



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Câmpus de São José do Rio Preto

Paulo Roberto da Silva

**Convergência funcional entre os crocodilianos de rostró curto
Paleosuchus (Alligatoridae) e *Osteolaemus* (Crocodylidae) com
base em Análise de Elementos Finitos**

São José do Rio Preto
2024

Paulo Roberto da Silva

**Convergência funcional entre os crocodilianos de rostró curto
Paleosuchus (Alligatoridae) e *Osteolaemus* (Crocodylidae) com
base em Análise de Elementos Finitos**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Orientador: Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro
Coorientador: Dr. Giovanne Mendes Cidade

São José do Rio Preto
2024

S586c Silva, Paulo Roberto da
Convergência funcional entre os crocodilianos de rostró curto *Paleosuchus* (*Alligatoridae*) e *Osteolaemus* (*Crocodylidae*) com base em Análise de Elementos Finitos / Paulo Roberto da Silva. -- São José do Rio Preto, 2024
86 f. : il., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto
Orientador: Felipe Chinaglia Montefeltro
Coorientador: Giovanna Mendes Cidade

1. Oreinirostria. 2. Mandíbula. 3. Maxila. 4. Platirostria. 5. Stress. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências Letras e Ciências Exatas, São José do Rio Preto. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

Paulo Roberto da Silva

**Convergência funcional entre os crocodilianos de rostró curto
Paleosuchus (Alligatoridae) e *Osteolaemus* (Crocodylidae) com
base em Análise de Elementos Finitos**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de São José do Rio Preto.

Financiadora: CAPES

Comissão Examinadora

Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro
UNESP – Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira
Orientador

Dr. Julian Cristian Gonçalves Silva Junior
UNESP – Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira

Dr. Thiago Schineider Fachini
USP– Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto

São José do Rio Preto
25 de abril de 2024

Este trabalho é dedicado a todos que me incentivaram
durante minha vida acadêmica.

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos meus pais por toda a motivação durante meu desenvolvimento. Agradeço aos meus amigos pessoais, que muitas vezes foram meu alicerce e não me deixaram desanimar.

Ao meu orientador Prof. Dr. Felipe Montefeltro, pela paciência e por todos os conhecimentos repassados desde a iniciação científica, além dos colegas de laboratório Juan, Gabriel, Guilherme e Giovanne, por formarem uma rede de apoio muito importante na construção do meu aprendizado.

Ao Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, especialmente ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade pela oportunidade e todo o apoio que precisei durante o Mestrado.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, à qual agradeço pelo financiamento.

RESUMO

A morfologia do crânio dos crocodilianos (Crocodyliformes, Crocodylia) se modificou profundamente ao longo da história evolutiva do grupo, sendo que tais mudanças foram atribuídas a diversos fatores como a hidrodinâmica e hábitos de predação. Os crânios de morfologia platirostrais, achatados dorsoventralmente, são observados na maioria dos táxons vivos, como em *Alligator*, *Caiman*, e *Crocodylus*, enquanto que a morfologia oreinirostral, elevada dorsoventralmente, são característicos apenas dos táxons *Paleosuchus* (Alligatoridae) e *Osteolaemus* (Crocodylidae). *Paleosuchus* habita o continente sul-americano, enquanto *Osteolaemus*, é endêmico das florestas tropicais africanas. Esta peculiaridade entre ambos é considerada exemplo de convergência evolutiva, ou seja, a morfologia craniana foi obtida independentemente através de pressões seletivas similares, porém não há estudos que visam a coleta de evidências que corroborem esta hipótese. Assim, o objetivo deste trabalho é utilizar modelagem *in silico* com base em reconstruções tridimensionais craniomandibulares de *Paleosuchus* e *Osteolaemus*, visando reconhecer padrões morfofuncionais convergentes. Para isso, foi empregado a Análise de Elementos Finitos nos dois táxons alvos e uma série de táxons de Crocodylia, para modelar cenários biomecânicos extrínsecos (respostas dos modelos as forças externas) e intrínsecos (forças musculares adutoras da mandíbula). Posteriormente, decodificar a interpretação destes cenários em gradiente de cores com intuito de identificar padrões e quantificar o *stress* de Von Mises para cada cenário. *Osteolaemus* e *Paleosuchus* registraram similaridade em distribuições de *stress* no crânio e divergiram de táxons com outras morfologias cranianas. *Osteolaemus* também registra uma proximidade relevante com Alligatoridae, reforçando a hipótese de a forma deste táxon ser similar aos aligatorídeos. Entretanto, a mandíbula de *Paleosuchus* exibiu um padrão único de *stress*, assemelhando-se aos demais apenas no cenário *shake*. A mandíbula é uma estrutura intimamente ligada com forças musculares provenientes da predação, e não possui funções extras como a proteção de órgãos do crânio. A presença de hábitos mais terrestres tornou a mandíbula de *Paleosuchus* distinta dos demais táxons. Portanto, a convergência funcional entre *Osteolaemus* e *Paleosuchus* no presente trabalho limitou-se ao crânio.

Palavras-chave: Oreinirostralia. Mandíbula. Maxila. Platirostralia. *Stress*.

ABSTRACT

The morphology of crocodilian skull (Crocodyliformes, Crocodylia) has changed profoundly throughout the evolutionary history of the group. Such changes have been attributed to several factors such as hydrodynamics and predatory habits. Skulls presenting platyrostral morphology, i.e. dorsoventrally flat, are observed in most living taxa, including *Alligator*, *Caiman* and *Crocodylus*, while oreinirostral morphology, i.e. dorsoventrally high, are observed only in *Paleosuchus* (Alligatoridae) and *Osteolaemus* (Crocodylidae). *Paleosuchus* inhabits the South American continent, while *Osteolaemus* is endemic to African rainforests. This peculiarity between the two is considered an example of evolutionary convergence, i.e., cranial morphology was obtained independently through similar selective pressures. However, there are no studies that aim to collect evidence that corroborates this hypothesis. So, the objective of this work is to apply *in silico* modeling based on three-dimensional craniomandibular reconstructions of *Paleosuchus* and *Osteolaemus*, aiming to recognize convergent morphofunctional patterns. For this, Finite Element Analysis was used on the two target taxa and a series of additional crocodilian taxa, to model extrinsic (model responses to external forces) and intrinsic (jaw adductor muscle forces) biomechanical scenarios, decoding these scenarios in gradient of colors in order to identify patterns and quantify Von Mises stress for each scenario. *Osteolaemus* and *Paleosuchus* recorded similarity in stress distributions in the skull and diverged from taxa with different cranial morphologies. *Osteolaemus* also records a relevant proximity to Alligatoridae, reinforcing the hypothesis that the form of this taxon is similar to what is observed in alligatorids. However, the jaw of *Paleosuchus* exhibited a unique stress pattern, resembling the others only in the shake scenario. The jaw is a structure closely linked to muscular forces arising from predation, as it does not have extra functions such as protecting skull organs, therefore, the presence of more terrestrial habits made the jaw of *Paleosuchus* distinct from other taxa. Consequently, the functional convergence between *Osteolaemus* and *Paleosuchus* is limited to the skull.

Keywords: Oreinirostry. Jaw. Maxilla. Platyrostry. Stress.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 – Filogenia de Crocodyliformes, seta vermelha indica o grupo Crocodylia	14
Figura 2 – Representação da morfologia oreinirostral. Representação da morfologia platirostral. Oreinirostral <i>Sphenosuchus</i> (after Walker, 1990), lateral e dorsal. Platirostral <i>Alligator mississippiensis</i> , lateral e dorsal	15
Figura 3 – Indivíduos de <i>Paleosuchus palpebrosus</i> e <i>Osteolaemus tetraspis</i>	16
Figura 4 – Representação horizontal dos músculos da câmara adutora esquerda de <i>Alligator mississippiensis</i>	20
Figura 5 – Posição dos vetores de força que compõem os cenários extrínsecos de flexões (setas verdes), <i>pull-back</i> (setas vermelhas), <i>shake</i> (setas azul-ciano) e <i>twist</i> (setas rosas).	21
Figura 6 – Análise de Elementos Finitos descrita passo-a-passo	22
Figura 7 - Cenários extrínsecos de flexão bilateral maxilar e pré-maxilar do crânio de <i>P. palpebrosus</i>	24
Figura 8 – Cenários extrínsecos de <i>head-twist</i> e <i>skull-shake</i> do crânio de <i>P. palpebrosus</i> .	25
Figura 9 – Cenários extrínsecos de <i>pull-back</i> maxilar e pré-maxilar do crânio de <i>P. palpebrosus</i> .	26
Figura 10 – Cenários extrínsecos de flexão unilateral maxilar e pré-maxilar do crânio de <i>P. palpebrosus</i> .	27
Figura 11 – Cenários extrínsecos de <i>jaw-twist</i> e <i>jaw-shake</i> em <i>P. palpebrosus</i> .	28
Figura 12 – Cenário extrínseco de <i>pull-back</i> dentário em <i>P. palpebrosus</i>	29
Figura 13 – Cenários intrínsecos de mordida bilateral e unilateral no osso dentário de <i>P. palpebrosus</i>	30
Figura 14 – Cenários extrínsecos de flexão bilateral maxilar e pré maxilar do crânio de <i>O. tetraspis</i>	31
Figura 15 – Cenários extrínsecos de <i>head-twist</i> e <i>skull-shake</i> do crânio de <i>O. tetraspis</i>	32
Figura 16 – Cenários extrínsecos de <i>pull-back</i> maxilar e pré-maxilar do crânio de <i>O. tetraspis</i> .	33

Figura 17 – Cenários extrínsecos de flexão unilateral maxilar e pré-maxilar do crânio de <i>O. tetraspis</i> .	34
Figura 18 - Cenários extrínsecos de <i>jaw-twist</i> e <i>jaw-shake</i> em <i>O. tetraspis</i>	35
Figura 19 - Cenário extrínseco de <i>pull-back</i> dentário em <i>O. tetraspis</i>	36
Figura 20 – Cenários intrínsecos de mordida bilateral e unilateral no osso dentário de <i>O. tetraspis</i>	37
Figura 21 – Média de Von Mises dos cenários extrínsecos do crânio e mandíbula	39
Figura 22 – Média de Von Mises dos cenários intrínsecos da mandíbula	40
Figura 23 – Taxas rápidas de evolução ecomorfológica em crocodilomorfos	43

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Detalhes referentes às CTs dos espécimes de crocodilianos utilizados **18**

Tabela 2 – Comprimento dos crânios (cm) e força de mordida calculada no quarto dente da mandíbula (newtons) **23**

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

FEA	Análise de Elementos Finitos
CTs	Tomografias Computadorizadas
s.n.	Sem Número
HUPE	Hospital Universitário Pedro Ernesto
UERJ	Universidade do Estado do Rio de Janeiro
FFCLRP	Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
USP	Universidade de São Paulo
LPRP	Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto
FMNH	<i>Field Museum of Natural History</i>
UMMZ-herps	<i>University of Michigan Museum of Zoology – Herpetology Division</i>
TMM	<i>Texas Memorial Museum</i>
MNRJ	Museu Nacional do Rio de Janeiro
NMB	<i>National Museum of the Bahamas</i>
MAME	<i>m. adductor mandibulae externus</i>
MAMP	<i>m. adductor mandibulae posterior</i>
MPSTs	<i>m. pseudotemporalis superficialis</i>
MPTD	<i>m. pterygoideus dorsalis</i>
MPTV	<i>m. pterygoideus ventralis</i>

LISTA DE SÍMBOLOS

cm Centímetro

mm Milímetro

N Newtons

GPa Gigapascal

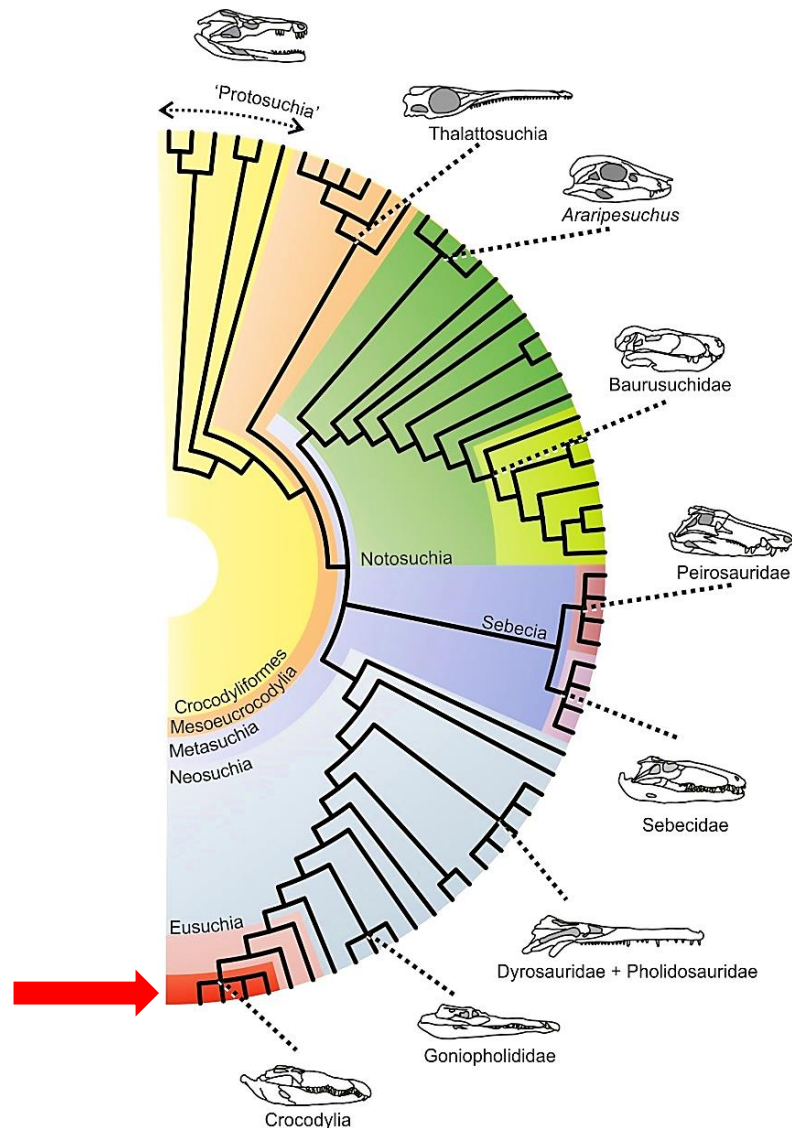
SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	METODOLOGIA	17
2.1	Tomografias Computadorizadas (CTs)	17
2.2	Segmentação e Análise de Elementos Finitos	18
3	RESULTADOS	23
3.1	<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	23
3.2	<i>Osteolaemus tetraspis</i>	30
4	DISCUSSÃO	38
5	CONCLUSÕES	44
	REFERÊNCIAS	45
	APÊNDICE A – Cenários Biomecânicos de <i>C. latirostris</i>, <i>C. rhombifer</i>, <i>M. cataphractus</i>, <i>M. niger</i> e <i>T. schlegelii</i>	50
	APÊNDICE B – Estruturas Anatômicas Presentes em Imagens	85

1 INTRODUÇÃO

Atualmente, Crocodylia são os táxons vivos de três grupos que se diferenciaram durante o Cretáceo: Gavialoidea, Crocodyloidea e Alligatoroidea, compreendendo cerca de 23 espécies (Grigg & Kirshner, 2015) distribuídas ao longo da zona intertropical terrestre, sendo estes caracterizados como predadores semiaquáticos de emboscada (Kuzmin *et al.* 2021; Murray *et al.* 2019; Grigg & Kirshner, 2015; Shirley *et al.* 2014; Hekkala *et al.* 2011; Oaks, 2011; McAliley *et al.* 2006). O crânio acinético altamente modificado é uma das características típicas dos crocodilianos vivos e seus parentes extintos, agrupados no grande grupo Crocodyliformes (Figura 1) (Kuzmin *et al.* 2021; Pol *et al.* 2013; Iordansky, 1973; Langston, 1973). A morfologia craniana observada dentro dos representantes vivos dos Crocodylia retrata uma configuração única resultante de mudanças morfológicas ao longo da história evolutiva do grupo, apresentando maiores alterações morfológicas do que o pós-crânio (Brochu, 2001). A caixa craniana sólida e o palato estão entre as principais mudanças que ocorreram durante a evolução dos crocodilomorfos e podem ser relacionadas ao aumento na força de mordida (Erickson *et al.* 2012; Pol *et al.* 2013; Langston, 1973). O registro fóssil revela táxons carnívoros terrestres predadores de topo, pequenos herbívoros, onívoros rápidos, piscívoros marinhos e macropredadores (Benton & Clark, 1988, Stubbs *et al.* 2021, Bronzati *et al.* 2015). As ligações entre a morfologia e ecologia dos Crocodyliformes e crocodilianos, particularmente as modificações no formato do crânio, mandíbula, biomecânica e alimentação, significam que a ecomorfologia do grupo fornece um estudo de caso perfeito para explorar os papéis das oportunidades ecológicas na condução e restrição da inovação adaptativa e radiação evolutiva (Gignac *et al.* 2019; Gignac & O'Brien, 2016; Brochu, 2003).

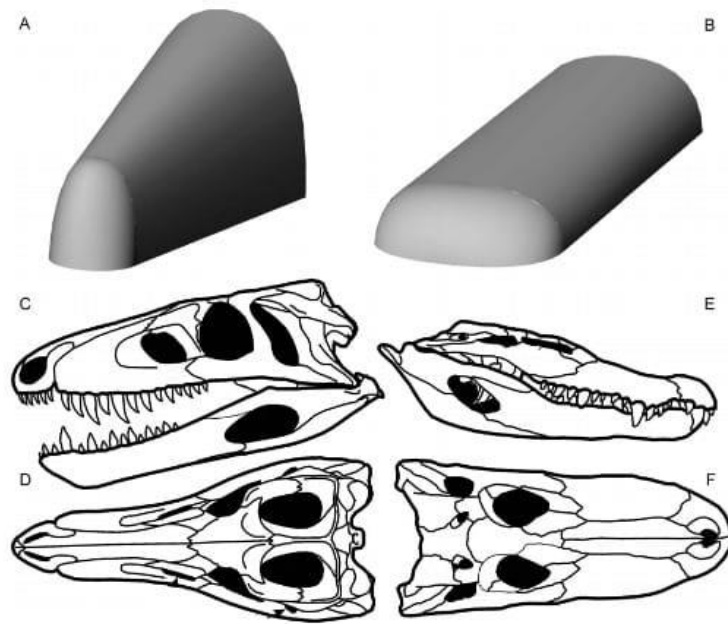
Figura 1 – Filogenia de Crocodyliformes. A seta vermelha indica o grupo Crocodylia. Fonte: Montefeltro *et al.* (2016).



O espectro morfológico observado entre os elementos craniomandibulares dos táxons de Crocodylia é interpretado como reações a hidrodinâmica e força, em que os crânios longos estão relacionados a maior velocidade e permitem a captura de presas ágeis e diminutas, enquanto crânios menores e largos facilitam captura de presas resistentes e grandes, porém lentas (Busbey, 1995). A maior parte dos crocodilianos vivos não possuem morfologias extremas, e sim, associam-se à categoria de crânios achatados dorsoventralmente, denominados platirostrais (Figura 2), associados como adaptação aos hábitos semiaquáticos (Wilberg, 2017; Brochu, 2001). Esta morfologia platirostral foi inicialmente interpretada como exemplo de

resistência as torções durante a predação, porém, testes biomecânicos mostraram que as morfologias oreinirostrais, dorsoventralmente alongadas (Figura 2), são quase sempre melhores em distribuir o estresse pelo crânio (Morris *et al.* 2021; Drumheller *et al.* 2019; McHenry *et al.* 2006; Busbey, 1995).

Figura 2 – Representação da morfologia oreinirostral (a). Representação da morfologia platirostral (b). Oreinirostral *Sphenosuchus* (after Walker, 1990), lateral (c) e dorsal (d). Platirostral *Alligator mississippiensis*, lateral. (e) e dorsal (f). Adaptado de Rayfield & Milner (2008).



Somente dois gêneros de crocodilianos vivos apresentam morfologia craniana do tipo oreinirostral, *Paleosuchus* da linhagem Alligatoridae e *Osteolaemus* da linhagem Crocodylidae (Figura 3) (Brochu, 2001). *Paleosuchus* habita diversos países do continente sul-americano, sendo a maior área de ocorrência no Brasil, com duas espécies propostas *P. palpebrosus* e *P. trigonatus* (Campos *et al.* 2012). Os machos de *P. palpebrosus* podem chegar a 1,5 metros de comprimento total do corpo (Magnusson, 1992) e apesar da ampla distribuição geográfica no Brasil, *P. palpebrosus* é uma das espécies de crocodilianos mais desconhecida para a ciência (Campos *et al.* 2012). *Osteolaemus* é um gênero endêmico do cinturão de florestas tropicais equatoriais na porção centro-oeste da África, habitando margens de riachos (Kofron, 1992) e atingem aproximadamente 1,7 metros de comprimento total do corpo (Shirley *et al.* 2017). Há um grande número destes crocodilianos em algumas de suas áreas de ocorrência, porém a mortalidade destes animais devido a ações antrópicas é muito alta, levando *Osteolaemus* aos riscos de extinção (Kofron, 1994; Behra, 1990).

O padrão geral diferenciado reconhecido nos crânios destas linhagens de Crocodylia viventes (Alligatoridae e Crocodylidae), está supostamente relacionada com respostas distintas às pressões seletivas durante a evolução (Drumheller & Wilberg, 2020). Estas peculiaridades foram previamente associadas a exemplos de convergência evolutiva (Brochu, 2001; Busbey, 1995).

Figura 3 – Indivíduos de *Paleosuchus palpebrosus* (a), por Zilca Campos e *Osteolaemus tetraspis* (b) por Rikki Gumbs / ZSL.



Convergência (ou evolução convergente) é um fenômeno em que espécies não relacionadas desenvolvem independentemente traços ou características semelhantes em resposta a pressões ambientais semelhantes (Stayton, 2008). Frequentemente, a convergência foi reconhecida sem quaisquer hipóteses filogenéticas fortes ou quantificação de similaridade, podendo levar a conclusões falsas, mas muitos exemplos clássicos de convergência reconhecidos desta maneira ainda permanecem (Stayton, 2015). Apesar da putativa convergência, não há testes funcionais para comprovar que tais morfologias similares guardam relação com respostas similares às pressões seletivas, como o esperado em casos de evolução convergente (Sansalone *et al.* 2020; Losos, 2011). Este trabalho tem como objetivo utilizar modelagem *in silico* com base em reconstruções tridimensionais do aparato craniomandibular de *P. palpebrosus* e *O. tetraspis*, visando reconhecer padrões de distribuição de estresse no crânio através do *stress* de Von Mises, identificando potencial convergência funcional entre os táxons.

2 METODOLOGIA

A Análise de Elementos Finitos (FEA) é uma técnica que vem sendo paulatinamente importada da Engenharia para as Ciências Biológicas, principalmente no estudo de convergência em crânios de arcossauros (Rayfield, 2007). A função do crânio é determinada por um conjunto de fatores biomecânicos específicos controlados pelo comportamento mecânico e os fluxos de tensão resultantes de cargas funcionais. Assim, modelos de Elementos Finitos que incorporam esses parâmetros predeterminados são suficientes para reproduzir a resposta craniana (Rayfield, 2007; Preuschoft & Witzel, 2002; Hart, 1989). São atribuídos aos elementos as capacidades específicas dos ossos, músculos e dentes, delineando como cada um responde a mesma carga (Slater *et al.* 2010). Desenvolvimentos recentes resultaram em métodos para criação de modelos mais realistas dos músculos da mandíbula e protocolos apropriados para avaliar o desempenho comparativo entre as espécies (Slater *et al.* 2010; Dumont *et al.* 2009; Grosse *et al.* 2007).

2.1 Tomografias Computadorizadas (CTs)

As tomografias computadorizadas utilizadas neste trabalho (Tabela 1) foram obtidas através de bancos de dados digitais, *MorphoSource* e *Digital Morphology*, compreendendo espécimes de *Osteolaemus tetraspis* (FMNH 98936), *Caiman latirostris* (UMMZ-herps-155288), *Tomistoma schlegelii* (TMM-M-6342), *Mecistops cataphractus* (TMM-M3529) e *Crocodylus rhombifer* (NMB AB50 0171). O espécime *Melanosuchus niger* (MNRJ 27205) foi tomografado pelos integrantes do LAPEISA (G. Cidade) nas instalações do Hospital Universitário Pedro Ernesto, HUPE-UERJ. *Paleosuchus palpebrosus* (LPRP/USP s.n.) foi cedido ao projeto já segmentado no *software* AMIRA 5.3.3 pela equipe do Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, FFCLRP-USP. Este modelo contava com materiais pré-estabelecidos e formados pelos ossos e dentes individualizados.

Tabela 1 - Detalhes referentes às CTs dos espécimes de crocodilianos utilizados.

Espécime	Dados do tomógrafo	Dados das CTs	Obtenção do material
<i>C. latirostris</i> (UMMZ-herps-155288)	Nikon Metrology XT H 225 ST, University of Michigan Museum of Zoology, Research Museums Center (University of Michigan)	X: 0.100113 mm Y: 0.100113 mm Z: 0.100113 mm 2000 slices	MorphoSource
<i>C. rhombifer</i> (NMB AB50 0171)	The University of Texas High-Resolution X-ray CT Facility (UTCT)	X: 0.174800 mm Y: 0.174800 mm Z: 0.450000 mm 711 slices	Digital Morphology
<i>M. cataphractus</i> (TMM-M3529)	Varian Medical Systems (Bio-Imaging Research, Inc) ACTIS scanner with GE Titan X-ray source, The University of Texas High-Resolution X-ray Computed Tomography Facility (University of Texas at Austin)	X: 0.165000 mm Y: 0.165000 mm Z: 0.460000 mm 818 slices	Digital Morphology
<i>M. niger</i> (MNRJ 27205)	Hospital Universitário Pedro Ernesto (HUPE), Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ) CT scan.	X: 1.000000 Y: 0.980000 Z: 0.250000 2227 slices	Integrantes do projeto
<i>O. tetraspis</i> (FMNH 98936)	Varian Medical Systems (Bio-Imaging Research, Inc) ACTIS CT scanner with FeinFocus X-ray source, The University of Texas High-Resolution X-ray Computed Tomography Facility (University of Texas at Austin)	X: 0.054700 mm Y: 0.054700 mm Z: 0.110800 mm 870 slices	MorphoSource
<i>T. schlegelii</i> (TMM-M-6342)	Varian Medical Systems (Bio-Imaging Research, Inc) ACTIS CT scanner with FeinFocus X-ray source, The University of Texas High-Resolution X-ray Computed Tomography Facility (University of Texas at Austin)	X: 0.165000 mm Y: 0.165000 mm Z: 0.460000 mm 891 slices	Digital Morphology

2.2 Segmentação e Análise de Elementos Finitos

Os dados de tomografia computadorizada foram processados no *software* AMIRA 5.3.3, sendo assim possível visualizar os cortes (*slices*) de cada CT. Logo após, foi realizada a segmentação manual de cada *slice*, diferenciando as estruturas de interesse do crânio em superfícies distintas, sendo eles os dentes superiores, mandíbula, dentes inferiores e crânio). Ao final desta etapa, um modelo tridimensional foi criado composto de malhas de superfícies constituídas por geometria simples e pontos interconectados. Em seguida, estes modelos foram importados ao *software* Hypermesh 13.0, com a finalidade de transformá-los em um sólido tetraédrico e de

geometria complexa. Os modelos compostos pelas estruturas de crânio e dentes superiores possuem aproximadamente três milhões de elementos finitos, enquanto aqueles compostos pelas estruturas de mandíbula e dentes inferiores possuem aproximadamente seis milhões de elementos.

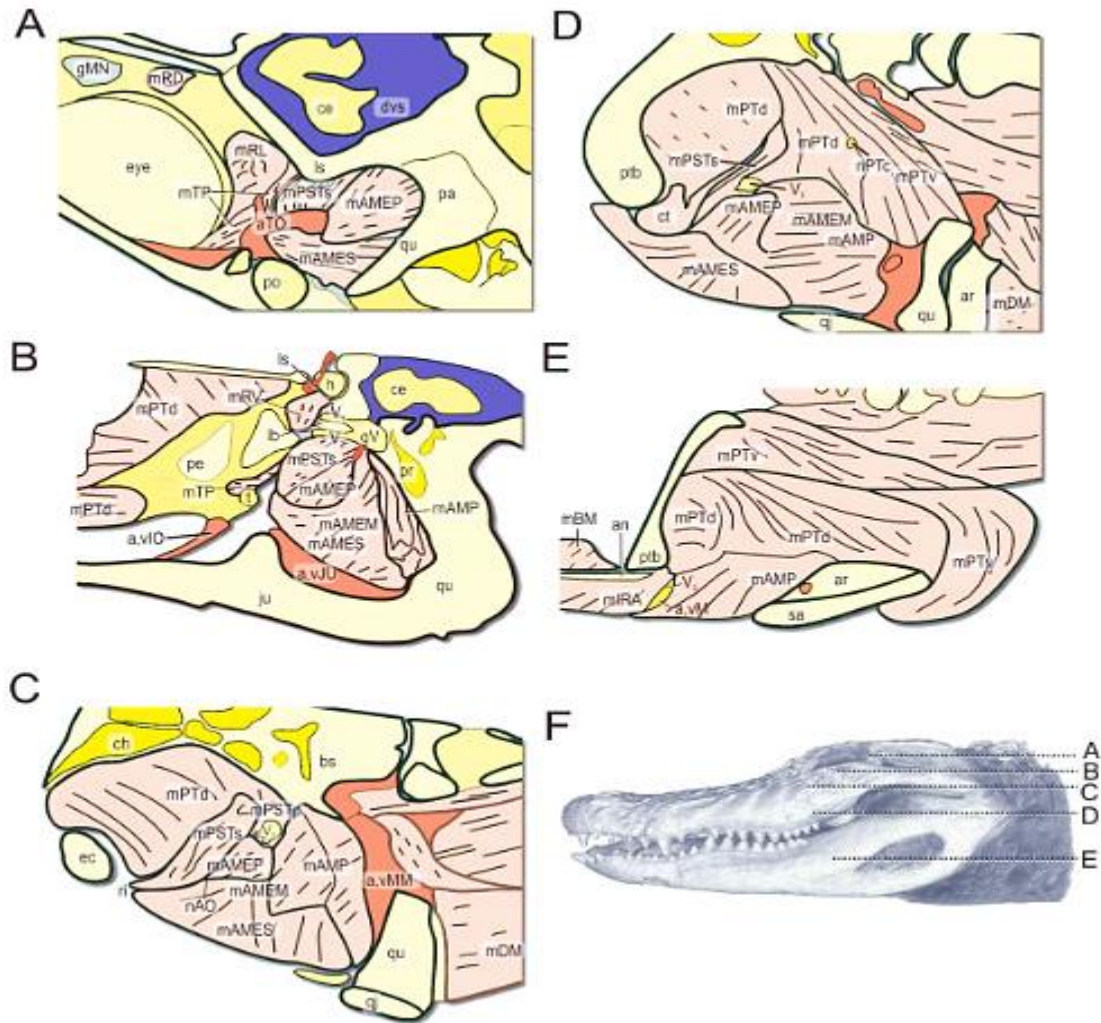
Os sólidos *tetramesh* resultantes foram assinalados propriedades específicas de cada material baseado nos valores obtidos de *Alligator mississippiensis*, sendo elas: *Young's modulus* = 15 GPa, *Poisson's ratio* = 0.29 para os ossos (crânio e mandíbula), e *Young's modulus* = 60.4 GPa, *Poisson's ratio* = 0.31 para os dentes (superiores e inferiores) (Montefeltro *et al.* 2020; Sellers *et al.* 2017; Porro *et al.* 2011).

Após a preparação do modelo, cenários morfofuncionais foram recriados para compreendermos como os elementos craniomandibulares dos táxons se comportam submetidos a determinadas estratégias de predação, e outros movimentos. Denominaremos como extrínsecos, os cenários morfofuncionais associados aos testes de reações às forças externas, sendo nomeados como flexões bilaterais e unilaterais na maxila, pré-maxila (Figura 5 a) e dentário, que são compostos por vetores duplos ou únicos de força, aplicados no ápice da coroa do dente caniniforme mais proeminente, em direção inferior-superior e paralelo ao eixo Y. Além do *twist* (Figura 5 c), que caracteriza-se por vetores de força duplos e opostos entre si, um em cada lateral da estrutura, sentido inferior-superior e vice-versa, paralelos ao eixo Y. O *shake* (Figura 5 b; c), possui vetores de força aplicados mediolateralmente no par de dentes caniniformes proeminentes, direcionando-se em esquerda-direita, paralelos ao eixo X e, por fim, o *pull-back* (Figura 5 a; b) que é composto por vetores duplos aplicados na face posterior dos dentes caniniformes proeminentes, em um sentido posterior-anterior, paralelo ao eixo Z. Para este tipo de cenário, todos os modelos foram escalonados em área para adequada comparação, seguindo Dumont *et al.* (2009).

Os cenários denominados intrínsecos são relacionados as forças musculares adutoras da mandíbula, estimadas utilizando as áreas de inserções dos músculos (mordida bilateral e unilateral no dentário), com os modelos em seu tamanho real. As regiões de inserções (Figura 4) de *m. adductor mandibulae externus medialis*, *m. adductor mandibulae externus profundus* e *m. adductor mandibulae externus superficialis* (grupamento MAME); *m. adductor mandibulae posterior* (MAMP); *m. pseudotemporalis superficialis* (MPSTs); *m. pterygoideus dorsalis* (MPTD) e *m. pterygoideus ventralis* (MPTV) (Holliday & Witmer, 2007), foram identificados com

base em correlatos osteológicos, e sua área de contato com os ossos calculada no software ImageJ.

