

MINISTÉRIO DA ECONOMIA  
SECRETARIA DE ESTADO DA INDÚSTRIA

DIRECÇÃO-GERAL DE MINAS E SERVIÇOS GEOLÓGICOS  
SERVIÇOS GEOLÓGICOS DE PORTUGAL



MEMÓRIA N.º 13—(NOVA SÉRIE)

UM MESOSUQUIANO DO LIÁSICO  
DE TOMAR (PORTUGAL)

CONSIDERAÇÕES SOBRE A ORIGEM  
DOS CROCODILOS

*por*  
MIGUEL TELLES ANTUNES

(Avec une version en français)

LISBOA  
1967

CDU 55 (469) (05)

SERVIÇOS GEOLÓGICOS DE PORTUGAL  
MEMÓRIA N.º 13 — (NOVA SÉRIE)

UM MESOSUQUIANO DO LIÁSICO  
DE TOMAR (PORTUGAL)

CONSIDERAÇÕES SOBRE A ORIGEM  
DOS CROCODILOS

Prémio Ricardo Malheiros  
da Academia das Ciências  
de Lisboa - 1966

MINISTÉRIO DA ECONOMIA  
SECRETARIA DE ESTADO DA INDÚSTRIA  
DIRECÇÃO-GERAL DE MINAS E SERVIÇOS GEOLÓGICOS



MEMÓRIA N.º 13—(NOVA SÉRIE)

# UM MESOSUQUIANO DO LIÁSICO DE TOMAR (PORTUGAL)

## CONSIDERAÇÕES SOBRE A ORIGEM DOS CROCODILOS

*por*

MIGUEL TELLES ANTUNES

Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa  
Bolseiro do Instituto de Alta Cultura

L I S B O A  
1 9 6 7

COMPOSTO E IMPRESSO NA  
SOCIEDADE ASTÓRIA, LDA.  
LISBOA

## ÍNDICE

PREFÁCIO .....	9
I—LOCALIZAÇÃO—ESTRATIGRAFIA—ECOLOGIA .....	11
II—DESCRIÇÃO ANATÔMICA .....	15
1. Morfologia geral. Aberturas cranianas .....	15
1-a) <i>Fenestrae praecorbitales</i> .....	16
1-b) <i>Orbitae</i> .....	16
1-c) <i>Fenestrae supratemporales</i> .....	16
1-d) <i>Fenestrae infratemporales</i> .....	17
1-e) <i>Fenestrae post-temporales</i> .....	17
1-f) <i>Fenestrae palatinæ</i> .....	17
1-g) <i>Apertura nasalis interna</i> .....	17
2. Ossos do crânio. Observações sobre a distribuição dos vasos e nervos cranianos, e sobre a musculatura cefálica .....	17
2-a) <i>Praemaxillaria</i> (Pmx) .....	17
2-b) <i>Maxillaria</i> (Mx) .....	18
2-c) <i>Lacrimalia</i> (La) .....	18
2-d) <i>Nasalia</i> (Na) .....	20
2-e) <i>Praefrontalia</i> (Pfr) .....	20
2-f) <i>Frontalia</i> (Fr) .....	20
2-g) <i>Jugalia</i> (Ju) .....	20
2-h) <i>Postorbitalia</i> (Pob) .....	20
2-i) <i>Parietale</i> (Pa) .....	21
2-j) <i>Squamosa</i> (Sq) .....	22
2-l) <i>Laterosphenosum</i> (Lsph) .....	22
2-m) <i>Prootica</i> (Pro) .....	24
2-n) <i>Supraoccipitale</i> (Soc) .....	24
2-o) <i>Exoccipitalia</i> (Eoc) .....	24
2-p) <i>Basioccipitale</i> (Boc) .....	25
2-q) <i>Basisphenosum</i> (Bsph) .....	25
2-r) <i>Quadratojugalia</i> (Qj) .....	27
2-s) <i>Quadrata</i> (Q) .....	27
3. Notas sobre o sistema nervoso central, o aparelho circulatório e a musculatura cefálica. Comparação com os eusquiquianos. Caracteres adaptativos .....	28
4. Dimensões .....	29

III—SISTEMÁTICA .....	31
1. Referências históricas .....	31
2. Família e Género .....	31
3. Espécie .....	33
4. Conclusões .....	35
IV—DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E ESTRATIGRÁFICA .....	37
V—OBSERVAÇÕES SOBRE ALGUNS CARACTERES ARCAICOS DOS CROCODILOS, A PROPÓSITO DO MESOSUQUIANO DE TOMAR. A ORIGEM DOS CROCODILIA .....	39
1. A separação dos frontais .....	39
2. Aberturas pré-orbitais .....	42
3. Conclusões. A origem dos crocodilos .....	43
RESUMO .....	45
UN MÉSOSUCHIEN DU LIAS DE TOMAR (PORTUGAL) CONSIDÉRATIONS SUR L'ORIGINE DES CROCODILES .....	51
(Version abrégée du texte original portugais)*	
BIBLIOGRAFIA .....	65

\* Plan identique à celui du texte portugais.

## PREFÁCIO

Faz parte das colecções do Museu Mineralógico e Geológico da Universidade de Lisboa um crânio de crocodilo mesosuquiano encontrado no Liásico superior dos arredores de Tomar. Exemplar magnífico, pouco ou quase nada deformado — ao invés dos esqueletos espectaculares das célebres jazidas liásicas da Alemanha e de Inglaterra —, permite observações pormenorizadas, revelando caracteres arcaicos que lançam alguma luz sobre a origem dos crocodilos. Provém de colheita antiga, de autor desconhecido.

A despeito da importância desta peça, pouco foi o interesse que despertou. H. E. SAUVAGE, na sua memória sobre os vertebrados mesozóicos de Portugal [1897-1898], consagrhou-lhe escassas linhas (*loc. cit.*, p. 2): «Le Musée National conserve un beau crâne de Téléosaurien trouvé dans l'étage Toarcien; ce crâne, de 0,700 m de long, indique, d'après la photographie qui nous a été communiquée, une espèce nouvelle de Sténosaure». Esta é, segundo parece, a primeira referência ao crocodilo de Tomar.

Outra citação, onde é referida a presença de *Steneosaurus sp.* no Liásico a norte de Tomar, encontra-se em trabalho de P. CHOFFAT [1908, p. 58], sendo de crer que a opinião do ilustre geólogo, no que respeita à classificação, se baseie na de SAUVAGE.

As referências mencionadas supra, muito breves e afogadas em textos de indole diversa, cairam no esquecimento. Quis o acaso, porém, que o exemplar fosse observado por O. DA VEIGA FERREIRA, a cuja curiosidade e entusiasmo se fica a dever a redescoberta de um dos achados paleontológicos mais notáveis do nosso País; deu-o a conhecer em breve nota, publicada em 1959.

Pode, no entanto, avançar-se mais no seu estudo, para o que concorre o trabalho de preparação por nós efectuado (recorrendo a meios mecânicos, incluindo vibradores, e a tratamento com ácido acético diluído). A anatomia craniana, agora melhor conhecida — tanto do ponto de vista osteológico como, inclusivamente, por se entreverem as características gerais da circulação e da inervação —, permite precisar a respectiva posição sistemática e completar o conhecimento paleogeográfico da distribuição do grupo ao qual pertence.

Apresentam-se, finalmente, algumas reflexões sobre a origem dos crocodilos, problema que tem solicitado a atenção de muitos especialistas por se tratar de um dos grupos de vertebrados de que há documentação mais rica. Certo é que passamos ao domínio das hipóteses, válidas apenas enquanto os factos as não infirmarem. Não é menos verdade, porém, que não basta descrever — porventura com minúcia e exactidão — os fenômenos da Natureza; é necessário interpretá-los. O desenvolvimento espectacular da Paleontologia nas últimas décadas ilustra esta tendência. A classificação dos fósseis e a definição de novos taxa, se bem que indispensáveis, cedem o passo perante tentativas, mais ou menos afortunadas, tendentes a situar os seres do passado no meio que lhes era próprio e,

*ainda, numa perspectiva dinâmica em que os integramos no contexto de grupos evoluindo no tempo.*

*Contribuir, embora modestamente, para o conhecimento dos primeiros mesosuquianos e da sua evolução — através, sobretudo, do fóssil de Tomar —, eis o nosso objectivo ao empreendermos a monografia presente.*

\*

*Este trabalho foi possível graças à concessão de uma bolsa de estudo no estrangeiro pela Fundação Calouste Gulbenkian, que, desde 1959, nos tem prodigalizado auxílio precioso. O respectivo pedido de bolsa foi apoiado pelo nosso Mestre e Amigo, Prof. Dr. CARLOS TEIXEIRA.*

*Pudemos, assim, estagiar no Institut de Paléontologie do Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Agosto-Setembro de 1965 e de 1966) onde, uma vez mais, contámos com o apoio generoso do seu Director, Prof. Dr. J. P. LEHMAN. Aí nos foram concedidas todas as facilidades necessárias ao bom cumprimento da nossa missão. Ao Prof. LEHMAN devemos também o convite para participarmos, a expensas do Centre National de la Recherche Scientifique, no Colóquio Internacional de Paleontologia (consagrado à evolução dos vertebrados), realizado em Paris no mês de Junho de 1966. Tivemos então ensejo de expor alguns dos tópicos fundamentais do nosso trabalho perante uma assembleia de especialistas, daí resultarem trocas de opiniões a todos os títulos proveitosas. A autorização superior para tomarmos parte no referido Colóquio foi concedida mediante o apoio dispensado pela Faculdade de Ciências de Lisboa e, em especial, pelos Professores Drs. C. TORRE DE ASSUNÇÃO e CARLOS TEIXEIRA.*

*Devemos ao Prof. Dr. R. MOUTERDE, da Universidade Católica de Lyon (França), bem como ao Dr. R. BORDALO ROCHA, indicações sobre a Geologia e Estratigrafia do Liálico de Tomar.*

*Contámos também com auxílio do Museu Zoológico e Antropológico da Faculdade de Ciências de Lisboa, cujo Director, Prof. Dr. G. F. SACARRÃO, colocou ao nosso dispor exemplares osteológicos daquela instituição.*

*Os Serviços Geológicos de Portugal, por intermédio do seu Chefe, Eng.<sup>o</sup> F. MOITINHO DE ALMEIDA, tiveram a atenção penhorante de aceitarem este trabalho na consagrada série de Memórias que editam. A Dr.<sup>a</sup> MARIA DE FÁTIMA S. GOMES BEATO, dos mesmos Serviços, prestou-nos auxílio inestimável na revisão de provas de imprensa.*

*A radiografia reproduzida numa das estampas deve-se à gentileza da Dr.<sup>a</sup> MARIA DA GRAÇA P. SALVADO, bolsista da Comissão de Estudos de Energia Nuclear.*

*Mediante autorização, prontamente concedida pelo Director do Instituto Botânico da Faculdade de Ciências de Lisboa, Prof. Dr. FLÁVIO RESENDE, obtivemos auxílio prestimoso do Sr. AUGUSTO CARREIRA na obtenção de fotografias. Aqui deixamos expressa a nossa homenagem respeitosa à memória do Amigo e Professor, há pouco desaparecido.*

*A revisão do texto em francês é da autoria do Eng.<sup>o</sup> S. JONET.*

*É-nos grato testemunhar a todas as pessoas e entidades que nos proporcionaram a realização desta monografia o nosso profundo reconhecimento.*

## I — LOCALIZAÇÃO — ESTRATIGRAFIA — ECOLOGIA

O crânio do crocodilo de Tomar estava depositado no Museu Mineralógico e Geológico da Universidade de Lisboa, juntamente com parte da antiga colecção de geologia de Portugal. Encontrava-se no local destinado aos fósseis do Aaleniano, acompanhado por duas fotografias e pela indicação «Tomar», sem nada mais a respeito da localização e da posição estratigráfica.

Ignoramos a quem se deve o achado, onde, quando, e em que circunstâncias aconteceu. Nos arquivos do Museu também nada consta, que se saiba. Pode apurar-se, contudo, ser posterior a 1868 a sua aquisição para o Museu, pois não aparece referido nas listas constantes de um opúsculo, publicado naquela data, que o então naturalista-adjunto

FRANCISCO XAVIER D'ALMEIDA redigiu com cuidado meticuloso.

Por outro lado, é, sem dúvida, anterior a 1897, data da memória de SAUVAGE atrás aludida. Talvez provenha de antigas explorações da «Comissão dos Trabalhos Geológicos», antes, parece, dos trabalhos que P. CHOIFFAT realizou na região de Tomar em 1880. É ao testemunho do ilustre geólogo que recorremos, confiando na argúcia e no saber de que deu sobejamente provas: a origem do «... beau crâne que possède le Musée National» situar-se-ia, provavelmente, na camada 45 do corte ao longo da estrada para a povoação de Pedreira, constituída por calcários margosos cinzentos passando a calcário amarelo, em bancadas de 0,1 a 0,3 m separadas por assentadas finas de margas (fig. 2). O conjunto, cuja espessura total é da ordem de 10 m, foi designado por camadas com *Dumortieria* e *Rhynchonella cynocephala* [CHOIFFAT, 1908, p. 158]; para CHOIFFAT, é incontestavelmente aaleniano, conclusão sustentada pela presença de ammonídes (como *Ludwigia* e *Dumortieria*) e de muitos outros fósseis.

Os problemas da idade e da localização não podem considerar-se resolvidos com tão escassos elementos. Tentou-se, por isso, outra via — a comparação litológica entre a ganga do crânio e os tipos de calcário da região próxima de Pedreira.

A ganga é um calcário compacto, muito fino, cinzento-amarelado, com algumas manchas ferruginosas, de tipo comum na região. Não evidencia quaisquer particularidades dignas de nota que facilitem a identificação. Quando fresco, é de cor cinzenta, tornando-se amarelado por alteração. Segundo o Prof. R. MOUTERDE, poderia tratar-se de um calcário pertencente ou à zona final do Toarciano (zona com *Hammatooceras*), ou à zona basal do Aaleniano, caracterizada por *Dumortieria levesquei*. É muito menor o grau de verosimilhança da hipótese de pertencer à zona seguinte, definida pela presença de *Pleydellia aalen-sis*. Confirmam-se, quase de certeza, as opiniões de CHOIFFAT, devendo situar-se a origem do crocodilo de Tomar nas camadas 44 ou 45 do corte de Pedreira, ou seus equivalentes laterais. Quando muito, proviria da camada 46.

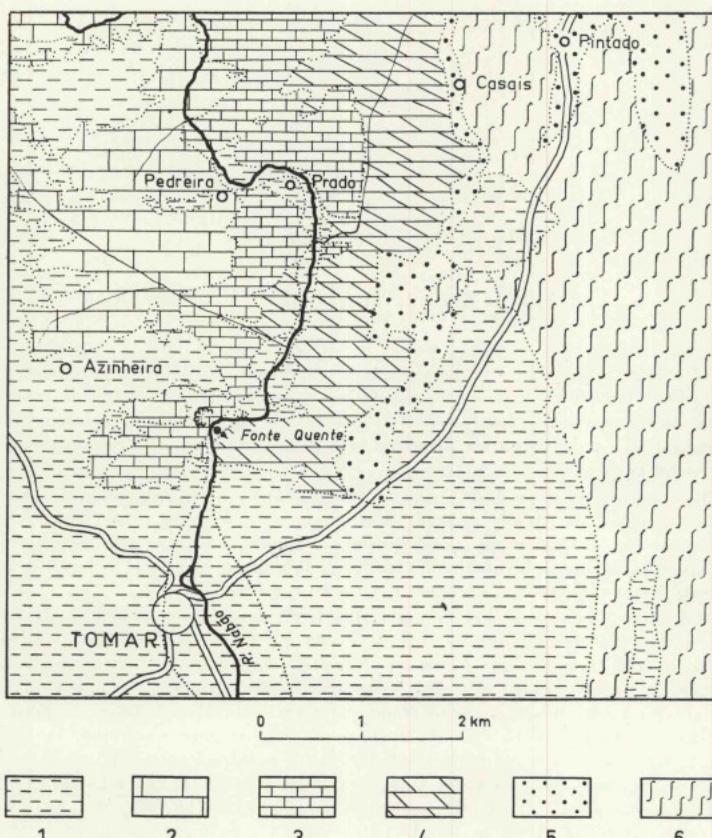


Fig. 1—Esboço geológico da região de Tomar, extraído de uma minuta dos Serviços Geológicos de Portugal

Legenda: 1—Terciário e Quaternário; 2—Dogger; 3—Sinemuriano a Aaleniano; 4—Hetangiano; 5—Reciano; 6—Complexo antigo.

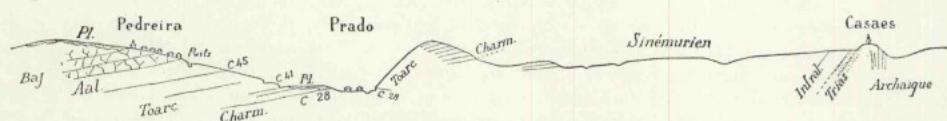


Fig. 1.—Profil entre l'église de Casais et le hameau de Pedreira. Echelle 1:20000, hauteurs doubles

Fig. 2—O Liásico entre a igreja de Casais e a aldeia de Pedreira [P. CROFFAT, 1908, fig. 1]. Escalas: horizontal, 1:20000, vertical, 1:1000

Não é de crer provinha de níveis ainda mais modernos, mal representados na região. O conjunto subjacente às camadas com *Dumortieria* é constituído por calcários mais grosseiros com grandes exemplares de *Hammatooceras speciosum*, expostos na base da pedreira da Fonte Quente, situada junto da estrada de Tomar para Pedreira, a uns 2 km desta localidade. Tais calcários correspondem, em parte, ao nível principal com *Hammatooceras insigne* referido por CHOFFAT [id., pp. 156-157], ou seja, ao Toarciano superior.

O corte da pedreira da Fonte Quente (estampa I), mostra calcários semelhantes à ganga do fóssil, muito ricos de lamelibrânicos (*Modiola*, *Ceromya*, pectinídeos, etc.) e de braquiópodes, como *Rhynchonella cynocephala*. Contém poucos amonóides; apenas recolhemos um exemplar, deformado e incompleto, atribuível a *Hammatooceras sp.*; e um fragmento que, pela ornamentação, lembra *Pleydellia*. Foi reconhecida a presença de raros exemplares de *Dumortieria* em níveis comparáveis da mesma região [MOUTERDE et alii, 1965, p. 88]. Aparecem, igualmente, restos de peixes. CHOFFAT [1908, p. 158] refere fragmentos de *Coelodus* nas camadas com *Dumortieria*; na pedreira da Fonte Quente foram recolhidos, recentemente, um esplenial de picnodonte (*Coelodus sp.*), quase completo, e um dente de *Asteracanthus* — holósteo e esquilo tipicamente adaptados, um e outro, a regime de nutrição malacófago. Foi registada a presença de vegetais terrestres carreados, que encontrámos também no mesmo local.

Em suma, são de admitir as seguintes conclusões quanto à localização e à estratigrafia:

— o crocodilo de Tomar provém, certamente, de uma exploração de calcário (atendendo ao tamanho considerável e à excelência da conservação, o exemplar não deve ter sido encontrado à superfície).

— o local de colheita deve ser próximo da povoação de Pedreira.

— embora sem certeza absoluta, parece provir do Toarciano final (zona de *Hammatooceras*) ou, talvez, da base do Aaleniano (zona com *Dumortieria*), ou ainda, menos provavelmente, do Aaleniano inferior (zona de *Pleydellia aalensis*, que sucede imediatamente à de *Dumortieria*).

Os dados paleontológicos, conjugados com observações respeitantes à litologia, permitem entrever as condições de formação das camadas que nos interessam. A sedimentação deve ter-se processado em mar pouco profundo, agitado, de temperatura assaz elevada, no fundo do qual se acumulavam vasas calcárias e materiais detriticos muito finos (micas, argilas). A proximidade da costa é atestada pela presença de vegetais terrestres carreados. Esporadicamente, as correntes arrastavam do largo um ou outro amonóide, mas, a bem dizer, faltavam quase por completo os organismos tipicamente pelágicos. Trata-se de uma facies de bordadura (o «Lias de facies espanhola» dos autores antigos) relacionada com a proximidade da costa oriental do braço de mar então existente entre dois maciços hercínicos, o Maciço Hespérico e outro, situado a poente, de que as ilhas Berlengas e Farilhões são maiores testemunhos.

Neste ambiente viviam numerosíssimos lamelibrânicos e braquiópodes, e seus predadores, como os peixes atrás referidos. Estes, por sua vez, eram alimento predilecto de répteis marinhos. O crocodilo de Tomar, à semelhança dos demais *Mystriosaurus* (gênero a que pertence), nutria-se, essencialmente, de peixes e de céfalópodes, que capturava mediante rápidos movimentos da cabeça — cuja extraordinária agilidade compensava a mobilidade reduzida do resto do corpo, envolvido por pesada armadura de placas dérmicas. Raramente vinham a terra, onde as limitadas possibilidades de deslocação (evidenciadas pela redução dos membros anteriores, demasiado fracos para poderem actuar eficazmente) tornariam os *Mystriosaurus* presa fácil dos grandes dinossauros carnívoros contemporâneos.

Os *Mystriosaurus*, bem adaptados ao mergulho (vide 2-q e 2-s), protegidos pela sólida

couraça dos choques contra as rochas, era junto dos fundos próximos do litoral, exuberantemente povoados, que procuravam alimento. Mais do que a grande velocidade pura, necessária a predadores de alto mar, interessavam a estes crocodilos costeiros o ataque súbito e o poderoso golpe de mandíbulas, que constituíam armadilha terrível para as presas. Arcaicos sob certos aspectos da anatomia, eram dotados de caracteres progressivos, denotando grande especialização, que lhes permitiram adaptar-se com êxito extraordinário ao ambiente onde viveram.

## II — DESCRIÇÃO ANATÓMICA

A nomenclatura utilizada é a das obras fundamentais de KÄLIN [1955] e ROMER [1956]. Não há vantagem no emprego da que serviu a J. A. EUDES-DESLONGCHAMPS e a seu filho E. EUDES-DESLONGCHAMPS [1867, 1870]. As sucessivas memórias destes autores, verdadeiros modelos de probidade e de exactidão (são ainda de consulta indispensável), tornaram-se difíceis de ler, havendo verdadeiramente que traduzi-las na linguagem anatómica dos nossos dias. Daí algumas discrepâncias aparentes, tanto em relação aos textos de DESLONGCHAMPS, como ao de O. DA VEIGA FERREIRA [1959].

Na sequência indicaremos as abreviaturas utilizadas nas figuras do texto e nas estampas.

### 1. MORFOLOGIA GERAL. ABERTURAS CRANIANAS

A forma do crânio do crocodilo de Tomar, onde o comprimento da região pré-orbitária excede largamente o da região orbito-temporal, é habitual em certos teleossáurios, mesosuquianos longirostros perfeitamente adaptados à vida aquática (estampas II e III).

O rostro, longo e estreito, alarga-se gradualmente em direcção caudal, sem constrição nem expansão bruscas, até o nível das extremidades posteriores das órbitas. Daí para trás, os bordos laterais do crânio são quase paralelos. A expansão gradual do rosto é a dos *Mystriosaurus* (KÄLIN [1955, p. 731], ao definir o género *Mystriosaurus*, acentua, logo de início: «Museau non accusé contre la région postérieure du crâne»); assemelha-se à dos *Pelagosaurus* (género que se afasta do crocodilo de Tomar por outros caracteres), diferindo significativamente de *Teleosaurus* e *Steneosaurus*. Registe-se o facto pelo seu interesse sistemático, visto permitir distinguir o fóssil português dos exemplares daqueles géneros.

É pequena a altura do crânio; não parece diferir muito, em proporção, da de outros teleossaurídeos. Deve notar-se a ausência de compressão dorso-ventral, circunstância que impede a determinação correcta da altura do crânio na maioria dos exemplares do Liá-sico da Alemanha e de Inglaterra [cf. F. WESTPHAL, 1962].

Podem determinar-se a forma e o tamanho de todas as aberturas cranianas principais, com as excepções da *apertura nasalis externa* e do *foramen incisivum*, ausentes por má conservação da extremidade do rosto. É possível a reconstituição parcial dos limites da *apertura nasalis interna* e das aberturas palatinas, apesar das mutilações sofridas pelos ossos limítrofes.

A descrição das aberturas cranianas será apresentada, em geral, juntamente com o estudo osteológico, procurando situá-las no quadro anatómico que lhes é próprio. Em

alguns casos, faremos referência às partes moles e a certos aspectos funcionais, prestando atenção especial ao que for de interesse sistemático e filogenético.

#### 1-a) FENESTRAE PRAEORBITALES

Existem na generalidade dos Archosauria (Thecodontia, Saurischia, Ornitischia, Pterosauria e Crocodilia — cf. ROMER, 1956, p. 474): quase todos os tecodontes, dinossáurios e pterossáurios as ostentam. Faltam, porém, na maioria dos crocodilos, exceptuando-se apenas algumas formas arcaicas, como certos mesuquianos.

Limitadas pelos maxilares e pelos lacrimais, prolongam-se por um canal, de cada lado, através das paredes do crânio (est. II). O diâmetro destes canais é cerca de 6 mm. Não é de excluir que dessem passagem a ramos cutâneos de vasos e nervos destinados à região intermédia do rosto, hipótese corroborada, provavelmente, pela falta de buracos nutritivos na região em causa (contrariamente aos maxilares, dotados de numerosos *foramina nutrientia*). De qualquer modo, não é possível determinar exactamente o seu significado funcional, por falta de termo de comparação entre os crocodilos actuais.

Adiante, em capítulo consagrado a caracteres de significado relevante, apresentam-se referências pormenorizadas às aberturas pré-orbitais, justificadas por se tratar de particularidades anatómicas muito primitivas nos crocodilos, e de interesse filogenético apreciável.

#### 1-b) ORBITAE

As órbitas são orientadas obliquamente, nem para cima, à semelhança de certos eusuquianos e mesuquianos, nem para os lados. Comparativamente, as de *Pelagosaurus typus* têm orientação lateral muito mais acentuada; ao contrário, as de *Teleosaurus cadomensis* estão orientadas para cima. Em *Steneosaurus heberti* a orientação das órbitas é semelhante à do crocodilo de Tomar.

Acentuaremos, de resto, que a distinção entre órbitas com orientação lateral e com orientação superior é bastante subjectiva, e difícil de reconhecer de modo correcto, mormente se atendermos às deformações que afectam tantos exemplares. Parece exagerado o relevo conferido à orientação das órbitas, ainda que a disposição lateral possa considerar-se carácter primitivo e a orientação para cima uma condição progressiva, tradutora de profunda adaptação à vida aquática [cf. KÄLIN, 1955, pp. 714, 716, etc.].

Na família Teleosauridae (a que pertence o fóssil de Tomar) importa mais, em nossa opinião, a relação de grandeza entre as órbitas e as aberturas supra-temporais (veja-se a alínea 1-c).

#### 1-c) FENESTRAE SUPRATEMPORALES

As aberturas supra-temporais são grandes e alongadas, como é habitual nos crocodilos longirostros. O seu tamanho excede, largamente, o das órbitas, sem se atingir, contudo, a desproporção enorme verificada na maioria dos *Steneosaurus*: o comprimento, medido em direcção antero-posterior, é da ordem de vez e meia o diâmetro máximo das órbitas.

O desenvolvimento considerável destas aberturas traduz o dos músculos temporais (aí alojados em grande parte), responsáveis pelos movimentos laterais da cabeça.

A forma e as dimensões relativamente às órbitas serão referidas no capítulo dedicado à sistemática.

#### 1-d) FENESTRAE INFRATEMPORALES

Os limites inferiores não podem determinar-se exactamente, por mutilação dos jugais. É possível reconhecer que as aberturas infra-temporais são baixas e compridas (fig. 4 do texto).

#### 1-e) FENESTRAE POST-TEMPORALES

As aberturas post-temporais são muito reduzidas nos crocodilos. Nos actuais, onde se encontram quase totalmente obturadas pelo tecido que reveste os ossos, apenas dão passagem a duas arteriolas derivadas da *arteria orbito-temporalis* e, talvez, a pequenas veias [cf. F. DE BROIN, 1966, p. 12]<sup>1</sup>.

#### 1-f) FENESTRAE PALATINAE

A forma (tanto quanto pode avaliar-se, atendendo ao estado incompleto dos ossos circundantes) não difere significativamente da de outros teleossáurios.

#### 1-g) APERTURA NASALIS INTERNA

Alongada, piriforme (com vértice anterior), de bordo posterior arredondado (fig. 6 do texto; est. V, foto 8), a abertura nasal interna é limitada pelos palatinos (apenas resta parte do palatino direito, deslocada da posição anatómica) e, atrás, pelos pterigóides. Difere da abertura correspondente de *Teleosaurus* [cf. KÄLIN, 1955, fig. 21-B — reprodução da figura original de E. E.-DESLONGCHAMPS, 1867, pl. XI]. Lembra um tanto a de *Pelagosaurus typus* [KÄLIN, *id.*, fig. 26 — E. E.-DESL., *id.*, pl. XII] e, em menor grau, a de certos *Steneosaurus* [ANDREWS, 1913, pl. V-VI; E. E.-DESLONGCHAMPS, 1867, pl. XIV, fig. 2, pl. XVII, fig. 2].

