável que ela tenha atravessado o continente pelo norte para chegar na Formação Pebas (Peru), e não tenha ocorrido uma dispersão transcontinental.

O último clado obtido foi o que engloba *Penghusuchus pani*, *Hanyusuchus sinensis*, *Toyotamaphimeia machikanensis* e *Tomistoma schlegelii*. Por serem “Tomistominae” asiáticos, muitos trabalhos já haviam levantado a hipótese de que essas espécies seriam aparentadas, mas falhavam em recuperar essa familiaridade (Shan *et al.*, 2009; Jouve, 2015; Lee & Yates, 2018; Iijima & Kobayashi, 2019) mas que, no entanto, foi recuperada nessa árvore do presente trabalho utilizando a New Technology.

Há uma linhagem fantasma dos “Tomistominae” no Eoceno e Oligoceno que poderia ter dado origem para esse clado (Piras *et al.*, 2007; Mannion *et al.*, 2019), sugerindo que falta a descoberta de espécimes de “Tomistominae” na Ásia e Oriente Médio que teriam migrado do ponto de origem do grupo (África-Europa) até a diversificação desse último clado no sudeste Asiático.

No entanto, outra hipótese sobre a dispersão desses animais pode ser a de que atravessaram o continente africano pelo sul, dispersando para a Antártida, Oceania, e por fim, chegando à Ásia por meio de uma dispersão oceânica. Essa hipótese pode ser colaborada pelos dentes homodontes encontrados na Antártida (Willis & Stilwell, 2000), que comprovam a passagem de animais longirostríneos no continente, e pela presença da espécie *Gunggamarandu manuala* na Austrália (que não foi adicionado nesse trabalho devido a seus restos fragmentados poucos diagnósticos). A presença dessas duas espécies pode indicar que “Tomistominae” haveria chegado na Ásia por essa passagem, que como já discutido no tópico de Gavialoidea, é provável já que a Antártida ainda era um continente verde (Wilf *et al.*, 2013).

Apesar da proximidade filogenética, *Tomistoma schlegelii* não faz parte do clado que une *Penghusuchus pani*, *Hanyusuchus sinensis* e *Toyotamaphimeia machikanensis*. Estes três últimos, por possuírem características marcantes entre si, deveriam ser englobados em um clado à parte, já que a relação parafilética do gênero *Tomistoma*, já indica que a

subfamília Tomistominae deve ser separada em clados mais específicos, e isso se aplica aos três gêneros citados acima.

O presente trabalho sugere a nomeação desse clado como Hanyusuchinae, onde Hanyu, viria de *Hanyusuchus*, e teria o mesmo significado (Han Yu, poeta e oficial do governo chinês durante a dinastia Tang) e suchinae (*suchus*, latin para crocodilo) para indicar família na filogenia, e se caracteriza por todos aqueles animais mais proximamente relacionados com *Hanyusuchus sinensis* do que à *Tomistoma schlegelii*. *Hanyusuchus* foi escolhido como gênero tipo por, além de ser o que possui indivíduos mais completos, facilitando a comparação anatômica de futuros espécimes, ele possui uma significância na história da humanidade como sendo um dos poucos longirostríneos que fizeram contato com humanos, como está bem mostrado no trabalho de Iijima e colaboradores (2022).

A principal característica que une esses crocodilianos longirostríneos na proposta subfamília Hanyusuchinae é o sétimo alvéolo como o maior alvéolo maxilar, característica que apenas eles possuem; adicionalmente, a árvore encontrou os homólogos 7, 10, 24, 31, 48 e 61 como sendo primordiais para a divisão do clado. Estes são: conformação alveolar em arco, terceiro e quarto dentes como os maiores da pré-maxila, processo medial da sutura da pré-maxila ultrapassando o último alvéolo pré-maxilar anteriormente, presença de contato mínimo da futura frontal-nasal, coana não septada e presença de órbitas arredondadas.

