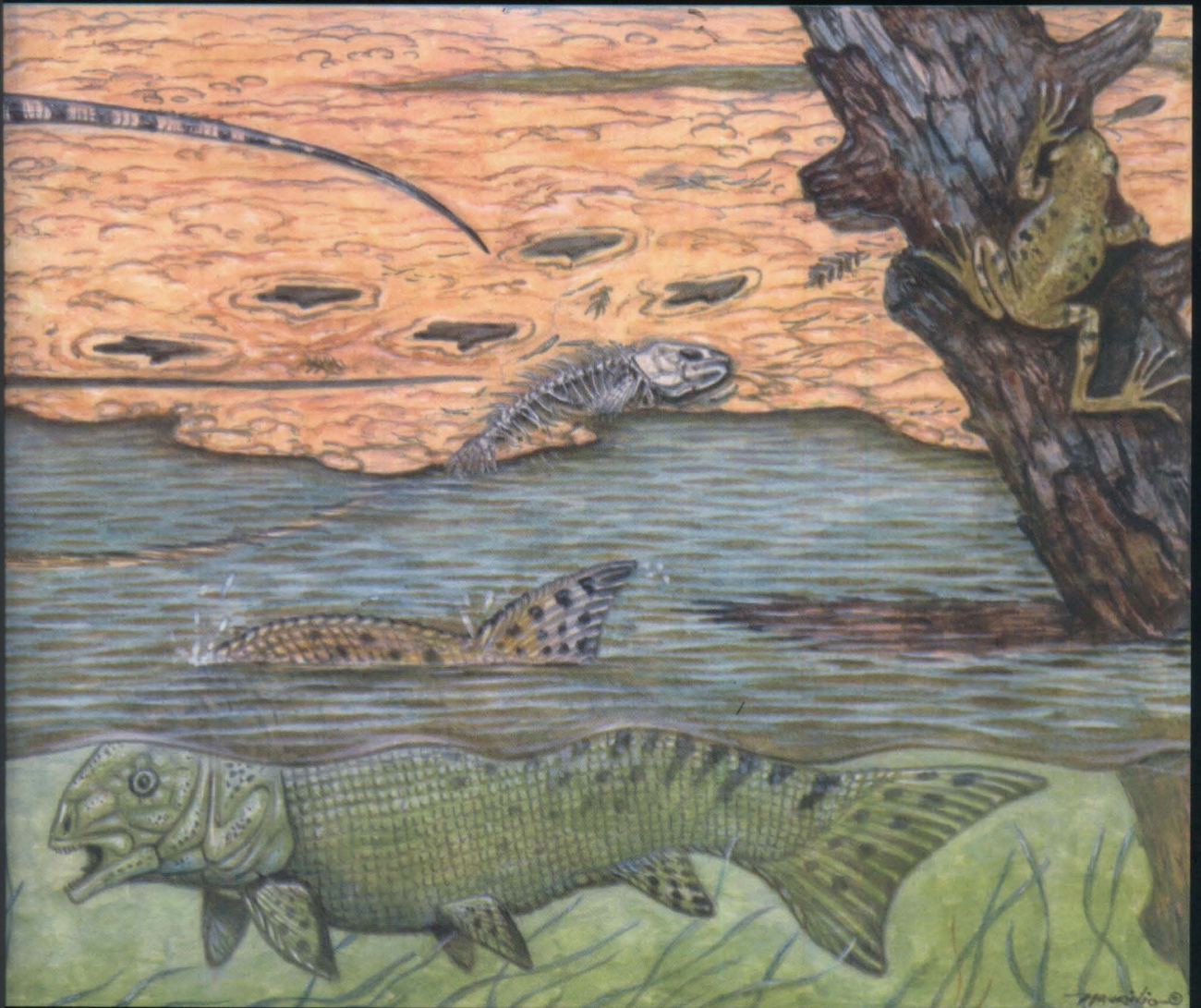


PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS

Grandes Temas e Contribuições Científicas



Editores:

Valéria Gallo

Paulo M. Brito

Hilda Maria A. Silva

Francisco J. Figueiredo



EDITORA INTERCIÊNCIA

Inferências morfofuncionais e ontogenéticas sobre o crânio de *Mariliasuchus amarali* Carvalho & Bertini 1999, Crocodylomorpha cretácico da Formação Araçatuba/Adamantina, Bacia Bauru, Brasil

