



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

SANDRA APARECIDA SIMIONATO TAVARES

Montealtosuchus arrudacamposi,
**CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE DO CRETÁCEO SUPERIOR
DA BACIA BAURU: Aspectos Morfofuncionais**

CAMPINAS

2016

SANDRA APARECIDA SIMIONATO TAVARES

Montealtosuchus arrudacamposi,
CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE DO CRETÁCEO SUPERIOR
DA BACIA BAURU: Aspectos Morfofuncionais

TESE APRESENTADA AO INSTITUTO DE
GEOCIÊNCIAS DA UNIVERSIDADE ESTADUAL DE
CAMPINAS PARA OBTENÇÃO DO TÍTULO DE
DOUTORA EM CIÊNCIAS NA ÁREA DE GEOLOGIA E
RECURSOS NATURAIS

ORIENTADORA: PROF.^a DR.^a FRESIA SOLEDAD RICARDI TORRES BRANCO

COORIENTADOR: PROF. DR. ISMAR DE SOUZA CARVALHO

**ESTE EXEMPLAR CORRESPONDE À VERSÃO FINAL DA TESE
DEFENDIDA PELA ALUNA SANDRA APARECIDA SIMIONATO
TAVARES, E ORIENTADA PELA PROFA. DRA. FRESIA
SOLEDAD RICARDI TORRES BRANCO.**

CAMPINAS

2016

Agência(s) de fomento e nº(s) de processo(s): CAPES

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Geociências
Cássia Raquel da Silva - CRB 8/5752

T197m Tavares, Sandra Aparecida Simionato, 1969-
Montealtosuchus arrudacamposi, Crocodyliformes, Peirosauridae do
Cretáceo Superior da Bacia Bauru : aspectos morfofuncionais / Sandra
Aparecida Simionato Tavares. – Campinas, SP : [s.n.], 2016.

Orientador: Fresia Soledad Ricard Torres Branco.

Coorientador: Ismar de Souza Carvalho.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de
Geociências.

1. Paleontologia. 2. Paleontologia - Cretáceo. I. Ricardi-Branco,
Fresia,1963-. II. Carvalho, Ismar de Souza. III. Universidade Estadual de
Campinas. Instituto de Geociências. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: *Montealtosuchus arrudacamposi*, Crocodyliformes, Peirosauridae
from the Upper Cretaceous of Bauru Basin : morphofunctional aspects

Palavras-chave em inglês:

Paleontology

Paleontology - Cretaceous

Área de concentração: Geologia e Recursos Naturais

Titulação: Doutora em Geociências

Banca examinadora:

Frésia Soledad Ricard Torres Branco

Sueli Yoshinaga Pereira

Carolina Zabini

Rodrigo Miloni Santucci

Rafael Souza de Faria

Data de defesa: 04-07-2016

Programa de Pós-Graduação: Geociências



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS NA
ÁREA DE GEOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

AUTORA: Sandra Aparecida Simionato Tavares

“Montealtosuchus arrudacamposi, Crocodyliformes, Peirosauridae do Cretáceo Superior da Bacia Bauru: aspectos morfofuncionais

ORIENTADORA: Profa. Dra. Frésia Soledad Ricardi Torres Branco

Coorientador: Dr. Ismar de Sousa Carvalho

Aprovada em: 04 / 07 / 2016

EXAMINADORES:

Profa. Dra. Frésia Soledad Ricardi Torres Branco - Presidente

Profa. Dra. Sueli Yoshinaga Pereira

Profa. Dra. Carolina Zabini

Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci

Prof. Dr. Rafael Souza de Faria

***A Ata de Defesa assinada pelos membros da Comissão Examinadora,
consta no processo de vida acadêmica do aluno.***

Campinas, 04 de julho de 2016.

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho ao Prof. Antonio Celso de Arruda Campos (*in memoriam*), que, com sua trajetória me ensinou a paixão pela Paleontologia.

EPÍGRAFE

Não são as espécies mais fortes que sobrevivem, nem as mais inteligentes, e sim as mais suscetíveis a mudanças.

Charles Darwin

AGRADECIMENTO

À Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), em especial ao Instituto de Geociências (IG), e à University of Bristol, por oferecer um ambiente acadêmico-institucional enriquecedor do qual me orgulho de ter feito parte.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio e fomento dados durante o desenvolvimento desta tese, incluindo a realização das pesquisas no Reino Unido.

À Prof^ª. Dra. Fresia Ricardi Branco, pelo apoio ao longo de toda a trajetória acadêmica, pela disponibilidade, dedicação, confiança, e amizade, além das ricas sugestões e problematizações durante os encontros de orientação. Obrigada pelo incentivo e por acreditar em mim e no meu trabalho, especialmente ao intermediar e possibilitar minha estadia em Bristol, UK.

Ao Prof. Dr. Ismar de Souza Carvalho, por ter sido o grande impulsionador de minha carreira e grande amigo. Obrigada pela disponibilidade e pela ajuda especial concedida durante a produção deste trabalho.

À Prof. Dra. Emily Rayfield por ter me acolhido na School of Earth Sciences, University of Bristol, UK, e por ter aceitado o desafio deste estudo. Agradeço também pelos importantes subsídios teóricos, materiais e técnicos, fundamentais para meu desenvolvimento intelectual e conclusão desta tese.

Ao Prof. Dr. Giorgio Basilici pela participação na Banca de Qualificação da Tese, pelas inestimáveis contribuições nas discussões da pesquisa e pela acolhida e outras aprendizagens ocasionadas na relação que transcendeu os muros da universidade.

Ao Prof. Dr. Rodrigo Miloni Santucci, da Universidade de Brasília (UNB), por aceitar o convite de participação das Bancas de Qualificação e Defesa, pelas sugestões de leituras, pelas indicações de livros, pelo apoio, amizade e discussões ao longo de toda a Tese.

Ao Prof. Dr. Alexandre Vidal, da UNICAMP, por participar de minha Banca de Qualificação, com inestimáveis contribuições para as discussões da pesquisa.

Aos professores Profa. Dra. Sueli Yoshinaga Pereira - Ig/Unicamp, Profa. Dra. Carolina Zabini - IG/Unicamp, Prof. Dr. Rafael Souza de Faria - PUC/CPS, Prof. Dr. Alessandro Batezelli - IG/UNICAMP, Prof. Dr. Pedro Yoshito Noritomi - Promed/CTI, Prof. Dr. Thiago da Silva Marinho - ICENE/UFTM, Profa. Dra. Eleonore Zулnara Freire Setz - IB/Unicamp da UNICAMP, agradecemos pela prontidão no aceite de nosso convite e disponibilidade em participar da Banca de Defesa.

Ao Prof. Dr. Marcelo Adorna Fernandes, da Universidade Federal de São Carlos (UFSCAR), e ao Prof. Me. Vinicius Moreno Godoi, da Faculdade São Luís, Jaboticabal, SP, por propiciar a realização de meu estágio docência em suas aulas.

A todos os professores da Pós-Graduação da UNICAMP, que através do trabalho desenvolvido em suas disciplinas contribuíram para a consecução desta pesquisa.

À direção, secretaria e técnicos administrativos do Instituto de Geociências (IG), especialmente à Valdirene Pinotti e Maria Gorete S. S. Bernardelli, pela indispensável orientação e ajuda durante minha passagem pelo Programa.

Ao meu grande amigo geólogo Fábio Branco, pelo apoio ao longo de toda a minha trajetória acadêmica, cuja contribuição foi fundamental para tornar este trabalho possível.

À equipe do Instituto de Radiologia - Faculdade de Medicina de São Paulo USP, Brasil, em especial ao Prof. Dr. Paulo Hilário Nascimento Saldiva e o Prof. Dr. Edson Amado Júnior, pela disponibilidade e prontidão em realizar as tomografias computadorizadas dos fósseis utilizados nesta pesquisa, essenciais para o desenvolvimento desta tese.

A toda a equipe da Divisão de Tecnologias Tridimensionais, Centro de Tecnologia da Informação Renato Archer (CTI), Campinas, São Paulo, Brasil, particularmente ao do Prof. Dr. Jorge Vicente Lopes da Silva, Prof. Dr. Pedro Yoshito Noritomi, Airton Moreira da Silva, Ana Claudia Matzenbacher, Amanda Amorin Nunes, Anderson Aparecido Camilo e Daniel Takanori Kemmoku, pelo apoio institucional, material e intelectual a essa pesquisa, sobretudo no processo de tratamento das imagens de tomografias, impressões 3D e Análise de Elementos Finitos.

À Lara Maldanis do Laboratório Nacional de Biociências, Campinas, SP, Brasil, pelo suporte no processo de desarticulação e articulação virtual e modelagem 3D dos fósseis envolvidos nesta pesquisa.

À Prefeitura Municipal de Monte Alto, em especial à Diretora de Cultura, Cida Constâncio, pelo apoio institucional a esta Tese.

Ao Museu de Paleontologia “Prof. Antonio Celso de Arruda Campos”, Monte Alto - SP, Brasil, que cedeu os exemplares fósseis e aporte teórico e material para esta pesquisa. Aos meus grandes amigos e parceiros de trabalho Cledinei Ap. Francisco, Fernanda Cristina dos Reis Miranda e, especialmente, ao Prof. Antonio Celso de Arruda Campos (*in memoriam*), por todo apoio durante a elaboração desta Tese.

Ao amigo e pesquisador Dr. Fabiano Vidoi Iori, por contribuir com informações, reflexões, questionamentos e materiais de pesquisa, além de apoio e incentivo ao longo de toda minha trajetória na Paleontologia.

Ao paleoartista e amigo Deverson da Silva “Pepi” pelo talento, carinho e dedicação na realização de suas obras, que ilustraram este trabalho e facilitaram a visualização do objeto de estudo desta Tese e seu ambiente de vida.

À equipe da escola EMEB Dr. Raul da Rocha Medeiros, em especial à Diretora Profa. Claudia Denadai de Oliveira, pelo apoio ao longo do desenvolvimento desta Tese.

Aos parceiros do Grupo de Pesquisas do Laboratório de Paleobiologia da University of Bristol, UK, Prof. Dr. Carlos Martinez Perez, Dr. Stephan Lautenschlager, Dra. Kelly Vargas, Mr. Qingyu Ma, Mr. David J. Button, Mr. Bruno Pereira, pelo companheirismo ao longo do desenvolvimento das pesquisas relativas a Análise de Elementos Finitos.

Ao amigo Prof. Dr. Marco Brandalise de Andrade pelas frutíferas discussões, que possibilitou momentos de trocas importantes de conhecimentos e saberes, além das formidáveis dicas em minha chegada ao Reino Unido.

À família Greaves, pelo acolhimento em minha estadia em Bristol, UK.

À minha família, em especial meu marido e grande companheiro Paulo Gilberto da Rocha Tavares, presente em todo o desenvolvimento desta pesquisa, auxiliando nas atividades de campo, laboratórios e nas discussões teóricas, enriquecendo esta pesquisa e meu conhecimento pessoal e profissional. A Hellen Tavares e Fernando Henrique Morais da Rocha pelas discussões durante a elaboração deste trabalho.

A todos que, com seu apoio de forma direta ou indireta, contribuíram para a produção desta tese.

Meus sinceros agradecimentos.

BIOGRAFIA

Sandra Aparecida Simionato Tavares

Bacharel e licenciada em Ciências Biológicas pelo Centro Universitário de Araraquara (UNIARA), no Campus de Araraquara (2006), Mestre (2011) e Doutora (2016) em Geociências, Área de Geologia e Recursos Naturais, pela Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP). É professora concursada (2010) no Ensino Fundamental I na cidade de Monte Alto, São Paulo, Brasil.

Tem experiência na área de Geociências, desenvolvendo atividades principalmente em temas relacionados à Paleontologia de Vertebrados da Bacia Bauru. Realiza trabalhos na área de curadoria e preparação de fósseis.

Atualmente, além da elaboração de pesquisas com fósseis de Crocodyliformes, atua como diretora do Museu de Paleontologia “Prof. Antonio Celso de Arruda Campos”, situado no município de Monte Alto – SP.

RESUMO

Montealtosuchus arrudacamposi, um Crocodyliformes Peirosaurídae que viveu no município de Monte Alto no Turoniano-Santoniano da Formação Adamantina, Grupo Bauru da Bacia homônima, habitava um ambiente semi-árido, quente com chuvas torrenciais e sujeito a inundações. Destaca-se pela excelente preservação das estruturas ósseas que compõe o seu esqueleto (crânio, mandíbula, elementos pós-cranianos e escudo dermal articulados). Por estes atributos, forneceu informações satisfatórias para o estudo da biomecânica deste Crocodyliformes neste trabalho. O objetivo deste estudo foi analisar os aspectos morfofuncionais das estruturas ósseas preservadas no *Montealtosuchus* para inferir sobre a sua Paleoautoecologia. Para tanto, foram realizados estudos macroscópicos para o levantamento de dados morfométricos do escudo dermal, cintural peitoral e esqueleto apendicular deste Crocodyliformes com o intuito de inferir sobre seus hábitos de locomoção e função de termorregulação. Por meio das análises morfométricas do escudo dermal, que cobria toda a área do pós-crânio de *Montealtosuchus*, concluímos que este lhe conferia uma blindagem leve com disposição das placas quase em forma de fuso, propiciando-lhe uma armadura mais cilíndrica que a dos Crocodyliformes atuais. A partir da descrição morfométrica da cintura peitoral e do esqueleto apendicular anterior do espécime em estudo inferimos que este apresentava um andar mais ereto (adução) que lhe permitia hábitos terrestres. Através da Análise de Elementos Finitos (FEA), técnica numérica que possibilita reconstruir as tensões em estruturas geométricas complexas, foi possível avaliar as funções da mandíbula de *Montealtosuchus*. Os resultados obtidos nesta análise indicaram que durante os experimentos a ação das forças externas, exercida pelos músculos adutores mandibulares, foram bem distribuídas na mandíbula deste crocodiliforme. Esta condição indicou o equilíbrio das tensões de tração e compressão e boa dissipação da energia ao longo da mandíbula de *Montealtosuchus*, sugerindo que esta estrutura suportaria capturar e empurrar todo o alimento para a parte mais posterior da boca.

Palavras-chave: *Montealtosuchus arrudacamposi*; Cretáceo Superior; Bacia Bauru; Aspectos Morfofuncionais.

ABSTRACT

Montealtosuchus arrudacamposi, is a crocodyliforme of the Peiosauridae family, which lived during the Turonian-Santonian period, in the Adamantina Formation of Monte Alto, situated within the Bauru Group of the homonymous basin, a semi-arid region, hot with torrential rains and subject to flooding. Despite living in such conditions, we encountered the skeleton (skull, jaw, post-cranial elements and articulated dermal shield) of the specie at study in an excellent state of preservation. Consequently, this has provided sound evidence to enable us to study the biomechanics of this particular crocodyliforme. Thus, the aim of this study was to analyze the morphological and functional aspects of the preserved bone structures in order to reach conclusions consistent with its Paleoautoecology. Macroscopic studies were carried out to collect morphometric data on the dermal shield, pectoral girdle and appendicular skeleton in order to interpret its mobility habits and thermoregulatory function. We concluded through morphometric analysis of the dermal shield, which covered the entire postcranial region of the *Montealtosuchus*, that the specimen at study beared a light arrangement of plates, almost spindle shaped, giving it a more cylindrical armor in comparison with the present day crocodyliformes. The morphometric description of the pectoral girdle and appendicular skeleton indicated that it also had a more upright walking position (adduction), which allowed for moving freely on land. Futhermore, the finite element analysis (FEA), a technigue that reconstructs stress, strain, and deformation in structures, was used to acess the biomechanics of its mandible. The results of the FEA demostrated balanced stress along the entire jawline, suggesting the crocodyliforme's ability to thrust whole prey to the most posterior part of its mandible.

Keywords: *Montealtosuchus arrudacamposi*; Upper Cretaceous; Bauru Basin; Morphofunctional aspects.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Mapa geológico da Bacia Bauru com a localização do fóssil de *Montealtosuchus arrudacamposi*..... 18
- Figura 2.** Escala geológica destacando as idades idade das unidades litoestratigráficas do Período Cretáceo e coluna litoestratigráfica da Bacia Bauru..... 18
- Figura 3.** Retirada de *M. arrudacamposi* do depósito sedimentar em que foi preservado. Afloramento localizado na vicinal entre Monte Alto e Taiacu. 19
- Figura 4.** Cladograma mostrando a posição de Peirosauridae em Mesoeucrocodylia.....21
- Figura 5.** Escudo dermal de *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04).....24
- Figura 6.** Reconstrução artística de *Montealtosuchus arrudacamposi* destacando os osteodermos deste espécime.....25
- Figura 7.** Página inicial do artigo “Osteoderms of *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Peirosauridae) from the Turonian Santonian (Upper Cretaceous) of Bauru Basin, Brazil”. 26
- Figura 8.** Reconstrução artística de *Montealtosuchus arrudacamposi* destacando o seu modo de locomoção..... 56
- Figura 9.** Discretização do crânio e mandíbula no modelo digital de *Montealtosuchus arrudacamposi*.....82
- Figura 10.** Etapas da construção do modelo de Análise de Elementos Finitos (FEA) de *Montealtosuchus arrudacamposi*. 83
- Figura 11.** Cabeça de crocodiliformes (*Alligator mississippiensis*; *M. arrudacamposi*..... 85
- Figura 12.** FEA de *Montealtosuchus arrudacamposi*. Deslocamento provocado, durante os experimentos, pela restrição dos dentes no dentário direito 86
- Figura 13.** Reconstrução artística da cabeça e pescoço de *Montealtosuchus arrudacamposi*.....87
- Figura 14.** Reconstrução artística de *Montealtosuchus arrudacamposi* em seu ambiente de vida.....108

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	15
1.1	Contexto Geológico	16
1.2	Crocodyliformes	19
2	ARTIGOS PUBLICADOS E/OU A PUBLICAR.....	22
2.1	Artigos Elaborados	22
3	DISCUSSÃO DOS ARTIGOS ELABORADOS	23
3.1	OSTEODERMS OF <i>Montealtosuchus arrudacamposi</i> (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) FROM THE TURONIAN SANTONIAN (UPPER CRETACEOUS) OF BAURU BASIN, BRAZIL”	23
3.2	PÓS-CRÂNIO DE <i>Montealtosuchus arrudacamposi</i> (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) DO TURONIANO-SANTONIANO (CRETÁCEO SUPERIOR) DA BACIA BAURU, BRASIL: INFERÊNCIAS MORFOLÓGICAS E MORFOFUNCIONAIS”	56
3.3	MANDÍBULA DE <i>Montealtosuchus arrudacamposi</i> (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) DO TURONIANO-SANTONIANO (CRETÁCEO SUPERIOR) DA BACIA BAURU, BRASIL: ANÁLISE ATRAVÉS DE ELEMENTOS FINITOS”	83
4	CONCLUSÃO	106
5	REFERÊNCIAS	107

1. INTRODUÇÃO

A presente Tese foi organizada em formato alternativo permitido pela UNICAMP e apresenta a seguinte estrutura: Introdução; Artigos publicados e/ou a publicar; Discussão dos Artigos Elaborados; Conclusão e Referências. Neste trabalho foram abordados temas que possibilitaram a compreensão dos hábitos de vida de *Montealtosuchus arrudacamposi* (CARVALHO et al., 2007), um arcosauro que viveu há milhões de anos no interior do Estado de São Paulo, Brazil.

Os fósseis do holótipo de *M. arrudacamposi* foram encontrados na região de Monte Alto, São Paulo, Brasil. Foi um Peirosauridae que viveu no Turoniano-Santoniano da Formação Adamantina, Grupo Bauru da bacia homônima (DIAS-BRITO et al., 2001; CARVALHO et al., 2010), em um ambiente semi-árido, quente, com chuvas torrenciais e sujeito a inundações (CARVALHO e BERTINI, 2000; BASILICI et al., 2009). É um crocodiliforme que possui excelente preservação das estruturas ósseas que compõem o seu esqueleto (crânio, mandíbula, elementos pós-cranianos e escudo dermal articulados).

A grande quantidade de informações fornecidas pela morfologia dos fósseis de *M. arrudacamposi* e das impressões deixadas neles, possibilitou inferir sobre os hábitos de locomoção, de proteção e termorregulação deste crocodiliforme. Foi realizada a descrição morfométrica dos osteodermos do escudo dermal, dos elementos ósseos da cintura peitoral e esqueleto apendicular anterior e o estudo morfofuncional destas estruturas ósseas.

Visando compreender melhor a funcionalidade da mandíbula de *M. Arrrudacamposi* foi aplicada a Análise de Elementos Finitos (FEA), técnica numérica que permite reconstruir tensões em múltiplos locais e profundidades em um modelo digital (3D). Esta análise resulta no estudo de estruturas de geometria complexa, como, crânios e mandíbulas (RAYFIELD, 2007).

Para conhecer melhor a aplicação da FEA em paleovertebrados, foi realizado um estágio de nove meses com o Palaeobiology Resarch Group, equipe do Laboratório de Paleobiologia da School of Earth Sciences, University Bristol, UK, coordenado pela Dra. Emily Rayfield especialista em aplicar esta técnica em estruturas fósseis. Durante este estágio, foi possível tratar dados de Tomografia Computadorizada (CT) para criar um modelo 3D digital do fóssil de *M. arrudacamposi*, reconstruir a musculatura adutora da mandíbula, criar

um modelo de Elementos Finitos e simular os resultados para compreender sobre o comportamento mandibular deste espécime.

1.1 Contexto Geológico

O arcabouço tectono-sedimentar que culminou com a deposição do Grupo Bauru teve início durante a abertura do Oceano Atlântico, no início do Eocretáceo, a partir de um amplo fendilhamento crustal que se deu no Gondwana, derramando uma grande quantidade de basaltos (Formação Serra Geral) e marcando o fim da sedimentação na Bacia do Paraná. Cessados os derrames no Neocretáceo, algum tempo decorreu até que sedimentos oriundos das bordas alçadas pudessem acumular-se no centro-sul da Plataforma Sul-Americana, em uma depressão pós-gondwânica resultante de subsidência termo-mecânica provocada pelo peso dos basaltos da Formação Serra Geral, formando a Bacia Bauru (FERNANDES e COIMBRA, 1996).

A Bacia Bauru é subdividida em Grupo Caiuá e Grupo Bauru (Fig. 1,2). Ainda existem muitas discussões sobre a divisão destes dois grupos. Soares et al. (1980) dividem a Bacia Bauru em quatro formações: Caiuá, Santo Anastácio, Adamantina e Marília. Fernandes (1992), divide o Grupo Caiuá nas formações: Rio Paraná, Goio Erê e Santo Anastácio e o Grupo Bauru em formações Uberaba, Vale do Rio do Peixe, Araçatuba, São José do Rio Preto, Presidente Prudente, Marília e os Analcimitos Taiúva. Fernandes e Coimbra (1996) separam o Grupo Bauru em formações Adamantina, Marília, Uberaba. Batezelli et al. (1999), incluíram a Formação Araçatuba no Grupo Bauru. Recentemente, Menegazzo et al. (2016), atribuíram à porção superior da Bacia Bauru as formações Adamantina, São José do Rio Preto, Uberaba, Marília e Itaqueri.

Na região de Monte Alto ocorrem duas unidades litoestratigráficas do Grupo Bauru: as formações Adamantina e Marília. A Formação Adamantina aflora em praticamente toda a área de ocorrência do Grupo Bauru, estando coberta parcialmente pela Formação Marília no compartimento centro oriental da Bacia Bauru (PAULA E SILVA et al., 2003). Representa um pacote rochoso amplamente oxidado, extensamente distribuído, de arenitos feldspáticos finos a muito finos, com intercalações de siltitos argilosos e argilitos/folhelhos cinzentos ou esverdeados. É interpretada como de ambientes lacustre e fluvial da depressão Bauru (DIAS BRITO et al., 2001). A Formação Marília é constituída por arenitos muito finos a médios arredondados e bem selecionados, predominantemente constituídos por quartzo e secundariamente por fragmentos líticos (BASILICI et al., 2009).

De acordo com Menegazzo et al. (2016) ainda não há um consenso sobre a idade de cada unidade litoestratigráfica. Soares et al. (1980) atribuíram Cenomaniano-Santoniano para a Formação Adamantina e Santoniano-Maastrichtiano para Formação Marília. Gobbo-Rodrigues et al. (1999a, 1999b) afirmaram que as formações Adamantina e Araçatuba são Campaniano-Maastrichtiano e a Formação Marília é do Maastrichtiano. Santucci e Bertini (2001) indicaram Campaniano e Maastrichtiano para as formações Adamantina e Marília. Dias-Brito et al. (2001) sugeriram dois intervalos de deposição para o Grupo Bauru, Turoniano-Santoniano e Maastrichtiano com contatos gradacionais em alguns lugares.

Segundo Dal' bó e Basilici (2010), a região de Monte Alto é caracterizada por um regime climático semi-árido, devido à preponderância dos carbonatos nos horizontes de paleossolo (*Aridisol*). Carvalho e Bertini (2000); Carvalho et al. (2010) interpretaram o ambiente da Formação Adamantina como um clima semi-árido e quente, com chuvas torrenciais.

Nas camadas das formações Adamantina e Marília da região de Monte Alto foram preservados fósseis de diversos paleovertebrados: dinossauros não avianos (BERTINI et al., 2001, SANTUCCI e ARRUDA-CAMPOS 2011, TAVARES et al., 2014); Crocodyliformes : *Montealtosuchus arrudacamposi* (CARVALHO et al., 2007) *Caipirasuchus montealtensis* (ANDRADE e BERTINI, 2008) *Morrinhosuchus luziae* (IORI e CARVALHO, 2009), *Caipirasuchus paulistanus* (IORI e CARVALHO, 2011), *Barreirosuchus franciscoi* (IORI e GARCIA, 2012).

Nesta pesquisa o material fossilizado estudado foi o holótipo do crocodiliforme *Montealtosuchus arrudacamposi*. Os fósseis deste Peirosaurideo foram preservados em depósitos sedimentares da Formação Adamantina, Turoniano-Santoniano da Bacia Bauru, na região de Monte Alto, São Paulo, Brasil (S 21° 09' 53,9"/ W 48° 29' 54,0") (Fig. 1,3).

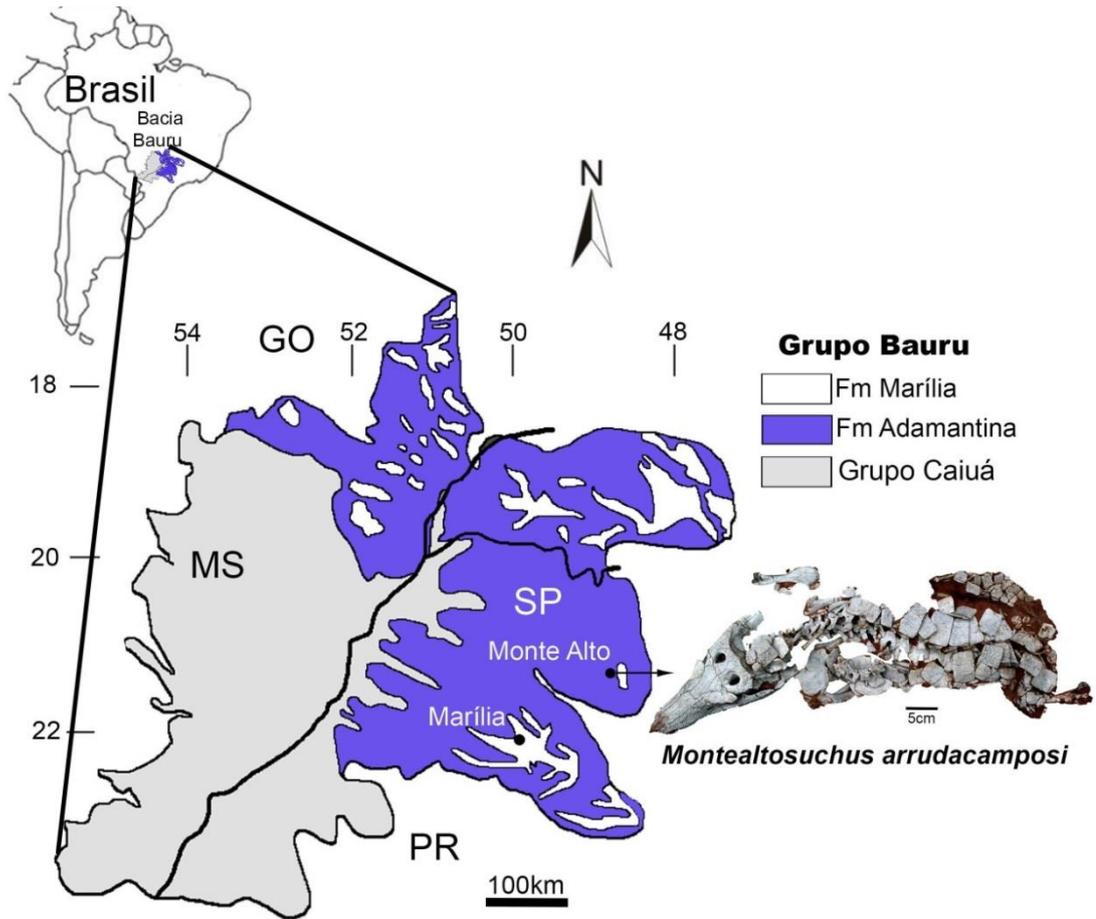


Figura 1. Mapa geológico da Bacia Bauru com a localização do fóssil de *Montealtosuchus arrudacamposi* (modificado de FERNANDES e COIMBRA, 1996).

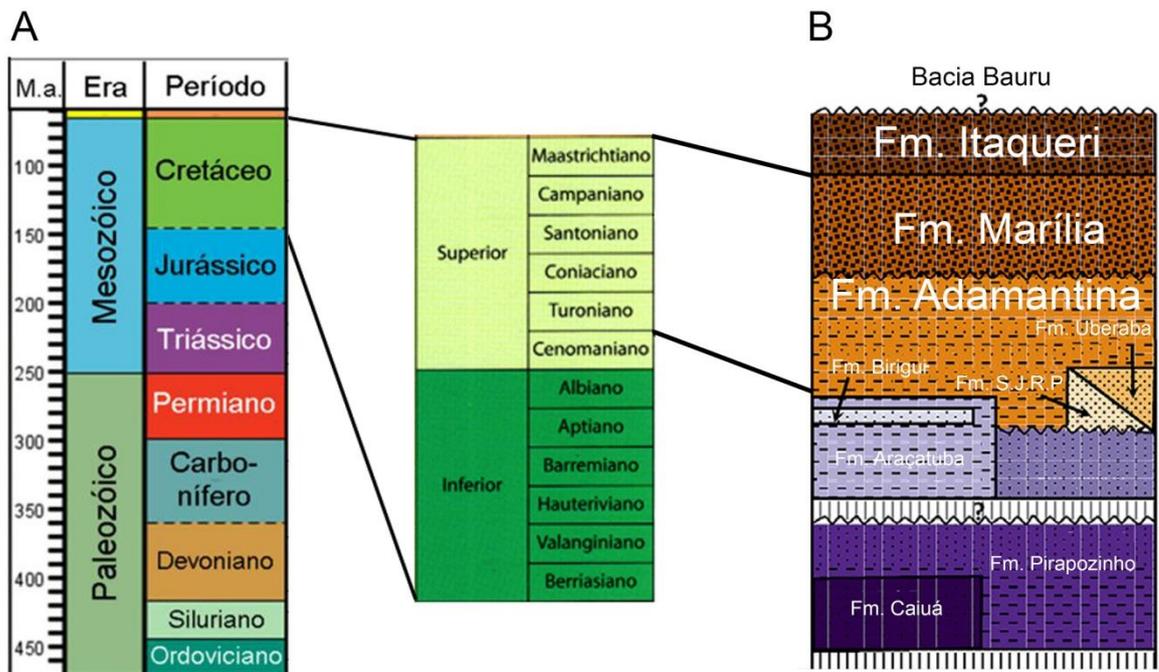


Figura 2. A, Escala geológica destacando as idades idade das unidades litoestratigráficas do Período Cretáceo. B, Coluna litoestratigráfica da Bacia Bauru. (Modificado de MENEGAZZO et al., 2016).

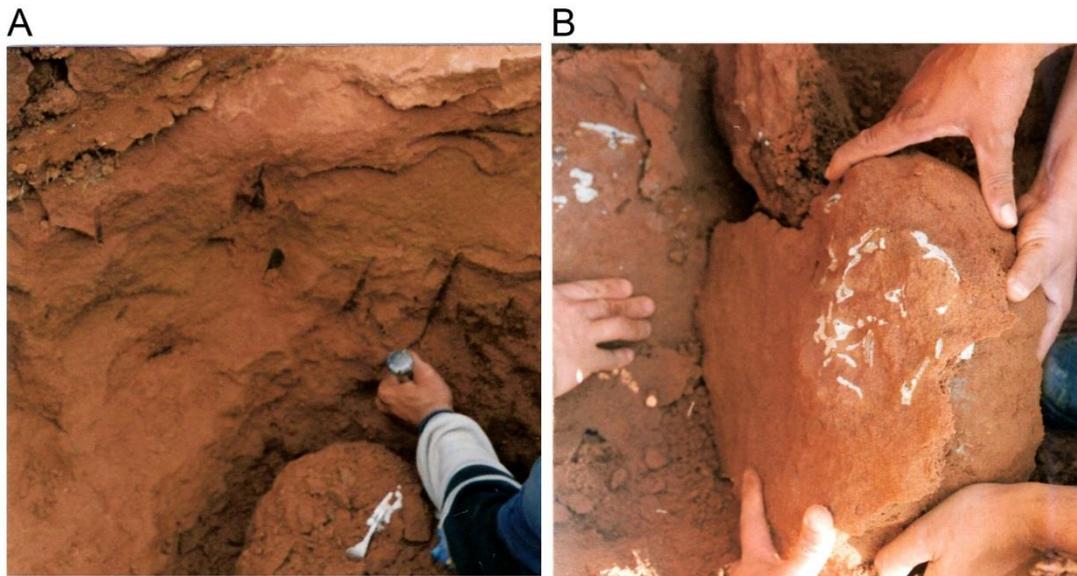


Figura 3. Retirada de *Montealtosuchus arrudacamposi* do depósito sedimentar em que foi preservado. Afloramento localizado na vicinal entre Monte Alto – Taiacu. **A**, vista geral do afloramento. **B**, bloco de arenito com fósseis deste crocodiliforme.

1.2 Crocodyliformes

Os crocodilos são uma linhagem antiga e bem-sucedida de animais *lizard-like* (tipo-lagarto) que abrangem o período geológico Triássico até os dias atuais. Atualmente, ocorrem 23 espécies pertencentes a três famílias: Crocodylidae (*Crocodylus*, *Osteolaemus*, *Tomistoma*), Gavialidae (*Gaviallis*) e Alligatoridae (*Alligator*, *Caiman*, *Paleosuchus*, *Melanosuchus*) (RICHARDSON et al., 2002). Juntamente com as aves, são os únicos representantes vivos dos Archosauria (ROSS e GARNETT, 1989; BENTON e CLARK, 1988).

São bem representados na história de vertebrados fósseis no mundo. Estão distribuídos, principalmente, dentro das famílias Uruguaysuchidae, Peirosauridae, Sphagesauridae, Baurusuchidae e Sebecidae somando mais que o dobro de espécies viventes (Fig. 4). A distinção entre as famílias de crocodiliformes viventes é feita com base nas particularidades do esqueleto ósseo craniano, número e características dos dentes e distribuição do osteodermos na pele (RICHARDSON et al., 2002). Estas características também são utilizadas para distinção entre as famílias fósseis.

