

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Osteologia e filogenia de dois Crocodyliformes fósseis:
Aplestosuchus sordidus do Cretáceo do Brasil e
Eocaiman cavernensis do Eoceno da Argentina**

PEDRO LORENA GODOY

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências - Área: Biologia Comparada.

Ribeirão Preto - SP

2014

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Osteologia e filogenia de dois Crocodyliformes fósseis:
Aplestosuchus sordidus do Cretáceo do Brasil e
Eocaiman cavernensis do Eoceno da Argentina**

PEDRO LORENA GODOY

Orientador: Max Cardoso Langer

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto-USP, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências - Área: Biologia Comparada.

Ribeirão Preto - SP

2014

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

FICHA CATALOGRÁFICA

Godoy, Pedro Lorena

Osteologia e filogenia de dois Crocodyliformes fósseis:
Aplestosuchus sordidus do Cretáceo do Brasil e *Eocaiman cavernensis* do Eoceno da Argentina. Ribeirão Preto, 2014.

94 p.

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Área de concentração: Biologia Comparada.

Orientador: Langer, Max Cardoso.

1. Crocodyliformes.
2. Baurusuchidae.
3. Caimaninae.
4. *Eocaiman cavernensis*.
5. *Aplestosuchus sordidus*.

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador Prof. Dr. Max Cardoso Langer pela oportunidade de desenvolver este projeto e poder fazer parte do Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, sob sua tutela, durante esses 6 anos. Agradeço também todo o auxílio, incluindo as críticas, sugestões e conselhos, durante os anos do mestrado, sem o qual este trabalho não teria acontecido.

Agradeço ao meu supervisor Dr. Mark A. Norell por ter me recebido tão bem durante o período de estágio no American Museum of Natural History e por ter me permitido trabalhar com um material do museu.

Agradeço, pelo suporte financeiro, às instituições: Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP-USP), Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto da FFCLRP e American Museum of Natural History em Nova Iorque, EUA.

Agradeço às pessoas que me auxiliaram durante o período no American Museum of Natural History: Carl Mehling com a coleção paleontológica do AMNH, Mick Ellison com as fotos de *Eocaiman cavernensis*, Henry Towbin com a tomografia computadorizada e Judy Galkin com as burocracias do museu.

Agradeço a Felipe Chinaglia Montefeltro cujas críticas e sugestões, provindas de seu profundo conhecimento sobre os crocodiliformes, foram essenciais para o desenvolvimento deste trabalho. Além disso, agradeço a amizade e companheirismo durante esses anos de parceria. Agradeço também a Giovanne Mendes Cidade, que com discussões e informações importantíssimas tornou possível minha empreitada no estudo dos caimanines.

Agradeço a todos do Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto (Max, Annie, Simone, Estevan, Bruno, Júlio, Elisabete, Gabriel, Giovanne, Paulo, Geovani, Maíra, Marco Aurélio, Mario e Jonathas), por tornarem este um ambiente tão agradável e estimulante. Na verdade, agradeço por terem me aturado todos estes anos, falando muito (e, às vezes, cantado), em voz alta.

Agradeço a todos os amigos que fizeram parte de minha caminhada durante esses anos e, de alguma forma também contribuíram com este trabalho. Posso cair no erro de esquecer algum, mas prefiro citar os nomes: Júlio, Estevan (Tevinho), Damily, Joana (Paçoca), Murilo (Vaca), Pâmela (Fogs), Samuel (Lebre), Thiago (Schumeto), Laís (Ninfa), Ana Luísa, Fernanda, Nicolas Somé (Nico), Nicolas Lassé (Schumi), Sebastian Baez (Seb) e Marcelle. Em especial, agradeço à família Kalakuta, pelos 7 anos e meio de fantástica convivência, além da imensurável contribuição para minha formação como pessoa. Também espero não ter esquecido ninguém: Matheus (Ros), Lucas (Salsas), Felipe (Ob), Tiago (Grafite), Gustavo (Tropeço), Gabriel (Tocha), Filipe (James), Simone, Julio (Julieto), Rafa, Camila, Lígia (Sau) e Anayra.

Por fim, agradeço imensamente ao meus pais, Solange e João, por todo o esforço dedicado à minha formação e educação, pelo carinho e paciência de sempre e pelo apoio incondicional em todas as decisões que tomei. Também agradeço o imenso carinho e amor do restante da família, em especial ao meu irmão Lucas.

Resumo

Com 23-24 espécies viventes, a diversidade atual de crocodilianos é irrisória quando comparada ao registro fóssil do grupo, principalmente se considerados todos os representantes de Crocodyliformes. À luz desta grande diversidade, este trabalho visou contribuir para o melhor entendimento da complexa história evolutiva dos crocodiliformes. Deste modo, são apresentados aqui, em duas partes distintas, os resultados obtidos durante o mestrado, que focou no estudo de dois Crocodyliformes fósseis. Na primeira parte, é descrita uma nova espécie de Baurusuchidae (Mesoeucrocodylia), baseada em um esqueleto completo coletado em General Salgado-SP (Formação Adamantina, Cretáceo Superior). Nomeado *Aplestosuchus sordidus*, o novo táxon foi incluído em uma análise filogenética no contexto dos Baurusuchidae, sendo posicionado em Baurusuchinae, como grupo-irmão com *Baurusuchus albertoi*. Além disso, na cavidade abdominal deste espécime, restos de outro indivíduo, associado a Sphagesauridae, foram preservados, revelando o primeiro registro inequívoco de conteúdos abdominais para Crocodyliformes fósseis. Assim, também é discutida a estrutura trófica do ambiente daquela época, amplamente dominada por crocodiliformes. Já a segunda parte envolveu a redescrição anatômica de *Eocaiman cavernensis* (Crocodylia, Caimaninae) do Eoceno Médio da Argentina. Esta importante espécie é presença constante em estudos filogenéticos sobre Caimaninae, sendo que a reavaliação de sua osteologia visou gerar novas informações anatômicas. Tais dados foram incorporados numa análise filogenética, no intuito de testar sua influência sobre a filogenia dos Caimaninae e demais Crocodylia. Adicionalmente, também foram desenvolvidas discussões acerca da paleobiogeografia e paleoecologia do gênero *Eocaiman* no contexto dos Caimaninae.

Abstract

Crocodyliformes were much more diverse in the past than today. This incredible diversity is translated into a wide range of ecological niches occupied by these animals, many of which differ from the typical semiaquatic habit of the extant forms. In this context, the project developed during the MSc degree aimed to increase the knowledge about Crocodyliformes, with the study two fossil taxa, presented here in two separated parts. The first part includes the description of *Aplestosuchus sordidus*, a new species of Baurusuchidae (Mesoeucrocodylia), based on a nearly complete skeleton collected in deposits of the Adamantina Formation (Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil). A phylogenetic analysis was performed to investigate the affinities of the new taxon, suggesting its sister-taxon relation to *Baurusuchus albertoi*, within Baurusuchinae. Additionally, the remains of a sphagesaurid crocodyliform were preserved in the abdominal cavity of the new baurusuchid, what would be the first time that a direct and unmistakable evidence of predation is recorded in fossil Crocodyliformes. This new finding confirms the important position that crocodyliforms had in the trophic structure of that environment. The second part of this work presents a re-evaluation of the anatomy of *Eocaiman cavernensis* (Crocodylia, Caimaninae) from the Middle Eocene of Argentina. This species, described by G. G. Simpson in 1933, is important due to its ubiquitous presence in phylogenetic studies of Caimaninae. Thus, its re-description aimed at revealing new anatomical information in order to clarify the relationships among taxa of this group. The new data was added to a previously published phylogenetic analysis and the results were discussed. In addition, the paleobiogeography and paleoecology of the genus *Eocaiman* was evaluated in the context of the Caimaninae.

Sumário

Introdução geral	1
Objetivos e estrutura da dissertação	4
Capítulo 1	6
Capítulo 2	9
1. Introdução	10
1.1. O gênero <i>Eocaiman</i> e os demais Caimaninae	13
1.2. Contexto geológico da localidade Gran Barranca	15
2. Material e métodos	17
2.1. Localidade da coleta	17
2.2. Tomografia computadorizada	17
2.3. Análise filogenética	18
3. Paleontologia sistemática	19
4. Descrição comparativa	21
4.1. Crânio	21
4.2. Mandíbula	32
4.3. Dentição	38
5. Análise filogenética	40
6. Paleobiogeografia e paleoecologia do gênero <i>Eocaiman</i>	47
6.1. Paleobiogeografia	47
6.2. Paleoecologia	50
Conclusões gerais	52
Referências bibliográficas	54
Apêndices	65

Introdução Geral

Crocodilos e aves são os dois únicos grupos remanescentes de Archosauria, um grande clado que também inclui vários répteis fósseis, tais como dinossauros e pterossauros (Benton & Clark, 1998). Arcossauros são incrivelmente diversos e abundantes no registro fóssil, tendo composto a fauna dominante de grandes vertebrados terrestres por mais de 175 milhões de anos, durante a Era Mesozoica (Triássico, Jurássico e Cretáceo). No que concerne aos crocodilianos, a diversidade atual é composta pelas 23-24 espécies propostas, representadas por três linhagens: Gavialoidea (os gaviais), Alligatoroidea (aligadores e jacarés) e Crocodyloidea (os chamados crocodilos verdadeiros) (Brochu, 2003). Essas espécies são encontradas em regiões quentes (principalmente de clima tropical) por todo o globo, sendo a temperatura do ambiente um forte determinante em sua distribuição geográfica (Benton & Clark, 1988; Markwick, 1998a, b).

Crocodilianos viventes aparecem ser anatomicamente conservadores, com seus típicos rostros achatados dorso-ventralmente e adaptações ao hábito semi-aquático, geralmente ocupando um espectro limitado de nichos ecológicos (Brochu, 1999). Porém, o rico registro fóssil de Crocodyliformes (grande grupo que inclui os crocodilianos e formas fósseis relacionadas), que se estende por mais de 200 milhões de anos, mostra que o grupo foi muito mais diverso no passado (e.g.: Clark & Sues, 2002; Gasparini *et al.* 2006; Andrade & Bertini, 2008; Sereno & Larson, 2009; O'Connor *et al.* 2010; Montefeltro *et al.* 2011). Entre as espécies extintas estão formas altamente especializadas, como algumas totalmente marinhas, assim como grandes predadores terrestres, onívoros pequenos e ágeis, e até herbívoros com complexos aparelhos mastigatórios (Figura 1). Essa intrigante diversidade ecológica se reflete em um enorme número de espécies fósseis; em

algumas unidades geológicas existem mais espécies descritas de Crocodyliformes do que de qualquer outro grupo de tetrápodes (Carvalho *et al.* 2010). De mesma forma, a distribuição paleobiogeográfica dos crocodiliformes fósseis foi muito mais ampla do que é hoje, com espécies ocorrendo em altas latitudes (Carvalho *et al.* 2010).

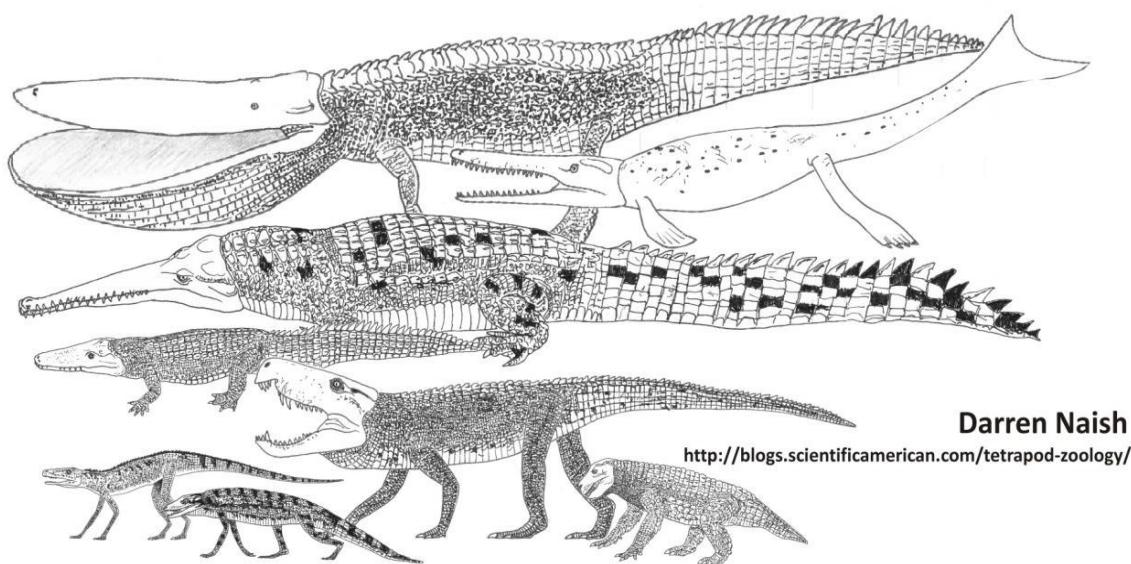


Figura 1. Reconstruções de algumas espécies que exemplificam a fantástica diversidade de formas de Crocodyliformes. Estão representados os seguintes grupos: Stomatosuchidae, Metriorhynchidae, Gavialidae, *Susisuchus*, Sphenosuchia, Atoposauridae, Baurusuchidae e Notosuchia. Ilustração por Darren Naish.

Deste modo, o presente trabalho visou colaborar com o desenvolvimento do conhecimento sobre o grupo, ao apresentar novas informações sobre dois representantes fósseis distintos de Crocodyliformes. O primeiro deles, *Aplestosuchus sordidus*, é um membro recentemente descrito do grande grupo extinto de crocodiliformes fósseis conhecido como Notosuchia (Godoy *et al.* 2014). Mais especificamente, *Aplestosuchus sordidus* é um Baurusuchidae, grupo cujos representantes são estritamente carnívoros, reconhecidos por sua morfologia

discrepante (Montefeltro *et al.* 2011). Como a maioria das demais espécies de Baurusuchidae, *A. sordidus* foi coletado no Brasil, neste caso na região de General Salgado, estado de São Paulo. Nesta localidade, afloram rochas da Formação Adamantina (Grupo Bauru), do Cretáceo Superior. Além de importante por se tratar de uma nova espécie, este achado também corresponde ao primeiro registro de conteúdos abdominais fossilizados no interior de um crocodiliforme fóssil.

Já o segundo crocodiliforme tratado nesta dissertação foi *Eocaiman cavernensis* do Mioceno Médio da patagônia Argentina. Este crocodiliano foi descrito pelo famoso paleontólogo George Gaylord Simpson, em 1933. Mais recentemente, diversos autores concordaram com a posição basal desta espécie entre os Caimaninae, um clado de Crocodylia cujos representantes viventes são popularmente conhecidos como jacarés. A inclusão deste táxon no presente trabalho se deu a partir da oportunidade de realizar uma redescricao osteológica do material, que se encontra depositado no American Museum of Natural History (em Nova Iorque, EUA), incluindo a utilização de imagens de tomografia computadorizada. Após a descrição inicial de Simpson, nenhum outro trabalho focou a anatomia deste táxon. Assim, esta se mostrou uma excelente oportunidade para reavaliar a posição filogenética de *Eocaiman cavernensis*, assim como levantar hipóteses explanatórias sobre sua distribuição paleobiogeográfica, tarefas importantes para compreender a origem e diversificação dos caimanines de uma maneira geral.

Objetivos e estrutura da dissertação

Esta dissertação está dividida em dois capítulos principais, diretamente relacionados a duas espécies estudadas, *Aplestosuchus sordidus* e *Eocaiman cavernensis*. Abaixo estão apresentados os objetivos do projeto cujos resultados são apresentados no Capítulo 1:

- Descrever anatomicamente o espécime LPRP/USP 0229a que veio a ser denominado *Aplestosuchus sordidus*.
- Posicionar filogeneticamente este táxon no contexto dos Baurusuchidae e discutir as implicações deste posicionamento.
- Descrever o material preservado na região abdominal de LPRP/USP 0229a e discutir as implicações ecológicas do achado.

Já os resultados apresentados no Capítulo 2 são frutos da investigação que teve os seguintes objetivos:

- Redescrever anatomicamente o material tipo de *Eocaiman cavernensis*, com a elaboração e utilização de imagens de tomografia computadorizada.
- Integrar os novos dados gerados a partir da reavaliação anatômica à uma análise filogenética, de modo a testar a influência destes na filogenia de Caimaninae ou Crocodylia.
- Discutir a importância do gênero *Eocaiman* para o entendimento da paleobiogeografia e paleoecologia dos caimanines.

Ademais, apesar de equivalentes em termos de objetivos, os dois capítulos são bem diferentes quanto à forma de apresentação. Isto se deve ao fato de o

Objetivos e estrutura da dissertação

conteúdo do primeiro capítulo já ter sido publicado (Godoy *et al.* 2014). Deste modo, o Capítulo 1 apenas introduz o tema abordado neste artigo, que por sua vez é apresentado na íntegra no Apêndice 1 desta dissertação. Diferentemente, o Capítulo 2 segue formato mais tradicional, apresentado com estrutura habitual de um trabalho científico.

Capítulo 1

***Aplestosuchus sordidus* (Mesoeucrocodylia), um novo
Baurusuchidae do Cretáceo Superior do Brasil, e o primeiro
registro inequívoco de predação em Crocodyliformes**

Crocodyliformes, o grupo que inclui os crocodilianos viventes e seus parentes fósseis, eram muito mais diversos no passado do que são hoje (Brochu, 2003). Seus diversos representantes ocupavam vários ambientes distintos, incluindo formas completamente marinhas ou gráceis formas terrestres, com diferentes papéis ecológicos (Sereno & Larsson, 2009; Ósi, 2013). Particularmente, a Formação Adamantina (Cretáceo Superior, Grupo Bauru), no centro-sul do Brasil, forneceu a mais rica fauna em crocodiliformes conhecida, com 21 espécies descritas até o momento. Entre estas, são encontradas formas com "bauplan" semelhante a dos crocodilianos viventes de hábito semiaquático, pertencentes ao clado Trematochampsidae-Peirosauridae (Carvalho *et al.* 2007; Campos *et al.* 2011; Iori & Garcia, 2012), mas também outras mais terrestres, como os baurussuquídeos (Montefeltro *et al.* 2011), grandes predadores, e os pequenos notossuquídeos e esfagessaurídeos (Zaher *et al.* 2006; Andrade & Bertini, 2008). Os dois últimos grupos, diferentemente do usual em crocodiliformes, não possuíam hábito estritamente carnívoro, uma vez que seu aparato mastigatório e dentição sugerem hábitos onívoros ou ainda herbívoros.

Apesar da riqueza do grupo tanto no Mesozoico no Cenozoico, são raros os registros fósseis de interações comportamentais entre crocodiliformes. Tais registros se resumem a marcas de mordidas de crocodilos carnívoros em outros crocodilos (Martin, 2013), ou outros tetrápodes, como dinossauros e tartarugas (Noto *et al.* 2012; Boyd *et al.* 2012), ou ainda sugerindo agressões entre indivíduos da mesma espécie (Buffetaut, 1983; Mackness & Richard, 2000; Avilla *et al.* 2004; Katsura, 2004). Assim, Godoy *et al.* (2014, Apêndice 1) descrevem o primeiro registro inequívoco de conteúdos abdominais (ou colólitos) para crocodiliformes fósseis. O registro foi preservado no interior de um baurussuquídeo. Os colólitos,

por sua vez, foram identificados como restos de um esfagessaurídeo, outro crocodiliforme, indicando, pela primeira vez, interação direta (predação) entre duas espécies diferentes de Crocodyliformes fósseis.

Além desta descoberta inédita, é apresentada a descrição anatômica do baurussuquídeo dentro do qual foram encontrados os conteúdos abdominais. Tal espécie foi denominada *Aplestosuchus sordidus*, tendo como holótipo um esqueleto praticamente completo. O posicionamento deste novo táxon em Baurusuchidae pode ser assegurada com base em diversas características cranianas como a depressão do quadrado, aproximação medial dos pré-frontais, extensão rostral máxima dos palatinos não alcança a margem rostral da fenestra suborbital, formato cilíndrico da porção dorsal da barra palatina, crista na articulação ectopterigóide-jugal e supraoccipital com pequena exposição transversal na porção mais caudal do teto craniano. Ademais, uma nova filogenia das relações entre as espécies de Baurusuchidae é proposta, incluindo *Aplestosuchus sordidus* e espécies recentemente descritas. Nesta, *Aplestosuchus sordidus* aparece incluído na subfamília Baurusuchinae, como grupo irmão de *Baurusuchus albertoi*.

O artigo completo, publicado em 8 de maio de 2014 na revista PLoS ONE, pode ser encontrado na íntegra no Apêndice 1. Além disso, materiais suplementares podem ser acessados a partir do website da revista:
<http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0097138>

Capítulo 2

**Redescrição anatômica e posicionamento filogenético de
Eocaiman cavernensis Simpson, 1933 (Crocodylia, Caimaninae)**

1. Introdução

Entre os anos de 1930 e 1933, o American Museum of Natural History conduziu duas grandes expedições paleontológicas ao sul da Argentina, conhecidas como "The Scarrit Patagonian Expeditions" (Madden & Scarano, 2010). As expedições foram lideradas pelo expoente paleontólogo George G. Simpson (Figura 2), e resultaram na descoberta de diversos fósseis de vertebrados cenozoicos. Registros detalhados destas expedições podem ser encontrados nos cadernos de campo de Simpson (1930a, b) e em seu livro *Attending Marvels* (1934), nos quais ele cita dezenas de fósseis, em sua maioria mamíferos. Entre as várias áreas exploradas durante a primeira expedição (1930–1931), um dos pontos de coleta mais importantes é conhecido como "Gran Barranca", na província de Chubut (Madden & Scarano, 2010), no qual formidáveis fósseis foram coletados, incluindo alguns répteis como o crocodiliano *Eocaiman cavernensis* (Simpson, 1933a) e a serpente gigante *Madtsoia bai* (Simpson, 1933b).

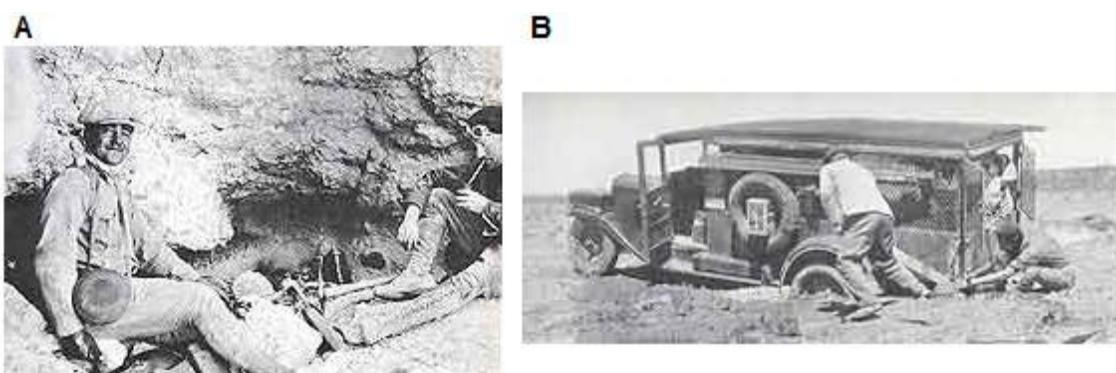


Figura 2. Fotografias das expedições do American Museum of Natural History à Patagônia argentina. **A.** Momento de descanso no campo, ao lado do afloramento. Justino Hernández, que auxiliou na coleta de *Eocaiman cavernensis*, está à esquerda. **B.** Momento de tensão. Até mesmo nas planícies, o deslocamento pela Patagônia era muito complicado. Fonte das fotos: American Museum of Natural History.

Simpson (1933a) descreveu *E. cavernensis* apropriadamente como "um crocodilídeo ou aligatorídeo verdadeiro, proximamente relacionado à *Caiman* ou *Jacaré*" (o gênero *Jacaré* é hoje entendido como pertencente ao gênero *Caiman*). De fato, com o advento da sistemática filogenética, praticamente todos trabalhos mais recentes incluem *E. cavernensis* em Caimaninae, clado por sua vez incluído, com seu grupo-irmão Alligatorinae, em Alligatoridae (Figura 3 - Brochu 2003). Caimaninae é representado hoje somente por formas das Américas do Sul e Central, com seis espécies em três gêneros (*Caiman*, *Melanosuchus* e *Paleosuchus*). Este é filogeneticamente definido como o grupo que inclui *Caiman crocodilus* e todos crocodilianos mais próximos a este do que à *Alligator mississippiensis* (Brochu, 2011; Bona *et al.* 2013). Em um contexto mais inclusivo, Alligatoridae, assim como Dyplocinodontinae, está incluído em um grupo denominado Alligatoroidea, um dos três grandes grupos de Crocodylia. Embora Caimaninae tenha uma diversidade de espécies viventes muito maior do que Alligatorinae (que conta com somente as duas espécies do gênero *Alligator*), sua diversidade fóssil é historicamente menos conhecida (Brochu, 1999). Porém, uma série de trabalhos recentes descreveram diversos caimanines fósseis (Aguilera *et al.* 2006; Bona, 2007; Brochu, 2010; Bona & Carabajal, 2013; Fortier & Rincón, 2013; Hastings *et al.* 2013; Pinheiro *et al.* 2013; Scheyer *et al.* 2013), a maioria proveniente de rochas das Américas do Sul e Central, levando a uma melhor compreensão da evolução do grupo.

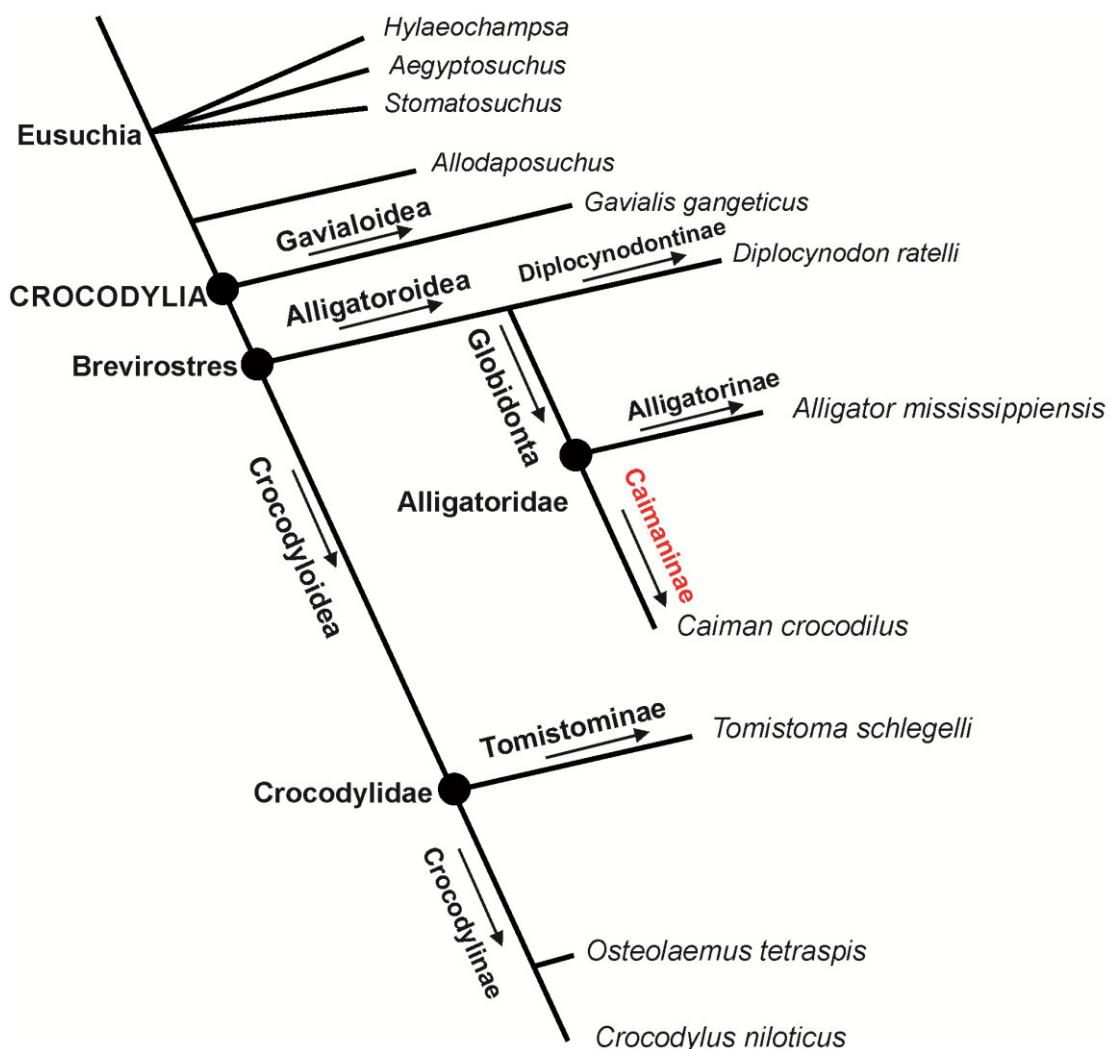


Figura 3. Hipótese filogenética das relações entre os grupos de Crocodylia. Destaque para a posição de Caimaninae. Modificado de Brochu, 2003.

Assim, o objetivo do presente trabalho surge da importância histórica e filogenética de *Eocaiman cavernensis*. Com o auxílio dos equipamentos presentes no American Museum of Natural History, foi possível realizar um estudo detalhado da anatomia de seu holótipo (AMNH 3158), lançando mão, inclusive, de imagens de tomografia computadorizada. Assim, esta redescrição permitiu acessar novas informações e reavaliar outras, tendo esses novos dados sido incorporados a uma análise filogenética. Ademais, com essas novas informações e outras presentes na literatura, foi possível discutir o padrão de distribuição geográfica do gênero, bem como a inferir aspectos de sua paleoecologia. Essas discussões também são

relevantes num contexto mais amplo, uma vez que a paleobiogeografia de Caimaninae tem sido alvo de discussão em diversos trabalhos recentes (ex.: Brochu, 1999; 2011; Hastings *et al.* 2013, Pinheiro *et al.* 2013, Scheyer *et al.* 2013).