FELIPE MESQUITA DE VASCONCELLOS
ISMAR DE SOUZA CARVALHO

Abstract

Mariliasuchus amarali, a Mesoeucrocodylia from the Araçatuba/Adamantina Formation (Bauru Basin, Upper Cretaceous) shows some adaptive features to terrestrial environments: short and high skull, lateral orbits, frontal external nares, reduction of the dental formula with specialization of the tooth crown morphology in incisiform, caniniform and molariform teeth. It has been included in the infraorder Notosuchia Gasparini, 1971. Four specimens of *Mariliasuchus amarali*, found near the municipality of Marília, São Paulo State were analysed. One of them, holotype of *Mariliasuchus amarali*, is a juvenile crocodylomorph whereas the other three are probably adult animals. These fossils allowed an analysis of the ontogenetic developmental pattern for this species and the meaning of morphological skull changes. This analysis was made based on the relationships among the mandibular, laterotemporal and supratemporal fenestrae, and the skull sculpturing present in the four specimens. The results showed that *Mariliasuchus* acquired a thicker, stronger skull, adapted to the terrestrial environment. The caudal migration of the laterotemporal fenestra and the size increase of the supratemporal probably indicate a wider use or strength of the adductor muscles during seizing and food processing.

Key words: Morphology, ontogeny, Crocodylomorpha, Upper Cretaceous.

Introdução

Estudos ontogenéticos e morfofuncionais sempre foram difíceis no campo da Paleontologia. O estado de conservação do material utilizado, muitas vezes fragmentado e incompleto, nem sempre é o ideal para suprir os dados necessários a cálculos alométricos e elementos de comparação com modelos biológicos recentes (Olson & Miller, 1951).

Análises ontogenéticas em crocodylomorfos atuais utilizam caracteres cranianos numéricos para determinação relativa de idade e sexo em diferentes espécies. Estes dados, em conjunto a comparações e interpretações morfofuncionais, podem ser importantes ferramentas na caracterização de hábitos e padrões ontogenéticos. Até a presente data, alguns estudos nestes moldes foram feitos e, em sua maioria, envolvem animais recentes (e.g., Mook, 1921; Dodson, 1974; Monteiro, 1997; Monteiro, Cavalcanti & Sommer, 1997; Monteiro & Soares, 1997; Verdade, 2000).

Entre grupos crocodilianos cretácicos, os *Notosuchia* apresentavam grande adaptação ao ambiente terrestre, havendo desde formas predadoras com crânios altos, lateralmente comprimidos e dentição zifodonte, até espécies pequenas com real heterodontia e possivelmente hábito alimentar onívoro (Wu *et alii*, 1995; Gomani, 1997; Pol, 2003; Martinelli, 2003).

Mariliasuchus amarali Carvalho & Bertini, 1999, crocodylomorfo notossúquio é proveniente dos sedimentos da Formação Araçatuba/Adamantina (Bacia Bauru, Cretáceo Superior). *Mariliasuchus* apresenta caracteres notórios de adaptação ao ambiente terrestre: membros longos e de constituição robusta, cauda curta e de afinamento rápido, narinas frontalmente abertas e olhos em posição lateral. O crânio é curto e alto, e apresenta enorme redução da fórmula dentária e especialização dos dentes em incisiformes, caniniformes e molariformes.

Contexto Geológico

A Bacia Bauru é composta da base para o topo pelas formações Caiuá, Santo Anastácio, Araçatuba, Adamantina, Marília e Uberaba, distribuindo-se por uma área com cerca de 350 000 km² no interior do Brasil, entre os estados de São Paulo, Minas Gerais, Mato Grosso do Sul, Goiás e na região nordeste do Paraguai (Fernandes, 1998). Os depósitos sedimentares nela encontrados são arenitos, siltitos, argilitos/folhelhos, depositados em diversos contextos ambientais, como eólico, aluvial, fluvial e lacustre raso (Dias-Brito *et alii*, 2001) durante o Cretáceo Superior. Postula-se um clima semi-árido e quente em seu interior, sujeito a períodos de seca intensa (Carvalho & Bertini, 1998).

A Formação Araçatuba é composta de arenitos finos e lamitos sílticos, de cor rósea a castanha, com intercalações de argila de cor avermelhada, todos largamente oxidados, dispendo-se em estratos maciços de acamamento tabular, alternados em camadas de estratificação cruzada (Carvalho & Bertini, 1999). Esta unidade foi caracterizada a partir dos depósitos mais inferiores da Formação Adamantina. Em função da área mapeável destas duas formações ser duvidosa, optou-se pela designação Formação Araçatuba/Adamantina como contexto stratigráfico para os fósseis em análise.