Até o momento, os crocodiliformes são os paleovertebrados encontrados com maior frequência na região de Monte Alto. São representantes das famílias Baurusuchidae, Peirosauridae e Sphagesauridae. Dentre as espécies descobertas em Monte Alto está o holótipo do *M. arrudacamposi*, um Peirosauridae de aproximadamente 1,30 m de comprimento com crânio, mandíbula, escudo dermal e pós-crânio (esqueleto axial composto de vértebras cervicais, torácicas e lombares; cintura peitoral, esqueleto apendicular anterior e posterior). Podem ser restritos a depósitos do Cretáceo Superior da América do Sul, mais especificamente para o Turoniano - Maastrichtiano em estratos da Argentina e do Brasil (CARVALHO et al., 2007).

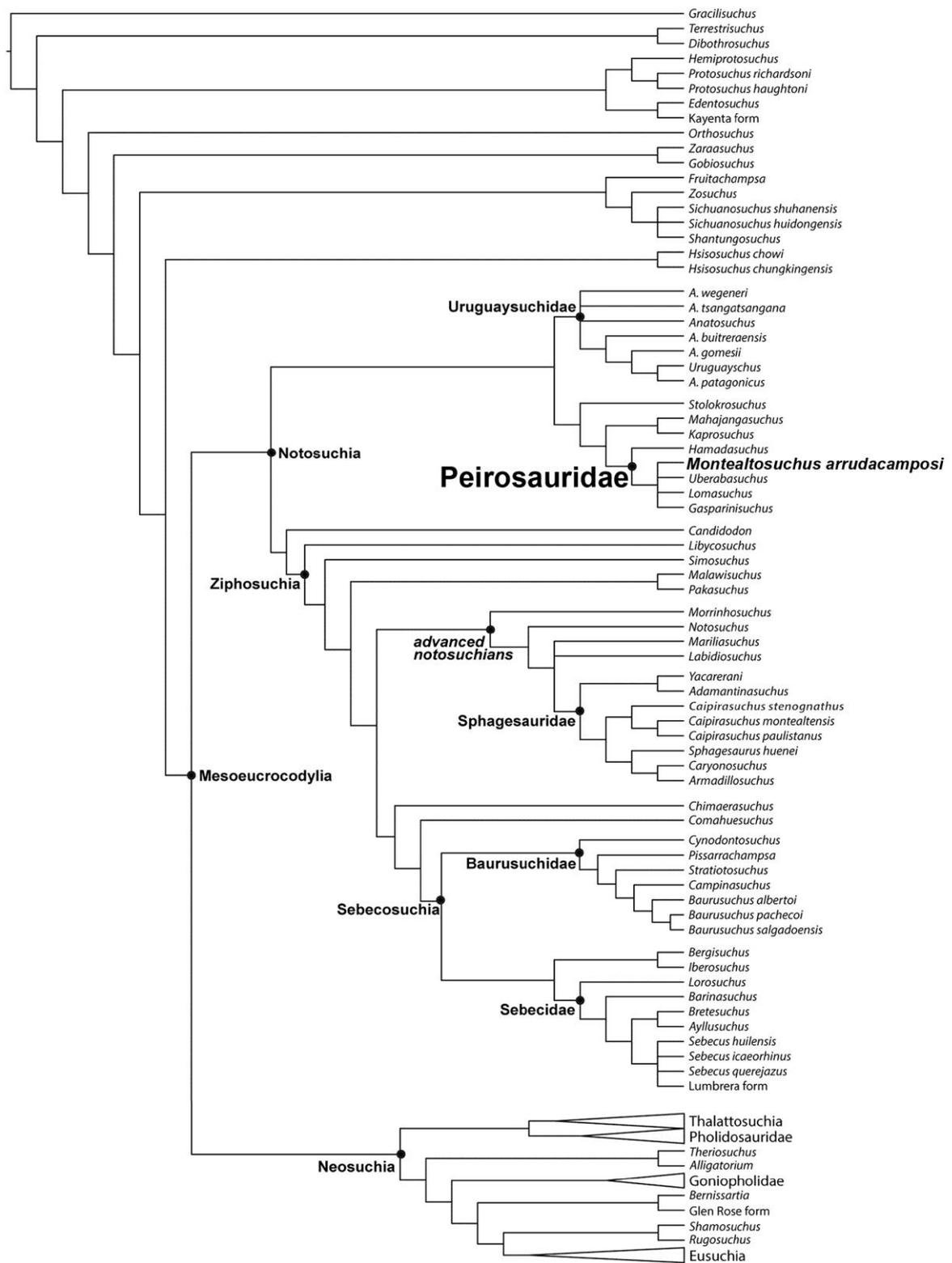


Figura 4. Cladograma mostrando a posição de Peirosauridae em Mesoeucrocodylia. (Modificado de POL et al., 2014).

2 ARTIGOS PUBLICADOS E/OU A PUBLICAR

2.1 Artigos Elaborados

“OSTEODERMS OF *Montealtosuchus arrudacamposi* (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) FROM THE TURONIAN SANTONIAN (UPPER CRETACEOUS) OF BAURU BASIN, BRAZIL”

Sandra Aparecida Simionato Tavares, Fresia Ricardi-Branco, Ismar de Souza Carvalho
Cretaceous Research 56, 651-661, 2015; doi:10.1016/j.cretres.2015.07.002

“PÓS-CRÂNIO DE *Montealtosuchus arrudacamposi* (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) DO TURONIANO-SANTONIANO (CRETÁCEO SUPERIOR) DA BACIA BAURU, BRASIL: INFERÊNCIAS MORFOLÓGICAS E MORFOFUNCIONAIS”

Sandra Aparecida Simionato Tavares, Fresia Ricardi-Branco, Ismar de Souza Carvalho

“MANDÍBULA DE *Montealtosuchus arrudacamposi* (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) DO TURONIANO-SANTONIANO (CRETÁCEO SUPERIOR) DA BACIA BAURU, BRASIL: ANÁLISE ATRAVÉS DE ELEMENTOS FINITOS”

Sandra Aparecida Simionato Tavares, Fresia Ricardi-Branco, Ismar de Souza Carvalho

3 DISCUSÃO DOS ARTIGOS ELABORADOS

3.1 “OSTEODERMS OF *Montealtosuchus arrudacamposi* (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) FROM THE TURONIAN SANTONIAN (UPPER CRETACEOUS) OF BAURU BASIN, BRAZIL”

Cretaceous Research 56, 651-661, 2015; doi:10.1016/j.cretres.2015.07.002

Na primeira etapa deste trabalho foram descritos os osteodermos do escudo dermal de *M. arrudacamposi* e os resultados estão publicados no manuscrito intitulado “OSTEODERMS OF *Montealtosuchus arrudacamposi* (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) FROM THE TURONIAN SANTONIAN (UPPER CRETACEOUS) OF BAURU BASIN, BRAZIL” (Cretaceous Research 56, 651-661) doi:10.1016/j.cretres.2015.07.002 (Fig. 7).

Os osteodermos do escudo dermal de *M. arrudacamposi* foram aferidos e descritos pelo método convencional, ou seja, a morfologia, ornamentação e dimensões destas estruturas foram analisadas macroscopicamente. Foram identificados osteodermos que constituem os escudos nugal, dorsal (lateral, cervical e lombar), gastral, peitoral e apendicular de *M. arrudacamposi*.

A maior complexibilidade deste estudo ocorreu na descrição do escudo nugal, pois, os seus osteodermos foram preservados aglomerados uns aos outros tanto dorsalmente quanto ventralmente, próximos às vértebras cervicais. Porém, foi possível concluir que alguns osteodermos deste conjunto seriam alojados, quando na sua posição original em vida, na porção mais posterior deste escudo e que, juntos, formariam uma simples placa, que nos crocodilos atuais é conhecida como roseta nugal (Fig. 5A).

Em contrapartida, o escudo dermal melhor preservado no pós-crânio do *M. arrudacamposi* foi o escudo gastral. Este foi preservado fora do eixo sagital, mas consiste em formar uma grande armadura na porção ventral deste crocodiliforme (Fig. 5E).

Alguns osteodermos do escudo dorsal do *M. arrudacamposi* foram preservados imbricados possibilitando o entendimento correto da articulação deste escudo ao longo do dorso deste animal. As placas dérmicas do escudo dorsal são as maiores encontradas neste espécime e possuem uma ornamentação bem definida na porção superficial externa, diferentemente da ornamentação vista nos osteodermos do escudo ventral, que é bem discreta (Fig. 5C).

Paralelo aos osteodermos dorsais estão os osteodermos do escudo acessório (osteodermos laterais). Estão desarticulados, porém muito próximos dos osteodermos dorsais

paravertebrais, o que poderia sugerir a existência de pelo menos uma linha parassagital de osteodermos laterais (Fig. 5F).

Os osteodermos do escudo peitoral de *M. arrudacamposi* possuem a forma daqueles que formam a maior parte do escudo gastral, ou seja, são retangulares e possuem ornamentação bastante discreta na porção superficial. Formam uma espécie de ponte que liga, posterolateralmente o coracóide direito e esquerdo e estão posicionados em sua porção anterior/posterior ventral entre os coracóides (Fig. 5B).

Por último, foram descritos os osteodermos do escudo apendicular anterior e posterior. Estão associados aos ossos dos membros anteriores (úmero, ulna e rádio) e posteriores (fêmur). Todos esses osteodermos são elípticos a lentiformes, possuem uma quilha orientada ao longo do eixo, dividindo a superfície do osteodermo em duas porções iguais (Fig. 5D, G).

Foi possível inferir que o escudo dermal, que cobria toda a área do pós-crânio do *M. arrudacamposi*, conferia-lhe uma blindagem leve com disposição das placas quase em forma de fuso, propiciando-lhe uma armadura mais cilíndrica que a dos crocodiliformes atuais (Fig. 6).

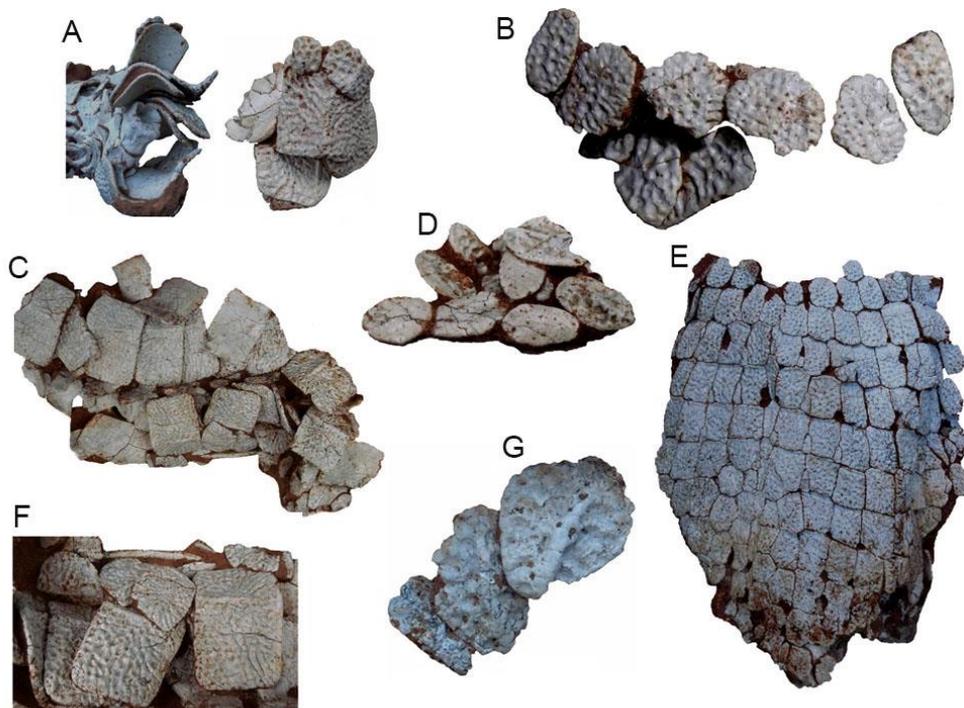


Figura 5. Escudo dermal de *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04). **A**, escudo nucal; **B**, escudo peitoral; **C**, escudo dorsal; **D**, **G**, escudos apendiculares; **E**, escudo ventral.



Figura 6. Reconstrução artística de *Montealtosuchus arrudacamposi*. Vista dorsal destacando os osteodermos deste espécime. (Produzida por Deverson da Silva - Pepi).



Contents lists available at ScienceDirect

Cretaceous Research

journal homepage: www.elsevier.com/locate/CretRes

Osteoderms of *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Peirosauridae) from the Turonian-Santonian (Upper Cretaceous) of Bauru Basin, Brazil



Sandra Aparecida Simionato Tavares ^a, Fresia Ricardi-Branco ^a, Ismar de Souza Carvalho ^{b,*}

^a Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Instituto de Geociências, Rua João Pandiá Calógeras, 51, Cidade Universitária, 13083-870 Campinas, SP, Brazil

^b Universidade Federal do Rio de Janeiro, Centro de Ciências Matemáticas e da Natureza, Instituto de Geociências, Departamento de Geologia, Cidade Universitária, Ilha do Fundão, Av. Athos da Silveira Ramos, 274, Bloco G, 21941-916 Rio de Janeiro, RJ, Brazil

ARTICLE INFO

Article history:

Received 23 March 2015

Received in revised form

1 June 2015

Accepted in revised form 2 July 2015

Available online xxx

Keywords:

Osteoderms

Crocodyliformes

Montealtosuchus arrudacamposi

Peirosauridae

Brazil

Cretaceous

ABSTRACT

The skin of Crocodyliformes is characterized by osteoderms of various sizes and shapes. It plays roles in defence, thermoregulation, sexual attraction, calcium reserves, and locomotion. This study presents the morphometric characteristics of osteoderms preserved in the nuchal, dorsal, ventral and appendicular shield of *Montealtosuchus arrudacamposi*, a Peirosauridae crocodyliform from the Turonian-Santonian (Upper Cretaceous) of Adamantina Formation, Bauru Basin, Brazil. The results of the analysis show that its dermal shield had protective and thermoregulatory functions and a well-defined mechanical function allowing terrestrial locomotion and enabling good agility and capacity for movement.

© 2015 Published by Elsevier Ltd.

1. Introduction

The Crocodyliformes are currently represented by 23 species belonging to three families: Crocodylidae, Gavialidae and Alligatoridae. Along with birds, they are the only living group of Archosauria, and they present a variety of important characteristics for the taxonomic interpretation of their species (Benton and Clark, 1988; Ross and Garnett, 1989). The distinction between families is based on the particularities of the bony skeleton, which mainly occur on the skull, the number and characteristics of the teeth, and the distribution of osteoderms on the skin (Richardson et al., 2002).

The osteoderms of archosaurs are also known as scales, dermal plates, or bone plates. These osteoderms are covered with a keratin shield and have various functions, including defence, thermoregulation, sexual attraction, calcium reserves and locomotion (Pough et al., 2004).

The osteoderms on both living and extinct species of Crocodyliformes are ornamented with grooves, depressions, tubercles and ridges on the superficial external portion (Hill, 2005). According to Buffrénil et al. (2014), observations and experimental data show that the bony ornamentation is created by bone reabsorption with a complex erosion process and subsequent remodelling. The result is an adjustment of the diameter and depth of the pits during the somatic growth period, thus causing permanent modification through extension, shrinkage, or complete filling of the grooves.

According to Milinkovitch et al. (2013), the osteoderms of the crocodyliform head differ from the postcranial osteoderms. The osteoderms of the head are apparently created by cracks caused by surface tension resulting from the rapid embryonic growth of jaw bones associated with the development of a keratin skin. The result is a mechanical stress that causes breaks in the surface of the skin, and the subsequent rearrangement of the skin to maintain the continuity of the tissue generates the diverse characteristics and random patterns of the crocodile skull scales.

By microscopic analysis of internal structures of the deep surface of the postcranial osteoderms of crocodyliforms *Itasuchus*

* Corresponding author.

E-mail addresses: sandraastavares@uol.com.br (S.A.S. Tavares), fresia@ige.unicamp.br (F. Ricardi-Branco), ismar@geologia.ufjf.br (I.S. Carvalho).

<http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.07.002>

0195-6671/© 2015 Published by Elsevier Ltd.

Figura 7. Página inicial do artigo “Osteoderms of *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Peirosauridae) from the Turonian Santonian (Upper Cretaceous) of Bauru Basin, Brazil”.

“OSTEODERMS OF *Montealtosuchus arrudacamposi* (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) FROM THE TURONIAN SANTONIAN (UPPER CRETACEOUS) OF BAURU BASIN, BRAZIL”

Cretaceous Research 56, 651-661, 2015; [doi:10.1016/j.cretres.2015.07.002](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.07.002)

Sandra Aparecida Simionato Tavares^a, Fresia Ricardi-Branco^a, Ismar de Souza Carvalho^b.

^a Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Instituto de Geociências, Rua João Pandiá Calógeras, 51, Cidade Universitária, 13083-870 Campinas, SP, Brazil

^b Universidade Federal do Rio de Janeiro, Centro de Ciências Matemáticas e da Natureza, Instituto de Geociências, Departamento de Geologia, Cidade Universitária, Ilha do Fundão, Av. Athos da Silveira Ramos, 274, Bloco G, 21941-916 Rio de Janeiro, RJ, Brazil

Abstract

The skin of Crocodyliformes is characterized by osteoderms of various sizes and shapes. It plays roles in defence, thermoregulation, sexual attraction, calcium reserves, and locomotion. This study presents the morphometric characteristics of osteoderms preserved in the nuchal, dorsal, ventral and appendicular shield of *Montealtosuchus arrudacamposi*, a Peirosauridae crocodyliform from the Turonian-Santonian (Upper Cretaceous) of Adamantina Formation, Bauru Basin, Brazil. The results of the analysis show that its dermal shield had protective and thermoregulatory functions and a well-defined mechanical function allowing terrestrial locomotion and enabling good agility and capacity for movement.

Keywords: Osteoderms; Crocodyliformes; *Montealtosuchus arrudacamposi*; Peirosauridae; Brazil; Cretaceous.

1. Introduction

The Crocodyliformes are currently represented by 23 species belonging to three families: Crocodylidae, Gavialidae and Alligatoridae. Along with birds, they are the only living group of Archosauria, and they present a variety of important characteristics for the taxonomic interpretation of their species (Benton and Clark, 1988; Ross and Garnett, 1989). The distinction between families is based on the particularities of the bony skeleton, which mainly occur on the skull, the number and characteristics of the teeth, and the distribution of osteoderms on the skin (Richardson et al., 2002).

The osteoderms of archosaurs are also known as scales, dermal plates, or bone plates. These osteoderms are covered with a keratin shield and have various functions, including defence, thermoregulation, sexual attraction, calcium reserves and locomotion (Pough et al., 2004).

The osteoderms on both living and extinct species of Crocodyliformes are ornamented with grooves, depressions, tubercles and ridges on the superficial external portion (Hill, 2005). According to Buffrenil et al. (2014), observations and experimental data show that the bony ornamentation is created by bone reabsorption with a complex erosion process and subsequent remodelling. The result is an adjustment of the diameter and depth of the pits during the somatic growth period, thus causing permanent modification through extension, shrinkage, or complete filling of the grooves.

According to Milinkovitch et al. (2013), the osteoderms of the crocodyliform head differ from the postcranial osteoderms. The osteoderms of the head are apparently created by cracks caused by surface tension resulting from the rapid embryonic growth of jaw bones associated with the development of a keratin skin. The result is a mechanical stress that causes breaks in the surface of the skin, and the subsequent rearrangement of the skin to maintain the continuity of the tissue generates the diverse characteristics and random patterns of the crocodile skull scales.

By microscopic analysis of internal structures of the deep surface of the postcranial osteoderms of crocodyliforms *Itasuchus jesuinoi* Price (1955) and *Uberabasuchus terrificus* Carvalho et al. (2004), Marinho (2006) perceived that the deep surface of osteoderms on these Crocodyliformes has foramina and grooves.

In the Cretaceous deposits of the Bauru Basin, the osteoderms of Crocodyliformes are found in abundance due the large number of preserved individuals (Carvalho et al., 2004).

The specimen of *Montealtosuchus arrudacamposi* Carvalho et al., 2007 (MPMA-16-0007/04), a crocodyliform from the Peirosauridae family, is important for the study of fossil osteoderms because this species is preserved with the nuchal, dorsal, ventral and appendicular shields. The holotype comes from the Bauru Basin, Bauru Group, Adamantina Formation, and is of Turonian-Santonian age (Dias-Brito et al., 2001; Carvalho et al., 2010). It has been found in the area of the city of Monte Alto in São Paulo State, Brazil.

This study presents a morphometric description of osteoderms of *M. arrudacamposi* in order to better understand their functions.

Institutional Abbreviations:

CPPLIP: Paleontological Research Center Llewellyn Ivor Price (Centro de Pesquisas Paleontológicas Llewellyn Ivor Price, Peirópolis, Uberaba, Minas Gerais State).

DGM: Geology and Mineralogy Division, National Bureau of Mineral Production (Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro).

FMNH: The Field Museum, Chicago.

MPMA: Paleontological Museum “Prof. Antonio Celso de Arruda Campos” (MPMA - Museu de Paleontologia de Monte Alto).

UA: Université d'Antananarivo, Antananarivo, Madagascar.

2. Geological background

The osteoderms described herein belong to the holotype of *M. arrudacamposi*, a representative of Crocodyliformes from the Peirosauridae family, preserved in the Turonian-Santonian (Upper Cretaceous) strata of Bauru Group, Adamantina Formation, Bauru Basin (Carvalho et al., 2010), in the region of Monte Alto, São Paulo, Brazil.

The Bauru Basin is located in the south-central region of the South American Platform (Fernandes and Coimbra, 1996). The Adamantina Formation, located in the Bauru Basin, belongs to the Bauru Group (Paula e Silva et al., 2003). The Bauru Group is composed of terrestrial deposits, accumulated during the Late Cretaceous. It is mostly composed of alluvial (Marília Formation) and fluvial (Adamantina and Uberaba Formations) strata (Fernandes and Coimbra, 2000). According to Basilici et al., 2009, the Marília Formation was characterized during the Late Cretaceous by a semi-arid climate regime (in view of the preponderance of carbonates in paleosol horizons) and the environment of the Adamantina

Formation was interpreted by Carvalho and Bertini (2000) as a hot climate with torrential rains and flashfloods (Fig. 1).

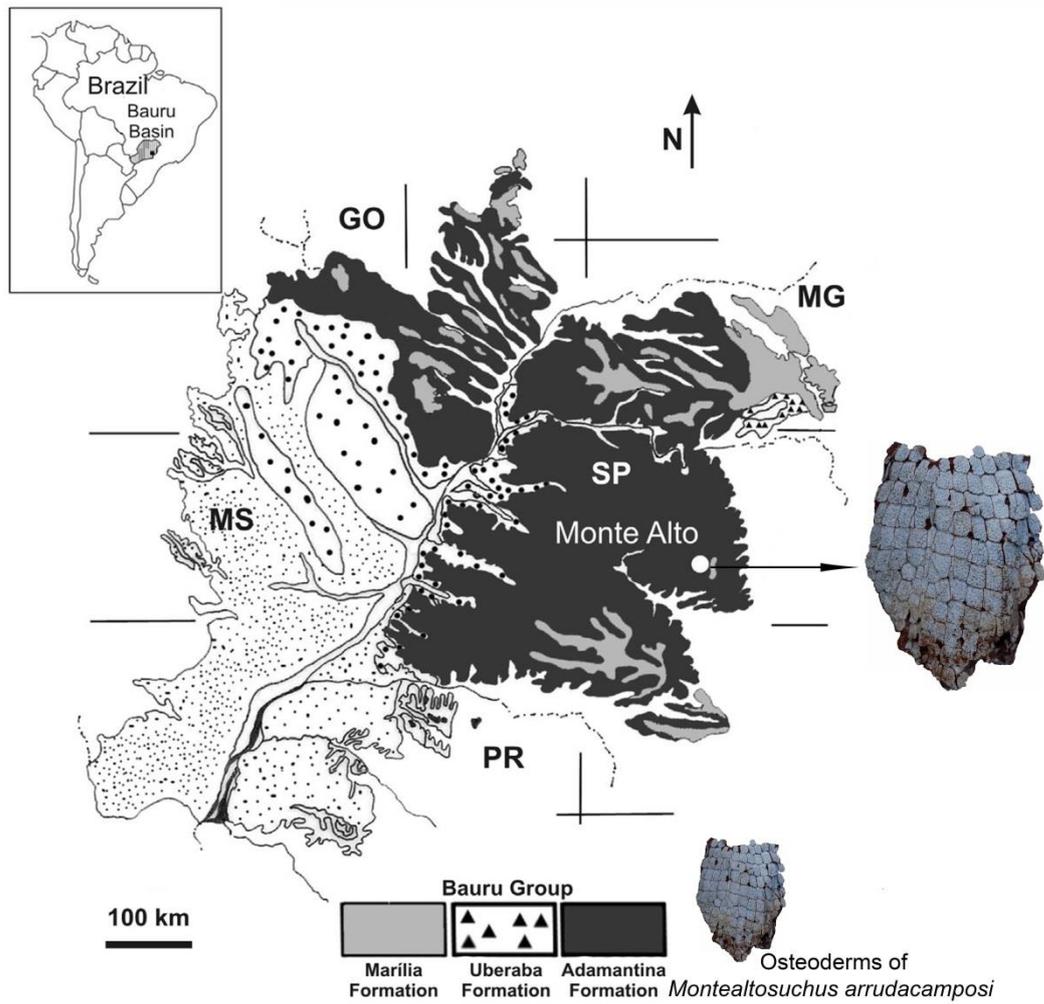


Fig. 1. Geological map of the Bauru Basin (modified from Fernandes and Coimbra, 1996).

3. Materials and methods

The osteoderms analysed in this study belong to the axial and appendicular skeleton of *M. arrudacamposi*, specimen MPMA-16-0007/04 (Fig. 2) described by Carvalho et al. (2007). The osteoderm measurements were made according to the sagittal axis of *M. arrudacamposi* with a MAUb-CH Stainless calliper.

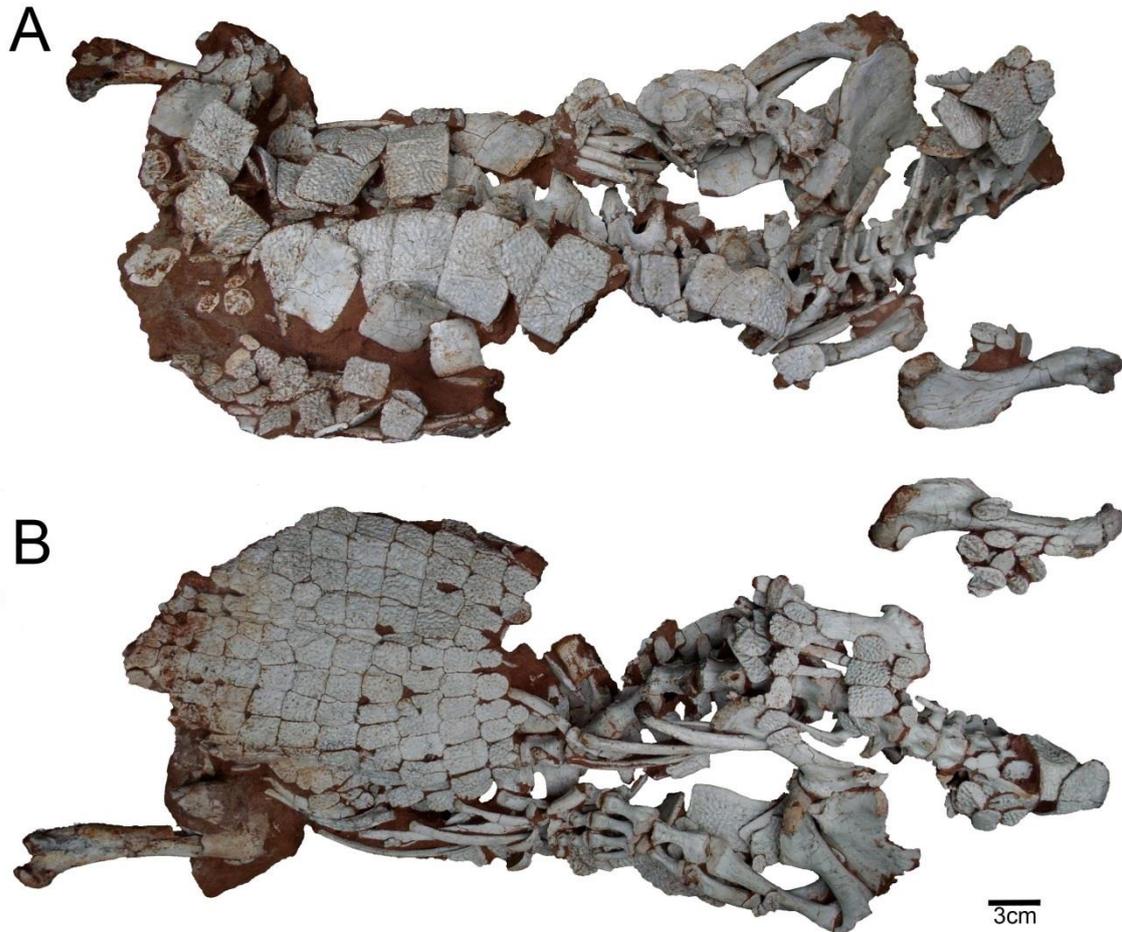


Fig. 2. Postcranial skeleton of *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04) from the Turonian-Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, dorsal view; B, ventral view, where the osteodermic elements can be observed.

In the morphological description, the osteodermic coverage of this member of Crocodyliformes was sub-divided into a nuchal shield (osteoderms in the region of the cervical vertebrae), dorsal shield (thoracic vertebrae, lumbar and lateral), ventral shield (abdomen), and appendicular shield (osteoderms of the fore- and hind-limbs). This subdivision was used by Brazaitis (1987) for dermal shields in living Crocodyliformes (Fig. 3). Hill (2014) used the same subdivision for dividing the osteoderms of *Simosuchus clarki* described by Buckley et al. (2000). The shape, the external ornamentation (external articular

facet, tubercles, alveolar sculpture, keel position, grooves), and the deep ornamentation (grooves, foramina and deep articular facet) are described following the methodology of Marinho et al. (2006) (Fig. 4).

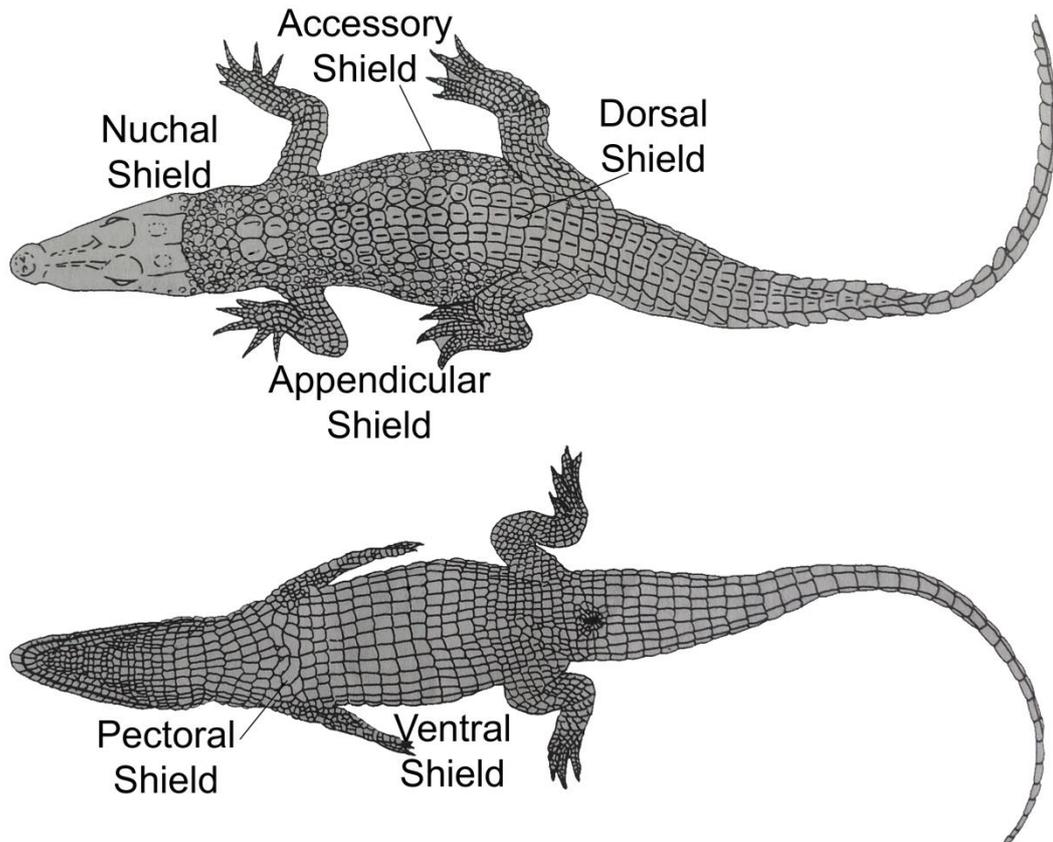


Fig. 3. Position of dermal shields in living Crocodyliformes (modified from Brazaitis, 1987).

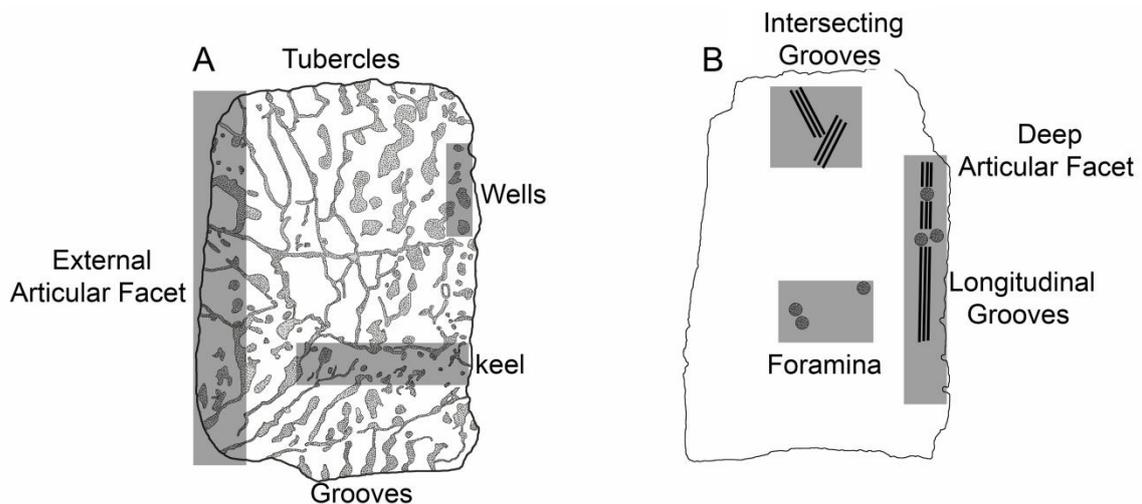


Fig. 4. Morphological parameters used in the osteoderms analysis. A, external surface; B, deep surface (based on Marinho et al., 2006).

The osteoderms of *M. arrudacamposi* were compared with those of the other Crocodyliformes, such as *Peirosaurus tormini* Price (1955), *Uberabasuchus terrificus*, Carvalho et al. (2004), *Simosuchus clarki*, Buckley et al. (2000), *Armadillosuchus arrudai*, Marinho and Carvalho (2009) and *Baurusuchus albertoi*, Nascimento and Zaher (2010).

4. Preservation

The remains of *Montealtosuchus* were found in association with fragments of another skull, corresponding to the left side, and there are several other postcranial fragments of at least four other individuals that appear to belong to the same species. According to Carvalho et al. (2005), the occurrence of almost complete articulated skeletons suggests that these animals could dig large, deep burrows in soft substrates that allowed thermoregulation, like in living alligators.