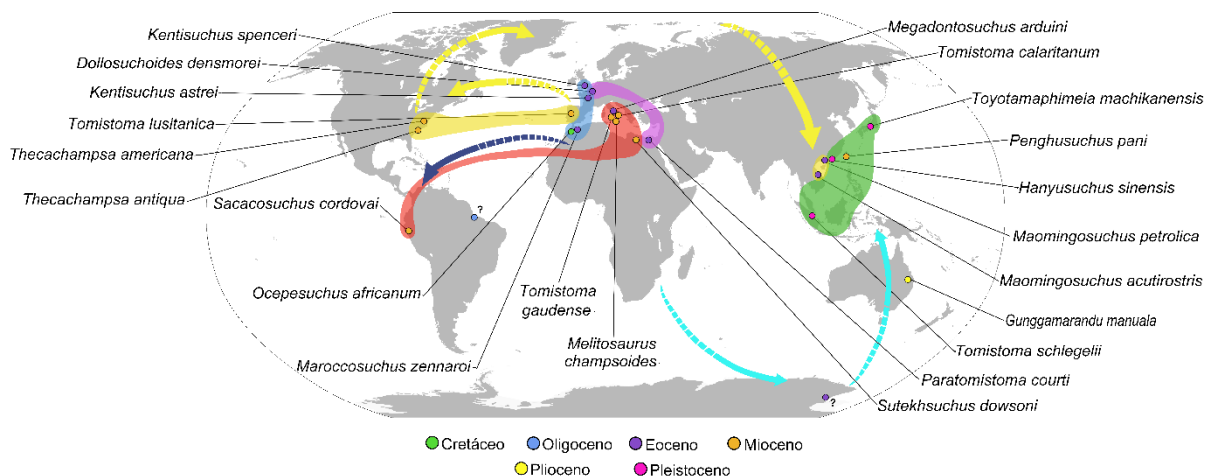


Figura 181 – Mapa da distribuição geral dos longirostríneos. Dados de distribuição e idade de acordo com informações da Tabela 1. Mapa base retirado do site: [https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank\\_maps#](https://en.wikipedia.org/wiki/Wikipedia:Blank_maps#). Destaque amarelo para a linhagem de Thecachampsidae; verde para Hanyusuchinae + *T. schlegelii*; roxo para *Paratomistoma* + *Dollosuchoides*; azul para a linhagem *Kentisuchus* + *Ocepesuchus* + *Maroccosuchus*; vermelho para a linhagem *Megadontosuchus* + *Sutekhsuchus* + *Melitosaurus* + *T. champsoides*, *T. gaudense* + *Sacacosuchus*. Setas azuis mostram as migrações trans-atlânticas do clado *Thecachampsa* (superior) e de *Sacacosuchus* (inferior); seta amarela indica possível migração que o clado *Thecachampsa* + *Maomingosuchus*

fez em direção à Ásia; seta em azul claro indica possível migração que o clado Hanyusuchinae + *T. schlegelii* realizou pelo continente em direção à Ásia.

É interessante se notar, que a maioria de Tomistominae são encontrados em Formações de ambientes marinhos (eg. Erickson & Sawyer, 1996; Brochu & Gingerich, 2000; Jouve *et al.*, 2014; Jouve, 2015; Weems, 2018; Brochu, 2020; Salas-Gismondi *et al.*, 2022; Burke *et al.*, 2024b), mas houve pelo menos duas adaptações ao ambiente de água doce distintos. Sendo elas a do gênero *Maomingosuchus* (Shan *et al.*, 2017; Massone *et al.*, 2021) e da linhagem que deu origem à *Tomistoma schlegelii* e Hanyusuchinae (Iijima *et al.*, 2022; Cho & Tsai, 2023). Isso corrobora com as hipóteses apresentadas na discussão de que longirostríneos seriam animais majoritariamente marinhos, com suas adaptações lacustres/fluviais sendo uma revolução posterior, que surgiu várias vezes durante a linhagem.

Adicionalmente, ressalta-se a necessidade de mais estudos e esforços de coleta a nível mundial para recuperar espécimes melhores, já que a maioria dos Tomistominae são constituídos por espécimes fragmentados.

