



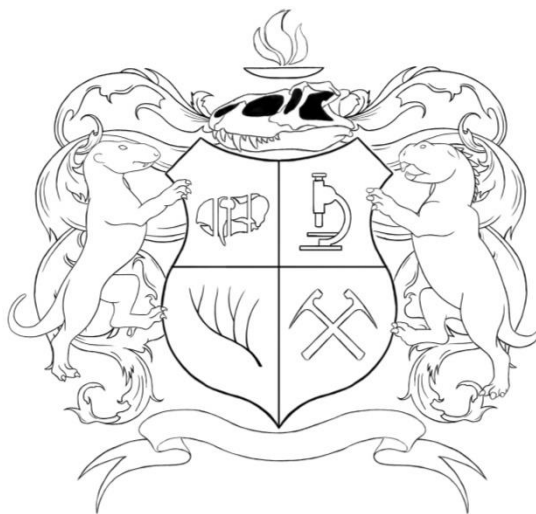
**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**Aspectos da anatomia endocraniana do baurusuquídeo
Campinasuchus dinizi (Archosauria, Crocodyliformes) do Cretáceo
Superior do Brasil**

Pedro Henrique Morais Fonseca

ORIENTADORA – Profa. Dra. Marina Bento Soares

CO-ORIENTADOR – Dr. Agustín Guillermo Martinelli



Porto Alegre – 2019



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

**Aspectos da anatomia endocraniana do baurusuquídeo
Campinasuchus dinizi (Archosauria, Crocodyliformes) do Cretáceo
Superior do Brasil**

Pedro Henrique Morais Fonseca

ORIENTADORA – Profa. Dra. Marina Bento Soares

CO-ORIENTADOR – Dr. Agustín Guillermo Martinelli

BANCA EXAMINADORA

Dr. Fabiano Vidoi Iori - Museu de Paleontologia Pedro Candolo, Uchoa, São Paulo.

Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro - Departamento de Biologia e Zootecnia, Faculdade de Engenharia de Ilha Solteira, UNESP-Ilha Solteira, São Paulo.

Dr. Lucas Ernesto Fiorelli - Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de La Rioja - CRILAR – CONICET, Argentina.

Dissertação de Mestrado
apresentada como requisito parcial
para a obtenção do Título de Mestre
em Geociências.

Porto Alegre – 2019

CIP - Catalogação na Publicação

Morais Fonseca, Pedro Henrique

Aspectos da anatomia endocraniana do baurusuquídeo
Campinasuchus dinizi (Archosauria, Crocodyliformes) do
Cretáceo Superior do Brasil / Pedro Henrique Moraes
Fonseca. -- 2019.

102 f.

Orientadora: Marina Bento Soares.

Coorientador: Agustín Guillermo Martinelli.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Instituto de Geociências, Programa
de Pós-Graduação em Geociências, Porto Alegre, BR-RS,
2019.

1. Baurusuchidae. 2. Endocast. 3. Paleoecologia. 4.
Cretáceo. 5. Minas Gerais. I. Bento Soares, Marina,
orient. II. Guillermo Martinelli, Agustín, coorient.
III. Título.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer, primeiramente, ao meu amigo e co-orientador Dr. Agustín Martinelli por todos esses anos de ensinamento, colaboração e trabalho em equipe. Em 2012 começamos a trabalhar juntos e, de lá pra cá, foi graças ao seus esforços e ensinamentos que este e outros trabalhos puderam ser realizados. Não obstante, agradeço a confiança depositada em mim durante todo esse tempo e seus esforços ao me “adotar” como pupilo. Se hoje completo mais uma etapa rumo ao meio científico, devo a você, e saiba que sou muito agradecido a isso. Agradeço enormemente a minha orientadora Dra. Marina Bento Soares, que gentilmente me aceitou como aluno e me proporcionou a oportunidade de desenvolver este projeto, bem como a oportunidade de conhecer mais o Triássico. Espero que novas oportunidades surjam dessa parceria. Ao prof. Cesar Leandro Schultz, agradeço a paciência e as dúvidas que foram criadas e sanadas durante conversas pelos corredores.

Um agradecimento em especial para minha família, em especial para minha mãe Sandra Fonseca e para o meu pai José Alexandre Fonseca, que sempre estiveram do meu lado (mesmo longe) nunca duvidando da minha capacidade. Apesar de não serem ativos na produção científica, todo apoio e carinho dado por eles, fizeram toda diferença para que eu chegasse onde cheguei. Um agradecimento especial para minha família aqui do Sul, Marcela Borba e Voltaire Paes Neto, que se tornaram uns dos meus melhores amigos, e fizeram da vida mais leve e muito mais divertida. Ao meu amigo Voltaire, agradeço também por todo apoio durante essa nova fase da minha vida, bem como todas nossas discussões a respeito dos diversos temas biológicos, paleontológicos e filosóficos. Certamente, foram essas discussões um importante passo para o desenvolvimento do conhecimento que tenho desses assuntos.

Aos meus amigos Maurício Schmitt e Thiago Carlisbino que foram meus parceiros de laboratório e de perrengues do início ao fim. Agradeço a todos novos amigos que fiz na Paleonto (tanto no lab como na Fundação Zoobotânica) pelas conversas, dicas, “*brain storms*” e momentos do café, que ajudaram tanto nas novas ideias e dúvidas sanadas, como nos momentos de diversão e desespero coletivo. Graças a vocês sou um paleontólogo melhor e uma pessoa também, então obrigado: Simone Neve, André Barcelos, Bianca Mastrantonio, Brodsky Macedo, Dri

Strapasson, Elver Mayer, Francesco Battista, Heitor Francischini, Leonardo Corecco, Marcos Sales, Paulo , Pedro Xavier, Thais Ferreira, Tomaz Melo. Agradeço enormemente aos ICs, que me ensinam a ser um bom orientador para o futuro, e nos ajudam no dia a dia do laboratório. Pra vocês meu agradecimento especial Gabriel Schäffer, Tainara Medeiros, Camila Scartezini, Luciano Doria, Maurício Fanti, e as eternas ICs (apesar de desertoras), Clara Heinrich e Camila Melo. Agradeço aos professores que gentilmente me ensinaram novas visões dentro da Paleontologia. Ao prof. Vicente Antunes, Mara Lucia Fonseca e Camila Cavellani que em 2012 me acolheram no CCCP, permitindo meu primeiro contato com a paleontologia, e com as tomografias, que culminou no presente trabalho. Uma ressalva especial ao prof. Vicente que sempre esteve disponível para escutar e conversar com um jovem aluno, e sempre foi a favor das minhas ideias. Guardo com carinho os conselhos dados. Ao prof. Thiago Marinho e ao Luiz Carlos Ribeiro, que me deram a confiança e liberdade no Museu de Paleontologia, para realizar os meus trabalhos. Além disso, todo apoio e ajuda dados para me formar como paleontólogo.

Por fim, ao apoio e financeiro concedido pelo CNPq, o qual financiou minha bolsa de mestrado. Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Geociencias, que me deu todo apoio necessário para a realização dessa pós, e as instituições de ensino UFRGS e UFTM que foram, ao longo desses anos, à minha casa e minha escola de vida. Agradecimento especial para o Hospital de Clínicas da UFTM, onde foram realizadas as tomografias necessárias para presente trabalho.

RESUMO

A utilização de tomografias em fósseis permite o estudo de estruturas internas de forma não invasiva, além de auxiliar a reconstrução de estruturas formadas por tecidos moles que, via de regra, não se preservam no registro fóssil. Para o presente trabalho foram tomografados dois espécimes de *Campinasuchus dinizi* (CCPLIP 1319 e CCPLIP 1360), representante do clado Baurusuchidae (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) provenientes da formação Adamantina, Grupo Bauru, do Cretáceo Superior de Minas Gerais. Os fósseis foram submetidos ao tomógrafo CT scanner Toshiba Aquilion 64, obtendo 511 *slices* para o primeiro e 232 para o segundo espécime. Através do preenchimento digital das cavidades internas, utilizando o *software* Avizo 8.1, foi possível identificar os sinos paranasais e paratimpânicos, o interior da cavidade nasal, bem como o ducto nasofaríngeo, os canais semicirculares e o molde endocraniano. Nota-se que os sinos paranasais apresentam a mesma distribuição topográfica encontrada em táxons de Crocodylia atuais, os quais apresentam hábito ecológico semi-aquático diferindo de *C. dinizi* e demais baurussuquídeos que eram animais terrestres. Isso pode indicar que a ecologia da espécie não influencia diretamente na formação dos sinos. Por outro lado, os sinos paranasais podem estar relacionados à dispersão de forças mecânicas no crânio, uma vez que se localizam nas áreas com maior concentração de estresse. A morfologia do molde endocraniano também apresenta pouca variação em relação a outros táxons de Mesoeucrocodylia, indicando uma alta taxa conservativa no grupo. Porém, a presença de uma expansão na região olfativa da cavidade nasal presente em *C. dinizi*, está restrita a táxons de hábito terrestre e provavelmente carnívoro, ocorrendo, por exemplo, em *Uberabasuchus terrificus*, *Notosuchus terrestris* e *Wargosuchus australis*, táxons que apresentam ecologia semelhante. Assim como os sinos paranasais, os sinos paratimpânicos apresentam-se desenvolvidos em *C. dinizi*, provavelmente relacionado ao formato do crânio e/ou ao hábito terrestre do táxon, uma vez que os sinos podem estar relacionados com o sistema auditivo, auxiliando na propagação do som no interior do crânio. Por fim, os canais semicirculares apresentam morfologia semelhante à encontrada nos demais táxons de Mesoeucrocodylia, o que possibilita estimar a posição do crânio. O presente trabalho incorpora informações acerca da paleoecologia de *C. dinizi*, bem como disponibiliza informações a cerca da evolução dessas estruturas em Baurusuchidae e outros táxons. Além disso, o presente trabalho reforça a importância do uso de tomografias em trabalhos paleontológicos.

Palavras - Chave: Mesoeucrocodylia, *Endocast*, Sinus, Paleoecologia, América do Sul.

ABSTRACT

The use of tomography in fossils allows the study of internal structures in a non-invasive way, besides helping the reconstruction of structures formed by soft tissues that, as a rule, are not preserved in the fossil record. For the present work two specimens of *Campinasuchus dinizi* (CCPLIP 1319 and CCPLIP 1360), representative of the clade Baurusuchidae (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from the Adamantina formation, Bauru Group, from the Upper Cretaceous of Minas Gerais were collected. The fossils were submitted to Toshiba Aquilion 64 CT scanner, obtaining 511 slices for the first and 232 for the second specimen. Through the digital filling of the internal cavities using the Avizo 8.1 software, it was possible to identify the paranasal and paratimpanic sinuses, the interior of the nasal cavity, as well as the nasopharyngeal duct, the semicircular canals and the endocast. It is noted that the paranasal sinuses present the same topographic distribution found in current Crocodylia taxa, which present semi-aquatic ecological habit differing from *C. dinizi* and other baurussuquídeos that were terrestrial animals. This may indicate that the ecology of the species does not directly influence the formation of the sinuses. On the other hand, paranasal sinuses may be related to the dispersion of mechanical forces in the skull, since they are located in the areas with the highest concentration of stress. The morphology of the mold endocranial also shows little variation compared to other taxa mesoeucrocodylia, indicating a high rate in conservative group. However, the presence of an expansion in the olfactory region of the nasal cavity present in *C. dinizi* is restricted to taxa of terrestrial and probably carnivorous habit, occurring, for example, in *Uberabasuchus terrificus*, *Notosuchus terrestris* and *Wargosuchus australis*, taxa that have similar ecology. The paratimpanic sinuses are developed in *C. dinizi*, probably related to the shape of the skull and / or the terrestrial habit of the taxon, since the sinuses may be related to the auditory system, aiding in the propagation of the sound inside the skull. Finally, the semicircular canals show similar morphology to that found in the other taxa of Mesoeucrocodylia, which makes it possible to estimate the position of the skull, according to some studies. The present work incorporates information about the paleoecology of *C. dinizi*, as well as information about the evolution of these structures in Baurusuchidae and other taxa. In addition, the present study reinforces the importance of the use of tomographies in paleontological works.

Keywords: Mesoeucrocodylia, Endocast, Sinuses, Paleoecology, South America

LISTA DE FIGURA E QUADRO

Figura 1: Espécimes de *Campinasuchus dinizi* utilizados no estudo das cavidades endocranianas. Vista lateral (A) e dorsal (B) do espécime CPPLIP 1319; Vista lateral (C) e dorsal (D) do espécime CPPLIP 1360. Escala: 5 cm.....12

Figura 2: Filogenia com os principais agrupamentos de Crocodylomorpha e alguns táxons representantes, exemplificando a diversidade de formas cranianas. 1 – Crocodylomorpha, 2 – Crocodyliformes, 3 – Protosuchia, 4 – Mesoeucrocodylia, 5 – Notosuchia, 6 – Neosuchia, 7 – Eusuchia, 8 – Crocodylia, 9 – Thallatosuchia. Modificado de Riff et al. (2012).....15

Figura 3: Exemplos de morfologias de Crocodylomorpha. A - *Pseudhesperosuchus jachaleri* Bonaparte, 1969; B - *Simosuchus clarki* Buckley et al., 2000; C - *Metriorhynchus superciliosus* (de Blainville, 1853), D - *Stratiotosuchus maxhechti* Campos et al., 2001; E - *Melanosuchus niger*. Escala 50 cm. Retirado de Riff et al. (2012).....16

Figura 4: Filogenia de Crocodylomorpha calibrada no tempo geológico. Modificado de Dal Sasso et al. (2017).....19

Figura 5: Filogenia dos agrupamentos de Notosuchia calibrados no tempo geológico e sua distribuição espacial, demonstrando dois pulsos de especiação. Modificado de Pol et al. (2014).....20

Figura 6: Picos de diversificação de Notosuchia durante o Cretáceo. A – Diversidade de Notosuchia por área; B – Diversidade de espécies em relação ao agrupamento filogenético. Modificado de Pol e Leardi (2015).....21

Figura 7: Exemplo de Uruguaysuchidae, *Araripesuchus wegneri*. Modificado de Sereno e Larsson (2009). Abreviações: cda, osteoderma caudal; ma, *manus*; pe, *pes*. Escala: 20 cm.22

Figura 8: Exemplos de morfologia craniana e pós-craniana de Notosuchia avançados. A - *Notosuchus terrestres*. Modificado de Barrios et al., (2017); B – *Morrinhosuchus luziae*. Modificado de Iori et al. (2018); C – *Caipirasuchus mineirus*. Modificado de Martinelli et al. (2018). Escala: 5 cm.23

Figura 9: Exemplos de morfologia craniana de Ziphosuchia. A – *Simosuchus clarki* Modificado de Kley et al. (2010); B – *Pakasuchus kapilimai*. Modificado de O'Connor et al. (2010); C – *Libycosuchus brevirostris*. Modificado de Stromer (1914). Escala: 1 cm.....24

Figura 10: Exemplos de morfologia craniana e pós-craniana de Peirosauridae. A - *Montealtosuchus arrudacamposi*. Modificado de Tavares et al. (2017); B – *Uberabasuchus terrificus* (Arquivo pessoal do autor); C – *Kaprosuchus saharicus*. Modificado de Sereno e Larson (2009). Escala: 10 cm.....25

Figura 11: Exemplos de morfologia craniana de Sebecidae. A, B – *Sebecus icaeorhinus*, em A, vista lateral esquerda; em B, reconstituição do crânio da vista lateral. Modificado de Molner (2010); C – *Barinasuchus arveloi*, em vista lateral. Modificado de Molner (2010); D, E - *Sahitisuchus fluminensis*, em D, vista dorsal, em E, vista lateral esquerda. Modificado de Kellner et al. (2014). Escala: 10 cm.26

Figura 12: Exemplos de morfologia craniana e pós craniana de Baurusuchidae. A – *Gondwanasuchus scabrosus* (Arquivo pessoal do autor); B – *Pissarrachampsia sera*. Modificado de Montefeltro et al. (2011); C – *Aplestosuchus sordidus*. Modificado de GODOY et al. (2014); D – foto detalhe da cavidade torácica de *A. sordidus* contendo um *Sphagesauridae*. Modificado de GODOY et al. (2014). Escala B - D: 5 cm; Escala E - F: 50 cm27

Figura 13: Modelo esquemático, em vista lateral, do encéfalo baseado em um crocodilo jovem, e a relação entre o volume do encéfalo e o do molde endocraniano. Verde – prosencéfalo; Amarelo – mesencéfalo; Vermelho – rombencéfalo; Azul – molde endocraniano.....31

Figura 14: Modelo esquemático da reconstrução do crânio de *Campinasuchus dinzi*, com as estruturas internas do crânio em suas respectivas posições.....35

Figura 15: Modelo esquemático da reconstrução do crânio de *Campinasuchus dinzi*, com as estruturas referentes à cavidade nasal e a circulação de ar dentro delas (indicada pelas setas).....36

Quadro 1: Lista de táxons conhecidos de Baurusuchidae.....28

LISTA DE ABREVIACÕES INSTITUCIONAIS

CPPLIP, Centro de Pesquisas Paleontológicas “Llewellyn Ivor Price,” Universidade Federal do Triângulo Mineiro (UFTM), Peirópolis, Uberaba, Minas Gerais, Brazil;

MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (PV, Paleovertebrate Collection ; N, Neuquén Province), Buenos Aires, Argentina;

UFRGS-PV-T, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Coleção do Triássico, Porto Alegre, Brasil;

UFRGS-PV-Z, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, Coleção Zoológica, Porto Alegre, Brazil.

MNN, Muséum National du Niger, Niamey, République do Niger

SUMÁRIO

RESUMO	1
ABSTRACT	2
LISTA DE FIGURA E QUADRO	3
LISTA DE ABREVIÇÕES INSTITUCIONAIS	5
SUMÁRIO	6
PARTE I	9
1. Introdução	9
2. Objetivo	10
3. Material e Métodos	11
4. Estado da Arte	13
4.1. Breves considerações sobre os Crocodylomorpha	13
4.2. Notosuchia	16
4.3. O estudo das estruturas endocranianas	28
4.3.1. Um breve histórico	28
4.3.2. Anatomia e evolução das estruturas endocranianas	30
5. Análise Integradora da Dissertação	37
Referências	38
PARTE II	54
Abstract	54
1. Introduction	55
2. Material and methods	57
3. Results	59
3.1. <i>Nasal cavity and airway</i>	59
3.2. <i>Paranasal sinuses</i>	60
3.3. <i>Paratympanic sinuses</i>	61
3.4. <i>Endocast</i>	62
3.5. <i>Semicircular canals</i>	63

4. Discussion	64
4.1. <i>Nasopharyngeal duct</i>	64
4.2. <i>Nasal cavity</i>	65
4.3. <i>Paranasal sinuses</i>	68
4.4. <i>Paratympanic sinuses</i>	71
4.5. <i>Endocast</i>	71
4.6. <i>Semicircular canal</i>	74
5. Conclusion	76
Acknowledgements	77
Appendix	77
References	78
Figures captions	87
PARTE III	97
Anexo I	97

TEXTO EXPLICATIVO DA ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

Esta dissertação de Mestrado está estruturada em torno de artigo científico publicado em periódico, segundo a Norma 103 – Submissão de Teses e Dissertações, do Programa de Pós-Graduação em Geociências (PPGGEO) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Consequentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

PARTE I: Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa da dissertação de Mestrado, os objetivos, os métodos de investigação e o estado da arte sobre o tema de pesquisa e análise integradora da dissertação, comentando os resultados obtidos.

PARTE II: Contém o artigo publicado em periódico, ou submetido a periódico com corpo editorial permanente e revisores independentes, escrito pelo autor durante o desenvolvimento de seu Mestrado.

PARTE III: Anexos incluindo resumos publicados em eventos pelo autor (Anexo 1) durante o tempo de realização do Curso de Mestrado.

PARTE I

1. Introdução

O estudo das cavidades internas em espécies fósseis tem sido utilizado como abordagem paleoecológica, evolutiva e, até mesmo, sistemática desde o século XIX, a partir dos estudos de moldes naturais de encéfalos e estruturas associadas. A análise da morfologia dos moldes endocranianos (*endocast*) permite pressupor determinados hábitos ecológicos e comportamentais de formas fósseis, através da comparação com espécimes viventes (WALSH e KNOLL, 2011). Tradicionalmente o estudo desses moldes é realizado com moldes naturais, os quais são formados a partir do preenchimento da cavidade craniana, que se encontra vazia devido à decomposição, por sedimento e posterior litificação desse sedimento (KETCHAM e CARLSON, 2001). Também moldes artificiais, feitos através do preenchimento das cavidades com látex, por exemplo, permitem acessar indiretamente a anatomia endocraniana de fósseis. O acesso às cavidades preenchidas artificialmente ou aos moldes internos litificados geralmente implica na destruição do material ósseo (KETCHAM e CARLSON, 2001; WALSH e KNOLL, 2011), o que não é recomendável. Com o advento do uso das tomografias, concebidas para uso médico, na paleontologia, o estudo das cavidades internas tornou-se não destrutivo e mais sofisticado (KETCHAM e CARLSON, 2001; WALSH e KNOLL, 2011, WATANABE et al., 2018).

Nos arcossauros, os estudos das cavidades internas são reportados desde o século XIX, quando Oken (1819) descreve um *endocast* litificado de *Pterodactylus antiquus*. Desde então, o volume de estudos com este enfoque vem aumentando progressivamente. Em geral, os crocodilianos e as aves (grupos coronais de Archosauria) são utilizados como modelos comparativos (e.g., WITMER e RIDGELY, 2008) para grupos como dinossauros (e.g., WITMER e RIDGELY, 2008), pterossauros (e.g., WITMER et al., 2003) e outros arcossauros basais (e.g., SALES e SCHULTZ, 2014). Apesar de as cavidades internas dos arcossauros serem bem estudadas, tais estruturas nos Crocodyliformes Notosuchia permanecem ainda pouco contempladas em estudos (COLBERT et al., 1946; MARTINELLI e PAIS, 2008; SERENO e LARSSON, 2009; KLEY et al., 2010; MARIA et al., 2010; RODRIGUES et al., 2010; SERTICH e O'CONNOR, 2014; FERNÁNDEZ-DUMONT et al., 2017). Além disso, nas poucas publicações que abordam as cavidades internas de Notosuchia, não é dada muita ênfase à descrição dos moldes

endocranianos, uma vez que se tratam de trabalhos com abordagem anatômica mais abrangente (anatomia craniana e/ou pós-craniana) (e.g KLEY et al., 2010; SERENO e LARSSON, 2009).

Estudos enfocando a anatomia endocraniana de Baurusuchidae não fogem à regra, sendo bastante escassos. Apesar da diversidade de formas presentes no Cretáceo brasileiro, até o momento apenas oito espécies (COLBERT et al., 1946; MARTINELLI e PAIS, 2008; SERENO e LARSSON, 2009; KLEY et al., 2010; MARIA et al., 2010; RODRIGUES et al., 2010; SERTICH e O'CONNOR, 2014; FERNÁNDEZ-DUMONT et al., 2017) foram alvo de estudo desse tipo. Sendo assim, o presente trabalho tem como tema o estudo das cavidades internas de *Campinasuchus dinizi* Carvalho et al., (2011), um Baurusuchidae do Cretáceo Superior encontrado na formação Adamantina, do grupo Bauru (Turoniano – Santoniano), estado de Minas Gerais, que apresenta adaptações anatômicas à carnivoría e ao hábito terrestre (CARVALHO et al., 2011). *Campinasuchus dinizi* é representado por uma grande quantidade de exemplares fosseis tombados e referidos como pertencentes a este táxon (cerca de 23 espécimes), sendo que sua maioria refere-se a fragmentos cranianos. Dentre estes, espécimes como os que foram utilizados no presente trabalho (CCPLIP 1319 e CCPLIP 1360), encontram-se em bom estado de preservação e quase completos. A fim de contribuir com os estudos das cavidades internas e da paleoneuroanatomia de Crocodyliformes, bem como ampliar tal conhecimento acerca dos Notosuchia, o presente trabalho aborda características morfológicas dessas estruturas e sua relação com a paleoecologia de *Campinasuchus dinizi*, bem como de outros Notosuchia.

2. Objetivo

O objetivo do presente trabalho é acessar, através da técnica de tomografias computadorizadas, as cavidades cranianas internas de *Campinasuchus dinizi* (Mesoeucrocodylia, Notosuchia), a fim de compreender a sua organização, fazer comparações com os padrões endocranianos encontrados em outros grupos de arcossauros e, especialmente, em Crocodyliformes, e reconhecer adaptações paleoecológicas relacionadas à estrutura do encéfalo, cavidade nasofaringeana e orelha interna.

Objetivos específicos:

Reconstruir a cavidade encefálica, os sinos paratimpânico e paranasal, a cavidade nasal, a cavidade nasofaringeana e os canais semicirculares de dois espécimes de *C. dinizi* (CPPLIP 1319 e 1360);

Descrever a morfologia das cavidades endocranianas de *C. dinizi* e fazer comparações com as de arcossauros não-crocodilomorfos, e de crocodiliformes fósseis e atuais (Eusuchia);

Tecer relações entre a anatomia endocraniana de *C. dinizi* e suas adaptações ecológicas, corroborando ou não a hipótese de um hábito terrestre para este táxon.

3. Material e Métodos

Os espécimes disponíveis para o estudo, CPPLIP 1319 e 1360 (Figura 1), compreendem dois crânios parciais identificados como *Campinasuchus dinizi*, tombados na coleção do Centro de Pesquisas Paleontológicas “Llewellyn Ivor Price,” (CPPLIP - UFTM). O espécime CPPLIP 1319 compreende as porções mais anteriores do crânio (rosto) e da mandíbula, estando presentes os ossos pré-maxilar, maxilar, nasal, parte do lacrimal, jugal, dentário e parte do esplenial. No espécime CCPLIP 1360 encontra-se ausente a porção mais anterior do rosto (pré-maxilar e parte do nasal), estando presentes, quase em sua totalidade, os demais ossos do crânio, excetuando o palpebral posterior esquerdo, a parte anterior do dentário e parte do articular. Os espécimes foram preparados mecanicamente no Centro de Pesquisas Paleontológicas Llewellyn Ivor Price (UFTM) previamente a este estudo. Ambos os crânios foram encontrados no afloramento Sitio Três Antas, na região de Honorópolis, município de Campina Verde (MG). O afloramento pertence à formação Adamantina, grupo Bauru, a qual representa o intervalo de tempo Turoniano – Santoniano (Cretáceo Superior).

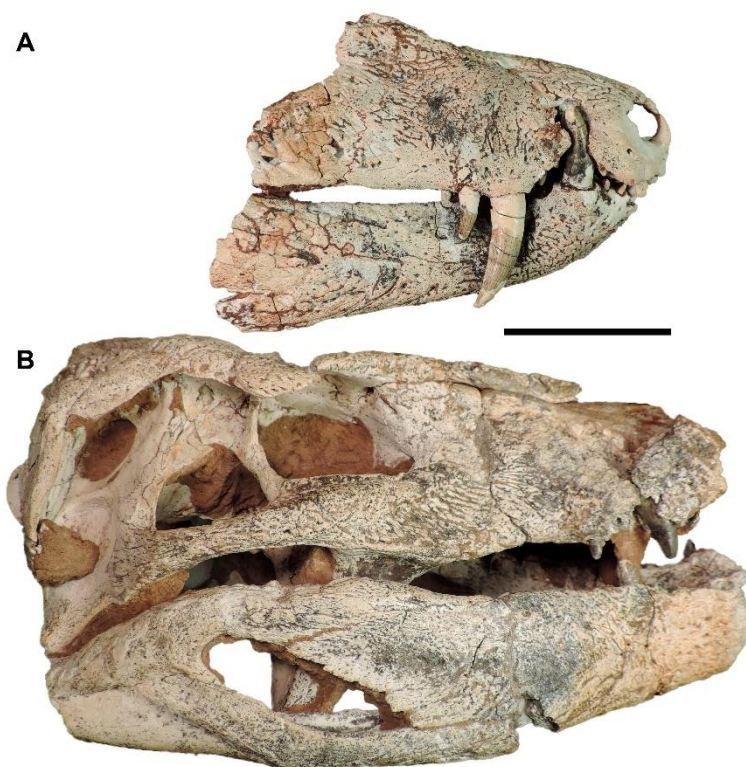


Figura 1: Espécimes de *Campinasuchus dinizi* utilizados no estudo das cavidades endocranianas. Vista lateral (A) e dorsal (B) do espécime CPPLIP 1319; Vista lateral (C) e dorsal (D) do espécime CPPLIP 1360. Escala: 5 cm.

Para o presente trabalho os espécimes CPPLIP 1319 e 1360 foram tomografados em tomógrafo médico CT scanner Toshiba Aquilion 64, obtendo 511 *slices* para o primeiro e 232 para o segundo espécime, com o espaçamento de 0,5 mm entre cada *slice*. O processamento das imagens de tomografia foi realizado com o *software* Avizo versão 7.1 e 8.1. Cada *slice* foi avaliado e, através da comparação com as cavidades internas já conhecidas de outros crocodiliformes, tais estruturas foram identificadas em *C. dinizi*, criando-se uma máscara para cada uma. Posteriormente, um modelo tridimensional foi gerado pelo próprio *software*, obtendo-se, assim, cada estrutura individualmente. Devido ao estado preservacional de cada fóssil, no espécime CPPLIP 1319 foi possível reconhecer a parte mais anterior da cavidade nasal, a parte anterior do ducto nasofaríngeo e o conjunto mais anterior dos sinos paranasais; já no espécime CPPLIP 1360, mais bem preservado, foi possível identificar a região medioposterior da cavidade nasal, o ducto nasofaríngeo, a porção posterior dos sinos paranasais, o molde endocraniano, a maior parte dos sinos paratimpânicos e os canais semicirculares.

Os táxons usados para comparação foram o fitossauro *Smilosuchus adamanensis* (Holloway, 2011); os Eusuchia *Gavialis gangeticus* (BONA et al., 2017; PIERCE et al., 2017), *Gryposuchus neogaeus* (BONA et al., 2017), *Alligator mississippiensis* (WITMER e RIDGELY, 2008), *Mourasuchus nativus* (BONA et al., 2013), *Melanosuchus niger*; os Notosuchia *Araripesuchus wegneri* (SERENO e LARSON, 2009), *Anatosuchus minor* (SERENO e LARSON, 2009), *Simosuchus clarki* (KLEY et al., 2010), *Sebecus icaeorhinus* (COLBERT, 1946); os Thalattosuchia *Steneosaurus* cf. *gracilirostris* (BRUSATTE et al., 2016), *Pelagosaurus typus* (PIERCE et al., 2017); *Cricosaurus araucanensis* (HERRERA, 2013; HERRERA, 2017); bem como o Theropoda *Tyrannosaurus rex* (BROCHU, 2000; WITMER e RIDGELY, 2008).

Devido à ausência de uma normatização para nomenclatura das cavidades internas (WALSH e KNOLL, 2018), a nomenclatura adotada para a descrição das estruturas endocranianas foi a empregada por Sampson e Witmer (2007), Márquez e Laitman (2008), Witmer e Ridgely (2008), Brochu (2000), Smith et al. (2011), Sales e Schultz (2014) e Dufeu e Witmer (2015).

4. Estado da Arte

4.1. Breves considerações sobre os Crocodylomorpha

A fauna de crocodilianos que atualmente habita a faixa tropical do planeta é consideravelmente pouco diversa e recente na história do grupo (BROCHU, 2003), uma vez que durante o Mesozoico uma grande diversidade formas habitava o globo, com uma miríade de adaptações a hábitos ecológicos. A linhagem Crocodylomorpha (clado erigido por Walker, 1986) compreende todos os crocodilos, jacarés e gaviais vivos, além de uma grande diversidade de formas fósseis, mais ou menos proximamente relacionadas a estes, que tiveram sua origem no Neotriássico (~230 Ma – Carniano) (IRMIS et al., 2013). Crocodylomorpha está incluso no clado Pseudosuchia, que engloba também formas triássicas como, por exemplo, 'rauissúquios', fitossauros e popossaurídeos. O clado Pseudosuchia juntamente com o clado Avemetatarsalia, do qual pterossauros, dinossauros e, por conseguinte, as aves fazem parte, formam o clado Archosauria (NESBITT et al., 2011).

Os Crocodylomorpha (Figura 2) sobreviveram à extinção do final do Triássico, transitando de um ecossistema dominado por pseudossúquios (e.g., rauissúquios, fitossauros, aetossauros) para um ecossistema dominado por dinossauros. Dispersaram-se através da Pangeia durante o Triássico e Jurássico (IRMIS et al., 2013); no Cretáceo ocorreu a diversificação do clado Notosuchia, e bem como a origem do clado Crocodylia, que inclui as formas viventes (BROCHU, 2003; POL et al., 2014). Na América do Norte encontra-se a maior diversidade de formas de Crocodylomorpha (IRMIS et al., 2013).

O grupo tem seu registro fóssil reconhecido desde o século XIX, quando Marsh (1877) descreve a espécie *Hallopus victor* como um dinossauro, mas que posteriormente foi reconhecido um Crocodylomorpha (IRMIS et al., 2013). Desde então, a quantidade de fósseis relacionados aos Crocodylomorpha tem aumentando, revelando uma grande diversidade morfológica e ecológica (Figura 3) para o grupo (e.g., SERENO et al., 2003; KLEY et al., 2010; CARVALHO et al., 2011; IRMIS et al., 2013; BONA e BARRIOS, 2015; RISTEVSKI et al., 2018; MARTINELLI et al., 2018).

Segundo Nesbitt et al. (2011) e Irmis et al. (2013), Crocodylomorpha corresponde ao clado mais inclusivo que contenha *Crocodylus niloticus* Laurenti 1768 e exclua *Rauisuchus tiradentes* von Huene 1942, *Poposaurus gracilis* Mehl 1915, *Gracilisuchus stipanicorum* Romer 1972, *Prestosuchus chiniquensis* von Huene 1942 e *Aetosaurus ferratus* Fraas 1877. Esse agrupamento é formado pela união dos clados referidos como “Sphenosuchia” e Crocodyliformes, onde “Sphenosuchia” se encontra como um clado problemático, sendo apresentado em alguns momentos como monofilético e, em outros, parafilético (NESBITT et al., 2011). A problemática envolvendo esse grupo se dá, segundo Clark et al. (2004), devido aos espécimes que supostamente formam o grupo serem consideravelmente fragmentários, e exibirem caracteres conflitantes. Por outro lado, Crocodyliformes compreende o clado menos inclusivo contendo *Protosuchus richadsoni* (BROWN, 1933) e *Crocodylus niloticus*, sendo este o agrupamento em que estão contidos os clados viventes e outras formas fósseis (IRMIS et al., 2013) (Figura 3).

