

RESSALVA

Atendendo solicitação do autor, o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 25/04/2025.



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 rostru 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. Platirostriia. 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 aligatídeos. 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

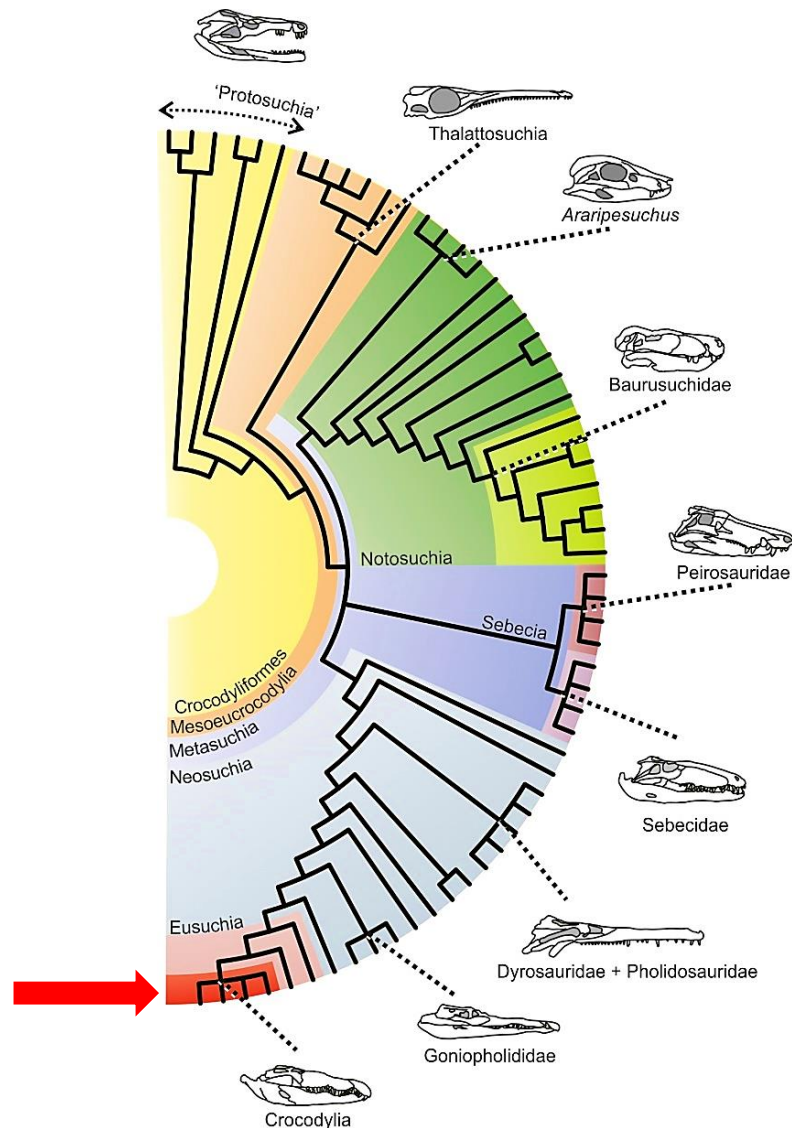
SUMÁRIO

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).

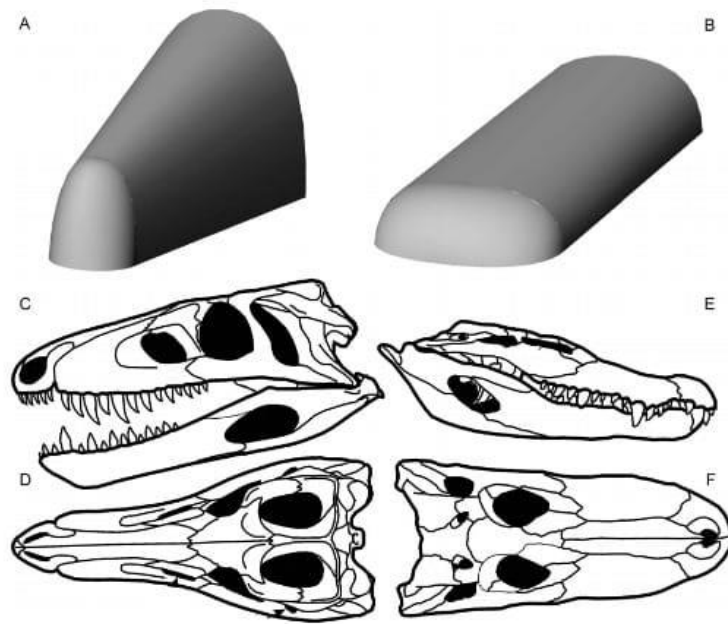
Figura 1 – Filogenia de Crocodyliformes. A seta vermelha indica o grupo Crocodylia. Fonte: Montefeltro *et al.* (2016).



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.

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.