

*Anais da*

# Academia Brasileira de Ciências



MCMXVI

*Vol. 66, Nº 3, 1994*

## ***Candidodon*: um crocodilo com heterodontia (Notosuchia, Cretáceo Inferior – Brasil)**

ISMAR DE SOUZA CARVALHO

UFRJ, Instituto de Geociências, Cidade Universitária, Ilha do Fundão  
21949-900 Rio de Janeiro, RJ

*Manuscrito recebido em 27 de maio de 1993; aceito para publicação em 27 de dezembro de 1993  
credenciado por CANDIDO S. FERREIRA*

### ABSTRACT

*Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988 is a small tetrapod fossil of Albian age from Parnaíba Basin (Itapecuru Formation) which has, without a doubt, very particular characteristics. The heterodonty, which has markedly distinct teeth and a growing complexity from the anterior to posterior part of the jaw, reaching a molariform stage, is one of its most important aspects. Despite its single root, a median depression occurs in the molariform tooth root, suggesting its forking.

The initial classification of this, based on a molariform tooth with a distinct neck between the crown and the root, possessing a series of cuspids arranged in a lingual cingulum, was due to attribution to the Triconodont order.

The preparation of bony fragments of the same matrix from where teeth originated has shown the two jaw branches, and three new teeth in the adjacent matrix.

Due to the new fossil material is discussed the possible *Candidodon* relationships with notosuchian crocodiles – forms extremely specialized to the life on land.

The reinterpretation of *Candidodon* as a notosuchian crocodile makes it another element of the peculiar tetrapod community of South America during the Cretaceous, which there are no parallels outside the gondwanic context.

**Key words:** crocodilo, cretáceo inferior, bacia do Parnaíba.

### 1 – INTRODUÇÃO

*Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988 foi definido através de dentes fósseis oriundos da Bacia do Parnaíba (Formação Itapecuru, Albiano médio) da localidade de Itapecuru Mirim. O holótipo desta espécie é um dente de estrutura molariforme, o qual possui uma coroa e um colo bem individualizados de cuja base surge uma raiz única. Em sua coroa ocorrem uma série de cúspides e estilos, dispostos em um cíngulo lingual bem desenvolvido. Associados a este foram encontrados dois outros dentes de características bem distintas e fragmentos ósseos, os quais foram

interpretados por Carvalho & Campos (1988) como indicativos de um mamífero primitivo.

A descrição de um crânio proveniente de rochas do Cretáceo Inferior do Malawi (Dinosaur Beds, Karonga District) por Clark *et alii* (1989), classificado como um crocodilo notossúquio, cujos dentes possuem grandes semelhanças estruturais com os de *Candidodon*, suscitou dúvidas quanto à real afinidade taxonômica deste.

Os notossúquios são crocodilos terrestres, pertencentes à infraordem Notosuchia (subordem Protosuchia), que ocorrem no Cretáceo da América do Sul e da África. Segundo Bonaparte (1987,

1991) a extrema especialização à vida terrestre fez com que tivessem caracteres morfológicos únicos, que os diferenciam radicalmente de todos os outros crocodilos fósseis e recentes; inclusive uma espécie – *Notosuchus terrestris* – poderia ser herbívora, sendo que suas adaptações mastigatórias eram mais de tipo mamíferoide que crocodiliano. A dentição dos notossúquios é bastante reduzida e especializada, com dentes caniniformes e dentes posteriores da maxila espatulados, denticulados e comprimidos lateralmente (Price, 1959). Este tipo de estrutura dentária e o padrão de articulação mandibular (exemplificado por *Notosuchus*) indicariam, de acordo com Bonaparte (1991) um processo mastigatório semelhante ao observado em mamíferos, alguns terápsidos e dinossauros ornitíscios. A possibilidade de efetuar amplos movimentos ântero-posteriores para triturar alimentos refletiria um tipo adaptativo novo para os crocodilos.

A preparação dos fragmentos ósseos da mesma matriz de onde proveio o holótipo de *Candidodon* revelou tratar-se de uma mandíbula. Esta consiste de parte dos dois ramos mandibulares, com três novos dentes (na matriz adjacente) semelhantes aos originalmente descritos.

Desta forma torna-se possível a comparação de *Candidodon itapecuruense* com os espécimens de notossúquios da América do Sul e em especial com o proveniente da África. Discute-se as possíveis relações entre *Candidodon* e estes crocodilos, além do contexto geológico em que se insere.

Os fósseis aqui citados encontram-se depositados no Museu Nacional – Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN) e no Departamento Nacional da Produção Mineral – Rio de Janeiro, Seção de Paleontologia (DGM).

## 2 – ASPECTOS GEOLÓGICOS DA ÁREA DE OCORRÊNCIA DE *CANDIDODON*

Os depósitos cretácicos na região centro-norte da Bacia do Parnaíba, no estado do Maranhão, são abrangidos pela unidade litoestratigráfica definida por Campbell (1949) como Formação Itapecuru. A seção-tipo desta formação situa-se na margem direita do rio Itapecuru, sob a ponte de acesso à sede

do município de Itapecuru-Mirim (MA), localidade de onde é oriundo o fóssil de *Candidodon* (Fig. 1).

Na Bacia do Parnaíba, os fósseis já identificados para a Formação Itapecuru são sempre organismos de ambiente continental. Restos de quelônios, dentes de crocodilos, ossos e dentes de dinossauros (Theropoda), ostracodes, conchostráceos (*Cyzicus* sp.), gastrópodes e bivalvios (*Anodonta* sp.), são os fósseis encontrados.

As rochas da seção-tipo desta unidade litoestratigráfica (Fig. 2) distribuem-se em camadas com geometria tabular, havendo o predomínio de litofácies siltico-argilosas, intercaladas com arenitos de granulação média-grossa e níveis conglomeráticos. São nítidos nesta dois ciclos de granocrescência. A distribuição dos fósseis situa-se numa camada de 1,00 m de espessura, constituída por arenitos avermelhados-esverdeados com intercalações centimétricas de siltito argiloso, a qual pode ser acompanhada por aproximadamente 60 km ao longo do rio Itapecuru. Tal camada é de grande importância para o controle estratigráfico local e regional, sendo o nível em que *Candidodon* foi encontrado. Junto a este ocorrem dentes e escamas de peixes, dentes de crocodilo e de um dinossauro carnívoro (terópodo), além de moluscos de água doce (*Anodonta* sp.).

Apesar dos sedimentos deste afloramento terem sido estéreis palinologicamente, em níveis correlatos, nas localidades de Guariba e Querru, houve a identificação de uma associação polínica indicativa do Albiano médio (informação pessoal, Elizabete Pedrão – Cenpes/Petrobrás).

A interpretação paleoambiental para a área onde são encontrados estes fósseis é a de um ambiente fluvial, tendo havido a concentração de restos ósseos ao longo de depósitos de pequenos canais fluviais que colmatavam um lago de pouca profundidade.

## 3 – A MANDÍBULA E OS DENTES DE *CANDIDODON*

Estão preservados parcialmente os dois ramos mandibulares, sem a presença de dentes nos alvéolos dentários. Estes ocorrem na matriz que circunda o dentário.