As condições deposicionais desta unidade foram as de um ambiente paludal, de águas salinas rasas, pouco agitadas, sujeitas a períodos de exposição, associado a um sistema fluvial entrelaçado. A Formação Araçatuba/Adamantina acumulou-se em área de caráter endorrêico, baixa e alagadiça. Postula-se um clima semi-árido durante a sua sedimentação (Fernandes, 1998; Dias-Brito *et alii*, 2001).

Na Formação Araçatuba/Adamantina são encontrados fósseis de algas carófitas, moluscos, crustáceos e restos de vertebrados, na forma de dentes isolados de terópodes e restos de crocodylomorfos, bem como coprólitos e ovos fósseis (Carvalho & Bertini, 1999; Dias-Brito *et alii*, 2001).

Material e Métodos

O material fóssil estudado corresponde a quatro crânios coletados nas imediações do Município de Marília. São eles o holótipo de *Mariliasuchus* (UFRJ DG 50-R) e três crânios de crocodylomorfos que apresentam a mesma morfologia dentária e elementos cranianos do holótipo, depositados sob o registro de UFRJ DG 56-R, UFRJ DG 105-R e UFRJ DG 106-R,

na coleção do Laboratório de Macrofósseis, Departamento de Geologia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro. O exemplar UFRJ DG 50-R tem pequenas proporções apresentando crânio, mandíbula, esqueleto axial e apendicular articulados. Este exemplar contrasta com os outros três, UFRJ DG 56-R, UFRJ DG 105-R e UFRJ DG 106-R, pois estes são maiores em comprimento e largura totais. Aparentemente os espécimes UFRJ DG 56-R, UFRJ DG 105-R e UFRJ DG 106-R correspondem a formas adultas, enquanto o holótipo (UFRJ DG 50-R) seria um indivíduo juvenil (figura 1).

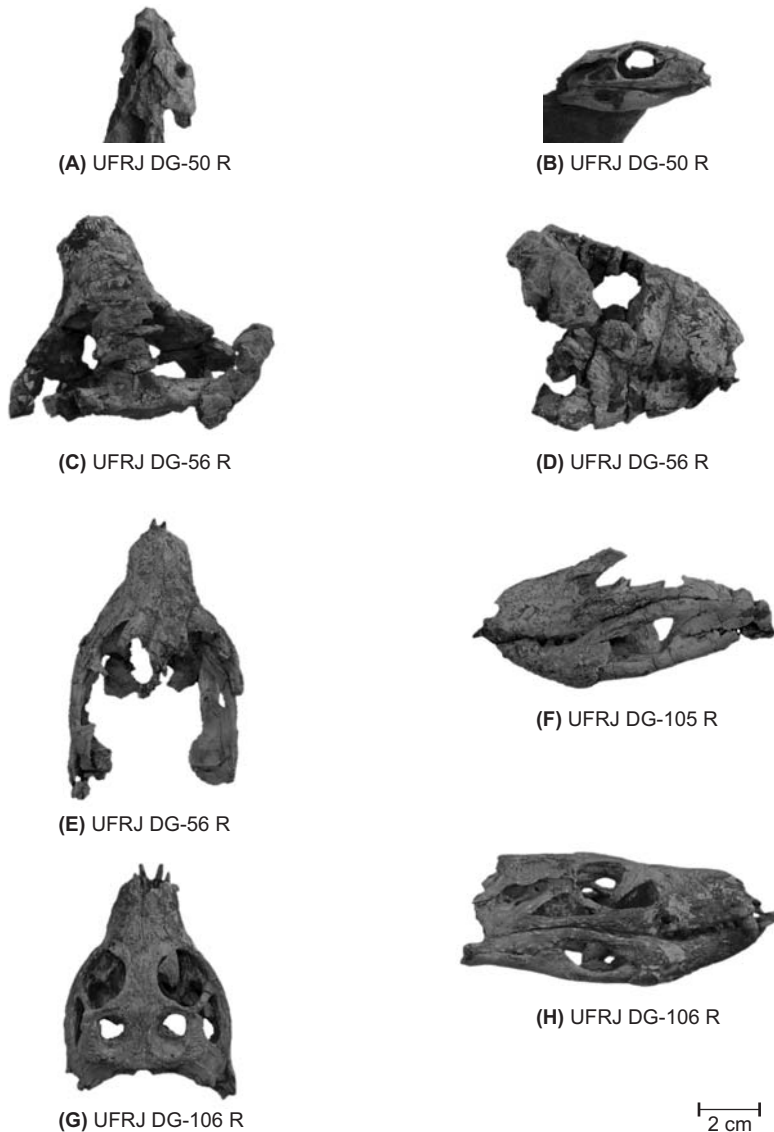


Figura 1 Exemplos de *Mariliasuchus amarali* em vista dorsal (A, C, E, G), em vista lateral (B, D, F, H).

