



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Ilha Solteira

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JULIO DE MESQUITA FILHO"
FACULDADE DE ENGENHARIA
CÂMPUS DE ILHA SOLTEIRA

**A CÂMARA ADUTORA DE *ELOSUCHUS* (CROCODYLIFORMES: NEOSUCHIA)
DO CRETÁCEO SUPERIOR DO MARROCOS (FORMAÇÃO IFEZOUANE, KEM
KEM BEDS)**

Paulo Roberto da Silva

Ilha Solteira - SP
Agosto, 2021

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA "JULIO DE MESQUITA FILHO"
FACULDADE DE ENGENHARIA
CÂMPUS DE ILHA SOLTEIRA

**A CÂMARA ADUTORA DE *ELOSUCHUS* (CROCODYLIFORMES: NEOSUCHIA)
DO CRETÁCEO SUPERIOR DO MARROCOS (FORMAÇÃO IFEZOUANE, KEM
KEM BEDS)**

Paulo Roberto da Silva

Professor Orientador:
Drº Felipe Chinaglia Montefeltro

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado à Faculdade de Engenharia de
Ilha Solteira – UNESP como parte dos
requisitos para obtenção do título de Bacharel
em Ciências Biológicas.

Ilha Solteira - SP
Agosto, 2021

FICHA CATALOGRÁFICA

Desenvolvido pelo Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação

S586c Silva, Paulo Roberto da.
A câmara adutora de Elosuchus (Crocodyliformes: Neosuchia) do Cretáceo Superior do Marrocos (formação Ifezouane, Kem Kem Beds) / Paulo Roberto da Silva. -- Ilha Solteira: [s.n.], 2021
35 f. : il.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação em Universidade Estadual Paulista. Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira, 2021

Orientador: Felipe Chinaglia Montefeltro
Inclui bibliografia

1. Elosuchidae. 2. Crocodyliformes. 3. Músculos adutores. 4. Correlatos osteológicos.


Raiane da Silva Santos

ATA DE DEFESA DO TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO

"A CÂMARA ADUTORA DE *ELOSUCHUS* (CROCODYLIFORMES: NEOSUCHIA) DO CRETÁCEO SUPERIOR DO MARROCOS (FORMAÇÃO IFEZOUANE, KEM KEM BEDS)"

Paulo Roberto da Silva

REGULAMENTO SOBRE A AVALIAÇÃO:

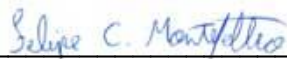
Artigo 25º - § 2º A apresentação pública do trabalho de TCC deverá ser de no mínimo 20 (vinte) minutos e máxima de 40 (quarenta) minutos. Após um intervalo de 5 (cinco) minutos, haverá a arguição do Trabalho pelos examinadores. O tempo de arguição, será de até 15 (quinze) minutos para cada examinador, e até 15 (quinze) minutos o tempo para a resposta do(a) aluno(a) a cada examinador ou no caso de se optar pelo diálogo o tempo conjunto entre examinador e acadêmico(a) será de no máximo 30 (trinta) minutos.

Artigo 24º – No julgamento do TCC, a banca examinadora deverá avaliar a apresentação oral, escrita e a defesa do trabalho durante a arguição. O conceito final será APROVADA ou REPROVADA.

COMISSÃO EXAMINADORA

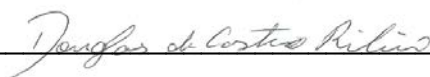
1º EXAMINADOR (Orientador-Presidente)

Nome: Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro



2º EXAMINADOR

Nome: Msc. Douglas Castro Ribeiro



3º EXAMINADOR

Nome: Msc. Juan Vitor Ruiz



CONCEITO

(X) Aprovado

() Reprovado

Ilha Solteira-SP, 18 de agosto de 2021.

Dedico este trabalho aos meus pais, **Maria Aparecida Ferreira da Silva** e **Valdecir João da Silva**, por todo o apoio e incentivo que precisei durante todos esses anos de estudo longe de casa.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente aos meus pais, Maria Aparecida Ferreira da Silva e Valdecir João da Silva, que sempre me incentivaram a realizar meus sonhos e conseguir o tão almejado diploma. Sempre me deram todo o apoio necessário para eu conseguir sair da minha cidade e cursar uma faculdade.

Ao meu orientador Profº Drº Felipe Chinaglia Montefeltro, pela paciência e por possuir uma didática incrível, que me fez interessar pela área de Paleontologia e Evolução. Além de sempre sanar as minhas dúvidas e me permitir realizar a pesquisa em seu laboratório.

Aos meus grandes amigos César Batista de Brito, Mykael Bichofi do Prado e Victor Hugo Couto Xavier, que nunca me deixaram desistir. Todas as vezes que eu estava desacreditando do meu potencial, eles não deixavam isso se concretizar e me davam força para enfrentar as adversidades.

A PROPe – Pró-Reitoria de Pesquisa, a UNESP/FEIS, seu corpo docente e técnico que estiveram diretamente ligados ao meu aprendizado, e em todas as experiências vivenciadas ao longo desses anos.

Resumo

Elosuchidae é uma família de crocodiliformes fósseis, que apresenta como característica, a longirostria (rosto alongado). Sendo que a longirostria é um caráter que apareceu diversas vezes convergentemente em diferentes táxons de Crocodyliformes. A metodologia *Extant Phylogenetic Bracket* foi utilizada para a comparação dos correlatos osteológicos da musculatura de câmara adutora de um novo espécime de *Elosuchus cherifiensis* (LAPEISA-Pal0031), com outros grupos fósseis e viventes, tornando possível a verificação da inserção dos músculos adutores da mandíbula em todos eles. Observou-se a presença de cristas no quadrado no espécime LAPEISA-Pal0031, onde após a análise comparativa, foi constatado que elas podem ser a inserção dos músculos *M. adductor mandibulae posterior*, *M. adductor mandibulae externus medialis* e *M. adductor mandibulae externus superficialis*. Sendo assim possível a inferência de que este animal possuía uma maior força de mordida e potencialmente maior resistência a torções, devido ao fato do seu padrão de cristas musculares diferir dos demais longirostros, que em geral possuem força de mordida menor, sendo mais semelhante aos crocodiliformes com dieta generalista com maior força de mordida.

Palavras-chave: Elosuchidae; Crocodyliformes; Músculos Adutores; Correlatos Osteológicos

Abstract

Elosuchidae is a family of longirostrum fossil crocodyliforms (elongated rostrum). The longirostry is a trait that appeared several times in different Crocodyliformes and represents an example of convergent evolution. The method *Extant Phylogenetic Bracket* was used to analyse and compare the osteological correlates for the adductor chamber in *Elosuchus cherifiensis* (LAPEISA-Pal0031), to other fossil and extant crocodyliforms. The goal is to analyse and propose the area of insertion for the adductor muscles of the mandible in these taxa. Three crests were recognized on the quadrate bone of the new specimen of *E. cherifiensis* that may be the areas of attachment for the muscles *M. adductor mandibulae posterior*, *M. adductor mandibulae externus medialis* and *M. adductor mandibulae externus superficialis*. The identified internal adductor muscles osteological correlates suggest the *E. cherifiensis* had a stronger bite force and increased resistance to torsions. This is supported by the muscle scar pattern in *E. cherifiensis* that is unlike what is observed on the muscle attachments in other longirostrum crocodyliforms that tend to have weaker bite forces and being more similar to the pattern present in crocodyliforms with a generalist diet and stronger bite force.

Key-words: Elosuchidae; Crocodyliforms; Adductor Muscles; Osteological Correlates

Sumário

1. Introdução.....	7
1.1. Objetivos Gerais.....	7
1.2. Caracterização Geológica.....	8
2. Metodologia.....	9
3. Resultados.....	10
3.1. Câmara Adutora em Crocodyliformes Videntes.....	11
3.2. Câmara Adutora em Crocodyliformes Fósseis.....	18
4. Discussão.....	23
5. Conclusão.....	26
6. Referências.....	28
7. Anexo I – Bibliografia Referente as Espécies Analisadas.....	33
8. Anexo II – Abreviaturas de Músculos.....	36

1. Introdução

No Marrocos, a diversidade de Crocodyliformes é mais bem representada nos depósitos da Formação Ifezouane, principalmente em locais mais ao sul da área de afloramento (CAVIN et al, 2010), pertencendo à Kem Kem Beds, e que são datados do Cretáceo Superior (Cenomaniano Inferior, IBRAHIM et al, 2020). A Família Elosuchidae (*sensu* MEUNIER & LARSSON, 2016) é um dos grupos de crocodiliformes que compõem esta diversidade. Os Elosuchidae são caracterizados pela longirostria, ou seja, rostro alongado maior que 50% do comprimento total do crânio (BUSBEY, 1995).

Um dos aspectos mais interessantes sobre a evolução dos crocodiliformes é que a longirostria, assim como outras características gerais do crânio, evoluiu independentemente várias vezes ao longo da evolução do grupo (BUSBEY, 1995; WILBERG, 2017; WILBERG et al, 2018). Ainda, a evolução da longirostria é acompanhada de implicações sobre aspectos da paleobiologia, em particular o rearranjo da musculatura da câmara adutora, ou seja, a musculatura envolvida no fechamento e abertura da mandíbula. Isto porque a evolução da longirostria envolve mudanças nas propriedades biomecânicas do crânio, afinal a fragilidade mecânica de rostros delgados e alongados é um limite a produção de força de mordida, e ao aumento da velocidade de captura da presa. Nos crocodiliformes longirostros, a reorganização do crânio gerou modificações em estrutura muscular de câmara adutora e, como consequência, nos correlatos osteológicos para fixação de músculos identificados (Ballell et al, 2019). No entanto, o arranjo da musculatura da câmara adutora não foi descrito nos Elosuchidae.