The skull of the *Montealtosuchus* holotype was separated from the postcranial skeleton by taphonomical processes, probably due to water-currents as there are no signs of activity of predators or scavengers (e.g., bite marks) in the skeleton. However, the postcranial skeleton of the specimen shows a great degree of articulation. The cervical, thoracic and lumbar vertebrae have been preserved and articulated all along the sagittal axis. The appendicular skeleton has only the elements of the right side preserved and articulated.

In the dorsal view, some osteoderms and caudal vertebrae have been preserved and articulated on the claws, phalanges, metacarpals and carpals. The radius, ulna, humerus,

scapula and left coracoid are also articulated. The right coracoid is in its original position, although it is disarticulated from the left humerus, and the latter is separated from the rest of the body. In the ventral view, some osteoderms of the appendicular shield are retained on the humerus. Regarding the hindlimbs, the right humerus is preserved, and in its dorsal portion there are some osteoderms of the appendicular shield. Osteoderms are also observed in the cervical, thoracic and lumbar dorsal and accessory shield. There are also some osteoderms of the gastral shield, which suffered postmortem displacement.

A group of nuchal osteoderms shifted to the ventral part of *Montealtosuchus* body, where it is also possible to observe at least 10 ribs. The osteoderms of the pectoral shield are articulated and connect the right and left coracoids to the gastral shield. They are well preserved, displaced from the sagittal axis and the right portion of the animal, and vary in shape and size.

5. Morphometric description of osteoderms

The holotype of *M. arrudacamposi* presents osteoderms that are organized in different dermal shields preserved along the axial and appendicular skeleton. The excellent preservation of these osteoderms allowed a detailed analysis of the characteristics presented in these bone structures.

5.1 Nuchal shield

The osteoderms of the nuchal shield of *Montealtosuchus arrudacamposi* were stacked together. These have been brought together, approximately one under the other, with the dorsal surfaces still directed dorsally, near the cervical vertebrae. Altogether, 11 entire plates and one fragmented plate were available for study (Fig. 5).

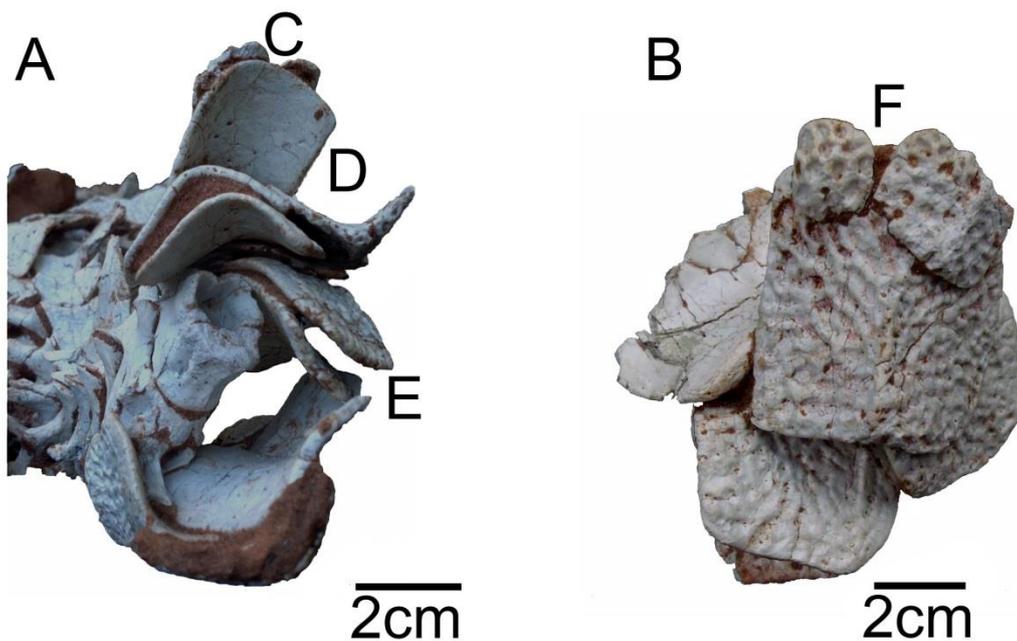


Fig. 5. Nuchal shield of *Montealtosuchus arrudacamposi* associated with cervical vertebrae (specimen MPMA-16-0007/04 from the Turonian-Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, front view; B, dorsal view; C and F, two small dermal plates over a D-shaped osteoderm; D, osteoderms post-occipital; E, possible osteoderms from the nuchal rosetta.

In general, the osteoderms of this shield are ornamented on the external surface with shallow excavations and deep grooves surrounded by a net of tubercles. The anterior articular facet is well evidenced and has little ornamentation, becoming more flattened toward the anterior margin of the facet. As in the dorsal shield, the deep surface (ventral) is flattened and has several foramina that penetrate perpendicularly on the surface. The marked grooves are also evident in these dermal plates.

Four of these osteoderms are D-shaped with a maximum length of 39 mm and approximately the same width, which is 35 mm. The articular facet can be distinguished from the rest of the external surface by a slight step. They have a keel in the medial region with a caudal-medial orientation. It is convex when viewed in the axial plane with an angle of approximately 90°.

Three of the 11 cervicals preserved in the nuchal shield measure approximately 30 mm long by 40 mm wide (rectangular). The keel originates in the medial region of these osteoderms and follows with tangential orientation caudolaterally to the right on one of the plates and to the left on the other two plates. The anterior articular facets of these osteoderms have a slight wave. In axial view, they are convex with an angle of approximately 130°.

Four other osteoderms from this cluster are rectangular. Two of these are approximately 30 mm long and 45 mm wide, while the remaining two osteoderms represent the longest in this set, measuring 30 mm long by 50 mm wide. In axial view, these are convex with an angle of approximately 130°. The keels are oriented tangentially and in a caudomedial direction and are shorter than those present in D-shaped osteoderms. In the anterior articular facets a slight bulge is present in its anterior edges.

Additionally, two small dermal plates are found in this cluster. They are standing over a D-shaped osteoderm, which likely was based on the occipital region of this Crocodyliformes. One of the plates is fully preserved, oval and small (13 mm long and 10 mm wide). It has small round excavations surrounded by small tubercles. The other is fragmented in the anterior portion and measures 20 mm wide. The ornamentation of the surface portion of this plate has small excavations and tubercles. There are vertebrae articulated to each other along the sagittal axis. In the dorsal view, we observed osteoderms of the nuchal shield on one small keel in the externa surface. These osteoderms are almost flat in axial view.

5.2 Dorsal shield

The dorsal shield in *M. arrudacamposi* is represented by osteoderms from the thoracic and lumbar regions. It corresponds to a row of parasagittal osteoderms on each side, forming a double paravertebral shield, segmented in the sagittal line along the vertebral column of the Crocodyliformes (Fig. 6A).

At least 24 osteoderms were preserved on this shield. Five are shown to overlap parasagittally to the neural spine of the lumbar vertebrae. The posterior articular facets, on the deep articular surface, are overlaid above the anterior articular facets in the external surface portion of the osteoderm (Fig. 6B).

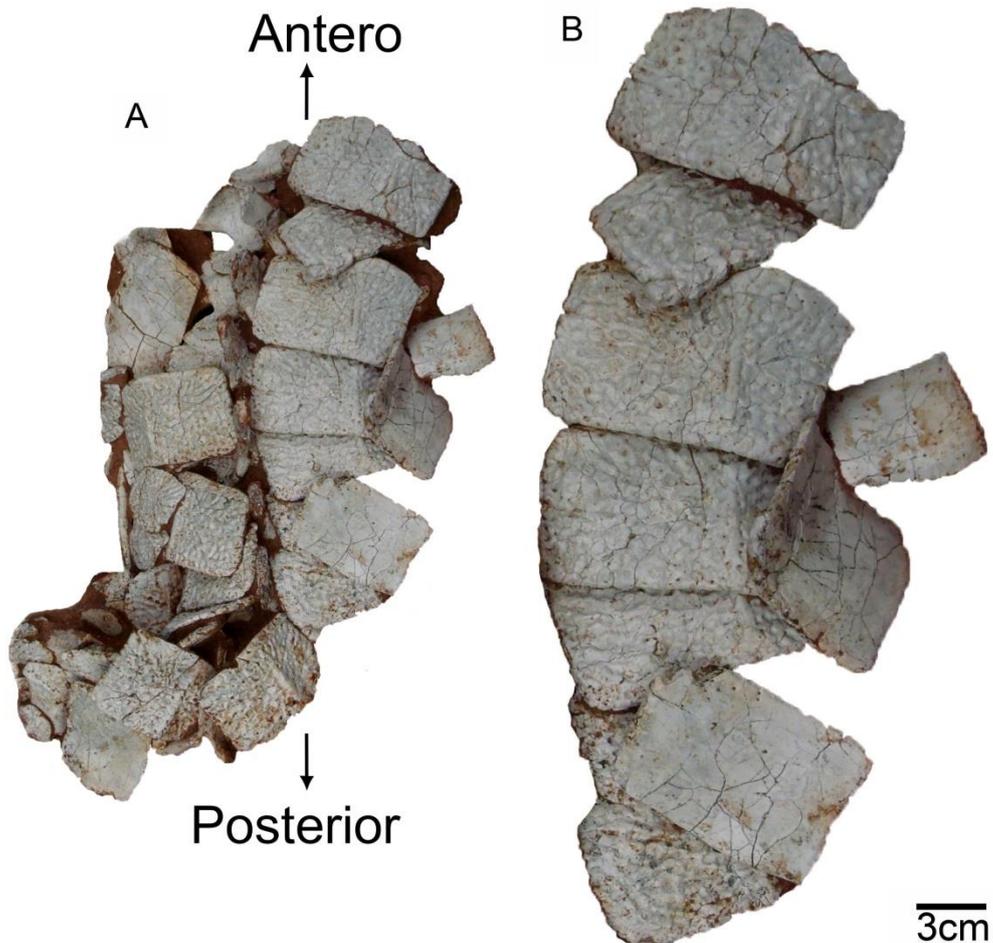


Fig. 6. Dorsal shield of *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04 from the Turonian-Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, osteoderms from the thoracic and lumbar region associated with dorsal vertebrae; B, detail of some imbricated osteoderms.

In general, the anterior articular facet of the dorsal osteoderms is smoothly ornamented and slightly raised, becoming wavy in preserved osteoderms from the thoracic region, which are contiguous to the vertebrae in this region. Some more proximal left thoracic osteoderms moved from the original position and were fossilized with the deep surface facing upward. The plates are rectangular and slightly round on the edges, measuring approximately 35 mm long and 53 mm wide in the lumbar region. The plates become longer (29 mm) toward the chest and narrower (40 mm) toward the ribs.

On the external surface portion, the osteoderms are ornamented with excavations and marked grooves, delimited by a net of tubercles. In one-third of the surface portion of the dorsal osteoderms there is a keel oriented tangentially caudolateral (Fig. 7A,F).

The deep surface of the dorsal osteoderms is flat and smoothly concave. Several foramina are spread throughout this area, mainly in the central region, and penetrate the

surface perpendicularly. Some marks may represent grooves along the entire surface of the osteoderm. In some osteoderms, a pattern of intersecting grooves is evident near the lateral edges, as on the anterior articular facet; however, these grooves are longitudinal. In most distal osteoderms, the grooves are evident in the medial longitudinal direction (Fig. 7G,J).

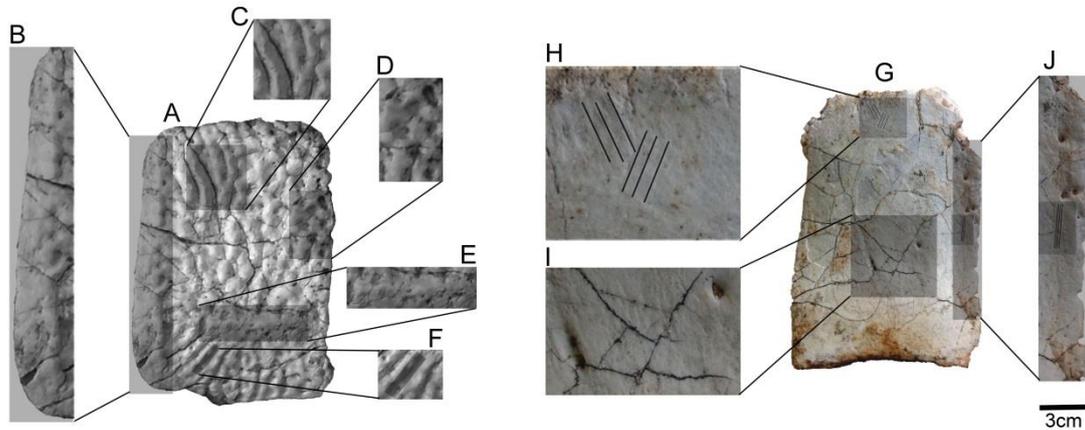


Fig. 7. Details of osteoderms of *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04 from the Turonian-Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, external surface; B, external articular facet; C, tubercles; D, depression; E, keel; F, grooves; G, deep surface; H, intersecting grooves; I, foramina; J, deep articular facet with foramina and longitudinal grooves.

5.3 Accessory shield (lateral osteoderms)

On the medial left side of the vertebral column, adjacent to the dorsal osteoderms, there are six displaced osteoderms that might compose a shield of lateral osteoderms. These osteoderms are Dshaped and approximately 26 mm long and 23 mm wide. The surface of osteoderms is ornamented with grooves surrounded by tubercles and present a keel with a small bulge posteriorly on the back portion of the right surface, extending right to the medial-side of the plate (Fig. 8).

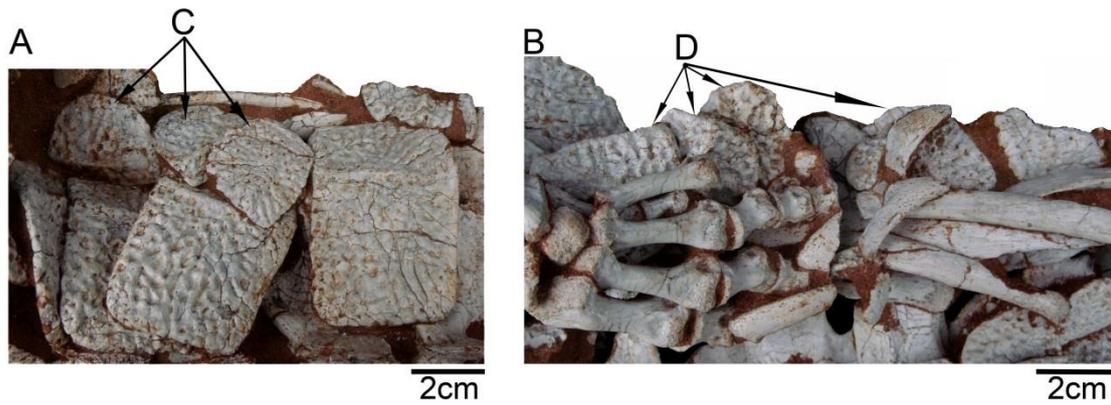


Fig. 8. Accessory shield of *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04 from the Turonian-Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, B, accessory shield (lateral osteoderms); C, lateral contiguous to dorsal osteoderms; D, lateral osteoderms in the cervical region.

5.4 Gastral (ventral) shield

The gastral (ventral) shield preserved in *M. arrudacamposi* consists of a set of osteoderms with different shapes and sizes. They are well-preserved, and mostly articulated, except for a few osteoderms from the right portion. In order to preserve the gastral shield, it was decided to keep intact the rock matrix that surrounds it, making the description of the features preserved on the internal surface impossible (Fig. 9).

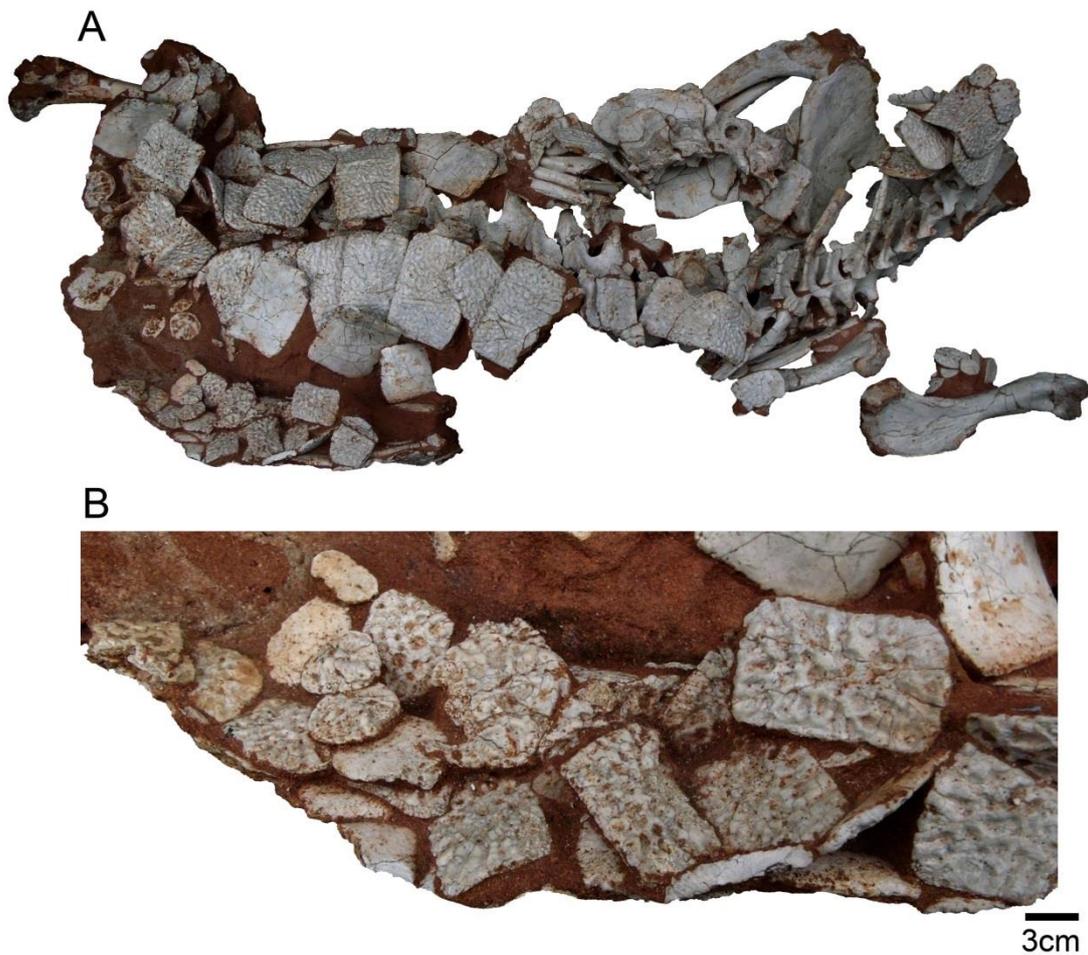


Fig. 9. Gastral shield of *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04 from the Turonian-Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, dorsal view of the postcranial; B, detail of some osteoderms facing the internal part of this set.

Eight wedge-shaped osteoderms, 10-20 mm long, determine the sagittal axis of this dermal shield. The ornamentation in the surface is formed by shallow grooves surrounded by a net surface of tubercles (Fig. 10B).

Most osteoderms are located in the medial portion of the shield. They are arranged in transverse rows and are of rectangular and pentagonal shapes. The rectangular osteoderms are maximally 20 mm long and become ovoid and smaller in both the proximal and distal directions. They are paired side by side with no evidence of overlapping and have no keel. This shield presents at least 06 parasagittal rows on each side, as well as 11 transverse lines (Fig. 10A, C).

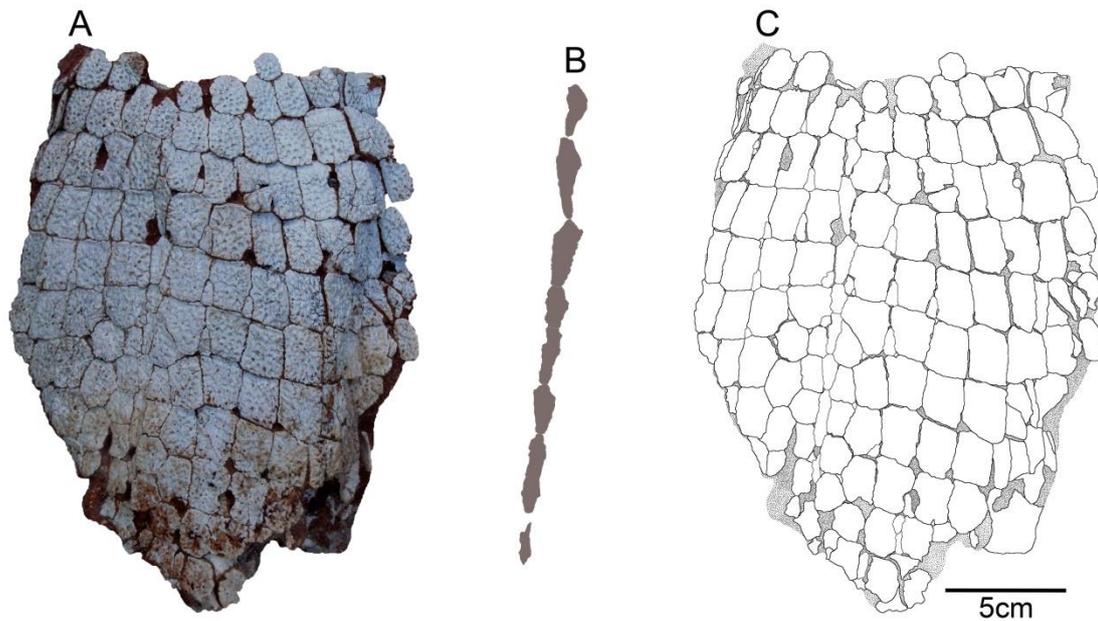


Fig. 10. Gastral shield of *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04 from the Turonian-Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, arrangement of osteoderms forming the gastral shield; B, schematic drawing of wedge shaped osteoderms (the sagittal axis of the shield); C, schematic drawing of gastral shield.

From the 6th transverse line starts a new parasagittal row on each lateral of the shield with five osteoderms. Like other osteoderms that form this set, they are irregular and measure approximately 10 mm; some are rectangular and others are slightly oval, presenting shallow and round excavations separated by small ridges.

The intercalated osteoderms are the smallest in this gastral shield. Approximately 14 were preserved, 5 mm - 10 mm long. The osteoderms are ornamented on the external surface, but the ornamentation is subdued. Some osteoderms are round and arranged between the osteoderms of the sagittal plane and their adjacent plates, while the other intercalated osteoderms, which lie primarily between the rectangular gastral osteoderms, have an ellipsoidal shape (Fig. 11B, C).

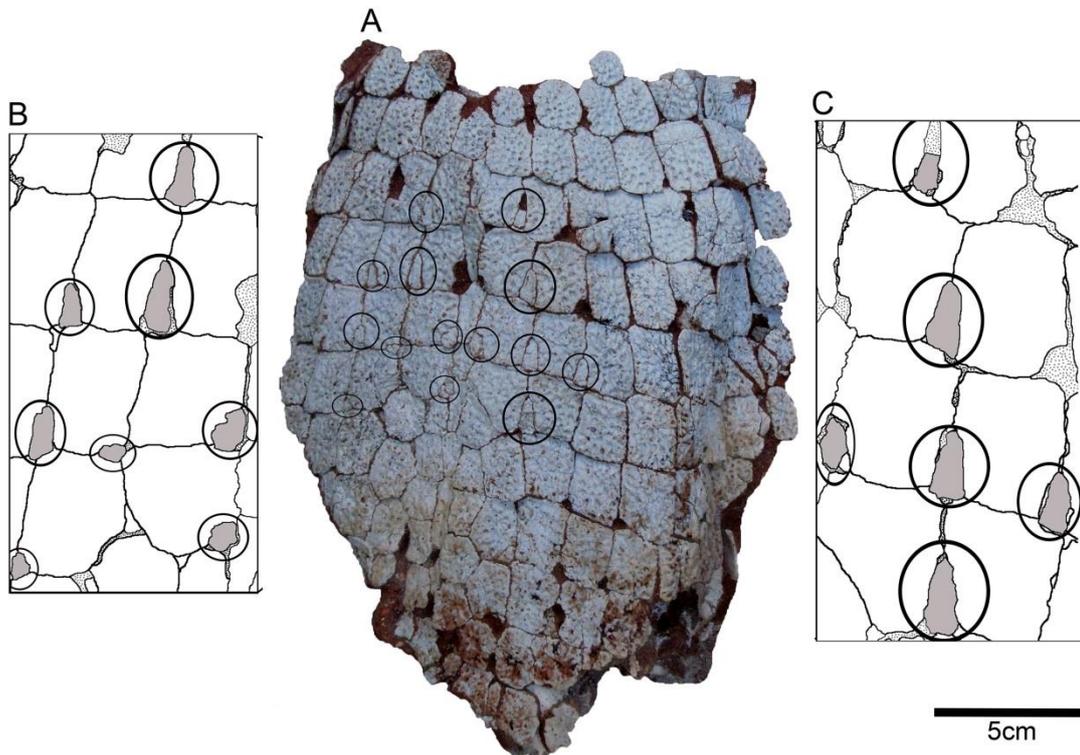


Fig. 11. Gastral shield of *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA 16-0007/04 from the Turonian-Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, general view of the arrangement of intercalated osteoderms; B, schematic drawing of the intercalated osteoderms to the right of the sagittal line; C, schematic drawing of the intercalated osteoderms to the left of the sagittal line.

5.5 Pectoral shield

The osteoderms preserved in the pectoral region of *M. arrudacamposi* present the same characteristics as the osteoderms from the gastral shield. The pectoral osteoderms are ornamented with round shallow excavations with small tubercles on the surface and are separated by intersections, resembling the threads of a woven textile. Keels are not present on the external surface (Fig. 12). In total, 13 pectoral osteoderms were preserved, seven in the anterior portion and six posteriorly in the ventral part of the coracoid bones. Seven of these osteoderms are oval, and three have a more rectangular shape. Six osteoderms form a bridge that posterolaterally connects the right and left coracoids. These six osteoderms are all oval and small in size, approximately 17 mm long and 12 mm wide (Fig. 12B).

It is likely that the osteoderms in the anterolateral position also formed a bridge between the coracoid bones; however, this cannot be confirmed because only four osteoderms are preserved in this region. A section of one of the anterolateral osteoderms is found in the left anterolateral portion of the right coracoid and is oval (Fig. 12C). The other three

osteoderms are rectangular with round smooth edges and are at most 20 mm long and 15 mm wide. These were preserved toward the anterolateral region of the left coracoid in the ventral portion of the first thoracic vertebra. The three smallest osteoderms of the set are ovoid, and one of these is also positioned on the first thoracic vertebra, while the remaining osteoderms are in the left ventral proximal-lateral portion of the right coracoid.

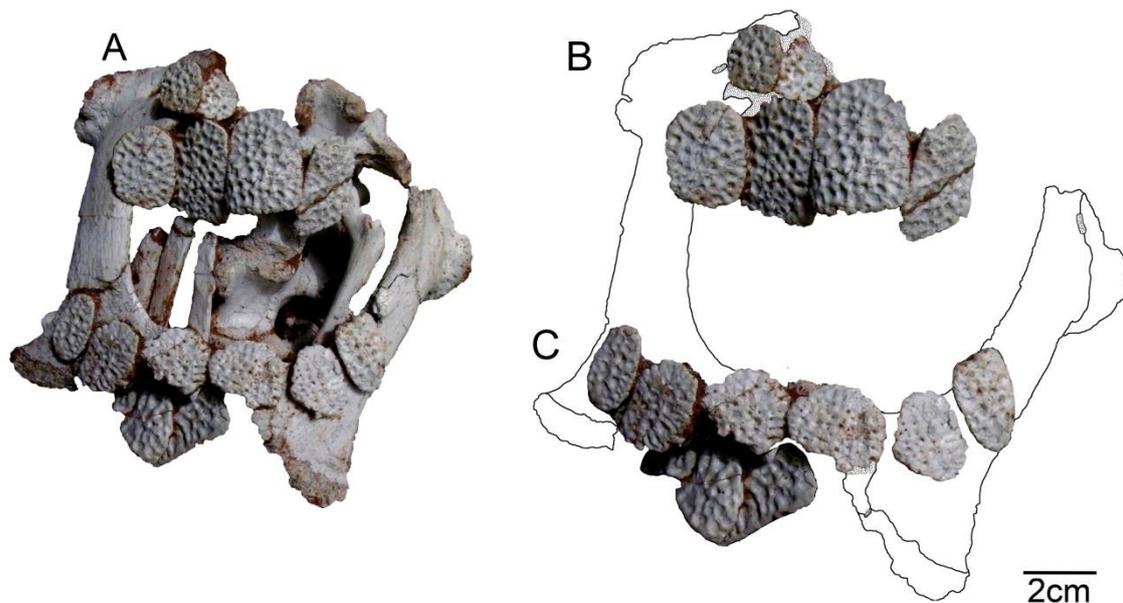


Fig. 12. Pectoral shield of *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04 from the Turonian-Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, general view of osteoderms associated with vertebrae, ribs and coracoids; B, osteoderms present in anterolateral position of coracoids; C, pectoral osteoderms preserved posteriorly associated in the ventral part of coracoid bones.

5.6 Appendicular shield

The appendicular osteoderms of the fore- and hindlimbs preserved in *M. arrudacamposi* are predominantly elliptical, with the superficial portion ornamented with shallow grooves surrounded by tubercles. The osteoderms have a relatively high medial keel when compared to the keels present in the dorsal shield, which occupies the entire length of the osteoderm. The deep surface of these osteoderms is flat with multiple foramina randomly distributed (Fig. 13B, C).

The osteoderms preserved in the forelimbs do not exceed 20 mm in length and 13 mm in width. Fourteen osteoderms were preserved in the left humerus. Twelve are disordered in the medialventral region, one in the right anterolateral portion, and one in the left proximal

region of the humerus. Three whole osteoderms and one fragmented osteoderm were preserved in the medial-ventral portion of the radius and the left ulna (Fig. 13A).

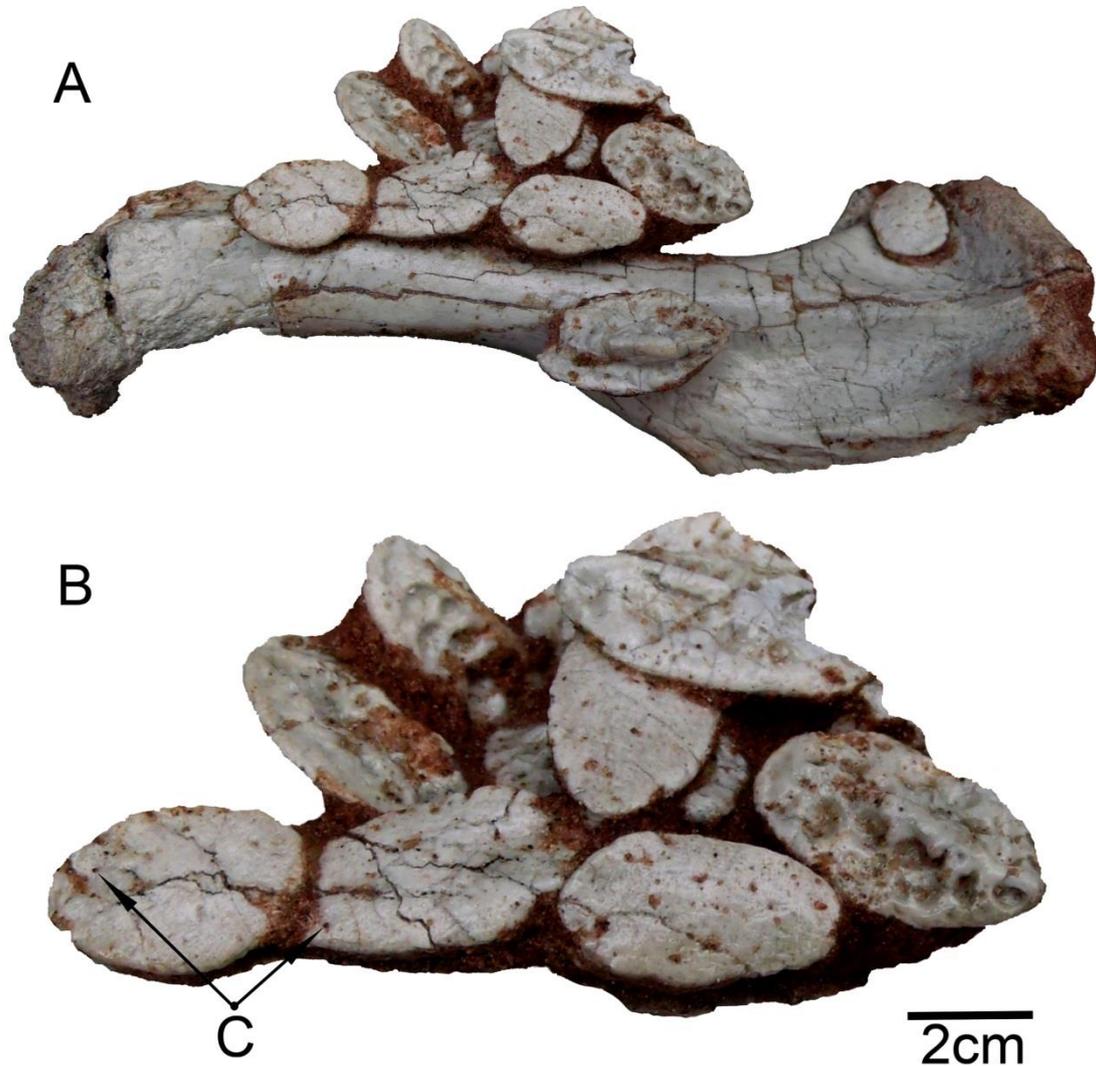


Fig. 13. Appendicular shield of *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04 from the Turonian-Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, preserved osteoderms associated with left humerus; B, schematic drawing showing the characteristics of the external surface of osteoderms; C, view of the deep surface with some foramina in detail.

One osteoderm associated with the left scapula was preserved and may belong to the group of scapular scales. Another osteoderm with the same shape is isolated near the ventral surface of the left humerus; however, this osteoderm is fragmented and is at most 20 mm long and 19 mm wide. These two osteoderms are fan shaped. In the superficial portion, there are grooves, tubercles and a small posteromedial keel oriented posterolaterally to the right of the osteoderm.

Regarding the hind limbs of *M. arrudacamposi*, only the left femur was preserved. However, three preserved osteoderms remained associated with this bone. They are elliptical and have a maximum length of 20 mm and a width of 17 mm and are positioned in the left medial-lateral proximal dorsal region (Fig. 14).