1.1. O gênero *Eocaiman* e os demais Caimaninae

Eocaiman cavernensis é um componente ubíquo de trabalhos filogenéticos de Caimaninae, o que ilustra sua importância histórica e filogenética no estudo do grupo. A espécie é baseada em um único espécime (AMNH 3158), constituído de crânio parcial e mandíbula praticamente completa. Recentemente, outras duas espécies foram referidas ao gênero: *E. palaeocenicus* e *E. itaboraiensis*. A primeira, proveniente de rochas da Formação Salamanca (Paleoceno Inferior) da Argentina, é conhecido a partir de 13 espécimes (MPEF-PV 1933, o holótipo; MPEF-PV 1935; MPEF-PV 1936; MLP 90-II-12-117; MLP 90-II-12-124; MLP 93-XII-10-11; MLP 93-XII-10-13; MLP 95-XII-10-20; MLP 95-XII-10-27; MACN-PV CH 1914; MACN-PV CH 1915; MACN-PV CH 1916; MACN-PV CH 1627), previamente atribuídos a "*Eocaiman* sp." por Gasparini (1981), sendo todos elementos mandibulares ou dentes (Bona, 2007). Já *E. itaboraiensis*, da Bacia São José de Itaboraí (Paleoceno Médio a Superior) do Brasil, foi descrito a partir de quatro espécimes (MCT 1791-R, o holótipo; MCT 1792-R; MCT 1793-R; MCT 1794-R), três dentários parciais e um dente (Pinheiro *at al.* 2013). Além disso, outros materiais foram historicamente referidos ao gênero *Eocaiman*. Langston (1965), associou a *Eocaiman* sp. dois dentários parciais (UCPM 38878; UCPM 39023) da Formação Villavieja (Grupo Honda, Mioceno Médio) da Colômbia (Flynn & Swisher, 1995). A associação ao gênero é plausível, mas um estudo detalhado destes materiais ainda está por ser conduzido para avaliar seu posicionamento filogenético dentro do

gênero (Pinheiro *et al.* 2013). Finalmente, existe um espécime depositado no American Museum of Natural History (AMNH 19170) identificado como "*Eocaiman* sp." no catálogo do museu. Este é composto por um crânio parcial, com as porções mais rostral e caudal ausentes, além de fragmentos de vértebras. De acordo com o catálogo, este material foi coletado na Argentina, a oeste da cidade de Mendoza, em rochas da Formação Divisadero Largo, por J. L. Minoprio. Contudo, sua afinidade é incerta, e há um trabalho em andamento que objetiva avaliar a posição filogenética do material e sua associação a *Eocaiman*.

Além das três espécies do gênero *Eocaiman*, Caimaninae possui diversos outros membros descritos. Entre os viventes, são seis espécies, todas habitantes das Américas do Sul e Central: *Paleosuchus trigonatus*, *Paleosuchus palpebrosus*, *Caiman yacare*, *Caiman crocodilus*, *Caiman latirostris* e *Melanosuchus niger*. Entre os fósseis, duas espécies são norte americanas, *Tsoabichi greenriverensis* e *Orthogenysuchus olseni*, ambos do Eoceno Inferior, o último de afinidade contestada devido à preservação precária do material (Mook, 1924; Brochu, 2010). Outras duas são da América Central, *Culebrasuchus mesoamericanus* e *Centenariosuchus gilmorei*, do Mioceno do Panamá (Hastings *et al.* 2013). Todos os demais representantes fósseis são sul americanos. O gênero *Caiman*, além das três viventes, possui algumas espécies fósseis: *C. brevirostris*, do Pleistoceno do Acre (Souza-Filho, 1987); *C. tremembensis* (Chiappe, 1988), um possível *nomen dubium* (Fortier, 2011), do Oligoceno de São Paulo; *C. lutescens* (Rovereto, 1912; Langston, 1965), do Mioceno da Colômbia; *C. australis* (Bravard, 1858), do Mioceno da Argentina; *C. gasparinae* (Bona & Carabajal 2013), do Mioceno da Argentina; *C. venezuelensis* (Fortier & Rincon 2013), do Pleistoceno da Venezuela. O gênero *Melanosuchus* possui também um representante fóssil, *M. fisheri* (Medina, 1976),

do Mioceno-Plioceno da Venezuela. O gênero *Purussaurus* é conhecido pelo grande tamanho de suas espécies, principalmente *P. brasiliensis* (Barbosa-Rodrigues, 1892), do Mioceno do Brasil, um dos maiores crocodiliformes do planeta. Além disso, o gênero possui outras duas espécies, *P. neivensis* e *P. mirandai*, respectivamente do Mioceno da Colômbia e da Venezuela (Mook, 1941; Aguilera *et al.* 2006). Já o gênero *Mourasuchus* é conhecido pela sua morfologia peculiar, com rostros muito largos e longos, e mandíbulas relativamente frágeis. São quatro espécies descritas para o gênero: *M. amazonensis* (Price, 1964), do Plioceno do Brasil; *M. atopus* (Langston, 1965), do Mioceno da Colômbia; *M. arendsi* (Bocquentin-Villanueva, 1984), do Mioceno da Venezuela; *M. nativus* (Gasparini, 1985), do Plioceno do Brasil e do Mioceno-Plioceno da Argentina. Por fim, *Globidentosuchus brachyrostris*, do Mioceno-Plioceno da Venezuela, foi descrito por Scheyer *et al.* (2013) como o Caimaninae mais basal. Porém, estes autores não incluíram *Culebrasuchus mesoamericanus* em sua análise, também descrito como o Caimaninae mais basal por Hastings *et al.* (2013).

1.2. Contexto geológico da localidade Gran Barranca

O material alvo deste trabalho foi coletado no penhasco denominado Gran Barranca, um dos mais importantes sítios paleontológicos argentinos (Simpson, 1933a; Kay *et al.* 1999). Adotando a designação anterior de F. Ameghino (Ameghino, 1906) Simpson (1933a) usou o termo "Notostylops Beds" para identificar as camadas de rochas que continham o material de *E. cavernensis*. Nos anos subsequentes, diversos nomes foram propostos para as diferentes unidades estratigráficas que afloram na Gran Barranca (i.e. Simpson 1933c; Cifelli, 1985). Spalletti e Mazzoni (1977; 1979) as englobaram no Membro Gran Barranca, como

uma unidade mais baixa da Formação Sarmiento (Figura 4). Finalmente, Ré *et al.* (2010) designaram como "Tufo calcário de Simpson Y" a camada chamada "Notostylops Beds", também dentro do Membro Gran Barranca.

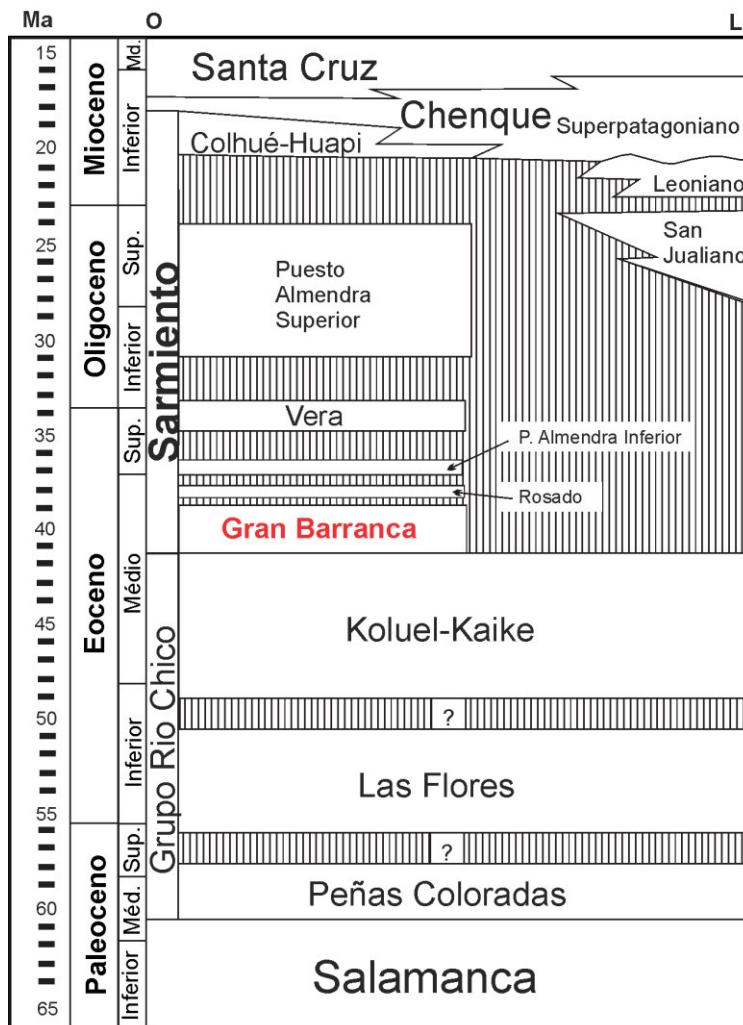


Figura 4. Esquema estratigráfico do Cenozoico da região central da Patagônia. O Membro Gran Barranca, em cujas rochas foi coletado o material tipo de *Eocaiman cavernensis*, está em vermelho. Modificado de Madden & Scarano, 2010.

A idade destas rochas também foi alvo de controvérsias. Simpson (1933a) sugeriu inicialmente uma idade eocênica. Porém, na ausência de uma datação mais precisa para toda a fauna de mamíferos, que compõem a maioria dos fósseis coletados nessas rochas, elas tem sido convencionalmente tratada como "SALMA

(South American Land Mammal Age) Casamayorense", uma das três SALMAs do Eoceno da América do Sul (Kay *et al.* 1999). Cifelli (1985) dividiu a chamada "idade Casamayorense", que incluía rochas das "*Notostylops Beds*" (Simpson, 1933a), em duas subidades: Barranquense e Vaquense. As "*Notostylops Beds*" estariam na subidade Barranquense, mais antiga em comparação com a subidade Vaquense, sendo ambas do Eoceno Inferior (Cifelli, 1985). Em um trabalho mais recente, Ré *et al.* (2010) dataram o Membro Gran Barranca como idade Barranquense (41.6 a 39.0 Ma) ou Lutêniano-Bartoniano tardio (Eoceno Médio), baseados em litoestratigrafia, datação com $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ e magnetoestratigrafia. Eles também dataram, especificamente, as rochas do "Tufo calcário de Simpson Y" (ou "*Notostylops Beds*"), alcançando uma idade média de 39.85 Ma.

2. Material e métodos

2.1. Localidade da coleta

O espécime AMNH 3158 foi coletado por Justino Hernández e George G. Simpson em 1930 (Simpson, 1933a; Madden & Scarano, 2010), na localidade conhecida como Gran Barranca ($45^{\circ} 42' 490''$, $68^{\circ} 44' 160''$), ao Sul do Lago Colhué-Huapi, na província de Chubut (Figura 5).

2.2. Tomografia computadorizada

Para a obtenção das imagens de tomografia computadorizada do espécime AMNH 3158 foi utilizado o escâner GE Phoenix Vtome-x-s 240. Tal aparelho encontra-se no laboratório de microscopia e imagens do American Museum of Natural History. As instalações deste laboratório também serviram de base para a reconstrução em três dimensões do material estudado. Para a reconstrução 3-D lançou-se mão do

software VGStudio MAX 2.2.2. Finalmente, também nos computadores do mesmo laboratório, o mesmo *software*, em conjunto com o pacote de processamento de imagens Fiji, foi utilizado para a manipulação das imagens a partir da reconstrução 3-D.

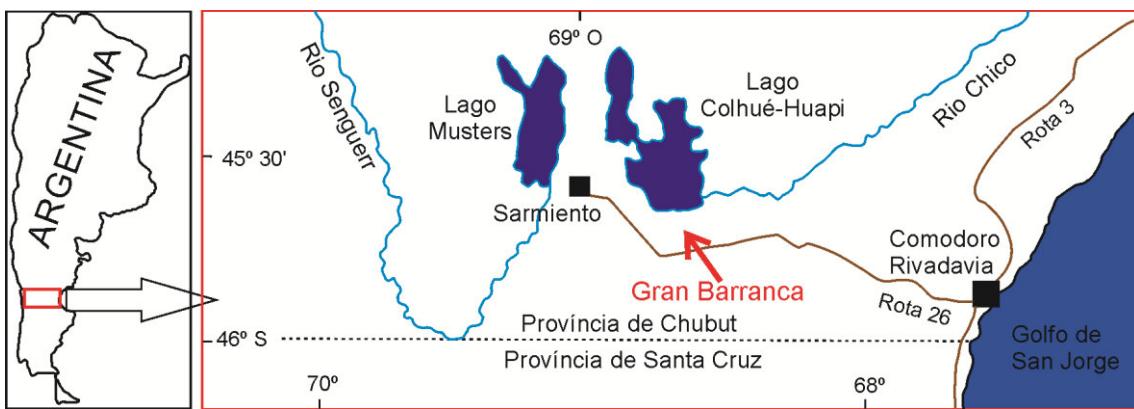


Figura 5. Mapa representativo da região em que se situa a localidade de coleta de *Eocaiman cavernensis*. A imagem à esquerda destaca, em vermelho, a região no mapa da Argentina. O mapa à direita mostra tal região com detalhe. Rios estão azul, estradas em marrom, lagos e Oceano Atlântico em azul escuro. A localidade "Gran Barranca" é destacada pela seta vermelha. Modificado de Madden & Scarano, 2010.

2.3. Análise filogenética

A matriz publicada por Brochu (2011) foi utilizada como base para a análise filogenética deste trabalho, tendo seus caracteres sido utilizados na íntegra (Apêndice 2). Trata-se de uma matriz originalmente grande (81 táxons e 181 caracteres), que comprehende diversos táxons de todos os grandes grupos de Crocodylia, assim como alguns representantes de Eusuchia basais a Crocodylia. Assim como na matriz original de Brochu (2011), *Bernissartia fagesii* foi utilizado como o grupo externo. A única alteração na matriz original ocorreu na codificação de *Eocaiman cavernensis*, no intuito de incorporar as reinterpretações anatômicas que surgiram após a redescrição (Apêndice 3). Vale ressaltar que, para codificar

esta espécie, foi considerado apenas o holótipo (AMNH 3158), devido à já mencionada afinidade incerta dos materiais da Colômbia (UCPM 38878 e UCPM 39023) e de Mendoza (AMNH 19170). As alterações na matriz foram realizadas com o auxílio do *software* Mesquite (Maddison & Maddison, 2011). Já análise filogenética foi conduzida no *software* TNT: Tree analysis using New Technology (Goloboff *et al.* 2008). Foi realizada uma busca tradicional por parcimônia no *software*, a partir da árvore de Wagner, com 10000 replicações, retenção de 20 árvores e *tree bisection and reconnection* (TBR) como algoritmo de *branch swapping*.

Abreviações Institucionais

AMNH, American Museum of Natural History, New York; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires; **MCT**, Museu de Ciências da Terra; **MLP**, Museo de La Plata, La Plata; **MPEF**, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew; **UCMP**, United States National Museum, Washington, D.C..

3. Paleontologia sistemática

Crocodylia Gmelin, 1789 (*sensu* Benton & Clark, 1988)

Alligatoroidea Gray, 1844

Alligatoridae Cuvier, 1807 (*sensu* Norell *et al.* 1994)

Caimaninae Brochu, 1999 (*sensu* Norell, 1988)

Eocaiman cavernensis Simpson, 1933

Holótipo: AMNH 3158, material constituído de crânio parcial e mandíbula praticamente completa.

Diagnose emendada

Caimaninae com a seguinte combinação única de características (autapomorfias marcadas com asterisco): nasal não contata o lacrimal devido à projeção caudal do osso maxilar; margem lateral da fenestra suborbital côncava devido à expansão medial do osso maxilar; ectopterigoide confina os dentes maxilares mais caudais*; processo rostral do palatino invaginado; esplenial excluído da sínfise mandibular e se projeta dorsalmente ao sulco meckeliano; sínfise mandibular se estende até a altura do quinto alvéolo do dentário; primeiros dentes do dentário procumbentes; nível dos quatro primeiros dentes do dentário mais baixo que o nível dos dentes 11-12; décimo terceiro dente do dentário é o maior caudal ao quarto dente*; sutura entre angular e supra-angular encontra a margem da fenestra mandibular externa no ponto mais caudal da fenestra.

Observação sobre o material

Na mesma gaveta de coleção em que estava contido o material holotípico de *Eocaiman cavernensis* (crânio e mandíbula), existe uma pequena caixa contendo diversos fragmentos de ossos e dentes. Estes são identificados com o mesmo número de coleção do holótipo (AMNH 3158), porém, como não foi possível acomodar nenhum destes ao material principal, a associação a *E. cavernensis* não pode ser completamente assegurada.

4. Descrição comparativa

4.1. Crânio

Descrição geral do crânio

O formato geral do crânio de *Eocaiman cavernensis* é muito semelhante ao dos Caimaninae viventes, com um rostro largo e curto (Figuras 7 e 8). A extremidade rostral do focinho não está preservada, bem como as narinas externas. Ainda assim, a maior parte das regiões pré-orbital e palatal estão presentes. Também não foram preservados o teto craniano e a região occipital. Comparativamente, o lado esquerdo está mais completo, enquanto o direito porta apenas um dente maxilar e não possui a órbita preservada. O crânio não possui seus lados esquerdo e direito simetricamente alinhados, possivelmente pela sofrida durante o processo de fossilização. Além disso, alguns danos e rachaduras podem ser vistos na superfície dorsal e no palato. Covas e cristas ornamentais bem demarcadas estão presentes em toda a superfície externa dos ossos dérmicos, mas ausentes na região palatal. As medidas gerais do crânio de *E. cavernensis* podem ser encontradas na Tabela 1. Estão preservados no crânio de *Eocaiman cavernensis* duas pequenas porções dos pré-maxilares, os dois maxilares, os dois nasais, um fragmento do lacrimal esquerdo, o pré-frontal esquerdo, o jugal esquerdo, os dois palatinos, o ectopteroigoide esquerdo e parte do pterigoide esquerdo. Abaixo, estes ossos são descritos detalhadamente e comparados com os dos demais caimanines. As comparações foram baseadas em fotografias dos espécimes (*Eocaiman palaeocenicus*: MPEF-PV 1933; *Purussaurus neivensis*: UCMP 39704; *Caiman lutescens*: UCMP 39978; *Caiman crocodilus*: AMNH 43291; *Caiman latirostris*: AMNH 143183; *Caiman yacare*: AMNH 97305; *Melanosuchus niger*: AMNH 58130;

Paleosuchus palpebrosus: AMNH 93812; *Paleosuchus trigonatus*: AMNH 66391) e, quando não disponíveis, foram utilizadas as informações presentes na literatura.

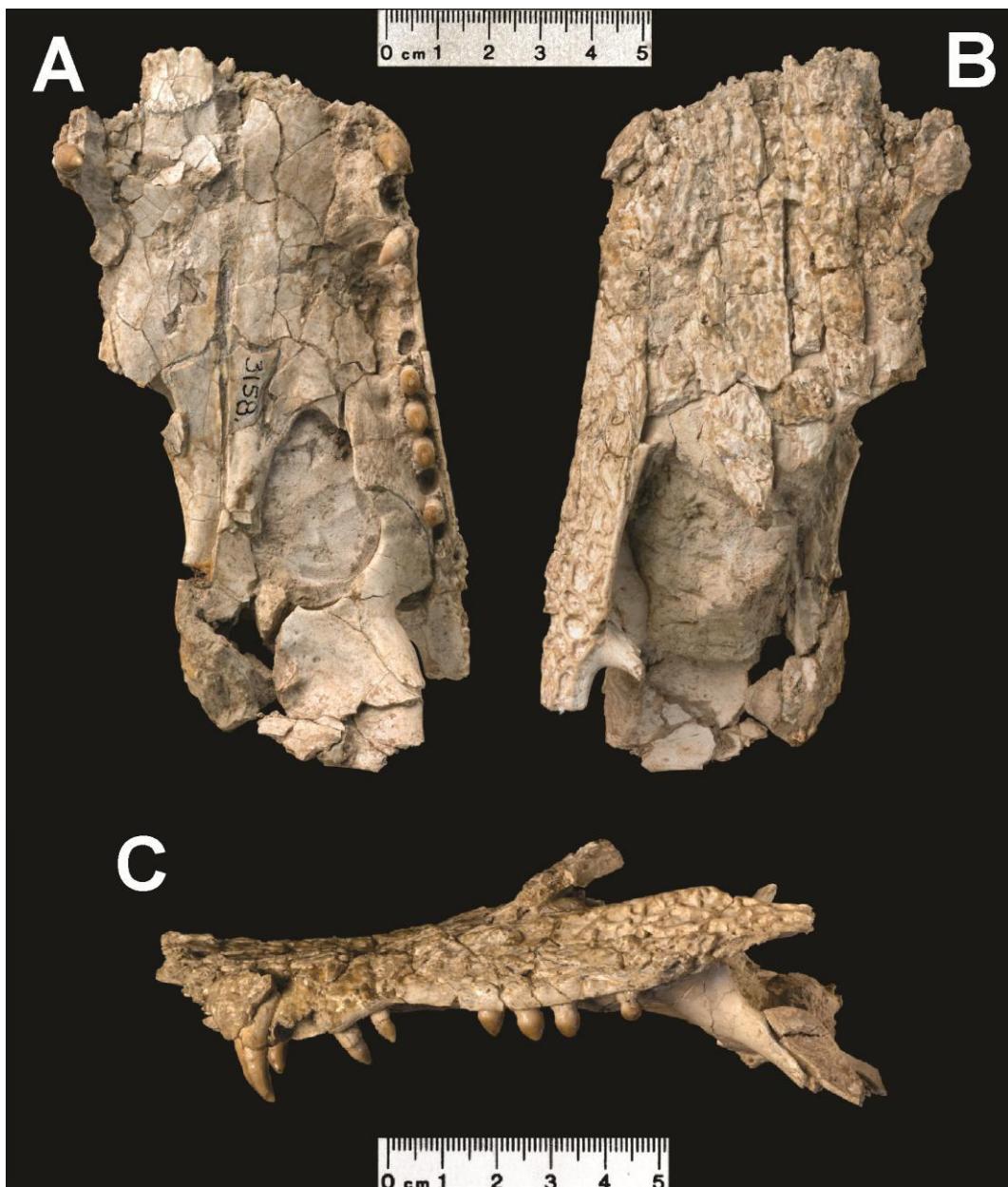


Figura 7. Fotografias do crânio de *Eoaiman cavernensis* em diferentes vistas. **A.** Palatal. **B.** Dorsal. **C.** Lateral esquerda. Fotografias por Mick Ellison.

Quanto às aberturas do crânio, em vista dorsal, a órbita esquerda está preservada, com a maior parte de sua margem lateral, pequenas porções das margens caudal e rostromedial, mas sem suas margens rostral e medial. Como a

margem lateral se mostra retilínea, praticamente paralela à margem lateral do crânio, é possível afirmar que a órbita não era completamente arredondada, padrão semelhante ao encontrado em *Melanosuchus niger*, diferentemente da órbita bem arredondada de *Caiman latirostris* e *Tsoabichi greenriverensis*. Além disso, a pequena porção preservada da margem caudal da abertura é composta pela barra pós-orbital que se projeta caudomedialmente em vista dorsal, como observado em diversos caimanines. Ainda em vista dorsal, apenas pequenas partes das margens rostral e lateral da fenestra temporal inferior esquerda estão preservadas. Em vista palatal, a fenestra suborbital esquerda está praticamente completa, apenas sem sua margem mediocaudal, enquanto somente a margem medial da fenestra direita preservou-se. Com margens curvilíneas, a fenestra suborbital possui contorno geral oval. Sua porção rostral é lateromedialmente mais estreita que a caudal. A margem lateral da fenestra, assim como em *Caiman* e *Melanosuchus*, não é retilínea, diferindo dos demais caimanines. A margem caudal da fenestra possui um padrão único entre os Caimaninae. A participação do pterigoide é ampla, diferentemente de *Caiman crocodilus*. A margem também não possui o marcado entalhe presente em *Purussaurus mirandai*, nem o entalhe mediocaudal encontrado em *Caiman latirostris*. Ainda em vista palatal, apenas a margem esquerda da coana interna está preservada, mas não é possível afirmar se esta era septada (Figura 9A). Apesar de a região estar quebrada, pela distância da margem lateral da coana à linha medial do crânio, esta provavelmente possuía um formato oval, semelhante à de *Caiman crocodilus*. É possível notar que a metade rostral desta margem está no mesmo nível da superfície do pterigoide, enquanto a metade caudal se eleva ventralmente, formando uma crista. Por fim, apesar da

condição fragmentada da região, é possível afirmar que a coana está mais próxima da fenestra suborbital do que da porção mais caudal da asa do pterigoide.

Tabela 1. Medidas dos elementos ósseos preservados (cranianos e mandibulares) de *Eocaiman cavernensis* (AMNH 3158), em centímetros (cm).

Extensão máxima do crânio (da extremidade rostral do crânio à caudal do pterigoide)	14.2
Largura máxima do crânio	8.3
Altura máxima do crânio	5.6
Extensão da área portadora de dentes da maxila (esquerda)	8.8
Altura máxima da região pré-orbital	1.6
Extensão aproximada da órbita (do limite rostral do lacrimal à barra pós-orbital)	4
Largura máxima da órbita	2.7
Extensão máxima da fenestra suborbital	4.1
Largura máxima da fenestra suborbital	2.4
Largura máxima dos palatinos na região interfenestral	2.2
Distância do limite caudal da fenestra suborbital à margem rostral da coana interna	0.6
Extensão máxima da mandíbula (hemimandíbula esquerda)	19.1
Largura máxima da mandíbula	5.9
Altura máxima da mandíbula	3.5
Extensão sinfiseal (dentário direito)	3
Largura máxima na região sinfiseal	4.7
Altura máxima na região sinfiseal	0.8
Distância máxima entre hemimandíbulas	3.4

Pré-maxilar

O pré-maxilar possui apenas um pequeno fragmento caudal preservado, não estando presentes a margem lateral e a fileira de dentes. Como a região está muito fragmentada, é difícil extrair muitas informações do osso, mesmo com as imagens de tomografia computadorizada. Em vista dorsal, o pré-maxilar contata medialmente o nasal e lateralmente o maxilar. Em vista palatal, a sutura com o maxilar se estende lateromedialmente, praticamente em linha reta. Com relação à sua máxima extensão caudal, não é possível afirmar se esta atinge a altura do

terceiro dente maxilar, uma vez que os alvéolos maxilares não estão todos preservados.

Maxilar

Em vista dorsal, o maxilar contata medialmente o nasal, caudalmente o pré-frontal e caudolateralmente o jugal, além do contato rostral com o pré-maxilar. Apesar da fragmentação da região, é muito provável que o maxilar não fazia parte da margem da órbita, como nos demais caimanines, mas contatava o lacrimal caudalmente. A superfície dorsal da maxila é escavada e mais larga na região do contato com o nasal, tornando-se mais estreita caudalmente, onde contata o jugal. Diferentemente de *Melanosuchus niger*, *Caiman latirostris*, *C. lutescens*, *C. gasparinae*, *Purussaurus neivensis* e *P. brasiliensis*, não há evidências da presença do *canthus rostralis* (*sensu* Brochu, 1999) no maxilar. Em vista lateral, no lado esquerdo, a porção mais rostral da margem ventral do maxilar não está preservada, sendo que esta margem só aparece a partir do terceiro alvéolo preservado da fileira dentária. Porém, como a fileira não está totalmente preservada, não é possível afirmar quantos dentes o maxilar efetivamente possuía. Ainda em relação à margem ventral do maxilar, em vista lateral, esta se estende caudalmente, praticamente em uma curva sigmoide, que se eleva a partir do quarto alvéolo preservado, atingindo a altura máxima no nível do quinto alvéolo. Mais caudalmente, há uma queda até o nível do sétimo alvéolo preservado, continuando em linha reta levemente ascendente até o final da fileira de dentes.

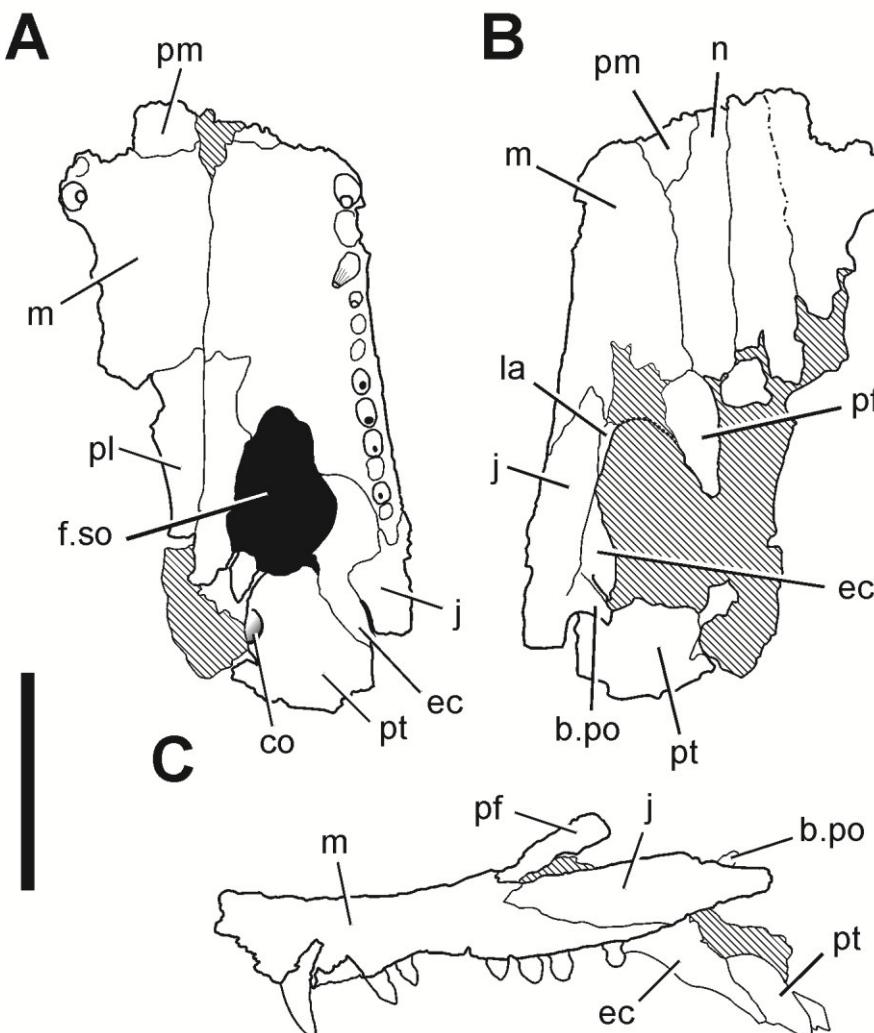


Figura 8. Ilustrações do crânio de *Eocaiman cavernensis* em diferentes vistas. **A.** Ventral. **B.** Dorsal. **C.** Lateral esquerda. Abreviações: b.po, barra pós-orbital; co, coana interna; ec, ectopteroídeo; f.so, fenestra suborbital; j, jugal; la, lacrimal; m, maxila; n, nasal; pl, palatino; pm, pré-maxila; pt, pterigoídeo. Barra de escala = 5 cm.