1.1 Objetivos Gerais

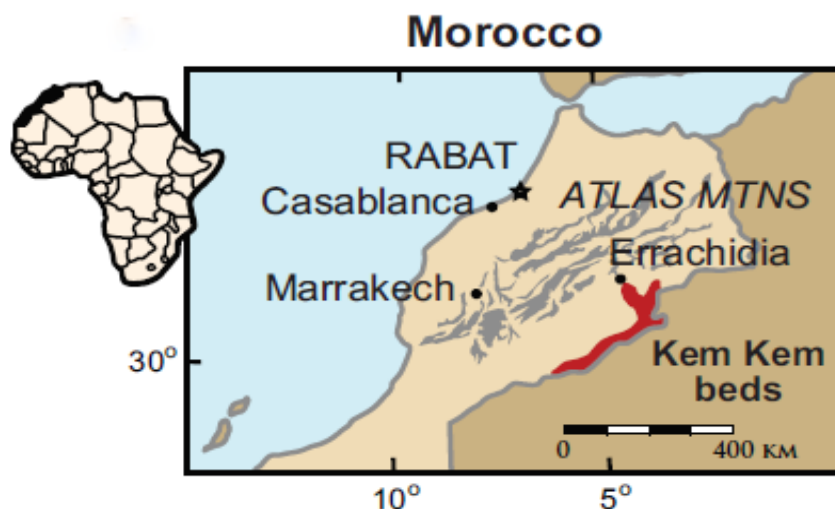
Descrever e avaliar a câmara adutora de um novo espécime de *Elosuchus cherifiensis* LAPEISA-Pal0031 e comparar com outros grupos de crocodiliformes longirostros para compreender como ocorreu a evolução da longirostria em Elosuchidae.

1.2 Caracterização Geológica

O novo espécime de *Elosuchus cherifiensis* (Lavocat, 1948), é proveniente do Marrocos (norte da África), mais especificamente da Kem Kem Beds, que de acordo com IBRAHIM et al, 2020, são depósitos mais fossilíferos, melhor expostos e frequentemente mais acessíveis do que estratos similares em outros locais do norte da África (Figura 1). Crocodyliformes são abundantes nesta Bacia onde frequentemente são encontrados dentes e osteodermos isolados, crânios parciais, ossos do crânio isolados, parciais ou inteiros, atribuídos em grande parte aos gêneros *Hamadasuchus* (Buffetaut, 1994), *Araripesuchus* (Serenó & Larsson, 2009), *Lavocatchampsia* (Martin & Lapparent de Broin, 2016), *Laganosuchus* (Serenó & Larsson, 2009), *Aegisuchus* (Holliday & Gardner, 2012), e *Elosuchus* (Lapparent de Broin, 2002). Os elementos faunais presentes nos depósitos definiu uma idade para a Bacia, sendo Albiano-Cenomaniano (Cretáceo Inferior e Superior) (IBRAHIM et al, 2020).

Cavin et al (2010), descreve que a Formação Ifezouane tem em sua composição, arenitos detríticos com estratificações cruzadas, além de ela ser rica em número de fósseis de vertebrados desarticulados, principalmente em localidades dispostas na parte sul da área de afloramento. Possui uma espessura variável, que alcança 250 metros em algumas localidades.

Figura 1 – Mapa geográfico do Marrocos, no norte do continente africano, com destaque para a área Kem Kem Beds em vermelho.



Fonte: Ibrahim et al. (2020)

2. Metodologia

Para a compreensão das implicações paleoecológicas do arranjo da câmara adutora de Elosuchidae foi aplicada uma abordagem que envolve dois passos. Esta abordagem seguirá os passos delineados da metodologia *Extant Phylogenetic Bracket* (WITMER, 1995). Assim, inicialmente houve a análise de correlatos osteológicos da musculatura da câmara adutora dos Crocodyliformes vivos. Esta faceta do projeto visou observar feições anatômicas osteológicas que podem ser suficientemente e necessariamente explicadas por inserções musculares. Esta faceta é baseada nas evidências de que a musculatura de vertebrados auxilia na manutenção, modelagem e disposição dos ossos. Deste modo, o arranjo muscular da câmara adutora resulta em marcas nos ossos, ou seja, os correlatos osteológicos que permitem a análise do sistema musculoesquelético. A segunda faceta visou analisar os mesmos correlatos osteológicos reconhecido nas espécies vivas na grande diversidade fóssil dos Crocodyliformes, e assim reconhecer as diferenças nos arranjos da musculatura da câmara adutora nesses grupos que adquiriram convergentemente a longirostria. No contexto específico do presente projeto, as espécies vivas analisadas foram

Caiman latirostris, *Caiman crocodilus*, *Alligator mississippiensis*, *Gavialis gangeticus* e *Tomistoma schlegelii*.

Para a segunda faceta do projeto, que visa a análise dos correlatos osteológicos presentes nos grupos fósseis, o foco foi um novo espécime do táxon *Elosuchus cherifiensis* LAPEISA-Pal0031 depositado no Laboratório de Paleontologia e Evolução de Ilha Solteira, na Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira, UNESP (LAPEISA). Este novo espécime é composto por um crânio parcial incluindo o teto craniano, o neurocrânio e os quadrados parciais. Adicionalmente, outros grupos de Crocodyliformes foram analisados (ex. Dyrosauridae e Paralligatoridae) com base em literatura publicada (anexo I), além de uma base de dados fotográfica contendo mais de 50 táxons de Crocodyliformes fósseis que o LAPEISA possui.

Em virtude da ocorrência da pandemia de Sars-Cov-2, o impedimento das aulas e circulação de pessoas na universidade, o crânio parcial de *E. cherifiensis* depositado no LAPEISA, foi analisado utilizando fotografias do material, além de que os dados referentes aos táxons vivos, foram retirados de toda a bibliografia consultada.

3. Resultados

A análise combinada dos táxons vivos, juntamente com o novo espécime de *Elosuchus cherifiensis*, e os demais táxons fósseis permitiu que o arranjo da musculatura da câmara adutora de Elosuchidae pudesse ser reconstruída, e as especializações desta família de rostró alongado possam ser evidenciadas. Com esta reconstrução, é possível um melhor entendimento sobre a paleobiologia deste grupo de Crocodyliformes e as diferenças de como esta especialização ocorreu em Elosuchidae em comparação com as demais aquisições ao longo da filogenia dos Crocodyliformes.

Holliday & Witmer (2007) evidenciaram a topologia do nervo trigêmeo, que dividem os músculos da câmara adutora em grupos conforme sua posição em relação ao nervo citado, sendo eles *M. adductor mandibulae internus* (MAMI), *M. adductor mandibulae externus* (MAME), *M. adductor mandibulae posterior* (MAMP) e *M. constrictor internus dorsalis* (MCID). Os correlatos osteológicos dos músculos da

câmara adutora identificados no espécime LAPEISA-Pal0031 foram de músculos do grupamento MAME, especificamente *M. adductor mandibulae externus medialis* (MAMEM) e *M. adductor mandibulae externus superficialis* (MAMES). Também foi possível observar os correlatos referentes ao MAMP. Essa identificação foi concebível pois estes músculos são originados na superfície ventral do osso quadrado, uma homologia dentro de Crocodylia. (HOLLIDAY & WITMER, 2007).

Com análise de literatura, *M. adductor mandibulae externus profundus* (MAMEP), *M. pterygoideus dorsalis* (MPTd), *M. pterygoideus ventralis* (MPTv), *M. pseudotemporalis superficialis* (MPSS) e *M. intramandibularis* (MI), foram músculos passíveis de serem inferidas localizações, porém não no LAPEISA-Pal0031, devido ao material ser um crânio parcial.

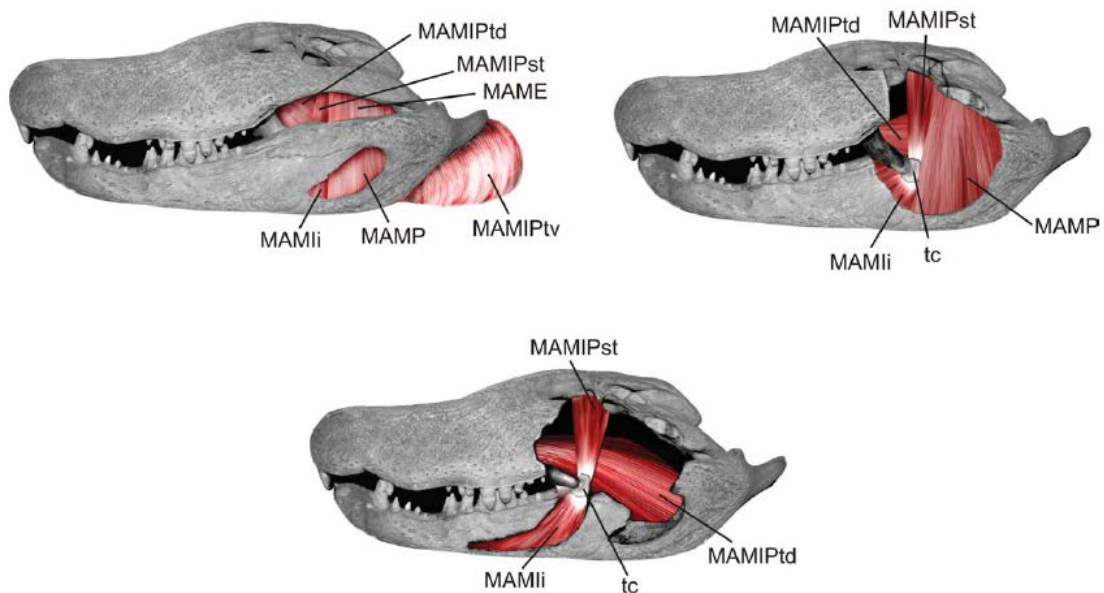
3.1 Câmara Adutora em Crocodyliformes Videntes

De acordo com Bona e Desojo (2011), em *Caiman latirostris*, o MAMEP se origina na superfície ventral do quadrado e quadratojugal, inserindo-se na aponeurose coronal, cartilagem *transiliens* e borda dorsal do surangular, o MAMES origina-se no processo descendente do quadratojugal-quadrado e se insere no pós-orbital. MAMP origina-se na superfície ventral do quadrado pela aponeurose do quadrado e fixa-se à margem medial do articular por meio da aponeurose subarticular, à margem medial do angular pela aponeurose angular, à área medial da porção surangular e caudal da cartilagem *transiliens* pela aponeurose do coronoide. MPTv fixa-se na superfície pósterodorsal do pterigóide e na aponeurose pterigóide (IORDANSKY, 2000). As fibras do MPTv estendem-se como várias lâminas em forma de leque e se inserem na mandíbula pela aponeurose angular e retroarticular na borda posterior e medial do processo retroarticular. MPTd está ligado à margem medial e anterior da fenestra suborbital no palatino e à maxila, e ossos pré-frontais e às cartilagens orbitonasal e interorbital, inserindo-se ântero-lateral e pósteromedialmente ao tendão mandibular.