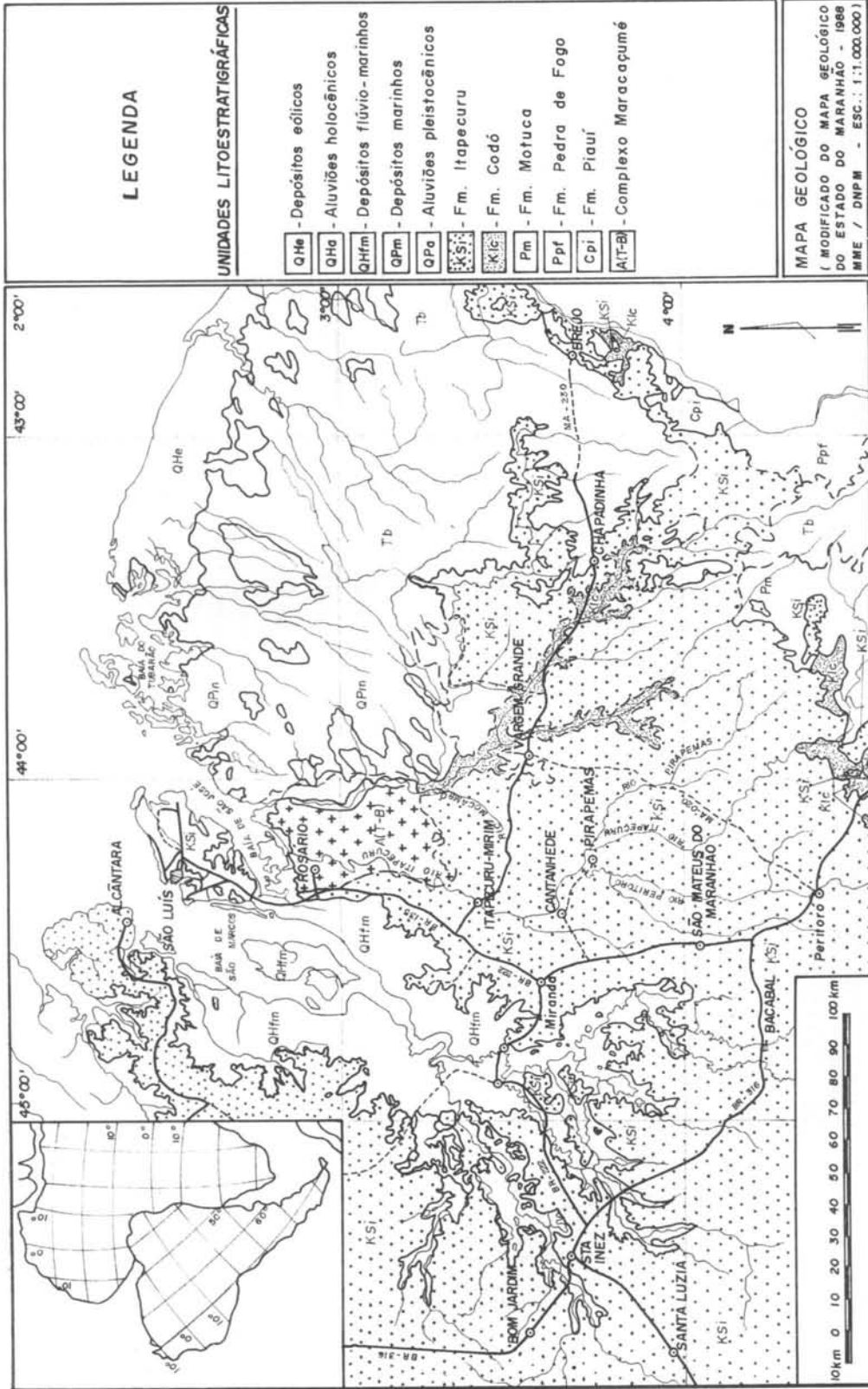


Fig. 1 — Mapa geológico do estado do Maranhão, com a localidade de Itapecuru-Mirim, de onde provém *Candidodon itapecuruense*. No alto à esquerda situação paleogeográfica da América do Sul quando da deposição destes sedimentos.

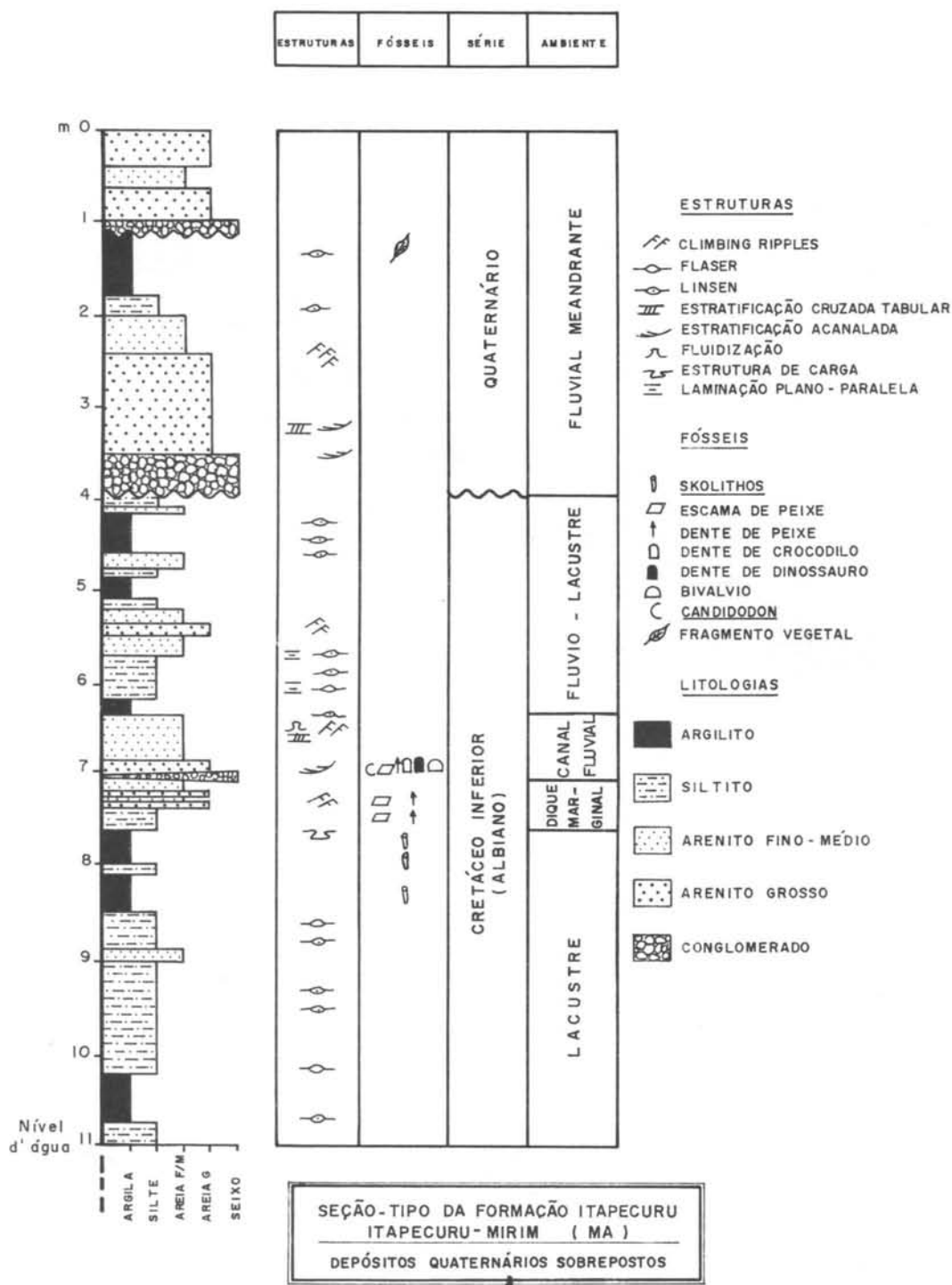


Fig. 2 — Perfil estratigráfico da seção-tipo da Formação Itapecuru, Itapecuru-Mirim (MA). Os diversos fósseis encontrados nesta unidade litoestratigráfica estão limitados à base de uma camada de 1,00 m de arenito avermelhado em que ocorre um nível de arenito conglomerático. Sua origem foi interpretada como resultante de depósitos de canal fluvial.