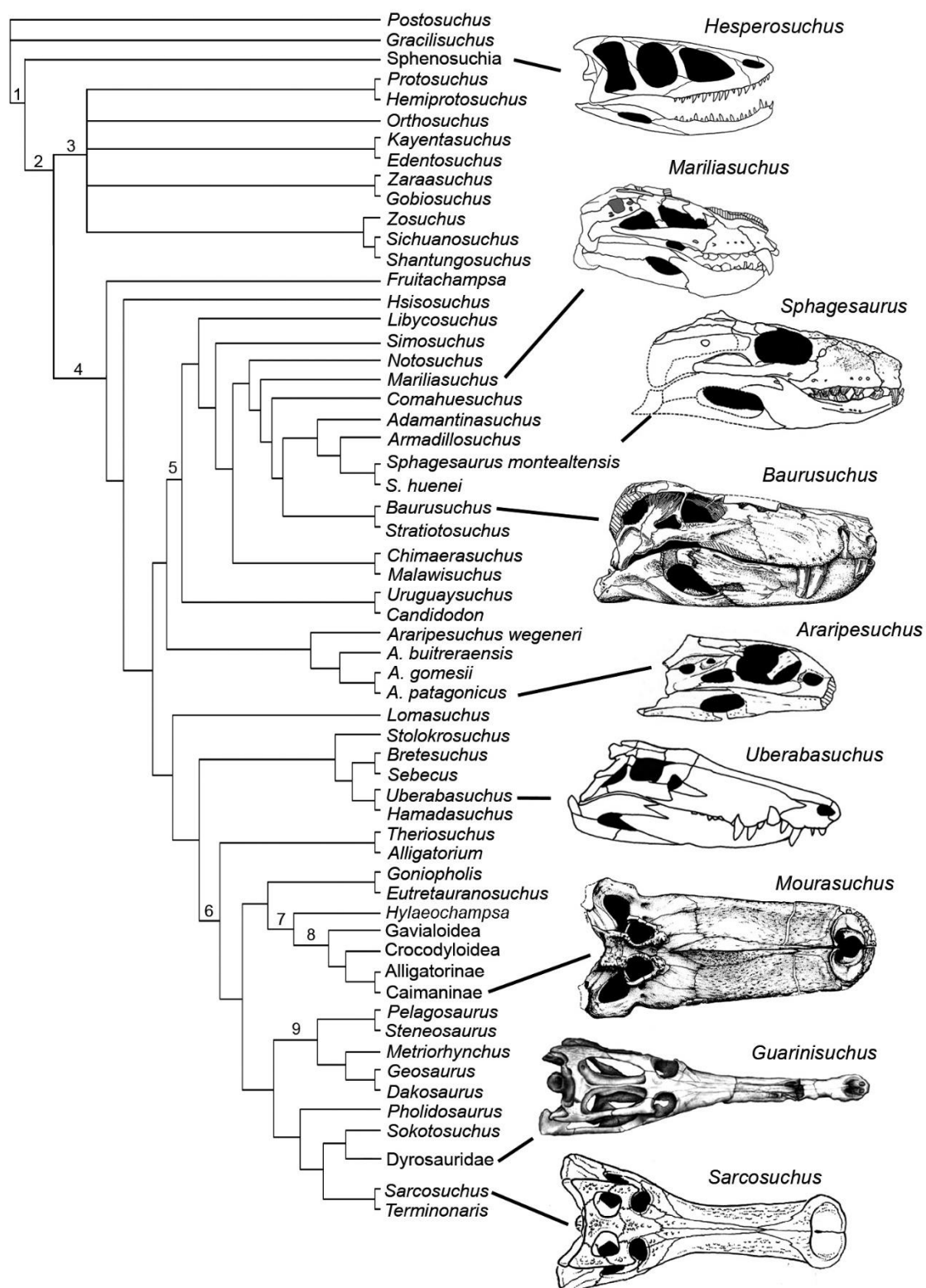


Figura 2: Filogenia com os principais agrupamentos de Crocodylomorpha e alguns táxons representantes, exemplificando a diversidade de formas cranianas. 1 – Crocodylomorpha, 2 – Crocodyliformes, 3 – Protosuchia, 4 – Mesoeucrocodylia, 5 – Notosuchia, 6 – Neosuchia, 7 – Eusuchia, 8 – Crocodylia, 9 – Thallatosuchia. Modificado de Riff et al. (2012).

Por sua vez, Crocodyliformes compreende o agrupamento de Mesoeucrocodylia com “Protosuchia”, o qual, assim como “Sphenosuchia”, se

mostra um grupo monofilético em alguns trabalhos (e.g., WU e SUEZ, 1996; WU et al., 1997; SERENO et al., 2003) e, parafilético, em outros (e.g., POL et al., 2004; O'CONNOR et al., 2010; POL et al., 2012). Mesoeucrocodylia, por fim, apresenta as formas mais derivadas dos Crocodyliformes, compreendendo os Neosuchia, onde estão representadas as formas atuais (Eusuchia), formas estritamente marinhas como os Thalattosuchia, bem como os Notosuchia, os quais são o alvo deste trabalho e serão discutidos a seguir.

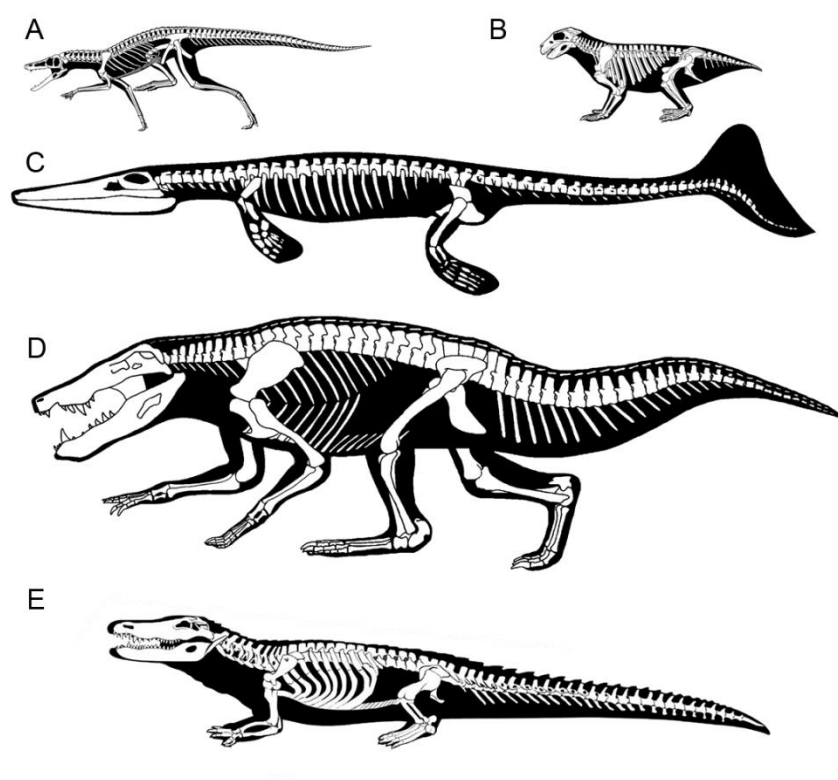


Figura 3: Exemplos de morfologias de Crocodylomorpha. A - *Pseudhesperosuchus jachaleri* Bonaparte, 1969; B - *Simosuchus clarki* Buckley et al., 2000; C - *Metriorhynchus superciliosus* (de Blainville, 1853), D - *Stratiotosuchus maxhechti* Campos et al., 2001; E - *Melanosuchus niger*. Escala 50 cm. Retirado de Riff et al. (2012).

4.2. Notosuchia

Notosuchia foi um clado erigido por Gasparini (1971) para agrupar formas terrestres de Crocodylomorpha de pequeno porte, encontradas no Cretáceo da América do Sul. O novo clado englobava inicialmente três táxons: *Araripesuchus*, *Uruguaysuchus* e *Notosuchus* (RIFF et al., 2012). Porém, posteriormente, a

descrição de novas espécies e a realização de análises filogenéticas recuperaram outras formas de *Notosuchia*, o que aumentou significativamente a diversidade de formas e revelou distintos nichos ecológicos ocupados por esse grupo (WOODBARD, 1896; PRICE, 1959; WU et al., 1996; CARVALHO et al., 2004; NOBRE et al., 2007; MARTINELLI e PAIS, 2008; FIGUEIREDO e KELLNER, 2009; KLEY et al., 2010; O'CONNOR et al., 2010; CARVALHO et al., 2011; SERENO et al., 2013; GODOY et al., 2014; KELLNER et al., 2014; DAL SASSO et al., 2017; MARTINELLI et al., 2018).

Os registros de *Notosuchia* encontram-se em rochas do Cretáceo da América do Sul, África, Madagascar, Paquistão e China, sendo que a maior diversidade de espécies é registrada na América do Sul (POL e LEARDI, 2015). Além das formas cretáceas, um único clado de *Notosuchia* sobreviveu ao limite Cretáceo – Paleógeno (K-Pg): os *Sebecidae*. Os sebecídeos são taxonomicamente bastante abundantes e amplamente distribuídos pela América do Sul, com principais registros para o Brasil, Argentina e Bolívia; foram extintos na metade do Mioceno (POL e POWEL, 2011).

Os notossúquios apresentam características anatômicas que evidenciam um hábito terrestre, como a posição dos membros locomotores, que se apresentam mais verticalizados em relação ao corpo devido à presença de uma projeção lateral do ílio para articulação com a cintura pélvica, bem como adaptações no crânio, como as narinas externas voltadas anteriormente, o crânio mais alto dorsoventralmente e a posição lateralizada das órbitas (NASCIMENTO e ZAHER, 2010; RIFF e KELLNER, 2011; RIFF et al., 2012; GODOY et al., 2016; COTTS et al. 2017) (Fig. 3). Além do hábito terrestre, os *Notosuchia* são conhecidos pela diversidade morfológica, que demonstra uma variedade ecológica muito maior do que a representada nos dias atuais pelos *Eusuchia* (CARVALHO et al., 2010, POL et al., 2014, FIORELLI et al., 2016), restritos ao hábito carnívoro e semiaquático. A grande diversificação ecológica apresentada pelos *Notosuchia* durante o Cretáceo mostra que na América do Sul, especialmente no Grupo Bauru, eles ocuparam os nichos usualmente ocupados por outros táxons, como mamíferos e dinossauros, em outras regiões do Gondwana (RIFF et al., 2012; STUBBS et al. 2013; POL et al., 2014). Essa diversidade ecológica do grupo é bem marcada especialmente na dentição, com táxons de hábitos carnívoros, com dentes semelhantes aos de dinossauros terópodes (e.g., *Baurusuchidae* – CARVALHO et al. 2005), de hábitos herbívoros/ onívoros (e.g., *Sphagesauridae* - MARTINELLI et al., 2018), insetívoros

(e.g., Uruguaysuchidae – FIGUEIREDO e KELLNER, 2019), bem como formas com alto grau de especialização dentária (dentes multicuspidados), com dentição semelhante à mamaliana (*Candidodon* - CARVALHO *et al.*, 1994). Além disso, formas peculiares, bem diferenciadas do padrão crocodiliano, também são incluídas em Notosuchia, como *Anatosuchus* (SERENO *et al.*, 2003), *Pakasuchus* (O’CONNOR *et al.*, 2010) e *Simosuchus* (KLEY *et al.*, 2010).

O registro fóssil dos Notosuchia mostra que a origem, a dispersão e a diversificação do grupo aconteceram durante o Cretáceo. Entretanto, análises filogenéticas recentes traçam uma linhagem fantasma por todo Jurássico, sugerindo que a divergência entre Notosuchia e Neosuchia teria ocorrido, provavelmente, entre o final do Triássico e o início do Jurássico (e.g., FIORELLI *et al.*, 2016; DAL SASSO *et al.*, 2017; GEROTO e BERTINI, 2018). Isso se dá pela presença de Neosuchia (e.g., Goniopholididae) no Jurássico Inferior (Figura 4), apesar da ausência de registros de Notosuchia em rochas do Jurássico e do Cretáceo Inferior. Provavelmente este tendenciamento seja devido à escassez de afloramentos com registro continental no início do Jurássico (STUBBS *et al.*, 2013; POL *et al.*, 2014; POL e LEARDI, 2015).

Algumas propostas acerca da dispersão dos Notosuchia durante o Cretáceo foram elaboradas (CARVALHO *et al.*, 2010; POL *et al.*, 2014; POL e LEARDI 2015.) Segundo as análises de Pol *et al.* (2014) e Pol e Leardi (2015), durante o Cretáceo aconteceram dois pulsos de maior diversificação dos Notosuchia (Figuras 5 e 6).

O primeiro pulso, ocorrido no Aptiano, contempla os táxons basais, marcado principalmente por formas americanas, representadas pelos clado Uruguaysuchidae (*Uruguaysuchus* e *Araripesuchus*), pelos Ziphosuchia, que inclui táxons africanos (e.g., STROMER, 1914; GOMANI, 1997; BUCKLEY *et al.*, 2000; O’CONNOR *et al.*, 2010) e sulamericanos (e.g., CARVALHO, 1994; FIORELLI e CALVO, 2007), e pelos Peirosauridae (e.g., PRICE, 1955; GASPARINI *et al.*, 1991; CARVALHO *et al.*, 2004, CARVALHO *et al.*, 2007; MARTINELLI *et al.*, 2012), que incluiu também formas africanas como *Stolokrosuchus* e *Hamadasuchus* (LARSSON e GADO, 2000; LARSSON e SUES, 2007), bem como *Chimaerasuchus*, único representante proveniente da Ásia. Nesse primeiro pulso, além da origem da maioria dos táxons de Notosuchia, também se estabelecem os caracteres morfológicos que denotam a diversidade ecológica do grupo.

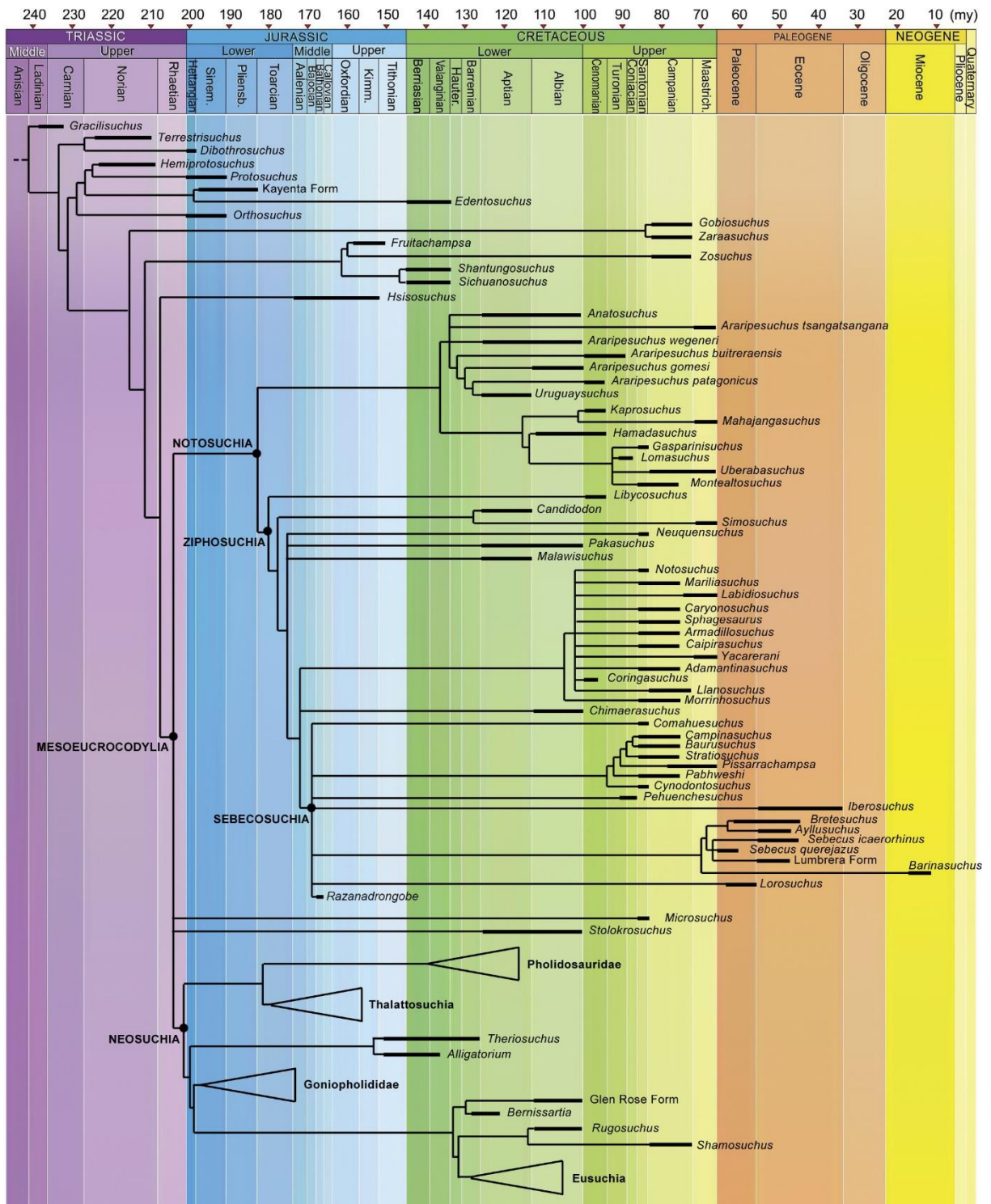


Figura 4: Filogenia de Crocodylomorpha calibrada no tempo geológico. Modificado de Dal Sasso et al. (2017).

O segundo pulso ocorre durante o Turoniano – Santoniano (Cretáceo Tardio), sendo formado exclusivamente por fósseis sulamericanos; este intervalo marca o maior pico de diversidade taxonômica e ecológica dos Notosuchia (POL e LEARDI, 2015). Essa diversificação é marcada pelos agrupamentos denominados como

Notosuchia avançados (e.g., WOODWARD, 1896; CARVALHO e BERTINI, 1999; IORI e CARVALHO, 2009; IORI, et al., 2013; MARTINELLI et al., 2018) e pelos Baurusuchidae (e.g., WOODWARD, 1896; PRICE, 1945; MARTINELLI e PAIS, 2008; CARVALHO et al., 2011; MONTEFELTRO et al., 2011; MARINHO et al., 2013; GODOY et al., 2014) com a possível inclusão de *Pabwehshi* Wilson et al. (2001) proveniente do Paquistão (Figura 6).

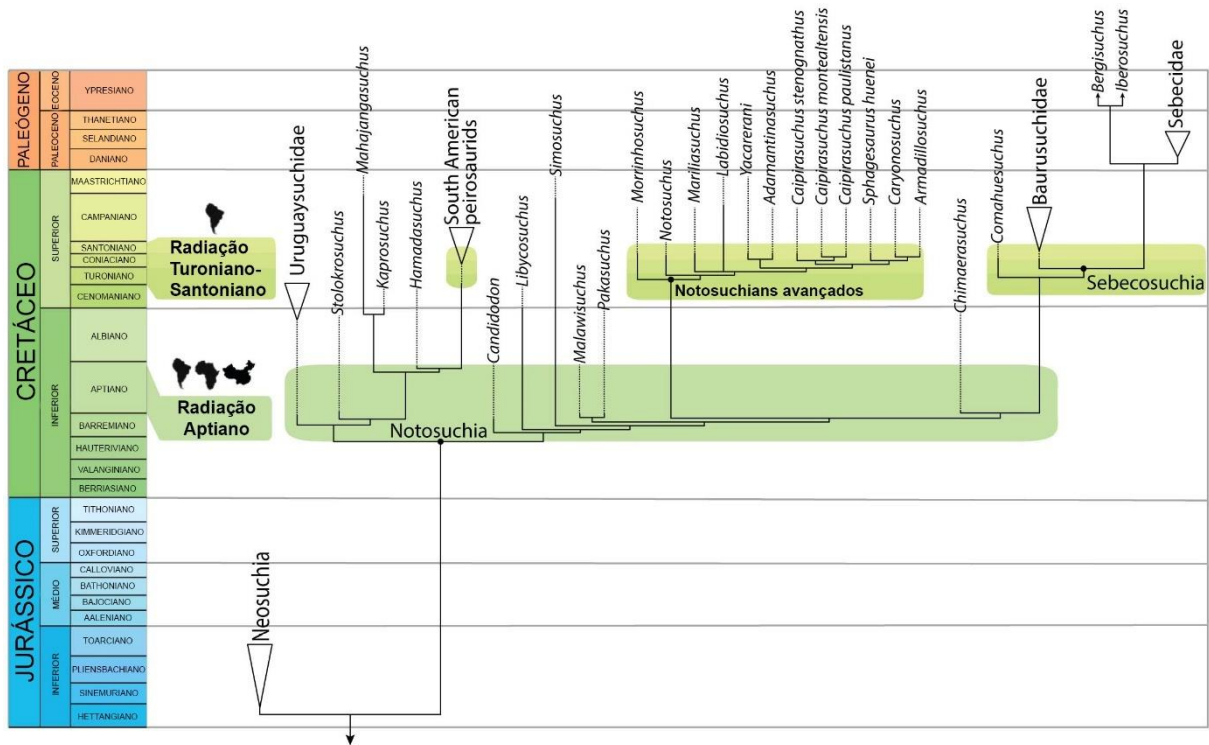


Figura 5: Filogenia dos agrupamentos de Notosuchia calibrados no tempo geológico e sua distribuição espacial, demonstrando dois pulsos de especiação. Modificado de Pol et al. (2014).

No final do primeiro pulso de diversificação ocorre uma pequena redução na diversidade dos táxons; isso se dá também no final do segundo pulso de radiação, que corresponde ao limite K-Pg, o qual apresenta uma redução drástica na diversidade de Notosuchia. A partir daí apenas os Sebecidae sobrevivem até o Mioceno, na América do Sul (Figura 6), porém, apresentando uma queda gradual na sua diversidade durante esse período. Além disso, Pol e Leardi (2015) apontam um possível período de estase entre os dois pulsos e uma queda na diversidade durante o final do Cretáceo, marcada por incertezas nas relações cronoestratigráficas do Cretáceo “médio”, principalmente nas bacias da América do Sul e África.

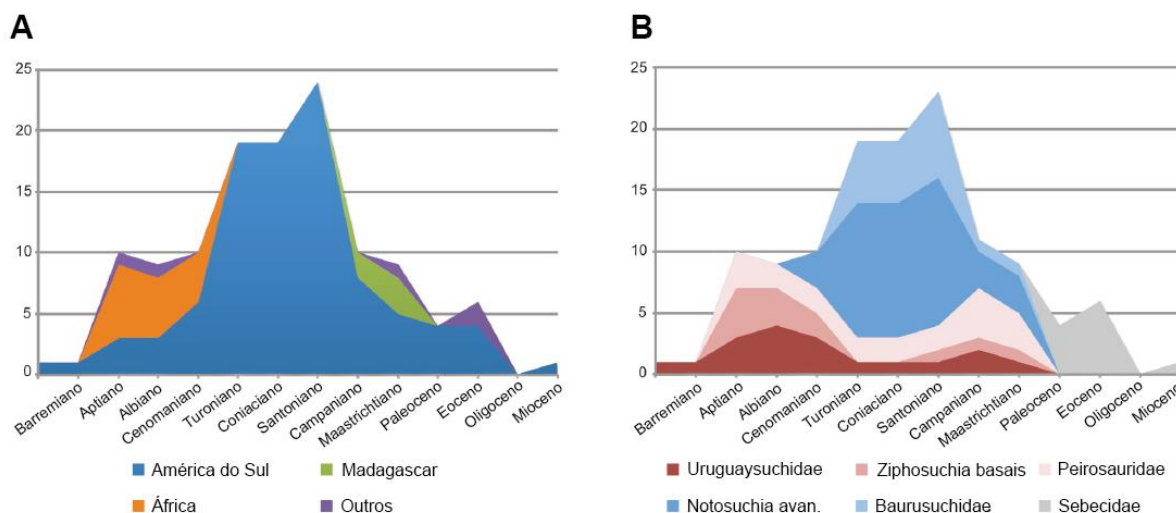


Figura 6: Picos de diversificação de Notosuchia durante o Cretáceo. A – Diversidade de Notosuchia por área; B – Diversidade de espécies em relação ao agrupamento filogenético. Modificado de Pol e Leardi (2015).

No presente trabalho, a fim de tratar as relações entre os grupos de forma mais simplificada, os Notosuchia serão apresentados baseando-se nos agrupamentos propostos em Pol e Leardi (2015). Porém, vale ressaltar que filogeneticamente o clado apresenta instabilidades em seus grupos, com configurações diferentes em cada análise filogenética. Uma vez que o trabalho em tela apresenta um enfoque paleobiológico, optou-se por não abordar a problemática das relações filogenéticas de Notosuchia aprofundadamente. Assim, para fins didáticos, utilizaremos a filogenia de Pol e Leardi (2015), a qual apresenta cinco grupos de notossúquios: Uruguaysuchidae, Notosuchia avançados, Ziphosuchia, Peirosauridae, Sebecidae + Baurusuchidae.

Dentre os táxons presentes em Notosuchia, *Uruguaysuchus* e *Araripesuchus* formam o clado Uruguaysuchidae (Figura 7) e correspondem a formas gráceis do Cretáceo Superior, encontrados principalmente nas regiões do Uruguai, do nordeste do Brasil e na porção subsaariana da África (SERENO e LARSON, 2009). Esses animais apresentavam reduzido tamanho corporal (menos que um metro) e uma marcada diferenciação dentária (SERENO e LARSON, 2009). O gênero *Uruguaysuchus* contém apenas uma espécie, *U. aznarezi* Rusconi, 1933, enquanto que *Araripesuchus* apresenta cinco espécies, sendo elas: *A. gomesii* Price, 1959, *A. wegneri* Buffetaut e Taquet, 1979, *A. patagonicus* Ortega et al., 2000, *A. buitreaensis* Pol e Apesteguia, 2005, *A. tsangatsangana* Turner, 2006 e *A. rattoides* Sereno e Larsson, 2009. As características anatômicas de Uruguaysuchidae

sugerem que seus membros apresentavam hábitos predatórios e oportunistas em ambiente terrestre (RIFF et al., 2012). Destaca-se como pertencente a esse grupo o *Anatosuchus minor*, um Notosuchia encontrado no Níger, de pequeno porte e marcado pela característica peculiar do seu rosto, o qual se apresenta expandido transversalmente, assemelhando-se a um bico de pato (SERENO et al., 2003).

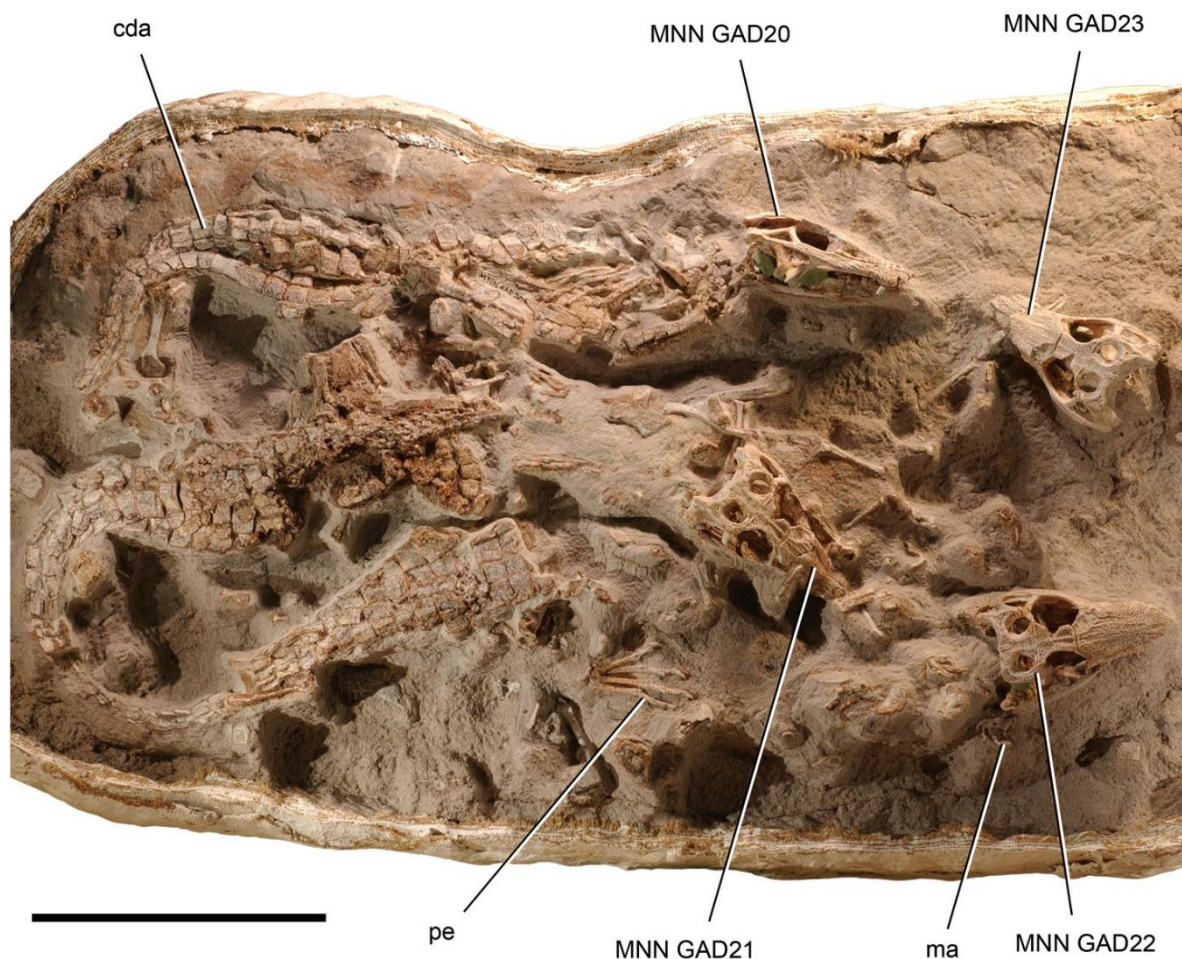


Figura 7: Exemplo de Uruguaysuchidae, *Araripesuchus wegeneri*. Modificado de Sereno e Larsson (2009). Abreviações: cda, osteoderma caudal; ma, *manus*; pe, *pes*. Escala: 20 cm.

O grupo denominado como Notosuchia avançados (e.g., *Mariliasuchus*, *Morrinhosuchus*, *Caipirasuchus paulistanus*, *Caipirasuchus mineirus* (WOODWARD, 1896; CARVALHO e BERTINI, 1999; IORI e CARVALHO, 2009; IORI, et al., 2013; MARTINELLI et al., 2018) apresenta táxons de pequeno porte, que se destacam pela dentição especializada (Figura 8). Dentre estes se encontra também *Notosuchus*, proveniente da Argentina, e o grupo denominado Sphagesauridae (e.g., *Sphagesaurus*, *Caipirasuchus*). Esse último, é um grupo de crocodilos endêmicos do sudeste brasileiro que chama atenção pelas adaptações dentárias (dentes

posteriores dispostos transversalmente) e pela presença de uma articulação mandibular móvel, o que demonstra uma capacidade mastigatória (IORI, et al., 2013; MARTINELLI et al., 2018; IORI e CARVALHO, 2017).

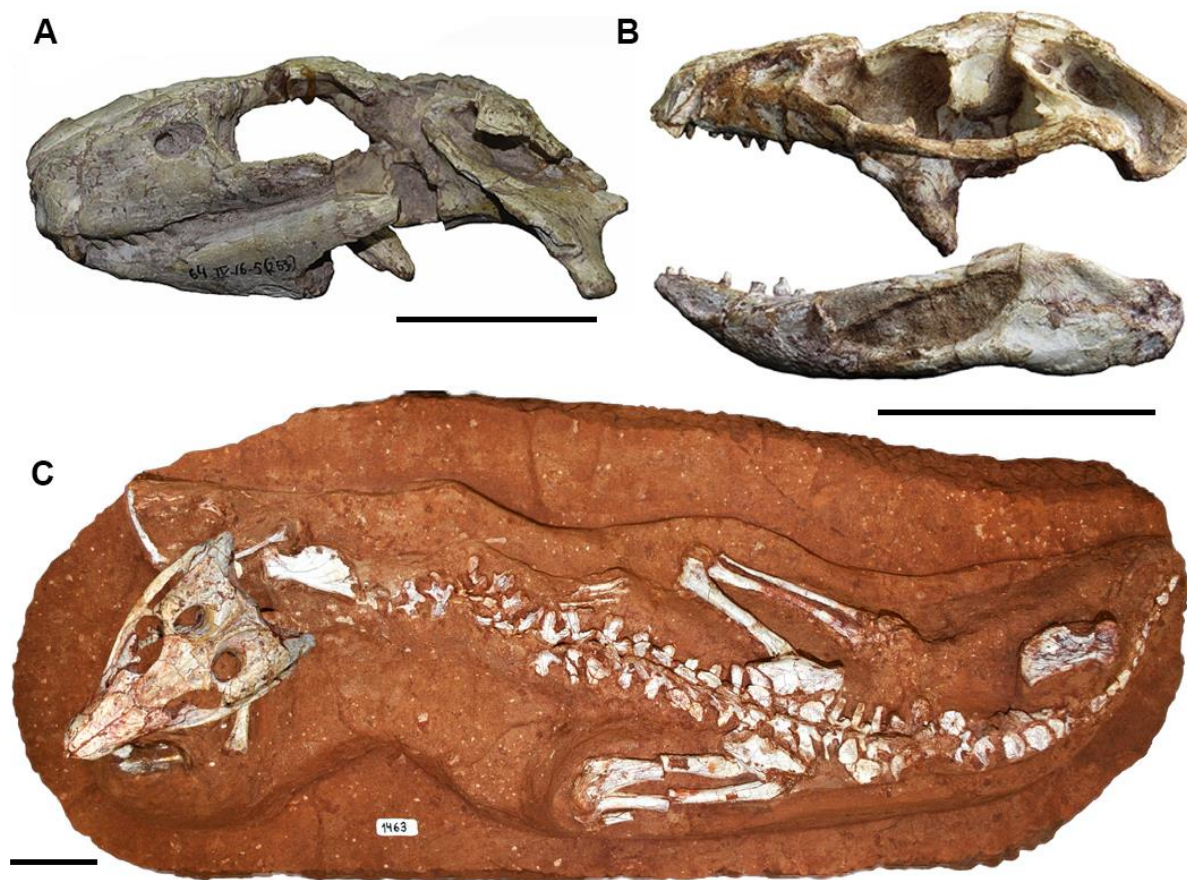


Figura 8: Exemplos de morfologia craniana e pós-craniana de Notosuchia avançados. A - *Notosuchus terrestres*. Modificado de Barrios et al., (2017); B – *Morrinhosuchus luziae*. Modificado de Iori et al. (2018); C – *Caipirasuchus mineirus*. Modificado de Martinelli et al. (2018). Escala: 5 cm.