Em vista palatal, o maxilar compõe a maior parte do palato secundário. Com o auxílio das imagens de tomografia computadorizada, foi possível verificar que a superfície do osso dentro do canal narial não possui perfurações, como nos demais Caimaninae em que é possível observar esta estrutura. Além do contato medial com seu par, e o contato rostral com o pré-maxilar, o maxilar contata caudomedialmente o palatino e caudolateralmente o ectopteroídeo. Como nos demais caimanines, o contato com o palatino se estende além da extremidade

rostral da fenestra suborbital. A sutura com o ectopterigoide se inicia na metade da extensão da margem lateral da fenestra suborbital e se estende caudolateralmente até a extremidade mais caudal da fileira de dentes, e contorna os últimos alvéolos maxilares, como em *Purussaurus neivensis*. Ainda em vista palatal, a fileira de dentes se estende linearmente a partir do sexto alvéolo preservado, semelhante aos demais Caimaninae. Medial à fileira de dentes se encontra a estrutura denotada por Simpson (1933a) como "processo palatino do maxilar", uma extensão caudal da porção lateral do osso. Na superfície ventral deste "processo" é possível notar uma profunda escavação que se estende do quinto ao oitavo alvéolo preservado. Esta escavação é, provavelmente, um entalhe para o encaixe dos maiores dentes do dentário (décimo segundo e décimo terceiro). Além disso, outras escavações menores podem ser observadas ao longo de praticamente toda porção lateral do maxilar, medial à fileira de dentes. O maxilar também compõe a margem rostrolateral da fenestra suborbital. Na margem lateral da fenestra, o maxilar dá a esta um contorno côncavo. A extensão mais caudal do maxilar não se estende além do nível da barra temporal inferior, como nos demais Alligatoroidea.

Nasal

Como nos demais crocodilianos, o nasal é estreito e caudorostralmente alongado, ocupa a porção medial do rostro. Em vista dorsal, além dos contatos rostrolateral com o pré-maxilar e lateral com o maxilar, o nasal contata o pré-frontal caudolateralmente. Embora o lacrimal não esteja preservado na região, é possível afirmar que o nasal não fazia contato com esse osso. A ausência do contato nasal-lacrimal é compartilhada com *Purussaurus neivensis*, *P. mirandai*, *Mourasuchus amazonensis* e *Caiman lutescens*. Porém, o padrão encontrado em *Eocaiman*

cavernensis é mais semelhante ao de *Caiman lutescens*, especificamente o espécime UCMP 39978 (*Caiman cf lutescens* de acordo com Langston, 1965), no qual uma breve projeção caudal do maxilar impede tal contato. Nos demais táxons, apesar da projeção caudal do maxilar, é uma projeção rostral do pré-frontal que parece influenciar mais na separação destes dois ossos. O contato nasal-frontal é desconhecido, também devido à fragmentação da região.

Lacrimal

A partir do pequeno fragmento preservado do lacrimal é possível observar seu contato lateral com o jugal, em vista dorsal. Este osso provavelmente compunha a porção rostrolateral da margem da órbita.

Pré-frontal

Em vista dorsal, o pré-frontal copõe a porção rostromedial da margem da órbita. Além disso, contata ambos maxilar e nasal na sutura entre esses dois ossos, formando um contato triplo. Devido à ausência do pré-frontal direito e às más condições de preservação da região, não é possível afirmar se os pré-frontais se contatavam medialmente. A superfície dorsal do pré-frontal possui uma crista marcada, que se estende rostrolateralmente, e provavelmente continuava até a superfície do lacrimal, formando uma crista pré-orbital. Com as imagens da tomografia computadorizada, foi possível avaliar as condições do pilar do pré-frontal (Figura 10). O pilar é sólido, preenchido internamente, e possui uma expansão caudorostral de sua porção dorsal, como nos demais caimanines em que é possível observar esta estrutura. Não é possível observar as características do

processo medial do pilar do pré-frontal, uma vez que esta porção não está preservada.

A



B



Figura 9. Detalhes de regiões do crânio de *Eocaiman cavernensis*. **A.** Região da fenestra suborbital, onde também é possível observar a porção preservada da margem da coana interna. **B.** Barra pós-orbital em vista medial, sendo possível observar os foramens presentes na região.

Jugal

Em vista dorsal, o jugal compõe a maior parte da margem lateral da órbita. Também demarca o limite caudal da órbita, a partir da projeção mediadorsal da barra pós-orbital. Somente a parte ventral de uma delgada barra pós-orbital está preservada, assim como apenas uma pequena porção rostral do processo caudal do jugal. Além dos contatos com maxilar e lacrimal, o jugal contata o ectopterigoide na porção ventromedial da barra pós-orbital e a sutura entre estes dois ossos, em vista medial, se estende rostralmente. Como nos demais caimanines, exceção feita à *Globidentosuchus brachyrostris*, o jugal porta um pequeno forâmen medial, além de outro forâmen ligeiramente maior, caudal à barra pós-orbital (Figura 9B).

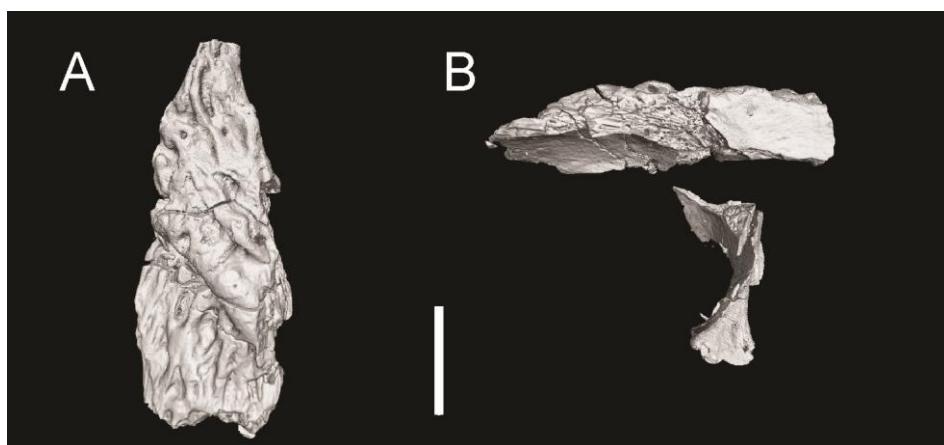


Figura 10. Pré-frontal esquerdo, incluindo o pilar, isolado dos demais ossos do crânio de *Eocaiman cavernensis*. Imagens obtidas após reconstrução 3D do espécime, através da tomografia computadorizada. **A.** Vista dorsal. **B.** Vista lateral esquerda. Barra de escala = 1 cm.

Palatino

Em vista palatal, o palatino compõe grande parte da margem medial da fenestra suborbital. No contato rostral com o maxilar, o processo rostral do palatino é expandido lateralmente. Este processo se invagina, adquirindo um formato de chifre, invaginação diferente, por exemplo, de *Paleosuchus trigonatus* e *Caiman*

latirostris, nos quais o processo adquire "formato de coração". Caudalmente, o palatino também se expande lateralmente, como em todos Globidonta. Porém, como esta região está fragmentada, a sutura caudal com o pterigoide não está preservada. De mesmo modo, não é possível afirmar se o palatino compunha as margens da coana interna.

Ectopterigoide

Em vista palatal, o ectopterigoide contata rostralmente o maxilar, sendo que a sutura entre esses dois ossos se afunila na margem lateral da fenestra suborbital, como nos demais caimanines. Esta sutura se estende caudolateralmente formando uma curva, que se aproxima da fileira de dentes maxilares até o nível do penúltimo alvéolo. Desta forma, o ectopterigoide confina a porção final da fileira de dentes, condição semelhante a de *Purussaurus neivensis* e distinta dos demais membros do grupo. A margem rostromedial do ectopterigoide compõe a côncava metade caudal da margem lateral da fenestra suborbital. Em seu ramo pterigoide, o ectopterigoide se estende caudalmente, lateral à asa do pterigoide, mas sem alcançar a extremidade caudal da asa, como em todos os outros caimanines. O contato com o pterigoide ocorre na porção caudolateral da margem da fenestra suborbital. Contudo, devido fragmentação desses ossos nesta região, não é possível assegurar se a dobra ectopterigoide-pteroigode está presente. Finalmente, como comentado acima, o ectopterigoide também faz parte da barra pós-orbital, estendendo-se ao longo de sua superfície medial, ao contrário de todos os demais Globidonta.

Pterigoide

Em vista palatal, o pterigoide compõe praticamente toda a margem caudal da fenestra suborbital, diferentemente do gênero *Caiman*. A asa do pterigoide se estende caudalmente à porção mais caudal preservada do ectopterigoide e, em vista lateral, aparece em posição dorsocaudal à projeção caudal do ectopterigoide. A coana interna está mais próxima da fenestra suborbital do que da porção mais caudal da asa do pterigoide.

4.2. Mandíbula

Descrição geral da mandíbula

As duas hemimandíbulas estão preservadas em *Eocaiman cavernensis*, da esquerda faltando somente sua porção mais caudal, enquanto a direita possui apenas sua metade rostral (Figuras 11 e 12). O ângulo formado entre as duas hemimandíbulas é de aproximadamente 32°, se distanciando uma da outra caudalmente. Em vista lateral, a porção caudal é mais alta, portando a fenestra mandibular externa, e a medida que se avança rostralmente a mandíbula diminui em altura, até seu ponto mais baixo no nível do primeiro dente do dentário. As medidas gerais da mandíbula de *E. cavernensis* são expostas na Tabela 1. As outras duas espécies de *Eocaiman* possuem somente elementos mandibulares preservados. Os espécimes de *E. itaboraiensis* são relativamente menores em tamanho quando comparadas à *E. cavernensis*. Já a mandíbula do holótipo de *E. palaeocenicus* é a maior entre os materiais do gênero, com extensão máxima de 42 centímetros. Os ossos preservados na mandíbula de *E. cavernensis* são: os dois dentário, o esplenial esquerdo, o angular esquerdo e o supra-angular esquerdo. A fenestra mandibular externa esquerda está completamente preservada. Em vista lateral, observa-se que

a margem dorsal da fenestra não é tão arredondado como em *E. palaeocenicus*. Diferentemente, esta margem ascende caudalmente, desde o ponto mais rostral da fenestra até o ponto mais dorsal, em curva bem leve, sendo difícil diferenciar as margens rostral e dorsal. Já as margens ventral e caudal são mais distinguíveis. Enquanto a margem ventral se estende caudalmente, de forma praticamente paralela à margem ventral da mandíbula, a margem caudal ascende dorsocaudalmente até o ponto mais caudal da fenestra.

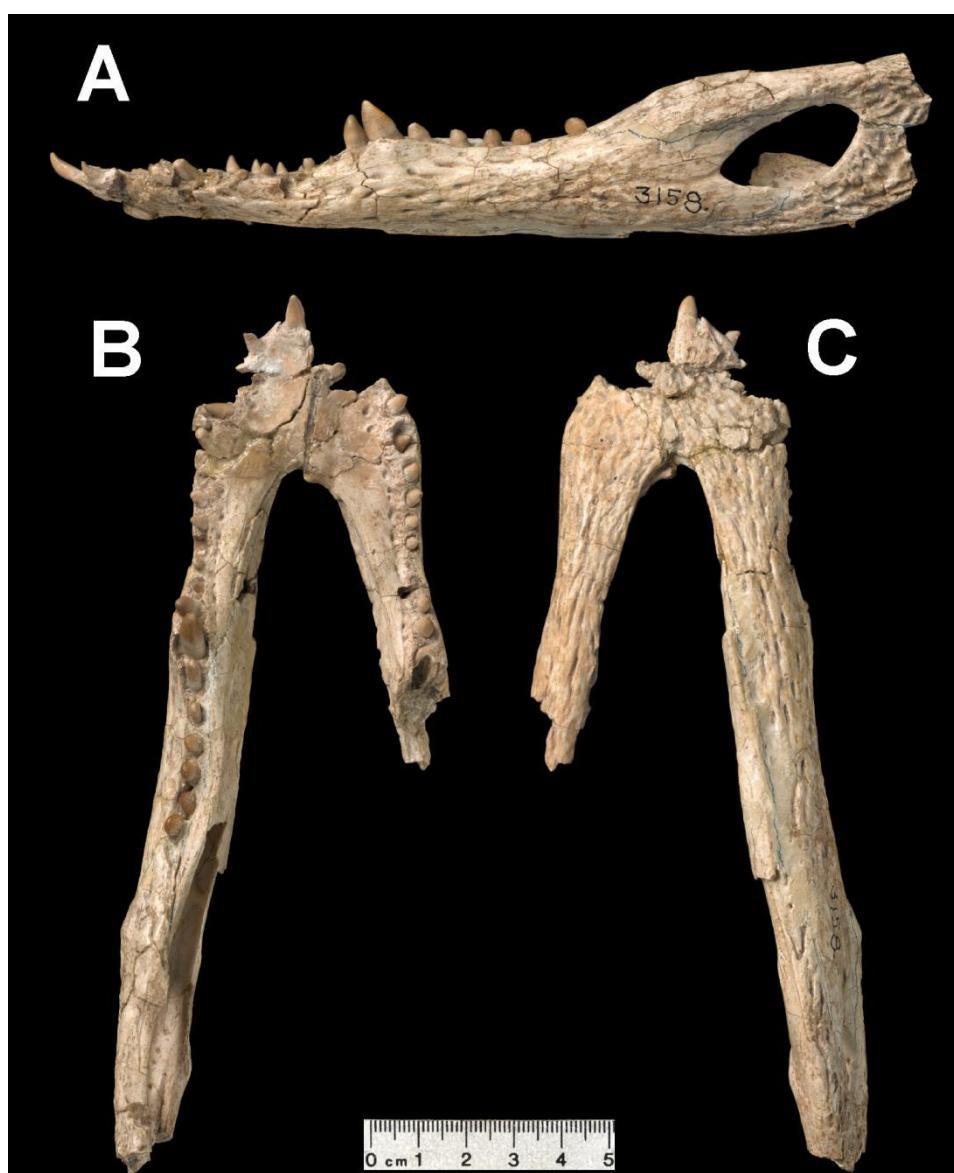


Figura 11. Fotografias da mandíbula de *Eoaiman cavernensis* em diferentes vistas. **A.** Lateral esquerda. **B.** Dorsal. **C.** Ventral. Fotografias por Mick Ellison.

Dentário

O dentário esquerdo está completo, enquanto o direito não possui a parte caudal preservada, a partir do décimo terceiro alvéolo. A extremidade rostral do dentário esquerdo, que porta os dois primeiros dentes, foi recentemente colada ao restante da mandíbula. Esta pequena parte não estava anexada à mandíbula até o ano de 2006 (Mick Ellison, informação pessoal), não fazendo parte, portanto, da descrição original de Simpson (1933a). A sínfise mandibular é composta somente pelo dentário e estende-se caudalmente até o nível do quinto alvéolo, como em outros caimanines, mas diferente de *E. palaeocenicus* e *E. itaboraiensis*, nos quais a sínfise se estende além do sexto alvéolo. Em vista lateral, a porção caudal do dentário possui um contato dorsal com o supra-angular e ventral com o angular, além de compor a margem rostral da fenestra mandibular externa. Ainda em vista lateral, a margem dorsal do dentário possui um contorno ondulado, atingindo seu ponto mais alto na metade se sua extensão. Rostralmente, esta margem se inicia em linha reta até o quarto alvéolo, é levemente curvada entre o quarto e o décimo alvéolos, ascende no nível do décimo terceiro alvéolo, descende novamente até o décimo sétimo alvéolo e, finalmente, ascende levemente até o final da fileira de dentes. Assim, o dentário de *Eocaiman cavernensis* é mais baixo no nível dos quatro primeiros alvéolos do que no nível dos alvéolos 11 e 12, condição essa compartilhada somente com as outras duas espécies do gênero. Em vista dorsal, é possível observar o contato medial do dentário com o esplenial, contato este mais facilmente visível em vista medial. O esplenial recobre boa parte da superfície medial do dentário, principalmente caudal ao décimo terceiro dente. Na superfície medial do dentário direito é possível observar as cicatrizes de sua sutura com o esplenial, devido à não preservação do deste último osso na hemimandíbula.

direita. As superfícies lateral e ventral são ornamentadas com escavações e sulcos, enquanto a superfície dorsal possui uma série de foramens neurovasculares mediais à fileira de dentes, que se estende caudalmente do primeiro ao décimo terceiro alvéolos.

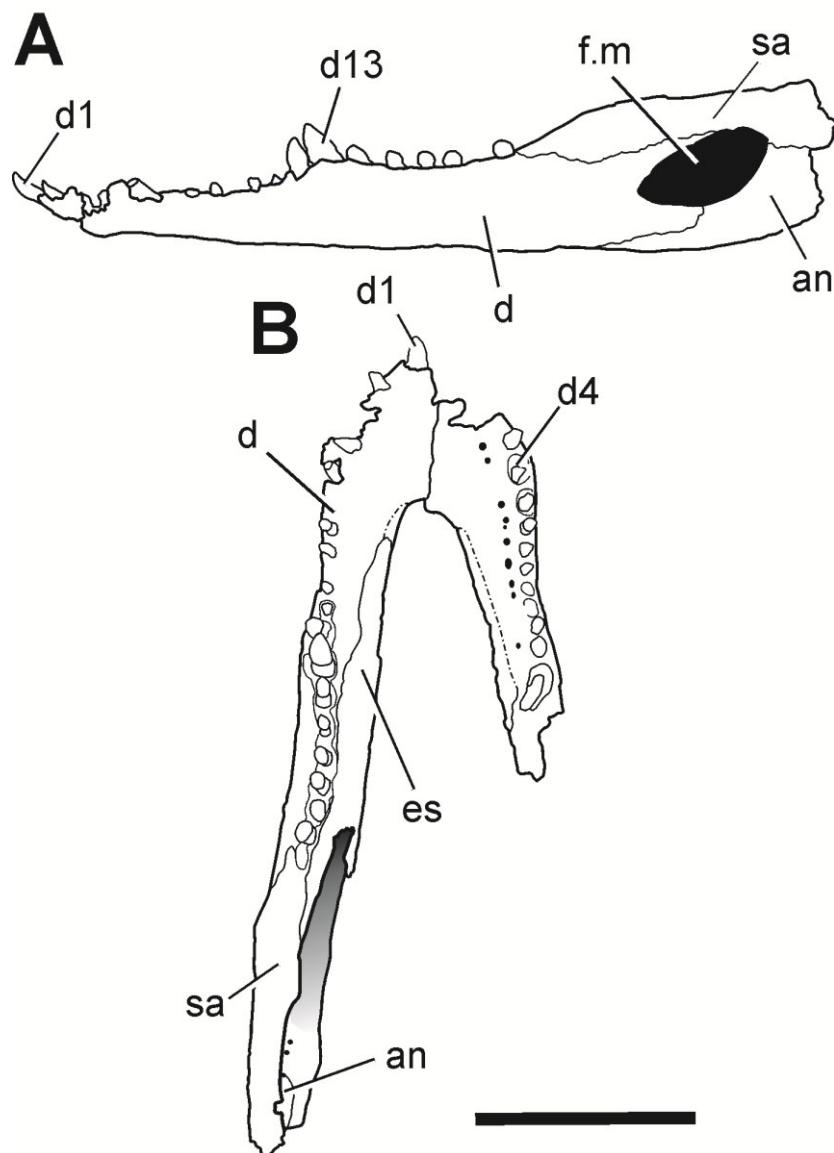


Figura 12. Ilustrações da mandíbula de *Eocaiman cavernensis* em diferentes vistas. **A.** Lateral esquerda. **B.** Dorsal. **C.** Lateral esquerda. Abreviações: an, angular; d1, primeiro dente do dentário; d4, quarto dente do dentário; d13, décimo terceiro dente do dentário; es, esplenial; f.m, fenestra mandibular externa; sa, supra-angular. Barra de escala = 5 cm.

Esplenial

O esplenial esquerdo, quase completo, não possui apenas suas extremidades rostral e caudal preservadas. Ainda assim, evidenciado pelas cicatrizes de suturação com o dentário direito, é possível notar que o esplenial não participava da sínfise mandibular, embora se estendesse rostralmente até se aproximar da mesma (Figura 13A). A ausência do esplenial na sínfise é compartilhada com *E. palaeocenicus*, *Culebrasuchus mesoamericanus*, *Paleosuchus*, *Caiman* e *Melanosuchus*. No caso de *E. itaboraiensis*, Pinheiro e colaboradores (2013) afirmam que, apesar da não preservação do esplenial, este possivelmente não participava da sínfise. A extensão rostral do esplenial se projeta dorsal ao sulco meckeliano, como nos demais caimanines em que não há participação do esplenial na sínfise. Além do contato com o dentário, em vista medial o esplenial contata dorsocaudalmente o supra-angular e ventrocaudalmente o angular. Seu possível contato com o coronoide não pode ser verificado devido à não preservação deste osso. Além disso, o forâmen *intermandibularis oralis* não está completamente preservado.

Angular

A extremidade caudal do angular esquerdo não foi preservada. Deste modo, sua sutura com o articular não é conhecida. Em vista lateral, além do contato com o dentário, o angular contata o supra-angular dorsocaudalmente. Ainda em vista lateral, a sutura dentário-angular contata a fenestra mandibular externa no ponto mais ventral de sua margem, e se estende rostroventralmente até o nível do limite rostral da fenestra, a partir do qual passa à face ventral da mandíbula. Já a sutura com o supra-angular, em vista lateral, contata a fenestra no ponto mais caudal da

margem, como em *Globidentosuchus*, *Culebrasuchus*, *Mourasuchus nativus* e *M. atopus*. Essa sutura se estende caudalmente em uma linha reta até o limite caudal preservado dos dois ossos. Em vista medial, a margem ventral do forâmen *intermandibularis caudalis* pode ser observada. Contudo, como a região está incompleta, não é possível atestar se o angular se estendia dorsalmente além da extremidade rostral do forâmen. Ainda em vista medial, a superfície dorsal do angular possui quatro foramens alinhados rostrocaudalmente, mediais à fenestra.

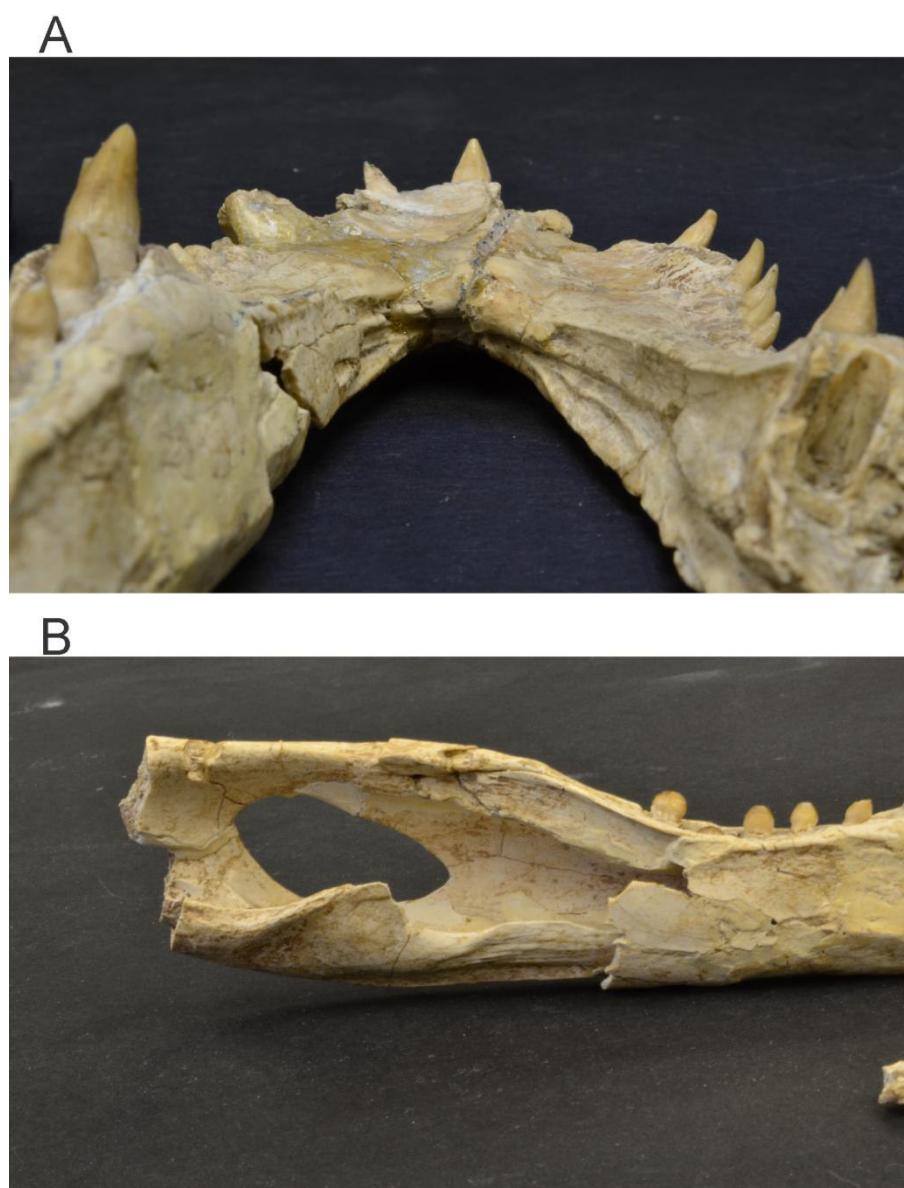


Figura 13. Detalhes de regiões da mandíbula de *Eocaiman cavernensis*. **A.** Região da sínfise mandibular em vista cauda. **B.** Região da fenestra mandibular externa em vista medial.

Supra-angular

Assim como no angular, a extremidade caudal do supra-angular esquerdo não foi preservada. Em vista lateral, o supra-angular compõe a porção mais caudal da margem dorsal da fenestra mandibular externa. A sutura com o dentário, ainda em vista lateral, se estende caudalmente desde o final da fileira de dentes até contatar-se com a margem dorsal da fenestra, pouco antes do nível mais dorsal da margem, assim como nos demais caimanines com esta sutura preservada. Embora a região esteja quebrada, a partir das cicatrizes do osso é possível observar que, como nos demais Alligatoroidea, os processos rostrais do supra-angular se projetavam rostralmente até um mesmo nível. Em vista dorsal, o supra-angular possui um pequeno processo que flanqueia a fileira de dentes medialmente. Esta estrutura se projeta rostralmente sem, contudo, atingir o limite rostral do último alvéolo, condição semelhante à dos demais Caimaninae, exceto *Caiman yacare* e *Caiman crocodilus*. Em vista medial, a sutura com o angular não é visível porque supra-angular está incompleto. Entretanto, a cicatriz do contato pode ser observada no angular, e mostra que a sutura atingia a fenestra mandibular num nível mais ventral do que em vista lateral, isto devido à expansão ventral do surangular em vista medial, por cima da superfície medial do angular (Figura 13 B).

4.3. Dentição

De modo geral, os dentes em *Eocaiman cavernensis* são todos circulares em corte transversal, diferentemente de *Paleosuchus*, no qual os dentes mais caudais dentes são comprimidos lateralmente. Como nos outros caimanines, os dentes de *E. cavernensis* possuem carenas bem definidas e não serrilhadas, além de leves estrias apicobasais (melhor visíveis nos dentes do dentário). As coroas dos

primeiros dentes são mais pontiagudas, tornando-se progressivamente mais arredondadas, em "formato de espada", à medida que se avança caudalmente.

Considerando os alvéolos preservados em ambos maxilares, é possível estimar que *Eocaiman cavernensis* possuísse treze dentes maxilares (são dois alvéolos preservados no maxilar direito e doze no maxilar esquerdo). Simpson (1933a) sugeriu que haveria mais um alvéolo não preservado, que portaria o primeiro dente maxilar, aumentando o número de dentes maxilares para quatorze. Contudo, como a fileira de dentes não está completamente preservada, é impossível assegurar o número exato de dentes. Considerando apenas a sequencia dos alvéolos preservados, o terceiro alvéolo porta o maior dente, seguido em tamanho pelo segundo. Seguindo a ordem dos dentes, estes se tornam menores e mais arredondados caudalmente.

Assim, como para o maxilar, o número exato de dentes do dentário é difícil de ser atestado. Apesar de serem observados dezenove alvéolos no dentário esquerdo, Simpson (1933a) sugeriu que poderia haver mais um, caudal aos demais, portando o vigésimo dente. Ao analisar as imagens de tomografia computadorizada, nota-se uma possível raiz dentária nesta região (Figura 14), dando suporte à sugestão de Simpson (1933). O dentário direito possui apenas onze dentes preservados. O primeiro dente do dentário é grande e procumbente, enquanto os dois seguintes, também horizontalmente orientados, são ligeiramente menores. Os alvéolos que portam os dentes 3 e 4 não são confluentes, como em todos os outros Caimaninae com estes dentes preservados. Como nas outras duas espécies do gênero, o quarto alvéolo porta o maior dente da mandíbula, algo notado principalmente no dentário direito. Os dentes seguintes ao quarto tornam-se progressivamente mais verticalizados. Do quinto dente ao décimo, há um

decréscimo em tamanho. Já o décimo primeiro é ligeiramente maior, enquanto o décimo segundo e o décimo terceiro são ainda maiores. O décimo terceiro dente é segundo em tamanho, apenas menor que o quarto. A base da coroa do décimo nono dente possui um sulco apicobasal levemente marcado em sua superfície labial, semelhante ao de um dos dentes referidos a *Eocaiman itaboraiensis*, MCT 1794-R (Pinheiro *et al.* 2013).

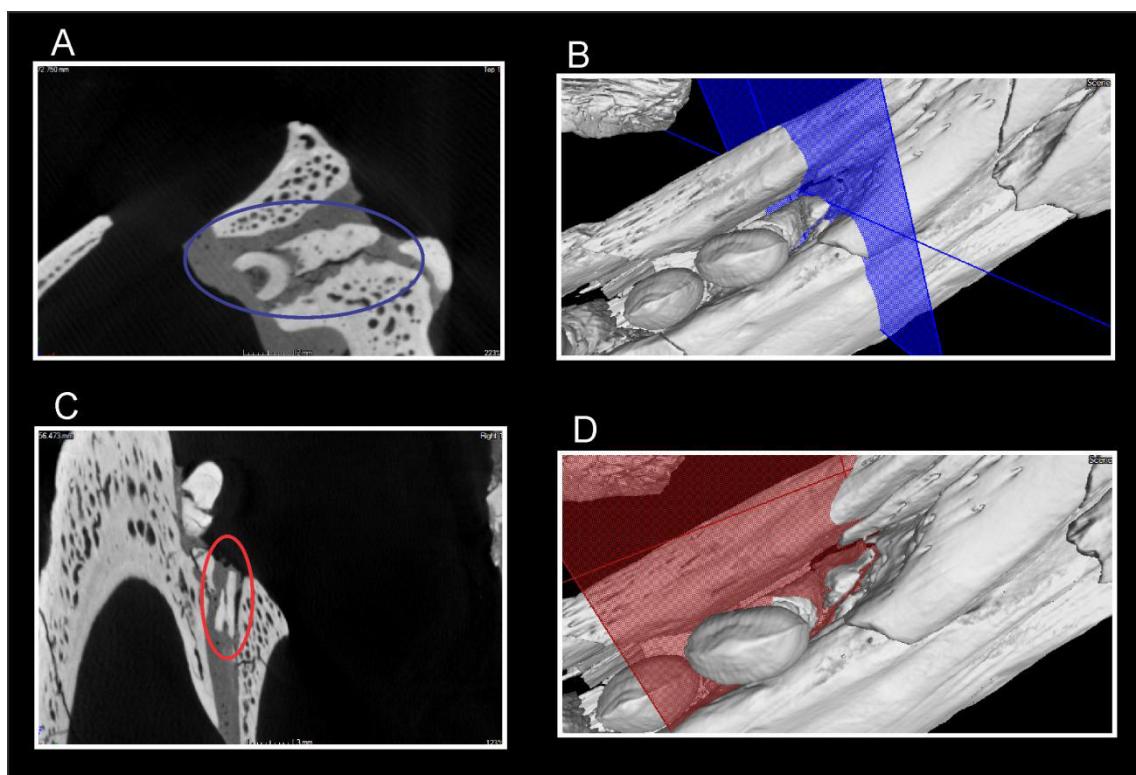


Figura 14. Último alvéolo do dentário. **A.** e **D.** Cortes gerados pela tomografia computadorizada, exibindo a raiz do último dente (circulado em azul e vermelho). **C.** e **D.** Mostram o plano e a região dos cortes exibidos em A e B.