## A – A MANDÍBULA – MN-4355-V

A porção mais proximal do ramo mandibular direito está fragmentada, não sendo possível definir o número de dentes incisiformes. Os alvéolos dos pré-molariformes apresentam-se apenas como impressões na matriz que envolve o fragmento ós-

seo da borda labial do dentário, o qual possui duas perfurações para cada alvéolo em sua margem. São cinco moldes circulares, de aproximadamente mesmo tamanho. Os cinco alvéolos referentes aos dentes molariformes são nítidos. Os quatro primeiros apresentam as mesmas proporções, sendo que o último é de dimensões inferiores aos demais (Fig. 3).



Fig. 3 — Mandíbula de *Candidodon itapecuruense* (MN-4355-V). Na região anterior estão incluídos na matriz adjacente à mandíbula os dentes considerados como incisiforme (i), pré-molariforme (p) e molariforme (m); dentário (d), alvéolos dentários (a).



O processo de articulação com a caixa craniana não está presente, apesar do ramo mandibular esquerdo prolongar-se além do último alvéolo dentário. Neste ramo mandibular os alvéolos não são totalmente visíveis, pois esta porção da mandíbula fraturou-se ao nível do contato entre os ramos mandibulares (sínfise) e sofreu um giro lateral. Encontra-se exposta principalmente sua superfície interna.

Nos alvéolos dos dentes molariformes, visíveis na porção direita do ramo mandibular, o maior diâmetro é mesodistal. Cada individualização ocorre através de uma suave crista vertical, que se curva na borda superior do ramo mandibular, formando um arco com a crista vertical do alvéolo seguinte.

Os dois ramos mandibulares possuem a superfície interna lisa, sem a presença de qualquer sulco. Ao nível do primeiro alvéolo dentário é visível na parte proximal do ramo mandibular direito, uma rotação, originando uma delgada superfície horizontal plana (Fig. 4).

#### B – INCISIFORME

Sobre a superfície anterior do ramo mandibular esquerdo, incluso na matriz síltico-argilosa, encontra-se um pequeno dente de forma cilíndrica. Observa-se a porção apical, o corpo e parte da provável raiz uniradiculada, pois não existe nenhuma diferenciação entre esta e o corpo do dente. Há uma suave inflexão e um adelgaçamento na porção superior. Não são observadas estrias, sulcos ou quaisquer tipos de marcas em sua superfície. Fundamentalmente este era uma forma unicuspidada, com um ápice arredondado (Fig. 4i).

Tal tipo de dente corresponde ao material originalmente descrito por Carvalho & Campos (1988) para um dente denominado por estes autores como incisivo (MN 4152-V), cuja forma era cilíndrica e estavam presentes a porção apical arredondada e parte da raiz uniradiculada (Fig. 5).

#### C – PRÉ-MOLARIFORME

Este dente não se encontra totalmente exposto, pois sua face lingual está imersa na matriz. É

unicuspidado, de pequenas dimensões, e situa-se no ramo mandibular esquerdo. Tanto a região mesial como a distal são arredondadas, havendo uma pequena crista em ambas. Na porção mesobucal, no ápice da coroa, é bem proeminente uma única cúspide arredondada. A região da coroa dentária tem forma bulbosa. O estrangulamento do dente na base desta determina a formação de um colo.

Na superfície bucal observam-se duas estrias longitudinais, que percorrem o dente desde seu ápice até próximo ao colo. A raiz não é totalmente nítida, mas pela porção exposta indica ser alongada e uniradiculada (Fig. 4p).

Carvalho & Campos (1988) descreveram desta mesma matriz um dente pré-molariforme, unicuspidado, de pequenas proporções, similar a este (MN 4153-V). Tanto a região mesial como a distal têm forma arredondada, havendo a individualização de uma pequena intumescência em cada extremidade, e com o desenvolvimento de um estreito cingulo lingual. Em vista oclusal, na região mesial, há uma superfície de uso inclinada e de forma elipsoidal. A coroa dentária é bulbosa, e o estrangulamento do dente determina a formação de um colo. Da mesma forma que o anteriormente descrito possui na face bucal e lingual várias estrias longitudinais (Fig. 6).

#### D – MOLARIFORME

Dente com uma coroa e um colo bem marcado, de cuja base surge uma raiz única. Situa-se na posição do primeiro alvéolo dentário do ramo mandibular direito passível de individualização. A raiz é bem alongada, retilínea e apresenta-se parcialmente fragmentada em sua porção terminal. O dente é comprimido lateralmente, tendo em seção uma forma ovalada.

Ao contrário do holótipo (MN 4154-V), não se observam nem um cingulo, nem estilos neste dente (Fig. 4m). A coroa e o colo no holótipo são muito bem individualizados (Figs. 7, 8 e 9). Há uma cúspide central, levemente deslocada para a região distal. Ocorre o desenvolvimento de um cingulo lingual, onde são observadas uma série de cúspides estilares (estilos). A raiz é alongada, retilínea, apresentando em seção uma forma ovalada.