## 6

---

# Conclusão

Podemos ver que há uma clara distinção entre os grupos de Gavialoidea e Tomistominae, com a necessidade de investigar a espécie *Brasilosuchus mendesi* para elucidar a familiaridade desses grupos. Todos os longirostríneos parecem ter uma origem marinha, com suas formas lacustres/fluviais tendo sido adaptações posteriores que ocorreram em diversas linhagens.

A revisão de caracteres homólogos e a adição de *Brasilosuchus mendesi* na filogenia proporcionaram a obtenção de novos resultados na filogenia. Esforços para a adição de novos caracteres e de novas espécies na matriz deve ser incentivado.

*Tomistoma* foi recuperado como um gênero polifilético, havendo a necessidade de realocar essas espécies em diferentes gêneros, sejam existentes ou havendo a necessidade de novas descrições. Há uma necessidade de subdividir os grupos de “Tomistominae”, como apresentado nos exemplos Hanyusuchinae, e possivelmente em “Thecachampsinae”.

Há a necessidade de se estudar as diferentes hipóteses de dispersão, especialmente as diversas que ocorreram para a América do Sul, e a que possivelmente ocorreu na Antártida, Oceania e nas ilhas asiáticas, tanto em Gavialoidea quanto em “Tomistominae”.

O estudo e confecção de mais homólogos de Crocodylia, principalmente do pós-crânio é imprescindível; Mais estudos devem ser feitos a fim de validar de fato todas essas linhagens obtidas nessa árvore; Visto isso, os próximos passos desse estudo seria pôr as espécies numa análise filogenética com outros grupos de Crocodylia, agora para verificar a relação de parentesco com os outros grupos.



## Referências

- Anan, H.S. 2022. **New five southern Tethyan agglutinated Foraminiferal species.** Earth and Planetary science, 1: 14-18.
- Andrews, C.W. 1905. **Note on some New Crocodilia from the Eocene of Egypt.** British Museum (Natural History), 2: 481-484.
- Andrews, C.W. 1906. **A descriptive catalogue of the Tertiary vertebrata of the Fayûm, Egypt.** British Museum (Natural History), 324p.
- Bardet, N. *et al.*, 2010. **Reptilian assemblages from the latest Cretaceous – Palaeogene phosphates of Morocco: from Arambourg to present time.** Historical Biology, 22 (1): 186-199.
- Benton, M.J; Clark, J.M. 1988. **Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia.** In: M.J. Benton (Ed.) The phylogeny and Classification of the Tetrapods. v. 35. Clarendon press, Oxford, p. 295-338.
- Bona, P. *et al.*, 2017. **Neuroanatomy of *Gryposuchus neogaeus* (Crocodylia, Gavialoidea): a first integral description of the braincase and endocranial morphological variation in extinct and extant gavialoids.** Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 1-12.
- Brignon, A. 2017. **La collecte des vertébrés fossiles au Mount-Aimé (Marne) par le baron de Ponsort (1792-1854).** Bulletin d'Informaton des Géologues du Bassin de Paris, 54: 20-44.
- Brikiatis, L. 2014. **The De Geer, Thulean and Beringia routs: key concepts for understanding early Cenozoic biogeography.** Journal of Biogeography, 41: 1036-1054.
- Brochu, C.A. 1997. **Morphology, fossil, divergence timing, and the phylogenetic relationship of *Gavialis*.** Systematic Biology, 46: 479-522.