5. Análise filogenética

Após reavaliar a anatomia de *Eocaiman cavernensis*, fez-se necessário testar a influência das novas informações sobre a filogenia dos Caimaninae e dos demais Crocodylia. Para tal, a matriz de Brochu (2011), com 181 caracteres e 81 táxons, foi tomada como base, uma vez que esta tem sido regularmente utilizada por diversos

autores que descreveram caimanines e os posicionaram filogeneticamente (ex.: Bona, 2007; Bone *et al.* 2013; Hastings *et al.* 2013; Pinheiro *et al.* 2013; Scheyer *et al.* 2013). A única alteração na matriz foi a codificação de *Eocaiman cavernensis*, para que se adequasse às novas informações anatômicas aqui apresentadas, sendo que 24 caracteres tiveram seus estados alterados. Ainda, outros 7 caracteres que haviam sido codificados para *E. cavernensis* na matriz de Brochu (2011) foram alterados para *missing data*. Isso, pois somente o holótipo foi considerado na presente análise, ao passo que Brochu (2011) também considerou o material proveniente de Mendoza (AMNH 19170). Assim, um total de 31 alterações foram realizadas na codificação de *E. cavernensis* (Apêndice 3).

A análise gerou 9248 árvores mais parcimoniosas (MPTs), diferindo das 814 MPTs encontradas por Brochu (2011). O consenso estrito (Figuras 15) destas árvores mostra que as alterações na codificação de *Eocaiman cavernensis* geraram relações conflituosas não só dentro de Caimaninae, mas também num contexto mais inclusivo, colapsando a maioria dos clados na base de Globidonta. Globidonta é definido filogeneticamente como o clado que inclui *Alligator mississippiensis* e todos crocodilianos mais próximos a este do que à *Diplocynodon ratelli*, e inclui Caimaninae, seu grupo irmão Alligatorinae e alguns táxons do Cretáceo (*Brachychampsia*, *Stangerochampsia* e *Albertochampsia*). Com exceção desta grande politomia, as demais relações recuperadas por essa análise são idênticas à hipótese publicada por Brochu (2011). Por exemplo, as relações entre os três principais grupos de Crocodylia (Alligatoidea, Crocodyloidea e Gavialoidea) se mantiveram, bem como as relações dentro destes dois últimos grupos. Isto sugere que as incertezas geradas pelas novas interpretações anatômicas de *Eocaiman cavernensis* se restringem à Globidonta.

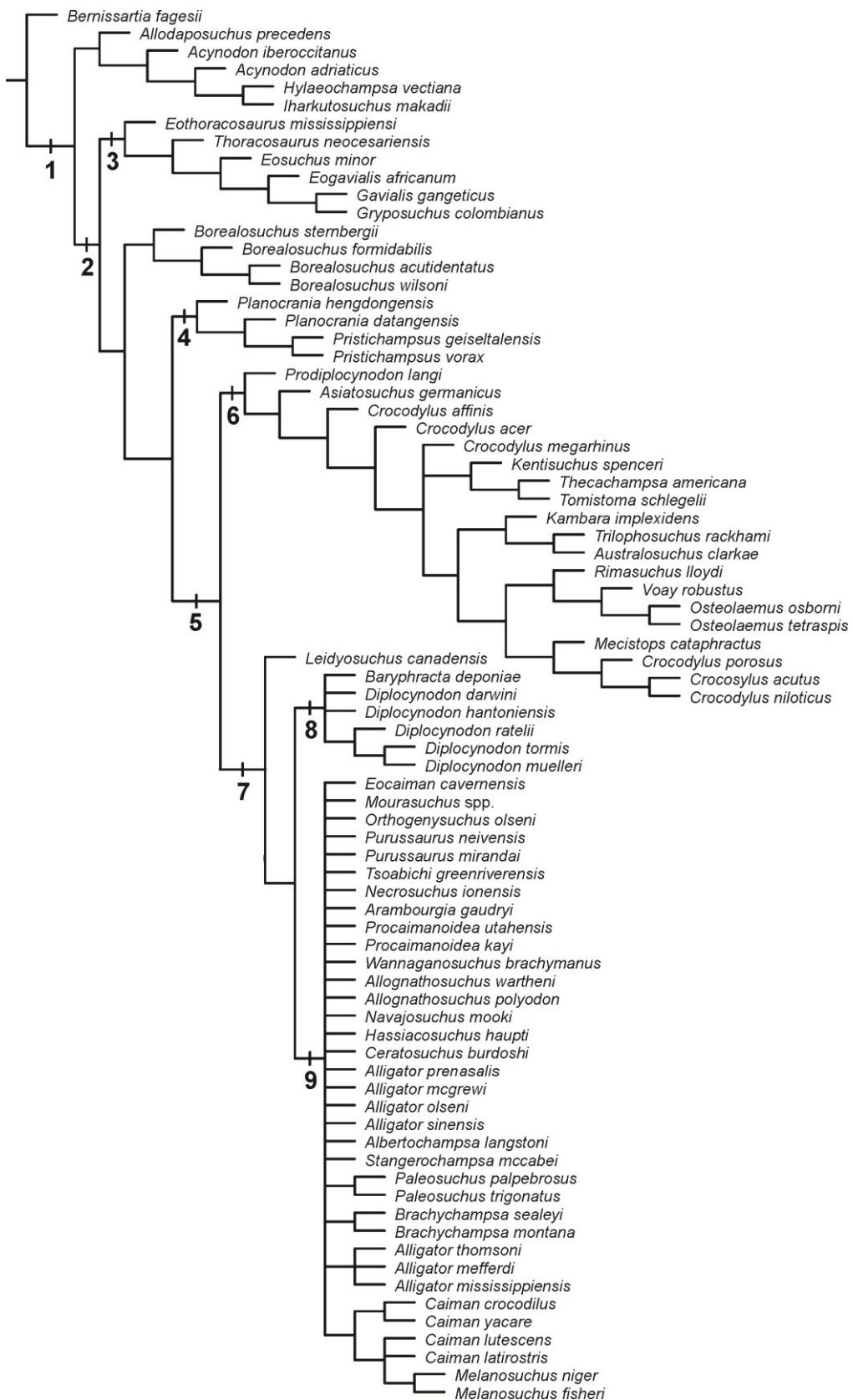


Figura 15. Consenso estrito das 9248 MPTs geradas pela análise filogenética após as modificações na codificação de *Eocaiman cavernensis*. Os números representam os seguintes grupos: **1**, Eusuchia; **2**, Crocodylia; **3**, Gavialoidea; **4**, Pristichampsinae; **5**, Brevirostres; **6**, Crocodyloidea; **7**, Alligatoroidea; **8**, Diplocynodontinae; **9**, Globidonta.

Para melhor explorar o sinal filogenético da matriz de dados, também foi gerado um consenso de maioria (Figura 16), colapsando os agrupamentos que não ocorrem em pelo menos 50% das árvores. Esta árvore de consenso resolve algumas politomias do consenso estrito. Algo interessante foi que 67% das árvores inclui o clado Caimaninae, incluindo *Eocaiman cavernensis*. Deste modo, ainda que as alterações nas codificações desta espécie tenham gerado incertezas na filogenia de Globidonta, na maioria das árvores ela se encontra dentro de Caimaninae.

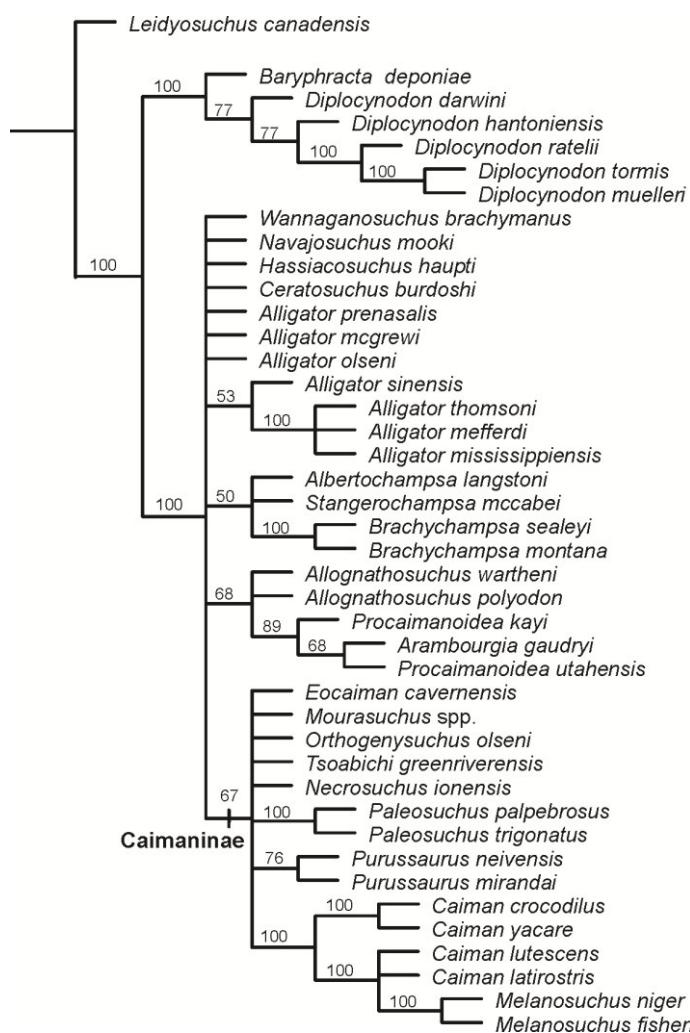


Figura 16. Parte do consenso de maioria mostrando as relações que foram recuperadas em mais de 50% das 9248 MPTs geradas pela análise filogenética após as modificações na codificação de *Eocaiman cavernensis*. Nesta figura, somente as relações dentro de Alligatoroidea são expostas, uma vez que as relações externas a este grupo são idênticas ao consenso estrito.

Com base em tais resultados, fica claro que as modificações na codificação de *Eocaiman cavernensis* (tanto as alterações dos estados quanto as mudanças para *missing data*) geraram resultados mais conflituosos ambíguos e colapsou a base de Globidonta. Ademais, ao menos dentro de Globidonta, as relações recuperadas por Brochu (2011) estavam sendo sustentadas por codificações que não foram confirmadas após as reinterpretações anatômicas de *Eocaiman cavernensis*. Por fim, ficou claro que esta matriz precisa ser melhor trabalhada para o esclarecimento das relações dentro de Caimaninae. Novos caracteres, que refletem padrões anatômicos do grupo, precisam ser criados. Além disso, diversos outros táxons recentemente descritos de Caimaninae, incluindo duas espécies de *Eocaiman*, precisam ser incorporados a essa matriz. No âmbito desta dissertação, porém, com o intuito de compreender quais os efeitos das reinterpretações anatômicas de *Eocaiman cavernensis*, foram analisadas e discutidas as alterações em sua codificação.

Como informado anteriormente, os 7 caracteres que haviam sido codificados por Brochu (2011) com base no espécime de Mendoza (AMNH 19170) foram alterados para *missing data*. Estes são todos relacionados à região do teto craniano. Na matriz de Brochu (2011), dois destes caracteres, números 152 e 176 (ver Apêndice 2), são sinapomórficos para Caimaninae. Assim, a codificação destes para *Eocaiman cavernensis* reforçava a inclusão deste no grupo. Numa tentativa de analisar separadamente o efeito da não codificação desses caracteres, foi realizada uma análise exploratória, na qual a codificação original de Brochu (2011) para *E. cavernensis* foi mantida, sendo somente retiradas essas informações provenientes do espécime de Mendoza. O resultado, apesar de gerar mais árvores, é bem semelhante ao encontrado por Brochu (2011). O consenso estrito dessa análise

exploratória recupera Caimaninae monofilético, incluindo *E. cavernensis*, e as relações dentro de Globidonta também estão bem resolvidas. Portanto, foi a recodificação de *Eocaiman cavernensis*, seguindo às reinterpretações anatômicas do holótipo, que gerou os conflitos na matriz, e não a retirada das informações provenientes do espécime de Mendoza.

Dentre os caracteres recodificados, três são relacionados à porção mais rostral do dentário tiveram sua codificação alterada. Esta porção foi recentemente colada ao restante da mandíbula, como mencionado anteriormente. O primeiro deles (caráter número 48) corresponde aos primeiros dentes do dentário fortemente procumbentes (0) ou projetados rostrodorsalmente (1). Provavelmente, Brochu (2011) codificou o estado "1" antes da porção mais rostral do dentário ter sido colada. Com as informações desta porção rostral, fica evidente que os primeiros dentes são procumbentes (estado "0"). Na matriz, apenas os táxons basais à Crocodylia possuem esta condição, sendo a condição de *Eocaiman cavernensis* uma reversão à condição primitiva. Vale ressaltar que esta mesma alteração na codificação foi sugerida por Pinheiro *et al.* (2013). O segundo caráter (número 49) trata da sínfise do dentário se estendendo até o quarto ou quinto alvéolo (0) ou entre o sexto e o oitavo alvéolos (1) ou além do oitavo alvéolo (2). Brochu (2011) codificou o estado "1" para *E. cavernensis*, mas com as novas informações da porção rostral, nota-se que a sínfise estende-se até o quinto dente (estado "0"), estado compartilhado com os demais Caimaninae presentes na matriz. Assim, esta recodificação reforça a relação entre *E. cavernensis* e os demais caimanines. O terceiro é o caráter número 51: maior alvéolo do dentário imediatamente caudal ao quarto é o 13º ou 14º (0); 13º ou 14º e uma série de dentes caudais a estes (1); 11º ou 12º (2); sem diferenciação (3); ou algum alvéolo

caudal ao 14º (4). Brochu (2011) não codificou este caráter, mas com a porção rostral colada à mandíbula é possível afirmar que o maior dente após o quarto é o décimo terceiro (estado "0"). Tal codificação difere dos Caimaninae presentes na matriz, e aproxima *Eocaiman cavernensis* do gênero *Alligator* e outras espécies de Alligatorinae.

Outras codificações foram alteradas após reinterpretações da anatomia de *Eocaiman cavernensis*, algumas das quais podem ser responsáveis pelas posições alternativas de *E. cavernensis*. No caráter 60, que trata do ponto em que a sutura entre o angular e o supra-angular se encontra com a margem da fenestra mandibular externa, foi codificado o estado "0" (se encontram no ponto mais caudal da fenestra) para *Eocaiman cavernensis*, sendo que Brochu (2011) havia codificado o estado "1" (se encontram num ponto mais distante da margem ventral). Diversos outros táxons na matriz estão codificadas com o estado "0". Porém, entre os Caimaninae, somente *Mourasuchus* compartilha este padrão com *Eocaiman cavernensis*. Assim, a recodificação deste estado pode ter aproximado *E. cavernensis* de outros táxons dentro de Globidonta, gerando conflito com seu posicionamento em Caimaninae. O mesmo raciocínio pode ser utilizado para os caracteres 104 e 132 (ver Apêndice 2), nos quais os estados codificado para *E. cavernensis* não são encontrados em nenhum outro Caimaninae.

Outra recodificação que merece detalhamento é a do caráter 128, que trata do contato entre o nasal e o lacrimal. Brochu (2011) não codificou este caráter em *Eocaiman cavernensis*. Porém, com o auxílio das imagens de tomografia computadorizada, foi possível verificar que tal contato não ocorre. Deste modo, foi codificado o estado "2", assim como *Caiman lutescens*. Este caráter foi discutido anteriormente por outros autores (Aguilera *et al.* 2006 e Bona *et al.* 2013), sendo

inclusive sugeridos outros estados para abranger os diferentes padrões encontrados nos caimanines. Assim, pode ser que a elaboração de um caráter que traduza melhor os padrões desta característica seja necessária para recuperar a história evolutiva do grupo.

As demais recodificações parecem não gerar conflitos no posicionamento de *Eocaiman cavernensis* dentro de Globidonta. Diversos caracteres (62, 64, 94, 96, 97, 101, 102, 108, 113, 114, 119, 120, 127 e 135) que não haviam sido codificados por Brochu (2011), após a reavaliação anatômica, foram codificados com estados compartilhados com os demais Caimaninae ou Globidonta. Já outros três caracteres (85, 118 e 126), devido à condição fragmentária das regiões a que se referem, foram marcados como *missing data*.

6. Paleobiogeografia e paleoecologia do gênero *Eocaiman*

6.1. Paleobiogeografia

A paleobiogeografia dos Caimaninae tem sido alvo de discussões recentes, uma vez que descobertas de novos fósseis têm adicionados elementos para a melhor compreensão dos possíveis eventos de dispersão desses animais (ex.: Hastings *et al.* 2013; Pinheiro *et al.* 2013; Scheyer *et al.* 2013). O grupo é predominantemente sul americano, com todas as seis espécies viventes habitando a América do Sul e seu rico registro fóssil com maioria de seus membros provenientes de rochas do continente (Brochu, 1999; 2011; Bona *et al.* 2013). Por outro lado, as formas mais basais de Alligatoroidea (ex.: *Brachychamps*a e *Stangerochamps*a) são todas norte americanas (Brochu, 1999). Do mesmo modo, todo o clado Alligatorinae possui distribuição laurasiana, principalmente na América do Norte (Brochu, 1999). Assim, a América do Norte pode ser assumida como o centro de origem dos

Alligatoroidea, sendo intuitiva uma explicação dispersionista para a distribuição dos caimanines na América do Sul. Neste contexto, o registro do gênero *Eocaiman* torna-se importante, uma vez que suas três espécies possuem significativa distribuição temporal e geográfica (Simpson, 1933a; Bona, 2007; Pinheiro *et al.* 2013).

Como as Américas do Norte e do Sul estavam separadas durante boa parte do Mesozoico e Cenozoico (do final do Jurássico até o surgimento do istmo do Panamá, no final do Plioceno), um evento vicariante deveria ter coincidir com o isolamento dos dois continentes (Iturrealde-Vinent, 2006). Esta hipótese, contudo, não é apoiada pela documentação fóssil, já que o mais antigo registro seguro de Caimaninae data do início do Paleoceno, assim como o mais antigo Alligatorinae, na América do Norte (Brochu, 1999; Bona, 2007). Além disso, as estimativas moleculares situam a separação desses dois grupos no limite Cretáceo-Terciário (Hass *et al.*, 1992; Roos *et al.*, 2007). Assim, atualmente a hipótese dispersiva é a mais aceita para explicar a distribuição dos Caimaninae (Gasparini, 1996; Brochu, 1999; 2010; 2011; Hastings *et al.* 2013; Scheyer *et al.* 2013).

Este evento de dispersão da América do Norte para a do Sul pode ter acontecido uma única vez, durante o Cenozoico. Ainda assim, a existência de caimanines eocênicos norte americanos (particularmente *Orthogenysuchus olseni* e *Tsoabichi greenriverensis*) indica que ao menos mais uma dispersão teria ocorrido na direção oposta, dada a posição filogenética mais apical destes fósseis dentro do grupo (Brochu, 2010). Assim, com a descoberta de novos táxons (inclusive da América Central) e reavaliações de outros anteriormente descritos, um cenário paleobiogeográfico mais complexo foi sugerido para explicar o padrão da

distribuição dos Caimaninae (Brochu, 2010; 2011; Hastings *et al.* 2013; Scheyer *et al.* 2013).

A primeira migração dos Caimaninae para a América do Sul teria ocorrido no final do Cretáceo e seria a mais importante para o entendimento da biogeografia do gênero *Eocaiman*. Esta pode ter ocorrido de maneira gradual, através das diversas ilhas existentes entre as Américas do Norte e do Sul durante a transição Cretáceo-Terciário (Iturralde-Vinent, 2006; Brochu, 2010). Alternativamente, esta dispersão inicial pode ter acontecido por meio de uma grande ponte terrestre que conectava os dois continentes, no final do Cretáceo e/ou no início do Terciário (Brochu, 1999). A existência dessa ponte tem sido utilizada para explicar a coocorrência de diversos tetrápodes em ambos continentes (ex.: Simpson, 1933a; 1937; Rage, 1978; 1986; Lucas & Hunt 1989; Gasparini, 1996) e, mais recentemente, o registro de Characiformes na América do Norte, um grupo de peixes tipicamente neotropicais, restritos a ambientes de água doce (Newbrey *et al.* 2009).

Ainda, a idade dos caimanines argentinos *Eocaiman palaeocenicus* e *Necrosuchus ionensis* (Paleoceno Inferior, Formação Salamanca) implica que, após a migração original, membros do grupo atingiram a parte meridional da América do Sul, atravessando uma possível barreira climática formada por regiões áridas intercaladas com outras tropicais (Scotese, 2001; Fortier, 2011). Como as outras duas espécies do gênero (*E. cavernensis* e *E. itaboraiensis*) também são do Paleogeno o gênero *Eocaiman* poderia ser entendido como um habitante das porções meridionais da América do Sul que prosperou durante este período, antes de mudanças ambientais e faunísticas posteriores no Cenozoico. Um fator que poderia tornar este cenário mais complexo é a atribuição de dois dentário do

Mioceno Médio da Colômbia a "*Eocaiman*" sp. (Langston, 1965). Porém, como citado anteriormente, essa associação não pode ser assegurada devido à natureza fragmentária do material.

Por fim, a recente descoberta de *Culebrasuchus mesoamericanus* e *Globidentosuchus brachyrostris*, respectivamente do Mioceno do Panamá e Venezuela, dificultam a identificação de um padrão claro de distribuição, uma vez que estes táxons poderiam ocupar posição mais basal dentro do grupo em relação a *Eocaiman*, ou ainda serem grupo-irmão de Caimaninae (Scheyer *et al.* 2013; Hastings *et al.* 2013). A presença destes táxons nesta região durante o Mioceno poderia ser explicada pela permanência de algum membro de Caimaninae durante a migração inicial (Hastings *et al.* 2013) ou por migrações, posteriores ao Paleoceno, do sul para o norte.

6.2. Paleoecologia

Nos dias atuais, a Patagônia argentina possui um clima seco, frio e árido, características estas que impedem a ocorrência de crocodilianos na região (Markwick, 1998a; Brochu, 1999; Barrios, 2011). Porém, sugere-se que o clima desta região durante o Paleogeno tenha sido mais ameno ou até "quente, úmido, com vegetação e cursos d'água abundantes" (Baez & Gasparini, 1977; Gasparini *et al.*, 1986; Albino, 1993; Gasparini, 1996;). Tal clima seria mais compatível com a fisiologia dos crocodilianos, e a ocorrência de táxons como *Eocaiman*, *Necrosuchus* e *Notocaiman* durante o Paleoceno-Eoceno coincide com os picos de temperatura anual estimada para o globo (Brochu, 2011). Do mesmo modo, a diminuição da temperatura e o aumento da aridez na Patagônia posteriormente no Paleogeno pode ter causado a extinção de formas como *Eocaiman* na região (Barreda &

Palazzi, 2010; Madden *et al.* 2010). O registro de *Eocaiman cavernensis* (Eoceno Médio) é o mais recente entre os crocodilianos fósseis no sul da Argentina, o que sustenta a hipótese de que as populações de crocodilianos foram sendo restringidas durante o Paleogeno (Markwick, 1998a; Barrios, 2011; Pinheiro *et al.* 2013).

O clima da região também pode ter sido um fator importante para determinar o tamanho de *Eocaiman*. Gasparini (1996) relacionou o tamanho pequeno dos fósseis de *Eocaiman* às temperaturas mais baixas, argumentando que esse fator poderia ser crucial para a sobrevivência dessas formas em latitudes tão altas. Pinheiro *et al.* (2013) também atribuem o tamanho pequeno de *E. itaboraiensis* a condições climáticas da época, mais precisamente, sugerem que seria uma adaptação ao clima seco. Mesmo que exista um fator tafonômico influenciando na conservação de fósseis menores nos depósitos da Bacia de Itaboraí, como sugerido por Bergqvist *et al.* (2011), Pinheiro *et al.* (2013) consideram tal viés improvável, principalmente pela presença de fósseis de maior tamanho na Bacia, como os sebecídeos (Pinheiro *et al.* 2011a; Pinheiro *et al.* 2011b; Kellner *et al.* 2014).

Conclusões gerais

Conclusões do Capítulo 1:

- O material LPRP/USP 0299a pertence a uma nova espécie da família Baurusuchidae, denominada *Aplestosuchus sordidus*, devido a um conjunto de características diagnósticas.
- Os fragmentos presentes na cavidade abdominal de *Aplestosuchus sordidus* (LPRP/USP 0299b) foram identificados como conteúdos abdominais, e associados ao grupo Sphagesauridae. Este seria o primeiro registro inequívoco de fósseis deste tipo entre Crocodyliformes.
- A análise filogenética que incorporou as informações de *Aplestosuchus sordidus* sugere a relação de grupo irmão deste táxon com *Baurusuchus albertoi*, no contexto dos Baurusuchinae, o que torna o gênero *Baurusuchus* parafilético.
- A grande diversidade de formas e de hábitos ecológicos dos crocodiliformes do Cretáceo brasileiro, evidenciada pela fauna da Formação Adamantina, sugere que estes animais poderiam estar ocupando nichos ecológicos normalmente ocupados por outros grupos taxonômicos (como dinossauros e mamíferos) em outras partes do planeta durante este período.

Conclusões do Capítulo 2:

- A análise do material tipo de *Eocaiman cavernensis* resultou em reinterpretações de sua anatomia, algumas das quais diferem de interpretações anteriores de outros autores. A recodificação de *Eocaiman cavernensis* na matriz de Brochu (2011), com 24 alterações, é um reflexo destas divergências na interpretação da anatomia da espécie.

- Quando adicionados à filogenia dos Crocodylia, os novos dados anatômicos de *Eocaiman cavernensis* geraram conflito nas relações de parentesco entre os táxons de Globidonta. Assim, para resolver tal situação, a matriz apresentada por Brochu (2011) precisa ser modificada, com adição de caracteres que reflitam os padrões observados no grupo. Além disso, no caso específico de se investigar as relações de Caimaninae, alguns táxons podem ser retirados e outros adicionados, como as novas espécies descritas recentemente para o grupo.
- O gênero *Eocaiman* ocupou a porção meridional da América do Sul durante o Paleogeno, indicando que os caimanines atingiram latitudes altas após a dispersão para o continente vindos da América do Norte. Nesta época, o clima mais quente da Patagônia era compatível com a biologia de crocodilianos como *Eocaiman*, que provavelmente foram extintos devido à redução posterior da temperatura.

Referências bibliográficas

- Aguilera, O.A.; Riff, D. & Bocquentin-Villanueva, J.** (2006) A new giant *Purussaurus* (crocodyliformes, alligatoridae) from the upper Miocene Urumaco formation, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4: 221-232.
- Albino, A.M.** (1993) Snakes from the Paleocene and Eocene of Patagonia (Argentina): Paleoecology and coevolution with mammals. *Historical Biology*, 7: 51-69.
- Ameghino, F.** (1906) Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie, avec un parallel entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 15: 1-568.
- Andrade, M.B. & Bertini, R.J.** (2008) A new *Sphagesaurus* (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and a revision of the Sphagesauridae. *Historical Biology*, 20: 101-136.
- Avilla, L.S.; Fernandes, R. & Ramos, D.F.** (2004) Bite marks on a crocodylomorph from the Upper Cretaceous of Brazil: evidence of social behavior? *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 971-973.
- Baez, A.M. & Gasparini, Z.B.** (1977) Origen y evolución de los anfibios y reptiles del cenozoico de América del Sur. *Acta Geológica Lilloana*, 14: 149-232.
- Barbosa-Rodrigues, B.** (1982) Les reptiles fossils de la Vallée de L'Amazone. *Vellozia*, 2: 41-46.
- Barreda, V. & Palazzi, L.** (2010) Vegetation during the Eocene-Miocene interval in Central Patagonia: a context of mammal evolution. In: Madden, R.H.; Carlini, A.A.; Vucetich, M.G. & Kay, R.F. (Eds.) *The paleontology of Gran Barranca. Evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, United Kingdom at the University Press, Cambridge. pp. 371-378.

- Barrios, F.** (2011) *Nuevos restos de Alligatoridae Cuvier, 1807 (Eusuchia, Crocodylia) del Neógeno del Sur de la provincia de Salta. Implicancias sistemáticas*. Tese de licenciatura. Universidad Nacional de Salta, pp. 168.
- Benton, M.J. & Clark, J.M.** (1988) Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: Benton, M.J. (Ed.), *The phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. Systematic Association Special Volume 35A. Clarendon press, Oxford. pp. 295-338.
- Bergqvist, L.P.; Almeida, E.B. & Araújo-Júnior, H.I.** (2011) Tafonomia da assembleia fossilífera de mamíferos da Fenda 1968 , bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 14: 75-86.
- Bocquentin-Villanueva, J.** (1984) Um nuevo Nettosuchiade (Crocodylia Eusuchia) proveniente de la Formación Urumaco (Miceno Superior), Venezuela. *Ameghiniana*, 21: 3-8.
- Bona, P.** (2007) Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana*, 44: 435-445.
- Bona, P. & Carabajal, A.P.** (2013). *Caiman gasparinae* sp. nov., a huge alligatorid (Caimaninae) from the late Miocene of Paraná, Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 37: 462-473.
- Bona, P.; Riff, D. & Gasparini, Z.B.D.** (2013) Late Miocene crocodylians from northeast Argentina: new approaches about the austral components of the Neogene South American crocodylian fauna. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 103: 551-570.
- Boyd, C.A.; Drumheller, S.K. & Gates, T.A.** (2013) Crocodyliform feeding traces on juvenile ornithischian dinosaurs from the Upper Cretaceous (Campanian) Kaiparowits Formation, Utah. *PLoS ONE* 8: e57605.
- Bravard, A.** (1958) *Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná*, Buenos Aires. Reimpresión de la Cámara de Diputados de la Nación, 1995. pp. 107.