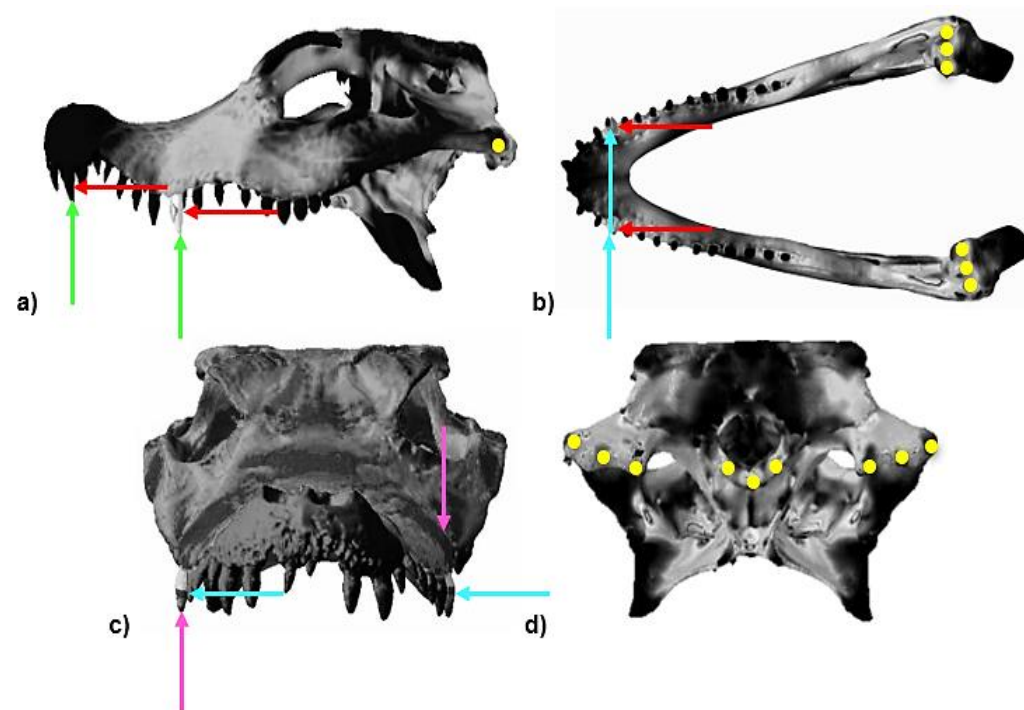
Figura 4 – Representação horizontal dos músculos da câmara adutora esquerda de *Alligator mississippiensis*. Seções (F) prosseguem de dorsal para ventral (A-E). Conferir Apêndice B para abreviações. Fonte: Holliday & Witmer (2007)



Para completar a modelagem, foram aplicados três *constraints* na superfície da articulação craniomandibular, paralelos entre si. O mesmo foi repetido no côndilo occipital, onde 3 *constraints* foram dispostos na porção posterior da estrutura (Figura 5). Isto se faz necessário para a fixação do modelo nestas áreas, simulando devidamente o funcionamento das regiões articulares. Os vetores de força que compõem cada cenário extrínseco totalizaram aproximadamente 62 newtons, sendo decompostos em partes iguais em circunstâncias necessárias. Este valor refere-se ao

modelado no décimo oitavo dente do osso dentário de *Paleosuchus palpebrosus* obtido na presente análise funcional.

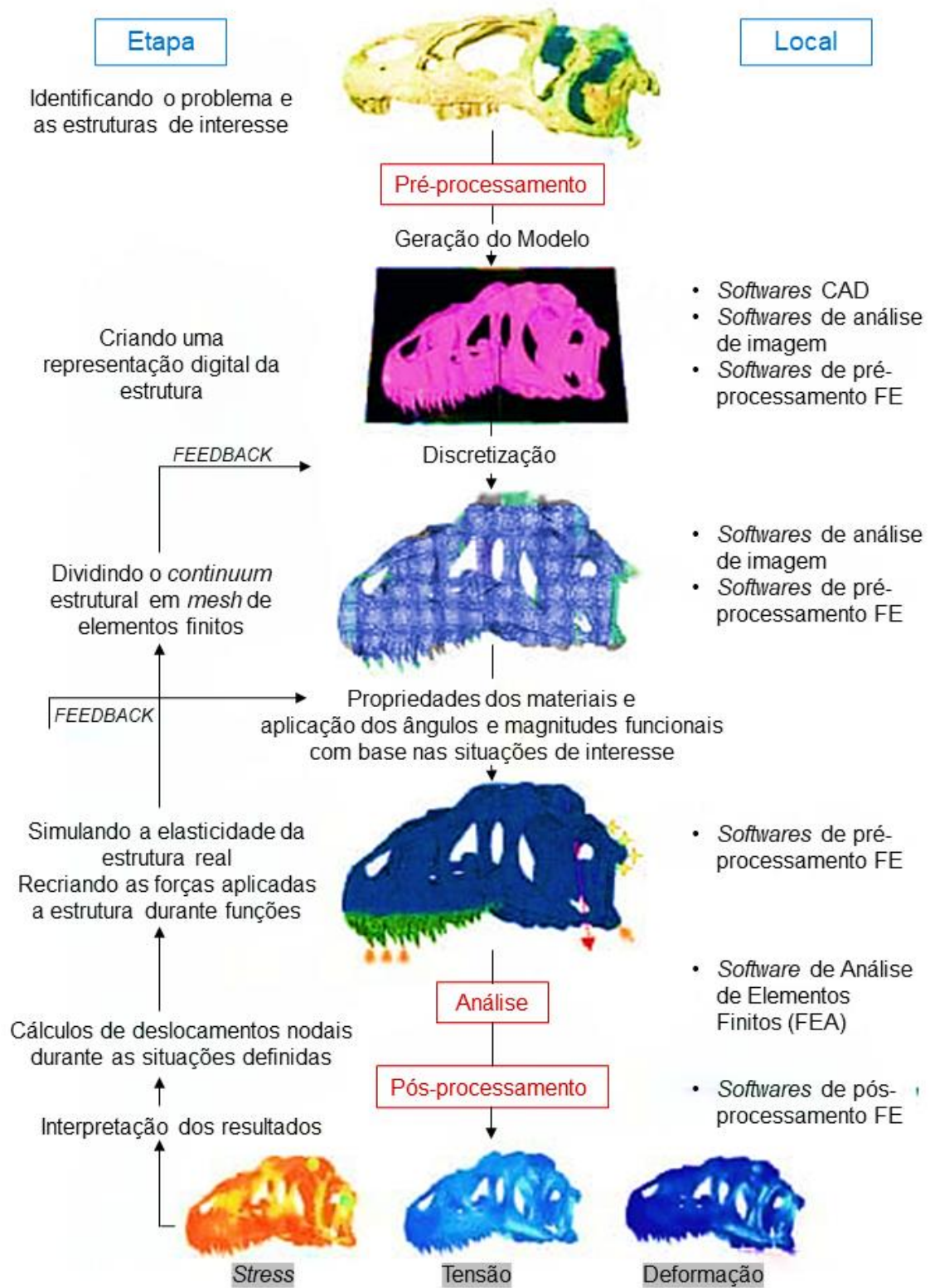
Figura 5 – Posição dos vetores de força que compõem os cenários extrínsecos de flexões (setas verdes), *pull-back* (setas vermelhas), *shake* (setas azul-ciano) e *twist* (setas rosas). A localização dos *constraints* está representada pelos pontos amarelos. Visão lateral esquerda (a), dorsal (b), frontal (c) e occipital (d)



Em seguida, cada cenário foi individualmente importado para o *software* SIMULIA Abaqus/CAE para a resolução dos testes construídos no Hypermesh 13.0. Sólidos com gradientes de cores foram gerados. Estas cores indicaram quais elementos obtiveram números maiores de *stress* de Von Mises, permitindo então observar quais áreas foram mais afetadas em cada cenário morfofuncional (Figura 6).

Por fim, para quantificação do *stress*, geramos relatórios com dados dos elementos em cada cenário particular e calculamos a média de Von Mises no *software* R Studio, onde foi utilizado um limite médio de 99% nos nós restritos e que foram aplicados vetores de força, para evitar a influência de singularidades de tensão nas médias.

Figura 6 – Análise de Elementos Finitos descrita passo-a-passo. Adaptado de Rayfield (2007).



3 RESULTADOS

Os cenários biomecânicos resolvidos pelo Abaqus/CAE, são apresentados como gradiente de cores. Estas cores representam altas magnitudes do *stress* de Von Mises (tons brancos, vermelhos e alaranjados, respectivamente em ordem de intensidade), e áreas com média incidência de *stress* (tons amarelos, esverdeados e ciano) e *stress-free* (azul). A escala de cores específica de cada cenário está presente nas imagens, seguindo a ordem de tons mencionada.

As forças de mordida dos espécimes foram calculadas com base nos cenários intrínsecos da mandíbula, ou seja, a estrutura mandibular encontrava-se em seu tamanho real. Para esse cálculo, utilizou-se a força de reação obtida no ápice da coroa do quarto dente do osso dentário (Tabela 2).

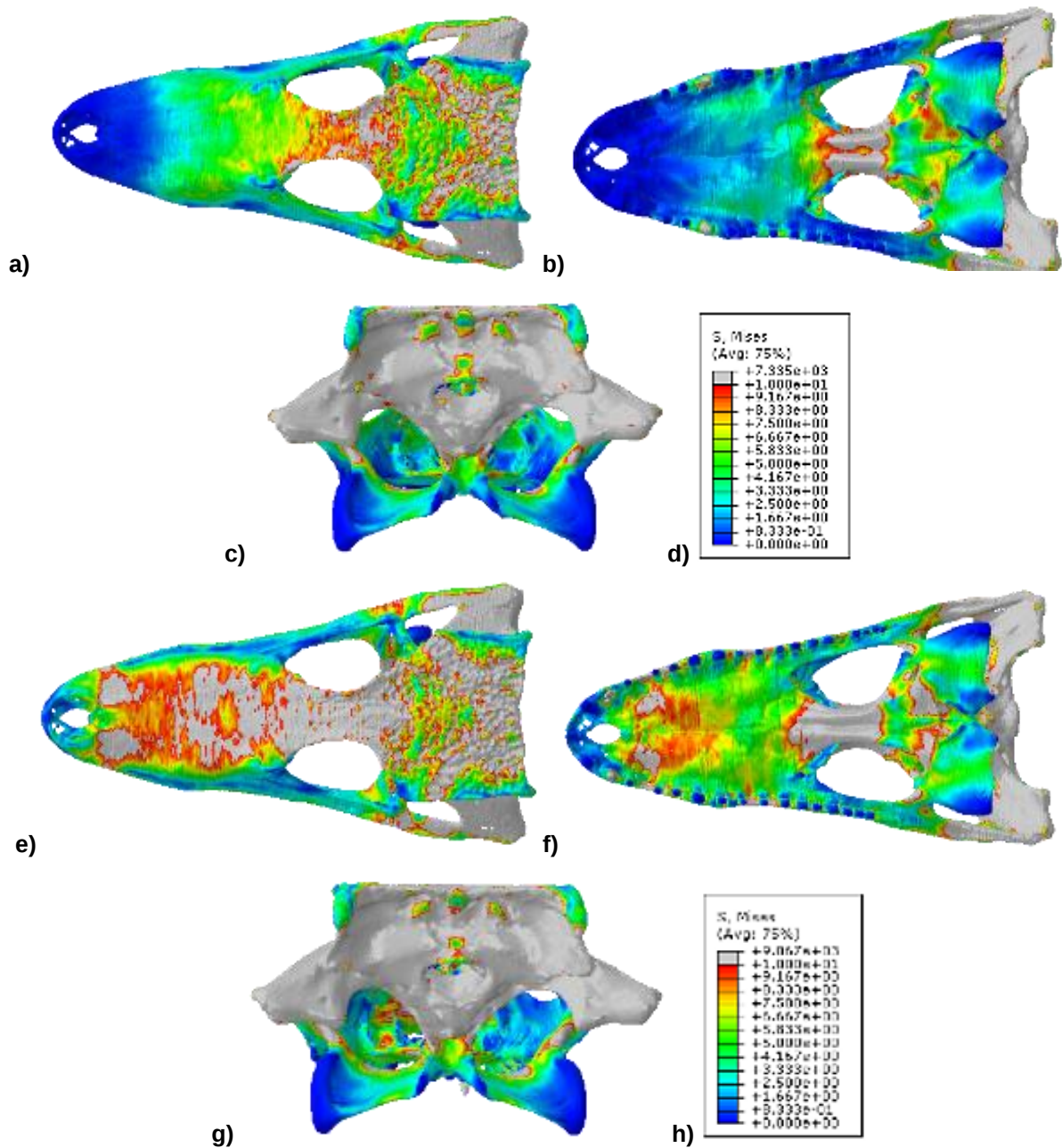
Tabela 2 – Comprimento dos crânios (cm) e força de mordida calculada no quarto dente da mandíbula (newtons)

Espécime	Comprimento do crânio (cm)	Força de mordida (N)
<i>C. latirostris</i> (UMMZ-herps-155288)	15,33	83,4
<i>C. rhombifer</i> (NMB AB50 0171)	30,50	413,6
<i>M. cataphractus</i> (TMM-M3529)	35,30	350,8
<i>M. niger</i> (MNRJ 27205)	57,50	1572,7
<i>O. tetraspis</i> (FMNH 98936)	11,75	46,6
<i>P. palpebrosus</i> (LPRP/USP s.n.)	12	55,6
<i>T. schlegelii</i> (TMM-M-6342)	37,60	167,3

3.1 *Paleosuchus palpebrosus*

O cenário extrínseco de flexão bilateral maxilar, representado na Figura 7, toda a região posterior do crânio apresenta níveis altos de *stress* de Von Mises, além do teto craniano e palatino. Faixas de distribuição de estresse são registradas dorsalmente nas áreas de maxila e ventralmente surgindo nos dentes caniniformes, seguindo pelas maxilas, com fim no palatino. O cenário extrínseco de flexão bilateral pré-maxilar (Fig. 7), registra os maiores picos de *stress* de Von Mises, ao longo de toda a área posterodorsal craniana.

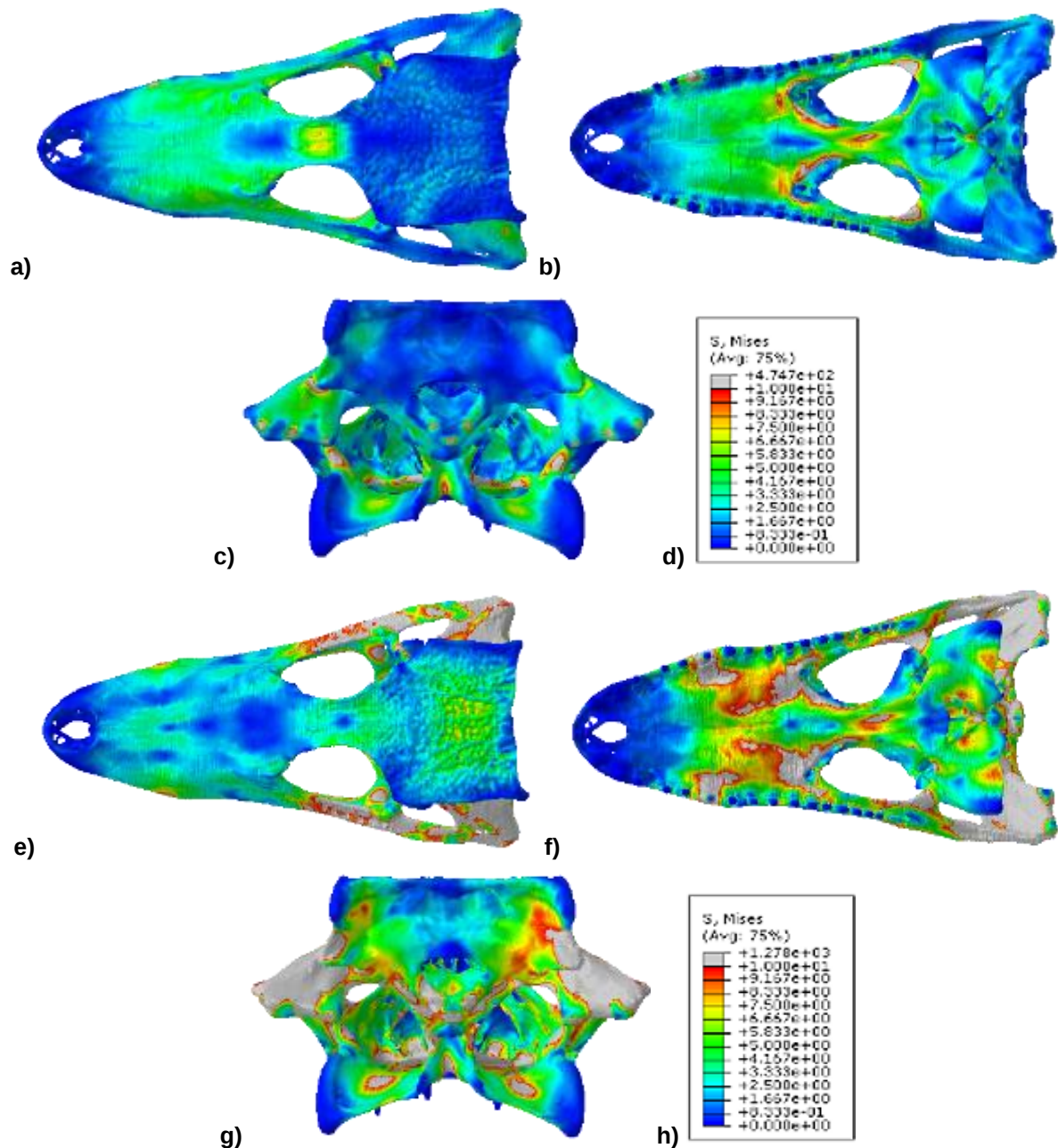
Figura 7 – Cenários extrínsecos de flexão bilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão bilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *P. palpebrosus*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



Na modelagem do cenário *head-twist* (Fig. 8), *P. palpebrosus* obteve as menores concentrações de *stress* de Von Mises, manifestando pequenas áreas de acúmulo de estresse limitadas ventralmente ao entorno da fenestra suborbital. Dorsalmente uma linha diagonal é formada entre maxila, lacrimal, pré-frontal e frontal, livrando a parte medial do nasal de picos de estresse, enquanto em visão ventral, esta linha diagonal ocorre das margens da fenestra suborbital em direção aos dentes

caniniformes maxilares. Na modelagem do cenário *skull-shake* (Fig. 8), *P. palpebrosus* demonstra muitas zonas de estresse acentuado, localizadas nos ossos quadrado, quadratojugal, jugal, pterigoide, área posteroventral das maxilas e a região articular occipital. Há novamente faixas contínuas na distribuição do estresse em seu dorso, seguindo da porção distal do osso nasal até a região orbital.

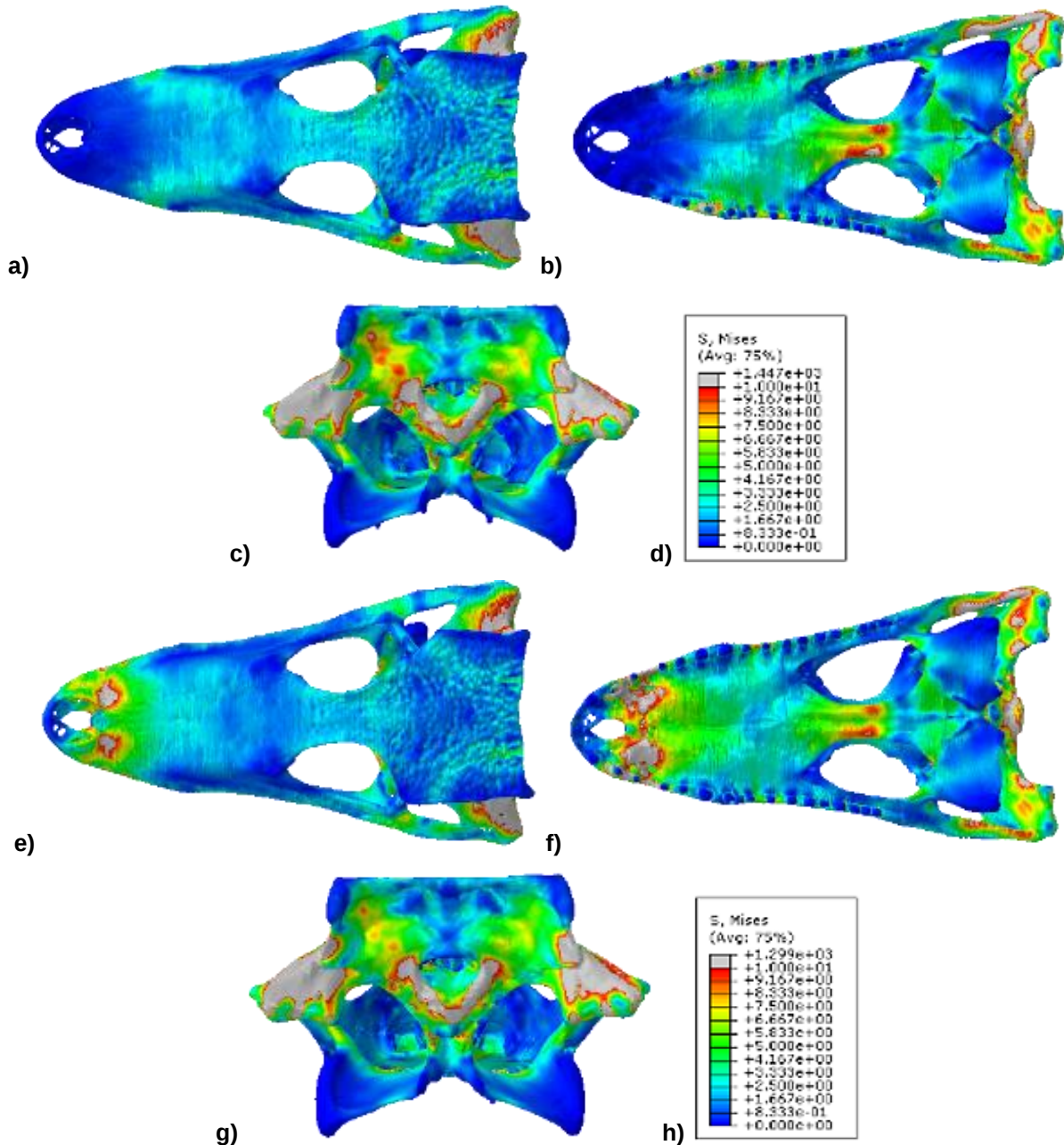
Figura 8 - Cenários extrínsecos de *head-twist* (a-c) e sua escala (d); *skull-shake* (e-g) e sua escala (h) do crânio de *P. palpebrosus*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



O cenário *pull-back* maxilar, reproduzido na Figura 9, destacou as regiões articulares (corpo dos ossos quadrado, quadratojugal, côndilo occipital, área ventral

do jugal) e palatino como os locais onde o estresse exibiu seus maiores picos no crânio. O *pull-back* pré-maxilar (Fig 9) revelou que a porção dorsoventral da pré-maxila, além dos ossos citados no *pull-back* da maxila, são as regiões cranianas onde o *stress* de Von Mises apresentou seus registros mais elevados.

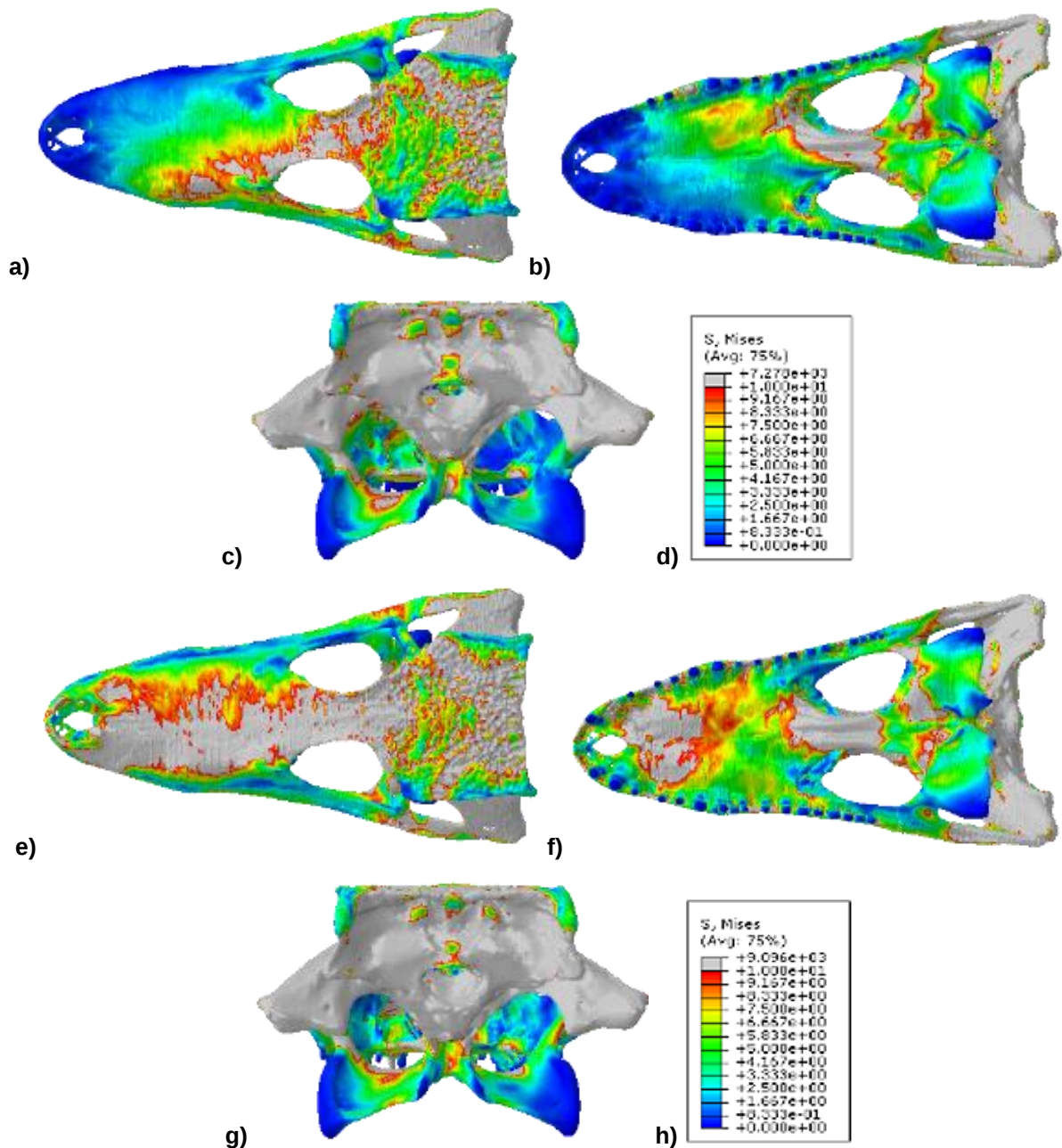
Figura 9 – Cenários extrínsecos de *pull-back* maxilar (a-c) e sua escala (d); *pull-back* pré maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *P. palpebrosus*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



Durante o cenário extrínseco de flexão unilateral maxilar (Fig. 10), *P. palpebrosus* exibiu *stress* de Von Mises em todo seu osso palatino, porção anterior do ectopterigoide esquerdo, toda a região posterior do crânio e dorsalmente uma linha

diagonal de estresse acentuado seguiu da maxila até o teto craniano. No mesmo cenário aplicado a pré-maxila (Fig. 10), uma faixa contínua se formou no dorso, seguindo desde a pré-maxila até o teto craniano. Ventralmente, o palatino, ectopterigoide e a pré-maxila foram os ossos com maior incidência de estresse.

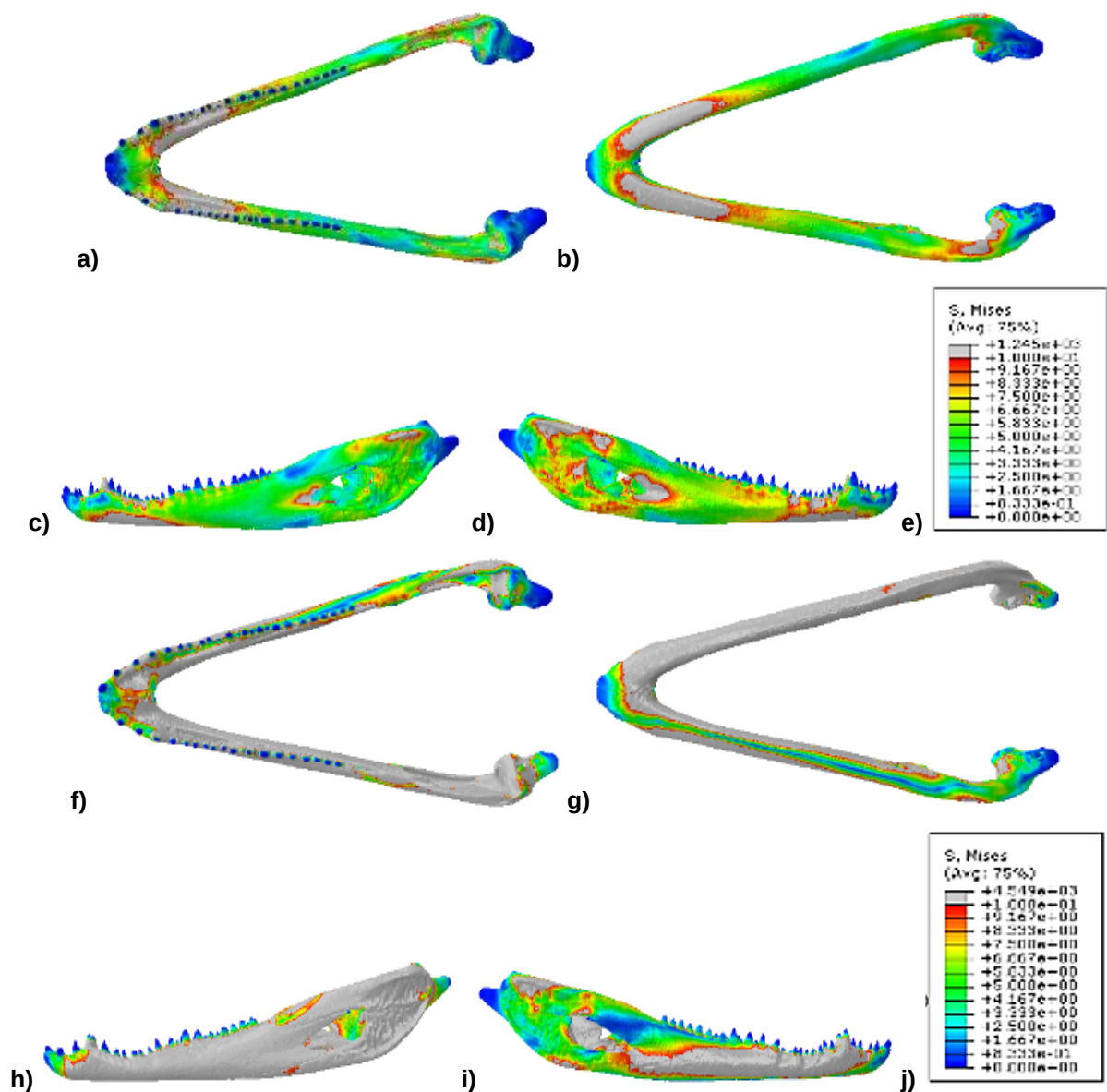
Figura 10 – Cenários extrínsecos de flexão unilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão unilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *P. palpebrosus*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



A Figura 11 apresenta os cenários extrínsecos da mandíbula. Em *jaw-twist* (Fig 11), apenas os extremos (primeiros dentes com suas áreas de articulação ao dentário

e processo retroarticular) não são afetados pelo estresse, grandes regiões com elevados valores são registrados dorsoventralmente no dentário e esplenial, nas margens da fossa adutora e lateralmente à fenestra mandibular externa. O *shake* (Fig. 11) registrou uma grande área estressada na mandíbula deste táxon, apenas alguns pontos na região lateroposterior direita (angular, surangular, articular e retroarticular) e anterior da sínfise mandibular apresentaram *stress* de Von Mises menores.

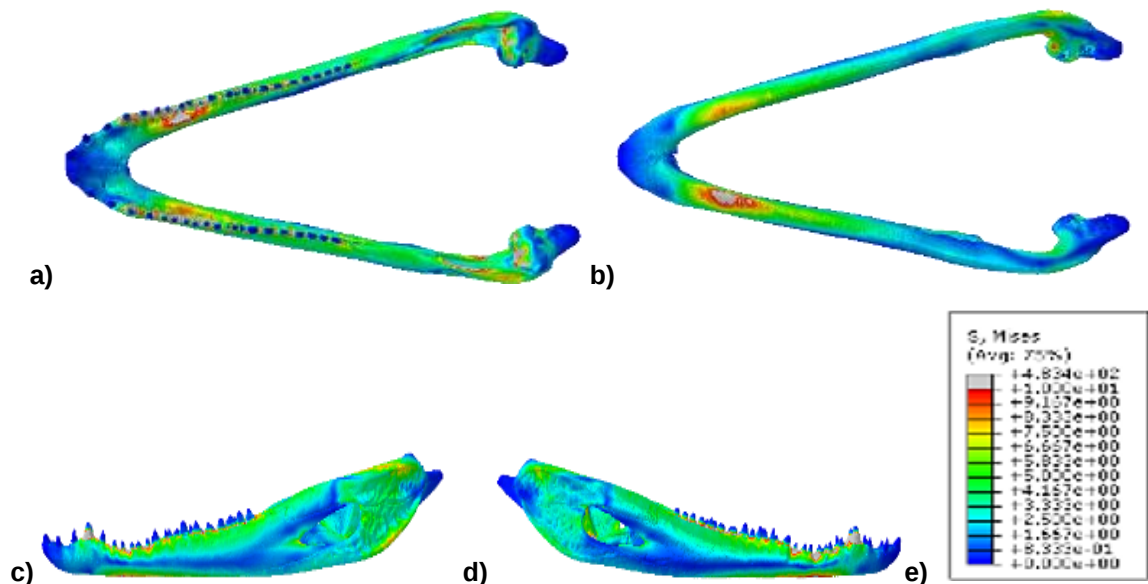
Figura 11 – Cenários extrínsecos de *jaw-twist* (a-d) e sua escala (e); *jaw-shake* (f-i) e sua escala (j) em *P. palpebrosus*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g), lateral esquerda (c; h) e lateral direita (d; i).