A posição da narina interna é a dos mesosuquianos primitivos, antes da progressão em direcção caudal conducente (em conjunto com a rotação para trás do basioccipital e do basisfenóide), após longo processo evolutivo, ao tipo estrutural característico dos eusuquianos.

As restantes aberturas cranianas serão estudadas juntamente com os ossos que as limitam.

### 2. OSSOS DO CRÂNIO. OBSERVAÇÕES SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DOS VASOS E NERVOS CRANIANOS, E SOBRE A MUSCULATURA CEFÁLICA.

#### 2-a) PRAEMAXILLARIA (Pmx)

A mutilação sofrida pelo rosto impede o reconhecimento da forma dos pré-maxilares, posto que a sua reconstituição não ofereça dificuldade (nada faz crer em diferenças relativamente aos pré-maxilares de outros *Mystriosaurus*). No crocodilo de Tomar, estes ossos faltam. Porém, o alargamento do molde interno do canal nasal denuncia a proximidade imediata das narinas externas, que são limitadas pelos pré-maxilares. A inflexão das suturas com os maxilares, cuja reconstituição é possível, permite reconhecer os limites posteriores dos pré-maxilares na superfície do rosto (ver est. II).

<sup>1</sup> Inclui uma revisão da anatomia de crocodilos recentes, da maior utilidade para o estudo de fósseis deste grupo.

### 2-b) MAXILLARIA (Mx)

Estão quase completos, sendo satisfatório o estado de conservação. Do grande alongamento resulta o do rosto.

A ornamentação superficial consiste em sulcos mais ou menos longos; fraca, relativamente à dos eusuquianos, assemelha-se à de outros teleossáurios.

A superfície apresenta numerosos orifícios, dispostos sem grande regularidade. Os dos bordos laterais, intervalados de 8 a 30 mm, prolongam-se por goteiras dirigidas, umas para diante, outras para trás. Estão separados do bordo alveolar por intervalos de 5 a 10 mm.

Cada maxilar apresenta, na face bucal, um sulco longitudinal largo de uns 3 mm. Estes sulcos acompanham a sutura inter-maxilar, da qual estão separados por um bordo saliente de cada lado.

Cada maxilar possuía 43 dentes, como se verifica pela contagem dos alvéolos<sup>1</sup>. O comprimento do único dente completo, segundo O. DA VEIGA FERREIRA, é de 25 mm do nível do alvéolo à ponta (este dente fracturou-se ulteriormente). Os dentes são finos, agudos, ornamentados por estriação fraca; estão implantados verticalmente, ao invés dos de *Teleosaurus*. A maioria tinha caído antes da fossilização — nalguns casos, provavelmente, em consequência da maceração sofrida. Exemplo, a região posterior dos maxilares (onde os alvéolos estão vazios, sem vestígios de dentes de substituição): sendo os ossos pouco espessos aí, com alvéolos de profundidade diminuta, os dentes cairiam facilmente. Outros dentes devem ter tombado *ante-mortem*, no decurso do processo de substituição dentária, pois ambos os maxilares ostentam dentes em posição funcional alternando com alvéolos desdentados, ou com dentes de substituição ainda por implantar (este aspecto induziu O. DA VEIGA FERREIRA em erro, ao supor que «o animal deveria ser jovem pois vêem-se alguns pequenos dentes completos que apenas afloram à superfície dos alvéolos de si também muito pequenos» — *loc. cit.*, p. 7).

Não pode confundir-se a dentição do crocodilo de Tomar com a dos *Pelagosaurus*, cujos dentes são, proporcionalmente, mais robustos, curtos e cónicos (apesar de mais pequenos); nem com a dentição dos *Teleosaurus*, que possuem dentes compridos e ponteagudos, fortemente curvos para fora. Há maior semelhança com os *Steneosaurus*, embora os dentes destes sejam, em regra, mais curvos e robustos.

### 2-c) LACRIMALIA (La)

São ossos alongados, comprimidos entre os pré-frontais e os maxilares (est. II). A superfície, pouco ornamentada, apenas apresenta algumas depressões e sulcos, visíveis, sobre tudo, no lacrimal esquerdo.

É reduzido o número de *foramina nutrientia*, um dos quais, particularmente importante, se situa atrás da abertura pré-orbital. Corresponde-lhe uma inflexão da sutura maxilo-lacrimal, dirigida para baixo.

Os lacrimais limitam superiormente as aberturas pré-orbitais. Para diante reduzem-se a apófises ponteagudas, situadas entre os nasais e os maxilares.

<sup>1</sup>A diminuição da altura do rosto que se verifica, progressivamente, na região anterior dos maxilares e a inclinação crescente dos alvéolos dentários permitem reconhecer, sem dúvida, que os dentes mais anteriores que se conservam são, de facto, os primeiros dos maxilares (ver est. II).

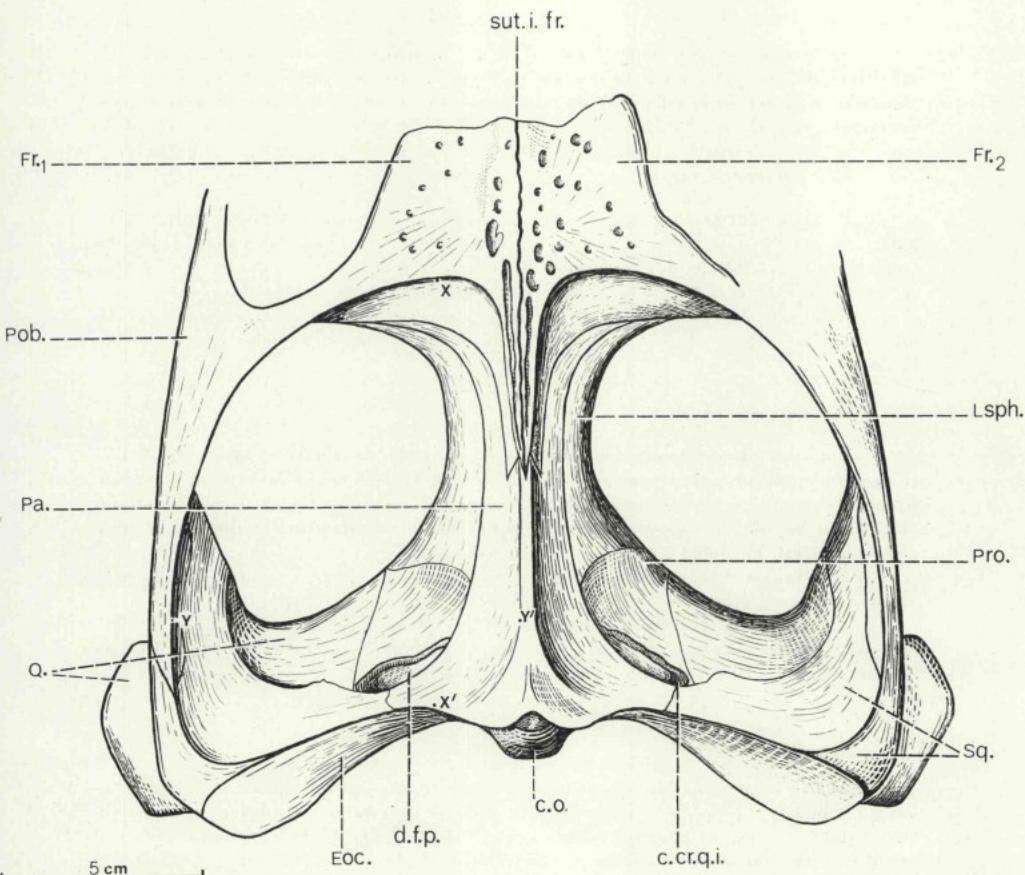


Fig. 3 — *Mystriosaurus* cf. *bollensis* (JAEGER), de Tomar.

Região posterior do crânio (vista superior), destacada da parte restante aproveitando fracturas dos frontais.

Abreviaturas:

- |   |  |
|---|--|
| — c.o., <i>condylus occipitalis</i>                                       | — Lsph., <i>laterosphenosum</i>                              |
| — c.cr.q.i., abertura interna do canal crânio-quadrado                    | — Pa., <i>parietale</i>                                      |
| — d.f.p., depressão de fundo plano  | — Pob., <i>postorbitale</i>                                  |
| — Eoc., <i>exoccipitale</i>   | — Pro., <i>prooticum</i>                                     |
| — Fr. <sub>1</sub> , Fr. <sub>2</sub> , <i>frontalia, sin. et dextrum</i> | — Q., <i>quadratum</i>                                       |
| — sut.i.fr., sutura inter-frontal   | — Sq., <i>squamosum</i>                                      |
|   | — X-X', Y-Y': pontos extremos de medidas (ver Cap. II, § 4). |

Arrière-crâne, vue supérieure (détaché en profitant des fractures des frontaux). X-X', Y-Y': points extrêmes de mesures données Chap. II, § 4.

M. TELLES ANTUNES, des.

2-d) *NASALIA* (Na)

Separados por uma sutura larga, os nasais prolongam-se desde a região orbitária até atingirem, à frente, cerca de metade do comprimento dos maxilares. São fortemente abaulados e de secção arredondada na parte posterior. A sutura inter-nasal tem 4 a 5 mm de largura.

2-e) *PRAEFONTALIA* (Pfr)

Pouco desenvolvidos, menores que os lacrimais, têm contorno grosseiramente triangular; os vértices, à frente, situam-se aproximadamente ao nível das extremidades dos frontais (est. II). Os bordos posteriores marginam a região antero-superior das órbitas. A superfície externa é deprimida, contrastando, sob este aspecto, com a dos nasais.

A largura das superfícies orbitais (que, em parte, limitam internamente as cavidades orbitárias) atinge 21 mm, excedendo, nítidamente, a das superfícies homólogas dos lacrimais.

2-f) *FRONTALIA* (Fr)

Uma das características mais notáveis do crocodilo de Tomar é a presença de dois frontais independentes, separados por uma sutura inter-frontal larga, de existência indiscutível. Esta sutura pode observar-se tanto na superfície superior (fig. 3) como na inferior (fig. 6; est V, foto 7) e mesmo em secção, aproveitando uma fractura transversal ao nível das órbitas (est. IV, fotos 4 e 5).

Em vista ventral observa-se o *tractus olfactorius*, depressão longitudinal onde estão alojados os lobos olfactivos (fig. 6).

A presença de frontais independentes é excepcional nos crocodilos (vide o capítulo V); não encontrámos referência explícita na bibliografia, mesmo em livros de texto recentes [KÄLIN, 1955; ROMER, 1956]. Este é um dos pontos fundamentais adiante discutidos.

2-g) *JUGALIA* (Ju)

Ambos os jugais estão mutilados. No jugal direito podem observar-se a região anterior, incluindo o processo ascendente (articulado ao post-orbital, contribui para delimitar a órbita), a base do processo posterior, que limita inferiormente a abertura infra-temporal, e a base do processo para o epiterigíde.

2-h) *POSTORBITALIA* (Pob)

São ossos alongados e pouco espessos. É possível determinar, quase por completo, os limites, tanto no pilar post-orbital (que, como é regra nos teleossáurios, se situa à superfície do crânio) como na arca da temporal (fig. 4). Nesta região, vê-se o contacto com os escamosais e, talvez, com os quadrato-jugais, sem que seja possível determinar com exactidão as suturas por os ossos, muito finos, estarem muito fracturados. Também não podem reconhecer-se os limites com os frontais.

Os processos posteriores, que marginam as aberturas supra-temporais, são muito compridos, atingindo o ângulo póstero-externo daquelas.

Ornamentação fraca, destacando-se apenas uma crista no prolongamento da do jugal (que, como esta, faz parte do rebordo da órbita) e outra na face externa. Além de orifícios menores, há, na face externa, dois buracos de uns 5 mm de diâmetro.

## 2-i) PARIETALE (Pa)

O parietal limita, de cada lado, parte de uma depressão transversal alongada, de fundo plano, onde se encontra a extremidade medial do canal crâneo-quadrado (também limitada pelo próotico e, em menor grau, pelo quadrado e pelo escamosal) (fig. 3). Estas depressões encontram-se noutros teleossáurios (*Pelagosaurus typus*, *Teleosaurus cadomensis*, *Steneosaurus heberti*, nos *Mystriosaurus*, etc.) sem lhes serem, de nenhum modo, peculiares; há depressões semelhantes em crocodilos longirrostros actuais (*Gavialis gangeticus* e *Tomistoma schlegeli*<sup>1</sup>). Deve tratar-se de fenómeno de convergência ligado ao mesmo condicionalismo anatómico — a longirostria e, mais directamente, o desenvolvimento consequente das aberturas supra-temporais —, vista a ausência daquelas depressões em eusquianos brevirrostros (*Crocodylus niloticus*, *Alligator mississippiensis*, *Osteolaemus tetraspis*, *Paleosuchus trigonatus*)<sup>1</sup>.

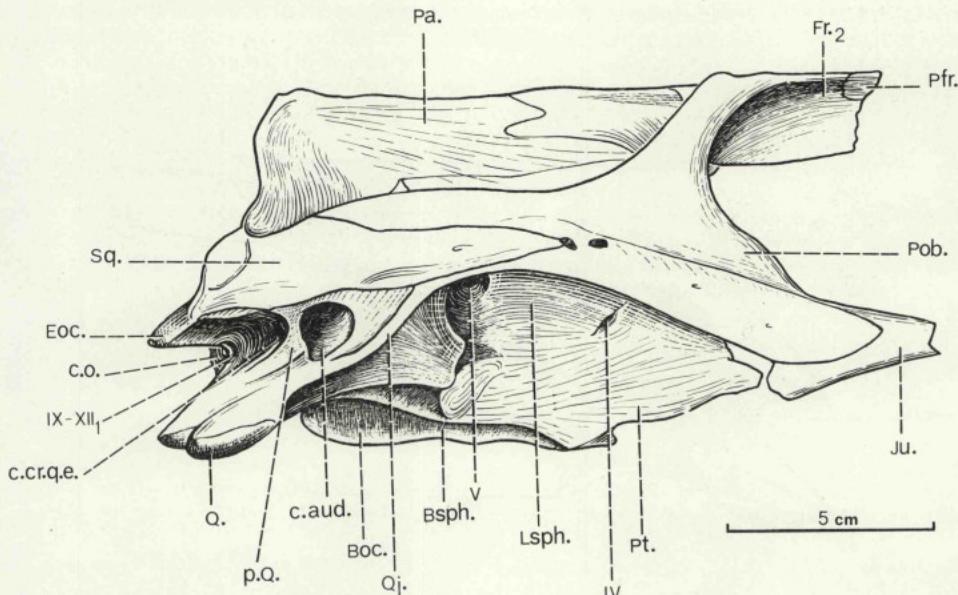


Fig. 4 — *Mystriosaurus* cf. *bollensis* (JAEGER), de Tomar.

Mesma peça da fig. 3, vista lateral direita.

Abreviaturas:

- |  |  |
|--|--|
| — Boc., basiocipitale                                  | — Pfr., praefrontale                                     |
| — Bsph., basiphenosum                                  | — p.Q., processo do quadratum                            |
| — c.aud., canal auditivo                               | — Pt., pterygoideum                                      |
| — c.craq.e., abertura externa do canal crâneo-quadrado | — Qj., quadratojugale                                    |
| — Ju., jugale  | — IV, V, IX-XII, orificios de saída de nervos cranianos. |

Outras abreviaturas como na fig. 3.

Même pièce de la fig. 3, vue latérale droite.

M. TELLES ANTUNES, des.

<sup>1</sup> Utilizámos material de comparação pertencente ao Museu de História Natural de Paris, à coleção do Laboratório de Paleontologia da Sorbonne e ao Museu Zoológico e Antropológico da Faculdade de Ciências de Lisboa.

## 2-j) SQUAMOSA (Sq)

Os escamosais são alongados mas pouco robustos, especialmente na região posterior (figs. 3 e 4). Os bordos superiores dos processos transversais (posteriores) são muito finos, tal como noutros teleossáurios (em *Pelagosaurus typus*, todavia, são proporcionalmente mais robustos).

Ornamentação fraca; a de *Pelagosaurus typus* é muito mais acentuada, facto que traduz certa diferença quanto ao limite da derme (os ossos de superfície muito esculturada são revestidos directamente pela epiderme).

## 2-l) LATEROSPHENOSA (Lsph.)

Preparação mais completa permitiu observar os latero-esfenóides, sobretudo o latero-esfenóide direito, graças à remoção da arcada temporal (figs. 3, 5 e 6). As posições

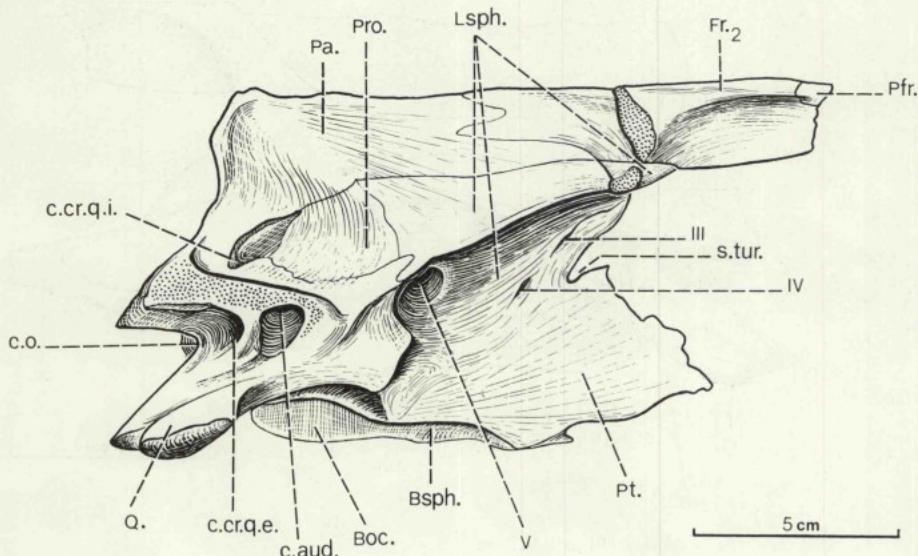


Fig. 5 — *Mystriosaurus cf. bollensis* (JAEGER), de Tomar.

Mesma peça representada nas figuras anteriores, vista lateral direita com supressão da arcada temporal superior (superfícies de fratura a ponteado).

Abreviaturas:

— s.tur., sella turcica — III, saída do nervo oculomotor.

Outras abreviaturas como nas figuras precedentes.

Même pièce, vue latérale droite après enlèvement de l'arc temporal supérieur (fractures en pointillé).

M. TELLES ANTUNES, des.

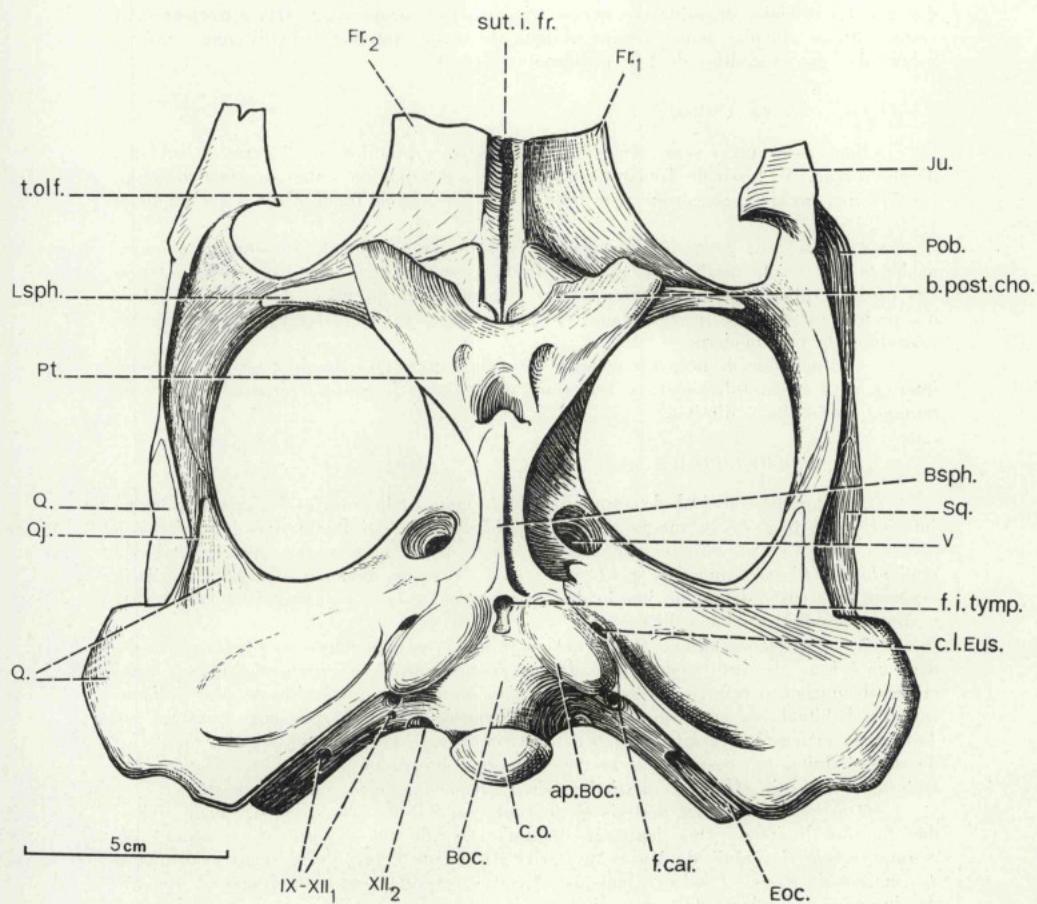


Fig. 6 — *Mystriosaurus cf. bollensis* (JAEGER), de Tomar.

Mesma peça representada nas figuras anteriores, vista inferior.

Abreviaturas:

- |   |  |
|---|--|
| — ap.Boc., apófise basiocipital                                   | — f.i.tymp., foramen intertympanicum                       |
| — b.post.cho., bordo posterior da <i>apertura nasalis interna</i> | — t.olf., tractus olfactorius                              |
| — c.l.Eus., canal lateral de Eustáquio                            | — XII <sub>1</sub> , saída de um ramo do nervo hipoglosso. |
| — f.car., foramen caroticus                                       |  |

Outras abreviaturas como nas figuras precedentes.

Même pièce, vue inférieure.

M. TELLES ANTUNES, des.

dos grandes orifícios de saída dos nervos trigémeo (V), oculomotor (III) e troclear (IV) (estes últimos situados numa goteira oblíqua da região anterior) não diferem, sensivelmente, das dos crocodilos de tipo moderno (fig. 5).

#### 2-m) PROOTICA (Pro)

Estes ossos raras vezes têm sido descritos em crocodilos fósseis, por dificuldades de observação. No fóssil de Tomar vêem-se as faces externas de ambos os proóticos (figs. 3 e 5), que, em cima, concorrem para limitar as depressões de fundo plano a que aludimos (vide 2-i).

A remoção da ganga que preenchia a cavidade no seguimento do *foramen magnum*, mediante tratamento com ácido acético diluído, permitiu evidenciar as paredes internas das cápsulas óticas (fig. 7), embora estas tenham sofrido prejuízos devido à fragilidade e à posição difícil onde se encontram. Não parece haver grande diferença em relação aos crocodilos de tipo moderno.

A dificuldade de preparar material tão frágil impediu a desobstrução dos orifícios internos para as carótidas internas, bem como os das veias jugulares (*foramen jugulare internum*), esquerdos e direitos.

#### 2-n) SUPRAOCCIPITALE (Soc)

Característica notável do supraoccipital de muitos teleossáurios é a grande extensão inferior, pois toca — ou mesmo constitui parcialmente — o bordo dorsal do *foramen magnum* (fig. 7). Nos eusquianos, ao contrário, a ponta inferior do supraoccipital está separada do *foramen magnum* pelos exoccipitais. Ausente qualquer vestígio do orifício existente, nos eusquianos, na junção do supraoccipital com os exoccipitais (onde encosta a apófise superior mediana do pró-atlas).

A superfície posterior é quase toda deprimida, exceptuando-se os bordos e o meio, onde há cristas, de certo modo acentuadas, correspondentes a inserções musculares. Estas cristas denunciam o reforço dos músculos *spinalis-capitis* (e, provavelmente, dos *obliquus capitis*), habitual em crocodilos longirostros, verificando-se, com pequenas variantes, em *Tomistoma schlegeli* e *Gavialis gangeticus*. Ao contrário, é quase lisa a superfície posterior do supraoccipital nos eusquianos brevirrostros que observámos (*Crocodylus niloticus*, *Osteolaemus tetraspis*, *Alligator mississippiensis*, *Caiman* sp., *Paleosuchus trigonatus*).

O aspecto das cristas posteriores do supraoccipital do crocodilo de Tomar — bordos elevados limitando uma depressão dividida verticalmente — aproxima-se do de *Steneosaurus heberti* (crânio do Museu de Paris). Difere de *Pelagosaurus typus* (exemplares dos museus de Paris e Londres), onde as saliências referidas são mais fracas. A redução das inserções musculares do supraoccipital e das aberturas supra-temporais de *Pelagosaurus typus* relativamente aos *Mystriosaurus* indica, provavelmente, menor rapidez dos movimentos verticais e laterais da cabeça de *Pelagosaurus* (compensadas, aliás, pela grande agilidade destes pequenos crocodilos, cujo corpo, envolvido por armadura dérmica mais reduzida, era dotado de maior mobilidade).

#### 2-o) EXOCCIPITALIA (Eoc)

A superfície externa dos exoccipitais é desprovida de ornamentação; o limite da epiderme, portanto, não os atravessa, facto relacionado com o extraordinário desenvolvimento das massas musculares da região posterior da cabeça e do pescoço.

A região superior é côncava (fig. 7; est. V, foto 9). A semelhança dos eusquianos modernos, deviam inserir-se aí, sucessivamente, os músculos *obliquus capitis, rectus*

*capitis posterior superficialis* e *r. cap. posterior profundus* (a partir do meio e em direcção externa). Na extremidade lateral nota-se um bordo saliente, continuado por uma crista provavelmente correspondente à inserção da *pars anterior* do músculo *sternomastoideus* [F. DE BROIN, 1966, p. 37, pl. IX, fig. 2].

Encontram-se nos exoccipitais vários orifícios importantes. De cima para baixo e medial-lateralmente, observam-se (fig. 7):

— *foramen magnum*, limitado pelos exoccipitais lateralmente.

— *foramina* para saída de um ramo do nervo hipoglosso ( $XII_2$ ), terminando um par de canais que, partindo da face interna de cada exoccipital (onde há um orifício próprio, visível no crânio em estudo), abrem de um e outro lado junto do *foramen magnum*. Bastante desenvolvidos, estes orifícios denunciam a importância dos ramos do hipoglosso destinados aos músculos superiores do pescoço. A posição é semelhante à de outros teleossáurios (*Pelagosaurus typus*, *Teleosaurus cadomensis*, *Steneosaurus heberti*, *Mystriosaurus* alemães e ingleses, etc.).

— *foramen caroticum*, por onde penetra a carótida interna. Estão situados em baixo, perto das apófises basioccipitais. Este dispositivo assemelha-se ao da generalidade dos teleossáurios, embora haja diferenças de orientação: abrem em direcção posterior, no caso presente, e mais lateralmente noutros crânios que observámos. Esta diferença parece desituída de importância, já por ser susceptível de variação, já pelo escasso número de espécimes vistos. Estes orifícios foram atribuídos, erradamente, à saída do nervo vago [F. WESTPHAL, 1962, fig. 6-a, p. 36].

— aproximadamente entre os precedentes (*for. caroticum*, *for.* para o  $XII_2$ ), outro orifício, de menor calibre.

— lateralmente, quase a meio, um buraco importante (*foramen vagus*). Corresponde, em conjunto com o precedente, à saída dos nervos IX, X e XI (e, talvez, do  $XII_1$ ), sem que seja possível saber qual a distribuição exacta (exceptuando o caso dos orifícios mais próximos do *foramen magnum*, cuja posição é tão semelhante à dos crocodilos actuais que não resta dúvida acerca da sua correspondência ao  $XII_2$ ; devem considerar-se sujeitas a alguma reserva as interpretações respeitantes a outros orifícios). Tenha-se em conta, para mais, a variabilidade individual, considerável em crocodilos recentes [KÄLIN, 1933], e agravada aqui por se tratar de animal pertencente a um grupo extinto, cuja anatomia é conhecida muito incompletamente.

— mais lateralmente, as aberturas posteriores dos canais crânio-quadrados, que têm diâmetro muito grande em comparação com os eusuquianos. A estrutura do canal crânio-quadrado (vide 2-s) não mereceu o interesse que poderia esperar-se de paleontólogos e anatomistas, atendendo ao contraste entre teleossáurios e crocodilos de tipo moderno.

#### 2-p) BASIOCCIPITALE (Boc)

Está relativamente bem conservado, reconhecendo-se perfeitamente os limites (salvo os respeitantes ao basiesfenóide) (figs. 6 e 7). Estão patentes as aberturas da face ventral (*foramen intertympanicum* e os orifícios dos canais laterais de Eustáquio).

É notável o desenvolvimento das apófises basioccipitais, habitual em crocodilos longirostros — onde é grande a potência dos músculos ventrais da região posterior do crânio, especialmente do *rectus capitidis anterior*.

#### 2-q) BASISPHENOSUM (Bspf)

O basiesfenóide é alongado, carácter tipicamente primitivo nos Crocodilia [KÄLIN, 1955, p. 709]; em tais condições, a abertura nasal interna está muito separada do *foramen intertympanicum*.