- Brochu, C.A.** (1999) Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(S2): 9-100.
- Brochu C.A.** (2003) Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 31: 357-397.
- Brochu C.A.** (2010) A new alligatoroid from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming and the origin of caimans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30: 1109-1126.
- Brochu, C.A.** (2011) Phylogenetic relationships of *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 and the early history of caimanines. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: 228-256.
- Buffetaut E** (1983) Wounds on the jaw of an Eocene mesosuchian crocodilian as possible evidence for the antiquity of crocodilian intraspecific fighting behaviour. *Paläontologische Zeitschrift*, 57: 143-145.
- Buffetaut, E.** (1991) Fossil crocodilians from Tiupampa, (Santa Lucia Formation, Early Paleocene) Bolivia: a preliminary report. *Revista Técnica de YPFB*, 12: 541-544.
- Buffetaut, E. & Marshall, C.** (1991) A new crocodilian, *Sebecus querejazus*, nov. sp. (Mesosuchia, Sebecidae) from the Santa Lucía Formation (Early Paleocene) at Vila Vila, Southcentral Bolivia. In: Suárez-Soruco, R. (Ed.) *Fósiles y Facies de Bolivia, Vol. I*. Santa Cruz: Revista Técnica de YPFB, pp. 545-557.
- Carvalho, I.S.; Vasconcellos, F.M. & Tavares, S.A.S.** (2007) *Montealtosuchus arrudacamposi*, a new peirosaurid crocodile (Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous Adamantina Formation of Brazil. *Zootaxa*, 1607: 35-46.
- Carvalho, I.D.S.; Gasparini, Z.B.; Salgado, L.; Vasconcellos, F.M. & Marinho, T.S.** (2010) Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 297: 252-262.
- Campos, D.A.; Oliveira, G.R.; Figueiredo, R.G.; Riff, D.; Azevedo, S.A.; Carvalho, L.B. & Kellner, A.W.** (2011) On a new peirosaurid crocodyliform from the

- Upper Cretaceous, Bauru Group, southeastern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83: 317-327.
- Chiappe, L.** (1988) Un nuevo *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) de la Formación Tremembé (Oligoceno), Estado de São Paulo, Brasil, y su significado paleoclimático. *Paula-Coutiana*, 3: 49-66.
- Cifelli, R.L.** (1985) Biostratigraphy of the Casamayoran, early Eocene of Patagonia. *American Museum Novitates*, 2820: 1-26.
- Clark, J.M. & Sues, H.-D.** (2002) Two new basal crocodylomorph archosaurs from the Lower Jurassic and the monophyly of the Sphenosuchia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136: 77-95.
- Cuvier, G.L.C.F.D.** (1807) Sur les Differentes Espèces de Crocodiles Vivan set Sur Leur caractères Distinctifs. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 10: 8-66.
- Fernicola, J.C. & Albino, A.** (2012) Amphibians and squamate reptiles from the Santa Cruz Formation (late Early Miocene), Santa Cruz Province, Argentina: paleoenvironmental and paleobiological considerations. In: Vizcaino, S.F.; Kay, R.F. & Bargo, M.S. (Eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press. pp. 129-137.
- Flynn, J.J. & Swisher, C.C.** (1995) Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. In: Berggren, W.A.; Kent, D.V.; Aubry, M.-P. & Hardenbol, J.H. (Eds.). *Geochronology, time scales and global stratigraphic correlation*. Tulsa: Society of Sedimentary Geology Special Publication. p. 317–333.
- Fortier, D.** (2011) *O registro fóssil de crocodilianos na América do Sul: estado da arte, análise crítica e registro de novos materiais para o Cenozóico*. Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 360 pp.
- Fortier, D.C. & Rincon, A. D.** (2013) Pleistocene Crocodylians from Venezuela, and the Description of a New Species of *Caiman*. *Journal of vertebrate paleontology*, 32: 95-95.

- Gasparini, Z.** (1973) *Revisión de los Crocodilia (Reptilia) fósiles del territorio Argentino. Su evolución, sus relaciones filogenéticas, su clasificación y sus implicancias estratigráficas.* Tese de doutorado. Facultad de Ciencias Naturales La Plata, pp. 169.
- Gasparini, Z.** (1981) Los Crocodylia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana*, 18: 177-205.
- Gasparini, Z.** (1985) Un nuevo cocodrilo (Eusuchia) Cenozoico de América del Sur. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos do IIX Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 27: 51-53.
- Gasparini, Z.** (1996) Biogeographic evolution of the South American crocodilians. *Munchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30: 159-184.
- Gasparini, Z.; Pol, D. & Spalletti, L.A.** (2006) An unusual marine crocodyliform from the Jurassic-Cretaceous boundary of Patagonia. *Science*, 311: 70-73.
- Gmelin, J.F.** (1789) *Carolus Linnaeus Systema Naturae*. Volume 1, parte 3. G.E. Beer, Leipzig. pp. 484.
- Godoy, P.L.; Montefeltro, F.C.; Norell, M.A. & Langer, M.C.** (2014) An Additional Baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with Evidence of Interspecific Predation among Crocodyliformes. *PLoS ONE* 9, e97138.
- Goloboff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C.** (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774-786.
- Gray, J.E.** (1844) *Catalogue of Tortoises, Crocodilians, and Amphisbaenians in the Collection of the British Museum: British Museum (Natural History), London*. Volume 8, pp. 80.
- Hass, C.A.; Hoffman, M.A.; Densmore, L.D. & Maxson, L.R.** (1992) Crocodilian evolution: insights from immunological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 1: 193-201.
- Hastings, A.K.; Bloch, J.I.; Jaramillo, C.A.; Rincon, A.F. & Macfadden, B. J.** (2013) Systematics and biogeography of crocodylians from the Miocene of Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33: 239-263.

- Hoorn, C.; Wesselingh, F.P.; ter Steege, H.; Bermúdez, M.A.; Mora, A.; Sevink, J.; Sanmartín, I.; Sánchez-Mesenguer, A.; Anderson, C.L.; Figueiredo, J.P.; Jaramillo, C.; Riff, D.; Negri, F.R.; Hooghiemstra, H.; Lundberg, J.; Stadler, T.; Särkinen, T. & Antonelli, A.** (2010) Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, 330: 927-931.
- Iori, F.V. & Garcia, K.L.** (2012) *Barreirosuchus franciscoi*, um novo Crocodylomorpha Trematochampsidae da Bacia Bauru, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 42: 397-410.
- Iturrealde-Vinent, M.A.** (2006) Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region. *International Geology Review*, 48: 791-827.
- Katsura, Y.** (2004) Paleopathology of *Toyotamaphimeia machikanensis* (Diapsida, Crocodylia) from the middle Pleistocene of central Japan. *Historical Biology*, 16: 93-97.
- Kay R.F.; Madden, R.H.; Vucetich, M.G.; Carlini, A.A.; Mazzoni, M.M.; Ré, G.H.; Heizler, M. & Sandeman, H.** (1999) Revised geochronology of the Casamayoran South American Land Mammal Age: climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*, 96: 13235-13240.
- Kay, R.F.; Vizcaíno, S.F. & Bargo, M.S.** (2012) A review of the paleoenvironment and paleoecology of the Miocene Santa Cruz Formation In: Vizcaino, S.F.; Kay, R.F. & Bargo, M.S. (Eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press. pp. 331-365.
- Kellner, A.W.A; Pinheiro, A.E.P. & Campos, D.A.** (2014) A New Sebecid from the Paleogene of Brazil and the Crocodyliform Radiation after the K-Pg Boundary." *PLoS ONE* 9, e81386.
- Langston, W.** (1965) *Fossil crocodilians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America*. University of California Publications in Geological Sciences, Volume 52. pp. 152.

- Lucas, S.G. & Hunt, A.P.** (1989) *Alamosaurus* and the sauropod hiatus in the Cretaceous of the North American Western Interior. *Geological Society of America Special Publication*, 238: 75-85.
- Mackness, B. & Richard, S.** (2000) Possible evidence for intraspecific aggression in a Pliocene crocodile from north Queensland. *Alcheringa*, 24: 55-62.
- Madden, R.H. & Scarano, A.** (2010) Notes toward history of vertebrate paleontology at Gran Barranca. In: Madden, R.H.; Carlini, A.A.; Vucetich, M.G. & Kay, R.F. (Eds.) *The paleontology of Gran Barranca. Evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, United Kingdom at the University Press, Cambridge. p. 46-58.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R.** (2011) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. Acessado através do website: <http://mesquiteproject.org>
- Markwick, P.J.** (1998a) Crocodilian diversity in space and time: the role of climate in paleoecology and its implication for understanding K/T extinctions. *Paleobiology*, 24: 470-497.
- Markwick, P.J.** (1998b) Fossil crocodylians as indicators of Late Cretaceous and Cenozoic climates: implications for using palaeontological data in reconstructing palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 137: 205-271.
- Martin, J.E.** (2013) Surviving a potentially lethal injury? Bite mark and associated trauma in the vertebra of a dyrosaurid crocodilian. *Palaios*, 28: 6-8.
- Medem, F.** (1983) *Los Crocodylia de Sur America, Volume 2*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, pp. 270.
- Medina, C.J.** (1976) Crocodylians from the Late Tertiary of northwestern Venezuela: *Melanosuchus fisheri* sp. nov. *Breviora*, 438: 1-14.
- Montefeltro, F.C.; Larsson, H.C.E. & Langer, M.C.** (2011) A new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of Baurusuchidae. *PLoS ONE* 6, e21916.

- Montefeltro, F.C.; Larsson, H.C.E.; França, M.A.G. & Langer, M.C.** (2013) A new neosuchian with Asian affinities from the Jurassic of northeastern Brazil. *Naturwissenschaften*, 100: 835-841.
- Mook, C.C.** (1924) A new crocodilian from the Wasatch beds of Wyoming. *American Museum Novitates*, 137: 1-4.
- Mook, C.C.** (1941) A new fossil crocodilian from Colombia. *Proceedings of the United States National Museum*, 91: 55-58.
- Moulton, T.P.; Magnusson, W.E. & Melo, M.T.Q.** (1999) Growth of *Caiman latirostris* inhabiting a coastal environment in Brazil. *Journal of Herpetology*, 33: 479-484.
- Newbrey, M.G.; Murray, A.M.; Wilson, M.V.H.; Brinkman, D.B. & Neuman, A.D.** (2009) Seventy-five-million-year-old tropical tetra-like fish from Canada tracks Cretaceous global warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, doi:10.1098/rspb.2009.1047.
- Norell, M.A.** (1988) *Cladistic approaches to paleobiology as applied to the phylogeny of alligatorids*. Tese de doutorado, Yale University, EUA.
- Norell, M.A.; Clark, J.M. & Hutchison, J.H.** (1994) The Late Cretaceous alligatoroid *Brachychamps montana* (Crocodylia): new material and putative relationships. *American Museum Novitates*, 3116: 1-26.
- Noto, C.R.; Main, D.J. & Drumheller, S.K.** (2012) Feeding traces and paleobiology of a Cretaceous (Cenomanian) crocodyliform: example from the Woodbine Formation of Texas. *Palaios*, 27: 105-115.
- O'Connor, P.M.; Sertich, J.J.W.; Stevens, N.J.; Roberts, E.M.; Gottfried, M.D.; Hieronymus, T.L.; Jinnah, Z.A.; Ridgely, R.; Ngasala, S.E. & Temba, J.** (2010) The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana. *Nature*, 466: 748-751.
- Ősi, A.** (2013) The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Historical Biology*, 26: 1-136.
- Paolillo, A. & Linares, O.J.** (2007) Nuevos cocodrilos Sebecosuchia del Cenozoico suramericano (Mesosuchia: Crocodylia). *Paleobiología Neotropical*, 3: 1-25.

- Pinheiro A.E.P.; Campos D.A. & Bergqvist L.P.** (2011a) The presence of *Sebecus* cf. *huilensis* Langston (Sebecia, Metasuchia) in the Middle Paleocene of the Itaboraí Basin, Rio de Janeiro State, Southeastern Brazil. *Ameghiniana*, 48(4,Suplemento), R91-R92.
- Pinheiro, A.E.P.; Campos, D.A. & Kellner, A.W.A.** (2011b) A new Sebecia (Matesuchia, Crocodyliforms) from the Itaboraí Basin (Paleogene), Rio de Janeiro, Southeast Brasil. *Ameghiniana*, 48(4,Suplemento), R91.
- Pinheiro, A.E.; Fortier, D.C.; Pol, D.; Campos, D.A. & Bergqvist, L.P.** (2013) A new *Eocaiman* (Alligatoridae, Crocodylia) from the Itaboraí Basin, Paleogene of Rio de Janeiro, Brazil. *Historical Biology*, 25: 327-337.
- Pol, D. & Escapa, I.H.** (2009) Unstable taxa in cladistic analysis: identification and the assessment of relevant characters. *Cladistics*, 25: 515-527
- Pol, D. & Powell, J.D.** (2011) A new sebecid mesoeucrocodylian from the Rio Loro Formation (Palaeocene) of north-western Argentina. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163: S7-S36.
- Price, L.I.** (1964) Sobre o crânio de um grande crocodilideo extinto do Alto Rio Jurua, Estado do Acre. *Anais da Academia Brasileira de Ciência*, 36: 59-66.
- Rage, J.C.** (1978) Une connexion continentale entre Amerique du Nord et Amerique du Sud au Cretace superieur? L'exernple des vertebres continentaux. *Comptes rendus sommaires des seances de la Societe geologique de France*, 6: 281-285.
- Rage, J.C.** (1986) South American/North American terrestrial interchanges in the latest Cretaceous: short comments on Brett-Surman and Paul (1985), with additional data. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6: 382-383.
- Ré, G.H.; Bellosi, E.S.; Heizler, M.; Vilas, J.F.; Madden, R.H.; Carlini, A.A.; Kay, R.F. & Vucetich, M.G.** (2010) A geochronology for the Sarmiento Formation at Gran Barranca. In: Madden, R.H.; Carlini, A.A.; Vucetich, M.G. & Kay, R.F. (Eds.) *The paleontology of Gran Barranca. Evolution and environmental change through the Middle Cenozoic of Patagonia*. Cambridge University Press, United Kingdom at the University Press, Cambridge. p. 46-58.

- Riff, D.; Romano, P.S.R.; Oliveira, G.R. & Aguilera, O.A.** (2010) Neogene Crocodile and Turtle Fauna in Northern South America. In: Hoorn, C. & Wesselingh, F. (Eds.) *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell, London. pp. 259-280.
- Roos, J.; Aggarwal, R.K. & Janke, A.** (2007) Extended mitogenomic phylogenetic analyses yield new insight into crocodylian evolution and their survival of the Cretaceous-Tertiary boundary. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45: 663-673.
- Rovereto, C.** (1912) Los crocodilos fosiles en las capas del Paraná. *Anales de Museo Nacional de Buenos Aires*, 22: 339-369.
- Scheyer, T.M.; Aguilera, O.A.; Delfino, M.; Fortier, D.C.; Carlini, A.A.; Sánchez, R.; Carrillo-Briceño, J.D.; Quiroz, L. & Sánchez-Villagra, M.R.** (2013) Crocodylian diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics. *Nature communications*, 4: 1907.
- Scotese, C.R.** (2001) *Digital Paleogeographic Map Archive on CD-ROM*. PALEOMAP Project, University of Texas (Arlington).
- Sereno, P. & Larsson, H.C.E.** (2009) Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys*, 28: 1-143.
- Simpson, G.G.** (1930a) *Scarritt-Patagonian Expedition Field Notes, Book 1*. Livro de notas acessado através do website: <http://research.amnh.org/paleontology/notebooks/simpson-1930a/>.
- Simpson, G.G.** (1930b) *Scarritt-Patagonian Expedition Field Notes, Book 2*. Livro de notas acessado através do website: <http://research.amnh.org/paleontology/notebooks/simpson-1930b/>.
- Simpson, G.G.** (1933a) A new crocodilian from the *Notostylops* beds of Patagonia. *American Museum Novitates*, 623: 1-9.
- Simpson, G.G.** (1933) A new fossil snake from the *Notostylops* beds of Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 67, pp. 22.
- Simpson, G.G.** (1933b) Stratigraphic nomenclature of the early Tertiary of central Patagonia. *American Museum Novitates*, 644: 1-13.

- Simpson, G.G.** (1934). *Attending marvels: A Patagonian journal*. Macmillan Company. pp. 295.
- Simpson, G.G.** (1937) An ancient eusuchian crocodile from Patagonia. *American Museum Novitates*, 965: 1-20.
- Souza-Filho, J.P.** (1987) *Caiman brevirostris* sp. nov., um novo Alligatoridae da formação Solimões (Pleistoceno) do Estado do Acre, Brasil. *Anais do X Xongresso Brasiliero de Paleontologia*, 173-180.
- Spalletti, L.A. & Mazzoni, M.M.** (1977) Sedimentología del Grupo Sarmiento en un perfil ubicado al sudeste del Lago Colhué Huapí, provincia de Chubut. *Obra del Centenario del Museo de la Plata*, 4: 261-283.
- Spalletti, L.A. & Mazzoni, M.M.** (1979) Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la barranca sur del Lago Colhué-Huapí, provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 34: 271-281.
- Taplin, L.E. & Grigg, C.G.** (1989) Historical zoogeography of the Eusuchian crocodylians: a physiological perspective. *American Zoologist*, 29: 885-901.
- Thornbjarnason, J.** (1992) *Crocodiles: An Action Plan for Their Conservation*. IUCN/SSC. Gland, pp. 136.
- Vandenbergh, N.; Hilgen, F.J. & Speijer, R.P.** (2012) The Paleogene Period. In: Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz M.D. & Ogg, G.M. (Eds.) *The Geologic Time Scale 2012, 2-volume set*. Elsevier Publishing Company, Oxford, UK. p. 855-921.
- Zaher, H.; Pol, D.; Carvalho, A.B.; Riccomini, C.; Campos, D. & Nava, W.** (2006) Redescription of the cranial morphology of *Mariliاسuchus amarali*, and its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). *American Museum Novitates*, 3512: 1-40.

Apêndice 1

An Additional Baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with Evidence of Interspecific Predation among Crocodyliformes

Autores: Pedro L. Godoy, Felipe C. Montefeltro, Mark A. Norell e Max C. Langer.

Revista: Public Library of Science ONE (PLoS ONE).

Data da publicação: 8 de maio de 2014.

Website: <http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0097138>



An Additional Baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with Evidence of Interspecific Predation among Crocodyliformes

Pedro L. Godoy^{1,2*}, Felipe C. Montefeltro³, Mark A. Norell², Max C. Langer¹

1 Departamento de Biologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, São Paulo, Brazil, **2** Division of Paleontology, American Museum of Natural History, New York, New York, United States of America, **3** Departamento de Zoologia, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, São Paulo, Brazil

Abstract

A new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia), *Aplestosuchus sordidus*, is described based on a nearly complete skeleton collected in deposits of the Adamantina Formation (Bauru Group, Late Cretaceous) of Brazil. The nesting of the new taxon within Baurusuchidae can be ensured based on several exclusive skull features of this clade, such as the quadrate depression, medial approximation of the prefrontals, rostral extension of palatines (not reaching the level of the rostral margin of suborbital fenestrae), cylindrical dorsal portion of palatine bar, ridge on the ectopterygoid-jugal articulation, and supraoccipital with restricted thin transversal exposure in the caudalmost part of the skull roof. A newly proposed phylogeny of Baurusuchidae encompasses *A. sordidus* and recently described forms, suggesting its sixter-taxon relationship to *Baurusuchus albertoi*, within Baurusuchinae. Additionally, the remains of a sphagesaurid crocodyliform were preserved in the abdominal cavity of the new baurusuchid. Direct fossil evidence of behavioral interaction among fossil crocodyliforms is rare and mostly restricted to bite marks resulting from predation, as well as possible conspecific male-to-male aggression. This is the first time that a direct and unmistakable evidence of predation between different taxa of this group is recorded as fossils. This discovery confirms that baurusuchids were top predators of their time, with sphagesaurids occupying a lower trophic position, possibly with a more generalist diet.

Citation: Godoy PL, Montefeltro FC, Norell MA, Langer MC (2014) An Additional Baurusuchid from the Cretaceous of Brazil with Evidence of Interspecific Predation among Crocodyliformes. PLoS ONE 9(5): e97138. doi:10.1371/journal.pone.0097138

Editor: Laurent Viriot, Team 'Evo-Devo of Vertebrate Dentition', France

Received October 23, 2013; **Accepted** April 14, 2014; **Published** May 8, 2014

Copyright: © 2014 Godoy et al. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Funding: Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP - grant numbers: 2011/16007-9 and 2013/06811-0), and Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada, FFCLRP-USP to PLG. FAPESP (grant number: 2013/11358-3) to FCM and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPQ) and FAPESP to MCL. Additional support was provided by the Division of Paleontology, American Museum of Natural History. The funders had no role in study design, data collection and analysis, decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: The authors have declared that no competing interests exist.

* E-mail: pedrolorenagodoy@gmail.com

Introduction

Crocodyliformes, the group that includes modern crocodiles and their extinct relatives, were much more diverse in the past than today [1]. Several different environments were occupied by a variety of taxa, including fully marine, robust and gracile terrestrial forms, with distinct inferred niche partitioning [2], [3]. The Late Cretaceous Adamantina Formation, in south-central Brazil, has yielded the most diverse known crocodyliform fauna, with twenty described species. This includes not only members of the trematochampsid-peirosaurid clade [4], [5], with their semiaquatic body-plan, but also an array of more terrestrial forms, such as large-sized baurusuchid predators [6], and the bizarre notosuchids and sphagesaurids [7], [8]. The latter two groups depart from the typical carnivorous habits of crocodyliforms, with adaptations that suggest omnivorous or even herbivorous diets [3].

Despite the richness of the group in Mesozoic-Cenozoic deposits, direct fossil evidence of behavioral interaction is rare for extinct crocodyliforms. The fossil record is restricted to bite marks showing that carnivorous forms preyed on other crocodyliforms [9], and other tetrapods, like dinosaurs and turtles [10],

[11], or suggesting aggression between individuals of the same species [12–15]. Here we report the first record of unmistakable abdominal contents, or cololites, preserved for a fossil crocodyliform. It corresponds to a new baurusuchid species, with the remains of another crocodyliform, a sphagesaurid, in its abdominal cavity (Figure 1). These fossils unequivocally indicate, for the first time, direct interaction (predation) between two different species of Crocodyliformes.

Materials and Methods

Tree search and support measurements

The phylogenetic dataset was analyzed using equally weighted parsimony in TNT [16], based on an implicit enumeration search. Bootstrap (GC frequencies >50%) and Bremer support values [17] were calculated for the data in hand using TNT v.1.1; the first employing the TNT script available, and the latter generated from the resampling routine command with 1,000 bootstrap pseudoreplicates.



Figure 1. Fossil crocodyliformes showing predator-prey interaction. A, *Aplestosuchus sordidus* skeleton (LPRP/USP 0229a). Scale bar, 10 cm. B, Area highlighted in "a" with details of the abdominal content, including sphagesaurid remains (LPRP/USP 0229b). Scale bar, 5 cm. C, Reconstructed predator and prey. Reconstruction by Rodolfo Nogueira. Scale bar, 50 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0097138.g001

Nomenclatural Acts

The electronic edition of this article conforms to the requirements of the amended International Code of Zoological Nomenclature, and hence the new names contained herein are available under that Code from the electronic edition of this article. This published work and the nomenclatural acts it contains have been registered in ZooBank, the online registration system for the ICBN. The ZooBank LSIDs (Life Science Identifiers) can be resolved and the associated information viewed through any standard web browser by appending the LSID to the prefix “<http://zoobank.org/>”. The LSID for this publication is: urn:lsid:zoobank.org:pub:B67AF736-90B3-4A5C-ACE5-131340B63C3A. The electronic edition of this work was published in a journal with an ISSN, and has been archived and is available from the following digital repositories: PubMed Central, LOCKSS.

Fieldwork permit and repository information

All necessary permits were obtained for the described study, which complied with all relevant regulations. The field work and fossil collection was previously communicated to the Departamento Nacional de Produção Mineral — DNPM, as requested in the ordinance n° 4.146 from March 4th, 1942. The specimens described in this work are deposited in the permanent collection of Laboratório de Paleontologia, Universidade de São Paulo (Ribeirão Preto, Brazil).

Systematic paleontology

Crocodyliformes Benton & Clark 1988 [18]

Mesoeucrocodylia Whetstone & Whybrow 1983 [19]

Baurusuchidae Price, 1945 [20]

***Aplestosuchus* gen. nov.**

urn:lsid:zoobank.org:act:E12B92AE-CD8B-4351-9F2E-36BEE125E38D

Etymology. From *Aplestos* (Gr.), insatiate, gluttonous, and *souchos* (Gr.), after a creature of Egyptian zoomorphism.

Type species. *Aplestosuchus sordidus* gen. et. sp. nov.

urn:lsid:zoobank.org:act:3852F31C-E337-4F55-9338-F0510032A9AE

Etymology. *sordidus* (L.), filthy; in reference to the manifest greedy behavior of the animal.

Holotype. LPRP/USP (Laboratório de Paleontologia, Universidade de São Paulo) 0229a is an articulated, nearly complete skeleton (Figure 1A).

Type locality. Buruti creek area, General Salgado municipality, São Paulo, Brazil ($20^{\circ}34' 0''$ S; $50^{\circ}27' 55''$ W) (Figure 2). This is the same area yielded the type-specimens of four other crocodyliforms: *Baurusuchus albertoi*, *B. salgadoensis*, *Armadillosuchus arrudai*, and *Gondwanasuchus scabrosus* [21–24].

Age and horizon. Adamantina Formation, Bauru Group (Late Cretaceous of the Paraná Basin) [25].

Diagnosis. Distinguished from all other known Crocodyliformes by the following unique set of traits (autapomorphies marked with asterisks): nasal with dorsal midline crest*, frontal longitudinal ridge reaching the midline contact between prefrontals*, crest-shaped medial supratemporal rim, ridge along the ectopterygoid-jugal suture notched at its caudal portion, lateral depression on quadrate, palatine bar with crested ventral surface* and cylindrical dorsal portion, choanal septum with ridged ventral surface, single parachoanal fossa rostral-lateral to the parachoanal fenestrae at the base of the pterygoid wing*, outer sculpture of the mandible restricted to the dentary, no peg at the occipital surface of the mandibular symphysis, ridged border of the angular not covering the rostral edge of the mandibular fenestra, row of foramina between the mandibular fenestra and the ectopterygoid-jugal suture.

Abdominal contents. LPRP/USP 0229b, isolated teeth and skull bones of a Sphagesauridae (Figure 1B).

Description

Aplestosuchus sordidus

More than one meter long from the tip of the skull to the base of the tail, *Aplestosuchus sordidus* was preserved lying on its side

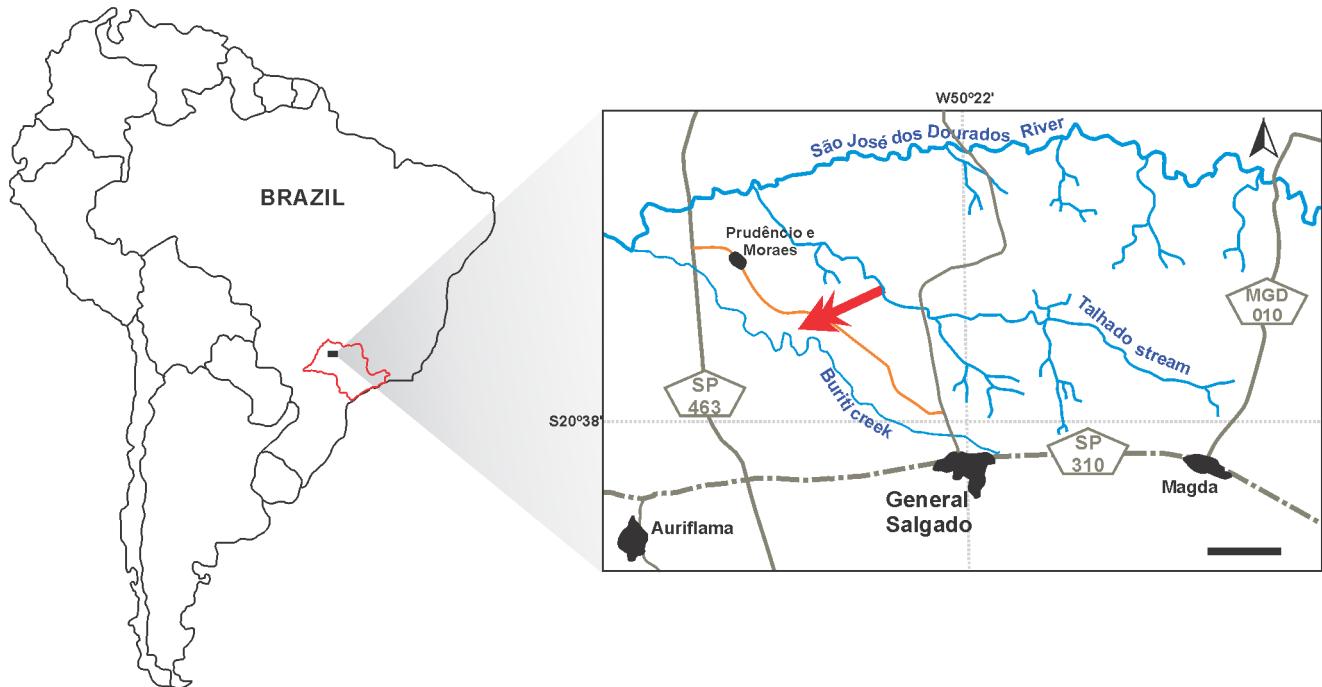


Figure 2. Map showing the location where *Aplestosuchus sordidus* was collected within South America and São Paulo State (Brazil). Watercourses in blue, paved roads in grey, nonpaved roads in orange, cities and towns in black. The red arrow indicates the outcrop area. Scale bar equals 3 km.

doi:10.1371/journal.pone.0097138.g002

(Figure 1A), a stereotypical death pose also found in other baurusuchids of the site [21], [26]. It suffered some post-mortem disarticulation, as most of the tail and the distal parts of the hindlimbs were lost (Figure 1A). LPRP/USP 0229a is preserved in two different blocks. The skull articulates with the first five cervical vertebrae, three of them with cervical ribs. The neural arches of both atlas and proatlas are visible. The axis is turned to the left, so its neural spine is horizontally disposed. This rotation is also seen in the other three cervical vertebrae (III, IV and V). The remaining elements of the postcranium are isolated in a larger block, in which almost the entire trunk vertebral series is exposed, with a single line of paramedial osteoderms and a nearly intact rib case. The articulated right radius and ulna are exposed, as well as elements of both manus. Part of the left pelvic girdle is exposed in dorsal view, as are the left femur, tibia, and fibula.

The skull is nearly complete with articulated lower jaws (Figures 3, 4 and 5). It is dorsoventrally compressed, exposing the otic recesses and the infratemporal fenestrae in dorsal view, and hiding the orbits, lacrimals, postorbital bars, and most of the quadratojugals (Figures 3A and 4A). Irregular pits and ridges cover the external surface of most dermal bones.

The external supratemporal fenestra (*sensu* [6]) occupies a great portion of the skull roof. Its margins are composed by the frontal, postorbital, squamosal, and parietal bones, the last of which demarcates restricted caudal and medial margins. The rostral margins are not hypertrophied, a condition shared with all Baurusuchinae, one of the two main lineages within Baurusuchidae [6]. The infratemporal fenestra is composed by the jugal, quadratojugal, and likely the postorbital, although the dorsoventral compression has hidden the contribution of the latter bone. The antorbital fenestrae and fossa are completely obliterated.