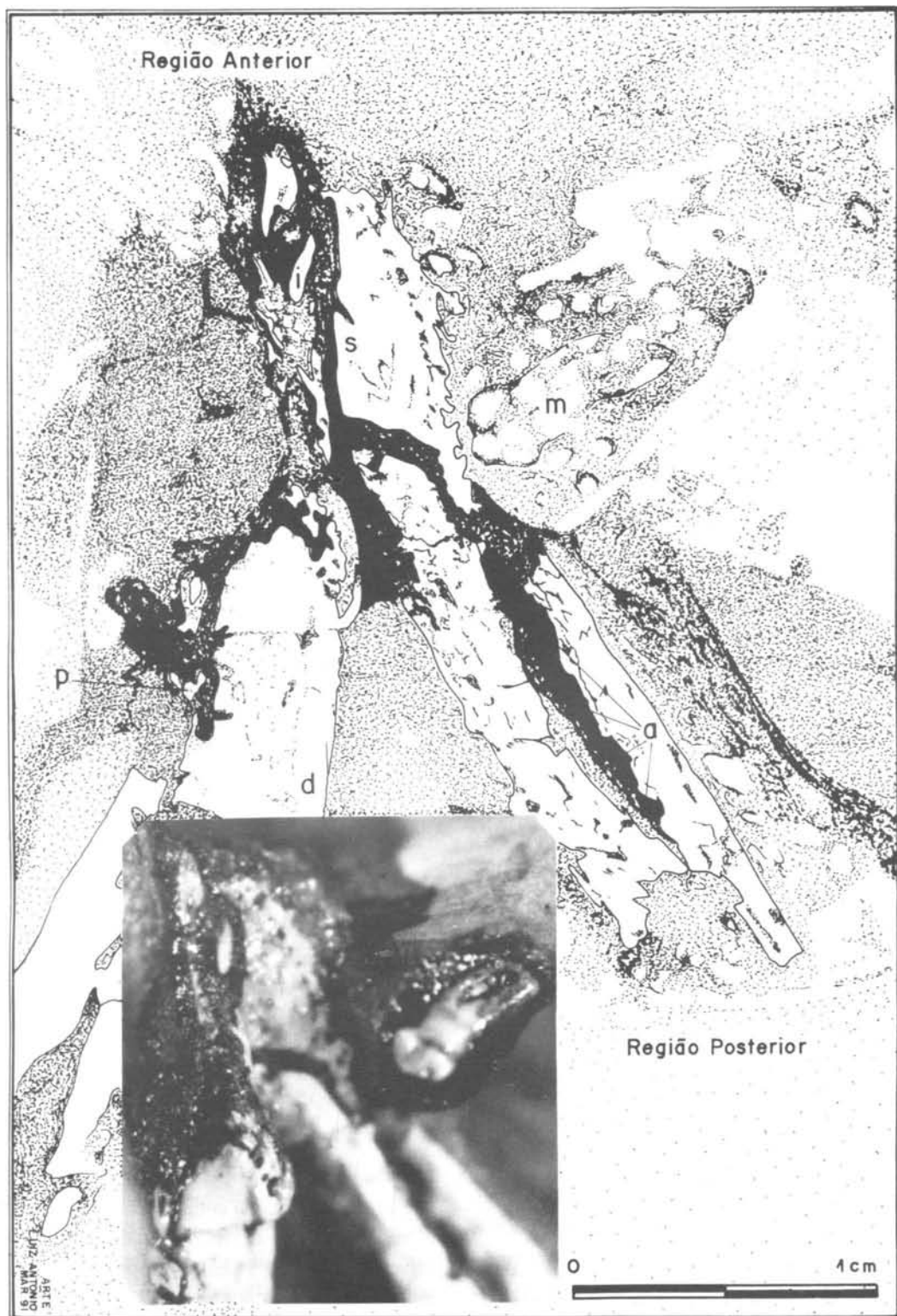


Fig. 4 — Representação esquemática da mandíbula de *Candidodon* (MN-4355-V). (d) dentário; (i) dente incisiforme; (p) dente pré-molariforme; (m) dente molariforme; (a) alvéolo dentário; (s) área da sínfise entre os ramos mandibulares. Na base da ilustração detalhe fotográfico da região anterior da mandíbula de *Candidodon*, com os dentes incisiforme, pré-molariforme e molariforme.



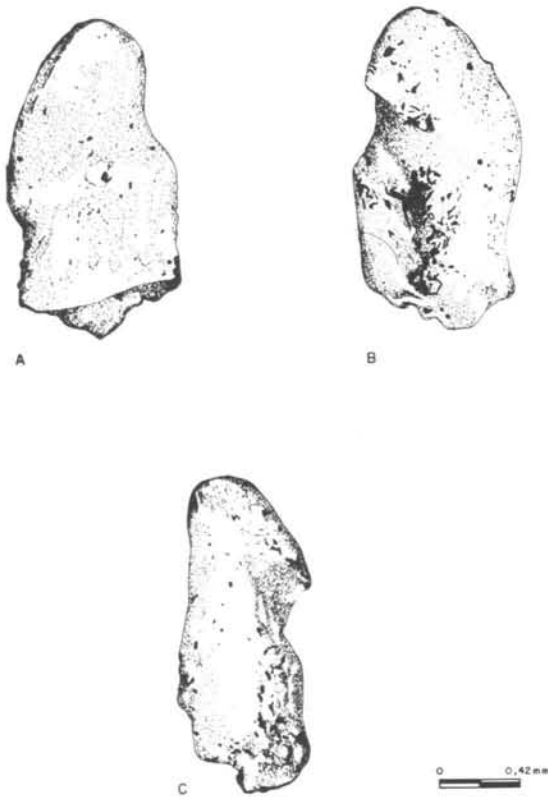


Fig. 5 — *Candidodon itapecuruense*. Dente incisiforme (MN-4152-V). (A) face bucal; (B) face lingual; (C) vista lateral. Desenhos baseados nas ilustrações originais de Carvalho & Campos (1988).

Sua porção terminal possui uma depressão mediana na face lingual, aspecto que também pode ser observado em outros dentes molariformes (Fig. 10).

#### 4 - SISTEMÁTICA

Os notossuquídeos têm sido atribuídos a diferentes subordens dentre os crocodilos. Gasparini (1971) admitiu pertencerem à subordem Mesosuchia; Benton & Clark (1988) propõem uma nova subordem — Metasuchia — para abrangê-los. Na sistemática adotada neste estudo optou-se contudo pela proposição de Bonaparte (1991) para este grupo fóssil.

Subordem: Protosuchia Mook, 1933  
 Infraordem: Notosuchia Gasparini, 1971  
 Família: indet.

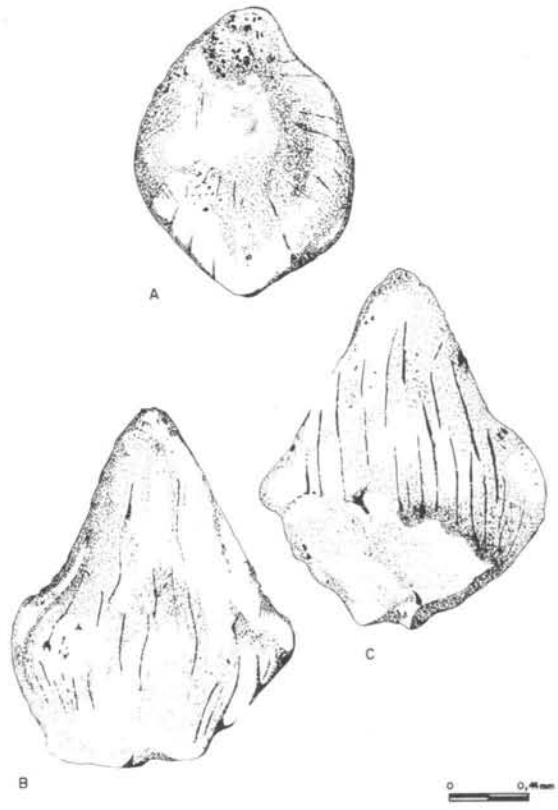


Fig. 6 — *Candidodon itapecuruense*. Dente pré-molariforme (MN-4153-V). (A) superfície oclusal; (B) face lingual; (C) face bucal. Desenhos baseados nas ilustrações originais de Carvalho & Campos (1988).

Gênero: *Candidodon* Carvalho & Campos, 1988

Espécie-tipo: *Candidodon itapecuruense* Carvalho & Campos, 1988

Holótipo: MN 4154-V

#### 4.1 - RELAÇÃO MORFOLÓGICA ENTRE A DENTIFICAÇÃO DOS MAMÍFEROS E A DE *CANDIDODON*

Os fósseis que serviram para a caracterização inicial de *Candidodon* como um mamífero triconodonte foram três dentes isolados, os quais possuíam um aspecto incisiforme, pré-molariforme e molariforme. O holótipo (MN 4154-V), um dente molariforme com raiz única, foi atribuído por Carvalho & Campos (1988) como pertencente a um triconodonte, face à diagnose de Jenkins & Crompton (1979) para os indivíduos desta ordem.