Destes exemplares foram extraídas 13 medidas cranianas (figura 2 e tabela 1), enfocando tanto o comprimento quanto à largura do crânio e seus elementos. A partir destas medidas foram calculadas sete razões relativas a comprimento e largura do crânio para comparação proporcional dos exemplares (tabela 2). A seleção foi feita a partir de estudos alométricos de crocodilomorfos recentes (Mook, 1921; Verdade, 2000), que visavam à determinação de elementos de diagnose para idade relativa e sexo. No presente estudo, visou-se apenas aos que eram diagnósticos de idade.

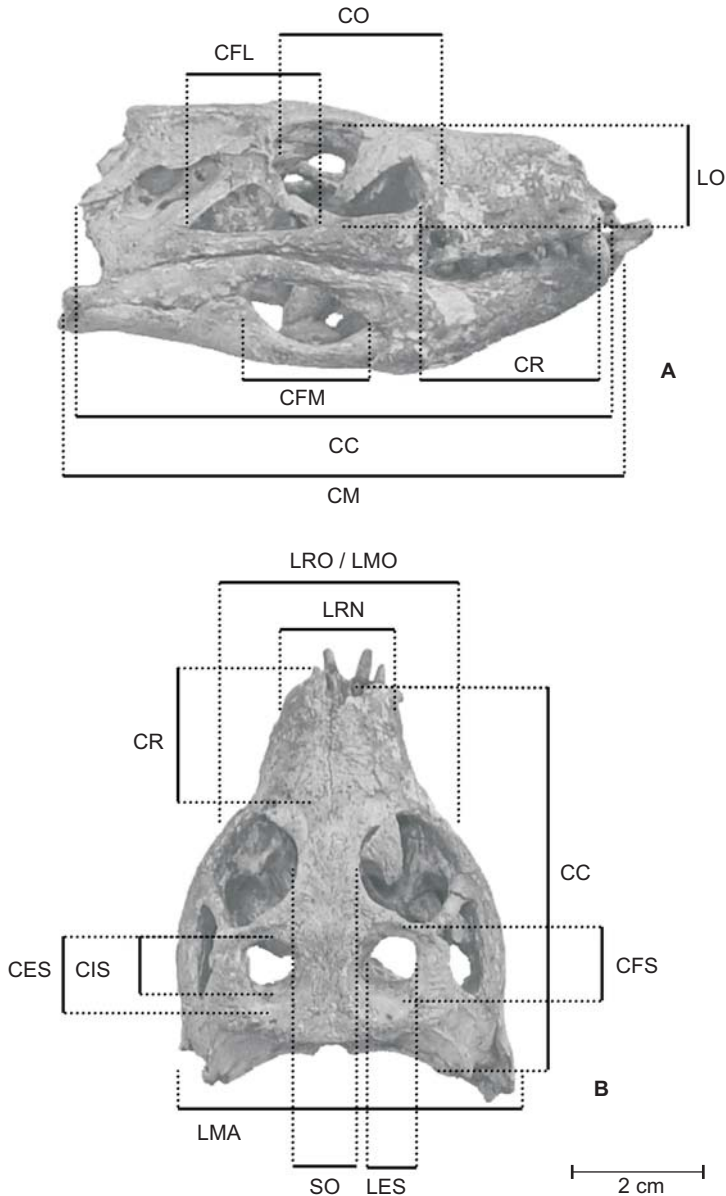


Figura 2 *Marília* *suchus amarali* (UFRJ-DG 106-R). Medidas cranianas selecionadas para análise, em vista lateral **A**, e em vista dorsal **B**. Legenda na tabela 1.