- Brochu, C.A. 1999. **Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea**. Journal of Vertebrate Paleontology, Memoir 6, 19: 9-100
- Brochu, C.A. 2000. **Phylogenetic relationships and divergence timing of *Crocodylus* based on morphology and the fossil record**. Copela, 3: 657-673.
- Brochu, C.A; Gingerich, P.D. 2000. **New tomistominae crocodilian from the middle Eocene (Bartonian) of Wadi Hitan, Fayum province, Egypt**. Contributions from the Museum of Paleontology, 30: 251-268.
- Brochu, C.A. 2003. **Phylogenetic approaches toward crocodylian history**. Annu. Rev. Earth Planet. Sci, 31: 357-97.
- Brochu, C.A. 2004. **A new late cretaceous gavialoid crocodilian from eastern north America and the phylogenetic relationship of Thoracosaurus**. Journal of Vertebrate Paleontology, 24: 610-633.
- Brochu, C.A.; Rincón, A.D. 2004. **A gavialoid crocodylian from the Lower Miocene of Venezuela**. Special Paper in Palaeontology, 71: 61-79.
- Brochu, C.A. 2006. **Osteology and phylogenetic significance of *Eosuchus minor* (March, 1870) new combination, a longirostrine crocodilian from the late paleocene of North America**. The Paleontological Society, 80: 162-186.
- Brochu, C.A. 2007. **Systematics and taxonomy of Eocene Tomistomine crocodylians from Britain and northern Europe**. Paleontology, 50: 917-928.
- Brochu, C.A., *et al.*, 2009. **A correction corrected: consensus over the meaning of Crocodylia and why it matters**. Systematic Biology, 58: 537-543.
- Brochu, C.A. 2013. **Phylogenetic relationships of Palaeogene ziphodont eusuchians and the status of *Pristichampsus* Gercais, 1853**. Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh, 103: 521-550.

Brochu, C.A. **Pliocene crocodiles from Kanapoi, Turkana Basin, Kenya.** Journal of Human Evolution, 1-9.

Brookfield, M.E. 1998. **The evolution of the great river systems of southern Asia during the Cenozoic India-Asia collision: Rivers draining southward.** Geomorphology, 22: 285-312.

Buffetaut, E. 1982. **Systematique, origine et évolution des Gavialidae Sud-Américains.** Geobios, 15: 127-140.

Burke, P.M.J. *et al.*, 2024a. **Endocranial anatomy and phylogenetic position of the crocodylia *Eosuchus lerichei* from the late Paleocene of northwestern Europe and potential adaptations for transoceanic dispersal in gavialoids** The Anatomical Record, 1-35.

Burke, P.M.J. *et al.*, 2024b. **The anatomy and taxonomy of the North African Early Miocene crocodilian '*Tomistoma*' *dowsoni* and the phylogenetic relationships of gavialoids.** Journal of Systematic Palaeontology, 22:1, 2384548.

Busbay, A.B. 1995. **The structural consequences of skull flattening in crocodilians.** In J. J. THOMASON (ed.). Functional Morphology in Vertebrate Paleontology. Cambridge University Press, New York, 173-192

Candeiro, C.R.A, *et al.*, 2018. **Paleobiogeographic evolution and distribution of Carcharodontosauridae (Dinosauria, Theropoda) during the middle Cretaceous of North Africa.** Papéis Avulsos de Zoologia, 58: e20185829.

Carpenter, K. 1983. ***Thoracosaurus neocesariensis* (de Kay, 1842) (Crocodylia: Crocodylidae) from the Late Cretaceous Ripley Formation of Mississippi.** The Department of Natural Resources Mississippi Geology, 4 (1).

Cho, Y.; Tsai, C. 2023. **Crocodylian princess in Taiwan: Revising the taxonomic status of *Tomistoma taiwanicus* from the Pleistocene of Taiwan and its paleobiogeographic implications.** Journal of Paleontology, 1-14.

Cidade, G.M., *et al.*, 2019. **The crocodylomorph fauna of the Cenozoic of South America and its evolutionary history: a review.** Journal of South American Earth Sciences, 90: 392-411.

Cisneros, J.C., *et al.*, 2022. **Digging deeper into colonial palaeontological practices in modern day Mexico and Brazil.** The Royal Society, 9, 210898.

Claude, J. *et al.*, 2011. **Tertiary Reptiles of the Paleo-Mun River Valley in Northeastern Thailand.** Ann Paléontol 3-4: 113-131.

Cope, E.D. 1871. **Supplement to the synopsis of the extinct Batrachia and Reptilia of north America.** Proceedings of the American philosophical society, 12: 41-52.