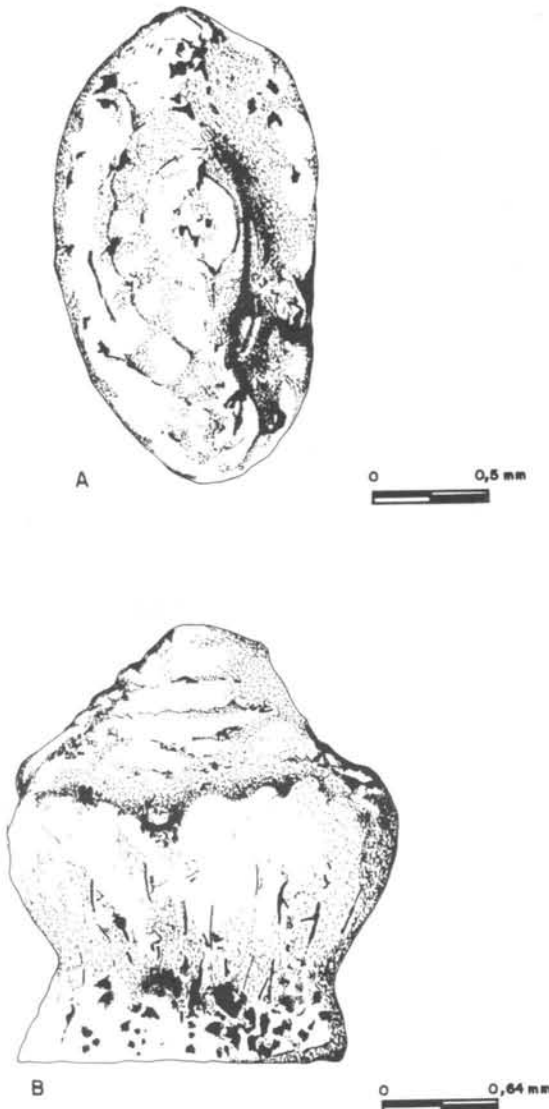


Fig. 7 — *Candidodon itapecuruense*. Dente molariforme. Holótipo (MN-4154-V). (A) detalhe da superfície oclusal; (B) face lingual da coroa.

Ao contrário dos mamíferos, que possuem dentes molares com duas ou mais raízes, os de *Candidodon* possuem uma única raiz, reta e alongada. Porém, na superfície lingual do dente, a porção terminal da raiz possui uma depressão mediana. Em seção, a base da raiz possui forma ovalada ou em “oito” (Fig. 10), sugerindo um aspecto de raiz dupla.

Um caráter que torna *Candidodon* um espécimen com características mamaliformes é a heterodontia. Ao contrário da maioria dos crocodilos,

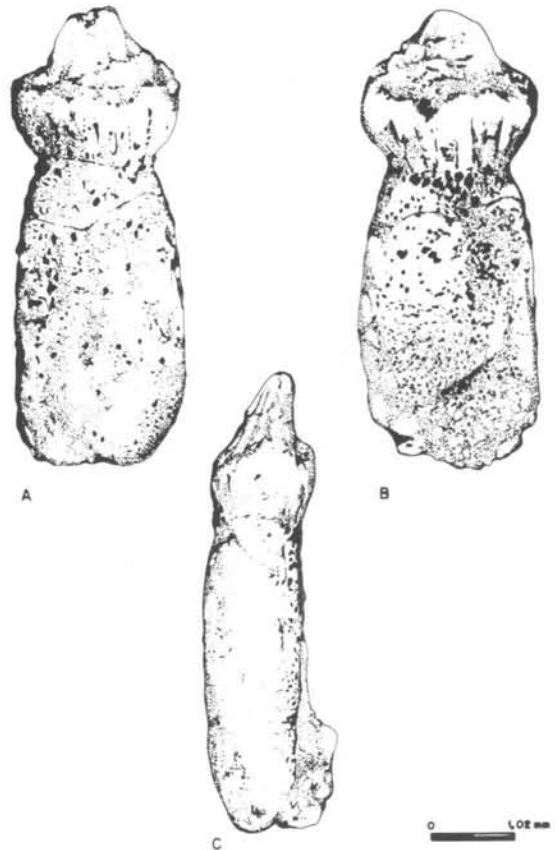


Fig. 8 — *Candidodon itapecuruense*. Dente molariforme. Holótipo (MN-4154-V). (A) face bucal; (B) face lingual; (C) vista lateral.

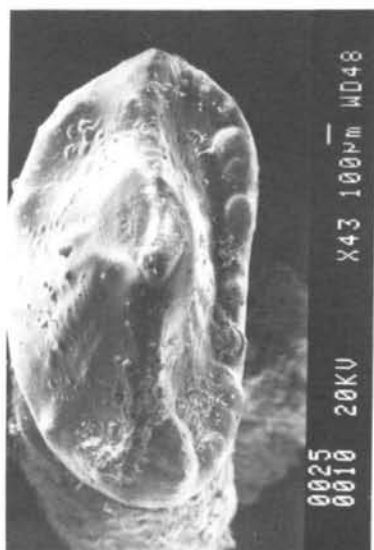
cujos dentes são quase sempre cônicos e unicuspidados, os mamíferos têm os dentes diferenciados ao longo das mandíbulas. *Candidodon* neste aspecto assemelha-se aos mamíferos: a heterodontia, com a complexificação da estrutura dos dentes em direção à região posterior da mandíbula é bem evidente. A este aspecto deve-se ressaltar que a mandíbula seria constituída provavelmente apenas pelo dentário, apesar do presente exemplar estar fragmentado em sua região posterior. Além disso não foi possível o reconhecimento de outros ossos, tais como o esplenial na porção anterior da mandíbula.

#### 4.2 — ANALOGIAS ENTRE *CANDIDODON* E OS NOTOSSÚQUIOS DA AMÉRICA DO SUL E ÁFRICA

Os notossúquios foram definidos como uma infraordem por Gasparini (1971). São crocodilos de crânio e rosto curtos, com fenestras pré-orbitá-



A



B

Fig. 9 — Fotomicrografia (M.E.V.) do holótipo de *Candidodon itapecuruense* (MN-4154-V). (A) face lingual; (B) superfície oclusal com as cúspides e estilos dispostos num cíngulo que percorre a margem interna desde a região anterior à posterior do dente.

rias, narinas terminais de posição horizontal ou bem vertical, com ou sem fenestra maxilo-palatal, órbitas marcadamente laterais, série dentária curta e dentes hipertrofiados nos pré-maxilares ou maxilares. Bonaparte (1991) enquadró a infraordem Notosuchia entre os crocodilos da subordem Protosuchia devido à semelhança com alguns caracteres da morfologia craniana. Tal relação filogenética aos crocodilos mais primitivos já havia também

sido realizada por Gasparini (1971), a qual avaliou que os notossúquios poderiam representar o final de uma linhagem terrestre deste grupo. As espécies atribuídas aos notossúquios são: *Notosuchus terrestris* Smith Woodward, 1896 (família Notosuchidae – Néuquen, Argentina – Coniaciano); *Uruguaysuchus aznarezi* Rusconi, 1933 e *Uruguaysuchus terrai* Rusconi, 1933 (família Uruguaysuchidae – Guichon, Departamento de Paysandú, Uruguai – Cenomaniano); *Araripesuchus gomesii* Price, 1959 (família Uruguaysuchidae – Ladeira do Berenga – Chapada do Araripe, Piauí – Brasil – Aptiano/Albiano); *Comahuesuchus brachybucalis* Bonaparte, 1991 (família Comahuesuchidae – Néuquen, Argentina – Coniaciano).

Em função dos ossos de *Candidodon itapecuruense* restringirem-se à parte da mandíbula e a alguns dentes, as comparações com os notossúquios estarão limitadas aos espécimens que possuam restos esqueléticos análogos.

Nos notossúquios há a participação do esplenial na sínfise mandibular. A região sinfisal das mandíbulas de *Araripesuchus* e *Uruguaysuchus* são muito semelhantes, sendo que em *Araripesuchus* é mais longa e esguia. A mesma relação do esplenial na formação da sínfise mandibular é observada em *Notosuchus*, apesar de ser mais curta que nos gêneros anteriores (Price, 1959). Contudo, em *Candidodon* esta participação do esplenial na sínfise mandibular não foi identificada. Neste fóssil é possível observar a parte interna dos ramos mandibulares direito e esquerdo, não sendo possível o reconhecimento do esplenial. Na formação da sínfise teríamos apenas o dentário dos dois ramos mandibulares num contato muito estreito (Fig. 4).