Foram analisados também dados qualitativos do crânio e da mandíbula, tais como: forma da órbita; forma das fenestras supratemporal e laterotemporal; fenestra pré-orbitária; forma do topo do crânio; posição relativa da órbita, da fenestra laterotemporal e da fenestra mandibular; suturas pré-orbitais e pós-orbitais; posição da narina externa; esculturamento da mandíbula, do maxilar e das regiões pós-orbitais; número de dentes no pré-maxilar e no maxilar. Estes caracteres foram selecionados a partir de estudos anatômicos de crocodilomorfos recentes (Iordansky, 1975).

As conjugações das razões métricas e dados anatômicos podem auxiliar na elaboração de inferências morfofuncionais sobre os crânios de crocodilomorfos.

Tabela 1 Medidas selecionadas

Medida / Razão	Abreviatura
Largura do rostro na borda da abertura nasal	LRN
Largura do rostro na borda anterior das órbitas	LRO
Comprimento do crânio (Nasal/Quadrado)	CC
Comprimento do rostro (Nasal/borda anterior da órbita)	CR
Comprimento e largura da órbita	CO e LO
Separação entre órbitas	SO
Comprimento da mandíbula	CM
Largura da mandíbula na articulação	LMA
Largura do maxilar na borda anterior das órbitas	LMO
Comprimento da sínfise mandibular	CSM
Comprimento e largura da fenestra mandibular	CFM e LFM
Comprimento da fenestra laterotemporal	CFL
Comprimento e largura da fenestra supratemporal	CFS e LFS
Circunferência externa da fenestra supratemporal	CES
Circunferência interna da fenestra supratemporal	CIS

Tabela 2 Razões de crescimento relativo

Razões	Fórmula
Largura relativa do crânio	LMO/CC
Comprimento relativo do rostro	CR/CC
Largura relativa do rostro	LRO/CR
Comprimento relativo da sínfise	CSM/CM
Largura relativa da mandíbula	LMA/CM
Comprimento relativo da órbita	CO/CC
Largura relativa da órbita	LO/CO

Resultados

As medidas obtidas diretamente do crânio mostram uma grande diferença entre o holótipo (UFRJ DG 50-R) e os outros três exemplares (UFRJ DG 56-R, UFRJ DG 105-R e UFRJ DG 106-R) e pequenas diferenças entre estes três últimos. O exemplar UFRJ DG 56-R apresenta as maiores dimensões, tanto em comprimento como em largura, ainda que UFRJ DG 105-R seja apenas um pouco menor. O espécime UFRJ DG 106-R está em melhor estado de preservação que os anteriores, porém suas dimensões são menores que as de UFRJ DG 56-R e UFRJ DG 105-R, e maiores que as de UFRJ DG 50-R (tabelas 3 e 4).

Tabela 3 Medidas cranianas (em milímetros)

Medidas	UFRJ DG 50-R	UFRJ DG 56-R	UFRJ DG 105-R	UFRJ DG 106-R
Largura do rosto na borda da abertura nasal	8,1	25,0	26,1	22,6
Largura do rosto na borda anterior das órbitas	16,4	51,4	50,0	41,3
Comprimento do crânio (nasal/quadrado)	42	Não preservada	Não preservada	97,8
Comprimento do rosto (nasal/borda anterior da órbita)	15	42,1	41,2	30,7
Separação entre órbitas	5,4	Não preservada	17,1	12,7
Comprimento e largura da órbita	12,4 e 9,6	Largura apenas 26,3	Não preservada	27,9 e 25,4
Comprimento da mandíbula	41,3	Não preservada	133,4	101,6
Largura da mandíbula na articulação com quadrado	30	Não preservada	77,6	73,1
Largura da mandíbula na borda anterior das órbitas	13,3	54,6	53,5	53,0
Comprimento da sínfise mandibular	12,2	32,0	30,6	24,2
Comprimento e largura da fenestra mandibular	5,1 e 2,7	Não preservada	31,7 e 12,8	20,9 e 18,8
Comprimento da fenestra laterotemporal	5,9	Não preservada	Não preservada	20,0
Comprimento e largura da fenestra supratemporal	2,7 e 2,0	Não preservada	Não preservada	Interna: 8,1 e 7,7 Externa: 18,7 e 15,8
Circunferência externa da fenestra supratemporal	10,0	Não preservada	Não preservada	111,1
Circunferência interna da fenestra supratemporal	10,0	Não preservada	Não preservada	46,4