Particularidade a notar, o basiesfenóide limita um divertículo sagital aberto, à frente, na região pôstero-inferior da abertura nasal interna (fig. 6). Desconhecemos a existência de estruturas análogas noutros crocodilos; de resto, esta estrutura, limitada por osso finíssimo, é tão frágil que a conservação em exemplares esmagados deve ser praticamente impossível [vide F. WESTPHAL, 1962, figs. 3, 4, 5 e 6-b].

Tentámos, sem resultado seguro, verificar se o fundo do divertículo comunica com o espaço cuja abertura ventral é o *foramen intertympanicum*. Talvez assim suceda, pois a origem do divertículo e a do canal terminado por aquele *foramen* (dirigido superior — e anteriormente) assim parecem indicar. Nada sugere a existência de ligação com os latero-esfenóides. Se, de facto, há comunicação, deve salientar-se a singularidade desta disposição anatómica, ligando directamente as vias respiratórias ao sistema de Eustáquio. Não deixaremos de recordar, a propósito, que WINKLER [1878, p. 107] se refere à «...l'unions très problématique des conduits nasaux avec les tubes d'Eustache» a propósito dos *Mystriosaurus* de Boll. Em *Pelagosaurus typus* foi assinalada uma cavidade entre a abertura nasal interna e o *foramen intertympanicum*, comunicando com o exterior por meio deste orifício

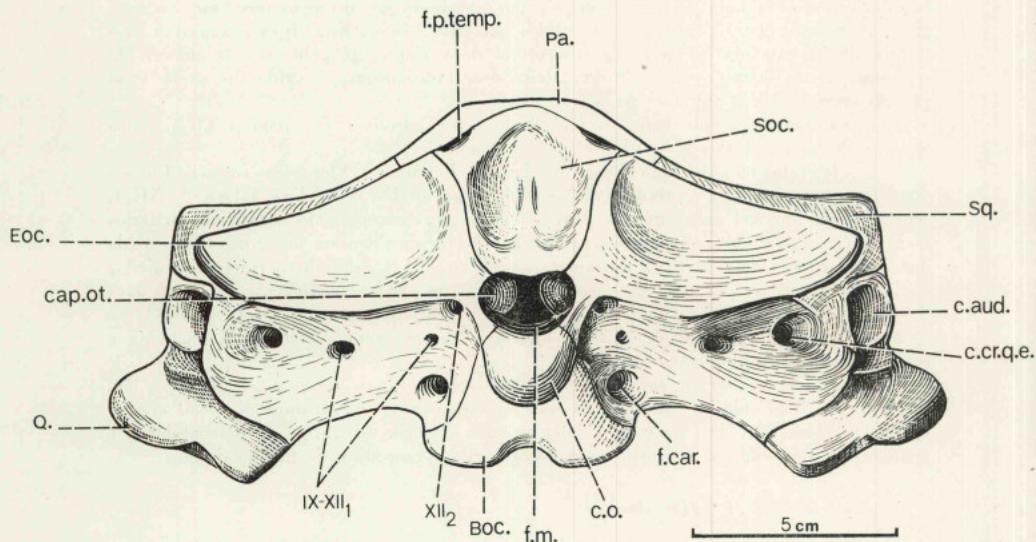


Fig. 7 — *Mystriosaurus cf. bollensis* (JAEGER), de Tomar.

Mesma peça representada nas figuras anteriores, vista posterior.

Abreviaturas:

— cap.ot., cápsula ótica  
— f.m., foramen magnum

— Soc., supraoccipitale  
— f.p.temp., fenestra post-temporalis sin.

Outras abreviaturas como nas figuras precedentes.

Même pièce, vue postérieure.

[E. E.-DESLONGCHAMPS, 1877, pl. V, fig. 2; KÄLIN, 1955, fig. 14]. A julgar pelas figuras, porém, não parece haver comunicação com a abertura nasal interna.

O desenvolvimento do sistema de Eustáquio e o reforço da comunicação entre este e as vias respiratórias podem estar relacionados com adaptação ao mergulho. Durante a imersão haveria passagem de ar da abertura nasal interna para o sistema de Eustáquio, compensando a pressão hidrostática<sup>1</sup> que, doutro modo, poria em perigo os ouvidos — uma das regiões mais sensíveis da cabeça dos crocodilos.

#### 2-s) QUADRATOJUGALIA (Qj)

São pouco desenvolvidos, finos e frágeis. Apenas restam fragmentos incaracterísticos.

#### 2-s) QUADRATA (Q)

Os quadrados merecem algumas observações, respeitantes sobretudo aos canais crânio-quadrados, que limitam em parte. Estes canais têm importância notável, tanto pelos vasos e nervos que os atravessam, como pelas variantes estruturais que nos foi dado observar e que opõe os teleossáurios aos eusuquianos.

Nos eusuquianos recentes que observámos (*Gavialis gangeticus*, *Crocodylus niloticus*, *Osteolaemus tetraspis*, *Tomistoma schlegeli*, *Alligator mississippiensis*, *Caiman* sp., *Paleosuchus trigonatus*):

a) cada canal crâneo-quadrado está separado, muito incompletamente, da região externa (lateral) do canal auditivo por um pequeno processo, pertencente ao quadrado, em forma de lâmina dirigida para cima e para a frente.

b) os canais crâneo-quadrados comunicam largamente com os canais auditivos.

c) têm percurso relativamente longo, acentuadamente curvo em direcção interna.

Em teleossáurios, incluindo o exemplar em estudo (figs. 3, 5 e 7) e o crânio de *Pelagosaurus typus* n.º 32 599 do Museu de Londres:

a) a separação entre canais crâneo-quadrados e canais auditivos na região externa (lateral) é quase, senão totalmente, completa, devido a septos que fazem parte dos quadrados (embora homólogos dos processos em forma de lâmina presentes nos eusuquianos, são mais desenvolvidos do que estes).

b) os canais crâneo-quadrados são muito mais curtos.

c) sendo o percurso destes canais tão curto e directo, é possível que praticamente não comuniquem com os canais auditivos, ao contrário do que sucede nos crânios secos de crocodilos modernos.

Há, portanto, diferenças significativas, que é difícil interpretar do ponto de vista funcional. Pode pensar-se, talvez, ser apropriada a animais marinhos — como os teleossáurios — a separação entre canais auditivos e crâneo-quadrados (e, consequentemente, entre o aparelho auditivo e os órgãos que percorrem estes últimos)<sup>2</sup>. A protecção eficaz confe-

<sup>1</sup> No crânio de Tomar, os canais auditivos estão praticamente separados dos canais crâneo-quadrados, ao contrário dos eusuquianos; a contra-pressão exercida pelo ar contido no sistema de Eustáquio actuaria, quase exclusivamente, nos canais auditivos, e não também nos crâneo-quadrados. De qualquer modo, é evidente que o sistema de Eustáquio recebia ar, mesmo na ausência de comunicação directa através do divertículo referido.

<sup>2</sup> Alguns ramos do nervo VII (*chorda tympani*, ou cerato-hial, que penetra na mandíbula por um orifício do articular; *ramus muscularis*, ou VII<sub>3</sub>, dividido em ramos que inervam os músculos *depressor mandibulae* e *pterygoideus internus*; outro ramo, destinado ao *musculus omohyoideus*), a *vena capititis lateralis* e a *arteria orbitotemporalis*.

rida a vasos e nervos pelas paredes dos canais crânio-quadrados e, além das suas extremidades anteriores, pelas grandes massas musculares alojadas nas aberturas supra-temporais, permitiria aos teleossáurios mergulharem a profundidade considerável sem sofrerem os inconvenientes derivados do aumento de pressão.

Tratar-se-ia, portanto, de uma adaptação muito perfeita à vida aquática, sem significado relevante do ponto de vista evolutivo. Nenhum eusquiano actual, incluindo os que amíúde frequentam o mar (*Crocodylus porosus* e *Cr. acutus*, distribuídos, respectivamente, desde o SE da Ásia ao N da Austrália, e da Florida ao N do continente sul-americano), possui particularidades anatómicas comparáveis; a adaptação à vida marinha é certamente secundária. Ainda menos se poderiam esperar modificações em crocodilos não-marinhos, como é o caso da maioria das espécies actuais. Adaptadas à vida em grandes rios e lagos (*Gavialis gangeticus*, *Crocodylus niloticus* e *Melanosuchus niger*, por exemplo), na floresta equatorial semi-inundada (*Osteolaemus tetraspis*, *Caiman yacare*) ou mesmo em torrentes impetuosas (*Crocodylus intermedius*, *Paleosuchus trigonatus*) [cf. W. LANGSTON, 1965, p. 135], nenhuma tem ocasião de mergulhar a profundidade tão grande como os teleossáurios, crocodilos exclusivamente marinhos.

### 3. NOTAS SOBRE O SISTEMA NERVO CENTRAL, O APARELHO CIRCULATÓRIO E A MUSCULATURA CEFÁLICA. COMPARAÇÃO COM OS EUUSQUIANOS. CARACTERES ADAPTATIVOS.

Muito se tem insistido em diferenças entre mesosquianos e crocodilos de tipo moderno. Exemplos, a posição do pilar post-orbital; a estrutura e posição da *apertura nasal interna* (cujo recuo progressivo, simultâneo do encurtamento do basiesfenóide, é facto relevante na evolução dos crocodilos); os caracteres do esqueleto axial e da bacia; etc.

Outros pormenores, não têm merecido a mesma atenção, apesar de importantes (alguns faltam nos mesosquianos mais evoluídos). Lembraremos a separação dos frontais e a existência de aberturas pré-orbitais (vide o capítulo V), a grande extensão do supraoccipital, que atinge o *foramen magnum*, e a disposição dos orifícios da face posterior do crânio. Vêem-se ainda, no crocodilo de Tomar, estruturas inexistentes nos eusquianos e que não foram descritas noutros teleossáurios. Tal é o caso do divertículo do basiesfenóide (vide 2-q). Aludimos, também, ao aspecto peculiar dos canais crânio-quadrados (2-s).

*É importante, e diferencia o crocodilo de Tomar dos eusquianos*, o facto de os orifícios maiores, dentre os correspondentes aos nervos IX, X, XI e XII<sub>1</sub> (fig. 7), estarem muito afastados lateralmente do *foramen magnum* e dos orifícios do XII<sub>2</sub>. Embora com variantes, este afastamento verifica-se igualmente em *Pelagosaurus typus* e *Teleosaurus cadomensis*; existe, também, no crânio de *Steneosaurus heberti* do Museu de Paris, apesar de as condições de observação não serem, devido à ganga, as mais favoráveis. Por conseguinte, é fora de dúvida alguns dos nervos cranianos terem percurso muito mais lateral do que nos crocodilos modernos.

O alongamento do basiesfenóide dos teleossáurios é carácter indubitavelmente primitivo, contrastando fortemente com o basiesfenóide curto, recuado e voltado para trás, dos eusquianos. Falta nestes o divertículo atrás assinalado (que, aliás, não observámos noutras exemplares além do de Tomar). Impossível ajuizar da sua existência em *Mystriosaurus* do Liásico da Alemanha e de Inglaterra (museus de Lisboa, Paris e Londres) por causa do esmagamento que sofreram. Podemos confirmar a falta em *Pelagosaurus typus*, como verificámos em espécimes excelentes do Liásico da Normandia, tanto os do Museu de Paris como o n.º 32 599 do Museu de Londres (este último, graças ao notável trabalho de preparação com ácido acético executado por A. E. RIXON, pode estudar-se com o pormenor de um crânio actual). Nada semelhante encontrámos em crânios de *Steneosaurus* do Oxfordiano de Peterborough (coleção LEEDS, Museu de Londres), nem tais divertículos cons-

tam, tão-pouco, das excelentes figuras de DESLONGCHAMPS (diversas publicações). É possível que novas pesquisas neste sentido conduzam a resultados interessantes dos pontos de vista anatómico e filogenético.

A estrutura dos canais crânio-quadrados difere significativamente em relação aos eusuquianos (2-s). Tendemos a interpretá-la como adaptação muito perfeita à vida aquática, e mesmo ao mergulho; assim o sugere a separação entre canais crânio-quadrados e auditivos, por garantir protecção mais eficaz contra a pressão exterior dos vasos e dos ramos do nervo facial que atravessam os primeiros. Corroboram tal interpretação o desenvolvimento do sistema de Eustáquio e a presença de pesada armadura dérmica, com numerosas placas ósseas no dorso e no ventre a formar verdadeira carapaça, mais compatível com animais capazes de mergulhar a certa profundidade do que com nadadores de superfície, ágeis e rápidos (caso de *Pelagosaurus*, possível predador de cefalópodes e peixes de vida náutica — vide 2-n).

A grande potência dos músculos responsáveis pelos movimentos da cabeça do *Mystriosaurus* de Tomar é denunciada pela robustez das inserções na face posterior do crânio (2-n, 2-o, 2-p), pelo desenvolvimento enorme das *fenestrae supratemporales* (e, portanto, dos músculos aí alojados), bem como por a epiderme não descer na superfície posterior do crânio: a região considerada ostentava importantes massas musculares que se prolongavam pelo pescoço, devendo este ter considerável espessura no vivo.

A cabeça do crocodilo de Tomar, dotada de grande mobilidade, era capaz de movimentos rápidos, laterais e sagitais; compensava, assim, a relativa lenticidez e falta de agilidade do corpo — inconvenientes de somenos importância se os *Mystriosaurus* estivessem adaptados a mergulhar, procurando alimento perto do fundo, onde o ataque súbito é mais eficaz do que a grande velocidade. Assim parece<sup>1</sup>.

#### 4. DIMENSÕES

Comprimento do crânio, desde o cóndilo occipital à extremidade anterior do rostro (2-3, segundo o esquema de W. LANGSTON [1965, pp. 148-149] . . . . .	> (665) <sup>2</sup>
Largura máxima, medida sobre os <i>quadra</i> (1-1', segundo LANGSTON); foi determinada a metade do lado direito, mais completa, e multiplicada por 2 . . . . .	(196)
Largura máxima ao nível da extremidade anterior das órbitas (4-4') . . . . .	128
Largura mínima do espaço inter-orbital (7-7') . . . . .	55
Comprimento da órbita direita (8-5) . . . . .	76
Largura da órbita direita (13-14) . . . . .	(57)
Largura do crânio ao nível do pilar post-orbital (12-12') . . . . .	158
Comprimento do rosto (5-3) . . . . .	(480)
Altura da região posterior do crânio, desde o bordo do parietal até o nível mais inferior das apófises basiocipitais (figs. 6 e 7) . . . . .	88
Comprimento máximo antero-posterior da abertura supratemporal esquerda (X-X', na fig. 3 do texto) . . . . .	104
Largura máxima transversal da mesma abertura (Y-Y', na fig. 3 do texto) . . . . .	77
Altura do cóndilo occipital (25-25', segundo LANGSTON) . . . . .	24
Diâmetro transversal do mesmo (26-26') . . . . .	25

( ), medidas com menor precisão

La plupart des mesures (celles entre parenthèses sont données avec moins de précision) a été prise en accord avec le schéma proposé par W. LANGSTON [1965, pp. 148-149]; les numéros 2-3, ..., 26-26' sont ceux des points définis dans le même travail. Altura = altura; comprimento = longitude; largura = largeur; esquerdo = gauche; direito = droit; lado = côté; nível = niveau. Toutes les mesures en mm.

<sup>1</sup> Sabe-se, graças a fósseis de Holzmaden, que os *Mystriosaurus* ingeriam seixos [F. & I. WESTPHAL, 1963, fig. 2]. Visto pouco virem a terra (atenda-se à fraqueza dos membros, sobretudo dos anteriores), é de crer atingissem frequentemente o fundo. Aquele hábito permitia triturar no estômago substâncias consistentes, como as conchas de moluscos, o que não seria possível utilizando a dentição, absolutamente inadequada para o efeito. Tais factos não infirmam, antes apoiam, a nossa interpretação.

<sup>2</sup> Todas as medidas estão expressas em mm.

### III — SISTEMÁTICA

#### 1. REFERENCIAS HISTÓRICAS

Quase fora de preferir que os crocodilos do Liásico se não conhecessem de há muito. Desde a primeira comunicação de carácter científico, em 1758, na qual o capitão WILLIAM CHAPMAN deu parte à «Royal Society» de Londres do achado, junto do mar, a meia milha de Whitby (Yorkshire), de ossos de um animal fóssil (o primeiro *Mystriosaurus* conhecido para a Ciência, exemplar histórico conservado no British Museum [Natural History] — n.º R. 1088), contam-se por muitas dezenas as publicações a eles dedicadas, onde os crocodilos do Liásico (e os *Mystriosaurus*, em particular) aparecem sob numerosas designações, baseadas, as mais das vezes, em caracteres secundários ou aleatórios. Surgiu assim vasta sinonímia, de interpretação difícil.

A confusão agravou-se sucessivamente, com intervenções, frequentemente desastradas, de WOOLER, CUVIER, GEOFFROY SAINT-HILAIRE, FAUJAS DE SAINT-FOND, KRÜGER, JAEGER, BRONN, KAUP, SOEMMERING, VON MEYER, KÖNIG, MÜNSTER, GIEBEL, WAGNER, etc. Espírito excessivamente analítico, auto-glorificação — como se o objectivo último dos trabalhos paleontológicos fosse a criação de espécies novas —, relevo conferido indevidamente a variações individuais ou a diferenças devidas à fossilização, eis algumas explicações da profusão de «géneros» e de «espécies» constantes da literatura. Não exageramos ao afirmar que o número de restritivos específicos se aproxima bastante do total dos exemplares conhecidos. Pior, os mesmos nomes foram muitas vezes aplicados em sentidos absolutamente diferentes.

Investigações conduzidas com mais cautela, objectividade e bom senso permitiram, pouco a pouco, esclarecer a situação; lembraremos, a propósito, os nomes de BURMEISTER, QUENSTEDT, OWEN, WINKLER (em cuja memória, datada de 1878, se encontra uma boa exposição crítica dos trabalhos anteriores) e, com relevo especial, os de J. A. EUDES-DESLONGCHAMPS e de seu filho, E. EUDES-DESLONGCHAMPS. Autores recentes ocuparam-se também da sistemática dos crocodilos do Liásico, dando extensas listas de sinónimos que nos dispensamos de repetir [cf. MALZ, 1961; WESTPHAL, 1961, 1962].

#### 2. FAMILIA E GÉNERO

Em suma, há que reconhecer a validade de dois géneros de crocodilos do Liásico superior, *Pelagosaurus* BRONN 1841 [BRONN & KAUP, 1841-43] e *Mystriosaurus* KAUP 1837, pertencendo ambos à família Teleosauridae. Outro género, *Platysuchus*, descrito por F. WESTPHAL [1961] com base num esqueleto de Holzmaden (holótipo de *Mystriosaurus multiscrobiculatus* BERCKHEMER 1929), diferiria de *Mystriosaurus* pelo maior desenvol-

vimento da armadura dérmica (composta por placas de ornamentação mais densa), por ter crânio mais curto, com ossos mais esculpidos à superfície, e pelo reduzido comprimento da cauda. Não nos parece evidente a necessidade da criação deste género, cuja caracterização requere estudo anatómico mais pormenorizado. Dada a sua raridade (um só indivíduo mencionado por WESTPHAL além do holótipo, e mesmo assim com dúvida — cf. WESTPHAL, 1961, pp. 213-215; 1962, pp. 101-105), pode tratar-se de uma variante extrema de *Mystriosaurus*.

Deixemos *Pelagosaurus*, género que comprehende pequenos crocodilos, absolutamente distintos: nenhuma confusão é possível, dada a importância das diferenças osteológicas que os separam do crocodilo de Tomar. De resto, basta o tamanho do fóssil português — superior ao dobro, em dimensões lineares, do máximo observado em crânios no generótipo e espécie única, *P. typus* BRONN — para o afastar, mesmo à primeira vista, do género *Pelagosaurus*. Não podem aceitar-se, portanto, nem a opinião de O. DA VEIGA FERREIRA [1959], segundo a qual pertenceria a este género, nem o ponto de vista idêntico de A. DE LAPPARENT (em carta citada por O. DA VEIGA FERREIRA, *id.*).

Sem dúvida, é dos *Mystriosaurus* que o crocodilo de Tomar mais se aproxima, havendo, salvo variações individuais ou de fossilização, estreita concordância com exemplares típicos. As suas características enquadram-se perfeitamente nas que constam das definições do género dadas por KÄLIN [1955] e por von HUENE [1956], a cujas obras remetemos o leitor interessado.

A validade do género *Mystriosaurus*, porém, tem sido contestada (talvez, em parte, devido a emprego abusivo ou erróneo). Alguns autores, como E. EUDES-DESLONGCHAMPS [1869-70, p. 324], não consideraram necessário manter o nome *Mystriosaurus*, por pensarem que os crocodilos em causa deviam antes incluir-se no género *Steneosaurus*, criado por E. GEOFFROY SAINT-HILAIRE [1825] para os «crocodilos do Havre e de Honfleur» [*loc. cit.*, p. 149]. Assim, era *Steneosaurus* o nome a manter, por aplicação da lei de prioridade, devendo abandonar-se *Mystriosaurus* como sinónimo mais moderno.

Recordemos, contudo, ter sido fundado *Steneosaurus* com base no «crocodilo de Quilly» (Calvados, França) [E. EUDES-DESLONGCHAMPS, 1869-70, pp. 302-304, 328-329], proveniente do «calcário de Caen», que data do Jurássico médio (Batoniano inferior). Ora, se bem que tenhamos presente o estreito parentesco entre os *Steneosaurus* do Jurássico médio e superior e seus prováveis ascendentes liásicos, os *Mystriosaurus*, a distinção é possível e clara:

*Mystriosaurus* (Liásico superior)

- (1) Rosto estreitando gradualmente a partir da região orbital.
- (2) Comprimento máximo das aberturas supra-temporais excedendo moderadamente o comprimento máximo das órbitas.
- (3) *Apertura nasalis interna* subdividida, a meio, pelas pontas medianas dos palatinos [segundo von HUENE, 1956].
- (4) Frontais normalmente separados, bastante desenvolvidos.

*Steneosaurus* (Jurássico médio e superior)

Rosto estreitando mais ou menos bruscamente, contrastando mais, quanto à largura, com a região post-orbital.

Comprimento máximo das aberturas supra-temporais excedendo largamente o das órbitas, às vezes com enorme desproporção.

*Apertura nasalis interna* rodeada pelos palatinos [von HUENE, 1956].

Frontal único (talvez frontais separados, em certos indivíduos — vide o capítulo V, § 1), bastante reduzido.

Há, pois, dois grupos naturais distintos, aos quais se pode conferir (como fizeram KÄLIN, VON HUENE, e outros)<sup>1</sup> valor de géneros, devendo reservar-se o nome de *Steneosaurus* para as formas do Jurássico médio e superior e o de *Mystriosaurus* para as do Liásico. É este, também, o critério que adoptamos.

Há, sem dúvida, semelhanças flagrantes entre aqueles grupos, que não é lícito menosprezar, mas não apagam as diferenças apontadas. Estas, de resto, acentuam-se no decurso do tempo: o generótipo de *Steneosaurus*, o *St. megistorhynchus* de GEOFFROY SAINT-HILAIRE — a julgar pela reconstituição de EUDES-DESLONGCHAMPS [1867, pl. XV], baseada em espécimes fragmentários do Batôniano dos arredores de Caen — difere muito menos dos *Mystriosaurus* liásicos que o seu contemporâneo, *St. larteti*, e do que outros mais recentes, como *St. edwardsi*.

Concluindo, julgamos de utilizar o nome genérico *Mystriosaurus* KAUP 1837 [in BRONN, 1837], clássico na literatura da especialidade, por designar precisamente e sem ambiguidade um grupo de teleossáurios liásicos bem definido. A ele pertence o crocodilo de Tomar.

### 3. ESPÉCIE

A classificação, ao nível de espécie, apresenta alguma dificuldade. O. DA VEIGA FERREIRA, no seu trabalho, cuidou resolver o problema: admitindo *a priori* tratar-se de um *Pelagosaurus* e encontrando diferenças relativamente a *P. typus* (única espécie com a qual estabelece comparação), julgou dever criar novo epíteto específico, designando o crocodilo de Tomar por *Pelagosaurus tomarensis*. Este raciocínio tem, forçosamente, de ser rejeitado, por ser incorrecta a atribuição ao género *Pelagosaurus*.

Considerando, como foi dito, que o fóssil de Tomar é um *Mystriosaurus*, põe-se o problema de saber se há, de facto, diferenças justificativas da criação de uma espécie nova.

Apontámos já o elevado número de «espécies» do género *Mystriosaurus* referidas na bibliografia. Afinal, porém, parecem reduzir-se a uma, *M. bollensis* (JAEGER 1828), que englobaria todos os espécimes do género, tanto da Alemanha (Boll, Holzmaden, Altdorf, Banz, etc.) como os de Whitby, em Inglaterra, que têm sido designados por *M. chapmani* (KÖNIG in BUCKLAND 1836). Este critério impôs-se de há muito, por falta de caracteres distintivos; WINKLER [1878] adoptou-o sem hesitação. Quanto a nós, a observação comparada, lado a lado, do tipo de *M. «chapmani»* (n.º R. 1088, museu de Londres) com exemplares do Liásico alemão (n.º R. 3937 e 21 546, museu de Londres), não pode conduzir a outra conclusão.

Em revisão recente da sistemática dos crocodilos liásicos, F. WESTPHAL [1961, p. 209] incluiu «*Teleosaurus chapmanni* KÖNIG in BUCKLAND 1836» na sinonímia de «*Steneosaurus bollensis*» (= *Mystriosaurus bollensis*). Admitiu, contudo, a existência de mais duas espécies do mesmo género, «*Steneosaurus brevior* BLAKE 1876» e «*Steneosaurus gracilirostris*», que supôs nova. A primeira diferiria de *M. bollensis*, segundo WESTPHAL, por ter rostro mais curto (64 % do comprimento do crânio contra 72 % em *M. bollensis*), mas esta diferença, muito menor do que as variações individuais observadas em crocodilos longírrostros modernos, é irrisória; não chega, *per se*, para caracterizar outra espécie, carecendo-se, para o efeito, de provas mais concludentes, que WESTPHAL não apresentou. Não pode, porém, excluir-se a hipótese de estes fósseis — um pouco mais antigos, pois provêm do Toarciano inferior, zona de *Hildoceras serpentinum* — pertencerem a uma espécie diferente de *Mystriosaurus bollensis*.

<sup>1</sup> Incluindo E. EUDES-DESLONGCHAMPS, que, apesar de anteriores opiniões contrárias, veio a reconhecer categóricamente a validade do género *Mystriosaurus* [1877, 2.ª nota no pé da p. 12, etc.].

A «espécie» *Steneosaurus gracilirostris* foi descrita por F. WESTPHAL [1961] com base num exemplar de Whitby (n.º 14 792, Museu de Londres). As diferenças apontadas por WESTPHAL [1962, p. 78] relativamente a *Mystriosaurus bollensis* são:

- o reduzido comprimento da região intermédia do corpo.
- crânio mais comprido, estreito e alto (67 % do comprimento do tronco, contra 58 %, em média, em *M. bollensis*).
- rostro relativamente mais comprido (77 % do comprimento do crânio, contra 72 % em *M. bollensis*, em média).
- aberturas pré-orbitais arredondadas e três vezes maiores.
- grande comprimento do húmero (72 % do comprimento do fémur contra 62 % em *M. bollensis*).

Concordamos com WESTPHAL ao rejeitar a antiga classificação do exemplar em causa (*Pelagosaurus bronniarti*, segundo DESLONGCHAMPS — cf. LYDEKKER, 1888), considerando-o congenérico de *M. bollensis*. Todavia, forçoso é convir que os argumentos aduzidos em prol da separação de «*Steneosaurus gracilirostris*» não pesam muito. Assim, são destituídas de significado as percentagens envolvendo medidas do tronco e da região posterior do exemplar n.º 14 792 (pequeno comprimento da região intermédia do corpo, redução do fémur relativamente ao húmero); decerto escapou a F. WESTPHAL a observação de R. LYDEKKER [1888, p. 108] a propósito do mesmo, segundo a qual «The tail of another Teleosaurian has been affixed to the specimen, and represented in the figure» (figura de OWEN in British Fossil Reptiles, pl. XV, fig. 1). O holótipo de «*Steneosaurus gracilirostris*» não passa de uma associação composta de dois indivíduos, a porção anterior de um, incluindo a cabeça, com a região caudal de outro, facto que WESTPHAL não parece ter suspeitado, apesar de citar o trabalho de LYDEKKER na sua memória.

Alguns dos argumentos de WESTPHAL fundamentam-se, essencialmente, no grande alongamento da cabeça. Sabe-se, porém, que no decurso do crescimento do crânio dos crocodilos o acréscimo de comprimento passa a ser excedido, a partir de certa idade, pelo acréscimo de largura, ao contrário do que sucede nos estádios juvenis; consequentemente, a cabeça dos animais velhos, embora de maiores dimensões absolutas, é proporcionalmente mais curta e robusta. Deste modo, o resultado a esperar do crescimento de «*Steneosaurus gracilirostris*» seria um crocodilo maior e de cabeça proporcionalmente menos alongada, no qual, portanto, seria maior o comprimento relativo da região intermédia do corpo — previsão esta materializada pelo magnífico exemplar de Whitby referido por CHAPMAN (R. 1088, Museu de Londres), que se admite pertencer a *M. bollensis*, como se disse neste mesmo capítulo.