O MPSS é delgado e posicionado ântero-lateralmente, preso à superfície látero-dorsal do láteroesfenoide e inserido na superfície dorsal da cartilagem *transiliens*. O segundo, posicionado medialmente ao ramo V3 do nervo trigêmeo, e com inserção na ponte láteroesfenoide e na aponeurose do coronoide (IORDANSKY,

2000). Por fim, o MI está ligado à aponeurose intramandibular em forma de leque (IORDANSKY, 2000) que se projeta ântero-lateralmente no canal de Meckel a partir da superfície ventral da cartilagem *transiliens* (Fig. 2). Suas fibras se inserem na superfície medial do osso dentário, osso esplenial, osso angular e cartilagem de Meckel.

Figura 2 - Disposição de alguns músculos craniais em *Caiman latirostris*. MAME, *M. adductor mandibulae externus*; MAMli, *M. intramandibularis*; MAMP, *M. adductor mandibulae posterior*; MAMIPst, *M. pseudotemporalis*; MAMIPtd, *M. pterygoideus dorsalis*; MAMIPtv, *M. pterygoideus ventralis*; tc, cartilagem *transiliens*.



Fonte: Bona e Desojo (2011)

Em *Alligator mississippiensis*, de acordo com Busbey (1989), o MAMEP (Fig. 4b) está na porção anterior da fossa temporal, se origina da superfície lateral do lateroesfenóide e da face posterior de um pequeno tendão que se fixa à crista cotilar do lateroesfenóide (Fig. 3). Também surge na porção mais dorsal da fossa temporal. Inserções menores estão presentes na lateral externa do pós-orbital, quadrado e mais ventral da fossa temporal superior. O MAMES (Fig. 4a) se origina na região pós-orbital próxima à barra pós-orbital, na superfície ventral do quadratojugal e, posteriormente,

na borda mais lateral do quadrado, e se insere na superfície superior achatada da surangular, lateral à fossa mandibular (Fig. 3).

MAMEM (Fig. 4b) origina-se da superfície ventral do quadrado medial ao MAMES e das faces anterior e lateral do Tendão Adutor Cranial (CATII). Fibras originam-se no quadrado medial à depressão rasa que conduz dorsalmente à fossa supratemporal, logo acima do forame trigêmeo. MAMP (Fig. 4d) surge da superfície ventral do quadrado medial para as fibras do MAMES e da superfície posterior do CATII para o longo da superfície medial do angular na base da fossa adutora. A camada medial de fibras origina-se da face medial do CATII e da superfície ventral do quadrado dentro do espaço circundado pelo CATIm e CATII. As fibras mais profundas se inserem na porção medial da superfície ventral do quadrado, das faces anterior e posterior do tendão adutor mandibular (MATIp) e da borda anterior da fossa glenóide com as fibras mais curtas se inserindo na borda da glenóide. MPTv (Fig. 4h) surge da parte lateral e pósterio-lateral da superfície ventral do PPTIp (Tendão Pterigóide Posterior), na superfície medial das lâminas lateral e horizontal do PPTIp e nos dois terços mediais da borda posterior transversa da asa do pterigóide até a margem medial da asa do pterigóide.

MPTd (Fig. 4g) tem sua origem no pilar pré-frontal, as superfícies internas dorsal e medial da maxila, a superfície dorsolateral do palatino, a porção mais ântero-medial do pterigóide, o processo maxilar do ectopterigóide, a parede posterior da concha nasal posterior e septo interorbital cartilaginoso. O MI (Fig. 4i) tem origem surge dentro do canal de Meckel, principalmente nas superfícies lateral e medial do MATII e se insere na cartilagem dentária, esplenial, angular e de Meckel dentro do canal de Meckel.

Figura 3 – Visão lateral direita de parte do crânio (A) e mandíbula (B) de *Alligator mississippiensis*, mostrando origens e inserções de alguns músculos adutores mandibulares. A, angular; ar, articular; co, coronóide; d, dentário; ec, ectopterigóide; ls, lateroesfenóide; m, maxila; MAMEM, *M. adductor mandibulae externus medialis*; MAMES, *M. adductor mandibular externus superficialis*; MAMEP-a, *M. adductor mandibular externus profundus*, parte anterior; MAMP, *M. adductor mandibulae posterior*; MI, *M. intramandibularis*; MPt(a), *M. pterygoideus anterior*; MPt(p), *M. pterygoideus posterior*; pt, pterigóide; pl, palatino; prf, pré-frontal; q, quadrado; qj, quadratojugal; sa, surangular; STF, fenestra supratemporal; V, forâmen trigêmeo.

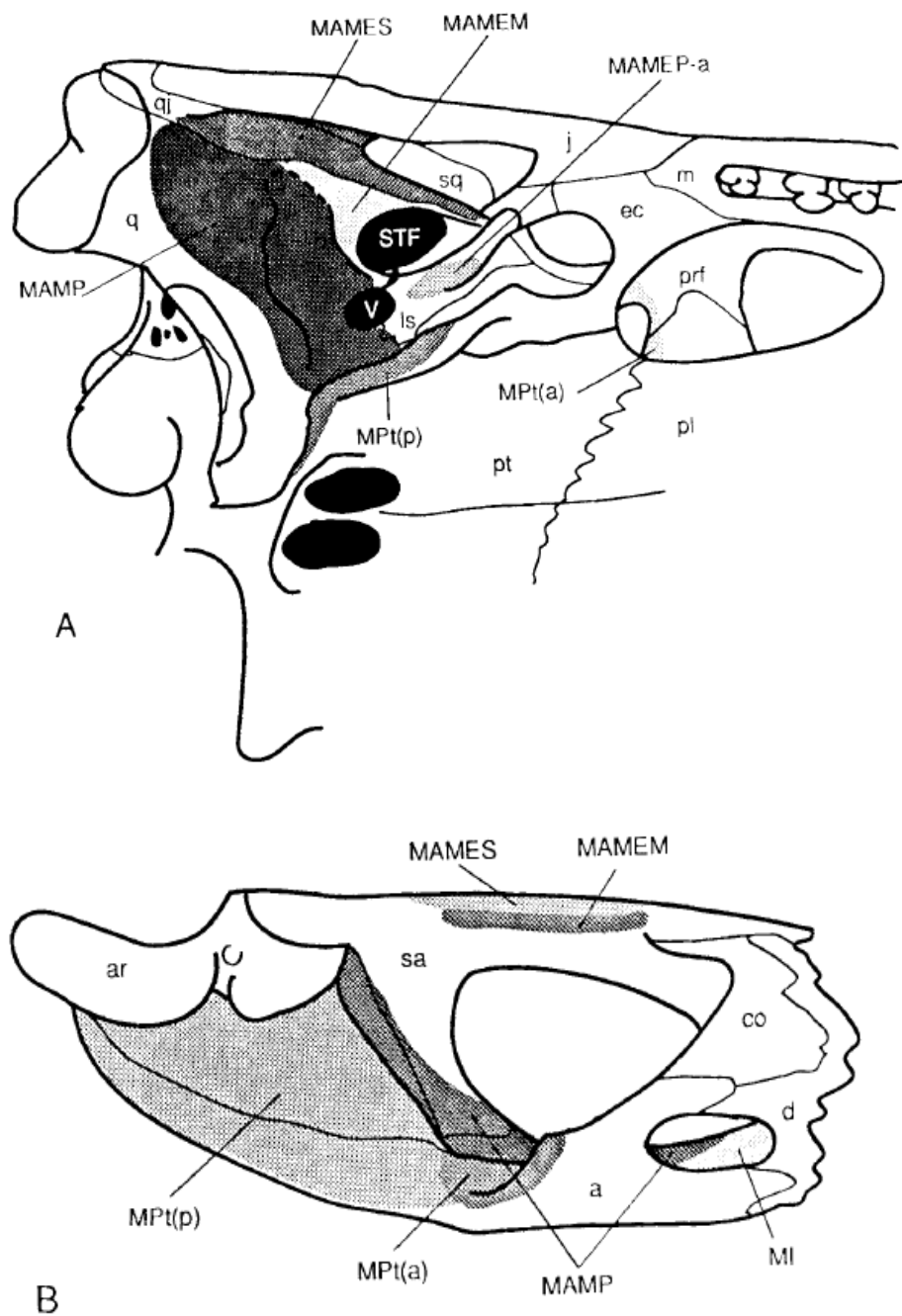
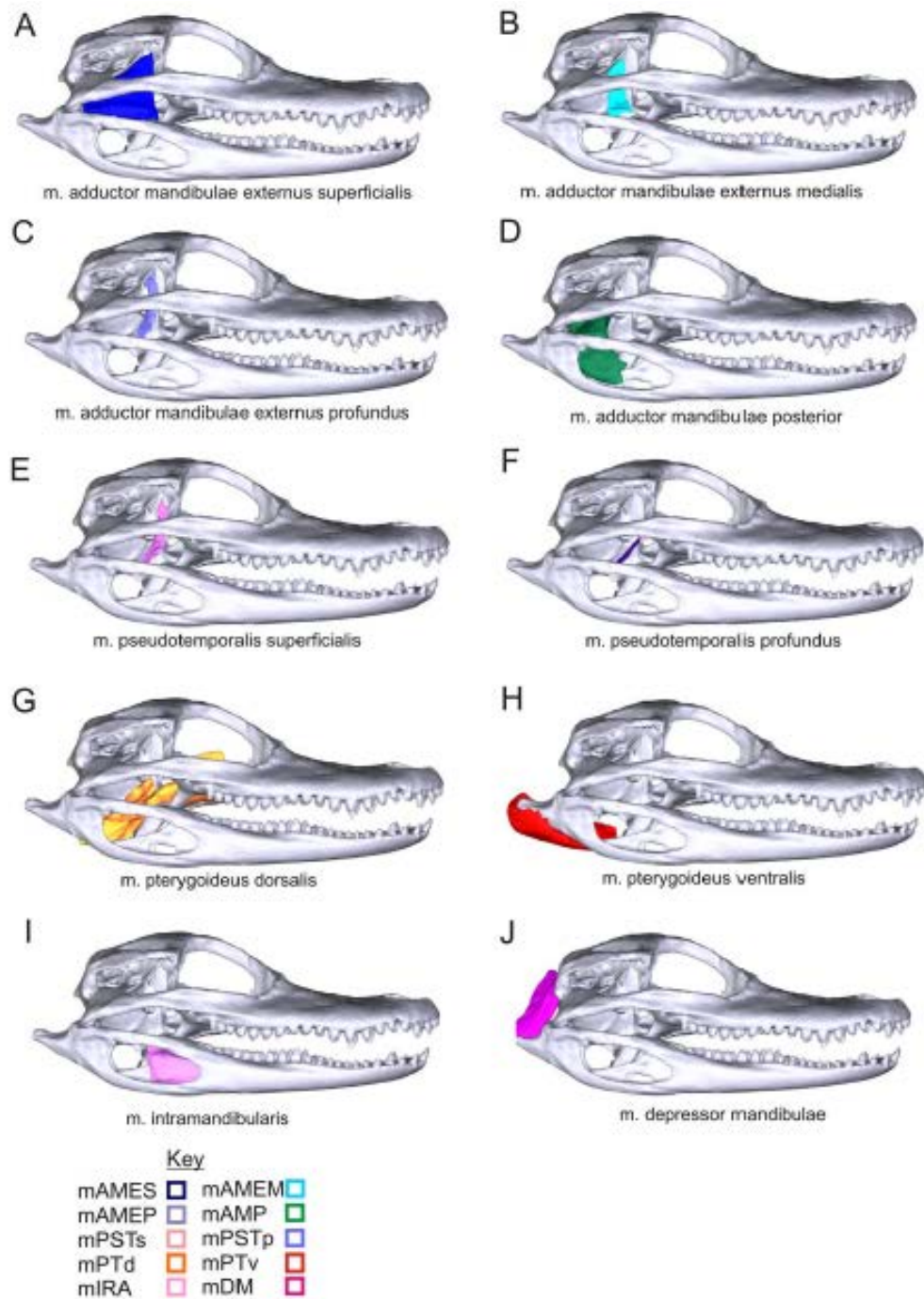