Tabela 4 Razões das medidas cranianas

Razões	UFRJ DG 50-R	UFRJ DG 56-R	UFRJ DG 105-R	UFRJ DG 106-R
Comprimento relativo do rostro (CR/CC)	0,35	Falta de dados	Falta de dados	0,31
Largura relativa do rostro (LRO/CC)	1,09	1,22	1,21	1,34
Comprimento relativo da sínfise (CSM/CM)	0,29	Falta de dados	0,22	0,23
Largura relativa do dentário (LMA/CM)	0,72	Falta de dados	0,58	0,71
Comprimento relativo da órbita (CO/CC)	0,29	Falta de dados	Falta de dados	0,28
Largura relativa da órbita (LO/CO)	0,77	Falta de dados	Falta de dados	0,91

A distância de separação entre as órbitas aumenta, tornando mais laterais as órbitas em comparação ao holótipo. As órbitas aumentam, em especial a sua largura, porém crescem em proporção semelhante ao crânio. A forma da órbita passa de circular à subcircular.

A sínfise mandibular torna-se mais extensa, porém proporcionalmente menor em relação ao crescimento do crânio. As fenestras laterotemporal e mandibular têm um grande acréscimo de comprimento. A fenestra mandibular tem sua posição deslocada caudalmente em relação à órbita, quando se comparam os crânios maiores com o do holótipo. A fenestra laterotemporal torna-se também mais caudal, em relação à órbita e à fenestra mandibular. Este padrão é notado em especial nos espécimes UFRJ DG 105-R e UFRJ DG 106-R.

A circunferência interna e externa das fenestras supratemporais em UFRJ DG 50-R mostram-se iguais, porém no exemplar UFRJ DG 106-R, ocorre um aumento significativo da circunferência externa em relação à interna, conferindo à fenestra um aspecto de funil, com a extremidade maior aberta para o topo do crânio. Sua forma também se altera, deixando de ser circular para se tornar subcircular.

De modo geral, as suturas nas regiões pré-orbitais e pós-orbitais tornam-se pouco visíveis, sinal de completa fusão de seus elementos. Isto confere aos crânios dos exemplares maiores um aspecto maciço. A fenestra pré-orbital está completamente ausente no exemplar UFRJ DG 56-R, enquanto nos outros exemplares está presente na forma de uma diminuta fossa. O esculpamento, praticamente ausente no holótipo, intensifica-se especialmente no pré-maxilar, maxilar e na mandíbula nos espécimes UFRJ DG 56-R, UFRJ DG 105-R e UFRJ DG 106-R (tabela 5).

Tabela 5 Caracteres anatómicos qualitativos

Caráter	UFRJ DG 50-R	UFRJ DG 56-R	UFRJ DG 105-R	UFRJ DG 106-R
Forma da órbita	Circular	Não preservada	Não preservada	Subcircular
Forma da fenestra supratemporal	Subcircular	Não preservada	Não preservada	Subcircular
Forma da fenestra laterotemporal	Subtriangular	Não preservada	Não preservada	Subtriangular
Forma do topo do crânio	Levemente convexo	Plano	Não preservada	Plano
Posição relativa de órbita / fenestra laterotemporal / fenestra mandibular	Fenestra mandibular e laterotemporal inicia-se na mesma linha e são posteriores ao limite da órbita	Não preservadas	Fenestra mandibular tem posição posterior ao limite anterior das órbitas. Fenestra laterotemporal não preservada	A fenestra laterotemporal posterior a fenestra mandibular e esta é posterior ao limite anterior da órbita
Suturas pré-orbitárias	Visíveis, pouco fusionadas	Difícil visualização	Completamente fusionadas	Completamente fusionadas
Suturas pós-orbitárias	Pouco fusionadas	Não preservadas	Não preservadas	Completamente fusionadas
Esculturamento	Nenhum	-	Intenso, em especial no rostro	Intenso, em especial no rostro
Fenestra pré-orbitária	Presente na forma de pequena fossa	Ausente	Presente na forma de pequena fossa	Presente na forma de pequena fossa
Posição da narina externa	No extremo anterior do rostro, orientada frontalmente	No extremo anterior do rostro, orientada frontalmente	No extremo anterior do rostro, orientada frontalmente	No extremo anterior do rostro, orientada frontalmente
Dentes no pré-maxilar	3	3	3	3
Dentes no maxilar	3	5	6	6

Discussão

A enorme diferença de tamanho do holótipo para os outros exemplares pode indicar distintos estágios ontogenéticos entre estes indivíduos, dado que medidas unidimensionais são fortes indicativos de idade em crocodilomorfos (Iordansky, 1975). Enquanto UFRJ DG 50-R estaria relacionado a um indivíduo jovem, os outros exemplares (UFRJ DG 56-R, UFRJ DG 105-R e UFRJ DG 106-R) seriam indivíduos relativamente mais velhos.