As diferenças de proporções apontadas por WESTPHAL, traduzidas por percentagens que não excedem 10 %, cabem perfeitamente no quadro das variações individuais.

No respeitante à altura do crânio, parece-nos difícil comparar «*Steneosaurus gracilirostris*» (cujo crânio está pouco deformado) com exemplares de *M. bollensis*, visto (salvo, talvez, algum espécime de Whitby) a quase totalidade ter sofrido esmagamento considerável<sup>1</sup>.

As aberturas pré-orbitais são grandes no holótipo de *St. gracilirostris*, mas, como a região onde se encontram foi afectada por uma fractura importante (junto da qual faltam

<sup>1</sup> A maioria dos *Mystriosaurus* provém das ricas jazidas do Liásico superior da Alemanha, onde os fósseis, quase sem exceção, sofreram deformações importantes.

pedaços de osso), é possível haja destruição parcial da periferia das aberturas, fazendo-as parecer maiores.

Atendendo ao que foi exposto, concluímos não ser válida a espécie «*Steneosaurus gracilirostris*», pelo menos no estado actual dos conhecimentos. É, portanto, sinónima de *Mystriosaurus bollensis*; a confirmação, sob o aspecto das proporções, é fornecida pelos diagramas de F. WESTPHAL [1962, junto da p. 56], visto os exemplares atribuídos a «*St. gracilirostris*» não poderem separar-se claramente dos que WESTPHAL atribuiu a *M. bollensis*, antes parecendo incluirem-se, todos, no mesmo conjunto.

Resta uma só espécie válida, o generótipo *Mystriosaurus bollensis*, para comparar ao crocodilo em estudo. Da comparação resulta, com evidência, serem muito semelhantes ao de Tomar os exemplares por nós observados (museus de Lisboa, Londres e Paris), embora nos cumpra exprimir alguma reserva atendendo à deformação dos fósseis alemães e aos estragos sofridos pelos de Whitby. Não foi possível assinalar qualquer diferença importante quanto à forma, estrutura e proporções; posto que não tivéssemos reencontrado o divertículo vizinho do bordo posterior da abertura nasal interna, nada permite asseverar a sua presença ou ausência, tão frágil é aquela estrutura. Nada autoriza a supor, porém, que uma eventual diferença quanto a este carácter justifique, por si só, a separação de espécies.

#### 4. CONCLUSÕES

O crocodilo de Tomar pertence ao género *Mystriosaurus* KAUP 1837. Não foi possível encontrar diferenças justificativas da distinção de nova espécie, relativamente ao generótipo (e única espécie válida, no estado actual dos conhecimentos) *M. bollensis* (JAEGER 1828).

Até mais ver, portanto, é à espécie de JAEGER que atribuiremos o crocodilo de Tomar. Ser-nos-ia grato manter o epíteto *tomarensis*, tão bem escolhido por O. DA VEIGA FERREIRA, mas não o podemos fazer por falta de argumentos probantes.

A sinonímia indicada por WESTPHAL [1962], devem acrescentar-se:

- ? *Steneosaurus brevior* BLAKE 1876 (pode, talvez, ser válida)
- Mystriosaurus bollensis* (JAEGER), citado por KÄLIN, 1955, p. 731
- Pelagosaurus tomarensis* O. DA VEIGA FERREIRA 1959
- Steneosaurus bollensis* (JAEGER 1828), F. WESTPHAL, 1961
- Steneosaurus gracilirostris* F. WESTPHAL 1961, p. 211
- Cf. *Mystriosaurus bollensis* (JAEGER), M. TELLES ANTUNES, 1966

A espécie *Mystriosaurus bollensis*, abundantemente representada no Toarciano da Alemanha e da Inglaterra, atingiu o topo deste andar (senão mesmo a base do Aaleniano), como prova o fóssil português. Conquanto relativamente breve o intervalo de tempo em que se conhece, é vasta a distribuição geográfica de *Mystriosaurus bollensis*, como aliás seria de esperar em animais marinhos, com grandes possibilidades de deslocação. Este facto torna ainda mais verosímil a hipótese de existir uma só espécie, compreendendo, quando muito, variedades locais pouco diferentes entre si.

#### IV — DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E ESTRATIGRÁFICA

As jazidas mais importantes são as do Liásico superior da Alemanha e de Inglaterra; o leitor interessado encontrará referências pormenorizadas na memória de F. WESTPHAL [1962, pp. 105-110]. Dentre as primeiras destacam-se as da Suábia (Württemberg): Boll, Holzmaden e outras localidades próximas de Göppingen, Kircheim, Nürtingen e Metzingen, povoações sitas entre Stuttgart e Ulm. Materiais de importância provém, igualmente, da Francónia (Altdorf e Neumarkt, a SE de Nuremberga; Bayreuth; Banz, a SW de Coburg). Em todos os jazigos, os crocodilos foram encontrados em camadas pertencentes ao Lias ε (classificação usada localmente), os «Posidonienschiefer», de idade toarciana.

Em Inglaterra, na região costeira próxima de Whitby (Yorkshire), apareceram belos exemplares. Os mais antigos provêm da «Jet rock series» (zona de *Hildoceras serpentinum*, Toarciano inferior); é o caso de *Mystriosaurus «brevior»*, já citado. A maior parte dos teleossáurios de Whitby, porém, foi encontrada na «Alum shale series», sensivelmente contemporânea das jazidas alemãs (zona de *Hildoceras bifrons*, Toarciano médio).

Segundo E. EUDES-DESLONGCHAMPS [1877], no Liásico superior da Normandia («argiles à Posidonomes» — «marnes infra-oolitiques», ou, melhor, nos nódulos calcários de La Caine, Calvados) foram recolhidos alguns restos atribuíveis, possivelmente, a *Mystriosaurus*. Denominados *Steneosaurus opites* por E. EUDES-DESLONGCHAMPS [E. E.-DESL., 1867, pp. 137, 201], atribuiu-os o mesmo autor, em 1877, a *Pelagosaurus bronniarti* (KAUP), sinônimo de *Mystriosaurus gracilirostris* (WESTPHAL) e, portanto, de *M. bollensis*. As jazidas dos nódulos calcários da Normandia merecem notoriedade, antes, pelos excelentes exemplares de *Pelagosaurus typus* aí encontrados.

Finalmente, encerramos este capítulo sumário — em que apenas nos interessou considerar os casos mais importantes — com breves alusões ao crocodilo de Tomar, ao qual nos referimos circunstancialmente (capítulo I) no respeitante à localização e à estratigrafia. Provém de camadas de calcário exploradas na vizinhança daquela cidade, atribuíveis ao Toarciano superior ou, talvez, ao Aaleniano basal.

A carta anexa (fig. 8) é um ensaio de reconstituição paleogeográfica referente ao Liásico superior, onde estão assinaladas, aproximadamente, as regiões onde se situam as principais jazidas de *Mystriosaurus*. Nela se vêem representados os braços de mar que então ligavam a fossa portuguesa (limitada pelo Maciço Hespérico e, a ocidente, por outro maciço hercínico, representado actualmente pelas Berlengas e Farilhões) aos mares epicontinentais que cobriam boa parte das áreas onde hoje existe a Europa central e ocidental.

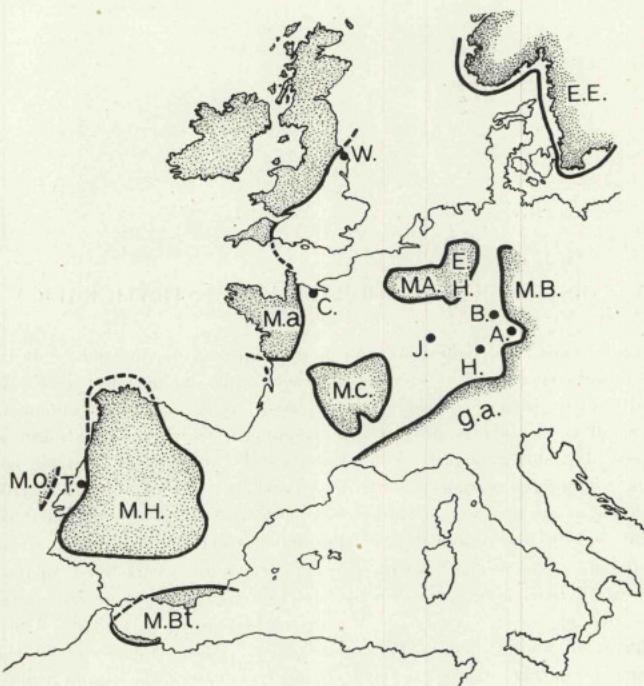


Fig. 8 — Representação paleogeográfica esquemática das regiões onde hoje se situa a Europa central-occidental, no Liasico superior. A ponteado, as áreas emersas. Indicam-se também as principais localidades referidas no texto.

Abreviaturas: *localidades*, A., Altdorf; B., Bayreuth; C., Caen; H., Holzmaden; J., Jeandelaincourt; T., Tomar; W., Whitby; *maciços emersos*, E.E., escudo escandinavo; M.a., maciço armoricano; M.A.E.H., maciços das Ardenas, Eifel e Hunsrück (maciço da Renânia); M.B., maciço da Boémia; M.Bt., maciço bético; M.c., maciço central francês; M.H., maciço hespérico; M.O., maciço ocidental português; g.a., geossinclinal alpino.

Représentation paleogéographique (schéma) des régions référencées dans le texte, au Lias supérieur. Pointillés: aires émergées. Sont indiquées aussi les localités principales.

M. TELLES ANTUNES, des.

## V — OBSERVAÇÕES SOBRE ALGUNS CARACTERES ARCAICOS DOS CROCODILOS, A PROPÓSITO DO MESOSUQUIANO DE TOMAR. A ORIGEM DOS CROCODILIA

Característica geral dos crocodilos é a robustez do crânio, totalmente acinético por fusão e ossificação completa de vários dos seus elementos. O reforço do crânio traduz-se, nomeadamente, pela redução das aberturas pré-orbitais (que desaparecem na maioria dos casos) e pela soldadura precoce dos frontais, cuja fusão, nos crocodilos actuais, se efectua no decurso do desenvolvimento embrionário.

As características referidas opõe-se às dos tecodontes triásicos, entre os quais, segundo tudo leva a crer, se encontram os antepassados dos crocodilos; naqueles, efectivamente, há sempre *fenestrae paeorbitalis* e frontais separados. Estes caracteres — verdadeiros vestígios herdados dos tecodontes — mantêm-se nos crocodilos arcaicos, ainda que menos em evidência. Não suscitaram, porém, a atenção que merecem.

Assim, sem referências bibliográficas, foi com surpresa que verificámos existir, no crânio de Tomar, uma sutura inter-frontal absolutamente nítida, observável dorsal —, ventralmente e em secção.

### 1. A SEPARAÇÃO DOS FRONTAIS

Ao contrário da generalidade dos Archosauria, nos crocodilos eusuquianos<sup>1</sup> e sebesuquianos (assim como na maioria dos mesosuquianos) o frontal é único. Provém, como outros ossos de membrana (nasais e pré-frontais, por exemplo), de um par de esboços situados de cada lado do septo inter-orbital, imediatamente acima do *planum supraseptale* [SHIINO, 1914, citado também por DE BEER, 1937, p. 267, est. 93, figs. 2-3; cf. a fig. 9 do texto presente]. Nos crocodilos recentes, os dois frontais elementares expandem-se medialmente de modo a cobrirem a cavidade craniana, fundindo-se muito cedo — antes, ainda, da eclosão — num osso único sem vestígios de sutura. Assim sucede, nomeadamente, em *Crocodylus biporatus*, como mostrou SHIINO.

<sup>1</sup> Há sutura inter-frontal no eusuquiano eocénico *Pristichampsus rollinati* (GRAY), como indica, embora com dúvida, D. E. BERG [1966, fig. 8]. Veja-se também a est. VII de O. KUHN [1938], respeitante à mesma espécie, que, aliás, é aberrante sob vários aspectos. O Dr. Berg teve a amabilidade de nos enviar fotografias de um crânio (n.º 10 128, col. Mus. Haale) do Luteciano de Geiseltal (Alemanha Oriental), onde a sutura é evidente.

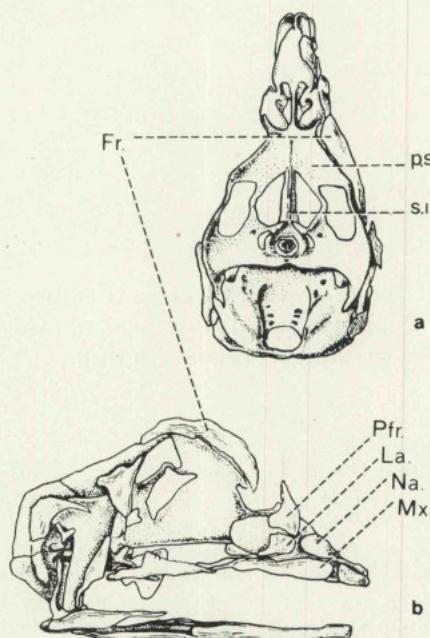


Fig. 9 — Chondrocranium de *Crocodylus biporcatus* com 13 mm de comprimento craniano [segundo SHINO, 1914]; a, vista dorsal; b, vista lateral direita.

Abreviaturas: La., esboço do lacrimal; Mx., idem do maxilar; Na., idem do nasal; Pfr., idem do pré-frontal; p.s., planum suprareptale; s.i., septum interorbitale.

*Chondr. de Croc. biporcatus* avec 13 mm de longueur crânienne; a, vue dorsale; b, vue latérale droite. Sont indiquées les ébauches de quelques os, le *pl. suprareptale* et le *s. interorbitale*.

M. TELLES ANTUNES, des.

Havendo separação dos frontais nos tecodontes triálicos, era de esperar esta persistisse nos crocodilos mais antigos, os protosuquianos, pois, apesar de terem adquirido as estruturas fundamentais dos Crocodilia, restam em estado que é lícito reputar primitivo. De facto, a separação existe tanto em *Protosuchus* como em *Notochampsia* (onde é possível observá-la, sem embargo de o estado de conservação ser bastante deficiente — cf. COLBERT & MOOK, 1951, pp. 169-171, fig. 18). (Vide a fig. 10).

Tal característica é, sem dúvida, primitiva. Por conseguinte, surpreende o facto de ninguém lhe ter reconhecido importância, mesmo em trabalhos excelentes como o de COLBERT & MOOK (no qual os autores citados aludem sempre ao frontal no singular, sem referirem a separação mesmo quando tratam dos caracteres herdados dos tecodontes — pp. 169 e seguintes —; isto apesar de as suas próprias figuras serem bem significativas a tal respeito).

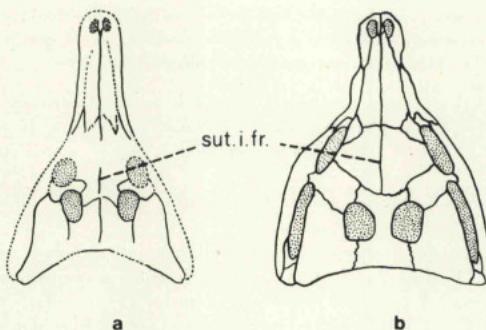


Fig. 10 — Vista dorsal, muito reduzida, de crânios de crocodilos protosuquianos, *Notochampsia istedana* BROOM (a) e *Protosuchus richardsoni* (BROWN) (b), segundo COLBERT & MOOK [1951, fig. 18]. Notar a sutura inter-frontal (sut.i.fr.).

Vue dorsale très réduite de crânes de crocodiles protosuchiens, montrant la suture inter-frontale.

M. TELLES ANTUNES, des.

Entre os crocodilos, a separação dos frontais não é exclusiva dos protosuquianos, existindo, igualmente, em mesosuquianos do Liásico superior (que, sob vários aspectos, são verdadeiramente arcaicos) e mesmo noutros mais modernos. Nos mesosuquianos liásicos, porém, nem sempre a sutura inter-frontal é tão nítida como no espécime de Tomar, devendo notar-se, neste caso, que tal dispositivo nada tem a ver com idade juvenil (suposta por O. DA VEIGA FERREIRA [1959]) — trata-se de indivíduo adulto, de grandes dimensões. Seria caso isolado, patológico, ou anormal? Não o cremos, pois encontrámos separação dos frontais em todos os *Mystriosaurus bollensis*, por nós examinados, onde a região frontal está suficientemente conservada:

- Esqueleto proveniente de Boll, Württemberg, do Museu da Universidade de Lisboa.
- Esqueleto de Holzmaden, Württemberg, exposto na galeria de Paleontologia do «Muséum National d'Histoire Naturelle» de Paris (n.º de catálogo 1885-28, etiquetado «*Mystriosaurus laurillardii*»).
- Outro esqueleto de Holzmaden, coleção HAUFF, n.º R. 3937 do «British Museum (Natural History)», Londres.
- Esqueleto n.º R. 1088, «British Museum», de Whitby, Yorkshire.
- Outro exemplar<sup>1</sup>, da mesma proveniência, n.º 14 792 do «British Museum»; etiquetado como *Pelagosaurus bronniarti*, é o tipo de *Steneosaurus gracilirostris* WESTPHAL 1961.

O esmagamento, e a cor semelhante dos ossos e da ganga devem explicar a falta de observações sobre a separação dos frontais.

A sutura inter-frontal encontra-se também no género *Pelagosaurus*, como se vê no crânio de *P. typus* n.º 32 599 do Museu de Londres (encontrado no Liásico superior d'Amaye-sur-Orne, Calvados, França). Esta sutura, no exemplar referido, é menos aparente do que nos *Mystriosaurus*, e só a excelente preparação efectuada por A. E. RIXON veio permitir observá-la na face ventral.

<sup>1</sup> Montagem composta de partes de dois indivíduos. Veja-se o capítulo III, parágrafo 3.

Os *Steneosaurus* do Jurássico médio e superior, apesar das semelhanças estreitas em relação aos *Mystriosaurus*, não parecem ostentar a separação dos frontais no estado adulto (pelo menos certas espécies). Apesar das deficiências do material que pudemos observar e da falta de referências bibliográficas, parece-nos possível concluir:

- a presença de sutura é possível no crânio de jovem *Steneosaurus* sp. da «Oxford clay» (coleção da Universidade de Tübingen) representado por AUER [1909]. O frontal apresenta uma fractura sagital que sugere a existência de sutura mediana.
- a sutura deve faltar no grande *Steneosaurus heberti* do Museu de Paris, cujo frontal não mostra quaisquer vestígios.
- Há separação dos frontais nalguns adultos, a julgar pelas figuras de ANDREWS [1913, pl. V, fig. 2; pl. VI, fig. 1] referentes a *Steneosaurus leedsi* e a *St. durobrivensis*. As suturas estão perfeitamente assinaladas, embora ANDREWS declare [*id.*, p. 86] estarem os frontais representados por um só osso, como é habitual no grupo (emprega o termo «frontais», sempre no plural). Outro crânio da «Oxford clay», teria frontal único (pl. VII, fig. 1); atribuído por ANDREWS a *St. obtusidens*, pertence a um indivíduo de grandes dimensões (116 cm de comprimento do crânio, contra 74 cm no tipo de *St. durobrivensis*). Verificámos, ulteriormente, que os vários crânios de *Steneosaurus* da coleção LEEDS (Museu de Londres), provenientes do Oxfordiano de Peterborough, estão muito deformados, senão completamente esmagados. A região frontal apresenta amiúde fracturas sagitais, comprovando a sua fragilidade; é bem possível a existência de sutura inter-frontal, mas, dada a má conservação, não deixamos de exprimir alguma dúvida.

Em suma, há separação dos frontais na maior parte dos *Mystriosaurus*, mesmo nos velhos. Ao contrário, é mais acentuada a tendência para a fusão em *Pelagosaurus*<sup>1</sup> e em *Steneosaurus*. Neste género, a maioria dos adultos teria frontal único, mantendo-se separação apenas em jovens, circunstância que os aproxima dos crocodilos mais evoluídos.

De resto, a tendência para a fusão dos frontais elementares (completamente realizada nos crocodilos de tipo moderno) existe, em menor grau, por exemplo nos lacrimais e nos maxilares: às suturas largas dos *Mystriosaurus* sucede uma justaposição mais apertada, embora a fusão daqueles ossos quase nunca se verifique (é conhecida, porém, nos eusquianos actuais, em indivíduos muito velhos).

## 2. ABERTURAS PRÉ-ORBITAIS

As aberturas pré-orbitais existem na generalidade dos Archosauria, nomeadamente nos tecodontes, dinossáurios e pterossáurios. Só os crocodilos constituem exceção, pois as ditas aberturas apenas estão presentes em certas formas arcaicas (alguns mesosuquianos).

Por estranho que pareça, as *fenestrae paeorbitales* são desconhecidas nos crocodilos mais antigos, os protosuquianos. Não pode afirmar-se, contudo, que não existam, dada a conservação deficiente dos exemplares. Em *Protosuchus richardsoni* (Triáxico final ou Jurássico inferior de Arizona, Estados Unidos), a região pré-orbitária do crânio do holótipo, figurado por COLBERT & MOOK [1951, pl. 12, fig. 1], demasiado estalada, não autoriza conclusões seguras; a presença das aberturas referidas não parece impossível, aten-

<sup>1</sup> Mesmo no crânio de *Pelagosaurus typus* atrás referido (n.º 32 599, British Museum) onde há sutura, o conjunto dos dois frontais está praticamente fundido.

dendo a que há espaços sem osso adiante das órbitas. Lembramos, no entanto, as reiteradas afirmações de COLBERT & MOOK [*loc. cit.*], segundo as quais faltariam em *Protosuchus* as *fenestrae paeorbitales*. Assim sucederia, igualmente, em *Notochampsia istedana* BROOM, protosuquiano da série Stormberg da África do Sul (Triásico superior a Jurássico inferior). Uma vez mais, a conservação do crânio, tão deficiente, impossibilita opinião segura. É verdadeiramente arriscado basear-se num exemplar reduzido a «impressions of the undersides of most of the upper bones of the skull...» [BROOM, 1904, p. 582] e «too imperfectly preserved to show what are the relations to the already known families, ...» [BROOM, *ibid.*]. Deve compreender-se, aliás, que a suposição da falta de aberturas pré-orbitais nos protosuquianos seria tentadora para quem (decerto com toda a razão) pretendesse demonstrar que *Protosuchus* e *Notochampsia* são verdadeiros crocodilos, visto aquela ausência os afastar, indubitavelmente, dos tecodontes. Acrescentaremos que, mesmo no caso de as aberturas pré-orbitais existirem nos protosuquianos, elas seriam certamente reduzidas, o que representa especialização nítidamente crocodiliana [COLBERT & MOOK, 1951, p. 159].

As *fenestrae paeorbitales* mantêm-se em certos mesosuquianos no estado vestigial, devendo ser consideradas estruturas primitivas e não formações secundárias, como supõe KÄLIN [1955, p. 699]. Encontram-se, nomeadamente, em *Mycterosuchus*, *Teleosaurus*, *Pelagosaurus* e *Mystriosaurus*. Embora existam nos descendentes destes últimos (os *Steneosaurus* do Jurássico médio e superior) são, em regra, proporcionalmente mais reduzidas. Pode afirmar-se, portanto, que a presença de aberturas pré-orbitais é constante na mórvore dos teleossáurios.

Além destes, poucos mesosuquianos possuem aberturas pré-orbitais. Exemplos, os curiosos notosuquianos do Cretácico da América do Sul, onde são bastante desenvolvidas, e alguns *Metriorhynchus* [ANDREWS, 1913, figs. 56-57 do texto]. Faltam nos eusuquianos, mesmo por altura da eclosão, só se encontrando em embriões muito atrasados: no estádio de 13 mm de comprimento, o *chondrocranium* de *Crocodylus biporcatus* apresenta espaços livres de cartilagem entre os esboços dos lacrimais e dos maxilares, limitados à frente pelos nasais e, medialmente, pelas paredes das cápsulas nasais [SHINO, 1914; DE BEER, 1937, pl. 93, fig. 2; *id.*, p. 267 — cf. também a fig. 9]. Estes espaços fecham-se rapidamente no decurso da ossificação.

### 3. CONCLUSÕES. A ORIGEM DOS CROCODILOS

Os mesosuquianos marinhos aparecem súbitamente, pela primeira vez, no Liásico médio de Jeandelaincourt, França oriental — Domeriano, zona de *Amaltheus margaritatus* —; foi aí assinalada a presença de *Pelagosaurus* [VON HUENE & MAUBEUGE, 1952]. Seguem-se, cronologicamente, os *Mystriosaurus* da «Jet Rock series» de Whitby (Toarciano inferior) e, no Toarciano médio, os *Mystriosaurus* e *Pelagosaurus* das jazidas alemãs e francesas, bem como da «Alum shale series» de Whitby. O *Mystriosaurus* de Tomar é pouco mais moderno (Toarciano superior ou Aaleniano basal).

No Liásico superior a generalidade dos teleossáurios apresentava caracteres anátomicos muito primitivos, que se apagaram gradualmente, praticamente desaparecendo nos *Steneosaurus*.

A separação dos frontais mostra que os teleossáurios liásicos se encontravam em estádio evolutivo ainda próximo dos tecodontes, o que é comprovado pela persistência de aberturas pré-orbitais. A origem dos crocodilos parece situar-se, indubitavelmente, em tecodontes, conforme supõe BROOM [1927], e, dentro destes, nos Sphenosucoidea [cf. R. HOFFSTETTER, 1955, pp. 679-681].

Porém, ao invés das concepções de KÄLIN [1955, p. 719, esquema] — que filiava todos os crocodilos, a partir de Liásico, nos protosuquídeos — impõe-se a ideia de a ori-

gem ser polifilética; efectivamente, é difícil admitir que, em muito menos de 20 milhões de anos (intervalo que medeia entre o aparecimento dos protosuquianos — Triásico superior ou Liásico inferior — e o dos mesosuquianos marinhos — Liásico médio —)<sup>1</sup> possam ter tido lugar modificações anatómicas tão importantes no sentido de adaptação, aliás bastante perfeita, à vida aquática.

Excepto se houve evolução muito acelerada, verdadeiramente taquitélica, com modificações notáveis no sentido da longirostria (e outros) em prazo breve, lógico é admitir que os mesosuquianos marinhos não descendem dos protosuquianos.

É semelhante a conclusão de F. WESTPHAL [1962, pp. 112-113], baseada na falta de aberturas pré-orbitais nos protosuquianos; estes não poderiam originar formas, como os teleossáurios, que as possuem. (Cumpre-nos recordar, como atrás foi dito, haver motivo para dúvida acerca da presença ou ausência de *fenestrae paeorbitalis* nos protosuquianos).

Acresce, a reforçar a hipótese de origem polifilética, o facto de existirem, no Liásico superior, géneros absolutamente distintos (*Mystriosaurus*, *Pelagosaurus*), o que presupõe processo evolutivo preliminar assaz longo.

Outro aspecto a destacar, a ausência de crocodilos nas ricas jazidas de vertebrados marinhos do Liásico inferior, como a de Lyme Regis (Inglaterra do Sul). Assim, é de pensar que o processo evolutivo conducente aos teleossáurios se tenha desenrolado em meio não-marinho (lacustre ou fluvial), talvez noutras partes do Globo.

**CONCLUINDO:** tanto quanto pode julgar-se no estado actual dos conhecimentos, os teleossáurios liásicos descendem quer de outros crocodilos — mas não dos protosuquianos —, quer de outros tecodontes, possivelmente adaptados já à vida aquática. Evoluindo inicialmente em meio não-marinho, os caracteres adaptativos que adquiriram permitiram-lhes aproveitar as excelentes condições de expansão criadas pelas transgressões do Liásico, em consequência das quais se estabeleceram vastos mares epicontinentais onde dispunham de alimento abundante. Os Crocodilia são, muito provavelmente, um grupo polifilético.

---

<sup>1</sup> Segundo conclusões do Simpósio HOLMES de geocronologia [1964], o limite Triásico-Liásico situa-se, aproximadamente, entre - 190 e - 195 MA; o limite entre o Liásico e o Dogger data de - 172 MA.

## RESUMO

Estuda-se um crocodilo mesosuquiano do Liásico superior de Tomar, pertencente ao Museu Mineralógico e Geológico da Universidade de Lisboa — peça de grande importância por permitir descrição anatómica pormenorizada, contrariamente aos exemplares das célebres jazidas liásicas da Alemanha e de Inglaterra. Após sumárias referências de SAUVAGE [1897-1898] e de CHOFFAT [1908], permaneceu esquecido até 1959, data de breve nota de O. DA VEIGA FERREIRA.

O crocodilo de Tomar contribui para o conhecimento dos primeiros mesosuquianos, bem como da evolução inicial do grupo.

## I — LOCALIZAÇÃO — ESTRATIGRAFIA — ECOLOGIA

Provém de uma exploração de calcário próxima da povoação de Pedreira (Tomar). Parece corresponder, em idade, ou ao final do Toarciano (zona com *Hammatocephalus*), ou à base do Aaleniano (zona com *Dumortieria*), ou ainda — com probabilidade muito menor — à zona que sucede à de *Dumortieria* (zona com *Pleydellia aalensis*), sem haver certeza por persistir imprecisão quanto ao local e camada onde a coleita teve lugar.

Calcários semelhantes à ganga, expostos na pedreira da Fonte Quente (Tomar), contêm lamenibrâquios braquiópodes (como *Rhynchonella cynocephala*) em profusão. Foi registada a presença de vegetais terrestres carreados.