Durante o *pull-back* dentário (Fig. 12), *P. palpebrosus* exibiu uma faixa lateral anteroposterior livre de estresse, iniciando na região distal do dentário e seguindo até os entornos da fenestra mandibular. A sínfise mandibular permaneceu livre de

estresse, enquanto os locais mais estressados encontraram-se ao longo das articulações dos dentes com o dentário, anteroventralmente no esplenial, ventralmente ao dentário e na área posterodorsal do surangular.

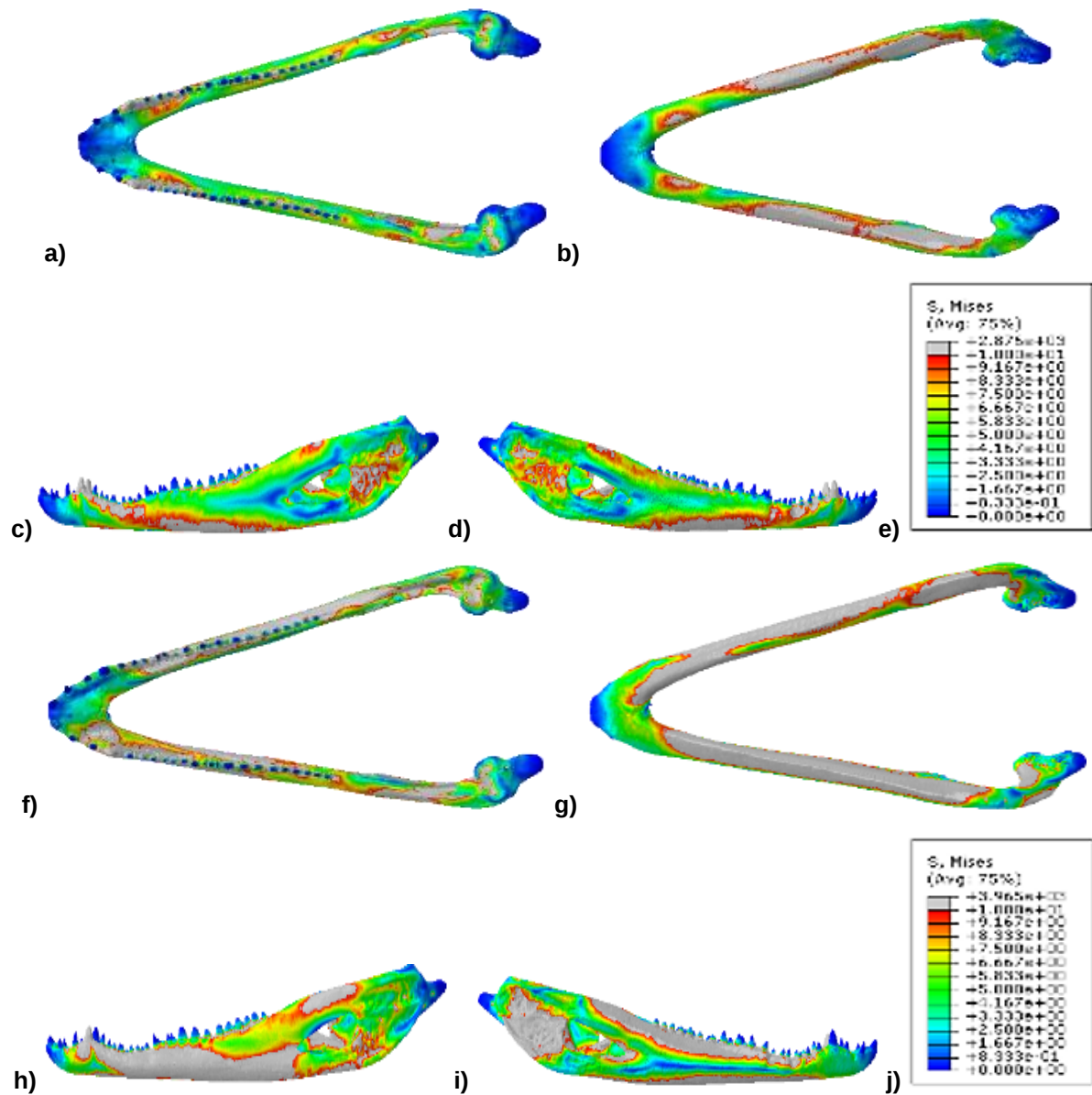
Figura 12 – Cenário extrínseco de *pull-back* dentário (a-d) e sua escala (e) em *P. palpebrosus*. Visão dorsal (a), ventral (b), lateral esquerda (c) e lateral direita (d)



No cenário intrínseco de mordida bilateral no quarto dente do osso dentário, apresentado na Figura 13, toda a extensão ventral dos ossos dentário e esplenial permanecerem como as regiões com maior estresse. Em mordida unilateral (Fig. 13), este aligatórídeo apresentou altos níveis de *stress* de Von Mises em toda estrutura mandibular, principalmente nos locais de inserções musculares e articulações dentárias.

A força de mordida caniniforme de *P. palpebrosus* foi estimada durante a construção dos cenários intrínsecos, equivalendo-se a 55,6 N.

Figura 13 – Cenários intrínsecos de mordida bilateral (a-d) e sua escala (e); mordida unilateral (f-i) e sua escala (j) no osso Dentário de *P. palpebrosus*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g), lateral esquerda (c; h) e lateral direita (d; i)

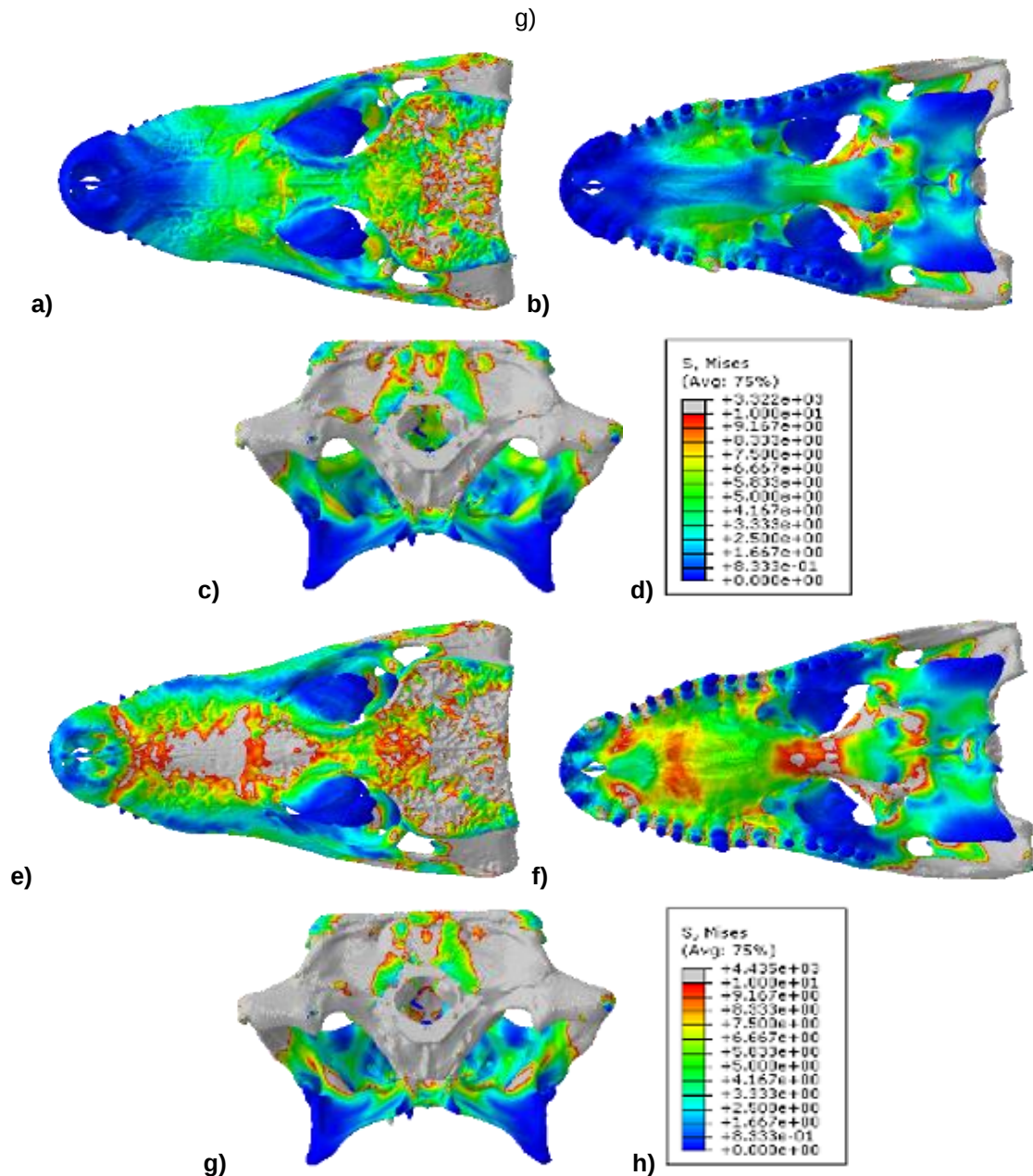


3.2 *Osteolaemus tetraspis*

O cenário de flexão bilateral maxilar em *O. tetraspis* (Fig. 14), registra valores de estresse em seu teto craniano e regiões articulares occipitais e mandibulares. Faixas de distribuição de *stress* são identificadas dorsalmente seguindo das margens maxilares até o teto craniano. Ventralmente, há a ocorrência de estresse nas áreas de contato da maxila com os dentes caniniformes, seguindo até o palatino, onde picos de *stress* registram-se em suas margens com a fenestra suborbital. A flexão bilateral

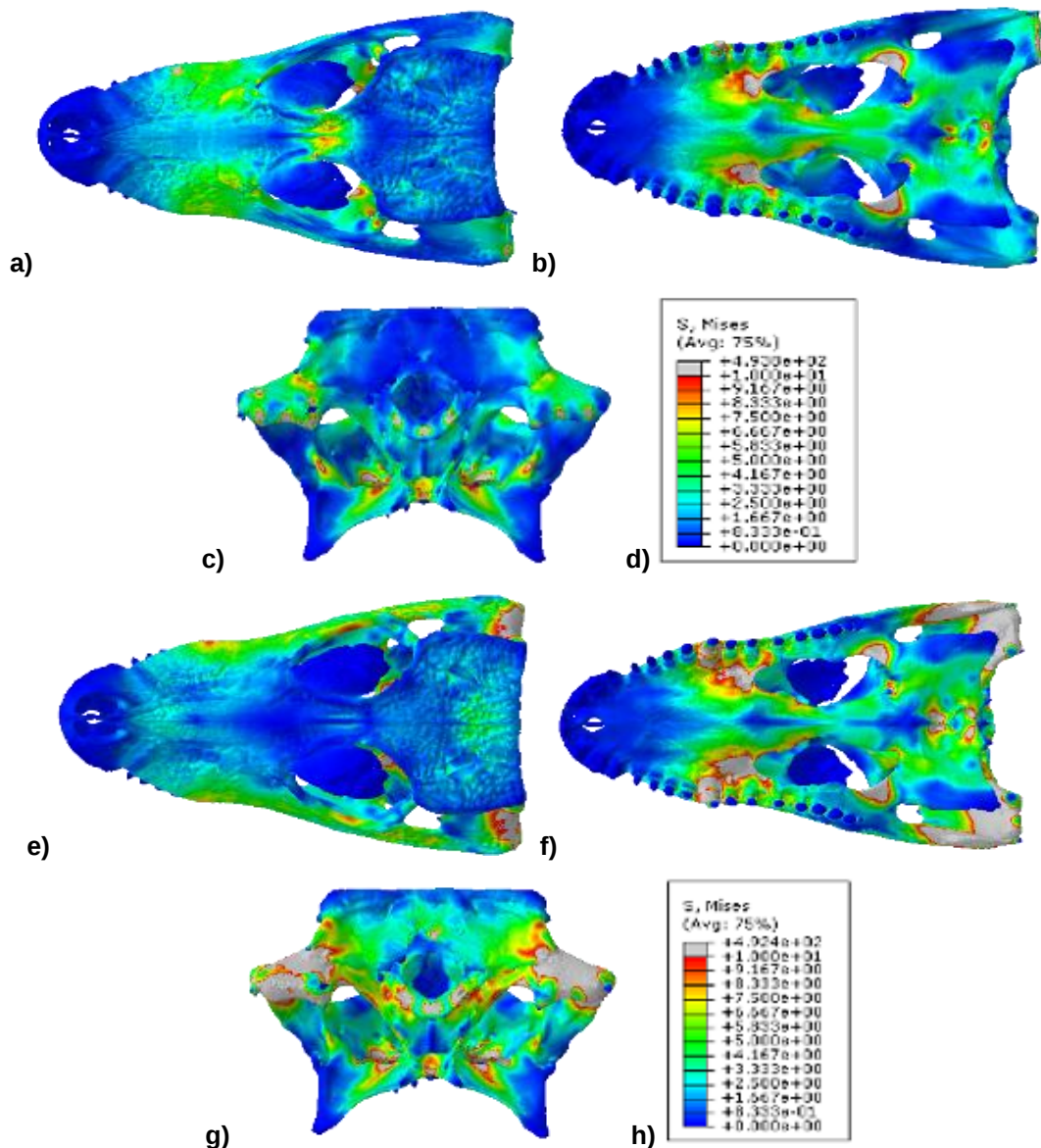
pré-maxilar deste táxon (Fig. 14), exibe *stress* em toda a área de articulação craniomandibular e occipital além de seu dorso, que apresenta faixas de estresse seguindo a extensão do osso nasal e seu entorno, até a região do teto craniano, com uma ligeira diminuição na área do osso frontal. O *stress* é presente em toda a extensão ventral, com valores altos de *stress* sendo registrados nas regiões do palatino, ectopterigóide e pré-maxilas.

Figura 14 – Cenários extrínsecos de flexão bilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão bilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *O. tetraspis*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



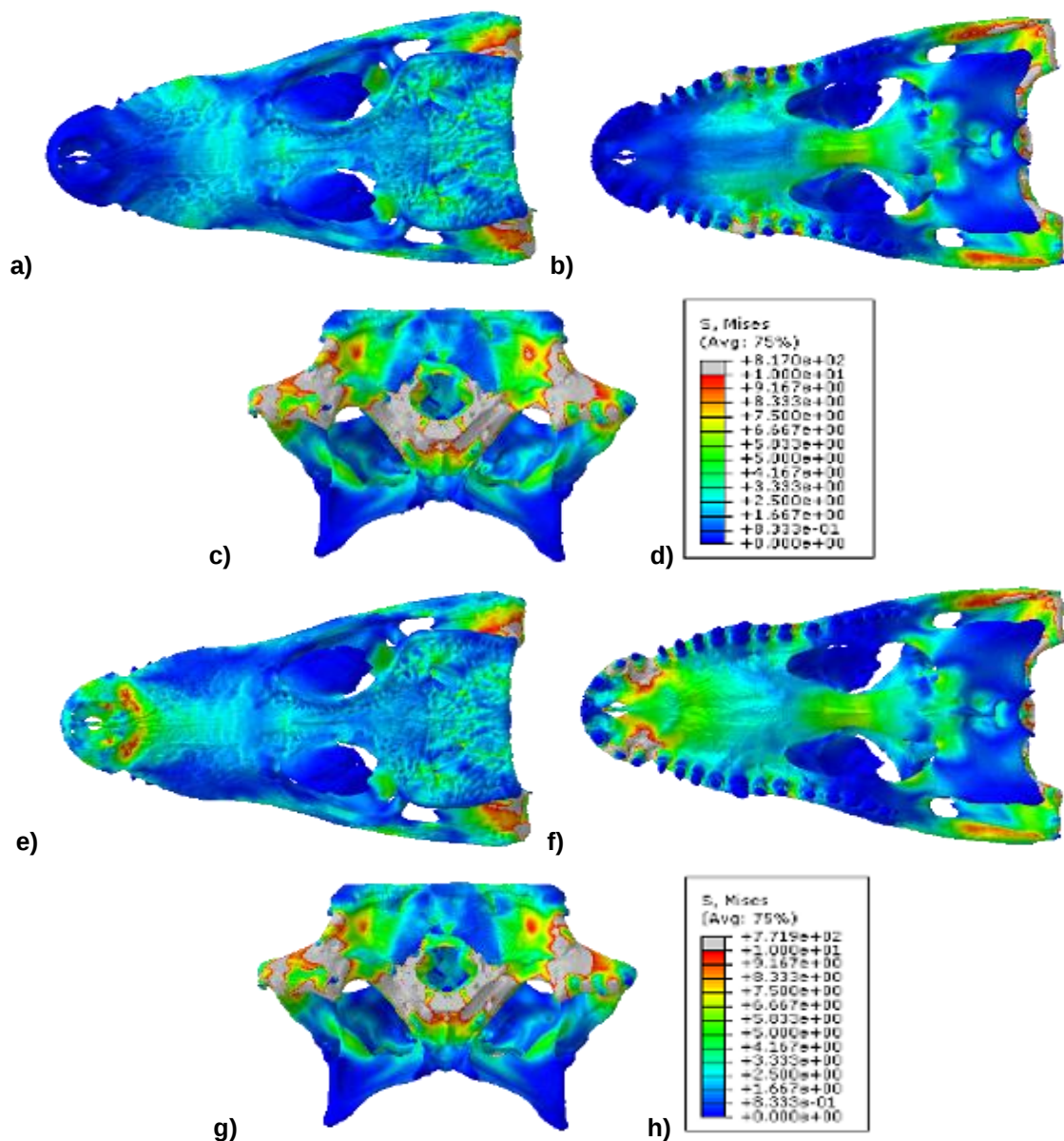
Na modelagem do cenário *head-twist* (Fig. 15), as áreas de estresse localizam-se dorsalmente nas maxilas e osso frontal, ventralmente nas margens da fenestra suborbital, além das regiões articulares. As regiões com maiores valores de estresse neste cenário são restritas à porção ventral das maxilas e ectopiterigóides. O cenário *skull-shake* (Fig. 15), demonstra áreas de maior *stress* em visão ventral, especificamente nas maxilas, ectopterigóide, jugal, pterigóide, quadratojugal e quadrado. Dorsalmente, faixas laterais de estresse seguem desde a porção medial das maxilas, com fim nos ossos quadrados, que possui significativamente um nível maior de *stress* de Von Mises.

Figura 15 – Cenários extrínsecos de *head-twist* (a-c) e sua escala (d); *skull-shake* (e-g) e sua escala (h) do crânio de *O. tetraspis*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



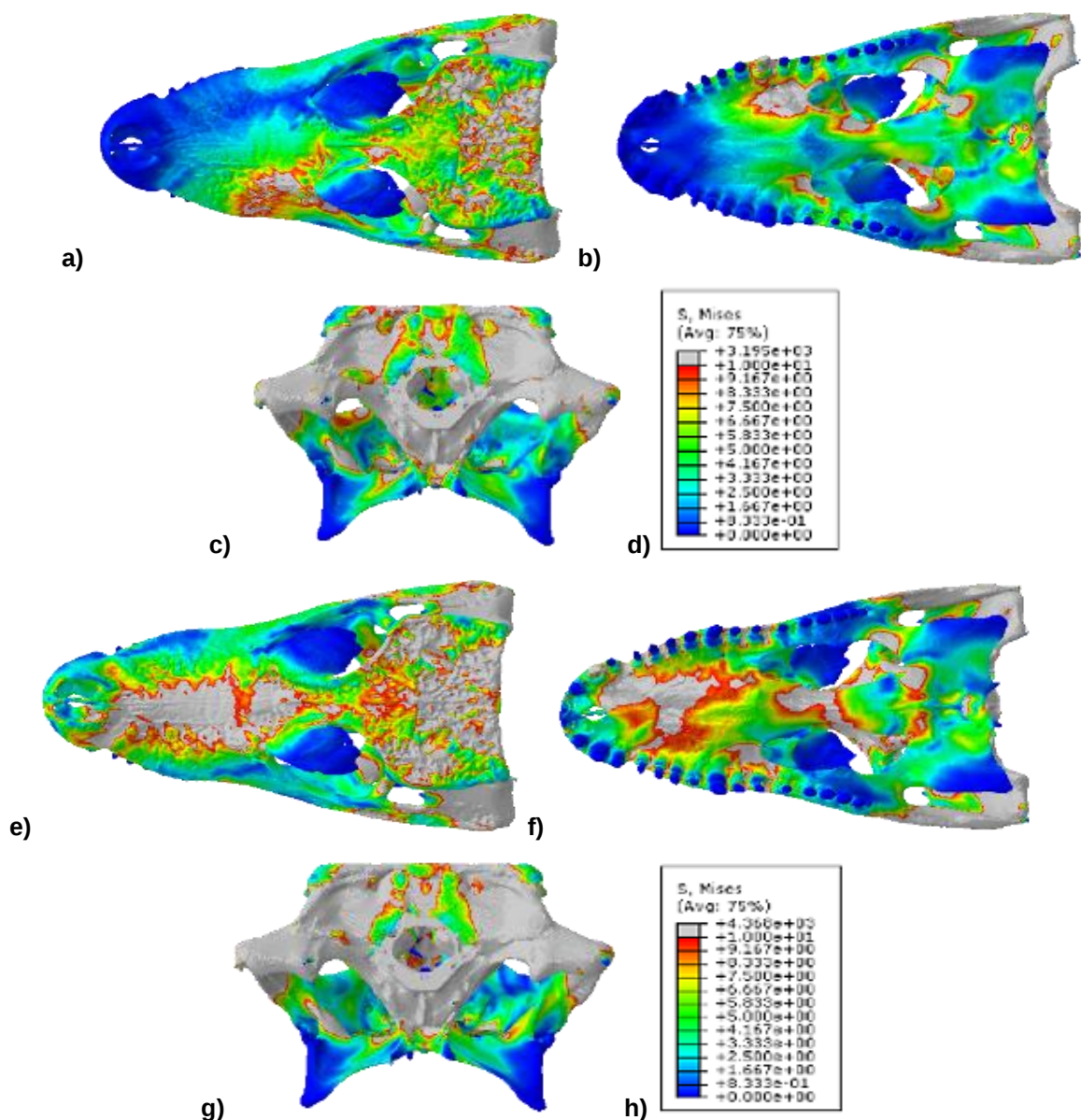
O cenário de *pull-back* maxilar em *O. tetraspis* (Fig. 16), é caracterizado pela presença de grandes *stress* na região do côndilo occipital e mandibular. Ventralmente, o estresse estende-se desde a articulação dos dentes caniniformes com a maxila até porções distais do pterigóide. Faixas de distribuição de estresse destacam-se ao dorso da maxila, e teto craniano. Durante o mesmo cenário aplicado a pré-maxila (Fig. 16), novamente as regiões articulares concentram os maiores valores de stress, além das pré-maxilas. Teto craniano, nasal, maxilas e palatino continuam apresentando valores relativamente altos de *stress* em sua extensão.

Figura 16 – Cenários extrínsecos de *pull-back* maxilar (a-c) e sua escala; *pull-back* pré maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *O. tetraspis*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



As flexões unilaterais na maxila e pré-maxila (Fig. 17), são similares. As regiões *stress-free* são pré-maxila, porção distal da maxila direita, órbitas, dentes e flanges pterigóides no cenário maxilar e órbitas, dentes e asas dos pterigóides no cenário pré-maxilar. O cenário pré-maxilar sofre com maiores intensidades de estresse ao longo do crânio, com destaque para a extensão dorsal do nasal e teto craniano, ventral das maxilas e palatino, além de toda a região occipital, exceto o supraoccipital.

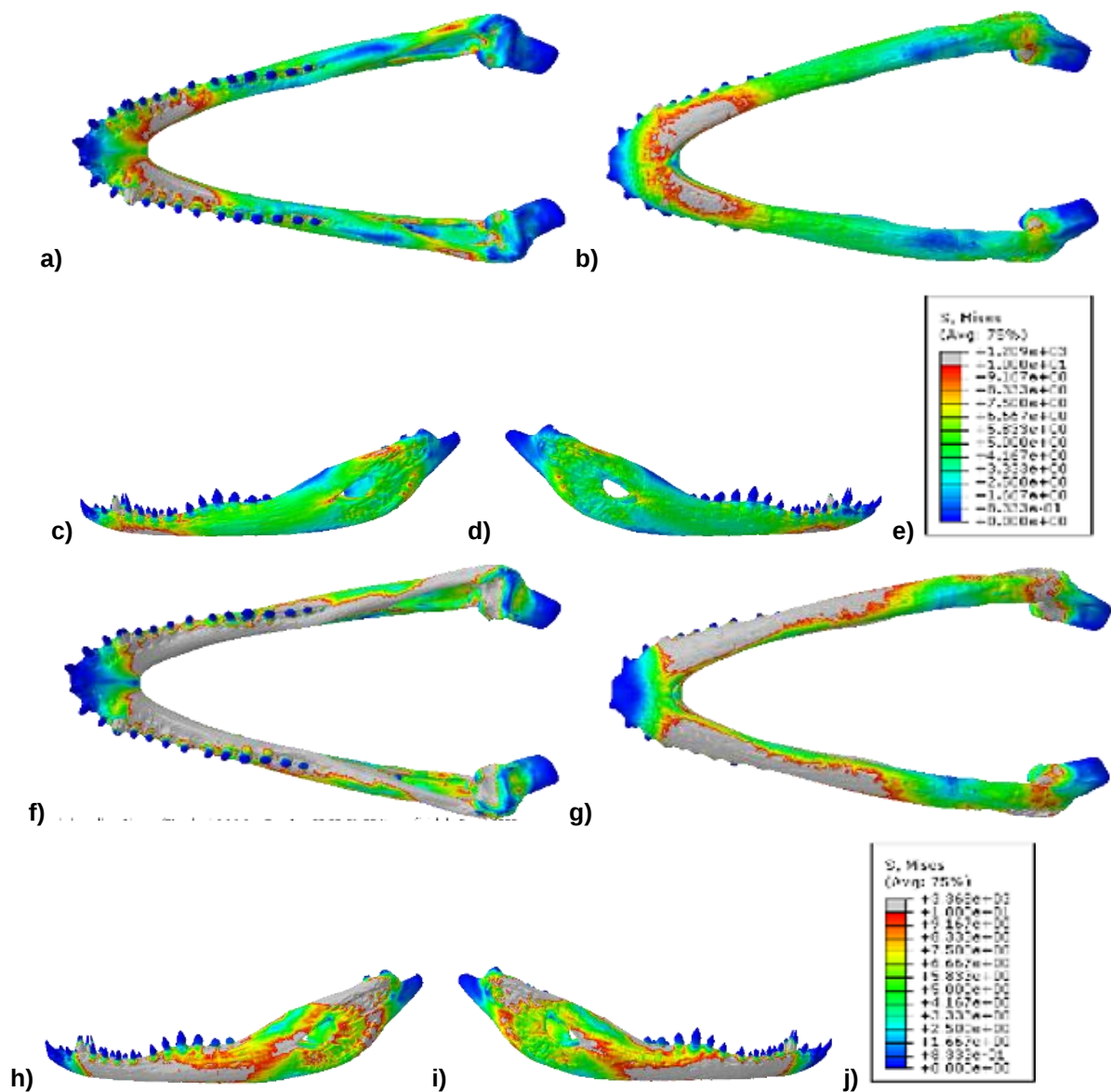
Figura 17 – Cenários extrínsecos de flexão unilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão unilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *O. tetraspis*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



A Figura 18 representa os cenários extrínsecos aplicados à estrutura mandibular. Em *jaw-twist* (Fig. 18), os dentes, porção distal do dentário, medial do

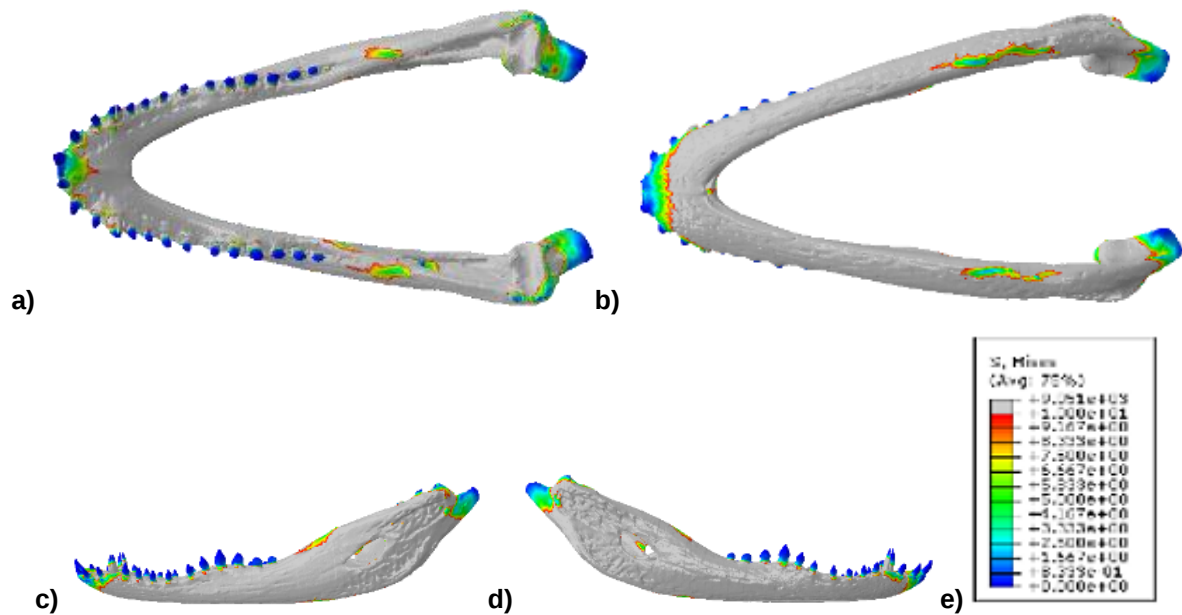
surangular e processo retroarticular são *stress-free*. Elevadas concentrações são observadas dorsoventralmente no dentário e esplenial, nas margens da fossa adutora e lateralmente à fenestra mandibular externa. O *shake* (Fig. 18), mostrou grande *stress* na mandíbula, salvando-se superfícies *stress-free* (dentes, segmento distal do dentário e processo retroarticular). Os picos de distribuição do estresse neste cenário, estendem-se dorsoventralmente no dentário e esplenial, e lateralmente no surangular e angular.

Figura 18 – Cenários extrínsecos de *jaw-twist* (a-d) e sua escala (e); *jaw-shake* (f-i) e sua escala (j) de *O. tetraspis*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g), lateral esquerda (c; h) e lateral direita (d; i)



O *pull-back* dentário em *O. tetraspis* (Fig. 19) retrata toda a estrutura mandibular como altos valores de estresse, livrando-se apenas os dentes e processo retroarticular.

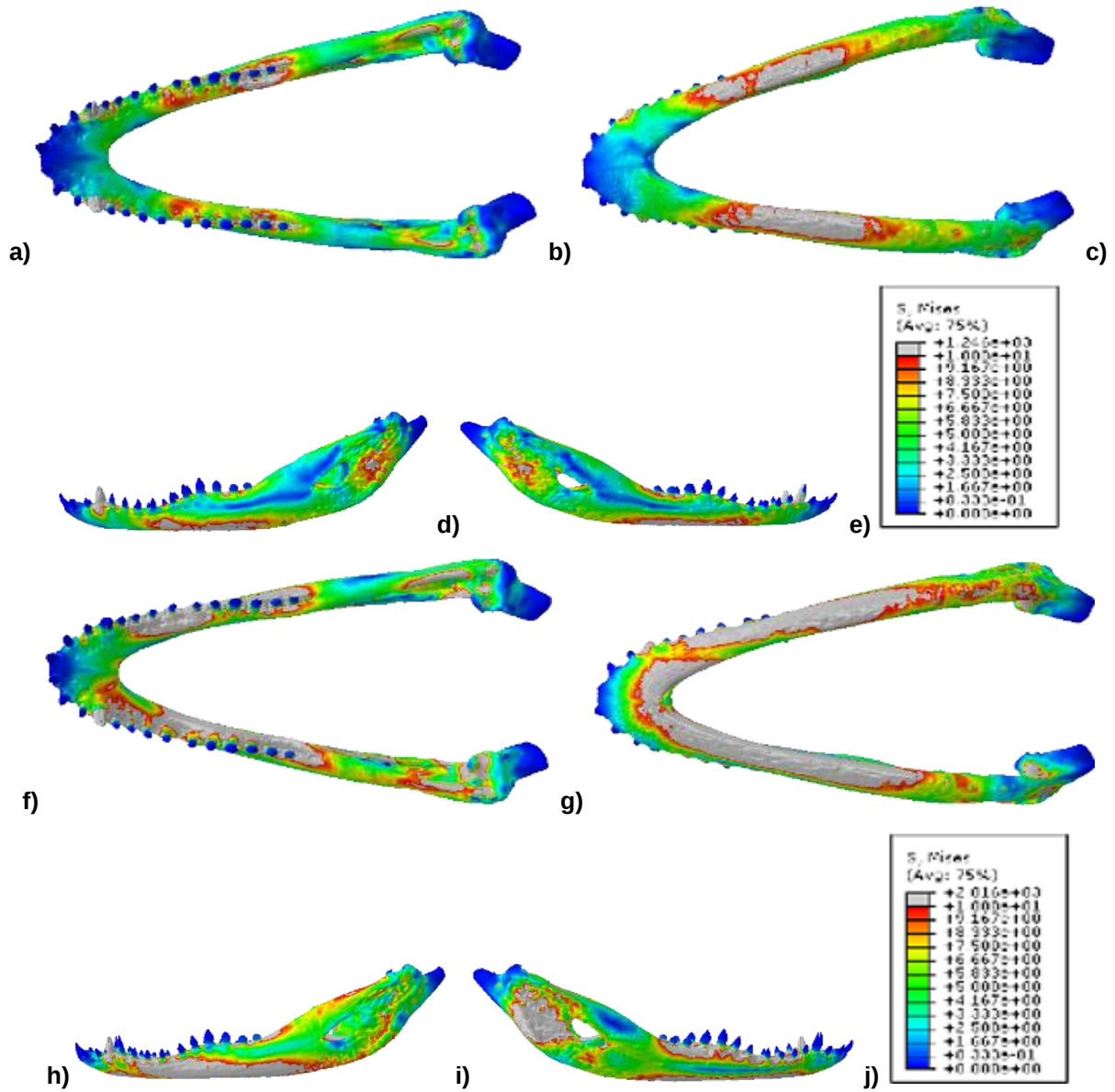
Figura 19 - Cenário extrínseco de *pull-back* dentário (a-d) e sua escala (e) em *O. tetraspis*.
Visão dorsal (a), ventral (b), lateral esquerda (c) e lateral direita (d)



Observa-se na Figura 20, os cenários intrínsecos da mandíbula de *O. tetraspis*. Em mordida bilateral e unilateral (Fig. 20) a distribuição do estresse é similar, diferindo apenas nas extensões das áreas registradas com *stress*. Os dentes, parte distal do dentário e processo retroarticular continuam destacando-se em ambos os cenários como *stress-free*, além da presença de faixas lateralmente ao dentário e surangular sem registro de estresse. As demais regiões mandibulares apresentam níveis de stress, com picos dorsoventralmente ao dentário e lateralmente ao angular.