Ziphsuchia compreende um táxon com formas bem diferenciadas de notossúquios (Figura 9), incluindo formas que são apontadas com adaptações convergentes aos mamíferos (O’CONNOR et al., 2010). Todos os crocodilos pertencentes a esse grupo apresentam grandes modificações dentárias, principalmente com dentes multicuspidados (e.g., *Libycosuchus*, *Candidodon*, *Malawisuchus*, *Pakasuchus*, *Neuquensuchus*, *Simosuchus*; STROMER, 1914; CARVALHO, 1994; GOMANI, 1997; BUCKLEY et al., 2000; FIORELLI e CALVO, 2007; O’CONNOR et al., 2010). Nas análises filogenéticas mais recentes (e.g., FIORELLI et al., 2016; DAL SASSO et al., 2017; MARTINELLI et al., 2018), o clado Ziphsuchia engloba todos os Notosuchia excluindo os pertencentes aos clados Uruguaysuchidae e Peirosauridae.

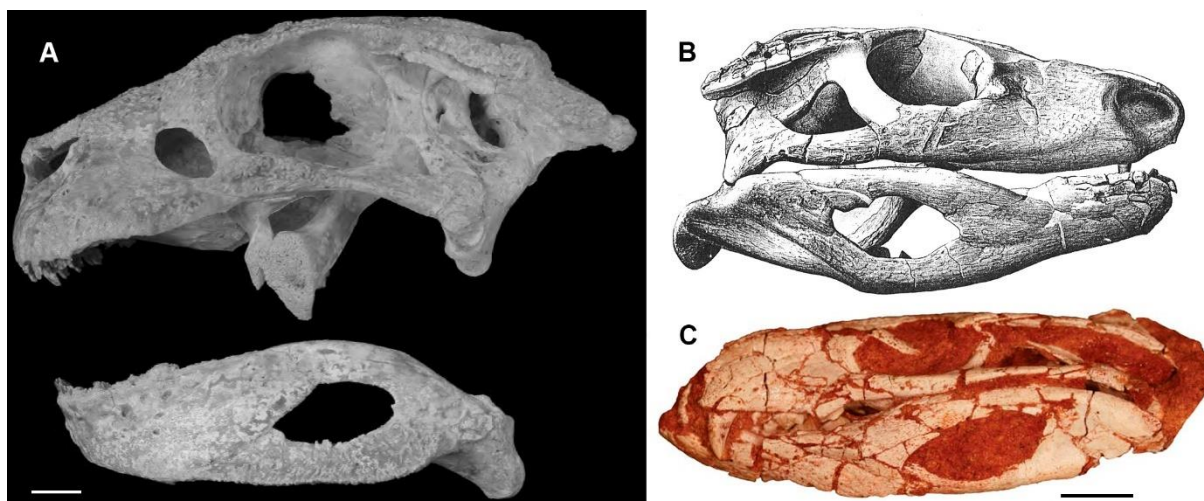


Figura 9: Exemplos de morfologia craniana de Ziphosuchia. A – *Simosuchus clarki* Modificado de Kley et al. (2010); B – *Pakasuchus kapilimai*. Modificado de O'Connor et al. (2010); C – *Libycosuchus brevirostris*. Modificado de Stromer (1914). Escala: 1 cm.

O clado denominado Peirosauridae compreende, junto com os Uruguaysuchidae, os primeiros táxons a surgirem durante o pulso de diversificação dos Notosuchia (POL et al., 2014), no Cretáceo. Em geral, os Peirosauridae correspondem a animais de médio porte, de rostró longo, com dentição anterior cônica e posterior mais bulbosa (Figura 10), semelhante à dos táxons atuais. Este padrão de dentição é indicativo de hábitos predadores, porém difere do padrão dentário de Baurusuchidae, clado que também reúne formas predadoras (Riff et al., 2012), comentado a seguir. Peirosauridae agrupa táxons brasileiros como *Peirosaurus*, *Lomasuchus*, *Gasparinisuchus*, *Uberabasuchus* e *Montealtosuchus* (PRICE, 1955; GASPARINI et al., 1991; CARVALHO et al., 2004, CARVALHO et al., 2007; MARTINELLI et al., 2012). Segundo algumas análises, inclui também formas africanas como *Hamadasuchus* e *Stolokrosuchus* (LARSSON e GADO, 2000; LARSSON e SUES, 2007). A filogenia de Peirosauridae é bastante controversa e muda tanto internamente, com os táxons que compõem o grupo, como externamente, com sua posição dentro de Mesoeucrocodylia se alternando (e.g., CARVALHO et al., 2004; LARSON e SUES, 2007; TURNER e BUCKLEY, 2008; LEARDI e POL, 2009; POL et al., 2014; SASSO et al., 2017; MARTINELLI et al., 2018).

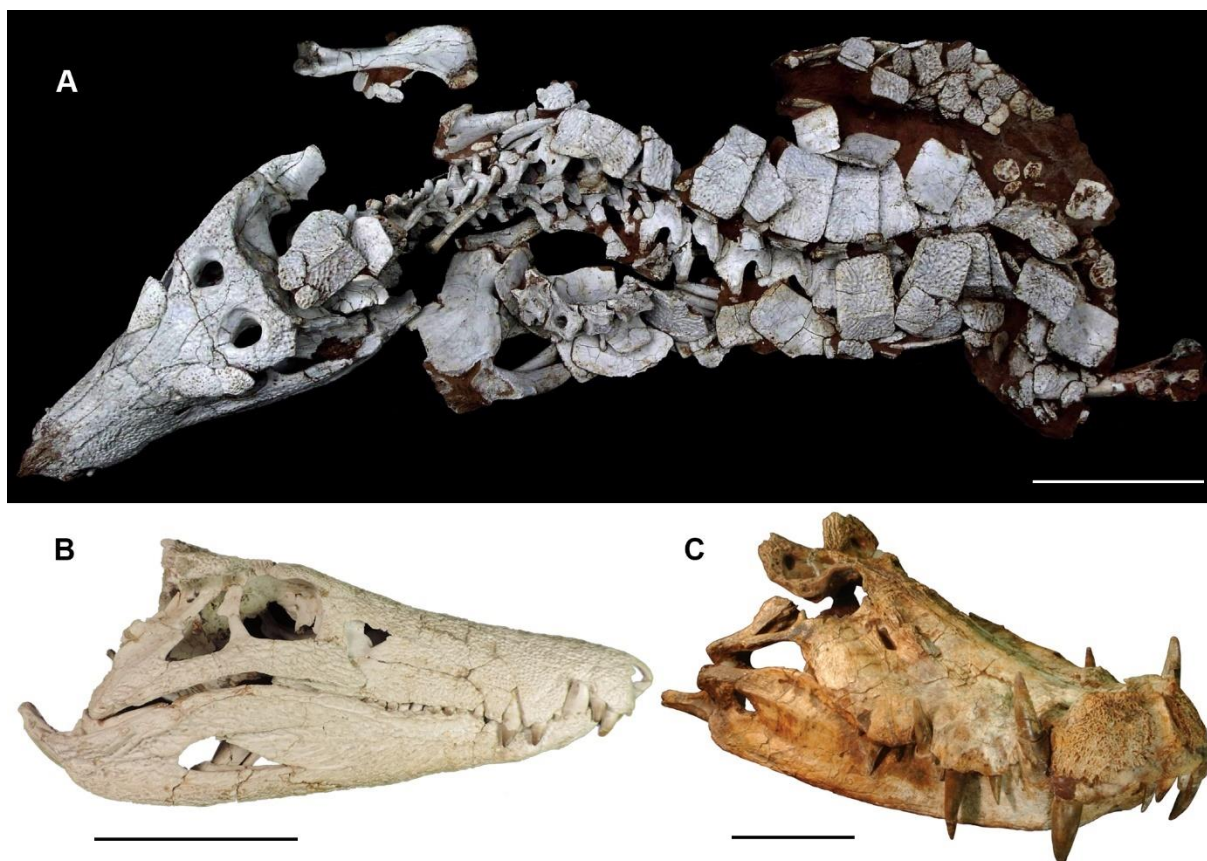


Figura 10: Exemplos de morfologia craniana e pós-craniana de Peirosauridae. A - *Montealtosuchus arrudacamposi*. Modificado de Tavares et al. (2017); B - *Uberabasuchus terrificus* (Arquivo pessoal do autor); C - *Kaprosuchus saharicus*. Modificado de Sereno e Larson (2009). Escala: 10 cm.

Sebecidae (Figura 11) compreende o único clado de Notosuchia que sobreviveu ao limite Cretáceo-Paleógeno (K-Pg). Além de Sebecidae, Dyrosauridae e Eusuchia foram táxons de crocodiliformes que igualmente sobreviveram ao limite K-Pg, sendo que Sebecidae e Dyrosauridae se extinguem durante o Paleógeno (RIFF et al., 2012). Esse grupo apresenta características semelhantes aos táxons de Baurusuchidae, dentre elas o formato do crânio, alto e comprimido lateralmente, bem como a dentição semelhante à dos terópodes, com dentes cônicos e comprimidos labioligualmente, com serrilhas na região das carenas (RIFF et al., 2012). Juntamente com os Baurusuchidae, os Sebecidae formam o clado Sebecosuchia nas filogenias mais recentes (e.g., DAL SASSO et al., 2017). O primeiro táxon hoje pertencente a esse grupo foi descrito por Simpson (1937), que acreditava pertencer a um novo grupo de arcossauros, devido a sua peculiar morfologia. Antes disso, Ameghino (1906) havia proposto, com base em dentes isolados de fósseis hoje reconhecidos como sebecídeos, provenientes de formações paleógenas, que alguns dinossauros haviam sobrevivido à extinção em massa do final do Cretáceo (RIFF et al., 2012).

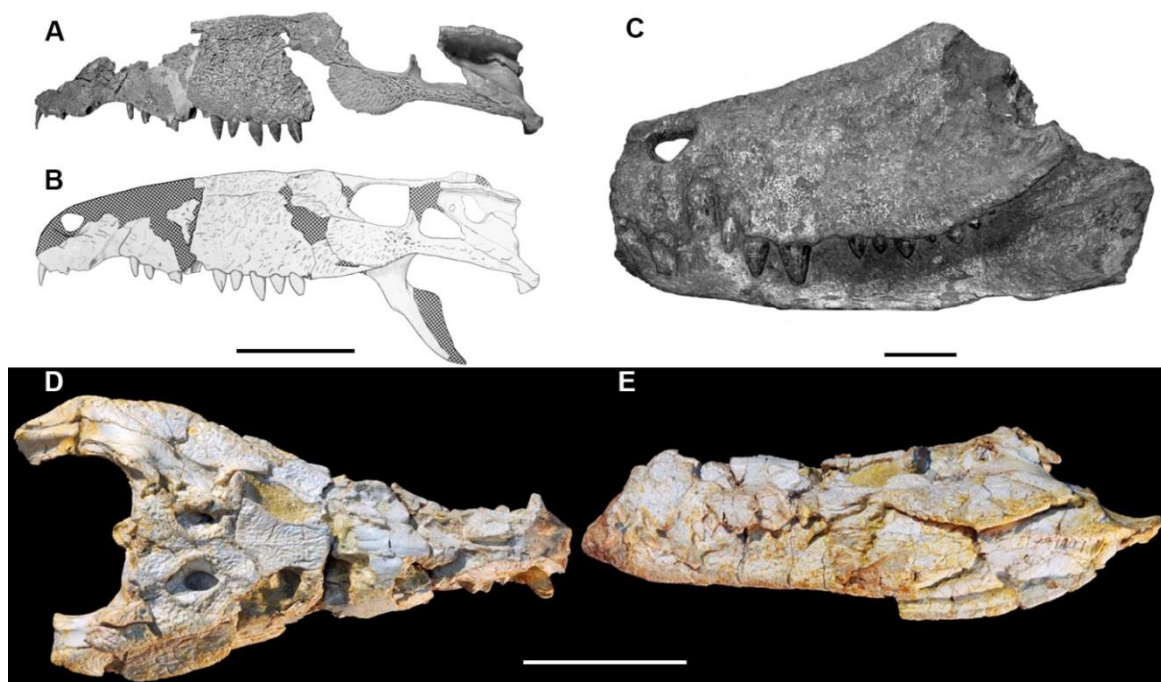


Figura 11: Exemplos de morfologia craniana de Sebecidae. A, B – *Sebecus icaeorhinus*, em A, vista lateral esquerda; em B, reconstituição do crânio da vista lateral. Modificado de Molner (2010); C – *Barinasuchus arveloi*, em vista lateral. Modificado de Molner (2010); D, E - *Sahitisuchus fluminensis*, em D, vista dorsal, em E, vista lateral esquerda. Modificado de Kellner et al. (2014). Escala: 10 cm.

Por fim, os Baurusuchidae são animais de médio a grande porte (de 2 a 4 metros), apresentando características semelhantes aos terópodes, como a presença de um crânio alto e comprimido lateralmente (Figura 12), além de dentes comprimidos labiolingualmente, com presença de serrilhas na região das carenas (Riff et al., 2012). O clado foi criado a partir da descrição de *Baurusuchus pachecoi* feita por Price (1945). Dos onze Baurusuchidae atualmente descritos, sete pertencem ao Brasil, mais especificamente aos estratos do Grupo Bauru dos estados de São Paulo e Minas Gerais (PRICE, 1945; CAMPOS, 2001; CARVALHO et al., 2005; NASCIMENTO e ZAHER, 2010; CARVALHO et al., 2011; MONTEFELTRO et al., 2011; MARINHO et al., 2013; GODOY et al., 2014). Dois táxons são registrados na Argentina (WOODBARD, 1896; MARTINELLI e PAIS, 2008), um táxon provém da China (*Chimaerasuchus*, WU e SUES, 1996) e um do Paquistão (*Pabwehshi*, WILSON et al., 2001) (Quadro 1). Os materiais asiáticos permanecem problemáticos por conta de seu estado fragmentário. De maneira geral, os Baurusuchidae são considerados, devido a sua morfologia convergente com terópodes, como ocupantes de nichos semelhantes aos que esses dinossauros ocupavam em outras regiões do globo (e.g., CAMPOS, 2001; CARVALHO et al., 2011; RIFF et al., 2012; GODOY et al., 2014). Somado a isso, a escassez de fósseis de Theropoda na formação Adamantina (Grupo Bauru), na qual esses

Mesoeucrocodylia são encontrados, corrobora essa hipótese (RIFF et al., 2012; GODOY et al., 2014 BANDEIRA et al., 2018). Na Patagônia Argentina fósseis de baurussuquídeos (das duas espécies acima citadas) ocorrem em menor quantidade, contrastando com um rico registro de dinossauros terópodes, corroborando a ideia de que a região sudeste do Brasil peculiarmente apresentava os Baurusuchidae ocupando o nicho de terópodes (RIFF et al., 2012). Vale ressaltar a possibilidade de que essa escassez seja um fenômeno resultante de tendenciamentos tafonômicos e, ainda, esforços de coleta insuficientes.

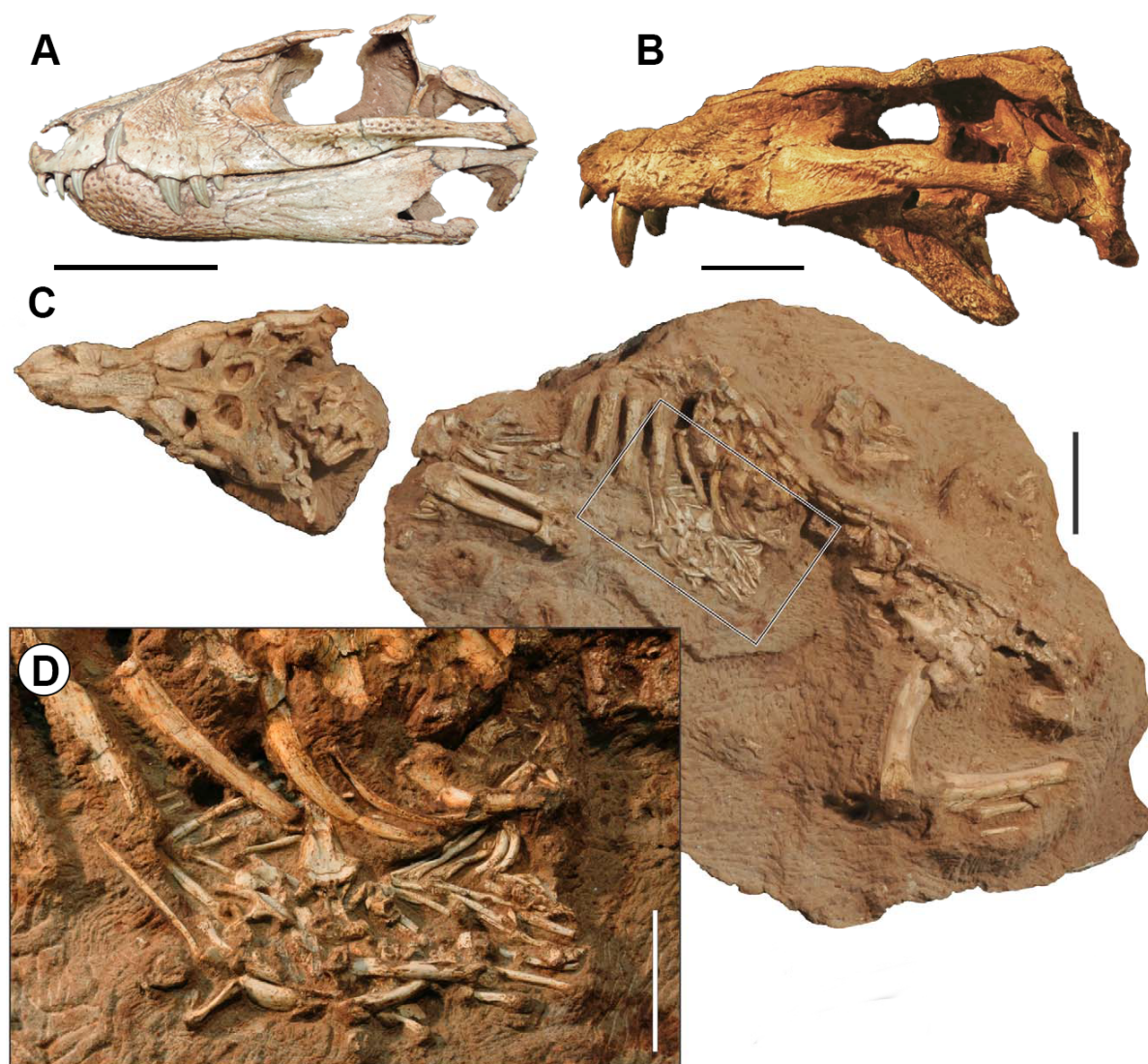


Figura 12: Exemplos de morfologia craniana e pós craniana de Baurusuchidae. A – *Gondwanasuchus scabrosus* (Arquivo pessoal do autor); B – *Pissarrachampsa sera*. Modificado de Montefeltro et al. (2011); C – *Aplestosuchus sordidus*. Modificado de GODOY et al. (2014); D – foto detalhe da cavidade torácica de *A. sordidus* contendo um *Sphagesauridae*. Modificado de GODOY et al. (2014). Escala B - D: 5 cm; Escala E - F: 50 cm

Quadro 1: Lista de táxons conhecidos de Baurusuchidae

Espécie	Publicação	Procedência	Formação
<i>B. pachecoi</i>	Price, 1945	Paulo de Faria, São Paulo - Brasil	Formação Adamantina
<i>S. maxhechti</i>	Campos <i>et al.</i> , 2001	Irapuru, São Paulo - Brasil	Formação Adamantina
<i>B. salgadoensis</i>	Carvalho <i>et al.</i> , 2005	General Salgado, São Paulo - Brasil	Formação Adamantina
<i>B. albertoi</i>	Nascimento e Zaher, 2010	General Salgado, São Paulo - Brasil	Formação Adamantina
<i>P. sera</i>	Montefeltro <i>et al.</i> , 2011	Campina Verde, Minas Gerais - Brasil	Formação Vale do Rio do Peixe
<i>G. scabrosus</i>	Marinho <i>et al.</i> , 2013	General Salgado, São Paulo - Brasil	Formação Adamantina
<i>A. sordidus</i>	Godoy <i>et al.</i> , 2014	General Salgado, São Paulo - Brasil	Formação Adamantina
<i>C. rothi</i>	Woodward, 1896	Neuquén, Provincia de Neuquén - Argentina.	Formação Bajo de La Carpa
<i>W. australis</i>	Martinelli e Pais, 2008	Neuquén, Provincia de Neuquén - Argentina.	Formação Bajo de La Carpa
<i>P. pakistanensis</i>	Wilson <i>et al.</i> , 2001	Vitakri, Balochistan Province - Pakistan	Formação Pab
<i>C. paradoxus</i>	Wu e Sues, 1996	Provincia de Hubei - China	Formação Wulong

4.3. O estudo das estruturas endocranianas

Nesta seção é apresentada uma contextualização sobre os estudos das cavidades endocranianas em fósseis, a fim de embasar a leitura do artigo integrante da dissertação, intitulado “*Morphology of the endocranial cavities of Campinasuchus dinizi (Crocodyliformes: Baurusuchidae), from the Upper Cretaceous of Brazil*”.

4.3.1. Um breve histórico

A primeira referência sobre cavidades endocranianas na literatura é datada do século XIX, quando, em 1819, Lorenz Oken a partir da descrição de um crânio danificado de *Pterodactylus antiquus*, cita a presença de um molde endocraniano litificado, porém não o descreve nem o ilustra em seu trabalho (WALSH e KNOLL, 2011). Sendo assim, o primeiro registro da presença de moldes de cavidades internas, em trabalhos científicos, remonta a uma pequena citação de um molde litificado de *Steneosaurus*, um crocodilo do jurássico (à época interpretado como sendo um dinossauro), na descrição do clado Dinosauria por Richard Owen (1842), o qual também não se aprofundou em sua descrição ou figuração. Owen tinha grande interesse no estudo do desenvolvimento dos cérebros em vertebrados, o que resultou na proposição de uma subclasse para os humanos, Archencephala, devido a sua morfologia cerebral única (WALSH e KNOLL, 2011). Othniel Marsh descreveu uma serie de cérebros de vertebrados (MARSH, 1874; MARSH, 1880 MARSH, 1886) e, assim como Owen, apresentava o mesmo interesse pelo desenvolvimento do encéfalo, porém com um viés mais voltado ao desenvolvimento ao longo do

tempo. Segundo Buchholtz e Seyfarth (1999), Marsh propôs que o desenvolvimento do cérebro estava relacionado com o sucesso adaptativo dos táxons de mamíferos, onde grupos com menor volume cerebral tenderam a se extinguir mais facilmente do que grupos com maior desenvolvimento do cérebro. Porém, Marsh não levou em consideração a alometria do desenvolvimento do volume cerebral em relação ao volume corporal do organismo (JERISON, 1973), o que comprometeu seus resultados. Durante o final do século XIX, com o aumento significativo das descobertas fósseis, novos moldes endocranianos foram achados, demonstrando uma variedade morfológica para tais estruturas.

No século XX, Tilly Edinger, pesquisadora alemã, filha do neurologista Ludwig Edinger, demonstra interesse no estudo dos moldes endocranianos de fósseis, descrevendo, em 1921, um molde endocraniano do réptil marinho *Nothosaurus* (EDINGER, 1921). No final dos anos 1920, Edinger já havia descrito a maioria dos moldes endocranianos conhecidos até aquela década, material este publicado postumamente (EDINGER 1975). Hoje, ela é considerada a fundadora do Paleoneurologia (BUCHHOLTZ e SEYFARTH, 1999; WALSH e KNOLL, 2011). Diferentemente de Marsh, Edinger considerou a massa corporal dos táxons ao correlacionar o tamanho cerebral. Apesar das suas grandes contribuições para o desenvolvimento da paleoneurologia, Edinger não realizou testes quantitativos devido a sua falta de clareza quanto à sistemática dos táxons que dispunha (WALSH e KNOLL, 2011).

Dos anos 1950 até os dias atuais, o nome que se sobressai na paleoneurologia é o de Harry Jerison, que desenvolveu o método de dimensionar o tamanho do cérebro em relação ao tamanho corporal, denominado índice de encefalização (WALSH e KNOLL, 2011). Isso permitia avaliar se havia relação entre o desenvolvimento cerebral e o tamanho corporal nos diferentes táxons, além de determinar aqueles que apresentavam desvio em relação a um padrão dentro de um grupo-teste. Jerison foi responsável por estabelecer o *Principle of Proper Mass* o qual versa sobre o aumento proporcional do poder de processamento de determinadas áreas cerebrais, em função dos sentidos e atividades motoras relacionadas a essa área. Demonstrou que o aumento da atividade proporciona o aumento de neurônios e, por sua vez, o aumento do volume da área relativa (JARISON, 1973; WALSH e KNOLL, 2011).

Com o advento das técnicas de tomografia, que consistem no uso de feixes raios-X direcionados à amostra, gerando uma série de cortes (*slices*) igualmente espaçados, em determinados intervalos de tamanho (ver KETCHAM e CARLSON 2001; WANG et al., 2008), os estudos em paleoneurologia tornaram-se mais frequentes (e.g., WITMER e RIDGELY, 2008; JOUVE, 2009; PIERCE et al., 2009; KLEY et al., 2010; FERNÁNDEZ et al., 2011; BONA et al., 2013; HERRERA et al., 2013; TINEO et al., 2014; HERRERA, 2015; BRUSATTE et al., 2016; BONA et al., 2017). As tomografias fornecem a análise das estruturas internas sem que as mesmas sejam destruídas ou avariadas em qualquer nível (KETCHAM e CARLSON, 2001). Assim, além dos estudos das estruturas relacionadas ao endocrânio (encéfalo), as tomografias tornaram possível o estudo de outras estruturas presentes no crânio como enervações (e.g., GEORGE e HOLLIDAY, 2013), cavidade nasal (e.g., SALES e SCHULZ, 2014), estruturas internas do ouvido (e.g., WALSH et al., 2014), bem como o estudo dos sinos (ou seios), tanto paranasais como paratimpânicos (e.g., WITMER e RIDGELY, 2008). Além disso, o uso de tomografias e modelos 3D permitiu avanço em outros tipos de estudos paleobiológicos (e.g., biomecânica e morfometria; KETCHAM e CARLSON, 2001). Apesar disso, especialmente em arcossauros, ainda são escassos os trabalhos que tratam das demais cavidades cranianas que não o molde encefálico em si, como, por exemplo, sinos e cavidade nasal.

4.3.2. Anatomia e evolução das estruturas endocranianas

Encéfalo. O encéfalo é dividido basicamente em três regiões: prosencéfalo, mesencéfalo e rombencéfalo (Figura 13). O prosencéfalo compreende a região mais anterior do encéfalo e é dividido em diencéfalo e telencéfalo. O telencéfalo, posicionado anteriormente, compreende os bulbos olfativos e o cérebro. Já o diencéfalo, mais posterior, compreende a região que inclui o epítalamo, o hipotálamo, o tálamo ventral e o tálamo dorsal, além da hipófise (glândula pituitária). O mesencéfalo é dividido em duas regiões principais: o teto óptico e o *torus semicircularis*. Por fim, o rombencéfalo apresenta a medula cerebelo anteriormente e a oblonga posteriormente (KARDONG, 2016). A cavidade encefálica aloja o encéfalo e outras estruturas relacionadas (e.g., meninges, veias, vasos, sinos), e é formada por diferentes ossos e cartilagens cranianas, podendo ser mais ou menos ossificada, dependendo do grupo taxonômico em questão. Normalmente, em estudos de moldes endocranianos (*endocasts*) o que se analisa é o molde da cavidade e não a real morfologia do cérebro, o qual pode estar envolto em outros tecidos não

preservados nos fósseis (WATANABE et al., 2018). O volume ocupado pelo cérebro dentro da cavidade craniana vai variar de acordo com o estágio ontogenético (JIRAK e JANACEK, 2017; WATANABE et al., 2018) do espécime analisado e o grupo taxonômico ao qual este pertence (WALSH e KNOLL, 2011).

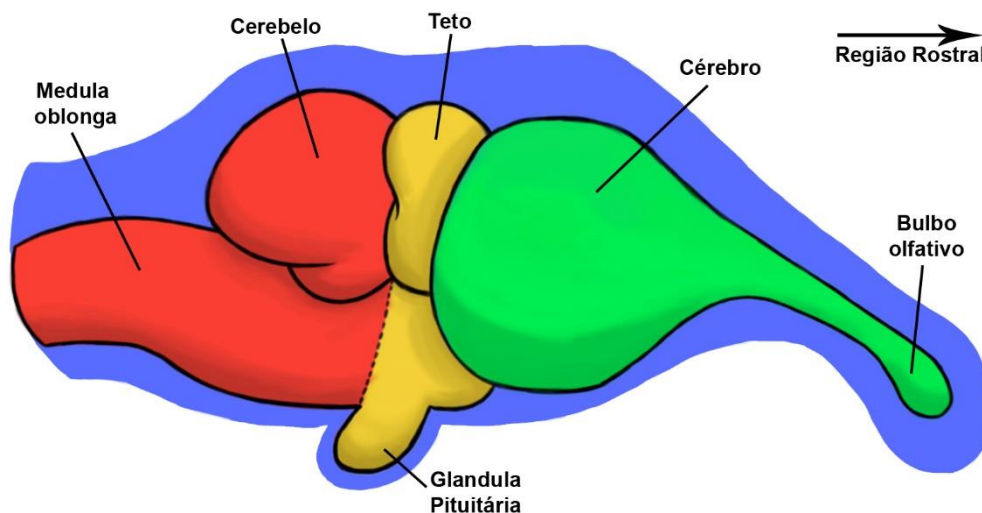


Figura 13: Modelo esquemático, em vista lateral, do encéfalo baseado em um crocodilo jovem, e a relação entre o volume do encéfalo e o do molde endocraniano. Verde – prosencefalo; Amarelo – mesencefalo; Vermelho – rombencefalo; Azul – molde endocraniano.

Diferentemente dos estudos neurológicos em organismos vivos, os quais vêm sendo realizados com alto grau de detalhamento desde o Egito antigo, o estudo dos moldes endocranianos em formas fósseis, por questões preservacionais, está restrito à análise da morfologia superficial das estruturas. Somado a isso, o fato de o volume ocupado pelos encéfalos dentro dos moldes endocranianos ser também preenchido por tecidos conjuntivos (meninges, vasos e veias), além de variar ao longo dos grupos de vertebrados, e do desenvolvimento ontogenético, acaba se constituindo em entraves (JIRAK e JANACEK, 2017; WATANABE et al., 2018). Essa diferença entre o volume do *endocast* e o real volume ocupado pelo encéfalo, compromete a interpretação do molde endocraniano, uma vez que o conjunto de diferentes tecidos no entorno do encéfalo oblitera os limites das diferentes áreas do cérebro, impedindo a sua identificação correta.

Como mencionado, o volume do cérebro em relação ao volume do molde endocraniano varia de acordo com o grupo taxonômico. Em grupos coronais de vertebrados vivos como os peixes, anfíbios e alguns répteis, o volume que o cérebro ocupa dentro do endocrânio é reduzido, se comparado com os clados de

mamíferos e aves, os quais apresentam uma expansão do volume cerebral adquirida independentemente (WATANABE et al., 2018). Além disso, em peixes, a morfologia do cérebro é extremamente conservativa, apresentando pouca contribuição nas questões filogenéticas. Diferentemente, em anfíbios (Lissamphibia), a morfologia cerebral apresenta maior relação com o nicho ecológico ocupado por cada táxon (WALSH e KNOLL, 2011). Essas condições estão presentes, também, em formas fósseis relacionadas.

O encéfalo dos crocodilianos atuais é bem conhecido e muito utilizado como modelo anatômico para comparação de grupos fósseis (e.g., COLBERT, 1946; WITMER et al., 2003; WITMER et al., 2008; WITMER e RIDGELY, 2008; GEORGE et al., 2013; BONA et al., 2017). Em geral, esses animais apresentam o encéfalo alongado anteroposteriormente, padrão presente em grande parte dos arcossauros, com exceção de alguns grupos mais basais (e.g., Rhynchosauria e Phytosauria), nos quais variações observadas na organização do encéfalo estão ligadas ao desenvolvimento de determinadas regiões e ao baixo grau de flexão entre o trato olfativo e o cérebro, e entre o mesencéfalo e o rombencéfalo (JIRAK e JANACEK, 2017). A maioria dos Mesoeucrocodylia apresenta uma flexão maior dessas duas regiões, diferindo daquela apresentada pelos mencionados arcossauros basais. Porém, o clado dos Thalattosuchia apresenta uma flexão menor, o que deixa o encéfalo mais semelhante ao de outros grupos de répteis aquáticos não-arcossauros, como ictiossauros e mosassauros (HERRERA, 2015). Apesar do vasto conhecimento acerca da biologia e anatomia dos crocodilianos vivos, os trabalhos envolvendo estruturas endocranianas e aspectos neurológicos estão restritos aos táxons de *Alligator mississippiensis* e *Crocodylus niloticus* (e.g., WITMER e RIDGELY, 2008; JIRAK e JANACEK, 2017; WATANABE et al., 2018). Já em grupos fósseis, os estudos das cavidades internas estão mais voltados ao endocrânio (encéfalo) e aos canais semicirculares, e se concentram nos Thalattosuchia (e.g., HERRERA, 2013; HERRERA, 2015; BRUSATTE et al., 2016; PIERCE et al., 2017), Eusuchia (e.g., BONA et al., 2013; BONA et al., 2017) e poucos Notosuchia (e.g., COLBERT; 1946; SERENO e LARSON, 2009; KLEY et al., 2010). Entretanto, vale ressaltar que trabalhos como os de Fernández e Gasparini (2000; 2008), Fernández e Herrera (2009), Herrera (2013, 2015) e Pierce et al. (2017) também tratam de outras estruturas internas, como a cavidade nasal e estruturas adjacentes a estas (e.g., sinos paranasais; glândulas de sal).

Diferentemente dos crocodilianos, os dinossauros apresentam uma variedade de morfologias de encéfalo (e.g., FRANZOSA e ROWE, 2005; WITMER e RIDGELY, 2008; CARABAJAL, 2012). Porém, o padrão geral de encéfalo presente em dinossauros terópodes não-avianos (e.g., FRANZOSA e ROWE, 2005; SAMPSON e WITMER, 2007; WITMER e RIDGELY, 2008) se assemelha ao padrão encontrado nos crocodilianos em geral, apresentando também uma maior flexão nas áreas acima citadas (trato olfativo x cérebro; mesencéfalo x rombencéfalo), o que faz com que o encéfalo dos terópodes pareça mais verticalizado (BROCHU, 2000; WITMER e RIDGELY, 2008). Nos terópodes mais derivados, principalmente na linhagem mais aparentada às aves (e.g., Deinonychosauria), o encéfalo tende a ser mais arredondado devido ao desenvolvimento de determinadas áreas, como o cérebro (WITMER et al., 2003; WATANABE et al., 2018). Vale ressaltar que Watanabe et al. (2018) encontraram um desenvolvimento diferencial do encéfalo em relação à cavidade endocraniana dentro do grupo coronal aves, não observado em terópodes não-avianos. Em aves, o encéfalo apresenta um volume apenas pouco menor em relação ao volume da cavidade encefálica, ocorrendo um desenvolvimento alométrico positivo entre as duas (o encéfalo se desenvolve tanto quanto o espaço da cavidade), o que resulta em um encéfalo que ocupa cerca de 90% da cavidade na fase adulta (WATANABE et al., 2018). Diferentemente das aves, em crocodilianos o desenvolvimento do encéfalo é mais lento (alometria negativa) em relação ao desenvolvimento da cavidade encefálica, resultando em um volume de encéfalo muito menor (cerca de 50% do volume da cavidade) se comparado com o volume da cavidade (JIRAK e JANACEK, 2017; WATANABE et al., 2018). O desenvolvimento mais lento em crocodilos foi relacionado por WATANABE et al. (2018) ao crescimento indeterminado, quando comparado ao crescimento determinado das aves.