Os depósitos aludidos devem ter-se formado em mar pouco profundo, agitado, de temperatura assaz elevada, mediante acumulação de vasas calcárias, de restos orgânicos e de detritos muito finos. Esporadicamente, as correntes arrastavam do largo algum amonóide, mas, a bem dizer, faltavam quase por completo os organismos tipicamente pelágicos. Trata-se de facies de bordadura relacionada com a proximidade da costa oriental do braço de mar então existente entre dois maciços hercínicos, o Maçijo Hespérico e outro, a poente, de que as Berlengas e Farilhões são testemunhos.

Neste ambiente viviam peixes malacófagos (*Coelodus*, *Asteracanthus*) e répteis marinhos, predadores daqueles. O *Mystriosaurus* de Tomar nutria-se essencialmente de peixes e céfalópodes, capturando-os por meio de rápidos movimentos da cabeça (cuja extraordinária agilidade compensava a mobilidade reduzida do resto do corpo, envolvido por pesada armadura dérmica).

Bem adaptados ao mergulho, protegidos dos choques contra as rochas pela couraça que os revestia, procuravam alimento junto dos fundos, exuberantemente povoados, onde interessava mais o ataque súbito do que a grande velocidade. Arcaicos sob certos aspectos, possuíam caracteres que lhes permitiram adaptação perfeita ao ambiente.

## II — DESCRIÇÃO ANATÓMICA

### 1. MORFOLOGIA GERAL. ABERTURAS CRANIANAS

Comprimento da região pré-orbitária excedendo largamente o da região órbito-temporal, como em muitos teleossáurios. Rosto muito longo, estreito, alargando-se gradualmente até o nível das extremidades posteriores das órbitas; bordos quase paralelos a partir daí. A expansão gradual é a dos *Mystriosaurus*, diferindo de *Teleosaurus* e *Steneosaurus*. Pequena altura craniana.

1-a) *FENESTRAE PRAEORBITALES*

Faltam na maioria dos crocodilos (carácter arcaico). No de Tomar, são limitadas pelos nais e pelos maxilares; prolongam-se, de cada lado, por um canal que atravessa a parede do crânio. (Referências mais pormenorizadas adiante).

1-b) *ORBITAE*

Orientadas oblíquamente, nem para cima, nem para os lados. Discute-se o valor sistemático e filogenético da orientação das órbitas dos teleossáurios.

1-c) *FENESTRAE SUPRATEMPORALES*

Grandes e alongadas, excedem largamente o tamanho das órbitas, embora sem a desproporção enorme da maioria dos *Steneosaurus* (comprimento da ordem de vez e meia o diâmetro máximo). O desenvolvimento considerável traduz o dos músculos temporais.

1-d) *FENESTRAE INFRATEMPORALES*

São baixas e compridas. Os limites inferiores não podem determinar-se exactamente.

1-e) *FENESTRAE POST-TEMPORALES*

São pouco visíveis.

1-f) *FENESTRAE PALATINAE*

Incompletos os seus limites; não parecem diferir, significativamente, das de outros teleossáurios.

1-g) *APERTURA NASALIS INTERNA*

É alongada, piriforme (com vértice anterior), de bordo posterior arredondado. Há diferença morfológica relativamente a *Teleosaurus* e, em menor grau, a certos *Steneosaurus*.

## 2. OSSOS DO CRÂNIO. OBSERVAÇÕES SOBRE A DISTRIBUIÇÃO DOS VASOS E NERVOS CRANIANOS, E SOBRE A MUSCULATURA CEFÁLICA

2-a) *PRAEMAXILLARIA* (Pmx)

Apenas estão representados por alguns restos.

2-b) *MAXILLARIA* (Mx)

Quase completos, são muito alongados. Ornamentação superficial fraca. Superfície atravessada por numerosos orifícios, particularmente importantes os dos bordos laterais.

Há 43 dentes em cada maxilar, finos, agudos, fracamente estriados, implantados verticalmente (diferença de *Teleosaurus*); comprimento do único dente completo, da ponta ao nível do alvéolo, 25 mm. A maioria dos dentes caiu antes da fossilização; outros devem ter tombado *ante-mortem*, no decurso do processo de substituição dentária, encontrando-se dentes de substituição em certos alvéolos.

2-c) *LACRIMALIA* (La)

São alongados. Superfície pouco ornamentada, com reduzido número de *foramina nutrientia*, um dos quais, particularmente importante, se situa atrás da abertura pré-orbital.

2-d) *NASALIA* (Na)

Separados por larga sutura, são fortemente abaulados e de secção arredondada na parte posterior.

2-e) *PRAEFONTALIA* (Pfr)

Pouco desenvolvidos, têm contorno triangular. Superfície externa deprimida.

2-f) *FRONTALIA* (Fr)

Importante a presença de dois frontais independentes, separados por larga sutura (veja-se adiante).

Em vista ventral observa-se o *tractus olfactorius*.

2-g) *JUGALIA* (Ju)

Estão mutilados, embora a reconstituição seja possível.

2-h) *POSTORBITALIA* (Pob)

Alongados e pouco espessos, é possível reconhecer quase por completo os seus limites. Ornamentação fraca.

2-i) *PARIETALE* (Pa)

Limita, de cada lado, parte de uma depressão transversal alongada, de fundo plano, onde abre a extremidade medial do canal crânio-quadrado (também limitada pelo proótico, quadrado e escamosal). Há depressões semelhantes noutros teleossáurios e em crocodilos longirrostros actuais; parece tratar-se de fenómeno de convergência.

2-j) *SQUAMOSA* (Sq)

Alongados, pouco robustos, com processos transversais de bordos superiores muito finos. Ornamentação fraca.

2-l) *LATEROSPHENOSA* (Lsph)

Exibem os orifícios de saída dos nervos III, IV e V, cuja posição não difere, sensivelmente, da dos crocodilos de tipo moderno.

2-m) *PROOTICA* (Pro)

Além das faces externas (que, em cima, concorrem para limitar as depressões de fundo plano referidas – vide 2-i –), podem observar-se, através do *foramen magnum*, as paredes das cápsulas óticas.

2-n) *SUPRAOCCIPITALE* (Soc)

Tem grande extensão inferior na superfície occipital, atingindo o *foramen magnum*. Superfície posterior deprimida, salvo nos bordos e no meio, onde há cristas acentuadas que denunciam o reforço da musculatura aí inserida. Este aspecto é semelhante ao de *Steneosaurus heberti*; o menor desenvolvimento das inserções musculares em *Pelagosaurus typus* indica menor potência muscular e, provavelmente, menor rapidez de movimentos da cabeça.

2-o) *EXOCCIPITALIA* (Eoc)

Superfície externa desprovida de ornamentação; o limite da epiderme, portanto, não atravessa os exoccipitais, o que se relaciona com o extraordinário desenvolvimento das massas musculares da região posterior da cabeça e do pescoço (veja-se o texto, a respeito da musculatura e das aberturas cranianas posteriores).

2-p) *BASIOCCIPITALE* (Boc)

Exibe o *foramen intertympanicum* e os orifícios dos canais laterais de Eustáquio. Notável o desenvolvimento das apófises basioccipitais, normal em crocodilos longirrostros, onde é grande a potência dos músculos ventrais da região posterior do crânio.

2-q) *BASISPHENOSUM* (Bsp)

Limita um divertículo sagital (aberto, à frente, na região pôsterior-inferior das narinas internas) desconhecido noutros crocodilos. Discute-se o seu significado, bem como o do desenvolvimento do sistema de Eustáquio, talvez relacionado com adaptação ao mergulho.

2-r) *QUADRATOJUGALIA* (Qj)

Pouco desenvolvidos, finos e frágeis. Restam fragmentos incaracterísticos.

## 2-s) QUADRATA (Q)

Presta-se atenção especial à estrutura dos canais crânio-quadrados, diferente da dos eusuquianos.

## 3. NOTAS SOBRE O SISTEMA NERVOSO CENTRAL, O APARELHO CIRCULATÓRIO E A MUSCULATURA CEFÁLICA. COMPARAÇÃO COM OS EUSSUQUIANOS. CARACTERES ADAPTATIVOS

Referem-se, em especial, caracteres a que pouca atenção tem sido prestada, apesar de importantes; alguns não foram descritos precedentemente. Exemplos, o divertículo do basiesfenóide e o aspecto peculiar dos canais crânio-quadrados. Os orifícios maiores, dentre os correspondentes aos nervos IX, X, XI e XII<sub>1</sub>, estão muito mais afastados do *foramen magnum* e dos orifícios do XII<sub>2</sub> do que nos eusuquianos; assim, alguns dos nervos cranianos têm percurso muito mais lateral no crocodilo de Tomar e noutros teleossáurios.

Há diferença considerável quanto à estrutura do canal crânio-quadrado, traduzindo possível adaptação ao mergulho, que outros factos fazem igualmente supor. A cabeça, dotada de poderosa musculatura capaz de assegurar-lhe grande mobilidade, compensava, por isso, a lentidão do corpo — inconveniente menor se o animal estivesse adaptado a mergulhar, procurando alimento perto do fundo, onde o ataque súbito é mais eficaz do que a grande velocidade.

## III — POSIÇÃO SISTEMÁTICA

Após breve introdução histórica e de indicações sumárias sobre a sistemática dos crocodilos liáscicos, retém-se, como géneros válidos da família Teleosauridae, *Pelagosaurus* BRONN 1841 e *Myriostaurus* KAUP 1837, não tendo sido considerado o género *Platysuchus* WESTPHAL 1961. Tem de rejeitar-se a atribuição do fóssil de Tomar a *Pelagosaurus* [VEIGA FERREIRA, 1959], por existirem importantes diferenças anatómicas, absolutamente conclusivas. Aproxima-se, sem dúvida, dos *Myriostaurus*.

Considera-se válido o género *Myriostaurus*, como VON HUENE [1956] e KÄLIN [1955]. Não parecem de aceitar opiniões, como a de F. WESTPHAL [1961, 1962], tendentes a considerar *Myriostaurus* sinónimo de *Steneosaurus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE 1825; assim seria se não houvesse motivo para manter dois géneros distintos, o que não é o caso (veja-se o texto).

Afastando-se o crocodilo de Tomar do género *Pelagosaurus*, é inadmissível a criação da espécie *P. tomensis* VEIGA FERREIRA 1959, estabelecida únicamente por comparação com o generotípo *P. typus*. Importa a comparação com outros *Myriostaurus*, tentámos, atendendo à bibliografia e por observação directa de exemplares do Liásico da Alemanha e Inglaterra, verificar quais as espécies válidas; estas são *M. bollensis* (JAEGER 1828) e, com dúvida, *M. brevior* (BLAKE 1876) (que se afasta sensivelmente do exemplar em estudo). A espécie *M. gracilirostris* (WESTPHAL 1961), baseada numa montagem composta (restos de dois indivíduos), cai na sinonímia de *M. bollensis*.

Concluindo, o crocodilo de Tomar pertence ao género *Myriostaurus* e, por não se terem encontrado diferenças justificativas da criação de uma espécie nova, deve ser atribuído a *M. bollensis*.

## IV — DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA E ESTRATIGRÁFICA

As mais importantes jazidas de *Myriostaurus bollensis*, todas de idade toarciana (Toarciano médio), situam-se na Suábia e Francónia (Alemanha) e no nordeste de Inglaterra (Whitby). Na região próxima de Whitby apareceram espécimes do Toarciano inferior (*M. brevior*). A ocorrência de Tomar amplia o conhecimento da distribuição geográfica da espécie, que, neste caso, deve ter sobrevivido até o Toarciano superior ou, talvez, o Aaleniano basal. Veja-se a fig. 8.

## V — OBSERVAÇÕES SOBRE ALGUNS CARACTERES ARCAICOS DOS CROCODILOS, A PROPÓSITO DO MESOSUQUIANO DE TOMAR. A ORIGEM DOS CROCODILIA

O crânio de Tomar possui caracteres arcaicos, verdadeiros vestígios herdados dos tecodontes triáscicos (grupo de que fazem parte os antepassados dos crocodilos); encontram-se em crocodilos primitivos. Não parecem ter despertado a atenção que merecem.

### 1. A SEPARAÇÃO DOS FRONTAIS

Nos crocodilos eusuquianos, sebecosuquianos e em muitos mesosuquianos o frontal é único, contrariamente à generalidade dos Archosauria. A fusão dos frontais elementares dá-se antes da eclosão, nos crocodilos modernos. Nos primeiros crocodilos, os protosuquianos, há também separação, que se mantém nos mesosuquianos liásicos; bem distinta no espécime de Tomar, a sutura inter-frontal foi por nós observada noutros *Mystriosaurus* e num exemplar de *Pelagosaurus*.

Apesar de semelhantes aos *Mystriosaurus*, os *Steneosaurus* do Jurássico médio-superior não parecem ostentar separação dos frontais no estado adulto, pelo menos certas espécies. Aproximam-se, assim, dos crocodilos mais evoluídos.

### 2. ABERTURAS PRÉ-ORBITAIS

Existentes na maioria dos Archosauria, faltam, ao contrário, em quase todos os crocodilos; apenas se exceptuam alguns mesosuquianos. Ignora-se se existem nos protosuquianos, onde, apesar de afirmações contrárias, não cremos seja possível afirmar a sua ausência, visto o mau estado dos espécimes conhecidos.

As *fenestrae praorbitales* devem ser consideradas estruturas verdadeiramente primitivas e não formações secundárias. Mantém-se em teleossáurios (como *Mystriosaurus*) em estado vestigial, desaparecendo no decurso da evolução. Faltam nos eusuquianos, salvo em embriões muito atrasados.

### 3. CONCLUSÕES. A ORIGEM DOS CROCODILOS

Os mesosuquianos marinhos surgem, de súbito, no Liásico médio (*Pelagosaurus*). Abundam no Liásico superior, mantendo caracteres anatómicos primitivos que desaparecem, gradualmente, no decurso da evolução.

A separação dos frontais mostra que os teleossáurios liásicos se encontravam em estádio evolutivo ainda próximo dos tecodontes, o que é comprovado pela persistência de aberturas pré-orbitais. A origem dos crocodilos parece situar-se em tecodontes, e particularmente nalguns Sphenosuchoidae. Porém, ao invés de opiniões anteriores, impõe-se a ideia de a origem ser polifilética: é difícil admitir que, em muito menos de 20 milhões de anos (do Triásico superior – ou Liásico inferior – ao Liásico médio) possa ter havido modificações tão importantes no sentido de adaptação à vida aquática. Salvo se houve evolução extremamente acelerada, é lógico admitir que os mesosuquianos marinhos não descendem dos protosuquianos; há, portanto, polifiletismo.

Reforça a hipótese de origem polifilética a existência de géneros bem distintos no Liásico superior, o que pressupõe um processo evolutivo preliminar assaz longo (que, possivelmente, teve lugar em meio não-marinho).

Os teleossáurios liásicos descendem quer de outros crocodilos (mas não dos protosuquianos), quer de tecodontes, possivelmente adaptados já à vida aquática. Os caracteres adaptativos adquiridos permitiram-lhes aproveitar as excelentes condições de expansão criadas pelas transgressões do Liásico.

UN MÉSOSUCHIEN DU LIAS DE TOMAR (PORTUGAL)  
CONSIDÉRATIONS SUR L'ORIGINE DES CROCODILES

(VERSION ABRÉGÉE DU TEXTE ORIGINAL PORTUGAIS)<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Plan identique à celui du texte portugais (voir pp. 7-8)

## UN MÉSOSUCHIEN DU LIAS DE TOMAR (PORTUGAL) CONSIDÉRATIONS SUR L'ORIGINE DES CROCODILES

Un crâne de crocodilien du Lias supérieur de Tomar, appartenant au «Museu Mineralógico e Geológico» de l'Université de Lisboa, permet une étude anatomique détaillée, à l'encontre des fossiles — trop écrasés — des célèbres gisements liasiques d'Allemagne et d'Angleterre. Il a été décrit sommairement par O. DA VEIGA FERREIRA [1959]; quelques références se trouvent dans des travaux de H. E. SAUVAGE [1897-1898] et de P. CHOFFAT [1908].

### I — SITUATION — STRATIGRAPHIE — ÉCOLOGIE

Cette pièce provient d'une carrière de calcaire voisine de Pedreira, près de Tomar. Il s'agit d'une récolte ancienne (vers 1880?), dont on ignore les détails, notamment la localisation exacte. L'âge, quand même, est connu: Toarcien final (zone à *Hammatoceras*), ou Aalénien tout à fait inférieur (zone à *Dumortieria*), ou encore, beaucoup moins vraisemblablement, Aalénien inférieur (zone à *Pleydellia aalenensis*), qui suit celle à *Dumortieria*.

Des calcaires semblables à la gangue du fossile contiennent, à la carrière de Fonte Quente (Tomar), d'innombrables Lamellibranches et Brachiopodes, comme *Rhynchonella cenocephala*. On a signalé la présence de végétaux terrestres, dénonçant le voisinage de la côte.

Les dépôts mentionnés semblent avoir été constitués en milieu marin peu profond, agité, à température assez élevée, par accumulation de vases calcaires, de restes d'organismes et de matériel détritique très fin. De temps en temps, les courants apportaient du large de rares ammonites, mais, pour ainsi dire, il n'y avait presque pas d'animaux typiquement pélagiques. Il s'agit d'un facies de bordure, en rapport avec le voisinage de la côte orientale du bras de mer qui séparait, au Lias, le Massif Hespérique d'un autre massif hercynien, à l'Ouest, dont les îlots Berlengas et Farilhões sont des témoins.

Dans un tel milieu vivaient des Poissons malacophages (*Coelodus*, *Asteracanthus*) et des Reptiles, prédateurs des premiers. Le *Mystriosaurus* de Tomar se nourrissait essentiellement de Poissons et de Céphalopodes, qu'il capturait avec de rapides mouvements de la tête (dont la mobilité extraordinaire contrastait avec celle, très réduite, du reste du corps, enveloppé par une lourde armure dermique). Étant donné l'atrophie des membres antérieurs, ces crocodiliens ne devaient venir sur terre que très peu.

Bien adaptés à la plongée, protégés des chocs contre les roches par leur cuirasse, ils cherchaient leur nourriture près des fonds — richement peuplés —, où l'attaque soudaine compte plus que la grande vitesse. Archaiques sous certains points, ils possédaient des caractères progressifs qui leur permettaient une adaptation très parfaite au milieu.

### II — DESCRIPTION ANATOMIQUE

#### 1. MORPHOLOGIE GÉNÉRALE. OUVERTURES CRANIENNES

La longueur de la région pré-orbitaire excède nettement celle de la région orbito-temporale, comme c'est le cas de nombreux Télosauriens. Le rostre, très long et étroit, s'élargit graduellement jusqu'au niveau des extrémités postérieures des orbites; ensuite, les bords sont presque parallèles. L'élargissement graduel est caractéristique du genre *Mystriosaurus* (différence des genres *Teleosaurus* et *Steneosaurus*). La hauteur du crâne est réduite, comme il est possible de vérifier, à l'encontre de la majorité des exemplaires, trop déformés, du Lias d'Allemagne et d'Angleterre [cf. F. WESTPHAL, 1962].

##### 1-a) FENESTRAE PRAEORBITALES

Présentes chez la plupart des Archosauria, ces ouvertures manquent, cependant, dans la plupart des crocodiliens. Limitées par les maxillaires et par les lacrymaux, elles sont prolongées, au crâne de Tomar, par des canaux dont le diamètre est de 6 mm, environ. Ils permettaient, peut-être, le passage de branches cutanées de vaisseaux et nerfs pour la région intermédiaire du rostre, comme l'absence de *foramina nutrientia* dans cette région paraît le suggérer (il y en a beaucoup plus en avant, sur les maxillaires).

Ces ouvertures sont des traits anatomiques primitifs (voir discussion plus loin, V-2).

1-b) *ORBITAE*

Les orbites sont orientées obliquement, ni vers le haut, comme celles de quelques Eusuchiens et Mesosuchiens, ni de côté. L'orientation latérale est bien plus accentuée chez *Pelagosaurus typus*; au contraire, les orbites de *Teleosaurus cadomensis* sont orientées vers le haut. Chez *Steneosaurus heberti*, l'orientation est semblable à celle du crocodilien de Tomar.

La distinction entre orbites à orientation latérale et à orientation supérieure nous paraît, toutefois, trop subjective et difficile de reconnaître correctement, surtout si l'on tient compte des déformations subies par tant de spécimens. Le relief conféré à ce caractère paraît exagéré, même si l'orientation latérale peut être admise comme un trait primitif et l'orientation vers le haut comme une condition progressive, traduisant une adaptation profonde à la vie aquatique [KÄLIN, 1955, pp. 714, 716, etc.].

Le rapport de grandeur entre orbites et fenêtres supratemporales semble être bien plus important (voir 1-c).

1-c) *FENESTRAE SUPRATEMPORALES*

Très grandes et allongées, comme il est habituel chez les crocodiliens longirostres, leur taille excède largement celle des orbites, quoique sans la disproportion énorme vérifiée chez la majorité des *Steneosaurus*. Leur grand développement traduit celui des muscles temporaux.

1-d), 1-e), 1-f) *FENESTRAE INFRATEMPORALES, F. POST-TEMPORALES, F. PALATINAE*

Rien de spécial à remarquer.

1-g) *APERTURA NASALIS INTERNA*

Est une ouverture allongée, à bord postérieur arrondi. La forme est semblable à celle de *Pelagosaurus typus* [KÄLIN, 1955, fig. 26] et, en degré moindre, à celle de quelques *Steneosaurus* [ANDREWS, 1913, pl. V-VI; E. EUDES-DESLONGCHAMPS, 1867, pl. XIV, fig. 2; pl. XVII, fig. 2]; il y a des différences plus grandes par rapport à *Teleosaurus* [KÄLIN, 1955, fig. 21-B]. La position est celle des Mésosuchiens primitifs, avant la progression en direction caudale (accompagnée par la rotation vers l'arrière du basisoïdal et du basisphénoid) qui, après un procès évolutif très long, conduit au type structural des Eusuchiens.

## 2. OS DU CRÂNE. DISTRIBUTION DES VAISSEAUX ET DES NERFS CRANIENS. MUSCULATURE CÉPHALIQUE

2-a) *PRAEMAXILLARIA* (Pmx)

Manquent au crâne de Tomar. La disposition des sutures prémaxillaires, dont la reconstitution est possible, permet la détermination des limites postérieures des prémaxillaires dans la surface dorsale du rostre (pl. II).

2-b) *MATRIX ALVEOLARIS* (Mx)

Sont très allongés, à surface peu ornementée. De nombreux trous, disposés de façon pas très régulière, percent la surface. Ceux des bords latéraux, séparés par des intervalles de 8 à 30 mm, sont prolongés par des gouttières dirigées soit vers l'avant, soit vers l'arrière. Une distance de 5 à 10 mm les sépare du bord alvéolaire.

La face buccale présente un sulcus longitudinal de 3 mm de largeur, environ, à peu près parallèle à la suture inter-maxillaire et séparé de celle-ci par un bord saillant. Il y avait 43 dents sur chaque maxillaire<sup>1</sup>. Longueur de la seule dent complète, 25 mm dès le niveau de l'alvéole jusqu'à la pointe (cette dent s'est cassée après). Dents minces, aiguës, à faible striation longitudinale, implantées verticalement (différence de *Teleosaurus*). La plupart était tombée avant la fossilisation. Quelques dents semblent avoir été perdues *ante-mortem*, au cours du processus de substitution dentaire, car les deux maxillaires présentent des dents en position fonctionnelle alternant avec des alvéoles édentées, ou avec des dents de substitution encore non implantées.

<sup>1</sup> La diminution de la hauteur du rostre, vérifiée, progressivement, dans la région antérieure des maxillaires et l'inclinaison croissante des alvéoles dentaires nous permettent de reconnaître, sans doute, que les dents les plus antérieures qui se conservent sont, effectivement, les premières des os maxillaires (voir la planche II).

La denture s'éloigne de celle de *Pelagosaurus* (qui possède des dents proportionnellement plus robustes, courtes et coniques, bien que plus petites) et de *Teleosaurus*, dont les dents sont très allongées, aiguës et courbes vers l'extérieur; les différences sont moindres par rapport aux *Steneosaurus*, dont les dents sont généralement plus courbes et robustes.

2-c) *LACRIMALIA* (La)

Très allongés, comprimés entre les préfrontaux et les maxillaires, présentent une surface peu ornementée, avec de rares trous nourriciers; il y en a un, très important, en arrière de l'ouverture préorbitaire.

2-d) *NASALIA* (Na)

Sont proéminents, à section arrondie postérieurement. Suture inter-nasale très large (4 à 5 mm).

2-e) *PRAEFONTALIA* (Pfr)

Peu développés, plus petits que les lacrymaux, à contour triangulaire. Surface externe déprimée, contrastant avec celle des nasaux. Largeur des surfaces orbitales (limitant, en partie, les cavités orbitaires) atteignant 21 mm, bien plus que la largeur des surfaces correspondantes des lacrymaux.

2-f) *FRONTALIA* (Fr)

Un des caractères les plus remarquables est la présence de frontaux indépendants, séparés par une suture large. En vue ventrale on voit le *tractus olfactorius*, dépression allongée pour loger les lobes olfactifs (fig. 6).

Le problème de la séparation des frontaux est discuté plus loin (V-1).

2-g) *JUGALIA* (Ju)

Très mutilés. Rien de spécial à signaler.

2-h) *POSTORBITALIA* (Pob)

Os allongés, peu épais. On peut déterminer presque totalement leurs limites. Ornancement réduit. Deux trous importants sur la face externe (5 mm de diamètre, environ).

2-i) *PARIETALE* (Pa)

Cet os limite, de chaque côté (avec les prototiques, carrés et squamosaux), une dépression transversale allongée, à fond aplati, percée par l'extrémité médiale du canal craniocarré. Ces dépressions se retrouvent chez d'autres Télosauriens (*Pelagosaurus typus*, *Teleosaurus cadomensis*, *Steneosaurus heberti*, *Myristosaurus*, etc.), mais il y en a aussi chez les Eusuchiens longirostres actuels (*Gavialis gangeticus*, *Tomistoma schlegeli*). Question de convergence, sans doute, liée à la longirostre et, plus directement, au développement des ouvertures supratemporales, vu leur absence chez plusieurs Eusuchiens brévirostres (*Crocodylus niloticus*, *Alligator mississippiensis*, *Osteolaemus tetraspis*, *Paleosuchus trigonatus*).

2-j) *SQUAMOSA* (Sq)

Allongés, peu robustes; bords supérieurs des processus transverses très minces. Ornancement faible, moins accentuée que chez *Pelagosaurus typus*.

2-l) *LATEROSPHENOSA* (Lsp)

L'observation de la surface externe de ces os est possible, surtout du côté droit (l'arc temporal a pu être rétréci). L'emplacement des trous pour les nerfs III, IV et V est semblable à celui des crocodiles modernes.

2-m) *PROOTICA* (Pro)

En plus des surfaces externes des prototiques, on a mis en évidence les parois internes des capsules otiques (technique à l'acide acétique). Celles-ci, très fragiles, sont assez mal conservées. On les voit à travers le *foramen magnum*.

## 2-n) SUPRAOCCIPITALE (Soc)

Le supraoccipital, comme il est habituel chez les Téléosauriens, descend jusqu'au *foramen magnum*. Pas de vestiges du trou qui, chez les Eusuchiens, se trouve à la limite du supraoccipital et des exoccipitaux. Sur la face postérieure, des crêtes accentuées correspondent à des insertions musculaires, dénonçant le grand développement des *spinalis capititis* et, probablement, des *obliquus capititis*. Ces crêtes se trouvent également chez des Eusuchiens longirostres (*Tomistoma schlegeli* et *Gavialis gangeticus*). Par contre, la face postérieure est presque lisse chez des Eusuchiens brévirostres (*Crocodylus niloticus*, *Osteolaemus tetraspis*, *Alligator mississippiensis*, *Caiman* sp., *Paleosuchus trigonatus*).

Les crêtes du supraoccipital du crâne de Tomar rappellent celles de *Steneosaurus heberti* (crâne du Muséum de Paris); en proportion, elles sont plus faibles chez *Pelagosaurus typus*. Ce fait, aussi bien que le moindre développement des ouvertures supratemporales de *P. typus*, traduit la moindre puissance de la musculature correspondante; la tête de ces petits Téléosauriens ne devait pas pouvoir faire des mouvements verticaux et latéraux si rapides que les *Mystriosaurus*, désavantage compensé par la mobilité bien plus grande de tout le corps, dont l'armure dermique était nettement allégée par rapport aux *Mystriosaurus*.

## 2-o) EXOCCIPITALIA (Eoc)

Surface externe sans ornementation; la limite épiderme-derme ne la traversait pas, ce qui est lié au développement extraordinaire des muscles du cou et de la partie postérieure de la tête. La région supérieure de la même surface, concave, devait correspondre, successivement, aux insertions des muscles *obliquus capititis*, *rectus capititis posterior superficialis* et *r. cap. post. profundus* (en partant du milieu vers l'extérieur). L'extrémité latérale présente un bord saillant auquel fait suite une crête (insertion probable de la *pars anterior* du muscle *sternomastoïdeus*).

De haut en bas et médial-latéralement, on voit les *foramina* suivants:

— *foramen magnum*.