As a result of the dorsoventral compression of the skull, the septate external nares are only partially preserved. The septum is

formed by the premaxillae ventrally, and the nasal dorsally, but the exact contribution of each bone is not possible to determine. Together, these bones most likely separated the nares completely. Each premaxilla bears a large perinarial depression lateral to each nostril. Just ventral to the depression there are two foramina piercing the premaxilla above the third premaxillary tooth, as in *Pissarrachamps sera* [6] and *Baurusuchus salgadoensis* [22], but distinct from *Wagosuchus australis* [27], which bears three foramina on the surface of the perinarial depression.

The premaxilla-maxilla suture is similar to the general condition seen in other baurusuchids. It is partially hidden in the premaxilla-maxilla notch that receives the fourth dentary tooth. At the dorsalmost portion of this notch, the suture extends dorsally, with a slight caudal deflection next to the triple contact between premaxilla, maxilla, and nasal. Medially, the premaxilla-nasal suture starts at the caudolateral margin of the nostril and extends caudolaterally up to the notch for the fourth dentary tooth.

The maxilla forms most of the lateral surface of the rostrum and probably had a nearly vertical orientation in its original position (Figure 5). In addition, the maxillae would not significantly contribute to the dorsal surface of rostrum. The combination of these features categorizes *Aplestosuchus sordidus* as an oreinirostral taxon. The maxilla contacts the nasal medially, the jugal caudally, and supposedly the lacrimal at the level of palpebral supporting structures, since this latter bone is not exposed due to the compression of the skull. Even though the orbits were collapsed, the complete caudal edge of the maxilla is visible, and it does not take part on the orbital margin. The same condition is seen in *Baurusuchus pachecoi*, *B. salgadoensis*, *Stratiotosuchus maxhecti*, and *Pissarrachamps sera* [6], [20], [22], [28]. Although mostly hidden by the occluded mandible, the palatal shelves of the maxillae are visible in ventral view, forming the rostral portion of the secondary bony palate. The palatal maxilla-palatine suture is transversely

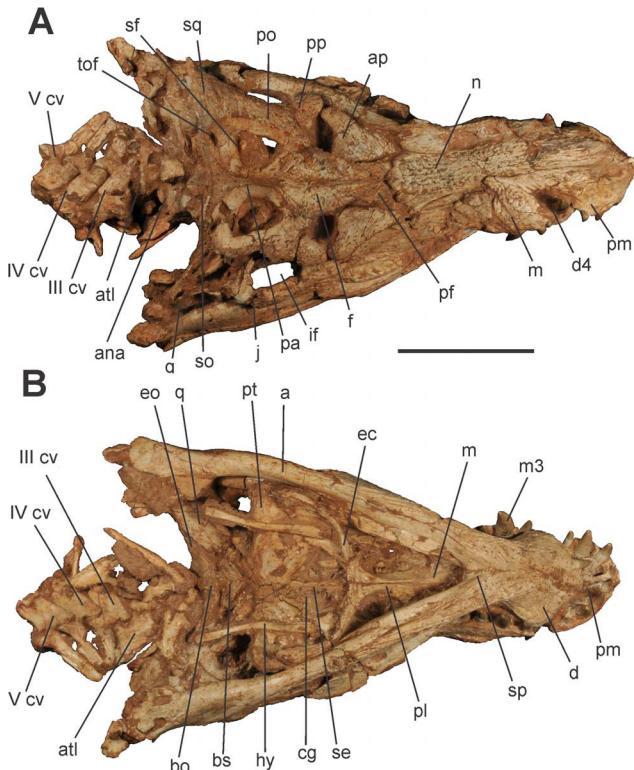


Figure 3. Skull of *Aplestosuchus sordidus* LPRP/USP 0229a in A, dorsal view; and B, ventral. Abbreviations: a, angular; ap, anterior palpebral; ana, atlantal neural arch; atl, atlas; bo, basioccipital; bs, basisphenoid; cg, choanal groove; d, dentary; d4, dentary tooth 4; ec, ectopterygoid; eo, exoccipital; f, frontal; hy, hyoid apparatus; if, infratemporal fenestra; j, jugal; m, maxilla; m3, maxillary tooth 3; n, nasal; pa, parietal; pf, prefrontal; pl, palatine; pm, premaxilla; po, postorbital; pp, posterior palpebral; pt, pterygoid; q, quadrate; se, choanal septum; sf, supratemporal fenestra; so, supraoccipital; sq, squamosal; sp, splenial; tof, temporo-orbital foramen; III–V cv, cervical vertebrae III–V. Scale bar equals 10 cm.
doi:10.1371/journal.pone.0097138.g003

oriented, caudal to the rostral edge of suborbital fenestra, and spanning from the midline to the medial borders of that aperture (Figures 3B and 4B).

The nasal forms most of the dorsal surface of the snout, but has virtually no contribution to its lateral surface. There is no external vestige of a midline suture between the nasals, a condition seen in all baurusuchids, except *Gondwanasuchus scabrosus* [24]. The caudalmost portion of each bone is rounded and lacks the longitudinal depression next to the medial contact of the prefrontals. The same condition is seen in *Baurusuchus salgadoensis* and *Stratiotosuchus maxhecti* [22], [28], but not in pissarrachampsines, which bear the depression [6]. Furthermore, the dorsal surface of the nasal has a midline crest, an unique trait of *Aplestosuchus sordidus*. This crest starts at the mid portion of the nasal and extends caudally to meet the frontal median ridge at the level of the midline contact between the prefrontals.

The anterior palpebral is hook-shaped, as in *Baurusuchus salgadoensis*, *Pissarrachampsia sera*, and *Gondwanasuchus scabrosus* [6], [22], [24]. Its lateral margin extends caudally and contacts a short rostral-lateral process of the posterior palpebral. The dorsal surfaces of the anterior palpebral and prefrontal form a continuous plane, differently from the condition in *P. sera* and *Wargosuchus australis* [6], [27]. Both palpebral bones conceal a well-developed rounded foramen on the roof of the orbit.

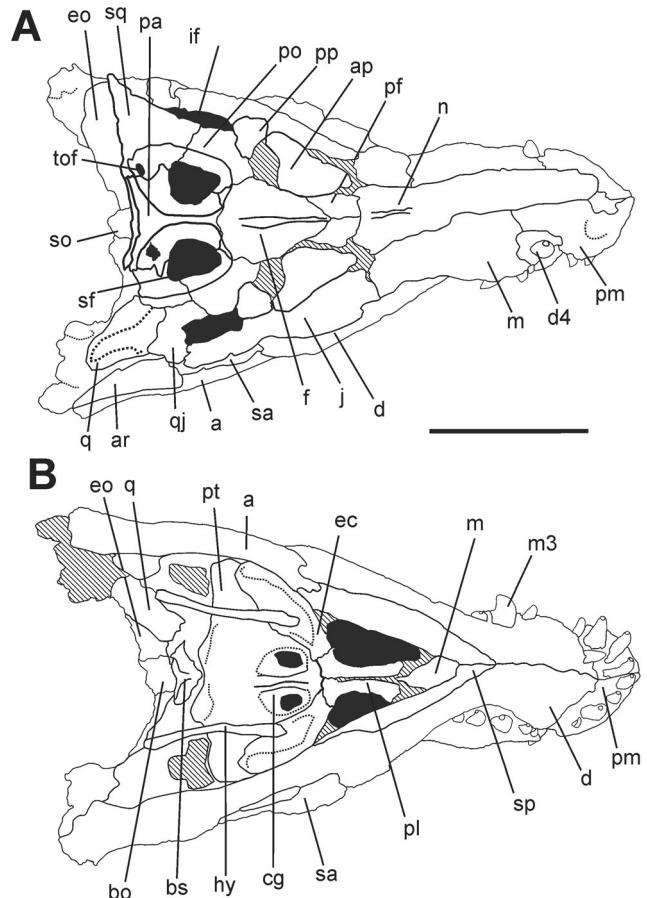


Figure 4. Drawing of the skull of *Aplestosuchus sordidus* LPRP/USP 0229a in A, dorsal view; and B, ventral. Abbreviations: a, angular; ap, anterior palpebral; ar, articular; bo, basioccipital; bs, basisphenoid; cg, choanal groove; d, dentary; d4, dentary tooth 4; ec, ectopterygoid; eo, exoccipital; f, frontal; hy, hyoid apparatus; if, infratemporal fenestra; j, jugal; m, maxilla; m3, maxillary tooth 3; n, nasal; pa, parietal; pf, prefrontal; pl, palatine; pm, premaxilla; po, postorbital; pp, posterior palpebral; pt, pterygoid; q, quadrate; qj, quadroarticular; sa, surangular; sf, supratemporal fenestra; so, supraoccipital; sq, squamosal; sp, splenial; tof, temporo-orbital foramen. Scale bar equals 10 cm.
doi:10.1371/journal.pone.0097138.g004

The prefrontal has a large dorsal exposure, but its participation on the support structures for anterior palpebral is not accessible. In dorsal view, the medial approximation of the prefrontals is formed by a short medial contact. The medial approximation of prefrontals is a baurusuchid synapomorphy, present in three different states within the group. The condition of *Aplestosuchus sordidus* is intermediate between pissarrachampsines and baurusuchines. The approximation is not limited to a single medial point, as in *Pissarrachampsia sera*, *Wargosuchus australis*, and *Gondwanasuchus scabrosus* [6], [24], [27], but is less developed than in *Baurusuchus salgadoensis* and *Stratiotosuchus maxhecti*, in which most of the medial edges of the prefrontals are tightly sutured [22], [28].

The frontal extends rostrally between the prefrontal pair. The orbital margin is slightly convex, forming the lateral margin of the foramen shaped by the palpebrals. From the caudal orbital edge, the frontal extends caudomedially, entering the supratemporal fossa, but not reaching the edge of the internal supratemporal fenestrae. Caudally, the frontal contacts the parietal in a roughly transverse suture at the dorsal roof, before entering the

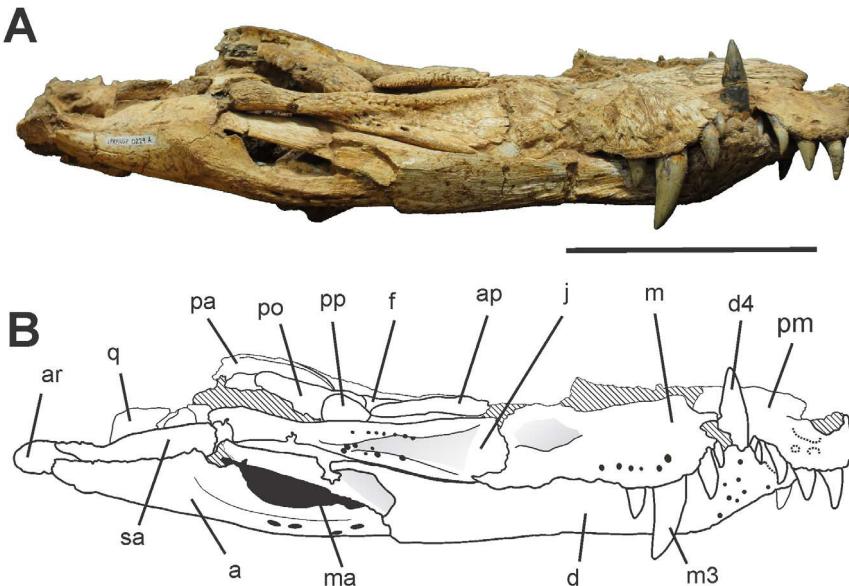


Figure 5. Skull of *Aplestosuchus sordidus* LPRP/USP 0229a in lateral (right) view. A, photograph. B, interpretative drawing.

Abbreviations: a, angular; ap, anterior palpebral; ar, articular; d, dentary; d4, dentary tooth 4; f, frontal; j, jugal; m, maxilla; ma, mandibular fenestra; m3, maxillary tooth 3; pa, parietal; pm, premaxilla; po, postorbital; pp, posterior palpebral; q, quadrate; sa, surangular. Scale bar equals 10 cm.

doi:10.1371/journal.pone.0097138.g005

supratemporal fossa laterally. Its outer surface is mostly unornamented, but bears a well-developed midline crest also seen in *Stratiotosuchus maxhechti*, *Pissarrachamps sera*, and *Baurusuchus salgadoensis*, but less developed in the latter [6], [28], [22]. In *A. sordidus* this crest is unique because extends from the level of orbital caudal edge to the level of the prefrontal medial contact. The general surface of frontal is flat, similarly to that of *P. sera* and *Campinasuchus dinizi* [6], [29], but differently from the strongly transversally bowed frontal surface of *B. salgadoensis* and *S. maxhechti* [22], [28]. In *Aplestosuchus sordidus* the frontal width between the orbits only slightly surpasses the nasal width, as in *B. salgadoensis* and *S. maxhechti* [22], [28]. On the other side, in *P. sera* and *Campinasuchus dinizi*, the frontal width is twice the nasals width [6], [29].

The jugal is a long and transversely narrow bone forming most of the cheek region of *Aplestosuchus sordidus*. Its infraorbital process expands dorsoventrally, but the extent of this expansion is obscured by the deformation of the skull. As in other baurusuchids, the jugal infraorbital ramus has a lateral hypertrophied infraorbital ridge (*sensu* [6]), extending rostrally up to the level of the rostral margin of the orbit and caudally along the entire infratemporal ramus. Also as in other baurusuchids, a fan-shaped depression with a sculpted surface is seen ventrally to the infratemporal ridge. At the ventral portion of this depression, a series of six well developed neurovascular foramina is noted, a condition shared only with *Baurusuchus albertoi* and *Gondwanasuchus sebastosi* [21], [24]. The infratemporal ridge converges ventrocaudally to the ridged jugal-ectopterygoid suture, at the level of the junction of the three jugal processes. In this area, there is a distinguishable jugal notch (*sensu* [6]), a feature shared with *B. albertoi*, *Stratiotosuchus maxhechti*, and *Pissarrachamps sera* [6], [21], [28].

The postorbital forms the rostrolateral corner of the skull roof and the rostral portion of the bar that separates the orbit from internal and external supratemporal fenestrae. Along with the squamosal, it forms the lateral shelf overhanging the auditory meatus. The postorbital-squamosal contact forms a straight line in

lateral view, as seen in *Stratiotosuchus maxhechti* [28]. The rostrolateral corner of postorbital supports the posterior palpebral, but its articulation facet is not exposed. The postorbital presumably possess a well-developed descending process that contributes to the postorbital bar, but this is obscured due to the compression of the skull. In the same way, the contribution of the postorbital within the auditory meatus and its contact to the quadratojugal is not accessible.

The squamosal forms the caudolateral corner of the skull roof and deflects ventrally, as an oblique plate that extends parallel to the dorsal edge of the paroccipital process, enclosing the otic recess caudally. As in other baurusuchids, this bone has a distinctly pebbled surface at the border of the external supratemporal fenestra. In lateral aspect, its caudoventral edge curves slightly over the otic recess. The caudal portion of that surface bears a shallow longitudinal groove, which also extends ventrally along the deflected process of the squamosal, enclosing the otic recess caudally. This groove is probably related to the attachment of the hinge ligament of the auricular plate associated with the upper earflap [30], [31], [32], and the same condition is shared by other baurusuchids. Rostrodorsally, the squamosal is sutured to the postorbital about the mid-length of the external supratemporal fenestra.

The parietal is restricted to the medial margin of the external and internal supratemporal fenestrae. This forms a sagittal crest without the hypertrophied rims seen in *Baurusuchus salgadoensis* and *Stratiotosuchus maxhechti* [22], [28]. Within each supratemporal fossa, the parietal contacts the postorbital ventrally, excluding the frontal from the internal supratemporal fenestra, as in *pissarrachampsines* and *B. salgadoensis* [6], [22]. Caudolaterally, the parietal contacts the squamosal at the caudal margin of the internal and external supratemporal fenestrae. A large temporo-orbital foramen is located on the suture between these two bones. The caudal margin of the parietal is firmly attached to the supraoccipital, excluding the former bone from the caudal margin of the skull.

The pterygoid is only accessible in palatal view, and its possible contacts with the prefrontal pillar and parasphenoid are hidden

(Figures 3B and 4B). The palatine palatal shelves are sutured into a single element that forms the caudal half of the secondary bony palate. Dorsally, the palatine is cylindrical with a nearly entirely unsculptured surface. The ventral surface of the palatine bar forms a sharp crest along most of its length, differing from all other higher baurusuchids [6], in which that surface is flat thorough. Accordingly, the rugose midline contact of the palatines and the flanking rows of foramina, typical of higher baurusuchids [6], are only seen caudally, near the rostral border of the choana. Its crest-shaped ventral surface gives the palatine a more slender appearance than in other baurusuchids. In the same way, the caudolateral processes of the bone is more rostrocaudally restricted than in other members of the group. These processes firmly attach to the rostromedial process of the ectopterygoid and bound the rostral apex of the wide choanal aperture. The palatine-pterygoid contact is not visible in palatal view, but considering the configuration of the bones, this contact is probably rostral to the choanal border.

The pterygoids form the greatest part of a large choanal depression, which is also bound rostrally by the palatines and rostrolaterally by the ectopterygoids. As in other baurusuchids, the palatine-ectopterygoid margin of the choana is ventrally located in relation to the remaining parts, so that the depression opens caudoventrally. The choanal depression bears a divided choanal groove and a series of parachoanal structures. The subcolumnar choanal septum is formed entirely by the pterygoids and has a marked ridged ventral surface. A subcircular parachoanal fenestra is present in the rostrolateral portion of each pterygoid, lateral to the choanal septum. These fenestrae are laterally and caudally enclosed by the expanded pterygoid choanal roof, rostrally by the palatine and rostrolaterally by the ectopterygoid. Laterally to the parachoanal fenestra, at the base of the pterygoid wing, a single broad parachoanal fossa excavates the pterygoid. This configuration of parachoanal structures is unique among crocodyliforms with parachoanal fenestrae and fossae (Sphagesauridae plus Baurusuchidae) [6], [7], [33]. The pterygoid wing of *Apletosuchus sordidus* is overlapped by the ectopterygoid ventrally. Yet, the latter is restricted to the lateral portion of the wing and does not reach its caudoventral tip. Caudally to the choanal opening, the pterygoid does not form a vertical wall, but the pterygoid-basisphenoid tuber is firmly attached to the rostral portion of the basisphenoid. The pterygoid-quadratocontact is obliterated by cracks and fragments, but it seems to be at the level of the basioccipital lateral extension.

The ectopterygoid forms the caudolateral portion of choanal depression. This bone is restricted to a limited ridge at the lateral surface of the pterygoid wing. The ectopterygoid body is oriented rostromedially and has an elliptical cross-section. In ventral view, the bone meets the caudolateral process of the palatine perpendicular to the rostrocaudal axis of the skull in ventral view.

Only small portions of the quadrates are exposed. This bone forms the jaw joint and is sutured to the lateral portion of the braincase. Its original position cannot be determined due to the flattening of the skull, but it certainly had a more vertical orientation. The outer surface of the quadrate has a depression near the articular condyle, as seen in all baurusuchids with this area preserved [6]. The right otic aperture is partially exposed and it is as large as in other baurusuchids. The quadrate otic region bears additional fenestration, but the bad preservation precludes a detailed description of these apertures. The rostral contact of the quadrate with the braincase wall is severely damaged.

The neurocranium is heavily damaged due to the fragmentation of the occipital region. The supraoccipital can be seen on the dorsal surface of the skull as a single thin slip, articulated to the caudal margin of the parietal. It tapers laterally until its inflexion

to the occipital surface, where its contact to the surrounding bones cannot be accessed. The occipital surface of the supraoccipital is, however, partially seen. This formed a roughly vertical wall in its original position and its dorsal half bears a low median ridge. The exoccipital and opisthotic are fused into the otoccipital, which forms most of the lateral portion of the occipital plane. Its participation in the foramen magnum and occipital condyle cannot be accessed, neither the paths of cranial nerves and vessels at the occipital plane. In ventral view, the caudal surface of the basioccipital is slightly inclined and faces caudoventrally. A slight median crest extends in this surface, from the presumable condylar neck region to the suture with the basisphenoid, but the openings of the Eustachian tubes are not preserved. The basisphenoid is largely exposed in ventral aspect, bound by the pterygoids rostrally and basioccipital caudally. The articulation of its lateral projection to pterygoid and quadrate are not preserved. As in other baurusuchids, the basisphenoid body is set at a dorsal position and separated from the ventral surface of the surrounding bones by a well-developed step [6]. The ventral surface of the basisphenoid has two well-defined crests converging rostrally.

Both hyoids of *Apletosuchus sordidus* are preserved in an assumed approximate life position: semi-paralleled orientation and lateral to the choanal groove. These elements are slim, slightly curved outwards and expanded in the extremities. In ventral view, they span from the level of the parachoanal fossae to that of the caudal limit of the braincase.

Both mandibular rami, with dentary, splenial, surangular, angular and articular, are preserved. The dentary forms most of the lateral surface of the mandible (Figure 5). It has several pits and grooves, mainly in the symphyseal region. In lateral view, the ventral margin of the dentary extends parallel to the long axis of the lower jaw up to the level of the third dentary tooth. Rostral to this point, the dentary turns up in a rostroradial extension that forms an angle of approximately 45° to the mandible long axis. The mandibular symphysis is relatively long and extends until the level of the fifth maxillary tooth. There is a marked depression on its ventral surface, near the dentary-splenial contact. This depression is homologous to the dorsalmost and more restricted depression of the symphyseal depressions in *Pissarrachamps sera* [6]. It extends caudally, as a thin groove, along the contact between dentary and splenial, and gets smoother until it disappears at the level of the last maxillary tooth. Although deformed by the dorsoventral compression, the foramen intermandibularis oralis was probably large and slot-like. Also due to this compression, most of the caudal portion of the medial surface of the mandible is concealed. In lateral view, a large external mandibular fenestra is enclosed by the caudal portion by dentary, the angular and surangular. Below the fenestra, there is a row of large nutritional foramina, as in *Baurusuchus albertoi* [21]. In ventral view, the caudalmost portion of the angular expands lateromedially. The small visible portion of the articular bears a well-developed retroarticular process projecting ventrocaudally, as in *B. salgadoensis* and *B. albertoi* [21], [22].

Apletosuchus sordidus has a reduced number of teeth, four in each premaxilla and five in each maxilla. The total number of dentary teeth is not preserved, but comparisons to other baurusuchids suggest no more than nine. The premaxillary and rostral dentary teeth have round cross-sections and are slightly caudally curved, lacking well-defined carinae. The maxillary teeth and the non-symphyseal accessible dentary teeth are ziphodont (*sensu* [34]): serrated, labiolingually compressed, and caudally curved. The first, second and fourth premaxillary teeth are of similar size, whereas the third is hypertrophied (Figures 3B and 4B). Concerning the maxillary teeth, the first is the smallest, the third

is the largest, and the remaining have about the same size (Figure 6A). The first dentary tooth is procumbent and fits in to a slit in the premaxillary palatal shelves, between the first and second premaxillary alveolus. The fourth dentary tooth is the largest of the series, and fits in the premaxillary-maxillary notch (Figure 6B).

Abdominal contents

During preparation, a cluster of small bones was found ventral to the preserved ribs of *Aplestosuchus sordidus* (LPRP/USP 0229a) (Figure 7). Some of these elements are articulated gastralia of that same individual. Yet, some extrinsic elements (LPRP/USP 0229b) are also present, including three isolated teeth, as well as frontal, parietal, palpebral, and jugal bones (Figure 8). The teeth are typical of sphagesaurid crocodyliforms, with peculiar apically compressed crowns that are less expanded than the tooth roots, and ornamented with accessory basiapical keels [7], [33], [35]. Further, despite the damages possibly caused by the gastric corrosion, anatomical comparisons with other sphagesaurids corroborate the association of the cranial bones to the group [7], [33], [36]. The frontal and parietal are articulated and exposed in ventral aspect. The medial margins of both orbits and external supratemporal fenestrae are visible. Medial to the margin of each orbit, the frontal bears a slight longitudinal crest. The jugal has its medial surface exposed and the infraorbital, and postorbital infratemporal processes partially preserved; the latter of which is thin, as in other sphagesaurids [7], [36]. As in *Sphagesaurus montealtensis* [7] and *Caipirasuchus paulistanus* [36], the infraorbital process is slightly expanded dorsoventrally. This process bears a marked longitudinal ventral groove, forming the ectopterygoid articulation. Although no complete specimens of sphagesaurids are known, comparisons to other mesoeucrocodylians (*Caipirasuchus paulistanus* and *Araripeasuchus gomesi*) suggest that the remains correspond to an animal of about 60 cm in length (see Text S1). Other isolated long bones of unknown affinity were found among the sphagesaurid cranial remains.

Despite the disarticulation of the tail and appendages, the complete gastralia indicates that the abdominal cavity of *Aplestosuchus sordidus* remained intact after burial [37]. Hence, the sphagesaurid remains positioned between the gastralia and the left ribs are best interpreted as abdominal contents or cololites. Cololites are the most direct evidence of prey selection in extinct

animals [38], [39]; when preserved, these exceptional fossils provide reliable support for trophic relationships between the involved taxa. Excluding gastroliths from the definition of cololites, a single record of this kind is reported for fossil crocodyliforms, but it is only an unidentifiable material found in the abdominal region of a small crocodilian from the Green River Formation [40]. Accordingly, this is the first time that identifiable and unmistakable cololites have been described for the group.

Living crocodylians tend to eat smaller preys whole [41], increasing the possibility to dietary items be found as cololites, as we suggest. Likewise, extant crocodylians have the most acidic foregut measured for any vertebrate [42]. If this was also the case for older taxa, it could explain the scarcity of abdominal contents found in fossil crocodyliforms, as well as the loss of additional parts in the material reported here. Furthermore, the bone digestion efficiency in the group, as well as the corresponding size of the material, suggests that these fragments are very likely from the same individual, and consequently from the same taxon.

Results and Discussion

Affinity of *Aplestosuchus sordidus*

Aplestosuchus sordidus can be safely placed within Baurusuchidae based on several skull features exclusive of this clade [6], such as the quadrate depression, medial approximation of the prefrontals, rostral extension of palatines (not reaching the level of the rostral margin of suborbital fenestrae), cylindrical dorsal portion of the palatine bar, ridge on the ectopterygoid-jugal articulation, and supraoccipital with restricted thin transversal exposure in the caudalmost region of the skull roof.

A phylogenetic analysis was performed to investigate the affinities of *A. sordidus* to other baurusuchids (Figure 9). The single most parsimonious tree found is 119 steps long (CI = 0.72, RI = 0.73). Details of the phylogenetic analysis can be seen in the supporting information texts (Texts S2, S3, S4 and S5). The taxon-character matrix is an expanded version of that found in [6], which is focused on Baurusuchidae. Taxon sampling was expanded to incorporate *Aplestosuchus sordidus*, as well as *Campinasuchus dinizi* and *Gondwanasuchus scabrosus*. Eight new characters (67 to 74, see Text S2) were added to represent newly recognized morphological variations within Baurusuchidae.

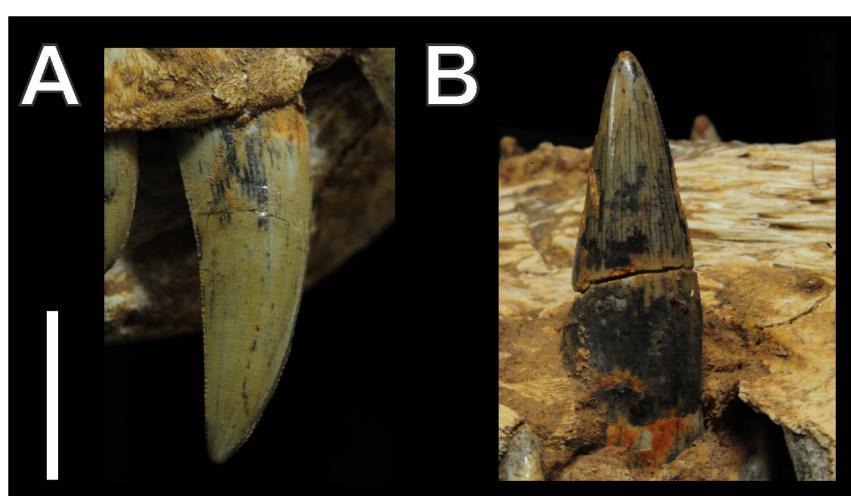


Figure 6. The largest teeth of *Aplestosuchus sordidus*. A, Third maxillary (right) tooth; B, Fourth dentary (right) tooth. Scale bar equals 2 cm.
doi:10.1371/journal.pone.0097138.g006

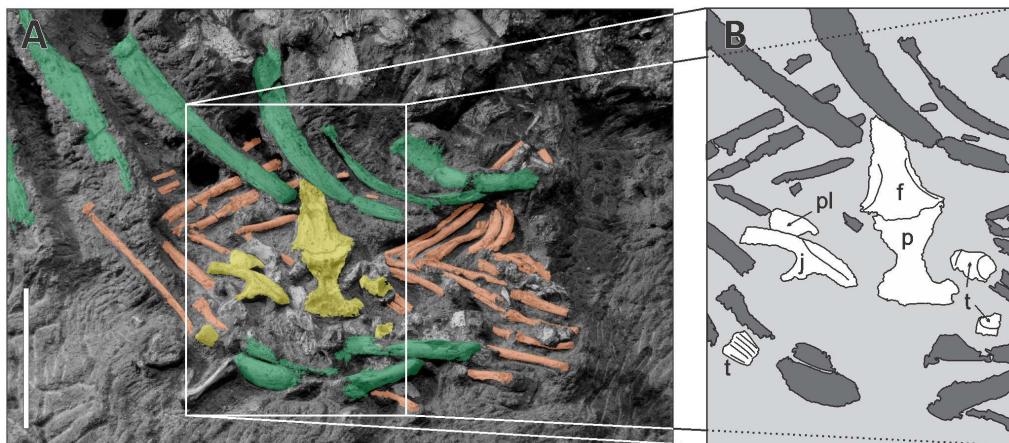


Figure 7. Abdominal contents (LPRP/USP 0229b). A, Photograph depicting ribs (green) and gastralalia (orange) of *Aplestosuchus sordidus*, and sphagesaurid remains (yellow). Scale bar, 5 cm. B, Detail of the area highlighted in “A”, with sphagesaurid remains identified in white. Abbreviations: f, frontal; j, jugal; p, parietal; pl, palpebral; t, tooth.

doi:10.1371/journal.pone.0097138.g007

This revaluation of baurusuchid phylogeny first aimed at defining the phylogenetic position of *Aplestosuchus sordidus*. However, the simultaneous incorporation of the recently described *Gondwanasuchus scabrosus* [24] and *Campinasuchus dimizi* [29] allows a global discussion of the interrelationships of the group. The general results of [6] are replicated here, with *Cynodontosuchus rothi*

as the basal-most baurusuchid and “higher baurusuchids” (clade 4) forming a dichotomy composed of *Pissarrachampsinae* (clade 5) and *Baurusuchinae* (clade 7). *Aplestosuchus sordidus* is a baurusuchinae, forming with *Baurusuchus albertoi* (clade 10) the sister-clade to the group composed of *Stratiotosuchus maxhetti* and *Baurusuchus pachecoi* + *B. salgadoensis*. This results in a paraphyletic arrangement

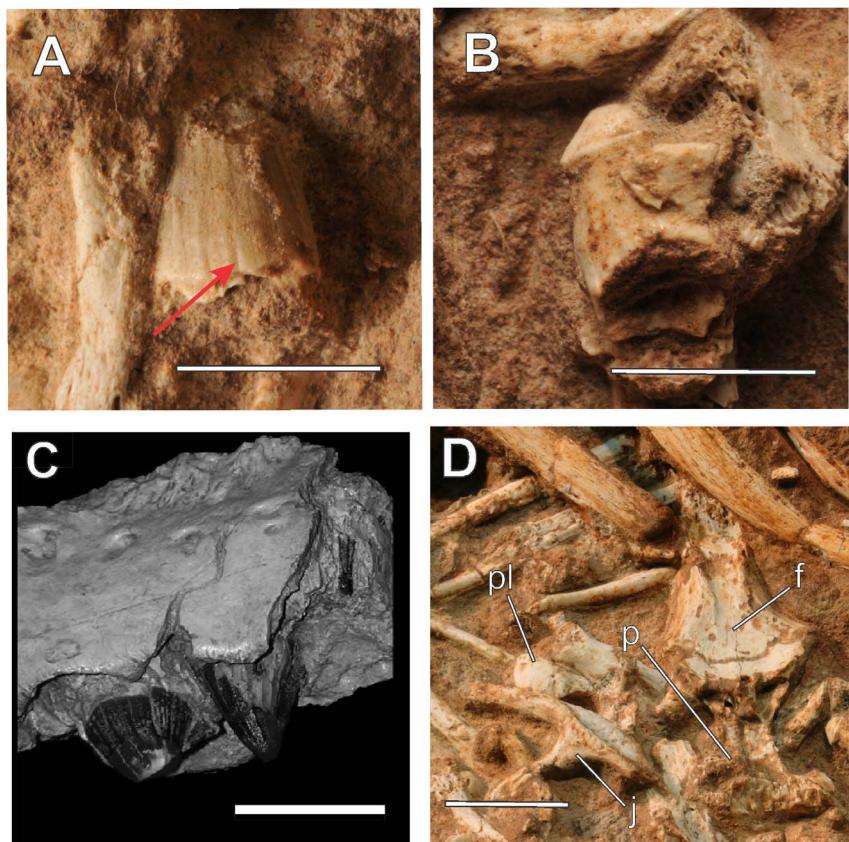


Figure 8. Details of the preserved remains of LPRP/USP 0229b. A, B, Teeth of in lateral view. The red arrow in “A” indicates one of the basiapical keels, typical for Sphagesauridae. C, Detail of the teeth of another Sphagesauridae, *Carynosuchus pricei*, modified from [35]. D, Cranial bones preserved. Abbreviations: f, frontal; j, jugal; p, parietal; pl, palpebral. Scale bars, 10 mm.

for *Baurusuchus*. Indeed, if future studies confirm that position for *B. albertoi*, it should be removed from the genus *Baurusuchus*.

The basal placement of *Gondwanasuchus scabrosus* as the sister group of clade 4 suggests that ontogenetic biases may influence the study of baurusuchid phylogeny. The basal most baurusuchids, *Cynodontosuchus rothi* and *Gondwanasuchus scabrosus*, are also the smallest known members of the group and have the less sculptured skulls. In addition, *G. scabrosus* has paired nasals and *C. rothi* lacks the palatal median rugosity and its flanking row of foramina [6], both conditions that suggest osseous immaturity in comparison to other baurusuchid known species. Indeed, the lack of some traits that support the “higher baurusuchid” clade (clade 4) in these two taxa may also be related to their earlier ontogenetic stage. This is the case of their unique palatine bar (character 41, see Text S2), which is flat throughout in *C. rothi* and at its caudal portion in *G. scabrosus*. However, at this point, the distinctive suite of characters of each of these taxa (especially *G. scabrosus*) best supports their placement as unique taxonomic entities.

Aplestosuchus sordidus is easily distinguished from other baurusuchids by an exclusive suite of traits that validates its taxonomic uniqueness. Four characters found only in *A. sordidus* are briefly discussed hereafter. The midline crest on the nasal is restricted to the caudal portion of the fused bones, differently from the smooth surface seen in other baurusuchines. It also differs from the rugose broad depression seen on the dorsal surface of the nasal of pissarrachampsines and *Gondwanasuchus scabrosus*. Also, the rostral extension of the frontal midline crest in *A. sordidus* differs from the

caudally restricted crest of other baurusuchines, and is also more rostrally developed than those of *P. sera* and *C. dinizi*. In the latter taxa, the crest does not reach the midline contact between prefrontals, whereas in *A. sordidus* it extends to the rostralmost portion of the frontal and reaches the prefrontal midline contact. The crested ventral surface of the palatine bar of *A. sordidus* is conspicuously different from the condition in other baurusuchids. As discussed above, the palatine bar of more has a flat ventral surface, resembling the usual condition for Crocodyliformes and Notosuchia. Moreover, the palatine bar of higher baurusuchids (node 4), has a restricted ventral surface and a cylindrical dorsal portion [6]. In *A. sordidus*, the lateral edges of the bar meet at the midline forming a sharp crest, and a ventral flat surface is virtually absent. Parachoanal fossae are not exclusive of baurusuchids [6], but these structures have distinctive morphologies within the clade, most notably in *P. sera*. In *A. sordidus* the parachoanal fossae are not divided in subfossae as in *P. sera* and are more rostrocaudally extended. Yet, the most distinct feature of the fossae in *A. sordidus* is its position. Whereas they intimately related to the parachoanal fenestrae in the other baurusuchid, close to the choanal septum, they are laterally displaced in *A. sordidus*, and located at the ventral surface of the pterygoid wing.

Trophic relations of the Adamantina Formation fauna

Reaching up to four meters in length [43], baurusuchids were surely amongst the top predators of the South American Late Cretaceous ecosystems, surpassed only by large theropods [44].

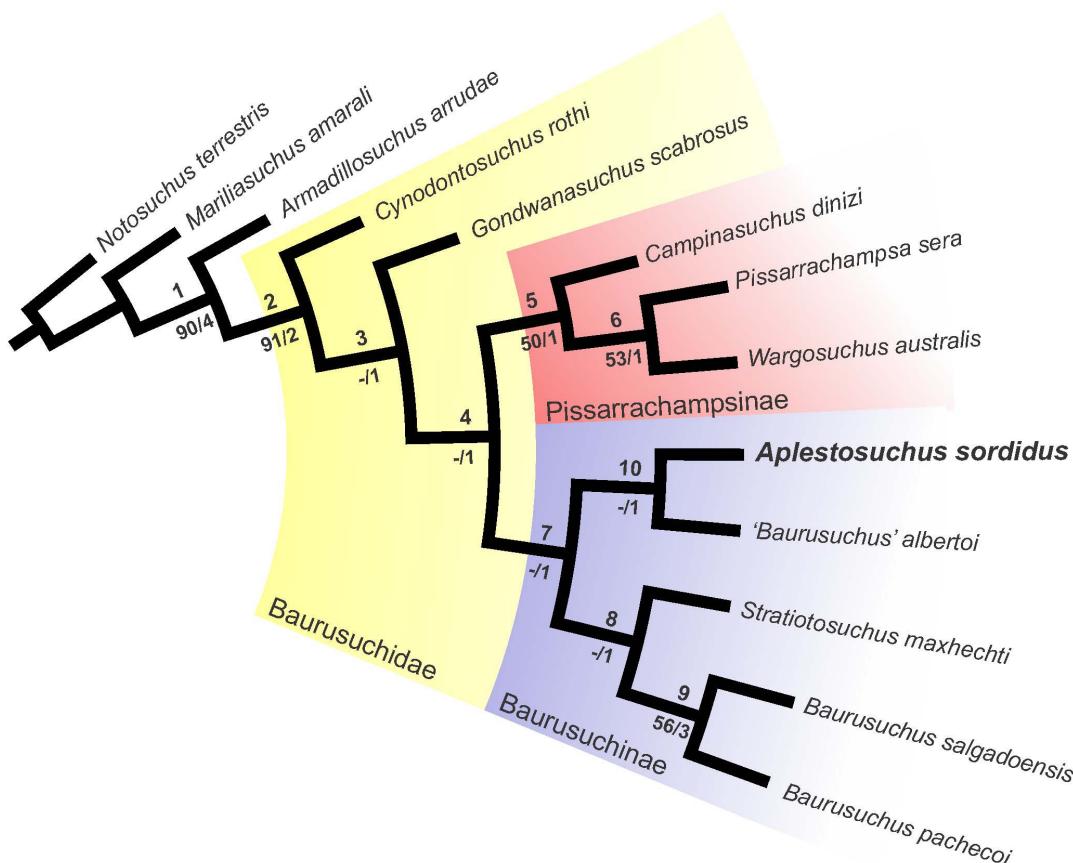


Figure 9. Single Most Parsimonious Tree depicting Baurusuchidae phylogenetic relationships and the position of *Aplestosuchus sordidus*. Bootstrap GC (50% cut) and decay values are shown below the clades, which are numbered as references for the synapomorphy list (Text S5).

doi:10.1371/journal.pone.0097138.g009

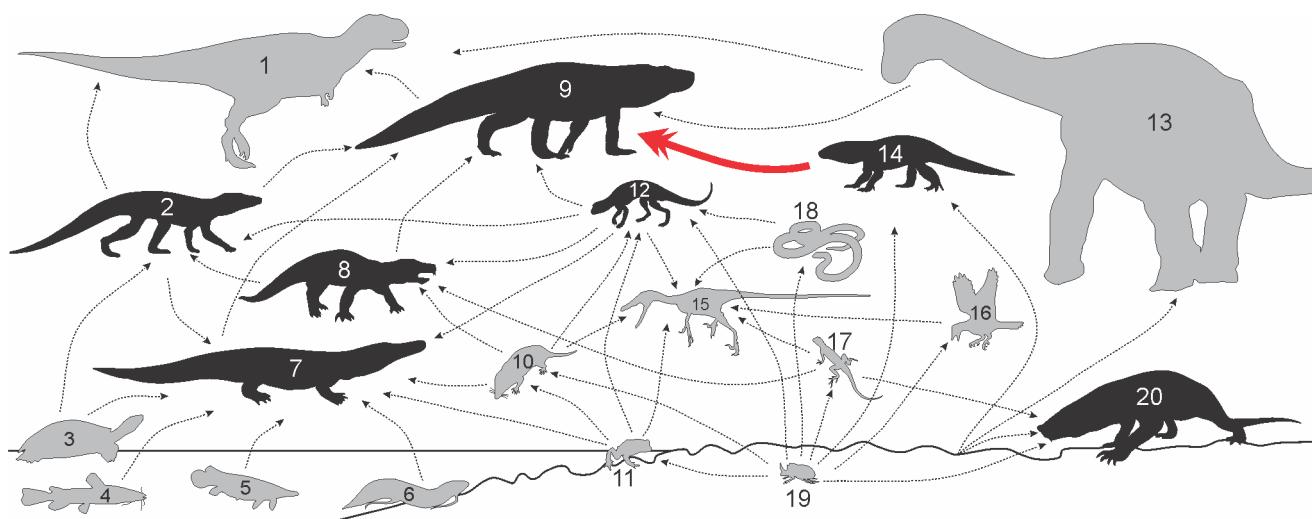


Figure 10. Inferred food web reconstruction of the Late Cretaceous fauna of Southeastern Brazil (Adamantina Formation). Crocodyliformes in black, and non-crocodyliforms in grey. Full red line depicts the reported baurusuchid-sphagesaurid interaction. Inferred interactions represented by dotted black lines. 1, Large theropods (Abelisauridae, Charcarodontosauridae, Megaraptora); 2, Peirosaurids (*Montealtosuchus arrudacampoi*, *Pepesuchus deiseae*); 3, Turtles (*Bauruemys elegans*, *Roxochelys wanderleyi*); 4-6, Fishes (Teleostei, Lepisosteidae, Dipnoi); 7, Trematochampsids (*Barreirosuchus franciscoi*); 8, "Notosuchians" (*Labidosuchus amicum*, *Mariliasuchus amarali*, *M. robustus*, *Morriniosuchus luziae*); 9, Baurusuchids (*Baurusuchus albertoi*, *B. pachecoi*, *B. salgadoensis*, *Campinasuchus dinizi*, *Gondwanasuchus scabrosus*, *Pissarrachampsia sera*, *Stratiotosuchus maxhetchii*); 10, Mammals; 11, Anurans; 12, Adamantinasuchus *navae*; 13, Sauropods (*Adamantisaurus mezzalirai*, *Aeolosaurus maximus*, *Gondwatitan faustoi*, *Maxakalisaurus topai*, *Nemegtosauridae*); 14, Other sphagesaurids (*Caipirasuchus paulistanus*, *Caryosuchus pricei*, *Sphagesaurus huenei*, *S. montealtensis*); 15, Unenlagiines; 16, Birds (Enantiornithes); 17, Lizards (*Brasiliguana prudentis*); 18, Snakes (Anilioidea); 19, Insects (Coleoptera); 20, *Armadillosuchus arrudai*. (see Text S6 for complete references of Figure 10).

doi:10.1371/journal.pone.0097138.g010

Given its size relation to the prey, there is no good reason to consider the abdominal contents of LPRP/USP 0229a as more likely derived from scavenging, and the find corroborates the role of baurusuchids as predators, minimally capable of sizing prey of about one fourth of its size. Sphagesaurids (the prey item), are usually much smaller (but see [23]), and inferred to fill omnivorous niches [3], [7], [33]. These data suggest that sphagesaurids took the role of first to second level consumers in their communities, and took part in the diet of more apical predators, like baurusuchids (Figure S1).

Apart from Bolivia [45], and possibly in China [46], sphagesaurids are only known from the Adamantina Formation of Brazil, where six taxa were recovered. Whereas crocodilians are extraordinarily diverse, dinosaurs, except for the sauropods [47], are very rare in the Adamantina Formation. Except for isolated teeth and fragmentary tooth bearing bones, mostly attributed to abelisaurids and carcharodontosaurids [48], the record of theropods is restricted to isolated megaraptorid and unenlagiid vertebrae [49], [50], the first of which may come from an upper stratigraphic level. Further, ornithischian fossils are altogether absent from the Late Cretaceous of Brazil. This contrasts with coeval deposits in the Neuquén Basin in Argentina, which include several small bodied ornithischians and a great variety of theropods [51].

Although a better sampling of the Adamantina Formation is needed, the identified faunal composition stresses the atypical prevalence of Crocodyliformes, filling niches that are not usually occupied by the group, such as small to medium sized omnivores/herbivores and large terrestrial predators (Figure 10) [3], [52]. This unique ecological structure surely results from a series of factors, such as possible geographic isolation and the climate of this region, for which proposed models indicate subtropical arid to tropical conditions, hotter than in Patagonia (Neuquén Basin) [53]. Other Cretaceous ecosystems of Gondwana also demonstrate

a great crocodyliform diversity (see [54]), indicating that some factors could be exclusive of Gondwanan landmasses. However, the richness of this group in the Adamantina Formation is exceptional and further investigation of factors is necessary for a better understanding of why and how the Mesoeucrocodylia flourished and became so diverse during the Late Cretaceous of Southeastern Brazil.

Supporting Information

Figure S1 Artistic reconstruction of *Aplestosuchus soridus* preying on a sphagesaurid. Drawing by Rodolfo Nogueira.

(TIF)

Text S1 Size estimates for LPRP/USP 0229.
(DOCX)

Text S2 List of characters used in phylogenetic analysis. Description of the 74 characters used in the phylogenetic analyses. The data matrix is in Text S4. Characters are new or adapted from previously published studies.
(DOCX)

Text S3 List of taxa used in Parsimony Analysis.
(DOCX)

Text S4 Data Matrix.
(DOCX)

Text S5 Synapomorphy list.
(DOCX)

Text S6 References of the fossil record data for Figure 10.
(DOCX)

Acknowledgments

We thank Rodolfo Nogueira Soares Ribeiro for the life reconstructions of the fossils and Geovani Augusto Ferreira for helping with the material preparation. We also thank the excavation crew (Mario Bronzati Filho, Júlio Cesar de Almeida Marsola, Estevan Eltink Nogueira, Bruno Cavalcanti Vila Nova de Albuquerque, Vitor Bernardo Venâncio, and Thiago Schneider Fachini). We also would like to thank Aparecido Barbosa, for allowing excavations in his property. This contribution used

TNT v.1.1, a program made freely available thanks to a subsidy by the Willi Hennig Society.

Author Contributions

Conceived and designed the experiments: PLG FCM MAN MCL. Performed the experiments: PLG FCM MAN MCL. Analyzed the data: PLG FCM MAN MCL. Contributed reagents/materials/analysis tools: PLG FCM MAN MCL. Wrote the paper: PLG FCM MAN MCL.

References

- Brochu CA (2003) Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annu Rev Earth Planet Sci* 31: 357–397 doi: 10.1146/annurev.earth.31.100901.141308.
- Sereno PC, Larsson HCE (2009) Cretaceous Crocodyliforms from the Sahara. *Zookeys* 28: 1–143 doi: 10.3897/zookeys.28.325.
- Osi A (2013) The evolution of jaw mechanism and dental function in heterodont crocodyliforms. *Hist Biol* doi: 10.1080/08912963.2013.777533.
- Iori FV, Garcia KL (2012) *Barreirosuchus franciscoi*, um novo Crocodylomorpha Trematochampsidae da Bacia Bauru, Brasil. *Revista Brasileira de Geociências* 42: 397–410 doi: 10.5327/Z0375-75362012000200013.
- Campos DA, Oliveira GR, Figueiredo RG, Riff D, Azevedo SAK, et al. (2011) On a new pterosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous, Bauru Group, southeastern Brazil. *An Acad Bras Cienc* 83: 317–327 doi: 10.1590/S0001-37652011000100020.
- Montefeltro FC, Larsson HCE, Langer MC (2011) A new baurusuchid (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil and the phylogeny of Baurusuchidae. *PLoS ONE* 6: e21916 doi:10.1371/journal.pone.0021916.
- Andrade MB, Bertini RJ (2008) A new *Sphagesaurus* (Mesoeucrocodylia: Notosuchia) from the Upper Cretaceous of Monte Alto City (Bauru Group, Brazil), and revision of the *Sphagesauridae*. *Hist Biol* 20: 101–136 doi: 10.1080/08912960701642949.
- Zaher H, Pol D, Carvalho AB, Riccomini C, Campos DA, et al. (2006) Redescription of the cranial morphology of *Mariashuchus amarali*, and its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). *Am Mus Novit* 3512: 1–40 doi: 10.1206/0003-0082(2006)3512[1:ROTCMO]2.0.CO;2.
- Martin JE (2013) Surviving a potentially lethal injury? Bite mark and associated trauma in the vertebra of a dyrosaurid crocodilian. *Palaios* 28: 6–8 doi: 10.2110/palo.2012.p12-068r.
- Noto CR, Main DJ, Drumheller SK (2012) Feeding traces and paleobiology of a Cretaceous (Cenomanian) crocodyliform: example from the Woodbine Formation of Texas. *Palaios* 27: 105–115 doi: 10.2110/palo.2011.p11-052r.
- Boyd CA, Drumheller SK, Gates TA (2013) Crocodyliform feeding traces on juvenile ornithischian dinosaurs from the Upper Cretaceous (Campanian) Kaiparowits Formation, Utah. *PLoS ONE* 8: e57605. doi: 10.1371/journal.pone.0057605.
- Avilla LS, Fernandes R, Ramos DF (2004) Bite marks on a crocodylomorph from the Upper Cretaceous of Brazil: evidence of social behavior? *J Vertebr Paleontol* 24: 971–973 doi: 10.1671/0272-4634(2004)024[0971:BMOP]2.0.CO;2.
- Buffetaut E (1983) Wounds on the jaw of an Eocene mesosuchian crocodilian as possible evidence for the antiquity of crocodilian intraspecific fighting behaviour. *Palaont Z* 57: 143–145 doi: 10.1007/BF03031756.
- Katsura Y (2004) Paleopathology of *Toyotamaphimeia machikanensis* (Diapsida, Crocodylia) from the middle Pleistocene of central Japan. *Hist Biol* 16: 93–97 doi: 10.1080/08912963400015041.
- Mackness B, Richard S (2000) Possible evidence for intraspecific aggression in a Pliocene crocodile from north Queensland. *Alcheringa* 24: 55–62 doi: 10.1080/03115510008619523.
- Goloboff P, Farris J, Nixon K (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786 doi: 10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x.
- Bremner K (1994) Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295–304 doi: 10.1006/clad.1994.1019.
- Benton M, Clark JM (1988) Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: Benton M, editor. *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Oxford: Clarendon Press. pp. 295–338.
- Whetstone KN, Whybrow P (1983) A Cursorial Crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland, South Africa). Occasional Papers of the Museum of Natural History, University Kansas 106: 1–37.
- Price LI (1945) A new reptil from the Cretaceous of Brazil. *Notas Preliminares e Estudos – DGM* 25: 1–8.
- Nascimento PM, Zaher HA (2010) A new species of *Baurusuchus* (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Upper Cretaceous of Brazil, with the first complete postcranial skeleton described for the family Baurusuchidae. *Pap Avulso Zool* 50: 323–361 doi: 10.1590/S0031-10492010002100001.
- Carvalho IS, Campos ACA, Nobre PH (2005) *Baurusuchus salgadoensis*, a new Crocodylomorpha from the Bauru Basin (Cretaceous), Brazil. *Gondwana Res* 8: 11–30 doi: 10.1016/S1342-937X(05)70259-8.
- Marinho TS, Carvalho IS (2009) An armadillo-like sphagesaurid crocodyliform from the Late Cretaceous of Brazil. *J S Am Earth Sci* 27: 36–41 doi: 10.1016/j.james.2008.11.005.
- Marinho TS, Iori FV, Carvalho IS, Vasconcellos FM (2013) *Gondwanasuchus scabrosus* gen. et sp. nov., a new terrestrial predatory crocodyliform (Mesoeucrocodylia: Baurusuchidae) from the Late Cretaceous Bauru Basin of Brazil. *Cretaceous Res* 44: 104–111 doi:10.1016/j.cretres.2013.03.010.
- Batizelli A (2010) Arcabouço tectônico-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru. *Revista Brasileira de Geociências* 40: 265–285.
- Vasconcellos FM, Carvalho IS (2010) Paleoichnological assemblage associated with *Baurusuchus salgadoensis* remains, a Baurusuchidae Mesoeucrocodylia from the Bauru Basin, Brazil (Late Cretaceous). *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science* 51: 227–237.
- Martinelli AG, Pais DF (2008) A new baurusuchid crocodyliform (Archosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia (Argentina). *C R Palevol* 7: 371–381 doi: 10.1016/j.crpv.2008.05.002.
- Campos DA, Suarez JM, Riff D, Kellner AWA (2001) Short note on a new Baurusuchidae (Crocodyliformes, Metasuchia) from the Upper Cretaceous of Brazil. *Bol. do Museu Nacional, Geologia* 57: 1–7.
- Carvalho IS, Teixeira VPA, Ferraz MLF, Ribeiro LCB, Martinelli AG, et al. (2011) *Campinasuchus dinizi* gen. et sp. nov., a new Late Cretaceous baurusuchid (Crocodyliformes) from the Bauru Basin, Brazil. *Zootaxa* 2871: 19–42.
- Saunders JC, Duncan RK, Doan DE, Werner YL (2000) The middle ear of reptiles and birds. In: Dooling RJ, Fay RR, editors. *Comparative hearing: birds and reptiles*. New York: Springer-Verlag. pp. 13–69 doi: 10.1007/978-1-4612-1182-2_2.
- Shute CCD, Bellairs AA (1955) The external ear in Crocodylia. *J Zool* 124: 741–748.
- Weaver E G (1978) *The Reptile Ear: Its Structure and Function*. New Jersey: Princeton University Press.
- Pol D (2003) New remains of *Sphagesaurus huenei* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Late Cretaceous of Brazil. *J Vertebr Paleontol* 23: 817–831 doi: 10.1671/A1015-7.
- Prasad GVR, Lapparent de Broin F (2002) Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. *Annales de Paléontologie* 88: 19–71 doi: 10.1016/S0753-3969(02)01036-4.
- Kellner AW, Campos DA, Riff D, Andrade MB (2011) A new crocodylomorph (Sphagesauridae, Notosuchia) with horn-like tubercles from Brazil. *Zool J Linn Soc* 163: S57–S65 doi: 10.1111/j.1096-3642.2011.00712.x.
- Iori FV, Carvalho IS (2011) *Caipirasuchus paulistanus*, a new sphagesaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Adamantina Formation (Upper Cretaceous, Turonian–Santonian), Bauru Basin, Brazil. *J Vertebr Paleontol* 31: 1255–1264 doi: 10.1080/02724634.2011.602777.
- Nesbitt SJ, Turner AH, Erickson GM, Norell MA (2006) Prey choice and cannibalistic behaviour in the theropod *Coelophysis*. *Biol Lett* 2: 611–614 doi: 10.1098/rsbl.2006.0524.
- Schwimmer DR (2002) King of the crocodylians: the paleobiology of *Deinosuchus*. Bloomington: Indiana University Press. 240 p.
- Xing L, Bell PR, Persons WS, Ji S, Miyashita T, et al. (2012) Abdominal contents from two large Early Cretaceous compsognathids (Dinosauria: Theropoda) demonstrate feeding on confuciusornithids and dromaeosaurids. *PLoS ONE* 7: e44012 doi: 10.1371/journal.pone.0044012.
- Langston W, Rose H, (1978) A yearling crocodylian from the middle Eocene Green River Formation of Colorado. *J Paleontol*, 52: 122–125.
- Webb GJW, Manolis SC, Buckworth R (1982) *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River Area, N.T. I. Variation in the Diet, and a New Method of Assessing the Relative Importance of Prey. *Aust J Zool* 30: 877–899 doi: 10.1071/ZO9820877.
- Farmer CG, Urioma TJ, Olsen DB, Steenblik M, Sanders K (2008) The right-to-left shunt of crocodylians serves digestion. *Physiol Biochem Zool* 81: 125–137 doi: 10.1086/524150.
- Riff D, Kellner AWA (2011) Baurusuchid crocodyliforms as theropod mimics: clues from the skull and appendicular morphology of *Stratiotosuchus maxhecti* (Upper Cretaceous of Brazil). *Zool J Linn Soc* 163: S37–S56 doi: 10.1111/j.1096-3642.2011.00713.x.
- Novas FE (2009) *The Age of Dinosaurs in South America*. Bloomington: Indiana University Press. 480 p.
- Novas FE, Pais DF, Pol D, Carvalho IS, Scanferla A, et al. (2009) Bizarre notosuchian crocodyliform with associated eggs from the Upper Cretaceous of Bolivia. *J Vertebr Paleontol* 29: 1316–1320 doi: 10.1080/039.029.0409.

46. Wu X-C, Sues H-D, Sun A (1995) A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. *Nature* 376: 678–680 doi: 10.1038/376678a0.
47. Santucci RM, Arruda-Campos AC (2011) A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Acolosaurini. *Zootaxa* 3085: 1–33.
48. Azevedo RPF, Simbras FM, Furtado MR, Candeiro CRA, Bergqvist LP (2013) First brazilian carcharodontosaurid and other new theropod dinosaur fossils from the Campanian-Maastrichtian Presidente Prudente Formation, São Paulo State, southeastern Brazil. *Cretaceous Res* 40: 131–142 doi: 10.1016/j.cretres.2012.06.004.
49. Méndez AH, Novas FE, Iori FV (2012) First record of Megaraptora (Theropoda, Neovenatoridae) from Brazil. *C R Palevol* 11: 251–256 doi: 10.1016/j.crpv.2011.12.007.
50. Candeiro CR, Cau A, Fanti F, Nava W, Novas FE (2012) First evidence of an unenlagiid (Dinosauria, Theropoda, Maniraptora) from the Bauru Group, Brazil. *Cretaceous Res* 37: 223–226 doi: 10.1016/j.cretres.2012.04.001.
51. Leanza H, Apóstegua S, Novas FE, de la Fuente MS (2004) Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Res* 25: 61–87 doi: 10.1016/j.cretres.2003.10.005.
52. Candeiro CRA, Rich T (2010) Overview of the Late Cretaceous biota of the western São Paulo State, Brazil, Bauru Group. *J S Am Earth Sci* 29: 346–353 doi: 10.1016/j.jsames.2009.08.001.
53. Selwood BW, Valdes PJ (2006) Mesozoic climates: General circulation models and the rock record. *Sediment Geol* 190: 269–287 doi: 10.1016/j.sedgeo.2006.05.013.
54. O'Connor PM, Sertich JJW, Stevens NJ, Roberts EM, Gottfried MD, et al. (2010) The evolution of mammal-like crocodyliforms in the Cretaceous Period of Gondwana. *Nature* 466: 748–751 doi: 10.1038/nature09061.

Apêndice 2

Lista de caracteres da matriz apresentada por Brochu (2011), utilizada como base da análise filogenética desta dissertação.

1. Ventral tubercle of proatlas more than one-half (0) or no more than one half (1) the width of the dorsal crest [Brochu, 1999, character 1].
2. Fused proatlas boomerang-shaped (0), strap-shaped (1), or massive and block-shaped (2) [Brochu, 1999, character 2].
3. Proatlas with prominent anterior process (0) or lacks anterior process (1) [Brochu, 1999, character 10].
4. Proatlas has tall dorsal keel (0) or lacks tall dorsal keel; dorsal side smooth (1) [Brochu, 1999, character 17].
5. Atlas intercentrum wedge-shaped in lateral view, with insignificant parapophyseal processes (0), or plate-shaped in lateral view, with prominent parapophyseal processes at maturity (1) [Brochu, 1999, character 5; modified from Clark, 1994, character 89].
6. Dorsal margin of atlantal rib generally smooth with modest dorsal process (0) or with prominent process (1) [Brochu, 1999, character 14].
7. Atlantal ribs without (0) or with (1) very thin medial laminae at anterior end [Brochu, 1999, character 16].
8. Atlantal ribs lack (0) or possess (1) large articular facets at anterior ends for each other [Brochu, 1999, character 15].
9. Axial rib tuberculum wide, with broad dorsal tip (0) or narrow, with acute dorsal tip (1) [Brochu, 1999, character 20].
10. Axial rib tuberculum contacts diapophysis late in ontogeny, if at all (0) or early in ontogeny (1) [Brochu, 1999, character 21].
11. Anterior half of axis neural spine oriented horizontally (0) or slopes anteriorly (1) [Brochu, 1999, character 11].
12. Axis neural spine crested (0) or not crested (1) [Brochu, 1999, character 12].
13. Posterior half of axis neural spine wide (0) or narrow (1) [Brochu, 1999, character 3].
14. Axis neural arch lacks (0) or possesses (1) a lateral process (diapophysis) [Brochu, 1999, character 4; adapted from Norell 1989, character 7].