A força de mordida caniniforme de *O. tetraspis* foi estimada durante a construção dos cenários intrínsecos, equivalendo-se a 46,6 N.

Figura 20 – Cenários intrínsecos de mordida bilateral (a-d) e sua escala (e); mordida unilateral (f-i) e sua escala (j) no osso Dentário de *O. tetraspis*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g), lateral esquerda (c; h) e lateral direita (d; i)



4 DISCUSSÃO

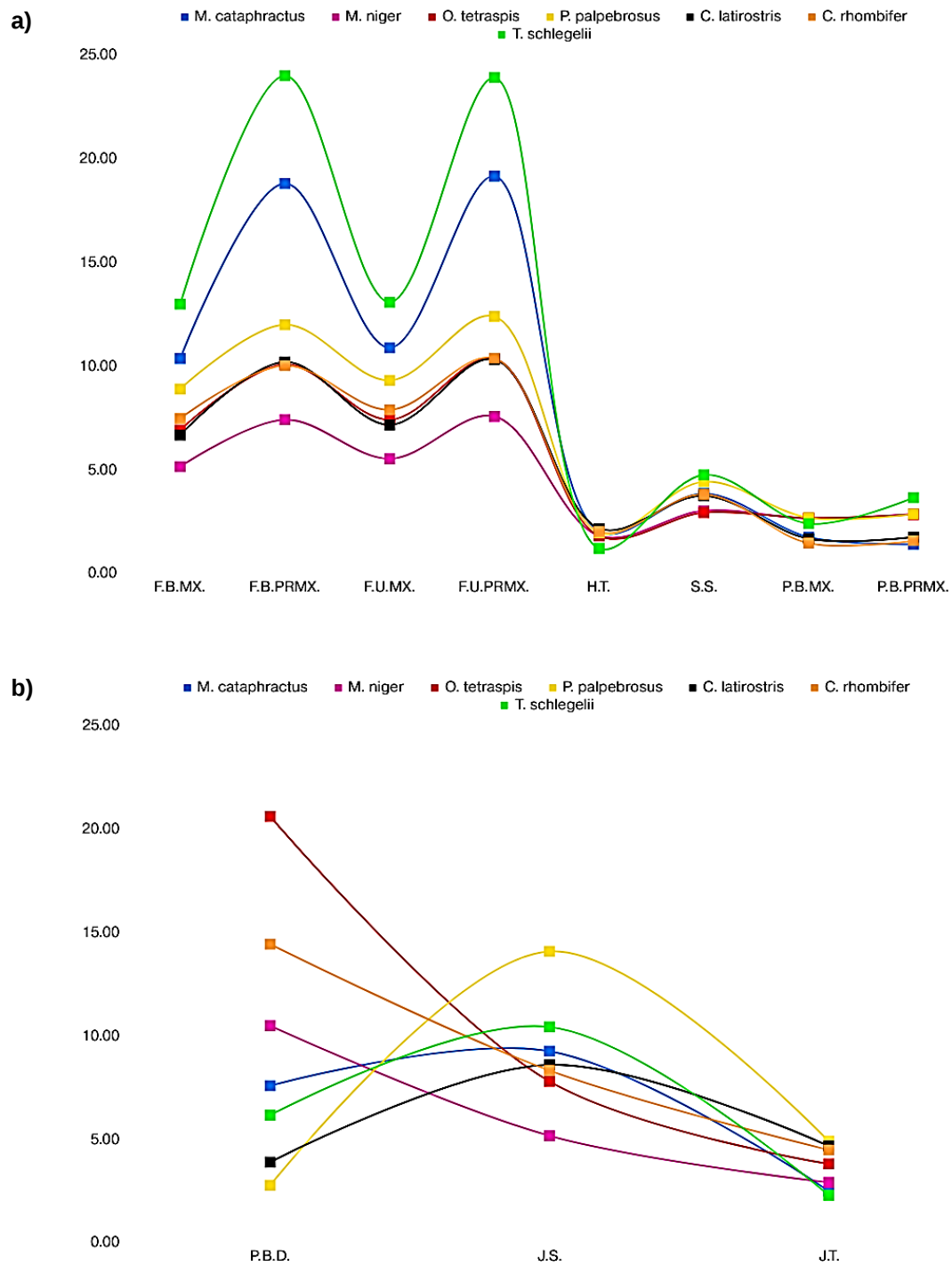
Os crocodilianos *Paleosuchus* e *Osteolaemus*, exibem comportamentos e características morfológicas de crânio muito similares entre si apesar da distância filogenética (Grigg & Kirshner, 2015; Busbey, 1995). Ambos possuem os elementos cranianos dorsoventralmente elevados, ou seja, são oreinirostrais e o rostro é comparativamente curto (o tamanho do rostro é menor que 50% do comprimento total do crânio) (Brochu, 2001). Logo, devido as suas peculiaridades anatômicas, em conjunto com estudos prévios realizados em táxons longirostrinos, os crânios de *Paleosuchus* e *Osteolaemus* são possivelmente convergentes. Porém, o quão convergentes funcionalmente são estes crânios?

Não devem existir generalizações quando há divisões de grupos por morfologias semelhantes de rostro (longirostros, brevirostros), pois apesar de serem semelhantes, sua morfometria é individual e isso implica em reações diferentes nas determinadas situações comportamentais. *T. schlegelii* e *M. cataphractus* são espécies consideradas longirostras (rostro maior que 50% do total do crânio) (Brochu, 2001), além de serem táxons generalistas e nossos resultados (testes disponíveis no Apêndice A) exibem os padrões de estresse no crânio e mandíbula muito similares entre si, denotando uma proximidade na morfofunção. Outro táxon longirostro bastante estudado é *Gavialis gangeticus*, porém, este é completamente distinto e único dentro de Crocodylia. Sua ecologia peculiar reflete seu morfoespaço exclusivo, distanciando-se dos demais que possuem a mesma característica (Pierce *et al.* 2008). Seguindo este mesmo raciocínio, o rostro curto de *P. palpebrosus*, *O. tetraspis*, *C. latirostris* e até *M. niger* não devem ser as únicas partes de sua anatomia craniana a serem analisadas, sendo assim, observamos também a oreinirostria e platirostria destes táxons.

Investigando as distribuições de *stress* de Von Mises nos crânios, nota-se uma grande semelhança das modelagens desenvolvidas para *P. palpebrosus* e *O. tetraspis*. Em análise visual, observa-se a existência de padrões próximos entre os táxons, isto é, a forma como o *stress* se distribui entre as estruturas craniomandibulares é semelhante. Entretanto, *P. palpebrosus* possui uma média geral de *stress* de Von Mises por elemento finito maior, principalmente nos cenários extrínsecos do crânio relacionados com movimentos de flexão e cenário extrínseco de *shake* da mandíbula (Figura 21).

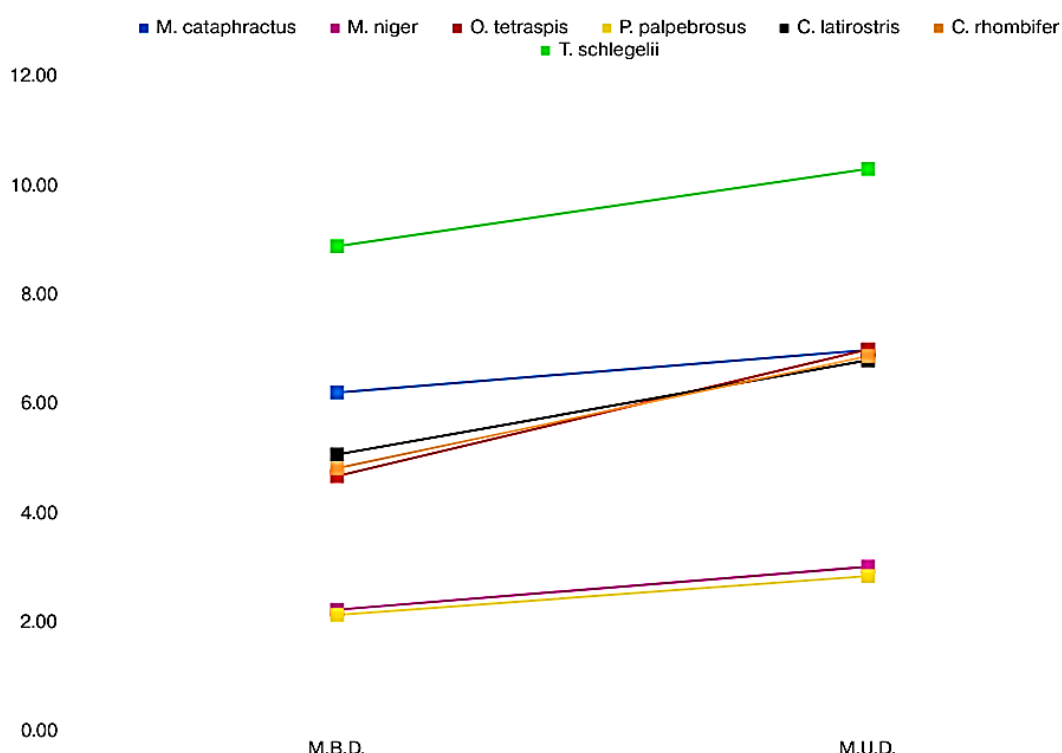
Figura 21 - Média de Von Mises dos cenários extrínsecos do crânio (a) e mandíbula (b).

F.B.MX, flexão bilateral maxilar; F.B.PRMX, flexão bilateral pré-maxilar; F.U.MX, flexão unilateral maxilar; F.U.PRMX, flexão unilateral pré-maxilar; H.T, *head-twist*; S.S, *skull-shake*; P.B.MX, *pull-back* maxilar; P.B.PRMX, *pull-back* pré-maxilar; P.B.D, *pull-back* dentário; J.S, *jaw-shake*; J.T, *jaw-twist*



O. tetraspis também demonstrou possuir uma morfofunção muito próxima ao *C. latirostris* (testes em *C. latirostris* disponíveis no Apêndice A), fato confirmado adicionalmente pelas médias de Von Mises (Figuras 21 e 22), principalmente nos cenários que foram aplicadas forças duplas verticais (mordida bilateral e unilateral na maxila) e em cenários intrínsecos, o que corrobora com o fato de morfometricamente *O. tetraspis* estar localizado no morfoespaço dos aligatoriídeos (Pierce *et al.* 2008).

Figura 22 - Média de Von Mises dos cenários intrínsecos da mandíbula. M.B.D, mordida bilateral no dentário; M.U.D, mordida unilateral no dentário



As dietas de *O. tetraspis* e *C. latirostris* também podem explicar esta similaridade. *C. latirostris* é um predador de invertebrados e pequenos vertebrados, há um aumento no tamanho das presas de acordo com o estágio ontogenético, porém insetos e caracóis continuam fazendo parte de sua cadeia trófica (Borteiro *et al.* 2009), sendo assim, seu rostro curto é potencialmente uma adaptação para alimentar-se de presas lentas e duras (Pierce *et al.* 2008; Monteiro *et al.* 1997). *O. tetraspis* por sua vez, consome muitos invertebrados como insetos e crustáceos, sendo pequenos vertebrados uma parte menor da dieta (Eaton, 2010). Além de haver sobreposição entre tipos de presas preferíveis entre os táxons, eles são considerados predadores

generalistas e oportunistas, adaptando-se conforme a disponibilidade de alimento no ambiente em que vivem (Smolensky *et al.* 2023; Borteiro *et al.* 2009; Pauwels *et al.* 2007). Além da proximidade entre nichos, o pós-crânio de ambos também pode influenciar na semelhança de padrões de distribuição de estresse. Erickson *et al.* 2012 pontuaram que as forças de mordida estão intimamente relacionadas com as proporções corporais, devido aos movimentos realizados no momento de captura da presa. Logo, *C. latirostris* e *O. tetraspis* possuindo corpos de tamanho aproximado e se alimentando de presas semelhantes (Eaton, 2010; Borteiro *et al.* 2009; Pierce *et al.* 2008; Monteiro *et al.* 1997), evidencia a similaridade adquirida entre os táxons nas distribuições de estresse no crânio.

Os maiores valores de *stress* no crânio de *P. palpebrosus*, indica uma diferença entre tipos de presa e/ou estratégias de predação. O seu crânio é provavelmente associado a uma redução substancial da importância das presas aquáticas ágeis em sua dieta, logo, a hidrodinâmica não seria um fator crucial para sua alimentação, permitindo a oreinirostralia sem influenciar em um impacto na performance da alimentação (Pierce *et al.* 2008; McHenry *et al.* 2006). Montefeltro *et al.* (2020) testaram a funcionalidade de *Aphaurosuchus scharafacies*, um óbvio exemplo de crânio oreinirostral no registro fóssil, e constataram como o táxon é bem adaptado para caça, sendo capaz de infligir mordidas repetidas usando seus caninos e movimentando sua cabeça, aumentando as perfurações no corpo da presa e impedindo-a de fugir, consequentemente levando à morte. Características anatômicas como vértebras cervicais robustas e espinhas neurais altas, fornecem grandes áreas de fixação para os músculos responsáveis pelo levantamento, torção e movimentos laterais da cabeça, além do palato secundário extensivamente ossificado e ausência de fenestra antorbital, que reduzem o estresse durante a mordida unilateral (Rayfield & Milner, 2008).

Montefeltro *et al.* 2020 ainda constata que os baurusuquídeos (grupo com crânio oreinirostral), possuem um espaço (*gap*) entre os ossos da pré-maxila e maxila, que é um aperfeiçoamento anatômico do táxon para a melhor dissipação de *stress* durante a mordida, o *gap* redireciona o *stress* sofrido na porção distal craniana diretamente para o dorso dos ossos nasais. Crânios oreinirostrais das espécies viventes de crocodilianos como o de *Paleosuchus* e *Osteolaemus*, não possuem estas características anatômicas únicas como o observado nos baurusuquídeos, ocasionando a distribuição direta de *stress* das pré-maxilas para as maxilas,

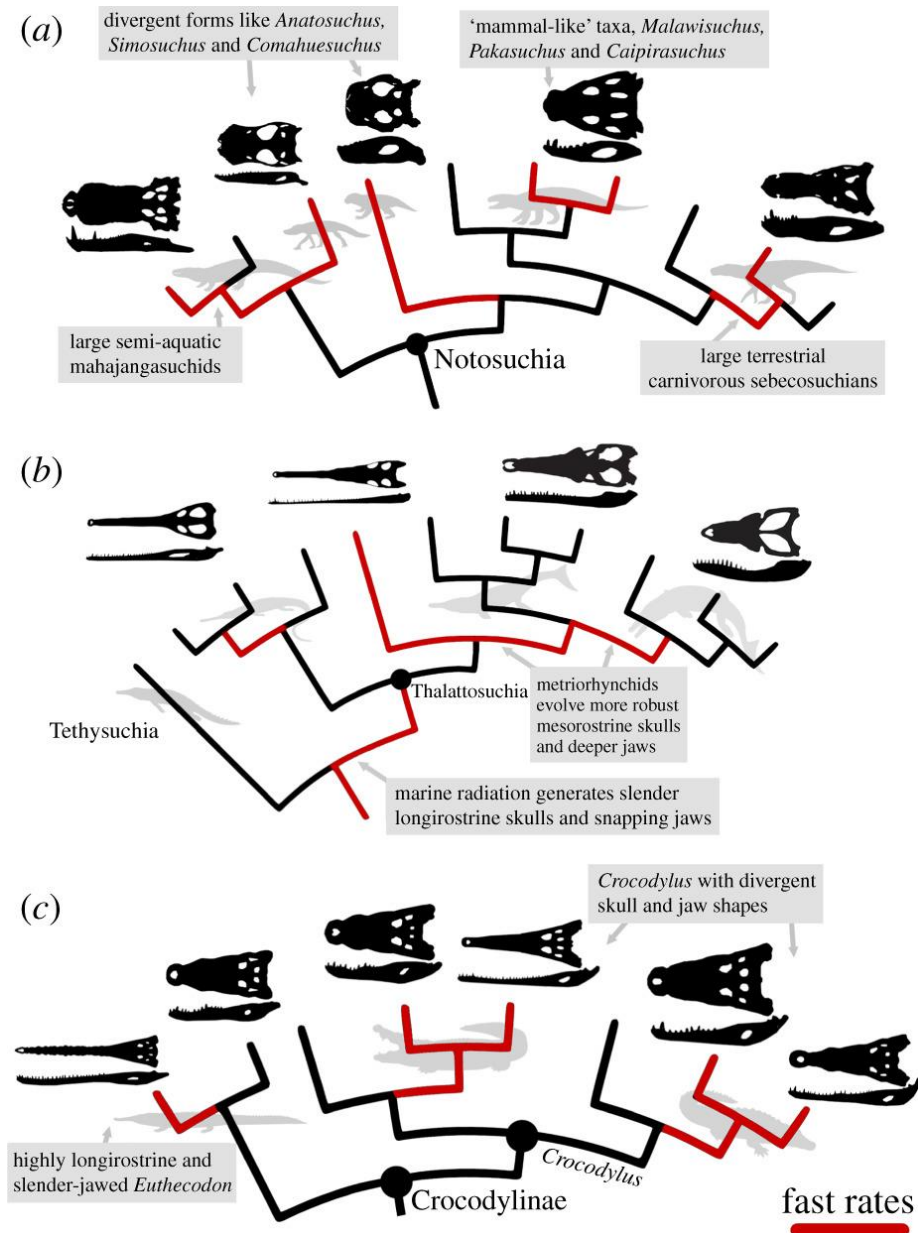
principalmente em cenários de flexões unilaterais pré-maxilares, tornando-os mais suscetíveis aos altos níveis de *stress* de Von Mises durante predações. Foi possível constatar esta particularidade de *Paleosuchus* em nossos resultados, pois apesar dos padrões de distribuição do *stress* de Von Mises em diversos cenários ser próximo de outros táxons, quase sempre este aligatórídeo exibe valores de *stress* maiores que os demais táxons.

Já analisando apenas a estrutura mandibular, Porro *et al.* 2011 pontuou que as mandíbulas são importantes na transmissão da força muscular e na interação com o ambiente externo nos vertebrados, logo, espera-se que a morfologia da mandíbula seja otimizada para o desempenho nessas interações, distinguindo-se do crânio que, além da alimentação, está relacionado à proteção do cérebro, órgãos do sentido, respiração e comunicação. As forças de mordida registradas em *O. tetraspis* e *P. palpebrosus* são menores comparadas com estudos prévios. Sellers *et al.* 2022 utilizaram volumes musculares, comprimento de fibras, ângulos, e áreas de origem muscular em seus cálculos, e também, Erickson *et al.* 2012 testaram um número maior de espécimes de um mesmo táxon em seus experimentos e pontos diferentes de análise de força na estrutura. Apesar deste fato, a magnitude de força obtida no presente estudo, é justificável pelo comprimento muito próximo do crânio de ambos.

Em cenários extrínsecos na mandíbula, *P. palpebrosus* apresenta similaridade com *O. tetraspis* apenas durante o cenário de *twist*. Os indivíduos do gênero *Paleosuchus* possuem microhabitats que dificilmente são sobrepostos com outros indivíduos predadores no mesmo local, diminuindo a competição (Marioni *et al.* 2022). Este comportamento certamente resulta em estratégias distintas de predação, refletindo em uma distribuição de *stress* no crânio diferente dos demais táxons que estão em competição recorrente por alimento.

A proximidade entre diversos grupos também nos leva a interpretações ecomorfológicas (Fig. 23). Durante o Mesozóico, os crocodilomorfos possuíam inúmeras oportunidades ecológicas, o que possibilitava esta gama de morfologias existentes no registro fóssil, porém no Cenozóico, o grupo vive uma etapa de baixas oportunidades ecológicas, interferindo na diversidade de formas e nichos (Bronzati *et al.* 2015, Stubbs *et al.* 2021), evidenciando a importância da disponibilidade de recursos e habitats que permitam a diversificação dos organismos (Schluter, 2000).

Figura 23 - Taxas rápidas de evolução ecomorfológica em crocodilomorfos. (a) Notosuchia, (b) Thalattosuchia e (c) Crocodylinae, mostram taxas evolutivas rápidas na morfologia de crânio e mandíbula. Os ramos de taxa mais rápida são destacados em vermelho. Fonte: Stubbs *et al.* (2021).



O habitat de *O. tetraspis* na África (florestas equatoriais) e sua alimentação (Smolensky, 2015; Kofron, 1992), são grandes fatores que implicam na proximidade funcional e morfológica com os aligatórídeos (Pierce *et al.* 2008), porém mantendo um padrão próximo ao observado em outros crocodilídeos em relação à mandíbula, salientando uma limitação de convergência.

5 CONCLUSÕES

O presente estudo indica que os crocodilianos *Osteolaemus tetraspis* e *Paleosuchus palpebrosus* possuem crânios funcionalmente convergentes, pois os padrões de distribuição e valores de *stress* cranianos são similares, enfatizando que estas estruturas em ambos reagem de formas semelhantes nos mesmos cenários. A proximidade dos dados obtidos entre *C. latirostris*, *M. niger*, *O. tetraspis* e *P. palpebrosus* em algumas situações, reforça a presença morfométrica de *Osteolaemus* no morfoespaço dos aligatórídeos, sugerindo uma ampliação de convergência funcional para Caimaninae. Entretanto, a mandíbula de *P. palpebrosus* se diferencia dos demais táxons enquanto *O. tetraspis* se assemelha (observar Figuras 11, 12 e 13 para mandíbula de *Paleosuchus*, Figuras 18, 19 e 20 para mandíbula de *Osteolaemus* e Apêndice A para demais táxons).

Com isso, interpretamos que a convergência funcional está limitada apenas ao crânio, com possíveis explicações baseadas no tamanho aproximado de suas sínfises mandibulares (Walmsley *et al.* 2013), diferenças comportamentais, alimentares (Eaton, 2010; Marioni *et al.* 2022) e diminuição de oportunidades ecológicas para as espécies viventes atuais (Stubbs *et al.* 2021), pois as mandíbulas interagem mais com o ambiente externo e são aprimoradas para desempenhar transmissões de força muscular, distinguindo-se do crânio que também precisa fornecer proteção aos órgãos (Porro *et al.* 2011). Logo, o hábito mais terrestre e menor competição por alimento em *Paleosuchus*, pode ter influenciado na distribuição de *stress* em sua mandíbula, tornando a estrutura única e distinguindo-a de *Osteolaemus*.

REFERÊNCIAS

- BEHRA, O. Sex ratio of African dwarf crocodiles (*Osteolaemus tetraspis* Cope, 1861) exploited for food in Congo, p. 3-5. In: Crocodiles: proceedings of the 10th working meeting of the crocodile specialist group, Gainesville, Florida. **International Union for Conservation of Nature and Natural Resources**, Gland, Switzerland, 1990.
- BENTON, M. J.; CLARK, J. M. Archosaur Phylogeny and the Relationships of the Crocodylia. In: Benton, M.J., Ed., The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume I: Amphibians, Reptiles, Birds, **Clarendon Press**, Oxford, 295-338, 1988.
- BORTEIRO, C.; GUTIÉRREZ, F.; TEDROS, M.; KOLENC, F. Food habits of the Broad-snouted Caiman (*Caiman latirostris*: Crocodylia, Alligatoridae) in northwestern Uruguay. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, [S.L.], v. 44, n. 1, p. 31-36, 2009.
- BROCHU, C. A. Crocodylian snouts in space and time: phylogenetic approaches toward adaptive radiation. **American Zoologist**, v. 41, n. 3, p. 564-585, 2001.
- BROCHU, C. A. Phylogenetic Approaches Toward Crocodylian History. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, [S.L.], v. 31, n. 1, p. 357-397, 2003.
- BRONZATI, M.; MONTEFELTRO, F. C.; LANGER, M. C. Diversification events and the effects of mass extinctions on Crocodyliformes evolutionary history. **Royal Society Open Science**, v. 2, n. 5, p. 140385, 2015.
- BUSBY, A. B. The structural consequences of skull flattening in crocodilians. **Functional Morphology in Vertebrate Paleontology**. New York: Cambridge University Press, 1995.
- CAMPOS, Z.; MARIONI, B.; FARIAS, I.; VERDADE, L. M.; BASSETTI, L. COUTINHO, M. E.; MENDONÇA, S. H. S. T.; VIEIRA, T. Q.; MAGNUSSON, W. E. Avaliação do risco de extinção do jacaré-paguá *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier, 1807) no Brasil. **Biodiversidade Brasileira** 3:40–47, 2012.
- DRUMHELLER, S. K.; DARLINGTON, J.; VLIET, K. A. Surveying death roll behavior across Crocodylia. **Ethology Ecology & Evolution**, [S.L.], v. 31, n. 4, p. 329-347, 2019.
- DRUMHELLER, S. K.; WILBERG, E. W. A synthetic approach for assessing the interplay of form and function in the crocodyliform snout. **Zoological Journal of the Linnean Society**, vol. 188, n. 2, p. 507-521, 2020.
- DUMONT, E. R.; GROSSE, I. R.; SLATER, G. J. Requirements for comparing the performance of finite element models of biological structures. **Journal Of Theoretical Biology**, [S.L.], v. 256, n. 1, p. 96-103, 2009.
- EATON, M. J.; MARTIN, A.; THORBJARNARSON, J.; AMATO, G. Species-level diversification of African dwarf crocodiles (Genus *Osteolaemus*): a geographic and phylogenetic perspective. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, [S.L.], v. 50, n. 3, p. 496-506, 2009.

EATON, M. J. Dwarf Crocodile *Osteolaemus tetraspis*. Pp. 127-132 in Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan. Third Edition, ed. by S.C. Manolis and C. Stevenson. Crocodile Specialist Group: **Darwin**, 2010.

ERICKSON, G. M.; GIGNAC, P. M.; STEPPAN, S. J.; LAPPIN, A. K.; VLIET, K. A.; BRUEGGEN, J. D.; INOUE, B. D.; KLEDZIK, D.; WEBB, GRAHAME J. W. Insights into the Ecology and Evolutionary Success of Crocodylians Revealed through Bite-Force and Tooth-Pressure Experimentation. **Plos One**, [S.L.], v. 7, n. 3, p. e31781, 2012.

GIGNAC, P.; O'BRIEN, H. Suchian Feeding Success at the Interface of Ontogeny and Macroevolution. **Integrative And Comparative Biology**, [S.L.], v. 56, n. 3, p. 449-458, 2016.

GIGNAC, P. M.; O'BRIEN, H. D.; TURNER, A. H.; ERICKSON, G. M. Feeding in crocodylians and their relatives: Functional insights from ontogeny and evolution. In Feeding in vertebrates. Berlin, Germany: **Springer**, 2019.

GRIGG, G.; KIRSHNER, D. **Biology and Evolution of Crocodylians**. [s.l.] CSIRO Publishing, 2015.

GROSSE, I. R.; DUMONT, E. R.; COLETTA, C.; TOLLESON, A. Techniques for Modeling Muscle-induced Forces in Finite Element Models of Skeletal Structures. **The Anatomical Record**, [S.L.], v. 290, n. 9, p. 1069-1088, 2007.

HART, R. T. The finite-element method. In: Cowin SC, editor. Bone mechanics. Boca Raton, FL: **CRC Press**. p 53–74, 1989.

HEKKALA, E.; SHIRLEY, M. H.; AMATO, G.; AUSTIN, J. D.; CHARTER, S.; THORBJARNARSON, J.; VLIET, K. A.; HOUCK, M. L.; DESALLE, R.; BLUM, M. J. An ancient icon reveals new mysteries: mummy DNA resurrects a cryptic species within the Nile crocodile. **Molecular Ecology**, v. 20, n. 20, p. 4199–4215, 2011.

IORDANSKY, N.N. The skull of Crocodilia. In: Gans, C. & Parsons, T.S. (Eds.) Biology of the reptilia, Volume 4: morphology D. New York: **Academic Press**, pp. 201–264, 1973.

KOFRON, C. P. Status and habitats of the three African crocodiles in Liberia. **J. Trop. Ecol.** 8:265-273, 1992.

KOFRON, C. P.; STEINER, C. Observations on the African Dwarf Crocodile, *Osteolaemus tetraspis*. **Copeia**, [S.L.], v. 1994, n. 2, p. 533, 1994.

KUZMIN, I. T.; BOITSOVA, E. A.; GOMBOLEVSKIY, V. A.; MAZUR, E. V.; MOROZOV, S. P.; SENNIKOV, A. G.; SKUTSCHAS, P. P.; SUES, H. D. Braincase anatomy of extant Crocodylia, with new insights into the development and evolution of the neurocranium in crocodylomorphs. **Journal of Anatomy**, v. 239, n. 5, p. 983–1038, 2021.

LANGSTON, W. J. The crocodylian skull in historical perspective. In: Gans, C. & Parsons, T.S. (Eds.) Biology of the reptilia, Volume 4: morphology D. New York: **Academic Press**, pp. 263–289, 1973.

LOSOS, J. B. Convergence, adaptation, and constraint. **Evolution**, [S.L.], v. 65, n. 7, p. 1827-1840, 2011.

- MAGNUSSON, W. E. *Paleosuchus palpebrosus*. **Catalogue of american amphibians and reptiles**, 554.1: 554.2, 1992.
- MARIONI, B.; MAGNUSSON, W. E.; VOGT, R. C.; VILLAMARÍN, F. Home range and movement patterns of male dwarf caimans (*Paleosuchus palpebrosus* and *Paleosuchus trigonatus*) living in sympatry in Amazonian floodplain streams. **Neotropical Biodiversity**, [S.L.], v. 8, n. 1, p. 156-166, 2022.
- McALILEY, L. R.; WILLIS, R. E.; RAY, D. A.; WHITE, P. S.; BROCHU, C. A.; DENSMORE III, L. D. Are crocodiles really monophyletic? Evidence for subdivisions from sequence and morphological data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 39, n. 1, p. 16–32, 2006.
- McHENRY, C. R.; CLAUSEN, P. D.; DANIEL, W. J. T.; MEERS, M. B.; PENDHARKAR, A. Biomechanics of the rostrum in crocodilians: a comparative analysis using finite-element modeling. **The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology**, [S.L.], v. 288, n. 8, p. 827-849, 2006.
- MONTEFELTRO, F. C.; ANDRADE, D. V.; LARSSON, H. C. E. The evolution of the meatal chamber in crocodyliforms. **Journal of Anatomy**, v. 228, n. 5, p. 838–863, 2016.
- MONTEFELTRO, F. C.; LAUTENSCHLAGER, S.; GODOY, P. L.; FERREIRA, G. S.; BUTLER, R. J. A unique predator in a unique ecosystem: modelling the apex predator within a Late Cretaceous Crocodyliform-dominated fauna from Brazil. **Journal Of Anatomy**, [S.L.], v. 237, n. 2, p. 323-333, 2020.
- MONTEIRO, L. R.; CAVALCANTI, M. J.; SOMMER, H. J. S. III. Comparative ontogenetic shape change in the skull of *Caiman* species (Crocodylia, Alligatoridae). **Journal of Morphology**, 231:53–62, 1997.
- MORRIS, Z. S.; VLIET, K. A.; ABZHANOV, A.; PIERCE, S. E. Developmental origins of the crocodylian skull table and platyrostral face. **The Anatomical Record**, [S.L.], v. 305, n. 10, p. 2838-2853, 2021.
- MURRAY, C. M.; RUSSO, P. ZORRILLA, A.; McMAHAN, C. D. Divergent Morphology among Populations of the New Guinea Crocodile, *Crocodylus novaeguineae* (Schmidt, 1928): Diagnosis of an Independent Lineage and Description of a New Species. **Copeia**, v. 107, n. 3, p. 517, 2019.
- OAKS, J. R. A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true crocodiles. **Evolution**, v. 65, n. 11, p. 3285–3297, 2011.
- PAUWELS, O. S. G.; BARR, B.; SANCHEZ, M. L.; BURGER, M. Diet records for the Dwarf Crocodile, *Osteolaemus tetraspis tetraspis* in Rabi oil fields and Loango National Park, southwestern Gabon. **Hamadryad**, vol. 31, n. 2, pp. 258 – 264, 2007.
- PIERCE, S. E.; ANGIELCZYK, K. D.; RAYFIELD, E. J. Patterns of morphospace occupation and mechanical performance in extant crocodilian skulls: a combined geometric morphometric and finite element modeling approach. **Journal Of Morphology**, [S.L.], v. 269, n. 7, p. 840-864, 2008.
- POL, D.; RAUHUT, O. W. M.; LECUONA, A.; LEARDI, J. M.; XU, X.; CLARK, J. M. A new fossil from the Jurassic of Patagonia reveals the early basicranial evolution and the origins of Crocodyliformes. **Biological Reviews**, v. 88, n. 4, p. 862–872, 2013.