Em *Mariliasuchus amarali*, as órbitas apresentaram pouca variação relativa em comparação ao holótipo. Apenas uma pequena mudança de forma, pois a órbita passa de circular à subcircular. Nos exemplares UFRJ DG 56-R, UFRJ DG 105-R e UFRJ DG 106-R as órbitas assumem uma posição mais lateral do que no holótipo (UFRJ DG 50-R), assim como a distância entre as mesmas também aumenta. As órbitas aumentam, em especial a sua largura, porém crescem em proporção semelhante ao crânio.

A circunferência interna e externa das fenestras supratemporais em UFRJ DG 50-R mostram-se iguais, porém no exemplar UFRJ DG 106-R, ocorre um aumento significativo da circunferência externa em relação à interna. Assim a fenestra tem um aspecto de funil, com a extremidade maior aberta para o topo do crânio. Sua forma também se altera, deixando de ser circular para se tornar subcircular. Segundo Iordansky (1964), a fenestra supratemporal é o ponto de inserção muscular do *adductor profundus*, um dos principais músculos adutores da mandíbula. O aumento da circunferência externa e interna da fenestra supratemporal de *Mariliasuchus* indica um progressivo aumento volumétrico deste músculo, indicativo de grande atividade mandibular ou necessidade de aplicação de grande força mecânica na mesma. O desenvolvimento deste músculo está relacionado a uma maior necessidade de força e ou atividade mandibular (Dodson, 1974).

O deslocamento caudal das fenestras mandibular e laterotemporal somado ao intenso esculpamento rostral pode significar uma necessidade de adquirir maior resistência e solidez, pois a posição destas fenestras estão relacionadas a áreas de baixo estresse mecânico (Fox, 1964; Daniel & McHenry, 2000). O *adductor externus* se insere na borda ventral da fenestra laterotemporal. Visto que esta superfície se alonga durante o desenvolvimento, é provável que o músculo também aumente sua área de inserção obtendo melhor fixação.

O desenvolvimento do crânio de *Mariliasuchus* difere em vários aspectos do desenvolvimento de crânios de crocodilomorfos recentes. Estes apresentam um crânio curto e alto durante os primeiros estágios de desenvolvimento, porém apresentam rostros alongados e dorsoventralmente comprimidos na fase adulta (Mook, 1921; Dodson 1974). O rostro alto, curto e globoso de *Mariliasuchus* contrasta com o crânio dos crocodilianos recentes.

Estas diferenças morfológicas, em geral caracterizam hábitos alimentares também distintos, pois a forma do rostro está intimamente ligada ao método de apreensão de alimentos (Dodson, 1974; Iordansky, 1975). Crocodilomorfos recentes apresentam uma variada dieta quando são jovens, podendo incluir artrópodes e estágios larvais de invertebrados e vertebrados; quando adultos passam a uma outra gama de presas, que pode incluir vertebrados de pequeno, médio e grande porte, artrópodes e moluscos (Richardson *et alii*, 2002).

Mariliasuchus poderia apresentar uma menor diferenciação de sua dieta, uma vez que seu crânio apresenta menor variação ontogenética e conseqüentemente morfofuncional, exceto por um possível ganho de força e resistência geral e lateralização das órbitas.

Conclusão

Em seu desenvolvimento ontogenético, *Mariliasuchus* adquire rostro curto, forte e resistente, apresentando para isto um incremento gradativo das rugosidades na porção anterior do crânio e o deslocamento caudal dos forames mandibular e laterotemporal. O desenvolvimento de *Mariliasuchus* reforça suas características como animal de hábitos terrestres: órbitas gradualmente mais laterais, incremento da altura e compressão lateral do crânio e manutenção das narinas frontais. Tal desenvolvimento difere enormemente dos crocodylomorfos recentes. Tais diferenças podem ainda significar adaptações ecológicas.

O aumento da circunferência da fenestra supratemporal e da extensão das fenestras laterotemporal inferior sinalizam possivelmente um incremento volumétrico dos músculos responsáveis pela adução da mandíbula. Tal fato pode indicar grande atividade mandibular para processamento alimentar ou necessidade de aplicação de maior força mecânica através da mesma.