Figura 4 – Vista lateral dos músculos da mandíbula de *A. mississippiensis* representados individualmente, modelado por coloração I2KI e tomografia computadorizada.

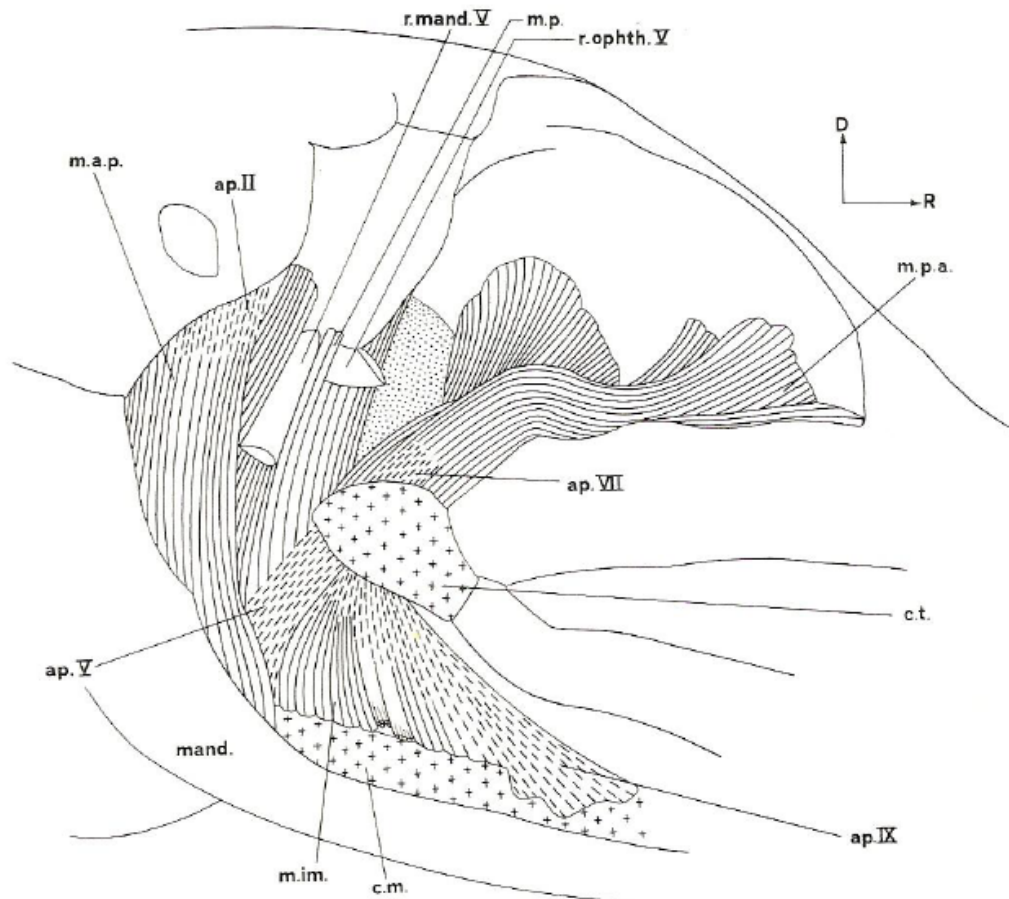


Fonte: Holliday et al (2013)

Em *Caiman crocodilus*, Drongelen (1982) descreve o MAMEP como se estendendo de uma área entre o forame do quinto nervo craniano e a fenestra supratemporal até a cartilagem *transiliens*, e também da crista da fenestra

supratemporal até a cartilagem *transiliens*. MAMES se origina da superfície ventral do processo descendente formado pelo quadratojugal e quadrado, até a superfície dorsolateral do surangular. MAMEM origina-se da superfície ântero-ventral do quadrado. MAMP estende-se da área ventral ao quadrado até o lado medial do surangular, a fossa de Meckel, a parte caudal da cartilagem *transiliens* e a superfície anterior do articular. Os músculos pseudotemporais ocupam a parte ântero-medial da fenestra infratemporal. Este está aderido dorsalmente ao lateroesfenóide, ventralmente à parte pósterodorsal da superfície lateral da aponeurose V (Fig. 5) e à área imediatamente látero-rostral a ela. O MPTd estende-se a partir de uma ampla área de fixação entre a órbita e o jugal, apenas posterior à cavidade nasal e dorsal à fenestra palatina a cartilagem *transiliens* e à mandíbula. O MPTv se estende das superfícies dorsal e ventral do flange pterigóide à superfície medial da área pósterodorsal da mandíbula inferior. O MI vai da cartilagem *transiliens* para dentro da mandíbula.

Figura 5 – Visão lateral dos músculos da mandíbula, após a remoção do jugal, MAMEP, MAMP e MI. ap (I,II, III,...), aponeuroses; c.m, cartilagem Meckel; c.t; cartilagem *transiliens*; mand, mandíbula; m.a.p, *M. adductor mandibulae posterior*; m.in, *M. intramandibularis*; m.p, *M. pseudotemporalis*; m.p.a, *M. pterygoideus*; r.mand.V, *nervus trigeminus ramus mandibularis*; r.mand.ophth.V, *nervus trigeminus ramus ophthalmicus*

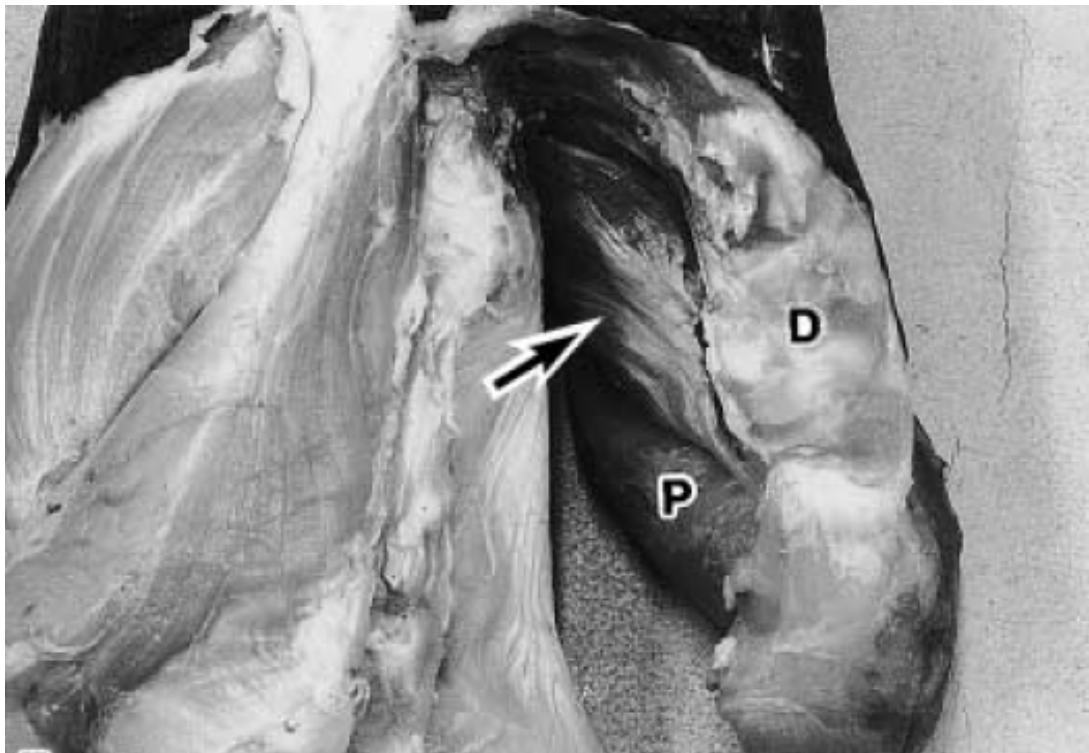


Fonte: Drongelen (1982)

Em *Gavialis gangeticus* e *Tomistoma schlegelii*, Endo et al (2002) relata que MPTd tem origem na superfície dorsal do osso pterigóide e ventral ao osso quadrado, MPTv se origina na região medial dos ossos quadrado e pterigóide, inserindo nos ossos angular e articular. O MAMP se origina no osso pterigóide e insere-se nos ossos articular e angular, possuindo feixes musculares planos e finos (Fig. 6), distinguindo nesse ponto do *T. schlegelii*, que possui as mesmas características de origem e inserção, porém o MAMP é um músculo mais desenvolvido. MPSS se origina da superfície interna da fenestra supratemporal, inserindo-se na superfície medial dos

ossos angular e surangular. *T. schlegelii*, possui um MPSS com feixes mais delgados, pois sua fenestra supratemporal é menor comparado ao *G. gangeticus*, que detém uma fenestra maior e consequentemente, MPSS mais desenvolvido. *M. depressor mandibulae* em ambas as espécies, é um músculo que merece uma ressalva, pois ele tem origem nos ossos esquamosal e quadrado, inserindo na superfície dorsal do articular, e é um músculo bem desenvolvido.