PREUSCHOFT, H.; WITZEL, U. Biomechanical investigations on the skulls of reptiles and mammals. **Senckenbergiana lethaea**. 82:207–22, 2002.

RAYFIELD, E. J. Finite element analysis and understanding the biomechanics and evolution of living and fossil organisms. **Annual Review of Earth And Planetary Sciences**, [S.L.], v. 35, n. 1, p. 541-576, 2007.

RAYFIELD, E. J.; MILNER, A. C. Establishing a framework for archosaur cranial mechanics. **Paleobiology**, v. 34, n. 4, p. 494–515, 2008.

SANSALONE, G.; CASTIGLIONE, S.; RAIA, P.; ARCHER, M.; DICKSON, B.; HAND, S.; PIRAS, P.; PROFICO, A.; WROE, S. Decoupling Functional and Morphological Convergence, the Study Case of Fossorial Mammalia. **Frontiers In Earth Science**, [S.L.], v. 8, 2020.

SHIRLEY, M. H.; VLIET, K. A.; CARR, A. N.; AUSTIN, J. D. Rigorous approaches to species delimitation have significant implications for African crocodilian systematics and conservation. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 281, n. 1776, p. 20132483, 2014.

SHIRLEY, M. H.; BURTNER, B.; OSLISLY, R.; SEBAG, D.; TESTA, O. Diet and body condition of cave-dwelling dwarf crocodiles (*Osteolaemus tetraspis*, Cope 1861) in Gabon. **Afr. J. Ecol.**, 55: 411-422, 2017.

SLATER, G. J.; FIGUEIRIDO, B.; LOUIS, L.; YANG, P.; VAN VALKENBURGH, B. Biomechanical Consequences of Rapid Evolution in the Polar Bear Lineage. **Plos One**, [S.L.], v. 5, n. 11, 2010.

SCHLUTER, D. The ecology of adaptive radiation. **Oxford University Press**, Oxford, UK, 2000.

SELLERS, K. C.; NIETO, M. N.; DEGRANGE, F. J.; POL, D.; CLARK, J. M.; MIDDLETON, K. M.; HOLLIDAY, C. M. The effects of skull flattening on suchian jaw muscle evolution. **The Anatomical Record**, [S.L.], v. 305, n. 10, p. 2791-2822, 2022.

SMOLENSKY, N. Co-occurring cryptic species pose challenges for conservation: A case study of the African dwarf crocodile (*Osteolaemus spp.*) in Cameroon. **Oryx**, 49(4), 584-590, 2015.

SMOLENSKY, N. I.; FITZGERALD, L.; WINEMILLER, K. O. Trophic Ecology of African Dwarf Crocodiles (*Osteolaemus spp.*) in Perennial and Ephemeral Aquatic Habitats. **Journal of Herpetology**, Vol. 57, No. 1, 60–69, 2023.

STAYTON, C. T. Is convergence surprising? An examination of the frequency of convergence in simulated datasets. **Journal of Theoretical Biology**, v. 252, n. 1, p. 1–14, 2008.

STAYTON, C. T. What does convergent evolution mean? The interpretation of convergence and its implications in the search for limits to evolution. **Interface focus**, v. 5, n. 6, p. 20150039, 2015.

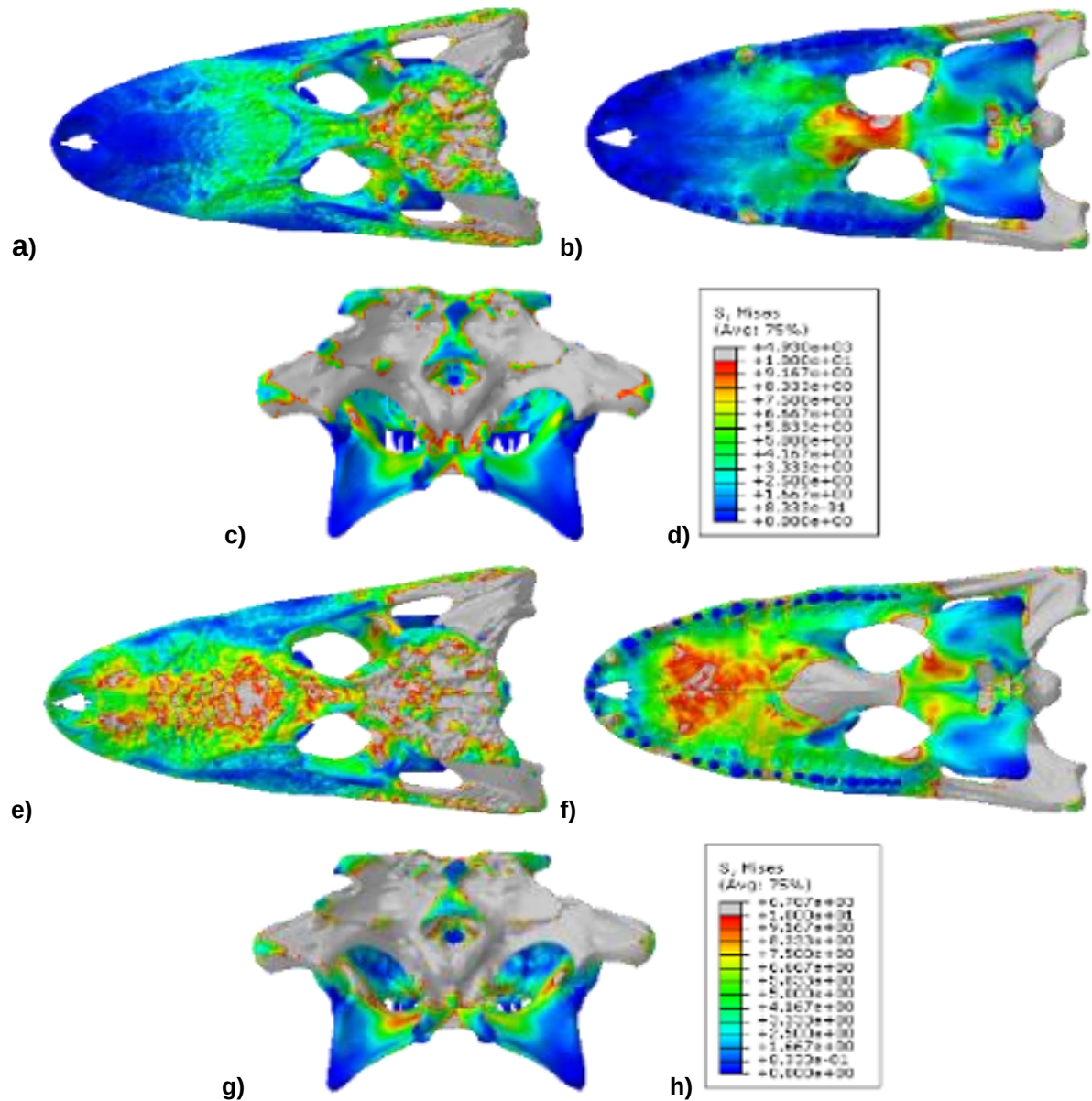
STUBBS T. L.; PIERCE S. E.; ELSLER A.; ANDERSON P. S. L.; RAYFIELD E. J.; BENTON M. J. Ecological opportunity and the rise and fall of crocodylomorph evolutionary innovation. **Proc. R. Soc. B** 288: 20210069, 2021.

WALMSLEY, C. W.; SMITS, P. D.; QUAYLE, M. R.; McCURRY, M. R.; RICHARDS, H. S.; OLDFIELD, C. C.; WROE, S.; CLAUSEN, P. D.; McHENRY, C. R. Why the Long Face? The Mechanics of Mandibular Symphysis Proportions in Crocodiles. **Plos One**, [S.L.], v. 8, n. 1, p. 53873, 2013.

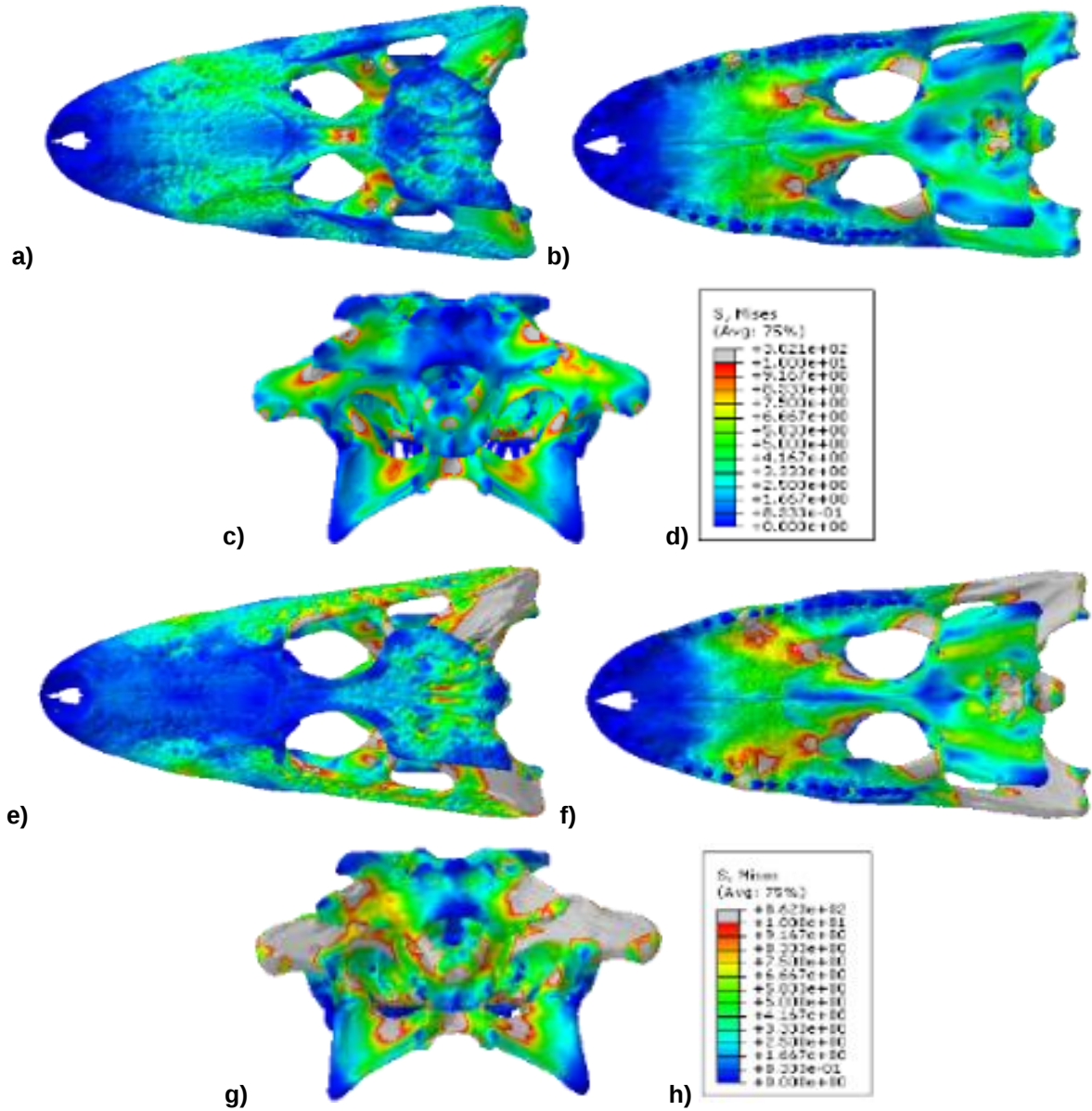
WILBERG, E. W. Investigating patterns of crocodyliform cranial disparity through the Mesozoic and Cenozoic. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 1, p. 189–208, 2017.

APÊNDICE A – CENÁRIOS BIOMECÂNICOS DE *C. latirostris*, *C. rhombifer*, *M. cataphractus*, *M. niger* E *T. schlegelii*

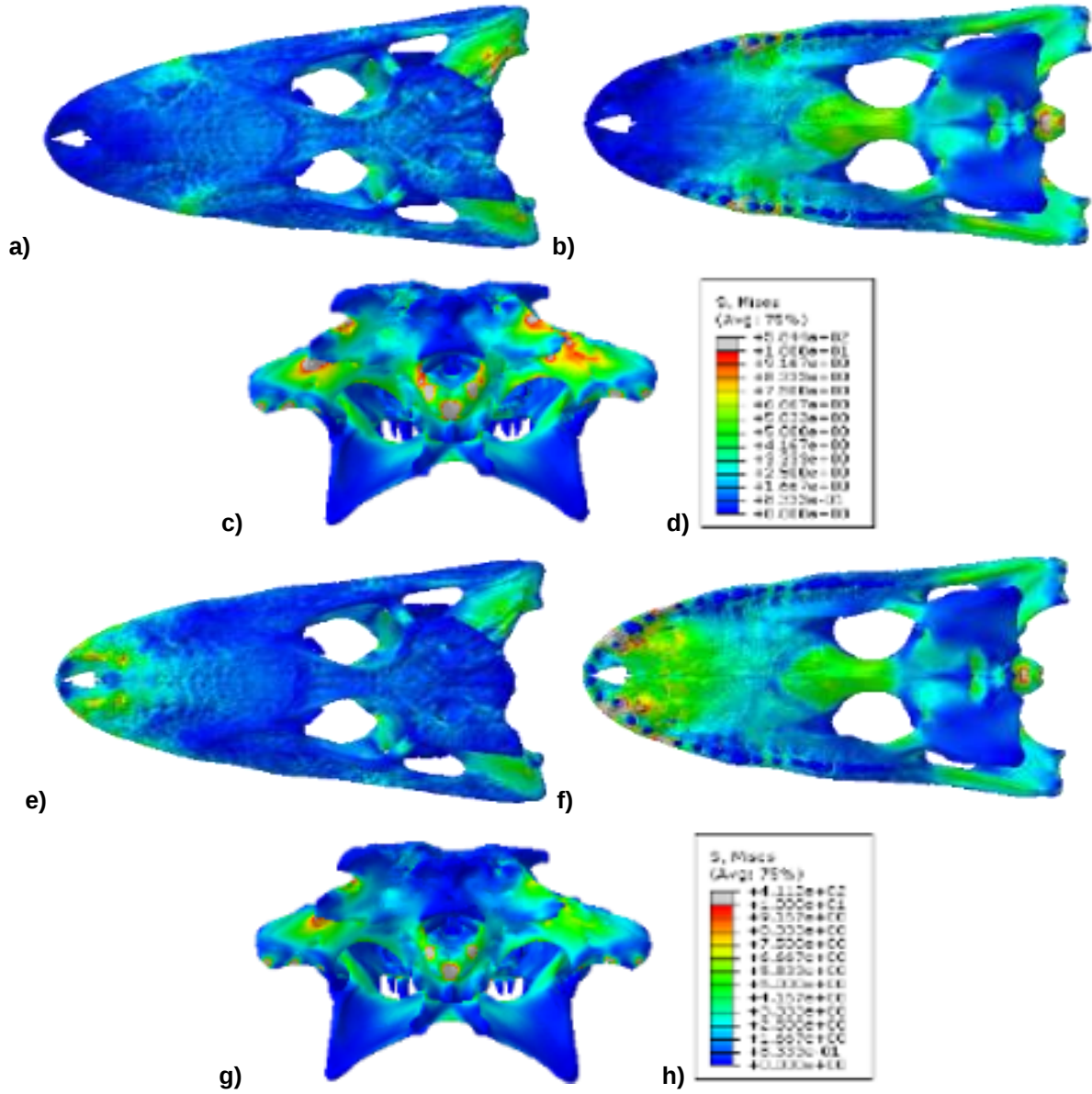
I - Cenários extrínsecos de flexão bilateral maxilar (a-c) e sua escala (d), flexão bilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *C. latirostris*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



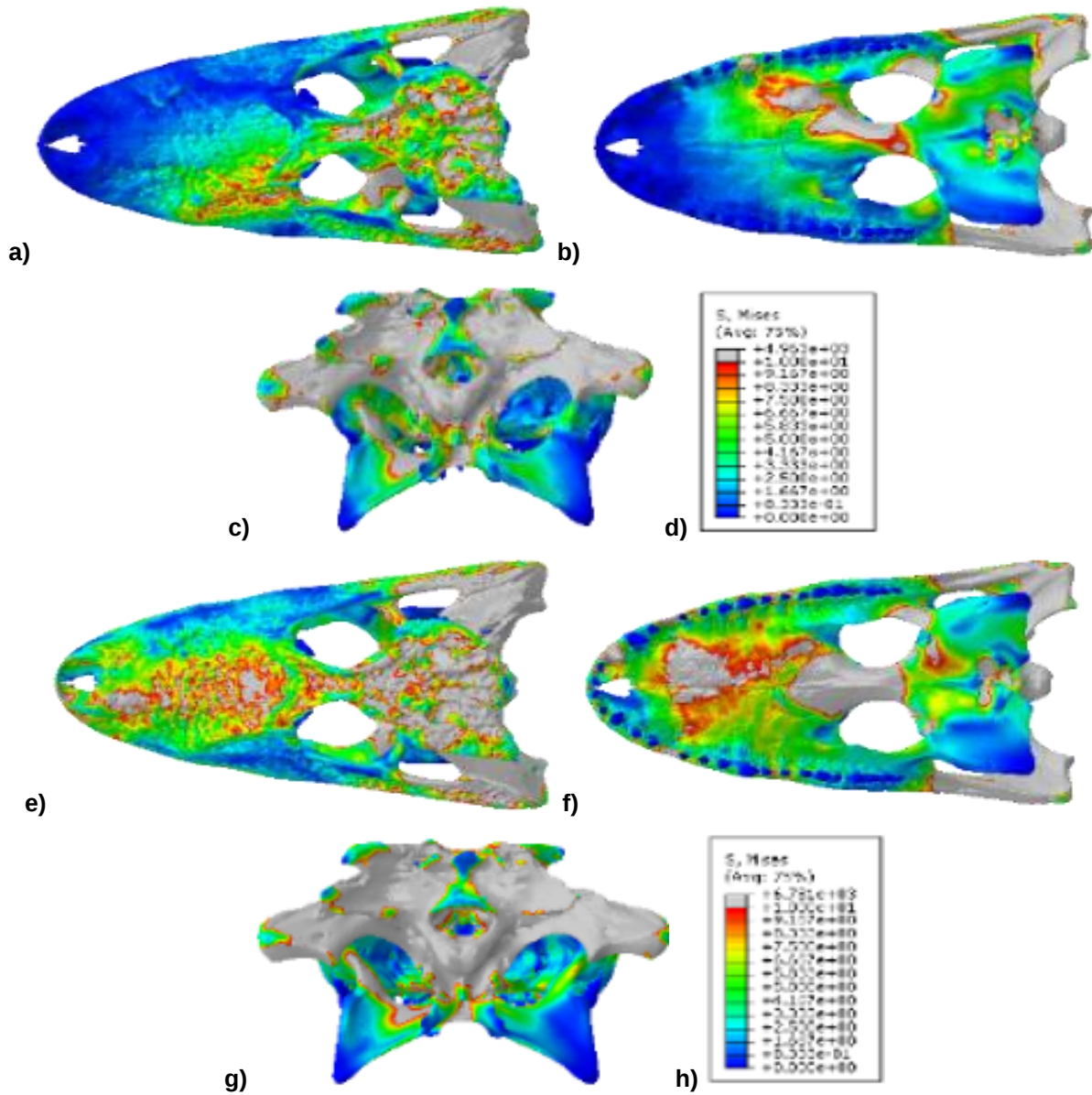
II - Cenários extrínsecos de *head-twist* (a-c) e sua escala (d), *skull-shake* (e-g) e sua escala (h) do crânio de *C. latirostris*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g).



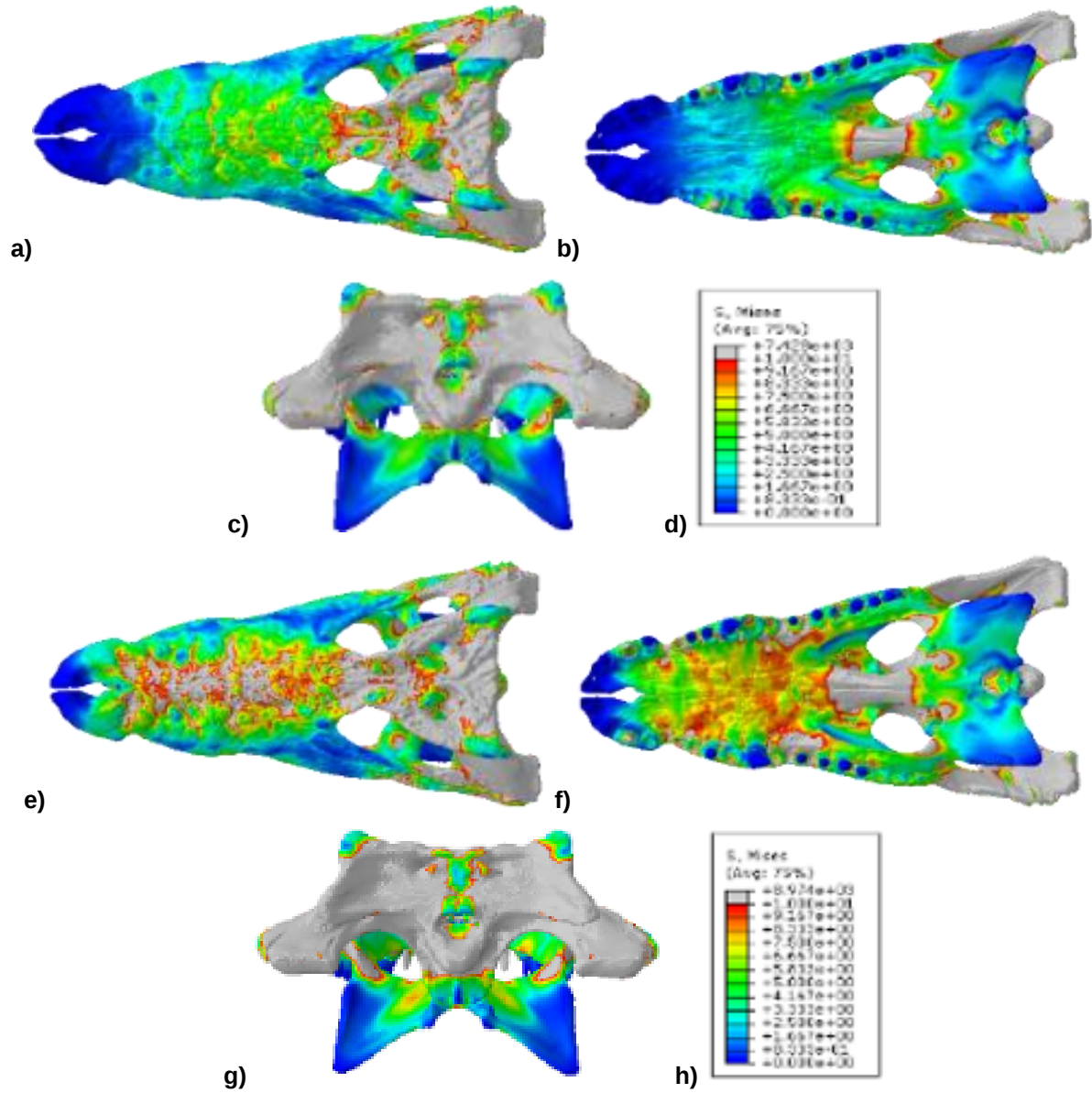
III - Cenários extrínsecos de *pull-back* maxilar (a-c) e sua escala (d); *pull-back* pré maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *C. latirostris*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g).



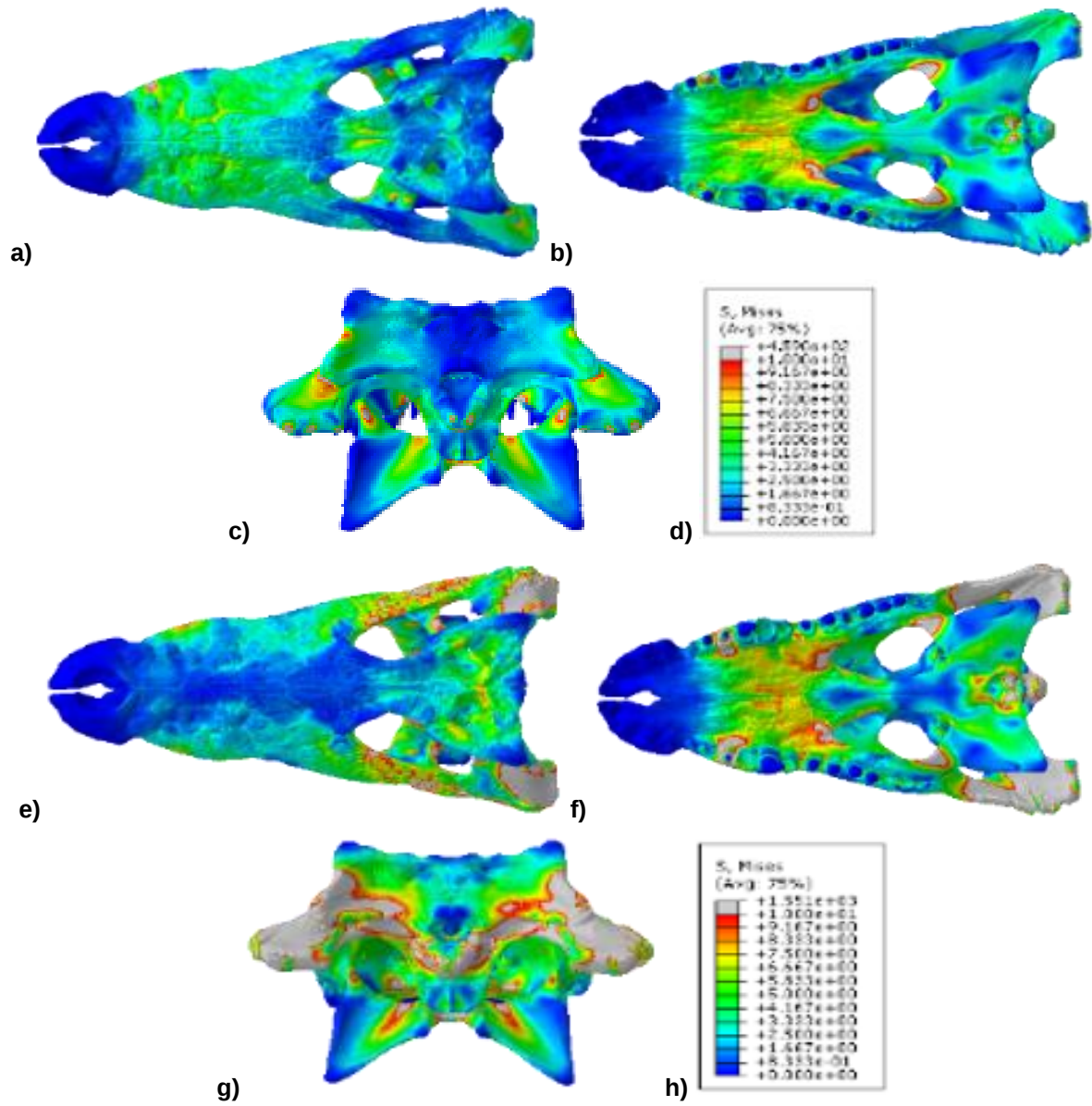
IV - Cenários extrínsecos de flexão unilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão unilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *C. latirostris*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g).



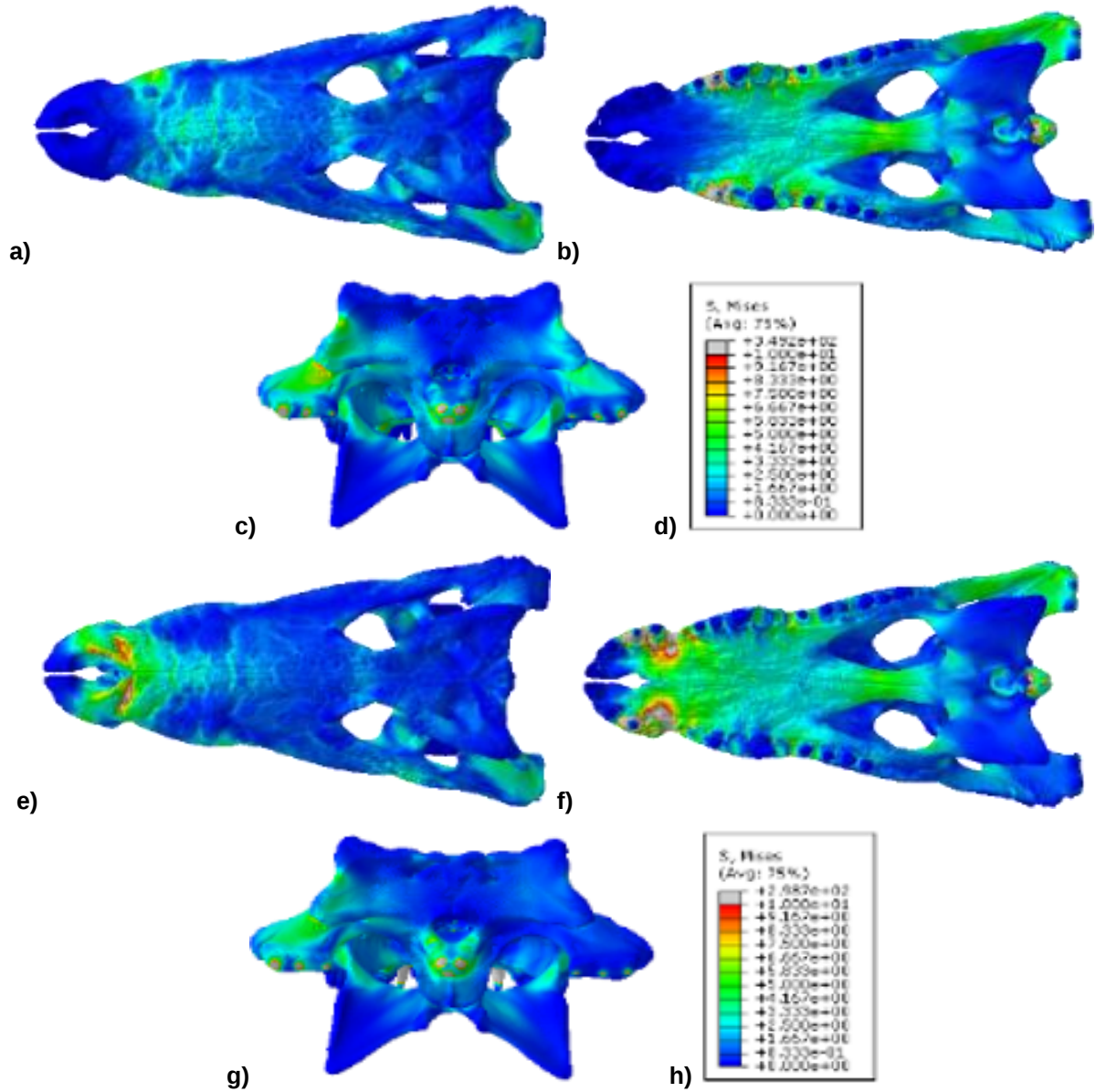
V - Cenários extrínsecos de flexão bilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão bilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *C. rhombifer*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