O gênero *Araripesuchus* é de grande importância para a comparação com *Candidodon*, pois ambos encontram-se em áreas próximas geograficamente (Bacia do Araripe e Bacia do Parnaíba), bem como situam-se numa mesma linha de tempo (Aptiano-Albiano). Ao contrário de *Candidodon*, Price (1959) indica-nos que em *Araripesuchus* o dentário torna-se afilado na região sinfisial, sendo sua superfície lingual nesta área bastante rasa e escavada em calha longitudinal que se aprofunda gradualmente até o limite posterior da sínfise, da

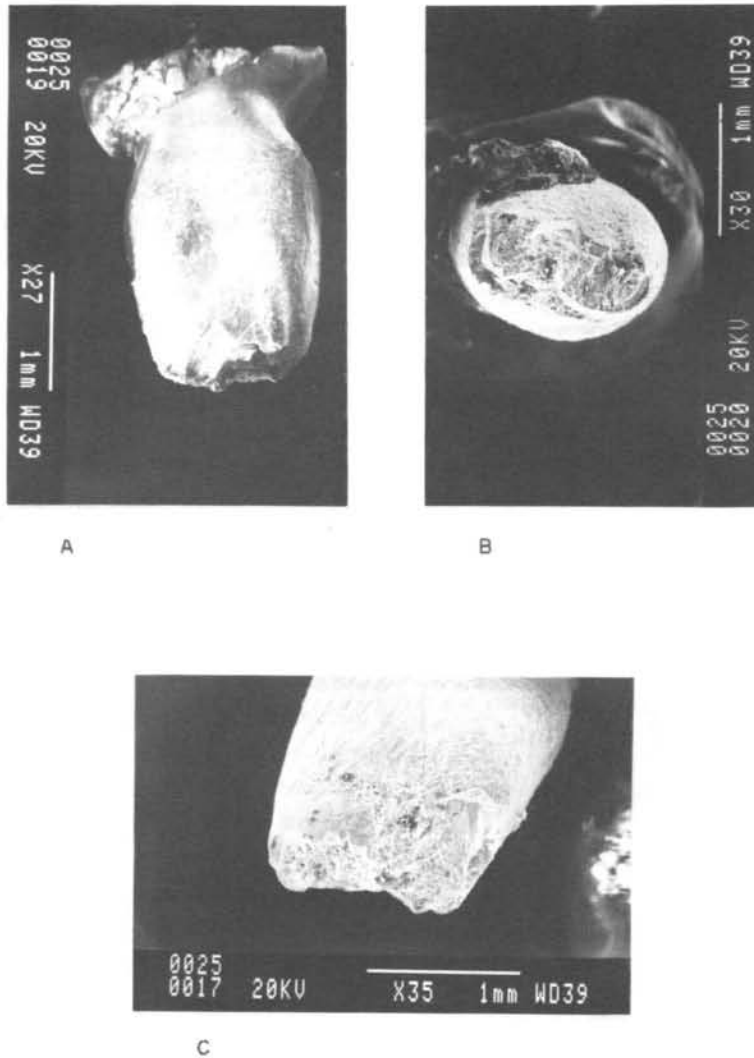


Fig. 10 — Fotomicrografia (M.E.V.) de um dente molariforme de *Candidodon itapecuruense*. (A) superfície lingual do dente; a região próxima à raiz apresenta-se deprimida, formando um sulco amplo na base da raiz unradiculada; (B) detalhe da raiz, e o aspecto bifurcado da base da mesma; (C) vista da base da raiz (MN-4356-V).

qual participam os ossos espleniais. Estes últimos se expandem abruptamente numa lâmina vertical, longa e fina, forrando os ramos mandibulares medianamente até a fossa mandibular. A margem superior desta lâmina atinge o bordo alveolar em toda a sua extensão, e forma a parede interna da valva alveolar. Onde os espleniais recurvam medianamente para formar a sínfise ocorre um forâmen em cada osso. Estes aspectos anatômicos não são encontrados em *Candidodon*.

É importante para a comparação entre estes dois gêneros a análise da estrutura dentária. Em *Araripesuchus* não foi possível a observação das coroas dentárias. Price (1959) identificou quatro dentes pontiagudos e de mesmo comprimento de coroa e diâmetro da raiz na pré-maxila de *Araripesuchus*. Já a maxila consistiria de onze dentes, com considerável diferenciação de tamanho. Os dentes posteriores ao terceiro desta série ("caninos") teriam raízes um tanto comprimidas lateralmente. Em relação aos dentes da mandíbula, Price (1959)

inferiu que estes seriam ao todo cerca de dezesseis. É interessante notar que os alvéolos dentários não são nítidos como em *Candidodon*. No ramo mandibular esquerdo de *Araripesuchus* não se observam os alvéolos para encaixe dos dentes posteriores, sendo apenas uma calha única situada no primeiro terço da mandíbula (Fig. 11B). Há entretanto um caráter marcadamente diferente da estrutura dentária destes dois gêneros. Em *Araripesuchus* os dentes decrescem em tamanho em progressão posterior, o que é bem peculiar deste gênero, não se coadunando nem mesmo com o que se observa em outros notossúquios, como nos gêneros *Notosuchus* e *Uruguaysuchus* (Price, 1959).

Gasparini (1971) na descrição da mandíbula de *Notosuchus* indicou-nos que a sínfise dentária é curta e que dela toma parte o esplenial, sendo os dois ramos mandibulares fortemente divergentes.

Além disso seus dentes estariam implantados em alvéolos muito próximos entre si. O número de dentes mandibulares é dez, ocupando o primeiro terço do comprimento total da mandíbula. Na caracterização de *Notosuchus terrestris* proveniente do Membro Bajo de la Carpa da Formação Colorado (Bacia Neuquina, Argentina – Coniaciano), Bonaparte (1991) considerou que os caracteres derivados da região anterior do crânio desta espécie paralelizavam-se com traços típicos dos mamíferos e terápsidos, e no caso da mandíbula ao de alguns lepidossauros e outros grupos de répteis e mamíferos. A morfologia da mandíbula descrita por Bonaparte (1991) é distinta da de *Candidodon*, pois neste primeiro gênero há lateralmente à fila dentária uma “plataforma dentária” que se estende desde o bordo externo dos alvéolos até a parte externa do dentário, fazendo com que a fila de dentes

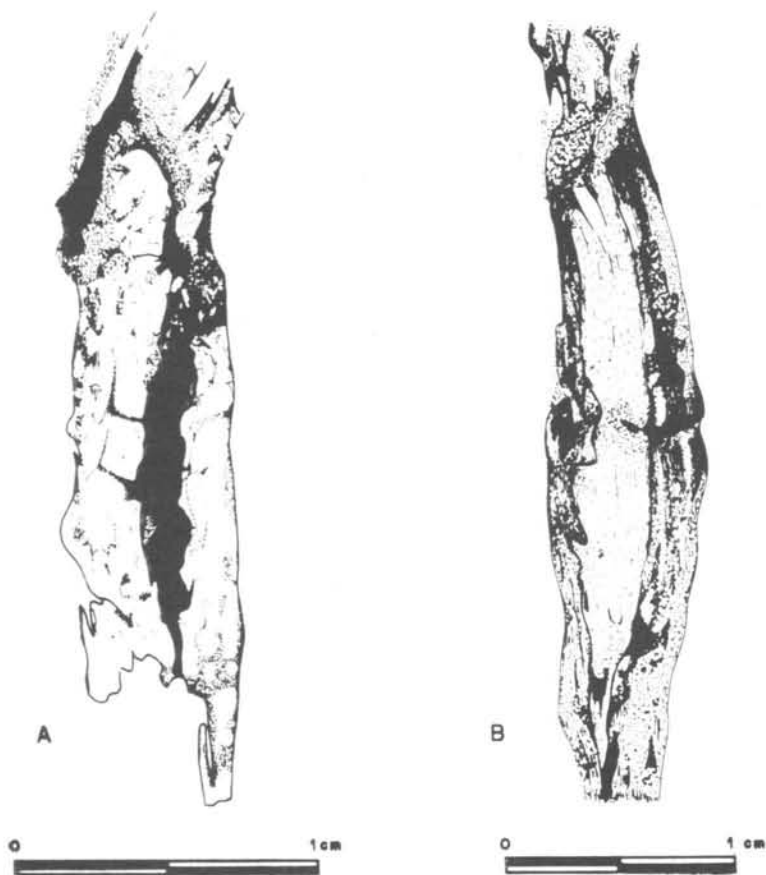


Fig. 11 — (A) alvéolos do ramo mandibular direito de *Candidodon itapecuruense* (MN-4355-V). (B) detalhe do ramo mandibular esquerdo, na região de inserção dos dentes posteriores (alvéolos) de *Araripesuchus gomesii* (DGM 423-R).