Além do desenvolvimento diferenciado entre encéfalo e a cavidade encefálica, o *Principle of Proper Mass* de Jerison (1973) permitiu o entendimento de que o maior desenvolvimento diferencial das regiões do encéfalo está relacionado à complexidade das interações sensoriais e motoras do organismo com o meio. Assim, um animal mais dependente do sistema olfatório terá mais desenvolvida a região do prosencéfalo (bulbo e trato olfatório). O mesmo vale para animais com maior desenvolvimento e complexidade de movimentos musculares, os quais são mediados pela mesma região do encéfalo (o prosencéfalo) (JARISON, 1973; WALSH e KNOLL 2011; ZELENITSKY et al., 2011, 2009; JIRAK e JANACEK, 2017).

Devido ao desenvolvimento alométrico do encéfalo em relação à cavidade encefálica, somado ao *Principle of Proper Mass*, deve-se tomar cuidado ao tratar as estruturas presentes nos moldes endocranianos. Um exemplo é o sistema olfativo em crocodilianos que é referido como aguçado e desenvolvido (ZELENITSKY et al., 2011; ZELENITSKY et al., 2009), esperando-se que este ocupe boa parte da cavidade endocraniana. Porém, quando se compara um bulbo olfativo com o molde do bulbo, observa-se uma clara discrepância nos seus tamanhos (e.g., JIRAK e JANACEK, 2017), com o bulbo em si bem menor que a cavidade que ocupa, devido à presença de tecidos externos ao bulbo originalmente e que não estão contabilizados. Devido a essa problemática, alguns erros já foram cometidos no que diz respeito às interpretações dos moldes, como, por exemplo, Brochu (2000) que identificou estruturas da cavidade nasal como sendo bulbos, o que foi corrigido posteriormente por Witmer e Ridgely (2009).

Com o uso das tomografias, estudos de outras estruturas do crânio se tornaram mais comuns (WITMER, 1997; WITMER e RIDGELY, 2008; HERRERA, 2013, 2015; PIERCE et al., 2017), porém ainda permanecem escassos em Crocodyliformes. As figuras 14 e 15 (originais) apresentam modelos esquemáticos do crânio de *Campinasuchus dinizi* com a posição dos sinus, cavidade nasal e demais estruturas internas cranianas, brevemente comentadas a seguir, mas que são tratadas com detalhe no artigo integrante da presente dissertação.

Sinos paranasais. Os sinos (ou seios) paranasais são cavidades formadas a partir da cavidade nasal e seu posterior preenchimento por tecido conjuntivo, formando pequenos divertículos que se conectam entre si e juntos formam os sinos de determinada região, dependendo do grupo taxonômico em questão (Figura 14). O seu desenvolvimento, em mamíferos, se dá a partir da cavidade nasal, e os sinos se desenvolvem de forma secundária através da reabsorção da estrutura óssea e do desenvolvimento de sacos de tecido conjuntivo (SMITH et al., 2005). Os sinos, de modo geral, ainda são estruturas com deficiência de informações, sobretudo a respeito de suas prováveis funções e origens, tanto em arcossauros como em sinápsidos (WITMER, 1997). Para crocodilianos, seu desenvolvimento é ainda pouco estudado, contando com escassas citações (e.g., IORDANSKY, 1973; WITMER, 1997).

Dentre as funções relacionadas aos sinos paranasais estão a umidificação do ar (e.g., MÁRQUEZ e LAITMAN, 2008), a redução de peso craniano (e.g., CURTIS

et al., 2015), o aumento da fluabilidade e a dispersão de estresse (e.g., CURTIS e VALKENBURGH, 2014). Todas as funcionalidades acima citadas são referentes a mamíferos. Entretanto, a dispersão de estresse, proveniente de forças mecânicas da mordida, foi igualmente proposta para arcossauros (WITMER, 1995; WITMER, 1997; RAYFIELD e MILNER, 2008; WITMER et al., 2009).

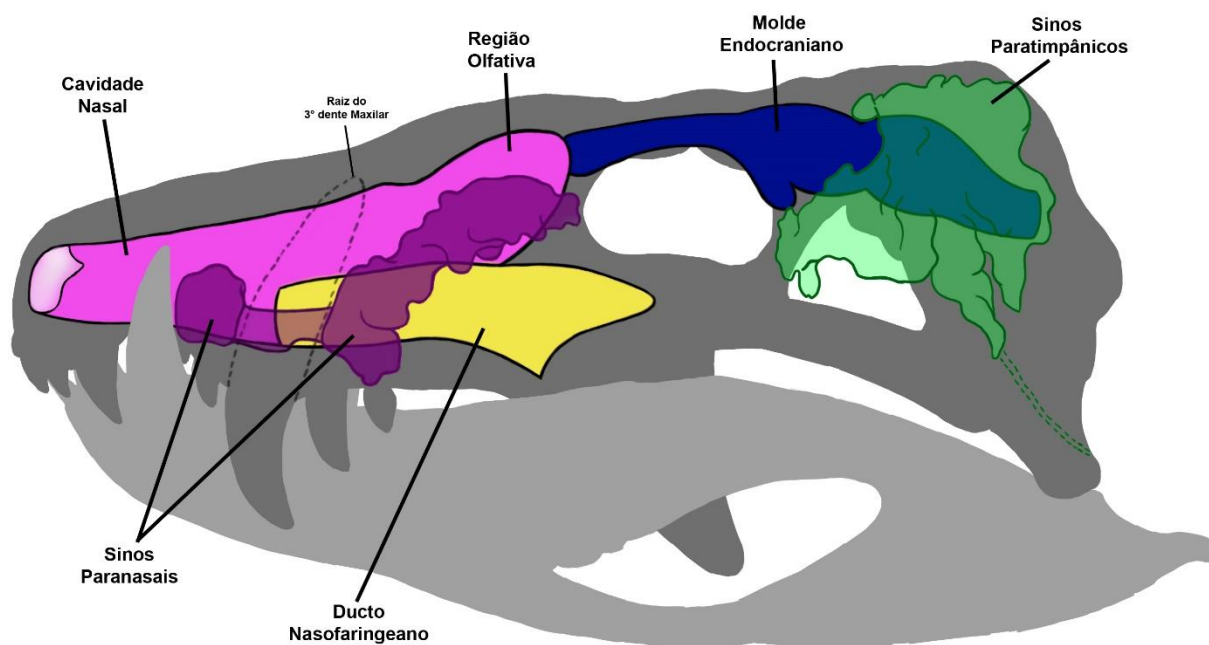


Figura 14: Modelo esquemático da reconstrução do crânio de *Campinasuchus dinzi*, com as estruturas internas do crânio em suas respectivas posições.

Sinos paratimpânicos. Os sinos paratimpânicos (Figura 14), assim como os paranasais, são formados por cavidades. Porém os sinos paratimpânicos se situam na porção posterior do crânio, sendo compostos por uma série de divertículos que se conectam entre si. Os estudos das estruturas paratimpânicas estão mais concentrados no desenvolvimento do sistema paratimpânico, bem como em estudos funcionais e sobre a influência ambiental em mamíferos atuais (e.g., DIAMANT, 1958; SHERWOOD, 1999; HUANG et al., 2002; ROSOWSKI et al., 2006). Para arcossauros, destacam-se trabalhos como os de Witmer e Ridgely (2008) e de Dufeu e Witmer (2015), os quais citam tais estruturas dinossauros, aves e crocodilos. Além disso, Dufeu e Witmer (2015), a partir do estudo de táxons atuais, propõem que o sistema de sinos paratimpânicos auxilia na audição, principalmente na propagação das ondas dentro do crânio.

Cavidade nasal. Também apresenta diferenças significativas ao se comparar táxons. Especialmente em Archosauria, devido às diferentes morfologias cranianas presentes ao longo da evolução da linhagem, isso fica muito evidente. Em geral, a cavidade nasal apresenta uma cavidade que na região mais posterior tende a se dividir em duas áreas: uma relacionada ao sistema olfativo, o qual faz contato com o bulbo olfativo do encéfalo; e a outra relacionada à respiração do animal, ligando-se ao interior da boca ou às estruturas da garganta (Figura 15). Em crocodilos, devido ao desenvolvimento do palato secundário, um ducto nasofaringeano cumpre a função de guiar ar até a parte posterior do crânio, culminando na coana interna (IORDANSKY, 1973). Por fim, a região mais posterior da cavidade olfativa está intimamente relacionada à captação de moléculas odoríferas, e possui contato direto com o bulbo olfativo (WITMER e RIDGELY, 2009).

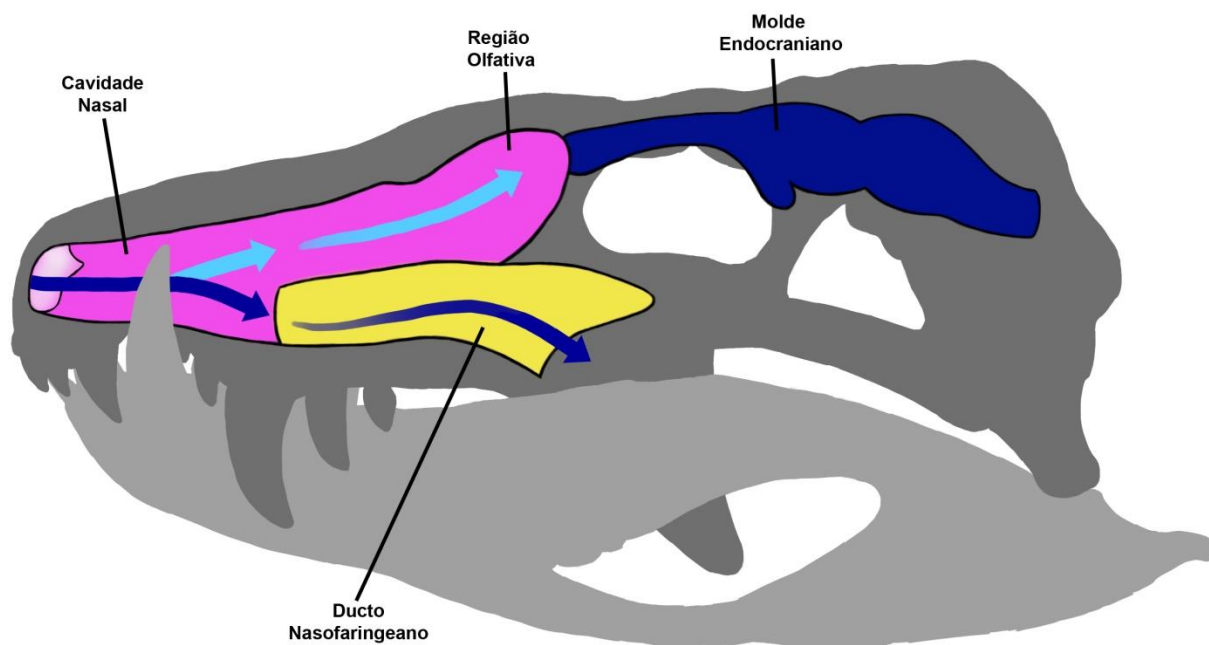


Figura 15: Modelo esquemático da reconstrução do crânio de *Campinasuchus dinzi*, com as estruturas referentes à cavidade nasal e a circulação de ar dentro delas (indicada pelas setas).

Canais semicirculares. Além das cavidades, o advento das tomografias na paleontologia possibilitou o estudo de estruturas de mais difícil acesso e preservação no registro fóssil. Dentre elas, os canais semicirculares são o foco de vários estudos, uma vez que esse sistema de canais auxilia no equilíbrio e na performance espacial dos táxons no ambiente terrestre (HULLAR, 2006; MARUGÁN-LOBÓN et al., 2013; PFAFF et al., 2018). Além disso, o grau de inclinação dos canais semicirculares podem indicar a posição do crânio de animais fósseis em vida,

apesar de certa controvérsia do uso dessa estrutura para tal finalidade (e.g., KLEY et al., 2010; VON BACZKO e DESOJO, 2018).

5. Análise Integradora da Dissertação

Com base nos aspectos levantados na monografia apresentada e nos resultados obtidos no artigo científico integrante desta dissertação, intitulado “*Morphology of the endocranial cavities of Campinasuchus dinizi (Crocodyliformes: Baurusuchidae), from the Upper Cretaceous of Brazil*”, apresentado na parte II da presente dissertação, foi possível elencar as seguintes conclusões:

(1) A comparação da estrutura do encéfalo de *Campinasuchus dinizi* com a dos arcossauros em geral revela pouca variação morfológica. Porém, o padrão morfológico de *C. dinizi* assemelha-se mais ao padrão encefálico geral de Mesoucrocodylia, e, também, ao padrão encontrado em dinossauros terópodes.

(2) As semelhanças observadas na estrutura geral do encéfalo de *C. dinizi* e dos demais arcossauros analisados independem da ecologia dos táxons comparados, demonstrando que o encéfalo não sofre variação significativa em grupos com diferentes modos de vida e tipos de hábitat (terrestre versus aquático).

(3) Apesar da semelhança com arcossauros, aspectos morfológicos específicos do encéfalo de *C. dinizi*, como a flexão entre o trato olfativo e o cérebro e entre o mesencéfalo e o rombencéfalo, além da expansão da região olfativa da cavidade nasal, remetem aos observados no encéfalo de *T. rex*. Tal semelhança sugere uma convergência anatômica relacionada ao modo de vida (hábitos predadores e terrestres) de ambos os táxons. Convergência essa também observada na região olfativa da cavidade nasal dos demais Notosuchia analisados (*Notosuchus terrestris*, *Uberabasuchus terrificus* e *Wargosuchus australis*).

(4) Os sinos paratimpânicos de *C. dinizi* são bem desenvolvidos em relação aos Eusuchia viventes, de hábito semi-aquático, o que favoreceria a

amplificação do som no interior do crânio em ambiente aéreo, onde a propagação das ondas sonoras é menos eficiente.

(5) A organização espacial dos sinos paranasais de *C. dinizi* é semelhante à dos sinos encontrados em táxons atuais de crocodilos (e.g., *Alligator mississippiensis*, *Melanosuchus niger*), às expensas de sua diferença morfológica, uma vez que o crânio de *C. dinizi*, é mais dorsoventralmente desenvolvido.

(6) A presença dos sinos paranasais em áreas onde o crânio sofre maiores forças de estresse, estaria relacionada à dispersão de tais forças, estas seriam um dos principais mecanismos moduladores do crescimento dos sinos paranasais em *C. dinizi*.

(7) Apesar das metodologias baseadas na posição dos canais semicirculares, usadas para definir a postura do crânio, apresentarem-se conflitantes, quando aplicadas em *C. dinizi*, estas oferecem resultados próximos indicando que o ângulo de inclinação do crânio em relação ao solo seria cerca de 30°; este valor é compatível com um animal terrestre, com visão binocular, reforçando um hábito predador.

Referências

BARRIOS, Francisco et al. Re-description of the cranio-mandibular anatomy of *Notosuchus terrestris* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. **Cretaceous Research**, v. 83, p. 3-39, 2018.

BONA, Paula; BARRIOS, Francisco. The Alligatoidea of Argentina: an update of its fossil record. **Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina**, v. 15, n. 1, 2015.

BONA, Paula; CARABAJAL, Ariana Paulina; GASPARINI, Zulma. Neuroanatomy of *Gryposuchus neogaeus* (Crocodylia, Gavialoidea): A first integral description of the braincase and endocranial morphological variation in extinct and extant gavialoids. **Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh**, v. 106, n. 4, p. 235-246, 2017.

BONA, Paula; DEGRANGE, Federico J.; FERNÁNDEZ, Marta S. Skull anatomy of the bizarre crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). **The Anatomical Record**, v. 296, n. 2, p. 227-239, 2013.

BONAPARTE, José F. **Los tetrapodos del sector superior de la formación Los Colorados, La Rioja, Argentina (Triásico Superior): I Parte**. Universidad Nacional de Tucumán, Fundación e Instituto Miguel Lillo, 1971.

BROCHU, Christopher A. A digitally-rendered endocast for *Tyrannosaurus rex*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 20, n. 1, p. 1-6, 2000.

BROCHU, Christopher A. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, v. 31, n. 1, p. 357-397, 2003.

BRUSATTE, Stephen L. et al. The braincase and neurosensory anatomy of an Early Jurassic marine crocodylomorph: implications for crocodylian sinus evolution and sensory transitions. **The Anatomical Record**, v. 299, n. 11, p. 1511-1530, 2016.

BUCHHOLTZ, Emily A.; SEYFARTH, Ernst-August. The gospel of the fossil brain: Tilly Edinger and the science of paleoneurology. **Brain research bulletin**, v. 48, n. 4, p. 351-361, 1999.

BUCKLEY, Gregory A. et al. A pug-nosed crocodyliform from the Late Cretaceous of Madagascar. **Nature**, v. 405, n. 6789, p. 941, 2000.

CAMPOS, Diógenes de Almeida. Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. n. 57, p 1-7, 2001.

CARABAJAL, Ariana Paulina. Neuroanatomy of titanosaurid dinosaurs from the Upper Cretaceous of Patagonia, with comments on endocranial variability within Sauropoda. **The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology**, v. 295, n. 12, p. 2141-2156, 2012.

CARVALHO, Ismar de Souza. *Candidodon*: urn crocodile com heterodontia (Notosuchia, Cretaceo Inferior- Brasil). **An. Acad. Bras. Ci.**, v. 66, n. 3, p. 331-345, 1994.

CARVALHO, Ismar S. et al. *Baurusuchus salgadoensis*, a new crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. **Gondwana research: an international journal of geosciences**, v. 8, n. 1, p. 11-30, 2005.

CARVALHO, Ismar S. et al. *Campinasuchus dinizi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. **Zootaxa**, v. 2871, n. 2011, p. 19-42, 2011.

CARVALHO, Ismar S. et al. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 297, n. 2, p. 252-262, 2010.

CARVALHO, Ismar S.; RIBEIRO, Luiz Carlos Borges; DOS SANTOS AVILLA, Leonardo. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a new crocodylomorpha from the Bauru Basin, (Upper Cretaceous), Brazil. **Gondwana Research**, v. 7, n. 4, p. 975-1004, 2004.

CLARK, James M. et al. A Middle Jurassic 'sphenosuchian' from China and the origin of the crocodylian skull. **Nature**, v. 430, n. 7003, p. 1021, 2004.

COLBERT, Edwin Harris et al. *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodylia from Patagonia. *Bulletin of the AMNH*; v. 87, article 4. 1946.

COTTS, Leonardo et al. Postcranial skeleton of *Campinasuchus dinizi* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Upper Cretaceous of Brazil, with comments on the ontogeny and ecomorphology of the species. **Cretaceous Research**, v. 70, p. 163-188, 2017.

CURTIS, Abigail A. et al. Repeated loss of frontal sinuses in arctoid carnivorans. **Journal of morphology**, v. 276, n. 1, p. 22-32, 2015.

CURTIS, Abigail A.; VAN VALKENBURGH, Blaire. Beyond the sniffer: frontal sinuses in Carnivora. **The Anatomical Record**, v. 297, n. 11, p. 2047-2064, 2014.

DAL SASSO, Cristiano et al. Razanandrongobe sakalavae, a gigantic mesoeucrocodylian from the Middle Jurassic of Madagascar, is the oldest known notosuchian. **PeerJ**, v. 5, p. e3481, 2017.

DUFEAU, David L.; WITMER, Lawrence M. Ontogeny of the middle-ear air-sinus system in *Alligator mississippiensis* (Archosauria: Crocodylia). **PLoS One**, v. 10, n. 9, p. e0137060, 2015.

EDINGER, T. Über Nothosaurus. I. Ein Steinkern der Schädelhöhle. **Senckenbergiana**, v. 3, p. 121-129, 1921.

EDINGER, Tilly. **Paleoneurology 1804–1966: an annotated bibliography**. Springer Science & Business Media, 2012.

FERNÁNDEZ, Marta S.; HERRERA, Yanina. Paranasal sinus system of *Geosaurus araucanensis* and the homology of the antorbital fenestra of metriorhynchids (Thalattosuchia: Crocodylomorpha). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 3, p. 702-714, 2009.

FERNÁNDEZ, Marta; GASPARINI, Zulma. Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. **Lethaia**, v. 33, n. 4, p. 269-276, 2000.

FERNÁNDEZ, Marta; GASPARINI, Zulma. Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms. **Naturwissenschaften**, v. 95, n. 1, p. 79-84, 2008.

FERNÁNDEZ-DUMONT, M.L., et al., 2017. Estudio preliminar del endocast de un ejemplar de *Araripesuchus* (Crocodyliformes, Uruguaysuchidae): aportes al

conocimiento de la neuroanatomía de los notosuquios. Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, 32.

FIGUEIREDO, Rodrigo G.; KELLNER, Alexander WA. A new crocodylomorph specimen from the Araripe Basin (Crato Member, Santana Formation), northeastern Brazil. **Paläontologische Zeitschrift**, v. 83, n. 2, p. 323, 2009.

FIORELLI, Lucas E. et al. A new Late Cretaceous crocodyliform from the western margin of Gondwana (La Rioja Province, Argentina). **Cretaceous Research**, v. 60, p. 194-209, 2016.

FIORELLI, Lucas E.; CALVO, Jorge O. The first "protosuchian" (Archosauria: Crocodyliformes) from the Cretaceous (Santonian) of Gondwana. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 65, n. 4, p. 417-459, 2007.

FRANZOSA, Jonathan; ROWE, Timothy. Cranial endocast of the Cretaceous theropod dinosaur *Acrocanthosaurus atokensis*. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 25, n. 4, p. 859-864, 2005.

GASPARINI, Zulma; CHIAPPE, Luis M.; FERNANDEZ, Marta. A new Senonian peirosaurid (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodilians. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 11, n. 3, p. 316-333, 1991.

GEORGE, Ian D.; HOLLIDAY, Casey M. Trigeminal nerve morphology in *Alligator mississippiensis* and its significance for crocodyliform facial sensation and evolution. **The Anatomical Record**, v. 296, n. 4, p. 670-680, 2013.

GEROTO, Caio Fabricio Cezar; BERTINI, Reinaldo J. New material of *Pepesuchus* (Crocodyliformes; Mesoeucrocodylia) from the Bauru Group: implications about its phylogeny and the age of the Adamantina Formation. **Zoological Journal of the Linnean Society**, 2018.

GODOY, Pedro L. et al. An additional baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with evidence of interspecific predation among Crocodyliformes. **PLoS One**, v. 9, n. 5, p. e97138, 2014.

GODOY, Pedro L. et al. Postcranial anatomy of *Pissarrachamps* sera (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the Late Cretaceous of Brazil: insights on lifestyle and phylogenetic significance. **PeerJ**, v. 4, p. e2075, 2016.

GOMANI, Elizabeth M. A crocodyliform from the Early Cretaceous dinosaur beds, northern Malawi. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 17, n. 2, p. 280-294, 1997.

HERRERA, Yanina. Metriorhynchidae (Crocodylomorpha: Thalattosuchia) from Upper Jurassic–Lower Cretaceous of Neuquén Basin (Argentina), with comments on the natural casts of the brain. **Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina**, v. 15, n. 1, 2015.

HERRERA, Yanina; FERNÁNDEZ, Marta S.; GASPARINI, Zulma. The snout of *Cricosaurus araucanensis*: a case study in novel anatomy of the nasal region of metriorhynchids. **Lethaia**, v. 46, n. 3, p. 331-340, 2013.

HERRERA, Yanina; GASPARINI, Zulma; FERNANDEZ, Marta S. A new Patagonian species of *Cricosaurus* (Crocodyliformes, Thalattosuchia): first evidence of *Cricosaurus* in Middle–Upper Tithonian lithographic limestone from Gondwana. **Palaeontology**, v. 56, n. 3, p. 663-678, 2013.

HOFFMAN, Heidi; TORRES, William E.; ERNST, Randy D. Paleoradiology: advanced CT in the evaluation of nine Egyptian mummies. **Radiographics**, v. 22, n. 2, p. 377-385, 2002.

HOLLOWAY, Waymon L.; CLAESON, Kerin M.; O'KEEFE, F. Robin. A virtual phytosaur endocast and its implications for sensory system evolution in archosaurs. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, n. 4, p. 848-857, 2013.

HULLAR, Timothy E. Semicircular canal geometry, afferent sensitivity, and animal behavior. **The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular,**

Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists, v. 288, n. 4, p. 466-472, 2006.

IRDANSKY, Nikolai N. The skull of the Crocodylia. **Biology of the Reptilia**, v. 4, p. 201-262, 1973.

IORI, Fabiano Vidoi et al. Cranial morphology of *Morrinhosuchus luziae* (Crocodyliformes, Notosuchia) from the Upper Cretaceous of the Bauru Basin, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 86, p. 41-52, 2018.

IORI, Fabiano Vidoi et al. Taxonomic reappraisal of the sphagesaurid crocodyliform *Sphagesaurus montealtensis* from the Late Cretaceous Adamantina Formation of São Paulo state, Brazil. **Zootaxa**, v. 3686, n. 2, p. 183-200, 2013.

IRMIS, Randall B.; NESBITT, Sterling J.; SUES, Hans-Dieter. Early Crocodylomorpha. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 379, p. SP379. 24, 2013.

JERISON, Harry J. **Evolution of the brain and intelligence**. London: Academic Press, 1973. 482 pp.

JIRAK, Daniel; JANACEK, Jiri. Volume of the crocodylian brain and endocast during ontogeny. **PLoS one**, v. 12, n. 6, p. e0178491, 2017.

JOUBE, Stéphane. The skull of *Teleosaurus cadomensis* (Crocodylomorpha; Thalattosuchia), and phylogenetic analysis of Thalattosuchia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 29, n. 1, p. 88-102, 2009.

KARDONG, Kenneth V. et al. **Vertebrates: comparative anatomy, function, evolution**. New York: McGraw-Hill, 2016.

KELLNER, Alexander WA; PINHEIRO, André EP; CAMPOS, Diogenes A. A new sebecid from the Paleogene of Brazil and the crocodyliform radiation after the K–Pg boundary. **PLoS One**, v. 9, n. 1, p. e81386, 2014.

KETCHAM, Richard A.; CARLSON, William D. Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: applications to the geosciences. **Computers & Geosciences**, v. 27, n. 4, p. 381-400, 2001.

KLEY, Nathan J. et al. Craniofacial morphology of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30, n. sup1, p. 13-98, 2010.

KRABBE, Knud H. Studies on the Morphogenesis of the Brain in Reptiles. **The Journal of Nervous and Mental Disease**, v. 91, n. 6, p. 791, 1940.

LARSSON, Hans CE; GADO, Boubacar. A new Early Cretaceous crocodyliform from Niger. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen**, p. 131-141, 2000.

LARSSON, Hans CE; SUES, Hans-Dieter. Cranial osteology and phylogenetic relationships of *Hamadasuchus rebouli* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) from the Cretaceous of Morocco. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 149, n. 4, p. 533-567, 2007.

MARIA, F.C., et al., 2010. Descrição da cavidade nasal, seios paranasais e seios timpânicos em *Mariliasuchus amarali* (Crocodyliformes, Notosuchia) do Neocretáceo brasileiro. Boletim de resumos do 7º Simpósio Brasileiro de Paleovertebrados, p. 47.

MARINHO, Thiago S. et al. *Gondwanasuchus scabrosus* gen. et sp. nov., a new terrestrial predatory crocodyliform (Mesoeucrocodylia: Baurusuchidae) from the Late Cretaceous Bauru Basin of Brazil. **Cretaceous Research**, v. 44, p. 104-111, 2013.

MARQUEZ, Samuel; LAITMAN, Jeffrey T. Climatic effects on the nasal complex: a CT imaging, comparative anatomical, and morphometric investigation of *Macaca mulatta* and *Macaca fascicularis*. **The Anatomical Record: Advances in**

Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology, v. 291, n. 11, p. 1420-1445, 2008.

MARSH, Othniel Charles. Notice of some new vertebrate fossils. **American Journal of Science**, n. 81, p. 249-256, 1877.

MARSH, Othniel Charles. Small size of the brain in Tertiary mammals. **Journal of Natural History**, v. 14, n. 80, p. 167-167, 1874.

MARSH, Othniel Charles. **Dinocerata: a monograph of an extinct order of gigantic mammals**. US Government Printing Office, 1886.

MARSH, Othniel Charles. **Odontornithes: a Monograph on the Extinct Toothed Birds of North America: With Thirty-four Plates and Forty Woodcuts**. US Government Printing Office, 1880.

MARTINELLI, Agustín G. et al. A new peirosaurid from the Upper Cretaceous of Argentina: Implications for specimens referred to *Peirosaurus torminni* Price (Crocodyliformes: Peirosauridae). **Cretaceous Research**, v. 37, p. 191-200, 2012.

MARTINELLI, Agustín G. et al. The first Caipirasuchus (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil: new insights on sphagesaurid anatomy and taxonomy. **PeerJ**, v. 6, p. e5594, 2018.

MARTINELLI, Agustín G.; PAIS, Diego F. A new baurusuchid crocodyliform (Archosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). **Comptes Rendus Palevol**, v. 7, n. 6, p. 371-381, 2008.

MARUGÁN-LOBÓN, Jesús; CHIAPPE, Luis M.; FARKE, Andrew A. The variability of inner ear orientation in saurischian dinosaurs: testing the use of semicircular canals as a reference system for comparative anatomy. **PeerJ**, v. 1, p. e124, 2013.

MOLNAR, Ralph E. A new reconstruction of the skull of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliformes: Sebecosuchia) from the Eocene of Argentina. **Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities Research Medium**, v. 1, n. 2, p. 314-330, 2010.

MONTEFELTRO, Felipe C.; LARSSON, Hans CE; LANGER, Max C. A new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of Baurusuchidae. **PLoS One**, v. 6, n. 7, p. e21916, 2011.

NASCIMENTO, Paulo Miranda; ZAHER, Hussam. 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)**, v. 50, n. 21, p. 323-361, 2010.

NESBITT, Sterling J. The early evolution of archosaurs: relationships and the origin of major clades. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, p. 1-292, 2011.

NOBRE, Pedro Henrique et al. *Mariliasuchus robustus*, um novo Crocodylomorpha (Mesoeucrocodylia) da Bacia Bauru, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 30, n. 1, p. 38-49, 2007.

O'CONNOR, Patrick M. et al. The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana. **Nature**, v. 466, n. 7307, p. 748, 2010.

OKEN, Lorenz. **Isis oder Encyclopädische Zeitung**. Expedition der Isis; Brockhaus, 1819.

OWEN, Richard. Report on British fossil reptiles, part II. **Report for the British Association for the Advancement of Science, Plymouth**, v. 1841, p. 60-294, 1842.

PFAFF, Cathrin; SCHULTZ, Julia A.; SCHELLHORN, Rico. The vertebrate middle and inner ear: A short overview. **Journal of morphology**, 2018.

PIERCE, S. E.; ANGIELCZYK, K. D.; RAYFIELD, E. J. Shape and mechanics in thalattosuchian (Crocodylomorpha) skulls: implications for feeding behaviour and niche partitioning. **Journal of Anatomy**, v. 215, n. 5, p. 555-576, 2009.

PIERCE, Stephanie E.; WILLIAMS, Megan; BENSON, Roger BJ. Virtual reconstruction of the endocranial anatomy of the early Jurassic marine crocodylomorph *Pelagosaurus typus* (Thalattosuchia). **PeerJ**, v. 5, p. e3225, 2017.

POL, Diego et al. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced notosuchians. **PLoS One**, v. 9, n. 4, p. e93105, 2014.

POL, Diego et al. Basal crocodyliforms from the Lower Cretaceous Tugulu Group (Xinjiang, China), and the phylogenetic position of *Edentosuchus*. **Cretaceous Research**, v. 25, n. 4, p. 603-622, 2004.

POL, Diego et al. Postcranial anatomy of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliformes, Sebecidae) from the Eocene of Patagonia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 32, n. 2, p. 328-354, 2012.

POL, Diego; LEARDI, Juan Martín. Diversity patterns of Notosuchia (Crocodyliformes, mesoeucrocodylia) during the cretaceous of Gondwana. **Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina**, v. 15, n. 1, 2015.

PRICE, Llewellyn I. Novos crocodilídeos dos arenitos da Série Bauru. Cretáceo do Estado de Minas Gerais. **Anais da Academia brasileira de Ciências**, v. 27, n. 4, p. 487-498, 1955.

PRICE, Llewellyn Ivor. **Sôbre um crocodilídeo notossúquio do cretácico brasileiro**. Serviço Gráfico do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1959.

PRICE, Llewollym Ivor. A new reptile from the Cretaceous of Brazil. **Notas Preliminares e Estudos, Serviço Geologia Mineralogia do Brasil**, v. 25, p. 1-8, 1945.

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

RIFF, D. et al. Crocodilomorfos: A maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. **Terræ**, v. 9, p. 12-40, 2012.

RIFF, Douglas; KELLNER, Alexander Wilhelm Armin. **On the dentition of Baurusuchus pachecoi price (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil**. Museo Nacional, 2001.

RISTEVSKI, Jorgo et al. A new species of Anteophthalmosuchus (Crocodylomorpha, Goniopholididae) from the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, United Kingdom, and a review of the genus. **Cretaceous Research**, v. 84, p. 340-383, 2018.

RODRIGUES, I., et al., 2010. Reconstrução preliminar do ouvido interno de Mariliasuchus amarali (Crocodyliformes, Notosuchia) do Neocretáceo do Brasil. Boletim de resumos do 7º Simpósio Brasileiro de Paleovertebrados, p. 57.

SALES, Marcos AF; SCHULTZ, Cesar L. Paleoneurology of Teyumbaita sulcognathus (Diapsida: Archosauromorpha) and the sense of smell in rhynchosaurs. **Palaeontologia Electronica**, v. 17, n. 1, p. 1-10, 2014.

SAMPSON, Scott D.; WITMER, Lawrence M. Craniofacial anatomy of Majungasaurus crenatissimus (Theropoda: Abelisauridae) from the late Cretaceous of Madagascar. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 27, n. S2, p. 32-104, 2007.

SERENO, P. C. et al. A new notosuchian from the Early Cretaceous of Niger. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, n. 2, p. 477-482, 2003.

SERENO, Paul C.; LARSSON, Hans CE. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. **ZooKeys [Ressource électronique]: launched to accelerate biodiversity research: a peer-reviewed open-access journal**, n. 28, p. 1-143, 2009.