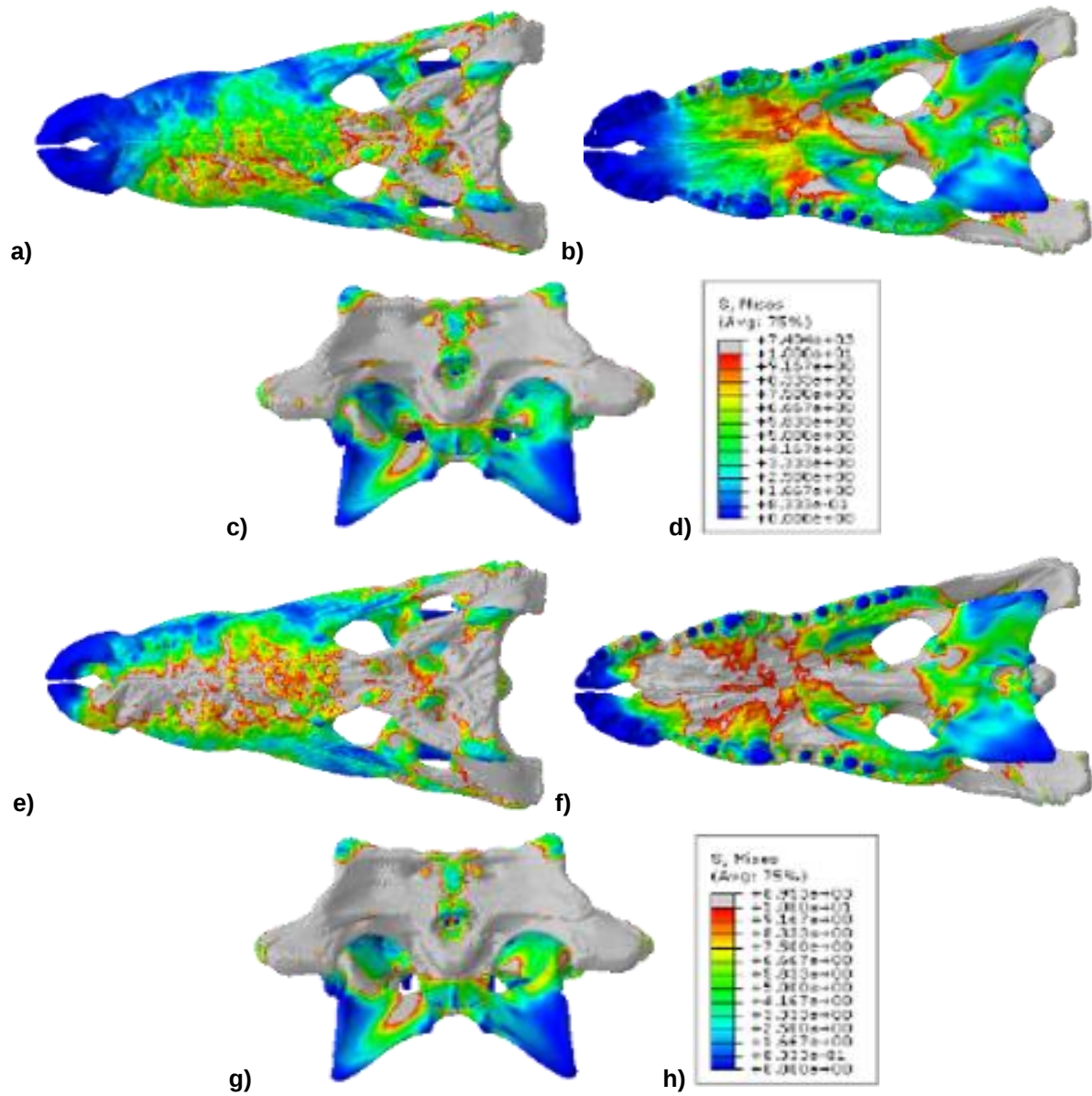
VI - Cenários extrínsecos de *head-twist* (a-c) e sua escala (d); *skull-shake* (e-g) e sua escala (h) do crânio de *C. rhombifer*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



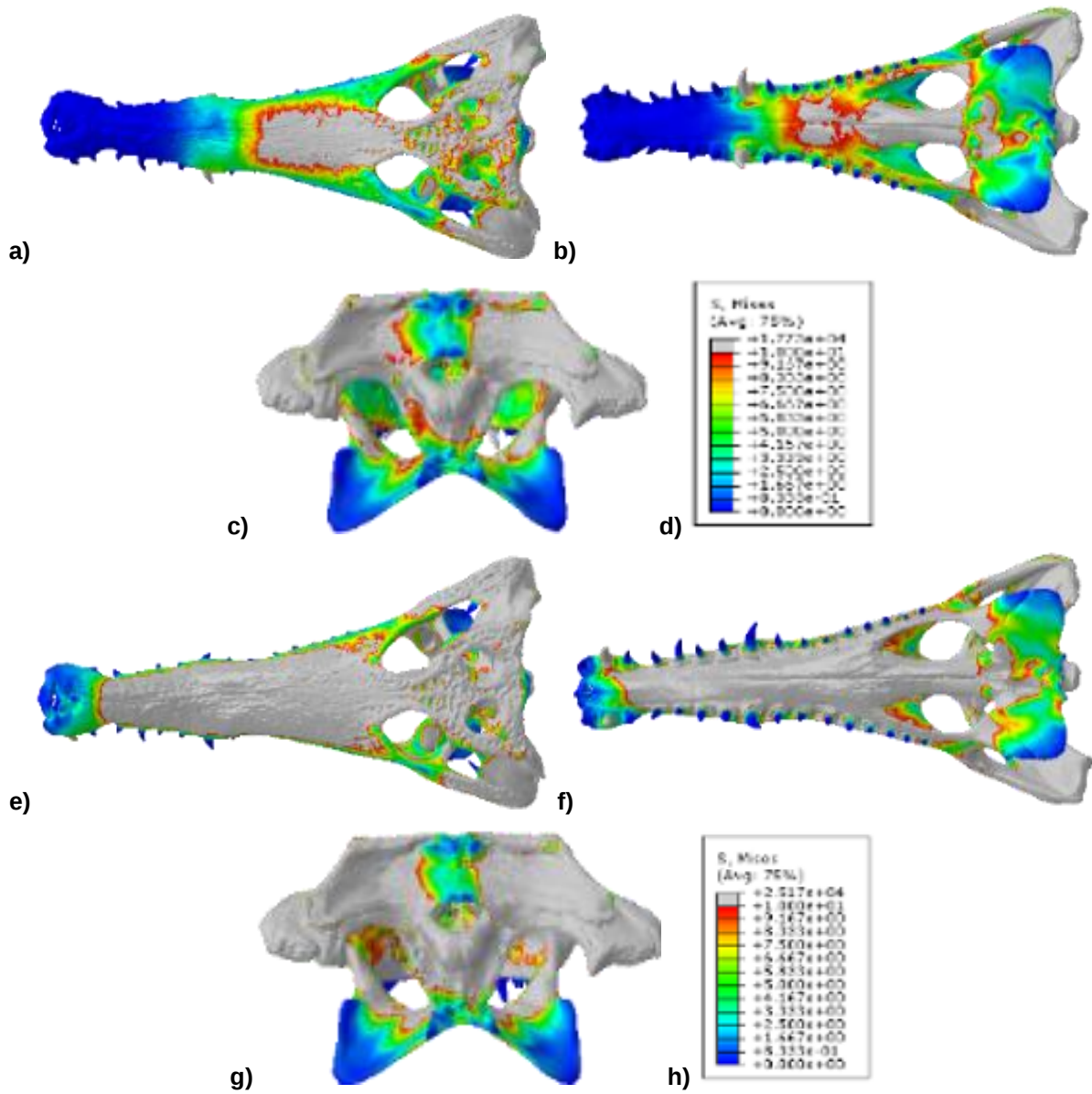
VII - Cenários extrínsecos de *pull-back* maxilar (a-c) e sua escala (d); *pull-back* pré maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *C. rhombifer*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g).



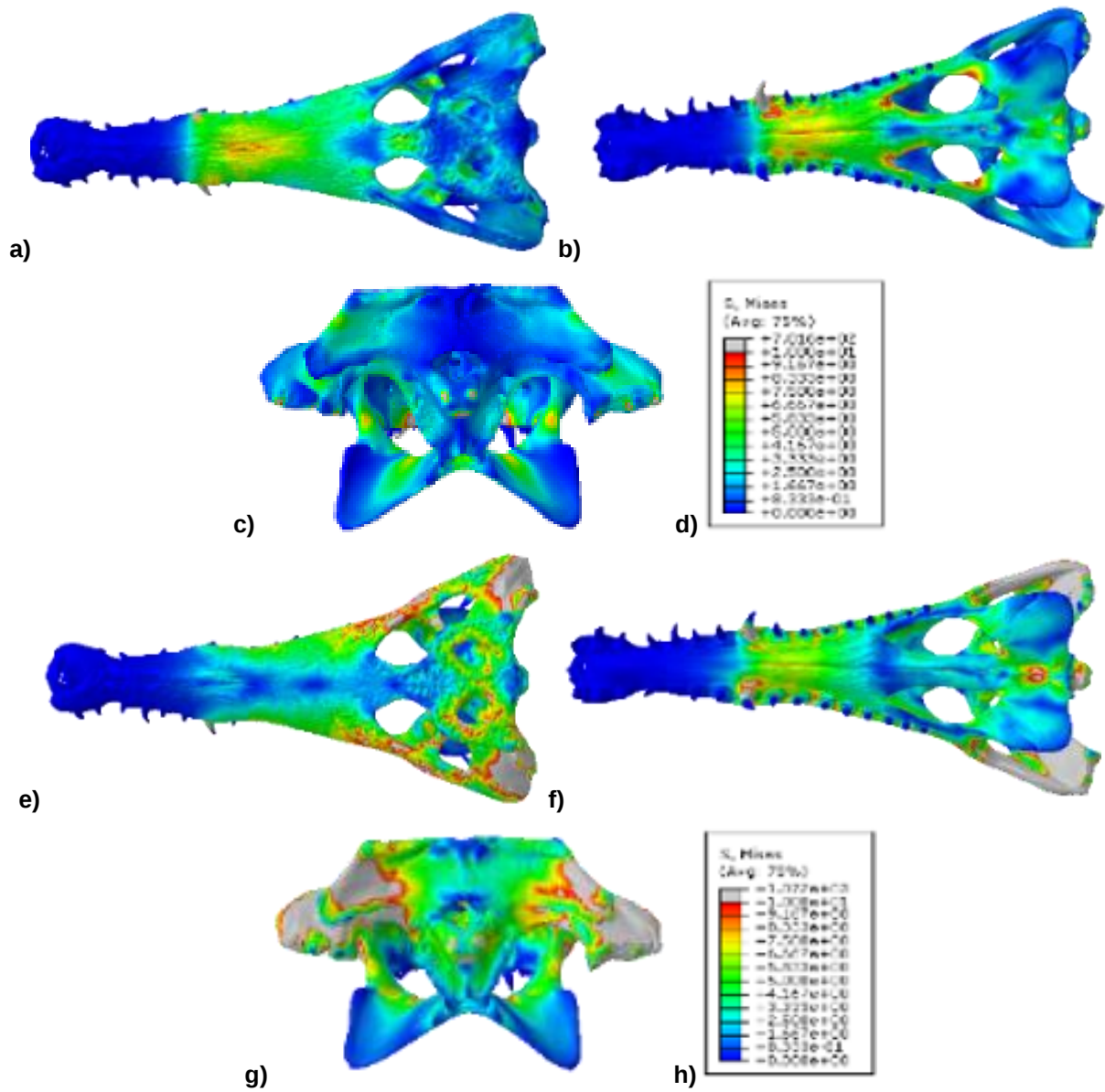
VIII - Cenários extrínsecos de flexão unilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão unilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *C. rhombifer*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g).



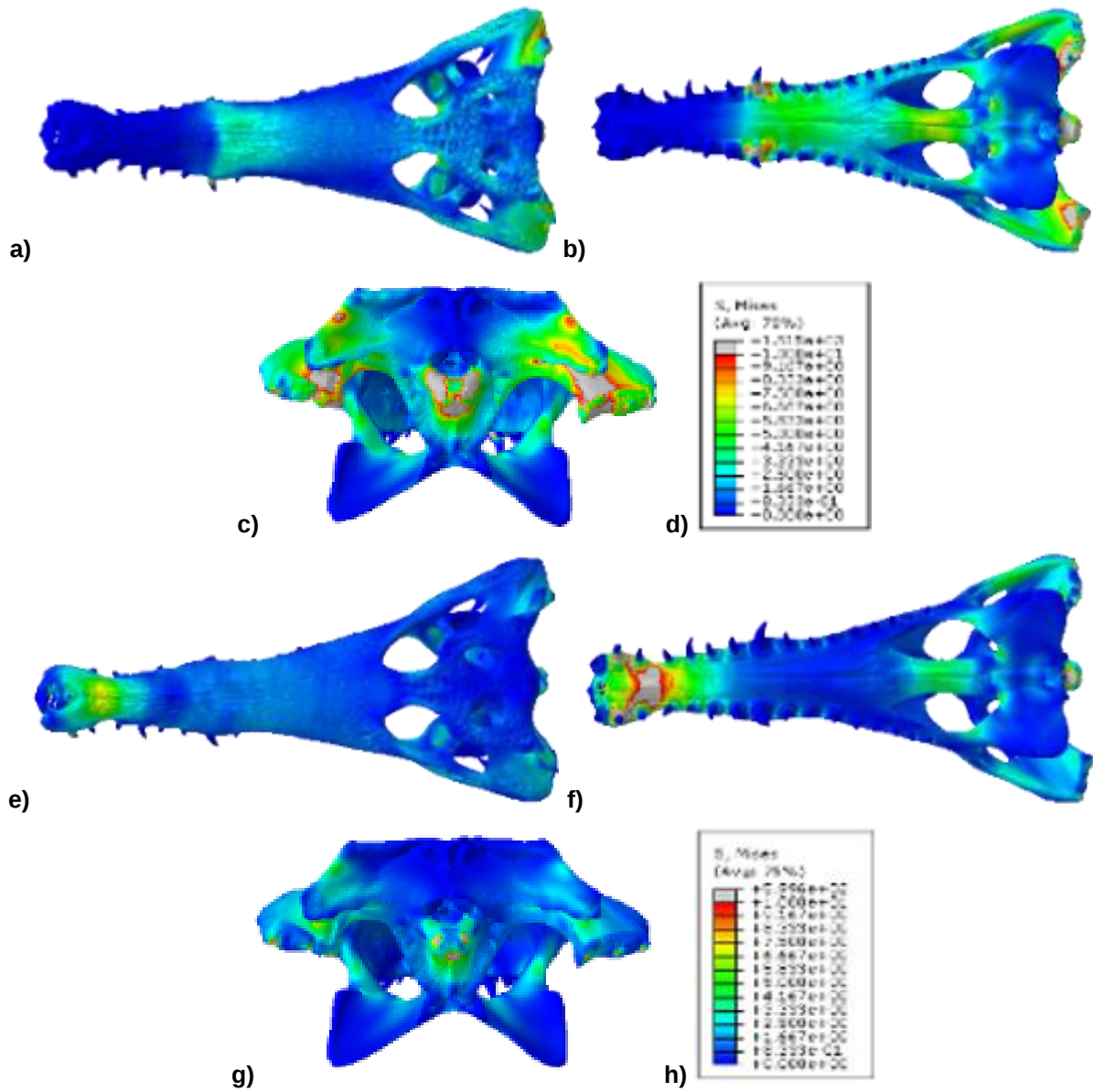
IX - Cenários extrínsecos de flexão bilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão bilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *M. cataphractus*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



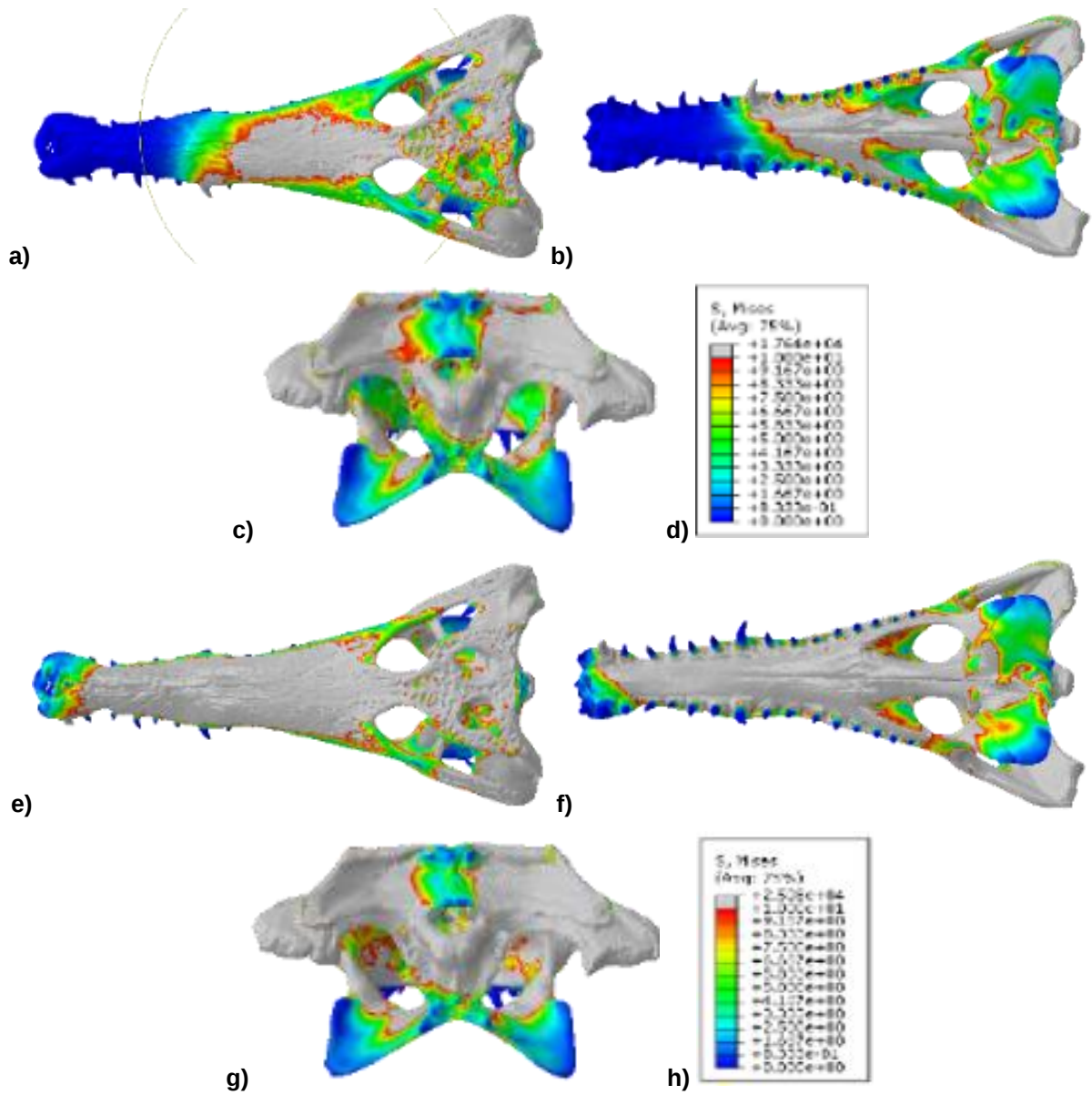
X - Cenários extrínsecos de *head-twist* (a-c) e sua escala (d); *skull-shake* (e-g) e sua escala (h) do crânio de *M. cataphractus*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



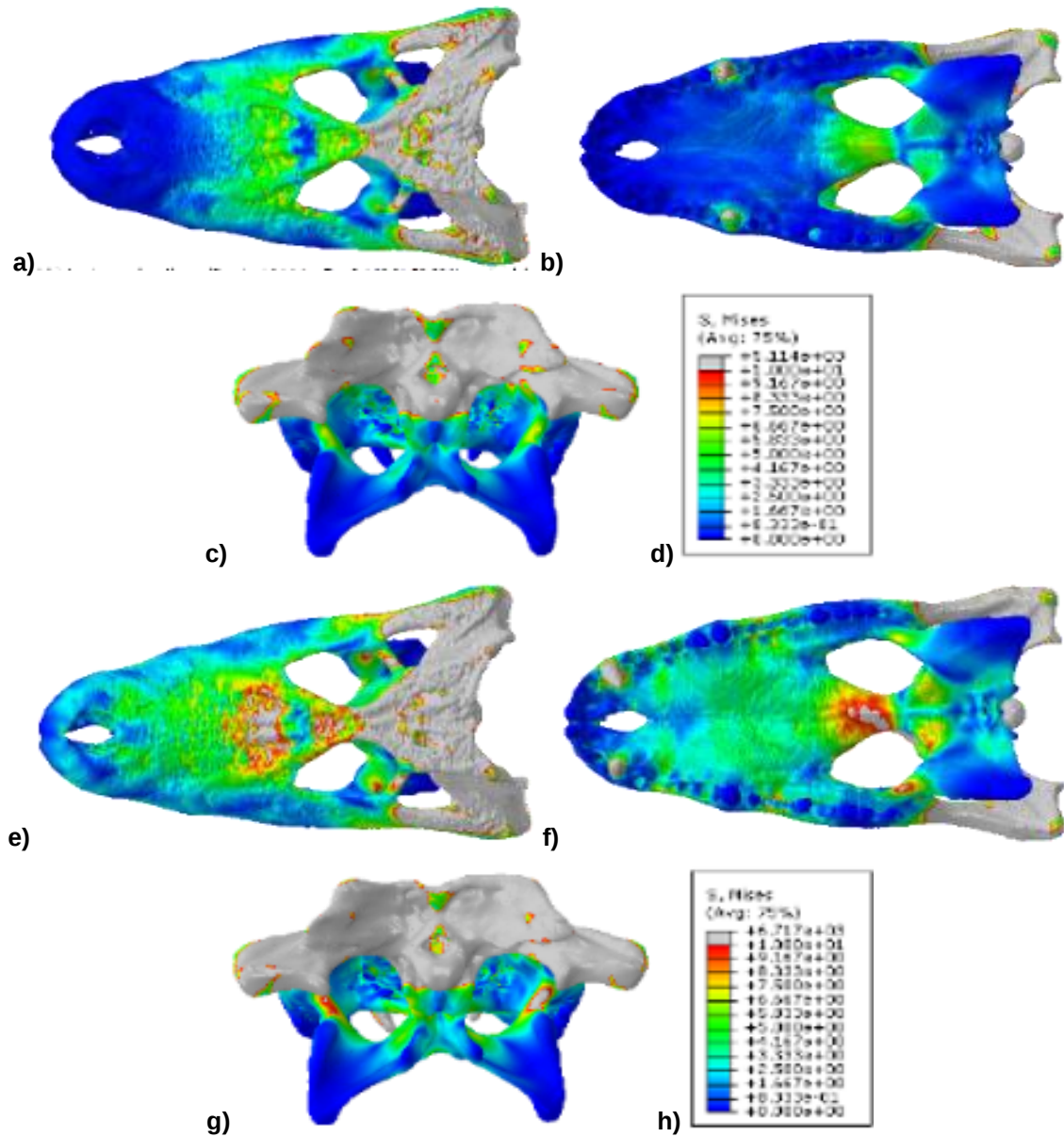
XI - Cenários extrínsecos de *pull-back* maxilar (a-c) e sua escala (d); *pull-back* pré maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *M. cataphractus*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



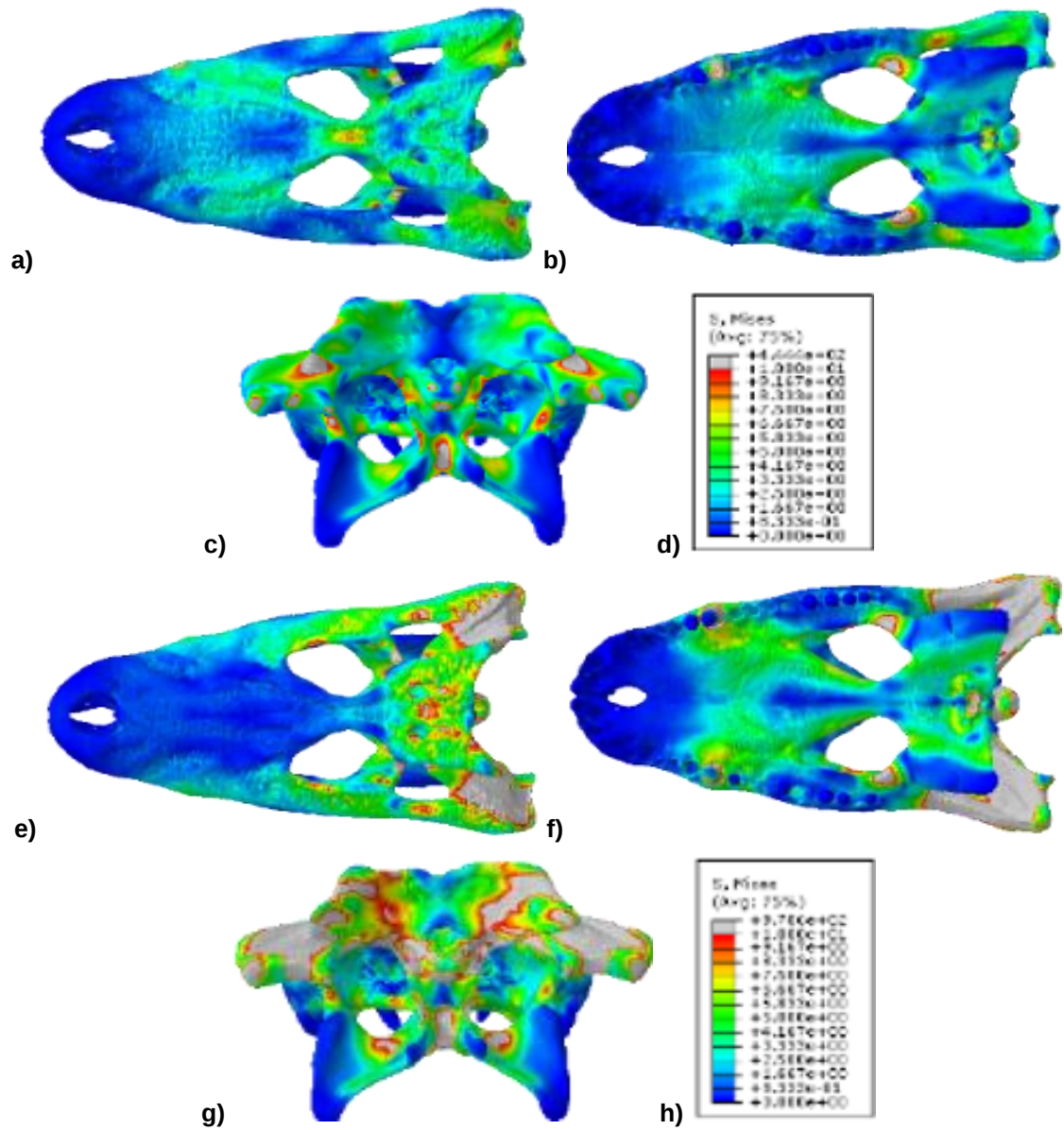
XII - Cenários extrínsecos de flexão unilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão unilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *M. cataphractus*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



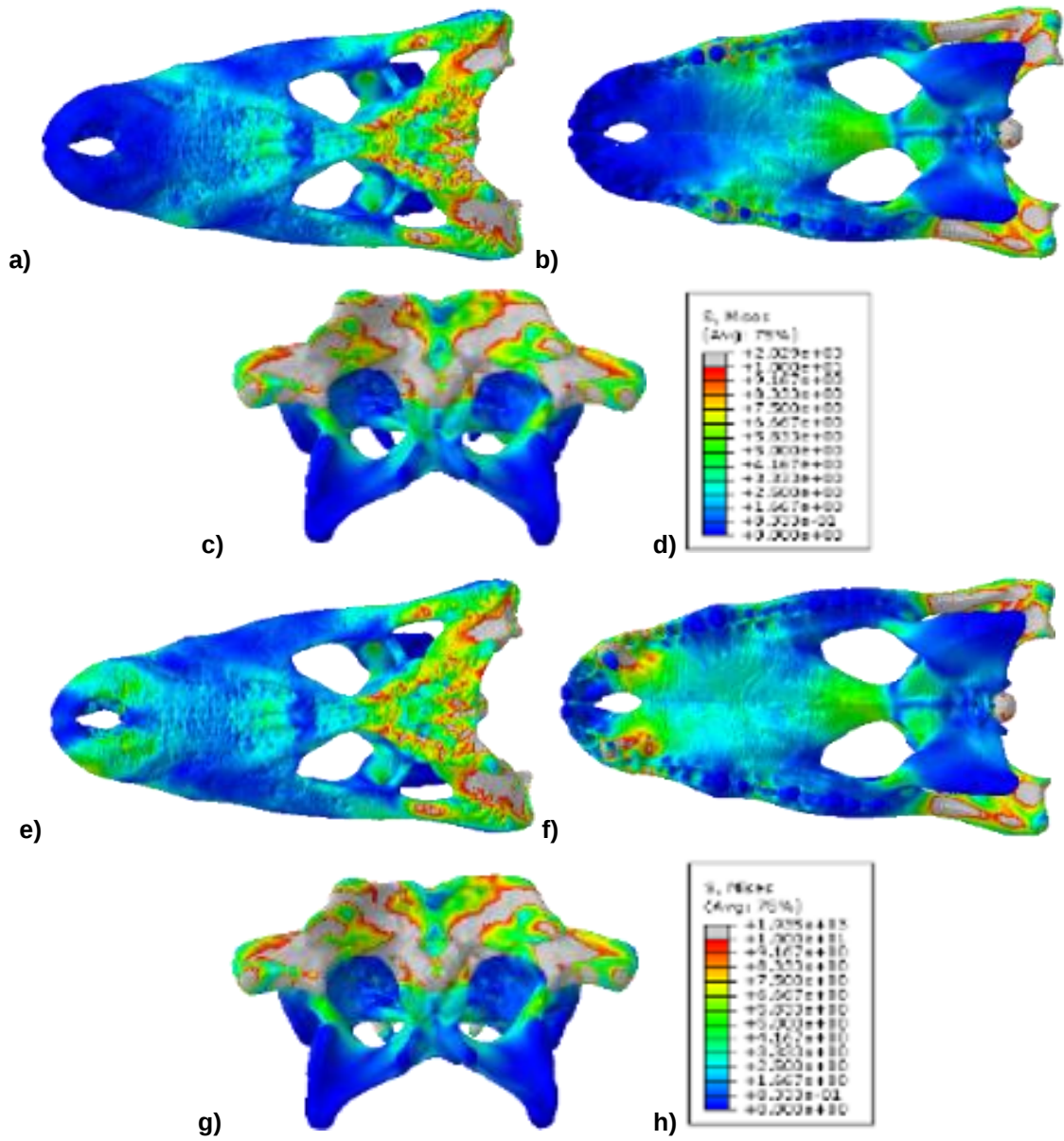
XIII - Cenários extrínsecos de flexão bilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão bilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *M. niger*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



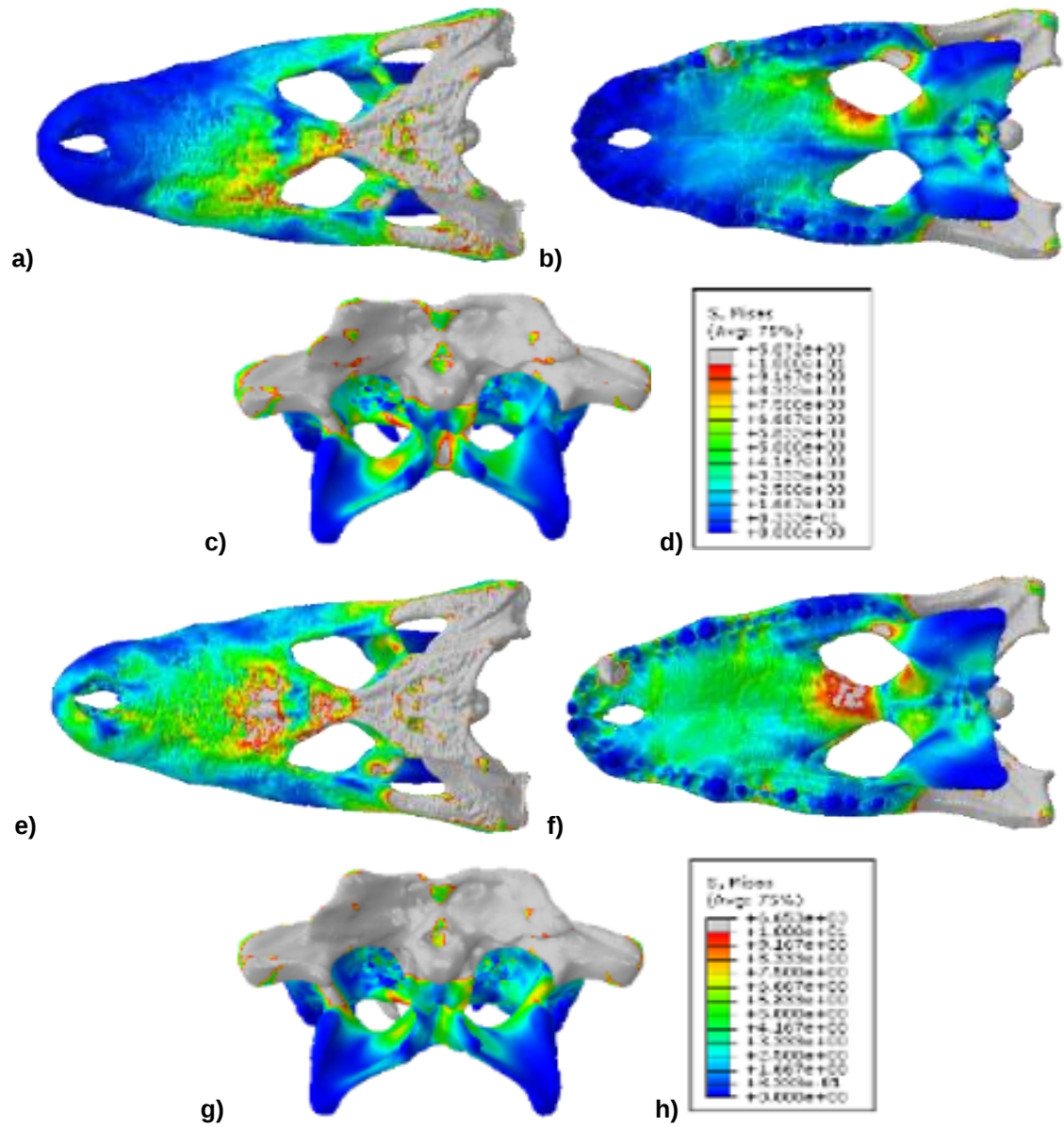
XIV - Cenários extrínsecos de *head-twist* (a-c) e sua escala (d); *skull-shake* (e-g) e sua escala (h) do crânio de *M. niger*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