Csiki-Sava, Z. *et al.*, 2015. **Island life in the Cretaceous – faunal composition, biogeography, evolution, and extinction of land-living vertebrates on the Late Cretaceous European archipelago.** ZooKeys, 469: 1-161.

Delfino, M. *et al.*, 2005. **Anatomy and phylogeny of the gavialoid crocodylian *Eosuchus lerichei* from the Paleogene of Europe.** Acta Palaeontologica Polonica, 50: 565-580.

Dengo, C.A., Covey, M.C. 1993. **Strcture of the Eastern Cordillera of Colombia: Implications for trap style and regional tectonics.** AAPG Bull, 77 (8): 1315-1337.

Díaz de Gamero, M.L. 1977. **Estratigrafia y micropaleontologia del Oligoceno y Mioceno inferior del centro de la cuenca de Falcón, Venezuela.** GEOS, 22: 2-50.

Díaz de Gamero, M.L. 1989. **El Mioceno temprano y médio de Falcón septentrional.** GEOS, 29: 25-35.

Díaz de Gamero, M.L. 1996. **The changing course of the Orinoco River during the Neogene: a review.** Paleogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 123: 385-402.

Erickson, B.R., Sawyer, G.T. 1996. **The estuarine crocodile *Gavialosuchus carolinensis***

**n.sp. (Crocodylia: Eusuchia) from the late Oligocene of South Carolina, North America.** Monografia. The science museum of Minnesota, St. Paul, Abril. 50p.

Erickson, B.R. 1998. **Crocodylians of the Black Mingo Group (Paleocene) of the South Carolina Coastal Plain.** Transactions of the American Philosophical Society, 88: 196-214.

Estes, R. Hutchison, J.H. 1980. **Eocene lower vertebrates from Ellesmere Island, Canadian Arctic archipelago.** Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 30: 325-347.

Fitzhugh, K. 2006. **The philosophical basis of character coding for the inference of phylogenetic hypotheses.** Zoologica Scripta, 35: 261-286.

Fujiwara, S. *et al.*, 2010. **Shape of articular surface of Crocodilian (Archosauria) elbow joints and its relevance to Sauropsids.** Journal of Morphology, 271: 883-896.

Goloboff, P.A. *et al.*, 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics 24: 774-786.

Goloboff, P.A.; Catalano, S.A. 2016. **TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics.** Cladistics, 32 (3), 221-238.

Grigg, G.; Kirshner, D. 2015. **Biology and evolution of crocodylians.** New York: Cornell University Press, 672.

Harshman, J. *et al.*, 2003. **True and false Gharials: a nuclear gene phylogeny of Crocodylia.** Syst. Biol, 52: 386-402.

Hoorn, C. *et al.*, 1995. **Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America.** Geology, 23 (3): 237-240.

Hua, S.; Jouve, S. 2004. **A primitive marine Gavialoid from the Paleocene of Morocco.** Journal of Vertebrate Paleontology, 24: 341-350.

Hutchison, C.S. 1989. **Geological evolution of South East Asia**. Oxford University Press, New York, 392 p.

Iijima, M.; Kobayashi, Y. 2019. **Mosaic nature in the skeleton of East Asian crocodilian fills the morphological gap between “Tomistominae” and Gavialinae**. *Cladistics* 35: 623-632.

Iijima, M. *et al.*, 2022. **An intermediate Crocodylia linking two extant gharials from the Bronze Age of China and its human-induced extinction**. *The Royal Society publishing*, 289:20220085.

Iordansky, N.N. 1973. **The skull of the Crocodylia**; *In*: Gans, C & Parsons T. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, 4: 201-260.

Jouve, S. *et al.*, 2008. **The oldest African crocodylian: phylogeny, paleobiogeography, and differential survivorship of marine reptiles through the Cretaceous-Tertiary boundary**. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 409-421.

Jouve, S. *et al.*, 2014. ***Maroccosuchus zennaro* (Crocodylia: Tomistominae) from the Eocene of Morocco: phylogenetic and palaeobiogeographical implications of the basalmost tomistomine**. *Journal of Systematic Palaeontology*.