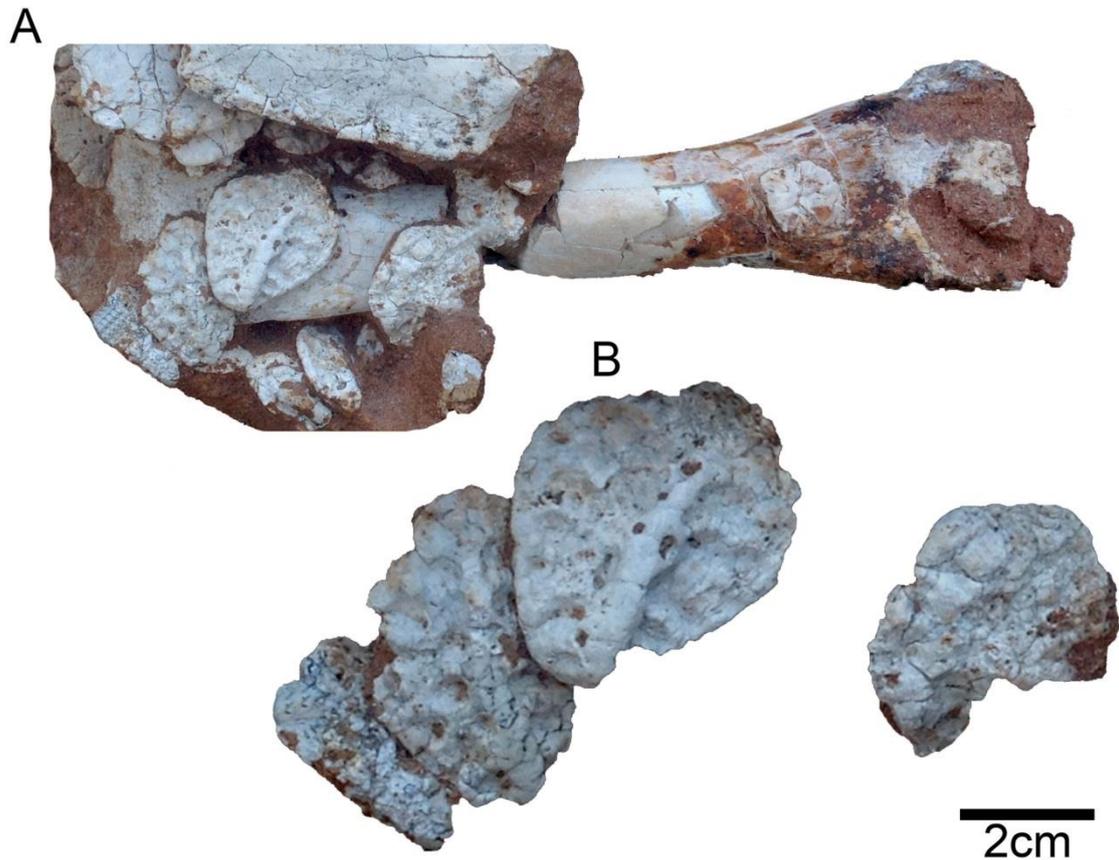


Fig. 14. Appendicular shield of *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04 from the Turonian-Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, preserved osteoderms associated with left femur; B, detail of osteoderms preserved in the left femur.

6. Discussion

The gastral shield was the best preserved dermal shield in the postcranial region of *M. arrudacamposi* with regard to the organization of osteoderms, despite its displacement outside the sagittal axis. We observed a distinct convexity in this set due to the morphology of the animal's abdomen. In crocodylians, the different osteoderms that compose the gastral shield form a large armour in the ventral portion. In *M. arrudacamposi*, it appears that this shield was displaced toward the right lateral part of the abdomen.

Further evidence that indicates a displacement of the gastral shield is the disarticulation of some osteoderms from the right portion of the set. It appears that a short distance transport probably forced the breakdown of these osteoderms, as they had shifted to the internal part of the set (Fig. 9B).

In the dermal shield description of a crocodyliform *Simosuchus clarki*, Hill (2014) characterizes the gastral shield with multiple large osteoderms of rectangular shape with round edges and is arranged in three horizontal lines. However, there is a smaller osteoderm on each side of the more medial pair of osteoderms in parasagittal lines, equal in anteroposterior length but narrower in the mediolateral dimension when compared to the main osteoderms. Some alternated osteoderms settle randomly between the rectangular osteoderms. These have irregular shapes, and a pattern may exist in which a larger osteoderm may be notched to accommodate an irregularly shaped intercalary osteoderm within what would otherwise be its rectangular outline. As in *Simosuchus*, the shield of *M. arrudacamposi* is also composed mainly of rectangular osteoderms with round corners. However, in *M. arrudacamposi* each osteoderm has a maximum length of 20 mm, the osteoderms are arranged in a minimum of 11 transverse rows, and the presence of a sagittal row comprising dermal plates in wedge shape separates the more medial pair of osteoderms. As in *Simosuchus*, the intersecting osteoderms are randomly distributed throughout the shield. They are irregular in shape and occupy part of the larger osteoderms.

The dorsal shield of *M. arrudacamposi* is well-preserved with respect to the orientation of osteoderms. Some were preserved imbricated, allowing for the correct understanding of the articulation of this shield along the back of this representative of Crocodyliformes.

The dermal plates of the dorsal shield are the largest found in the specimen and present a well-defined ornamentation in the external surface portion that is different from the more subdued ornament present on the osteoderms in the ventral shield. The dorsal dermal plates of *Montealtosuchus* present some different characteristics when compared with the dorsal shield osteoderms of other Crocodyliformes from the Peirosauridae family.

According to Marinho et al. (2006), the dorsal osteoderms of *Peirosaurus tormini* (MGD-433-R) and *Uberabasuchus terrificus* (CPPLIP-630) are rectangular in shape, and the dorsal plates of *Uberabasuchus* are thicker than the dorsal plates of *Peirosaurus*. The articular surface facet of *Peirosaurus* is short and is shallower than the ornamental piercings. In *Uberabasuchus*, this facet is short and shallow. Another difference presented by Marinho et al. (2006) is the external surface ornamentation of the osteoderm. In *Peirosaurus*, we find a

format of deep, oval and circular excavations, while in *Uberabasuchus*, the ornamentation is homogeneous and consists of shallow, circular pits, with two or three occasionally uniting to form a channel. The *Peirosaurus* and the *Uberabasuchus* osteoderms present a keel, which is centrally located on the osteoderms. The dorsal shield osteoderms of *M. arrudacamposi* are rectangular, similar to those in the above mentioned peirosaurids; however, the thickness and ornamental pattern is similar to the external surface of *Uberabasuchus terrificus*. In *M. arrudacamposi*, the articular surface facet overlies the entire length of the anterior portion of the osteoderm. This facet is shallow in the osteoderms from the lumbar region, and forms a slight step between the facet and the rest of the ornamented surface of plates positioned in the thoracic region. The keel described in *Peirosaurus* and *Uberasuchus* is also present in the dorsal osteoderms of *M. arrudacamposi*. However, the keel is high and is located proximate to the side of these plates.

Another representative of Crocodyliformes that has a well-preserved dorsal shield is *Simosuchus clarki*. According to Hill (2014), the dorsal shield osteoderms of *Simosuchus* have quadrilateral shapes. The shield is paravertebral open with osteoderms arranged in two pairs of parasagittal lines (tetraserial). These osteoderms have no sharp keel, are sagittally segmented, and have a lateral accessory dermal plate. A transverse row of dorsal osteoderms has six osteoderms in each side, showing that several parasagittal accessory rows of osteoderms are incorporated in the dorsal shield.

The external surface portions of the osteoderms of the paravertebral shield are ornamented with gentle grooves and low ridges extending peripherally from the geometric centre and giving a radial appearance. The keel is slightly separated by tangential grooves toward the medial and lateral regions of the osteoderm. The anterior articular facet is sparsely ornamented, with shallow grooves.

The dorsal shield of *Simosuchus* differs from the dorsal shield of *M. arrudacamposi*. The dorsal osteoderms of *Simosuchus* are quadrilateral, while those of *Montealtosuchus* are rectangular. The paravertebral shield of *Montealtosuchus* is not as open as that of *Simosuchus* because the shield presents a relatively sharp caudalmedially oriented curve in the keel located in the lateral region of the external surface of the osteoderms. In *Simosuchus*, the dorsal armour is arranged in two pairs of paravertebral lines, while in *M. arrudacamposi*, it is arranged in a double line.

The accessory shield of *Simosuchus* is incorporated into the dorsal shield, forming a transverse row of six osteoderms on each side. In *M. arrudacamposi*, the lateral osteoderms

are disarticulated but are very close to the dorsal paravertebral osteoderms, which may suggest the existence of at least one parasagittal line of lateral osteoderms.

The ornamentation of the dorsal shield osteoderms of *Montealtosuchus* is strongly evident of deep round grooves, in some parts forming channels surrounded by tubercles, while in *Simosuchus*, it is characterized by gentle grooves and low ridges. The presence of one double line of paravertebral osteoderms in *M. arrudacamposi* characterizes this shield as closed (Salisbury and Frey, 2001), and almost completely involves the epaxial muscles of this representative of Crocodyliformes. This characteristic is present in basal Crocodyliformes, such as *Protosuchus*, *Orthosuchus*, and *Hesperosuchus* (Colbert and Mook, 1951; Ross and Mayer, 1983; Clark et al., 2000).

The dorsal osteoderms are also preserved in some specimens of Baurusuchidae. They are arranged in a double row that articulates craniocaudal with little imbrication in the dorsoventral axis of the vertebrae neural spines that form the back of this animal. The dorsal and ventral surfaces have an intercalated micro-texture with a mesh of structural fibres (Vasconcellos, 2006; Nascimento and Zaher, 2010; Araújo-Júnior and Marinho, 2013).

Importantly, the osteoderms of the back of Baurusuchidae and those of *Montealtosuchus* differ in their arrangement. In baurusuchids, the osteoderms are located at the apex of neural spines, whereas in the peirosaurid *Montealtosuchus*, the osteoderms are closer to the basal portion of the vertebrae neural spines.

Another member of Crocodyliformes, namely *Armadillosuchus*, also has an interesting dermal shield. The osteoderms of the nuchal, dorsal and accessory shield have been preserved in this specimen. The dorsal shield is formed by rectangular and decorated osteoderms with round excavations. They are imbricated and arranged in a double row associated with the accessory shield. The osteoderms are arranged in several rows composed of lateral osteoderms (Marinho and Carvalho, 2009).

The dorsal shield of *Montealtosuchus* is also formed by a double row of osteoderms but differs from the dorsal shield of *Armadillosuchus*, primarily with respect to the number of accessory osteoderms. In *Montealtosuchus* the accessory osteoderms appear to be arranged in a single row.

The nuchal shield of *Armadillosuchus* differs from the nuchal shields found in Crocodyliformes described in this study (*Simosuchus* and *Montealtosuchus*). According to Marinho and Carvalho (2009), the nuchal shield of *Armadillosuchus* is composed of many hexagonal osteoderms that are firmly attached to the skull by articulated lateral sutures. The entire perimeter of the shield is convex, allowing for independent articulation for the skull and

the posterior portion of the dermal armour. The shield is hard, and the posterior edge is ornamented with parallel horizontal grooves.

The osteoderms of the nuchal shield of *M. arrudacamposi* are the most convex in axial view when compared to other osteoderms of this animal. The nuchal osteoderms were likely displaced before they were preserved, resulting in the formation of a cluster of osteoderms.

It can be inferred that four more rectangular osteoderms from this set would likely be settled in a more posterior portion of the shield when the shield was in its original position in the living animal. Together, these osteoderms could form a single plate, which in current crocodiles is known as a nuchal rosette (Richardson et al., 2002) (Fig. 5B).

The remaining osteoderms of this cluster are three rectangular and four D-shaped osteoderms - could establish a set of postoccipital scales or a line of scales positioned in front of the nuchal rosette and immediately behind the head (Richardson et al., 2002) (Fig. 5A).

Marinho *et al.* (2006) do not report osteoderms of the nuchal shield in their description of the osteoderms of *Peirosaurus tormini* and *Uberabasuchus terrificus*. However, Hill (2014) reports the existence of the shield in *Simosuchus clarki*, inferring that the osteoderms of this set do not have the convex characteristic in axial view to completely cover the epaxial muscles of the neck. The deep surfaces of the nuchal osteoderms of *Simosuchus* are flattened and slightly depressed below the keel. The texture of the deep surface is smoother than the external surfaces with some visible structural fibre bundles intersecting each other like the threads of a woven textile. The surface is pierced by small foramina.

The characteristics of nuchal osteoderms of *M. arrudacamposi* differ from those of the nuchal shield of *Simosuchus*. The nuchal shield osteoderms of *M. arrudacamposi* present a large convexity in axial view that could cover the epaxial muscles of the neck. The deep surface of osteoderms present similar characteristics to those of *Simosuchus*, namely, the presence of small foramina and structural fibre marks. The structural fibre marks are characteristics of archosaur osteoderms and were also observed by Scheyer and Sander (2004) in the osteoderms of ankylosaurid dinosaurs.

The pectoral osteoderms of *M. arrudacamposi* follow the same ornamentation pattern of the external surface described in the ventral shield, and the scales are varied in size and shape. There are no reports of the preservation of pectoral osteoderms in *Peirosaurus tormini* or in *Uberabasuchus terrificus*.

In *Simosuchus*, the osteoderms that are preserved in the pectoral region are located below the posterior margin of the coracoid bones. According to Hill (2014), these all have the

form of an irregular discoid polygon and closely contact the adjacent osteoderms. The surface ornamentation of the pectoral osteoderms matches the pattern observed in gastral osteoderms.

Based on the location, morphology and ornamentation, these dermal elements may represent a contiguous anterior extension of the gastral shield. A significant gap, however, separates the osteoderms of the gastral shield of *Simosuchus*. The pectoral dermal shield of *M. arrudacamposi* most resembles that of *Simosuchus* with regard to the organization of osteoderms. However, six osteoderms form a bridge-like feature that links the right and left coracoid posterolaterally. These are not positioned immediately below the coracoids as in *Simosuchus* but are located in its ventral posterior portion.

The remaining seven osteoderms in the shield are housed in the anterior portion between the coracoids and likely formed a bridge between these bones. The greatest similarity between the pectoral shield of *M. arrudacamposi* and *Simosuchus clarki* is the presence of a gap separating the osteoderms of the pectoral region from the gastral region (Fig. 15).

The osteoderms of the appendicular skeleton of *M. arrudacamposi* are very similar to those of *Simosuchus clarki*, which presents many well-developed appendicular osteoderms associated with both fore- and hindlimb bones. All of the osteoderms are elliptical to lenticular in shape and have a keel oriented along the axis that divides the surface of the osteoderm into two equal portions. In axial view, these osteoderms have a very high keel.

Studies of postcranial osteoderms of *Montealtosuchus* allow for an understanding of the living habits of peirosaurids. The crocodyliform *Montealtosuchus* had a light armour, which allowed for terrestrial habits. This conclusion can be drawn from the arrangement of dermal shield osteoderms associated with the reduced number of osteoderm lines in the dorsal shield and the disarticulation of accessory osteoderms.

The present study supports results of Price (1955), Carvalho et al. (2004, 2007), which analysed the peirosaurids cranial osteology. Moreover, Vasconcellos (2006), Vasconcellos and Carvalho (2006) and Nascimento and Zaher (2010) analysed the postcranial structures of Crocodyliformes *Uberabasuchus terrificus* and *Baurusuchus albertoi*, respectively. It was determined that these animals had a cursorial locomotion pattern. Vasconcellos (2006) stated that a particular structure between the femur and the ileum, as well as the imbrication of dorsal osteoderms, enabled *Uberabasuchus* to attain a more high-walking posture and ease of movement.

Marinho (2006) pointed to the small thickness of the dermal plates of peirosaurids *Peirosaurus tormini* and *Uberabasuchus terrificus*. He concluded that this characteristic

allowed for the maintenance of body temperature and a greater flexibility during locomotion. As the thickness of *Montealtosuchus* osteoderms is similar to the peirosaurids studied by Marinho (2006), we suggest that this interpretation is also suitable for *Montealtosuchus*.

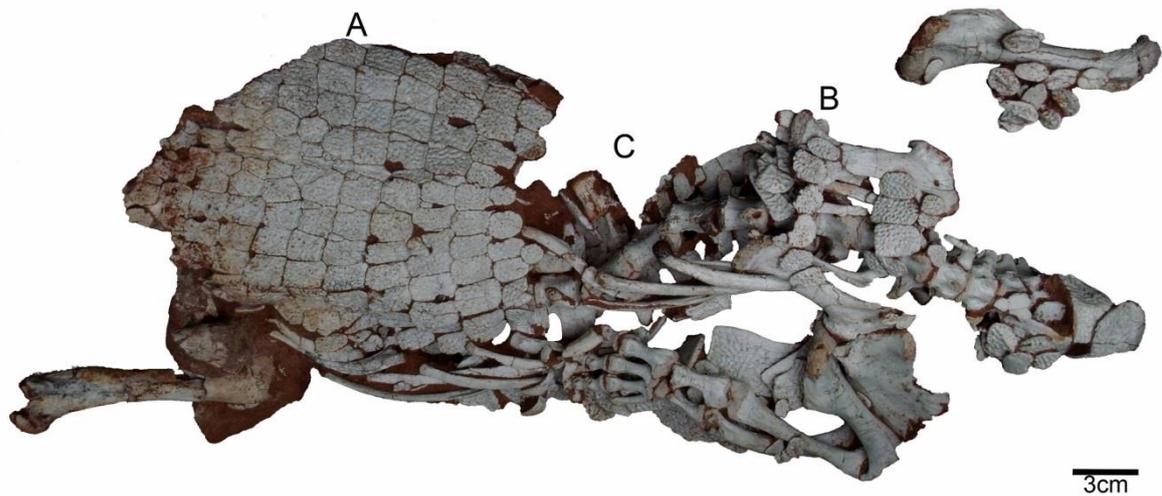


Fig. 15. Ventral view of *Montealtosuchus arrudacamposi* (specimen MPMA-16-0007/04 from the Turonian Santonian Adamantina Formation, Brazil). A, general view of the arrangement of osteoderms that form the gastral shield; B, region where the pectoral osteoderms were preserved; C, gap that separates the osteoderms of the gastral region from the pectoral region.

7. Conclusions

The present study of the dermal shield of *M. arrudacamposi* supports the results of the osteoderm analysis in *Uberabasuchus terrificus*, showing that this set of dermal plates had a well-defined mechanical function and also served for protection and thermoregulation.

The morphometric analysis indicates that the dermal shield that covered the entire postcranial region of *Montealtosuchus* provided a light armour, allowing for a more high-walking posture (semiimproved or semi-erect posture) of this animal in terrestrial habits.

With regard to the protection provided by the dermal shields, available evidence suggests that the arrangement of plates along the body of *M. arrudacamposi* would not have prevented a direct attack by large predators. However, poorly targeted attacks by smaller predators could have been less likely to cause damage due to the presence of this light armour.

Thermoregulation was the most important function of the dermal shield in *M. arrudacamposi*. Living in a hot and arid environment, and in a regime of extreme temperature ranges, the plates served to radiate heat away from the animal, keeping the internal temperature of the body closer to the temperature at the surface. This mechanism is similar to that found in modern crocodile species.

The arrangement of dermal shield osteoderms of *Montealtosuchus* in association with the reduced number of lines of the dorsal shield and the arrangement of lateral osteoderms without joints indicate that this crocodyliform had a light armour. Combining the present results with the former studies of cranial and postcranial structures of peirosaurids and baurusuchids, we conclude that this member of Crocodyliformes was capable of an agile terrestrial locomotion.

Acknowledgements

We thank to the crew of Museu de Paleontologia “Prof. Antonio Celso Arruda Campos”, Antonio Celso de Arruda Campos (in memoriam), Cledinei A. Francisco, Fabiano Vidoi Iori, Deverson da Silva (Pepi), Paulo Gilberto da Rocha Tavares, José Augusto Bugarelli, Angélica Fernandes and Hellen Tavares, for the help in the field and laboratory work. This study was supported by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) and Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ).

References

- Araújo-Júnior, H.I., Marinho, T.S., 2013. Taphonomy of a *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Adamantina formation (Upper Cretaceous, Bauru Basin), Brazil: Implications for preservational modes, time resolution and paleoecology. *Journal of South American Earth Sciences* 47, 90-99.
- Basilici, G., Dal Bo, P., Ladeira, B.F.S., 2009. Climate-induced sediment-palaeosol cycles in a Late Cretaceous dry aeolian sand sheet: Marília Formation (NW Bauru Basin, Brazil). *Sedimentology* 56, 1876-1904.
- Benton, M.J., Clark, J.M., 1988. Archeosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: Benton, M.J. (Ed.), *The Phylogeny and Classification of Tetrapods*, v.1: Amphibians, Reptiles, Birds, pp. 295-338. Systematics Association Special 35A.
- Brazaitis, P., 1987. In: Ross, C.A., Garnett, S. (Eds.), *Identification of Crocodilian Skins and Products*. In: *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Weldon Owen, p. 373.
- Buckley, G.A., Brochu, C.A., Krause, D.W., Pol, D., 2000. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature* 405, 941-944.
- Buffrénil, V., de Clarac, F., Fau, M., Martin, S., Martin, B., Pellé, E., Laurin, M., 2014. Differentiation and growth of bone ornamentation in vertebrates: a comparative histological study among the Crocodylomorpha. *Journal of Morphology* 276, 1-21.
- Clark, J.M., Sues, H.D., Berman, D.S., 2000. A new specimen of *Hesperosuchus agilis* from the Upper Triassic of New Mexico and the interrelationships of basal crocodylomorph archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2, 683-704.
- Carvalho, I.S., Bertini, R.J., 2000. Contexto geológico dos notossúquios (Crocodylomorpha) cretácicos do Brasil. *Revista Geologia Colombiana, Colômbia*.
- Carvalho, I.S., Ribeiro, L.C.B., Avilla, L.S., 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov. a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 7 (4), 975-1002.
- Carvalho, I.S., Campos, A.C.A., Nobre, P.H., 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 8 (1), 11-30.
- Carvalho, I.S., Vasconcellos, F.M., Tavares, S.A.S., 2007. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. *Zootaxa* 1607, 35-46.
- Carvalho, I.S., Gasparini, Z.B., Salgado, L., Vasconcellos, F.M., Marinho, T.S., 2010. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297, 252-262.

- Colbert, E.H., Mook, C.C., 1951. The ancestral crocodylian *Protosuchus*. Bulletin of the American Museum of Natural History 97, 143-182.
- Dias-Brito, D., Musachio, E.A., Castro, J.C., Maranhão, M.S.S., Suarez, J.M., Rodrigues, R., 2001. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil e concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isótopos e estratigráficos. Revue Paléobiologique 20 (1), 245-304.
- Fernandes, L.A., Coimbra, A.M., 1996. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). Anais da Academia Brasileira de Ciências 68 (2), 195-205.
- Fernandes, L.A., Coimbra, A.M., 2000. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). Revista Brasileira de Geociências 30, 717-728.
- Hill, R.V., 2005. Integration of morphological data sets for phylogenetic analysis of Amniota: the importance of integumentary characters and increased taxonomic sampling. Systematic Biology 54, 530-547.
- Hill, R.V., 2014. Osteoderms of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the late cretaceous of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology 30 (s1), 154-176.
- Marinho, T.S., 2006. Osteodermos de crocodylomorfos e dinossauros da Bacia Bauru (Cretáceo Superior). Universidade Federal do Rio de Janeiro, p. 56 Dissertação Mestrado, 2006.
- Marinho, T.S., Ribeiro, L.C.B., Carvalho, I.S., 2006. Morfologia de osteodermos de Crocodylomorfos do sítio paleontológico de Peirópolis (Bacia Bauru, Cretáceo Superior). Anuário do Instituto de Geociências 29 (2), 44-53.
- Marinho, T.S., Carvalho, I.S., 2009. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. Journal of South American Earth Sciences 27, 36-41.
- Milinkovitch, M.C., Manukyan, L., Debry, A., Di-Poï, N., Martin, S., Singh, D., Lambert, D., Zwicker, M., 2013. Crocodile head scales are not developmental units but emerge from physical cracking. Science 339, 78-81.
- Nascimento, P.M., Zaher, H., 2010. A new Baurusuchidae from the Upper Cretaceous of Brazil. Papeis Avulsos de Zoologia 50 (21), 323-361.
- Paula e Silva, F., 2003. Geologia de superfície e hidroestratigrafia do Grupo Bauru no Estado de São Paulo. Universidade do Estado de São Paulo, p. 166 (D.Sc thesis).
- Pough, F.H., Andrews, R.M., Cadle, J.E., Crump, M.L., Savitzky, A.H., Wells, K.D., 2004. Herpetology. Pearson Prentice Hall, p. 726.
- Price, L.I., 1955. Novos crocodylídeos dos arenitos da série Bauru. Cretáceo do Estado de Minas Gerais. Anais da Academia Brasileira de Ciências 27, 487-498.
- Richardson, K.C., Webb, G.J.W., Manolis, S.C., 2002. Crocodiles: Inside Out. A Guide to the Crocodylians and Their Functional Morphology. Surrey Beatty & Sons, 172 p.

- Ross, C.A., Garnett, S., 1989. Crocodiles and Alligators. Facts On File, 240 p.
- Ross, F.D., Mayer, G.C., 1983. On the dorsal armor of the Crocodilia. In: Rhodin, A.G.J., Miyata, K. (Eds.), Advances in Herpetology and Evolutionary Biology. Museum of Comparative Zoology, pp. 305-331.
- Salisbury, S., Frey, E., 2001. A biomechanical transformation model for the evolution of semi-spheroidal articulations between adjoining vertebral bodies in crocodylians. In: Grigg, G.C., Seebacher, F., Franklin, C.E. (Eds.), Crocodylian Biology and Evolution. Surrey Beatty & Sons, pp. 85-134.
- Scheyer, T.M., Sander, P.M., 2004. Histology of ankylosaur osteoderms: implications for systematics and function. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24 (4), 874-893.
- Vasconcellos, F.M., 2006. Descrição do pós-crânio de *Uberabasuchus terrificus* Carvalho, Ribeiro & Avilla, 2004 (Crocodyliformes, Peirosauridae) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru: Inferências morfofuncionais e paleoautoecológicas. Universidade Federal do Rio de Janeiro, p. 174 (MSc. thesis).
- Vasconcellos, F.M., Carvalho, I.S., 2006. Condicionante etológico na tafonomia de *Uberabasuchus terrificus* (Crocodyliformes, Peirosauridae) da Bacia Bauru (Cretáceo Superior). *Geociências* 25 (2), 225-230.

3.2 “PÓS-CRÂNIO DE *Montealtosuchus arrudacamposi* (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) DO TURONIANO-SANTONIANO (CRETÁCEO SUPERIOR) DA BACIA BAURU, BRASIL: INFERÊNCIAS MORFOLÓGICAS E MORFOFUNCIONAIS”

No manuscrito “Pós-crânio de *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Peirosauridae) do Turoniano-Santoniano (Cretáceo Superior) da Bacia Bauru, Brasil: inferências morfológicas e morfofuncionais” foram descritos os ossos da cintura peitoral (escápula e coracóides) e os elementos do esqueleto apendicular anterior (úmeros, rádio, ulna, carpais, radial, ulnar, metacarpos e falanges) de *M. arrudacamposi*, com o intuito de compreender sobre sua postura de locomoção.

Os fósseis em estudo neste trabalho foram mensurados com um paquímetro MAUb-CH Stainless calliper, fita métrica e comparados com materiais de crocodiliformes das famílias Baurusuchidae, Sphagesauridae, Notosuchians, Peirosauridae e Uruguaysuchidae. Posteriormente, os ossos em estudos foram desarticulados virtualmente, utilizando imagens de Tomografia Computadorizada de *M. arrudacamposi* e os softwares Invesalibus e Avizo para preparar as imagens 3D. Com estes mesmos recursos os apêndices dos membros anteriores foram articulados na posição em vida mais plausível.

Os resultados obtidos neste trabalho indicaram que as estruturas do esqueleto apendicular e da cintura peitoral, relativamente delgadas e com cristas bem desenvolvidas, possibilitaria a elevação do corpo de *M. arrudacamposi* do solo conferindo-lhe uma postura dos membros anteriores mais aduzida que os crocodiliformes atuais. A reorganização em 3D demonstrou que a articulação entre a escápula, o coracóide e o úmero, juntamente com os metacarpos mais comprimidos e próximos uns dos outros, possibilitaria a *M. arrudacamposi* hábitos cursoriais em ambientes terrestres (Fig. 8).



Figura 8. Reconstrução artística de *Montealtosuchus arrudacamposi*. Vista lateral esquerda, destacando o seu modo de locomoção mais ereto que os crocodiliformes atuais. (Produzida por Deverson da Silva (Pepi)).

PÓS-CRÂNIO DE *Montealtosuchus arrudacamposi* (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) DO TURONIANO-SANTONIANO (CRETÁCEO SUPERIOR) DA BACIA BAURU, BRASIL: INFERÊNCIAS MORFOLÓGICAS E MORFOFUNCIONAIS

Sandra Aparecida Simionato Tavares^a, Fresia Ricardi Branco^a, Ismar de Souza Carvalho^b, Lara Maldanis^{c,d}

^a Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Instituto de Geociências, Rua João Pandiá Calógeras, 51, Cidade Universitária, 13083-870 Campinas, SP, Brasil

^b Universidade Federal do Rio de Janeiro, Centro de Ciências Matemáticas e da Natureza, Instituto de Geociências, Departamento de Geologia, Cidade Universitária, Ilha do Fundão, Av. Athos da Silveira Ramos, 274, Bloco G, 21941-916 Rio de Janeiro, RJ, Brasil

^c Universidade de São Paulo, Instituto de Física de São Carlos, Av. Trabalhador são-carlense, 400, Pq. Arnold Schmidt, 13566-590 - São Carlos, SP, Brasil

^d Laboratório Nacional de Luz Síncrotron, Centro Nacional de Pesquisas em Energia e Materiais, Rua Giuseppe Máximo Scolfaro, 10.000 - Polo II de Alta Tecnologia de Campinas - Campinas/SP, 13083-970, Campinas, SP, Brasil

Resumo

Montealtosuchus arrudacamposi, um Crocodyliformes Peirosauridae do Cretáceo Superior da Bacia Bauru, foi um animal de hábitos terrestres. Os fósseis analisados neste estudo pertencem à cintura peitoral (escápula e coracóide) e esqueleto apendicular anterior (úmero, rádio, ulna, carpais, radial, ulnar, metacarpos e falanges). Neste estudo inferimos sobre os hábitos de locomoção de *M. arrudacamposi*. Foi realizada a descrição morfométrica, morfofuncional e uma reconstrução 3D dos elementos da cintura peitoral e dos membros anteriores de *M. arrudacamposi*. Para a criação da reconstrução 3D, os ossos correspondentes a este estudo foram desarticulados e articulados virtualmente, para o entendimento da postura da cintura peitoral e dos membros anteriores mais plausível neste crocodiliforme. Os resultados obtidos neste trabalho indicam que as estruturas analisadas aqui apresentam um aspecto relativamente delgado e alongado, possibilitando a interpretação de que *M. arrudacamposi* possuía um porte dos membros anteriores mais esguios que os atuais crocodiliformes. Esta condição possibilitava um caminhar aduzido e hábitos cursoriais, que lhe permitiria peregrinar por ambientes terrestres em busca de suas presas.

Palavras Chave: Biomecânica; Crocodyliformes, *Montealtosuchus arrudacamposi*; Bacia Bauru

1. Introdução

Para compreender o modo de vida de uma espécie, seja vivente ou extinta, é necessário considerar que a estrutura funcional de um sistema biológico passou por transformações evolutivas de otimização. Benton (2010) afirma que há várias formas de pesquisar o comportamento de uma espécie através dos fósseis. Uma delas é avaliar as articulações dos ossos e inferir sobre o formato das extremidades das estruturas preservadas.

Selden (1990), também afirma que por meio da morfologia das estruturas ósseas de vertebrados e das feições preservadas nelas, é possível testar hipóteses sobre a sua funcionalidade. Vários autores (BAKKER, 1971; CHARIG 1972; BONAPARTE, 1986; SENNIKOV, 1987; KISCHLAT, 2000) basearam-se, entre outros aspectos, na graduação em ângulos para determinar a abdução do eixo femural e compreender a postura e locomoção nos tetrápodes. Porém, informações contidas nos ossos dos membros anteriores, como por exemplo, no úmero, também podem fornecer dados com relação à postura dos membros de uma determinada espécie.

Os fósseis do clado Crocodyliformes são bem representados em depósitos sedimentares da Bacia Bauru na região do município de Monte Alto, Estado de São Paulo, Brasil. Dentre eles está *Montealtosuchus arrudacamposi* (CARVALHO et al., 2007), um crocodiliforme da família Peirosauridae que apresenta uma excelente conservação dos elementos ósseos que compõem seu esqueleto. Possui crânio, mandíbula, elementos pós-cranianos e escudo dermal preservados praticamente em posição original (Fig.1).

Neste estudo, foi realizada a descrição morfométrica e morfofuncional dos ossos que compõem a cintura peitoral e elementos apendiculares anteriores de *M. arrudacamposi*, para compreensão dos seus hábitos de locomoção.

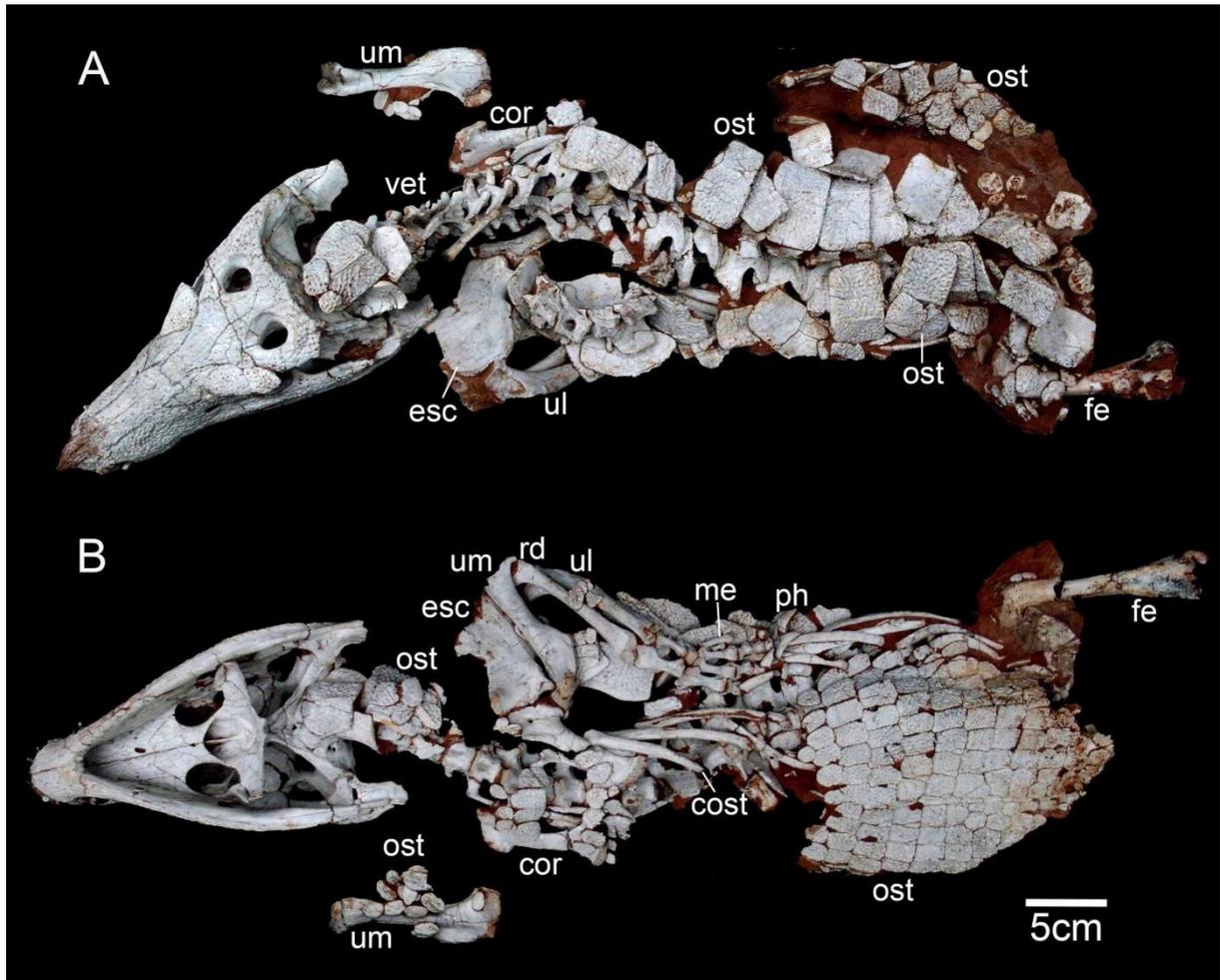


Figura 1. *Montealtosuchus arrudacamposi* (MPMA- 16-0007/04). **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. Abreviações: esc,escápula; fe, fêmur; um, úmero; rd,rádio; ul, ulna; me, metacarpo; ph, falanges; cor, coracóide;vet, vértebra.

2. Contexto Geológico

A Bacia Bauru está situada na região centro-sul da Plataforma Sul-Americana distribuindo-se nos estados de São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Goiás e região nordeste do Paraguai, somando uma área de aproximadamente 370.000 Km², entre as latitudes 18° S e 24° S e longitude 47° W e 56° W (Fernandes & Coimbra, 1996). Está dividida em duas unidades litoestratigráficas: Grupo Caiuá (formações Rio Paraná, Goio Erê e Santo Anastácio) e Grupo Bauru (formações Adamantina, Uberaba e Marília) (FERNANDES, 1998; DIAS-BRITO et al., 2001).

O preenchimento sedimentar formado pelo Grupo Bauru corresponde a depósitos terrestres. É composto por sedimentos fluviais (Formações Adamantina e Uberaba) e aluviais (Formação Marília) (FERNANDES e COIMBRA, 2000). Na região de Monte Alto

afloram duas unidades litoestratigráficas do Grupo Bauru: Formação Adamantina e Formação Marília.

De acordo com Carvalho e Bertini (2000), o paleoclima da Formação Adamantina é caracterizado como quente com chuvas e enchentes torrenciais. Basilici et al. (2009) afirmam, com base no estudo de paleossolos, que a Formação Marília foi caracterizada durante o Cretáceo Superior por clima semi-árido.

Segundo Carvalho et al. (2010), um clima árido ou um clima sazonal, quente e seco, alternado com períodos mais úmidos, poderia ter influenciado no domínio de crocodilianos com formas diversificadas no Gondwana durante o Cretáceo. Dentre os crocodiliformes do Gondwana está *M. arrudacamposi*. Os fósseis deste animal foram encontrados em rochas do Turoniano-Santoniano (Cretáceo Superior) da Bacia Bauru, Grupo Bauru, Formação Adamantina na região da cidade de Monte Alto, estado de São Paulo, Brasil (Fig.2).

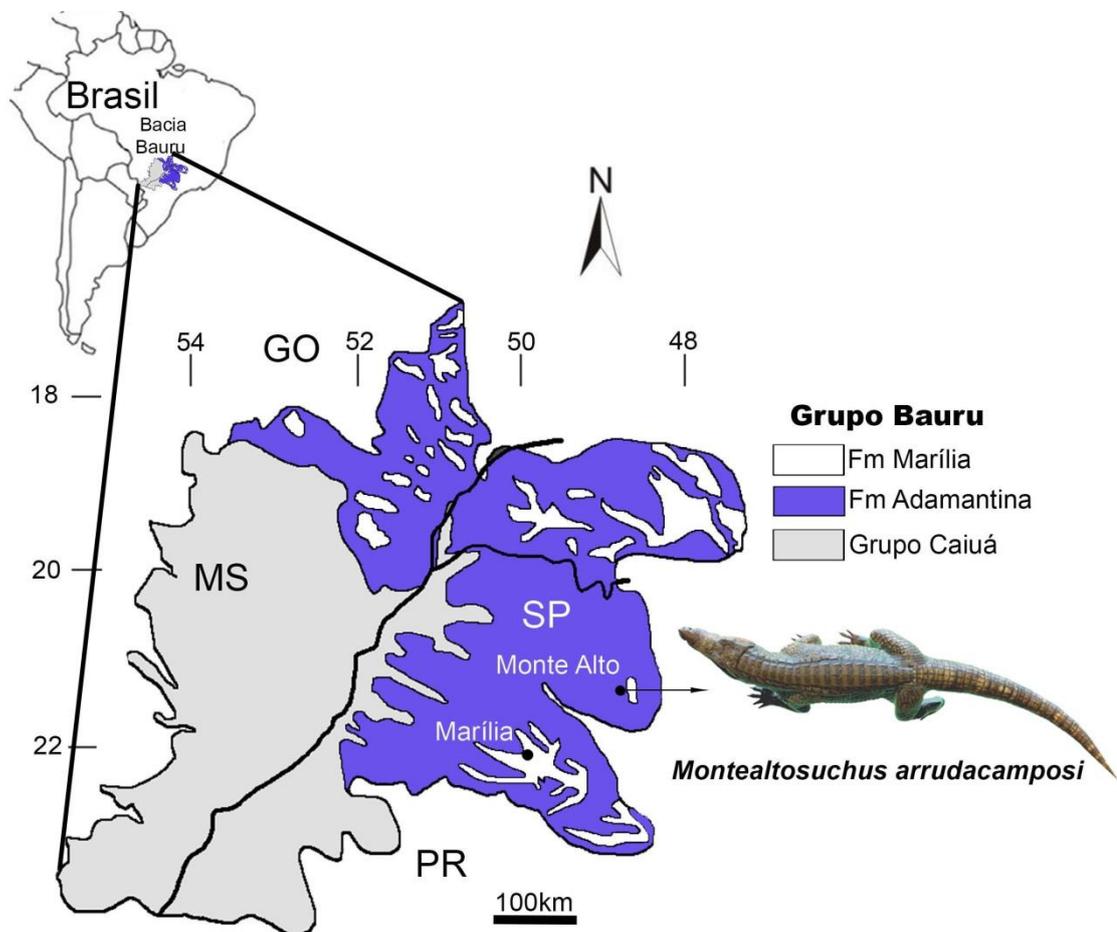


Figura 2. Mapa Geológico da Bacia Bauru (modificado de FERNANDES e COIMBRA, 1996)

3. Materiais e Métodos

Os fósseis analisados neste trabalho foram: coracóides – direito e esquerdo e escápula esquerda (cintura peitoral); úmeros- direito e esquerdo, rádio, ulna, carpais, radial, ulnar, metacarpos e falanges esquerdos (esqueleto apendicular anterior) do holótipo de *M. arrudacamposi* (Fig. 3B). Este espécimen compõe o acervo do Museu de Paleontologia “Prof. Antonio Celso de Arruda Campos”, situado na cidade de Monte Alto-SP, com número de registro MPMA-16-0007/04. Foram mensurados com um paquímetro MAUb-CH Stainless calliper e fita métrica.

Os elementos da cintura peitoral e esqueleto apendicular anterior de *M. arrudacamposi* foram comparados com estruturas pós-cranianas dos crocodiliformes *Junggarsuchus sloani* Clark et al., 2004; *Uberabasuchus terrificus* Carvalho et al., 2004; *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho et al., 2005; *Baurusuchus albertoi* Nascimento e Zaher, 2010; *Stratiotosuchus maxhechti* Campos et al., 2001; *Pissarrachampsia sera* Montefeltro et al., 2011; *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896; *Araripesuchus tsangatsangana* Turner, 2006; *Simosuchus clarki* Buckley et al., 2000; *Mariliasuchus amarali* Carvalho e Bertini, 1999; *Armadosuchus arrudai* Marinho e Carvalho, 2009; *Yacarerani boliviensis* Novas et al., 2009; *Caipirasuchus montealtensis* (ANDRADE e BERTINI, 2008), descritas em: Clark et al. (2004); Vasconcellos (2006); Vasconcellos et al. (2007); Nascimento e Zaher (2010); Riff e Kelner (2011); Godoy et al. (2016); Pol (2005); Turner (2006); Sertich & Groenke (2010); Nobre e Carvalho (2013); Marinho e Carvalho (2009); Leardi et al. (2015); Iori et al. (2016).

Os termos utilizados para a nomenclatura anatômica da osteologia são os mesmos que os utilizados nos trabalhos de Mook (1921), Romer (1956), Richardson et al. (2002) e Buckley e Brochu (1999), Hoffstetter e Gasc (1973), Tarsitano (1982). Para designar padrões posturais e locomotores foi utilizada a proposta de von Huene (1913).

O holótipo de *M. arrudacamposi* foi tomografado no Instituto de Radiologia-Faculdade de Medicina de São Paulo USP, Brasil, no tomógrafo Discovery CT750 HD CT, GE Health Systems, Milwaukee, EUA. As imagens de CT foram segmentadas no software InVesalius 3.0 desenvolvido na Divisão de Tecnologias Tridimensionais, Centro de Tecnologia da Informação Renato Archer, Campinas, São Paulo, Brasil e no Laboratório Nacional de Luz Síncrotron (LNLS), CNPEM, Campinas, Brasil, utilizando-se o programa Avizo 9.0, da FEI Visualization Sciences Group, um software que permite separar as

estruturas fossilizadas de sua matriz a partir do contraste gerado por sua diferença de densidade.

Após a segmentação das fatias da CT, foram gerados modelos 3D das estruturas (Fig. 3) possibilitando, assim, a reorganização dos ossos colocando-os na posição mais correta, de acordo com as informações morfológicas presentes nos fósseis.

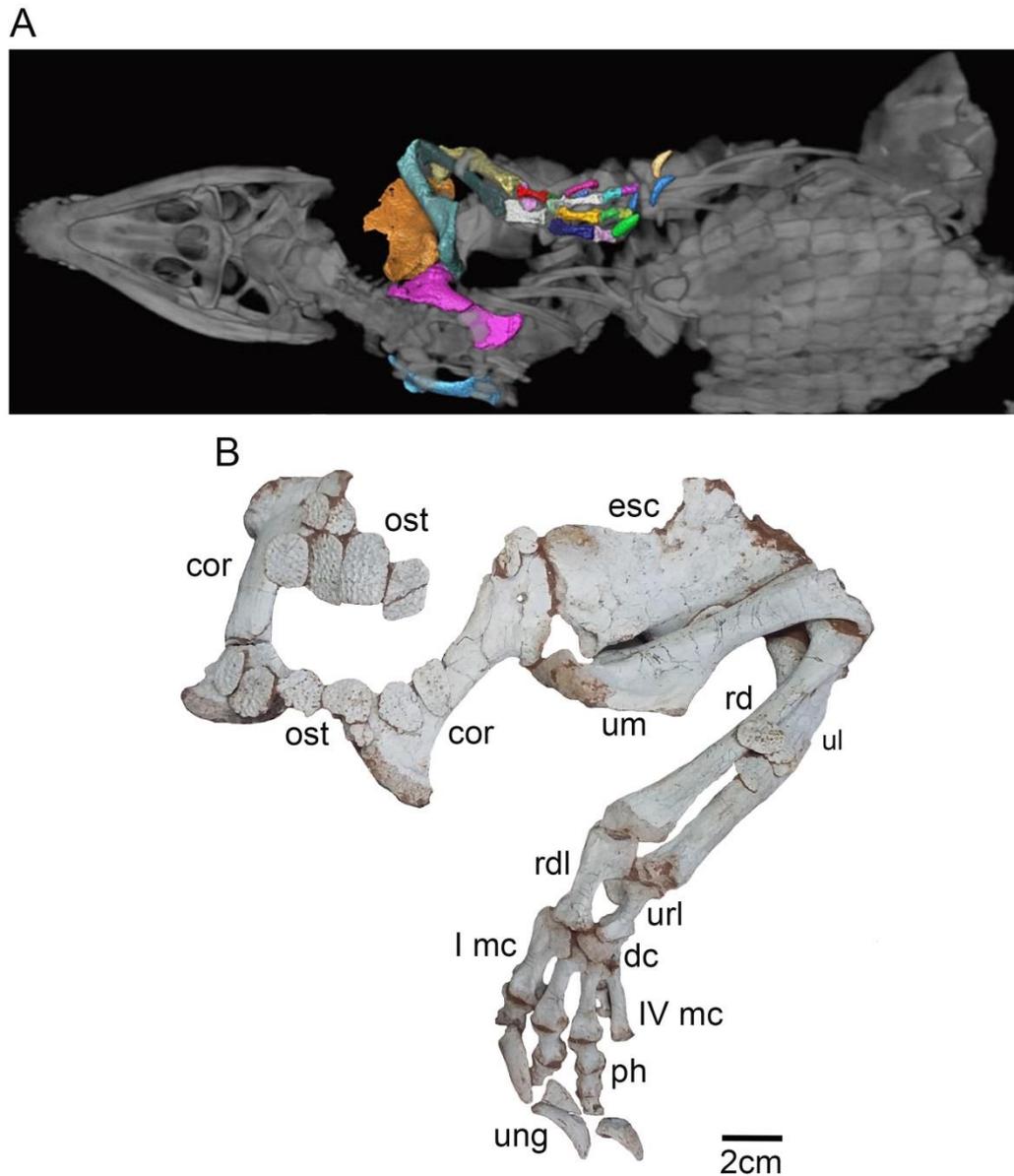


Figura 3. Cintura Peitoral e Esqueleto Apendicular de *Montealtosuchus arrudacamposi* (MPMA- 16-0007/04). **A**, Imagem tomográfica com os elementos ósseos em estudo destacados. **B**, identificação dos ossos fossilizados. Abreviaturas: **cor**, coracoide; **ost**, osteodermos peitorais; **esc**, escápula; **um**, úmero; **rd**, radio; **ul**, ulnar; **url**, ulnar; **dc**,carpo distal; **mc**, metacarpus; **ph**, falanges e **ung**, falange ungueal.

4 Resultados

4.1 Escápula

Somente a escápula esquerda, com cerca de 90 mm de comprimento, está preservada no holótipo de *M. arrudacamposi*. Possui uma expansão anteroposteriormente originando a lâmina escapular. Esta estrutura é bem fina com aproximadamente 1 mm de espessura. Em vista lateral observa-se uma constrição mais evidente na porção distal da escápula. A concavidade posterior é posicionada posteriormente na extremidade distal.

Em vista lateral há duas cristas evidenciadas, uma lateroanteriormente na porção distal e a outra lateroposteriormente com origem na extremidade proximal, sendo mais evidente na extremidade distal. Há uma concavidade bem definida em vista medial, na porção mais distal. A cavidade glenoidal é côncava e localizada ventralmente na porção distal da escápula (Fig.4).

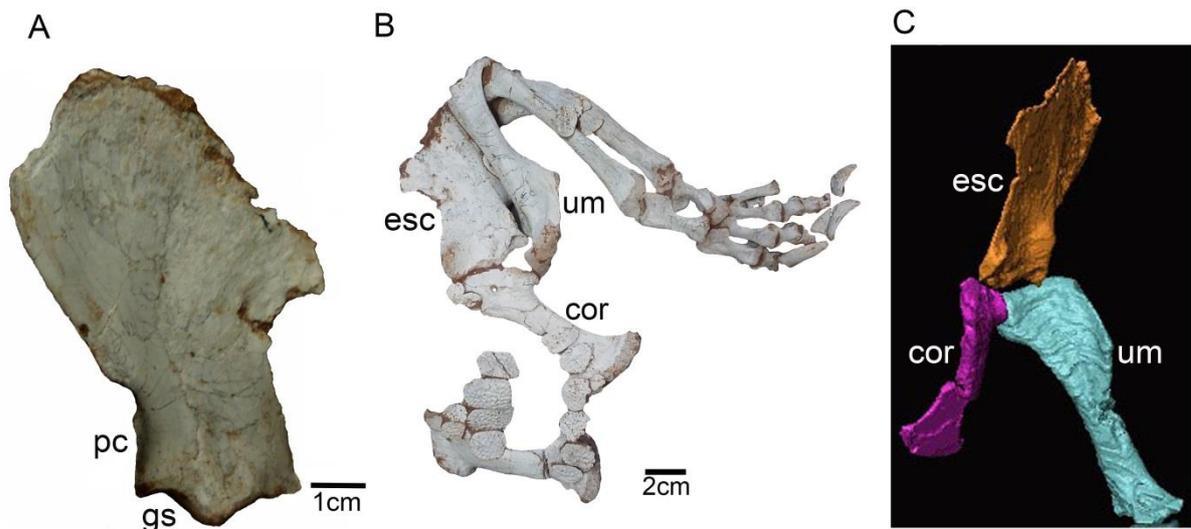


Figura 4. Escápula esquerda de *Montealtosuchus arrudacamposi* (MPMA- 16-0007/04). **A**, vista medial. **B**, posição em que os ossos em estudos foram preservados e vista lateral da escápula. **C**, vista anterior - possível posição correta da escápula (escápula articulada ao coracóide e úmero). Abreviações: gs, superfície glenóide; pc, concavidade posterior; esc, escápula; cor, coracóide; um, úmero.

4.2 Coracóides

Os coracóides direito e esquerdo foram preservados em posição original, ligados por um conjunto de osteodermos, tanto na porção proximal como na distal, que compõem o escudo dermal peitoral de *M. arrudacamposi* (Tavares et al., 2015). Possuem aproximadamente 80 mm de comprimento e apresenta concavidade posterior na região da diáfise.

Em ambos coracóides o foramen coracóide está conservado na extremidade central proximal. A superfície de contato com a escápula é relativamente plana e a superfície glenoidal é orientada posteromedialmente. A superfície articular umeral é levemente côncava. Medialmente, abaixo da superfície de articulação do úmero, existe um sulco bem pronunciado (sulco posterior). Há uma expansão distal do coracóide (Fig. 5).

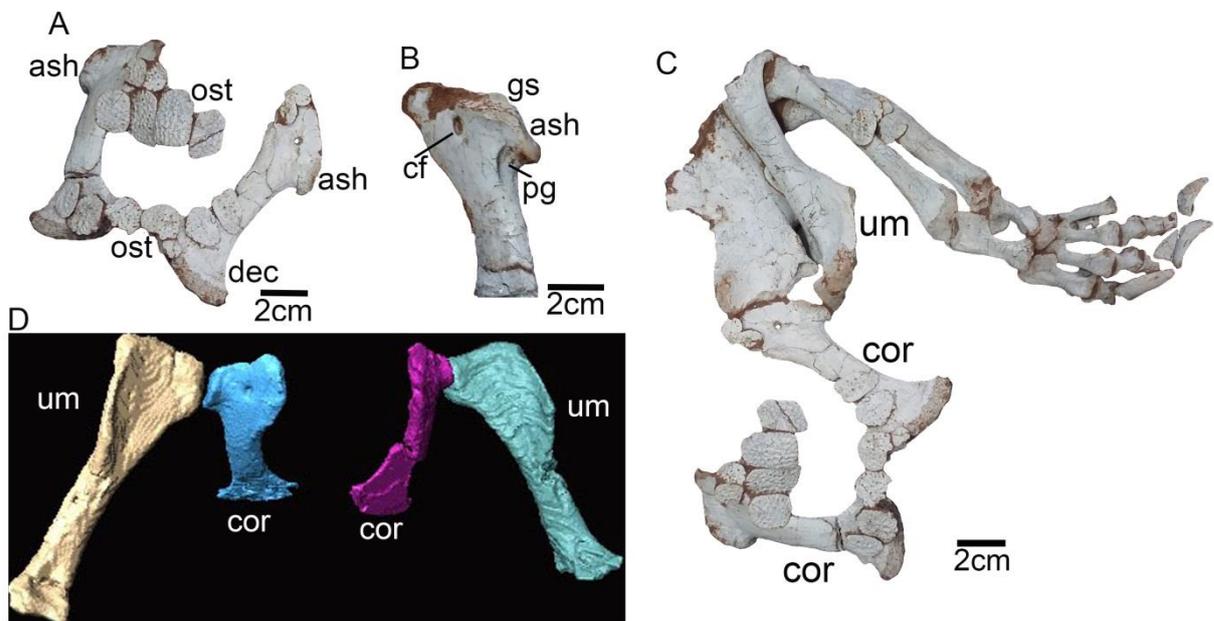


Figura 5: Coracóides de *Montealtosuchus arrudacamposi* (MPMA- 16-0007/04). **A**, coracóides direito e esquerdo em vista lateral, unidos pelos osteodermos peitorais. **B**, vista medial do coracóide direito. **C**, posição em que os ossos em estudos foram preservados. **D**, vista anterior - possível posição correta dos coracóides (coracóides articulados aos úmeros). Abreviações: ash, superfície articular umeral; cf, foramen coracóide; dec, expansão distal do coracóide; gs, superfície glenóide; pg, sulco posterior; cor, coracóide; um, úmero.

4.3 Úmero

Ambos os úmeros de *M. arrudacamposi* estão preservados, porém o esquerdo está danificado na epífise distal. O úmero esquerdo está preservado acoplado ao coracóide e à escápula, porém, deslocado da sua posição original. Possuem aproximadamente 110 mm de comprimento

Em vista lateral exhibe um formato sigmoidal. A extremidade proximal é expandida lateromedialmente e ocorre uma concavidade atenuada em vista anterior. A superfície de articulação com a cavidade glenóide (cabeça do úmero) é convexa.

A crista deltopeitoral se desenvolve dorsolateralmente estendendo-se distalmente até o início da diáfise. Em vista posterior ocorre uma depressão na extremidade proximal.

A diáfise do úmero de *M. arrudacamposi* é cilíndrica com aproximadamente 40 mm de comprimento e 15 mm de diâmetro. A extremidade distal está preservada no úmero direito. Há uma concavidade acentuada anterodistalmente. Os epicôndilos lateral e medial são convexos, projetados anteriormente e separados por uma concavidade (Fig. 6)

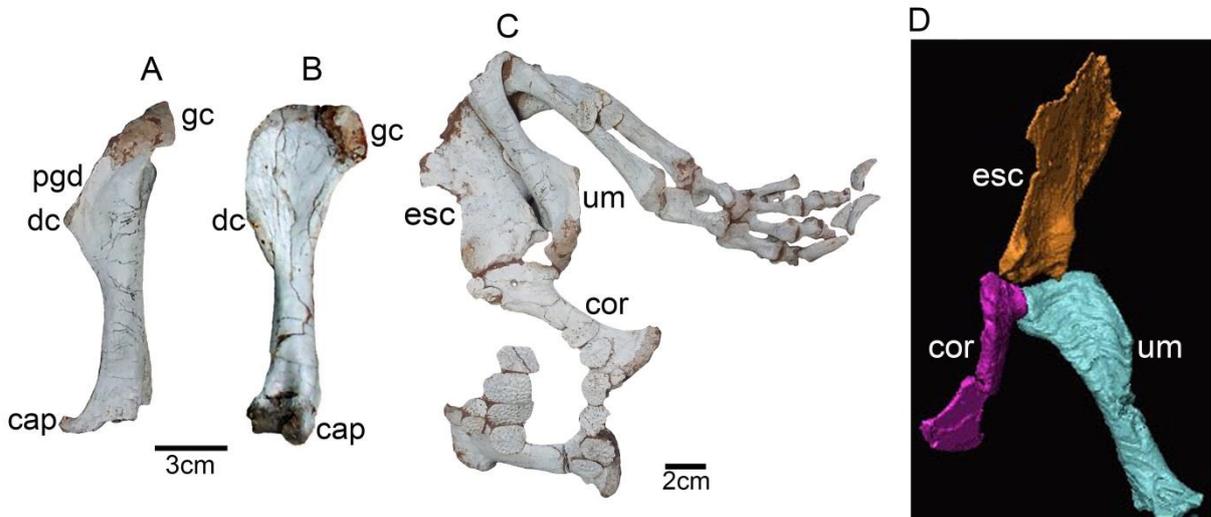


Figura 6. Úmeros *Montealtosuchus arrudacamposi* (MPMA- 16-0007/04). **A**, úmero esquerdo em vista lateroanterior. **B**, úmero direito em vista anterior. **C**, posição em que os ossos em estudos foram preservados. **D**, vista anterior - possível posição correta do úmero (úmero articulado a escápula e coracóide) Abreviações: cap, epicôndilo posterolateral; dc, crista deltoide; gc, condilo glenohumeral; pdg, sulco deltoide posterior; esc, escápula; cor, coracóide; um, úmero.

4.4 Ulna

A ulna de *M. arrudacamposi* está articulada ao rádio. Apenas a ulna esquerda, com aproximadamente 100 mm de comprimento, está preservada. Lateralmente tem um discreto formato sigmoidal. A extremidade proximal em seção transversal, é elíptica. Em vista posterior, a extremidade proximal está danificada e o olécrano não foi preservado. A diáfise mede 80 mm e dois terços dela, a partir da epífise proximal, é bem achatada. No restante do seu comprimento a diáfise torna-se mais cilíndrica. A epífise distal também está danificada (Fig. 7)

4.5 Rádio

Somente o rádio esquerdo está preservado neste espécime. Apresenta o mesmo comprimento da ulna (100 mm). As epífises não foram preservadas completamente, porém, é possível observar uma expansão medialmente tanto na extremidade proximal quanto na distal.

A primeira metade da diáfise, na porção mais proximal, é circular. No entanto, em direção à extremidade distal torna-se comprimida. Em vista anterior, observa-se um osteodermo do escudo apendicular (Tavares et al., 2015) sobre a diáfise (Fig.7).

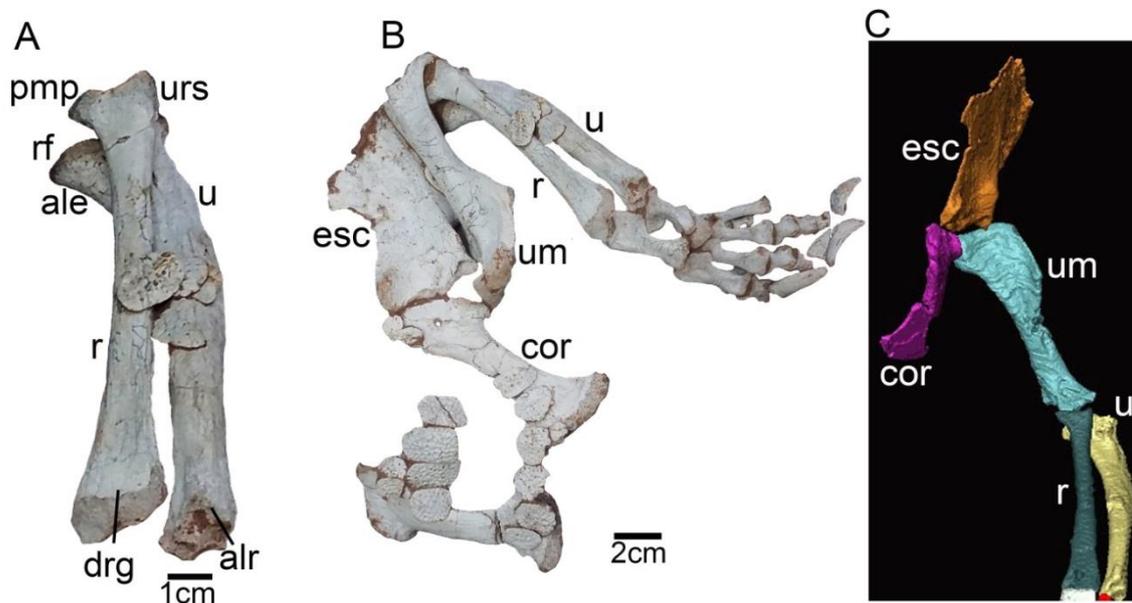


Figura 7. Rádio e ulna esquerda de *Montealtosuchus arrudacamposi* (MPMA- 16-0007/04). **A**, vista anterior. **B**, posição em que os ossos em estudos foram preservados. **C**, vista anterior - possível posição correta do rádio e da ulna (articulados ao úmero). Abreviações: ale, expansão anterolateral; alr, protuberância anterolateral de contato com o rádio; drg, sulco distal radial; pmp, processo posteromedial; r, rádio; rf, faceta radial; u, ulna; urs, superfície ulnar radiohumeral; esc, escápula; cor, coracóide; um, úmero; r, rádio; u, ulna.

4.6 Autopódio Dianteiro

Os ossos que compõe a pata dianteira (radial, ulnar, pisiforme, carpos, metacarpos e falanges) estão bem preservados e, praticamente, em posição de vida (Fig. 8).

4.6.1 Radial

O radial mede 30 mm articula-se com a epífise distal do rádio. A epífise radial proximal é bem expandida medialmente. As superfícies articulares proximais e distais são côncavas, sendo que a proximal apresenta uma concavidade um pouco definida que a distal. Dorsomedialmente, tanto na extremidade proximal como na distal, existe uma superfície para a articulação deste osso na extremidade distal da ulna e côndilos do ulnar (Fig. 8).

4.6.2 Ulnar

O ulnar é um terço menor que o radial. A superfície de articulação da epífise proximal é plana e pouco desenvolvida. Articula-se medialmente à epífise proximal do radial e lateralmente à epífise distal da ulna. A epífise distal é bem expandida lateralmente e medialmente. Em vista dorsal, está em contato com a porção medialdistal da epífise do radial. Ventralmente articula-se com a região dorsal do carpo distal e porção proximal do pisiforme (Fig. 8).

4.6.3 Pisiforme

O pisiforme é um osso que se articula proximalmente à ulna e medialmente ao ulnar. É expandido lateromedialmente na porção distal, formando uma superfície com aspecto ligeiramente côncavo. Anteriormente está em contato com a diáfise e extremidade proximal do ulnar e do radial (Fig. 8).

4.6.4 Carpos

Em *M. arrudacamposi* o carpo proximal está preservado abaixo do carpo distal. A extremidade proximal está articulado dorsalmente na região ventrolateral do ulnar e a distal articula-se ao IV dígito. Em vista lateral é achatado (Fig. 8).

O carpo distal é um osso pequeno, com aproximadamente 10 mm de diâmetro. É arredondado dorsalmente articulando-se na porção ventromedial da epífise distal do ulnar. Ventralmente é achatado e articulado às epífises proximais dígitos II e III (Fig. 8).

4.6.5 Metacarpos

Estão preservados apenas quatro dos cinco metacarpos presente nos crocodiliforme. Possuem aproximadamente 25 mm de comprimento. Os dígitos I, II e III são expandidos e convexos nas extremidades proximais e o dígito IV, é mais retilíneo no seu comprimento. Na extremidade distal, na face dorsal e lateral de cada metacarpo, há um sulco. Na superfície distal os côneilos, para a articulação das falanges proximais, localizam-se medial e lateralmente (Fig. 8).

4.6.6 Falanges

Somente nove falanges estão preservadas compondo a fórmula (2, 3, 4, ?, ?). As falanges dos dígitos I, II e III foram preservadas. Possuem a forma de ampulheta (log-glass) e são curtas. As falanges proximais são as maiores desta série de ossos, com aproximadamente 10 mm, sendo as do dígito I e II praticamente do mesmo tamanho, tornando-se menor no dígito III (8 mm). A falange medial do dígito I e II, são menores (5 mm) que as mais proximais. A falange mais distal do dígito III possui 3 mm, porém, a falange menor, em diâmetro, está deslocada e encontra-se preservada entre os dígitos III e IV. Provavelmente, pertence ao dígito IV ou V, que não possuem nenhuma falange preservada em posição natural.

As extremidades proximais das falanges são côncavas e as distais, convexas, formando a superfície de articulação entre elas. Cada falange possui uma cavidade arredondada lateralmente.

Os dígitos I, II e III apresentam as falanges ungueais preservadas. Estas se articulam dorsalmente na falange que a antecede. A falange ungueal do dígito I é maior (20 mm) que a do dígito II e III. Todas possuem uma curvatura dorsalmente que lhes dá a forma de uma foice. São lateralmente achatadas e convexas. As falanges dos dígitos II e III apresentam uma concavidade maior que a do dígito I. As pontas das falanges são afiadas (Fig. 8, 9).

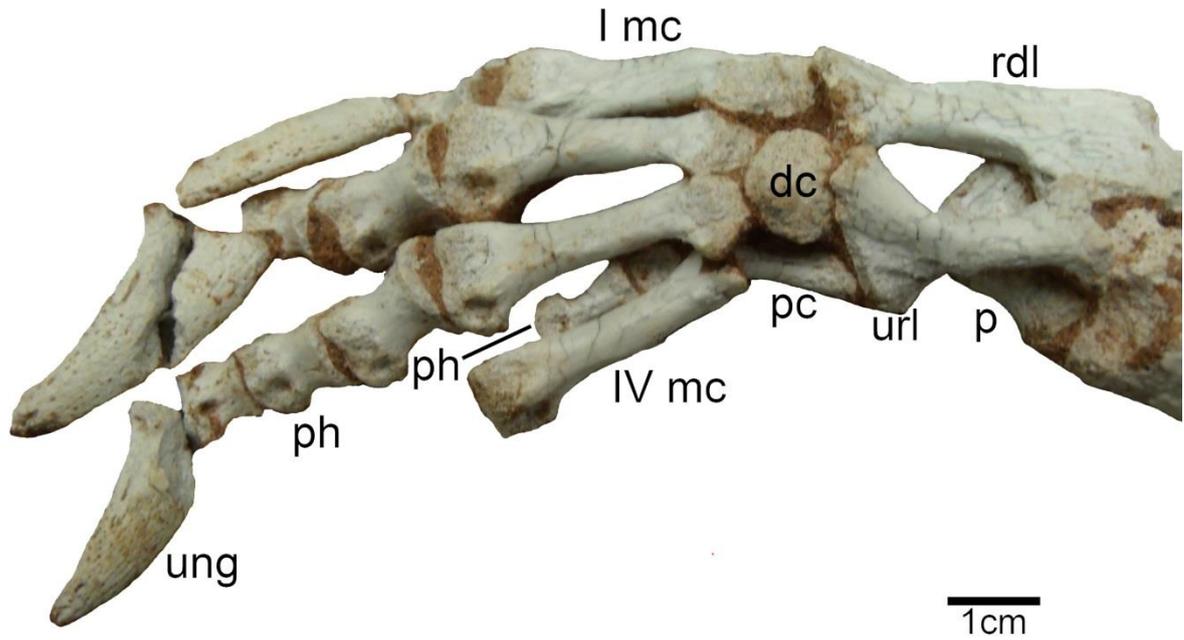


Figura 8. Pata anterior de *Montealtosuchus arrudacamposi* (MPMA- 16-0007/04. Carpos, Metacarpos e Falanges. Abreviações: dc, carpal distal; mc, metacarpal; p, pisiforme; ph, falange; rdl, radial; ulr, ulnar; ung, ungueal.

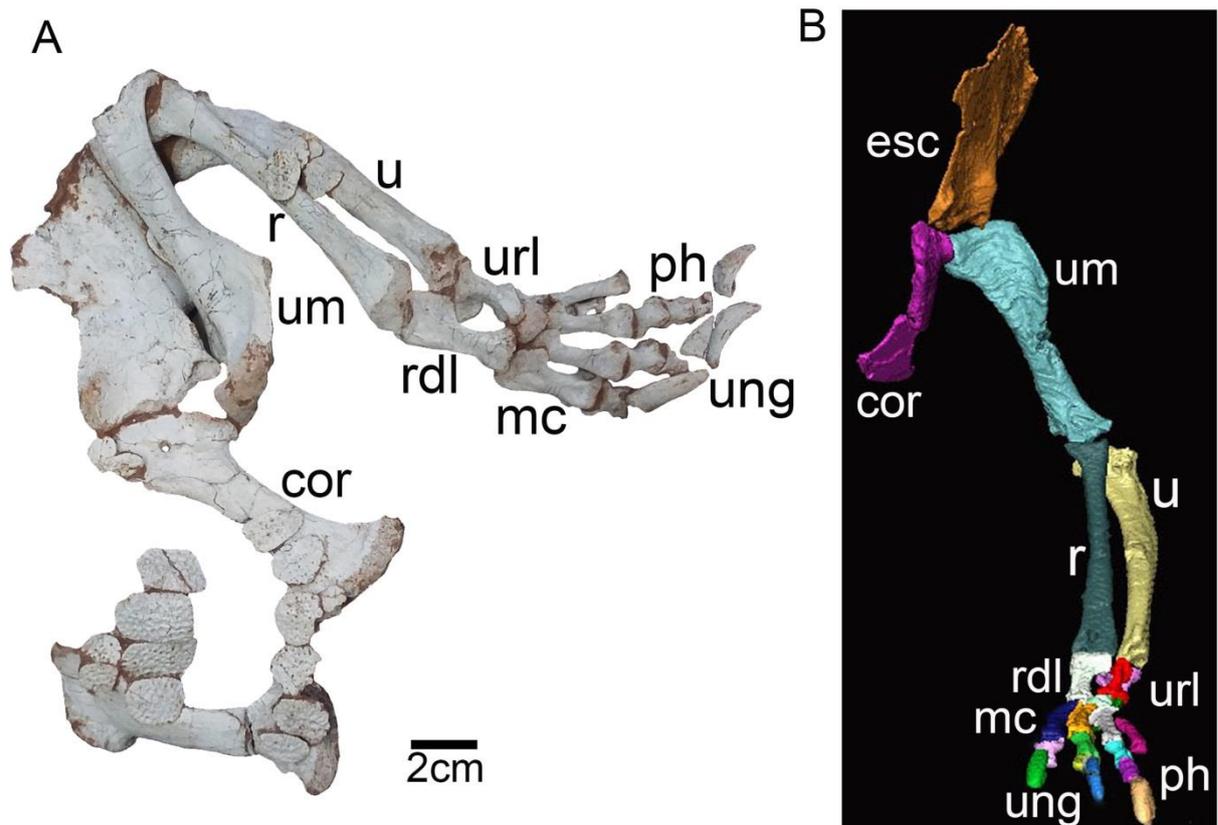


Figura 9. A, posição em que os ossos em estudos foram preservados em *Montealtosuchus arrudacamposi* (MPMA- 16-0007/04. B, vista anterior - possível posição correta do autopódio dianteiro.

5. Discussão

5.1 Inferências morfológicas

Com base nas informações das estruturas preservadas nos ossos da cintura peitoral e esqueleto apendicular de *M. arrudacamposi* é possível sugerir que este crocodiliforme se locomovia por meio de caminhada alta (elevação do tronco e membros abaixo do corpo). Segundo Briton (2005), esta também é uma característica descrita para os crocodiliformes viventes, que além da caminhada alta se locomovem, em ambientes terrestres, por meio de galope (que impulsiona os membros alternadamente ao ar) e rastejamento (que possibilita o contato do tronco com o solo e os membros posicionados lateralmente).

De forma geral a escápula de *M. arrudacamposi* é similar à descrita por Carvalho et al. (2004) para *Uberabasuchus terrificus* e difere de *Armadilosuchus arrudai* descrita por Marinho e Carvalho (2009) que possui a mesma largura que a altura. Possui a lâmina escapular expandida anteroposteriormente, diferenciando-se dos padrões descritos para os crocodilos vivente (MEERS, 2003). É bem mais fina que as de *Baurusuchus albertoi* e *Mariliasuchus amarali*, conforme as descrições apresentadas por Nascimento e Zaher (2010) e Carvalho e Bertini (1999).

A concavidade posterior posicionada posteriormente na extremidade distal em *M. arrudacamposi*, também é demonstrada em *B. albertoi*. Em *Simosuchus clarki* e *M. amarali* esta concavidade não é evidenciada.

Segundo Leardi et al. (2015), a extremidade distal da escápula de *Yacarerani boliviensis* tem um aspecto assimétrico em vista lateral, com a extremidade anterior mais projetada e proximalmente localizada do que a extremidade posterior. Em *S. clarki* e *M. amarali* também ocorre esta característica, porém, em *M. arrudacamposi* esta extremidade não é muito pronunciada.

Em *U. terrificus*, *B. albertoi*, *S. clarki*, *M. amarali*, *Y. boliviensis*, *C. montealtensis*, tal como em *M. arrudacamposi*, os coracóides são mais expandidos na porção distal que na proximal. O foramen coracóide nestes crocoliliforme é circular, porém em *C. montealtensis* é mais comprimido.

A superfície articular para a escápula em *N. terrestris* tem um formato triangular e, em *S. clarki* e *M. amarali*, é curvilínea. *Y. boliviensis* possui esta superfície em forma de 'L'. Esta superfície em *M. arrudacamposi* é reta assim como em *B. albertoi*.

Nos coracóides de *U. terrificus* a superfície glenóide não foi preservada. Em *B. albertoi*, *S. clarki*, *Y. boliviensis* está orientada posterolateralmente. *S. maxhechti* mostra um processo glenoidal posteroventralmente. Em *C. montealtensis* está voltada lateroventralmente.

Em *M. arrudacamposi* a superfície glenoidal é orientada posteromedialmente. A superfície articular umeral é ampla e convexa em *S. maxhechti*, plana em *M. amarali* e levemente côncava em *M. arrudacamposi*.

Em vista lateral exhibe um formato sigmoidal como em *B. albertoi*, *N. terrestris*, *M. amarali*. A extremidade proximal é expandida lateromedialmente e ocorre uma concavidade atenuada em vista anterior. A superfície de articulação com a cavidade glenóide (cabeça do úmero) é convexa lateromedialmente como em *B. albertoi*.

A crista deltopeitoral se desenvolve dorsolateralmente estendendo-se distalmente até o início da diáfise, diferenciando-se de *B. albertoi* e *S. maxhechti* que expande anteriormente. Em *M. amarali* e *N. terrestris* esta crista é ligeiramente desenvolvida e não exhibe um desvio medial marcada. É similar à de *U. terrificus* e *A. tsangatsangan* sendo que, neste último, se estende distalmente por cerca de um terço do comprimento do úmero.

Em vista posterior ocorre uma depressão na extremidade proximal, porém, não é marcadamente circular como em *S. maxhechti*, *N. terrestris*, *M. amarali*, *Y. boliviensis*, *C. montealtensis*.

A diáfise do úmero de *M. arrudacamposi* é cilíndrica com aproximadamente 40 mm de comprimento e 15 mm de diâmetro. A extremidade distal está preservada no úmero direito, porém, está danificada na parte mais periférica da epífise distal no úmero esquerdo. Há uma concavidade acentuada anterodistalmente. Os epicôndilos lateral e medial são convexos, projetados anteriormente e separados por uma concavidade. As características descritas para a extremidade distal do úmero de *M. arrudacamposi* também estão presentes em *U. terrificus*, *B. albertoi*, *N. terrestris*, *A. tsangatsangan*, *S. clarki* e *M. amarali*.

De forma geral a ulna de *M. arrudacamposi* é similar à ulna de *B. albertoi* e *P. sera*. A extremidade proximal difere da de *S. clarki*, sendo mais posteriormente inclinada em sentido ao rádio. A diáfise achatada e mais comprimida que em *B. albertoi* e *M. amarali*. O rádio de *M. arrudacamposi* é um osso reto e alongado como em outros crocodiliformes (ex: *U. terrificus*, *B. albertoi* e *M. amarali*).

De acordo com Vasconcellos (2006), o radial e ulnar de *U. terrificus* são expandidos nas extremidades distal e proximal e apresentam corpos relativamente longos, estreitos e subcirculares em seção transversal. *M. arrudacamposi* também apresenta estas características para o radial e o ulnar.

Assim como em *M. arrudacamposi*, o ulnar de *B. albertoi* é menor que o radial, a extremidade distal é mais expandida do que a extremidade proximal e tem uma forma

triangular, devido a um prolongamento anterior estreito. Esta forma também é descrita por Vasconcelos (2006) para *U. terrificus*.

Vasconcelos (2006) descreveu para *U. terrificus* e Nascimento e Zaher (2010) para *B. albertoi* apenas o carpo distal, que também está preservado em *M. arrudacamposi*. A superfície articular com o ulnar é arredondada e a de contato com os metacarpos é côncava. Em *U. terrificus*, está em contato direto com III e IV. Em *B. albertoi*, o contato do carpo distal é com III, IV e V metacarpos. Em *M. arrudacamposi* está em contato apenas com o II e III dígito.

Estão preservados apenas quatro (I, II, II, IV) dos cinco metacarpos presente nos crocodilianos (Romer, 1956). São moderadamente curtos comparados aos de *B. albertoi*. Assemelham-se mais com os de *U. terrificus*, que são moderadamente alongados e robustos. Tanto nos peirosaurídeos, *M. arrudacamposi* como *U. terrificus* como em *B. albertoi*, a maior expansão na porção proximal ocorre no dígito I. Todos possuem uma expansão distal que permite a articulação das falanges proximais.

Em *M. arrudacamposi* foi preservada uma falange deslocada, que está entre os dígitos III e IV, e nove falanges articuladas distribuídas da seguinte forma: dígitos I-2, II-3, III-4, IV-?, V-?. Esta fórmula difere daquela descrita por Vasconcelos, 2006, para *U. terrificus* (3-4-5-3-?) mas, é idêntica para os dígitos I,II e III de *B. albertoi* (2-3-4-4-3). Em *M. arrudacamposi* as falanges proximais dos metacarpos I e II são as mais robustas. Esta condição ocorre também em *U. terrificus*. Assim como em *B. albertoi*, há um decréscimo no comprimento da falange proximal para as distais.

As falanges ungueais estão presentes nos dígitos I, II e III de *M. arrudacamposi* assim com em *U. terrificus* e *B. albertoi*. De acordo com Vasconcelos (2006), as garras de Baurusuchidae são robustas e quase duas vezes mais curvas do que a garra de *U. terrificus* que são delgadas e apresentam bordas ventrais laminadas. As falanges ungueais de *M. arrudacamposi* são similares às do *U. terrificus*, porém, não aparentam articular-se lateralmente entre si, como sugere Vasconcelos (2006).

5.2 Inferências morfofuncionais

Na análise morfofuncional das estruturas pós-cranianas de paleovertebrados, com o intuito de compreender os hábitos de locomoção de um animal, as superfícies de sustentação precisam ser avaliadas, pois a maneira como elas são construídas torna-se um aspecto importante no entendimento da articulação de um determinado conjunto de ossos. Vasconcelos (2006) afirma que o apêndice locomotor anterior é uma importante estrutura colunar de suporte e equilíbrio em animais terrestres quadrúpedes.

Para Clark et al. (2004), a conformação do ombro e do punho e a redução no tamanho dos dígitos externos podem ser indicativos de que os membros anteriores posiciona-se diretamente sob o corpo. Estes autores analisaram os fósseis da cintura peitoral e membros anteriores de *Junggarsuchus sloani* e concluíram que o úmero dele é diferente de qualquer outro Crocodylomorpha, pois, possui a cabeça hemisférica bem desenvolvido que se projeta perpendicularmente ao eixo, com uma superfície de articulação proximal convexa.

Clark et al. (2004) acreditam que a cabeça do úmero convexa articulava-se com a côncava cavidade escapular glenoidal e ter sido sustentada anteriormente pelo coracoide, o que poderia indicar que o eixo do úmero era vertical. Esta posição é classificada por von Huene (1913) como aduzida, aquela em que o animal assume a posição do corpo mais verticalizada, mais perpendicular ao substrato e posicionado sob o tronco (BERMAN e HENRICI, 2003; BLOB, 2001).

Neste estudo observamos que as características descritas por Clark et al. (2004) também estão presentes no coracóide e úmero de *M. arrudacamposi*. Neste crocodiliforme a superfície glenoidal é orientada posteromedialmente e a cabeça do úmero, que se articula com a cavidade glenoidal, é convexa. Estes atributos em conjunto com a reorganização 3D dos ossos em estudo, colocando-os em sua posição original, mostram uma posição verticalizada do membro anterior deste crocodiliforme.

Os elementos longos dos apêndices anteriores de *U. terrificus* são em geral retilíneos e robustos com superfícies articulares e condilos bem desenvolvidos, semelhantes aos de *M. arrudacamposi*. Segundo Vasconcelos (2006) os Peirosauridae poderiam ter uma postura mais parasagital em terra do que aquela apresentada pelos Crocodyliformes recentes e maior capacidade de deslocamento terrestre devido à morfologia dos apêndices, principalmente, os posteriores.

Vasconcelos et al. (2007), analisaram os ossos apendiculares de *B. salgadoensis* e concluíram que são estruturas longas e corpulentas. Nos ossos apendiculares anteriores as facetas articulares são grandes e quase retas. Estes aspectos sugerem uma postura mais ereta

para este crocodiliforme. *M. arrudacamposi* também possui ossos apendiculares alongados, porém, a faceta articular entre o coracóide e o úmero é, respectivamente, côncava e convexa.

Outro baurusuquídeo que possui elementos dos membros anteriores preservados é o *S. maxhechti*. Riff e Kellner (2011), afirmam que o úmero de *S. maxhechti* possui uma ampla e convexa, cabeça que se articula ao processo gleinodal postroventalmente possibilitando, assim, os movimentos anteroposteriores e a manutenção do membro anterior no plano parassagital diferenciando. Os aspectos da cavidade gleinoidal e cabeça do úmero de *S. maxhechti* são similares aos de *M. arrudacamposi*.

As características das estruturas preservadas nos elementos ósseos da cintura peitoral e apêndices anteriores de *M. amarali* diferenciam-se das observadas em *M. arrudacamposi*. A faceta articular da escápula com o coracóide de *M. amarali* está localizada ao longo da metade anterior da extremidade distal. No coracóide a superfície articular para a cabeça do úmero é plana, enquanto que em *M. arrudacamposi* é convexa. Nobre e Carvalho (2013) concluíram que *M. amarali* não tinha uma postura ereto, como proposto para *M. arrudacamposi*, ou semi-ereto, mas sim, uma postura esparramada (*sprawling*), similar a dos crocodiliformes atuais.

Além da orientação da superfície gleinoidal, da cabeça convexa no úmero Clark et al. (2004), sugerem que a falta de rotação em torno da extremidade distal da ulna, os metacarpos compactos e os reduzidos dígitos exteriores indicam que o membro anterior poderia se mover verticalmente, no plano parassagital.

Em *M. arrudacamposi* a extremidade distal da ulna e do rádio não foram preservada, desta forma, não é possível inferir sobre a forma de rotação em torno desta extremidade. Porém, os metacarpos são curtos e próximos um dos outros, condição semelhante aos de *S. maxhechti*, que são comprimidos em conjunto e não espalhados lateralmente como em crocodiliforme viventes. Tais aspectos sugerem uma postura digitígrada das *manus*, onde as porções distais dos membros anteriores apoiam-se sobre o solo apenas com os dígitos (RIFF e KELLNER, 2011; CLARK et al., 2004) (Fig.10). Tanto *M. arrudacamposi* como *U. terrificus* possuem os metacarpais curtos e robustos. Segundo Vasconcellos (2006) estas características indicam que os metacarpais poderiam estar adaptados a suportar as cargas oriundas da locomoção terrestre.

Os resultados obtidos aqui corroboram com os de Carvalho et al. (2007), que afirmam que *M. arrudacamposi* foi um animal de hábitos terrestres e indicam que este crocodiliforme se deslocava por meio de caminhada alta, propiciando assim, a locomoção deste animal em um ambiente terrestre

6. Conclusão

A excelente preservação dos elementos ósseos que compõe o holólipo de *Montealtosuchus arrudacamposi* permitiu um estudo mais detalhado sobre a postura dos membros anteriores deste peirosaurídeo.

As estruturas do esqueleto apendicular e da cintura peitoral, relativamente delgadas e com cristas bem desenvolvidas, possibilitaria a elevação do corpo de *M. arrudacamposi* indicando um caminhar mais aduzido que os crocodiliformes atuais. A postura digitígrada dos membros anteriores demonstra que este animal teria capacidade de tração em terrenos secos ou úmidos, mas não seria eficiente para locomoção em áreas submersas.

A reorganização em 3D dos elementos ósseos da cintura peitoral e do esqueleto apendicular anterior demonstrou que a articulação entre a escápula, o coracóide e do úmero, juntamente com os metacarpos mais comprimidos e próximos uns dos outros possibilitaria a *M. arrudacamposi* hábitos cursoriais, permitindo-lhe peregrinar em ambientes terrestres em busca de suas presas.

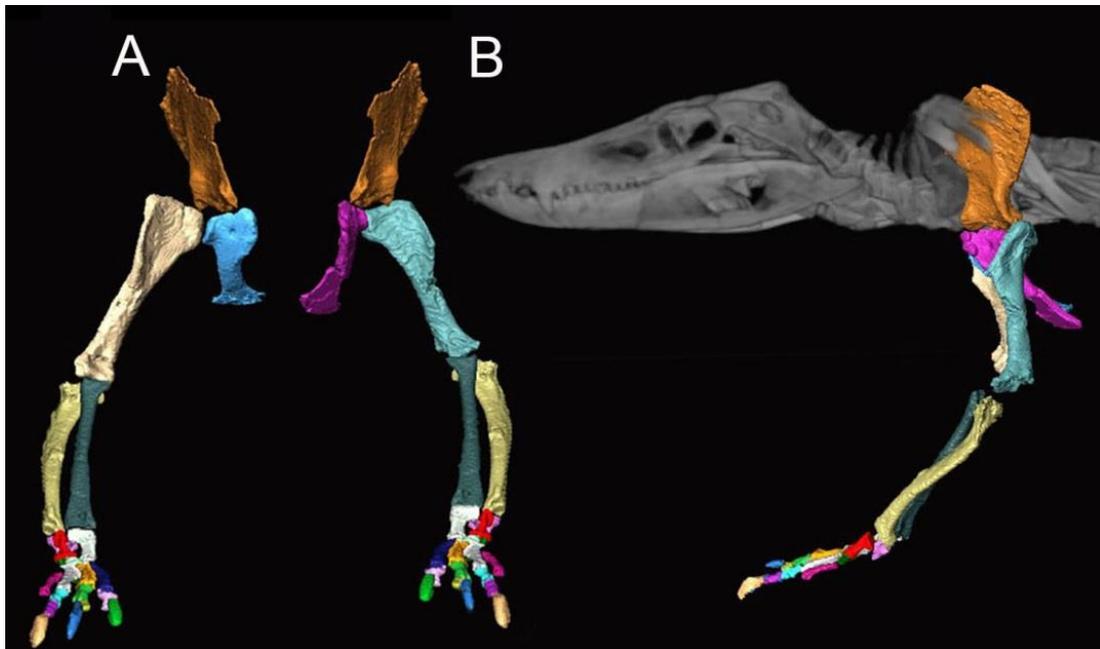


Figura 10. Reconstrução 3D da posição mais plausível dos elementos ósseos da cintura peitoral e esqueleto apendicular anterior de *Montealtosuchus arrudacamposi* (MPMA- 16-0007/04. **A**, vista frontal (escápula, rádio, ulna e autopódio dianteiro do lado direito são imagens espelhadas, pois, estes ossos não foram preservados). **B**, vista lateral esquerda.

Agradecimentos

Agradecemos à equipe do Museu de Paleontologia "Prof. Antonio Celso Arruda Campos ", Antonio Celso de Arruda Campos (*in memoriam*), Cledinei A. Francisco, Fernanda Cristina dos Reis Miranda, Dr. Fabiano Vidoi Iori, Deverson da Silva (Pepi), Paulo Gilberto da Rocha Tavares, José Augusto Bugarelli, Angélica Fernandes, pela ajuda no campo e laboratório. Este estudo foi apoiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ).

7. Referências

- ANDRADE, M.B., BERTINI, R.J. A new Sphagesaurus (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Basin, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. **Historical Biology** 20, 101-136, 2008.
- BAKKER, R. T. Dinosaur physiology and the origin of mammals. **Evolution**, 25, 636-658, 1971.
- BASILICI, G., DAL, B., FÜHR, P. F., & LADEIRA, F. S. B. Climate-induced sediment-palaeosol cycles in a Late Cretaceous dry aeolian sand sheet: Marília Formation (North-West Bauru Basin, Brazil). **Sedimentology**, 56(6), 1876-1904, 2009.
- BENTON, M. J. Studying function and behavior in the fossil record. **PLoS biology**, 8(3), 2010.
- BERMAN, D. S., & HENRICI, A. C. Homology of the astragalus and structure and function of the tarsus of Diadectidae. **Journal of Paleontology**, 77(01), 172-188, 2003.
- BLOB, R. W. Evolution of hindlimb posture in nonmammalian therapsids: biomechanical tests of paleontological hypotheses. **Paleobiology**, 27(1), 14-38, 2001.
- BONAPARTE, J. F. The dinosaurs (Carnosaurs, Allosaurids, Sauropods, Cetiosaurids) of the Middle Jurassic of Cerro Córdor (Chubut, Argentina). In: **Annales de Paléontologie** (Vert.-Invert.) (Vol. 72, 4, 325-386), 1986.
- BRITON, A. R. C. Crocodilian Natural History and Conservation, 2005. **Retirado da Internet**. <http://www.crocodilian.com>. Acesso em: 23 de março de 2016.
- BUCKLEY, G.A., BROCHU, C.A. An enigmatic new crocodile from the Upper Cretaceous of Madagascar. **Special Papers in Palaeontology**, 60, 149-175, 1999.
- BUCKLEY, G. A., C. A. BROCHU, D. W. KRAUSE, D. POL. A pugnosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. **Nature** 405:941–944, 2000.
- CAMPOS DA, SUAREZ JM, RIFF D, KELLNER AWA. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. **Boletim do Museu Nacional**, Nova Série, Geologia 57: 1–7, 2001.
- CARVALHO, I. D. S., BERTINI, R. J. *Mariliasuchus*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. **Geología Colombiana-An International Journal on Geosciences**, 24, 83-105, 1999.

- CARVALHO, I.S., BERTINI, R.J. Contexto geológico dos notossúquios (Crocodylomorpha) cretácicos do Brasil. **Geologia Colombiana, Santafé de Bogotá**, 25, 163-184, 2000.
- CARVALHO, I.S., RIBEIRO, L.C.B., AVILLA, L.S. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov. a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Upper Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**, 7(4), 975-1002, 2004.
- CARVALHO, I.S., CAMPOS, A. D. C. A., NOBRE, P. H. *Baurusuchus salgadoensis*, a new crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**, 8(1), 11-30, 2005.
- CARVALHO, I.S., VASCONCELLOS, F.M., TAVARES, S.A.S. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. **Zootaxa** 1607, 35-46, 2007.
- CARVALHO, I. S, GASPARINI, Z. B., SALGADO, L., VASCONCELLOS, F. M., SILVA MARINHO, T. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 297(2), 252-262, 2010.
- CHARIG, A. J. The evolution of the archosaur pelvis and hindlimb: an explanation in functional terms. In: **Studies in Vertebrate Evolution** (ed. K. A. Joysey and T. S. Kemp). Edinburgh: Oliver and Boyd, 121-155, 1972.
- CLARK, J. M., XU, X., FORSTER, C. A., WANG, Y. A Middle Jurassic 'sphenosuchian' from China and the origin of the crocodylian skull. **Nature**, 430(7003), 1021-1024, 2004.
- DIAS-BRITO, D., MUSACCHIO, E. A., DE CASTRO, J. C., MARANHÃO, M. S. A. S., SUÁREZ, J. M., RODRIGUES, R. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil-concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. **Revue de Paléobiologie**, 20(1), 245-304, 2001.
- FERNANDES, L. A. & COIMBRA, A. M, A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 68(2), 195-205, 1996.
- FERNANDES, L. A. Estratigrafia e evolução geológica da parte oriental da Bacia Bauru (Ks, Brasil) Universidade de São Paulo, **Tese de Doutorado**, 1998.
- FERNANDES, L.A., COIMBRA, A.M. Revisão estratigráfica da parte oriental da Bacia Bauru (Neocretáceo). **Revista Brasileira de Geociências**, 30(4), 723-734, 2000.

- GODOY, P. L., BRONZATI, M., ELTINK, E., JÚLIO, C. D. A., CIDADE, G. M., LANGER, M. C., MONTEFELTRO, F. C. Postcranial anatomy of *Pissarrachampsia sera* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Late Cretaceous of Brazil: insights on lifestyle and phylogenetic significance. **PeerJ**, 4, e2075, (2016).
- HOFFSTETTER, R., GASC, J.P. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: Gans, C.; Bellairs, A. d'A.; Parsons, T. (Eds.), **Biology of Reptilia**, London Academic Press, London, 1, 201-233, 1973.
- IORI, F. V., CARVALHO, I.S, DA SILVA MARINHO, T. Postcranial skeletons of *Caipirasuchus* (Crocodyliformes, Notosuchia, Sphagesauridae) from the Upper Cretaceous (Turonian–Santonian) of the Bauru Basin, Brazil. **Cretaceous Research**, 60, 109-120, 2016.
- KISCHLAT, E. E. Tecodôncios: a aurora dos arcossáurios no Triássico. *Paleontologia do Rio Grande do Sul*. **CIGO/UFRGS**, Porto Alegre, 273-316, 2000.
- LEARDI, J. M., POL, D., NOVAS, F. E., SUÁREZ RIGLOS, M. The postcranial anatomy of *Yacarerani boliviensis* and the phylogenetic significance of the notosuchian postcranial skeleton. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 35(6), e995187, 2015.
- MARINHO, T. S., CARVALHO, I. S. An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, 27(1), 36-41, 2009.
- MEERS, M. B. Crocodylian forelimb musculature and its relevance to Archosauria. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology*, 274(2), 891-916, 2003.
- MENEGAZZO, M. C., CATUNEANU, O., & CHANG, H. K. The South American retroarc foreland system: The development of the Bauru Basin in the back-bulge province. **Marine and Petroleum Geology**, 73, 131-156, 2016.
- MONTEFELTRO, F. C., LARSSON, H. C., LANGER, M. C. A new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of Baurusuchidae. **PLoS One**, 6(7), e21916, 2011.
- MOOK, C. C. Notes on the postcranial skeleton of Crocodylia. **Bulletin of American Museum of Natural History**, 44, 67-100, 1921.
- NASCIMENTO, P. M., & ZAHER, H. A new species of *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described for the family Baurusuchidae. **Papéis Avulsos de Zoologia** (São Paulo), 50(21), 323-361, 2010.

- NOBRE, P. H., & CARVALHO, I. D. S. Postcranial skeleton of *Mariliasuchus amarali* Carvalho and Bertini, 1999 (Mesoeucrocodylia) from the Bauru Basin, Upper Cretaceous of Brazil. **Ameghiniana**, 50(1), 98-113, 2013.
- NOVAS, F. E., PAIS, D. F., POL, D., CARVALHO, I. D. S., SCANFERLA, A., MONES, A., RIGLOS, M. S. Bizarre notosuchian crocodyliform with associated eggs from the Upper Cretaceous of Bolivia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 29(4), 1316-1320, 2009.
- POL, D. Postcranial remains of *Notosuchus terrestris* Woodward (Archosauria: Crocodyliformes) from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. **Ameghiniana**, 42(1), 21-38, 2005.
- RICHARDSON, K.C., WEBB, G.J.W., MANOLIS, S.C. Crocodiles: Inside out. A guide to the crocodylians and their functional morphology. Australia, **Surrey Beatty and Sons**. 172 p, 2002.
- RIFF, D., & KELLNER, A. W. A. Baurusuchid crocodyliforms as theropod mimics: clues from the skull and appendicular morphology of *Stratiotosuchus maxhechti* (Upper Cretaceous of Brazil). **Zoological Journal of the Linnean Society**, 163(s1), S37-S56, 2011.
- ROMER, A.S. The osteology of the reptiles. Chicago, **Univ. Chicago Press**. 772 p, 1956.
- SELDEN, P. A. Biomechanics. In: Briggs, D. E. G.; Crowther, P. R. (Ed.). *Paleobiology: A synthesis*. Oxford. **Blackwell Science**, 318-322, 1990.
- SENNIKOV, A. G. Basic evolutionary laes of development of locomotor apparatus in archosaurs. **Paleontological Journal**, 4, 63-72, 1987.
- SERTICH, J. J., GROENKE, J. R. Appendicular skeleton of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 30(sup1), 122-153, 2010.
- TARSITANO, S. The crocodylian tarsus and the evolution of the Archosauria. **Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie**, 164, 199-202, 1982.
- TAVARES, S. A. S., RICARDI-BRANCO, F., CARVALHO, I. S. Osteoderms of *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Peirosauridae) from the Turonian-Santonian (Upper Cretaceous) of Bauru Basin, Brazil. **Cretaceous Research**, 56, 651-661, 2015.
- TURNER, A. H. Osteology and phylogeny of a new species of *Araripesuchus* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Historical Biology**, 18(3), 255-369, 2006.

- VASCONCELLOS, F.M. Descrição do pós-crânio de *Uberabasuchus terrificus* Carvalho, Ribeiro & Avilla, 2004 (Crocodyliformes, Peirosauridae) do Cretáceo Superior da Bacia Bauru: Inferências morfofuncionais e paleoautoecológicas. Universidade Federal do Rio de Janeiro, 174 p. (**Tese de Mestrado**), 2006.
- VASCONCELLOS, F. M., T. S. MARINHO, I. S. CARVALHO. The locomotion pattern of *Baurusuchus salgadoensis* Carvalho, Nobre, and Campos, 2005 and the distribution of Baurusuchidae in Gondwanaland. **Nature Precedings**, 2007.
- VON HUENE, F. Beobachtungen über die Bewegungsart der Extremitäten bei Krokodilien. Biol. Zbl, 33, 468-472, 1913. *In*: Liparini, A. Aspectos biomecânicos e morfofuncionais do esqueleto apendicular de *Prestosuchus Chiniquensis* (Archosauria: Pseudosuchia) e suas implicações para a locomoção. **Tese de Doutorado**, 2011.
- WOODWARD, A.S. On two mesozoic crocodylians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (gen. nov.) from the red sandstones of Territory of Neuquén (Argentina). **Anales del Museo de La Plata** 4: 1-20, 1896.

3.3 “MANDÍBULA DE *Montealtosuchus arrudacamposi* (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) DO TURONIANO-SANTONIANO (CRETÁCEO SUPERIOR) DA BACIA BAURU, BRASIL: ANÁLISE ATRAVÉS DE ELEMENTOS FINITOS”

No manuscrito “Mandíbula de *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Peirosauridae) do Turoniano-Santoniano Cretáceo Superior) da Bacia Bauru, Brasil: Análise Através de Elementos Finitos” foi reconstruída a tensão máxima principal (áreas de tração e compressão) e o deslocamento da energia ao longo do comprimento da mandíbula com o objetivo de compreender a funcionalidade mandibular de *Montealtosuchus arrudacamposi* (CARVALHO et al., 2007). Neste estudo foi utilizada a Análise de Elementos Finitos (FEA), uma técnica matemática na qual um meio contínuo (volume sólido) é discretizado (divisão da estrutura contínua digitalizada em elementos finitos) (Fig. 8), visando a facilitação do cálculo do volume fragmentado mantendo as propriedades do original. (LOTTI et al., 2006) (Fig. 9A,B,C)

Os elementos finitos podem assumir diversos formatos, sendo que os tetraédricos e os hexaédricos são os mais comuns (GALLAGHER, 1975). No modelo da FEA de *M. arrudacamposi* os elementos finitos são tetraedros e ligados através de nós, formando uma malha arranjada em camadas 2D. É por meio dos nós que as informações são transmitidas entre os elementos. Cada nó possui um número definido de graus de liberdade, que caracterizam a forma como o nó irá deslocar-se no espaço que pode ser descrito em três dimensões espaciais (X, Y e Z) (LOTTI et al., 2006) (Fig. 9B,C)

Os modelos 2D da FEA de *M. arrudacamposi* foram exportados para o Hypermesh, um software que possibilitou o refinamento da malha e a criação de um modelo 3D mais constante do crânio e mandíbula deste crocodiliforme (Fig. 10D,E). Foram atribuídas as seguintes propriedades físicas e mecânicas ao 3D: sólido - elástico – isotrópico. Estas propriedades correspondem ao comportamento dos materiais perante uma deformação para medir sua capacidade elástica (LOTTI et al., 2006). As propriedades atribuídas ao modelo da FEA de *M. arrudacamposi* são semelhantes às utilizadas para experimentos de resistência de estruturas ósseas em indivíduos viventes (Fig. 10C,D).

Após a atribuição das propriedades foi determinado 0,40 como Coeficiente de Poisson, que se refere ao valor absoluto da relação entre as deformações transversais e longitudinais em um eixo de tração axial e 15 Gpa para o Módulo de Young que representa a inclinação da porção linear do diagrama de tensão e deformação da estrutura.

Posteriormente à atribuição das propriedades, foram localizados no modelo da FEA de *M. arrudacamposi*, os pontos de origem e inserção dos músculos adutores da

mandíbula, que já haviam sido mapeados em um modelo tridimensional impresso em poliamida. Foi aplicada uma força de 600N (valor obtido por meio da literatura – ver PORRO et al. 2011) nos pontos de origem e inserção dos músculos adutores mandibulares e restringidas algumas áreas do crânio e mandíbula para limitar o movimento durante o experimento: no crânio e mandíbula (na região do quadrado e do articular); no dentário direito (região anterior, anterior-medial, medial, posterior-medial e posterior) (Fig. 10F).

O objetivo deste estudo por meio de FEA foi avaliar o deslocamento da energia e as tensões Máxima Principal na mandíbula do Crocodyliformes *M. arrudacamposi*, com o intuito de compreender como a arquitetura óssea da mandíbula desse crocodiliforme reflete os esforços mecânicos durante a alimentação (Fig. 10G,H).

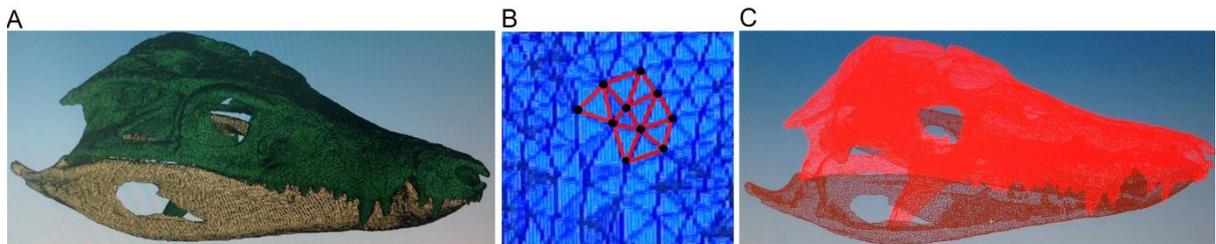


Figura 9. Discretização do crânio e mandíbula do modelo digital de *M. arrudacamposi*. **A**, modelo 2D com elementos contínuo ; **B**, destaque da malha mostrando os elementos ligados pelos nós. **C**, modelo 2D transformado em uma malha de elementos finitos para posterior criação de um modelo 3D.