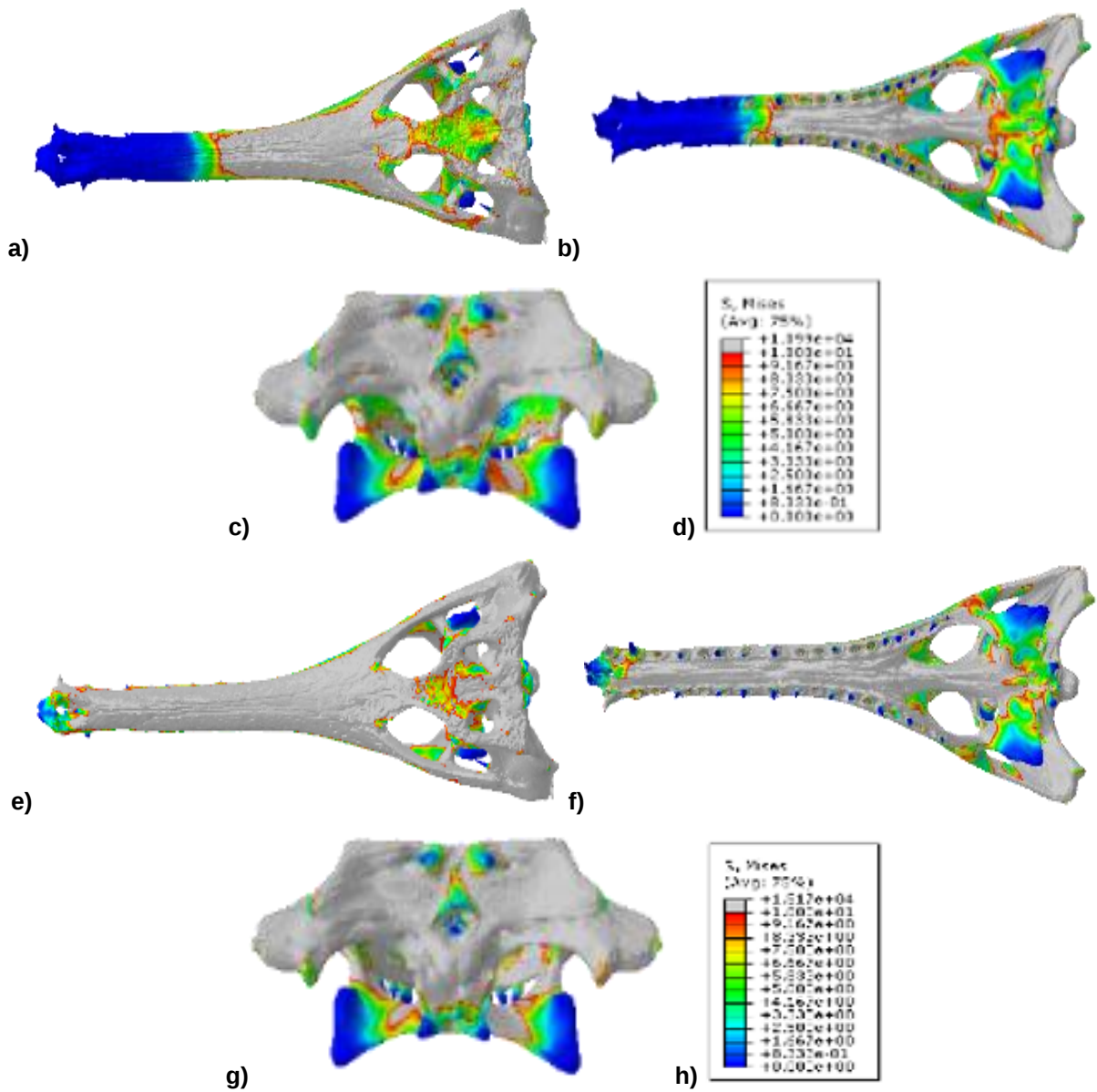
XV - Cenários extrínsecos de *pull-back* maxilar (a-c) e sua escala (d); *pull-back* pré maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *M. niger*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



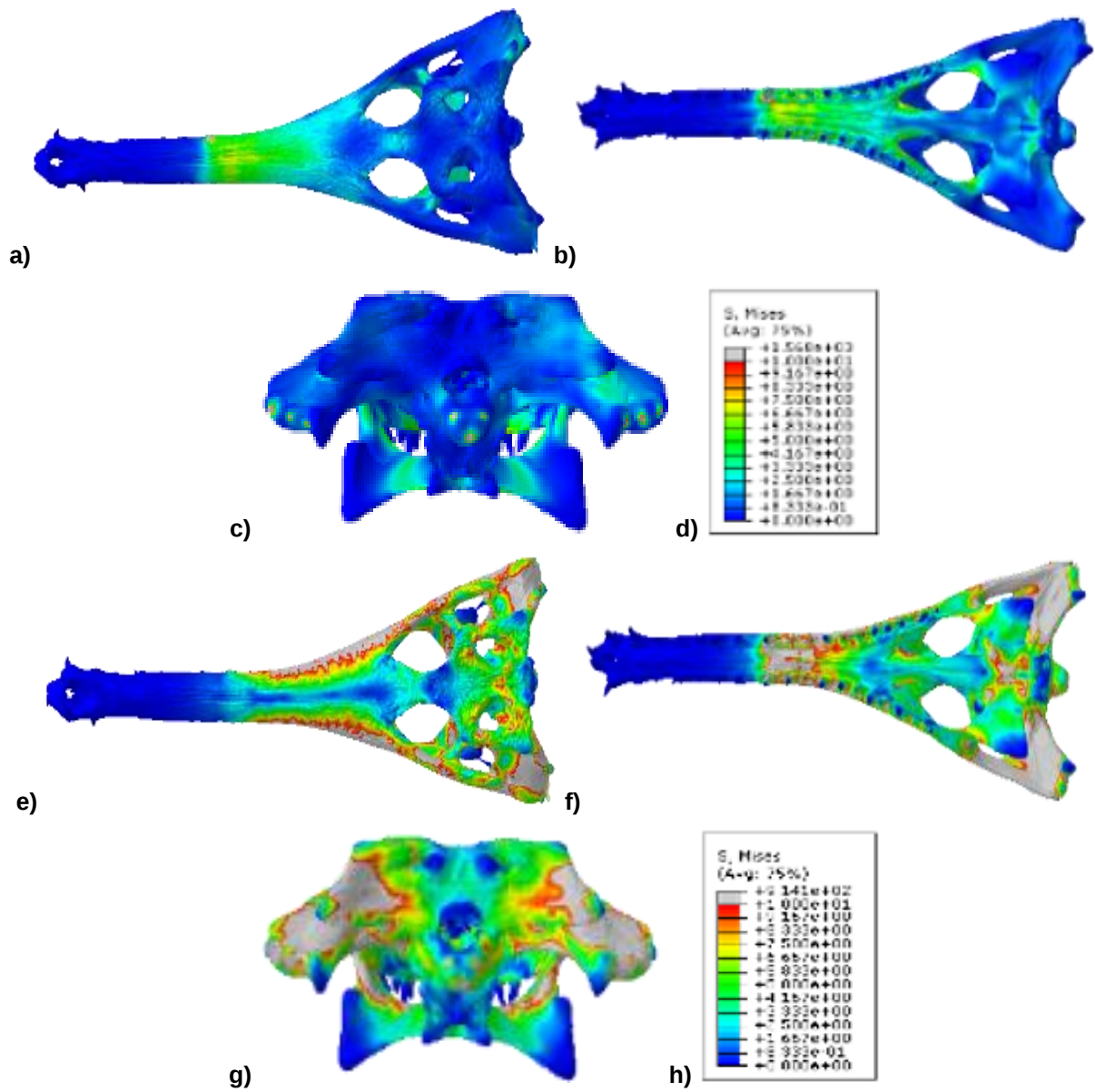
XVI - Cenários extrínsecos de flexão unilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão unilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *M. niger*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



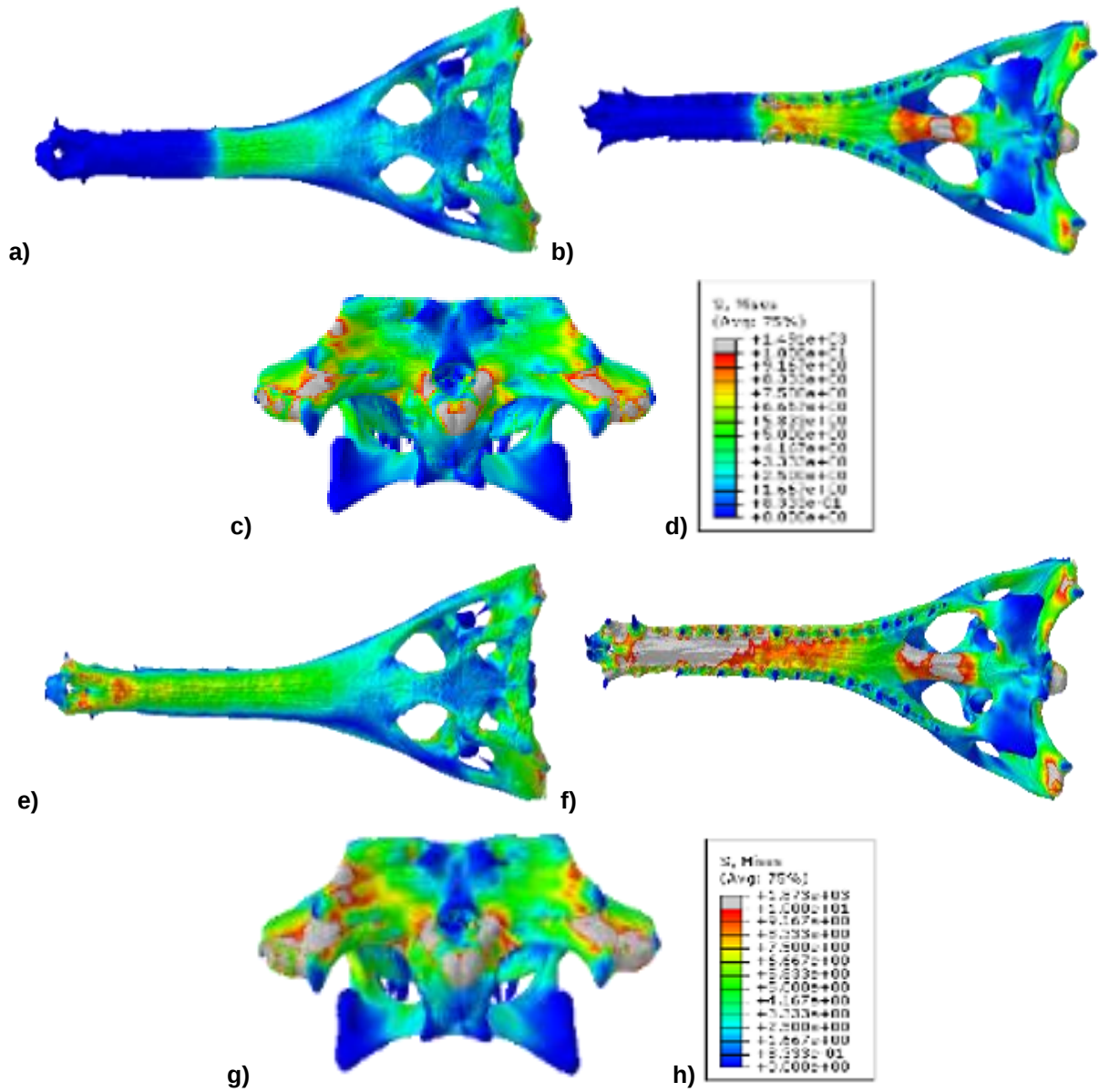
XVII - Cenários extrínsecos de flexão bilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão bilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *T. schlegelii*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



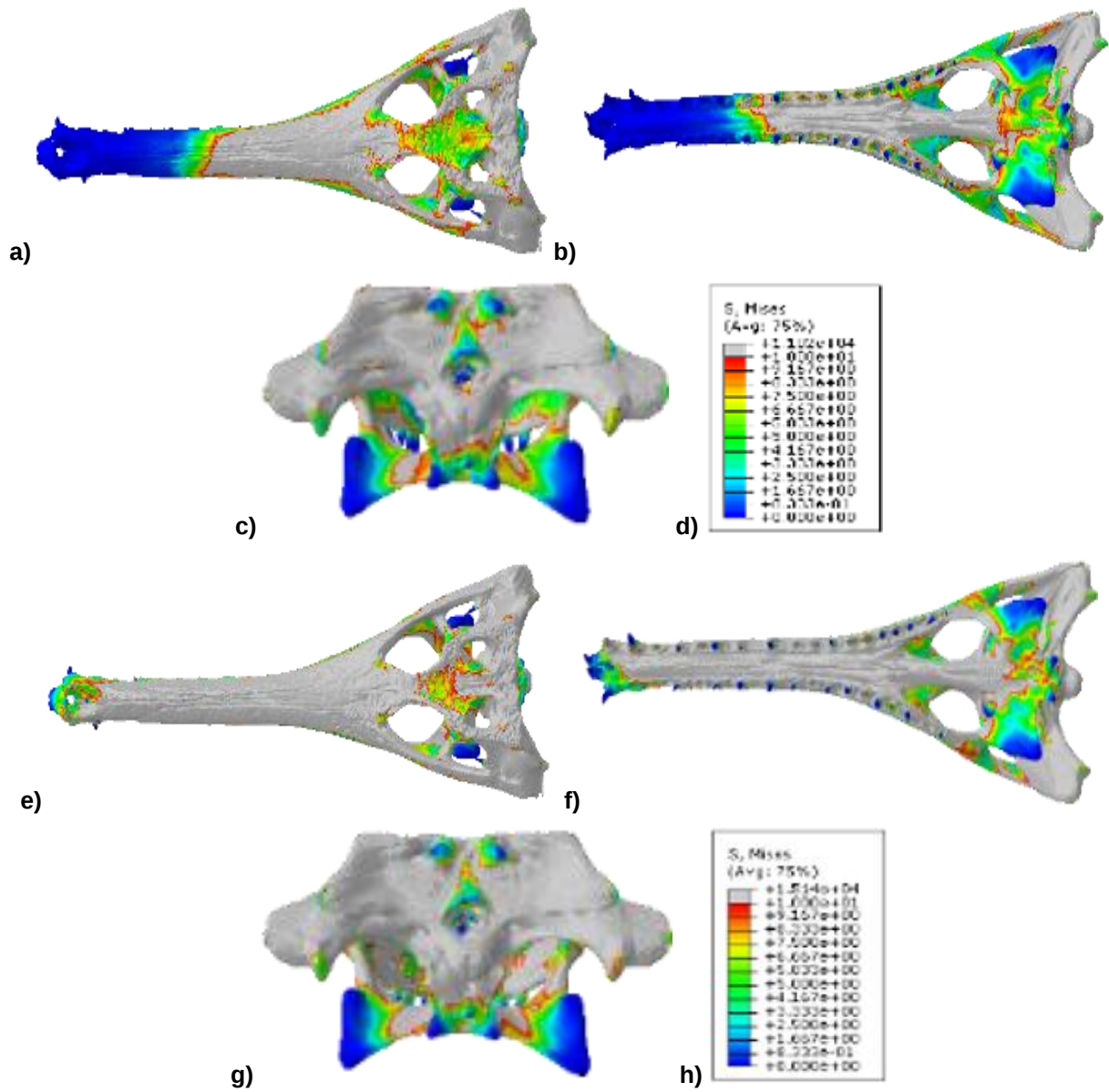
XVIII - Cenários extrínsecos de *head-twist* (a-c) e sua escala (d); *skull-shake* (e-g) e sua escala (h) do crânio de *T. schlegelii*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



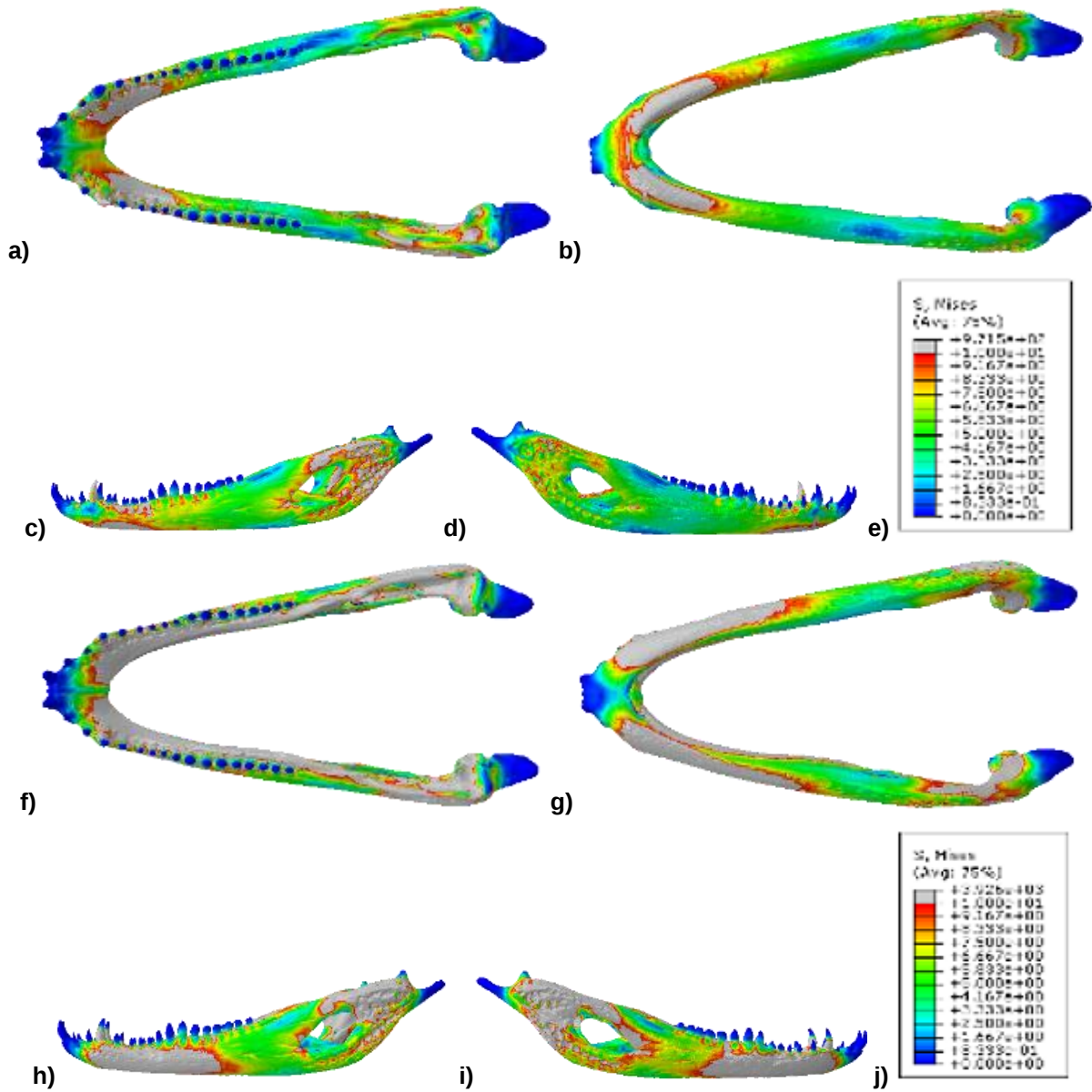
XIX - Cenários extrínsecos de *pull-back* maxilar (a-c) e sua escala (d); *pull-back* pré maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *T. schlegelii*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



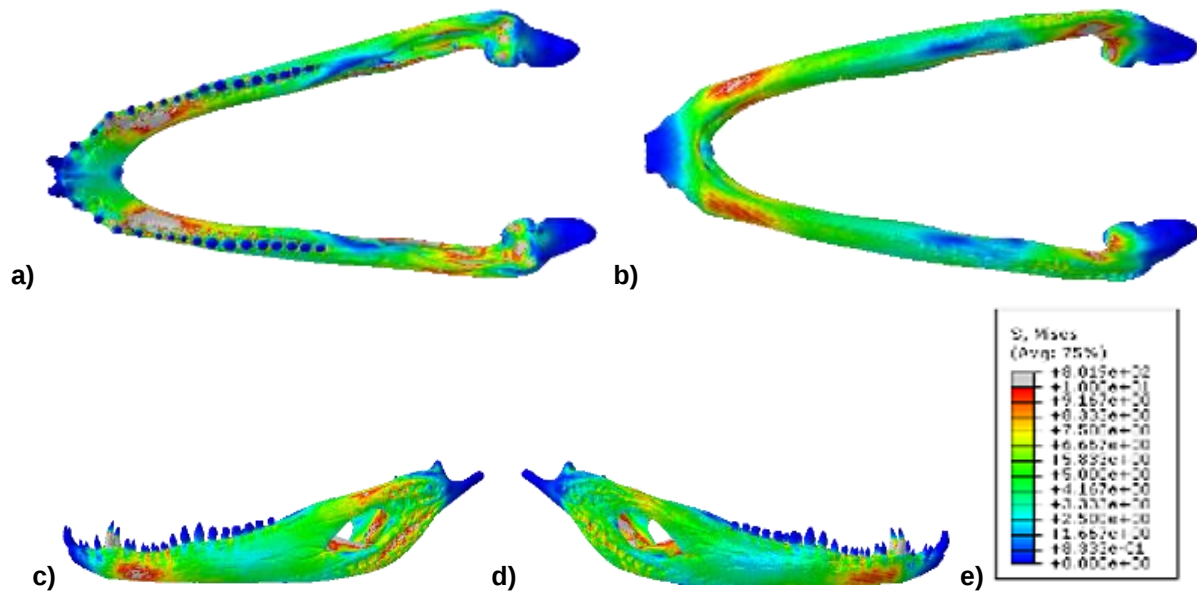
XX - Cenários extrínsecos de flexão unilateral maxilar (a-c) e sua escala (d); flexão unilateral pré-maxilar (e-g) e sua escala (h) do crânio de *T. schlegelii*. Visão dorsal (a; e), ventral (b; f) e occipital (c; g)



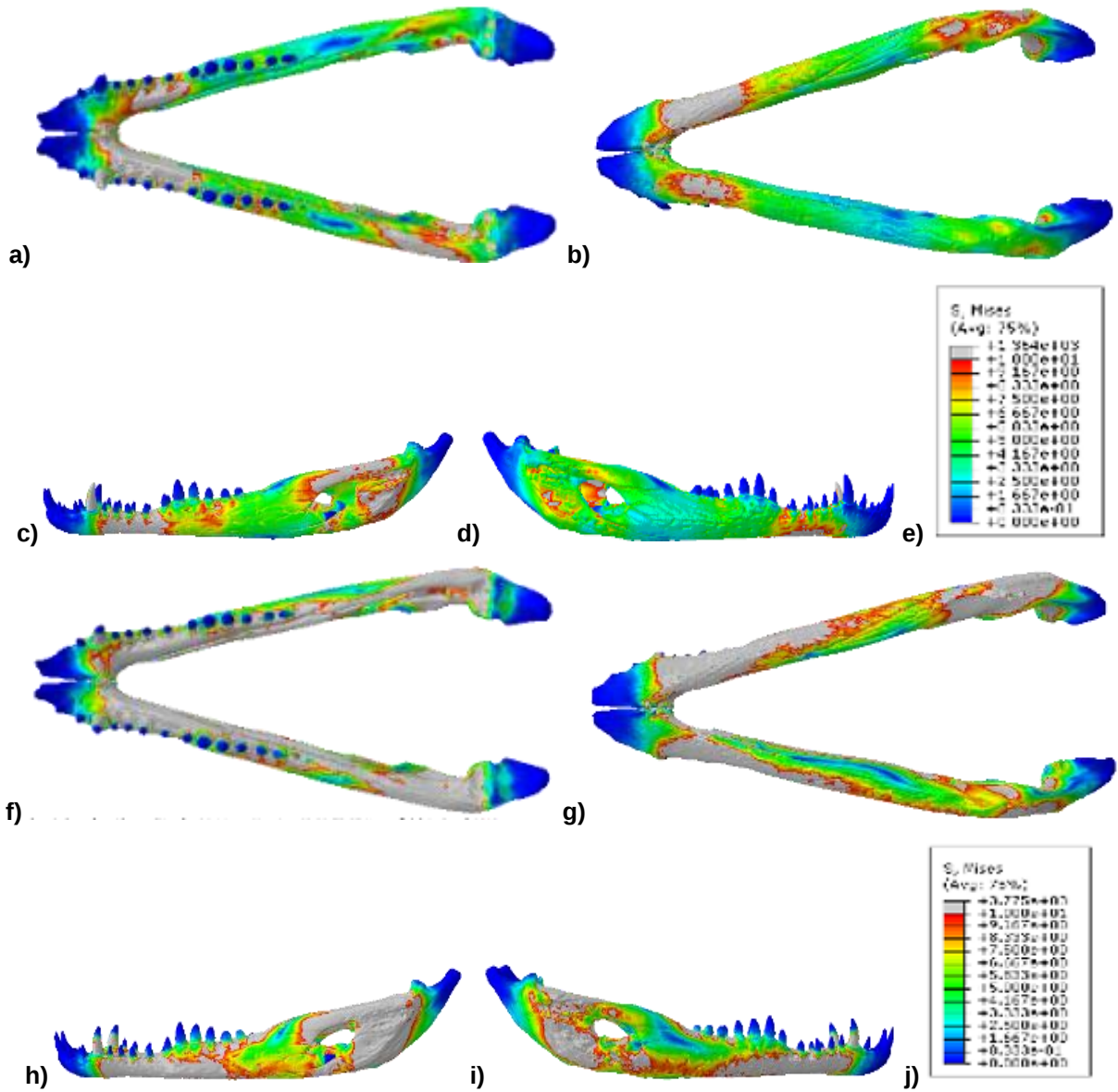
XXI - Cenários extrínsecos de *jaw-twist* (a-d) e sua escala (e); *jaw-shake* (f-i) e sua escala (j) na mandíbula de *C. latirostris*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g); lateral esquerda (c; h); lateral direita (d; i)



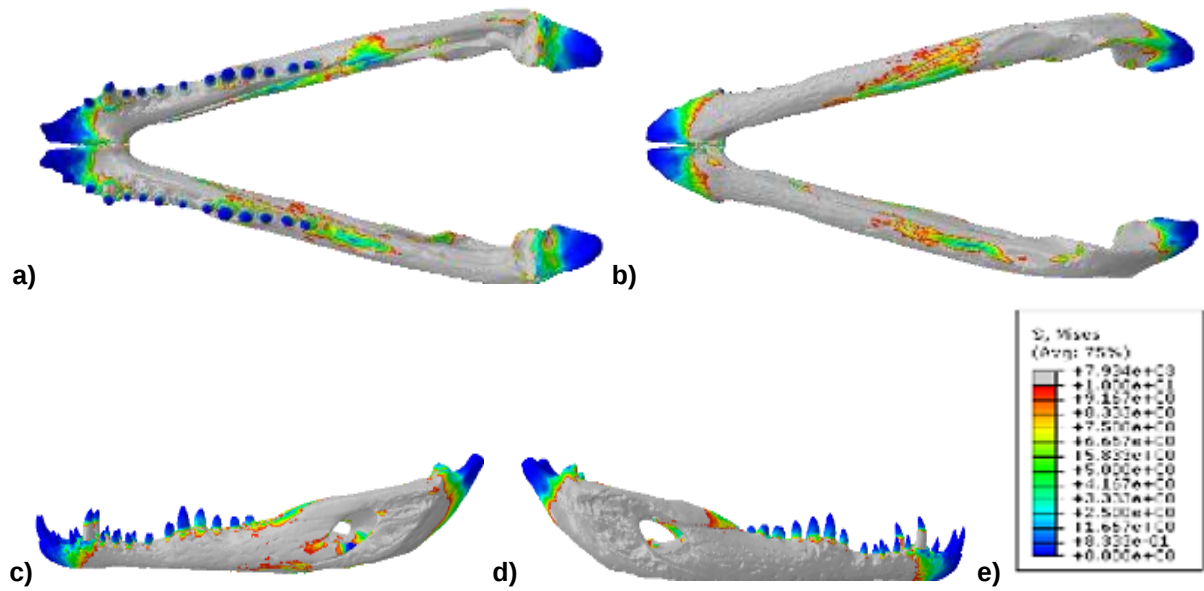
XXII - Cenários extrínsecos de *pull-back* dentário (a-d) e sua escala (e) na mandíbula de *C. latirostris*. Visão dorsal (a), ventral (b); lateral esquerda (c); lateral direita (d)



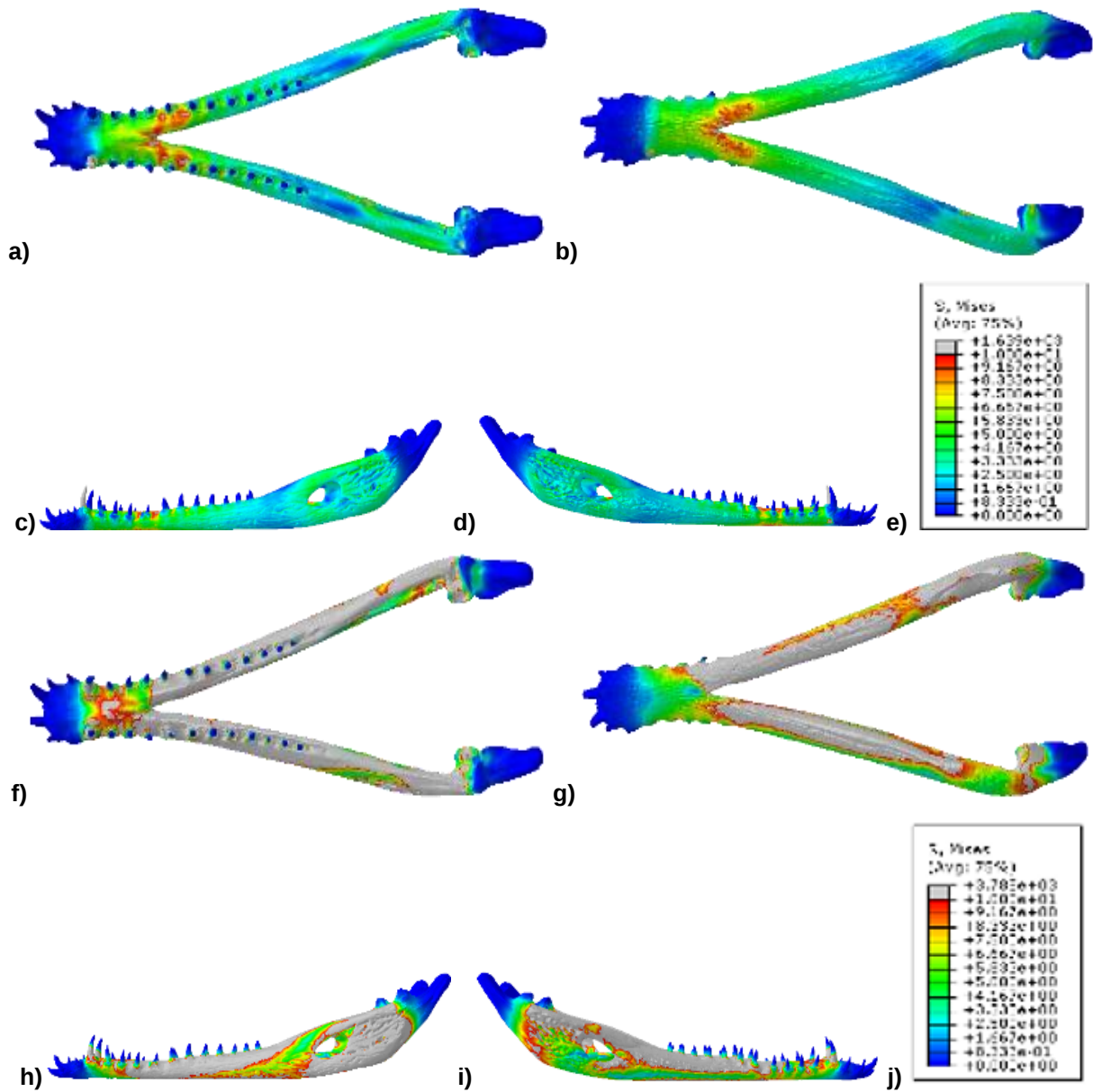
XXIII - Cenários extrínsecos de *jaw-twist* (a-d) e sua escala (e); *jaw-shake* (f-i) e sua escala (j) na mandíbula de *C. rhombifer*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g); lateral esquerda (c; h); lateral direita (d; i)



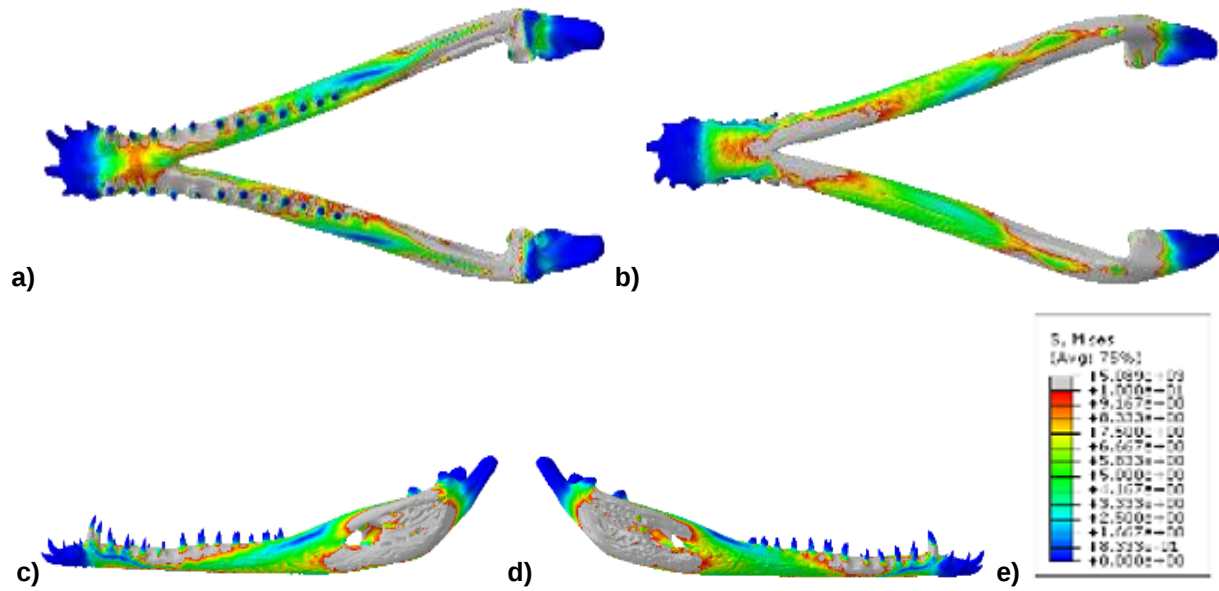
XXIV - Cenários extrínsecos de *pull-back* dentário (a-d) e sua escala (e) na mandíbula de *C. rhombifer*. Visão dorsal (a), ventral (b); lateral esquerda (c); lateral direita (d)