SERTICH, Joseph JW; O'CONNOR, Patrick M. A new crocodyliform from the middle Cretaceous Galula Formation, southwestern Tanzania. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 34, n. 3, p. 576-596, 2014.

SIMPSON, George Gaylord. **New reptiles from the Eocene of South America**. American Museum of Natural History, 1937.

SMITH, Timothy D. et al. Comparative microcomputed tomography and histological study of maxillary pneumatization in four species of new world monkeys: the perinatal period. **American journal of physical anthropology**, v. 144, n. 3, p. 392-410, 2011.

SMITH, Timothy D. et al. Secondary pneumatization of the maxillary sinus in callitrichid primates: insights from immunohistochemistry and bone cell distribution. **The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists**, v. 285, n. 2, p. 677-689, 2005.

STROMER, E. v. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe. 1. Einleitung. 2. **Libycosuchus**. **Abhandl. Math.-Phys. Kl. K. Bayr. Ak. Wiss. XXVII**, 1914.

STUBBS, Thomas L. et al. Morphological and biomechanical disparity of crocodile-line archosaurs following the end-Triassic extinction. **Proc. R. Soc. B**, v. 280, n. 1770, p. 20131940, 2013.

TAVARES, Cida Simionato. *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. **Zootaxa**, v. 1607, p. 35-46, 2007.

TAVARES, Sandra Aparecida Simionato et al. The morphofunctional design of *Montealtosuchus arrudacamposi* (Crocodyliformes, Upper Cretaceous) of the Bauru Basin, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 79, p. 64-76, 2017.

TINEO, David Eric et al. Palaeoenvironmental implications of the giant crocodylian *Mourasuchus* (Alligatoridae, Caimaninae) in the Yecua Formation (late Miocene) of Bolivia. **Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 39, n. 2, p. 224-235, 2015.

VON BACZKO, Maria Belen; DESOJO, Julia Brenda. Cranial anatomy and palaeoneurology of the archosaur *Riojasuchus tenuisiceps* from the Los Colorados Formation, La Rioja, Argentina. **PloS one**, v. 11, n. 2, p. e0148575, 2016.

WALKER, Alick Donald. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. **Phil. Trans. R. Soc. Lond. B**, v. 257, n. 816, p. 323-372, 1970.

WALSH, Stig A. et al. Directions in palaeoneurology. **Special Papers in Palaeontology**, v. 86, n. 1228, p. 263-279, 2011.

WALSH, Stig A.; KNOLL, Fabien. The evolution of avian intelligence and sensory capabilities: the fossil evidence. In: **Digital Endocasts**. Springer, Tokyo, p. 59-69, 2018.

WANG, Ge; YU, Hengyong; DE MAN, Bruno. An outlook on x-ray CT research and development. **Medical physics**, v. 35, n. 3, p. 1051-1064, 2008.

WATANABE, Akinobu et al. Are endocasts good proxies for brain size and shape in archosaurs throughout ontogeny?. **Journal of anatomy**, 2018.

WILSON, Jeffrey A.; MALKANI, M. Sadiq; GINGERICH, Philip D. **New crocodyliform (Reptilia, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous Pab Formation of Vitakri, Balochistan (Pakistan)**. Museum of Paleontology, The University of Michigan, 2001.

WITMER, L. M. Craniofacial air sinus systems. **Encyclopedia of dinosaurs**, p. 151-159, 1997.

WITMER, Lawrence M. et al. Neuroanatomy of flying reptiles and implications for flight, posture and behaviour. **Nature**, v. 425, n. 6961, p. 950, 2003.

WITMER, Lawrence M. et al. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian dinosaurs. In: **Anatomical imaging**. Springer, Tokyo, 2008. p. 67-87.

WITMER, Lawrence M. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and crocodylians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. **Journal of morphology**, v. 225, n. 3, p. 269-327, 1995.

WITMER, Lawrence M.; RIDGELY, Ryan C. New insights into the brain, braincase, and ear region of tyrannosaurs (Dinosauria, Theropoda), with implications for sensory organization and behavior. **The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology**, v. 292, n. 9, p. 1266-1296, 2009.

WITMER, Lawrence M.; RIDGELY, Ryan C. The paranasal air sinuses of predatory and armored dinosaurs (Archosauria: Theropoda and Ankylosauria) and their contribution to cephalic structure. **The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology**, v. 291, n. 11, p. 1362-1388, 2008.

WOODWARD, Arthur Smith. **On Two Mesozoic Crocodylians, Notosuchus (genus Novum) and Cynodontosuchus (genus Novum), from the Red Sandstones of the Territory of Neuquen (Argentine Republic)**. Talleres de Publicaciones del Museo, 1896.

WU, Xiao-Chun; SUES, Hans-Dieter. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei, China. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 16, n. 4, p. 688-702, 1996.

WU, Xiao-Chun; SUES, Hans-Dieter; DONG, Zhi-Ming. *Sichuanosuchus shuhanensis*, a new? Early Cretaceous protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China), and the monophyly of Protosuchia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 17, n. 1, p. 89-103, 1997.

ZELENITSKY, Darla K. et al. Evolution of olfaction in non-avian theropod dinosaurs and birds. **Proc. R. Soc. B**, v. 278, n. 1725, p. 3625-3634, 2011.

ZELENITSKY, Darla K.; THERRIEN, François; KOBAYASHI, Yoshitsugu. Olfactory acuity in theropods: palaeobiological and evolutionary implications. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 276, n. 1657, p. 667-673, 2008.

PARTE II

Comprovante de submissão do artigo “ “ ao periódico GEOBIOS.



Pedro Henrique M. Fonseca <phmorais.bio@gmail.com>

Successfully received: submission Morphology of the endocranial cavities of Campinasuchus dinizi (Crocodyliformes: Baurusuchidae) from the Upper Cretaceous of Brazil for Geobios

1 mensagem

Geobios <EvisSupport@elsevier.com>
Responder a: GEOBIO@elsevier.com
Para: phmorais.bio@gmail.com

11 de janeiro de 2019 16:06

This message was sent automatically.

Ref: GEOBIO_2019_3

Title: Morphology of the endocranial cavities of Campinasuchus dinizi (Crocodyliformes: Baurusuchidae) from the Upper Cretaceous of Brazil

Journal: Geobios

Dear Mr. Fonseca,

Thank you for submitting your manuscript for consideration for publication in Geobios. Your submission was received in good order.

To track the status of your manuscript, please log into EVISE® at: http://www.evise.com/evise/faces/pages/navigation/NavController.jspx?JRNL_ACR=GEOBIO and locate your submission under the header 'My Submissions with Journal' on your 'My Author Tasks' view.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,

Geobios

Have questions or need assistance?

For further assistance, please visit our [Customer Support](#) site. Here you can search for solutions on a range of topics, find answers to frequently asked questions, and learn more about EVISE® via interactive tutorials. You can also talk 24/5 to our customer support team by phone and 24/7 by live chat and email.

Copyright © 2018 Elsevier B.V. | [Privacy Policy](#)

Elsevier B.V., Radarweg 29, 1043 NX Amsterdam, The Netherlands, Reg. No. 33156677.

1 **Morphology of the endocranial cavities of *Campinasuchus dinizi***
2 **(Crocodyliformes: Baurusuchidae) from the Upper Cretaceous of Brazil**

3

4 Pedro Henrique Morais Fonseca^{a,c,*}, Agustín Guillermo Martinelli^{b,c}, Thiago da Silva
5 Marinho^{c,d}, Luiz Carlos Borges Ribeiro^c, Cesar Leandro Schultz^e, Marina Bento Soares^e

6 ^a*Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, UFRGS,*
7 *Brazil*

8 ^b*CONICET-Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”,*
9 *Buenos Aires, Argentina*

10 ^c*Centro de Pesquisas Paleontológicas “Llewellyn Ivor Price”, Complexo Cultural e*
11 *Científico de Peirópolis, PROEXT, UFTM, Uberaba, Brazil*

12 ^d*Instituto de Ciências Exatas, Naturais e Educação (ICENE), UFTM, Uberaba,*
13 *Brazil*

14 ^e*Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, UFRGS,*
15 *Brazil*

16 * Corresponding author

17 E-mail address: phmorais.bio@gmail.com (P.H.M. Fonseca)

18

19 **Abstract**

20 The use of computed tomography allows the non-invasive study of fossils (Mees et al.,
21 2003), such as the reconstruction of the internal structures of the skull. Two specimens of
22 *Campinasuchus dinizi* (CPPLIP 1319 and CPPLIP 1360) belonging to Baurusuchidae
23 (Crocodyliformes, Notosuchia) from the Upper Cretaceous Bauru Group of Minas Gerais
24 state (Brazil) were scanned in a Toshiba Aquilion 64 CT machine. Based on these data, it was
25 possible to identify and reconstruct the paranasal sinuses, the nasal cavity proper, the
26 nasopharyngeal duct, the encephalon, the paratympanic sinuses and the semicircular canals.
27 The paranasal sinuses are similar to those of other mesoeucrocodylians, especially eusuchians.
28 The nasal cavity proper occupies the entire rostral region, with an expansion in the olfactory
29 region. This structure is present in other notosuchians and theropod dinosaurs (e.g.,
30 *Tyrannosaurus rex*), but absent in aquatic crocodylians, which may indicate an olfactory

1 acuity related to terrestrial habits. The encephalon is similar in shape to that of other
2 mesoeucrocodylians. The rostral semicircular canal is smaller than the caudal one, differing
3 from most mesoeucrocodylians. The paratympanic sinuses are more developed in *C. dinizi*
4 than in eusuchians, being more similar to *Tyrannosaurus rex*. *Campinasuchus dinizi* presents
5 few variations in the internal structures of the skull in relation to taxa with different ecological
6 habits, probably indicating that habit does not strongly influence the morphology of these
7 structures. However, the expansion in the olfactory region, similar to *T. rex*, would indicate an
8 olfactory acuity related to terrestrial habits.

9 **Keywords:** Mesoeucrocodylia, Endocast, Sinuses, Paleoecology, South America

10 **1. Introduction**

11 Since the end of the 19th century, natural and artificially obtained endocasts have been
12 used to study the internal structures of fossil vertebrates, such as extant crocodyliforms and
13 other extinct archosauromorphs (e.g., Owen, 1842, 1863, 1875; Marsh, 1874, 1880, 1886;
14 Edinger, 1921, 1949; Colbert, 1946; Jerison, 1968; Rogers, 1999; Northcutt 2001; Carabajal,
15 2012). With the advent of computed tomography (CT), which allows the study of such
16 cavities in a less invasive way, the study of the internal cavities of fossil skulls has become
17 increasingly popular in the last decades (e.g. Witmer et al., 2008; Jouve, 2009; Pierce et al.,
18 2017; Kley et al., 2010; Fernández et al., 2011; Bona et al., 2013, 2017; Herrera et al., 2013a,
19 b; Tineo et al., 2014; Herrera, 2015; Brusatte et al., 2016). In paleontology, studies using CT
20 techniques have permitted the obtaining of models of the inner structures of the skull,
21 reconstructions and the creation of 3D models for paleobiological and biomechanical
22 applications (e.g., Witmer, 1995, 1997; Witmer et al., 2003; Sampson and Witmer, 2007;
23 Márquez and Laitman, 2008; Brochu, 2000; Smith et al., 2011; Sales and Schultz, 2014;
24 Dufeu and Witmer, 2015). To analyze extinct archosauromorph CT data, extant crocodiles
25 and birds are usually used as comparative models in anatomical and physiological studies
26 (Witmer and Ridgely, 2008).

1 Notosuchia is a clade of mesoeucrocodylians (Fig. 1(A)) frequently found in Upper
2 Cretaceous rocks of Brazil, Argentina and Africa, with records also in China and Pakistan
3 (Wu and Sues, 1996; Wilson et al., 2001; Sereno and Larsson, 2009; Montefeltro et al., 2011;
4 Carvalho et al., 2011; Riff et al., 2012; Pol et al., 2014; Pol and Leardi, 2015). Among these,
5 Baurusuchidae corresponds to a clade of specialized terrestrial carnivores that reached
6 relatively large body sizes (up to 4 m). At present, nine species are formally recognized in
7 South America, seven of them recovered from São Paulo and Minas Gerais states (Brazil)
8 (Price, 1945; Campos et al., 2001; Carvalho et al., 2005, 2011; Nascimento and Zaher, 2010;
9 Montefeltro et al., 2011; Marinho et al., 2013; Godoy et al., 2014) and two from Argentina
10 (Woodward, 1896; Martinelli and Pais, 2008; see Table 1). Studies regarding the inner
11 cavities of notosuchian skulls are scarce (e.g., Colbert et al., 1946; Martinelli and Pais, 2008;
12 Sereno and Larsson, 2009; Kley et al., 2010; Maria et al., 2010; Rodrigues et al., 2010;
13 Sertich and O'Connor, 2014; Fernández-Dumont et al., 2017) in contrast to other
14 crocodylomorphs, such as extant groups (e.g., Gavialoidea, Alligatoridae; Witmer and
15 Ridgely, 2008; Bona et al., 2013, 2017; Tineo et al., 2014; Dufeu and Witmer, 2015;
16 Brusatte et al., 2016; Jirak and Janacek, 2017), and particularly marine extinct clades
17 (Teleosauridae, Metriorhynchidae; Fernández et al., 2011; Herrera et al., 2013; Herrera, 2015;
18 Pierce et al., 2017).

19 The aim of the present work is to contribute to the knowledge of the internal cranial
20 cavities of the Baurusuchidae through the study of *Campinasuchus dinizi* Carvalho et al.,
21 2011 (Fig. 1(B, C)), a dominant faunal component of the Fazenda Três Antas site (Campina
22 Verde, Minas Gerais), from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Bauru Group,
23 Bauru Basin). We analyze the paranasal and paratympanic structures, the internal structures of
24 the nostril, the brain mold, the semicircular canals and the pneumaticity of two skulls, which
25 allow inferences about the paleoecology and physiology of *C. dinizi* to be made. Moreover,
26 we comment on some aspects of the endocranial cavities of other South American

1 notosuchians (i.e., *Uberabasuchus terrificus* Carvalho et al., 2004, *Wargosuchus australis*
2 Martinelli and Pais, 2008, and *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896), in addition to making
3 considerations about the paleobiology of the Baurusuchidae.

4 1.1. Institutional abbreviations

5 CPPLIP, Centro de Pesquisas Paleontológicas “Llewellyn Ivor Price,” Universidade
6 Federal do Triângulo Mineiro (UFTM), Peirópolis, Uberaba, Minas Gerais, Brazil; MACN,
7 Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (PV, Paleovertebrate
8 Collection; N, Neuquén Province), Buenos Aires, Argentina; UFRGS-PV-T, Laboratório de
9 Paleontologia de Vertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Triassic
10 Collection, Porto Alegre, Brazil; UFRGS-PV-Z, Laboratório de Paleontologia de
11 Vertebrados, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Zoological Collection, Porto
12 Alegre, Brazil.

13 2. Material and methods

14 Two specimens of *Campinasuchus dinizi* (CPPLIP 1319 and CPPLIP 1360)
15 (Fig. 1(B, C)) were scanned in the Toshiba Aquilion 64 medical CT scanner at the Hospital de
16 Clínicas of the Universidade Federal do Triângulo Mineiro (UFTM), Uberaba city, Minas
17 Gerais state, Brazil. The CT data for CPPLIP 1319 include 232 slices of 1 μm , and were
18 obtained using a tube voltage of 120 kV and tube current of 280 mA. Analysis of specimen
19 CPPLIP 1360 resulted in 257 slices of 1 μm , using a tube voltage of 120 kV and tube current
20 of 300 mA. DICOM files were obtained in both cases. The images were processed in the
21 software program Avizo 8.1, where the internal cavities were filled in and three-dimensional
22 models were generated (Figs. 2, 3). The obtained results were compared with *Melanosuchus*
23 *niger* Spix, 1825 and *Alligator mississippiensis* Daudin, 1802, by topology, through the 3D
24 models made available by Witmer and Ridgely (2008; available at
25 <https://people.ohio.edu/witmerl/3D-Visualization.htm>). Other comparisons were made with
26 *Uberabasuchus terrificus* Carvalho et al., 2004 (CPPLIP 630) (also scanned at the Hospital de

1 Clínicas of the Universidade Federal do Triângulo Mineiro; see also Fonseca et al., 2017),
2 *Notosuchus terrestris* Woodward, 1896 (MACN-PV N 10) and *Wargosuchus australis*
3 Martinelli and Pais, 2008 (MOZ-PV 6134), as well as with a specimen of the extant
4 *Melanosuchus niger* Spix, 1825 (UFRGS-PV 003-Z) and with other archosauromorphs based
5 on literature sources (e.g. Colbert et al., 1946; Brochu, 2000; Witmer and Ridgely, 2008; Kley
6 et al., 2010; Bona et al., 2017; Pierce et al., 2017).

7 The specimen CPPLIP 1319 corresponds to the anterior half of a skull with jaws in
8 occlusion, preserving the premaxillae, maxillae and nasals, the anteriormost part of the left
9 lacrimal, part of both jugals and the palatines. The jaws only preserve most of the dentaries
10 and splenials. The snout is high and laterally compressed, comprising an oreinrostral skull
11 morphology, differing from the shape of most eusuchians (Busbey, 1995). The dentition
12 includes four premaxillary teeth and five maxillary teeth, and ten teeth in each dentary. The
13 third tooth of the maxilla and the fourth of the lower jaw are hypertrophied. The specimen
14 CPPLIP 1360 corresponds to an almost complete skull, lacking the anterior portion of the
15 snout and jaws. The skull is well preserved, presenting features such as a depression in the
16 palatine, a vertically oriented quadrate, marked constriction of the snout posterior to the
17 maxillary tooth, and a laterally compressed skull.

18 Due to the absence of a standardized nomenclature for endocranial structures among
19 vertebrates, as cited by Walsh and Knoll (2018), we opted to follow the terminology used by
20 Sampson and Witmer (2007), Márquez and Laitman (2008), Witmer and Ridgely (2008),
21 Brochu (2009), Smith et al. (2011), Sales and Schultz (2014) and Dufeu and Witmer (2015).
22 The term “endocast” is used to refer to internal molds in some studies (e.g. Walsh et al.,
23 2013), whereas it refers only to the cavity of the encephalon in others (e.g. Brochu, 2000;
24 Endo and Frey, 2009). We followed the second definition, in which “endocast” refers to the
25 region of the encephalon composed by the olfactory bulbs, olfactory tract, prosencephalon,
26 mesencephalon and rhombencephalon.

1 3. Results

2 3.1. Nasal cavity and airway

3 The nasal cavity is better preserved in the specimen CPPLIP 1360 than in CPPLIP
4 1319. In the first specimen, the three regions of the nasal cavity are visible, and in the second,
5 only the nasopharyngeal duct is. The nasal cavity can be divided into three regions, the first
6 starting at the level of the external nares, extending posteriorly until it reaches the anterior
7 portion of the maxilla, called the nasal cavity proper, where it bifurcates into another two
8 regions: a dorsal and a ventral one.

9 The nasal cavity proper protrudes towards the olfactory bulbs, where it expands and
10 connects with the bulbs, anterior to the orbits (Fig. 2(B, C)). This region was called the
11 olfactory region of the nasal cavity by Witmer and Ridgely (2009), and is situated on the
12 ventral surface of the nasal and prefrontal. The olfactory region was reconstructed only from
13 CPPLIP 1360. It is oval in dorsal view, with an anteroposterior expansion, separated by a
14 shelf in the sagittal line (Fig. 2(A, B)).

15 The ventral region corresponds to the nasopharyngeal duct. In *A. mississippiensis* it is
16 enclosed dorsally by the vomer and lateroventrally by the maxilla and palatine, which also
17 divide it medially (Witmer and Ridgely, 2008). In CPPLIP 1319, the nasopharyngeal duct is
18 formed anteriorly by the maxilla and posteriorly by the palatine and vomer. The palatine
19 composes the ventral region of the duct, and the vomer composes the dorsal region, in
20 addition to dividing the nasopharyngeal duct in the sagittal plane. In both *A. mississippiensis*
21 and *C. dinizi*, the nasopharyngeal duct begins in the anterior region of the maxilla, extending
22 throughout the secondary palate, and culminating in the choana situated in the palatine.
23 Additionally, a dorsal portion of the duct extends posteriorly, reaching the anterior region of
24 the pterygoid (Fig. 2(A, B)).

25 In *C. dinizi* (CPPLIP 1360), the nasopharyngeal duct has a sigmoidal shape in lateral
26 view, without ramifications. Through its medial extension, the duct is divided medially along

1 its sagittal plane. In the anterior region, the nasopharyngeal duct has an oval shape in cross
2 section, and becomes more compressed laterally and expanded dorsoventrally towards the
3 posterior region, near the choana. This condition is better observed in CPPLIP 1360. The
4 prolongation of the nasopharyngeal duct behind the choana becomes gradually thinner
5 posteriorly, assuming a conical shape in cross section. This portion corresponds to the
6 pterygoid sinus, preserved in CPPLIP 1360, which in *A. mississippiensis* is a derivation of the
7 nasopharyngeal duct and, in birds, originates from the suborbital sinus (Witmer and Ridgely,
8 2008). On the secondary palate of CPPLIP 1360, the nasopharyngeal duct bears two foramina
9 enclosed by the maxilla, next to the maxilla–palatine contact. These foramina are also present
10 in *Pissarrachampsa sera* (Montefeltro et al., 2011). In *N. terrestris* (Pol and Gasparini, 2007),
11 the maxilla–palatine fenestra occupies the same position as the foramina in the
12 abovementioned notosuchians.

13 Differing from *A. mississippiensis*, the nasopharyngeal duct is tall in *C. dinizi*,
14 probably due to its skull shape. In *C. dinizi* and other notosuchians, the skull is taller and the
15 snout more laterally compressed than in eusuchians. This condition might influence the shape
16 of the nasopharyngeal duct. Furthermore, the duct in *A. mississippiensis* presents an anterior
17 extension (Witmer and Ridgely, 2008), which connects with the region of the external nostril.
18 In *C. dinizi*, this portion is not seen in any studied specimens. However, the presence of a
19 nasal septum in the anterior region of the external nostril in *C. dinizi*, associated with the
20 division of the choana, suggests a previous separation of the air channels, probably by soft
21 tissue.

22 3.2. *Paranasal sinuses*

23 The paranasal sinuses were filled in both specimens of *C. dinizi*. Specimen CPPLIP 1319
24 has preserved the anterior and palatal sinuses of the maxilla, while specimen CPPLIP 1360
25 has preserved only the sinuses posterior to the third maxillary teeth and the palatal sinuses.
26 The paranasal sinuses are divided into a few minor cavities individually called diverticulum,

1 and these are located mostly inside the maxilla, but some diverticulum can also be positioned
2 inside the lacrimal. The sinuses start running on the lateral wall of the maxilla and extend
3 throughout the bone until reaching close to the contact with the jugal and lacrimal. Within the
4 secondary palate, the sinuses occupy the entire extension of the maxilla, positioned ventrally
5 to the nasopharyngeal duct. The paranasal sinus has a sigmoid shape in lateral view, and
6 presents different proportions on both sides of the skull in the same individual. In the palatal
7 portion of the maxilla, the paranasal sinus presents medial projections throughout its entire
8 length on the palate (Fig. 4(A, C)).

9 In specimen CPPLIP 1319, in the region of the third maxillary tooth, the sinuses are
10 absent or occupy only the most ventral part of the lateral wall, forming a discontinuous space
11 in lateral view. In specimen CPPLIP 1360, in the posterior portion of the maxilla, the sinuses
12 expand gradually dorsoventrally in lateral view, in which the dorsal region expands into the
13 lacrimal bone. In the ventral region, the posterior portions of the sinuses follow the maxillary
14 contour of the inferior orbital fenestra. The lacrimal presents a concavity in its external
15 surface, in the portion where the sinus follows the shape of this bone in the skull, and connects
16 with the rest of the sinuses through its anteroventral region. The sizes of the sinuses in *C.*
17 *dinizi* are relatively smaller than in *A. mississippiensis* and *M. niger*. In the latter, the sinuses
18 occupy a major area of the snout, while in *C. dinizi* the sinuses occupy a smaller area in the
19 snout.

20 3.3. Paratympanic sinuses

21 The paratympanic sinuses are only preserved in CPPLIP 1360. The sinuses
22 occupy the posterior region of the cranium, surrounding the mesencephalon and the
23 rhombencephalon. They are enclosed ventrally by the posterior region of the pterygoid and
24 quadrate, dorsally by the squamosal and posterior portion of parietal, and posteriorly by the
25 supraoccipital and the otoccipital. The anteriormost portion of the sinuses is ventrally
26 positioned, posterior to the pterygoid flanges, protruding posterodorsally through the

1 caudalmost region of the skull (Fig. 2(A, B)). The lateral region of the sinus is expanded
2 while the anteroventral and posterodorsal regions are composed of a small latero-medial
3 projection. In ventral view, the sinuses are arranged obliquely, connected medially in the
4 sagittal plane and projecting posterolaterally. The posterior portion of the sinuses is located
5 dorsally, protruding transversally into the skull, in the latero-medial direction. The
6 paratympanic sinuses have no defined shape, with morphological differences in the same
7 region on both sides of the skull, as in the paranasal sinuses. In the most ventral and posterior
8 regions of the paranasal sinuses, the sinuses protrude through the quadrate, reaching the aerial
9 fenestra where it contacts the external region of the skull. Ventrally, the paratympanic sinuses
10 attach to the lateral Eustachian foramens. And laterally, in the more dorsal region, the
11 paratympanic sinuses connect to the optic cavity.

12 In specimen CPPLIP 1360, the lateral Eustachian foramens are connected to the
13 paratympanic sinuses. This feature is also present in the crown-group crocodiles (Iordansky,
14 1973). The paratympanic sinuses have a projection along the quadrate, connecting the
15 mandible through the aerial foramen, an opening in the otoccipital face of the quadrate.
16 However, the foramen corresponding to the aerial foramen is not visible in the mandible due
17 to the preservation. Moreover, the articular has large vacuities that contact each other and
18 open into the adductor fossa. The presence of the aerial foramen and the vacuities of the
19 mandible are probably related to the passage of the projections of the paratympanic sinuses
20 through the mandible. In addition, the projection of the paratympanic sinuses into the quadrate
21 in *C. dinizi* is more enlarged lateromedially than in *A. mississippiensis*.

22 3.4. Endocast

23 In general, the endocranial pattern of *C. dinizi* is similar to the other notosuchians and
24 eusuchians here compared. The endocast is only preserved in specimen CPPLIP 1360, which
25 presents the posterior region of the skull. It is anteroposteriorly elongated and flexed at about
26 145° at the level of the junction between the prosencephalon and the mesencephalon (Fig.

1 5(A, B)). Through the endocast it is possible to identify the regions of the olfactory bulb and
2 tract, the cerebrum, the *tectum opticum*, the medulla oblongata and the pituitary gland.

3 The olfactory bulb is situated in the anterior region of the endocast, which is limited
4 dorsally by the frontal, and ventrally and laterally by the descending process (i.e., pillar) of
5 the prefrontal. The olfactory tract is delimited dorsally by the frontal, but is devoid of bony
6 cover ventrally. The olfactory bulbs are connected to the rest of the endocast through the
7 olfactory tract. These are straight like the cranial roof, extending to the posterior portion of the
8 orbit, where they connect with the cerebrum. This region is taphonomically deformed, which
9 confers a more compressed and reduced format. The olfactory bulb is probably more oval in
10 shape, resembling *U. terrificus* (CPPLIP 630; Fig.6(C)). In the ventral portion of the endocast,
11 the pituitary gland protrudes posteroventrally, like in extant eusuchians (Witmer and Ridgely,
12 2008). The *tectum opticum* is situated in the posterodorsal region of the endocast, which is
13 divided medially by a groove, assuming the shape of two small protuberances.
14 Posteroventrally to the *tectum opticum*, the endocast narrows lateromedially, delimiting the
15 region where the tympanic bulla is placed. The dorsal portion in this region corresponds to the
16 longitudinal dorsal venous sinus and the ventral portion to the longitudinal ventral sinus,
17 according to Bona et al. (2017).

18 3.5. Semicircular canals

19 The semicircular canals are observable in specimen CPPLIP 1360, being better
20 preserved on the right side of the skull. Both are located in the postero-dorsal portion of the
21 brain, between the posterior and ventral regions of the *tectum opticum*, within a concave
22 constriction, similar to that found in eusuchians (referência). In the 3D reconstruction, the
23 semicircular canals present six projections. Two of them are positioned laterally and form the
24 lateral semicircular canal. The lateral is the smallest and is positioned laterally and
25 horizontally. The most dorsal projections, present in the dorsal region facing backwards, form
26 two of the other canals: the posteriormost projection forming the caudal (posterior vertical)

1 semicircular canal and the anteriormost projection forming the rostral (anterior vertical)
 2 semicircular canal. The most ventral and posterior projections define the cochlear duct (Fig.
 3 7(B)). In the 3D reconstruction, the caudal (posterior vertical) semicircular canal is the most
 4 developed, and forms the largest channel in relation to the others. Ventrally to the
 5 semicircular canal, the cochlear duct projects anteroventrally and has a cylindrical shape.

6 **4. Discussion**

7 In general, the internal structures of *C. dinizi* are similar to the crown group (here
 8 represented by *A. mississippiensis*; *Gavialis gangeticus* Gmelin, 1789; *Gryposuchus neogaeus*
 9 Burmeister, 1885; *Mourasuchus nativus* Gasparini, 1985; *Melanosuchus niger* Spix, 1825;
 10 *Lohuecosuchus megadontos* Narváez et al., 2015) and to other notosuchians (e.g., *U.*
 11 *terrificus*; *Sebecus icaeorhinus* Simpson, 1937; *Araripesuchus wegneri* Buffetaut, 1981;
 12 *Simosuchus clarki* Buckley et al., 2000; *Anatosuchus minos* Sereno et al., 2003). The pattern
 13 of the endocast of *C. dinizi* is also similar to that found in non-archosaur archosauriforms
 14 (e.g., Proterochampsia; Trotteyn and Paulina-Carabajal, 2016), in basal pseudosuchians (such
 15 as Phytosauria; Holloway et al., 2013; and Ornithosuchidae; von Baczko and Desojo, 2016)
 16 and avemetatarsalian archosaurs, being more morphologically similar to the endocast of
 17 theropod dinosaurs (Brochu, 2000; Franzosa and Rowe, 2005; Sampson and Witmer, 2007;
 18 Witmer and Ridgely, 2008).

19 *4.1. Nasopharyngeal duct*

20 In the ventral surface of the nasopharyngeal duct of *C. dinizi* there are two palatal
 21 foramina, located in the maxilla near to the contact with the palatine. This feature is present
 22 only in *C. dinizi* and *P. sera*. *Notosuchus terrestris* has an opening called the maxilla–palatine
 23 fenestra in the same region of the secondary palate but, according to Barrios et al. (2017), a
 24 recess on the maxilla has a passage that leads into the maxilla–palatine fenestra, while in *C.*
 25 *dinizi* the foramen only connects the nasopharyngeal duct to the inside of mouth. More
 26 evidence is still required to evaluate the possible homology of the foramina of *C. dinizi* and *P.*

1 *sera* with the maxilla–palatine fenestra of *N. terrestris*. The olfactory region of the nasal
 2 cavity is more developed in *C. dinizi* and *U. terrificus* than in *A. mississippiensis*, *G.*
 3 *gangeticus*, *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841 and *Cricosaurus araucanensis* (Herrera, 2013a,
 4 b; Herrera, 2015; Pierce et al., 2017). In *U. terrificus*, the posterior half of the nasal cavity
 5 proper is more expanded than the anterior portion of this region. The nasal cavity proper
 6 expands gradually posteriorly in *U. terrificus* and *C. dinizi*, but in the latter this condition is
 7 more restricted to the posteriormost region, next to the orbit level. This can be related to the
 8 shape of the snout of the *C. dinizi*, which is more compressed laterally than in *U. terrificus*,
 9 which is more conical.

10 In *C. dinizi* and *A. mississippiensis*, the nasopharyngeal duct extends posteriorly to the
 11 opening of the choana, forming the pterygoid sinus. Differing from these, in theropod
 12 dinosaurs, such as *Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905 and *Majungasaurus crenatissimus*
 13 Lavocat, 1955; Crocodylomorpha, such as *P. typus* (Witmer and Ridgely, 2008; Pierce et al.,
 14 2017); and more basal archosauromorphs, such as Rhynchosauria (Sales and Schultz, 2014),
 15 the nasopharyngeal duct is placed anterior to the nasal cavity proper. This condition can be
 16 related to the development of a secondary palate in notosuchians and eusuchians.

17 4.2. Nasal cavity

18 According to Witmer and Ridgely, (2009), the nasal cavity proper is equally expanded
 19 posteriorly in *T. rex*, forming an olfactory region (Witmer and Ridgely, 2008: fig 1; Pierce et
 20 al., 2017: fig 4). This expansion is also present in *C. dinizi* and in other notosuchians with
 21 terrestrial habits, such as *U. terrificus*, *W. australis* and *N. terrestris* (Fig. 6(A–C)). In *U.*
 22 *terrificus*, the expansions are positioned more laterally and they are more separated from each
 23 other in comparison to *C. dinizi*. Furthermore, in the former, these expansions are less marked
 24 in their ventral portion than in *C. dinizi*, in which they form an oval structure (Fig. 5(D)). In
 25 aquatic forms, such as the mesoeucrocodylian *Lohuecosuchus megadontos* (Serrano-Martínez
 26 et al., 2018), *A. mississippiensis* and *G. gangeticus*, an expanded olfactory region is absent.

1 However, Herrera et al. (2013a, b) identified a bulb-shaped olfactory region of the nasal
2 cavity in the aquatic metriorhynchid *Cricosaurus araucanensis*, but it is less marked than in
3 notosuchians.

4 Witmer and Ridgely (2009) referred to the expansion of the olfactory region in *T. rex*
5 as a sensory organ composed of a mucosal epithelium associated with the diffusion of
6 odoriferous molecules, connected by nerves to the olfactory bulbs. Zelenitsky et al. (2009)
7 considered the olfactory region of the nasal cavity in *T. rex* to be an adaptation to activity in
8 low-light environmental conditions and/or habitats with an irregular distribution of food
9 supply. Moreover, Zelenitsky et al. (2009) cited an association of a large olfactory region in
10 mammals with large home ranges. All of these possible explanations of nasal cavity
11 expansion are applicable to *C. dinizi*, since this taxon is also related to terrestrial habitats
12 (Cotts et al. 2017), like other Baurusuchidae (Nascimento and Zaher, 2010; Riff and Kellner,
13 2011; Godoy et al., 2016), and since all the conditions associated with olfactory acuity
14 previously cited (activity in low-light environments; irregular distribution of food supply;
15 large home range) are present in terrestrial vertebrates.