Jouve S. 2015. **A new basal tomistominae (Crocodylia, Crocodyloidea) from Issel (Middle Eocene; France): palaeobiogeography of basal tomistomines and palaeogeographic consequences**. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 1-19.

Jouve, S. *et al.*, 2021. **The longirostrine crocodyliforms from Bolivia and their evolution through the Cretaceous-Palaeogene boundary**. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 192(2): 475-509.

Kotsakis, T. Delfino, M. Piras, P. 2004 **Italian Cenozoic crocodilians: taxa, timing and palaeobiogeographic implications**. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 210: 67-87.

Langston, W.; Gasparini, Z. 1997. **Crocodylians, *Gryposuchus*, and the South Americans gavials**. In: Kay RF, Madden RH, Ciefelli RL, Flynn J (Ed.) Vertebrate paleontology in the Neotropics – the Miocene fauna of la Venta. Colombia. Washington DC & London: Smithsonian institution press, p. 113-154.

Laurito, C.A.; Valerio, A.L. 2008. **The first record of *Gavialosuchus americanus* Sellards (1915) (Eusuchia: Crocodylidae, Tomistominae) for the late tertiary of Costa Rica and Central America**. Revista Geológica de América Central, 39: 107-115.

Lee, M.S.Y.; Yates, A.M. 2018. **Tip-dating and homoplasy: reconciling the shallow molecular divergences of modern gharials with their long fossil record**. The Royal Society publishing, 285: 20181071.

Maddison, W.P.; Maddison, D.R. 2015. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**. Version 3.03 <http://mesquiteproject.org>.

Mannion, P.D. *et al.*, 2015. **Climate constrains the evolutionary history and biodiversity of crocodylians**. Nature communication, 6:8438.

Mannion, P.D. *et al.*, 2019. **Spatiotemporal sampling patterns in the 230 million year fossil record of terrestrial crocodylomorphs and their impact on diversity**. Palaeontology, 62: 615-637.

Martin, J.E. *et al.*, 2012. **Gavialis from the Pleistocene of Thailand and its relevance for drainage connections from India to Java**. Plos one, 7 (9): e44541.

Martin, J.E. *et al.*, 2014. **Late Palaeocene eusuchian remains from Mont of Berru, France, and the origin of the alligatoroid *Diplocynodon***. Zoological Journal of the Linnean Society, 172: 867-891.

Martin, J.J. 2019. **The taxonomic content of the genus *Gavialis* from the Siwalik hills of India and Pakistan**. Pelaeontology, 5: 483-497.

Massonne, T. *et al.*, 2021. **A new species of *Maomingosuchus* from the Eocene of the**

**Na Duong Basin (northern Vietnam) sheds new light on the phylogenetic relationship of tomistomine crocodylians and their dispersal from Europe to Asia.** Journal of Systematic Palaeontology, 19: 1551-1585.

Molnar, R.E. 1982. **A longirostrine crocodilian from Murua (Woodlark), Solomon Sea.** Memoirs of the Queensland Museum, 20:675-685.

Mook, C.C. 1921. **Skull characters of recent Crocodilia, with notes on the amniotes of the Recent genera.** Bulletin of American Museum of Natural History, 44: 123-268.

Mook, C.C. 1934. **The evolution and classification of the Crocodilia.** Journal of Geology, 42: 295-304.

Mook, C.C. 1955. **Two new Genera of Eocene Crocodilians.** American Museum Novitates, 1727: 1-4.

Moraes-Santos, H. *et al.*, 2011. **New remains of a gavialoid crocodilian from the late Oligocene-early Miocene of the Pirabas Formation, Brazil.** Zoological Journal of the Linnean Society, 163: 132-139.

Morsi, A.M.M. *et al.*, 2008. **Maastrichtian-Early Eocene ostracodes from west-central Sinai, Egypt – taxonomy, biostratigraphy, paleoecology and paleobiogeography.** Revue de Paléobiologie, Genève, 27 (1): 159-189.