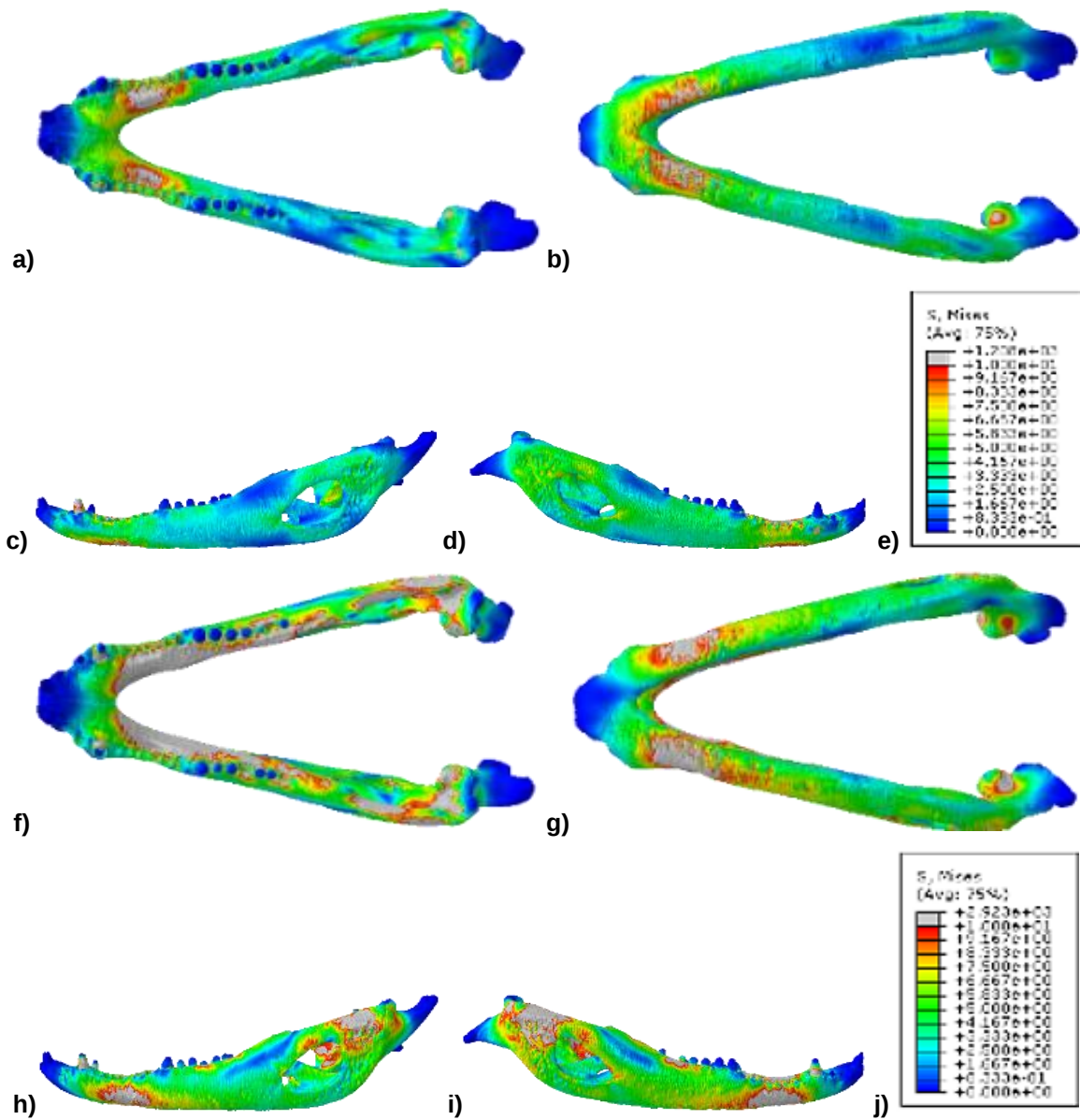
XXV – Cenários extrínsecos de *jaw-twist* (a-d) e sua escala (e); *jaw-shake* (f-i) e sua escala (j) na mandíbula de *M. cataphractus*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g); lateral esquerda (c; h); lateral direita (d; i)



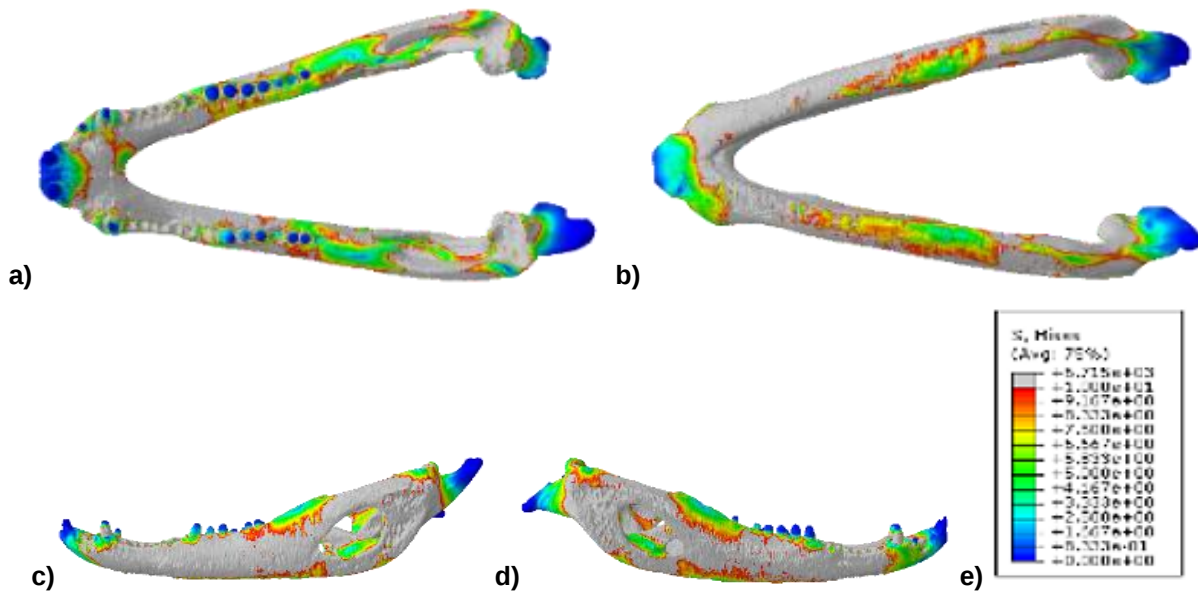
XXVI – Cenários extrínsecos de *pull-back* dentário (a-d) e sua escala (e) na mandíbula de *M. cataphractus*. Visão dorsal (a), ventral (b); lateral esquerda (c); lateral direita (d)



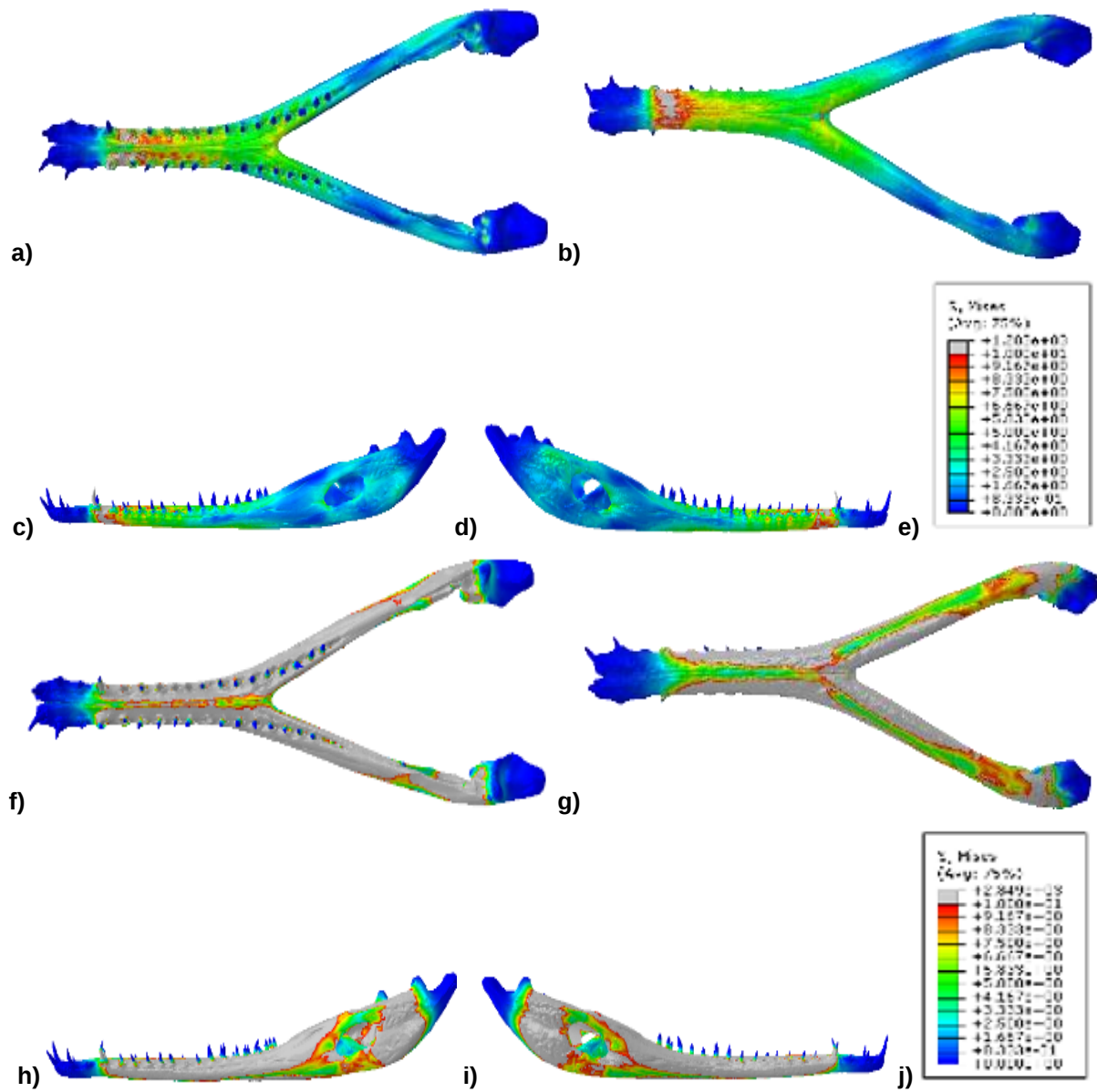
XXVII - Cenários extrínsecos de *jaw-twist* (a-d) e sua escala (e); *jaw-shake* (f-i) e sua escala (j) na mandíbula de *M. niger*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g); lateral esquerda (c; h); lateral direita (d; i)



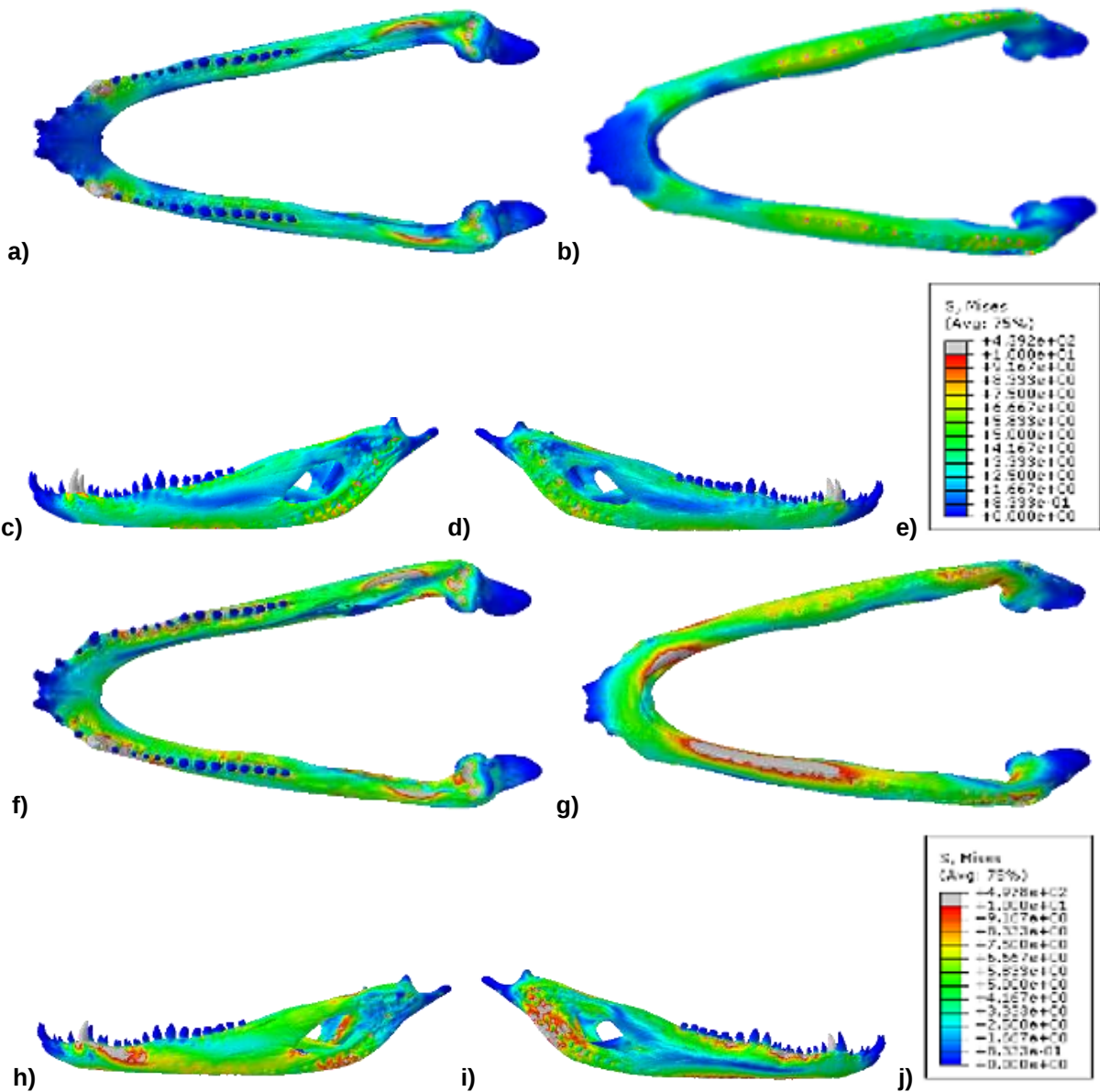
XXVIII - Cenários extrínsecos de *pull-back* dentário (a-d) e sua escala (e) na mandíbula de *M. niger*. Visão dorsal (a), ventral (b); lateral esquerda (c); lateral direita (d)



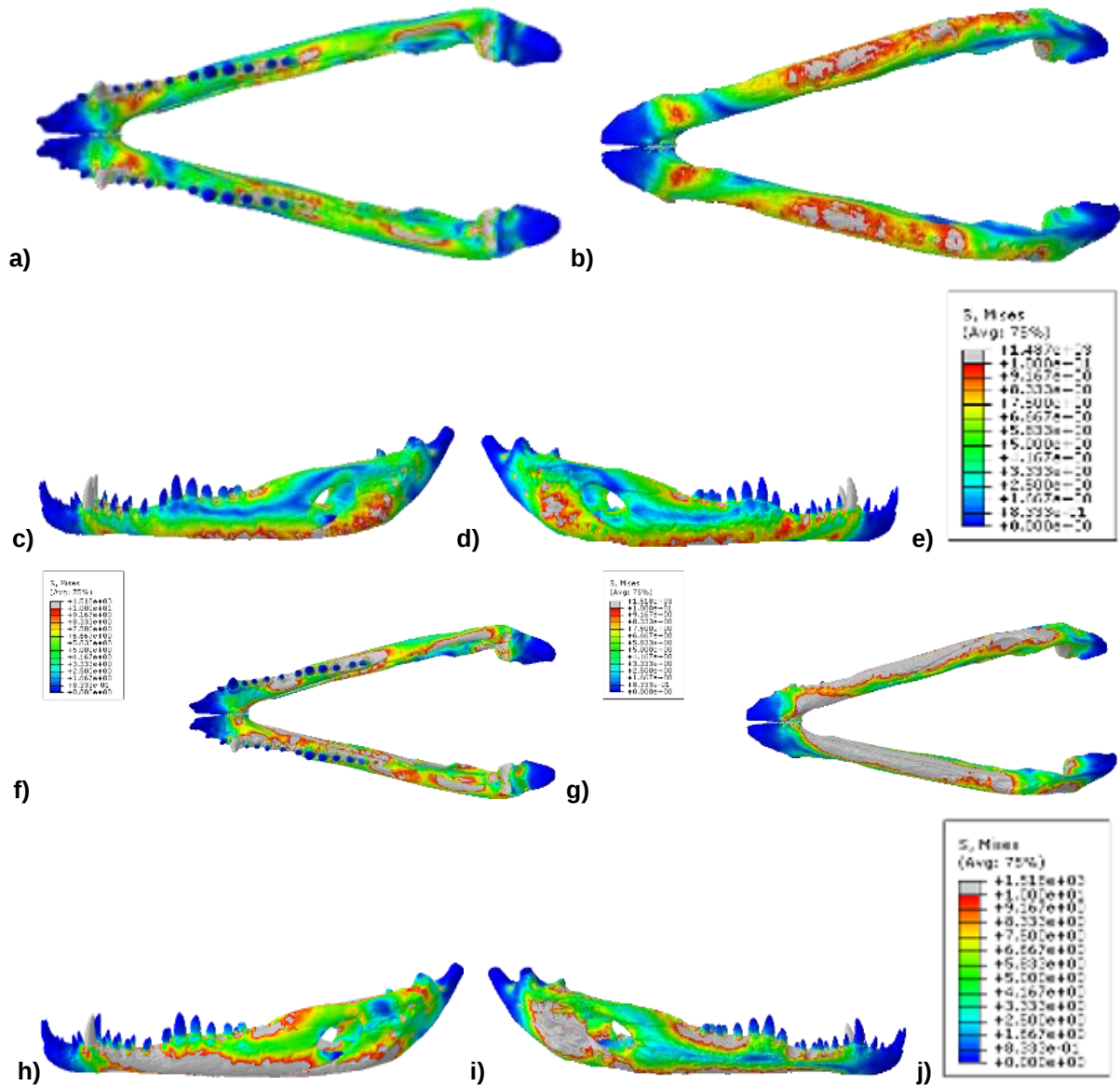
XXIX - Cenários extrínsecos de *jaw-twist* (a-d) e sua escala (e); *jaw-shake* (f-i) e sua escala (j) na mandíbula de *T. schlegelii*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g); lateral esquerda (c; h); lateral direita (d; i)



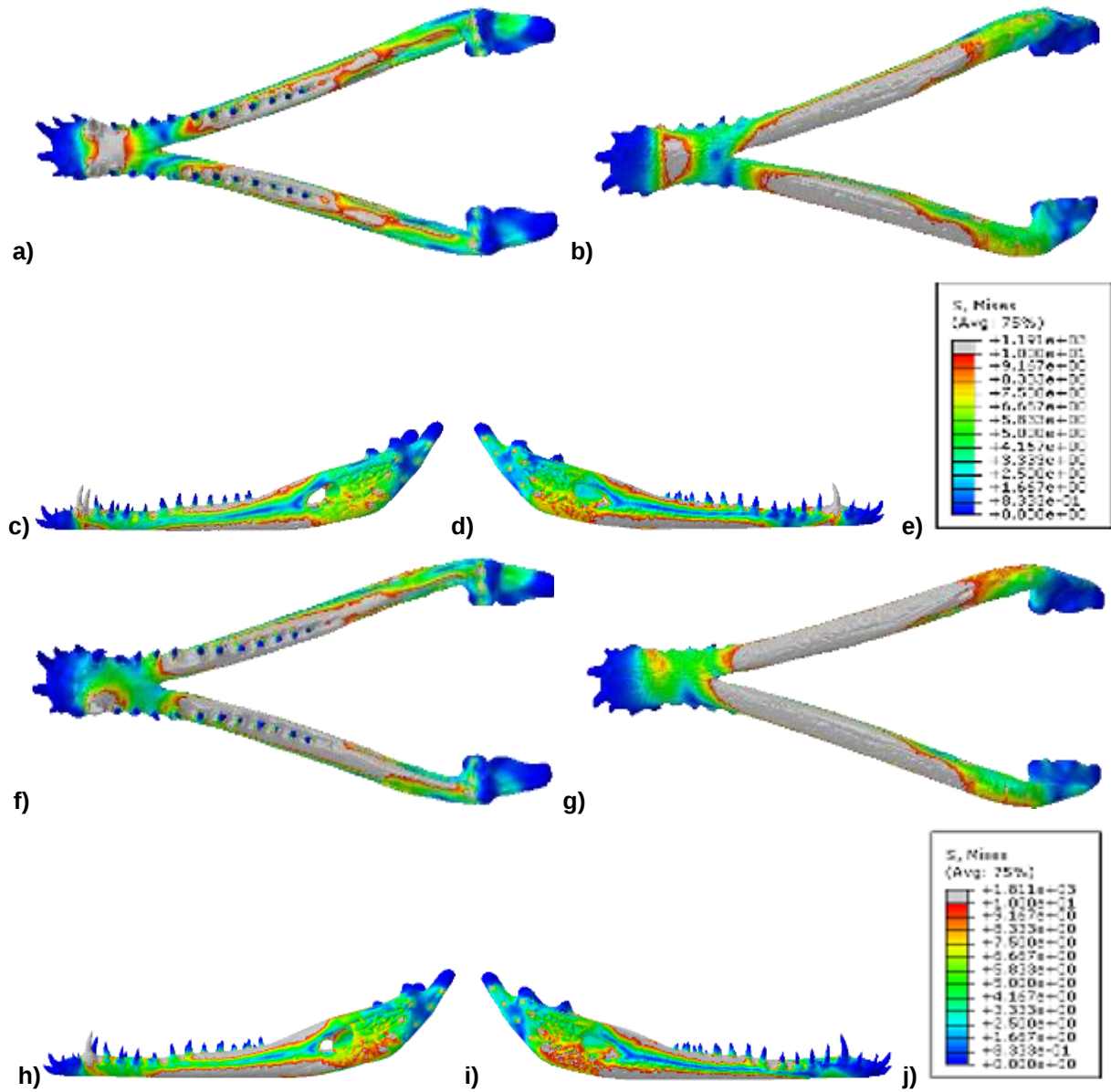
XXXI - Cenários intrínsecos de mordida bilateral (a-d) e sua escala (e); mordida unilateral (f-i) e sua escala (j) no dentário de *C. latirostris*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g); lateral esquerda (c; h); lateral direita (d; i)



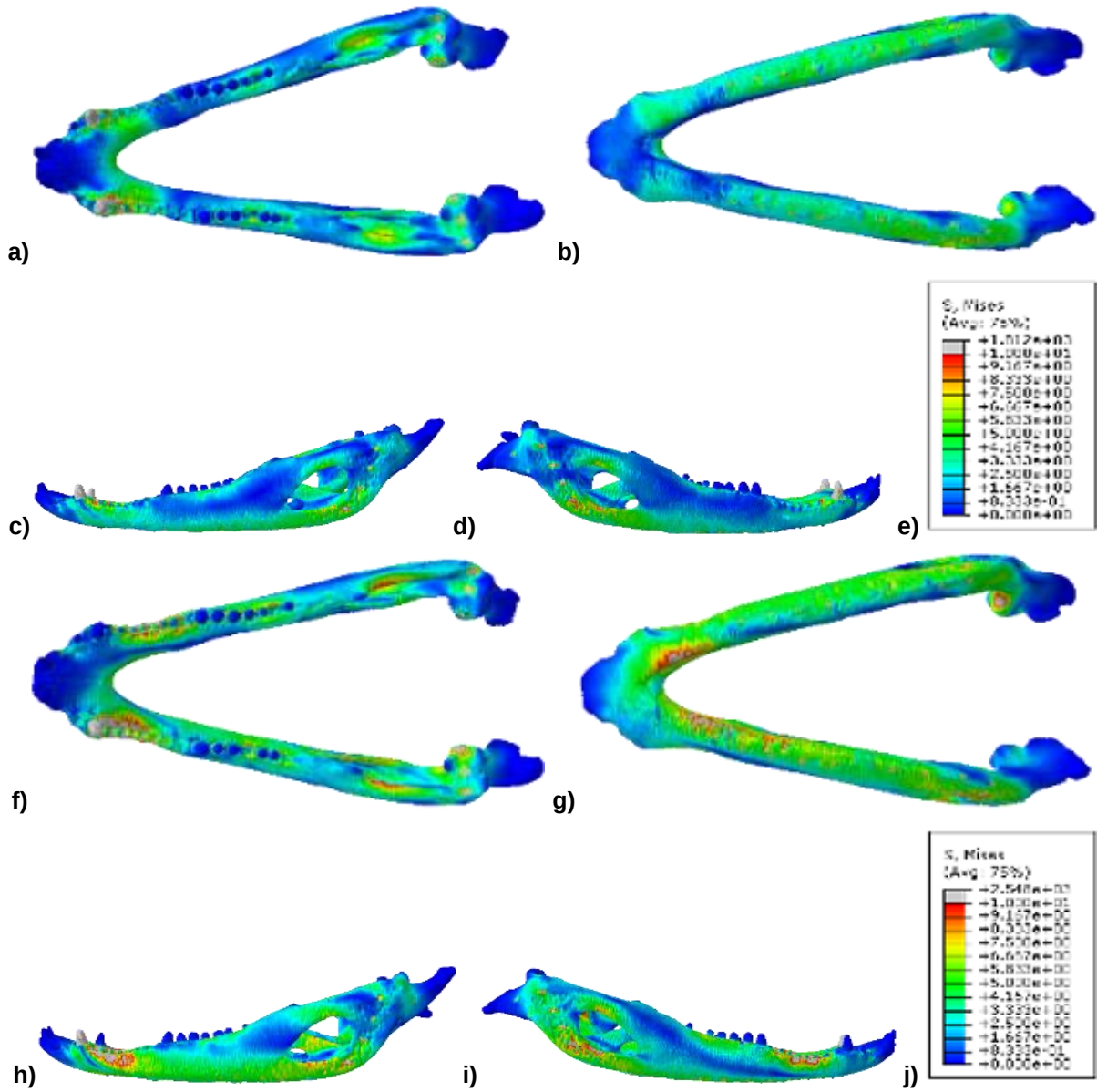
XXXII - Cenários intrínsecos de mordida bilateral (a-d) e sua escala (e); mordida unilateral (f-i) e sua escala (j) no dentário de *C. rhombifer*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g); lateral esquerda (c; h); lateral direita (d; i)



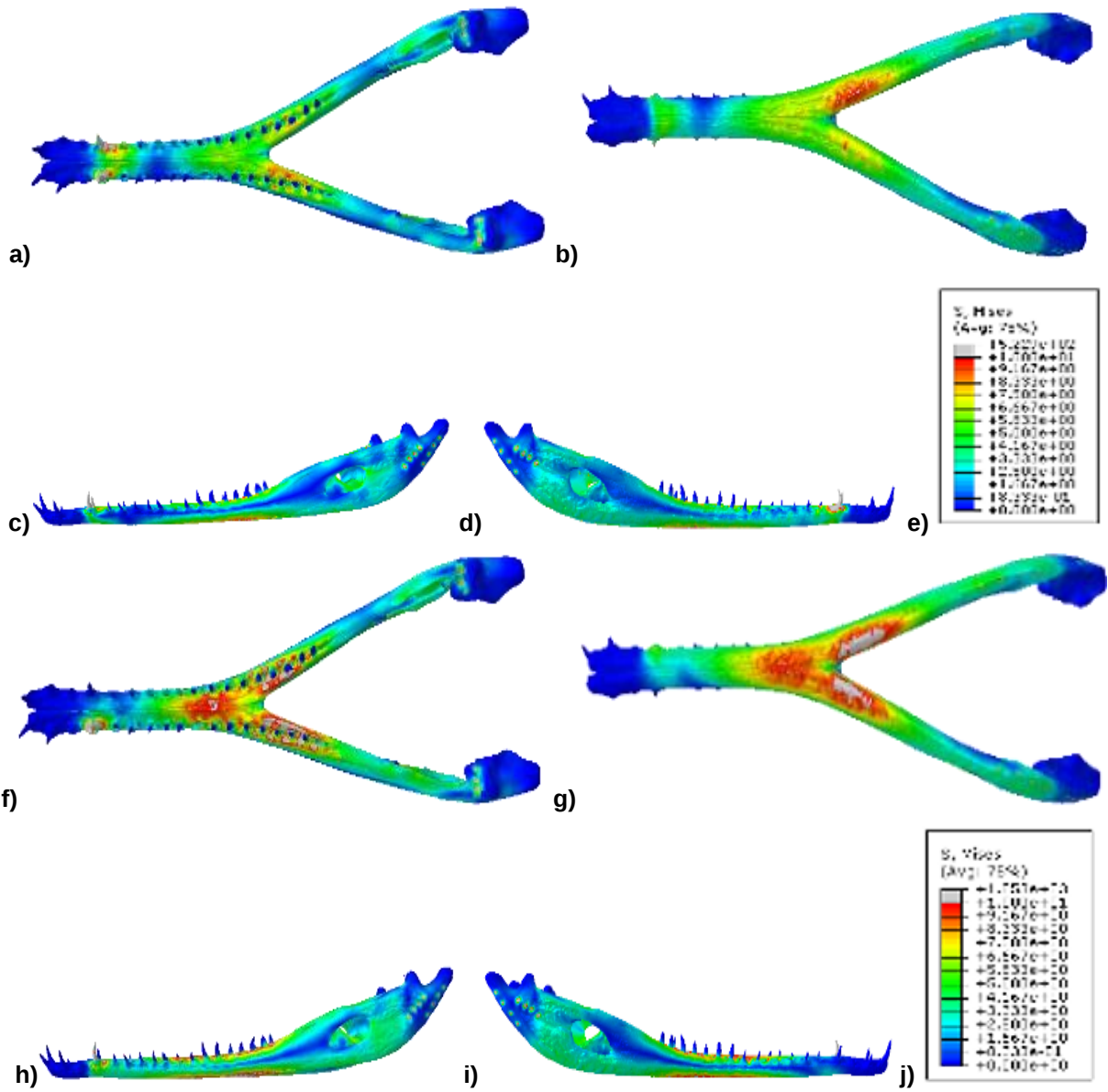
XXXIII - Cenários intrínsecos de mordida bilateral (a-d) e sua escala (e); mordida unilateral (f-i) e sua escala (j) no dentário de *M. cataphractus*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g); lateral esquerda (c; h); lateral direita (d; i)



XXXIV - Cenários intrínsecos de mordida bilateral (a-d) e sua escala (e); mordida unilateral (f-i) e sua escala (j) no dentário de *M. niger*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g); lateral esquerda (c; h); lateral direita (d; i)



XXXV - Cenários intrínsecos de mordida bilateral (a-d) e sua escala (e); mordida unilateral (f-i) e sua escala (j) no dentário de *T. schlegelii*. Visão dorsal (a; f), ventral (b; g); lateral esquerda (c; h); lateral direita (d; i)



APÊNDICE B – ESTRUTURAS ANATÔMICAS PRESENTES EM IMAGENS

Abreviações para a figura de Holliday & Witmer (2007)

an - angular

ar - articular

aTO - artéria temporoorbital

ce - cérebro

ch - choana

ct - *cartilago transiliens*

dvs - seio venoso dural

ec - ectopterigoide

gMN - glândula hardiana

gV - gânglio trigêmeo

h - hipófise

ju - jugal

lb - ponte lateral do laterosfenoide

ls - laterosfenoide

mAMEP - *M. adductor mandibulae externus profundus*

mAMEM - *M. adductor mandibulae externus medialis*

mAMES - *M. adductor mandibulae externus superficialis*

mAMP - *M. adductor mandibulae posterior*

mBM - *M. branchiomandibularis*

mDM - *M. depressor mandibulae*

mIRA - *M. intramandibularis*

mOD - *M. obliquus dorsalis*

mPSTp - *M. pseudotemporalis profundus*

mPSTs - *M. pseudotemporalis superficialis*

mPTd - *M. pterygoideus dorsalis*

mPTv - *M. pterygoideus ventralis*

mRD - *M. rectus dorsalis*

mRL - *M. rectus lateralis*

mRV - *M. rectus ventralis*

mTP - *M. tensor periorbitae*

nAO - ramo até o canto da boca (*anguli oris*) do nervo mandibular
nPTc - ramificação caudal do ramo pterigóideo do nervo mandibular
pa - parietal
pe - periórbita
pr - prootico
ptb - apoio do pterigoide
qj - quadratojugal
qu - quadrado
ri - rictus
as - surangular
t - tarsus para *M. depressor auriculae inferioris*
V1 - nervo oftálmico
V2 - nervo maxilar
V3 - nervo mandibular
vIO - artéria e veia infraorbital
vJU - artéria e veia jugal
vM - artéria e veia mandibular
vMM - artéria e veia maxilomandibular