16 The expansion of the nasal cavity is also conspicuous in notosuchians such as *U.*
17 *terrificus* (CPPLIP 630), *W. australis* (MOZ-PV 6134) and *N. terrestris* (MACN-PV N 106)
18 (Fig. 6(A–C)). In all these taxa, the expansion is positioned on the ventral portion of the
19 prefrontal and nasal, anterior to the olfactory bulb, similar to *C. dinizi*. The expansion is oval
20 in shape, with the anterior portion more reduced and conical than the posterior region, which
21 presents a more rounded shape. The expansion is separated from the olfactory bulb by a tiny
22 crest that forms the posterior border of the expansion. In *N. terrestris* and *W. australis*, the
23 bulb is smaller than the expansion, if compared to *U. terrificus* and *C. dinizi*. The presence of
24 the expansion of the olfactory region in all these notosuchians can be associated with
25 olfactory acuity. Baurusuchids, like *W. australis* and *C. dinizi*, and all taxa present in this

1 family, are interpreted as carnivorous predators based on cranial and dental characteristics
2 (e.g., Martinelli and Pais, 2008; Carvalho et al., 2011; Riff et al., 2012).

3 In Brochu (2000), the expansion of the olfactory region in *T. rex* is wrongly regarded
4 as an olfactory bulb. Witmer and Ridgely (2009) interpreted this structure as an expansion of
5 the nasal cavity. The same situation is reported in Martinelli and Pais (2008), which wrongly
6 identified the expansion of the olfactory region in *W. australis* as part of the olfactory bulb. In
7 fact, the oval expansion localized on the ventral face of the nasal and the prefrontal of *W.*
8 *australis* refers to the expanded nasal cavity proper, and posterior to the expansion (identified
9 as the olfactory tract by Martinelli and Pais, 2008) is the anterior portion of olfactory bulb on
10 the frontal (Fig. 6(B)). Von Baczko et al. (2018) probably identified the expansion in the
11 olfactory region as olfactory bulbs in the aetosaur *Neoaetosauroides engaeus* Bonaparte,
12 1969, in the same way as did Martinelli and Pais (2008) and Brochu (2000). The structure
13 occupies the same position as the expansion (in the posterior region of the nasal cavity, on the
14 ventral surface of the frontal). Furthermore, to date, this structure is only known in terrestrial
15 and some carnivorous archosaurs (e.g., *N. engaeus*, *C. dinizi*, *W. australis*, *N. terrestris*, *U.*
16 *terrificus*, *T. rex*). It is important to note that von Baczko et al. (2018) correlated the greater
17 length of the olfactory tract with carnivorous habits, which is also positively found for *C.*
18 *dinizi* and *U. terrificus*.

19 It is also noted that the olfactory region in the nasal cavity proper is less marked in *C.*
20 *araucanensis*, and this feature can be related to aquatic habits and to the development of a salt
21 gland in the anterodorsal region of the orbit (Herrera, 2015: fig. 1). This gland, situated in the
22 posterior region of the snout, is related to the marine habit of these animals. The salt gland is
23 cited by several works (e.g. Fernández and Gasparini, 2000, 2008; Gandola et al., 2006;
24 Herrera et al., 2013a, b; Herrera, 2015) as a hypertrophied gland that occupied the same
25 region of the nasal expansion and posterior part of the paranasal sinuses, which are reduced
26 due to adaptation to the aquatic habit (Fernández and Herrera, 2009; Leardi et al., 2012;

1 Herrera et al., 2013a, b). We believe that the difference in the expansion in *C. araucanensis*
2 (present and less marked) compared to eusuchians, such as *A. mississippiensis* (absent), can
3 be related to the different timings of adaptation to aquatic environments in both taxa.

4 4.3. *Paranasal sinuses*

5 In general, the paranasal sinuses are as equally distributed in *C. dinizi* as in *A.*
6 *mississippiensis*, being restricted to the rostral region of the skull and absent in the
7 premaxillary bone. The sinuses of *C. dinizi* are more developed and fill a larger region of the
8 snout when compared to the thalattosuchian *C. araucanensis*, which presents a more
9 elongated snout and more restricted sinuses in the posterior regions, close to the orbit
10 (Herrera, 2015). *Campinasuchus dinizi* also differs from *A. mississippiensis* and *M. niger*
11 (UFRGS-PV 003-Z), which present a high density of sinuses on the rostral region. It is
12 interesting to note that *M. niger* presents paranasal sinuses in the premaxilla and the vomer,
13 differing from *C. dinizi* and *A. mississippiensis* (Fig. 8). Additionally, we observed that *U.*
14 *terrificus* does not present the diverticulum seen in *C. dinizi* in the rostral region. But, in the
15 internal wall of maxilla, it has a smaller recess that presents a continuous cavity in the wall of
16 these bones. It is not clear if these structures would be equivalent to the sinuses in other
17 crocodiles, but they occupied a similar position. Differing from *C. dinizi* and other
18 crocodylians, theropod dinosaurs present a greater number of sinuses, but they are more
19 diffuse throughout the skull, resembling the condition of modern birds (Witmer and Ridgely,
20 2008).

21 Due to the absence of soft tissues and the non-preservation of smaller bone structures,
22 the paranasal sinuses could not be properly separated in *C. dinizi*. However, from comparison
23 to *A. mississippiensis* (Witmer and Ridgely, 2008), the sinuses situated in the anterior region
24 of the maxilla, anterior to the third maxillary tooth, correspond to the postvestibular sinuses.
25 On the other hand, the sinuses positioned in the lateral region of the maxilla, posterior to the
26 third maxillary tooth, correspond to the antorbital sinuses, and the portion within the

1 secondary palate are the maxillary sinuses. In extant crocodiles, the sinuses make contact with
2 each other and with the adjacent cavities (e.g., the nasopharyngeal duct and nasal cavity
3 proper). In *C. dinizi*, only one point of contact between the sinuses and other cavities was
4 identified. It is located on the inner wall of the nasal cavity, at the contact of the maxilla with
5 the lacrimal. *Campinasuchus dinizi*, as in *A. mississippiensis*, does not present sinuses in the
6 premaxillary bone, differing from *M. niger*, which presents diverticula in the premaxilla and
7 sinuses on the palatal surface of the vomer.

8 We suggest that the ancestral functionality of the structures of the paranasal sinuses in
9 Crocodyliformes is not associated with respiratory functions as in mammals (e.g., air
10 humidification; Márquez and Laitman, 2008), since they are present in terrestrial (e.g., *C.*
11 *dinizi*, *S. clarki*), semi-aquatic (e.g. *A. mississippiensis*, *Melanosuchus dinizi*) and totally
12 aquatic forms (e.g. *C. araucanensis*). The reduction in size of the sinuses observed in *C.*
13 *araucanensis* in relation to other crocodyliforms may be related to the aquatic habits of
14 Metriorhynchidae (Young et al., 2010; Herrera et al., 2013), as also occurs in aquatic
15 mammals, in which the reduction of the frontal sinuses assists in swimming capacity (Curtis
16 et al., 2015). In semi-aquatic taxa, the presence of the paranasal sinuses can probably be
17 related to the type of predation and the dispersion of forces in the skull, or to the floatability in
18 these taxa.

19 The shape of the paranasal sinuses is different on each side of the skull of *C. dinizi*,
20 which was also observed in *M. niger*. This irregularity may be associated with the resorption
21 of the bone tissue and subsequent filling of the space by mucosal tissues, which form the
22 sinuses in living animals. The genesis of paranasal sinuses is associated with secondary
23 growth, as cited by Smith et al. (2005), Zollikofer and Weissmann (2008), Curtis and van
24 Valkenburgh (2014) and Curtis et al. (2015), being influenced by the external environment
25 and structures adjacent to the sinuses. Therefore, a probable function of the paranasal sinuses

1 would be as a space-filling system, where the bone tissue has no essential mechanical or
2 structural function and is replaced by a lighter tissue.

3 It should be noted that Márquez and Laitman (2008) found a positive correlation
4 between environmental variations and the paranasal sinus system in two primate species
5 (*Macaca mulatta* and *Macaca fascicularis*), in addition to a positive relationship to the
6 influence of the respiratory system on the sinuses. This condition may also have influenced
7 the development and the shape of the sinuses in *C. dinizi*. But the restricted contact between
8 the sinuses and the nasal cavities, restricted to the posterior region of the snout, is probably
9 indicative of the absence of respiratory system influence on the development of the sinuses.

10 In addition, another functional interpretation is related to the paranasal sinuses in
11 extant eusuchians, that is, as a site of stress and torsion dispersion during biting (Witmer,
12 1995, 1997; Rayfield and Milner, 2008; Witmer and Ridgely, 2009). This explanation was
13 also proposed for durophagous mammals (e.g., Curtis and van Valkenburgh, 2014). In fact,
14 when compared to the hypothetical models of oreinirostral skulls of Rayfield and Milner
15 (2008), the region with the highest volume of sinuses in crocodyliforms corresponds to the
16 area of stress dispersion during biting, which makes this interpretation plausible. Moreover,
17 Busbey (1995) pointed to the possibility that the secondary palate emerged to fortify the snout
18 during biting, which is also corroborated by Rayfield and Milner's (2008) data.

19 The secondary palate in *C. dinizi* is also filled by sinuses, as in *A. mississippiensis* and
20 *M. niger*, thus supporting the “stress dispersion hypothesis” of Busbey (1995) and Rayfield
21 and Milner (2008). Therefore, *C. dinizi*, as well as other notosuchian and eusuchian taxa, have
22 robust but light skulls, probably due to the presence of the sinuses as an adaptive response to
23 stress and torsion produced by the bite. This pattern of sinuses, associated with other
24 anatomical characters, can be related to the carnivorous habits and predatory behavior of *C.*
25 *dinizi* within a terrestrial environment.

1 4.4. Paratympanic sinuses

2 The paratympanic sinuses of *C. dinizi* are more similar to those of *T. rex* than *A.*
3 *mississippiensis* (Witmer and Ridgely, 2008). In *C. dinizi* and *T. rex*, the sinuses are more
4 developed and present lateral projections, which extend through the articular process of the
5 quadrate, reaching the articular level in the mandible. Witmer and Ridgely (2008) called these
6 lateral projections the quadrate sinuses and articular sinuses in *T. rex*. In *C. dinizi*, it is not
7 possible to differentiate these two structures because all these sinuses are connected.

8 The paratympanic sinuses are close to the auditory structures, defined by Dufeu and
9 Witmer (2015) as diverticula of the otic cavity. In *C. dinizi*, this structure connects the middle
10 ear to the external ear, and provides more space to amplify the sound. This association might
11 indicate an influence of this cavity on the hearing of *C. dinizi*. Therefore, since the
12 paratympanic sinuses are well developed in *C. dinizi*, they can aid in the propagation and
13 amplification of sound in aerial environments (Dufeu and Witmer, 2015; Pfaff et al., 2018),
14 corroborating the terrestrial habits of this taxon. Like *C. dinizi*, *U. terrificus* and also *T. rex*
15 present well-developed paratympanic sinuses, and this feature is linked with terrestrial habits
16 (Dufeu and Witmer, 2015; Pfaff et al., 2018). We believe that the paratympanic sinuses may
17 also be related to the skull biomechanics, supporting the dispersion of stress and protecting
18 the brain.

19 4.5. Endocast

20 The reconstructed endocast of *C. dinizi* exhibits a similar shape, position and
21 organization to *A. mississippiensis*, *G. gangeticus*, *G. neogaeus*, *M. nativus* and *M. niger*
22 (Bona et al., 2013, 2017), as well other notosuchians such as *U. terrificus*, *S. clarki*, *A. minos*,
23 *A. wegneri* and *S. icaeorhinus* (Colbert et al., 1946; Sereno and Larson, 2009; Kley et al.,
24 2010). The differences in ecological habits in these disparate groups (eusuchians and
25 notosuchians) do not exert an apparent influence on the morphology of the endocranial mold.
26 This may be related to the highly conservative cranial morphology of the group (Jirak and

1 Janacek, 2017). In comparison to *U. terrificus*, the endocast of *C. dinizi* is thinner, probably
2 due to fossilization of the skull and taphonomic deformation on the braincase. But, the
3 olfactory bulb and the tract are more robust and shorter in *U. terrificus* than in *C. dinizi*. This
4 shortening of the olfactory structures is probably related to the ontogenetic stage of the
5 specimens (Jirak and Janacek, 2017) or to the shape of the skull of *U. terrificus*, which is
6 more anteriorly conical than *C. dinizi*. Differing from *C. dinizi*, strictly marine crocodiles such
7 as *C. araucanensis* and *Pelagosaurus typus* have a longer and less flexed endocast, similar to
8 that of ichthyosaurs and mosasaurs (Herrera, 2015).

9 The flexion of the endocast is a condition present in all mesoeucrocodylians (Kley et
10 al., 2010; Bona et al., 2013, 2017; Serrano-Martínez et al., 2018). The angle of flexion in *C.*
11 *dinizi* is similar to that of *S. icaeorhinus* (Colbert et al., 1946), but the olfactory tract is more
12 ventrally curved in the latter taxon. This difference can be related to the ontogenetic stage of
13 the *S. icaeorhinus* specimen, which is probably an older adult (Jirak and Janacek, 2017).
14 However, when the flexion of the encephalon in *C. dinizi* is compared to other notosuchians
15 and eusuchians, it is noted that it is more similar to the eusuchian *M. nativus* (Bona et al.,
16 2013) than to notosuchians (such as *U. terrificus*, *A. minor*, *A. wegneri* and *S. clarki*; Sereno
17 and Larson, 2009; Kley et al., 2010). However, in *G. gangeticus* (Bona et al., 2017), the
18 endocast is more rectilinear than in eusuchians and notosuchians, being more similar to
19 thalattosuchians such as *C. araucanensis*, *P. typus* and *Steneosaurus cf. gracilirostris*
20 (Herrera et al., 2013; Herrera, 2015; Brusatte et al., 2016; Pierce et al., 2017).

21 The pituitary gland of *C. dinizi* is in a similar position to that of *U. terrificus* and *A.*
22 *mississippiensis*, but differs from that found in thalattosuchians, which is more horizontal
23 (Brusatte et al., 2016). In *G. neogaeus* and *G. gangeticus*, Bona et al. (2017) identified
24 between the midbrain and the hindbrain the presence of a longitudinal venous sinus in the
25 dorsal region, and a longitudinal ventral sinus, in the ventral one. *Campinasuchus dinizi* has a

1 similar structure in the same position. In *S. clarki*, this region is more expanded laterally and
2 dorsoventrally (Kley et al., 2010).

3 The olfactory bulbs are slightly expanded anteriorly and divided medially by a shallow
4 depression in the sagittal plane in *C. dinizi*, resembling the condition of *W. australis*, *U.*
5 *terrificus* and *N. terrestris* (Fig.6(A–C)). In *N. terrestris* and in *U. terrificus*, the medial
6 depression is less marked than in *C. dinizi*. Moreover, the size of the bulb in *N. terrificus* and
7 *W. australis* is smaller than in both *C. dinizi* and *U. terrificus* (Fig.6(B, C)). This difference in
8 size can be related to the difference in ontogeny stages of the analyzed specimens, as once
9 growth is complete, the shape and the size of the brain changes, as well as the flexion of the
10 olfactory tract (from a curved to a more linear shape; e.g., Jirak and Janacek, 2017). Another
11 possibility is the difference in the density of the connective tissues surrounding the bulb, since
12 the cranial ceiling of each taxon has different levels of demarcation of the encephalon. Thus,
13 the hypothesis that these animals present a more developed olfactory bulb in relation to
14 aquatic forms is not sustained. The difference in olfactory acuity is probably related to the
15 olfactory region of the nasal cavity rather than to the volume of the bulb.

16 As pointed out by Krabbe (1939), Witmer and Ridgely (2008), Jirak and Janacek
17 (2017) and Walsh and Knoll (2018), the crocodylian encephalon presents morphological
18 variation throughout ontogenetic development. This variation occurs in the morphology and
19 the volume of the structures of the brain, where the space occupied by the brain in the
20 braincase tends to become smaller with ontogenetic development. According to Jirak and
21 Janacek (2017), the endocast becomes more linear during ontogeny. If these characteristics
22 are also applicable to notosuchians, specimen CPPLIP 1360 of *C. dinizi* exhibits a fully linear
23 olfactory tract, corroborating the osteological features of an adult stage of development. Also,
24 based on the available sample of *C. dinizi*, this individual is one of the largest of 23 specimens
25 deposited in the CPPLIP collection. According to Jirak and Janacek (2017), the total volume
26 occupied by the brain in *A. mississippiensis* is ~29–32% of the total volume of the endocast.

1 For the *C. dinizi* specimen CPPLIP 1360, the total volume of the endocast is 7,854.88 mm³;
2 thus, the cerebrum would occupy between 2,277.91 and 2,513.55 mm³. It should be noted that
3 the endocast is damaged due to a fracture in the cerebrum region, thus it probably presents a
4 larger volume than the animal in life. Besides the taphonomic aspects, the disparity between
5 the real volume occupied by the encephalon and the volume generated by the endocast is also
6 related to the number of structures that occupy the endocranial cavity together with the brain,
7 such as connective and vascular tissues, making it difficult to estimate the real size and shape
8 of the brain regions (Witmer and Ridgely, 2008; Balanoff and Bever, 2017; Jirak and Janacek,
9 2017; Walsh and Knoll, 2018). Jirak and Janacek (2017) have proposed that the crocodile
10 brain develops more slowly than the braincase. It is also worth mentioning that the percentage
11 volume occupied by the brain within the endocranial cavity changes among regions of the
12 braincase and is therefore not homogeneous.

13 It is noteworthy that the morphological variation within the avemetatarsalian archosaur
14 lineage is high, and, apparently, the great amount of cranial morphologies (e.g. Witmer and
15 Ridgely, 2008; Carabajal, 2012) within the group has an influence on the morphology of the
16 encephalon. In addition, in groups of theropods more closely related to birds, the endocast
17 presents a more oval and vertical morphology, differing from the elongated and horizontal
18 form of the pseudosuchian lineage and other non-archosaur archosauriforms that, although
19 showing visible variations in their cranial morphology, do not present endocast patterns very
20 different from each other, being conservative in the format of an elongated and horizontalized
21 encephalon.

22 4.6. Semicircular canal

23 The semicircular canal in *C. dinizi* is different from that in *S. clarki* and other
24 eusuchians, such as *A. mississippiensis* and *M. niger*, where the rostral semicircular canal is
25 more developed than the caudal semicircular canal. The condition of *C. dinizi* is close to that

1 of the eusuchian *Lohuecosuchus megadontos* (Serrano-Martínez et al., 2018), where the
2 rostral semicircular canal is smaller than the caudal semicircular canal.

3 The presence of the lateral semicircular canal allows us to infer the positioning of the
4 skull in relation to the axis of the body (Witmer et al., 2003; Sereno et al., 2007; Witmer and
5 Ridgely, 2008; Witmer and Ridgely, 2009). The skull of *C. dinizi* would be positioned slightly
6 inclined downwards, in a relaxed position, making the rostral part point in a downturned
7 direction, forming an angle of 35° to the horizontal (Fig. 7). The position of the skull at this
8 angle favors the use of binocular vision and the nares for tracking (von Baczko et al., 2018).
9 In *U. terrificus*, the skull is in a “neutral” (or “alert” in Witmer and Ridgely, 2009) position,
10 forming an angle of 25°. This angle is smaller than in *C. dinizi*, but provides the same
11 binocular vision condition and snout position to *U. terrificus*. Binocular vision is present in
12 predatory dinosaurs (e.g. Ohayon et al., 2008; Butler et al., 2018) and mammals (e.g. Kano et
13 al., 2012), and is associated with depth perception (Stevens, 2006). However, von Baczko et
14 al. (2018) pointed out several studies that proposed that the semicircular canal should not be
15 used for alignment of the skull (e.g. Hullar, 2006; Taylor et al., 2009; Marugán-Lobón et al.,
16 2013), and that a misalignment between the semicircular canal and the ground would be an
17 advantage in sensing angular acceleration (Cohen and Raphan, 2004). Furthermore, Kley et
18 al. (2010) and von Baczko et al. (2018) proposed the aligning of the central line of the palate
19 and the ventral surface of the braincase with the ground to infer the position of the skull. In
20 von Baczko et al. (2018), these two different ideas (using the lateral semicircular canal or
21 aligning the central line of the palate and the ventral surface of the braincase to the ground)
22 did not present large differences in the skull angle (approximately 7° of difference) for
23 *Neoaetosauroides engaeus*. In *C. dinizi*, if the middle portion of the palate is used, the skull
24 presents an angle of approximately 25° to ground level, and the lateral semicircular canal
25 presents a slope of 20° in relation to ground level. *Uberabasuchus terrificus* presents a skull
26 angle of approximately 20° with the ground using the palate, and an 8° slope of the lateral

1 semicircular canal. If the palate is used to determine the “neutral” skull position in *C. dinizi*
2 and *U. terrificus*, the foramen magnum presents an angle of 90° to the ground. In the three
3 species cited above, the difference in the angle of the skull relative to the ground using these
4 two hypotheses is small. In *C. dinizi*, the difference is 10°, in *N. engaeus*, the difference is 7°
5 and in *U. terrificus* it is 5°. Furthermore, in both hypotheses, binocular vision is present and
6 the snout is turned down, which would corroborate the terrestrial and predatory habits of these
7 taxa.

8 **5. Conclusion**

9 The morphological pattern of the encephalon of *C. dinizi* is the same as that of the
10 crown-group Eusuchia and of the more basal groups of archosaurs, presenting small
11 morphological variations. This contrasts to the dinosaurian pattern, which presents a greater
12 morphological disparity of the encephalon within their subclades. Different from expected,
13 the structures of the internal cranial cavity of *C. dinizi* resemble those found in current
14 crocodiles, even though there is a disparity in the ecology of these groups.

15 A more developed olfactory bulb was expected to be found in *C. dinizi* compared to
16 eusuchians, because of its terrestrial and predatory habits indicated by skull and post-cranial
17 features. However, the size and proportional ratios of the encephalon found in *C. dinizi* are
18 similar to those of eusuchians and other notosuchians, showing no significant changes related
19 to the different ecological habits of these species. However, the presence of the expansion in
20 the olfactory region of the nasal cavity is associated in *T. rex* with a developed olfactory
21 capacity. This feature is present in *C. dinizi*, *U. terrificus*, *N. terrestris* and *W. australis*, but is
22 absent in *A. mississippiensis*, corroborating the initial hypothesis that notosuchians present a
23 greater olfactory capacity, probably associated with a terrestrial carnivorous habit.

24 The functionality of the paranasal and paratympanic sinuses are, apparently,
25 related to the reduction of bone mass in certain regions of the skull, reducing the weight and
26 aiding in the dispersion of mechanical forces. In addition, the paratympanic sinuses may aid

1 in the propagation of sound, and since this structure is well developed in *C. dinizi*, it would
2 corroborate a terrestrial habit, since sound propagates less in aerial environments. Despite
3 this, the functions of the sinuses still remain speculative, both for fossils and for living groups.
4 Therefore, it is necessary to perform further studies on the internal cavities of the skull in
5 other Notosuchia taxa and in other groups of Crocodyliformes as well as Archosauromorpha
6 as a whole to increase our knowledge on the evolution and development of these structures.

7 **Acknowledgements**

8 We thank CNPq for the funding of the master's degree fellowship to PHMF as well
9 support for the other authors. We are especially grateful to Dr. Eduardo Felix and Dr. Vicente
10 Antunes Teixeira for access to the medical CT at the Hospital de Clínicas of the Universidade
11 Federal do Triângulo Mineiro. During the development of this work we benefited from
12 discussions with Voltaire Dutra Paes Neto and Tomaz Panceri Melo. We thank Gabriel
13 Schäffer Sipp for help with the construction of the 3D models. The studied specimens were
14 collected and prepared with the assistance of Amarildo Martins Queiroz, Orlandina Martins
15 de Freitas and Jorcelino Henrique de Freitas from Fazenda Três Antas (Campina Verde) and
16 the staff of the Complexo Cultural e Científico de Peirópolis (CCCP) of the Universidade
17 Federal do Triângulo Mineiro (Uberaba, Minas Gerais), whom we thank for their continuous
18 support.

19 **Appendix**

20 Appendix 1 – a interactive 3D pdf with the internal structures of *Campinasuchus dinizi*
21 addressed on the text.

22 Appendix 2 – a movie of internal structures of *Campinasuchus dinizi* and you position into
23 the skull.

1 **References**

- 2 Balanoff, A.M., Bever, G.S., 2017. The role of endocasts in the study of brain evolution.
3 Evolution of Nervous Systems 2, 223–241.
- 4 Barrios, F., Bona, P., Paulina-Carabajal, A., Gasparini, Z., 2017. Re-description of the cranio-
5 mandibular anatomy of *Notosuchus terrestris* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the
6 Upper Cretaceous of Patagonia. Cretaceous Research 83, 3–39.
- 7 Bona, P., Carabajal, A.P., Gasparini, Z., 2017. Neuroanatomy of *Gryposuchus neogaeus*
8 (Crocodylia, Gavialoidea): a first integral description of the braincase and endocranial
9 morphological variation in extinct and extant gavialoids. Earth and Environmental Science
10 Transactions of the Royal Society of Edinburgh 106, 235–246.
- 11 Bona, P., Degrange, F.J., Fernández, M.S., 2013. Skull anatomy of the bizarre crocodylian
12 *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). The Anatomical Record 296, 227–239.
- 13 Brochu, C.A., 2000. A digitally-rendered endocast for *Tyrannosaurus rex*. Journal of
14 Vertebrate Paleontology 20, 1–6.
- 15 Brusatte, S.L., Muir, A., Young, M.T., Walsh, S., Steel, L., Witmer, L.M. 2016. The
16 braincase and neurosensory anatomy of an Early Jurassic marine crocodylomorph:
17 implications for crocodylian sinus evolution and sensory transitions. The Anatomical Record
18 299, 1511–1530.
- 19 Busbey, A.B., 1995. The structural consequences of skull flattening in crocodylians, in:
20 Thomason, J. (Ed.), Functional morphology in vertebrate paleontology. Cambridge University
21 Press, New York, pp. 173–192,
- 22 Butler, S.R., Templeton, J.J., Fernández-Juricic, E., 2018. How do birds look at their world?
23 A novel avian visual fixation strategy. Behavioral Ecology and Sociobiology 72, 38.
- 24 Campos, D.A., Suarez, J.M., Riff, D., Kellner, A.W.A., 2001. Short note on a new
25 Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. Boletim
26 do Museu Nacional 57, 1–7.
- 27 Carabajal, A.P., 2012. Neuroanatomy of titanosaurid dinosaurs from the Upper Cretaceous of
28 Patagonia, with comments on endocranial variability within Sauropoda. The Anatomical
29 Record 295, 2141–2156.

- 1 Carvalho, I.S., Campos, A.C.A., Nobre, P.H., 2005. *Baurusuchus salgadoensis*, a new
2 crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 8, 11–30.
- 3 Carvalho, I.S., Ribeiro, L.C.B., Avilla, L.S., 2004. *Uberabasuchus terrificus* sp. nov., a new
4 crocodylomorpha from the Bauru Basin, (Upper Cretaceous), Brazil. *Gondwana Research* 7,
5 975–1004.
- 6 Carvalho, I.S., Teixeira, V.P.A., Ferraz, M.L.F., Ribeiro, L.C.B., Martinelli, A.G., Neto, F.M.,
7 Sertich, J.J.W., Cunha, G.C., Cunha, I.C., Ferraz, P.F., 2011. *Campinasuchus dinizi* gen. et sp.
8 nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin,
9 Brazil. *Zootaxa* 2871, 19–42.
- 10 Cohen B., Raphan, T., 2004. The physiology of the vestibuloocular reflex (VOR). In: *The*
11 *vestibular system*. New York: Springer, 235–285.
- 12 Colbert, E. H., Simpson, G. G., Williams, C. S., 1946. *Sebecus*, representative of a peculiar
13 suborder of fossil Crocodylia from Patagonia. *Bulletin of the AMNH* 87, 217–270.
- 14 Cotts, L., Pinheiro, A.E.P., da Silva Marinho, T., de Souza Carvalho, I., Di Dario, F., 2017.
15 Postcranial skeleton of *Campinasuchus dinizi* (Crocodyliformes, Baurusuchidae) from the
16 Upper Cretaceous of Brazil, with comments on the ontogeny and ecomorphology of the
17 species. *Cretaceous Research* 70, 163–188.
- 18 Curtis, A. A., Lai, G., Wei, F., Valkenburgh, B., 2015. Repeated loss of frontal sinuses in
19 arctoid carnivorans. *Journal of Morphology* 276, 22–32.
- 20 Curtis, A.A., Van Valkenburgh, B., 2014. Beyond the sniffer: frontal sinuses in
21 Carnivora. *The Anatomical Record* 297, 2047–2064.
- 22 Dal Sasso, C., Pasini, G., Fleury, G., Maganuco, S., 2017. Razanandrongobe sakalavae, a
23 gigantic mesoeucrocodylian from the Middle Jurassic of Madagascar, is the oldest known
24 notosuchian. *PeerJ*, e3481.
- 25 Dufeu, D.L., Witmer, L.M., 2015. Ontogeny of the middle-ear air-sinus system in *Alligator*
26 *mississippiensis* (Archosauria: Crocodylia). *PLoS One* 10, 1–25.
- 27 Edinger, T., 1921. Über Nothosaurus. I. Ein Steinkern der Scha“delho“hle. *Senckenbergiana* 3,
28 121–129.
- 29 Edinger, T., 1949. Paleoneurology versus comparative brain anatomy. *Confinia Neurologica*
30 9, 5–34.

- 1 Endo, H., Frey, R. Eds., 2009. Anatomical imaging: towards a new morphology. Springer
2 Science and Business Media.
- 3 Fernández, M.S., Carabajal, A.P., Gasparini, Z., Díaz, G.C., 2011. A metriorhynchid
4 Crocodyliform braincase from northern Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32, 369–
5 377.
- 6 Fernández, M., Gasparini, Z., 2000. Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform
7 and their physiological significance. *Lethaia* 33, 269–276.
- 8 Fernández, M., Gasparini, Z., 2008. Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*:
9 implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms.
10 *Naturwissenschaften* 95, 79–84.
- 11 Fernández, M.S., Herrera, Y., 2009. Paranasal sinus system of *Geosaurus araucanensis* and
12 the homology of the antorbital fenestra of metriorhynchids (Thalattosuchia:
13 Crocodylomorpha). *Journal of Vertebrate Paleontology* 29, 702–714.
- 14 Fernández-Dumont, M.L., Bona, P., Barrios, F., Paulina-Carabajal, A., Apesteguía, S., 2017.
15 Estudio preliminar del endocast de un ejemplar de *Araripesuchus* (Crocodyliformes,
16 *Uruguaysuchidae*): aportes al conocimiento de la neuroanatomía de los notosuquios. Reunión
17 de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, 32.
- 18 Fonseca, P.H.M., Lourenço, V.C., Martinelli, A.G., Soares, M.B., Marinho, T.S., 2017.
19 Estudo comparativo de moldes endocranianos de dois *Notosuchia* do Cretáceo Superior do
20 Grupo Bauru. *Paleontologia em Destaque*, p. v.
- 21 Franzosa, J., Rowe, T., 2005. Cranial endocast of the Cretaceous theropod dinosaur
22 *Acrocanthosaurus atokensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25, 859–864.
- 23 Gandola, R., Buffetaut, E., Monaghan, N., Dyke, G., 2006. Salt glands in the fossil crocodile
24 *Metriorhynchus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26, 1009–1010.
- 25 Godoy, P.L., Bronzati, M., Eltink, E., Júlio, C.D.A., Cidade, G.M., Langer, M.C.,
26 Montefeltro, F.C., 2016. Postcranial anatomy of *Pissarrachampsia sera* (Crocodyliformes,
27 *Baurusuchidae*) from the Late Cretaceous of Brazil: insights on lifestyle and phylogenetic
28 significance. *PeerJ* 4, e2075.

- 1 Godoy, P.L., Montefeltro, F.C., Norell, M.A., Langer, M.C., 2014. An additional baurusuchid
2 from the Cretaceous of Brazil with evidence of interspecific predation among
3 Crocodyliformes. PLoS One 9, 1–12.
- 4 Herrera, Y., 2015. Metriorhynchidae (Crocodylomorpha: Thalattosuchia) from Upper
5 Jurassic–Lower Cretaceous of Neuquén Basin (Argentina), with comments on the natural
6 casts of the brain. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 15,
7 159–171.
- 8 Herrera, Y., Fernández, M. S., Gasparini, Z., 2013a. The snout of *Cricosaurus araucanensis*:
9 a case study in novel anatomy of the nasal region of metriorhynchids. Lethaia 46, 331–340.
- 10 Herrera, Y., Gasparini, Z., Fernandez, M.S., 2013b. A new Patagonian species of *Cricosaurus*
11 (Crocodyliformes, Thalattosuchia): first evidence of *Cricosaurus* in Middle–Upper Tithonian
12 lithographic limestone from Gondwana. Palaeontology 56, 663–678.
- 13 Holloway, W.L., Claeson, K.M., O'Keefe, F.R., 2013. A virtual phytosaur endocast and its
14 implications for sensory system evolution in archosaurs. Journal of Vertebrate Paleontology
15 33, 848–857.
- 16 Hullar, T.E., 2006. Semicircular canal geometry, afferent sensitivity, and animal behavior.
17 The Anatomical Record 288, 466–472.
- 18 Iordansky, N.N., 1973. The skull of the Crocodylia, in: Gans, C., T.S. Parsons (Eds.), The
19 biology of the Reptilia. Academic Press, London, pp. 201–262.
- 20 Jerison, H.J., 1968. Brain evolution and *Archaeopteryx*. Nature 219, 1381–1382.
- 21 Jirak, D., Janacek, J., 2017. Volume of the crocodylian brain and endocast during
22 ontogeny. PLoS One 12, 1–10.
- 23 Jouve, S., 2009. The skull of *Teleosaurus cadomensis* (Crocodylomorpha; Thalattosuchia),
24 and phylogenetic analysis of Thalattosuchia. Journal of Vertebrate Paleontology 29, 88–102.
- 25 Kano, F., Call, J., Tomonaga, M., 2012. Face and eye scanning in gorillas (*Gorilla gorilla*),
26 orangutans (*Pongo abelii*), and humans (*Homo sapiens*): Unique eye-viewing patterns in
27 humans among hominids. Journal of Comparative Psychology 126, 388–398.
- 28 Kley, N.J., Sertich, J.J., Turner, A.H., Krause, D.W., O'Connor, P.M., Georgi, J.A., 2010.
29 Craniofacial morphology of *Simosuchus clarki* (Crocodyliformes: Notosuchia) from the Late
30 Cretaceous of Madagascar. Journal of Vertebrate Paleontology 30, 13–98.