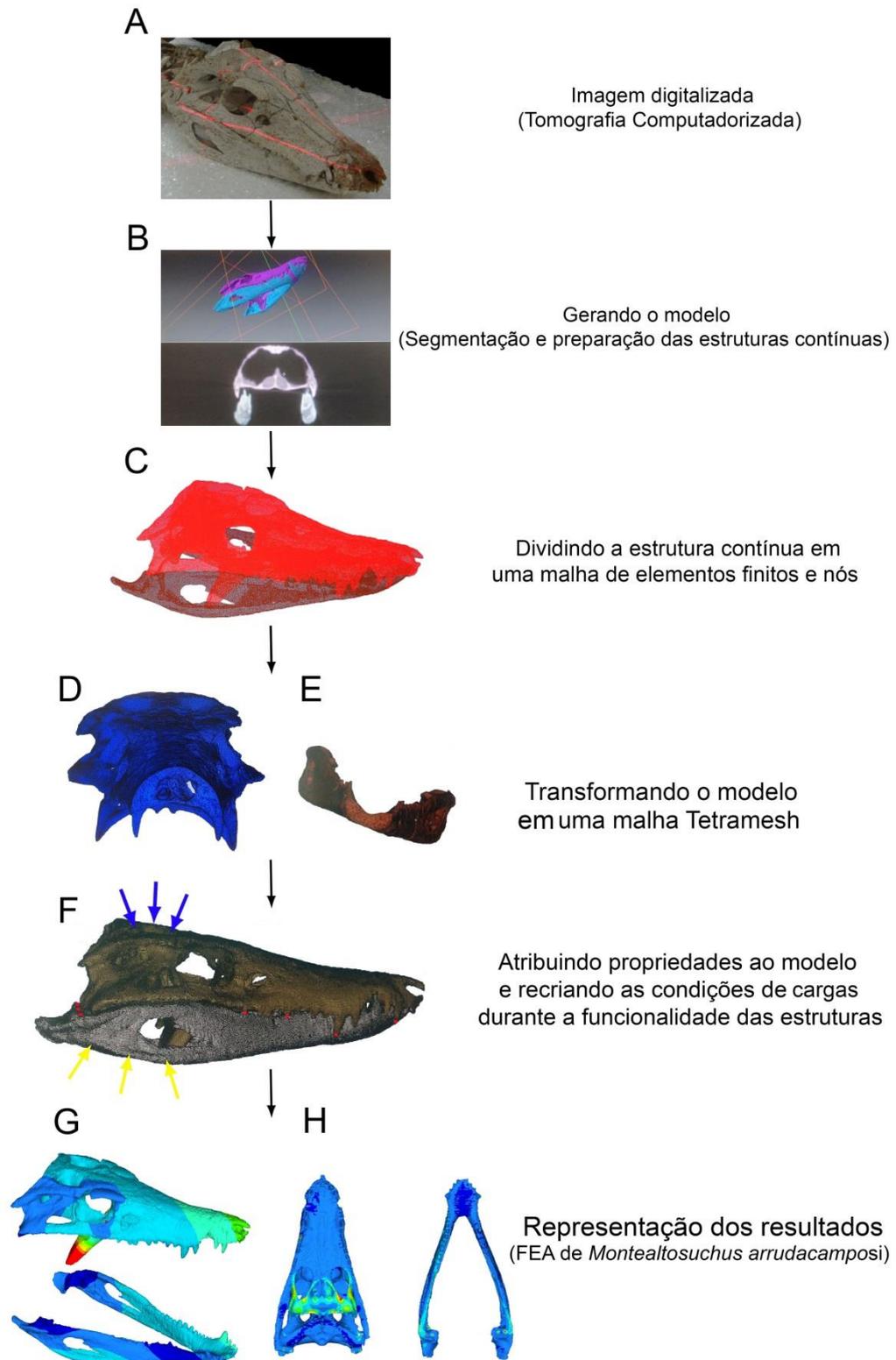


Figura 10. Etapas da construção do modelo de Análise de Elementos Finitos (FEA) de *Montealtosuchus arrudacamposi*.

Este estudo é o primeiro que descreve a funcionalidade da mandíbula de um peirossaurídeo por meio de FEA e os resultados foram comparados com Porro et al. (2011). Estes autores analisaram a mandíbula de *Alligator mississippiensis*. Apesar das diferenças morfológicas entre a mandíbula de *A. mississippiensis* e *M. arrudacamposi* (Fig. 11,13), os resultados obtidos nestes estudos corroboram com os de Richardson et al. (2002). Estes autores afirmam que os crocodiliformes são especialistas em sua capacidade altamente desenvolvida para capturar e empurrar todo o alimento na direção da porção mais posterior da mandíbula.

Nos experimentos realizados neste estudo, observamos que as forças bem distribuídas na mandíbula do *M. arrudacamposi* demonstram o equilíbrio das tensões, indicando boa dissipação de energia ao longo da mandíbula, fornecendo a esta estrutura resistência às tensões pela ação das forças externas aplicadas aos músculos.

À medida que a restrição dos dentes segue em sentido posterior no dentário, em direção aos articulares, a resistência à movimentação do lado de trabalho (lado direito da mandíbula) aumenta, chegando a criar um eixo entre o articular e a porção posterior restrita formando uma área sem deslocamento entre estes dois pontos. Esta região com baixa movimentação pode indicar grande capacidade de compressão do objeto apreendido, podendo inclusive, fraturar pequenos ossos de uma eventual presa.

Os resultados obtidos no FEA de *M. arrudacamposi*, para a análise das tensões, indicam a forma como a mesma se distribui ao longo da mandíbula, possibilitando a compreensão do deslocamento e indicando que a mandíbula do *Montealtosuchus* apresenta uma boa resistência para capturar e empurrar todo o alimento para a parte mais interna da boca (Fig. 12).

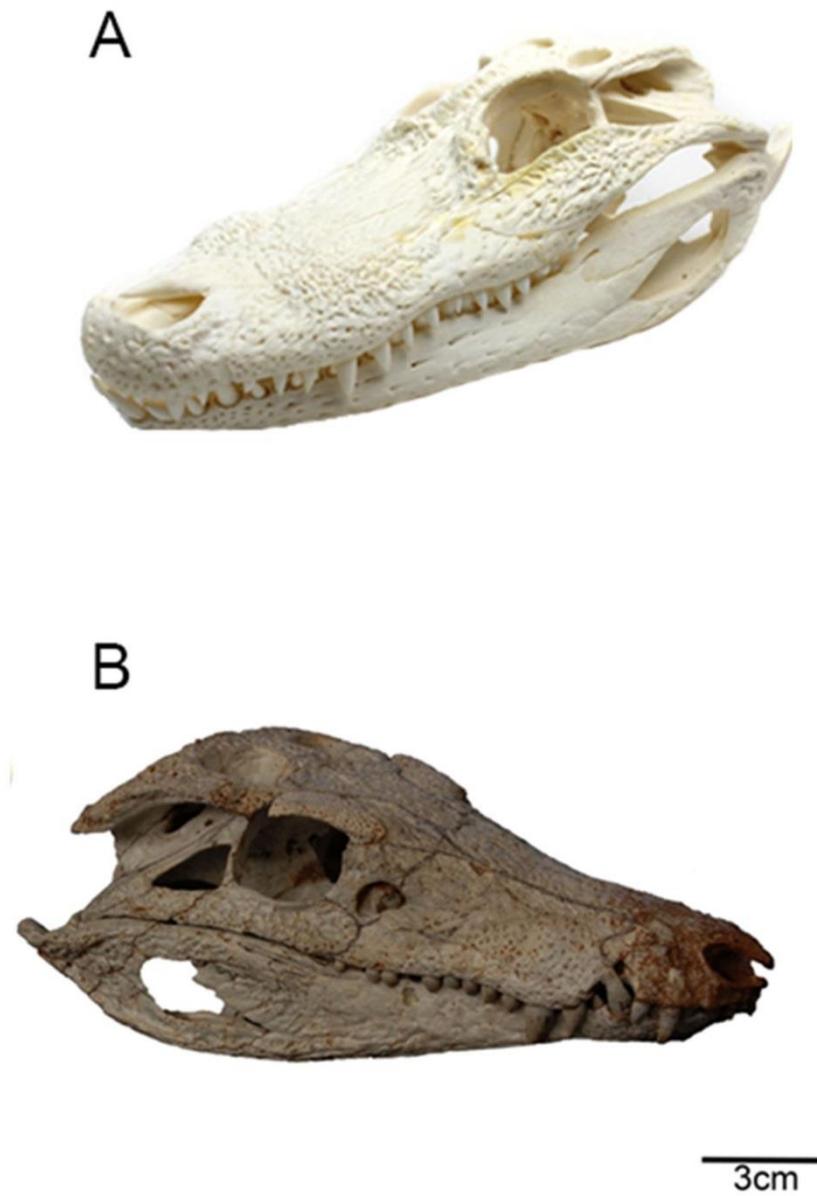


Figura 11. Cabeça de crocodiliformes. **A**, crânio e mandíbula de *A. mississippiensis*. **B**, crânio e mandíbula de *M. arrudacamposi*.

Deslocamento (mm)

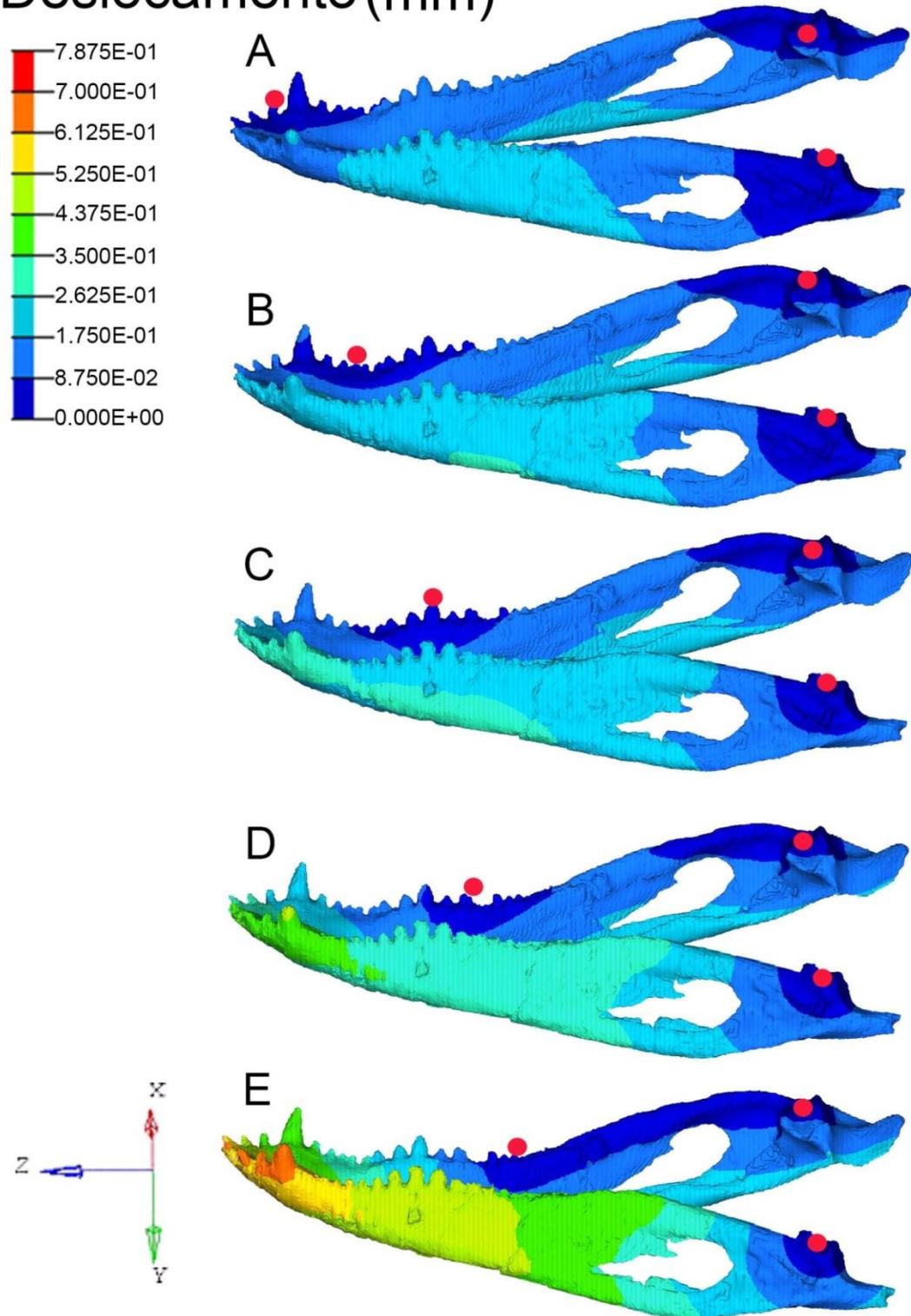


Figura 12. Resultado de FEA de *Montealtosuchus arrudacamposi*. Deslocamento provocado durante os experimentos. Pontos de restrições indicados pelo círculo vermelho. **A**, porção anterior (3º dente); **B**, porção anterior-medial (7º dente); **C**, porção medial (12º dente); **D**, porção medial posterior; **E**, porção posterior. Maior deslocamento da mandíbula ocorre quando há a restrição da porção posterior no dentário direito.

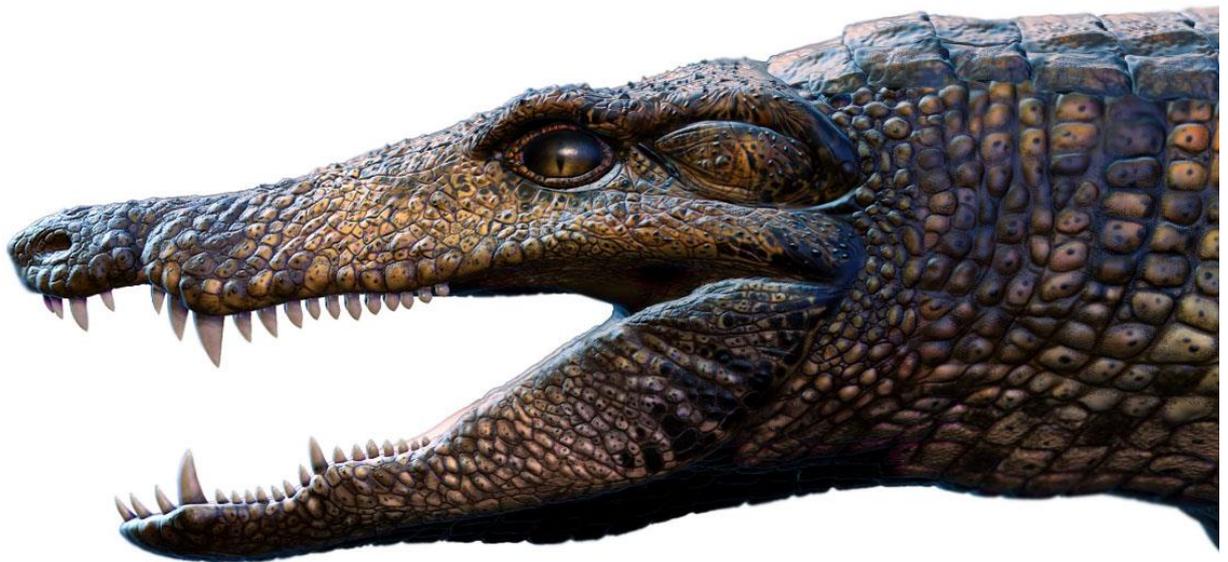


Figura 13. Reconstrução artística da cabeça e pescoço de *Montealtosuchus arrudacamposi*. (Produzida por Deverson da Silva - Pepi).

“MANDÍBULA DE *Montealtosuchus arrudacamposi* (CROCODYLIFORMES, PEIROSAURIDAE) DO TURONIANO-SANTONIANO (CRETÁCEO SUPERIOR) DA BACIA BAURU, BRASIL: ANÁLISE ATRAVÉS DE ELEMENTOS FINITOS”

Sandra Aparecida Simionato Tavares^a, Fresia Ricardi-Branco^a, Ismar de Souza Carvalho^b

^a Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Instituto de Geociências, Rua João Pandiá Calógeras, 51, Cidade Universitária, 13083-870 Campinas, SP, Brazil

^b Universidade Federal do Rio de Janeiro, Centro de Ciências Matemáticas e da Natureza, Instituto de Geociências, Departamento de Geologia, Cidade Universitária, Ilha do Fundão, Av. Athos da Silveira Ramos, 274, Bloco G, 21941-916 Rio de Janeiro, RJ, Brazil

Resumo

Neste estudo a Análise de Elementos Finitos (FEA) foi utilizada para investigar a resistência da mandíbula do crocodiliforme *Montealtosuchus arrudacamposi*. O objetivo deste estudo foi avaliar o deslocamento da energia e as tensões máxima principais (tensão de tração e tensão de compressão) na mandíbula de *M. arrudacamposi*, com o intuito de compreender como a arquitetura óssea da mandíbula deste crocodiliforme reflete os esforços mecânicos durante a alimentação. Os resultados deste estudo mostraram que as forças são bem distribuídas ao longo da mandíbula do *M. arrudacamposi*, permitindo o entendimento do deslocamento do movimento e indicando que a estrutura mandibular deste animal tem uma resistência adequada para capturar alimentos e empurrá-los para a parte posterior da mandíbula.

Palavras-chave: Biomecânica, *Montealtosuchus arrudacamposi*, Análise de Elementos Finitos.

1. Introdução

Os métodos utilizados no estudo de estruturas ósseas de paleovertebrados permitem uma investigação mais detalhada dos aspectos morfofuncionais de um indivíduo. Selden (1990), afirma que através do estudo de Biomecânica é possível analisar as funções dos sistemas biológicos com base na sua morfologia das estruturas ósseas e nas feições preservadas nelas.

O conhecimento da biomecânica dos organismos vivos tem sido amplamente discutido por diferentes autores (METZGER et al., 2005; PREUSCHOFT et al., 2005; CHALK et al., 2011; PORRO et al., 2011; REED et al., 2011; ROSS et al., 2011; COX et al., 2012, PORRO et al., 2013). No entanto, no que diz respeito à compreensão da biomecânica de arcossauros fósseis, os estudos são ainda bastante restritos (RAYFIELD et al., 2001; RAYFIELD, 2004; LAUTENSCHLAGER, 2013; SNIVELY et al., 2015). Com o objetivo de ampliar as análises de biomecânica estes autores utilizaram a Análise de Elementos Finitos (FEA), método matemático que permite o estudo de estruturas geométricas complexas, para reconstruir a tensão em vários locais e profundidades do esqueleto em um modelo digital.

Rayfield et al. (2001); Rayfield (2004); McHenry et al. (2006); Porro et al. (2011); Porro *et al.* (2013) utilizaram esta análise na validação de hipóteses sobre o desempenho de crânios e mandíbulas, tanto em espécies existentes (*Alligator mississippiensis*) como em extintas (dinossauro terópode), a fim de estimular e comparar as reações das forças e os sistemas de estresse nas mandíbulas destes animais.

Rayfield et al. (2001); Rayfield (2004) também usaram a Análise de Elementos Finitos para analisar a força, a morfologia funcional e mecânica do crânio dos dinossauros terópodes *Alosaurus fragilis* e *Tiranosaurus rex*. Porro et al. (2011), usou FEA na mandíbula de *Alligator mississippiensis* para compreender o comportamento mecânico desta estrutura, observando-se as forças de reação, dobra, corte e regimes de estresse de torção. Através da FEA, Pierce et al. (2008) exploraram os padrões de variação na morfologia do crânio e implicações funcionais destes padrões para crocodilos existentes para a interpretação taxonômica deste grupo.

Segundo Porro et al. (2013), a mandíbula é uma estrutura importante para investigar a associação entre os sistemas de forças externas e tensões que ocorrem durante o processo de alimentação em vertebrados. O objetivo deste estudo foi usar FEA para avaliar o deslocamento da energia e tensão máxima principal (tensão de tração e tensão de compressão) na mandíbula do crocodiliforme *Montealtosuchus arrudacamposi* (CARVALHO et al., 2007),

a fim de compreender como a estrutura óssea da mandíbula desse espécime reflete o esforço mecânico durante a alimentação. O espécime em questão, que é um holótipo notável pelo seu excelente estado de conservação. Foi encontrado em depósitos sedimentares do Grupo Bauru, Formação Adamantina nas proximidades da cidade de Monte Alto, São Paulo, Brasil (Fig.1).

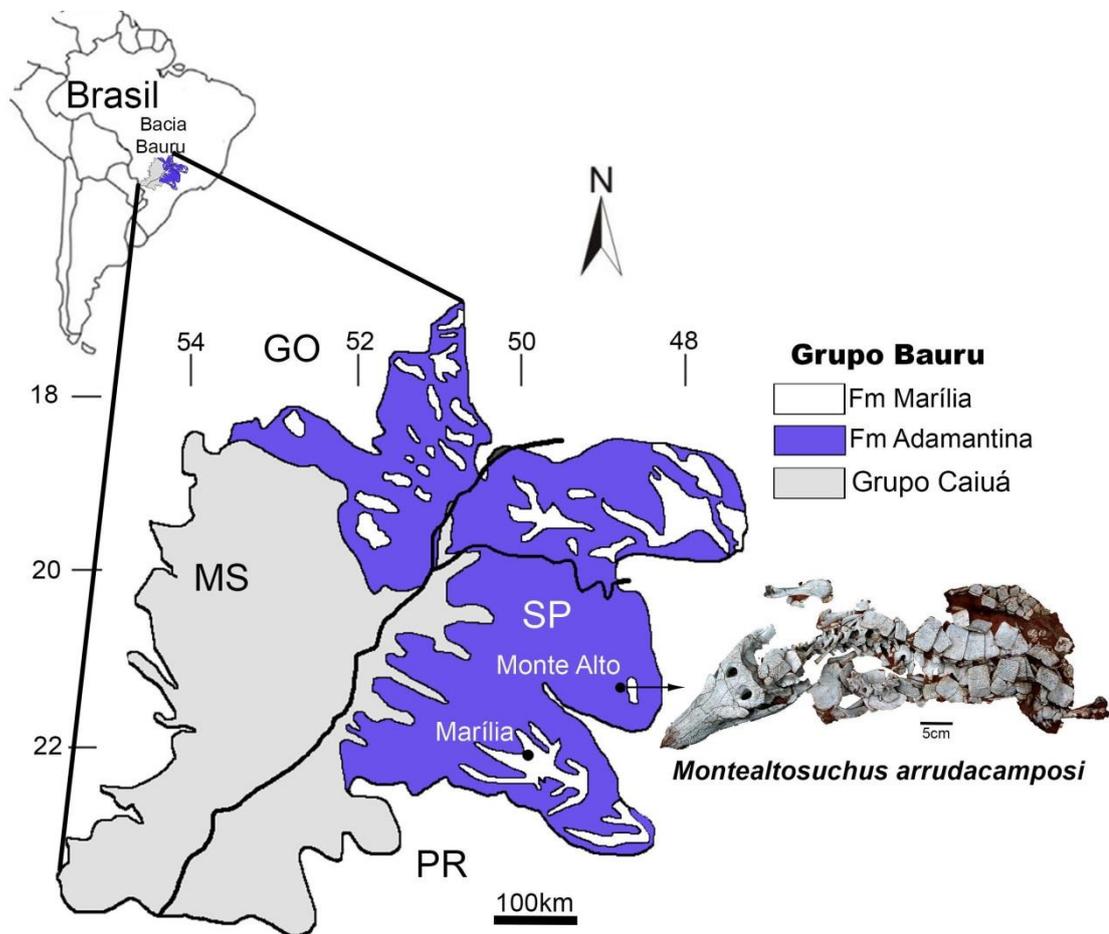


Figura 1. Mapa geológico da Bacia Bauru com a localização do fóssil analisado neste estudo (modificado de FERNANDES E COIMBRA, 1996).

2. Materiais e métodos

Neste estudo testamos a resistência da mandíbula de *M. arrudacamposi* a fim de compreender como as propriedades do material afetam o comportamento mecânico da mandíbula de *M. arrudacamposi* e se a morfologia da mandíbula deste crocodiliforme contribui para o processo de alimentação e minimiza a tensão, tal como a morfologia mandibular de *Alligator mississippiensis*.

A metodologia utilizada neste estudo é semelhante à aplicada por Porro *et al.* (2011) na modelagem de Análise de Elemento Finito de uma mandíbula de *Alligator mississippiensis*, que tem um comprimento de 189 mm.

A mandíbula analisada neste estudo mede 245 mm. Pertence ao holótipo do *Montealtosuchus arrudacamposi*, MPMA-16-0007/04 (Fig. 2-A) e compõe o acervo do Museu de Paleontologia “Prof. Antonio Celso de Arruda Campos” (MPMA), situado na cidade de Monte Alto, São Paulo, Brasil.

Para criar o modelo de FEA, foram utilizadas imagens de Tomografia Computadorizada (CT), obtidas no Instituto de Radiologia - Faculdade de Medicina de São Paulo USP, Brasil, no tomógrafo Discovery CT750 HD CT, GE Health Systems, Milwaukee, EUA, e tratadas no software de reconstrução InVesalius 3.0 desenvolvido na Divisão de Tecnologias Tridimensionais, Centro de Tecnologia da Informação Renato Archer, Campinas, São Paulo, Brasil e no AVIZO, Version 6.3.1 & 7.0.0, Visualization Science Group – (usando um guia escrito por Stephan Lautenschlager) no Departamento de Paleobiologia, Laboratório de Tomografia, Universidade de Bristol, Reino Unido para a separação do crânio/mandíbula e gerar um modelo 2D.

A mandíbula, incluindo todos os ossos e dentes, foi segmentada como uma peça única. Na sequência, o modelo 2D foi importado para o HyperMesh (v11, Altair) na Universidade de Bristol, Reino Unido e, posteriormente, no HiperMesh v12 no Centro de Tecnologia da Informação Renato Archer, Brasil, para o refinamento da superfície do modelo e produção de uma malha de alta qualidade composta de 1.857.181 elementos tetraédricos e 387.514 nós.

Os músculos levantadores da mandíbula de *Montealtosuchus* (**mAMES** - m. adutor mandibular externo superficial; **mAMEM** – m. adutor mandibular externo medial; **mAMEP** – m. adutor mandibular externo profundo; **mAMP** - m. adutor mandibular posterior; **mPSTs** – pseudotemporal superficial; **mPSTp** - pseudotemporal profundo; **mPTd** - m.

pterigoideo dorsal; **mPTv** - m. pterigoideo ventral) foram localizados baseado em informações dos trabalhos de Holliday & Witmer (2007) e Holliday *et al.* (2013) (Fig. 3).

Foram mapeados, primeiramente, em um modelo 3D impresso em tecnologia de Sinterização Seletiva por Laser de material plástico Poliamida (PA12), produzido pela Divisão de Tecnologias Tridimensionais, Centro de Tecnologia da Informação Renato Archer (CTI), Campinas, São Paulo, Brasil e, posteriormente no modelo 3D virtual gerado pelo HyperMesh (v11, Altair).

As forças musculares foram aplicadas no lado de trabalho e balanço, assumindo uma atividade muscular simétrica. O valor total das forças aplicadas foi de 600N, estimada a partir de medições morfológicas dos músculos elevadores da mandíbula de *Alligator* realizadas por Porro *et al.* (2011) e distribuída uniformemente (Tabela 1) nos pontos de origem e inserção dos músculos adutores da mandíbula de *Montealtosuchus*.

Foram atribuídas as propriedades materiais ao modelo, considerando-o homogêneo, isotrópico e linear, com módulo de Young de 15GPa e coeficiente de Poisson de 0,29 em todas as suas estruturas. Foram restritos mediolateralmente três nós na superfície do quadrado (crânio) e do articular (mandíbula), para tornar esta região inerte, evitando a movimentação nos eixos x (mediolateral), y (dorsoventral) e z (anteroposterior).

A fórmula dentária do *Alligator* (19-20 dentes) e *Montealtosuchus* (18 dentes) é quase igual e, assim como no simple *Alligator* FEA, a ponta do 3º, 7º, 12º, 14º e 18º dentes do *Montealtealtosuchus* inseridos, respectivamente, nas porções anterior, anterior-medial, medial, medial-posterior e posterior do dentário direito, denominado neste estudo como área de trabalho (WS) e, seu mais oposto dente na pré-maxila e maxila, também foram restritos (Fig. 2B-C). A mandíbula esquerda é considerada aqui, o lado de balanceio (BS). As forças externas aplicadas aos músculos foram as mesmas para cada posição de simulação de mordida.

Os valores obtidos na FEA de *Montealtosuchus* foram gerados no software HyperView, parte do pacote HyperWorks da Altair e comparados com os resultados de Porro *et al.* (2011) em seu estudo com *simples Alligator* FEA.

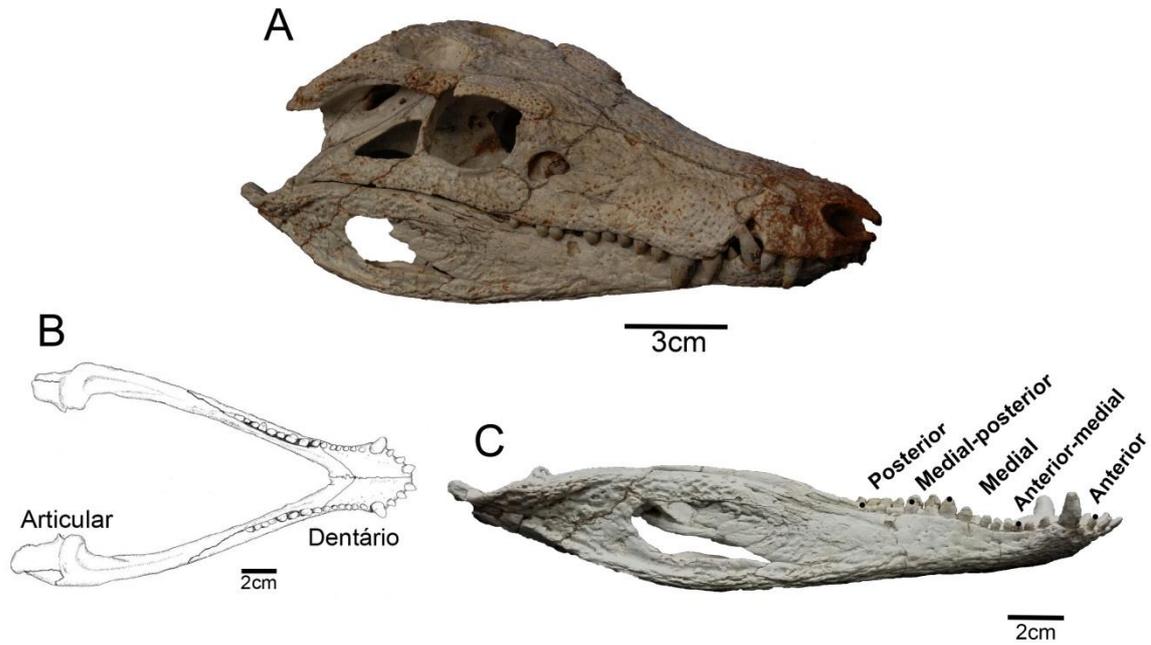


Figura 2. *Montealtosuchus arrudacamposi*. **A**, crânio e mandíbula articulados; **B**, desenho esquemático da mandíbula mostrando as posições de restrição (dentário e articulares) (modificado de Carvalho *et al.*, 2007); **C**, divisão do dentário direito para simulação de mordida: porção Anterior, Anterior-medial, Medial, Medial-posterior, Posterior.

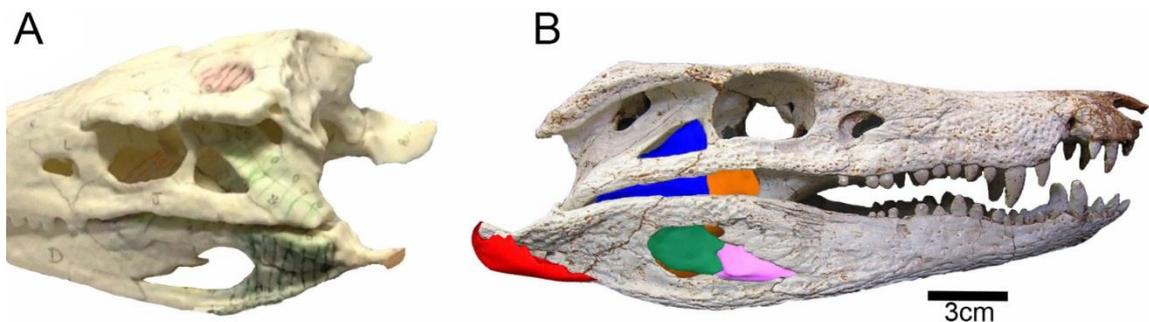


Figura 3. Musculatura adutora mandibular do *Montealtosuchus arrudacamposi*: **A**, identificação dos ossos e localização da origem e inserção dos músculos no modelo de Impressão 3D (Poliamida); **B**, músculos reconstruídos virtualmente no crânio e mandíbula: mPTv - m. pterigoideo ventral (vermelho); mAMES – m. adutor mandibular externo superficial (azul); mAMP – m. adutor mandibular posterior (verde); mIRA – m. intramandibular (rosa); mPTd – m. pterigoideo dorsal (laranja) (Modificado de Holliday *et al.*, 2013).

Tabela 1. Valores das forças aplicadas nos músculos da mandíbula (lado de trabalho e lado de balanceio) de *Montealtosuchus arrudacamposi*. Abreviações: **mAMES** - m. adutor mandibular externo superficial; **mAMEM** - m. adutor mandibular externo medial; **mAMEP** - m. adutor mandibular externo profundo; **mAMP** - m. adutor mandibular posterior; **mPSTs** - pseudotemporal superficial; **mPSTp** - pseudotemporal profundo; **mPTd** - m. pterigoideo dorsal; **mPTv** - m. pterigoideo ventral.

Músculo	mAMES	mAMEM	mAMEP	mAMP	mPSTs	mPSTp	mPTd	mPTv
Force (N)	13	13	10	125	12	12	290	125

3. Resultados

3.1 Comportamento de Torção (Deslocamento)

Ao se restringir a porção anterior do dentário (lado de trabalho), ocorreu a dispersão do movimento ao longo da mandíbula com maior deslocamento entre a porção posterior e anterior-medial, do lado de balanceio. A propagação do deslocamento apresentou um padrão circular em direção mediolateral. Em sentido ao lado de trabalho, o deslocamento acentuado regrediu à medida que se aproximou dos pontos de restrição. Posteriormente, formou-se uma rótula nos articulares e o deslocamento foi inexistente nesta região. Nota-se na propagação das cores, em um padrão circular, posteroanteriormente no lado de balanceio em direção à sínfise da mandíbula. Em vista medial do lado de trabalho, é possível observar que o campo de deslocamento foi inexistente na região de fixação do terceiro dente permanecendo praticamente nulo rumo ao osso articular deste lado, porém, próximo à parte inferior da fenestra mandibular o deslocamento também atingiu a movimentação máxima (Fig. 4 A-C).

O deslocamento em torno das porções anterior-medial, no lado de trabalho, foi inexistente quando restringido a ponta do sétimo dente. No lado de balanceio, formou-se um fulcro bem definido na região do articular, com tendência ao aumento do deslocamento para a extremidade anterior da mandíbula seguindo um padrão quase circular até a área de influência do ponto de fixação do sétimo dente (lado de trabalho). O campo de deslocamento seguiu para a região da sínfise e para porção anterior-medial e tornou-se maior na região inferior da mandíbula.

A restrição do 12º dente (porção medial) permitiu um deslocamento maior da mandíbula com relação à restrição na porção anterior-medial, chegando a 3,315mm. Assim, ocorreu a formação de fulcros, tanto posteriormente quanto na porção medial do lado de trabalho. O maior deslocamento foi apresentado na sínfise da mandíbula sendo reduzida

posteriormente, formando um padrão de deslocamento difuso tendendo ao circular, tornando-se mais complexo na região da extremidade anterior da mandíbula, demonstrando um movimento de rotação em conjunto com a flexão. O movimento se propagou pela parte inferior da porção mediana da mandíbula, mantendo-se posteriormente uma área estável semelhante a ação de uma dobradiça e com fulcro pronunciado. Ao redor do 12º dente, se mostrou uma grande resistência ao deslocamento devido à restrição deste local.

O deslocamento da mandíbula apresenta um padrão circular mais definido partindo da porção posterior. Formou-se um fulcro em torno da porção medial e posteriormente no lado de balanceio. A maior movimentação ocorreu mediolateralmente com a propagação do deslocamento para porção anterior do lado de balanceio, no ponto de inserção dos primeiros dentes. Na porção anterior do lado de trabalho, também ocorreu um deslocamento da mandíbula que se disseminou em direção à porção medial-posterior, com deslocamento mais intenso na região inferior da fenestra mandibular do lado de trabalho. Os pontos restritos, com pouco deslocamento, tenderam a se encontrar formando um eixo.