Figura 6 – Articulação mandibular direita de *Gavialis gangeticus*. D, superfície de inserção da mandíbula após a remoção de *M. depressor mandibulae*; P, MPTd; seta, feixe fino e plano do MAMP.



Fonte: Endo et al (2002)

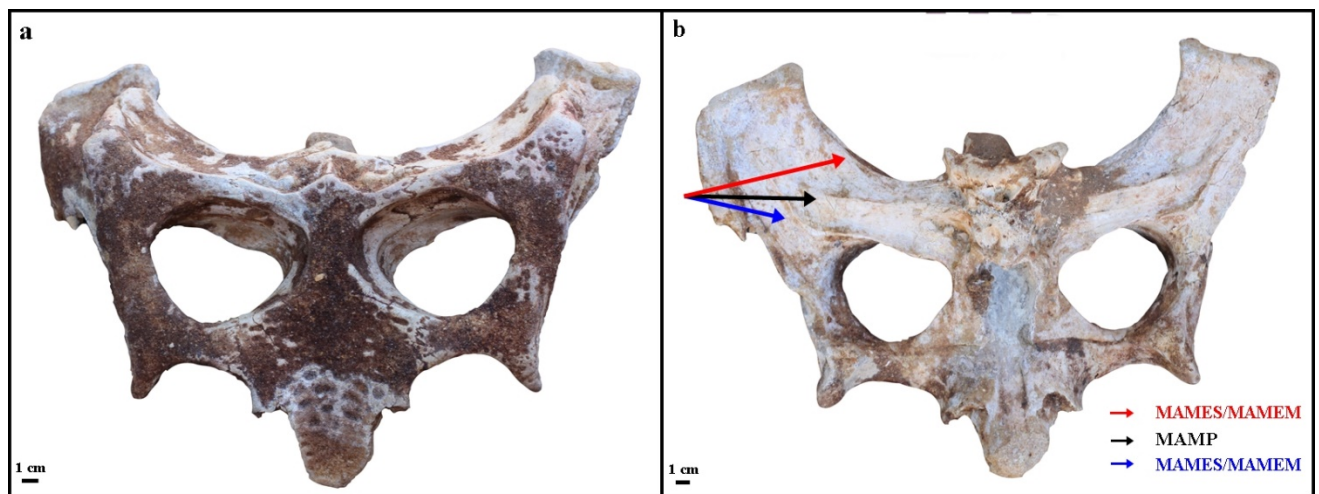
3.2 Câmara Adutora em Crocodyliformes Fósseis.

Observa-se que no espécime de *Elosuchus cherifiensis* (LAPEISA-Pal0031) foram identificadas três cristas na superfície ventral do osso quadrado (Fig. 7b), duas robustas e uma mais delgada, se estendendo horizontalmente do lado direito, até quase alcançar seu limite esquerdo. De acordo com Lapparent de Broin (2002), essas

cristas são resultado de inserções de músculos adutores, relacionadas as cristas A, B e C de Iordanski (1973), possíveis origens de musculatura do grupamento MAME e MAMP. Meunier & Larsson (2016) mencionam também a presença de crista na margem pósterio-dorsal do quadratojugal, região que forma a fenestra infratemporal.

No osso pterigóide, há uma crista robusta com um forame lateral, e no lateroesfenóide há uma crista pequena em contato com a parede anterior do forame oval, se dispondo de modo ântero-posterior. Além de outra crista mais pronunciada pósterio-medialmente (MEUNIER & LARSSON, 2016), não sendo visíveis no espécime LAPEISA-Pal0031.

Figura 7 a: Visão dorsal do crânio parcial de *Elosuchus cherifiensis*. b: Visão ventral do crânio parcial de *Elosuchus cherifiensis* com a presença da crista robusta referente ao MAMP (seta preta) e das cristas delgadas referentes ao MAMES e MAMEM (setas azul e vermelha)



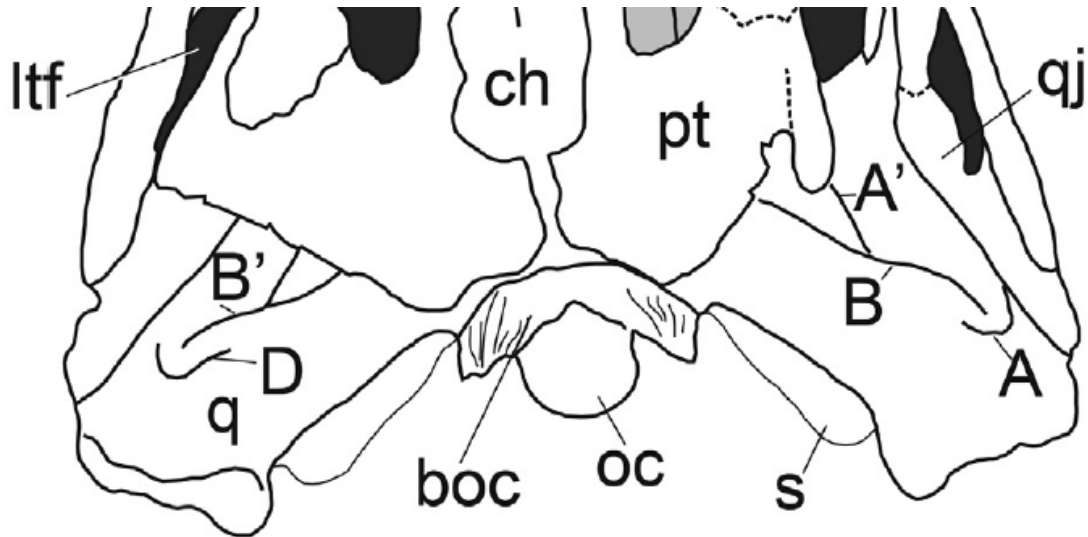
Fonte: Próprio Autor

Os dirosaurídeos fazem parte de um grupo de táxons longirostrinos filogeneticamente próximos de *Elosuchus* (BROIN, 2002). Schwarz-Wings (2013) descreveu que o MAMEP neste grupo é inserido como em crocodilos vivos (IORDANSKY, 1964, 2000; VAN DRONGELEN & DULLENMEIJER, 1982; BUSBEY, 1989; HOLLIDAY & WITMER, 2007, 2009; BONA & DESOJO, 2011) na fossa supratemporal e no tendão adutor mandibular preenchendo o forame supratemporal completamente. MAMES origina-se na superfície ântero-lateral do quadrado e

quadratojugal, MAMEM tem origem em superfície ântero-medial do quadrado, MAMP estendeu-se como nos crocodilos vivos do quadrado para a fenestra infratemporal e como a fenestra infratemporal dos dirosaurídeos era pelo menos três vezes maior que nos crocodilos vivos, seu MAMP possivelmente tinha uma seção transversal fisiológica maior (SCHWARZ-WINGS, 2013). MPTv possivelmente se originava na asa pterigóide, se estenderia envolvendo ventralmente ao redor da articulação mandibular e se inseria tanto na superfície lateral quanto medial do processo retroarticular (IORDANSKY, 1964; SCHUMACHER, 1973; VAN DRONGELEN & DULLEMEIJER, 1982; BUSBEY, 1989). Como nos crocodilos existentes, o MPTd se estendia através da fenestra suborbital até a face dorsal da asa pterigóide, cartilagem *transiliens* e o tendão adutor mandibular. MI se estendia da cartilagem *transiliens* anteriormente até o forame intermandibular para preencher a fossa de Meckel e o MPSS tem origem lateroesfenóide bem desenvolvida.

Em *Pholidosaurus puberckensis*, está presente uma crista bem marcada bifurcada correspondente à crista A de Iordanski (1973) (Martin et al. 2016), localizada próximo da borda posterior e do limite anterior com a fenestra temporal inferior no osso quadrado (Fig. 8). *Chalawan thailandicus*, possui duas cicatrizes musculares, sendo uma delas na superfície ventral do quadrado e a outra na margem dorsal do pterigóide. Em *Shamosuchus djadochtaensis*, Pol et al. (2009) observa que na parte superficial posterior do quadrado, não há uma crista bem marcada, porém existe uma crista 'B' de Iordanski (1973) bem desenvolvida na superfície ventral do quadrado. *Eosuchus minor*, de acordo com Brochu (2006), possui a crista B de Iordanski (1973) delgada que corre na superfície lateral do quadrado, morfologicamente semelhante ao *Eosuchus lerichei*. *Mourasuchus nativus* foi um caimanine do Mioceno da América do Sul, Bona (2013) diz que as cristas A e B (Iordansky, 1964) são orientadas mais posterior e lateralmente, comparados com outros táxons da mesma família, inferindo-se que o grupamento MAME se projete dessa forma nesta espécie. MAMP também se modificou mais posteriormente nesta espécie, dando a ela uma característica de crânio mais plano.

Figura 8 – Representação das cristas quadráticas no crânio de *P. puberckensis*. A, A', B, B' e D: cristas de inserções musculares; boc, basioccipital; ch, coana; Itf, fenestra temporal inferior; oc, côndilo occipital; s, esquamosal. Outras abreviações nas Figuras 2 e 3.