mandibulares fique afastada do bordo externo do dentário. Este aspecto foi interpretado como uma adaptação especial para o desenvolvimento de tecidos que fecham a cavidade bucal, coadunando à função mastigatória e evitando perdas de alimentos durante o processamento na boca.

*Candidodon* possui pelo menos três tipos bem distintos de dentes (Figs. 5, 6 e 7) que se diferenciam progressivamente da região anterior à posterior da mandíbula (Fig. 4). Bonaparte (1991) reconheceu apenas dois tipos de dentes em *Notosuchus*: os mais anteriores seriam cilíndricos e alongados; os restantes teriam uma seção oblonga, com a superfície externa desgastada, dispostos num plano linear, ântero-posteriormente ao longo da fila de dentes.

Bonaparte (1991) estudou uma nova espécie de notossúquio da Formação Colorado (Bacia Neuquina, Argentina), oriunda do mesmo contexto estratigráfico que *Notosuchus terrestris*, denominando-a de *Comahuesuchus brachybucalis*. Sua mandíbula possui os dois dentários unidos numa sínfise ampla, de contorno anterior bem arredondado, não se observando dentes posteriores aos caniniformes mandibulares. Um aspecto muito distinto da região sinfisial de *Candidodon*. Além disso, em *Comahuesuchus* o dente caniniforme é grande, alojando-se numa ampla fossa paracanina, sendo que o processo alveolar do mesmo é bem marcado. No bordo mandibular forma-se assim uma concavidade que se acomoda em uma saliência ventral do bordo posterior do maxilar.

Clark *et alii* (1989) descreveram do Cretáceo Inferior do Malawi (Dinosaur Beds, Karonga District - Malawi) um crocodilo notossúquio cuja dentição apresentava uma extrema heterodontia e dentes de morfologia complexa e multicuspídeos. Além das peculiaridades da estrutura dentária, a superfície de articulação entre o crânio e a mandíbula possibilitaria movimentos ântero-posteriores da mandíbula, aspecto incomum para os crocodilos.

Os dentes descritos por Clark *et alii* (1989) possuem uma estrutura muito semelhante aos de *Candidodon* (Fig. 9). Tal fato já havia sido notado por Jacobs *et alii* (1990), quando da avaliação da associação faunística em que são encontrados estes

crocodilos do Malawi. Tais dentes compreendem formas molariformes, com uma superfície oclusal de contorno ovóide e com uma pronunciada cúspide central e um cingulo cuspidado. Os dentes da mandíbula são muito semelhantes aos do maxilar. Há uma progressiva diferenciação dentária, com um aumento crescente do tamanho do cingulo nos dentes mais posteriores. Ocorre uma crista que se estende do ápice da cúspide central até sua superfície anterior, sendo que esta dispõe-se anteriormente. A raiz é única, com uma implantação do tipo tecodonte, havendo ocasionalmente uma depressão vertical e ampla na superfície lingual. Clark *et alii* (1989) e Jacobs *et alii* (1990) não indicaram o padrão de sínfise dentária dos ramos mandibulares. Desta forma uma comparação de maior detalhe com os restos fossilizados de *Candidodon* é inviável.

#### 5 - COMPARAÇÃO DE CANDIDODON COM OUTROS CROCODILOS DO CRETÁCEO BRASILEIRO

A dentição dos notossuquídeos é bastante especializada, normalmente com acentuada diferenciação dentária, o que os torna um grupo de crocodilos muito peculiar.

Os crocodilos fósseis de unidades cretácicas do Brasil têm sem exceção dentição e estrutura dentária distinta de *Candidodon*. Proveniente do Grupo Bauru (Cretáceo Superior, Estado de São Paulo), foi interpretado como um provável notossúquio o gênero *Sphagesaurus* através de dentes com coroa e raiz comprimidas lateralmente (Price, 1950). Estes dentes, além do grande tamanho (coroa com 10-18,5 mm e comprimento total de 36,8 mm) possuem uma coroa com espessa camada de esmalte, com carenas irregularmente espaçadas e em cuja face posterior há uma quilha proeminente com pequenos tubérculos. Os dentes são dispostos de tal forma que o desgaste resultante da oclusão com seus pares opostos superiores produzem o bizelamento da quilha posterior. Não existe semelhança estrutural entre os dentes de *Sphagesaurus* e os de *Candidodon*. Além das dimensões discrepantes não existe a formação de um cingulo com estilos em *Sphagesaurus*. Seus dentes triangulares,

com bordos serrilhados e longas estrias longitudinais a partir do ápice, não têm qualquer aspecto que os paralelizem com *Candidodon* ou com outros notossúquios, o que levou inclusive Gasparini (1971) a excluí-los da infraordem Notosuchia. Anteriormente Kuhn (1968) os incluiu na nova família Sphagesauridae, opinião que não foi corroborada por outros autores (Zulma Gasparini, informação pessoal).

Outros crocodilos freqüentes no Cretáceo brasileiro são os subbecossúquios e peirosauros. No Brasil ocorrem as espécies *Baurusuchus pachecoi* Price, 1945 e *Peirosaurus tormini* Price, 1955. Apesar de serem de áreas geográficas distintas (Paulo de Faria-SP e Uberaba-MG, respectivamente), ambos foram encontrados em rochas do Cretáceo Superior, pertencentes ao Grupo Bauru.

Além da diferenciação dentária observada nestas duas espécies, em *Baurusuchus pachecoi* os dentes têm as quinas anteriores e posteriores finamente serrilhadas, dando o aspecto de dentes de tetrápodos. A mandíbula é muito forte, alta e com a sínfise reforçada, sendo que os espleniais (muito desenvolvidos) unem-se em sutura nesta (Price, 1945). Já a espécie *Peirosaurus tormini* tem, segundo Price (1955), os dentes da maxila e os posteriores do dentário providos de coroas baixas, comprimidas lateralmente e com quilhas anteriores e posteriores finamente serrilhadas. Estas coroas são de forma espatulada, convexas na face labial e quase planas na face lingual. Há uma constricção acentuada da dentina na base da coroa, o que torna esta mais proeminente, especialmente na base das quilhas. Price (1955) considerou que estes dentes assemelhavam-se aos de *Uruguaysuchus*, exce-tuando-se pela constricção observada neste gênero, que ocorre ainda na coroa, enquanto que em *Peirosaurus* a constricção localiza-se inteiramente na dentina da raiz. Apesar de alguns dos dentes de *Peirosaurus* assemelharem-se na morfologia geral aos dentes molariformes de *Candidodon*, são muito mais espatulados, têm o rebordo da coroa serrilhado, e não possuem cingulo ou estilos.