— *foramina* pour une branche du nerf hypoglosse (XII<sub>2</sub>), de chaque côté du *for. magnum*. Chacun est relié à un autre trou interne (visible aussi) par un canal dont le développement dénonce l'importance des branches du XII pour les muscles supérieurs du cou. La position de ces *foramina* est semblable chez d'autres Téléosauriens (*Pelagosaurus typus*, *Teleosaurus cadomensis*, *Steneosaurus heberti*, *Mystriosaurus bollensis*, etc.).

— *foramen caroticum*, pour la carotide interne. Ces orifices sont placés très bas, près des apophyses basioccipitales. Il y a quelques différences de position relativement à certains Téléosauriens, où ces trous sont plus latéraux que dans le crâne de Tomar. Les *for. caroticum* ont été considérés, par erreur, comme des sorties du nerf vague [F. WESTPHAL, 1962, fig. 6-a, p. 36].

— un orifice plus petit entre le *for. caroticum* et le *foramen* pour le XII<sub>2</sub>.

— latéralement, presque au milieu, le *foramen vagus*, qui correspond, avec le précédent, aux sorties du IX, X et XI (peut-être également du XII<sub>1</sub>). Leur correspondance exacte ne peut pas être déterminée, sauf pour les orifices les plus proches du *foramen magnum*, dont la position est si semblable à celle des crocodiliens actuels que leur fonction devait être la même. Les interprétations concernant les autres orifices doivent être prises sous réserve, surtout si l'on tient compte qu'il y a des variations individuelles non négligeables [KÄLIN, 1933].

— plus latéralement, les ouvertures postérieures des canaux craniocarrés, dont le diamètre est très grand par rapport aux Eusuchiens. La structure du canal craniocarré (voir 2-s) est assez différente chez les Téléosauriens et les Crocodiliens de type moderne.

## 2-p) BASIOCCIPITALE (Boe)

Le développement des apophyses basioccipitales est remarquable, comme il est habituel dans les crocodiliens longirostres, où la puissance des muscles ventraux de l'arrière-crâne (spécialement du *rectus capititis anterior*) est grande.

## 2-q) BASISPHENOSUM (Bsp)

Est un os allongé — caractère typiquement primitif chez les Crocodilia [KÄLIN, 1955, p. 709]; ainsi, l'ouverture nasale interne est séparée du *foramen intertympanicum* par une distance bien supérieure à celle des crocodiles modernes.

Il faut souligner que le basisphénoïde limite un diverticule sagittal ouvert, en avant, dans la région postéro-inférieure de l'ouverture nasale interne (fig. 6). Nous ignorons s'il y en a chez d'autres

crocodiliens; limité par des parois très minces, il est si fragile que sa conservation est très problématique dans des crânes plus ou moins écrasés (cas de la plupart des pièces du Lias d'Allemagne, etc. — voir WESTPHAL, 1962, figs. 3, 4, 5 et 6-b).

Nous avons essayé de vérifier si le fond du diverticule communiquait avec l'espace dont l'ouverture ventrale est le *foramen intertympanicum*<sup>1</sup>; ce n'est pas impossible, vue l'orientation du diverticule et du canal terminé par le *for. intert.* Cette hypothétique communication aurait dû relier directement les voies respiratoires au système d'Eustache. Rappelons, à ce propos, que WINKLER [1878, p. 107] réfère aussi «... l'union très problématique des conduits nasaux avec les tubes d'Eustache» au sujet des *Mystriosaurus* de Boll. Chez *Pelagosaurus typus* fut signalée une cavité entre l'ouverture nasale interne et le *foramen intertympanicum*, reliée à l'extérieur par cet orifice [E. EUDES-DESLONGCHAMPS, 1877, pl. V, fig. 2; KÄLIN, 1955, fig. 14], mais, d'après les figures, il n'y a pas de communication avec l'ouverture nasale interne. Rien ne fait supposer l'existence de liaison avec les latérophénoides.

Le développement du système d'Eustache et des communications avec les voies respiratoires peuvent être liés à une adaptation à la plongée. Pendant l'immersion, l'air devait passer à travers l'ouverture nasale interne vers le système d'Eustache, exerçant une contre-pression qui compensait la pression hydrostatique<sup>2</sup>, laquelle, autrement, mettrait en danger les organes auditifs.

#### 2-r) QUADRATOJUGALIA (Qj)

Très fragiles, ils sont mal conservés.

#### 2-s) QUADRATA (Q)

Limitent, en partie, les canaux craniocarrés, dont l'importance est remarquable, soit par les vaisseaux et nerfs qui les traversent, soit par des différences structurales qui opposent Télosauriens et Eusuchiens. Ainsi, chez des Eusuchiens actuels observés par nous (*Gavialis gangeticus*, *Crocodylus niloticus*, *Osteolaemus tetraspis*, *Tomistoma schlegeli*, *Alligator mississippiensis*, *Caiman* sp., *Paleosuchus trigonatus*),

a) chaque canal craniocarré est séparé de la région externe (latérale) du canal auditif, de façon très incomplète, par un petit processus du carré, de forme laminaire, dirigé vers le haut et vers l'avant.

b) les canaux craniocarrés communiquent largement avec les canaux auditifs.

c) leur parcours, assez long, décrit une courbe en direction interne.

Chez quelques Télosauriens, ci-inclus le *Mystriosaurus* de Tomar et le crâne de *Pelagosaurus typus* n.<sup>o</sup> 32 599 du British Museum:

a) la séparation entre canaux craniocarrés et canaux auditifs est presque — sinon totalement — complète dans la région externe (latérale), par des septes des carrés homologues des processus laminaires dont il a été question plus haut, mais plus développés.

b) les canaux craniocarrés sont bien plus courts.

c) il est possible que les dits canaux ne soient pas reliés aux canaux auditifs, vu leur parcours très court et direct.

Certes, il y a des différences considérables, dont la signification du point de vue fonctionnel n'est pas tout à fait claire. Peut-on penser, peut-être, que la séparation des canaux auditifs et craniocarrés (et, par conséquent, la séparation entre l'appareil auditif et les organes qui traversent ces derniers canaux<sup>3</sup>) conviendrait à des animaux marins, comme les Télosauriens. La protection efficace des vaisseaux et des nerfs par le véritable étui osseux constitué par les parois des canaux craniocarrés et, au delà de leurs extrémités antérieures, par les grandes masses musculaires logées dans les fosses supratemporales, permettait, chez les Télosauriens, la plongée à des profondeurs considérables sans les inconvénients dérivés de l'accroissement de la pression. Il s'agirait ainsi d'une adaptation très particulière à la vie aquatique, dépourvue de signification phylogénétique remarquable. Aucun Eusuchien actuel,

<sup>1</sup> Nous n'avons pas pu nous certifier à ce sujet.

<sup>2</sup> Les canaux auditifs du crâne de Tomar sont pratiquement séparés des canaux craniocarrés, au contraire des Eusuchiens; ainsi, la contre-pression exercée par l'air contenu dans le système d'Eustache devait concerner presque uniquement les canaux auditifs, au lieu d'agir aussi sur les canaux craniocarrés. De toute façon, il est évident que le système d'Eustache recevait de l'air, même en absence de liaison directe à travers du diverticule mentionné.

<sup>3</sup> Quelques branches du nerf VII (*chorda tympani*, ou cérotophyal, qui pénètre dans la mandibule à travers un *foramen de l'articulaire*; *ramus muscularis*, ou VII<sub>2</sub>, divisé en branches pour les muscles *depressor mandibulae* et *pterygoideus internus*; autre branche pour le muscle *omohyoïdeus*), la veine *capitis lateralis* et l'artère *orbitotemporalis*.

même ceux qui fréquentent la mer (*Crocodylus porosus* du SE de l'Asie et Australie du Nord, *Cr. acutus* de Florida, Caraïbes et partie septentrionale de l'Amérique du Sud), ne possède des traits anatomiques comparables; leur adaptation à la vie marine est certainement secondaire. L'on doit encore moins attendre des changements en des crocodiliens non-marins, comme la majorité des espèces récentes: adaptées à la vie dans les fleuves et lacs (*Gavialis gangeticus*, *Crocodylus niloticus* et *Melanochetus niger*, par exemple), dans la forêt équatoriale semi-inondée (*Osteolaemus tetraspis*, *Caiman yacare*), ou même dans des cours d'eau torrentiels (*Crocodylus intermedius*, *Paleosuchus trigonatus*) — cf. W. LANGSTON, 1965, p. 135 —, aucune n'a l'occasion de plonger autant que les Téléosauriens, qui étaient exclusivement marins.

### 3. REMARQUES SUR LE SYSTÈME NERVEUX CENTRAL, L'APPAREIL CIRCULATOIRE ET LA MUSCULATION CÉPHALIQUE. COMPARAISON AVEC LES EUSUCHIENS. CARACTÈRES ADAPTATIFS

On a insisté souvent sur les différences entre Mésosuchiens et Crocodiliens de type moderne, par exemple: l'emplacement du pilier postorbital, la structure et la position de l'ouverture nasale interne (dont le recul progressif, ensemble avec le raccourcissement du basisphénioïde, est un fait d'importance fondamentale dans l'évolution des Crocodilia), les caractères du squelette axial et du bassin, etc. D'autres détails n'ont pas mérité tant d'attention, malgré leur importance. Tels sont les cas de la séparation des frontaux, la présence d'ouvertures préorbitaires (voir le chapitre V), le grand développement du supraoccipital (qui atteint le *foramen magnum*) et la disposition des trous de la face postérieure du crâne. Encore, on voit sur le crâne de Tomar des structures absentes chez les Eusuchiens et qui n'ont pas été décrites dans d'autres Téléosauriens, comme le diverticule du basisphénioïde (2-q). Nous avons souligné également l'aspect particulier des canaux craniocarrés (2-s).

Une différence importante oppose le Téléosaurien de Tomar aux Eusuchiens; les *foramina* les plus gros, parmi ceux qui correspondent aux nerfs IX, X, XI et XII<sub>2</sub> (fig. 7), sont bien plus éloignés latéralement du *foramen magnum* et des trous pour le XII<sub>2</sub>. Avec quelques différences, cette séparation se voit aussi chez *Pelagosaurus typus*, *Telesaurus cadomensis* et *Steneosaurus heberti*, bien que le magnifique crâne de la dernière espèce exposé au Muséum de Paris ne soit pas assez dégagé dans la région en cause. Il en résulte que le parcours de quelques-uns des nerfs craniens y est bien plus latéral que chez les Eusuchiens.

L'allongement du basisphénioïde des Téléosauriens est certainement un caractère primitif, qui contraste avec le basisphénioïde court, reculé et retourné vers l'arrière des Eusuchiens. Ceux-ci ne possèdent pas le diverticule signalé chez le fossile de Tomar (mais non sur d'autres exemplaires); il manque chez *Pelagosaurus typus*, comme nous avons vérifié sur des crânes du Muséum de Paris et du British Museum (n.<sup>o</sup> 32 599). Au contraire, nous ne pouvons rien dire au sujet d'autres *Mystriosaurus* observés par nous, tous ayant subi des déformations considérables. De même pour les *Steneosaurus* de Peterborough (coll. LEEDS, British Museum) et pour les pièces figurées par DESLONGCHAMPS. Il faut s'attendre à ce que de nouvelles recherches en ce domaine nous fournissent des éléments intéressants sous les points de vue anatomique et phylogénétique.

La structure des canaux craniocarrés présente des différences significatives par rapport aux Eusuchiens (2-s). L'hypothèse d'une adaptation à la vie aquatique, et même à la plongée, est vraisemblable, mais pas certaine; c'est ce qui suggère la séparation entre canaux craniocarrés et auditifs (bien plus accentuée que chez les Eusuchiens), qui garantit une protection plus efficace des vaisseaux et des branches du nerf facial qui traversent les premiers contre la pression externe. Le développement du système d'Eustache et la présence d'une lourde cuirasse dermique (constituée par de nombreuses plaques osseuses) parlent en même sens. Tout cela paraît indiquer qu'il s'agit d'animaux capables de plonger à des profondeurs plutôt considérables, dont les mœurs étaient différentes de celles des nageurs de surface, agiles et rapides, comme *Pelagosaurus*, probable prédateur de Céphalopodes et de Poissons nectiques (voir 2-n).

La grande puissance des muscles responsables pour les mouvements de la tête du *Mystriosaurus* de Tomar est démontrée par le développement des insertions de la face postérieure du crâne (2-n, 2-o, 2-p), par la grandeur des *fenestrae supratemporales* (traduisant l'importance des muscles logés, partiellement, dans ces ouvertures), et par le fait que l'épiderme ne descendait pas sur la surface postérieure du crâne (celle-ci est entièrement dépourvue d'ornementation, tandis que les surfaces où l'épiderme s'attache présentent une sculpture plus ou moins dense): il y avait de très importantes masses musculaires qui se prolongeaient par le cou, dont l'épaisseur devait être considérable du vivant de l'animal.

La tête du Crocodilien de Tomar, très mobile, pouvait exécuter des mouvements rapides, latéraux et verticaux; elle compensait, ainsi, la lenteur relative et l'agilité générale médiocre du corps—désavantages d'importance secondaire si les *Mystriosaurus* étaient, en effet, adaptés à la plongée, cherchant leurs proies près du fond, où l'attaque soudaine est plus efficace que la grande vitesse<sup>1</sup>.

### III — SYSTÉMATIQUE

#### 1. RÉFÉRENCES HISTORIQUES

Les crocodiliens du Lias supérieur étant connus depuis longtemps (18<sup>ème</sup> siècle), la bibliographie concernante est très nombreuse. Il en résulte que la nomenclature est devenue compliquée, même confuse, par voie de la création de noms très nombreux. Les travaux de J. A. EUDES-DESLONGCHAMPS et de E. EUDES-DESLONGCHAMPS, aussi bien que quelques œuvres d'autres auteurs (comme WINKLER [1878], à qui l'on doit un exposé critique sur les publications précédentes), ont mis de l'ordre en certains points. Des auteurs récents [MALZ, 1961; WESTPHAL, 1961, 1962] se sont occupés également des crocodiliens liasiques et de leur systématique; ils présentent, notamment, de très complètes listes de synonymes.

#### 2. FAMILLE ET GENRE

Bref, il faut reconnaître deux genres valables parmi les crocodiliens du Lias supérieur, *Pelagosaurus* BRONN 1841 et *Mystriosaurus* KAUP 1837, appartenant à la famille Teleosauridae. Le genre *Platysuchus* WESTPHAL 1961, basé sur un squelette de Holzmaden (type de *Mystriosaurus multisarciculatus* BERCKEMER 1929), a besoin d'être caractérisé avec plus de précision du point de vue anatomique; il serait si rare (un seul individu référé par WESTPHAL [1961, pp. 213-215; 1962, pp. 101-105] en plus de l holotype, et même cela avec doute), qu'on peut se demander s'il ne s'agirait pas d'une variation extrême de *Mystriosaurus*. Les différences signalées par WESTPHAL — cuirasse dermique plus développée, crâne et queue plus courts, os plus sculpturés — ne semblent pas pouvoir trancher la question.

Le crocodilien de Tomar est un *Mystriosaurus*; il répond parfaitement aux définitions de ce genre données par KÄLIN [1955] et par VON HUENE [1956]. La validité du genre *Mystriosaurus*, toutefois, a été souvent contestée. Certains, comme E. EUDES-DESLONGCHAMPS [1869-70, p. 324], ont considéré que les crocodiliens en question devaient être attribués au genre *Steneosaurus* GEOFFROY SAINT-HILAIRE 1825, qui aurait la priorité. Il y a lieu, cependant, de maintenir la séparation entre *Steneosaurus* (dont les représentants typiques, choisis par GEOFFROY, proviennent du Jurassique moyen du Calvados) et *Mystriosaurus*, bien que ceux-ci soient déjà assez proches des premiers, leurs descendants probables. La distinction est possible, et claire:

*Mystriosaurus* (Lias supérieur)

Rostre devenant graduellement plus étroit à partir de la région orbitaire.

Longueur maximum des ouvertures supratemporales excédant modérément la longueur maximum des orbites.

*Apertura nasalis interna* divisée au milieu par les pointes médianes des os palatins (selon VON HUENE, 1956).

Frontaux généralement séparés, assez développés.

*Steneosaurus* (Jurassique moyen et supérieur)

Rostre devenant étroit plus ou moins subitement; contraste entre la largeur du rostre et celle de la région post-orbitaire bien plus accentué.

Longueur max. des ouvertures supratemporales excédant beaucoup celle des orbites, quelquefois avec disproportion énorme.

*Apertura nasalis interna* entourée par les palatins (selon VON HUENE, 1956).

Un seul frontal (frontaux séparés, peut-être, chez certains individus — voir V-1), assez réduit.

<sup>1</sup> Les *Mystriosaurus* avaient des cailloux, comme le prouvent des fossiles de Holzmaden [F. & I. WESTPHAL, 1963, fig. 2]. Ils devaient atteindre fréquemment le fond, sans venir sur terre que très rarement (les membres, surtout les antérieurs, étant très faibles). Cette habitude leur permettait de triturer à l'estomac des matières consistantes, ce qui leur était impossible en employant la denture, absolument inadaptée pour cela. Ces faits ne contredisent pas l'interprétation référée plus haut.

Il y a donc deux groupements naturels distincts, auxquels on peut attribuer (comme KÄLIN et VON HUENE) le rang générique<sup>1</sup>; le nom *Stenosaurus* doit être réservé aux formes du Jurassique moyen et supérieur, et *Mystriosaurus* pour celles du Lias supérieur. Ce critère est aussi le nôtre.

Certes, il y a des ressemblances qu'il ne faut pas oublier, mais qui n'éffacent point les différences que nous avons indiquées, lesquelles, d'ailleurs, s'accentuent de plus en plus avec l'âge géologique: *Stenosaurus megistorhynchus*, du Batoniens de Caen [E. EUDES-DESLONGCHAMPS, 1867, pl. XV], diffère bien moins des *Mystriosaurus* que son contemporain *St. larteti* et que les espèces plus modernes, comme *St. edwardsi*.

En conclusion, nous croyons devoir employer le nom générique *Mystriosaurus* KAUP in BRONN 1837, classique dans la littérature, car il désigne avec précision et sans ambiguïté un groupe de Téléosauriens liasiques bien défini, auquel appartient le crocodilien de Tomar.

### 3. ESPÈCE

La classification spécifique présente quelques difficultés. O. DA VEIGA FERREIRA [1959], considérant *a priori* qu'il s'agissait d'un *Pelagosaurus*, et par la seule comparaison avec *P. typus*, crée une espèce nouvelle, *P. tomarensis*. Ce raisonnement ne peut pas être accepté, évidemment, car l'attribution au genre *Pelagosaurus* est incorrecte.

Compte-tenu que le crocodilien de Tomar est un *Mystriosaurus*, il faut savoir s'il y a assez de différences, par rapport aux autres représentants du même genre, pour justifier la création d'une espèce nouvelle.

La révision des nombreuses «espèces» décrites depuis de 19<sup>ème</sup> siècle paraît indiquer qu'il n'y a lieu de distinguer qu'une seule, *M. bollensis* (JAEGER 1828) [ou deux, si *M. brevior* (BLAKE 1876) est valable]. Notamment, *M. chapmani* (KÖNIG in BUCKLAND 1836) est synonyme de *M. bollensis*; par conséquent, tant les exemplaires du Lias supérieur d'Allemagne que ceux d'Angleterre appartiennent à la même espèce. Cette conclusion, soutenue déjà par WINKLER [1878], s'est imposée depuis longtemps; en notre opinion, la comparaison directe d'exemplaires de Whitby et de Holzmaden (au British Museum) ne peut conduire à une conclusion différente. C'est aussi la position prise par WESTPHAL [1961, p. 209], en considérant *«Teleosaurus chapmani»* synonyme de *«Stenosaurus bollensis»*.

WESTPHAL a, cependant, encore admis deux espèces du même genre, *«Stenosaurus brevior* BLAKE» et *«Stenosaurus gracilirostris WESTPHAL 1961»*. La première, un peu plus ancienne (Toarcien inférieur, zone à *Hildoceras serpentinum*), à museau plus court (64 % de la longueur du crâne, contre 72 % chez *M. bollensis*, d'après WESTPHAL), pourrait éventuellement être distincte, mais il faudra une étude bien plus détaillée pour en être sûr. Il faut noter, d'ailleurs, que la différence indiquée par WESTPHAL est bien inférieure aux variations individuelles observées sur les Eusuchiens longirostris actuels. L'autre espèce, *St. gracilirostris*, fut fondée sur un squelette de Whitby (n.<sup>o</sup> 14 792, British Museum). D'après WESTPHAL [1962, p. 78], les différences par rapport à *Mystriosaurus bollensis* seraient les suivantes:

- longueur réduite de la région intermédiaire du corps.
- crâne plus long, étroit et haut (67 % de la longueur du tronc contre 58 %, en moyenne, chez *M. bollensis*).
- rostre relativement plus long (77 % de la longueur du crâne contre 72 % chez *M. bollensis*, en moyenne).
- ouvertures préorbitaires arrondies et trois fois plus grandes.
- grande longueur de l'humérus (72 % de la longueur du fémur contre 62 % chez *M. bollensis*).

Nous sommes tout à fait d'accord avec WESTPHAL en rejettant l'ancienne classification de cet exemplaire (*Pelagosaurus bronniarti*, selon DESLONGCHAMPS — cf. LYDEKKER, 1888), et en l'attribuant au même genre que *M. bollensis*. Toutefois, on est obligé de convenir que les arguments avancés par WESTPHAL pour soutenir la séparation de *«Stenosaurus gracilirostris»* ne sont pas très convaincants. Premièrement, les pourcentages liés à des mesures du tronc et de la région postérieure de l'exemplaire n.<sup>o</sup> 14 792 du British Museum (petite longueur de la région intermédiaire du corps, réduction du fémur par rapport à l'humérus) sont dépourvues de toute signification; il doit avoir échappé à WESTPHAL une observation de R. LYDEKKER [1888, p. 108]<sup>2</sup>, à propos du même exemplaire, selon

<sup>1</sup> Rappellons aussi que E. EUDES-DESLONGCHAMPS, malgré les opinions contraires qu'il avait exprimées auparavant, reconnaît absolument la validité du genre *Mystriosaurus* [1877, 2<sup>ème</sup> note au bas de la page 12, etc.], bien que maintenant le genre *Stenosaurus* pour les formes du Jurassique moyen et supérieur.

<sup>2</sup> Bien que l'œuvre de LYDEKKER soit citée dans l'important mémoire de WESTPHAL.

laquelle «The tail of another Teleosaurian has been affixed to the specimen, and represented in the figure» (figure de OWEN, in British Fossil Reptiles, pl. XV, fig. 1). Par conséquent, l'holotype de «*Steneosaurus gracilirostris*» n'est qu'une association artificielle, composite, de deux individus, la partie antérieure d'un squelette, comprenant la tête, avec la région caudale d'un autre.

D'autres, parmi les arguments de WESTPHAL, sont basés essentiellement sur l'allongement de la tête. On sait, toutefois, que pendant la croissance du crâne des crocodiliens l'accroissement en longueur est dépassé (depuis un certain âge) par l'accroissement en largeur, contrairement à ce qui est de règle dans les stades juvéniles. Il en résulte que la tête des sujets agés, bien que plus grande, est proportionnellement plus courte et robuste. Ainsi, le résultat à attendre de la croissance de «*Steneosaurus gracilirostris*» serait un crocodilien plus grand, avec une tête proportionnellement moins allongée, chez lequel, de ce fait, serait plus grande la longueur relative de la région intermédiaire du corps — prévision matérialisée par un magnifique exemplaire, de Whitby aussi (n.º R. 1088, British Museum), attribuable à *M. bollensis* (c'est le type de «*Teleosaurus chapmanni*» — cf. LYDEKKER, loc. cit. — synonyme de *M. bollensis*). Les différences de proportions mentionnées par WESTPHAL, traduites par des pourcentages n'excédant pas 10 %, trouvent parfaitement sa place dans le cadre des variations individuelles.

En ce qui concerne la hauteur du crâne, il nous paraît difficile de comparer «*Steneosaurus gracilirostris*», dont le crâne est peu écrasé, avec des spécimens de *M. bollensis*, car presque tous (sauf, peut-être, quelque exemplaire de Whitby) ont subi des déformations considérables, ceci étant particulièrement vrai pour les pièces des gisements allemands.

Les ouvertures préorbitaires sont grandes chez le type de «*Steneosaurus gracilirostris*», mais, comme la région où elles se trouvent a été affectée par une fracture importante (au près de laquelle manquent des morceaux d'os), il est possible que ces ouvertures paraissent plus grandes par destruction partielle des os périphériques.

En conclusion, l'espèce «*Steneosaurus gracilirostris*» ne nous paraît pas valable, au moins d'après les connaissances actuelles; elle devient synonyme de *Mystriosaurus bollensis*. La confirmation, du point de vue des proportions, est donnée par les diagrammes de WESTPHAL [1962, tableau auprès de la p. 56], puisque les pièces attribuées à «*St. gracilirostris*» ne peuvent pas être séparées nettement de celles que le même auteur attribue à *M. bollensis*; toutes paraissent appartenir à un seul et même ensemble.

Il ne reste qu'une seule espèce valable, le générotype *Mystriosaurus bollensis*, pour comparer au crocodilien de Tomar. Or, aucune différence importante n'a pu être signalée entre celui-ci et des exemplaires que nous avons observés aux musées de Lisbonne, Paris et Londres (même s'il nous faut exprimer quelque réserve, en tenant compte des déformations des fossiles allemands et des dégâts soufferts par ceux de Whitby). Certes, nous n'avons pas retrouvé le diverticule voisin du bord postérieur de l'ouverture nasale interne, mais cette structure est si fragile que son absence peut être accidentelle; et, en plus, rien ne permet de conclure qu'une éventuelle différence quant à ce caractère soit suffisante pour justifier la création d'une espèce nouvelle.

#### 4. CONCLUSIONS

Le crocodilien de Tomar appartient au genre *Mystriosaurus* KAUP 1837. Pour les raisons exposées dans le paragraphe précédent, nous l'attribuons, au moins provisoirement, au générotype, *Mystriosaurus bollensis* (JAEGER 1828). À la synonymie indiquée par WESTPHAL [1962] il faut ajouter:

- ? *Steneosaurus brevior* BLAKE 1876 (est, peut-être, valable)
- Mystriosaurus bollensis* (JAEGER), cité par KÄLIN, 1955, p. 731
- Pelagosaurus tomarensis* O. DA VEIGA FERREIRA, 1959
- Steneosaurus bollensis* (JAEGER 1828), F. WESTPHAL, 1961
- Steneosaurus gracilirostris* F. WESTPHAL, 1961, p. 211
- cf. *Mystriosaurus bollensis* (JAEGER), M. TELLES ANTUNES, 1966.

L'espèce *M. bollensis*, très bien représentée dans le Toarcien d'Allemagne et d'Angleterre, a atteint le sommet de cet étage ou la base de l'Aalénien, comme le prouve le fossile de Tomar. Malgré l'intervalle, assez court, pendant lequel *M. bollensis* est connu, la distribution géographique est très vaste, comme d'ailleurs l'on devait s'y attendre avec des animaux marins dont les possibilités de déplacement étaient très grandes. Ce fait même rend encore plus vraisemblable l'hypothèse de n'exister qu'une seule espèce à cette époque, présentant, tout au plus, des variétés locales peu différentes entre elles.

## IV — DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE

Les gisements principaux, ceux du Lias supérieur d'Allemagne et d'Angleterre, ont été référencés en détail par F. WESTPHAL [1962, pp. 105-110]; nous n'y revenons plus. Tous les exemplaires allemands proviennent du Toarcien, notamment des «*Posidonienschifer*» (Lias ε). En Angleterre, les exemplaires les plus importants sont ceux de la «*Alum shale series*», aux environs de Whitby (côte Nord-Est). L'âge est à peu près le même (zone à *Hildoceras bifrons*, Toarcien moyen); quelques pièces, trouvées également près de Whitby — c'est le cas de *Steneosaurus brevior* —, sont un peu plus anciennes («*Jet Rock Series*», zone à *Hildoceras serpentinum*, Toarcien inférieur).

Quelques restes attribuables à *Mystriosaurus* proviennent des nodules calcaires de La Caine, Calvados (Lias supérieur), d'après E. EUDES-DESCLONGCHAMPS [1877], qui les a classés comme *Pelagosaurus bringniarti* (KAUP), synonyme de *Steneosaurus gracilirostris* et, par conséquent, de *M. bollensis*.

La fig. 8 est un essai de reconstitution paléogéographique au Lias supérieur. On y signale les principaux gisements, les régions alors émergées et la distribution générale des mers.

## V — OBSERVATIONS SUR QUELQUES CARACTÈRES ARCHAÏQUES DES CROCODILIENS, À PROPOS DU MÉSOSUCHIEN DE TOMAR. L'ORIGINE DES CROCODILIA

Un caractère général des crocodiliens est la robustesse du crâne, totalement acinétique par fusion et ossification complètes de plusieurs de ses éléments. Le renforcement du crâne se traduit, notamment, par la réduction des ouvertures préorbitaires (absentes chez la plupart) et par la soudure précoce des frontaux, dont la fusion, chez les crocodiles actuels, s'accompète au cours du développement embryonnaire.

Les caractères mentionnés les opposent aux Thécodontes triasiques, parmi lesquels, selon tout porte à croire, se trouvent les ancêtres des Crocodilia: les Thécodontes, en effet, possèdent toujours des *fenestrae praorbitales* et frontaux séparés. Ces caractères persistent dans des crocodiliens archaïques, bien que moins développés, mais ils n'ont pas été l'objet de toute l'attention qu'ils méritent.