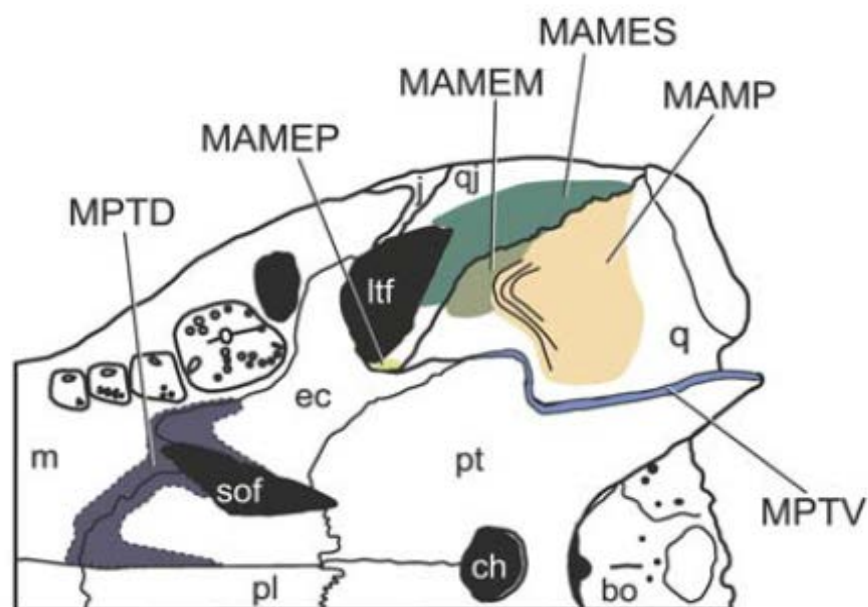
Fonte: Martin et al. (2016)

Algumas características de outras espécies que valem ser pontuadas, é que em *Iharkutosuchus makadii*, uma enorme protuberância triangular na superfície ventral do corpo do quadrado que foi inferida como uma superfície de fixação extra para MAMP (OSI, 2013) (Fig. 9). Esta área é aparentemente a modificação das cristas de lordansky (1964).

Os Notosuchia em sua maioria, eram predadores terrestres que podiam ser de tamanho pequeno/médio ou até grandes, alguns de forma semiaquática, com hábitos insetívoros, onívoros ou herbívoros (CUBO et al, 2020). Temos como exemplo, *Marillasuchus amarali*, um notossuquídeo que seu osso quadrado apresenta a maioria das sinapomorfias presentes no clado (ZAHER et al, 2006). Perto da sutura quadrado-quadratojugal, a superfície ventral dos quadrados apresenta duas cristas ósseas paralelas, orientadas ântero-posteriormente, que parecem corresponder à cicatriz muscular A de lordansky (1964) (OSI, 2013). Baurusuchidae é um dos grupos mais diversos dentro deste clado, eram grandes predadores terrestres no Cretáceo da América do Sul (MONTEFELTRO et al, 2020). Seus ossos quadrados eram verticais e o palato secundário do tipo mesosuquiano (CARVALHO et al, 2004). *Baurusuchus albertoi*, apresenta crista pronunciada na superfície ventro-medial do

osso quadrado, estendendo-se da borda anterior do côndilo mandibular medial até o basioccipital e a superfície anterior do corpo distal do quadrado é côncava e possui sulcos suaves para a origem dos feixes adutores (cristas A e B *sensu* Iordansky, 1973) (NASCIMENTO; ZAHER, 2011). Entretanto, Montefeltro et al, (2020) citam que o MAMES, MAMEM e MAMP possuem origens na superfície ventral do osso quadrado em *Aphaurosuchus escharafacie*, desde a porção medial (MAMP), até próximo ao contato com o quadratojugal (MAMES), e utilizando da metodologia de Análise de Elementos Finitos, notou-se também que possuem uma força de mordida relativamente fraca comparado aos crocodilianos existentes de tamanho aproximado, sugerindo uma estratégia de caça diferente para este clado. Também em *Aphaurosuchus escharafacie*, Darlim et al (2021) descrevem uma crista reta alongada que se estende ao longo da superfície ântero-medial do osso, paralela e ligeiramente posterior à sutura quadratojugal (crista A), sendo relacionado a inserção do MAMES e outras duas cristas em contato ântero-lateral do quadrado com o pterigóide, dispondo-se quase paralelas (cristas B e B'), associadas as inserções de MAMEM e MAMP.

Figura 9 – Origem de alguns músculos adutores de mandíbula em *Iharkutosuchus makadii*, região temporal e visão ventral. Observa-se as cristas modificadas do MAMP. Abreviações nas figuras 2, 3 e 5.



4. Discussão

Elosuchus cherifiensis apresenta algumas características exclusivas que podem ter se encarregado de exercer funções biomecânicas distintas no grupo dos Elosuchidae, Meunier & Larsson (2016) propuseram hipóteses para explicá-las na evolução do táxon. Uma característica é a presença de uma oclusão precisa entre a roseta das pré-maxilas e a porção anterior do dentário, que estaria associada a uma captura de suas presas na região distal do rostro. Então, é necessário um aparato de musculatura adutora capaz de promover a estabilidade no momento de predação, que combinado com a oclusão diferenciada, permite que obtenha sucesso na alimentação.

Outra característica notada por Meunier & Larsson (2016) é a região pós-orbital com sua morfologia mais extensa ântero-ventralmente, alongando-se até quase encostar na órbita ocular. Esta particularidade do táxon pode ter apoiado e estabilizado os olhos no momento que MPTd se contraía, evidenciando mais uma vez, adaptações morfológicas para resistência a torções e força de mordida, pois permitiu que não houvesse pressão intraocular gerada pela forte contração muscular no momento que a presa está sendo capturada. O fechamento do espaço antorbital pode ter funcionado para fortalecer ainda mais o focinho, fornecendo um reforço posterior para resistir às forças de torção (MEUNIER & LARSSON, 2016).

A força de mordida é exercida pela ação de dois conjuntos musculares, que são os adutores externos e internos. O MAMP em todas as espécies analisadas, exceto *G. gangeticus* e *T. schlegelii*, se origina em porções ventrais do quadrado, possuindo ou não algumas modificações, como em *Iharkutosuchus makadii*. Isto o sugere a origem do MAMP em *Elosuchus cherifiensis* nas cristas observadas no quadrado (Fig. 7b), pois o padrão de correlatos osteológicos difere destes longirostros vivos e se aproxima dos demais táxons. MAMES e MAMEM também compartilham o osso quadrado como origem, fazendo com que eles, por terem uma superfície de fixação e tamanho menor comparado ao MAMP, sejam os responsáveis pelas cristas menores observadas nesse osso (Fig. 7b). MPTd ocupa uma grande porção substancial na cabeça dos Crocodyliformes, particularmente a superfície dorsal do palato e o espaço suborbital (HOLLIDAY & WITMER, 2007). Meunier & Larsson (2016) pontuam que *Elosuchus* possui uma fenestra suborbital modificada em formato de fossa, indicando que as

origens anteriores de MPTd estariam fixadas a esta estrutura, em vez de atingir as superfícies periféricas do espaço antorbital (abertura e espaço geralmente grandes na lateral do focinho). Com isso, é notável que a morfologia de MPTd em *Elosuchus* pode ser definida como uma sinapomorfia. Tal caráter teria sido relacionado a uma maior resistência às forças de torção do que outros táxons longirostrinos suportariam. Os músculos responsáveis pela mordida dos crocodilianos longirostros, são mais finos e curtos, necessários para uma mordida rápida, baseados em uma dieta piscívora (OSI, 2013), contrapondo-se aos correlatos de *Elosuchus*, determinando a maior carga suportada por eles no fechamento da mandíbula.

Iordanski (1964) descreve as fenestras supratemporais como sendo maiores em crocodilianos piscívoros que possuem rostro comprido, e são moderadas em outros que possuem uma dieta generalista e rostro menor. As dimensões da fenestra, estariam intimamente relacionadas com o volume do MAMEP e o modo de alimentação da espécie. Tendões dos músculos adutores da mandíbula, se inserem nas cristas formadas por eles na superfície óssea dentro da fossa temporal. Essas cristas possuem um padrão específico para cada espécie de crocodiliano, porém há semelhança entre aqueles que possuem uma mesma dieta.

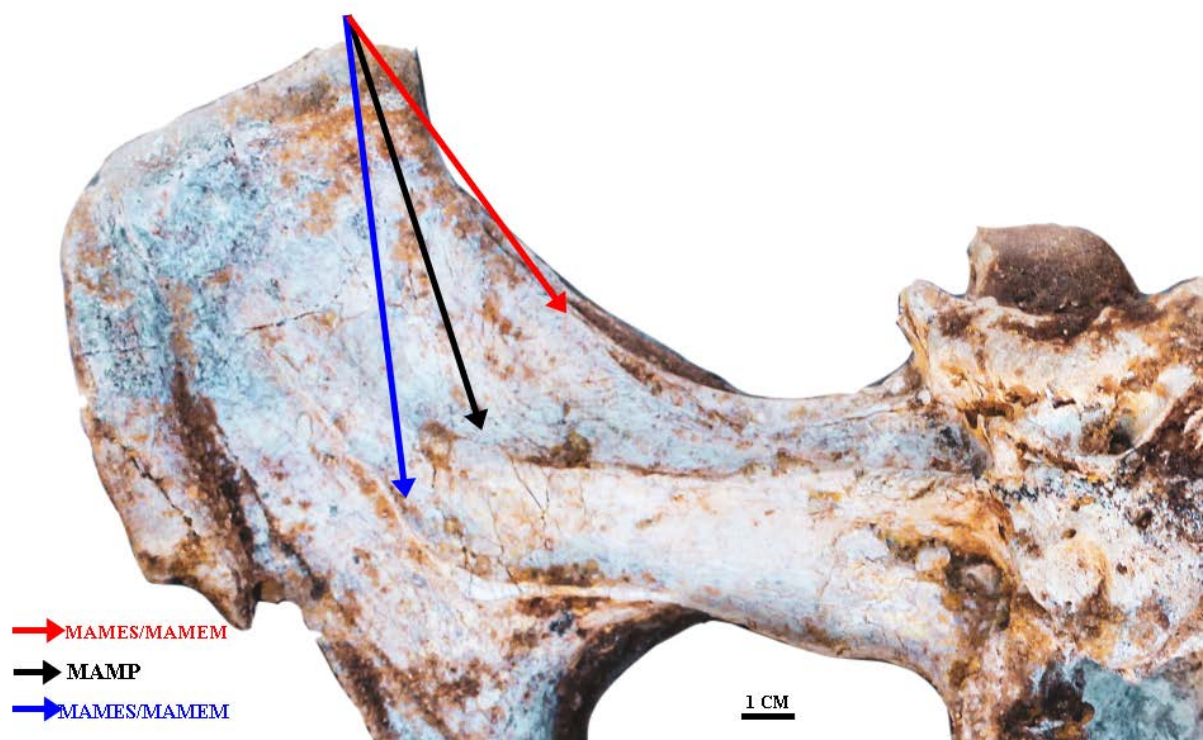
Com esses dados, observa-se que mesmo sendo uma espécie longirostra, *Elosuchus cherifiensis* possui inserções musculares e padrões de cristas semelhantes aos crocodilianos que praticam uma dieta mais generalista (Fig. 10). Por exemplo, *Gavialis gangeticus* é um crocodiliforme longirostro piscívoro, ou seja, tem uma dieta especializada. Endo et al (2002) relataram que no seu osso quadrado, há uma longa crista B e uma pequena crista D, sendo interpretadas como relacionados a inserção do *M. depressor mandibulae*, pois ele é bem desenvolvido nesta espécie e importante na sua mordida, fato constatado também devido a protusão medial no osso articular, e ao *M. pterygoideus*, que tanto o *dorsalis* quanto o *ventralis* possuem inserções no osso quadrado (Fig. 11). Sendo assim, nota-se o padrão distinto entre esses táxons longirostros.