## 6 - ASPECTOS DA PALEOGEOGRAFIA E DA PALEOFAUNA CROCODILIANA DO CRETÁCEO SUL-AMERICANO

Durante o Cretáceo Inferior a placa sul-americana ainda encontrava-se conectada com a africana, apesar do franco tectonismo atuante em todo o hemisfério sul.

A desconexão geográfica do continente Gondwana da região situada no hemisfério norte produziu uma fauna de tetrápodos única, com espécies, gêneros, famílias e mesmo infraordens sem paralelos fora do contexto gondwânico (Bonaparte, 1986).

Os crocodilos sul-americanos, como répteis terrestres, são uma das evidências desta fauna singular, cujas identidades e relações filogenéticas são muito próximas aos dos indivíduos encontrados na África. Segundo Bonaparte (1978), o conjunto de crocodilos cretácicos da América do Sul é praticamente constituído por formas de hábitos mais terrestres que anfíbios, o que pode ser relacionado à persistência de caracteres muito primitivos. Gasparini *et alii* (1991) apresentaram uma revisão desta fauna crocodiliana, analisando o contexto paleobiogeográfico das diversas ocorrências fósseis da América do Sul e África.

A presença do crocodilo terrestre *Araripesuchus*, descrito originalmente de rochas da Formação Santana (Bacia do Araripe), no Cretáceo Inferior da Nigéria (Formação Elrhaz) corroboraria segundo Buffetaut & Taquet (1979) a existência de uma comunidade faunística única entre a América do Sul e África até o Aptiano. Este fato foi interpretado como a permanência de uma ligação terrestre, sem a completa conexão entre o Atlântico Sul e o Atlântico Norte.

A reinterpretação de *Candidodon* como notossúquio e os fósseis descritos do continente africano por Clark *et alii* (1989) e Jacobs *et alii* (1990) são fortes indícios desta comunidade faunística única, segmentada e individualizada a partir do Cretáceo Superior, com o completo rompimento das placas da América do Sul e da África.

## 7 – CONCLUSÃO: AS PECULIARIDADES DE CANDIDODON

Este fóssil possui caracteres sem dúvida alguma muito singulares. A heterodontia, com dentes marcadamente distintos e de uma complexidade crescente ao longo da mandíbula, atingindo um estágio molariforme, é um de seus aspectos mais importantes.

Os dentes com estrutura molariforme, tendo cingulo, cúspides, estilos e raiz uniradiculada ocorrem também entre os notossúquios, sendo que em *Candidodon* há a possibilidade de um início de bifurcação da raiz. Porém, na sínfise dentária não foi identificado o esplenial – osso que a forma juntamente com o dentário neste grupo de crocodilos.

Entretanto, as estreitas relações morfológicas entre a estrutura dentária de *Candidodon* e a de um crocodilo do Malawi considerado como notossúquio tornam mais adequada sua classificação como um membro desta infraordem.

## 8 – AGRADECIMENTOS

Aos Professores Antonio Carlos M. Macedo e Cândido S. Ferreira (Museu Nacional/UFRJ) pela cessão do material fossilífero. Aos professores José Fernando Bonaparte (Museu Bernardino Rivadavia, Buenos Aires) e Zulma Gasparini (Museo de La Plata, La Plata) pelas críticas e sugestões. Aos professores Dale Winkler e Louis Jacobs (Southern Methodist University, Dallas) pelas informações sobre os notossúquios africanos. Aos geólogos Diógenes de Almeida Campos e Déa Regina Bouret Campos (Seção de Paleontologia – DNPM) pelo acesso ao material fossilífero pertencente à coleção de paleontologia de vertebrados. À geóloga Elizabete Pedrão (CENPES – Petrobrás) pela análise do material palinológico. A Luiz Antonio S. Ferro (IGEO/UFRJ) pelo auxílio na preparação das ilustrações. O apoio financeiro e em infraestrutura fornecidos pela Universidade Federal do Rio de Janeiro, Fundação Universitária José Bonifácio, Secretaria de Cultura do Estado do Maranhão e CENPES – Petrobrás, possibilitaram a realização deste estudo.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BENTON, M. J. & CLARK, J. M., (1988), Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*, volume I: Amphibians, Reptiles, Birds (M.J. Benton editor). Systematics Association Special Volume, nº 35A, p. 295-338. Clarendon Press, Oxford.
- BONAPARTE, J. F., (1978), *El Mesozoico de America del Sur y sus tetrapodos*. Opera Lilloana 26, Fundacion Miguel Lillo, Tucuman, 596 p.
- BONAPARTE, J. F., (1986), History of the terrestrial Cretaceous vertebrates of Gondwana. In: Congreso Argentino de Paleontologia y Bioestratigrafia, 4, *Atas...* Mendoza, Argentina, 1986, v. 2, p. 63-95.
- BONAPARTE, J. F., (1987), Descubrimientos de importantes fósiles em Patagonia, Argentina. *Interciencia*, **12** (6): 311-313.
- BONAPARTE, J. F., (1991), Los vertebrados fosiles de la Formacion Rio Colorado, de la Ciudad de Neuquén y cercanias, Cretacico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, Paleontologia, **4** (3): 17-123.
- BUFFETAUT, E. & TAQUET, P., (1979), An early Cretaceous terrestrial crocodylian and the opening of the South Atlantic. *Nature*, **280** (5722): 486-487.
- CAMPBELL, D. F., (1949), Revised report on the reconnaissance geology of the Maranhão Basin, Belém, Petrobrás (Rept. 7), RENOR 93, *Relatório Interno*, 117 p.
- CARVALHO, I. S. & CAMPOS, D. A., (1988), Um mamífero triconodonte do Cretáceo Inferior do Maranhão, Brasil. *An. Acad. bras. Ci.*, **60** (4): 437-446.
- CLARK, J. M.; JACOBS, L. L. & DOWNS, W. R., (1989), Mammal-like dentition in a Mesozoic crocodylian. *Science*, **244**: 1064-1066.
- GASPARINI, Z. B., (1971), Los Notosuchia del Cretacico de America del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana*, **8** (2): 83-103.
- GASPARINI, Z. B.; CHIAPPE, L. M. & FERNANDEZ, M., (1991), A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11** (3): 316-333.
- JACOBS, L. L.; WINKLER, D. A.; KAUFULLU, Z. M. & DOWNS, W. R., (1990), The dinosaur beds of Northern Malawi, Africa. *National Geographic Research*, **6** (2): 196-204.

- JENKINS JR., F. A. & CROMPTON, A. W., (1979), Triconodonta. In: LILLENGRAVEN, J.A.; KIELAN-JAWOROWSKA, Z. & CLEMENS, W.A., eds. *Mesozoic Mammals*. University of California Press, p. 74-90.
- KUHN, O., (1968), Die vorzeitlichen krokodile. Verlag Oeben, Munchen, 124 p.
- PRICE, L. I., (1945), *A new reptile from the Cretaceous of Brazil*. Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional da Produção Mineral. Notas preliminares e estudos, nº 25, 8 p., 1 estampa.
- PRICE, L. I., (1950), On a new crocodylian, *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the State of São Paulo, Brazil. *An. Acad. bras. Ci.*, **23** (1): 77-85.
- PRICE, L. I., (1955), Novos crocodilídeos dos arenitos da Série Bauru, Cretáceo do Estado de Minas Gerais. *An. Acad. bras. Ci.*, **27** (3): 487-501.
- PRICE, L. I., (1959), *Sobre um crocodilídeo notossúquio do Cretácico brasileiro*. Departamento Nacional da Produção Mineral. Divisão de Geologia e Mineralogia. 55 p. (Boletim nº 188).