Nicholl, C.S.C. *et al.*, 2021. **A re-examination of the anatomy and systematics of the tomistomine crocodylians from the Miocene of Italy and Malta.** Journal of Systematic Palaeontology, 18: 1853-1889.

Nopcsa, F. 1928. **The genera of reptiles.** Palaeobiologica, 1:163-188.

Oaks, J.R. 2011. **A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true crocodiles.** Evolution, 65: 3285-3297.

Pan, T. *et al.*, 2021. **Near-complete phylogeny of extant Crocodylia (Reptilia) using**



- mitogenome based data.** Zoological Journal of the Linnean Society, 191 (4): 1075-1089.
- Piras, P., Kotsakis, T. 2005. **A new taviolid from Early Miocene of south-eastern Pakistan (preliminary report).** Rend Soc Paleontol It, 2: 201-207.
- Piras, P. *et al.*, 2007. **Phylogenetic position of the crocodylian *Megadontosuchus arduini* and tomistominae palaeobiogeography.** Acta Palaeontologica Polonica, 52: 315-328.
- Riff, D.; Aguilera, O.A. 2008. **The world's largest gharials *Gryposuchus*: description of *G. croizati* n. sp. (Crocodylia, Gavialidae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela.** Paläontologische Zeitschrift, 82: 178-195.
- Riff, D. *et al.*, 2010. **Neogene Crocodile and Turtle Fauna in Northern South America.** In: HOORN, C. & WESSELINGH, F. (ed.) Amazonia, Landscape and species evolution: a look into the past. Londres: Wiley-Blackwell, p. 259-280.
- Rio, J.P.; Mannion, P.D. 2021. **Phylogenetic analysis of a new morphological dataset elucidates the evolutionary history of Crocodylia and resolves the long-standing gharial problem.** PeerJ 9:e12094.
- Ristevski, J. *et al.*, 2020. **First record of a tomistomine crocodilian from Australia.** Scientific Reports, 11:12158.
- Romer, A.S. 1956. **Osteology of the Reptiles.** University of Chicago Press, 772.
- Salas-Gismondi, R. *et al.*, 2016. **A new 13 million year old gavialoid crocodilian from proto-Amazonian mega-wetlands reveals parallel evolutionary trends in skull shape linked to longirostry.** PLOS ONE 11:e1552453.
- Salas-Gismondi, R. *et al.*, 2018. **New Miocene Caribbean gavialoids and patterns of longirostry in crocodylians.** Journal of Systematic Palaeontology, 0: 1-27)
- Salas-Gismondi, R. *et al.*, 2019. **New Miocene Caribbean gavialoids and patterns of**

**longirostry in crocodylians.** Journal of Systematic Palaeontology, 17: 1049-1075.

Salas-Gismondi, R. *et al.*, 2022. **Miocene fossils from the southeastern Pacific shed light on the last radiation of marine crocodylians.** The Royal Society publishing, 289: 20220380.

Sánchez-Villagra, M.R.; Aguilera, O.A. 2006. **Neogene vertebrates from Urumaco, Fancón State, Venezuela: Diversity and Significance.** Journal of Systematic Palaeontology, 4 (3): 213-220.

Sereno, P.C. 2007. **Logical basis for morphological characters in phylogenetics.** Cladistics, 23: 565-587.

Shan, H.Y., *et al.*, 2009. **A new tomistominae (Crocodylia) from the Miocene of Taiwan.** Canadian Journal of Earth Sciences, 46: 529-555.

Shan, H.Y., *et al.*, 2017. ***Maomingosuchus petrolica*, a restudy of ‘*Tomistoma*’ *petrolica* Yeh, 1958.** Paleoworld, 26:672-690.

Sill, W. 1970. **Nota preliminar sobre um nuevo gavial del Plioceno de Venezuela y una discusión de los gaviales Sudamericanos.** Ameghiniana, 7: 151-159.

Souza, L.G. 2015. **Description of a new species of *Gryposuchus* (Crocodylia: Gavialoidea) and cladistic analysis of south American gharials.** Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro/Museu Nacional, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 396p.