- 1 Krabbe, K. H., 1939. Studies on the morphogenesis of the brain in reptiles. Einar
2 Munksgaard, 85.
- 3 Leardi, J.M., Pol, D., Fernández, M.S., 2012. The antorbital fenestra of Metriorhynchidae
4 (Crocodyliformes, Thalattosuchia): testing its homology within a phylogenetic framework.
5 Journal of Vertebrate Paleontology 32, 490–494.
- 6 Maria, F.C., de Azevedo, S.A.K., de Carvalho, L.B., Henriques, D.D.R., do Amaral, R.V.,
7 Rodrigues, I.F., 2010. Descrição da cavidade nasal, seios paranasais e seios timpânicos em
8 *Mariliasuchus amarali* (Crocodyliformes, Notosuchia) do Neocretáceo brasileiro. Boletim de
9 resumos do 7º Simpósio Brasileiro de Paleoverterbrados, p. 47.
- 10 Marinho, T.S., Iori, F.V., Carvalho, I.S., Vasconcellos, F.M., 2013. *Gondwanasuchus*
11 *scabrosus* gen. et sp. nov., a new terrestrial predatory crocodyliform (Mesoeucrocodylia:
12 Baurusuchidae) from the Late Cretaceous Bauru Basin of Brazil. Cretaceous Research 44,
13 104–111.
- 14 Marquez, S., Laitman, J.T., 2008. Climatic effects on the nasal complex: a CT imaging,
15 comparative anatomical, and morphometric investigation of *Macaca mulatta* and *Macaca*
16 *fascicularis*. The Anatomical Record 291, 1420–1445
- 17 Marsh, O.C., 1874. Small size of the brain in Tertiary mammals. American Journal of Science
18 8, 66–67.
- 19 Marsh, O.C., 1880. Odontornithes: a monograph on the extinct toothed birds of North
20 America. U.S. Geological Exploration of the 40th Parallel 7, 1–201.
- 21 Marsh, O.C., 1886. Dinocerata. Monographs of the U. S. Geological Survey 10, 1–243.
- 22 Martinelli, A.G., Pais, D.F., 2008. A new baurusuchid crocodyliform (Archosauria) from the
23 Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). Comptes Rendus Palevol 7, 371–381.
- 24 Marugán-Lobón J., Chiappe, L.M., Farke, A.A., 2013. The variability of inner ear orientation
25 in saurischian dinosaurs: testing the use of semicircular canals as a reference system for
26 comparative anatomy. PeerJ 1, e124.
- 27 Mees, F., Swennen, R., Van Geet, M., Jacobs, P., 2003. Applications of X-ray computed
28 tomography in the geosciences. Geological Society, London, Special Publications 1, 1–6.

- 1 Montefeltro, F.C., Larsson, H.C.E., Langer, M.C., 2011. A new baurusuchid
2 (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny
3 of Baurusuchidae. PLoS One 6, 1–26.
- 4 Nascimento, P.M., Zaher, H., 2010. A new species of *Baurusuchus* (Crocodyliformes,
5 Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial
6 skeleton described for the family Baurusuchidae. Papéis Avulsos de Zoologia (São Paulo) 50,
7 323–361.
- 8 Northcutt, R.G., 2001. Evolution of the nervous system: changing views of brain evolution.
9 Brain Research Bulletin 55, 663–674.
- 10 Ohayon, S., Harmening, W., Wagner, H., Rivlin, E., 2008. Through a barn owl's eyes:
11 interactions between scene content and visual attention. Biol Cybern 98, 115–132
- 12 Owen, R., 1842. Report on British fossil reptiles. Pt II. Report of the British Association for
13 the Advancement of Science 11, 60–204.
- 14 Owen, R., 1863. On the *Archeopteryx* of Von Meyer, with a description of the fossil remains
15 of a long-tailed species, from the lithographic stone of Solenhofen. Philosophical
16 Transactions of the Royal Society of London 153, 33–47.
- 17 Owen, R., 1875. On fossil evidences of a sirenian mammal (*Eotherium aegyptiacum*, Owen)
18 from the Nummulitic Eocene of the Mokattam Cliffs, near Cairo. Quarterly Journal of the
19 Geological Society of London 31, 100–104.
- 20 Pfaff, C., Schultz, J.A., Schellhorn, R., 2018. The vertebrate middle and inner ear: a short
21 overview. Journal of Morphology 2018, 1–8.
- 22 Pierce, S.E., Williams, M., Benson, R.B.J., 2017. Virtual reconstruction of the endocranial
23 anatomy of the early Jurassic marine crocodylomorph *Pelagosaurus typus*
24 (Thalattosuchia). PeerJ 5, 1–34.
- 25 Pol, D., Gasparini, Z.B., 2007. Crocodyliformes, in: Gasparini, Z.B., Salgado, L., Coria, R.A.
26 (Eds.), Patagonian Mesozoic reptiles. Indiana University Press, Bloomington, IN, pp. 116–
27 142.
- 28 Pol, D., Leardi, J.M., 2015. Diversity patterns of Notosuchia (Crocodyliformes,
29 mesoeucrocodylia) during the cretaceous of Gondwana. Publicación Electrónica de la
30 Asociación Paleontológica Argentina, 15.

- 1 Pol, D., Nascimento, P.M., Carvalho, A.B., Riccomini, C., Pires-Domingues, R.A., Zaher, H.,
2 2014. A new notosuchian from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of advanced
3 notosuchians. PLoS One, e93105.
- 4 Price, L.I., 1945. A new reptile from the Cretaceous of Brazil. Notas Preliminares e Estudos,
5 Serviço Geologia Mineralogia do Brasil 25, 1–8.
- 6 Rayfield, E.J., Milner, A.C., 2008. Establishing a framework for archosaur cranial
7 mechanics. Paleobiology 34, 494–515.
- 8 Riff, D., Kellner, A.W.A., 2011. On the dentition of *Baurusuchus pachecoi* Price
9 (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. Boletim do Museu
10 Nacional 59, 1–15.
- 11 Riff, D., Souza, R.G., Cidade, G.M., Martinelli, A.G., Souza-Filho, J.P., 2012.
12 Crocodilomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. Terrae 9, 12–40.
- 13 Rodrigues, I., de Carvalho, L.B., Azevedo, S.A.K., Maria, F.C., do Amaral, R.V., 2010.
14 Reconstrução preliminar do ouvido interno de *Mariliasuchus amarali* (Crocodyliformes,
15 Notosuchia) do Neocretáceo do Brasil. Boletim de resumos do 7º Simpósio Brasileiro de
16 Paleovertebrados, p. 57.
- 17 Rogers, S.W., 1999. *Allosaurus*, crocodiles, and birds: evolutionary clues from spiral
18 computed tomography of an endocast. The Anatomical Record 257, 162–173.
- 19 Sales, M.A.F., Schultz, C.L., 2014. Paleoneurology of *Teyumbaita sulcognathus* (Diapsida:
20 Archosauromorpha) and the sense of smell in rhynchosaurs. Palaeontologia Electronica 17, 1–
21 10.
- 22 Sampson, S.D., Witmer, L.M., 2007. Craniofacial anatomy of *Majungasaurus crenatissimus*
23 (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Madagascar. Journal of Vertebrate
24 Paleontology 27, 32–102.
- 25 Serrano-Martínez, A., Knoll, F., Narváez, I., Lautenschlager, S., Ortega, F., 2018. Inner skull
26 cavities of the basal eusuchian *Lohuecosuchus megadontos* (Upper Cretaceous, Spain) and
27 neurosensorial implications. Cretaceous Research 93, 66–77.
- 28 Sereno, P.C., Larsson, H.C.E., 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. ZooKeys
29 28, 1–143.

- 1 Sereno, P.C., Wilson, J.A., Witmer, L.M., Whitlock, J.A., Maga, A., Ide, O., Rowe, T.A.,
2 2007. Structural extremes in a Cretaceous dinosaur. *PLoS One* 2, e1230.
- 3 Sertich, J.J.W., O'Connor, P.M., 2014. A new crocodyliform from the middle Cretaceous
4 Galula Formation, southwestern Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34, 576–596.
- 5 Smith, T.D., Rossie, J.B., Cooper, G.M., Schmieg, R.M., Bonar, C.J., Mooney, M.P., Siegel,
6 M.I., 2011. Comparative microcomputed tomography and histological study of maxillary
7 pneumatization in four species of new world monkeys: the perinatal period. *American Journal*
8 *of Physical Anthropology* 144, 392–410.
- 9 Smith, T.D., Rossie, J.B., Cooper, G.M., Mooney, M.P., Siegel, M.I., 2005. Secondary
10 pneumatization of the maxillary sinus in callitrichid primates: insights from
11 immunohistochemistry and bone cell distribution. *The Anatomical Record* 285, 677–689.
- 12 Stevens, K.A., 2006. Binocular vision in theropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate*
13 *Paleontology* 26, 321–330.
- 14 Taylor, M.P., Wedel, M.J., Naish D., 2009. Head and neck posture in sauropod dinosaurs
15 inferred from extant animals. *Acta Palaeontologica Polonica* 54, 213–220.
- 16 Tineo, D.E., Bona, P., Pérez, L.M., Vergani, G.D., González, G., Poiré, D.G., Gasparini, Z.,
17 Legarreta, P., 2014. Palaeoenvironmental implications of the giant crocodylian *Mourasuchus*
18 (Alligatoridae, Caimaninae) in the Yecua Formation (late Miocene) of Bolivia. *Alcheringa:*
19 *An Australasian Journal of Palaeontology* 39, 224–235.
- 20 Trotteyn, M.J., Paulina-Carabajal, A., 2016. Braincase and neuroanatomy of *Pseudochampsia*
21 *ischigualastensis* and *Tropidosuchus romeri* (Archosauriformes,
22 Proterochampsia). *Ameghiniana* 53, 527–542.
- 23 Von Baczko, M.B., Desojo, J.B., 2016. Cranial anatomy and palaeoneurology of the
24 archosaur *Riojasuchus tenuisiceps* from the Los Colorados Formation, La Rioja,
25 Argentina. *PLoS One* 11, 1–30.
- 26 von Baczko, M.B., Taborda, J.R., Desojo, J.B., 2018. Paleoneuroanatomy of the aetosaur
27 *Neoaetosauroides engaeus* (Archosauria: Pseudosuchia) and its paleobiological implications
28 among archosauriforms. *PeerJ*, e5456.

- 1 Walsh, S.A., Knoll, F., 2018. The evolution of avian intelligence and sensory capabilities: the
2 fossil evidence, in: Bruner, E., Ogiwara, N., Tanabe, H.C. (Eds.), *Digital endocasts*. Springer,
3 Tokyo, pp. 59–69.
- 4 Walsh, S.A., Luo, Z., Barrett, P.M., 2013. Modern imaging techniques as a window to
5 prehistoric auditory worlds, in: Köppl, C., Manley, G.A. (Eds.), *Insights from comparative*
6 *hearing research*. Springer, New York, pp. 227–261.
- 7 Wilson, J.A., Malkani, M.S., Gingerich, P.D., 2001. New crocodyliform (Reptilia,
8 Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous Pab Formation of Vitakri, Balochistan
9 (Pakistan). *Contributions from the Museum of Paleontology* 30, 321–336.
- 10 Witmer, L.M., 1995. Homology of facial structures in extant archosaurs (birds and
11 crocodylians), with special reference to paranasal pneumaticity and nasal conchae. *Journal of*
12 *Morphology* 225, 269–327.
- 13 Witmer, L.M., 1997. Craniofacial air sinus systems, in: Currie, P.J., Padian, K.
14 (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, New York, pp. 151–159.
- 15 Witmer, L.M., Chatterjee, S., Franzosa, J., Rowe, T., 2003. Neuroanatomy of flying reptiles
16 and implications for flight, posture and behaviour. *Nature* 425, 950–953.
- 17 Witmer, L.M., Ridgely, R.C., 2008. The paranasal air sinuses of predatory and armored
18 dinosaurs (Archosauria: Theropoda and Ankylosauria) and their contribution to cephalic
19 structure. *The Anatomical Record* 291, 1362–1388.
- 20 Witmer, L.M., Ridgely, R.C., 2009. New insights into the brain, braincase, and ear region of
21 tyrannosaurs (Dinosauria, Theropoda), with implications for sensory organization and
22 behavior. *The Anatomical Record* 292, 1266–1296.
- 23 Witmer, L.M., Ridgely, R.C., Dufeau, D.L., Semones, M.C., 2008. Using CT to peer into the
24 past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and nonavian
25 dinosaurs, in: Endo, H., Frey, R. (Eds.) *Anatomical imaging*. Springer, Tokyo, pp. 67–87.
- 26 Woodward, A.S., 1896. On two Mesozoic crocodylians, *Notosuchus* (genus novum)
27 and *Cynodontosuchus* (gen. nov.) from the red sandstones of Territory of Neuquén
28 (Argentina). *Anales del Museo de La Plata* 4, 1–20.
- 29 Wu, X., Sues, H., 1996. Anatomy and phylogenetic relationships of *Chimaerasuchus*
30 *paradoxus*, an unusual crocodyliform reptile from the Lower Cretaceous of Hubei,

- 1 China. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16, 688–702.
- 2 Young, M. T., Brusatte, S. L., Ruta, M., Andrade, M. B., 2010. The evolution of
 3 Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using
 4 geometric morphometrics, analysis of disparity and biomechanics. *Zoological Journal of the*
 5 *Linnean Society* 158, 801–859.
- 6 Zelenitsky, D.K., Therrien, F., Kobayashi, Y., 2009. Olfactory acuity in theropods:
 7 palaeobiological and evolutionary implications. *Proceedings of the Royal Society of London*
 8 *B: Biological Sciences* 276, 667–673.
- 9 Zollikofer, C.P.E., Weissmann, J.D., 2008. A morphogenetic model of cranial pneumatization
 10 based on the invasive tissue hypothesis. *The Anatomical Record* 291, 1446–1454.

11 **Figures captions**

12 **Fig. 1.** Phylogenetic relationship of Mesoeucrocodylia and *Campinasuchus dinizi*. **A.** Selected
 13 mesoeucrocodylians used in the text for comparison depicting the position of Baurusuchidae
 14 (based on Pol et al., 2014 and Del Sasso et al., 2017). **B.** Snout and lower jaw of *C. dinizi*
 15 CPPLIP 1319 in lateral view. **C.** Skull and lower jaw of *C. dinizi* CPPLIP 1360 in lateral
 16 view. Abbreviations: 1. Mesoeucrocodylia, 2. Notosuchia, 3. Sebecosuchia, 4. Baurusuchidae,
 17 5. Neosuchia, 6. Thalattosuchia, 7. Eusuchia. Scale bar: 5 cm.

18 **Fig. 2.** Endocranial structures of *Campinasuchus dinizi*, specimen CPPLIP 1360. **A.** Ventral
 19 view of endocranial structures. **B.** Left lateral view of endocranial structures. **C.** Left lateral
 20 view of endocranial structures, positioned within the skull. Abbreviations: aw – airway; end –
 21 endocast; ic – internal choana; ncp – nasal cavity proper; olf – olfactory region of the nasal
 22 cavity proper; pns – paranasal sinus; pts – pterygoid sinus; pats – paratympanic sinus; Sc –
 23 semicircular canals. Scale bar: 5 cm.

24 **Fig. 3.** Endocranial structures of *Campinasuchus dinizi*, specimen CPPLIP 1319. **A.** Ventral
 25 view of endocranial structures. **B.** Left lateral view of endocranial structures. **C.** Left lateral
 26 view of endocranial structures, positioned within the skull. Abbreviations: aw – airway; end –
 27 endocast; pns – paranasal sinus. Scale bar: 5 cm.

28 **Fig. 4.** Comparison of endocranial structures in two *Campinasuchus dinizi* specimens. The
 29 anatomical position of the structures of the snout region, the brain and semicircular canals. **A.**
 30 Ventral view of snout structures of specimen CPPLIP 1360. **B.** Lateral view of snout
 31 structures of specimen CPPLIP 1360. **C.** Ventral view of snout structures of specimen

1 CPPLIP 1319. **D.** lateral view of snout structures of specimen CPPLIP 1319. Abbreviations:
 2 antorb – antorbital sinus; aw – airway; end – endocast; ic – internal choana; lac – lacrimal
 3 sinus; max – maxillary sinus; ncp – nasal cavity proper; olf – olfactory expansion; pns –
 4 paranasal sinus; pts – pterygoid sinus; pv – postvestibular sinus; sc – semicircular canals.
 5 Scale bar: 5 cm.

6 **Fig. 5.** Anatomical regions of the endocast of *Campinasuchus dinizi*, specimen CPPLIP 1360,
 7 associated with the semicircular canals and with expansion of the nasal cavity. The endocast
 8 is anteroposteriorly positioned from right to left. **A.** Regions of the brain, in oblique position.
 9 **B.** Endocast in lateral view. **C.** Endocast in ventral view. **D.** Endocast in dorsal view.
 10 Abbreviations: cer – cerebrum; ob – olfactory bulb; ot – olfactory tract; pit – pituitaria; sc –
 11 semicircular canals; to – tetum opticum; pink – rhombencephalon; blue – mesencephalon; red
 12 – prosencephalon; green – olfactory tract. Scale bar: 5 cm.

13 **Fig. 6.** Comparison of the expansions of the nasal cavity and the olfactory bulb among
 14 selected notosuchians. **A.** Portion of skull roof of *Notosuchus terrestris*, specimen MACN-PV
 15 N 106, in ventral (internal) view. **B.** Mold of *Wargosuchus australis*, specimen MOZ-PV
 16 6134, in dorsal view. **C.** Skull of *Uberabasuchus terrificus*, specimen CPPLIP 630, in ventral
 17 view with detail of the middle portion of the skull roof in ventral view. **D.** Endocranial
 18 structures of *Campinasuchus dinizi*, specimen CPPLIP 1360, in dorsal view. Abbreviations:
 19 end – endocast; ob – olfactory bulb; olf – olfactory expansion; sc – semicircular canals. Scale
 20 bar: 2 cm.

21 **Fig. 7.** The anatomy of the semicircular canals and their position within the skull. **A.**
 22 Orientation of the skull in natural position, based on the position and orientation of the lateral
 23 semicircular canal. **B.** Structures of the semicircular canal. Abbreviations: end – endocast; rsc
 24 – rostral (anterior vertical) semicircular canal; crc – crus communis; csc – caudal (posterior
 25 vertical) semicircular canal; lsc – lateral (horizontal) semicircular canal; c – cochlear duct; ve
 26 – vestibule of inner ear; sc – semicircular canals. Scale bar: 1 cm.

27 **Fig. 8.** Comparisons of internal structures in *Campinasuchus dinizi* (**A.** lateral view, **B.** dorsal
 28 view); *Uberabasuchus terrificus* (**C.** lateral view, **D.** dorsal view); and *Melanosuchus niger*
 29 (**E.** lateral view, **F.** dorsal view). Abbreviations: aw – airway; end – endocast; fs – frontal
 30 sinuses (?); js – jugal sinuses (?); ls – lacrimal sinuses (?); olf – olfactory expansion; pms –
 31 premaxillar sinuses; pns – paranasal sinus; sc – semicircular canals; vs – vomer sinuses. Scale
 32 bar: 5 cm.

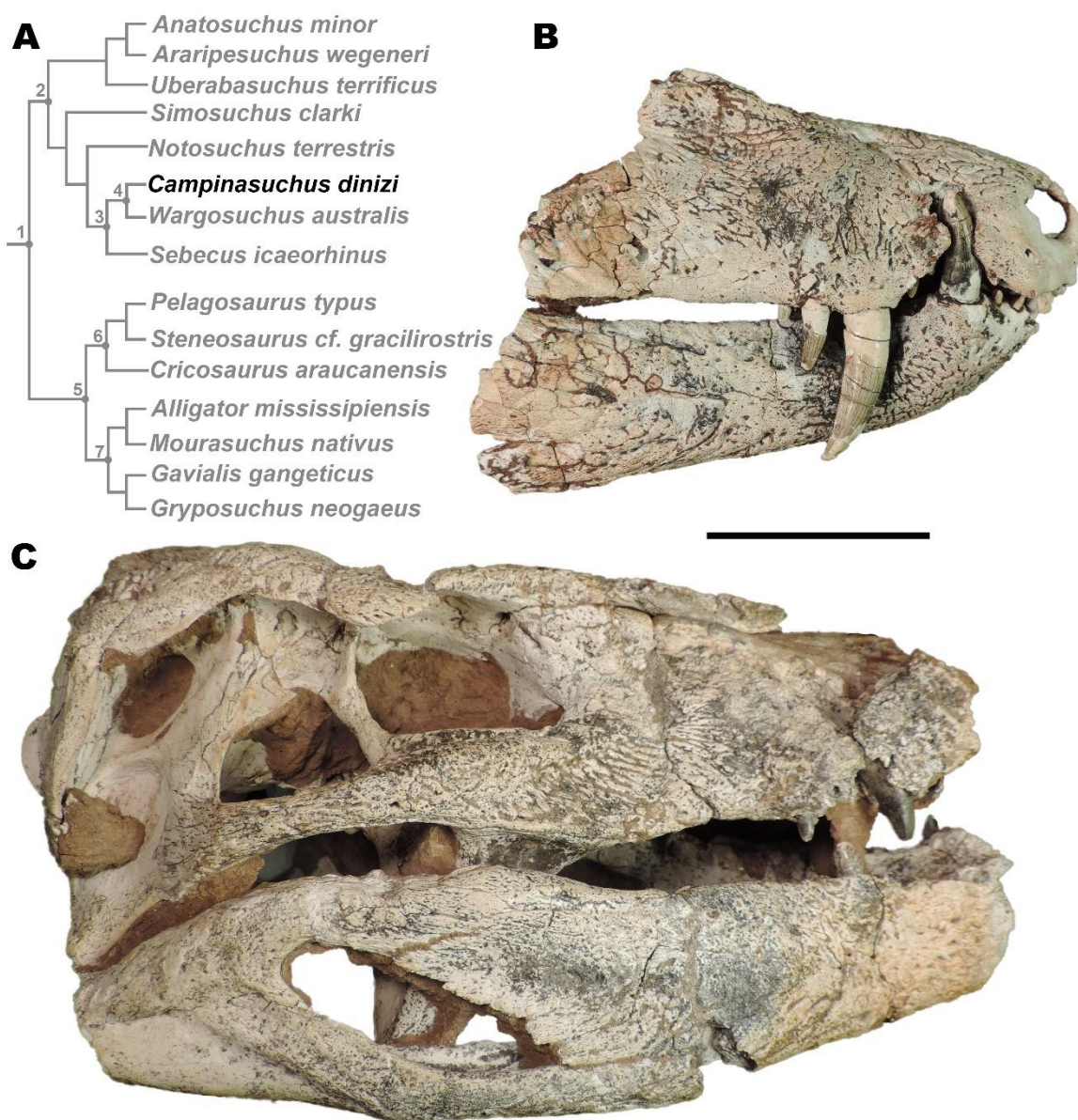


Fig. 1. Phylogenetic relationship of Mesoeucrocodylia and *Campinasuchus dinizi*. **A.** Selected mesoeucrocodylians used in the text for comparison depicting the position of Baurusuchidae (based on Pol et al., 2014 and Del Sasso et al., 2017). **B.** Snout and lower jaw of *C. dinizi* CPPLIP 1319 in lateral view. **C.** Skull and lower jaw of *C. dinizi* CPPLIP 1360 in lateral view. Abbreviations: 1. Mesoeucrocodylia, 2. Notosuchia, 3. Sebecosuchia, 4. Baurusuchidae, 5. Neosuchia, 6. Thalattosuchia, 7. Eusuchia. Scale bar: 5 cm.

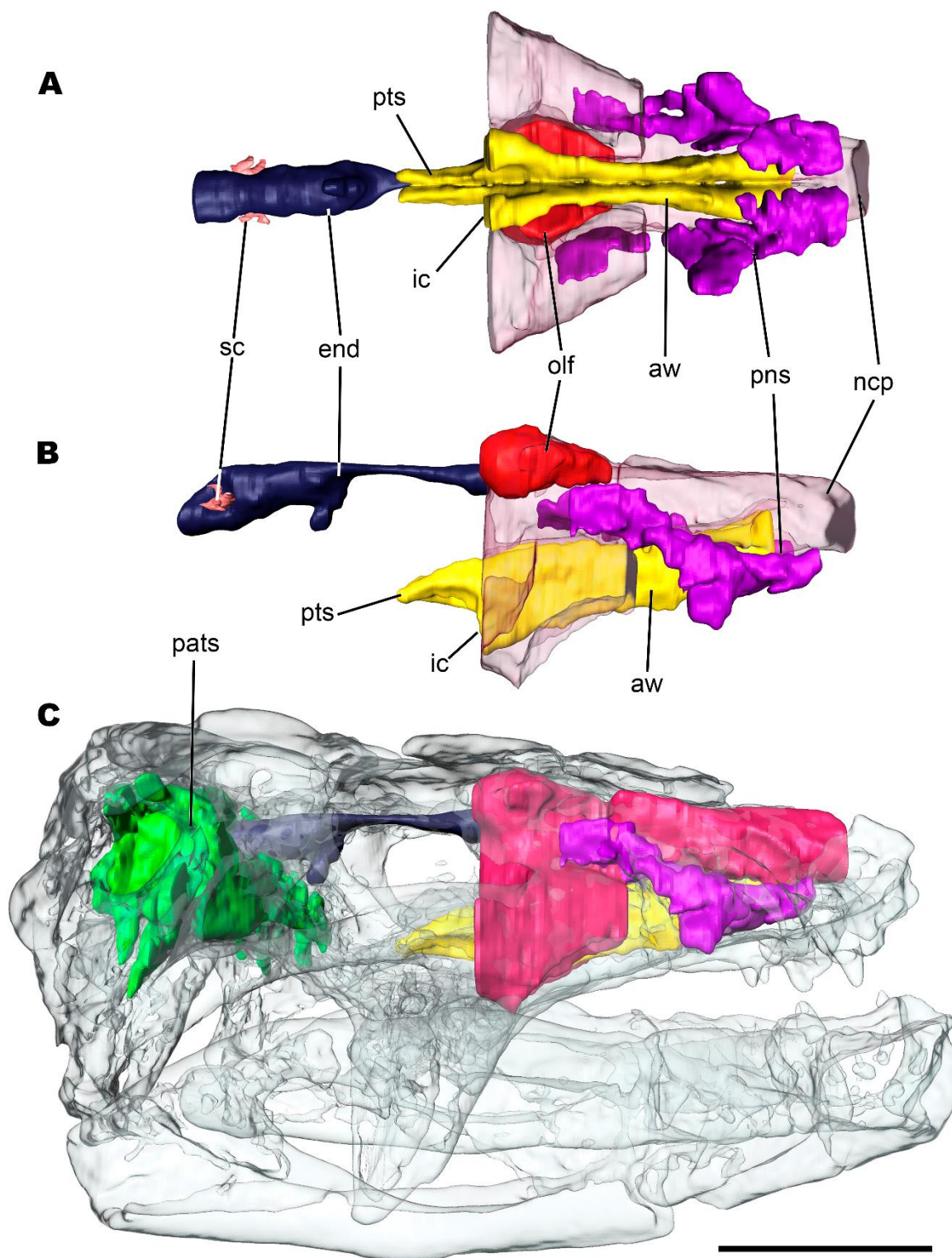


Fig. 2. Endocranial structures of *Campinasuchus dinizi*, specimen CPPLIP 1360. **A.** Ventral view of endocranial structures. **B.** Left lateral view of endocranial structures. **C.** Left lateral view of endocranial structures, positioned within the skull. Abbreviations: aw – airway; end – endocast; ic – internal choana; ncp – nasal cavity proper; olf – olfactory region of the nasal cavity proper; pns – paranasal sinus; pts – pterygoid sinus; pats – paratympanic sinus; Sc – semicircular canals. Scale bar: 5 cm.

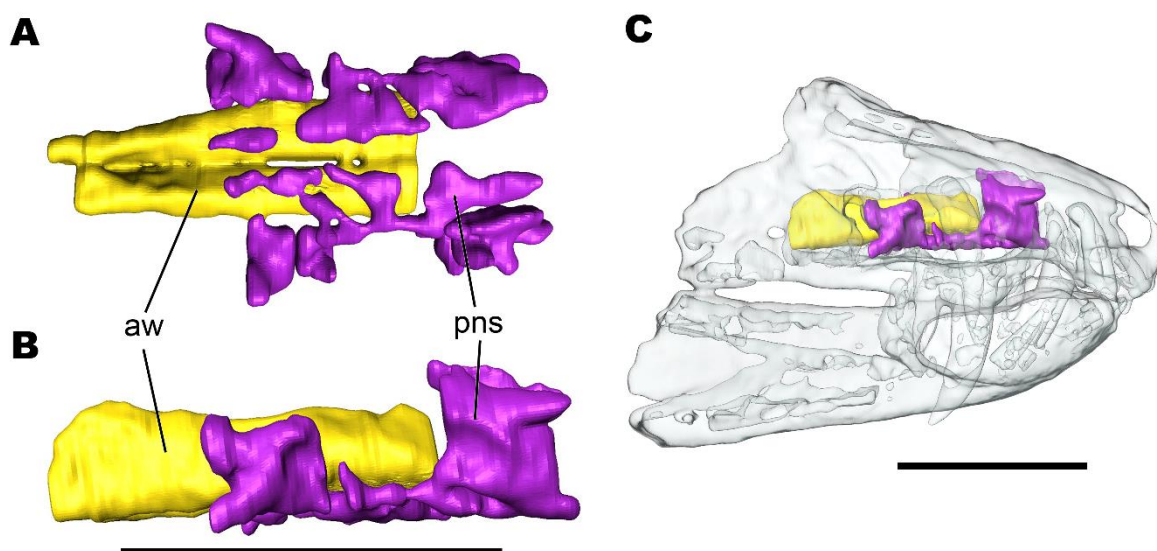


Fig. 3. Endocranial structures of *Campinasuchus dinizi*, specimen CPPLIP 1319. **A.** Ventral view of endocranial structures. **B.** Left lateral view of endocranial structures. **C.** Left lateral view of endocranial structures, positioned within the skull. Abbreviations: aw – airway; end – endocast; pns – paranasal sinus. Scale bar: 5 cm.

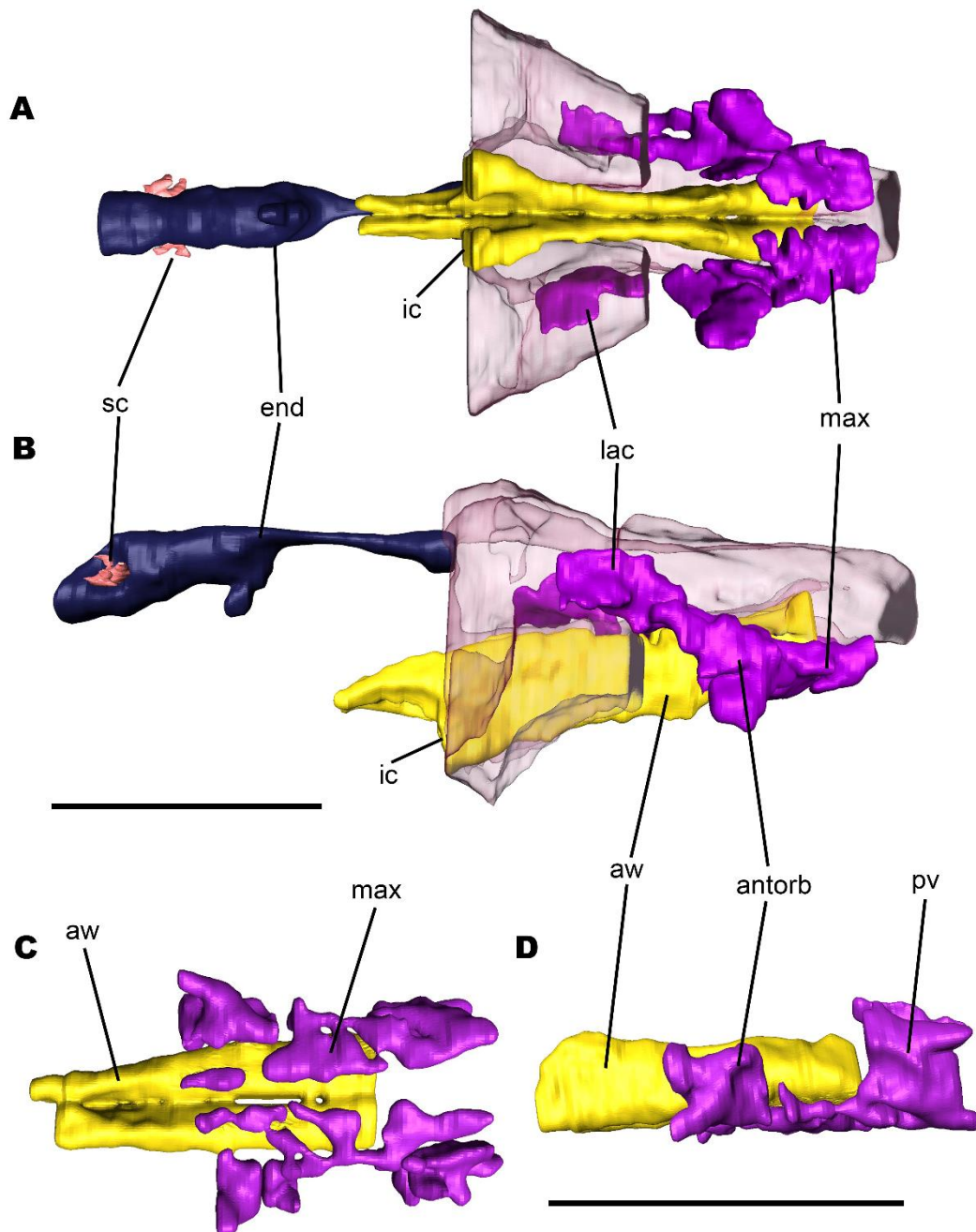


Fig. 4. Comparison of endocranial structures in two *Campinasuchus dinizi* specimens. The anatomical position of the structures of the snout region, the brain and semicircular canals. **A.** Ventral view of snout structures of specimen CPPLIP 1360. **B.** Lateral view of snout structures of specimen CPPLIP 1360. **C.** Ventral view of snout structures of specimen CPPLIP 1319. **D.** lateral view of snout structures of specimen CPPLIP 1319. Abbreviations: antorb – antorbital sinus; aw – airway; end – endocast; ic – internal choana; lac – lacrimal sinus; max – maxillary sinus; ncp – nasal cavity proper; olf – olfactory expansion; pns – paranasal sinus; pts – pterygoid sinus; pv – postvestibular sinus; sc – semicircular canals. Scale bar: 5 cm.