Ainsi, sans références bibliographiques, nous avons été surpris de trouver une suture interfrontale absolument nette sur le crâne de Tomar.

### 1. LA SÉPARATION DES FRONTaux

Contrairement à la généralité des Archosauria, le frontal est un os unique chez les crocodiles Eusuchiens<sup>1</sup>, la plupart des Mésosuchiens et les Sebecosuchiens. Il provient d'une paire d'ébauches placées de chaque côté du septe interorbital, juste en dessus du *planum supraseptale* [SHINO, 1914; cit. par DE BEER, 1937, p. 267, pl. 93, figs. 2-3; voir notre fig. 9]. Les deux frontaux élémentaires des crocodiles actuels se fusionnent très tôt, avant l'éclosion. Il en résulte un frontal unique, sans trace de suture.

On pourrait attendre la séparation des frontaux — qui est constante parmi les Thécodontes du Trias — chez les crocodiliens les plus anciens, les Protosuchia, car ils sont vraisemblablement primitifs. En effet, la séparation existe tant chez *Protosuchus* que sur *Notochampsia*, même si l'état de conservation de ces fossiles laisse beaucoup à désirer, difficultant l'observation [COLBERT & MOOK, 1951, pp. 169-171, fig. 18; voir notre fig. 10]. Un tel caractère est sans doute primitif. De ce fait, il est surprenant que personne n'ait remarqué son importance, même dans d'excellents travaux comme celui de COLBERT & MOOK (où ces auteurs écrivent «frontal» toujours au singulier, sans référer la séparation même lorsqu'ils considèrent les caractères hérités des Thécodontes — malgré leurs propres figures, où la suture inter-frontale est nette).

La séparation des frontaux se retrouve chez les Mésosuchiens du Lias supérieur (très archaïques, sous certains points de vue), et même sur d'autres plus modernes, quoiqu'elle ne soit pas toujours si nette que celle du crâne de Tomar (celui-ci étant bien un adulte, et non un jeune comme supposait O. DA VEIGA FERREIRA, loc. cit.). Ce n'est point un cas isolé, pathologique ou abnormal, car il y a aussi une suture sur tous les *Mystriosaurus bollensis* que nous avons vus, où la région frontale est conservée (liste dans le texte portugais). On peut penser que ce sont plutôt l'écrasement, et les couleurs très proches des os et de la gangue qui expliquent le manque d'observations sur la séparation des frontaux.

<sup>1</sup> La suture inter-frontale existe chez l'Eusuchien éocène *Pristichampsus rollinati* (GRAY), comme indique D. E. BERG [1966, fig. 8]. Voir aussi la pl. VII de O. KUHN, référée à la même espèce (qui est, d'ailleurs, aberrante sous plusieurs points de vue). M. le Dr. D. E. BERG nous a envoyé des photos d'un crâne (n.° 10128, musée de Haale, Allemagne Orientale) du Lutétien du Geiseltal où la suture est très évidente.

La suture inter-frontale se trouve également dans le genre *Pelagosaurus*, bien que moins évidente; on peut l'apercevoir sur la face ventrale d'un crâne de *P. typus* du Lias supérieur d'Amaye-sur-Orne, Calvados (n.<sup>o</sup> 32 599, British Museum), grâce à la préparation à l'acide acétique.

Par contre, la suture semble manquer chez les *Steneosaurus* adultes (au moins chez quelques espèces), malgré leurs rapports étroits avec *Mystriosaurus*. Même en tenant compte des déficiences du matériel que nous avons pu observer et du manque de références bibliographiques, nous croyons pouvoir conclure:

- le crâne du jeune *Steneosaurus* sp. de l'*«Oxford Clay»* figuré par AUER [1909] (coll. Univ. Tübingen) paraît avoir une suture; le frontal montre une fracture sagittale de telle sorte que cette hypothèse semble justifiée.
- le grand crâne de *St. heberti* du Muséum de Paris ne présente aucun vestige de suture.
- il y a séparation des frontaux de quelques adultes de *St. leedsi* et de *St. durobrivensis*, si l'on en juge d'après les figures de ANDREWS [1913, pl. V, fig. 2; pl. VI, fig. 1]. Bien que les sutures soient clairement signalées, ANDREWS déclare [*id.*, p. 86] que les frontaux sont représentés par un seul os, comme il est habituel chez les crocodiliens. Un autre crâne de l'*«Oxford Clay»* aurait un frontal unique (pl. VII, fig. 1); attribué par ANDREWS à *St. obtusidens* [*loc. cit.*], il appartient à un individu de grande taille (116 cm de longueur crânienne contre 74 cm du type de *St. durobrivensis*). Nous avons constaté que les crânes de la collection Leeds (British Museum), de l'Oxfordien de Peterborough, sont très déformés, sinon complètement écrasés. La région frontale présente fréquemment des fractures sagittales, montrant sa fragilité; la présence de suture inter-frontale est bien possible mais, vu le mauvais état de conservation, il faut exprimer quelque doute.

Bref, il y a séparation des frontaux dans la plupart, sinon tous, les *Mystriosaurus*, même sur des sujets agés. Au contraire, la tendance vers la fusion est plus marquée chez *Pelagosaurus* et *Steneosaurus*, qui auraient un seul frontal<sup>1</sup> (au moins dans la majorité des adultes), la séparation ne se vérifiant que sur des jeunes, circonstance qui les rapproche des crocodiliens plus évolués.

La tendance vers la fusion (complètement réalisée, dans le cas des frontaux, chez la plupart des crocodiliens) existe, en moindre degré, en ce qui concerne les lacrymaux et les maxillaires: aux sutures larges des *Mystriosaurus* suit une disposition plus serrée, bien que la fusion de ces os ne soit accomplie que par exception (sujets très agés, chez les Eusuchiens actuels).

## 2. OUVERTURES PRÉORBITAIRES

La plupart des Archosauria, notamment les Thécodontes, Dinosauriens et Ptérosauriens, possède des ouvertures préorbitaires; les crocodiliens font exception, car ces ouvertures n'existent que dans quelques formes archaïques (certains Mésosuchiens).

On n'a jamais trouvé de *fenestrae praeorbitales* chez les crocodiles les plus anciens, les Protosuchia. Nous estimons, toutefois, qu'il est impossible de confirmer leur absence, car la région où ces ouvertures auraient pu se trouver est très abîmée dans tous les crânes connus. Le type de *Protosuchus richardsoni* (BROWN) (Trias final ou Lias inférieur, Arizona, États-Unis), figuré par COLBERT & MOOK [1951, pl. 12, fig. 1] est trop craquelé dans la région préorbitaire pour permettre des conclusions sûres; la présence des dites ouvertures ne paraît nullement impossible, puisqu'il y a des parties sans os avant les orbites. Il faut rappeler, cependant, les affirmations répétées de COLBERT & MOOK [*loc. cit.*], selon lesquelles il n'y aurait pas de fenêtres préorbitaires chez *Protosuchus*. De même pour *Notochampsia istedana* BROOM, de la série de Stormberg en Afrique du Sud (Trias supérieur à Jurassique inférieur), dont la conservation du crâne est si mauvaise qu'aucune opinion définitive n'est permise [BROOM, 1904, p. 582]. On doit comprendre, d'ailleurs, qu'on pouvait bien avoir envie de supposer l'absence des *fenestrae praeorbitales* chez les Protosuchiens si l'on voulait démontrer (à juste titre, certainement) que *Protosuchus* et *Notochampsia* sont de vrais crocodiliens, cette absence les éloignant, sans doute, des Thécodontes. Nous ajouterons que, même si l'existence des ouvertures en question était vérifiée, elles seraient certainement réduites, ce qui représente une spécialisation nettement crocodilienne [COLBERT & MOOK, 1951, p. 159].

Des *fenestrae praeorbitales* existent à l'état vestigial chez quelques Mésosuchiens. On doit les considérer comme des structures vraiment primitives, et non des formations secondaires, comme il a

<sup>1</sup> Même le crâne de *Pelagosaurus typus* déjà mentionné (n.<sup>o</sup> 32 599, British Museum), où il y a une suture, présente les frontaux pratiquement fusionnés.

été supposé par KÄLIN [1955, p. 699]. Il y en a, notamment, dans les genres *Mycterosuchus*, *Teleosaurus*, *Pelagosaurus* et *Mystriosaurus*. Les descendants de ces derniers, les *Stenosaurus*, possèdent également des ouvertures préorbitaires, mais elles y sont, en général, proportionnellement plus petites. On peut affirmer donc que la présence de telles ouvertures est constante dans la plupart des Téléosauromorphes.

Outre ceux que nous avons indiqués, peu de Mésosuchiens possèdent ces ouvertures. Exemples, les bizarres Notosuchiens du Crétacé de l'Amérique du Sud (où elles sont assez développées) et quelques *Metriorhynchus* [ANDREWS, 1913, figs. 56-57 du texte]. Les Eusuchiens n'en ont pas, même lors de l'élosion, ne se trouvant que dans des embryons très avancés: au stade de 13 mm de longueur, le *chondrocranium* de *Crocodylus biporatus* présente des espaces vides de cartilage entre les ébauches des lacrymaux et des maxillaires, limités en avant par les nasaux et, médalement, par les parois des capsules nasales [SHINOI, 1914; DE BEER, 1937, pl. 93, fig. 2; *id.*, p. 267; et notre fig. 9]. Ces espaces se bouclent rapidement au cours de l'ossification.

### 3. CONCLUSIONS. L'ORIGINE DES CROCODILIA

Les Mésosuchiens marins, représentés par le genre *Pelagosaurus*, apparaissent soudain au Lias moyen (à Jeandelaincourt, M. et M. — Domérien, zone à *Amaltheus margaritatus*), d'après VON HUENE & MAUBEUGE [1952]. Par ordre chronologique, suivent les *Mystriosaurus* de la «Jet Rock Series» de Whitby (Toarcien inférieur) et, au Toarcien moyen, les *Mystriosaurus* et *Pelagosaurus* des gisements d'Allemagne et de la France, et ceux de la «Alum Shale Series» de Whitby. Le *Mystriosaurus* de Tamar est un peu plus moderne, du Toarcien supérieur ou de la base de l'Aalénien.

Au Lias supérieur, la plupart des Téléosauromorphes présentent des caractères anatomiques très primitifs, qui s'éffacent graduellement pour disparaître, presque totalement, chez les *Stenosaurus*.

La séparation des frontaux montre que les Téléosauromorphes du Lias se trouvaient dans un stade évolutif encore assez proche des Thécodontes, ce qui est indiqué aussi par la persistance des ouvertures préorbitaires. L'origine des Crocodilia doit se placer, sans doute, parmi les Thécodontes, comme supposait BROOM [1927], et, plus précisément, chez les Sphenosucoïdeas [cf. R. HOFFSTETTER, 1955, pp. 679-681].

Toutefois, et contrairement aux conceptions de KÄLIN [1955, p. 719, schéma] — selon lesquelles tous les crocodiliens, à partir du Lias, descendaient des Protosuchia —, l'idée d'une origine polyphylétique s'impose. Il est difficile d'admettre, en effet, que en bien moins de 20 millions d'années (intervalle entre les apparitions des Protosuchiens, vers la fin du Trias ou au début du Lias, et des Mésosuchiens marins, au Lias moyen)<sup>1</sup>, des changements anatomiques si importants puissent avoir eu lieu dans le sens de l'adaptation, assez parfaite, à la vie aquatique.

Sauf s'il y a eu évolution très accélérée, vraiment tachytélique, avec des modifications remarquables vers la longirostre, etc. en très peu de temps, il faut admettre, logiquement, que les Mésosuchiens marins ne descendent pas des Protosuchiens.

Est semblable la conclusion de F. WESTPHAL [1962, pp. 112-113], fondée sur l'absence d'ouvertures préorbitaires chez les Protosuchiens; ceux-ci n'auraient pu être à l'origine de formes telles que les Téléosauromorphes, qui en possèdent. (Il nous faut rappeler, comme il a été dit, qu'on ne peut pas être sûr de la présence ou absence de *fenestrae praeorbitales* chez les Protosuchiens).

Ajoutons, à l'appui de l'hypothèse d'origine polyphylétique, le fait de l'existence, au Lias supérieur, de genres absolument distincts (*Mystriosaurus*, *Pelagosaurus*), ce qui suppose un processus évolutif préliminaire assez long.

Un autre point à souligner est l'absence de crocodiliens dans des gisements du Lias inférieur très riches en Vertébrés marins, comme celui de Lyme Regis (Angleterre du Sud). De ce fait, on peut penser que le processus évolutif qui conduit aux Téléosauromorphes se soit déroulé en milieu non-marin (lacustre ou fluvial), peut-être dans d'autres régions du Globe.

EN CONCLUSION: pour autant qu'il est possible de juger dans l'état actuel des connaissances, les Téléosauromorphes liasiques descendent soit d'autres crocodiliens — mais non des Protosuchia —, soit de certains Thécodontes, adaptés déjà, peut-être, à la vie aquatique. Évoluant d'abord en milieu non-marin, les caractères adaptatifs qu'ils avaient acquis leur ont permis de profiter des excellentes conditions d'expansion créées par les transgressions du Lias, responsables de l'établissement de vastes mers épi-continentales à nourriture abondante. Les Crocodilia sont, très probablement, un groupe polyphylétique.

<sup>1</sup> D'après les conclusions du Symposium de Géochronologie dédié au Professeur A. HOLMES, tenu à Glasgow en 1964, la limite Trias-Lias se place, à peu près, entre -190 et -195 millions d'années; celle entre le Lias et le Dogger est à -172 millions d'années.

## BIBLIOGRAFIA

- ALMEIDA, F. A. XAVIER D' (1868) — *Notícia das colecções da secção mineralógica do Museu Nacional de Lisboa*, 127 pp., 2 tabelas. Typographia Lisbonense. Lisboa.
- ANDREWS, C. W. (1913) — *A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay*, 2, 206 pp., 73 figs., 13 est.. British Museum (Nat. Hist.), London.
- AUER, E. (1909) — *Über einige Krokodile der Juraformation*. Palaeontographica, 55, pp. 217-294, 15 figs., est. 22 a 26. Stuttgart.
- BEER, G. R. DE (1937) — *The development of the vertebrate skull*, 552 pp., 143 est.. Oxford.
- BERCKHEMER, F. (1929) — *Beiträge zur Kenntnis der Krokodilier des schwäbischen oberen Lias*. N. Jahrb. Miner., 64 B, pp. 1-59, 11 figs., est. 1-4. Stuttgart.
- BERG, D. E. (1966) — *Die Krokodile, insbesondere Asiatosuchus und Sebecus?*, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. Abh. d. Hessischen Landesamtes für Bodenforschung, 62, 105 pp., 11 figs., 6 est.. Wiesbaden.
- BLAKE, J. F. (1876) — Vide TATE, R. & BLAKE, J. F.
- BROIN, F. DE (1966) — *Étude paléontologique de quelques crocodiliens du Sahara*. Thèse présentée à la Faculté des Sciences de l'Université de Paris, 140+7 pp., 2 figs., 23 est..
- BRONN, H. G. (1835-1837) — *Lethaea geognostica*, 1, 1350 pp., 48 est.. Stuttgart. (1.ª descrição do género *Mystriosaurus*, da autoria de J. J. KAUP).
- (1842) — *Über die fossilen Gaviale der Lias-Formation und der Oolith*. Arch. Naturgesch., 1 (8), pp. 77-82. Berlin.
- BRONN, H. G. & KAUP, J. J. (1841-1843) — *Abhandlungen über die Gavialartigen Reptilien der Lias-Formation*, 47 pp., 4 est.. Stuttgart.
- BROOM, R. (1904) — *On a new crocodilian genus (Notochampsia) from the Upper Stormberg beds of South Africa*. Geol. Mag., dec. 5, 1 (486), pp. 583-584, 4 figs.
- (1913) — *On the south-african Pseudosuchian Euparkeria and allied genera*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 619-633, est. 75 a 79.
- (1927) — *On Sphenosuchus, and the origin of the crocodiles*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 359-370, 5 figs..
- BUCKLAND, W. (1836) — *Geology and Mineralogy*, Bridgewater Treatise, 1, 599 pp., 2, 128 pp., 69 est.. London. (Inclui observações de KÖNIG sobre crocodilos do Liásico de Inglaterra).
- CHOFFAT, P. (1908) — *Contribution à la connaissance du Lias et du Dogger de la région de Thomar*. Com. Serv. Geol. Portugal, 7, pp. 140-167, 2 figs..
- COLBERT, E. H. & MOOK, C. C. (1951) — *The ancestral crocodilian Protosuchus*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 97 (3), pp. 143-182, 20 figs., 7 est.. New York.
- DESLONGCHAMPS, E. E. (1867) — *Prodrome des Téléosauriens du Calvados*. Notes paléontologiques, 11. Edit. por Le Blanc-Hardel (Caen) e Savy (Paris).
- (1870) — *Notes sur les reptiles fossiles appartenant à la famille des Téléosauriens, dont les débris ont été recueillis dans les îles jurassiques de la Normandie*. Bull. Soc. Géol. Fr., 2<sup>e</sup> sér., 27, pp. 299-351, est. II a VIII.
- (1877) — *Le Jura Normand*, 4, 60 pp., 15 est.. Ed. F. Savy. Paris.
- DESLONGCHAMPS, J. A. E. (1864) — *Mémoire sur les Téléosauriens de l'époque jurassique du département du Calvados*. Mém. Soc. Linn. Normandie, 18, Caen.
- FERREIRA, O. DA VEIGA (1959) — *Notas sobre a presença do género «Pelagosaurus» no Lias de Tomar*. Anais Fac. Ciênc. Porto, 41, 4 pp., 2 figs., 1 est..
- HOFFSTETTER, R. (1955) — *Thecodontia*. Traité Paléont. J. Piveteau, 5, pp. 665-694, 17 figs.. Masson & Cie. Paris.
- HUENE, F. VON (1956) — *Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden*. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- HUENE, F. VON & MAUBEUGE, P. L. (1952) — *Sur quelques restes de Reptiles du Lias de Jeandelaincourt (M.-et-M.)*. Bull. Soc. Géol. Fr., 6<sup>e</sup> sér., 2 (1-3), pp. 13-17, 1 fig., 1 est..
- JAEGER, G. F. (1828) — *Über die fossile Reptilien, welche in Württemberg aufgefunden worden sind*, 48 pp., 6 est.. Stuttgart.
- KÄLIN, J. (1933) — *Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodiliden schädels*. Zool. Jahrb. (Anat.), 57 (4), pp. 535-714, 29 figs., est. 11 a 16. Jena.
- (1955) — *Crocodilia*. Traité Paléont. J. Piveteau, 5, pp. 695-784, 69 figs.. Masson & Cie. Paris.
- KAUF, J. J. (1837) — Vide BRONN, H. G., 1835-1837.
- KUHN, O. (1938) — *Die Krokodilier aus dem mittleren Eozän des Geiseltales bei Halle*. N. Acta Leopoldina, N. F., 6 (39), pp. 313-329, est. 25-36. Halle.
- LANGSTON, W. (1965) — *Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America*. Univ. California Publ. Geol. Sciences, 52, 157+7 pp., 49 figs., 5 est..

- LYDEKKER, R. (1888) — Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History), 1, 309+28 pp., 69 figs. London.
- MALZ, H. (1961) — Der nomenklatorische status von «*Mystriosaurus senkenbergianus*». Senckenbergiana lethaea, 42 (5-6), pp. 457-459. Frankfurt.
- MOUTERDE, R., RUSET, CH. & ALMEIDA, F. MOITINHO DE (1965) — Coupe du Lias au Sud de Condeixa. Com. Serv. Geol. Portugal, 48, pp. 61-91, 1 fig., 2 est..
- ROMER, A. S. (1956) — Osteology of the Reptiles, 772 pp., 248 figs.. Univ. Chicago Press.
- SAINTE-HILAIRE, E. GEOFFROY (1825) — Recherches sur l'organisation des Gavials. Sur leurs affinités naturelles, desquelles résulte la nécessité d'une autre distribution générique, Gavialis, Teleosaurus et Steneosaurus; et sur cette question, si les Gavials (Gavialis), aujourd'hui répandus dans les parties orientales de l'Asie, descendant, par voie non interrompue de génération, des Gavials antidipluviens, soit des Gavials fossiles, dits Crocodiles de Caen (Teleosaurus), soit des Gavials fossiles du Havre et de Honfleur (Steneosaurus). Mém. Mus. Hist. Nat., par les Professeurs de cet établissement. Ouvrage orné de gravures. Dédié au Roi. Tome 12, pp. 97-155, est. 5-6. Paris. (Propõe a criação do gênero *Steneosaurus*; chama a atenção para variações de comprimento do rostro em *Gavialis*, nas pp. 118-120).
- SAUVAGE, H. E. (1897-1898) — Vertebrés fossiles du Portugal. Contributions à l'étude des Poissons et des Reptiles du Jurassique et du Crétacique. Mem. Dir. Trab. Geol. Portugal, 47 pp., 10 est. Lisboa.
- SHIINO, K. (1914) — Studien zur Kenntnis des Wirbeltierkopfes I. Das Chondrocranium von Crocodylus mit Berücksichtigung der Gehirnnerven und der Kopgefässe. Anat. Hefte, 50, pp. 257-382, 33 figs., est. 15 a 21. Wiesbaden.
- TATE, R. & BLAKE, J. F. (1876) — The Yorkshire Lias, 2, Paleontology, Reptilia. John van Voorst, Paternoster Row. London. (Por J. F. Blake).
- TELLES ANTUNES, MIGUEL (1966) — Sur quelques caractères archaïques des Crocodiliens, à propos d'un Mésozoochien du Lias supérieur de Tomar (Portugal). Remarques sur l'origine des Crocodilia. Colloques Internat. C. N. R. S. Paris. (Em publicação).
- WESTPHAL, F. (1961) — Zur Systematik der deutschen und englischen Lias-Krokodilier. N. Jahrb. Geol. Pal. Abh., 113 (2), pp. 207-218, est. 17-18. Stuttgart.
- (1962-a) — Zum Lebensraum der Lias-Krokodilier. Paläont. Zeitschrift, 36 (1-2). Stuttgart.
- (1962-b) — Die Krokodilier des deutschen und englischen oberen Lias. Palaeontographica, A, 118 (1-3), pp. 23-118, 29 figs., 7 est.. Stuttgart.
- WESTPHAL, F. & WESTPHAL, I. — Über Lias-Krokodile. Natur und Museum, 93 (9), pp. 377-383, 4 figs. Stuttgart.
- WINKLER, T. C. (1878) — Étude sur le genre *Mystriosaurus* et description de deux exemplaires nouveaux de ce genre. Arch. Mus. Teyler, 4, pp. 49-132, 2 figs., 3 est.. Haarlem.

## **ESTAMPAS**

ESTAMPA I

Pedreira da Fonte Quente, junto da estrada de Tomar para o Prado. Vista de conjunto e pormenores, mostrando dobras e fracturas.

Liásico superior: A — calcários com *Hammatoceras speciosum* (os 5 a 8 metros da base), do Toarciano final, e B — calcários com *Dumortieria* e *Rhynchonella cynocephala*, da base do Aaleniano. Indica-se o limite aproximado, segundo o Prof. R. MOUTERDE.

Fotos M. TELLES ANTUNES

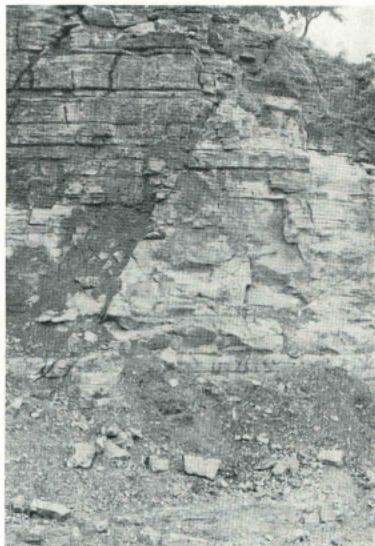
M. TELLES ANTUNES — MESOSUQUIANO DE TOMAR — EST. 1



B  
A



B  
A



ESTAMPA II

*Mystriosaurus cf. bollensis* (JAEGER 1828) = *Pelagosaurus tomarensis* VEIGA-FERREIRA 1959.

Crânio, norma verticalis. Alguns pormenores foram reconstruídos. As setas indicam a posição do 1.º dente do maxilar esquerdo e o limite posterior dos pré-maxilares. A gângue está representada a ponteado.  
Tomar — Liásico superior (zona com *Hammatoceras speciosum* ou zona com *Dumortieria*).  
Colecção do Museu Mineralógico e Geológico da Faculdade de Ciências de Lisboa.

Sont indiquées par les flèches la position de la 1.ère dent du maxillaire gauche et la limite postérieure des pré-maxillaires. La gângue est représentée en pointillé.

M. TELLES ANTUNES des.

ESTAMPA III

*Myriosaurs cf. bollensis* (JAEGER), de Tomar.

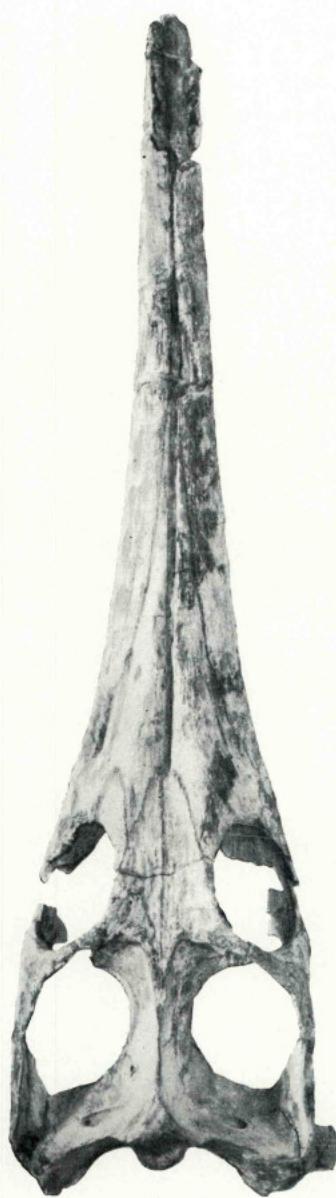
Crânio: 1, *norma verticalis*, mostrando, nomeadamente, o aspecto geral, as *fenestrae paeorbitalis* (bem visível a do lado esquerdo) e a sutura inter-frontal.  
2, *norma lateralis*.

3, *norma basilaris*, observando-se um fragmento do palatino direito (deslocado da posição normal), a sutura inter-frontal, o bordo posterior da *apertura nasal interna*, o divertículo situado na base desta abertura, o *foramen inter-tympanicum*, etc.

1, remarquer l'aspect général, les *fen. paeorb.* et la sut. inter-fr.  
2,  
3, montrant un fragment du palatin droit, déplacé, la sut. inter-fr., le bord post. de l'ouvert. nasale interne, le diverticule à la base de la même, le *for. intert.*, etc.

Fotos A. CARREIRA — M. TELLES ANTUNES

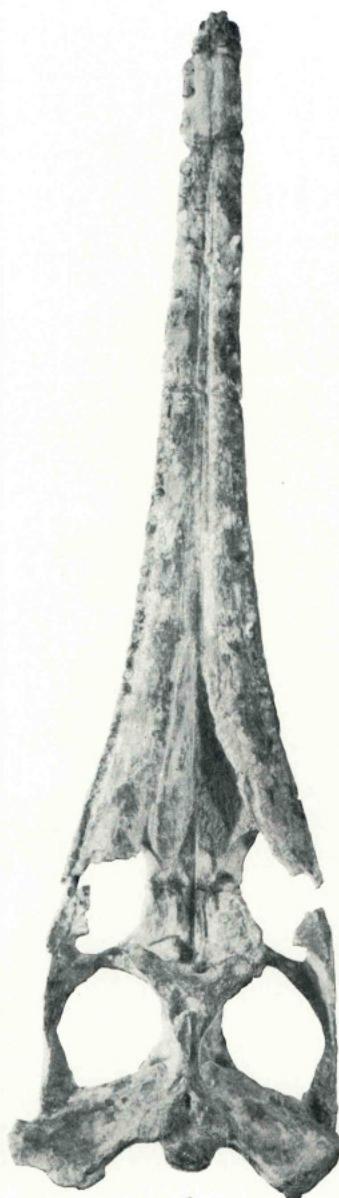
EST. III



1



2



3

10 cm

ESTAMPA IV

*Mystriosaurus cf. bollensis* (JAEGER), de Tomar.

Crânio: 4, vista anterior, aproveitando uma fractura transversal ao nível dos frontais. Reparar na secção arredondada do *tractus olfactorius*, a meio da foto; no orifício de saída do trigêmeo direito (à esquerda, na foto); no bordo posterior da *apertura nasalis interna*; e na secção do divertículo (base da foto, a meio).

5, outra perspectiva em vista anterior, ligeiramente ampliada em relação à precedente, mostrando secções do *tractus olfactorius* e da sutura inter-frontal.

6, vista superior. Observar a sutura inter-frontal e o par de depressões de fundo plano onde terminam internamente os canais crânio-quadrados (perto do bordo posterior das *fenestrae supratemporales*). Mesma escala que a foto 4.