Souza, L.G., *et al.*, 2015. **Taxonomic revision of *Thoracosaurus bahiensis* Marsh, 1869, a supposed Gavialoidea (Reptilia, Crocodylia) from Cretaceous deposits of the Recôncavo Basin, Brazil.** Revista Brasileira de Paleontologia, 18 (3): 565-568.

Souza, L.G. 2019. **Systematic revision of the postcranial bones from crown Crocodylia group (Crocodyliformes: Eusuchia) and its significance for fossil record.** Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro/Museu Nacional, Rio de Janeiro, Rio

de Janeiro, 588p.

Souza, Lucy Gomes. **Manual do TNT (Tree analysis using New Technology) para quem tem pressa**. Manaus: 2023.

Souza-Filho, J.P., Bocquentin-Villanueva, J. *Brasilosuchus mendesi*, n.g., n.sp., um novo representante da Família Gavialidae do Neógeno do Acre, Brasil. ANAIS DO XI CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Curitiba, Setembro, 1989. p. 457-163.

Steel, R. 1973. **Handbuch der Paläoherpetologie**. Vol.16: Crocodylia. Fischer-Berlag, Portland.

Storrs, G.W. 2003. **Late Miocene-Early Pliocene crocodilians fauna of Lothagam, Southwest Turkana Basin, Kenya**. In: EAKY, M.G & HARRIS, J.M. (ed.) Lothagam: Dawn of Humanity in Eastern Africa. Columbia University Press, p 137-159.

Strong, E.E.; Lipscomb, D. 1999. **Character coding and inapplicable data**. Cladistics, 15: 363-371.

Taplin, L.E.; Grigg, G.C. 1989. **Historical zoogeography of the eusuchian crocodilians: a physiological perspective**. American Zoologist, 29(3): 885-901.

Troxell, E.L. 1925. **Thoracosaurus, a Cretaceous crocodile**. American Journal of Science, 10: 219-233.

Vélez-Juarbe, J. *et al.*, 2007. **A gharial from the Oligocene of Puerto Rico: transoceanic dispersal in the history of a non-marine reptile**. Proceedings of the Royal Society, 274: 1245-1254.

Vélez-Juarbe, J.; Brochu, C. no prelo. **Eocene Crocodyliforms from seven rivers, Jamaica: Implications for neotropical Crocodyliforms biogeography and the status of *Charactosuchus* Langston 1965**.

Vincent III, W.K. 2022. **Biostratigraphy and paleoecology of the Vencentown**

**Manasquan, and Shark River Formations of Northern Kent Conty, Delaware.**

Dissertação de Mestrado, University of Delaware, Delaware, 118p.

Weems, R.B. 2018. **Crocodilians of the Calvert Cliffs.** In: GODFREY, S.J. (ed.) The Geology and Vertebrate Paleontology of Calvert Cliffs, Maryland, USA. Smithsonian Institution Scholarly Press, p.213-240.

Wheeler, C.B. 1963. **Oligocene and lower Miocene stratigraphy of western and northeastern Falcón Basin, Venezuela.** AAPG Bull, 47 (1): 35-68.

Wiens, J.J. 2003. **Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy: is there a missing data problem?** Journal of Vertebrate Paleontology, 23 (2): 297-310.

Wiens, J.J. 2006. **Missing data and the design of phylogenetic analyses.** Journal of Biomedical Informatics, 39: 34-42.

Wilf, P. *et al.*, 2013. **Splendid and seldom isolated\_ the paleobiogeography of Patagonia.** Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 14: 561-603.

Wilkinson, M. 1995. **A comparison of two methods of character construction.** Cladistics, 11: 297-308.

Willis, P.M.A; Stilwell, J.D. 2000. **A probable piscivorous crocodile from Eocene deposits of Mcmurdo sound, East Antarctica.** Antarctic research series, 76: 355-358.

Zarski, M., *et al.*, 1998. **The first Polish find of lower Paleocene crocodile *Thoracosaurus* Leidy, 1852: geological and palaeontological description.** Geological Quarterly 42: 141-160