MPTv pode estar relacionado à crista na região pterigóide, característica observada nos táxons vivos e em *Dyrosauridae*, considerado táxon irmão de *Elosuchidae* (SOUZA et al, 2019). E foi inferido que as cristas

presentes na região lateroesfenóide são pertencentes ao MPSS, onde em dirosaurídeos é um músculo bem desenvolvido, podendo deixar uma marca mais robusta. De acordo com Busbey, (1995); McHenry, (2006) e Walmsley et al, (2013), crocodilomorfos não-longirostros são capazes de lidar com forças elevadas durante a alimentação, uma adaptação que lhes permitiria se alimentar de presas maiores e/ou mais duras.

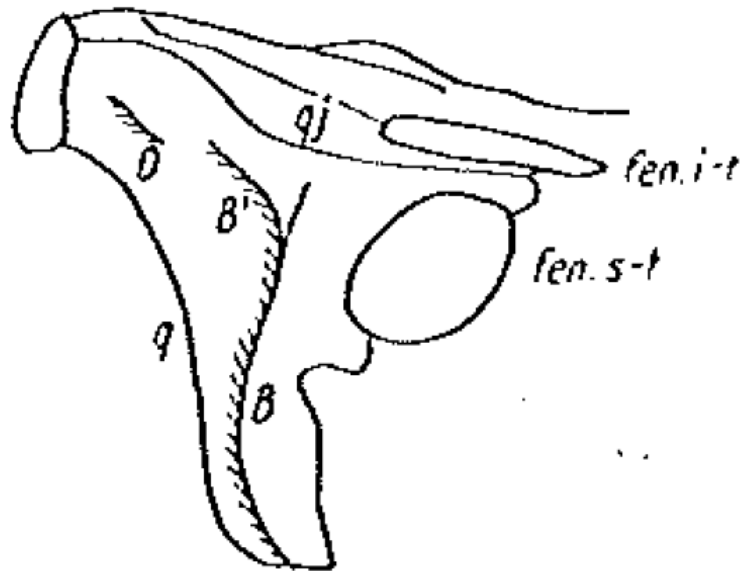
Portanto, os correlatos osteológicos demonstram a robustez muscular dos adutores da mandíbula em *E. cherifiensis*, não sendo semelhantes aos longirostros viventes.

Figura 10 – Imagem ampliada do osso quadrado de *Elosuchus cherifiensis* LAPEISA-Pal0031 evidenciando seu padrão de cristas musculares. Foto em auto-relevo.



Fonte: Próprio Autor

Figura 11 – Padrão de cristas presentes em *Gavialis gangeticus*. fen. i-t, fenestra infratemporal; fen. s-t, fenestra supratemporal; B, crista B; D, crista D. Outras abreviações nas Figuras 2 e 3.



Fonte: Iordanski (1964)

5. Conclusão

Este estudo demonstrou que os correlatos osteológicos presentes em parte do crânio de *Elosuchus cherifiensis*, especificamente na superfície ventral do osso quadrado, estão relacionados aos músculos MAMP, MAMES e MAMEM, os dois últimos estão dentro do grupamento MAME (músculos adutores mandibulares externos), devido ao tamanho e posição dos mesmos em todos os táxons analisados. O grupamento MAMI (músculos adutores mandibulares internos, onde se encontram por exemplo, MPTd, MPTv e MPSS), possuem uma maior robustez de acordo com levantamento bibliográfico, formando cristas em ossos ausentes no espécime LAPEISA-Pal0031. Sendo assim, este animal possuía uma força de mordida relativamente maior e como consequência, uma dieta mais generalista, o que se contrapõe com as espécies longirostras viventes, pois seus feixes musculares são mais curtos, essenciais em uma dieta piscívora, já que essa característica permite uma mordida mais rápida.

A oclusão perfeita no focinho distal, a fenestra suborbital modificada nessa espécie que demonstra maior importância do músculo MPTd na mordida, e o apoio da barra pós-orbital nos olhos, também reforçam o ponto da resistência aos movimentos da presa durante a captura.

6. Referências

- BALLELL, A.; MOON, B. C.; PORRO, L. B.; BENTON, M. J.; RAYFIELD, E. J. Convergence and functional evolution of longirostry in crocodylomorphs. *Palaeontology*, 62: 867-887. 2019.
- BONA, P.; DEGRANGE, F. J.; FERNÁNDEZ, M. S. Skull Anatomy of the Bizarre Crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *Anat Rec*, 296: 227-239. 2013
- BONA, P.; DESOJO, J. B. Osteology and cranial musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Journal Of Morphology*, [S.L.], v. 272, n. 7, p. 780-795, 12 abr. 2011.
- BROCHU, C. A. Osteology and phylogenetic significance of *Eosuchus minor* (Marsh, 1870) new combination, a longirostrine crocodylian from the late paleocene of north america. *Journal of Paleontology*; 80 (1): 162–186. 2006.
- BROIN, F. L. *Elosuchus*, a new genus of crocodile from the Cretaceous of the North of Africa. *Comptes Rendus Palevol*, [S.L.], v. 1, n. 5, p. 275, dez. 2002.
- BUFFETAUT, E. A new crocodylian from the Cretaceous of southern Morocco. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 319: 1563–1568. 1994.
- BUSBEY A. B. III. Form and function of the feeding apparatus of *Alligator mississippiensis*. *J Morphol* 202:99–127. 1989.
- BUSBEY, A. B. The structural consequences of skull flattening in crocodylians. *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. New York: Cambridge University Press. 1995.
- CARVALHO, I. S.; CAMPOS, A. C. A.; NOBRE, P. H. *Baurusuchus salgadoensis*, a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research*, [S.L.], v. 8, n. 1, p. 11-30, jan. 2005.
- CAVIN, L.; TONG, H.; BOUDAD, L.; MEISTER, C.; PIUZ, A.; TABOUELLE, J.; AARAB, M.; AMIOT, R.; BUFFETAUT, E.; DYKE, G. Vertebrate assemblages from the early Late Cretaceous of southeastern Morocco: an overview. *Journal Of African Earth Sciences*, [S.L.], v. 57, n. 5, p. 391-412, jul. 2010.

- CUBO, J.; SENA, M. V. A.; AUBIER, P.; HOUEE, G.; CLAISSE, P.; FAURE-BRAC, M. G.; ALLAIN, R.; ANDRADE, R. C. L.; SAYÃO, J. M.; OLIVEIRA, G. R. Were Notosuchia (Pseudosuchia: Crocodylomorpha) warm-blooded? A paleohistological analysis suggests ectothermy. *Biological Journal of the Linnean Society*. [S.L.], v. 131, n. 1, p. 154-162. 2020.
- DARLIM, G. MONTEFELTRO, F. C.; LANGER, M. C. 3D skull modelling and description of a new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous (Bauru Basin) of Brazil. *Journal of Anatomy*. 2021.
- ENDO, H.; AOKI, R.; TARU, H.; KIMURA, J.; SASAKI, M.; YAMAMOTO, M.; ARISHIMA, K.; HAYASHI, Y. Comparative functional morphology of the masticatory apparatus in the long-snouted crocodiles. *Anatomia Histologia Embryologia*. 31:206-213. 2002.
- HOLLIDAY, C. M.; GARDNER, N. M. A new eusuchian crocodyliform with novel cranial integument and its significance for the origin and evolution of Crocodylia. *PLoS ONE* 7(1): e30471. 2012.
- HOLLIDAY, C. M.; TSAI, H. P.; SKILJAN, R. J.; GEORGE, I. D.; PATHAN, S. A 3D Interactive Model and Atlas of the Jaw Musculature of *Alligator mississippiensis*. *PLoS ONE* 8(6): e62806. 2013.
- HOLLIDAY, C.; WITMER, L. Archosaur adductor chamber evolution: Integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology*. 268. 457-84. 2007.
- IBRAHIM, N.; SERENO, P. C.; VARRICCHIO, D. J.; MARTILL, D. M.; DUTHEIL, D. B.; UNWIN, D. M.; BAIDDER, L.; LARSSON, H. C. E.; ZOUHRI, S.; KAOUKAYA, A. Geology and paleontology of the Upper Cretaceous Kem Kem Group of eastern Morocco. *Zookeys*, [S.L.], v. 928, p. 1-216, 21 abr. 2020.
- IORDANSKY, N. N. The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodilian skull. *Anat Anz* 115:256–280. 1964.
- IORDANSKY, N. N. The skull of the Crocodylia. In: Gans C, Parsons TS, editors. *Biology of the Reptilia*, Vol. 4: Morphology D. New York: Academic Press. pp 201–262. 1973.