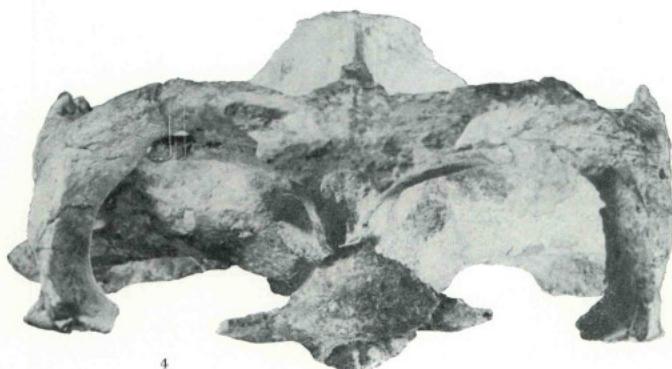
4, vue antérieure, profitant d'une fracture transversale au niveau des frontal. Voir: section arrondie du *tractus olfac.*, trou de sortie du trijumeau droit, bord post. de l'*apert. nas. int.*, et section du diverticule.

5, autre perspective en vue ant., légèrement agrandie par rapport à la précédente. V. sections du *tractus olfac.* et de la sut. inter-fr.

6, vue supérieure, montrant la sut. inter-fr. et le paire de dépressions à fond plat où finissent internement les canaux crâno-carriés (près du bord post. des *fen. supratemp.*). Même échelle de la photo 4.

Fotos A. CARREIRA — M. TELLES ANTUNES

EST. IV

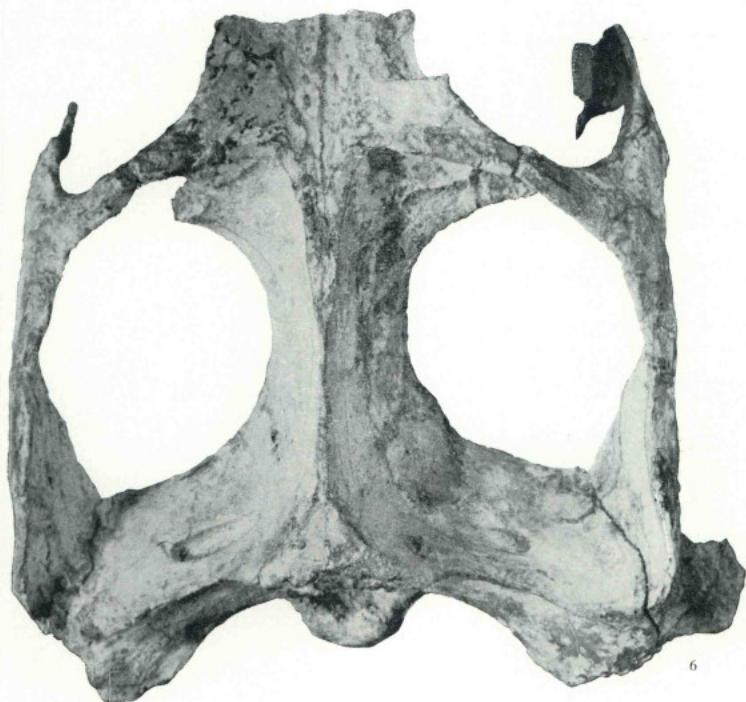


4



5 cm

5



6

ESTAMPA V

*Mystriosaurus cf. bollensis* (JAEGER), de Tomar.

Crânio: 7, radiografia da região frontal, mostrando o *tractus olfactorius*, a sutura inter-frontal e manchas de maior transparência correspondentes a depressões que fazem parte da ornamentação (comparar com a foto 6). A radiação (Cu K $\alpha$ , 40 KV, 25 mA, 10 s) incidiu directamente na face ventral, com a película assente na fase dorsal.

8, vista inferior. Observar, de alto a baixo: sutura inter-frontal, *tractus olfactorius*, aspecto dos laterosfenóides, bordo posterior da *apertura nasalis interna*, divertículo situado na base da região posterior da mesma abertura, buracos de saída dos nervos V, *foramen intertympanicum* e o par de aberturas laterais dos canais de Eustáquio (situadas, de cada lado, perto do *for. intert.*).

9, vista posterior. Comparar com a fig. 7 do texto.

7, radiographie de la région frontale montrant le *tractus olfac.*, la sut. inter-fr., et des taches plus claires correspondant à des dépressions qui font partie de l'ornementation (comparer avec la photo 6). La radiation a incidé directement sur la face ventrale, avec la pellicule appliquée sur la face dorsale.

8, vue inférieure. Remarquer, de haut en bas: sut. inter-fr., *tractus olfac.*, aspect des laterosphénoides, bord post. de l'*apert. nas. int.*, diverticule placé à la base de la région postérieure de la même ouverture, trous de sortie des nerfs V, *for. intert.*, et la paire d'ouvertures latérales des canaux d'Eustache (de chaque côté, près du *for. intert.*).

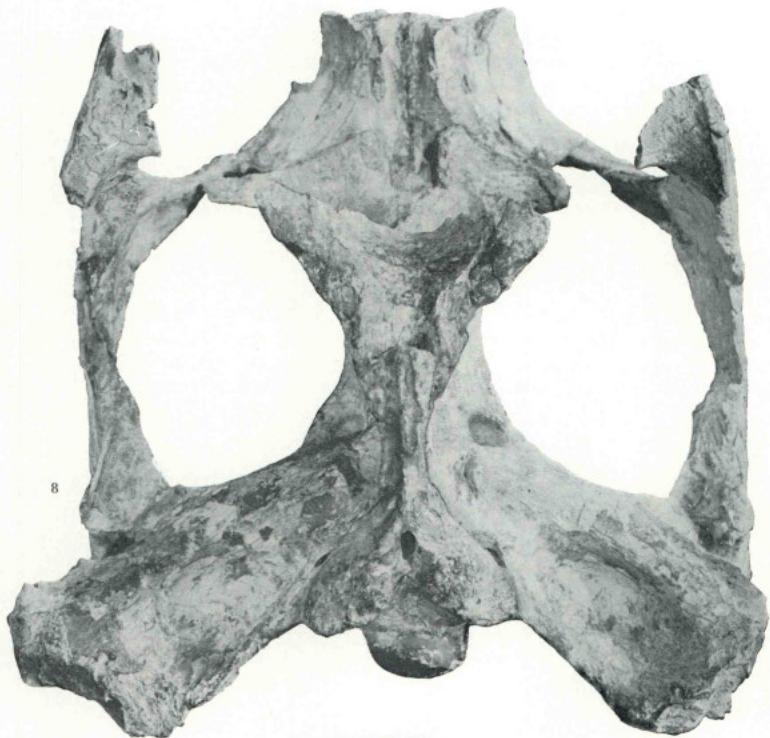
9, vue postérieure, à comparer avec la fig. 7 du texte.

Radiografia, M. G. SALVADO; fotos A. CARREIRA — M. TELLES ANTUNES

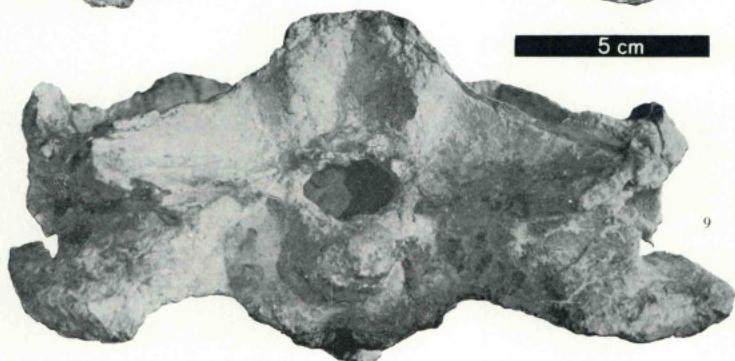
EST. V



7



5 cm



ESTAMPA VI

*Mystriosaurus bollensis* (JAEGER), de Boll, Württemberg.  
Colecção do Museu Mineralógico e Geológico da Faculdade de Ciências de Lisboa.

10, esqueleto comprimido lateralmente. Na mesma placa encontram-se um molde esmagado de amonóide e, abaixo e à direita do mesmo, um fragmento de rostro de belemnóide.

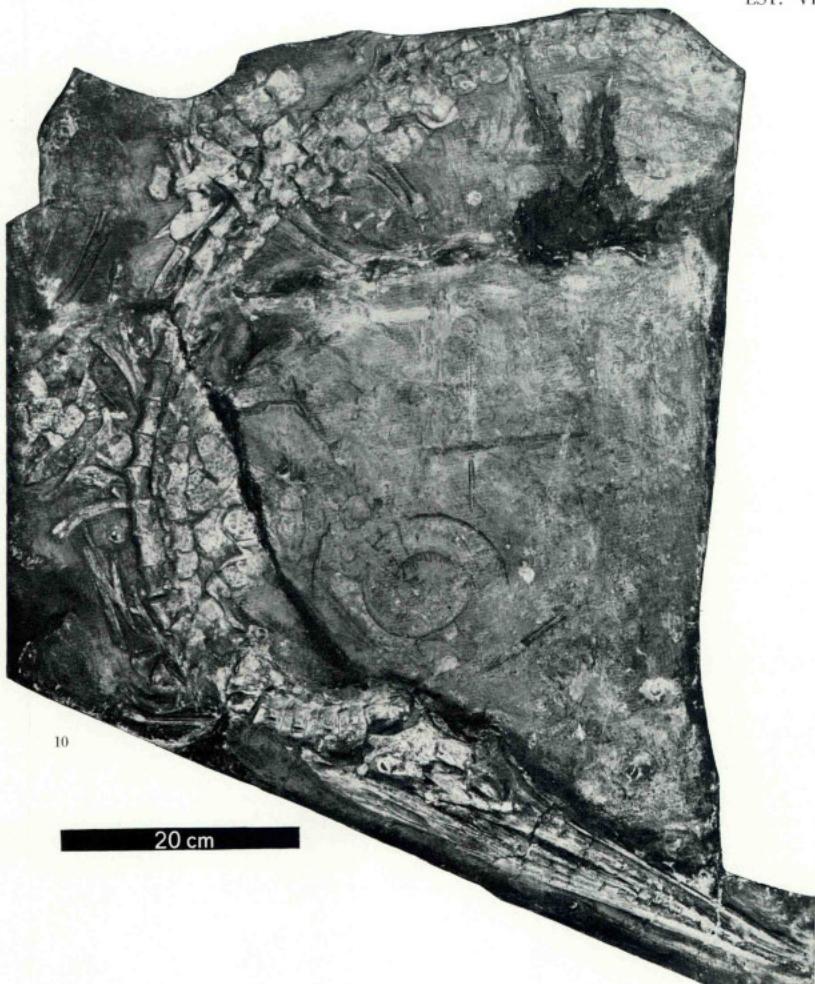
11, pormenor do mesmo exemplar mostrando a sutura inter-frontal.

10, squelette comprimé latéralement. La même plaque montre également une ammonite écrasée et, plus en bas et à droite, un fragment de rostre de belemnoides.

11, détail de la même pièce montrant la suture inter-frontale.

Fotos A. CARREIRA — M. TELLES ANTUNES

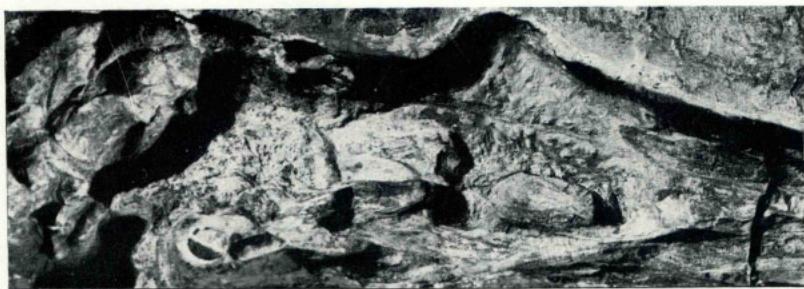
EST. VI



10

20 cm

11



5 cm

## MEMÓRIAS DA COMISSÃO GEOLÓGICA DE PORTUGAL (1857-1869)

- 1865 — GOMES, B. A. — *Vegetais fosseis: — Flora fossil do terreno carbonífero das vizinhanças do Porto, Serra do Bussaco e Moinho d'Ordem, próximo de Alcacer do Sal.* 46 p., 6 est. (Com tradução em francês). Esgotado.  
1865 — PEREIRA DA COSTA, F. A. — *Da existência do homem em épocas remotas no vale do Tejo: — Notícia sobre os esqueletos humanos descobertos no Cabego da Arruda.* 40 p., 7 est. (Com tradução em francês). Esgotado.  
1866 — RIBEIRO, C. — *Estudos geológicos: — Descrição do terreno quaternário das bacias dos rios Tejo e Sado.* 164 p., 1 carta (Com versão francesa por Dalhunty). Esgotado.  
1866-67 — PEREIRA DA COSTA, F. A. — *Molluscos fosseis: — Gasteropodes dos depósitos terciários de Portugal.* 2 fasc., 263 p., 28 est. (Com versão francesa por Malhunty). Esgotado.  
1867 — NERY DELGADO, J. F. — *Estudos geológicos: — Da existência do homem no nosso solo em tempos mui remotos provada pelo estudo das cavernas: — Notícia áccrue das grutas de Cesareda.* 133 p., 3 est. (Com versão francesa por Dalhunty). Esgotado.  
1867 — RIBEIRO, C. — *Estudos geológicos: — Memoria sobre o abastecimento de Lisboa com águas da nascente e agua de rio.* 119 p. Esgotado.  
1868 — PEREIRA DA COSTA, F. A. — *Monumentos prehistóricos: — Descrição de alguns dolmens ou antas de Portugal.* 97 p., 3 est. (Com tradução em francês). Esgotado.

## MEMÓRIAS DA SECÇÃO DOS TRABALHOS GEOLÓGICOS DE PORTUGAL (1869-1886)

- 1871 — RIBEIRO, C. — *Descrição de alguns silex e quartzites lascados encontrados nas camadas dos terrenos terciário e quaternário das bacias do Tejo e Sado.* 57 p., 10 est. (Com tradução em francês). Esgotado.  
1876 — NERY DELGADO, J. F. — *Terrenos paleozoicos de Portugal: — Sobre a existência do terreno siluriano no Baixo Alentejo.* 35 p., 2 est., 1 carta (Com tradução em francês). Esgotado.  
1878 — RIBEIRO, C. — *Estudos prehistóricos em Portugal: — Notícia de algumas estações e monumentos prehistóricos.* 1.º vol., 72 p., 21 est. (Com tradução em francês). Esgotado.  
1880 — Idem — *Idem.* 2.º vol., 86 p., 7 est. (Com tradução em francês). Esgotado.  
1880 — CHOFFAT, P. — *Étude stratigraphique et paléontologique des terrains jurassiques du Portugal: — Le Lias et le Dogger au Nord du Tage.* XII + 72 p.  
1881 — VASCONCELLOS PEREIRA CABRAL, F. A. DE — *Estudos de depósitos superficiais da bacia do Douro.* 88 p., 3 est.  
1881 — HIER, O. — *Contribution à la flore fossile de Portugal.* 51 p., 29 est. Esgotado.  
1885 — CHOFFAT, P. — *Recueil de monographies stratigraphiques sur le système crétacique du Portugal. Première étude: — Contrées de Cintra, Belas e de Lisboa.* 76 p., 3 est. Esgotado.  
1885 — NERY DELGADO, J. F. — *Terrenos paleozoicos de Portugal: — Estudo sobre os Bilobites e outros fosseis das quartzites da base do sistema silurico de Portugal.* 111 p., 43 est. (Com tradução em francês). Esgotado.  
1886 — CHOFFAT, P. — *Recueil d'études paléontologiques sur la faune crétacique du Portugal. Vol. I: — Espèces nouvelles ou peu connues.* 1.ª série, 40 p., 18 est. Esgotado.

## MEMÓRIAS DA COMISSÃO DOS TRABALHOS GEOLÓGICOS DE PORTUGAL (1886-1892)

- 1885-88 — CHOFFAT, P. — *Description de la faune jurassique du Portugal: — Mollusques lamellibranches. Deuxième ordre. Asiphoniidae.* 1.ª et 2.ª livraison, 76 p., 19 est. Esgotado.  
1887-88 — LORIOL, P. DE — *Recueil d'études paléontologiques sur la faune crétacique du Portugal. Vol. II: — Description des Echinodermes.* 2 fasc., 124 p., 22 est. Esgotado.  
1887-88 — NERY DELGADO, J. F. — *Terrenos paleozoicos de Portugal: — Estudo sobre os Bilobites e outros fosseis das quartzites da base do sistema silurico de Portugal.* Suplemento — 76 p., 12 est. (Com tradução em francês). Esgotado.  
1888 — LIMA W. DE — *Flora fossil de Portugal: — Monographia do genero Dicranophyllum (Sistema carbonico).* 14 p., 3 est. (Com tradução em francês). Esgotado.  
1889 — CHOFFAT, P. — *Étude géologique du tunnel du Rocio. Contribution à la connaissance du sous-sol de Lisboa.* Avec un article paléontologique par J. C. BERKELEY COTTER et un article zoologique par ALBERT GIRARD. 106 p., 7 est. Esgotado.  
1890-91 — LORIOL, P. DE — *Description de la faune jurassique du Portugal: — Embranchement des Echinodermes.* 179 p., 29 est. Esgotado.  
1892 — NERY DELGADO, J. F. — *Fauna silurica de Portugal: — Descrição de uma forma nova de Trilobite, Lichas (Uralichas) ribeiroi.* 31 p., 6 est. (Com tradução em francês). Esgotado.

## MEMÓRIAS DA DIRECÇÃO DOS TRABALHOS GEOLÓGICOS DE PORTUGAL (1892-1899)

- 1893 — CHOFFAT, P. — *Description de la faune jurassique du Portugal: — Classe des Cephalopodes. 1.ª série. Ammonites du Lusitanien de la contrée de Torres Vedras.* 82 p., 20 est. Esgotado.  
1893 — CHOFFAT, P. — *Description de la faune jurassique du Portugal: — Mollusques lamellibranches. Premier ordre. Siphonidae.* 1.ª livraison, 30 est. Esgotado.  
1894 — SAPORTA, M. — *Flore fossile do Portugal: — Nouvelles contributions à flore mésozoïque.* Acompagnées d'une notice stratigraphique par PAUL CHOFFAT. 288 p., 40 est. Esgotado.  
1896 — LORIOL, P. DE — *Description des Echinodermes tertiaires du Portugal.* Acompagnées d'un tableau stratigraphique par J. C. BERKELEY COTTER. 50 p., 13 est. Esgotado.  
1897 — NERY DELGADO, J. F. — *Fauna silurica de Portugal: — Novas observações acerca de Lichas (Uralichas) ribeiroi.* 35 p., 4 est. (Com tradução em francês). Esgotado.  
1897-98 — SAUVAGE, H. E. — *Vertébrés fossiles du Portugal: — Contributions à l'étude des poissons et des reptiles du Jurassique et du Crétacique.* 48 p., 10 est. Esgotado.  
1898 — CHOFFAT, P. — *Recueil d'études paléontologiques sur la faune crétacique du Portugal: — Vol. I. Espèces nouvelles ou peu connues.* 2.ª série: — *Les Ammonées des Bellasiens des couches à Neolobites Vibrayeanus, du Turonien et du Sénonien.* 46 p., 20 est. Esgotado.

## MEMÓRIAS DA DIRECÇÃO DOS SERVIÇOS GEOLÓGICOS DE PORTUGAL (1899-1901)

- 1900 — CHOFFAT, P. — *Recueil de monographies stratigraphiques sur le système crétacique du Portugal: — Deuxième étude: — Le Crétacique supérieur au Nord du Tage.* 287 p., 11 est. Esgotado.

## MEMÓRIAS DA COMISSÃO DO SERVIÇO GEOLÓGICO DE PORTUGAL (1901-1918)

- 1901-1902 — CHOFFAT, P. — *Recueil d'études paléontologiques sur la faune crétacique du Portugal. Vol. I. Espèces nouvelles ou peu connues. 3<sup>e</sup> série: — Mollusques du Sénonian à faciès fluvi-marin.* 18 p., 2 est.; 4<sup>e</sup> série: — *Espèces diverses et table des quatre séries.* 67 p., 16 est. Esgotado.
- 1903 — CHOFFAT, P. — *Contributions à la connaissance géologique des colonies portugaises d'Afrique. I: — Le Crétacique de Conducia.* 31 p., 9 est. Esgotado.
- 1903-1904 — DOLLFUS, G. F., BERKELEY COTTER, J. C. & GOMES, J. P. — *Mollusques tertiaires du Portugal: — Planches de Céphalopodes, Gastéropodes et Pélicyprides, laissées par F. A. PEREIRA DA COSTA, accompagnées d'une explication sommaire et d'une esquisse géologique.* 120 p., 1 quadro estratigráfico, 1 retrato e 27 est.
- 1904-1905 — KOBY, F. — *Description de la faune jurassique du Portugal: — Polypiers du Jurassique supérieur.* Avec noticia estratigráfica por P. CHOFFAT, 168 p., est. Esgotado.
- 1905 — CHOFFAT, P. — *Contribution à la connaissance géologique des colonies portugaises d'Afrique. II: — Nouvelles données sur la zone littorale d'Angola.* 48 p., 4 est. Esgotado.
- 1907 — ROMAN, F. & TORRES, A. — *Le Néogène continental dans la basse vallée du Tage (rive droite).* Avec une note sur les empreintes végétales de Pernes par M. FLICHE. 109 p., 6 est. Esgotado.
- 1908 — CHOFFAT, P. — *Essai sur la tectonique de la chaîne de l'Arrabida* 89 p., 6 est. Esgotado.
- 1908 — NERY DELCADO, J. F. — *Système silurique du Portugal: — Étude de stratigraphie paléontologique.* 247 p., 8 est., 1 quadro estratigráfico. Esgotado.
- 1909 — DOLLFUS, G. & BERKELEY COTTER, J. C. — *Mollusques tertiaires du Portugal: — Le Pliocène au Nord du Tage (Plaisancien). 1<sup>re</sup> partie, Pelecipoda.* Précedida d'une noticia geológica, 103 p., 9 est. Esgotado.
- 1910 — NERY DELCADO, J. F. — *Terrains paléozoïques du Portugal: — Étude sur les fossiles des schistes à Néréites de São Domingos et des Schistes à Néréites et à Graptolites de Barrancos.* (Obra póstuma). 68 p., 51 est. Esgotado.
- 1911 — CHOFFAT, P. & BENAÚDE, A. — *Études sur le séisme du Ribatejo du 23 avril 1909.* 156 p., 4 est., 2 cartas. Esgotado.
- 1912 — CHOFFAT, P. & BENAÚDE, A. — *Estudos sobre o sismo do Ribatejo de 23 de abril de 1909.* (Versão do original Esgotado).

## MEMÓRIAS DOS SERVIÇOS GEOLÓGICOS DE PORTUGAL (1918-1952)

- 1919 — PEREIRA DE SOUSA, F. L. — *O terramoto do 1<sup>o</sup> de Novembro de 1755 em Portugal e um estudo demográfico.* Vol. I. Distritos de Faro, Béja e Évora. 1 p. à 278, 7 est. Esgotado.
- 1919 — PEREIRA DE SOUSA, F. L. — *Idem.* Vol. II. Distritos de Santarém e Portalegre. p. 279 à 474, 5 est. Esgotado.
- 1928 — PEREIRA DE SOUSA, F. L. — *Idem.* Vol. III. Distrito de Lisboa, pág. 475 à 950, 5 grav. e 6 est.
- 1932 — PEREIRA DE SOUSA, F. L. — *Idem.* Vol. IV. Distritos de Leiria, Castelo Branco, Coimbra, Guarda, Aveiro e Viseu. p. 951 à 104 (Com uma noticia cronológica sobre o autor).
- 1937-38 — FREIRE DE ANDRADE, C. — *Os vales submarinos portugueses e o diastrofismo das Berlengas e da Estremadura.* 249 p., 7 esp. geol., 1 carta tectónica na escala de 1:1 000 000. (Com um sumário em inglês à parte).
- 1945 — TEIXEIRA, C. — *Nymphacées fossiles du Portugal.* 13 p., 4 est.
- 1947 — CHOFFAT, P. — *Description de la faune jurassique du Portugal: — Brachiopodes.* 46 p., 19 est. (Publicação póstuma). (Coordenação e préâmbulo por C. TEIXEIRA).
- 1948 — TEIXEIRA, C. — *Flora mesozoica portuguesa. I.<sup>a</sup> parte.* 119 p., 45 est.
- 1949 — RIBEIRO, C. — *Vues de la côte portugaise entre l'estuaire de la rivière de Maceira et Pedra do Frade à l'Ouest de Cezimbra.* 3 p., 13 est. Publicação póstuma. (Coordenação e texto de G. ZBYSZEWSKI). Esgotado.
- 1949 — ZBYSZEWSKI, G. — *Les vérités du Burdigalien supérieur de Lisbonne.* 77 p., 22 est.
- 1949 — MENDES CORREIA A. & TEIXEIRA, C. — *A jazida pré-histórica de Eira Pedrinha (Condeixa).* 65 p., 16 est.
- 1950 — TEIXEIRA, C. — *Flora mesozoica portuguesa. II.<sup>a</sup> parte.* 33 p., 13 est.
- 1951 — CHOFFAT, P. — *Planches et coupes géologiques de la région éruptive au Nord du Tage.* 3 p., 23 est., 1 carte. (Publicação póstuma). (Coordenada e apresentada por A. DE CASTELLO BRANCO).
- 1952 — PEREIRA DE SOUSA, F. L. — *Eskbos geológicos da parte ocidental de Angola.* (Publicação póstuma). (Texto explicativo por M. MONTENEGRO DE ANDRADE). 12 p., 8 est., 2 cartas.

## MEMÓRIAS DOS SERVIÇOS GEOLÓGICOS DE PORTUGAL (Nova Série)

- 1953 — BERGOUNIOUX, F. M., ZBYSZEWSKI, G. & CROUZEL, F. — *Les Mastodontes miocènes du Portugal.* 139 p., 60 est. (Mem. n.<sup>o</sup> 1).
- 1957 — LAPPARENT, A. F. DE & ZBYSZEWSKI, G. — *Les Dinosauriens du Portugal.* 64 p., 36 est. (Mem. n.<sup>o</sup> 2).
- 1959 — ZBYSZEWSKI, G. — *Étude structurale de l'aire typhonique de Caldas Rainha.* 184 p., 11 est., 1 carta geológ. (Mem. n.<sup>o</sup> 3).
- 1959 — CASTELLO BRANCO, A. DE, ZBYSZEWSKI, G., MOITINHO DE ALMEIDA, F., VEIGA FERREIRA, O. DA, TORRE DE ASSUNÇÃO, C. F., MACHADO, F., NASCIMENTO J. M., DENIZ, A. F. & TAZIEFF, H. — *Le Volcanisme de l'Île de Faial et l'éruption du Volcan de Capelinhos.* 104 p., 5 quadros, 2 cartas geológ. (Mem. n.<sup>o</sup> 4). Contém, em carteira, Noticia explicativa da folha Faial (Açores) da Carta Geológica de Portugal na escala de 1:25 000 por G. ZBYSZEWSKI, F. MOITINHO DE ALMEIDA, O. VEIGA FERREIRA, & C. TORRE DE ASSUNÇÃO.
- 1959 — REAL, F. — *Intrusões Kimberíticas da Lunda. Contribuição para o conhecimento do Karroo de Angola.* 118 p., II fig., 36 est. Contém, em carteira, 3 esboços geológicos. (Mem. n.<sup>o</sup> 5).
- 1960 — SUNAGAWA, I. — *Growth and etch features of hematite crystals from the Azores Islands, Portugal.* 47 p., 17 fig., 21 est. (Mem. n.<sup>o</sup> 6).
- 1961 — RUGET-PERRON, CH. — *Études stratigraphiques sur le Dogger et le Malm inférieur du Portugal au nord du Tage.* 197 p., 11 est., 3 cartas. (Mem. n.<sup>o</sup> 7).
- 1961 — LEISNER, V., ZBYSZEWSKI, G. & VEIGA FERREIRA, O. DA — *Les grottes artificielles de Casal Pardo (Palmela) et la culture du vase campaniforme.* 62 p., 22 est. (Mem. n.<sup>o</sup> 8).
- 1962 — CUNHA, J., CORREIA DA, MACHADO, F., RICHARDS, A. F., HERSEY, J. B., MC GUINNESS, W. T., ZBYSZEWSKI, G., VEIGA FERREIRA, O. DA, CAMPOS, V. S. & GARCIA, J. A. S. — *Le Volcanism de l'Île de Faial et l'éruption du Volcan de Capelinhos (Deuxième partie).* 54 p., 11 fig., 13 est. (Mem. n.<sup>o</sup> 9).
- 1962 — ASSUNÇÃO, C. F. TORRE DE — *Rochas graníticas do Minho e Douro. Novos elementos para o seu conhecimento.* 73 p., 12 est. (Mem. n.<sup>o</sup> 10).
- 1965 — CARVALHOSA, A. BARROS E — *Contribuição para o conhecimento geológico da região entre Portel e Ficalho (Alentejo).* 132 p., 9 fig., 1 carta, 9 est. (Mem. n.<sup>o</sup> 11).
- 1966 — FERREIRA, O. DA VEIGA — *La culture du vase campaniforme au Portugal.* 123 p., 16 fig., 24 est. (Mem. n.<sup>o</sup> 12).
- 1967 — TELLES ANTUNES, M. — *Um Mesosauíamo do Liássico de Tomar (Portugal). Considerações sobre a origem dos crocodilos.* 66 p., 10 fig., 6 est. (Mem. n.<sup>o</sup> 13).