Na porção posterior do lado de balanceio, formou-se um fulcro bem definido e a propagação do deslocamento foi incrementando em direção à região da sínfise da mandíbula, atingindo seu deslocamento máximo na porção anterior do lado de balanceio (dentes anteriores). Os pontos restritos, com deslocamento zero, deixaram de apresentar um aspecto de fulcro na porção mais posterior do lado de trabalho, apresentando um padrão linear e criando um contato entre os pontos com mobilidade negativa (Fig. 4 B-D).

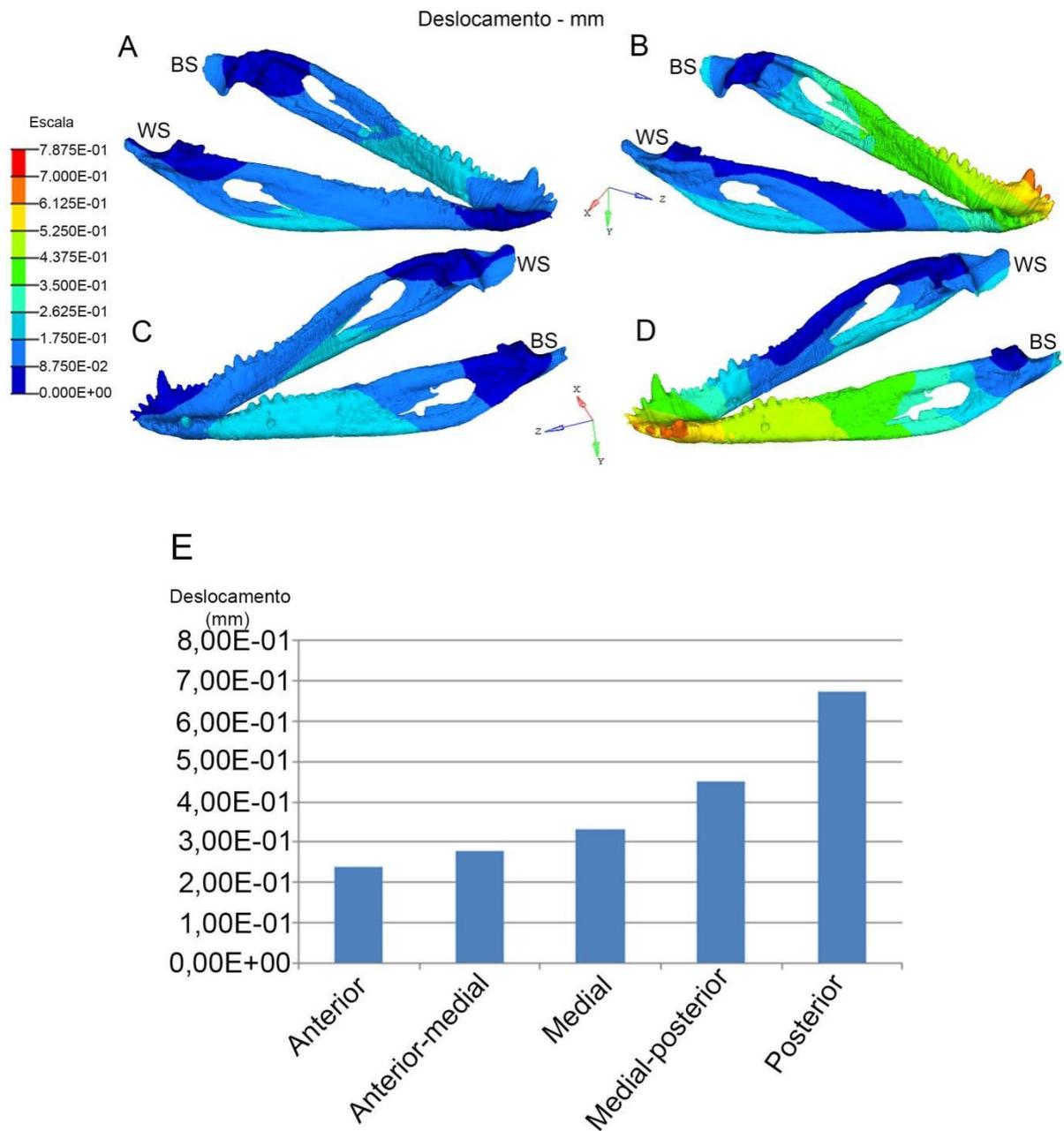


Figura 4. Resultado do deslocamento (mm) da FEA de *Montealtosuchus arrudacamposi*. **A,C** mostra a propagação do deslocamento com restrição na porção anterior do dentário (lado de trabalho); **B,D** propagação do deslocamento quando restrito a porção posterior do dentário do lado de trabalho; **E**, gráfico ilustrando propagação do deslocamento durante os experimentos. Abreviações: WS, lado de trabalho; BS, lado de balanceio.

3.2 Comportamento de Flexão - Tensão Principal de Tração e Compressão

Na porção anterior do lado de trabalho, ocorreu maior tração nas áreas de inserção do 3º dente e na região posterior, nos articulares. Em oposição e em resposta aos pontos de tração, diversas áreas de compressão se manifestaram ao longo da mandíbula, principalmente na sínfise mandibular. Um ponto bem definido de tração foi observado na face anterior e região apical da coroa do terceiro dente, do lado de trabalho. Em contrapartida a esta tração, ocorreu uma compressão na porção medialventral que é mais evidente, no lado de balanceio. Na área posterior, próximo ao articular direito, também ocorreu uma intensa tração que causou uma compressão perto da fenestra mandibular do lado de trabalho (Fig. 5 A-B-C)

Com a restrição da porção anterior-medial houve a intensificação no campo de tração e compressão que provocou uma flexão do lado direito. Na face anterior do 7º dente ocorreu tração e na posterior compressão, indicando que o dente foi flexionado para região posterior da mandíbula. Ocorreu um trânsito da tensão dorsomedialmente do lado de trabalho denotando a torção nesta região e uma compressão sob as áreas de tração. Porém, foram bem balanceadas ao longo da mandíbula, com uma tendência de propagação da tração dorsolateralmente, próximo aos articulares e compressão mediolateralmente na região das inserções dos dentes do lado de balanceio, com mais intensidade para a sínfise da mandíbula e para o lado de trabalho, mostrando que além da flexão existe uma torção generalizada da mandíbula.

Na porção medial houve manutenção do campo da tensão de tração e compressão mostrando a flexão do lado esquerdo. A tração e compressão foram distribuídas de maneira bem homogênea, com maior tração dorsolateralmente e maior compressão medialmente na região da sínfise da mandíbula. Ocorreu a propagação de tração e torção junto aos articulares e na porção medial restringida (12º dente), com tração dorsomedialmente em direção a lateral do lado de balanceio e compressão na região da fenestra mandibular, migrando para a sínfise mandibular, mostrando que a ponta da mandíbula pode sofrer uma torção (Fig. 5 D-E-F)

As mesmas considerações para as restrições anteriores foram abordadas para a ancoragem da porção medial-posterior. Ocorreu a migração de tração e torção posteriormente e no dente restrito nesta porção (14º), porém com menor distribuição. Foi também observada uma tração dorsolateral relevante, próxima ao articular do lado de trabalho, causando uma compressão mais intensa lateromedial, na sínfise mandibular.

Os padrões de tração e compressão observados nos experimentos anteriores se mantêm com a restrição da porção posterior. Ocorre tração dorsolateral tanto no lado de

trabalho como no de balanceio e a compressão se propaga lateromedial em sentido ao lado de trabalho (Fig. 5 G-H-I).

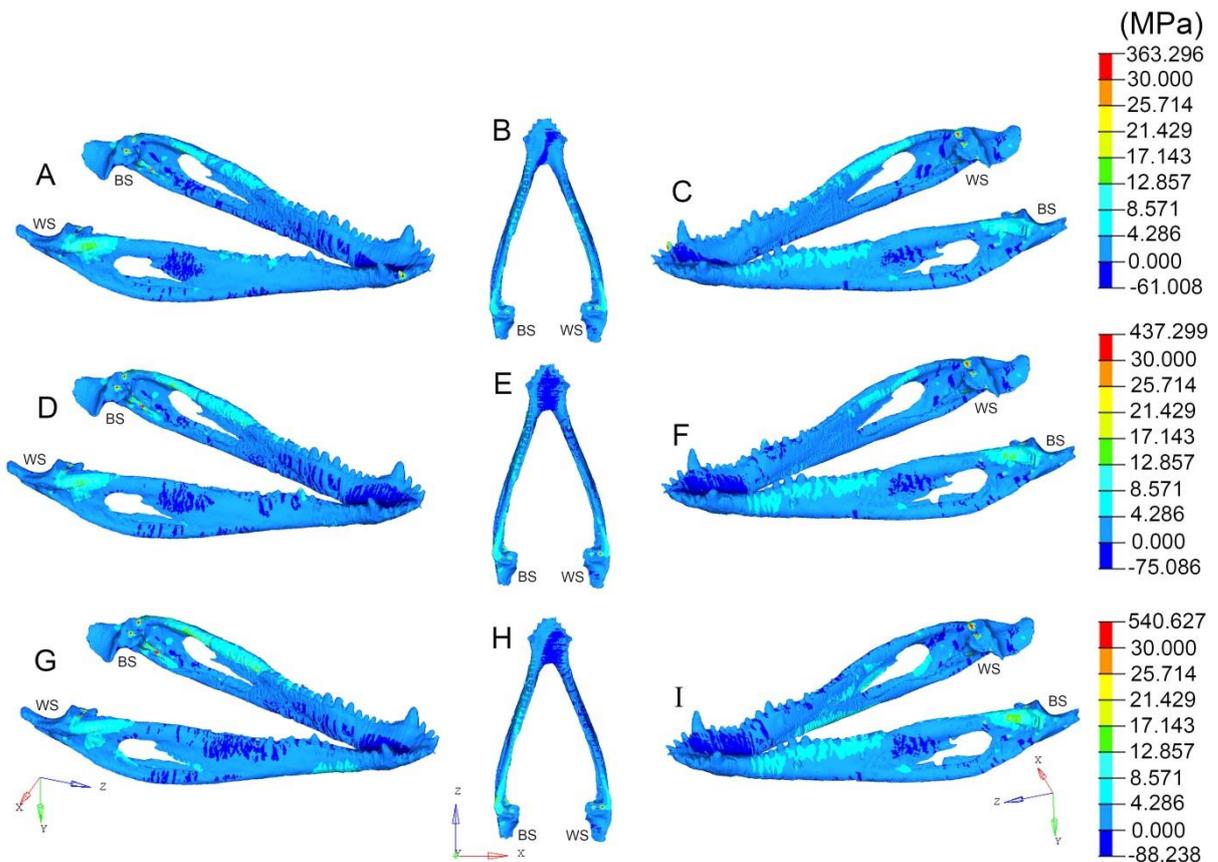


Figura 5. FEA do *Montelatosuchus* demonstrando tensão de flexão. **A,B,C** mostram tração e compressão com restrição da porção **anterior** do dentário (lado de trabalho); **D,E,F** mostram tração e compressão com restrição da porção **medial** do dentário (lado de trabalho); **G-H-I** mostram tração e compressão com restrição da porção **posterior** do dentário (lado de trabalho).

4. Discussão

Este estudo é o primeiro que descreve a funcionalidade da mandíbula de um peirosaurídeo por meio de FEA. Sendo assim, a comparação dos resultados obtidos foram feitos baseando-se na análise do *simple Alligator* FEA realizado por Porro et al. (2011).

Alligator mississippiensis é um crocodiliano contemporâneo com morfologia craniana distinta de *Montealtosuchus*. Sua cabeça é achatada, o focinho alongado e arredondado, as vias nasais se encontram perto da ponta do focinho e as narinas externas tendem a ser levantadas. A mandíbula possui forma de “U” (Grigg & Gans, 1993).

Ao contrário do *A. mississippiensis*, *Montealtosuchus* foi um crocodiliforme de hábitos terrestres, mandíbula em formato de “V”, côncava em vista lateral, arqueada para cima nas extremidades anterior e posterior. Apresenta um formato tubular tornando-se maior e

mais amplo posteriormente, próximo ao último dente. A sínfise medial é moderadamente longa, chegando até o 10º dente mandibular (Carvalho et al., 2007).

Segundo van Drongelen & Dullemeijer (1982 *apud* Porro et al., 2011), a morfologia da mandíbula de crocodiliformes reduz a tensão durante a mordida minimizando o estresse no material ósseo. Os resultados de Porro *et al.* (2011), corroboram com os estudos de van Drongelen & Dullemeijer (1982), os quais afirmam que as tensões foram dorsoventralmente mais distribuídas uniformemente nos FEA de *Alligator*. Os resultados obtidos no FEA de *Montealtosuchus* indicam que o formato da mandíbula deste crocodiliforme auxilia na dissipação da energia, suportando bem a tensão de flexão.

No modelo de FEA de *Montealtosuchus*, a restrição do 14º dente, na porção posterior-medial, provocou um deslocamento acentuado no lado de balanceio que se propagou para a porção anterior do lado de trabalho, provavelmente, devido à conexão dos pontos de restrição do movimento.

O deslocamento da mandíbula atingiu seu ponto máximo (Fig. 4E), e os pontos de movimentação zero deixaram de ter o formato de fulcro para ter um aspecto mais linear quando foi restringido o 18º dente, inserido na porção posterior do dentário.

Esta condição libera o lado de balanceio para o deslocamento máximo e gera uma rotação na parte ventrolateral da mandíbula. A movimentação da mandíbula nos pontos de fixação e o padrão de deslocamento e dissipação da energia apresentou-se de forma regressiva nos pontos de restrições e crescente a partir daí, demonstrando que à medida que o dente restringido é mais posterior, maior é a resistência a partir dele, denotando desta forma, maior capacidade de resistência das estruturas adjuntas ao ponto de fixação.

As análises das tensões Máximas Principais na mandíbula de *Montealtosuchus* demonstraram, respectivamente a partir de valores positivos (cores quentes) e negativos (cores frias), quais são as regiões que estão em tração e compressão. Normalmente os ossos resistem menos à tração e mais à compressão.

A tensão Máxima Principal no FEA do *Montealtosuchus* mostrou exatamente esse tipo de separação. A condição de flexão da mandíbula vista na análise do deslocamento é observada também na análise das tensões Máxima Principais: a mandíbula está flexionando de baixo para cima (lado de balanceio) sendo tracionada pelos músculos. A região inferior sofre compressão porque a mandíbula começa a se erguer, porém, o terceiro dente (porção anterior do dentário) do lado de trabalho, está fixado e nesta condição a parte da extremidade anterior da mandíbula não pode subir o que causa uma tração na região lateral (abaixo da inserção dos dentes), na área de balanço.

Na análise da tensão de flexão do *simple Alligator* FEA, de acordo com Porro *et al.* (2011), o lado de balanço sofre deformação dorsal ao longo da maioria do seu comprimento. O pico de flexão da tensão dorsoventral do lado de balanço é maior durante mordida posterior.

Ao contrário do *simple Alligator* FEA, o lado de balanço do FEA de *Montealtosuchus* sofreu flexão positiva ao longo da maior parte do seu comprimento com pico de tensão de flexão posterior nas regiões de inserções dos músculos e dorsalmente no dentário esquerdo. O pico de flexão da tensão dorsoventral do lado de balanço também é maior no FEA de *Montealtosuchus*, durante a mordida posterior (no lado de trabalho). Posteriormente a tensão é positiva no lado de trabalho da mandíbula, enquanto na região da sínfise mandibular a tensão foi negativa.

5. Conclusão

As forças bem distribuídas na mandíbula do *Montealtosuchus* demonstram o equilíbrio das tensões, indicando boa dissipação de energia, fornecendo à mandíbula resistência às tensões pela ação das forças aplicadas pelos músculos. A restrição dos dentes mais posteriores produziu maior compressão sob a área de tração, que é mais intensa lateralmedialmente no lado de balanceio, provavelmente, por ser uma região livre das restrições gerando um movimento de torção, que eleva o dentário esquerdo.

À medida que a restrição dos dentes segue em sentido posterior no dentário, em direção aos articulares, a resistência à movimentação do lado de trabalho aumenta, chegando a criar um eixo entre o articular e a porção posterior restrita formando uma área sem deslocamento entre estes dois pontos. Esta região com baixa movimentação pode indicar grande capacidade de compressão do objeto apreendido, podendo inclusive, fraturar pequenos ossos de uma eventual presa.

Os resultados obtidos na FEA de *Montealtosuchus* na análise das tensões indicam além da resistência das estruturas, a forma como a mesma se distribui ao longo da mandíbula, sugerindo que a mandíbula de *Montealtosuchus* apresenta uma boa resistência para capturar e empurrar todo o alimento para a parte mais interna da boca. Os resultados aqui obtidos corroboram com os estudos de Richardson *et al.* (2002), que afirmam que os crocodiliformes são especialistas em sua capacidade altamente desenvolvida para capturar e empurrar todo o alimento na direção da porção mais posterior da mandíbula.

Agradecimentos

Agradecemos à equipe do Museu de Paleontologia "Prof. Antonio Celso Arruda Campos ", Antonio Celso de Arruda Campos (in memoriam), Cledinei A. Francisco, Fernanda Cristina dos Reis Miranda, Dr. Fabiano Vidoi Iori, Deverson da Silva (Pepi), Paulo Gilberto da Rocha Tavares, José Augusto Bugarelli, Angélica Fernandes pela ajuda no campo e laboratório. Ao geólogo Fábio Branco, ao Prof. Dr. Prof. Dr. Paulo Hilário Nascimento Saldiva e Prof. Dr. Edson Amaro Jr. pela confecção da Tomografia Computadorizada produzida no Instituto de Radiologia - Faculdade de Medicina de São Paulo USP, Brasil. À equipe do Prof. Dr. Jorge Vicente Lopes da Silva em especial, Airton Moreira da Silva, Ana Claudia Matzenbacher, Amanda Amorin Nunes, Anderson Aparecido Camilo, Dr. Pedro Yoshito Noritomi, Daniel Takanori Kemmoku da Divisão de Tecnologias Tridimensionais, Centro de Tecnologia da Informação Renato Archer (CTI), pelo suporte técnico e científico. À equipe da Prfa. Dra. Emily Rayfield, School of Earth Sciences - University Bristol, UK em especial ao Prof. Dr. Carlos Martinez Perez, Dr Stephan Lautenschlager, Dra. Kelly Vargas, David J. Button, Quingiu , pela auxílio no conhecimento da técnica de Análise de Elementos Finitos. Este estudo foi apoiado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior – PDSE processo 99999.014477/2013-00, Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (FAPERJ).

6. Referências

- CARVALHO, I.S., VASCONCELLOS, F.M., TAVARES, S.A.S. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. **Zootaxa** 1607, 35- 46, 2007.
- CHALK, J., RICHMOND, B. G., ROSS, C. F., STRAIT, D. S., WRIGHT, B. W., SPENCER, M. A., DECHOW, P. C. A finite element analysis of masticatory stress hypotheses. **American journal of physical anthropology**, 145(1), 1-10, 2011.
- COX, P. G., RAYFIELD, E. J., FAGAN, M. J., HERREL, A., PATAKY, T. C., & JEFFERY, N. Functional evolution of the feeding system in rodents. **PLoS One**, 7(4), 2012.
- GRIGG, G., GANS, C. Morfology and Physiology of the Crocodylia. In: Fauna da Australia v.2A Amphibia and Reptilia. **Australian Government Publishing Service. Canberra**, 326-336, 1993.
- HOLLIDAY, C. M., WITMER, L. M. Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. **Journal of Morphology**, 268(6), 457-484, 2007.
- 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), 2013.
- LAUTENSCHLAGER, S. Cranial myology and bite force performance of *Erlikosaurus andrewsi*: a novel approach for digital muscle reconstructions. **Journal of Anatomy**, 222(2), 260-272, 2013.
- MCHENRY, C. R., CLAUSEN, P. D., DANIEL, W. J., MEERS, M. B., PENDHARKAR, A. Biomechanics of the rostrum in crocodylians: a comparative analysis using finite-element modeling NOVA. **The University of Newcastle's Digital Repository**, 2006.
- METZGER, K. A., DANIEL, W. J., ROSS, C. F. Comparison of beam theory and finite-element analysis with in vivo bone strain data from the alligator cranium. **The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology**, 283(2), 331-348, 2005.
- PIERCE, S. E., ANGIELCZYK, K. D., RAYFIELD, E. J. Patterns of morphospace occupation and mechanical performance in extant crocodylian skulls: a combined geometric morphometric and finite element modeling approach. **Journal of morphology**, 269(7), 840-864, 2008.

- PORRO, L. B., HOLLIDAY, C. M., ANAPOL, F., ONTIVEROS, L. C., ONTIVEROS, L. T., ROSS, C. F. Free body analysis, beam mechanics, and finite element modeling of the mandible of *Alligator mississippiensis*. **Journal of morphology**, 272(8), 910-937, 2011.
- PORRO, L. B., METZGER, K. A., IRIARTE-DIAZ, J., ROSS, C. F. *In vivo* bone strain and finite element modeling of the mandible of *Alligator mississippiensis*. **Journal of anatomy**, 223(3), 195-227, 2013.
- PREUSCHOFT, H., & WITZEL, U. Functional shape of the skull in vertebrates: Which forces determine skull morphology in lower primates and ancestral synapsids?. **The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology**, 283(2), 402-413, 2005.
- RAYFIELD, E. J., NORMAN, D. B., HORNER, C. C., HORNER, J. R., SMITH, P. M., THOMASON, J. J., & UPCHURCH, P. Cranial design and function in a large theropod dinosaur. **Nature**, 409, 2001.
- RAYFIELD, E. J. Cranial mechanics and feeding in *Tyrannosaurus rex*. Proceedings of the Royal Society of London B: **Biological Sciences**, 271, 2004.
- REED, D. A., PORRO, L. B., IRIARTE-DIAZ, J., LEMBERG, J. B., HOLLIDAY, C. M., ANAPOL, F., ROSS, C. F. The impact of bone and suture material properties on mandibular function in *Alligator mississippiensis*: testing theoretical phenotypes with finite element analysis. **Journal of Anatomy**, 218(1), 59-74, 2011.
- RICHARDSON, K. C., WEBB, G., MANOLIS, S. C. Crocodiles: inside out. **Surrey Beatty & Sons**, 172 p, . 2002
- ROSS, C. F., BERTHAUME, M. A., DECHOW, P. C., IRIARTE-DIAZ, J., PORRO, L. B., RICHMOND, B. G., STRAIT, D. *In vivo* bone strain and finite-element modeling of the craniofacial haft in catarrhine primates. **Journal of Anatomy**, 218(1), 112-141, 2011.
- SELDEN, P. A. Biomechanics. In: Briggs, D. E. G.; Crowther, P. R. (Ed.). *Paleobiology: A synthesis*. **Blackwell Science**, 318-322, 1990.
- SNIVELY, E., FAHLKE, J. M., & WELSH, R. C. Bone-Breaking Bite Force of *Basilosaurus isis* (Mammalia, Cetacea) from the Late Eocene of Egypt Estimated by Finite Element Analysis. **PloS one**, 10(2), 2015.
- VAN DRONGELEN W, DULLEMEIJER P. The feeding apparatus of *Caiman crocodilus*: A functional morphological study. **Anat. Anz** 151:337–366, 1982. *In*: Porro, L. B., Holliday, C. M., Anapol, F., Ontiveros, L. C., Ontiveros, L. T., Ross, C. F. 2011. Free body analysis, beam mechanics, and finite element modeling of the mandible of *Alligator mississippiensis*. **Journal of morphology**, 272(8), 910-937, 2011.

4 CONCLUSÃO

A descrição morfométrica dos osteodermos dos escudos nugal, dorsal, ventral, acessório (lateral) e apendicular deste crocodiliforme indicou que esse conjunto de placas formava uma armadura leve e mecanicamente bem definida que lhe conferia locomoção terrestre, proteção contra ataque de predadores e poderia auxiliar na manutenção da temperatura corporal ao longo do decorrer do dia.

A forma como a escápula, o coracóide e o úmero são articulados, juntamente com os metacarpos mais comprimidos e próximos uns dos outros e a reorganização 3D destes elementos ósseos, demonstrou que *M. arrudacamposi* poderia ter uma locomoção mais aduzida que os crocodiliformes atuais, o que lhe permitiria caminhar por ambientes terrestres a procura de suas presas.

Compreender o comportamento da mandíbula de *M. arrudacamposi* por meio da Análise de Elementos Finitos (FEA) foi o maior desafio deste trabalho, pois, este tipo de análise é utilizado, normalmente, para testar a resistência de materiais na Engenharia. Por meio da FEA foram analisadas as tensões de tração e compressão e a forma como o deslocamento da energia se distribui ao longo da mandíbula de *M. Arrudacamposi*.

Os resultados obtidos nesta análise mostraram que a ação das forças externas, exercida pelos músculos adutores mandibulares, foram bem distribuídas na mandíbula do *Montealtosuchus* durante os experimentos. Esta condição indicou o equilíbrio das tensões de tração e compressão e uma boa dissipação da energia ao longo da mandíbula sugerindo que esta estrutura apresenta boa resistência para capturar e empurrar todo o alimento para a parte mais interna (ou posterior) da boca.

As análises realizadas nos três artigos desenvolvidos para esta Tese, permitiu a compreensão da Paleoautoecologia de *Montealtosuchus arrudacamposi*, demonstrando que este crocodiliforme era um animal de hábitos terrestre que, possivelmente, compartilhava o mesmo paleoambiente que os gigantescos e fascinantes dinossauros do final do Cretáceo (Fig. 14).

5 REFERÊNCIAS

- ANDRADE, M. B., BERTINI, R.J. A new Sphagesaurus (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. **Historical Biology**, 20, 101-136, 2008.
- BASILICI, G., DAL, B., FÜHR, P. F., & LADEIRA, F. S. B. Climate-induced sediment-palaeosol cycles in a Late Cretaceous dry aeolian sand sheet: Marília Formation (North-West Bauru Basin, Brazil). **Sedimentology**, 56(6), 1876-1904, 2009.
- BATEZELLI, A., PERINOTTO, J. D. J., ETCHEBEHERE, M. D. C., FULFARO, V. J., SAAD, A. R. Redefinição litoestratigráfica da unidade Araçatuba e da sua extensão regional na Bacia Bauru, Estado de São Paulo, Brasil. **Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, 5, 195-200, 1999.
- BENTON, M. J., & CLARK, J. M. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. The phylogeny and classification of the tetrapods, 1, 295-338, 1988.
- BENTON, M. J. Studying function and behavior in the fossil record. **PLoS biology**, 8(3), 2010.
- BERTINI, R. J., SANTUCCI, R. M., & ARRUDA-CAMPOS, A. C. Titanossauros (Sauropoda: Saurischia) no Cretáceo Superior continental (Formação Marília, Membro Echaporã) de Monte Alto, Estado de São Paulo, e correlação com formas associadas do Triângulo Mineiro. **Geociências**, 20(1), 93-103, 2001.
- CARVALHO, I.S., BERTINI, R.J. Contexto geológico dos notossúquios (Crocodylomorpha) cretácicos do Brasil. **Geologia Colombiana**, 25, 163-184, 2000.
- CARVALHO, I.S., VASCONCELLOS, F.M., TAVARES, S.A.S. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. **Zootaxa** 1607, 35-46, 2007.
- CARVALHO, I. S, GASPARINI, Z. B., SALGADO, L., VASCONCELLOS, F. M., SILVA MARINHO, T. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, 297(2), 252-262, 2010.
- DIAS-BRITO, D., MUSACCHIO, E. A., DE CASTRO, J. C., MARANHÃO, M. S. A. S., SUÁREZ, J. M., RODRIGUES, R. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil-concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isotópicos e estratigráficos. **Revue de Paléobiologie**, 20(1), 245-304, 2001.

- DAL' BÓ, P. F. F., BASILICI, G. Estimativas de Paleoprecipitação e Gênese de Feições Cálccicas e Argílicas em Paleossolos da Formação Marília (Neocretáceo Da Bacia Bauru). **Geociências**, 29 (1), 33-47, 2010.
- FERNANDES, L. A. A cobertura cretácea suprabasáltica no Paraná e Pontal do Paranapanema (SP): os grupos Bauru e Caiuá, Universidade de São Paulo, (**Tese de Doutorado**), 1992.
- FERNANDES, L. A., COIMBRA, A. M. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil) **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 68(2), 195-205, 1996.
- GALLAGHER, R. H. Finite element analysis: fundamentals. Prentice-Hall Civil Engineering and Engineering Mechanics Series. Englewood Cliffs, **Prentice-Hall**, 1975, 1, 1975.
- GOBBO-RODRIGUES, S. R., PETRI, S., BERTINI, R. J. Ocorrências de ostrácodes na Formação Adamantina do Grupo Bauru, Cretáceo Superior da Bacia do Paraná e possibilidades de correlação com depósitos isócronos argentinos. Parte I–Família Ilyocyprididae. **Acta Geológica Leopoldensia**, 23(49), 3-13, 1999a.
- GOBBO-RODRIGUES, S.R.; PETRI, S., BERTINI, R.J. Ocorrências de ostrácodes na Formação Araçatuba do Grupo Bauru, Cretáceo superior da Bacia do Paraná, e possibilidades de correlação com depósitos isócronos argentinos – Parte II: Família Limnocytheridae. **Revista Universidade Guarulhos, Geociências**, 4(6), 5-11, 1999b.
- IORI, F. V., CARVALHO, I. D. S. *Morrinhosuchus luziae*, um novo Crocodylomorpha Notosuchia da Bacia Bauru, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, 39(4), 717-725, 2009.
- IORI, F. V., CARVALHO, I. S. *Caipirasuchus paulistanus*, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian–Santonian), Bauru Basin, Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, 31(6), 1255-1264, 2011.
- IORI, F. V., GARCIA, K. L. *Barreirosuchus franciscoi*, um novo Crocodylomorpha Trematochampsidae da Bacia Bauru, Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, 42(2), 397-410, 2012.
- LOTTI, R. S., MACHADO, A. W., MAZZIEIRO, Ê. T., & LANDRE JÚNIOR, J. Aplicabilidade científica do método dos elementos finitos. **Dental Press Ortodon Ortop Facial**, 11(2), 35-43, 2006.
- MENEGAZZO, M. C., CATUNEANU O., CHANG H. K. The South American retroarc foreland system: The development of the Bauru Basin in the back-bulge province. **Marine and Petroleum Geology** 73, 131-156, 2016.

- PAULA E SILVA, F. Geologia de superfície e hidroestratigrafia do Grupo Bauru no Estado de São Paulo. Universidade do Estado de São Paulo, 166 p. (**Tese de Doutorado**), 2003.
- POL, D., NASCIMENTO, P. M., CARVALHO, A. B., RICCOMINI, C., PIRES-DOMINGUES, R. A., ZAHER, H. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. **PLoS One**, 9(4), e93105, 2014.
- PORRO, L. B., HOLLIDAY, C. M., ANAPOL, F., ONTIVEROS, L. C., ONTIVEROS, L. T., & ROSS, C. F. Free body analysis, beam mechanics, and finite element modeling of the mandible of Alligator mississippiensis. **Journal of morphology**, 272(8), 910-937, 2011.
- RAYFIELD, E. J. Finite element analysis and understanding the biomechanics and evolution of living and fossil organisms. **Annu. Rev. Earth Planet. Sci.**, 35, 541-576, 2007.
- RICHARDSON, K.C., WEBB, G.J.W. & MANOLIS, S.C. Crocodiles: Inside out. A guide to the crocodylians and their functional morphology. **Surrey Beatty and Sons**. 172 p, 2002.
- ROSS, C. A., GARNETT, S. Crocodiles and alligators. **Facts on File, Inc.**, 240, 1989.
- SANTUCCI R.M., BERTINI R.J. Distribuição paleogeográfica e biocronológica dos titanossauros (Saurischia, Sauropoda) do Grupo Bauru, Cretáceo Superior do sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Geociências** 31, 307–314, 2001.
- SANTUCCI, R. M., ARRUDA-CAMPOS, A. C. A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Aeolosaurini. **Zootaxa**, 3085, 1-33, 2011.
- SOARES, P. C., LANDIM, P. M. B., FULFARO, V. J., & NETO, A. S. Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no estado de São Paulo: Grupo Bauru. **Brazilian Journal of Geology**, 10(3), 177-185, 1980.
- TAVARES, S. A. S., BRANCO, F. R., & SANTUCCI, R. M. Theropod teeth from the Adamantina Formation (Bauru Group, Upper Cretaceous), Monte Alto, São Paulo, Brazil. **Cretaceous Research**, 50, 59-71, 2014.

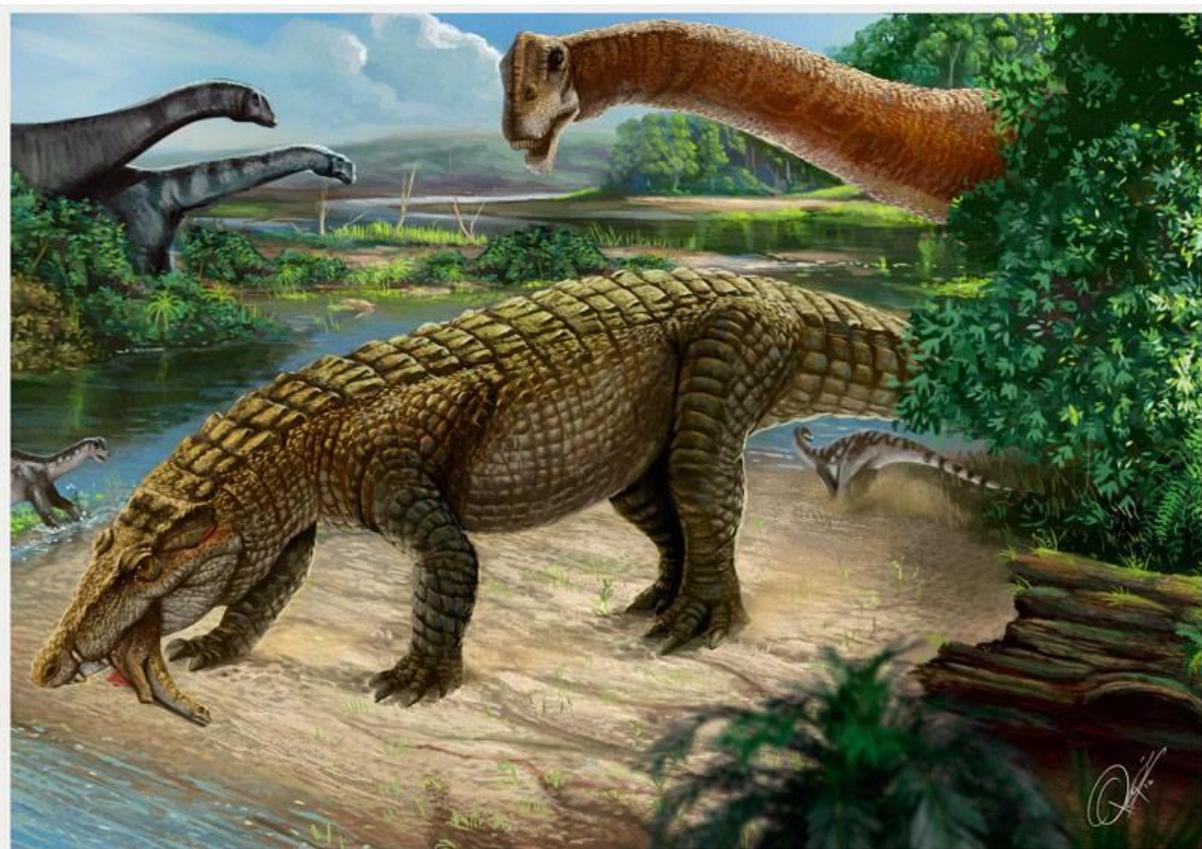


Figura14: Reconstrução artística de *Montealtosuchus arrudacamposi* em seu ambiente de vida. (Produzida por Deverson da Silva – Pepi).