Agradecimentos

Ao professor Willian Roberto Nava que gentilmente cedeu três dos exemplares em estudo. Ao paleontólogo Pedro Henrique Nobre pelo auxílio na identificação de estruturas cranianas de crocodylomorfos. Ao tecnólogo gráfico Marcelo Vieira pela editoração das fotografias dos exemplares. Este estudo contou com o auxílio financeiro da Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à pesquisa do Rio de Janeiro (FAPERJ) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq Proc. n° 300571/2003-8)

Referências

- CARVALHO, I. S. & BERTINI, R. J. Paleoenvironments of the Brazilian Cretaceous notosuchians. In: *Crocodylian Biology and Evolution Conference, Abstract*. The University of Queensland, Brisbane, p. 19, 1998.
- CARVALHO, I. S. & BERTINI R. J. *Mariliasuchus amarali*: um novo Crocodylomorpha (Notosuchia) do Cretáceo da Bacia Bauru, Brasil. *Geologia Colombiana*, 24:83-105, 1999.
- DANIEL, W. J. T. & MCHENRY, C. Bite force and skull stress correlation – modeling the skull of *Alligator mississippiensis*: 135-143 In: GRIGG, G. C.; SEEBACHER, F. & FRANKLING, C. E. (eds.), *Crocodylian Biology and Evolution*. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, 2000.
- DIAS-BRITO, D.; MUSACHIO, E. A.; CASTRO, J. C.; MARANHÃO, M. S. S.; SUÁREZ, J. M. & RODRIGUES, R. Grupo Bauru: uma unidade continental do Cretáceo no Brasil—concepções baseadas em dados micropaleontológicos, isótopos e estratigráficos. *Revue Paléobiologique, Genève*, 20(1):245-304, 2001.
- DODSON, P. Functional and ecological significance of relative growth in alligator. *Journal of Zoology*. 175:315-355, 1974.
- FERNANDES, L. A. *Estratigrafia e evolução geológica da parte Oriental da Bacia Bauru (Ks, Brasil)*. São Paulo. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, São Paulo, 216 p., 1998.
- FOX, R. C. The adductor muscles of the jaw in some primitive reptiles. *University of Kansas Publishing Museum of natural History*, 12:657-680, 1964.

- GOMANI, E. M. A crocodyliiform from the Early Cretaceous Dinosaur Beds, Northern Malawi. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 17(2):280-294, 1997.
- IODANSKI, N. N. The jaw muscles of the crocodiles and some relative structures of the crocodylian skull. *Anatomie Animalz*, 155:256-280, 1964.
- IODANSKI, N. N. The skull of the Crocodylia: 201-262 In: GANS, C. & PARSONS, T. S. (eds.), *Biology of the Reptilia*, Academic Press, London, 1975.
- MARTINELLI, A. G. New remains of the biarre notosuchid *Comahuesuchus brachybucalis* (Archosauria, Crocodyliformes) from Late Cretaceous of Rio Negro Province (Argentina). *Ameghiniana*, 40(4):559-572, 2003.
- MONTEIRO, L. R. Allometric growth and functional integration in the skull of the black caiman *Melanosuchus niger* (Crocodylia: Alligatoridae). A jackknife approach. *Revista Brasileira de Biologia*, 57:31-37, 1997.
- MONTEIRO, L. R.; CAVALCANTI, M. J. & SOMMER, H. J. Comparative ontogenetic shape changes in the skull of *Caiman* species (Crocodylia, Alligatoridae). *Journal of Morphology*, 231:53-62, 1997.
- MONTEIRO, L. R. & SOARES, M. A. Allometric analysis of ontogenetic variation and evolution of the skull in Caiman (Crocodylia, Alligatoridae). *Herpetologica*, 53(1):62-69, 1997.
- MOOK, C. C. Individual and age variations in skulls of recent Crocodylia. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 44:51-66, 1921.
- OLSON, E. & MILLER, R. L. Relative growth in paleontological studies. *Journal of Paleontology*, 25(2):212-223, 1951.
- POL, D. New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from Late Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(4):817-831, 2003.
- 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, Chipping Norton, 172 p., 2002.
- VERDADE, L. M. Regression equation between body and head measurements in broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*). *Revista Brasileira Biologia*, 60(3):469-482, 2000.
- WU, X.-C.; SUES, H.-D. & SUN, A. A plant eating crocodyliiform reptile from the Cretaceous of China. *Nature*, 376:678-680, 1995.