15. Axial hypapophysis located toward the centre of centrum (0) or toward the anterior end of centrum (1) [Brochu, 1999, character 6].
16. Axial hypapophysis without (0) or with (1) deep fork [Brochu, 1999, character 19; character states reversed from original].
17. Hypapophyseal keels present on 11th vertebra behind atlas (0), 12th vertebra behind atlas (1), or tenth vertebra behind atlas (2) [Brochu, 1999, character 7].
18. Third cervical vertebra (first postaxial) with prominent hypapophysis (0) or lacks prominent hypapophysis (1) [Brochu, 1999, character 8; adapted from Norell, 1989, character 12; Norell & Clark, 1990, character 11; Clark, 1994, character 91].
19. Neural spine on third cervical long, dorsal tip at least half the length of the centrum without the cotyle (0) or short, dorsal tip acute and less than half the length of the centrum without the cotyle (1) [Brochu, 1999, character 9].
20. Cervical and anterior dorsal centra lack (0) or bear (1) deep pits on the ventral surface of the centrum [Brochu, 2011, character 20].
21. Presacral centra amphicoelous (0) or procoelous (1) [Brochu, 1999, character 18; adapted from several previous analyses, e.g. Benton & Clark, 1988; Norell & Clark, 1990, characters 8 and 10; Clark, 1994, characters 92 and 93].
22. Anterior sacral rib capitulum projects far anteriorly of tuberculum and is broadly visible in dorsal view (0), or anterior margins of tuberculum and capitulum nearly in same plane, and capitulum largely obscured dorsally (1) [Brochu, 1999, character 13].
23. Scapular blade flares dorsally at maturity (0) or sides of scapular blade subparallel; minimal dorsal flare at maturity (1) [Brochu, 1999, character 22; adapted from Benton & Clark, 1988].
24. Deltoid crest of scapula very thin at maturity, with sharp margin (0) or very wide at maturity, with broad margin (1) [Brochu, 1999, character 23].
25. Scapulocoracoid synchondrosis closes very late in ontogeny (0) or relatively early in ontogeny (1) [Brochu, 1999, character 24].
26. Scapulocoracoid facet anterior to glenoid fossa uniformly narrow (0) or broad immediately anterior to glenoid fossa, and tapering anteriorly (1) [Brochu, 1999, character 25].

27. Proximal edge of deltopectoral crest emerges smoothly from proximal end of humerus and is not obviously concave (0) or emerges abruptly from proximal end of humerus and is obviously concave (1) [Brochu, 1999, character 26].
28. M. teres major and M. dorsalis scapulae insert separately on humerus; scars can be distinguished dorsal to deltopectoral crest (0) or insert with common tendon; single insertion scar (1) [Brochu, 1999, character 29].
29. Olecranon process of ulna narrow and subangular (0) or wide and rounded (1) [Brochu, 1999, character 27].
30. Distal extremity of ulna expanded transversely with respect to long axis of bone; maximum width equivalent to that of proximal extremity (0) or proximal extremity considerably wider than distal extremity (1) [Salisbury *et al.*, (2006), character 173].
31. Interclavicle flat along length, without dorsoventral flexure (0) or with moderate dorsoventral flexure (1) or with severe dorsoventral flexure (2) [Brochu, 1999, character 30].
32. Anterior end of interclavicle flat (0) or rod-like (1) [Brochu, 1999, character 31].
33. Iliac anterior process prominent (0) or virtually absent (1) [Brochu, 1999, character 34; adapted from Benton & Clark, 1988; Clark, 1994, character 84].
34. Dorsal margin of iliac blade rounded with smooth border (0) or rounded, with modest dorsal indentation (1) or rounded, with strong dorsal indentation (wasp-waisted; 2) or narrow, with dorsal indentation (3) or rounded with smooth border; posterior tip of blade very deep (4) [Brochu, 1999, character 28].
35. Supraacetabular crest narrow (0) or broad (1) [Brochu, 1999, character 32].
36. Limb bones relatively robust, and hindlimb much longer than forelimb at maturity (0) or limb bones very long and slender (1) [Brochu, 1999, character 33].
37. M. caudofemoralis with single head (0) or with double head (1) [Brochu, 1999, character 160].
38. Dorsal osteoderms not keeled (0) or keeled (1) [Brochu, 1999, character 35; adapted from Buscalioni *et al.*, 1992, character 22].
39. Dorsal midline osteoderms rectangular (0) or nearly square (1) [Brochu, 1999, character 36; adapted from Norell & Clark, 1990, character 16; Clark, 1994, character 95].

40. Four (0), six (1), eight (2), or ten (3) contiguous dorsal osteoderms per row at maturity [Brochu, 1999, character 37; adapted from Norell & Clark, 1990, character 12; Clark, 1994, character 97].
41. Nuchal shield grades continuously into dorsal shield (0) or differentiated from dorsal shield; four nuchal osteoderms (1) or differentiated from dorsal shield; six nuchal osteoderms with four central and two lateral (2) or differentiated from dorsal shield; eight nuchal osteoderms in two parallel rows (3) [Brochu, 1999, character 38].
42. Ventral armor absent (0) or single ventral osteoderms (1) or paired ventral ossifications that suture together (2) [Brochu, 1999, character 39; adapted from Buscalioni *et al.*, 1992, character 21].
43. Anterior margin of dorsal midline osteoderms with anterior process (0) or smooth, without process (1) [Brochu, 1999, character 40; adapted from Norell & Clark, 1990, character 13; Clark, 1994, character 96].
44. Ventral scales have (0) or lack (1) follicle gland pores [Brochu, 1999, character 155; Poe, 1997].
45. Ventral collar scales not enlarged relative to other ventral scales (0) or in a single enlarged row (1) or in two parallel enlarged rows (2) [Brochu, 1999, character 156; Poe, 1997].
46. Median pelvic keel scales form two parallel rows along most of tail length (0) or form single row along tail (1) or merge with lateral keel scales (2) [Brochu, 1999, character 157; Poe, 1997].
47. Alveoli for dentary teeth 3 and 4 nearly same size and confluent (0) or fourth alveolus larger than third, and alveoli are separated (1) [Brochu, 1999, character 52].
48. Anterior dentary teeth strongly procumbent (0) or project anterodorsally (1) [Brochu, 1999, character 53].
49. Dentary symphysis extends to fourth or fifth alveolus (0) or sixth to eighth alveolus (1) or behind eighth alveolus (2) [Brochu, 2004, character 166].
50. Dentary gently curved (0), deeply curved (1), or linear (2) between fourth and tenth alveoli [Brochu, 1999, character 68].
51. Largest dentary alveolus immediately caudal to fourth is (0) 13 or 14, (1) 13 or 14 and a series behind it, (2) 11 or 12, or (3) no differentiation, or (4) behind 14, or (5) fifth [modified from Brochu, 2011, character 51, from Brochu, 2004, character 167].

52. Splenial with anterior perforation for mandibular ramus of cranial nerve V (0) or lacks anterior perforation for mandibular ramus of cranial nerve V (1) [Brochu, 1999, character 41; adapted in part from Norell, 1988, character 15 and 1989, character 8].
53. Mandibular ramus of cranial nerve V exits splenial anteriorly only (0) or splenial has singular perforation for mandibular ramus of cranial nerve V posteriorly (1) or splenial has double perforation for mandibular ramus of cranial nerve V posteriorly (2) [Brochu, 1999, character 42; adapted in part from Norell, 1988, character 15 and 1989, character 8].
54. Splenial participates in mandibular symphysis; splenial symphysis adjacent to no more than five dentary alveoli (0) or splenial excluded from mandibular symphysis; anterior tip of splenial passes ventral to Meckelian groove (1) or splenial excluded from mandibular symphysis; anterior tip of splenial passes dorsal to Meckelian groove (2) or deep splenial symphysis, longer than five dentary alveoli; splenial forms wide V within symphysis (3) or deep splenial symphysis, longer than five dentary alveoli; splenial constricted within symphysis and forms narrow V (4) [Brochu, 1999, character 43; adapted from Clark, 1994, character 77].
55. Coronoid bounds posterior half of foramen intermandibularis medius (0) or completely surrounds foramen intermandibularis medius at maturity (1) or obliterates foramen intermandibularis medius at maturity (2) [Brochu, 1999, character 46; adapted from Norell, 1988, character 12].
56. Superior edge of coronoid slopes strongly anteriorly (0) or almost horizontal (1) [Brochu, 1999, character 54].
57. Inferior process of coronoid laps strongly over inner surface of Meckelian fossa (0) or remains largely on medial surface of mandible (1) [Brochu, 1999, character 55].
58. Coronoid imperforate (0) or with perforation posterior to foramen intermandibularis medius (1) [Brochu, 1999, character 56].
59. Process of splenial separates angular and coronoid (0) or no splenial process between angular and coronoid (1) [Brochu, 1999, character 59].
60. Angular-surangular suture contacts external mandibular fenestra at posterior angle at maturity (0) or passes broadly along ventral margin of external mandibular fenestra late in ontogeny (1) [Brochu, 1999, character 47; adapted from Norell, 1988, character 40].

61. Anterior processes of surangular unequal (0) or subequal to equal (1) [Brochu, 1999, character 48].
62. Surangular with spur bordering the dentary tooth row lingually for at least one alveolus length (0) or lacking such spur (1) [Brochu, 1999, character 61].
63. External mandibular fenestra absent (0) or present (1) or present and very large; most of foramen intermandibularis caudalis visible in lateral view (2) [Brochu, 1999, character 62; Clark, 1994, character 75; incorporates character 64 from Brochu 1999, adapted from Norell, 1988, character 14].
64. Surangular–dentary suture intersects external mandibular fenestra anterior to posterodorsal corner (0) or at posterodorsal corner (1) [Brochu, 1999, character 65].
65. Angular extends dorsally toward or beyond anterior end of foramen intermandibularis caudalis; anterior tip acute (0) or does not extend dorsally beyond anterior end of foramen intermandibularis caudalis; anterior tip very blunt (1) [Brochu, 1999, character 66].
66. Surangular–angular suture lingually meets articular at ventral tip (0) or dorsal to tip (1) [Brochu, 1999, character 67].
67. Surangular continues to dorsal tip of lateral wall of glenoid fossa (0) or truncated and not continuing dorsally (1) [Brochu, 1999, character 106].
68. Articular–surangular suture simple (0) or articular bears anterior lamina dorsal to lingual foramen (1) or articular bears anterior lamina ventral to lingual foramen (2) or bears laminae above and below foramen (3) [modified from Brochu, 1999, character 44].
69. Lingual foramen for articular artery and alveolar nerve perforates surangular entirely (0) or perforates surangular/angular suture (1) [Brochu, 1999, character 45; state 2 deleted 2007].
70. Foramen aereum at extreme lingual margin of retroarticular process (0) or set in from margin of retroarticular process (1) [Brochu, 1999, character 49; adapted from Norell, 1988, character 16].
71. Retroarticular process projects posteriorly (0) or projects posterodorsally (1) [Brochu, 1999, character 50; adapted from Benton & Clark, 1988; Clark, 1994, character 71; Norell & Clark, 1990, character 7].

72. Surangular extends to posterior end of retroarticular process (0) or pinched off anterior to tip of retroarticular process (1) [Brochu, 1999, character 51; adapted from Norell, 1988, character 42].
73. Surangular–articular suture orientated anteroposteriorly (0) or bowed strongly laterally (1) within glenoid fossa [Brochu, 1999, character 162].
74. Sulcus between articular and surangular (0) or articular flush against surangular (1) [Brochu, 1999, character 60].
75. Dorsal projection of hyoid cornu flat (0) or rodlike (1) [Brochu, 1999, character 57].
76. Dorsal projection of hyoid cornu narrow, with parallel sides (0) or flared (1) [Brochu, 1999, character 58].
77. Lingual osmoregulatory pores small (0) or large (1) [Brochu, 1999, character 158].
78. Tongue with (0) or without (1) keratinized surface [Brochu, 1999, character 159].
79. Teeth and alveoli of maxilla and/or dentary circular in cross-section (0), or posterior teeth laterally compressed (1), or all teeth compressed (2) [Brochu, 2007, 166].
80. Maxillary and dentary teeth with smooth carinae (0) or serrated (1) [Brochu, 2011, character 80].
81. Naris projects anterodorsally (0) or dorsally (1) [Brochu, 1999, character 79].
82. External naris bisected by nasals (0) or nasals contact external naris, but do not bisect it (1) or nasals excluded, at least externally, from naris; nasals and premaxillae still in contact (2) or nasals and premaxillae not in contact (3) [Brochu, 1999, character 95; adapted from Norell, 1988, character 3; Clark, 1994, characters 13 and 14].
83. Naris circular or keyhole-shaped (0) or wider than long (1) or anteroposteriorly long and prominently teardrop-shaped (2) [Brochu, 1999, character 161; modified].
84. External naris of reproductively mature males (0) remains similar to that of females or (1) develops bony excrescence (ghara) [Brochu, 2011, character 84].
85. External naris (0) opens flush with dorsal surface of premaxillae or (1) circumscribed by thin crest [Brochu, 2011, character 85].
86. Premaxillary surface lateral to naris smooth (0) or with deep notch lateral to naris (1) [Brochu, 1999, character 142].
87. Premaxilla has five teeth (0) or four teeth (1) early in posthatching ontogeny [Brochu, 1999, character 97; Norell, 1988, character 17].

88. Incisive foramen small, less than half the greatest width of premaxillae (0) or large, more than half the greatest width of premaxillae (1) or large, and intersects premaxillary–maxillary suture (2) [Brochu, 1999, character 124].
89. Incisive foramen completely situated far from premaxillary tooth row, at the level of the second or third alveolus (0) or abuts premaxillary tooth row (1) or projects between first premaxillary teeth (2) [Brochu, 1999, character 153].
90. Dorsal premaxillary processes short, not extending beyond third maxillary alveolus (0) or long, extending beyond third maxillary alveolus (1) [Brochu, 1999, character 145].
91. Dentary tooth 4 occludes in notch between premaxilla and maxilla early in ontogeny (0) or occludes in a pit between premaxilla and maxilla; no notch early in ontogeny (1) [Norell, 1988, character 29] [Brochu, 1999, character 77].
92. All dentary teeth occlude lingual to maxillary teeth (0) or occlusion pit between seventh and eighth maxillary teeth; all other dentary teeth occlude lingually (1) or dentary teeth occlude in line with maxillary tooth row (2) [modified from Brochu, 1999, character 78; Norell, 1988, character 5; Willis, 1993, character 1].
93. Largest maxillary alveolus is no. 3 (0), no. 5 (1), no. 4 (2), nos 4 and 5 are same size (3), no. 6 (4), or maxillary teeth homodont (5), or maxillary alveoli gradually increase in diameter posteriorly toward penultimate alveolus (6) [modified from Brochu, 1999, character 89; Norell, 1988, character 1].
94. Maxillary tooth row curved medially or linear (0) or curves laterally broadly (1) posterior to first six maxillary alveoli [Brochu, 1999, character 135; adapted from Clark, 1994, character 79].
95. Dorsal surface of rostrum curves smoothly (0) or bears medial dorsal boss (1) [Brochu, 1999, character 101].
96. Canthi rostralii absent or very modest (0) or very prominent (1) at maturity [Brochu, 1999, character 143; Norell, 1988, character 34].
97. Preorbital ridges absent or very modest (0) or very prominent (1) at maturity [Brochu, 1999, character 144].
98. Antorbital fenestra present (0) or absent (1) [Brochu, 2011, character 98; adapted from Norell & Clark, 1990, character 2; Salisbury *et al.*, 2006, character 176].
99. Vomer entirely obscured by premaxilla and maxilla (0) or exposed on palate at premaxillary–maxillary suture (1) [Brochu, 1999, character 125; adapted from Norell, 1988, character 22].

100. Vomer entirely obscured by maxillae and palatines (0) or exposed on palate between palatines (1) [Brochu, 1999, character 126].
101. Surface of maxilla within narial canal imperforate (0) or with a linear array of pits (1) [Brochu, 1999, character 148].
102. Medial jugal foramen small (0) or very large (1) [Brochu, 1999, character 120].
103. Maxillary foramen for palatine ramus of cranial nerve V small or not present (0) or very large (1) [Brochu, 1999, character 111].
104. Ectopterygoid abuts maxillary tooth row (0) or maxilla broadly separates ectopterygoid from maxillary tooth row (1) [Brochu, 1999, character 91; Norell, 1988, character 19].
105. Maxilla terminates in palatal view anterior to lower temporal bar (0) or comprises part of the lower temporal bar (1) [Brochu, 2011, character 105].
106. Penultimate maxillary alveolus less than (0) or more than (1) twice the diameter of the last maxillary alveolus [Brochu, 2011, character 106].
107. Prefrontal dorsal surface smooth adjacent to orbital rim (0) or bearing discrete knob-like processes (1) [Brochu, 2011, character 107].
108. Dorsal half of prefrontal pillar narrow (0) or expanded anteroposteriorly (1) [Brochu, 1999, character 137; adapted from Norell, 1988, character 41].
109. Medial process of prefrontal pillar expanded dorsoventrally (0) or anteroposteriorly (1) [Brochu, 1999, character 136].
110. Prefrontal pillar solid (0) or with large pneumatic recess (1) [Brochu, 1999, character 99].
111. Medial process of prefrontal pillar wide (0) or constricted (1) at base [Brochu, 1999, character 138].
112. Maxilla has linear medial margin adjacent to suborbital fenestra (0) or bears broad shelf extending into fenestra, making lateral margin concave (1) [Brochu, 1999, character 105; rephrased].
113. Anterior face of palatine process rounded or pointed anteriorly (0) or notched anteriorly (1) [Brochu, 1999, character 108].
114. Anterior ectopterygoid process tapers to a point (0) or forked (1) [Brochu, 1999, character 109].

115. Palatine process extends (0) or does not extend (1) significantly beyond anterior end of suborbital fenestra [Brochu, 1999, character 110; adapted from Willis, 1993, character 2].
116. Palatine process generally broad anteriorly (0) or in form of thin wedge (1) [Brochu, 1999, character 118].
117. Lateral edges of palatines smooth anteriorly (0) or with lateral process projecting from palatines into suborbital fenestrae (1) [Brochu, 1999, character 94].
118. Palatine-pterygoid suture nearly at (0) or far from (1) posterior angle of suborbital fenestra [Brochu, 1999, character 85].
119. Pterygoid ramus of ectopterygoid straight, posterolateral margin of suborbital fenestra linear (0) or ramus bowed, posterolateral margin of fenestra concave (1) [Brochu, 1999, character 88; rephrased].
120. Lateral edges of palatines parallel posteriorly (0) or flare posteriorly, producing shelf (1) [Brochu, 1999, character 90; adapted from Norell, 1988, character 2].
121. Anterior border of the choana is comprised of the palatines (0) or choana entirely surrounded by pterygoids (1) [Brochu, 1999, character 71; Benton & Clark, 1988; Clark, 1994, character 43; Norell & Clark, 1990, character 1].
122. Choana projects posteroventrally (0) or anteroventrally (1) at maturity [Brochu, 1999, character 72].
123. Pterygoid surface lateral and anterior to internal choana flush with choanal margin (0) or pushed inward anterolateral to choanal aperture (1) or pushed inward around choana to form neck surrounding aperture (2) or everted from flat surface to form neck surrounding aperture (3) [Brochu, 1999, character 73].
124. Posterior rim of internal choana not deeply notched (0) or deeply notched (1) [Brochu, 1999, character 107].
125. Internal choana not septate (0) or with septum that remains recessed within choana (1) or with septum that projects out of choana (2) [Brochu, 1999, character 152].
126. Ectopterygoid-pterygoid flexure disappears during ontogeny (0) or remains throughout ontogeny (1) [Brochu, 1999, character 116].
127. Ectopterygoid extends (0) or does not extend (1) to posterior tip of lateral pterygoid flange at maturity [Brochu, 1999, character 149; adapted from Norell, 1988, character 32].

128. Lacrimal makes broad contact with nasal; no posterior process of maxilla (0) or maxilla with posterior process within lacrimal (1) or maxilla with posterior process between lacrimal and prefrontal (2) [Brochu, 1999, character 93].
129. Prefrontals separated by frontals and nasals (0) or prefrontals meet medially (1) [Brochu, 1999, character 100; Norell, 1988, character 27].
130. Lacrimal longer than prefrontal (0), or prefrontal longer than lacrimal (1), or lacrimal and prefrontal both elongate and nearly the same length (2) [Brochu, 1999, character 117; modified from Norell, 1988, character 7].
131. Anterior tip of frontal (0) forms simple acute point or (1) forms broad, complex sutural contact with the nasals [Brochu, 2011, character 131].
132. Ectopterygoid extends along medial face of postorbital bar (0) or stops abruptly ventral to postorbital bar (1) [Brochu, 1999, character 133].
133. Postorbital bar massive (0) or slender (1) [Brochu, 1999, character 70; Norell, 1989, character 3].
134. Postorbital bar bears process that is prominent, dorsoventrally broad, and divisible into two spines (0) or bears process that is short and generally not prominent (1) [Brochu, 1999, character 134; adapted from Norell, 1989, character 2].
135. Ventral margin of postorbital bar flush with lateral jugal surface (0) or inset from lateral jugal surface (1) [Brochu, 1999, character 146; adapted from Benton & Clark, 1988; Norell & Clark, 1990, character 3].
136. Postorbital bar continuous with anterolateral edge of skull table (0) or inset (1) [Norell & Clark, 1990, character 3; Salisbury *et al.*, 2006, character 175].
137. Margin of orbit flush with skull surface (0) or dorsal edges of orbits upturned (1) or orbital margin telescoped (2) [Brochu, 1999, character 103].
138. Ventral margin of orbit circular (0) or with prominent notch (1) [Brochu, 1999, character 139].
139. Palpebral forms from single ossification (0) or from multiple ossifications (1) [Brochu, 1999, character 96; adapted from Norell, 1988, character 8; Clark, 1994, character 65].
140. Quadratojugal spine prominent at maturity (0) or greatly reduced or absent at maturity (1) [Brochu, 1999, character 69; adapted from Norell, 1989, character 1].

141. Quadratojugal spine low, near posterior angle of infratemporal fenestra (0) or high, between posterior and superior angles of infratemporal fenestra (1) [Brochu, 1999, character 114].
142. Quadratojugal forms posterior angle of infratemporal fenestra (0) or jugal forms posterior angle of infratemporal fenestra (1) or quadratojugal-jugal suture lies at posterior angle of infratemporal fenestra (2) [Brochu, 1999, character 75; adapted from Norell, 1989, character 10].
143. Postorbital neither contacts quadrate nor quadratojugal medially (0) or contacts quadratojugal, but not quadrate, medially (1) or contacts quadrate and quadratojugal at dorsal angle of infratemporal fenestra (2) or contacts quadratojugal with significant descending process (3) [Brochu, 1999, character 76].
144. Quadratojugal bears long anterior process along lower temporal bar (0) or bears modest process, or none at all, along lower temporal bar (1) [Brochu, 1999, character 83].
145. Quadratojugal extends to superior angle of infratemporal fenestra (0) or does not extend to superior angle of infratemporal fenestra; quadrate participates in fenestra (1) [Brochu, 1999, character 80; adapted from Buscalioni *et al.*, 1992, character 6].
146. Postorbital-squamosal suture orientated ventrally (0) or passes medially (1) ventral to skull table [Brochu, 1999, character 163].
147. Dorsal and ventral rims of squamosal groove for external ear valve musculature parallel (0) or squamosal groove flares anteriorly (1) [Brochu, 1999, character 84].
148. Squamosal-quadrate suture extends dorsally along posterior margin of external auditory meatus (0) or extends only to posteroventral corner of external auditory meatus (1) [Brochu, 1999, character 132].
149. Posterior margin of otic aperture smooth (0) or bowed (1) [Brochu, 1999, character 102].
150. Frontoparietal suture deeply within supratemporal fenestra; frontal prevents broad contact between postorbital and parietal (0) or suture makes modest entry into supratemporal fenestra at maturity; postorbital and parietal in broad contact (1) or suture on skull table entirely (2) [Brochu, 1999, character 81].
151. Frontoparietal suture concavoconvex (0) or linear (1) between supratemporal fenestrae [Brochu, 1999, character 86].

152. Supratemporal fenestra with fossa; dermal bones of skull roof do not overhang rim at maturity (0) or dermal bones of skull roof overhang rim of supratemporal fenestra near maturity (1) or supratemporal fenestra closes during ontogeny (2) [Brochu, 1999, character 87; adapted from Norell, 1988, character 9].
153. Shallow fossa at anteromedial corner of supratemporal fenestra (0) or no such fossa; anteromedial corner of supratemporal fenestra smooth (1) [Brochu, 1999, character 92].
154. Medial parietal wall of supratemporal fenestra imperforate (0) or bearing foramina (1) [Brochu, 1999, character 104; Norell, 1988, character 51].
155. Parietal and squamosal widely separated by quadrate on posterior wall of supratemporal fenestra (0) or parietal and squamosal approach each other on posterior wall of supratemporal fenestra without actually making contact (1) or parietal and squamosal meet along posterior wall of supratemporal fenestra (2) [Brochu, 1999, character 131].
156. Skull table surface slopes ventrally from sagittal axis (0) or planar (1) at maturity [Brochu, 1999, character 123].
157. Posterolateral margin of squamosal horizontal or nearly so (0) or upturned to form a discrete horn (1) [Brochu, 2011, character 157].
158. Mature skull table with broad curvature; short posterolateral squamosal rami along paroccipital process (0) or with nearly horizontal sides; significant posterolateral squamosal rami along paroccipital process (1) [Brochu, 1999, character 140].
159. Squamosal does not extend (0) or extends (1) ventrolaterally to lateral extent of paraoccipital process [Brochu, 1999, character 150].
160. Supraoccipital exposure on dorsal skull table small (0), absent (1), large (2), or large such that parietal is excluded from posterior edge of table (3) [Brochu, 1999, character 82; Norell, 1988, character 11].
161. Anterior foramen for palatine ramus of cranial nerve VII ventrolateral (0) or ventral (1) to basisphenoid rostrum [Brochu, 1999, character 164].
162. Sulcus on anterior braincase wall lateral to basisphenoid rostrum (0) or braincase wall lateral to basisphenoid rostrum smooth; no sulcus (1) [Brochu, 1999, character 122].

163. Basisphenoid not exposed extensively (0) or exposed extensively (1) on braincase wall anterior to trigeminal foramen [Brochu, 1999, character 129; adapted from Norell, 1989, character 6].
164. Extensive exposure of prootic on external braincase wall (0) or prootic largely obscured by quadrate and laterosphenoid externally (1) [Brochu, 1999, character 74; adapted from Norell, 1989, character 5].
165. Laterosphenoid bridge comprised entirely of laterosphenoid (0) or with ascending process or palatine (1) [Brochu, 1999, character 115].
166. Capitate process of laterosphenoid orientated laterally (0) or anteroposteriorly (1) toward midline [Brochu, 1999, character 130].
167. Parietal with recess communicating with pneumatic system (0) or solid, without recess (1) [Brochu, 1999, character 154].
168. Significant ventral quadrate process on lateral braincase wall (0) or quadrate-pterygoid suture linear from basisphenoid exposure to trigeminal foramen (1) [Brochu, 1999, character 127].
169. Lateral carotid foramen opens lateral (0) or dorsal (1) to basisphenoid at maturity [Brochu, 1999, character 128].
170. External surface of basioccipital ventral to occipital condyle orientated posteroventrally (0) or posteriorly (1) at maturity [modified from Hua & Jouve, 2004, character 167 and Salisbury *et al.*, 2006, character 174].
171. Posterior pterygoid processes tall and prominent (0) or small and project posteroventrally (1) or small and project posteriorly (2) [Brochu, 1999, character 98].
172. Basisphenoid thin (0) or anteroposteriorly wide (1) ventral to basioccipital [Brochu, 1999, character 113].
173. Basisphenoid not broadly exposed ventral to basioccipital at maturity; pterygoid short ventral to median eustachian opening (0) or basisphenoid exposed as broad sheet ventral to basioccipital at maturity; pterygoid tall ventral to median eustachian opening (1) [Brochu, 1999, character 119].
174. Exoccipital with very prominent boss on paroccipital process; process lateral to cranioquadrate opening short (0) or exoccipital with small or no boss on paroccipital process; process lateral to cranioquadrate opening long (1) [Brochu, 1999, character 141].

175. Lateral eustachian canals open dorsal (0) or lateral (1) to medial eustachian canal [Brochu, 1999, character 147; adapted from Norell, 1988, character 46].
176. Exoccipitals terminate dorsal to basioccipital tubera (0) or send robust process ventrally and participate in basioccipital tubera (1) or send slender process ventrally to basioccipital tubera (2) [Brochu, 1999, character 151; adapted from Norell, 1988, character 20; Clark, 1994, characters 57 and 60].
177. Quadrate foramen aereum on mediadorsal angle (0) or on dorsal surface (1) of quadrate [Brochu, 1999, character 121].
178. Quadrate foramen aereum is small (0), comparatively large (1), or absent (2) at maturity [Brochu, 2006, character 165].
179. Quadrate lacks (0) or bears (1) prominent, mediolaterally thin crest on dorsal surface of ramus [Brochu, 2011, character 179].
180. Attachment scar for posterior mandibular adductor muscle on ventral surface of quadrate ramus forms modest crests (0) or prominent knob (1) [*Ösi et al.*, 2007, character 165].
181. Quadrate with small, ventrally reflected medial hemicondyle (0) or with small medial hemicondyle; dorsal notch for foramen aereum (1) or with prominent dorsal projection between hemicondyles (2) or with expanded medial hemicondyle (3) [Brochu, 1999, character 112].

Apêndice 3

Lista dos 24 caracteres cujos estados foram alterados para *Eocaiman cavernensis* em relação à matriz original de Brochu (2011).

Caráter 48: de (1) para (0)

Caráter 49: de (1) para (0).

Caráter 51: de (?) para (0).

Caráter 60: de (1) para (0).

Caráter 62: de (?) para (1).

Caráter 64: de (?) para (0).

Caráter 85 de (0) para (?).

Caráter 94: de (?) para (0).

Caráter 96: de (?) para (0).

Caráter 97: de (?) para (0).

Caráter 101: de (?) para (0).

Caráter 102: de (?) para (0).

Caráter 104: de (1) para (0).

Caráter 108: de (?) para (1).

Caráter 113: de (?) para (1).

Caráter 114: de (?) para (0).

Caráter 118: de (0) para (?).

Caráter 119: de (?) para (1).

Caráter 120: de (?) para (1).

Caráter 126: de (0) para (?).

Caráter 127: de (?) para (1).

Caráter 128: de (?) para (2).

Caráter 132: de (?) para (0).

Caráter 135: de (?) para (1).

Outros 7 caracteres estavam codificados na matriz original de Brochu (2011) baseados nas informações do espécime de Mendoza (AMNH 19170), não considerado nesta análise. Assim, estes caracteres foram alterados para *missing data*. São eles:

Caráter 144: de (0) para (?).

Caráter 152: de (0) para (?).

Caráter 158: de (1) para (?).

Caráter 160: de (3) para (?).

Caráter 171: de (0) para (?).

Caráter 174: de (1) para (?).

Caráter 176: de (2) para (?).

A seguir, a codificação de *Eocaiman cavernensis*, com as alterações realizadas após a redescrição anatômica:

???10000??2?????01110?????????????0
0?????????0?0?001??00?000?1?0?110000?11?????12???01?11?0?????????????????
?????????????????????????????????