- IODANSKY, N. N. Jaw muscle of the crocodiles: structure, synonymy, and some implications on homology and functions. *Russ J Herpetol* 7:41–50. 2000.
- MARTIN, J. E.; BROIN, F. L. A miniature notosuchian with multicuspid teeth from the Cretaceous of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36(6): e1211534. 2016.
- MARTIN, J. E.; LAUPRASERT, K.; BUFFETAUT, E.; LIARD, R.; SUTEETHORN, V. A large pholidosaurid in the Phu Kradung Formation of north-eastern Thailand. *Palaeontology*, 57: 757-769. 2014.
- MARTIN, J. E.; RASLAN-LOUBATIÉ, J.; MAZIN, J. M. Cranial anatomy of *Pholidosaurus purbeckensis* from the Lower Cretaceous of France and its bearing on pholidosaurid affinities. *Cretaceous Research*, [S.L.], v. 66, p. 43-59, Elsevier BV. 2016.
- MCCURRY, M. R.; WALMSLEY, C. W.; FITZGERALD, E. M. G.; MCHENRY, C. R. The biomechanical consequences of longirostry in crocodilians and odontocetes, *Journal of Biomechanics*. 2017.
- MCHENRY, C. R.; CLAUSEN, P. D.; DANIEL, W. J.; MEERS, M. B.; PENDHARKAR, A. Biomechanics of the rostrum in crocodilians: A comparative analysis using finite-element modeling. *Anat. Rec.*, 288A: 827-849. 2006.
- MEUNIER, L. M. V.; LARSSON, H. C. E. Revision an phylogenetic affinities of *Elosuchus* (Crocodyliformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 169-200. 2016.
- MEUNIER, L. M. V.; LARSSON, H. C. E. *Trematochampsia taqueti* as a nomen dubium and the crocodyliform diversity of the Upper Cretaceous In Beceten Formation of Niger. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 182, 659–680. 2018.
- 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, 7 abr. 2020.

- NASCIMENTO, P. M.; ZAHER, H. The skull of the Upper Cretaceous baurusuchid crocodile *Baurusuchus albertoi* Nascimento & Zaher 2010, and its phylogenetic affinities. *Zoological Journal Of The Linnean Society*, [S.L.], v. 163, p. 116-131, dez. 2011.
- ŐSI, A. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Historical Biology*, [S.L.], v. 26, n. 3, p. 279-414, 24 abr. 2013.
- POL, D.; TURNER, A. H.; NORELL, M. A. Morphology of the Late Cretaceous Crocodylomorph *Shamosuchus djadochtaensis* and a discussion of Neosuchian phylogeny as related to the origin of Eusuchia, *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2009(324), 1-103. 2009.
- SCHWARZ-WINGS, D. The feeding apparatus of dyrosaurids (Crocodyliformes). *Geological Magazine*, [S.L.], v. 151, n. 1, p. 144-166, 19 ago. 2013.
- SERENO, P. C.; LARSSON, H. C. E. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys* 28:1–143. 2009.
- SOUZA, R. G.; FIGUEIREDO, R. G.; AZEVEDO, S. A. K.; RIFF, D.; KELLNER, A. W. A. Systematic revision of *Sarcosuchus hartti* (Crocodyliformes) from the Recôncavo Basin (Early Cretaceous) of Bahia, north-eastern Brazil. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2019.
- VAN DRONGELEN, W.; DULLEMEIJER, P. The feeding apparatus of *Caiman crocodilus*: a functional-morphological study. *Anat. Anz.* 151, 337-366. 1982.
- 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* 8(1): e53873. 2013.
- WILBERG, E. W. Investigating patterns of crocodyliform cranial disparity through the Mesozoic and Cenozoic. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 181. p. 189–208. 2017.
- WILBERG, E. W.; TURNER, A. H.; BROCHU, C. A. Evolutionary structure and timing of major habitat shifts in Crocodylomorpha. *Scientific Reports* 9: 514. 2019.

- WITMER, L. M. The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. New York: Cambridge University Press. 1995.
- ZAHER, H.; POL, D.; CARVALHO, A. B.; RICCOMINI, C.; CAMPOS, D.; NAVA, W. Redescription of the cranial morphology of *Marillasuchus amarali*, and its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). *American Museum Novitates*, [S.L.], v. 3512, n. 1, p. 1, 2006.

7. ANEXO I – BIBLIOGRAFIA REFERENTE AS ESPÉCIES ANALISADAS

Espécies Analisadas	Referências
<i>Alligator mississippiensis</i>	BUSBY A. B. III. Form and function of the feeding apparatus of <i>Alligator mississippiensis</i>. J Morphol 202:99–127. 1989. HOLLIDAY, C. M.; TSAI, H. P.; SKILJAN, R. J.; GEORGE, I. D.; PATHAN, S. A 3D Interactive Model and Atlas of the Jaw Musculature of <i>Alligator mississippiensis</i>. PLoS ONE 8(6): e62806. 2013.
<i>Baurusuchus sp</i>	CARVALHO, I. S.; CAMPOS, A. C. A.; NOBRE, P. H. <i>Baurusuchus salgadoensis</i>, a New Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. Gondwana Research, [S.L.], v. 8, n. 1, p. 11-30, jan. 2005. DARLIM, G. MONTEFELTRO, F. C.; LANGER, M. C. 3D skull modelling and description of a new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous (Bauru Basin) of Brazil. Journal of Anatomy. 2021. 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, 7 abr. 2020.
<i>Caiman crocodilus</i>	VAN DRONGELEN, W.; DULLEMEIJER, P. The feeding apparatus of <i>Caiman crocodilus</i>: a functional-morphological study. Anat. Anz. 151, 337-366. 1982.

<i>Caiman latirostris</i>	BONA, P.; DESOJO, J. B. Osteology and cranial musculature of <i>Caiman latirostris</i> (Crocodylia: Alligatoridae). Journal Of Morphology, [S.L.], v. 272, n. 7, p. 780-795, 12 abr. 2011
<i>Chalawan thailandicus</i>	MARTIN, J. E.; LAUPRASERT, K.; BUFFETAUT, E.; LIARD, R.; SUTEETHORN, V. A large pholidosaurid in the Phu Kradung Formation of north-eastern Thailand. Palaeontology, 57: 757-769. 2014.
<i>Dyrosaurus sp</i>	SCHWARZ-WINGS, D. The feeding apparatus of dyrosaurids (Crocodyliformes). Geological Magazine, [S.L.], v. 151, n. 1, p. 144-166, 19 ago. 2013.
<i>Elosuchus cherifiensis</i>	BROIN, F. L. <i>Elosuchus</i> , a new genus of crocodile from the Cretaceous of the North of Africa. Comptes Rendus Palevol, [S.L.], v. 1, n. 5, p. 275, dez. 2002. MEUNIER, L. M. V.; LARSSON, H. C. E. Revision an phylogenetic affinities of <i>Elosuchus</i> (Crocodyliformes). Zoological Journal of the Linnean Society. 169- 200. 2017.
<i>Eosuchus minor</i>	BROCHU, C. A. Osteology and phylogenetic significance of <i>Eosuchus minor</i> (Marsh, 1870) new combination, a longirostrine crocodylian from the late paleocene of north america. Journal of Paleontology; 80 (1): 162–186. 2006.
<i>Gavialis gangeticus</i>	ENDO, H.; AOKI, R.; TARU, H.; KIMURA, J.; SASAKI, M.; YAMAMOTO, M.; ARISHIMA, K.; HAYASHI, Y. Comparative functional morphology of the masticatory apparatus in the long-snouted crocodiles. Anatomia Histologia Embryologia. 31:206-213. 2002
<i>Iharkutosuchus makadii</i>	ŐSI, A. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. Historical Biology, [S.L.], v. 26, n. 3, p. 279-414, 24 abr. 2013.

<i>Mariliasuchus amarali</i>	ÓSI, A. The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. Historical Biology, [S.L.], v. 26, n. 3, p. 279-414, 24 abr. 2013.
<i>Mourasuchus nativus</i>	BONA, P.; DEGRANGE, F. J.; FERNÁNDEZ, M. S. Skull Anatomy of the Bizarre Crocodylian <i>Mourasuchus nativus</i> (Alligatoridae, Caimaninae). Anat Rec, 296: 227-239. 2013
<i>Pholidosaurus puberckensis</i>	MARTIN, J. E.; RASLAN-LOUBATIÉ, J.; MAZIN, J. M. Cranial anatomy of <i>Pholidosaurus purbeckensis</i> from the Lower Cretaceous of France and its bearing on pholidosaurid affinities. Cretaceous Research, [S.L.], v. 66, p. 43-59, Elsevier BV. 2016
<i>Shamosuchus djadochtaensis</i>	POL, D.; TURNER, A. H.; NORELL, M. A. Morphology of the Late Cretaceous Crocodylomorph <i>Shamosuchus djadochtaensis</i> and a discussion of Neosuchian phylogeny as related to the origin of Eusuchia, Bulletin of the American Museum of Natural History, 2009(324), 1-103. 2009.
<i>Tomistoma schlegelii</i>	ENDO, H.; AOKI, R.; TARU, H.; KIMURA, J.; SASAKI, M.; YAMAMOTO, M.; ARISHIMA, K.; HAYASHI, Y. Comparative functional morphology of the masticatory apparatus in the long-snouted crocodiles. Anatomia Histologia Embryologia. 31:206-213. 2002

8. ANEXO II – ABREVIATURAS DE MÚSCULOS

Abreviatura	Nome correspondente
MAME	<i>Musculus adductor mandibulae externus</i>
MAMEM	<i>Musculus adductor mandibulae externus medialis</i>
MAMEP	<i>Musculus adductor mandibulae externus profundus</i>
MAMES	<i>Musculus adductor mandibulae externus superficialis</i>
MAMI	<i>Musculus adductor mandibulae internus</i>
MAMP	<i>Musculus adductor mandibulae profundus</i>
MCID	<i>Musculus constrictor internus dorsalis</i>
MI	<i>Musculus intramandibularis</i>
MPSS	<i>Musculus pseudotemporalis superficialis</i>
MPTd	<i>Musculus pterygoideus dorsalis</i>
MPTv	<i>Musculus pterygoideus ventralis</i>