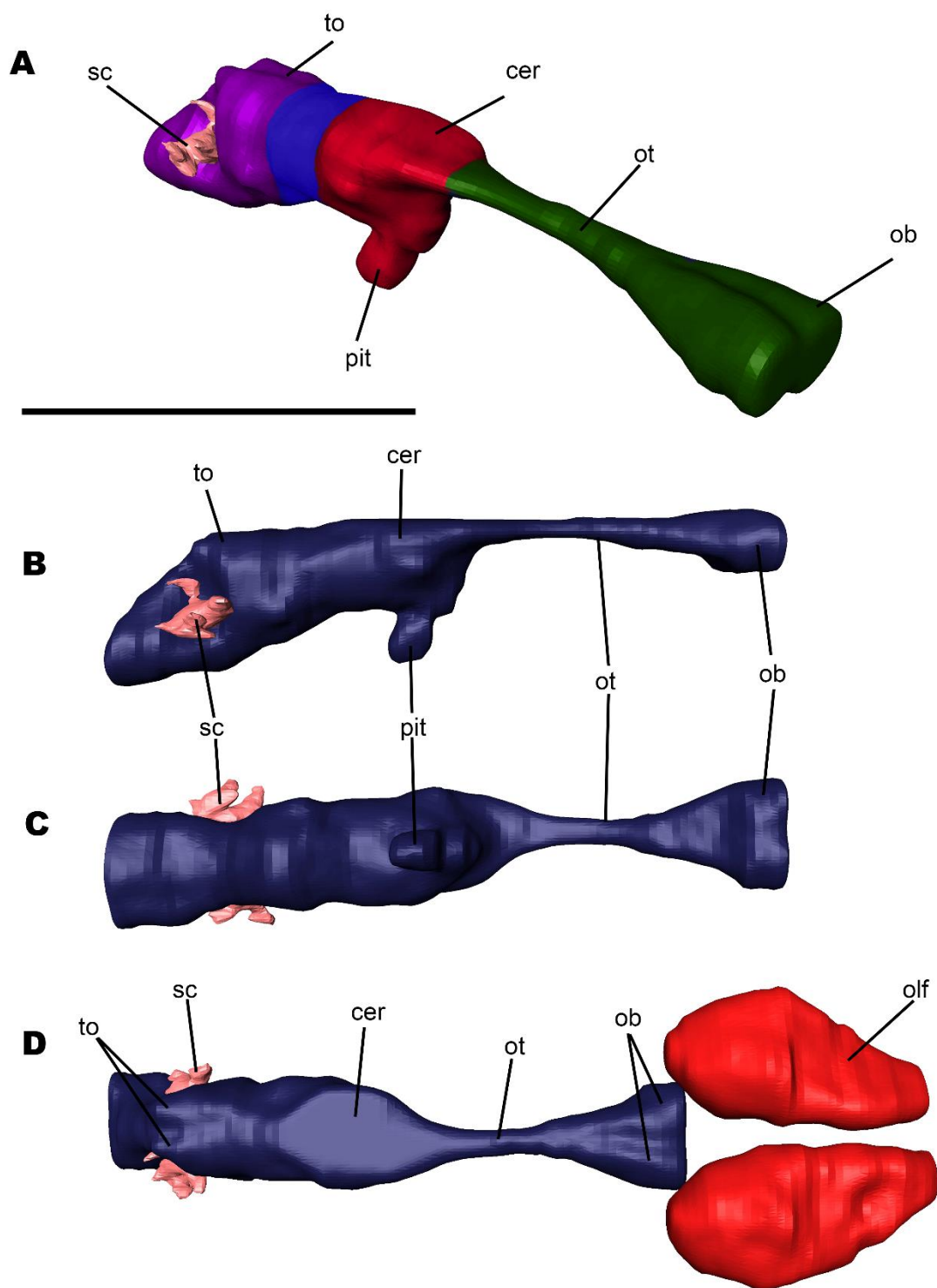


Fig. 5. Anatomical regions of the endocast of *Campinasuchus dinizi*, specimen CPPLIP 1360, associated with the semicircular canals and with expansion of the nasal cavity. The endocast is anteroposteriorly positioned from right to left. **A.** Regions of the brain, in oblique position. **B.** Endocast in lateral view. **C.** Endocast in ventral view. **D.** Endocast in dorsal view. Abbreviations: cer – cerebrum; ob – olfactory bulb; ot – olfactory tract; pit – pituitaria; sc – semicircular canals; to – tetum opticum; pink – rhombencephalon; blue – mesencephalon; red – prosencephalon; green – olfactory tract. Scale bar: 5 cm.

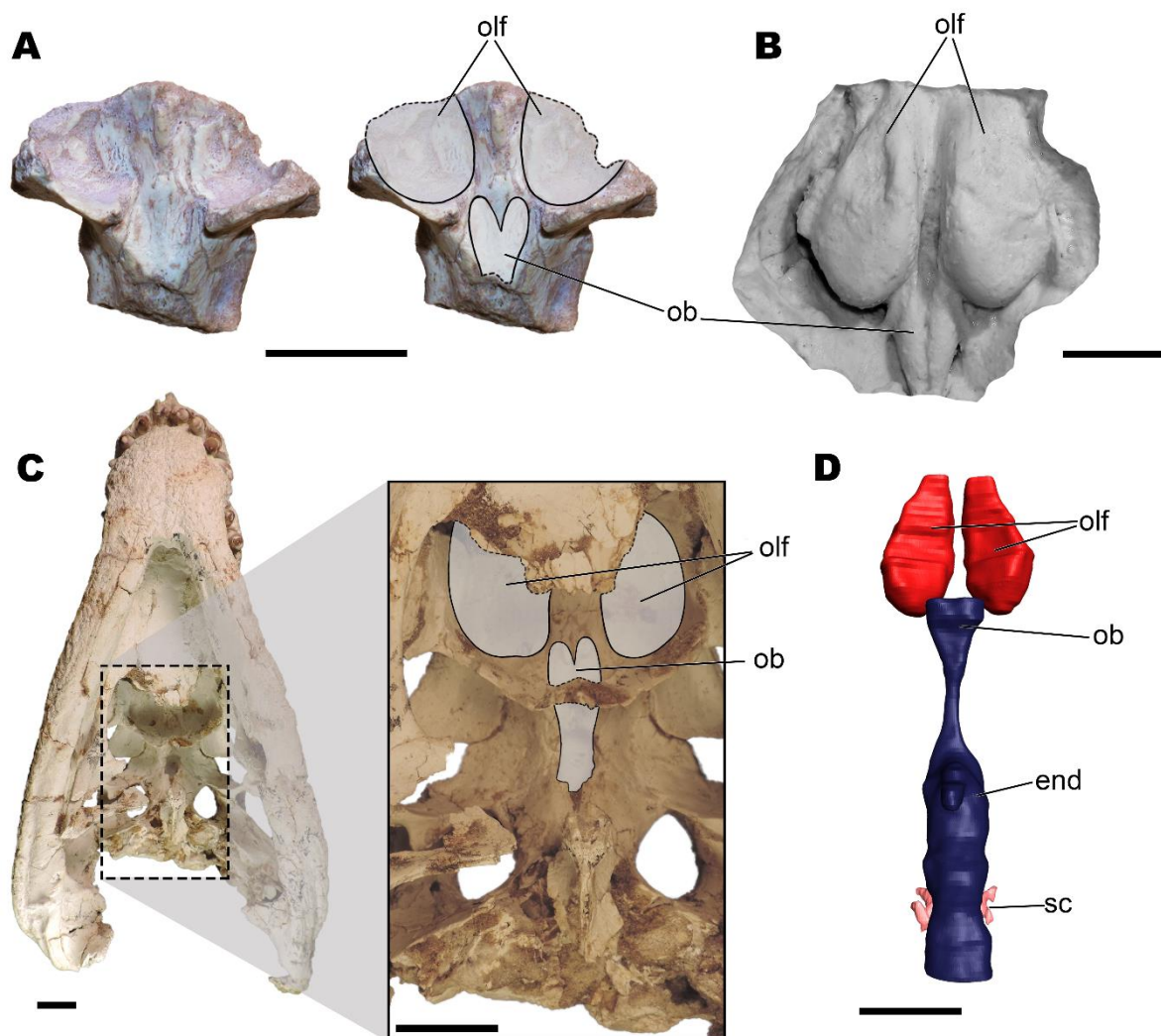


Fig. 6. Comparison of the expansions of the nasal cavity and the olfactory bulb among selected notosuchians. **A.** Portion of skull roof of *Notosuchus terrestris*, specimen MACN-PV N 106, in ventral (internal) view. **B.** Mold of *Wargosuchus australis*, specimen MOZ-PV 6134, in dorsal view. **C.** Skull of *Uberabasuchus terrificus*, specimen CPPLIP 630, in ventral view with detail of the middle portion of the skull roof in ventral view. **D.** Endocranial structures of *Campinasuchus dinizi*, specimen CPPLIP 1360, in dorsal view. Abbreviations: end – endocast; ob – olfactory bulb; olf – olfactory expansion; sc – semicircular canals. Scale bar: 2 cm.

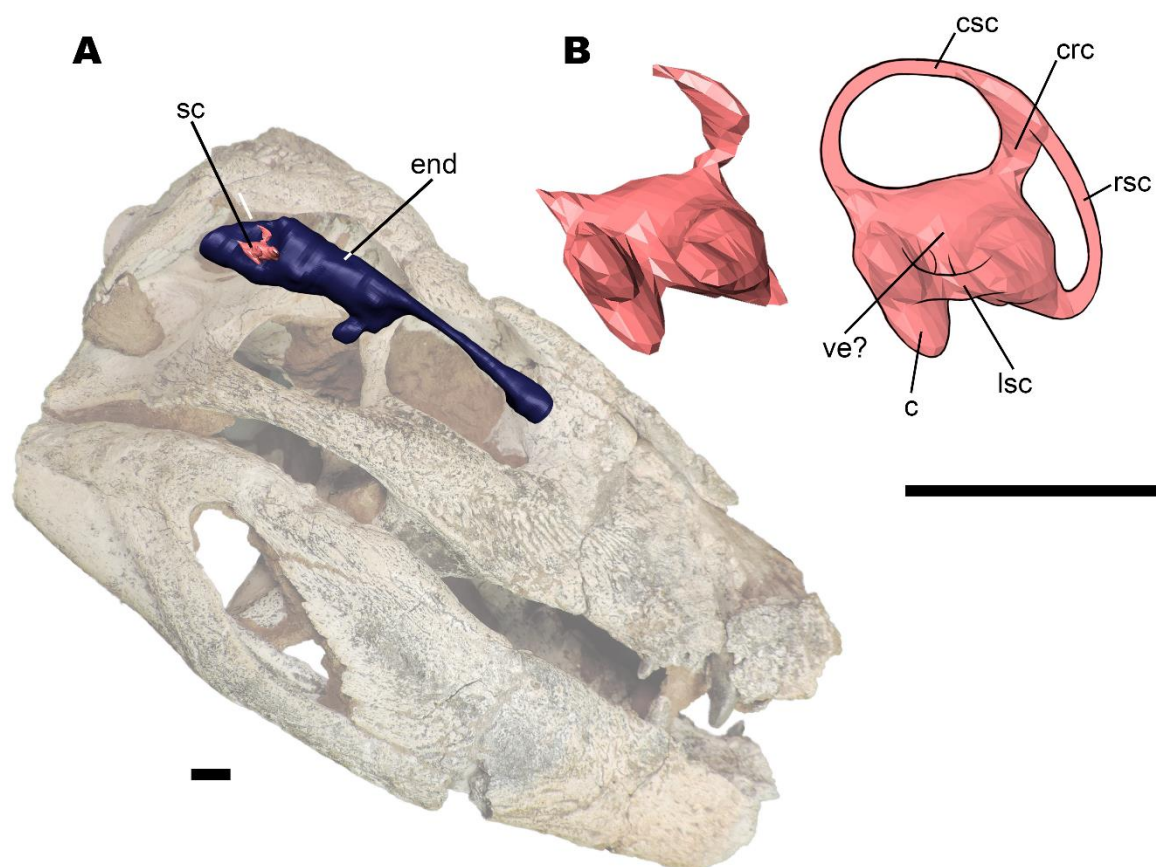


Fig. 7. The anatomy of the semicircular canals and their position within the skull. **A.** Orientation of the skull in natural position, based on the position and orientation of the lateral semicircular canal. **B.** Structures of the semicircular canal. Abbreviations: end – endocast; rsc – rostral (anterior vertical) semicircular canal; crc – crus communis; csc – caudal (posterior vertical) semicircular canal; lsc – lateral (horizontal) semicircular canal; c – cochlear duct; ve – vestibule of inner ear; sc – semicircular canals. Scale bar: 1 cm.

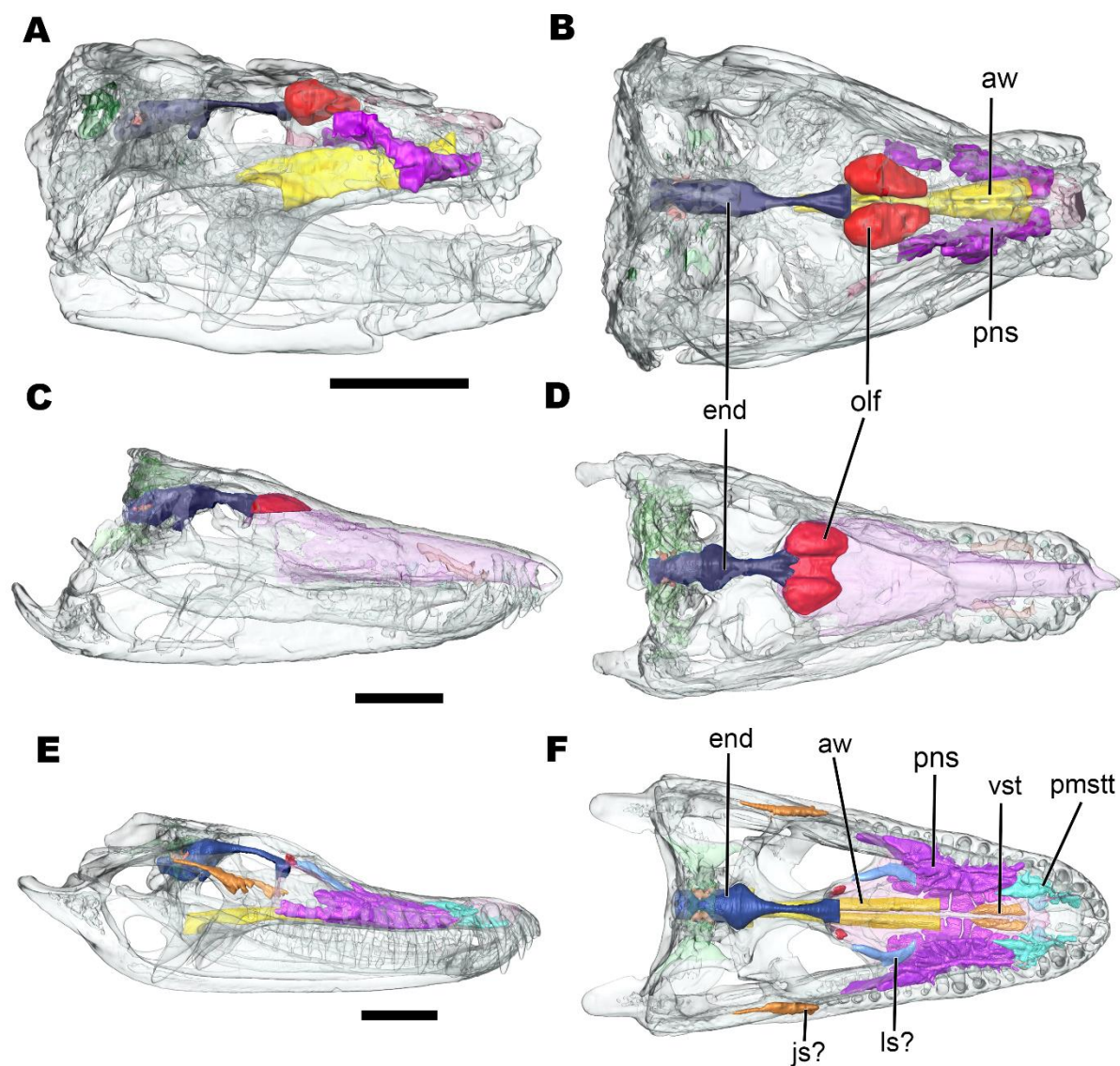


Fig. 8. Comparisons of internal structures in *Campinasuchus dinizi* (**A.** lateral view, **B.** dorsal view); *Uberabasuchus terrificus* (**C.** lateral view, **D.** dorsal view); and *Melanosuchus niger* (**E.** lateral view, **F.** dorsal view). Abbreviations: aw – airway; end – endocast; fs – frontal sinuses (?); js – jugal sinuses (?); ls – lacrimal sinuses (?); olf – olfactory expansion; pms – premaxillar sinuses; pns – paranasal sinus; sc – semicircular canals; vs – vomer sinuses. Scale bar: 5 cm.

PARTE III

Anexo I – Resumos publicados durante o periodo do curso de mestrado.



Paleontologia *em Destaque*

Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia
ISSN 1807-2550

Ano 32 – Edição Especial



Ribeirão Preto – Junho/2017

ESTUDO COMPARATIVO DE MOLDES ENDOCRANIANOS DE DOIS NOTOSUCHIA DO CRETÁCEO SUPERIOR DO GRUPO BAURU

PEDRO H. M. FONSECA^{1,3}, VINÍCIUS C. LOURENÇO^{3,4}, AGUSTÍN G. MARTINELLI^{2,3},
MARINA B. SOARES^{1,2} & THIAGO DA S. MARINHO^{3,4}

phmorais.bio@gmail.com, coradello-r2@hotmail.com, agustin_martinelli@yahoo.com.ar, thiago.marinho@uftm.edu.br, marina.soares@ufrgs.br.

A reconstrução das cavidades internas de crânios fósseis, por meio de tomografias, possibilita o reconhecimento de estruturas relacionadas aos órgãos sensoriais e ao encéfalo, as quais, geralmente, não se preservam. Este tipo de abordagem permite realizar inferências de cunho paleobiológico e taxonômico. No presente trabalho foram analisados moldes endocranianos de duas espécies de crocodiliformes do Cretáceo Superior do Grupo Bauru, de Minas Gerais. Para tal, os crânios de *Campinasuchus dinizi* CPPLIP 1360 (Formação Adamantina) e de *Uberabasuchus terrificus* CPPLIP 630 (Formação Marília) foram tomografados em um CT scanner Toshiba Aquilion 64. Obteve-se 511 imagens para o primeiro e 527 para o segundo espécime, com 0,5 mm de espessura e 0,25 mm de espaços entre elas. Os moldes endocranianos foram reconstruídos utilizando-se o software InVesalius 3.0. Comparações anatômicas foram feitas com táxons de Notosuchia e Crocodylia. Ambos os espécimes apresentam o bulbo olfatório desenvolvido, semelhante a *Notosuchus* e *Wargosuchus*. A porção anterior deste liga-se ao hemisfério cerebral por meio da ponte, sendo mais prolongada e estreita em *C. dinizi* e mais robusta e curta em *U. terrificus*. O trato e o bulbo olfatório em ambos não apresentam curvatura ventral como em representantes atuais, e encontram-se paralelos à linha do teto craniano em *C. dinizi* e oblíquos a esta em *U. terrificus*. O hemisfério cerebral de *C. dinizi* tem aspecto mais estreito, semelhante a *Sebecus* e *Caiman gasparinae*. Já em *U. terrificus*, o hemisfério cerebral apresenta-se expandido lateralmente e mais curto, como em *Caiman latirostris*. Nos dois crânios o lobo óptico apresenta-se separado por um sulco longitudinal raso, sendo este mais evidente em *C. dinizi* do que em *U. terrificus*. Este

padrão difere do encontrado em *C. gasparinae*, o qual não apresenta separação evidente entre os lobos. O presente estudo encontra-se em desenvolvimento, porém os dados preliminares demonstram que ambos os táxons apresentam semelhanças anatômicas no endocrânio, o que permite inferir que ocupavam nichos ecológicos equivalentes. Além disso, um bulbo olfatório desenvolvido implica em uma capacidade olfatória mais acurada, o que reforça a proposta de hábitos terrestres para Baurusuchidae e Peirosauridae. [CNPq, Fapemig]

Sessão:
Bacia Bauru: biota e ecossistemas

¹Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS; ² Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS; ³Centro de Pesquisas Paleontológicas "Llewellyn Ivor Price", Complexo Cultural e Científico de Peirópolis, PROEXT, Universidade Federal do Triângulo Mineiro (UFTM), Uberaba, MG; ⁴Instituto de Ciências Exatas, Naturais e Educação (ICENE), Universidade Federal do Triângulo Mineiro (UFTM), Uberaba, MG.

PALEO RS 2017
BOLETIM DE RESUMOS



EDITORES

.....
HEITOR FRANCISCHINI
GIOVANA PEDROL DE FREITAS
EMMANUELLE FONTOURA MACHADO
DÉBORA DINIZ

RIO GRANDE – 2017

**RECONSTRUÇÃO DE CAVIDADES INTERNAS EM *CAMPINASUCHUS DINIZI*
(CROCODYLIFORMES – BAURUSUCHIDAE) ATRAVÉS DE TOMOGRAFIAS
COMPUTADORIZADAS**

P.H.M. FONSECA¹, A.G. MARTINELLI¹, T.S. MARINHO², L.C.B. RIBEIRO², M.B. SOARES³
¹Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, ²Centro de Pesquisas Paleontológicas “Llewellyn
Ivor Price”, Complexo Cultural e Científico de Peirópolis, PROEXT, UFTM, ³Departamento de
Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, UFRGS
phmorais.bio@gmail.com, agustin_martinelli@yahoo.com.ar, tsmarinho@gmail.com,
lcbrrmg@gmail.com, marina.soares@ufrgs.br

A utilização de tomografias em fósseis permite o estudo de porções internas de forma não invasiva, além de permitir reconstruir estruturas que não se preservam no registro fóssil. No presente trabalho, dois espécimes de *Campinasuchus dinizi* (CCPLIP 1319 e CCPLIP 1360), representantes do clado Baurusuchidae (Crocodyliformes, Notosuchia) do Cretáceo Superior de Minas Gerais, foram submetidos ao tomógrafo CT scanner Toshiba Aquilion 64, obtendo 511 *slice* para o primeiro e 232 para o segundo espécime. Através do preenchimento digital das cavidades internas, utilizando o *software* Avizo 8.1, foi possível identificar os sinos paranasais, no interior da cavidade nasal, bem como o ducto nasofaríngeo e o molde endocraniano. Os sinos paranasais estão situados no interior dos ossos maxilares, em sua região palatal e lateral, semelhantemente ao encontrado em crocodilos atuais. Eles se dispõem ventral e lateralmente ao ducto nasofaríngeo, iniciando-se posteriormente à sutura do pré-maxilar com o maxilar e, diferente do padrão dos crocodilos atuais, os sinos paranasais não se encontram totalmente separados nos fósseis estudados. O ducto nasofaríngeo se inicia na porção medial dos maxilares e estende-se até a abertura das coanas, entre os pterigóides. O ducto é dividido em dois por um septo ósseo e apresenta duas formas bem marcada. Mais anteriormente o ducto é ovalado com sua região dorsal mais estreita, em corte transversal; posteriormente, se encontra mais comprimido lateralmente, com formato de fenda. A região mais anterior do molde endocraniano (*endocast*), correspondente ao bulbo olfatório, o qual se liga ao restante do hemisfério cerebral através do trato olfatório, localizava-se no interior da cavidade nasal. As estruturas do molde endocraniano e dos sinos paranasais nesse táxon, caracterizado por ser um hipercarnívoro de hábitos terrestres, são semelhantes às encontradas em crocodilos atuais, indicando que o padrão dessas estruturas se manteve ao longo da história evolutiva do grupo, apesar dos distintos hábitos ecológicos experimentados pelos seus membros. O presente trabalho ainda encontra-se em andamento, porém reforça a importância do uso de tomografias computadorizadas para estudos paleoecológicos em fósseis. [CNPq]

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS



PORTO ALEGRE - RS
2018

O USO DE TOMOGRAFIA COMPUTADORIZADA NA DESCRIÇÃO CRANIANA DE CAMPINASUCHUS DINIZI (CROCODYLOMORPHA, BAURUSUCHIDAE)

Fonseca, P.H.M.¹; Martinelli, A.G.¹; Marinho, T.S.²; Soares, M.B.¹.

¹Universidade Federal do Rio Grande do Sul - Instituto de Geociências - Programa de Pós-Graduação em Geociências; ²Universidade Federal do Triângulo Mineiro - Centro de Pesquisas Paleontológicas “Llewellyn Ivor Price”, Complexo Cultural e Científico de Peirópolis, PROEXT.

RESUMO: O uso de tomografia computadorizada nas pesquisas paleontológicas tem aumentado nos últimos anos, possibilitando o conhecimento de certas estruturas internas, além de ser uma técnica não-destrutiva (i.e. sem prejudicar a integridade do material em estudo). O presente trabalho visa estudar detalhadamente a anatomia das cavidades internas do crânio de *Campinasuchus dinizi*, um *Bausuchidae* (*Crocodylomorpha*), encontrado na Formação Adamantina (Cretáceo Superior do município de Campina Verde, estado de Minas Gerais). Para tal, o espécime CCPLIP1360 foi submetido ao tomógrafo CT scanner Toshiba Aquilion 64, obtendo-se 511 slices, com 0,5 mm de espessura entre eles. A partir dos dados obtidos, os moldes das cavidades internas estão sendo reconstruídos utilizando-se o software livre InVesalius 3.0. Com as análises da tomografia foi possível reconhecer os sinos paranasais na região do rosto e o molde endocraniano (endocast), local onde o encéfalo fica alocado, revestido de tecidos conjuntivos. Na região anterior do crânio, ocupando a parte ventral da cavidade nasal, foi possível identificar o ducto nasofaríngeo, formado em sua maioria pela porção ventral dos ossos maxilares e por parte do vômer, na sua região posterior. Este ducto se inicia na parte anterior da narina e se estende até a abertura da coana, entre os ossos pterigóides. O ducto nasofaríngeo apresenta-se dividido medialmente por um pequeno septo ossificado ao longo de toda sua extensão. Esse sistema de sinos é semelhante ao encontrado em crocodilos atuais, sendo compartilhado por todos arcossauros. Na região posterior do crânio, na caixa craniana, situa-se o endocast, localizado sob a porção posterior dos ossos pré-frontais, frontais e parietais. Foi possível reconhecer as regiões do bulbo olfatório, o qual se liga posteriormente ao restante do encéfalo através da ponte. O prosencéfalo, que se apresenta alterado por uma fratura, encontra-se sob os ossos parietais, bem como o mesencéfalo e o rombencéfalo, preservados na porção posterior do molde endocraniano. A disposição, formato e volume do endocast se assemelham às formas de crocodilos atuais e fósseis. O presente trabalho apresenta-se em desenvolvimento, porém é notável o potencial informativo da utilização de tomografias para estudos das cavidades nasal, ótica e endocraniana em fósseis, possibilitando o conhecimento mais aprofundado sobre a anatomia dos tecidos moles em vertebrados fósseis, cuja preservação é muito rara.

PALAVRAS-CHAVE: TOMOGRAFIA, ENDOCAST, SINOS PARANASAIS.

ATA Nº 848

A comissão abaixo assinada tendo examinado a Dissertação de Mestrado do aluno **Pedro Henrique Morais Fonseca**, intitulada “**ASPECTOS DA ANATOMIA ENDOCRANIANA DO BAURUSUQUÍDEO CAMPINASUCHUS DINIZI (ARCHOSAURIA, CROCODYLIFORMES) DO CRETÁCEO SUPERIOR DO BRASIL**”, atribuem os seguintes conceitos:

Prof. Dr. Fabiano Vidoi Iori (Museu de Paleontologia Pedro Candolo/SP-Uchoa)
CONCEITO: "A" (EXCELENTE)

Prof. Dr. Felipe Chinaglia Montefeltro (UNESP)
CONCEITO: "A" (EXCELENTE)

Dr. Lucas Ernesto Fiorelli (CONICET)
CONCEITO: "A" (EXCELENTE)

de de 2019.

Homologação pela Comissão de Pós-Graduação,	
Ata nº	Data:
Conceito Final:	
Rubrica:	

ANEXO I

Título da Dissertação/Tese:

Aspectos da anatomia endocraniana do baurusuquídeo *Campinasuchus dinizi* (Archosauria, Crocodyliformes) do Cretáceo Superior do Brasil

Área de Concentração: PALEONTOLOGIA

Autor: PEDRO HENRIQUE MORAIS FONSECA

Orientador: MARINA BENTO SOARES

Examinador: LUCAS ERNESTO FIORELLI

Data: 21 de Febrero, 2019

Conceito: A (Excelente)

PARECER:

La disertación de maestría del Sr. Pedro Henrique Morais Fonseca aborda una temática poco desarrollada en crocodiliformes, aunque en crecimiento y con más adeptos en los últimos años: la paleoneurología. Debo aclarar que no soy un especialista en la temática abordada en esta tesis, aunque si me he dedicado a investigar sobre notosuquianos, tema central desarrollado por el Sr. Fonseca.

He podido notar en primera mano que los análisis CT sobre *Campinasuchus* realizados en la tesis han generado un gran cúmulo de información trascendente, y con novedosos resultados sobre paleobiología del grupo. Aspectos detallados sobre las cavidades paranasales, endocraneales, como también las cavidades nasales y timpánicas, eran casi desconocidos para el grupo, por lo que las descripciones e inferencias de este trabajo revisten de gran importancia y marca las bases para futuros trabajos sobre la temática en cocodrilos notosuquianos.

Aunque mi lengua nativa no es el portugués, veo que la tesis está bien escrita, clara y organizada, aunque es un poco desconexa ente lo planteado en el Sumario y lo presentado en la Parte II. Sugiero aquí explicar que se trata de un trabajo en revisión/en prensa. Esto debe quedar claro en el Sumario. Lo mismo con respecto a la Parte III – Anexo.

La Tesis es una pieza sintética pero científicamente sólida, estructurada correctamente, con algunos pequeños problemitas antes mencionados; el título está bien, el resumen es correcto y evidencia de manera sintética todo lo realizado en la tesis, con las conclusiones bien detalladas. La sección introductoria con la historia de los cocodrilos está correcta, aunque un poco extensa, y la sección metodológica está en sintonía con el trabajo completo. A pesar que los resultados están expuestos en el manuscrito enviado a publicar, pienso que podrían ser más detallados, al igual que las implicancias paleobiológicas, pero es tan solo una apreciación personal para mejorar un trabajo que por sí mismo es muy bueno.

Por todo ello, considero la disertación del Sr. Fonseca como una contribución original con una calificación excelente (A). Felicito a los orientadores Soares y Martinelli, y en particular al Sr. Pedro Fonseca por concretar esta novedosa tesis de alto nivel científico.


Assinatura:

A handwritten signature in black ink, appearing to be 'L. Soares', written over a horizontal line.

Data: 21 de Febrero de 2019

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

ANEXO I	
Título da Dissertação/Tese:	
Aspectos da anatomia endocraniana do baurusuquídeo <i>Campinasuchus dinizi</i> (Archosauria, Crocodyliformes) do Cretáceo Superior do Brasil	
Área de Concentração: PALEONTOLOGIA	
Autor: PEDRO HENRIQUE MORAIS FONSECA	
Orientador: MARINA BENTO SOARES	
Examinador: FELIPE CHINAGLIA MONTEFELTRO	
Data: 18/02/2019	
Conceito: A	
PARECER:	
<p>A tese apresentada, na minha opinião, cumpre satisfatoriamente com os requisitos necessário para a obtenção do título de Mestre. A dissertação descreve aspectos da anatomia interna da espécie <i>Campinasuchus dinizii</i>, que pertencente ao clado de crocodiliformes peculiares chamado Baurusuchidae, que habitaram o Gondwana durante o Cretáceo Superior.</p> <p>O objeto do estudo é interessante e os resultados obtidos são relevantes, assim, a dissertação e o artigo oriundo, contém informações pela primeira vez apresentadas. No entanto, o artigo anexado como requisito para a obtenção do título, na minha opinião, necessita de um pouco mais de lapidação antes de ser aceito para a publicação em um periódico internacional de prestígio. Isto não diminui o mérito do trabalho, na verdade, é um processo normal inerente do sistema <i>peer review</i>. Tentei analisar o manuscrito como faria, caso fosse assinalado pelo periódico como revisor. Desta maneira, existem alguns aspectos que necessitam de aprofundamento, e outros de ajuste e correção. Disponibilizarei o pdf com a correção detalhada da dissertação e com as sugestões sobre artigo ao candidato.</p>	
Assinatura: 	Data: 18/02/2019

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno:

ANEXO I

Título da Dissertação:

"Aspectos da anatomia endocraniana do baurusuquídeo *Campinasuchus dinizi* (Archosauria, Crocodyliformes) do Cretáceo Superior do Brasil"

Área de Concentração: Paleontologia

Autor: Pedro Henrique Morais Fonseca

Orientadora: Profa. Dra. Marina Bento Soares

Examinador: Dr. Fabiano Vidoliori

Data: 7 de Fevereiro de 2019

Conceito: A

PARECER:

Os estratos do Grupo Bauru (Bacia Bauru) vem revelando nas últimas décadas um grande número de crocodíli-formes. Os estudos do grupo ajudam a compreender a complexidade do cenário Gondwânico durante o Cretáceo Superior. As análises de Pedro é uma importante contribuição para conhecimentos anatomicamente e paleoecologia de um dos integrantes deste cenário.

A dissertação apresenta uma boa estruturação, o texto está muito bem redigido e mostra ótima capacidade de síntese.

Os estudos se embasam em uma ampla e pertinente bibliografia.

As imagens estão muito bem executadas, especialmente as contribuições inéditas das estruturas internas de *Campinasuchus*.

Em relação às referências, sugiro que sejam revisadas com cuidado, pois na Parte I nota-se ausência de várias citações na lista de referências, em diversos e nomes de autores grafados errados.

Na sequência apresento alguns comentários que devem ser feitos ou considerados em possíveis publicações resultantes desta dissertação.

- 1) Título - baurusuquídeo ou baurussuquídeo?
- 2) Iniciais maiúsculas em Fossas Alveolares e Grupo Bauru
- 3) Objetivo (pag. 10) - Qual a sua finalidade?
- 4) - Pag. 12 - Revisar legenda da Figura 1
- 5) - Pag. 21 - Há *Unsuaysuchidae* no Cretáceo Inferior?
- 6) - Pag. 21 - Figura 12 - Legenda da escala dos Fossas
- 7) - Pag. 28 - Quadro - Há ocorrência de *S. maxhichti* em Monte Alto-SP?

8) - Pag 50 - A descrição de Moudeattaruchus está em Carvalho et al 2004, sendo a co-autora (TAVARES, S.A.S)

9) Referências - Revisar com atenção

Parte II

10) - Pag. 73 - "N. terrificus"?

11) - Pag. 90 e 91 - Legendas - O crânio exibe a lateral direita, mas na legenda está lateral esquerda

Concluindo, o mestrando se mostrou capaz de desenvolver um estudo científico e apresentá-lo de forma concisa, em bases e dentro dos parâmetros exigidos. Meu parecer é favorável à concessão do título de mestre ao paleontólogo Pedro Henrique Moraes Fonseca.

Assinatura:



Data:

07/02/2019

Ciente do Orientador:

Ciente do Aluno: