

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

**O REGISTRO FÓSSIL DE CROCODILIANOS NA AMÉRICA DO SUL:
ESTADO DA ARTE, ANÁLISE CRÍTICA E
REGISTRO DE NOVOS MATERIAIS PARA O CENOZOICO**



DANIEL COSTA FORTIER

Porto Alegre – 2011

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

**O REGISTRO FÓSSIL DE CROCODILIANOS NA AMÉRICA DO SUL:
ESTADO DA ARTE, ANÁLISE CRÍTICA E
REGISTRO DE NOVOS MATERIAIS PARA O CENOZOICO**

DANIEL COSTA FORTIER

Orientador: Dr. Cesar Leandro Schultz

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Annie Schmalz Hsiou – Departamento de Biologia, FFCLRP, USP

Prof. Dr. Douglas Riff Gonçalves – Instituto de Biologia, UFU

Profa. Dra. Marina Benton Soares – Depto. de Paleontologia e Estratigrafia, UFRGS

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Geociências como requisito parcial para a obtenção do Título de Doutor em Ciências.

Porto Alegre – 2011

Fortier, Daniel Costa

O Registro Fóssil de Crocodilianos na América Do Sul: Estado da Arte, Análise Crítica e Registro de Novos Materiais para o Cenozoico. / Daniel Costa Fortier. - Porto Alegre: IGEO/UFRGS, 2011.

[360 f.] il.

Tese (doutorado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2011.

1. Crocodilianos. 2. Fósseis. 3. Cenozoico. 4. América do Sul. 5. Brasil. 6. Venezuela. I. Título.

Catálogo na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS
Luciane Scoto da Silva CRB 10/1833

Dedico este trabalho aos meus pais, André e Susana,
aos meus irmãos, Cláudio, Diana e Sérgio,
aos meus sobrinhos, Caio, Júlia, Letícia e e Luíza,
à minha esposa Ana Emília,
e aos crocodilianos, fósseis ou viventes, que tanto me fascinam.

AGRADECIMENTOS

Agradeço à morte, à vida, à imperfeição dos sistemas biológicos, à reprodução sexuada, à gravidade, aos agentes erosivos e transportadores, à subducção, à sedimentação, e à diagênese. Juntos, estes fatores levam à formação dos objetivos de pesquisa à qual escolhi pra minha vida: os fósseis e a Paleontologia. Um dia vou perecer e meus átomos voltarão ao universo, então vou ter uma chance de fazer parte da história que ainda está para ser contada...

Agradeço principalmente ao prof. Schultz, amigo e orientador, pelo risco de ter me aceito como aluno. Agradeço também aos demais professores do IGeo/UFRGS, principalmente Marina, Michael, Paulo, Iannuzzi, Valesca e Coimbra.

Agradeço aos servidores do PPGGeo, principalmente ao Robertinho, que me facilitaram muito a vida, em questões burocráticas, principalmente relacionadas aos processos seletivos, qualificação e defesa do doutorado.

Os amigos são muitos e de todos não me lembrarei agora. Quero agradecer aos momentos bons – os ruins a gente esquece! – e tudo que compartilhamos juntos ao longo desses 6 anos de pós-graduação.

Agradeço também aos colegas de trabalho, que seja por troca de artigo, fotos ou mesmo discussões, gerou um ambiente agradável e saudável de pesquisa, e muitos destes colegas são na verdade amigos.

Agradeço ao CNPq pela bolsa de Doutorado e à Capes pela bolsa de Doutorado Sanduiche. Agradeço ao prof. Brochu, por ter me recebido durante 10 meses em Iowa City, tempo em que vi como as coisas funcionam do lado de lá. E mais uma amizade foi feita.

Agradeço aos curadores das mais de 30 coleções que visitei nos últimos 5 anos, pela dedicação em me receber e me ajudar a achar os materiais, e por me deixarem livre para tocar, analisar e fotografar centenas de espécimes que derem suporte a este trabalho.

Agradeço muito aos meus parentes e à minha esposa Ana Emilia, pelo carinho.

Uma etapa se finaliza aqui, e uma nova se inicia. MUITO OBRIGADO!!!

*So from his shell on Delta's showerless isle
Bursts into life the monster of the Nile;
First in translucent lymph with cobweb-threads
The brain's fine floating tissue swells, and spreads;
Nerve after nerve the glistening spine descends,
The red heart dances, the aorta bends;
Through each new gland the purple current glides,
New veins meandering drink the refluent tides;
Edge over edge expands the hardening scale,
And sheaths his slimy skin in silver mail.
Erewhile, emerging from the brooding sand,
With tyger-paw he prints the brineless strand,
High on the flood with speckled bosom swims,
Helm'd with broad tail, and oar'd with giant limbs;
Rolls his fierce eye-balls, clasps his iron claws,
And champs with gnashing teeth his massy jaws;
Old Nilus sighs along his cane-crown'd shores,
And swarthy Memphis trembles and adores.*

Erasmus Darwin (1731–1802)

The Botanic Garden – a poem in two parts

RESUMO

Os crocodilianos, como são chamados vernacularmente os membros de *Crocodylia*, tem uma origem mesozoica, datando do Campaniando da América do Norte e Europa. No final deste período, ou no início do Paleoceno, um grupo de aligatozóicos dispersou para a América do Sul, dando origem a um dos dois grupos principais de *Alligatoridae*, os *Caimaninae*. Este grupo é pobremente registrado no continente durante todo o Paleogeno, apesar de ser o único grupo de *Crocodylia* presente na região durante este período. O Mioceno é marcado pela maior diversidade de *Caimaninae*, considerando qualquer época ou lugar. Além disso, a diversidade miocênica é constituída também por crocodilídeos e gavialozóicos, até então não registrados para o continente sul-americano. Este cenário muda na passagem para o Plioceno, quando estes últimos desaparecem por completo na América do Sul, e os caimaníneos, apesar de continuarem existindo, não deixaram registro fóssil. Os crocodilídeos miocênicos foram extintos no continente, mas é nesta Época que o gênero *Crocodylus* sofreu dispersão transoceânica da África para as Américas. O Pleistoceno é marcado por um registro fóssil fragmentário, apesar de serem encontrados crocodilídeos em diversas localidades por toda a América do Sul. No Holoceno são encontradas evidências de interação entre *Homo sapiens* e crocodilianos, representadas em pinturas rupestres e restos zooarqueológicos. Apesar da grande quantidade de fósseis já coletados e estudados, o conhecimento sobre o registro fóssil de *Crocodylia* na América do Sul está muito aquém do desejado. A presente Tese é formada por 5 artigos sobre novos registros de crocodilianos fósseis sulamericano. O primeiro artigo descreve uma nova espécie de *Crocodylus*, o primeiro registro para a América do sul. O segundo artigo estende a diagnose de *Caiman brevirostris* através da análise de um novo espécime, e realiza uma análise cladística dos *Jacarea*. O terceiro artigo apresenta os primeiros registros de crocodilianos para o Pleistoceno da Venezuela, descrevendo também uma nova espécie de *Caiman*. O quarto artigo reporta uma nova espécie pliocênica de *Crocodylus*, a mais antiga para as Américas. Além disso, a espécie é táxon irmão das espécies recentes de crocodilos do Novo Mundo. O quinto e último artigo descreve uma nova espécie de *Eocaiman*, para ao Paleoceno da Bacia de Itaboraí. Através destes novos registros, esta Tese contribui para o conhecimento sobre os crocodilianos da América do Sul.

Palavras-chave: *Crocodylia*, Cenozoico, *Caiman*, *Crocodylus*, *Eocaiman*.

ABSTRACT

The crocodylians, as the members of the Crocodylia are vernacularly called, have an early origin, dating back to the Late Cretaceous. At the end of this period, or at the beginning of the Paleocene, a group of alligatoroids dispersed to South America, giving rise to one of the main groups within Alligatoridae, Caimaninae. This group is poorly recorded in this continent during the Paleogene, despite the fact that it was the only Crocodylia group in the region during this period. The Miocene is known for the greatest Caimaninae diversity, considering anytime or anywhere. Besides, the Miocene diversity is also formed by crocodylids and gavialoids, until then not recorded in South America. This scenario changed when passing to the Pliocene, when the crocodylids and gavialoids disappeared in South America, and the caimanines, although remained, they left no fossil record. The Miocene crocodylids were extinct in the continent, but was in that time when the genus *Crocodylus* dispersed from Africa to the Americas. The Pleistocene is known by a fragmentary fossil record, although being recorded a number of localities all over the South America. In the Holocene, interaction between *Homo sapiens* and crocodylians are found, represented by rock art and zooarcheological remains. In spite of the great number of collected and studied fossils, the knowledge on the Crocodylia Fossil Record is beneath expectations, but the perspectives for research are optimistic. This thesis has 5 articles about new records of fossil crocodylians from South America. The first describes a new species of *Crocodylus*, the first for South America. The second extends the *Caiman brevirostris* diagnosis through a new specimen, and performs a cladistics analysis of the Jacarea. The third presents the first Pleistocene crocodylians from Venezuela, describing a new species of *Caiman*. The fourth article reports a new Pliocene species of *Crocodylus*, the oldest record in the Americas. Also, this taxon is the sister group to the recent New World crocodiles. At last, the fifth article describes a new species of *Eocaiman*, from the Paleocene of Itaboraí basin. Through these new fossils, this Thesis contributes to the knowledge on the fossil crocodylians from South America.

Keywords: Crocodylia, Cenozoic, *Caiman*, *Crocodylus*, *Eocaiman*.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	Nomenclatura filogenética dos táxons que serão utilizados neste trabalho, segundo Benton & Clark (1988), Norel <i>et al.</i> (1994), Salisbury & Willis (1996), Brochu (1997b, c, 1999, 2003), Sereno <i>et al.</i> (2001) e Vélez-Juarbe <i>et al.</i> (2007). Os espaços antes dos táxons são apenas para indicar a relação entre os agrupamentos, de acordo com a Figura 4.	30
Tabela 2	Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno da Argentina.	60
Tabela 3	Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno da Bolívia.	70
Tabela 4	Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno do Brasil.	72
Tabela 5	Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno da Colombia.	73
Tabela 6	Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno do Equador.	75
Tabela 7	Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno do Peru.	77
Tabela 8	Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno da Venezuela.	79
Tabela 9	Algumas unidades geológicas sul-americanas atribuídas ao Plioceno.	81
Tabela 10	Os principais registros holocênicos para a América do Sul de crocodilianos.	97
Tabela 11	Lista dos crocodilianos fósseis para a América do Sul. Referências no texto.	98
Tabela 12	Materiais de estudo, com o devido número de tombo, coleção de origem, idade e localidade do depósito e breve descrição do material.	110
Tabela 13	Coleções científicas dos espécimes de comparação.	112
Tabela 14	Lista de táxons (n=119) que foram observados nas diversas coleções apresentadas na Tabela 2. Táxons apenas em itálico representam espécies usadas como Grupo Interno (Crocodylia) no estudo filogenético, os sublinhados, espécies usadas como Grupo Externo (Crocodylomorpha não-Crocodylia), e em negrito, espécies atuais.	113
 Artigo IV		
Table 1	Measurements of AMU-230 (mm)	293

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** As três subordens da ordem Crocodylia. Protosuchia, caracterizada pela ausência de palato secundário e por possuir coanas internas em posição anterior e vértebras anficélicas. Mesosuchia, caracterizada pela presença de um palato secundário incompleto, coanas internas em posição posterior entre os palatinos ou entre os palatinos e pterigoides e vértebras procélicas. Eusuchia, caracterizada pela presença de um palato secundário completo, coanas internas posteriores completamente cercadas pelos pterigoides e vértebras procélicas (Huxley, 1875; Mook, 1934). Modificado de Buffetaut (1979). 23
- Figura 2** Compilação da classificação taxonômica dos Crocodyliformes (antigo Crocodylia), segundo resultado de análise cladística. 1, Alligatoroidea. 2, Alligatorinae. 3, Crocodyloidea. 4, Crocodylidae. 5, Crocodylinae. Modificado de Fortier & Schultz (2009). 25
- Figura 3** Relações filogenéticas e tempo de divergência entre os crocodilianos recentes, segundo resultado de análise cladística baseada em morfologia (A) e em dados moleculares (B). Modificado de Brochu (2001). 28
- Figura 4** Esquema da nomenclatura filogenética utilizada para Crocodylia, segundo Norell *et al.* (1994) e Brochu (1999, 2003). Os círculos fechados representam clados com base nodal (*node-based*), enquanto que os arcos abertos representam clados com base estemática (*stem-based*). Modificado de Brochu (1997a, 2000). 29
- Figura 5** Nos mapas acima estão indicadas todas as localidades apresentadas e discutidas no texto, ou pelo menos as unidades geológicas correspondentes, quando mais de um registro é encontrado para a mesma. Mapa: CIA The World Factbook, disponível em: <<https://www.cia.gov/library/publications/the-world-factbook>>. Acesso em: 01 julho 2011. 32
- Figura 6** Holótipo (A) e parte do hipodigma (B e C) de *Dolichochampsia minima* Gasparini & Buffetaut, 1980. A, dentário esquerdo em vista dorsal e lateral. B, basioccipital em vista posterior. C, centro de uma vértebra dorsal em vista lateral esquerda. Modificado de Gasparini & Buffetaut, 1980. 34

- Figura 7** *Thoracosaurus bahiensis* Marsh, 1869. A e B, dentes figurados por Alport (1860) e posteriormente descritos por Marsh (1869). C, dente e vértebra procélica. Não foram informadas medidas ou escalas para A e B. Modificado de Alport (1960) e Roxo (1936). 37
- Figura 8** *Sarcosuchus hartti*. A, vértebra dorsal e B, dentes de *Crocodylus hartti*, segundo Marsh (1869). C, fragmento mandibular (em vista dorsal e ventral) e fragmento de osteodermo dorsal, atribuídos a *Goniopholis hartti* (Marsh, 1869) por Mawson & Woodward (1907). Não foram informadas medidas ou escalas para A e B. Modificado de Alport (1960) e Mawson & Woodward (1907). 38
- Figura 9** Vértebra procélica atribuída a *Thoracosaurus bahiensis* por Pacheco (1913), mas considerada como de um titanossauro por Huene (1929). Vértebra em vista lateral direita (A), dorsal (B), posterior (C) e anterior (D). Não foram informadas medidas ou escalas para A e B. Modificado de Pacheco (1913). 39
- Figura 10** *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937. A, dentário direito do holótipo, em vistas medial, dorsal e lateral. B, basioccipital e quadrado direito do holótipo. B, basioccipital em vistas posterior e anterior, mostrando o longo e delgado processo descendente do exoccipital. C, quadrado direito em vistas ventral, dorsal e condilar. Em vista dorsal, é visível o forame aéreo. Modificado de Simpson (1937) e Brochu (2011). 43
- Figura 11** *Eocaiman palaeocenicus* Bona, 2007. A, fragmento distal de mandíbula em vista dorsal. B, o mesmo em vista lateral esquerda. C, fragmento posterior de hemimandíbula esquerda, em vista lateral. D, fragmento proximal de hemimandíbula direito, em vista dorsal. Modificado de Bona, 2007. 45
- Figura 12** Fósseis identificados como “Um caiman” por Paula Couto (1970), e uma nova espécie de *Eocaiman* por Pinheiro *et al.* (2010). A, B e C, fragmentos distais de três dentários esquerdos. E, dente isolado associado. Fotos do autor (D.C.F.) 47
- Figura 13** Holótipo de *Eocaiman cavernensis* Simpson, 1933a. A, crânio em vista dorsal e ventral. B, mandíbulas em vista dorsal. Modificado de Brochu (1999). 50

- Figura 14** *Notocaiman stromeri* Rusconi, 1937. Material tipo, um fragmento de dentário esquerdo com 14 alvéolos. Modificado de Rusconi (1937). 52
- Figura 15** *Caiman tremembensis* Chiappe, 1988. A, vistas dorsal e lateral esquerda de um fragmento distal de dentário esquerdo. B, vistas posterior e lateral esquerda de uma vértebra dorsal posterior. C, vistas posterior e lateral esquerda de uma vértebra dorsal anterior. Os demais materiais associados à espécie não foram figuradas. Modificado de Chiappe (1988). 55
- Figura 16** *Rhamphostomopsis* sp. (sinônimo de *Gryposuchus*) proveniente da Formação Tranquitas. Modificado de Gasparini (1968), sendo que não foi informada no trabalho a escala ou o tamanho do fóssil. 67
- Figura 17** Crocodilianos do Mioceno da Argentina, Formação Ituzaingó. A, *Caiman australis*, fragmento maxilar em vista dorsal e ventral. B, *Caiman lutescens*, fragmento de rostro em vista ventral e dorsal, fragmento de dentário em vista dorsal e tábua craniana. C, *Mourasuchus nativus*, tábua craniana. D, *Gryposuchus neogaeos*, crânio em vista dorsal, occipital e lateral esquerda. Escala não foi fornecida nos trabalhos originais. Modificado de Rusconi (1912; A e B), Gasparini (1985; C) e Gasparini (1968; D). 68
- Figura 18** Dente de *Purussaurus brasiliensis* do Mioceno da Bolívia, em vista mesial, lateral (mostrando detalhe do relevo de uma das carenas) e em corte transversal. Modificado de Rusconi (1931). 70
- Figura 19** Alguns crocodilianos do Mioceno brasileiro, proveniente da Formação Solimões. A, crânio em vista dorsal de *Mourasuchus amazonenses*. B, crânio em vista dorsal e lateral direita de *Purussaurus brasiliensis*. C, fragmento anterior da mandíbula de *Charactosuchus sansaoi*. D, fragmento de rostro de *Gryposuchus jessei*. Escala: 20cm (A e B) e 5cm (C e D). Modificado de Price (1964; A), Aguilera *et al.* (2006; B), Riff *et al.* (2010) e Souza-Filho & Bocquentin-Villanueva (1989; D). 71
- Figura 20** Alguns crocodilianos do Mioceno da Colombia. A, crânio em vista dorsal, ventral e lateral esquerda de *Purussaurus neivensis*. B, crânio de *Caiman lutescens* em vista dorsal. C, ilustrações de *Mourasuchus atopus* em vista ventral, dorsal e lateral esquerda. D, dentes da espécie enigmática *Balanerodus logimus* em vista lateral e oclusal. E, ilustração do crânio de 74

Gryposuchus colombianus em vista dorsal. F, ilustrações de *Charactosuchus fieldsi* em vista dorsal, ventral e lateral esquerda. Escala: 20cm (A e C), 5cm (E e F) e 1cm (D). Modificado de Aguilera *et al.* (2006; A), Brochu (1999; B), Langston (1965; C,D e F) e Langston & Gasparini (1997; E).

- Figura 21** Alguns crocodilianos do Mioceno do Peru, provenientes do Arco de Fitzcarrald. A, fragmento mandibular de *Gryposuchus* cf. *G. colombianus*. B, rostro em vista ventral de *Purussaurus* sp. C, dente atribuído à *Balanerodus logimus*, em tamanho natural. Modificado de Salas-Gismondi *et al.* (2007). 76
- Figura 22** *Piscogavialis jugaliperforatus*, do Mioceno do Peru. Crânio em vista dorsal, ventral e lateral esquerda. Modificado de Kraus (1998). 76
- Figura 23** *Siquisiquesuchus venezuelensis*, proveniente da Formação Castillo (Venezuela). A, crânio em vista dorsal. B, crânio em vista ventral. C, mandíbulas incompletas em vista dorsal. Modificado de Brochu & Rincón (2004). 78
- Figura 24** Alguns crocodilianos do Mioceno da Venezuela, provenientes da Formação Urumaco. A, *Purussaurus mirandai*, crânio em vista dorsal e ventral, e ramos mandibulares em vista dorsal. B, *Mourasuchus arendsi* em vista dorsal. C, ilustrações do crânio (dorsal e ventral) e mandíbulas (dorsal) de *Ikanogavialis gameroi*. Escala = 20cm. Modificado de Aguilera *et al.* (2006; A), Riff *et al.* (2010; B e D) e Sill (1970; C). 79
- Figura 25** O único registro pliocênico de Crocodylia para a América do Sul. Trata-se de um crânio incompleto, com mandíbulas associadas, de um *Crocodylus*. Fotos do autor (D.C.F.). 83
- Figura 26** Crânio incompleto de *Caiman latirostris*, do Pleistoceno da Província de Salta, Argentina. A, vista dorsal e B, vista ventral. Modificado de Patterson (1936). 85
- Figura 27** *Caiman* sp. proveniente de El Bral de Oroqual. Três estágios ontogenéticos podem ser encontrados, segundo Fortier & Rincón (2008). A, fragmentos de pré-maxila e dentário de espécime juvenil. B, fragmentos de maxila e dentário de espécime sub-adulto. C, vértebras e osteodermos de um espécime adulto. Fotos do autor (D.C.F.). 87

- Figura 28** *Caiman* sp. do Pleistoceno do Rio Grande do Sul. Fotografia e esquema da pré-maxila esquerda em vista dorsal (A) e ventral (B). Modificado de Hsiou & Fortier (2007). 88
- Figura 29** Nova espécie de *Crocodylus*, proveniente da Formação Rio Madeira, estado de Rondônia. Crânio praticamente completo, em vista dorsal (à esquerda) e ventral (à direita). Fotos do autor (D.C.F.). 91
- Figura 30** *Caiman* sp. proveniente da Toca das Moendas, município de Raimundo Notato, Piauí. Fragmento de maxila esquerda em vista ventro-lateral (à esquerda) e um dente isolado (à direita). Modificado de Faure *et al.* (2009). 93
- Figura 31** Reconstrução do Pleistoceno Superior na região da Serra da Capivara, sudeste do estado do Piauí. Um jacaré, aqui representando a espécie *Caiman crocodilus* (ilustração da esquerda), figura esta reconstrução, uma das poucas que incluem répteis pleistocênicos. Modificado de Santos & Carvalho (2004). 95
- Figura 32** Pintura rupestre de um jacaré, na Chapada Diamantina (Minas Gerais). Foto de Felipe Natali Santos Queiros. 97
- Figura 33** Localidades fossilíferas de onde provêm os fósseis a serem estudados neste projeto. Localidades: 1, Município de Urumaco; 2, El Breal de Orocual, próximo ao Município de Maturin; 3, Município de Boca do Acre; 4, Município de Nova Mamoré; 5, Município de Itaboraí. Mapa: CIA The World Factbook, disponível em: <<https://www.cia.gov/library/publications/the-world-factbook>> Acesso em: 01 julho 2011. 109
- Figura 34** Materiais a serem estudados. A, *Crocodylus* da Formação Rio madeira; B, *Caiman brevisrostris* da Formação Solimões; C, *Caiman* de El Breal de Orocual; D, *Crocodylus* da Formação San Gregorio; E, *Eocaimain* da Bacia de Itaboraí. Números de tombamento na página anterior (Tab. 1). Escala de 5 cm para A-D, e 1 cm para E. 111
- Figura 35** Composição esquemática dos cladogramas de Caimaninae e Crocodylinae, segundo resultados dos cinco artigos apresentados nesta Tese. A posição de *Caiman venezuelensis* é inferida. 125

Artigo I

- Figure 1** Map showing the Ribeirão locality (black star) in southwestern Brazilian Amazonia. The South America map depicts the rivers related to the biogeographic hypothesis proposed here. See further details in the text. 188
- Figure 2** Holotype and unique specimen of *Crocodyluscaiari*. Skull in dorsal, ventral and right lateral views. Abbreviations: **bo**, basioccipital; **bs**, basisphenoid; **ect**, ectopterygoid; **en**, external naris; **eo**, external otic aperture; **eoc**, exoccipital; **f**, frontal; **itf**, infratemporal fenestra; **j**, jugal; **lac**, lacrimal; **lsg**, lateral squamosal groove; **m5** and **m14**, 5th and 14th maxillary alveoli; **mx**, maxilla; **oc**, occipital condyle; **orb**, orbit; **pa**, parietal; **pal**, palatine; **pmx**, premaxilla; **po**, postorbital; **prf**, pré-frontal; **pt**, pterygoids; **q**, quadrate; **qj**, quadratojugal; **soc**, supraoccipital; **sof**, suborbital fenestra; **sq**, squamosal; **stf**, supratempora fenestra. 189
- Figure 3** Temporally calibrated strict consensus of the most parsimonious trees. Species temporal range from Brochu (2000, 2010). Stratigraphic chart from Ogg et al. (2008). 190

Artigo II

- Figure 1** Map of southwestern Brazilian Amazonia, showing the Talismã locality, where it exposes sediments of the Solimões Formation. The asterisk shows the Lula locality, where the holotype of *Caiman brevirostris* was found. Modified from Hsiou et al. (2010). 230
- Figure 2** Picture (left) and drawing (right) of *Caiman brevirostris* (UFAC 5388) before digging out, when it was completely crashed. 231
- Figure 3** Holotype of *Caiman brevirostris*. Rostrum in dorsal (A), ventral (B) and right lateral (C) views. 232
- Figure 4** Holotype of *Caiman brevirostris*. Right mandibular ramus in medial (A), lateral (B) and dorsal (C) views. 233
- Figure 5** New specimen of *Caiman brevirostris*. A, left jugal in dorsal view. B, right jugal in dorsal view. C, anterior part of the rostrum in dorsal and ventral views. D, last two maxillary teeth, in occlusal view. E, right quadrate in dorsal view. F, fragment of parietal and frontal. G, basioccipital in ventral and occipital view. H, pterygoid in palatal view. I, frontal and prefrontal in 234

dorsa view. J, right squamosal in dorsal and right lateral views. K, left postorbital in dorsal and left lateral views. L, anterior part of the right mandibular ramus, in lateral, dorsal, medial and ventral views. M, associated articular and surangular, very fragmentary.

- Figure 6** Phylogenetic relationships of *Caiman brevirostris* supported by analysis in this study. A, strict consensus of 9 optimal trees excluding *Necrosuchus ionensis*; open circles show its alternative positions within the Caimaninae clade. B, Adams consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*. C, strict consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*. 235
- Figure 7** Biochronology of Caimaninae, based on the topology of Figure 5-A and recorded temporal range. See text for explanation. 236
- Figure 8** Miocene fossil localities with *Caiman* remains. Seven different localities have reported remains attributable to *Caiman*. 237

Artigo III

- Figure 1** Pleistocene fossil localities in South America bearing fossil crocodylians. See text for references for each locality. 263
- Figure 2** Map showing the location of El Breal de Orocuál in Venezuela. Modified from Holanda and Rincón (2011). 264
- Figure 3** Crocodylian remains from El Breal de Orocuál. A-F, indeterminate Crocodylia. G and H, indeterminate Caimaninae. I and J, *Caiman* sp. A, OR-1836, dorsal paraxial osteoderm. B, OR-1836, dorsal adjacent paraxial osteoderm. C, OR-343, lateral osteoderm. D, OR-1833, centrum of cervical vertebra in left lateral view. E, OR-1394, centrum of the first caudal vertebra in ventral view. F, OR-348, posterior caudal vertebra. G, OR-1679, fragment of jaw from the middle part of the ramus in medial and dorsal views. H, OR-1683, anterior dentary fragment in dorsal and ventral views. I, OR-271, anterior dentary fragment in dorsal view. J, OR-1678, posterior fragment of right maxilla in lateral e ventral views. All materials at the same scale (1cm), in natural size. 265
- Figure 4** OR-1677, holotype of *Caiman venezuelensis*. A and B, premaxilla in ventral view. C and D, premaxilla in dorsal view. E and F, schematic reconstruction of *Caiman venezuelensis* in ventral and dorsal view, based 266

on comparisons with other caimans.

Artigo IV

- Figure 1** Map of Northwestern Venezuela showing the geologic sequence in the Urumaco trough and the fossil locality (redraw from Quiróz and Jaramillo, 2010). 2. Stratigraphic section of the San Gregorio Formation, Vergel Member. Black skull icon represents the fossil specimen of *C. venezuelensis* n. sp. in the sequence. Grey skull icon represents the potentially belonging to *C. venezuelensis*, based on a series of isolated teeth. 288
- Figure 2** *Crocodylus venezuelensis* n. sp. (holotype, AMU-231), from the Early Pliocene San Gregorio Formation (El Vergel Member). 1. dorsal view. 2. ventral view. 3. right lateral view. 4. left lateral view. Scale bar = 10 cm. 289
- Figure 3** A series of isolated teeth (AMU-232) collected 1 km from to the holotype (N11°17'56.4", W70°13'52.8"), potentially belonging to *Crocodylus venezuelensis*. 290
- Figure 4** Temporally calibrated cladogram showing the phylogenetic relationships of *C. venezuelensis*, based on the MPT (length=61, CI=0.6 and RI=0.7). 291
- Figure 5** Living species of *Crocodylus* from the New World, its sister African taxon and the fossil *Crocodylus venezuelensis* n. sp. for comparison. 1 and 7, *C. niloticus* (UF 54812). 2 and 8, *C. venezuelensis* † (holotype, AMU-230), from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. 3 and 9, *C. moreletii* (UF 29160). 4 and 10, *C. rhombifer* (UF 45189). 5 and 11, *C. acutus* (UF 56429). 6 and 12, *C. intermedius* (USNM 211281). 1-6: dorsal (top) and ventral (bottom) views. 7-12: right lateral views. 292

Artigo V

- Figure 1** Itaboraí Basin location and litostratigraphic chart. 322
- Figure 2** Eocaiman itaboraiensis external lateral view. A- MCT 1791-R; B- MCT 1792-R; c- MCT 1793-R. d3 - d10 - dentary teeth; d4 a - fourth dentary tooth alveolus. Scale bar = 10mm. 323

- Figure 3** *Eocaiman itaboraiensis* internal/mesial view. A- MCT 1791-R; B- MCT 1792-R; C- MCT 1793-R. d3 - d10 - dentary teeth; mc - meckelian channel; ms - mandibular symphysis; sp s - splenial scar. Scale bar = 10mm. 324
- Figure 4** *Eocaiman itaboraiensis* occlusal view. A- MCT 1791-R; B- MCT 1792-R; C- MCT 1793-R. d4 and d10 - fourth and tenth dentary teeth; d4a - d12a - dentary teeth alveoli. Scale bar = 10mm. 325
- Figure 5** *Eocaiman itaboraiensis* dentition. A- crown surface detail of MCT 1791-R d9 and d10 in lingual view; B1- MCT 1794-R in labial view; B2- MCT 1794-R in lingual view; C- MCT 1794-R labial crown surface detail; D- MCT 1794-R lingual crown surface detail. Scales: A- 1mm; B- 5mm, C,D- 0,2mm. 326
- Figure 6** Outline drawing of *Eocaiman* referred specimens in lateral external view for comparison. A,B,C - *Eocaiman itaboraiensis* (MCT 1791 - 1793-R); D- *E. cavernensis*; E- *E. palaeocenicus*; F- *Eocaiman* sp. (mod. from Simpson, 1933;Langston, 1965; and Bona, 2007). 327
- Figure 7** Outline drawing of basal South American alligatoroids in occlusal view for comparison. Inside dashed square *Eocaiman*: A,B,C- *E. itaboraiensis* (MCT 1791 - 1793-R), D- *E. cavenensis*, E- *E. palaeocenicus*; F- *Caiman tremembensis*; G- *Notocaiman*; H- *Necrosuchus ionensis*; I- *Caiman crocodylus*; J- *Melanosuchus niger*. d4 - d9- dentary teeth; sl- mandibular symphysis level ending. Scale bar = 10mm. 328
- Figure 8** Phylogenetic relationships of *Eocaiman itaboraiensis* supported by analysis in this study. A, strict consensus of 9 optimal trees excluding *Necrosuchus ionensis*; black circles show its alternative positions within the Caimaninae clade. B, Adams consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*. C, strict consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*. 329

SUMÁRIO

Resumo	v
Abstract	vi
Lista de Tabelas	vii
Lista de Figuras	viii
Preâmbulo – Texto Explicativo da Estrutura da Tese	xviii
Capítulo I – Introdução	20
1. Estado da Arte	21
1.1. Sobre a definição de Crocodylia	21
1.2. Estado atual da Sistemática de Crocodylia	26
1.3. O Registro Fóssil de Crocodylia na América do Sul	30
2. Objetivos	101
3. Justificativa	102
4. Materiais e Métodos	103
5. Análise Integradora	117
5.1. Resultados Obtidos	118
5.2. Avaliação Integradora dos Resultados	123
Referências Bibliográficas	126
Capítulo II – Artigos	168
1. Artigo I	169
2. Artigo II	193
3. Artigo III	238
4. Artigo IV	267
5. Artigo V	294
Anexos	330
1. Cartas de submissão dos artigos	330
2. Artigos publicados	335
3. Resumos publicados	341

PREÂMBULO - TEXTO EXPLICATIVO DA ESTRUTURA DA TESE

Esta tese de Doutorado está estruturada em torno de artigos publicados em periódicos ou publicações equivalentes. Conseqüentemente, sua organização compreende as seguintes partes principais:

a) Introdução sobre o tema e descrição do objeto da pesquisa de Doutorado, onde estão sumarizados os objetivos e a filosofia de pesquisa desenvolvidos, o estado da arte sobre o tema de pesquisa, seguidos de uma discussão integradora contendo os principais resultados e interpretações deles derivadas.

b) Artigos publicados em periódicos ou submetidos a periódicos com corpo editorial permanente e revisores independentes, ou publicações equivalentes (capítulo de livro de publicação nacional ou internacional com corpo de revisores independentes), escritos pelo autor durante o desenvolvimento de seu Doutorado.

c) Anexos, compreendendo: artigo(s) nos quais o pós-graduando é co-autor, resumo(s) e artigo(s) publicado(s) em eventos, relacionado(s) ao tema central da dissertação, bem como documentação pertinente de natureza numérica (tabelas, cálculos), gráfica (figuras, diagramas, mapas, seções) e fotográfica que, por sua dimensão e/ou natureza não pode ser incluída no(s) artigo(s).

O Capítulo I - Introdução apresenta o conceito de *Crocodylia*, que delimitará o nível taxonômico abordado no texto. Neste capítulo também será apresentada a proposta mais recente de classificação e filogenia do grupo. Em seguida, é apresentado o Estado da Arte sobre o registro fóssil de *Crocodylia* na América do Sul, com dados atualizados de datação, quando possível, além de uma análise sobre a validade taxonômica do registro apresentado. O registro fóssil é organizado por Era e Época, do mais antigo para o mais recente. O texto inicia-se com os registros do Cretáceo, seguidos do Paleogeno, Neogeno e Quaternário, através das suas respectivas Épocas. Quanto ao registro do Quaternário, considerar-se-á apenas o registro Pleistocênico. Serão feitos apenas breves comentários em relação ao Holoceno, uma vez que os registros desta Época não trazem novas informações quanto à taxonomia (novas espécies) ou à biogeografia (novas áreas) do grupo. Além disso, observou-

se uma grande dificuldade em consultar, na literatura disponível, dados sobre o registro recente, uma vez que em geral estes são publicados em revistas de Arqueologia de difícil acesso, ou mesmo em relatórios internos que não são formalmente publicados.

Ainda na introdução são apresentados os objetivos a que se propõe com a presente Tese, a justificativa para o estudo realizado, os materiais e métodos utilizados ao longo da pesquisa, e finalmente a Análise Integradora, que apresenta um resumo para cada um dos artigos que fazem parte do corpo principal da Tese, e uma avaliação integradora dos resultados obtidos.

O Capítulo II apresenta os cinco artigos que fazem parte do corpo principal da Tese, sendo os três primeiros como autor principal, e os dois últimos como co-autor, mas de trabalhos realizados durante a presente pesquisa.

Por fim, são incluídos, como anexos, parte da produção científica produzida ao longo do Doutorado do autor desta Tese.

CAPÍTULO I – INTRODUÇÃO

Os crocodilianos são os maiores répteis da atualidade. As 24 espécies atuais estão distribuídas por praticamente todas as regiões tropicais e subtropicais do planeta, ocupando diversos habitats e demonstrando uma grande variação quanto à sua ecologia e etologia (King & Burke, 1989; Medem, 1983; Vitt & Caldwell, 2009). Apesar de sua estrutura corporal tipicamente reptiliana, apresentam características únicas quanto à anatomia e fisiologia, como resultado de uma ancestralidade arcoosauriana (Brochu, 1999; 2003).

Apesar dos crocodilianos serem estudados há bastante tempo (e.g., Lineu, 1759), diversas características referentes à sua anatomia, fisiologia e sistemática ainda estão sendo descobertas, ou mesmo frequentemente revisadas e contestadas. Por exemplo, recentemente foram elucidadas questões sobre a função do sistema cardiovascular durante o mergulho (Axelsson & Franklin, 2011), ou mesmo sobre funções básicas, como a anatomia e dinâmica respiratória (Farmer & Sanders, 2010). Quanto à sistemática, um dos principais questionamentos é sobre a posição do gavial-da-Malásia (*Tomistoma schlegelli*), que segundo trabalhos morfológicos é agrupado próximo aos crocodilos (e.g., Brochu *et al.*, 2010; Brochu, 2011), enquanto que trabalhos moleculares (e.g., Man *et al.*, 2011; Meganathan *et al.*, 2011) retratam um estreito relacionamento com o gavial (*Gavialis gangeticus*). Outro exemplo é a situação taxonômica da espécie mais comum de jacaré, o jacaré-de-óculos, que apesar de ser amplamente aceita como *Caiman crocodilus* (Lineu, 1758), combinação proposta por Andersson (1900), alguns autores (e.g., Monteiro & Lessa, 2000) utilizam um sinônimo júnior como válido, *Caiman sclerops* (Schneider, 1801).

Outras questões frequentemente revisadas dizem respeito à história evolutiva e biogeográfica do grupo, acessada através dos fósseis. Por exemplo, a história biogeográfica relacionada à origem dos Caimaninae passou de relativamente simples (Brochu, 1997b, c, 1999), para um cenário biogeográfico complexo (Brochu, 2010). É perceptível a grande importância dos fósseis na elucidação de questões biogeográficas, filogenéticas e evolutivas de um grupo biológico (Morrone & Crisci, 1995; Lieberman, 2003; Posadas *et al.*, 2006).

A presente Tese de Doutorado se propõe a estudar novos materiais de crocodilianos para o Cenozoico da América do Sul, além de realizar uma revisão detalhada do seu registro fóssil.

1. Estado da Arte

1.1. Sobre a definição de *Crocodylia*

A palavra grega *krokódeilos* (κροκόδειλος) foi criada por Heródoto (Freeman, 1985) com os possíveis significados de “verme de pedra” (*pebble worm*; Frey & Monninger, 2010), “que teme a margem” (*qui craint le rivage*; Cuvier, 1818), ou “que teme açafreão” (*afraid of saffron*; Ruschenberger, 1871). A partir de então, variações de *krokódeilos* vem sendo utilizada como vernáculo em praticamente todos os idiomas de base greco-latina, como designação comum aos crocodilianos, ou em especial ao gênero *Crocodylus* (Nemnich, 1793).

O termo científico *Crocodylia* é uma versão do original *Crocodili* criado por Gmelin (1789) na 13ª edição do *Systema Naturæ*, para agrupar três espécies do gênero *Lacerta*: *L. alligator*, *L. crocodilus* e *L. gangetica*. Essas espécies compartilhavam uma cauda com duas margens, dividida em segmentos e uma língua curta (*cauda ancipite in segmenta diviso, lingua breviffima*; Gmelin, 1789; *tail 2-edged, divided into segments, tongue very short*; Turton, 1802). Este agrupamento se encaixava entre a então Ordem Reptilia e o Gênero *Lacerta*, portanto deveria representar um táxon na categoria de Família. Entretanto, categorias familiares não estavam presentes do sistema de classificação proposto por Lineu (1735) no seu *Systema Naturæ*, aparecendo apenas posteriormente no trabalho de Latreille (1796). Em resumo, Gmelin criou um agrupamento informal para a época, *Crocodili*, mas que posteriormente deu nome a uma verdadeira categoria taxonômica.

Somente no século seguinte, Owen (1842) concedeu a categoria taxonômica de Ordem à *Crocodylia*, e por isso é muitas vezes citado erroneamente como autor do táxon. Na verdade, Owen utilizou a forma *Crocodilia*, que posteriormente é versada para *Crocodylia* (Wermuth, 1953) para concordar com o gênero tipo *Crocodylus*, criado por Laurenti (1768). Apesar do Código Internacional de Nomenclatura Zoológica não incluir regras para categoria ordinal, sugere-se uma concordância entre as categorias, para evitar confusão. Portanto, *Crocodilia* pode ser considerado como um erro por não concordar com *Crocodylus* (Wermuth, 1953; Dundee, 1989). Aparentemente Laurenti não utilizou a latinização correta do original grego κροκόδειλος (*krokódeilos*), mas por ser válido o nome do gênero, *Crocodylia* é a forma concordante. O mesmo acontece com a prioridade entre os nomes genéricos *Crocodilus* e *Crocodylus*, onde o segundo, mesmo não corretamente latinizado, é

válido por ser o nome proposto pelo autor do gênero. Outra questão é sobre a data de publicação. *Crocodyli* foi publicado no segundo volume da décima-terceira edição do *Systema Naturæ*, datada de 1789. Entretanto, por ter sido a primeira edição publicada em 1788, muitos autores erroneamente utilizam essa data.

Owen (1842) erigiu *Crocodylia* como pertencente à categoria taxonômica de Ordem. Entretanto, devido à subjetividade da Taxonomia (e.g., Mateus, 1989), observa-se, desde o trabalho de Owen, o uso de *Crocodylia* em diferentes categorias taxonômicas. Por exemplo, encontra-se na literatura o uso de *Crocodylia* como uma Classe (e.g., Goodman *et al.*, 1987), Subclasse (e.g., Colby & Williams, 1927), Superordem (e.g., Camp, 1945), Subordem (e.g., Lydekker, 1887; Walker, 1970), Série (e.g., Nelson, 1969), Infradivisão (Whetstone & Whybrow, 1983), ou mesmo casos recentes e inesperados de uso como Família (e.g., McGaugh & Genoways 1976; Estes 1985; Eaton *et al.* 1999; Emmett *et al.*, 2003). Entretanto, a proposta mais aceita e utilizada é a de Owen (1842). Além da variação sofrida quanto à categoria taxonômica, uma grande quantidade de sinônimos foi publicada ao longo dos anos. Para a lista sinonímica de *Crocodylia*, recomenda-se a leitura de Steel (1973).

Crocodylia foi utilizado inicialmente para incluir apenas espécies atuais de crocodylianos (e.g., Gmelin, 1789). Após a publicação dos primeiros fósseis descobertos (e.g., Cuvier, 1808; Fitzinger, 1826; Saint-Hilaire, 1831; Owen, 1842), *Crocodylia* passou a incluir, além das espécies atuais e dos fósseis próximos a estes, fósseis de grupos próximos. Assim, a classificação da ordem *Crocodylia* foi estabilizada com as tradicionais subordens *Eusuchia* Huxley, 1875 (que inclui as espécies atuais), *Mesosuchia* Huxley, 1875, e *Protosuchia* Mook, 1934, definidas com base em características do palato secundário, coanas internas e anficelia/procelia dos centros vertebrais (Fig. 1; Huxley, 1875; Mook, 1934; Buffetaut, 1979). Huxley (1875) criou as duas primeiras e uma terceira, a subordem *Parasuchia*, mas esta incluía um gênero de fitossauro e um de aetossauro, de modo que logo deixou de ser utilizada (e.g., Cope, 1889). Zittel (1932) foi o primeiro a utilizar apenas as subordens *Mesosuchia* e *Eusuchia*. Mook (1934) criou a terceira subordem, *Protosuchia*, além de uma quarta, *Thalattosuchia*, que posteriormente passou a fazer parte da subordem *Mesosuchia*. Kuhn (1936) foi o primeiro a utilizar as três subordens. Vários trabalhos posteriores (e.g., Stell, 1973) consideravam outras subordens, mas os trabalhos de Bonaparte (1978, 1981) e Buffetaut (1979, 1982) estabilizaram a classificação da Ordem *Crocodylia* nas três ordens principais: *Eusuchia*, *Mesosuchia*, *Protosuchia*. Para uma revisão das diversas classificações propostas, recomenda-se a leitura de Clark (1986).

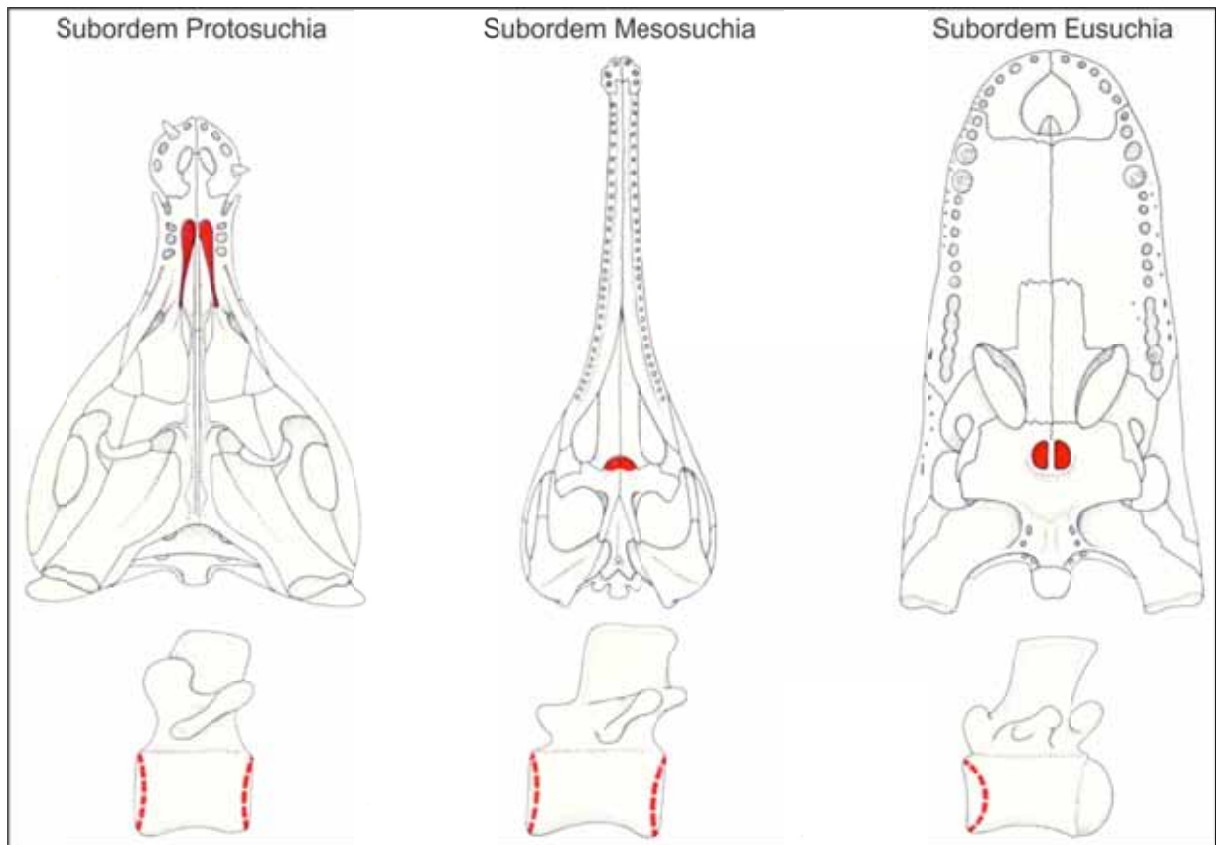


Figura 1 – As três subordens da ordem Crocodylia. Protosuchia, caracterizada pela ausência de palato secundário e por possuir coanas internas em posição anterior e vértebras anficélicas. Mesosuchia, caracterizada pela presença de um palato secundário incompleto, coanas internas em posição posterior entre os palatinos ou entre os palatinos e pterigoides e vértebras procélicas. Eusuchia, caracterizada pela presença de um palato secundário completo, coanas internas posteriores completamente cercadas pelos pterigoides e vértebras procélicas (Huxley, 1875; Mook, 1934). Modificado de Buffetaut (1979).

Entretanto, estas subordens representam Grados Evolutivos, ou seja, grupos formados por táxons que apresentam proximidade filogenética e similaridade morfológica, mas que não incluem todos os seus descendentes do ancestral comum mais próximo (Huxley, 1959). Portanto, do ponto de vista das relações filogenéticas, um grado pode representar um grupo parafilético e conseqüentemente não representa um clado ou um agrupamento natural (Hennig, 1965, 1966) e não deve ser incluído em uma classificação taxonômica (Elredge & Cracraft, 1980). Os primeiros trabalhos sobre a sistemática filogenética do grupo demonstraram que apenas a subordem Eusuchia é monofilética, enquanto que Protosuchia e Mesosuchia representam grupos parafiléticos. Logo, não são agrupamentos naturais e não

devem ser usados na classificação taxonômica. Assim, passou-se a propor novos nomes para os agrupamentos da Ordem Crocodylia, além de novas definições para nomes anteriormente propostos.

Clark (1986) e Benton & Clark (1988) realizaram os primeiros trabalhos sobre sistemática filogenética de Crocodylia. Neste trabalho, eles reconheceram o parafiletismo de Protosuchia e Mesosuchia e propuseram seu desuso. Já Eusuchia foi recuperada como um grupo monofilético, portanto se trata de um táxon válido. Outro ponto importante do trabalho destes autores diz respeito à definição do nome Crocodylia. Desde os primeiros trabalhos com fósseis do grupo (e.g., Owen, 1842), o mesmo vem sendo utilizado numa perspectiva mais ampla, agrupando tanto fósseis relacionados diretamente às espécies atuais como também grupos externos, mas filogeneticamente próximos, uma vez que as espécies atuais fazem parte dos Eusuchia e o grupo abrangeria também os “Mesosuchia” e os “Protosuchia”. Os autores acima propuseram, então, o uso de Crocodyliformes como o clado que corresponderia a Crocodylia, ou seja, representaria os “Protosuchia”, “Mesosuchia” e Eusuchia. Os autores aproveitaram o nome Crocodyliformes, criado por Hay (1930) para um grupo mais restrito. Outra proposta consistiu na utilização de Mesoeucrocodylia (Whetstone & Whybrow, 1983) como o clado que corresponderia a “Mesosuchia” e Eusuchia, já que o primeiro é claramente parafiletício. Eusuchia, por sua vez, permaneceu válido por se tratar de um agrupamento monofilético.

Clark (1986) e Benton & Clark (1988) propuseram uma nova definição para o nome Crocodylia, restrito ao Grupo Coronal (Ax, 1985), ou seja, definido como o grupo que reúne o último ancestral comum das linhagens recentes – Gavialidae, Crocodylidae e Alligatoridae – e todos os seus descendentes. Desta forma, somente as espécies fósseis que descendem do ancestral comum das espécies recentes fazem parte do grupo. Esta definição exclui uma grande quantidade de táxons historicamente classificados como “crocodilianos” – “Protosuchia” e “Mesosuchia” –, como também alguns membros de Eusuchia (Clark & Norell, 1992). Por exemplo, *Hylaeochampsa vectiana* Owen, 1874 apresenta coanas internas posteriorizadas e cercadas pelos pterigoides, mas não faz parte de Crocodylia, ou seja, não descende do ancestral comum das espécies viventes. Portanto, a espécie é um membro de Eusuchia, mas não é um Crocodylia. Além da mudança na definição de grupos que precedem as primeiras análises cladísticas do grupo, diversos novos nomes de agrupamentos foram propostos ao longo dos anos. A Figura 2 mostra uma compilação da classificação taxonômica dos Crocodyliformes.

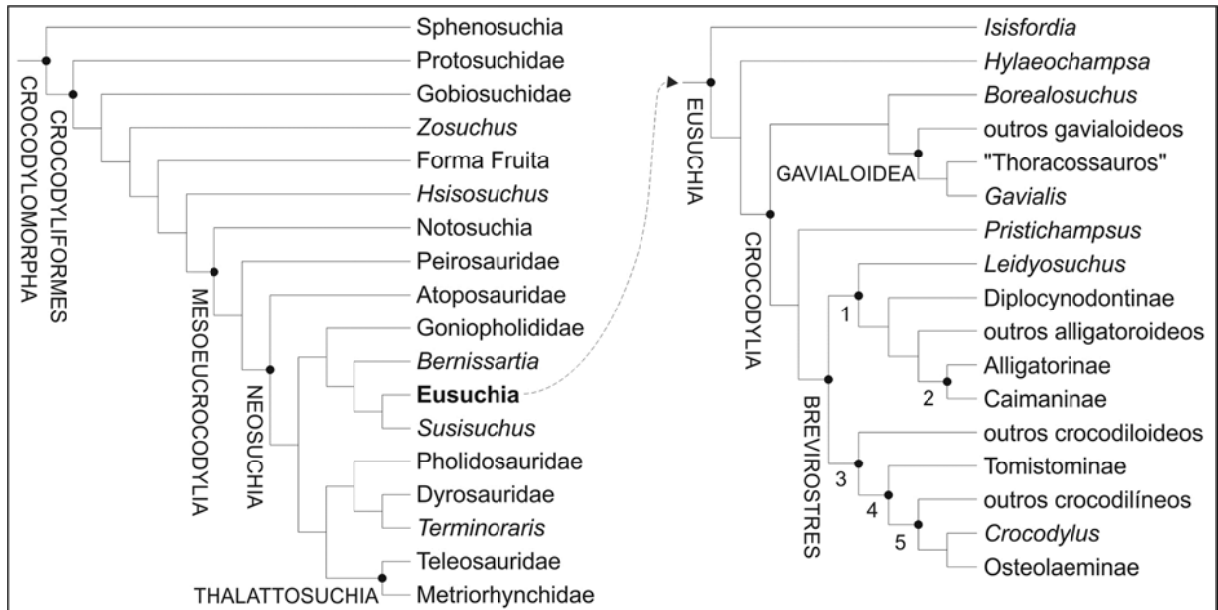


Figura 2 – Compilação da classificação taxonômica dos Crocodyliformes (antigo Crocodylia), segundo resultado de análise cladística. 1, Alligatoidea. 2, Alligatorinae. 3, Crocodyloidea. 4, Crocodylidae. 5, Crocodylinae. Modificado de Fortier & Schultz (2009).

Outro ponto importante a ser levantado diz respeito ao contínuo abandono da utilização de categorias Lineanas para táxons supra-genéricos (e.g., Brochu, 1999, 2003; Brusatte *et al.*, 2010), ou mesmo supra-específicos (e.g., Brochu, 1997b; Vélez-Juarbe *et al.*, 2007; Brochu *et al.*, 2010), principalmente em arcossauros. Assim, termos como Crocodylia fazem então referência a um clado, independente da categoria taxonômica a que pertence. Não cabe aqui discutir a filosofia da Classificação Biológica ou se esta nova utilização é válida ou não, mas apenas mostrar um fato que é percebido ao acompanhar a literatura desde os trabalhos de Clark (1986) Benton & Clark (1988). Apesar disso, alguns trabalhos adaptaram os novos nomes às categorias correspondentes aos nomes utilizados anteriormente. Por exemplo, Sánchez-Villagra *et al.* (2001) e Gasparini *et al.* (2005) apresentaram fósseis atribuídos à Ordem Crocodyliformes.

Apresentaremos, na próxima seção, a proposta mais aceita para a sistemática e classificação empregada para Eusuchia, Crocodylia e subgrupos deste, baseada em análises cladísticas, a qual servirá de base para o presente texto. Do mesmo modo, será apresentada uma tabela com uma proposta de nomes vernáculos para cada táxon, derivados do termo taxonômico.

2. Estado atual da Sistemática de Crocodylia

Huxley (1875) definiu Eusuchia com base em apomorfias (*apomorphy-based*; De Queiroz & Gauthier, 1990, 1992), ou seja, fundamentado em uma ou mais características derivadas (Benton, 2004; Sereno, 2005). Desta forma, todos os táxons que possuíssem as características determinantes de Eusuchia, pertenceriam automaticamente a este grupo. O problema deste tipo de definição é a confusão que é gerada se trabalhos posteriores revelarem, por exemplo, que as apomorfias sejam na verdade homoplásticas (Rowe & Gauthier, 1992; Bryant, 1994; Holtz, 1996). Além disso, torna-se difícil a classificação de fósseis pouco preservados (Brochu, 1997a). Segundo Huxley (1875), Eusuchia seria definido pela posse de coanas internas cercadas pelos pterigoides e vértebras procélicas. Entretanto, Pol *et al.* (2009), identificaram que ambas as características estão presentes fora de Eusuchia. Além disso, os autores demonstraram uma evolução independente das mesmas. Nesse contexto, estas observações tornam instáveis nomes estabelecidos com base apomórfica.

Utilizaremos, neste trabalho, a definição de Eusuchia com base nodal (*node-based*; De Queiroz & Gauthier, 1990, 1992), fundamentada a partir de um nó basal que representa o último ancestral comum entre dois táxons e todos os seus descendentes (Benton, 2004; Sereno, 2005). Segundo Brochu (1999), Eusuchia é definido como o grupo que reúne o ancestral comum entre *Hylaeochampsia vectiana* e Crocodylia, e todos os seus descendentes. Esta espécie tem sido, há bastante tempo, considerada como um membro extremamente primitivo de Eusuchia (Owen, 1874; Huene, 1933; Clark & Norell, 1992), e portanto delimitaria, apesar de subjetivamente, a abrangência taxonômica de Eusuchia. Esta definição é conveniente, uma vez que, independentemente da topologia encontrada como resultado de uma análise cladística, o grupo se manterá estável (Brochu, 1997a).

Como visto anteriormente, o termo Crocodylia (Gmelin, 1789) costumava ser aplicado para o táxon que agrupava “Protosuchia”, “Mesosuchia” e Eusuchia (Buffetaut, 1979; Buffetaut, 1982), mas Clark (1986) e Benton & Clark (1988) o substituíram pelo termo Crocodyliformes (Hay, 1930) e propuseram uma nova definição para Crocodylia, restrita ao Grupo Coronal. Esta nova definição tem sido bastante usada, principalmente nos trabalhos relacionados a Eusuchia (e.g., Brochu, 1997b, c, 1999, 2004; Jouve *et al.*, 2008). Recentemente, Martin & Benton (2008) propuseram o retorno do uso de Crocodylia em sua definição tradicional, baseado no “uso comum”, observando ainda que o uso de Grupos Coronais não torna um táxon mais estável. Em resposta, Brochu *et al.* (2009) discutiram não

apenas a questão do “uso comum”, em que nos últimos anos a definição de *Crocodylia* segundo Clark (1986) e Benton & Clark (1988) é estatisticamente mais usada, como também a questão do uso difundido e amplamente aceito de táxons com definição coronal.

Com base no exposto, utilizaremos neste trabalho a definição de *Crocodylia* proposta por Clark (1986) e Benton & Clark (1988), definido por base nodal, como o grupo que reúne o último ancestral comum das linhagens atuais – *Gavialidae*, *Crocodylidae* e *Alligatoridae* – e todos os seus descendentes. Até o momento, não foi proposta uma categoria *Lineana* para *Crocodylia*, que faz parte da subordem *Eusuchia* e agrupa as três famílias atuais, *Gavialidae*, *Crocodylidae* e *Alligatoridae*.

O que definimos aqui como *Crocodylia* (grupo coronal) já foi por muitas vezes considerado como a família *Crocodylidae* (e.g., Cope, 1875; Kalin, 1955; Romer, 1956), que agrupava três subfamílias, *Gavialinae* (gaviais), *Crocodylinae* (crocodilos) e *Alligatorinae* (aligátors e jacarés), ou mais, dependendo se o autor considerava algumas linhagens fósseis (e.g., Stell, 1973). Entretanto, a classificação mais aceita é a proposta por Woodward (1886), onde a subordem *Eusuchia* possuía três famílias, *Gavialidae*, *Crocodylidae* e *Alligatoridae*. Esta tem sido a classificação mais utilizada e mais difundida.

Assim como ocorrido com *Eusuchia* e *Crocodylia*, as famílias de crocodilianos atuais também passaram por uma nova proposta de definição, baseada em taxonomia filogenética (Brochu, 1997a). Como proposto por Norell *et al.* (1994), *Gavialidae*, *Crocodylidae* e *Alligatoridae* passam a ser grupos coronais (base nodal), definidos pelo ancestral comum das espécies recentes e todos os seus descendentes. Segundo esta definição, táxons extintos de *Crocodylia* poderiam não fazer parte de nenhuma família. Norell *et al.* (1994) usa os táxons superfamiliares *Gavialoidea*, *Crocodyloidea* e *Alligatoroidea*, definindo-os por base estemática (*stem-based*; De Queiroz & Gauthier, 1990, 1992), ou seja, todos os táxons mais próximos de uma linhagem que de outra. Por exemplo, *Alligatoroidea* é definido como todos os táxons mais próximos a *Alligator mississippiensis* que de *Crocodylus niloticus* ou *Gavialis gangeticus* (Brochu, 2003). Desta forma, qualquer espécie que não faz parte do grupo coronal *Alligatoridae*, mas está mais próxima desta que de *Crocodylidae* e *Gavialidae*, será um *Alligatoroidea* (Norell *et al.*, 1994).

Algumas destas definições filogenéticas são dependentes da posição de *Tomistoma schlegelii*, um *Crocodylidae* segundo análises por dados morfológicos (e.g., Brochu, 1999), ou um *Gavialidae* por dados moleculares (e.g., Densmore & White, 1991). A

Figura 3 mostra esta problemática, relacionada à classificação de *Crocodylia*. Por exemplo, *Brevirostris* Zittel, 1890 (*sensu* Brochu, 1997c) é definido como o grupo que reúne o ancestral comum de *Alligatoroidea* e *Crocodyloidea*, e todos os seus descendentes. Através de morfologia (Fig. 3-A), *Brevirostris* é válido, sendo *Tomistoma* um de seus membros. Por outro lado, através da análise molecular (Fig. 3-B), *Brevirostris* será um sinônimo júnior de *Crocodylia*, pois os *Gavialoidea* descenderiam do ancestral comum de *Alligatoroidea* e *Crocodyloidea*. Poucos esforços foram feitos para um melhor entendimento da posição de *Tomistoma*, como pode ser observado em trabalhos recentes (e.g. Brochu 2007; Oaks, 2011).

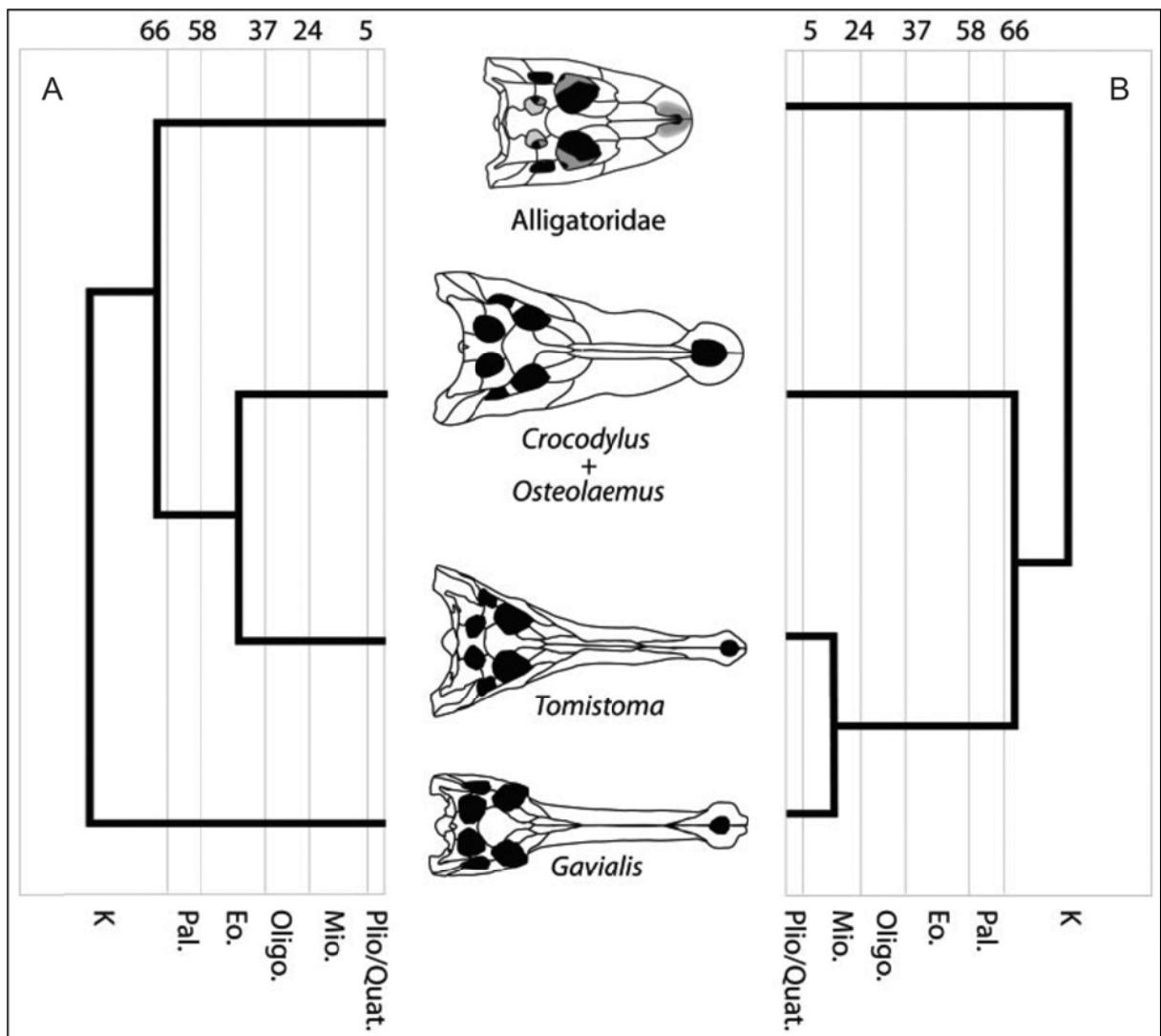


Figura 3 – Relações filogenéticas e tempo de divergência entre os crocodilianos recentes, segundo resultado de análise cladística baseada em morfologia (A) e em dados moleculares (B). Modificado de Brochu (2001).

Desse modo, utilizaremos neste trabalho a classificação filogenética de Crocodylia segundo trabalhos de Benton & Clark (1988), Norell *et al.* (1994), Salisbury & Willis (1996), Brochu (1997b, c, 1999, 2003) e Vélez-Juarbe *et al.* (2007), como apresentado esquematicamente na Figura 4.

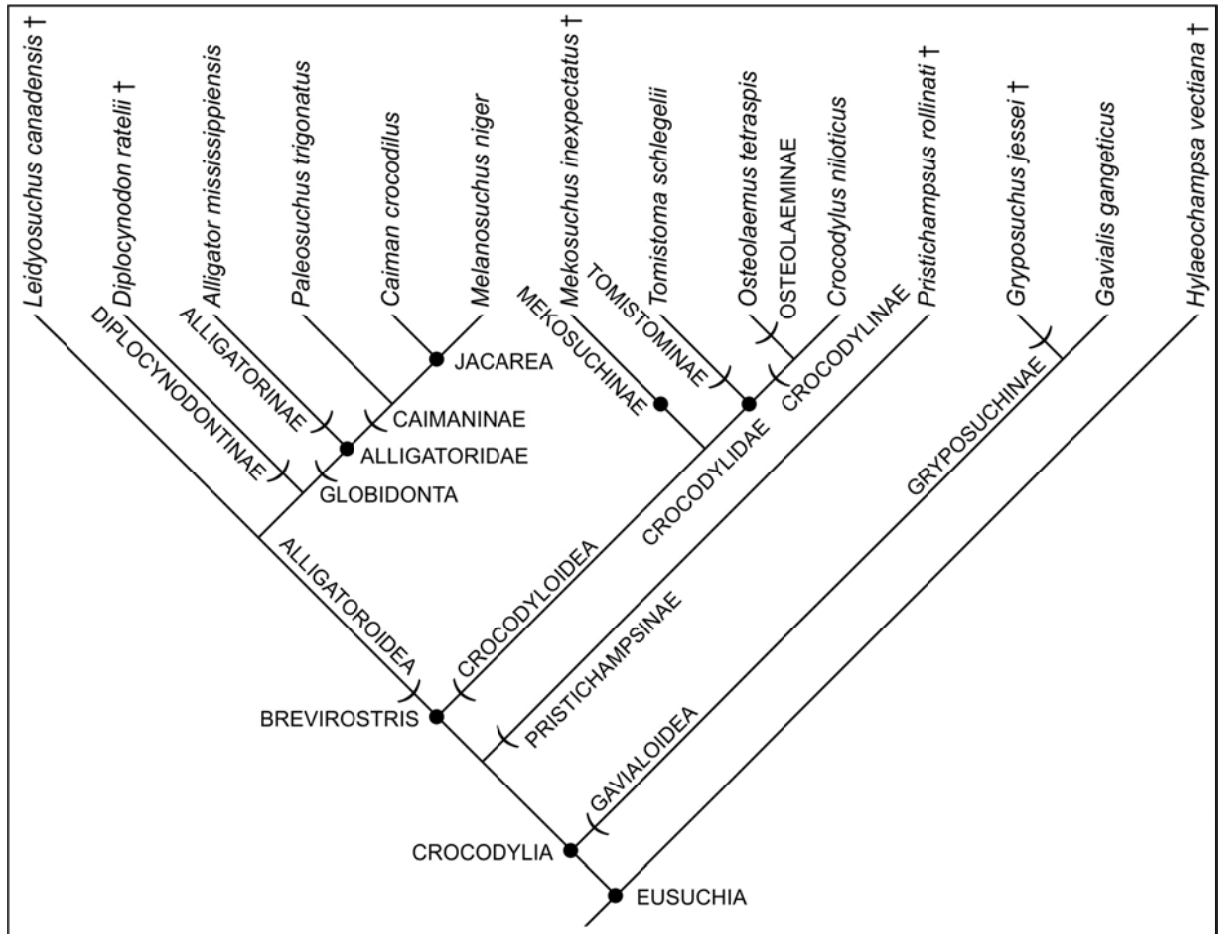


Figura 4 – Esquema da nomenclatura filogenética utilizada para Crocodylia, segundo Norell *et al.* (1994) e Brochu (1999, 2003). Os círculos fechados representam clados com base nodal (*node-based*), enquanto que os arcos abertos representam clados com base estemática (*stem-based*). Modificado de Brochu (1997a, 2000).

A Tabela 1 apresenta a lista dos principais táxons supra-genéricos que serão utilizados frequentemente neste texto, a autoria do táxon e da sua definição filogenética, além do vernáculo que será empregado no texto.

Tabela 1 – Nomenclatura filogenética dos táxons que serão utilizados neste trabalho, segundo Benton & Clark (1988), Norel *et al.* (1994), Salisbury & Willis (1996), Brochu (1997b, c, 1999, 2003), Sereno *et al.* (2001) e Vélez-Juarbe *et al.* (2007). Os espaços antes dos táxons são apenas para indicar a relação entre os agrupamentos, de acordo com a Figura 4.

Táxon	Vernáculo	Autoria do táxon e da definição filogenética
Crocodyliformes	crocodiliforme	Hay, 1930 <i>sensu</i> Benton & Clark, 1988
Mesoeucrocodylia	mesoeucrocodiliano	Whetstone & Whybrow, 1983 <i>sensu</i> Benton & Clark, 1988
Notosuchia	notossúquio	Gasparini, 1971 <i>sensu</i> Sereno <i>et al.</i> , 2001
Neosuchia	neossúquio	Benton & Clark, 1988
Eusuchia	eussúquio	Huxley, 1875 <i>sensu</i> Brochu, 1999
Crocodylia	crocodiliano	Gmelin, 1789 <i>sensu</i> Benton & Clark, 1988
Gavialoidea	gavialoideo	Hay, 1930 <i>sensu</i> Norel <i>et al.</i> , 1994
Gryposuchinae	griposuquíneo	Vélez-Juarbe <i>et al.</i> , 2007
Pristichampsinae	pristicampsíneo	Kuhn, 1968 <i>sensu</i> Brochu, 2003
Brevirostris	brevirostríneo	Zittel 1890, <i>sensu</i> Brochu, 1997c
Crocodyloidea	crocodiloídeo	Fitzinger, 1826 <i>sensu</i> Norel <i>et al.</i> , 1994
Mekosuchinae	mecossuquíneo	Balouet & Buffetaut, 1987, <i>sensu</i> Salisbury & Willis 1996
Crocodylidae	crocodilídeo	Cuvier, 1807, <i>sensu</i> Norell <i>et al.</i> , 1994
Tomistominae	tomistomíneo	Kälin, 1955 <i>sensu</i> Brochu, 1997b
Crocodylinae	crocodilíneo	Cuvier, 1807 <i>sensu</i> Norell <i>et al.</i> , 1994
Osteolaeminae	osteolemíneo	Brochu, 2003
Alligatoidea	aligatoídeo	Gray, 1844 <i>sensu</i> Norel <i>et al.</i> , 1994
Diplocynodontinae	diplocinodontíneo	Brochu, 1999
Globidonta	globitonte	Brochu, 1999
Alligatoridae	aligatórídeo	Gray, 1844 <i>sensu</i> Norel <i>et al.</i> , 1994
Alligatorinae	aligatóríneo	Gray, 1844 <i>sensu</i> Brochu, 1999
Caimaninae	caimaníneo	Brochu, 1999
Jacarea	jacaríneo	Gray, 1844 <i>sensu</i> Brochu, 1999

3. O Registro Fóssil de Crocodylia na América do Sul

Os primeiros trabalhos tratando sobre o registro fóssil de Crocodylia na América do Sul datam do século XIX: Bravard (1858, 1860), Alport (1860), Marsh (1869), Gervais (1876), Burmeister (1885), Cope (1886), Ambrosetti (1887), Scalabrini (1887), Lydekker (1888), Woodward (1888), Barbosa-Rodrigues (1892) e Ameghino (1895). Hoje, a maioria das espécies publicadas por estes autores não é considerada válida (e.g., Bravard, 1858) ou não representa fósseis de Crocodylia, mas de outros grupos de Crocodyliformes. Ainda assim, esses trabalhos foram importantes no sentido de terem sido pioneiros no estudo do grupo no continente, além do valor histórico, por fazerem parte das primeiras pesquisas paleontológicas do Brasil (Riff, 2003).

O século XX foi marcado por dois distintos momentos, quando considerados os estudos dos Crocodylia fósseis sul-americanos. A primeira metade foi marcada

principalmente pelos trabalhos pioneiros de Rovereto (1912), Rusconi (1933, 1934, 1935, 1937) e Simpson (1933a, 1937), seguidos pelo trabalho clássico de Langston (1965), que apresentou os crocodilianos do Mioceno sul-americano para o mundo. O mesmo autor mostrou também que a quase totalidade das espécies de *Crocodylia* fósseis até então descritas, não passavam de sinônimos juniores, de *nomina nuda* ou de *nomina dubia*. A partir de então, diversos trabalhos foram publicados, ainda que esporadicamente, sobre novas formas ou novos registros (e.g., Sill, 1970; Bocquentin-Villanueva & Buffetaut, 1981; Kraus, 1998; Bona, 2007).

Ao se recuperar dados de trabalhos publicados há bastante tempo, depara-se com duas dificuldades principais. A primeira diz respeito à variação da classificação taxonômica sofrida ao longo do tempo. Como exemplo, podemos citar os diversos trabalhos sobre *Crocodylia sensu* Owen (1842), os quais se referem na verdade, segundo a classificação adotada aqui, à *Crocodyliformes*. A segunda dificuldade está relacionada à geocronologia dos pacotes sedimentares em que os fósseis foram encontrados, que sofreu considerável variação de acordo com os novos dados que foram sendo publicados (principalmente de datações absolutas) ou mesmo devido à variação na Coluna Padrão. Por exemplo, a base do Pleistoceno passou de 1,806 M.a. (milhões de anos; Gradstein *et al.*, 2004) para 2,588 M.a. (Ogg *et al.*, 2008).

Esta seção apresenta o Estado da Arte sobre o registro fóssil de *Crocodylia* na América do Sul, discutindo principalmente aspectos taxonômicos, sistemáticos e cronológicos, além de alguns pontos problemáticos relacionados ao estudo dos crocodilianos fósseis, como também breves comentários sobre o registro.

A Figura 5 mostra todas as localidades fossilíferas que foram levantadas na literatura, discutidas no Estado da Arte. Algumas localidades permanecem duvidosas quanto à presença de *Crocodylia*, não resolvidas apenas pela revisão analítica das informações disponíveis na bibliografia consultada.

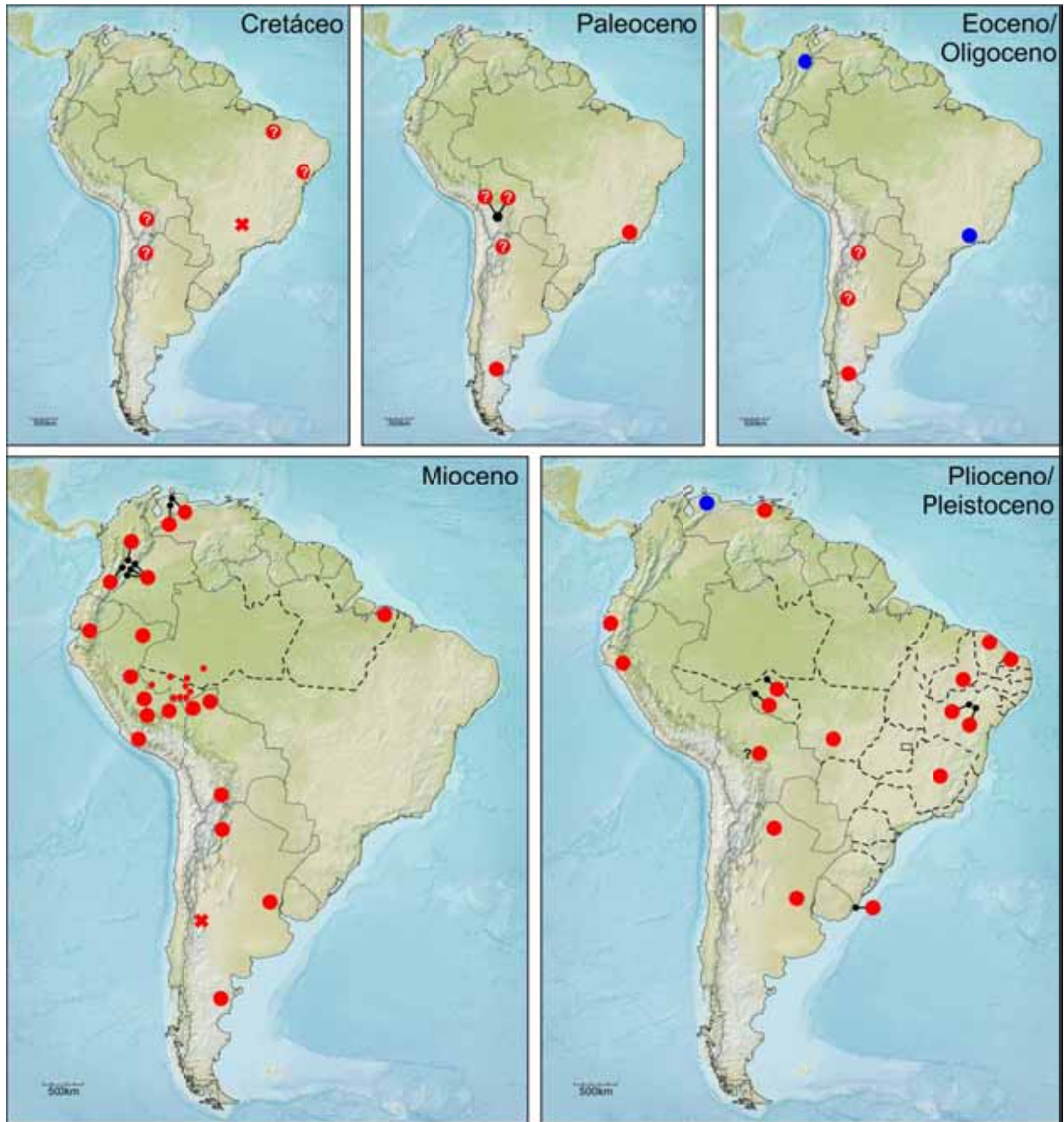


Figura 5 – Nos mapas acima estão indicadas todas as localidades apresentadas e discutidas no texto, ou pelo menos as unidades geológicas correspondentes, quando mais de um registro é encontrado para a mesma. Mapa: CIA The World Factbook, disponível em: <<https://www.cia.gov/library/publications/the-world-factbook>>. Acesso em: 01 julho 2011.

Legenda: ● ou ●, localidade confirmada com registro de Crocodylia;

⊙, localidade com registro indeterminado para Crocodylia;

✖, localidade em que o registro de Crocodylia foi invalidado (segundo Price, 1950);

●, o mesmo que ●, mas a localidade é indicada pelo círculo preto;

⊙, localidade com registro de Crocodylia, mas posição geográfica incerta.

Cretáceo

Os fósseis mais antigos de Crocodylia datam do Campaniano da América do Norte e da Europa, através de registros de Alligatorioidea (Lambe 1907; Williamson 1996; Wu *et al.* 1996; Buscalioni *et al.*, 1997, 1999) e Gavialoidea (Schwimmer, 1986; Brochu, 2004), enquanto os primeiros Crocodyloidea aparecem a partir do Maastrichtiano (Mook, 1941; Puértolas *et al.*, 2011). Segundo Buscalioni *et al.* (2003), os crocodilianos se tornaram mais predominantes na América do Norte e Europa, enquanto sua expansão para a Ásia, América do Sul e África representa um evento de menor escala, formado apenas por espécies estuarinas, como por exemplo *Dolichochochampsia minima* (Cretáceo Inferior, Argentina e Bolívia), e a inexistência de espécies continentais. Salisbury *et al.* (2006) consideram que *Dolichochochampsia minima* tem grande importância na história evolutiva dos crocodilianos. A presença de susisuquídeos no Gondwana (Salisbury *et al.*, 2003a, b; Fortier & Schultz, 2009; Figueiredo & Kellner, 2009), além da espécie australiana descrita por eles (*Isisfordia duncani*), suportaria uma origem gondwânica para o grupo, contra a principal hipótese que sugere uma origem laurásica (e.g., Jackson *et al.*, 1996; Brochu, 1997a, 2001). Entretanto, segundo Buscalioni *et al.* (2001) e Pol *et al.* (2009), a origem de Eusuchia na Laurásia só poderá ser seriamente proposta após serem acessadas as relações filogenéticas de espécies do Gondwana, como *Stomatosuchus inermis* Stromer, 1925, *Brillanceosuchus babouriensis* Michard *et al.*, 1990 e *Dolichochochampsia minima* Gasparini & Buffetaut, 1980.

O registro de crocodilianos no Cretáceo da América do Sul (Fig. 5) é esparso e fragmentário, além de duvidoso, ao contrário do que ocorre na América do Norte e Europa, onde ocorrem os primeiros fósseis do grupo e formas assemelhadas (Brochu, 2003). Esse é o principal motivo para o grupo ter uma possível origem laurásica (e.g., Sill, 1968; Jackson *et al.*, 1996; Brochu, 1997a, 1999, 2001; Buscalioni *et al.*, 2001) em vez de gondwânica (e.g., Salisbury *et al.*, 2006), levando muitos autores a considerar os Crocodylia como “imigrantes” (e.g., Gasparini, 1996). Entretanto, a origem e evolução de Eusuquia não representa um evento simples, mas complexo, e somente com novos fósseis um consenso poderá ser obtido (Fortier & Schultz, 2009; Pol *et al.*, 2009).

O registro sul-americano de Crocodylia para o Cretáceo se resume a táxons inválidos ou de sistemática incerta, datadas do Cretáceo Superior da Argentina e da Bolívia, e do Cretáceo Inferior e Superior do Brasil (de acordo com Gasparini, 1996; Brochu, 2001; Riff, 2003; Fortier & Schultz, 2009).

Formas intimamente relacionadas à origem de Crocodylia já estavam presentes na América do Sul desde o Cretáceo Inferior, como sugerido pela presença de susisuquídeos no nordeste do Brasil: *Susisuchus anatoceps* Salisbury *et al.*, 2003a e *Susisuchus jaguaribensis* Fortier & Schultz, 2009, além de espécimes referidos a *Susisuchus* sp. (Figueiredo & Kellner, 2009, 2011).

Os registros argentino e boliviano são representados por diversos espécimes de uma única espécie, *Dolichochampsia minima* Gasparini & Buffetaut, 1980, provenientes, respectivamente, das formações Yacoraite e El Molino (Fig. 6), unidades geológicas lito e bioestratigraficamente correlacionáveis (Sempere *et al.*, 1997; Palma, 2000), datadas do Maastrichtiano, última idade do Cretáceo Superior (Gasparini & Buffetaut, 1980; Buffetaut, 1987). A espécie – ou de modo geral os Dolichochampsidae – apresenta um pequeno tamanho, e suas principais características são a longirrostria com curta sínfise mandibular (Fig. 6-A), a tuberosidade do basioccipital bastante desenvolvida (Fig. 6-B), e a presença de vértebras procélicas (Fig. 6-C).

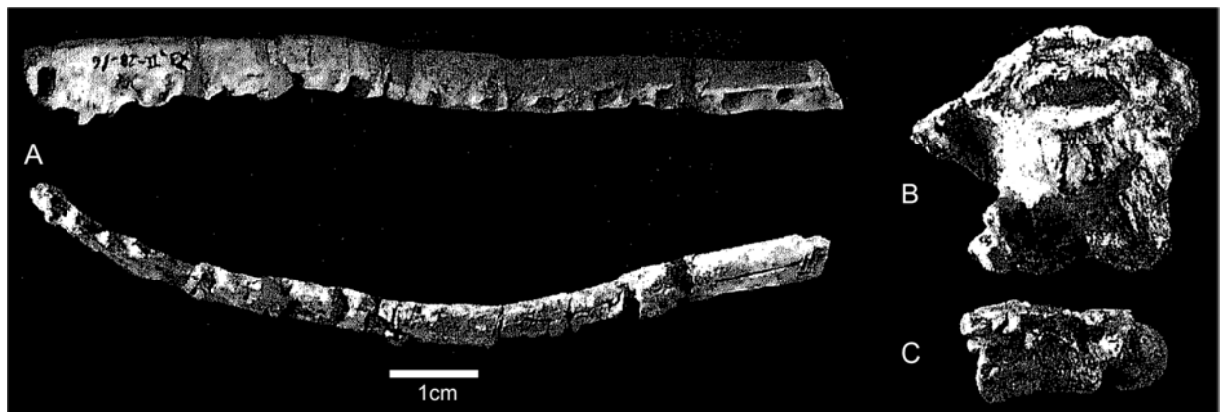


Figura 6 – Holótipo (A) e parte do hipodigma (B e C) de *Dolichochampsia minima* Gasparini & Buffetaut, 1980. A, dentário esquerdo em vista dorsal e lateral. B, basioccipital em vista posterior. C, centro de uma vértebra dorsal em vista lateral esquerda. Modificado de Gasparini & Buffetaut, 1980.

Os primeiros materiais, referentes à série tipo, descritos por Gasparini & Buffetaut (1980), provenientes de três localidades no noroeste argentino (província de Salta; Fig. 5), haviam sido descritos anteriormente em Gasparini (1973), que referiu o material a *Eusuchia* e

tentativamente a Crocodylia. Báez & Gasparini (1977), ao estudar o registro de anfíbios e répteis cenozoicos da América do Sul, também atribuíram o material a Eusuchia, mas já consideravam que se tratava de um grupo bastante especializado e diferente do que já havia sido registrado. Por fim, Gasparini & Buffetaut (1980) descreveram e nomearam formalmente a espécie, criando uma nova e monoespecífica família, Dolichoampsidae. Para Buffetaut (1982), este grupo é único dentro de Eusuchia, representado por formas com adaptações longirrostrinas mais desenvolvidas que em Gavialoidea basais.

Buffetaut (1987) descreve um novo espécime de *Dolichoamps minima*, proveniente da Formação El Molino (sul da Bolívia; Fig. 5), confirmando que a criação da nova família é justificada pelas características únicas da espécie, representando um novo grupo de eussúquios não-crocodilianos. Desde então, a espécie *Dolichoamps minima* não tem sido estudada, como também ainda não foi inserida em um estudo cladístico. Apesar disso, alguns autores fizeram comentários sobre sua taxonomia e filogenia. Norell & Clark (1990) consideram que a espécie, apesar de não a incluindo em uma filogenia, posiciona-se fora de Crocodylia (sendo ainda um eussúquio) por não apresentar hipapófises alongadas nas vértebras cervicais, característica do grupo. Brochu (1997b) considera semelhante as feições mandibulares entre *Dolichoamps minima* e *Listrognathosuchus multidentatus* (Mook, 1930), um Alligatoidea basal, demonstrando a forte relação entre aquela e os Crocodylia. Além disso, a desenvolvida tuberosidade do basioccipital sugere uma condição mais próxima de Gavialoidea, mas ressalta a necessidade de um estudo mais detalhado sobre a espécie. Segundo Buscalioni *et al.* (2001), um melhor entendimento da origem dos Crocodylia depende da posição filogenética de *Dolichoamps minima*. Segundo Brochu (2001), a espécie é possivelmente um eussúquio não-crocodiliano (ver Fig. 4), embora não se saiba se sua posição cai fora de Crocodylia. Já Brochu (2003), considera que suas relações filogenéticas são incertas, além da possibilidade de que a espécie não se trate de fato de um Eusuchia. Essa possibilidade é ressaltada por Pol *et al.* (2009), uma vez que a característica que fez Gasparini & Buffetaut (1980) referirem o material a Eusuchia, a presença de vértebras procélicas, não é mais considerada uma característica única de eussúquios, presente também em espécies fora deste grupo (Norell & Clark, 1990; Salisbury & Frey, 2001).

Sobre a atribuição ao Maastrichtiano feita por Gasparini & Buffetaut (1980) e Buffetaut (1987) para o material de *Dolichoamps minima*, deve-se ao estado do conhecimento quanto a idade das formações Yacoraité e El Molino à época das publicações (e.g., Reyes, 1972; Lencinas & Salfity, 1973; Bonaparte *et al.*, 1977; Muizon *et al.*, 1983).

Estudos mais recentes mostram que essas unidades têm sua distribuição temporal estendendo-se do Maastrichtiano ao Daniano (primeira idade do Período Paleogeno), incluindo seções depositadas durante o limite K-Pg (Gayet *et al.*, 2001; Fink, 2002; Marquillas *et al.*, 2005, 2007; Gonella *et al.*, 2009;). Segundo Gasparini & Buffetaut (1980), o material tipo provém da porção superior da Formação Yacoraite, hoje considerada Daniana (Marquillas 2005, 2007). Entretanto, a localidade onde os materiais foram encontrados, *Quebrada La Escalera*, é considerada como Cretácea, pela presença de pegadas de dinossauros (e.g., Jaillard *et al.*, 1993; Meyer *et al.*, 2001). Parte do material teria vindo de sequencias sedimentares logo abaixo da formação Mealla, unidade tipicamente Paleocênica (Marquillas *et al.*, 2005). Já o material estudado por Buffetaut (1987) carece de detalhamento estratigráfico, sendo informada apenas a localidade, *La Palca*. Entretanto, segundo Gayet *et al.* (2001), esta localidade apresenta seções do membro inferior da Formação El Molino, de idade Maastrichtiana.

É perceptível a falta de controle estratigráfico e geográfico sobre o material de *Dolichochampsia minima*, sendo então mais coerente considerar o registro desta espécie para o Maastrichtiano-Daniano da América do Sul, até que seja feito um estudo mais detalhado. Além disso, é inconclusivo o posicionamento filogenético do grupo e a validade da família, o que torna necessária a realização de uma revisão anatômica da espécie e o estudo das suas relações filogenéticas. De qualquer forma, representa a espécie válida de crocodiliano mais antigo para a América do Sul, além de mostrar que representantes de Eusuchia já estavam presentes desde os últimos momentos do Mesozoico sul-americano.

No Brasil, o registro cretáceo de crocodilianos se restringe a uma única espécie de taxonomia problemática, *Thoracosaurus bahiensis* Marsh, 1869, um dente isolado (Maury, 1925), atribuído ao gênero *Crocodylus* Laurenti, 1768 e uma vértebra procélica atribuída a Eusuquia (Pacheco, 1913), mas, como visto anteriormente, vértebra procélica não é característica exclusiva de Eusuchia (Norell & Clark, 1990; Salisbury & Frey, 2001; Pol *et al.*, 2009).

Marsh (1869), baseado apenas em dentes isolados figurados por Alport (1860; Fig. 7) e outros coletados por Charles Frederik Hartt (1840-1878; Kellner, 1998), descreveu *Thoracosaurus bahiensis*, do Aptiano (Cretáceo Inferior) da Bacia do Recôncavo (Bahia; Fig. 5), como um provável parentesco com os gaviais modernos. Essa última sentença é bastante interessante, uma vez que os toracossauros foram tradicionalmente considerados como

tomistomíneos (e.g., Andrews, 1906; Troxell, 1925; Steel, 1973), mas o estudo através de análises filogenéticas mostra uma proximidade entre os toracossauros e os gaviais (e.g., Brochu, 1997a). Ainda sobre a taxonomia de *T. bahiensis*, Mawson & Woodward (1907) passaram a referir a espécie como *Goniopholis bahiensis*. Segundo Branner (1915), os dentes figurados por Alport (1860) seriam na verdade de um dinossauro. Entretanto, não proveu maiores detalhes que justificassem esta atribuição. Roxo (1936), baseando-se em dentes isolados e uma vértebra procélica, sugeriu que de fato a espécie deva ser considerada como *Thoracosaurus bahiensis* e não *Crocodylus bahiaensis* [sic; *Goniopholis bahiensis*]. Apesar disso, Antunes (1964) e Buffetaut & Taquet (1977a) consideraram muito pouco provável que *Thoracosaurus*, um gênero essencialmente marinho e do Cretáceo Superior, possa estar presente em rochas continentais do Cretáceo Inferior da Bahia. Riff (2003) suspeitou que os materiais referidos a *T. bahiensis* possam se tratar de mais de uma espécie. A espécie continua válida e pertencendo ao gênero *Thoracosaurus*, até que uma nova proposta seja apresentada (Riff, 2003).

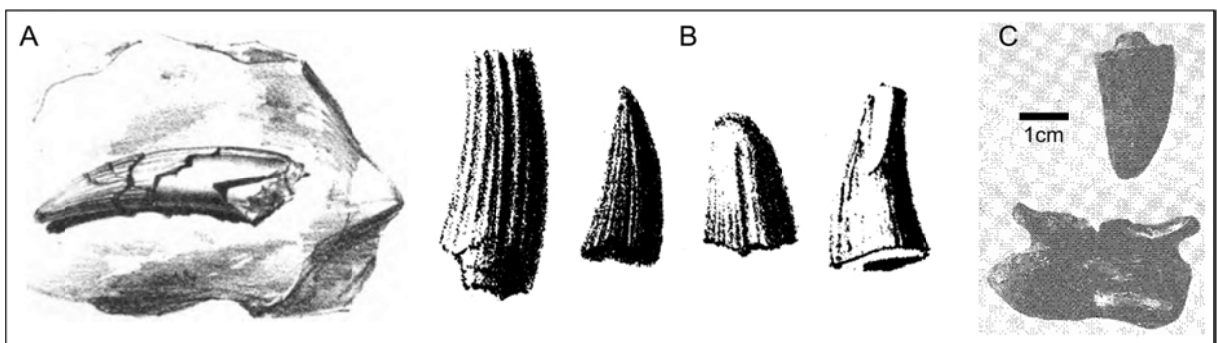


Figura 7 – *Thoracosaurus bahiensis* Marsh, 1869. A e B, dentes figurados por Alport (1860) e posteriormente descritos por Marsh (1869). C, dente e vértebra procélica. Não foram informadas medidas ou escalas para A e B. Modificado de Alport (1960) e Roxo (1936).

A espécie *Crocodylus hartti*, do Aptiano (Cretáceo Inferior) da Bacia do Recôncavo (Bahia; Fig. 5), originalmente descrita por Marsh (1869) e posteriormente atribuída ao gênero *Goniopholis* Owen, 1842 por Mawson & Woodward (1907), foi reestudada por Buffetaut & Taquet (1977a), que passaram a considerá-la como *Sarcosuchus hartti*, um foliodossaurídeo (Fortier *et al.*, 2011). Portanto, não se trata de um crocodiliano. Os materiais atribuídos a esta espécie (Fig. 8) são um fragmento mandibular e outro de um

osteodermo (Mawson & Woodward, 1907), um grande centro vertebral dorsal (figurado em Alport, 1860; identificado por P. Taquet, comunicação pessoal em Campos & Kellner, 1991) e dentes isolados de grandes dimensões (Alport, 1860; Marsh, 1869). A espécie é considerada válida (Buffetaut & Taquet, 1977a, b), mas carece de materiais mais completos para uma diagnose mais detalhada, principalmente por se tratar de uma forma congênica – ou coespecífica (Buffetaut & Taquet, 1977a) – de *Sarcosuchus imperator* (Broin & Taquet, 1966), que se tornou muito famoso após a publicação de Sereno *et al.* (2001) do espécime conhecido como *SuperCroc*.

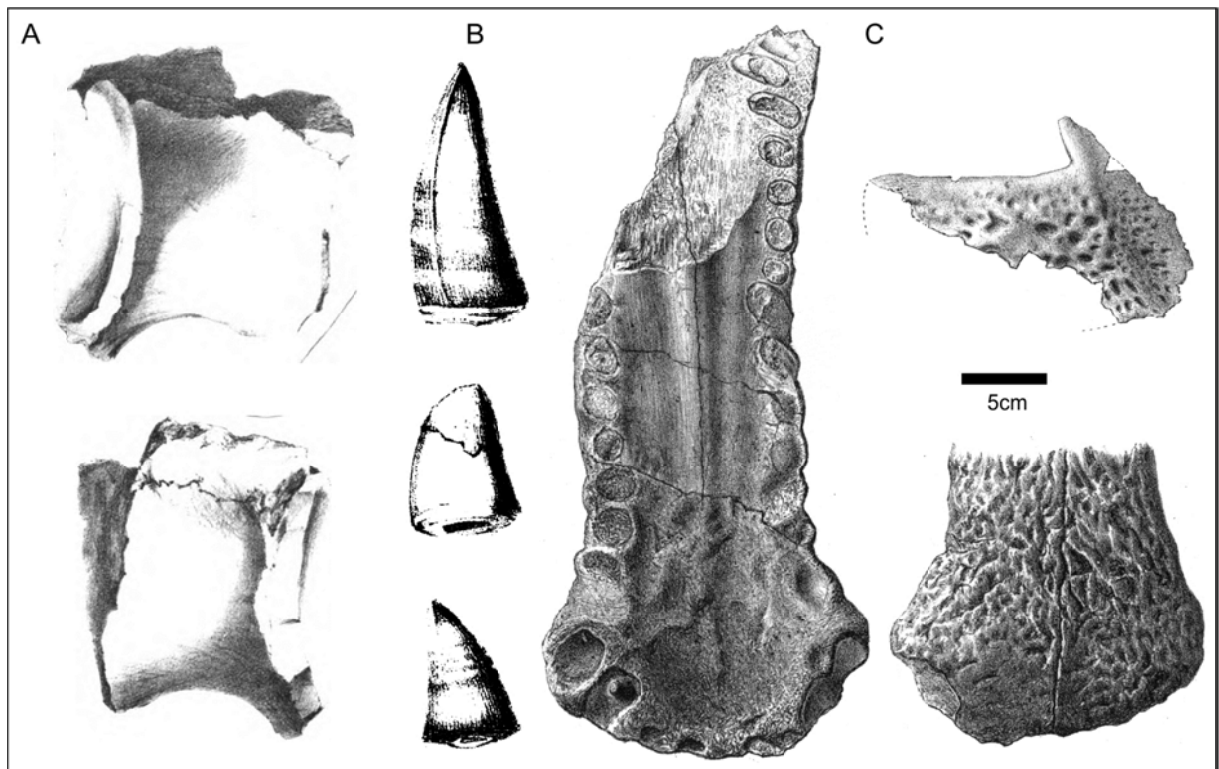


Figura 8 – *Sarcosuchus hartti*. A, vértebra dorsal e B, dentes de *Crocodylus hartti*, segundo Marsh (1869). C, fragmento mandibular (em vista dorsal e ventral) e fragmento de osteodermo dorsal, atribuídos a *Goniopholis hartti* (Marsh, 1869) por Mawson & Woodward (1907). Não foram informadas medidas ou escalas para A e B. Modificado de Alport (1960) e Mawson & Woodward (1907).

Pacheco (1913) referiu uma vértebra procélica (Fig. 9) proveniente da Bacia Bauru (Cretáceo Inferior; Fig. 5), a Eusuchia, mas não prosseguiu na taxonomia. Apesar de

este autor ter apenas atribuído a vértebra à Eusuchia, Huene (1929) citou que Pacheco identificou o material como *Thoracosaurus bahiensis*, enquanto Rego (1935) citou que o autor identificou o material como pertencente ao gênero *Thoracosaurus*. É evidente que houve um engano de leitura do texto de Pacheco. Huene (1929) referiu a vértebra a *Titanosaurus cf. australis* Lydekker, 1893 (sinônimo sênior de *Neuquensaurus australis*; Powell, 1992), um titanossauro bastante derivado e um dos menores saurópodes conhecidos (Otero, 2010). Baseado nisso e no fato de que alguns dentes encontrados na mesma unidade e atribuídos por Ameghino, no ano de 1909 (em correspondência para Ihering; Torcelli, 1913), a *Proalligator australis* (Bravard, 1858) Burmeister, 1885 (sinônimo júnior da espécie vivente *Caiman latirostris* Daudin, 1802; Gasparini, 1973), na verdade seriam de goniofolídeos (Ihering, 1911; Roxo, 1937), um grupo de neossúquios (Schwarz, 2002), Price (1950) afirmou que não há nenhum Eusuchia na Bacia Bauru.

Através de uma simples comparação do material de Pacheco (1913) com outras vértebras de saurópodes (Salgado, 1997; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Rogers & Wilson, 2005) é possível verificar que se trata de uma vértebra procélica de titanossauro e não de Eusuchia. Além disso, vértebras procélicas não aparecem apenas neste grupo de Crocodyliformes (e.g., Pol *et al.*, 2009). O mesmo é válido para a vértebra procélica referida por Roxo (1936) a *T. bahiensis*, característica que possivelmente levou o autor a reclassificar a espécie ao gênero proposto por Marsh (1869), após ter sido reclassificada como *Goniopholis bahiensis* por Mawson & Woodward (1907), gênero que apresenta vértebras anficélicas (Schwarz, 2002).

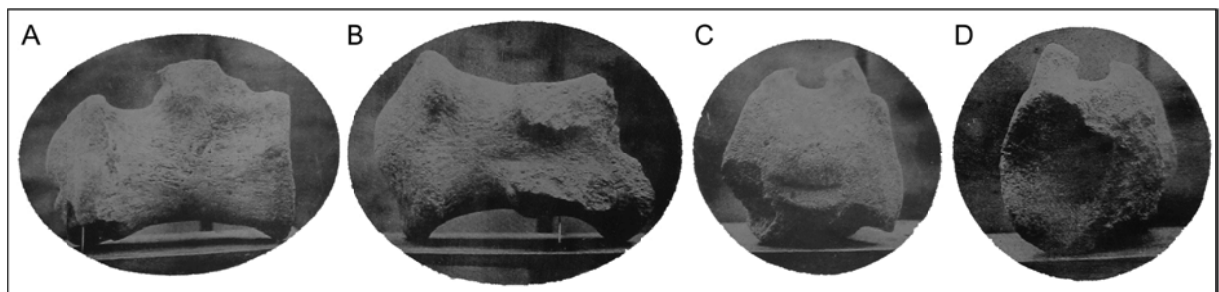


Figura 9 – Vértebra procélica atribuída a *Thoracosaurus bahiensis* Marsh, 1869, por Pacheco (1913), mas considerada como de um titanossauro por Huene (1929). Vértebra em vista lateral direita (A), dorsal (B), posterior (C) e anterior (D). Não foram informadas medidas ou escalas para A e B. Modificado de Pacheco (1913).

Por fim, Maury (1925) descreveu (mas não figurou) um dente isolado e o atribuiu a “*Crocodylus* (?) sp. indet.”, para a localidade Pirapemas (Maranhão). A autora propôs uma idade Mio-Pliocênica para os sedimentos, baseando-se no trabalho de Branner (1919) sobre a geologia da região. Entretanto, atualmente a localidade Pirapemas é considerada pertencente à Formação Itapecuru (Bacia da Parnaíba), de idade cretácea (Aptiano-Albiano; Pedrão *et al.*, 1993; Gonçalves & Carvalho, 1996; Rosseti *et al.*, 2001). Báez & Gasparini (1977, 1979) consideraram o registro duvidoso, informando que não há registro fóssil do gênero *Crocodylus* para a América do Sul. De fato, a descrição presente em Maury (1925) é bastante vaga. O dente em questão poderia pertencer a qualquer neossúquio e, além disso, o gênero *Crocodylus* tem seu registro apenas a partir do Mioceno (Brochu, 2000). Em resumo, não pode ser descartada a possibilidade da presença de um *Crocodylia* na Formação Itapecuru, assim como também não pode ser confirmada.

O registro cretáceo de *Crocodylia* na América do Sul é marcado por problemas taxonômicos e geológicos. A atribuição de materiais a Eusuchia, com base apenas na presença de vértebras procélicas, mostra-se inapropriada, pelo fato das mesmas não serem exclusivas do grupo, como considerado anteriormente (e.g., Pol *et al.*, 2009). A possibilidade de um *Crocodylia* – ou pelo menos uma forma filogeneticamente próxima – na Bacia do Recôncavo, através do registro de *Thoracosuchus bahiensis*, é problemática, uma vez que a região era árida durante o Cretáceo (Scotese, 2001; Carvalho *et al.*, 2010) para um grupo com comportamento essencialmente semiaquático (Brochu, 2003) e com necessidades climáticas específicas (Markwick, 1998). De outra parte, a falta de controle estratigráfico (e.g., quanto ao registro de *Dolichochoampsia minima*, na Argentina) dificulta a determinação temporal de alguns registros. Este somatório de circunstâncias impede a confirmação da presença de *Crocodylia* para a América do Sul durante o Cretáceo - embora isto seja algo esperado, devido ao registro paleocênico relativamente abundante - até que novos materiais sejam encontrados e que os registros já propostos sejam revisados.

Paleoceno

Independente se os *Crocodylia* tem uma origem laurásica (e.g., Brochu, 1999) ou gondwânica (e.g., Salisbury *et al.*, 2006), o grupo se estabilizou na América do Sul durante o

Paleoceno, com os registros mais antigos de formas inquestionavelmente crocodilianas. Não há registro de eussúquios não-crocodilianos durante esta Época. Alguns registros atribuídos ao Paleoceno são representados apenas por elementos isolados e fragmentados, constituídos principalmente por dentes, muitas vezes não identificáveis, enquanto que duas espécies foram formalmente publicadas e ainda continuam válidas (Báez & Gasparini, 1977, 1979; Brochu, 2010, 2011).

Um registro tradicionalmente considerado como paleocênico, *Notocaiman stromeri*, proveniente da Formação Rio Chico, será discutido com os demais registros do Eoceno, devido a novas propostas de datação desta unidade (e.g., Gelfo *et al.*, 2009). Todos os registros paleocênicos de Crocodyliformes na América do Sul são de caimaníneos ou indetermináveis, provenientes da Argentina (Formação Maíz Gordo e Salamanca), Bolívia (Formação Cayara e Santa Lúcia) e Brasil (Bacia de Itaboraí).

O registro mais ao norte da Argentina é proveniente da Formação Maíz Gordo (Província de Jujuy; Fig. 5). Esta unidade geológica já foi considerada por alguns autores como transicional entre o Paleoceno-Eoceno (e.g., Papa, 1999; Quattrocchio & Papa, 2000), entretanto, estudos mais recentes e mais amplamente aceitos apontam que seus sedimentos são apenas paleocênicos (e.g., Pascual *et al.*, 1981, Volkheimer *et al.*, 1984; Marshall *et al.*, 1997; Quattrocchio *et al.*, 1997; Petrulevičius, 2001; Matheos & Papa, 2003). O material proveniente da Formação Maíz Gordo trata-se de uma placa dérmica isolada, com a ornamentação típica encontrada entre os crocodiliformes (Báez & Gasparini, 1977; Gasparini, 1981). Apesar do material não permitir uma identificação precisa entre Crocodylia ou outro grupo de Crocodyliformes, é importante pelo fato de representar a possibilidade de um registro de crocodiliano em uma faixa climática árida (Scotese, 2001), o que não representa a condição ótima para o grupo (Markwick, 1998).

Os demais registros argentinos são provenientes da Formação Salamanca, Província de Chubut (Fig. 5). Os primeiros registros encontrados foram apresentados por Kuhn (1933) e D'Erasmus (1934), através de numerosos fragmentos ósseos e dentes. O primeiro autor referiu os fósseis a algumas espécies do hemisfério norte, sendo elas cf. *Bottosaurus* Agassiz, 1849, cf. *Hollops* Cope, 1869 (sinônimo júnior de *Thoracosaurus*) e cf. *Leidyosuchus* Lambe, 1907. Simpson (1937) e Gasparini & Báez (1975) consideraram todos esses materiais como Crocodyliformes indeterminados, enquanto que Gasparini (1973), ao

apresentar novos registros para esta unidade, considera todos estes registros como *Eusuchia* indeterminados.

Os registros mais antigos de *Crocodylia* para a América do Sul são as espécies *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 e *Eocaiman palaeocenicus* Bona, 2007, ambas provenientes do Membro Hansen da Formação Salamanca, na Patagônia argentina (Fig. 5), coletadas nos estratos sedimentares conhecidos como *Banco Negro Inferior* (BNI; Andreis *et al.*, 1975), este correlacionado com a Idade Mamífero (SALMA, *South American Land Mammal Age*) Peligrense (Bonaparte *et al.*, 1993). O BNI tem sido tradicionalmente atribuído ao Daniano (Paleoceno Inferior; Andreis *et al.*, 1975; Marshall *et al.*, 1997; Bertels, 1975; Iglesias *et al.*, 2007). Mais recentemente, esta idade estratigráfica tem sido revisada, assim como a da correspondente Idade Mamífero, sendo então atribuída à base do Selandiano (Paleoceno Médio; Gelfo *et al.*, 2009), baseada nas localidades de Punta Peligro. Entretanto, o BNI nas localidades Las Violetas (*Necrosuchus ionensis*; Simpson, 1937) e El Gauchito (*Eocaiman paleocenicus*; Bona *et al.*, 1998; Bona, 2007) foi correlacionado ao topo do Daniano (Luterbacher *et al.*, 2004), demonstrando a sua assincronia (Somoza *et al.*, 1995) e, conseqüentemente, da Idade Mamífero Peligrense. De qualquer forma, estes registros são os mais antigos da América do Sul.

Necrosuchus ionensis foi descrito por Simpson (1937) baseado em um dentário direito (Fig. 10-A) e vários elementos pós-cranianos de um único indivíduo, coletado em Malaspina, Província de Chubut, Argentina. O autor apenas figurou o dentário, uma vez que o pós-crânio ainda não estava preparado. A espécie foi atribuída à *Crocodylidae*, dentro da subfamília *Leidyosuchinae* Nopcsa, 1928, grupo que agruparia *Leidyosuchus* e outras espécies, mas foi invalidado por parafiletismo (Brochu, 1997b). Este seria o único registro pré-miocênico de um crocodilídeo - e o mais austral - para a América do Sul (Báez & Gasparini, 1977; Gasparini, 1981). Entretanto, Langston (1965), ao analisar o dentário do espécime tipo, determinou que não haveria semelhança entre *Necrosuchus* e *Leidyosuchus*, ainda que mantendo a atribuição a *Crocodylidae*.

Brochu (1997b), ao revisar o gênero *Leidyosuchus*, identificou outros elementos cranianos no material tipo da espécie (Fig. 10-B), que não haviam sido sequer citados por Simpson (1937). Como conclusão, identificou afinidades entre *Necrosuchus ionensis* e os caimans, mas não fez uma análise mais detalhada. Brochu (2010) considerou a espécie apenas como um caimaníneo, nesta publicação que precedeu a redescrição completa do material que

viria a fazer posteriormente. Brochu (2011) realizou então uma descrição detalhada de *N. ionensis*, incluindo elementos já descritos por Simpson (1937), além de realizar uma análise filogenética. Como resultado, *Necrosuchus ionensis* seria um caimaníneo basal, mas seu posicionamento dentro do grupo é instável, problema passível de ser resolvido com novos materiais.

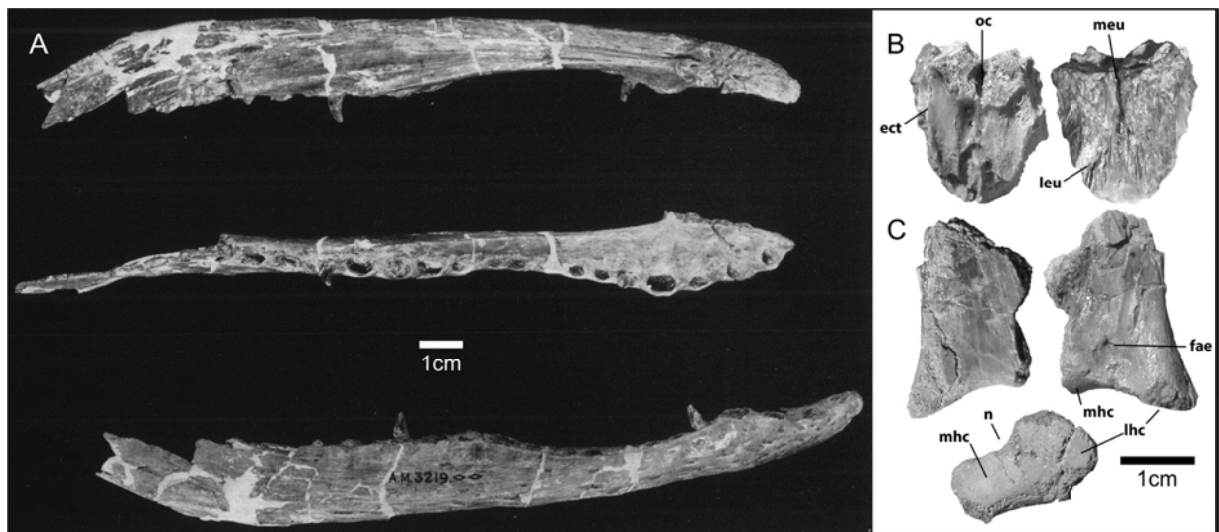


Figura 10 – *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937. A, dentário direito do holótipo, em vistas medial, dorsal e lateral. B, basioccipital e quadrado direito do holótipo. B, basioccipital em vistas posterior e anterior, mostrando o longo e delgado processo descendente do exoccipital. C, quadrado direito em vistas ventral, dorsal e condilar. Em vista dorsal, é visível o forame aéreo. Modificado de Simpson (1937) e Brochu (2011).

As características que definem *Necrosuchus ionensis* como um caimaníneo são a presença de um longo e delgado processo descendente do exoccipital e a presença, no quadrado, do forame aéreo em posição dorsal. Segundo Gasparini (1996), novas coletas na Formação Salamanco recuperaram fragmentos de uma mandíbula semelhante à de *Necrosuchus*. Entretanto, a autora não figurou este material e não se tem achado nenhuma informação posterior sobre este material na literatura.

Eocaiman palaeocenicus é a segunda espécie deste gênero, que por muito tempo permaneceu monoespecífica, desde a publicação de *Eocaiman cavernensis* (Eoceno da Argentina), por Simpson (1933). Este autor considerou o gênero muito semelhante a

Allognathosuchus Mook, 1921a, um aligadorídeo norte-americano. O gênero *Eocaiman* teve seu *status* questionado por Kalin (1955), que o considerava um possível sinônimo de *Caiman*, mas Langston (1965) confirmou que se tratavam de espécies distintas. A validade do gênero foi confirmada por Brochu (1997a, b, 1999), quando demonstrou, através de uma análise cladística, a distinção destas espécies e o posicionamento de *Eocaiman* como o caimaníneo mais basal. Essa hipótese tem sido confirmada em vários trabalhos posteriores (e.g. Bona 2007; Brochu 1999, 2004). *Eocaiman palaeocenicus*, descrito por Bona (2007) também para a Formação Salamanca, coletado próximo a Cerro Hansen (Província de Chubut), é representado apenas por fragmentos mandibulares (Fig. 11), mas os elementos preservados foram suficientes para diagnosticar a nova espécie, além de agrupar as duas espécies do gênero em uma análise filogenética, comprovando a monofilia do grupo. Este é o registro mais antigo para o gênero *Eocaiman*, que se apresenta distribuído até o Mioceno Médio (La Venta; Langston, 1965).

Outros registros paleocênicos, bastante fragmentários, foram tentativamente atribuídos à *Eocaiman*, todos da Formação Salamanca. Dentes posteriores e um fragmento maxilar com dentes foram achados em Punta Peligro (Província de Chubut) e considerados indetermináveis, apesar da semelhança observada com *Eocaiman* (Gasparini & Báez, 1975). Gasparini (1981) atribuiu à *Eocaiman* outro fragmento de maxilar com dentes, proveniente de Zanjón de Lema (Província de Chubut), sendo este por algum tempo o registro mais antigo de Alligatoridae para a América do Sul (Gasparini, 1981), uma vez que *Necrosuchus ionensis* ainda era considerado um Crocodylidae. Gasparini (1981) registrou também a presença de maxilares com dentes de um “aligatórido” em outra localidade desta formação. Segundo a autora, o material seria semelhante à *Eocaiman*, apesar desta associação não poder ser comprovada apenas com o fragmento encontrado. Um registro interessante foi feito por Pascual & Ortiz-Jaureguizar (1991) para o “Banco Negro Inferior” de Punta Peligro. Os autores registraram, para a Formação Salamanca, tanto *Eocaiman* sp., como também cf. *Allognathosuchus* sp. A relação próxima entre *Eocaiman* e *Allognathosuchus* já tinha sido apontada por Simpson (1933a), mas rejeitada por Langston (1965). Pascual & Jaureguizar (1991) não figuraram o material ou o descreveram, impossibilitando a confirmação de que este seria o primeiro registro de Alligatorinae para a América do Sul. Bonaparte *et al.* (1993) atribuiu à cf. *Caiman* sp. um fragmento mandibular e outros materiais provenientes de Punta Peligro. Os registros feitos por Gasparini (1981) para *Eocaiman* e o registro de Bonaparte *et al.* (1993) foram posteriormente atribuídos a *Eocaiman palaeocenicus* por Bona (2007).

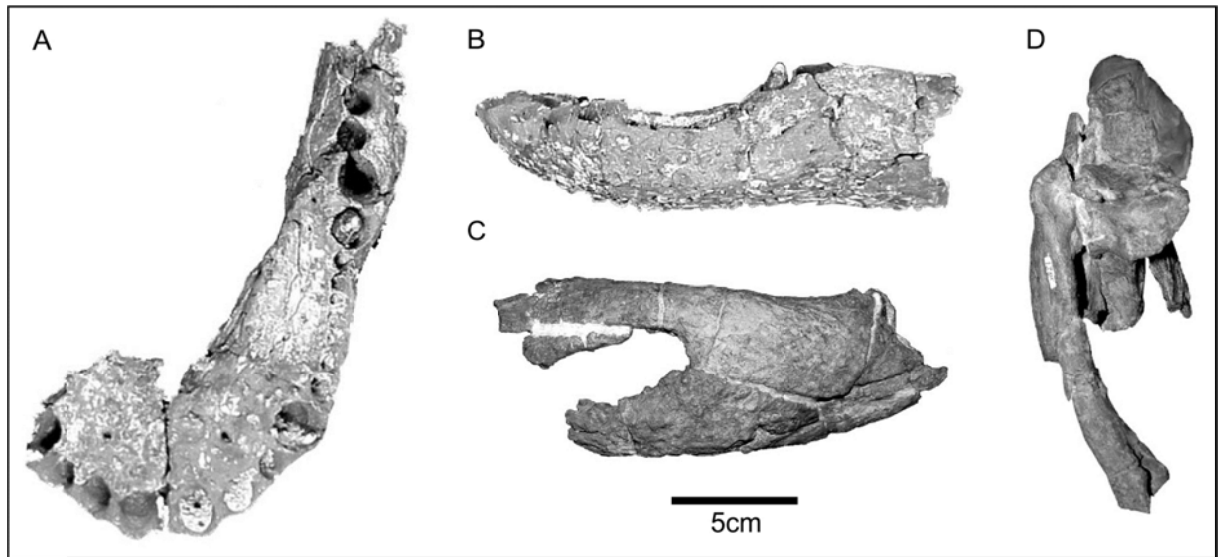


Figura 11 – *Eocaiman palaeocenicus* Bona, 2007. A, fragmento distal de mandíbula em vista dorsal. B, o mesmo em vista lateral esquerda. C, fragmento posterior de hemimandíbula esquerda, em vista lateral. D, fragmento proximal de hemimandíbula direita, em vista dorsal. Modificado de Bona, 2007.

A Bolívia apresenta apenas alguns registros indetermináveis, mas importantes do ponto de vista paleoclimático, caso se confirmem a presença de crocodilianos. Marshall & Sempere (1991) registraram, mas não figuraram, a presença de “dentes de crocodilos” para a localidade Vila Apacheta (município de Challapata, Departamento de Oruro), e “restos de crocodilos” para a localidade La Cabaña (município de Cochabamba, Departamento de Cochabamba), em sedimentos atribuídos à Formação Cayara (Bolívia; Figura 5) Até recentemente esta unidade era considerada como pertencente à Idade Mamífero Casamayorense (Marshall & Sempere, 1991), o que representa o Eoceno Superior (Gelfo et al., 2009). Isso levou alguns autores a considerarem a presença de crocodilianos para o Eoceno da Bolívia (e.g., Riff et al., 2010). Entretanto, datações absolutas mostram que a unidade pertence ao Paleoceno Superior, sem uma Idade Mamífero especificada (Marshall et al., 1997; Sempere et al., 1997).

Broin (1991) registrou, sem figurar, a presença de “crocodilos” para duas localidades (Vila Vila e *Turtle cemetery*) na região de Tiupampa, Bolívia (Província de Cochabamba), onde afloram sedimentos atribuídos à Formação Santa Lúcia (Gayet et al., 1991; Muizon 1991). A idade da Formação Santa Lúcia, e da correspondente Idade Mamífero

Tiupampense, tem sido bastante discutida e constantemente revisada. A unidade foi inicialmente considerada como Cretáceo Superior (Marshall *et al.*, 1983; Muizon *et al.*, 1983), Paleoceno Inferior (Ortiz-Jaureguizar & Pascual, 1989; Bonaparte *et al.*, 1993; Muizon & Brito, 1993), Paleoceno Médio-Superior (Marshall *et al.*, 1997; Sempere *et al.*, 1997), e finalmente Paleoceno Inferior (base do Daniano; Muizon 1998; Muizon & Cifelli, 2000), sendo recentemente confirmada por Gelfo *et al.* (2009). Não há registros confirmados de *Crocodylia* para a Formação Santa Lúcia, entretanto já foi registrada a presença de um *Dyrosauridae* (crocodiliforme marinho) e um *Sebecidae* (crocodiliforme terrestre) para esta unidade (Buffetaut, 1991).

Apesar de não ser possível confirmar a presença de *Crocodylia* para o Eoceno da Bolívia, devido à presença apenas de dentes ou fragmentos indetermináveis, este registro é de qualquer forma interessante, por representar mais uma possibilidade da presença de um crocodiliano em uma faixa climática árida (Scotese, 2001), o que não representa a condição ótima para o grupo (Markwick, 1998).

Os últimos registros paleocênicos de *Crocodylia* provêm da Bacia de São José de Itaboraí (Rio de Janeiro, Brasil), Idade Mamífero (SALMA) Itaboraiense, considerada como Paleoceno Superior (Marshall, 1985; Bonaparte *et al.*, 1993; Flynn & Swisher, 1995; Pascual & Ortiz-Jaureguizar 2007; Bergqvist *et al.*, 2008). Devido à inexistência de datações absolutas, a cronologia da Idade Itaboraiense tem sido feita apenas por inferências indiretas. Recentemente, Gelfo *et al.* (2009) propuseram uma idade Eoceno Inferior para a bacia e a correspondente SALMA, considerando que, apesar de uma idade Eoceno Inferior não poder ser totalmente confirmada, não há evidências para comprovar uma idade Paleoceno. Apesar disso, trataremos o registro desta bacia como paleocênica, sendo esta a proposta mais aceita para esta bacia.

Em uma publicação do American Museum of Natural History (AMNH) sobre fósseis de moluscos terrestres de Bacia de Itaboraí, Maury (1935) comentou sobre uma fotografia enviada pelo então Diretor do Serviço Geológico do Brasil (DNPM), Dr. Euzébio de Oliveira, que mostra uma mandíbula de um “crocodiliano”. A foto foi levada para ser identificada pelo Dr. Charles C. Mook (AMNH), que identificou o material como pertencente à *Jacaretinga* cf *J. latirostris*, sinônimo júnior de *Caiman latirostris*. A autora, porém, não figurou o material em sua publicação, e o material ou mesmo a foto não foram encontrados posteriormente durante as visitas realizadas pelo autor do presente trabalho ao AMNH e ao

DNPM. A semelhança com um *Caiman* sugere um estreito relacionamento com os Caimaninae, o que não é de se espantar, uma vez que o grupo já existia na América do Sul durante o Paleoceno (Simpson, 1937; Gasparini, 1973) e, como será visto a seguir, na própria Bacia de Itaboraí.

Paula Couto (1970), em um trabalho sobre os vertebrados fósseis do Cenozoico Brasileiro, registrou a presença de um Alligatoridae para a Bacia de São Jose de Itaboraí, identificando, porém, o material apenas como “Um caiman”. Este registro tem sido citado diversas vezes na literatura, principalmente em revisões sobre a fauna cenozoica de répteis da América do Sul (e.g., Báez & Gasparini, 1977; Gasparini, 1996; Hsiou & Fortier, 2007).

Somente 40 anos depois da publicação de Paula Couto, Pinheiro *et al.* (2010) realizaram uma descrição preliminar do material, além de uma análise filogenética, concluindo que o material, formado por três dentários esquerdos incompletos de pequenas dimensões e um dente isolado (Fig. 11), é possivelmente uma nova espécie do gênero *Eocaiman*. Seria a terceira espécie do gênero e a segunda do Paleoceno, ou a segunda do Eoceno (se a Bacia for eocênica). De qualquer forma, é o crocodiliano mais antigo do Brasil (desconsiderando as possíveis formas cretáceas).

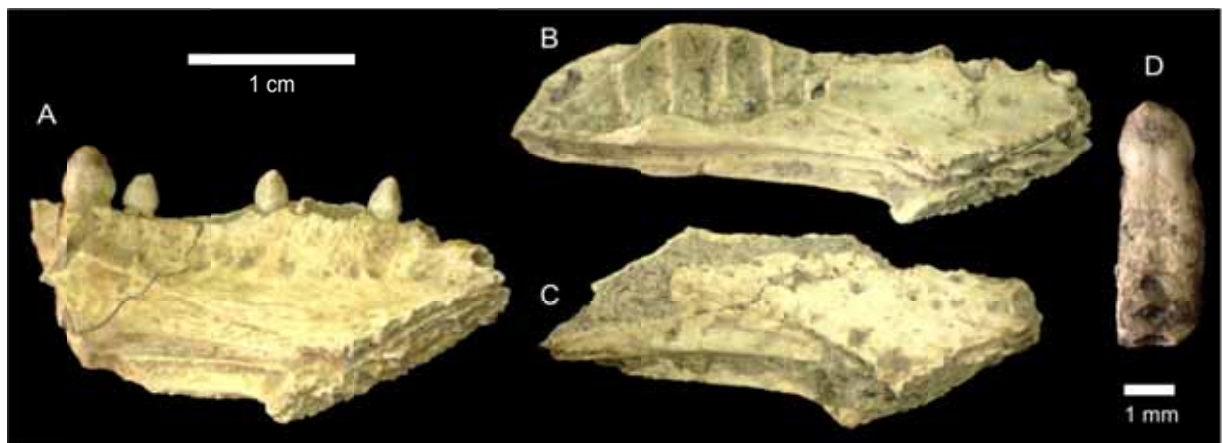


Figura 12 – Fósseis identificados como “Um caiman” por Paula Couto (1970), e uma nova espécie de *Eocaiman* por Pinheiro *et al.* (2010). A, B e C, fragmentos distais de três dentários esquerdos. D, dente isolado associado. Fotos do autor (D.C.F.).

O Paleoceno representa um momento importante para a história evolutiva dos crocodilianos sul-americanos, uma vez que o principal grupo dominante atualmente - e também em determinados momentos no passado geológico (e.g., Mioceno; Riff *et al.*, 2010) - os Caimaninae, tem sua origem na América do Sul por volta do início do Paleoceno (ou últimos momentos do Cretáceo), continente onde se tornariam endêmicos por praticamente toda sua história evolutiva (Brochu, 1999, 2010, 2011). Considerando que o grupo se originou a partir de um ancestral aligatorioideo na América do Norte, de alguma forma os Caimaninae conseguiram transpor a barreira climática entre os dois continentes, formada por regiões áridas intercalando regiões tropicais (Scotese, 2001). Há outros registros conhecidos de transposição de barreiras geográficas pelos Crocodylia (e.g., Brochu *et al.*, 2007; Vélez-Juarbe *et al.*, 2007). Portanto, não há razões conhecidas para que os Crocodyloidea e Gavialoidea da América do Norte não tenham também migrado para a América do Sul antes do Mioceno. A possibilidade da transposição de uma barreira climática pelos caimaníneos pode ser corroborada pela presença de um *Eocaiman* na Bacia de São José de Itaboraí, que durante o Paleoceno estava em uma faixa de clima árido (Scotese, 2001), indicado pelo registro geológico da bacia (Bergqvist *et al.*, 2008). Os demais registros, *Necrosuchus ionensis* e *Eocaiman palaeocenicus*, provém de áreas quentes e úmidas (Scotese, 2001). Entretanto, é importante levar em consideração o registro escasso de crocodilianos durante todo o Paleogeno (Brochu, 1999, 2010, 2011). Novos registros são então necessários para uma melhor elucidação de como os Caimaninae surgiram e se diversificaram na América do Sul, bem como para entender a história biogeográfica dos Crocodylidae e Gavialidae a partir do Neogeno.

Eoceno

Assim como no Paleoceno, todos os registros confirmados de Crocodylia para o Eoceno da América do Sul são de Caimaninae. Isto se deve ao fato de que membros de Crocodyloidea e Gavialoidea ainda não haviam se dispersado para a América do Sul, fato ocorrido em algum momento entre o fim do Oligoceno e começo do Mioceno (Brochu, 2000; Vélez-Juarbe *et al.*, 2007).

O registro de crocodilianos no Eoceno da América do Sul (Fig. 5) se restringe a três localidades na Argentina (Báez & Gasparini, 1977; Gasparini, 1981; este trabalho), tanto ao norte (Formação Lumbrera, Província de Salta), quanto a oeste (Formação Divisadero

Largo, Província de Mendoza) e ainda ao sul (Formações Sarmiento e Rio Chico, Província de Chubut).

O registro mais ao norte da Argentina é proveniente da Formação Lumbrera (Província de Salta). A Formação Lumbrera faz parte do Subgrupo Santa Bárbara e seus sedimentos lacustres foram depositados durante o Eoceno Médio-Superior (Pascual *et al.*, 1981; Quattrocchio *et al.*, 2000; Babot *et al.*, 2002; Deraco *et al.*, 2008). Báez e Gasparini (1977) registraram a presença de “crocodilos” para a Formação Lumbrera. Entretanto, assim como o registro boliviano, este não foi figurado e não pode ser confirmado como efetivamente representando um *Crocodylia*.

A Formação Divisadero Largo (Chiotti, 1946) aflora em uma única localidade, a leste do município de Mendoza (Província de Mendoza; Simpson, 1962; Vucetich *et al.*, 2007). Simpson *et al.* (1962) criaram a Idade Mamífero Divisaderense devido a sua fauna peculiar de mamíferos. Esta formação vem sendo considerada como pertencente ao Eoceno Superior (Pascual *et al.*, 1965; Vucetich *et al.*, 2007). As únicas espécies de *Crocodyliformes* desta unidade publicadas até o momento é o sebecossúquio *Ilchunaia parca* Rusconi, 1946, e o mesoeucrocodílo indeterminado *Cunampaia simplex* Rusconi, 1946. Esta última era até pouco tempo considerada como uma ave, mas uma reavaliação comprovou que a espécie representa um mesoeucrocodílo com afinidade aos neossúquios não-crocodilianos (Agnolin & Pais, 2006). Apesar de não haver nenhum registro confirmado de *Crocodylia*, Simpson *et al.* (1962) comentaram que “é de nosso conhecimento a presença de uma quantidade considerável de material não publicado de crocodilianos” (tradução livre). Apesar dos autores não descreverem este material adicional, não pode ser descartada a possibilidade da presença de um *Crocodylia* na Formação Divisadero Largo.

Os demais registros da Argentina são provenientes de localidades próximas entre si, das formações Sarmiento e Rio Chico, na Província de Chubut (Báez & Gasparini, 1977, 1979; Gasparini, 1981, 1996).

Eocaiman cavernensis Simpson, 1933a foi o primeiro *Crocodylia* a ser descrito para o Eoceno da América do Sul, e um dos mais completos do Paleogeno. O material é proveniente do “*Notostylops Beds*”, localizado ao sul do Lago Colhué-Huapi. Nesta localidade afloram sedimentos da parte superior da Formação Sarmiento, correlacionada à sub-idade Barranquense da idade Casamayorensis. O Barranquense corresponde ao Eoceno Superior (Cifelli, 1985; Kay *et al.*, 1999; Gelfo *et al.*, 2009). O material tipo de *Eocaiman*

cavernensis corresponde a fragmentos anteriores das hemimandíbulas direita e esquerda e um crânio fragmentado, faltando as porções mais anteriores e posteriores do crânio, além de praticamente todo o lado direito (Fig. 13). Simpson (1933a) apontou uma grande semelhança entre *Eocaiman* e as espécies viventes de *Jacare* (sinônimo júnior de *Caiman*) e *Caiman*, sendo próximo ao ancestral destas espécies. Simpson também comentou sobre uma semelhança com o gênero norte-americano *Allognathosuchus*, ideia rejeitada por Langston (1965). Kalin (1955) levantou a possibilidade de *Eocaiman* ser sinônimo de *Caiman*. Entretanto, Langston (1965), apontou diferenças entre estes gêneros. Brochu (1997c, 1999) demonstrou, através de uma análise cladística, que *Eocaiman cavernensis* é uma espécie válida de Caimaninae e, até o momento, a mais basal.

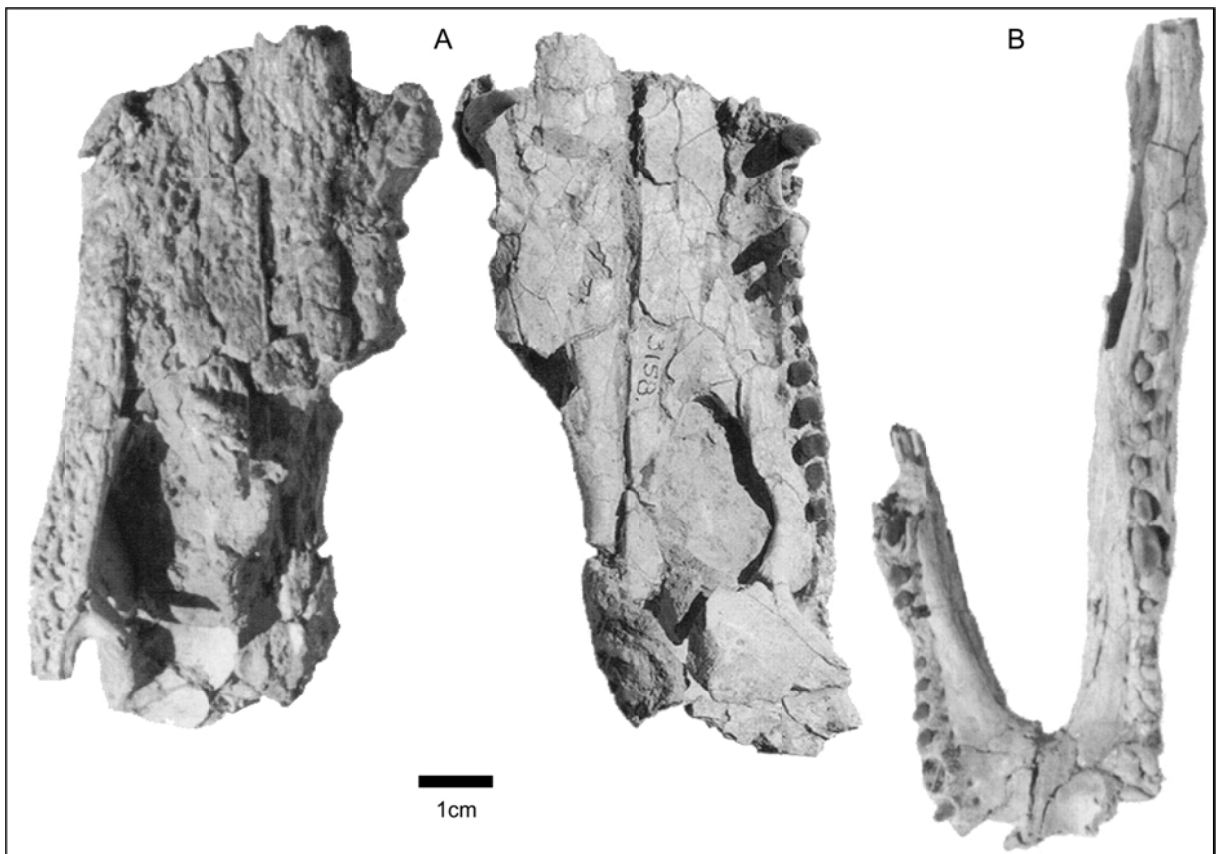


Figura 13 – Holótipo de *Eocaiman cavernensis* Simpson, 1933a. A, crânio em vista dorsal e ventral. B, mandíbulas em vista dorsal. Modificado de Brochu (1999).

Gasparini (1981) comentou sobre dentes isolados encontrados na Formação Sarmiento (Província de Chubut), atribuíveis à *Eocaiman*. Apesar de ser uma atribuição duvidosa, a presença de *Crocodylia* nesta formação está confirmada através do registro de *Eocaiman cavernensis*.

Um registro problemático é o de *Notocaiman stromeri* Rusconi, 1937, no que diz respeito à datação, localidade e sistemática. Rusconi (1937) descreveu a espécie como sendo proveniente do “Colhuehuapiense (notostilopense inf. de Ameghino)”, de uma localidade a 15km de Puerto Visser (Província de Chubut, Fig. 5), e atribui-a ao Paleoceno. Entretanto, a Idade Mamífero Colhuehuapense representa o Mioceno Inferior (Flynn & Swisher, 1995; Kay *et al.*, 1999). O problema parece ser apenas nomenclatural. Ameghino (1903) utilizou o nome “Colhuehuapense” para pacotes sedimentares superiores ao sul do Lago Colhué Huapi, reconhecidos como a localidade tipo do Membro Colhué-Huapi da Formação Sarmiento, de idade miocênica (Kramarz & Bond, 2010). Entretanto, Kraglievich (1930) utilizou o nome “Colhuehuapiense” para representar as camadas do “Notostylopense inferior” de Ameghino, hoje conhecida como Formação Rio Chico (Marshall *et al.*, 1983). Rusconi (1937) aparentemente utilizou a nomenclatura de Kraglievich (1930), uma vez que não só fez referência ao “Notostylopense inferior” de Ameghino, como também usou a mesma grafia utilizada por aquele autor. Outro ponto interessante é que Rusconi (1937) citou a localidade como pertencente à Província de Santa Cruz, quando esta, na verdade, pertence à Província de Chubut (Gasparini, 1981).

Segundo Simpson (1933b, 1940), o “notostilopense inferior” de Ameghino e o “Colhuehuapiense” de Kraglievich representam a base da idade Casamayoreense, o que representaria o Eoceno Médio-Superior (Kay *et al.*, 1999; Gelfo *et al.*, 2009). Marshall *et al.* (1983), ao apresentar um resumo sobre a nomenclatura estratigráfica utilizada até então, relacionaram o Notostylopense de Ameghino (1906) com o Casamayoreense de Simpson (1940). Entretanto, os autores fizeram uma ressalva quanto ao “notostylopense inferior” de Ameghino, que corresponderia à Idade Mamífero Riochiquense, representada pela Formação Rio Chico. Em resumo, *Notocaiman stromeri* Rusconi, 1937 é proveniente da Formação Rio Chico, idade Riochiquense, representando o Eoceno Inferior (Gelfo *et al.*, 2009).

Notocaiman stromeri foi descrito baseado em apenas um fragmento distal de dentário esquerdo, com um total de 14 alvéolos (Figura 14). Gasparini (1973), em sua tese de doutoramento, revisou o material tipo e descartou cada um dos argumentos apontados por

Rusconi para demonstrar que o mesmo correspondia a um novo Alligatoridae, mas não publicou formalmente estes dados. Segundo a autora, a espécie não é válida. Essa ideia é compartilhada por Gasparini & Báez (1975), Báez & Gasparini (1977, 1979) e Gasparini (1981). Brochu (2011) comentou sobre a sínfise alongada de *Notocaiman stromeri*, estendendo-se até o nível do sexto dente. Interessantemente, esta característica define o gênero *Eocaiman*. Apesar de Langston (1965) ter realizado diversas comparações entre *Notocaiman* e *Eocaiman*, até o momento não foi sugerida uma sinonímia entre *Notocaiman* e *Eocaiman*. Apesar de Gasparini (1973) ter refutada a determinação taxonômica feita por Rusconi (1937), a espécie continua válida, uma vez que a autora nunca publicou formalmente seus argumentos a favor da invalidade da espécie.

Báez & Gasparini (1977) registraram duas outras localidades da Formação Rio Chico (Província de Chubut) portadoras de fósseis de “crocodilos”. Segundo as autoras, o material é indeterminável, portanto, não pode ser confirmada a presença de mais algum Crocodylia para a unidade, permanecendo *Notocaiman stromeri* como o único registro válido para a mesma até o momento.

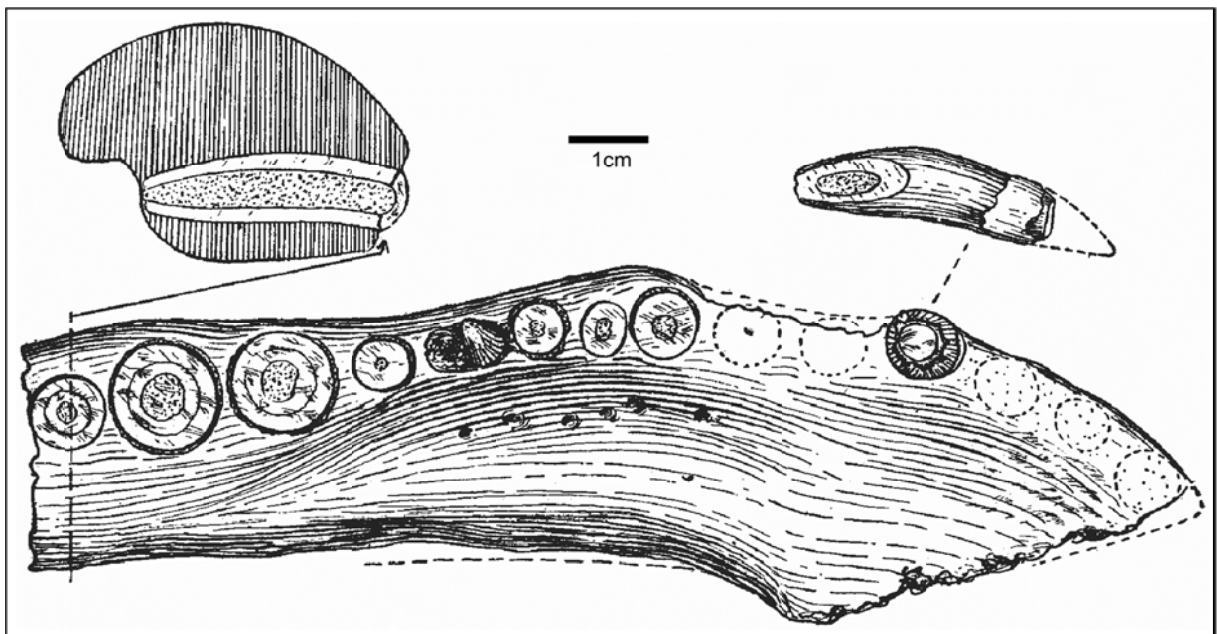


Figura 14 – *Notocaiman stromeri* Rusconi, 1937. Material tipo, um fragmento de dentário esquerdo com 14 alvéolos. Modificado de Rusconi (1937).

O registro de Crocodylia para o Eoceno da Colômbia (Langston, 1965), será apresentado juntamente com os registros do Oligoceno, uma vez que a idade da Formação Mugroda, antes considerada eocênica (Stirton, 1953), é mais recentemente considerada como oligocênica (Gómez *et al.*, 2005).

Uma das primeiras espécies descritas de crocodiliano da América do Sul, *Eocaiman cavernensis*, só foi recentemente analisada do ponto de vista evolutivo e filogenético (Brochu, 1997b,c, 1999). O material é baseado em um crânio e mandíbulas fragmentadas, mas permitiu que fosse determinado seu posicionamento filogenético. Um dos problemas sobre o gênero *Eocaiman* é o seu registro, que supostamente se estende do Paleoceno Inferior (Bona, 2007) ao Mioceno Médio de La Venta (Langston, 1965). O material de La Venta atribuído à *Eocaiman* é bastante fragmentado e a presença algumas características levou a essa designação taxonômica, mas não é descartada a possibilidade de que o registro miocênico de *Eocaiman* represente em realidade outro taxon. Uma distribuição temporal do Paleoceno Inferior ao Mioceno Médio representa algo em torno de 50 milhões de anos, *biocron* nunca visto antes para um gênero de crocodiliano (Steel, 1973). Quanto à *Notocaiman stromeri*, é possível reconhecer que o material apresenta diferenças em comparação com os demais registros de caimaníneos paleogênicos ou mesmo mais recentes. Entretanto, até este material ser revisado – e esta revisão publicada – a espécie continua sendo válida.

Oligoceno

Dentro do Paleogeno, o Oligoceno é a época de menor expressão no que diz respeito ao registro fóssil de crocodilianos (Báez & Gasparini, 1977, 1979; Gasparini, 1996). Há apenas uma espécie publicada, de um Caimaniae, para a Formação Tremembé (São Paulo), baseada em elementos fragmentados (Chiappe, 1988), e um registro de Crocodylidae indeterminado no norte da Colômbia (Langston, 1965). Algumas unidades tradicionalmente consideradas como oligo-miocênicas serão tratadas na seção sobre o Mioceno.

O registro para o Oligo-Mioceno da Formação Pirabas (e.g., Toledo *et al.*, 1997) será abordado na seção sobre o Mioceno, uma vez que esta unidade é provavelmente apenas Eomiocênica, pelo menos em território paraense (Ferreira, 1982; Toledo & Domning, 1989;

Távora & Fernandes, 1999; Távora *et al.*, 2005). O registro de Gavialoidea e Alligatoridae para o Oligoceno da Colômbia (Langston, 1965) será também tratado na seção sobre o Mioceno, uma vez que a Fauna Chaparral (Stirton, 1953) é hoje considerada como miocênica (Johnson & Madden, 1997). Esta fauna foi por muito tempo considerada oligocênica devido a um erro de interpretação de Langston (1965) sobre o trabalho de Stirton (1953).

Brochu (1999), ao revisar boa parte do registro fóssil de Alligatoridae, citou a presença de *Eocaiman* no Oligoceno da Argentina, utilizando o trabalho de Gasparini (1981) como referência. O mesmo fizeram Hsiou & Fortier (2007). Entretanto, Gasparini (1981) não fez nenhum registro de *Eocaiman* para o Oligoceno da Argentina, apenas para o Paleoceno e para o Eoceno.

A Formação Tremembé (Almeida, 1958), Bacia Sedimentar de Taubaté (São Paulo; Fig. 5), no Vale do Rio Paraíba, apresenta a única espécie conhecida de Crocodylia para o Oligoceno da América do Sul, descrita por Chiappe (1988). Apesar de toda a sequência sedimentar do Grupo Taubaté representar o intervalo Oligoceno Superior – Mioceno Inferior (Lima *et al.*, 1985a; Alvarenga, 1990; Bergqvist & Ribeiro, 1998; Riccomini *et al.*, 1996), os sedimentos lacustres da Formação Tremembé são datados do Oligoceno Superior (Lima *et al.*, 1985a, b; Yamamoto, 1995; Riccomini *et al.*, 1996).

As primeiras ocorrências de crocodilianos provenientes da Formação Tremembé foram publicadas por Roxo (1929), em um folheto destinado à divulgação, tratando-se de restos de um Alligatoridae. O material foi coletado pelo Sr. Teixeira Pombo, que explorava jazidas de folhelhos em Tremembé, e entregue ao então Diretor do Serviço Geológico do Brasil (DNPM), Dr. Euzébio de Oliveira (Oliveira & Leonardos, 1943). O material é formado por dentes, vértebras, costelas, ossos longos e osteodermos. O autor criou uma espécie nova para estes materiais, denominada *Alligator parahybensis*, que posteriormente renomeou para *Jacare parahybensis* (Roxo, 1937). Entretanto, o autor não apresentou características diagnósticas para diferenciar a espécie. Devido a isto, Langston (1965) considerou a espécie como *nomen vanum*, além de afirmar a impossibilidade de o material tratar-se do gênero *Alligator* (apesar de Roxo já ter reconsiderado a atribuição a este gênero). Paula Couto (1970) registrou a presença de “Um caiman” para o Pleistoceno da “Bacia do Paraíba”, hoje conhecida como Bacia de Taubaté.

O fóssil descrito por Chiappe (1988) foi coletado pelo Sr. Herculano Alvarenga, na década de 80. O material foi atribuído a uma nova espécie, *Caiman tremembensis*, baseada

em um fragmento distal de dentário esquerdo, quatro vértebras, quatro osteodermos e um fragmento distal de um úmero esquerdo (Fig. 15). Entretanto, a diagnose da espécie está baseada em características fracamente suportadas, sugestivas de um espécime juvenil, o que tornaria este táxon um *nomen nudum*. Entretanto, isto não pôde ainda ser verificado, uma vez que o material não foi revisado, e uma visita à coleção do município de Tremembé ainda não foi realizada. Mesmo que se trate de uma espécie válida, provavelmente a designação genérica está errada, ou pelo menos não fará parte do grupo coronal *Caiman*, uma vez que este gênero só é confirmado no registro fóssil a partir do Mioceno Médio (e.g., Riff *et al.*, 2010), e dados moleculares colocam sua origem para o Mioceno Médio-Superior (e.g., Brochu, 1997c; Oaks, 2007, 2011).

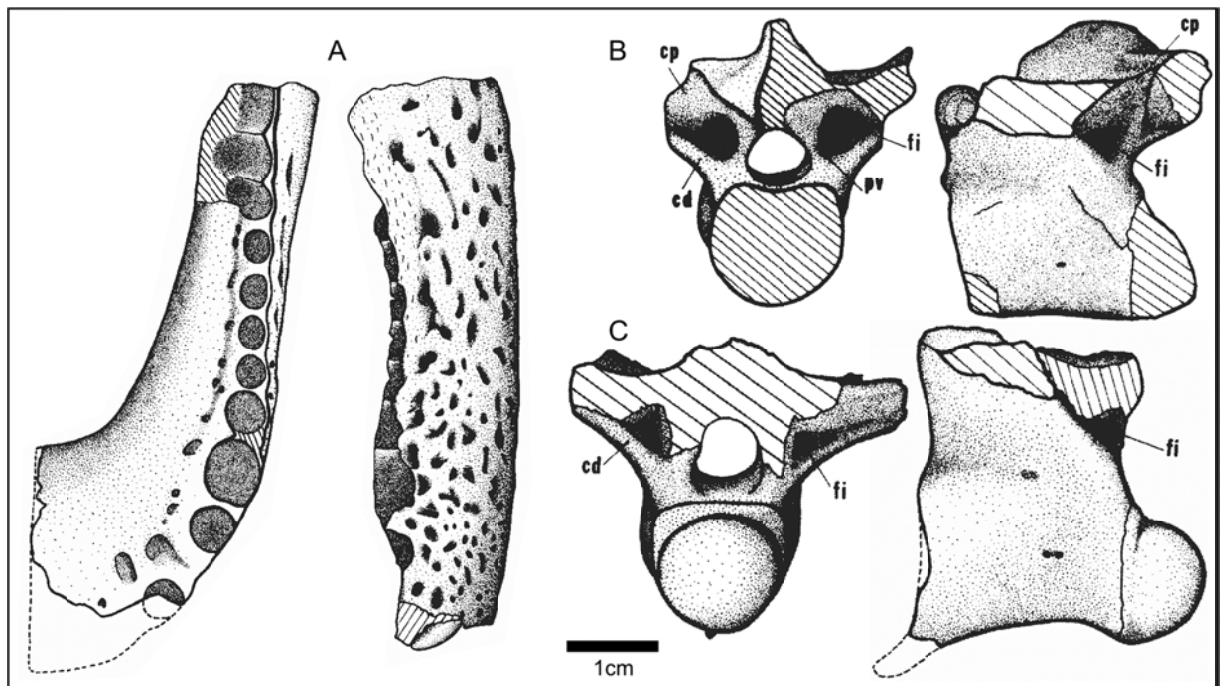


Figura 15 – *Caiman tremembensis* Chiappe, 1988. A, vistas dorsal e lateral esquerda de um fragmento distal de dentário esquerdo. B, vistas posterior e lateral esquerda de uma vértebra dorsal posterior. C, vistas posterior e lateral esquerda de uma vértebra dorsal anterior. Os demais materiais associados à espécie não foram figuradas. Modificado de Chiappe (1988).

O segundo registro de Crocodylia para o Oligoceno da América do Sul é proveniente do norte da Colômbia (Fig. 5; Stirton, 1953; Langston, 1965), no Vale Médio do Rio Magdalena, entre a Cordilheira Central e a Cordilheira Oriental. O Rio Magdalena é o

segundo mais longo da América do Sul, e o aporte sedimentar, de origem andina, é enorme (Guerrero, 1997; Spaulding, 2010). Diversas bacias sedimentares se formaram na Colômbia como resultado do levantamento dos Andes, incluindo a Bacia do Vale Médio do Magdalena, localidade na região homônima (Nie *et al.*, 2010). Esta bacia sedimentar abrange diversas unidades estratigráficas, entre elas a Formação Mugrosa (Nie *et al.*, 2010), de onde provém os fósseis oligocênicos de *Crocodylia*.

A Formação Mugrosa foi definida por McGill (1929 em Morales, 1958) e incluía os sedimentos que se encontram entre o topo da Formação Toro e o Horizonte Fossilífero de Mugrosa. Waring (1931 em Morales, 1958) redefiniu a unidade, restringindo-a aos sedimentos que se encontram entre o topo do Nível Fossilífero de Los Corros e topo do Horizonte Fossilífero de Mugrosa. Este horizonte, que representa as únicas camadas fossilíferas da unidade, foi descrito por Wheeler (1935) como um nível de folhelhos escuros com fósseis de moluscos, posicionado na parte mais alta da Formação Mugrosa. A unidade, pertencente ao Grupo Chuspas da Bacia do Vale Médio do Magdalena, é formalmente dividida em dois membros, um inferior (Zona C de Anderson, 1945), interpretado como depósito formado por canais entrelaçados (Gutiérrez & Nur, 2001; Gómez *et al.*, 2005), e um superior (Zona B de Anderson, 1945), interpretado como tendo sido depositado por canais de rios meandantes (Ramón, 1998).

Diversas propostas de datação foram feitas para a Formação Mugrosa, ou mesmo para o Horizonte Fossilífero de Mugrosa. Pilsbry & Olsson (1935) determinaram uma idade Oligoceno Médio para o horizonte fossilífero, de acordo com as espécies fósseis de moluscos de água doce.

Stirton (1953) criou uma nova unidade faunística cenozoica, a Fauna de Tama, recuperada nos sedimentos da Formação Mugrosa (membro superior, Zona B de Anderson, 1945), ao longo das margens do Rio Llana, Departamento de Santander (norte da Colômbia; Fig. 5). Segundo o autor, fósseis de “dois tipos de crocodilianos” foram encontrados nos horizontes de fósseis de invertebrados – “Horizonte de Fósseis de Mugrosa” – juntamente com peixes e testudinos. Um molar de um astrapotério foi encontrado abaixo deste horizonte, e segundo as características dentárias primitivas, Stirton considerou uma idade eocênica para a localidade. Entretanto, como visto anteriormente, a idade mais aceita é oligocênica. Stirton registrou (sem figurar) a presença de um sebecossúquio indeterminado, e um crocodilídeo também indeterminado. Curiosamente, apesar de Stirton (1953) ter apresentado restos de

peixes e répteis para o horizonte fossilífero, Gómez *et al.* (2005) afirmam que este horizonte apresenta apenas fósseis de moluscos.

Langston (1965) revisou os materiais descritos por Stirton (1953), mas não melhorou a designação taxonômica, como também não figurou os materiais. Uma vez que o registro fóssil de vertebrados da Formação Mugrosa é quase inexistente, a unidade faunística Fauna de Tama não tem sido usada. Langston (1965), ao citar Stirton (1953), informou que a Fauna de Tama ocorre abaixo do horizonte de invertebrados de La Cira, enquanto que o segundo autor registrou os fósseis de Tama para os horizontes de invertebrados da Formação Mugrosa, na localidade “*La Cira-Las Infantas oil fields*”. Como Langston não comentou se estava corrigindo o trabalho de Stirton, então concluímos que o mesmo cometeu um erro de interpretação ou de leitura do trabalho de Stirton (1953). Langston revisou a lista taxonômica de Stirton e confirmou a presença de um crocodilídeo indeterminado para a Formação Mugrosa (Oligoceno), representado, segundo Stirton, por dois dentes delgados e com superfícies enrugadas. Como os dentes não foram figurados por nenhum dos autores, a designação taxonômica não pode ser contestada.

Outras propostas de geocronologia foram publicadas ao longo do tempo, com datações variando do Eoceno ao Oligoceno Médio (e.g., Van Der Hammer, 1958; Hoffstetter, 1970a; Irving, 1971). Trabalhos recentes mostram que a Formação Mugrosa é, de fato, uma sequência sedimentar de origem oligocênica, tendo como topo o Horizonte Fossilífero de Mugrosa, formada principalmente por uma vasta fauna de moluscos de água doce (Hoorn & Wesselingh, 2010), atribuída ao Oligoceno Superior (Gómez *et al.*, 2005; Morales Molano, 2006; Nie *et al.*, 2010).

Gasparini (1996) fez uma citação interessante. Segundo ela, o registro de sebecossúquio e crocodilídeo feito para o Eoceno da Colômbia, por Langston (1965), poderia ser na verdade atribuído ao Mioceno, segundo Johnson & Madden (1996 [sic]). Entretanto, através da leitura do trabalho de Johnson & Madden (1997), percebe-se que não há neste referência alguma de uma proposta de idade miocênica para a Fauna de Tama ou para a Formação Mugrosa.

Dentro do Paleogeno, o Oligoceno apresenta o registro fóssil mais falho, restrito a duas localidades, no noroeste da Colômbia e no sudeste Brasileiro. O registro colombiano é

composto por crocodilianos indetermináveis (Langston, 1965), mas esta localidade é de grande importância devido à sua posição geográfica na região tropical, consistindo no primeiro registro para essa faixa climática. Os registros confirmados de *Crocodylia* até então estavam presentes em uma faixa climática temperada quente (Scotese, 2001). O noroeste da Colômbia pode apresentar, com futuras coletas, informações sobre a origem da enorme diversidade miocênica. Outro ponto importante do Oligoceno é a espécie *Caiman tremembensis*. Como visto, o material é um possível *nomen nudum* ou, mesmo que válido, não representaria um verdadeiro *Caiman*. Entretanto, o material é deveras fragmentado para uma melhor determinação taxonômica.

Mioceno

O Mioceno foi, sem sombra de dúvida, a Época de maior diversidade de crocodilianos fósseis para a América do Sul (Gasparini, 1981, 1996; Riff *et al.*, 2010). Comparando com o registro fóssil do grupo inteiro (Stell, 1973), a diversidade miocênica sul-americana não pode ser igualada por nenhuma outra localidade, em nenhum outro tempo. A origem dessa diversidade, não só de crocodilianos, mas da fauna e flora que compõem hoje a América do Sul, é discutida por Hoorn & Wesselingh (2009) e Hoorn *et al.* (2010), que mostraram uma estreita relação entre o levantamento dos Andes e as consequências deste evento, afetando o clima, relevo, regime hidrográfico e fluxo de sedimentos. Recomendamos a leitura destes trabalhos, cruciais para o entendimento na biodiversidade moderna da América do Sul.

O Mioceno, diferentemente das demais Épocas do Cenozóico, apresenta uma diversidade fóssil surpreendente, e isto é refletido na quantidade de informação produzida ao longo dos últimos dois séculos. Muitos trabalhos foram produzidos sobre os crocodilianos fósseis deste período, como também sobre as unidades geológicas que contém esse registro. Um breve sumário sobre as localidades, como também uma lista de espécies, pode ser encontrado em Riff *et al.* (2010). Entretanto, vale ressaltar que os crocodilianos sempre estiveram à margem nas pesquisas cenozoicas sobre os vertebrados fósseis. A quantidade de informações geológicas e geocronológicas é oriunda, em sua maioria, do resultado de estudos com mamíferos fósseis (e.g., Kay *et al.*, 1997; Cione *et al.*, 2000; Cozzuol, 2006). Isto se justifica não só pela maior abundância de fósseis mamalianos (e.g., Kay *et al.*, 1997) como pela rápida evolução e diferenciação morfológica deste grupo, o que torna os mamíferos

excelentes ferramentas para a geocronologia cenozoica (e.g., Simpson, 1933b, 1940; Marshall *et al.*, 1983; Marshall & Sempere, 1993; Cione & Tonni, 1995, 1999; Flynn & Swisher, 1995; Gelfo *et al.*, 2009).

Devido à grande quantidade de informações sobre os crocodilianos do Mioceno da América do Sul, tanto em quantidade de localidades quanto de espécies e registros publicados, não há necessidade de rever todas estas informações, principalmente sobre taxonomia e sistemática, uma vez que outros trabalhos já realizaram uma sintetização destas informações, como por exemplo, o trabalho clássico de Langston (1965), que não só apresentou praticamente toda a fauna conhecida para a Colômbia, como também fez uma revisão da sistemática dos fósseis sul-americanos.

Esta seção se focará principalmente nos registros duvidosos, pouco conhecidos ou errados, na apresentação das idades mais aceitas para as unidades portadoras de crocodilianos miocênicos, como também em sumarizar as principais localidades na América do Sul.

As localidades e unidades geológicas miocênicas

Os seguintes países apresentam registro miocênico de crocodilianos: Argentina, Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Peru e Venezuela.

Argentina

Existem três unidades geológicas na Argentina com registro miocênico de Crocodylia: Formação Tranquitas (Província de Salta; Fig. 5), Formação Ituzaingó (Província de Entre Ríos; Fig. 5) e Formação Gaiman (Província de Chubut; Fig. 5), todas provavelmente associadas cronologicamente ao Mesopotamiense argentino (Mioceno Superior). Gasparini (1968) apresentou um material de crocodiliano como procedente do “*Conglomerado Basal del Río Caraparí (Conglomerado de Galarza)*”. O Conglomerado de Galarza representa a base da Formação Tranquitas (Echavarría *et al.*, 2003; Di Marco, 2005), e é formado por bancos de conglomerados intercalados com arenitos calcários (Zunigo, 1945). A estimativa da Idade da formação Tranquitas tem variado bastante ao longo do tempo, sendo considerada Oligoceno (Reyes, 1978), Oligoceno Superior – Mioceno Médio (Kuhn, 1991), ou mesmo Mioceno Superior (Reynolds, *et al.*, 2001; Hernández *et al.*, 2002). Sua possível

correlação com a Formação Yecua (Requena *et al.*, 1989), sugere uma possível idade Mioceno Superior (Marshall *et al.*, 1993; Hernández *et al.*, 2005). Entretanto, recentes dados permitem atribuir a Formação Tranquitas ao Mioceno Médio-Superior (Heredia, 2002, 2004), sendo esta a idade que será considerada neste trabalho.

A principal localidade na Argentina com fósseis miocênicos de crocodilianos é a Província de Entre Ríos, na margem oriental do rio Paraná, próximo do município de Paraná, onde afloram os sedimentos da Formação Ituzaingó. Os fósseis são provenientes da base desta formação, nas camadas conglomeráticas conhecidas, desde o século XIX, como “*Conglomerado osífero*”, que recobrem os sedimentos marinhos da Formação Paraná (Cione *et al.*, 2000). Fósseis de crocodilianos são reportados desde o século XIX (e.g., Burmeister, 1885). A correspondente unidade geocronológica, Mesopotamiense, é considerada inválida por estes autores, devido à brevidade temporal representada pelo “*Conglomerado osífero*”. Entretanto, diversos autores ainda utilizam este nome, mesmo que informalmente (e.g., Cozzuol, 2006). Quanto à idade desta camada, percebe-se que ocorreu uma evolução neste sentido. Uma vez que a idade está bem estabilizada como Mioceno Superior (ver Cione *et al.*, 2000; Cozzuol, 2006), não há necessidade de uma revisão sobre a idade do “*Conglomerado osífero*”. Entretanto, é importante ressaltar que apesar dos trabalhos supracitados apresentarem muitos dados geocronológicos e bioestratigráficos que apontem que o nível conglomerático é apenas miocênico, ainda há autores que consideram a unidade como Mio-Plioceno (e.g., Piña & Argañaraz, 2000).

A terceira e última localidade argentina é a Formação Gaiman, Província de Chubut, próximo ao município de Trelew (Fig. 5). Esta unidade é formada por sedimentos de origem piroclástica, depositados em um sistema litorâneo e sub-litorâneo, formando uma sucessão de folhelhos, cinzas vulcânicas, arenitos e coquinas (Scasso & Castro, 1999; Cione *et al.*, 2010). A idade da Formação Gaiman está estabilizada, segundo dados recentes, no Mioceno Inferior a Médio (Cione *et al.*, 2010).

O registro de *Crocodylia* para a Formação Aisol (Mioceno, sul da Província de Mendoza; Fig. 5) feito por Soria (1983) trata-se, na verdade, de fragmentos de dentes de grandes mamíferos, possivelmente litopternos ou toxodontídeos (Forasiepi *et al.*, 2011). Portanto, este registro deve ser retirado da lista de ocorrências de crocodilianos para o Mioceno argentino.

Bolívia

A Bolívia apresenta duas unidades geológicas com registros miocênicos de Crocodylia. O primeiro deles é de certa forma duvidoso. Gasparini (1985) citou a presença de um crocodiliano tipicamente miocênico (*Mourasuchus*) nas camadas pleistocênicas de Tarija, sul da Bolívia, que apresenta umas das mais espetaculares faunas do Pleistoceno da América do Sul (Marshall & Sempere, 1991; MacFadden, 2000; Tonni *et al.*, 2009). Infelizmente, o fóssil citado por Gasparini não pode ser localizado no American Museum of Natural History, durante uma visita realizada a este museu. Uma vez que não há registro de *Mourasuchus* pós-miocênicos (Riff *et al.*, 2010), interpretaremos esta localidade como correspondente aos sedimentos de origem flúvio-lacustre do Mioceno Médio (Laventense), que afloram a sudoeste de Tarija, em uma unidade geológica ainda sem nome (MacFadden 1990; MacFadden *et al.*, 1990; Marshall & Sempere, 1991), e não correspondente aos famosos depósitos pleistocênicos de Tarija. A segunda unidade geológica boliviana com fósseis de crocodilianos é a Formação Cobija, norte da Bolívia (Departamento de Pando; Fig. 5). Esta unidade é correlata da Formação Solimões (Brasil; apresentada a seguir), atribuída ao Mioceno Superior (Cozzuol, 2006). Duas localidades próximas, nesta unidade, apresentam fósseis de crocodilianos. A primeira é localizada ao longo do Rio Acre, entre os municípios de Cobija e Bolpebra (Carrasco, 1986) e a segunda ocorre no município de Riberalta, ao longo do Rio Madre de Diós (Leytón & Pacheco, 1989).

Brasil

Há duas unidades Miocênicas para o Brasil com registro de crocodilianos: a Formação Pirabas (Mioceno Inferior; nordeste do estado do Pará; Fig. 5) e a Formação Solimões (Mioceno Superior; estado do Acre e sudoeste do estado do Amazonas; Fig. 5). A Formação Pirabas foi proposta por Maury (1925), que a atribuiu ao Mioceno Inferior. A unidade é constituída por sedimentos calcários intercalados com calcarenitos e folhelhos negros, sendo considerada um dos melhores documentos do Cenozoico marinho brasileiro (Távora *et al.*, 2005). Originalmente considerada como sendo de idade Oligoceno Superior – Mioceno Inferior (Ferreira, 1982), trabalhos mais recentes, baseados em dados micropaleontológicos (foraminíferos planctônicos), permitiram uma atribuição ao Mioceno Inferior (Fernandes & Távora, 1990; Távora & Fernandes, 1999).

O Brasil apresenta várias localidades, nos estados do Acre e Amazonas, onde afloram sedimentos da Formação Solimões. Esta unidade apresenta sedimentos formados em um grande sistema de leques aluviais, aflorantes em cortes de estradas e ao longo das margens nos principais rios da região (Latrubesse *et al.*, 1997). A unidade não é restrita à Amazônia ocidental brasileira, estendendo-se também para a Bolívia, com o nome de Formação Cobija (Marshall & Sempere, 1991), e para o Peru, ao longo do Rio Acre. Assim como outras unidades miocênicas, diversas idades foram propostas para a Formação Solimões. Utilizaremos aqui a proposta sumarizada por Cozzuol (2006), que atribui a unidade ao Mioceno Superior, Idade Mamífero Huayqueriense (~9 a 6 M.a.). As principais localidades da Formação Solimões, com registros de crocodilianos (9 no total) miocênicos, são (Gürich, 1912; Price, 1964; Souza-Filho, 1987, 1998; Cozzuol, 2006): São João, ao longo do Rio Juruá, sudoeste do estado do Acre; Patos, ao longo do Rio Acre, próximo ao município de Assis Brasil (AC), e próximo à fronteira com o Peru; Sítio Cavalcante, entre a localidade Patos e o município de Assis Brasil (AC); BR254, corte de rodovia entre os municípios de Feijó e Tarauacá (AC); Talismã, no estado do Amazonas, ao longo do Rio Purus, entre os municípios acreanos de Manoel Urbano e Sena Madureira; Rio Pauini, um distributário do Rio Purus, entre as localidades de Canacuri e Pauini (AM; segundo Gürich, 1912); Lula, corte de rodovia próximo ao município de Sena Madureira (AC); Niterói, ao longo do Rio Acre, município de Rio Branco (AC); Cachoeira da Bandeira, ao longo do Rio Acre, próximo ao município de Brasiléia (AC).

Colombia

Os registros colombianos são encontrados em diversas localidades ao longo dos vales do Rio Magdalena, que apresentam sedimentos essencialmente de origem cenozoica. Três unidades geológicas estão relacionadas aos registros de crocodilianos, todas relacionadas à deposição de sedimentação andina, no Vale Superior do Magdalena, em um complexo sistema de *megafans*, como resultado do levantamento Oligo-Miocênico dos Andes (Guerro, 1997; Hoorn & Wesselingh, 2010). Uma quarta localidade será incluída nos registros miocênicos da Colombia, relacionada aos sedimentos do “Terciário Carbonífero de Antioquia” (Grosse, 1926). Esta unidade informal aflora ao longo do Vale do Rio Cauca. Esta unidade é conhecida hoje como Formação Amagá (González, 2001) e é atribuída ao Mioceno (Pinzón & Tassinari, 2003).

O primeiro registro é proveniente da localidade de Chaparral, Departamento de Tolima (registro mais oriental, Fig. 5). Esta localidade tem sido repetidamente referida ao Oligoceno (e.g., Riff *et al.*, 2010). Entretanto, esta atribuição é incorreta e decorre de um erro cometido no trabalho de Langston (1965), que apresentou a localidade de Chaparral, estudada por Stirton (1953), como pertencente à “*Mugrosa* (*Tuné*) *fm.*”. Entretanto, Stirton nunca relacionou em seu trabalho a localidade de Chaparral com a Formação Mugrosa, esta tipicamente oligocênica (ver seção sobre o Oligoceno). A confusão foi corrigida por Johnson & Madden (1997), que reconheceram a relação da localidade com a Formação Tuné, independentemente de sua validade como unidade litoestratigráfica, e atribuíram a Fauna de Chaparral ao Mioceno Inferior. As implicações paleontológicas disto serão apresentadas na seção sobre o registro fóssil miocênico. A segunda localidade está relacionada aos depósitos sedimentares de origem lacustrina da Formação Barzalosa, que afloram próximo ao município de Pubenza, Departamento de Cundinamarca (registro mais ao norte, Fig. 5). Quanto à idade dos seus pacotes sedimentares, a Formação Barzalosa é atribuída ao Mioceno Inferior, segundo trabalhos baseados em dados palinológicos (Jaramillo & Rueda, 2004; Jaramillo *et al.*, 2006; Cadena *et al.*, 2008).

A terceira localidade é, sem dúvida, a mais abundante no que diz respeito aos crocodilianos fósseis. De fato, segundo Madden *et al.* (1997), “*as is often the case in the Miocene of the Magdalena Valley, turtles and crocodiles were represented by the most abundant specimens*”. Diversas localidades no Vale Superior do Magdalena (Stirton, 1953; Langston, 1965), onde afloram sedimentos do Grupo Honda, tem demonstrado potencial para a prospecção de crocodilianos fósseis, principalmente as localidades Coyama e Villavieja. Segundo Guerrero (1997), os sedimentos do Grupo Honda são oriundos de um complexo sistema fluvial meandrante. Quanto à idade do Grupo Honda, dados cronoestratigráficos e bioestratigráficos apontam para o Mioceno Médio, entre 13,5 e 11,5 M.a., sendo que a diversificada fauna encontrada permitiu a criação da Idade Laventense (Guerrero, 1990, 1993, 1997; Flynn *et al.*, 1997; Madden *et al.*, 1997).

Equador

Este país apresenta, entre os apresentados neste trabalho, o menor registro de crocodilianos para o Mioceno. O material, apresentado por Hoffstetter (1970b), é proveniente da região andina, onde afloram os sedimentos da Formação Biblián, Bacia de Cuenca

(Departamento de Cuenca), entre a Cordilheira Ocidental e a Cordilheira Oriental (Lavenu *et al.*, 1995). A Formação Biblián é formada por sedimentação continental, principalmente por uma alternância de conglomerados, arenitos e folhelhos de um grande sistema alúvio-lacustrino. Lavenu *et al.* (1995) realizou duas datações, uma para a base e outra para o topo da unidade, obtendo idades de respectivamente 22 e 20 Ma, o que representa o Mioceno Inferior, como proposto parcialmente por outros autores (Bristow, 1973; Bristow & Parodiz, 1982; Madden, 1990). Entretanto, dados mais recentes sugerem uma idade entre 14,7 e 12,3 Ma, usando traços de fissão em zircões, e 13 Ma com base em traços de fissão em apatitas, o que representa o Mioceno Médio. Esta será a idade utilizada neste trabalho. Uma das características interessantes da Formação Biblián, do ponto de vista geológico, é o fato de a subsidência ter levado as rochas a uma profundidade de 3400m abaixo do nível do mar, dados observados por correlação com depósitos marinhos (formações Loyola, Zogues e Mangán) que permitem um controle da altitude em relação ao geóide, sendo que hoje afloram a 2700m acima do nível do mar (Steinmann *et al.*, 1999). Do ponto de vista paleontológico, os depósitos miocênicos da Bacia de Cuenca apresentam vários grupos fósseis, incluindo, além de crocodilianos, 12 famílias de peixes (Roberts, 1975) e registros paleobotânicos (Burnham & Carranco, 2004).

Peru

O Mioceno peruano é marcado pelo registro de crocodilianos em cinco localidades distintas, sendo as três primeiras pouco expressivas. A primeira representa os depósitos da Formação Solimões (Fig. 5) que adentram o território Peruano principalmente ao longo do Rio Acre (Cozzuol, 2006). A segunda localidade está relacionada também à Formação Solimões, que aflora ao longo do Rio Utoquina, um distributário do Rio Ucayali (Negri *et al.*, 2010). A terceira é reportada por Hoffstetter (1970c), situada sobre uma localidade pliocênica relacionada aos depósitos do Rio Amazonas. Na área em questão, apesar disso não ter sido explicitado no trabalho em questão, provavelmente afloram sedimentos da Formação Pebas, e o local citado deve estar localizado próxima a Iquitos ou Pebas, no noroeste do Peru (Fig. 5). A Formação Pebas é interpretada de duas maneiras distintas, como um complexo sistema lacustrino (Wesselingh *et al.*, 2002), ou como um grande sistema de leques aluviais, assim como a Formação Solimões (Latrubesse *et al.*, 1997; Cozzuol, 2006). Quanto à idade, é atribuída ao Mioceno Médio (Antoine *et al.*, 2006; Wesselingh *et al.*, 2006).

A localidade mais expressiva para o mioceno peruano também está relacionado à Amazônia. Na região centro-sul, logo abaixo do Acre, aflora sedimentos da Formação Ipururo, coincidente com os flancos do Arco de Fitzcarrald, que dá nome à fauna local (Antoine *et al.*, 2007). Os depósitos são interpretados como um sistema lacustrino complexo, alimentado pelos rios andinos, equivalente aos depósitos da Formação Pebas (Antoine *et al.*, 2006; Espurt *et al.*, 2010). Duas localidades têm registrado crocodilianos fósseis: depósitos dos rios Inuya e Mapuia (mais ao norte), e depósitos do Rio Urumbamba (mais ao sul). A diversa fauna de mamíferos demonstra estreita afinidade com a Fauna de La Venta (Colômbia), permitindo atribuir a Formação Ipururo ao Mioceno Médio (Antoine *et al.*, 2007; Negri *et al.*, 2010).

O último registro peruano é proveniente dos depósitos marinhos costeiros da Formação Pisco, Bacia de Sasaco (sudeste do Peru; Fig. 5). A unidade apresenta diversos níveis fossilíferos, sendo que os fósseis de crocodilianos são oriundos do Nível de Montemar (Muizon & DeVries, 1985). Os sedimentos são constituídos principalmente de rochas clásticas de granulometria grosseira a fina (conglomerados, arenitos e siltitos) de sistemas deposicionais marinhos costeiros (Bianucci *et al.*, 2010). Apesar de uma idade mio-pliocênica não poder ser descartada (Muizon & DeVries 1985), diversos autores propõem uma idade de aproximadamente 6 Ma, ou seja, Mioceno Superior (Marocco & Muizon, 1988; Fitzgerald 2005; Fordyce, 2008).

Venezuela

A diversidade de crocodilianos recuperados dos depósitos miocênicos da Venezuela é enorme, principalmente considerando que todo o registro fóssil é proveniente de poucas localidades muito próximas entre si, referentes a apenas três unidades geológicas. A primeira localidade, menos expressiva, é chamada Cerro La Cruz (estado de Lara, norte da Venezuela; Fig. 5). Esta localidade expõe sedimentos da Formação Castillo (Wheeler, 1960, 1963), de origem marinha costeira, e tem demonstrado grande potencial paleontológico, apresentando espécies características de ambiente marinho, como também de ambiente continental (Sánchez-Villagra *et al.*, 2004). Quanto à idade da Formação Castilho, pelo menos no Cerro La Cruz, é atribuída ao Mioceno Inferior (Cati *et al.*, 1968; Sánchez-Villagra *et al.*, 2000, 2001).

Os depósitos com a maior abundância de crocodilianos miocênicos na Venezuela são provenientes da região de Urumaco (norte da Venezuela, estado de Fálcon; Fig. 5), que afloram nas proximidades do município de Urumaco. Os crocodilianos fósseis são encontrados em duas unidades geológicas (Sánchez-Villagra & Aguilera, 2006). A Formação Socorro, com sedimentos variando entre ambientes marinhos costeiros, sistemas de deltas e planícies deltaicas e de inundação (Quiróz & Jaramillo, 2010), tem idade atribuída ao Mioceno Médio com base em foraminíferos (Díaz de Gamero, 1989; Linares, 2004). A unidade com mais fósseis de crocodilianos é a Formação Urumaco, que repousa sobre a unidade anterior. É formada por uma complexa associação de ambientes deposicionais, incluindo áreas continentais, estuarinas, litorâneas e marinhas. Quanto à idade, é atribuída ao Mioceno Superior, aproximadamente 9 Ma (Díaz de Gamero, 1989; Marshall & Sempere, 1993; Sánchez-Villagra, 2006). As principais localidades com crocodilianos fósseis foram apresentadas por Aguilera (2004), estando localizadas nas vizinhanças do município de Urumaco.

Os registros de *Crocodylia*

Os registros de *Crocodylia* para o Mioceno da América do Sul serão sintetizados a seguir e, assim como a apresentação das localidades, serão vistos por país. As principais referências seguem os registros. A sintetização dos registros miocênicos se deve principalmente ao fato destes serem mais conhecidos e de haver publicações que sumarizam os registros, como por exemplo, Kay *et al.* (1997), Cione *et al.* (2000), Salas-Gismondi *et al.* (2007), Sánchez-Vilagra & Aguilera (2006) e Riff *et al.* (2010). Neste trabalho, alguns táxons foram incluídos nas listas taxonômicas através da observação pessoal nas coleções visitadas.

Argentina

Como visto, há três unidades argentinas com registro de crocodilianos miocênicos. A primeira localidade, com menor abundância, ocorre na Província de Salta (Fig. 5), onde afloram sedimentos da Formação Tranquitas (Mioceno Médio-Superior). Desta localidade foram encontrados, segundo Báez & Gasparini (1977) restos de “crocodilos” indeterminados e de *Rhamphostomopsis* sp. (Fig. 16), este último apresentado por Gasparini (1968). Esta autora atribuiu um fragmento proximal de um ramo mandibular esquerdo à

Rhamphostomopsis neogaeus (Fig. 16). Posteriormente, Gasparini & Báez (1975) comentaram que este fragmento mandibular é proveniente do “Conglomerado de Galarza”, e consideraram o material apenas como *Rhamphostomopsis* sp. Entretanto, este gênero é sinônimo de *Gryposuchus* Gürich, 1912 (Buffetaut, 1982). O fragmento mandibular de Gasparini (1968) e os restos indeterminados de “crocodilos” (Báez & Gasparini, 1977) são os únicos registros para a Formação Tranquitas.

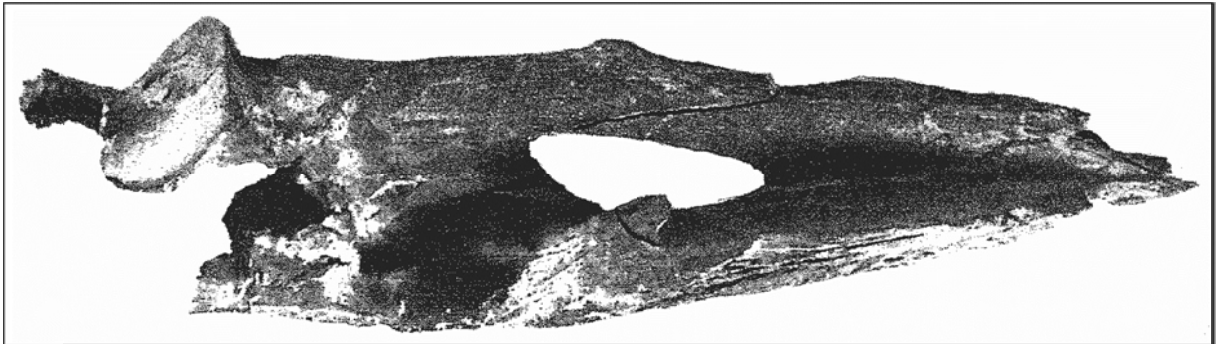


Figura 16 – *Rhamphostomopsis* sp. (sinônimo de *Gryposuchus*) proveniente da Formação Tranquitas. Modificado de Gasparini (1968), sendo que não foi informada no trabalho a escala ou o tamanho do fóssil.

A segunda localidade Argentina, na Província de Entre Ríos (Fig. 5), possui a maior diversidade de crocodilianos miocênicos daquele país. Os primeiros estudos sobre os crocodilianos do “Conglomerado osífero” datam do início do século XIX, podendo ser citados os trabalhos de Bravard (1858), Burmeister (1885), Scalabrini (1887), Ambrosetti (1887), Rovereto (1912), Wieland (1923) e Rusconi (1933, 1934, 1935). Estes autores foram pioneiros no estudo dos crocodilianos de Entre Ríos e, em seus trabalhos, apresentaram inúmeros registros fósseis, bem como várias espécies novas. Entretanto, muitas das espécies ali descritas são hoje consideradas sinônimas, *nomina nuda* ou *nomina dubia*. Langston (1965) realizou um estudo detalhado sobre a sistemática e taxonomia dos crocodilianos da região, apresentando uma completa lista sinonímica.

O terceiro registro para a Argentina foi feito por Simpson (1935), que registrou a presença de diversos grupos de vertebrados fósseis, incluindo “crocodilos”, para o Mioceno Inferior-Médio da Formação Gaiman, Província de Chubut. Entretanto, o material que foi

atribuído a crocodilianos não foi figurado ou formalmente descrito. O registro é importante pela característica marinha da unidade geológica (Cione *et al.*, 2010).

Uma vez que a diversidade de crocodilianos da Formação Ituzaingó é bem conhecida, não cabe aqui rever todos os registros, desde os primeiros estudos do século XIX. Sugerimos a leitura do trabalho de Langston (1965) e Cione *et al.* (2000) para tal fim. A Figura 17 apresenta alguns dos principais registros de crocodilianos do Mioceno de Entre Ríos. Será apresentada aqui apenas uma tabela (Tab. 2) com as espécies encontradas no Mioceno da Argentina, com as devidas referências bibliográficas.

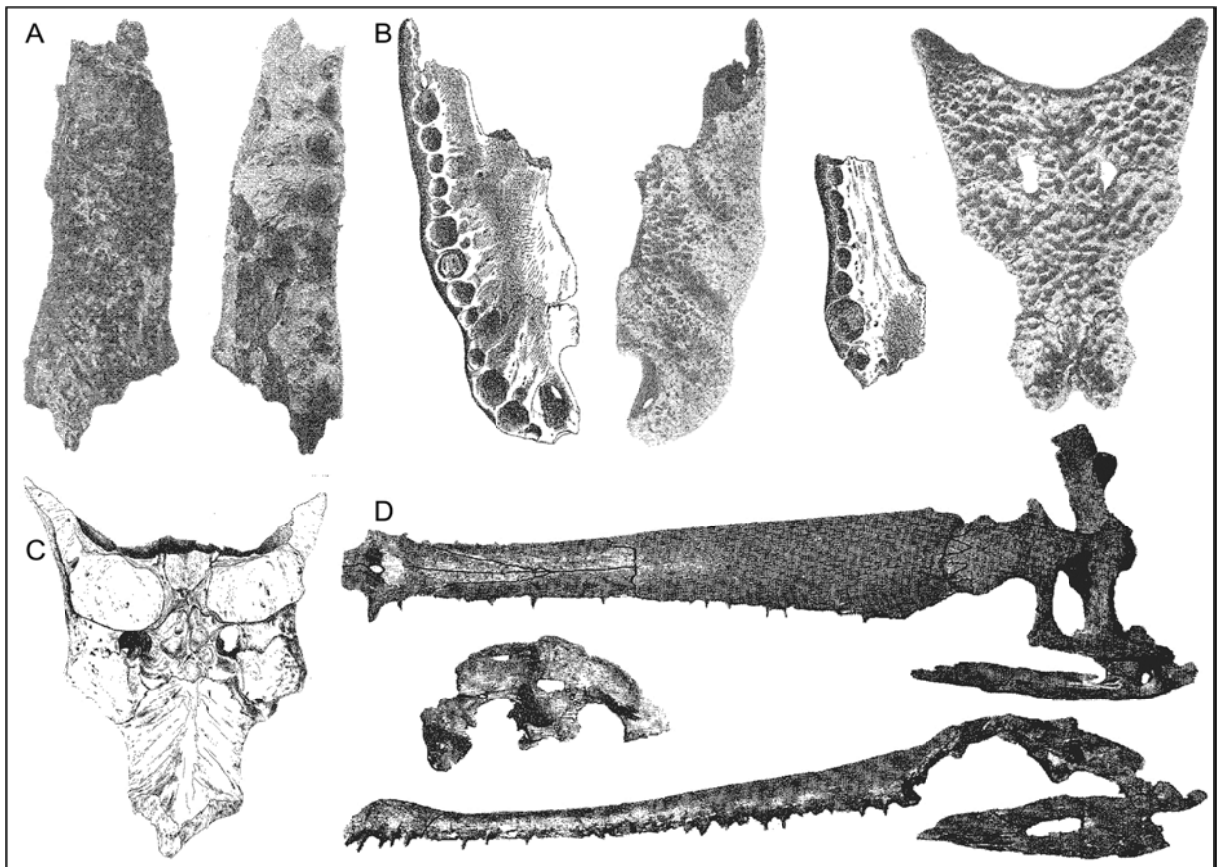


Figura 17 – Crocodilianos do Mioceno da Argentina, Formação Ituzaingó. A, *Caiman australis*, fragmento maxilar em vista dorsal e ventral. B, *Caiman lutescens*, fragmento de rostró em vista ventral e dorsal, fragmento de dentário em vista dorsal e tábua craniana. C, *Mourasuchus nativus*, tábua craniana. D, *Gryposuchus neogaeos*, crânio em vista dorsal, occipital e lateral esquerda. Escala não foi fornecida nos trabalhos originais. Modificado de Rusconi (1912; A e B), Gasparini (1985; C) e Gasparini (1968; D).

Tabela 2 – Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno da Argentina.

Táxon	Referência
Crocodylia indet.	Báez & Gasparini (1977), Gasparini (1973), Gasparini & Báez (1975)
Gavialoidea	
<i>Gryposuchus</i> sp.	Gasparini (1968)
<i>Gryposuchus neogaeus</i>	Rusconi (1935), Gasparini (1968)
Alligatoridae	
<i>Caiman</i> sp.	Gasparini & Báez (1975), Gasparini (1981)
<i>Caiman australis</i>	Bravard (1858), Burmeister (1885), Ambrosetti (1887), Rovereto (1912), Saez (1928), Rusconi (1933), Kälin (1936), Gasparini & Báez (1975)
<i>Caiman latirostris</i>	Gasparini & Báez (1975), Bona & Gasparini (2009)
<i>Caiman lutescens</i>	Rovereto (1912), Rusconi (1933), Patterson (1936), Gasparini (1973), Langston & Gasparini (1997), Brochu (1999), Piña & Argañaraz (2000)
<i>Caiman yacare</i>	Gasparini & Báez (1975), Gasparini (1981)
<i>Mourasuchus nativus</i>	Gasparini (1985), Bocquentin & Souza-Filho (1990)

Bolívia

Duas unidades geológicas na Bolívia apresentam crocodilianos miocênicos fósseis. Da primeira unidade, proveniente de sedimentos do Mioceno Médio que afloram próximo à Tarija, Gasparini (1985) citou a presença de *Mourasuchus nativus*, mas não figurou o material que, segundo a autora, seria proveniente dos depósitos pleistocênicos encontrados na região. O problema desse registro é a falta de controle estratigráfico e de maiores detalhes sobre a localidade. Além de não haver registros de *Mourasuchus* pós-miocênicos (Riff *et al.*, 2010), o material não pôde ser localizado durante uma visita à coleção em que deveria estar depositada (AMNH).

Na segunda unidade, Formação Cobija, foram encontrados restos de *Crocodylia* e um material craniano tentativamente atribuído à *Gavialosuchus* sp., espécie nunca registrada para a América do Sul (talvez para a Venezuela, vide seção correspondente), provenientes de depósitos ao longo do Rio Acre (Carrasco, 1986), além de uma enorme mandíbula de um crocodiliano (?*Purussaurus*), proveniente de depósitos ao longo do Rio Madre de Dios (Leytón & Pacheco, 1989). Da mesma região, porém em uma localidade não conhecida, Rusconi (1931) registrou a presença de um enorme dente (Fig. 18), atribuindo à *Purussaurus brasiliensis*. Entretanto, essa atribuição não pode confirmada, log deve ser tratada como *Purussaurus* sp. A Tabela 3 sumariza os registros bolivianos de crocodilianos miocênicos.

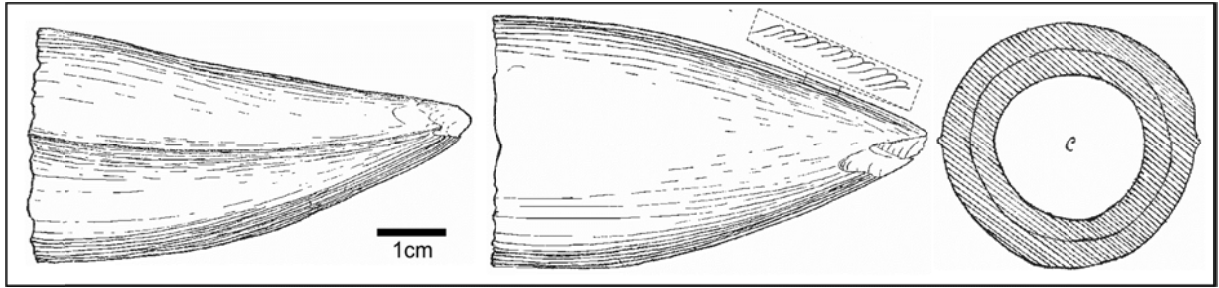


Figura 18 – Dente de *Purussaurus brasiliensis* do Mioceno da Bolívia, em vista mesial, lateral (mostrando detalhe do relevo de uma das carenas) e em corte transversal. Modificado de Rusconi (1931).

Tabela 3 – Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno da Bolívia.

Táxon	Referência
Crocodylia indet.	Carrasco (1986)
Crocodylidae	
<i>Gavialosuchus</i> sp.	Carrasco (1986)
Alligatoridae	
<i>Mourasuchus nativus</i>	Gasparini (1985)
<i>Purussaurus</i> sp.	Rusconi (1931); Leytón & Pacheco (1989)

Brasil

A Formação Pirabas tem mostrado um grande potencial para o estudo de crocodilianos, apesar do registro para este grupo, até o momento, se resumir a alguns fragmentos isolados e fragmentados, os quais representam, porém, os únicos registros de crocodilianos confirmadamente provenientes de depósitos cenozoicos marinhos no Brasil. Estes primeiros registros não trouxeram dados mais precisos sobre taxonomia, sendo possível apenas atribuí-los a *Crocodylia* indeterminados (Toledo *et al.*, 1997; Rossetti, 2001; Rossetti & Goes, 2004). O registro mais significativo foi feito recentemente por Moraes-Santos *et al.* (2011), que apresentou um fragmento mandibular medial atribuível a um gavialoídeo indeterminado. Este registro é importante na medida em que os gavialoídeos na América do sul são essencialmente continentais, com as possíveis exceções de *Piscogavialis jugaliperforatus* (Formação Pisco, Peru) e *Siquesiquesuchus venezuelensis* (Formação

Castillo, Venezuela), que foram encontrados em sedimentos marinhos costeiros e que, segundo Vélez-Juarbe *et al.* (2007), representam de fato espécies marinhas.

O Brasil apresenta a maior diversidade de crocodilianos fósseis miocênicos, mesmo quando comparado a qualquer outra região do planeta (Cozzuol, 2006). Como visto, em pelo menos nove localidades fossilíferas da Formação Solimões tem sido encontrados restos de crocodilianos, considerando espécies de Gavialoidea, Crocodylidae e Alligatoridae. No total, 14 espécies foram encontradas, considerando as que ainda estão para serem descritas e formalmente publicadas. Algumas das espécies da Formação Solimões são mostradas na Figura 19. A Tabela 4 resume a lista faunística de crocodilianos para o Mioceno Superior do Brasil, considerando as duas localidades.

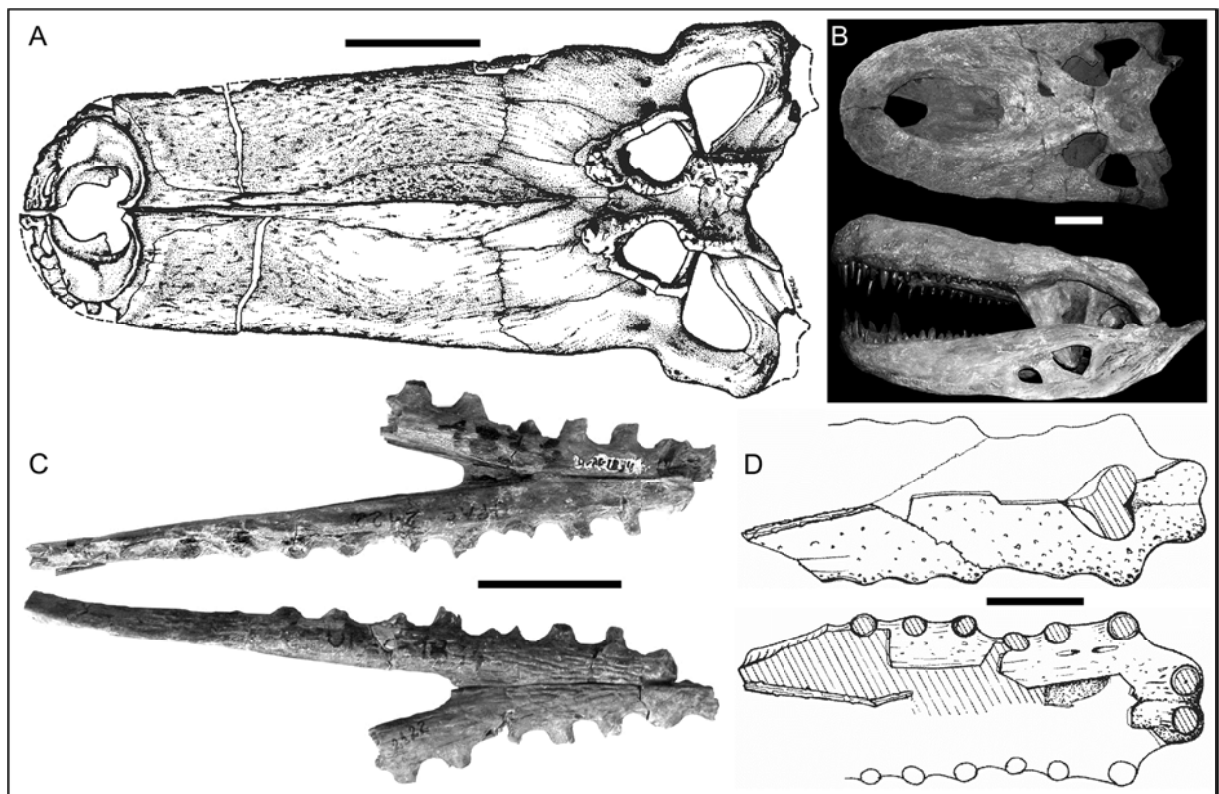


Figura 19 – Alguns crocodilianos do Mioceno brasileiro, proveniente da Formação Solimões. A, crânio em vista dorsal de *Mourasuchus amazonenses*. B, crânio em vista dorsal e lateral direita de *Purussaurus brasiliensis*. C, fragmento anterior da mandíbula de *Charactosuchus sansaoi*. D, fragmento de rostro de *Gryposuchus jessei*. Escala: 20cm (A e B) e 5cm (C e D). Modificado de Price (1964; A), Aguilera *et al.* (2006; B), Riff *et al.* (2010) e Souza-Filho & Bocquentin-Villanueva (1989; D).

Tabela 4 – Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno do Brasil.

Táxon	Referência
Crocodylia indet.	Observação pessoal (Fm. Solimões); Toledo <i>et al.</i> , 1997; Rossetti, 2001; Rosseti & Goes, 2004
Gavialoidea	
Gavialidae indet.	Moraes-Santos <i>et al.</i> (2011)
<i>Gryposuchus</i> sp.	Observação pessoal
<i>Gryposuchus jessei</i>	Gürich (1912)
<i>Hesperosuchus</i> sp. nov. 1	Souza-Filho (1998)
<i>Hesperosuchus</i> sp. nov. 2	Souza-Filho (1998)
Crocodylidae	
<i>Charactosuchus</i> sp.	Observação pessoal
<i>Charactosuchus fieldsi</i>	Souza-Filho (1993)
<i>Charactosuchus mendesi</i>	Souza-Filho & Bocquentin (1989); Souza-Filho <i>et al.</i> (1993)
<i>Charactosuchus sansaoi</i>	Souza-Filho (1991)
Alligatoridae	
Caimaninae sp. nov. 1	Observação Pessoal
<i>Caiman</i> sp.	Observação Pessoal
<i>Caiman</i> sp. nov. 1	Souza-Filho (1998); Souza-Filho & Bocquentin (1991)
<i>Caiman brevirostris</i>	Souza-Filho (1987)
<i>Caiman</i> cf. <i>C. yacare</i>	Fortier <i>et al.</i> (2009)
<i>Mourasuchus</i> sp.	Observação Pessoal
<i>Mourasuchus amazonensis</i>	Price (1964)
<i>Mourasuchus arendsi</i>	Souza-Filho & Guilherme (2011)
<i>Mourasuchus nativus</i>	Bocquentin & Souza-Filho (1990)
<i>Purussaurus</i> sp.	Observação Pessoal
<i>Purussaurus brasiliensis</i>	Barbosa-Rodrigues (1892); Bocquentin <i>et al.</i> (1989)

Colombia

O registro colombiano de crocodilianos miocênicos está entre os mais diversificados da América do Sul, assim como os do Brasil, Peru e Venezuela. Três localidades demonstram um maior potencial, aflorantes no Vale Superior do Rio Magdalena. A quarta localidade, relacionada ao Vale do Rio Cauca, apresenta apenas o registro de “fragmentos de crocodilos insuficientes para uma determinação”, como informado por Grosse (1926). Esta localidade não será discutida posteriormente.

Da Fauna de Chaparral, Stirton (1953) registrou a presença de aligatídeos e crocodilídeos indeterminados. Posteriormente, Langston (1965), registrou a presença de gavialoídeos indeterminados e de uma espécie enigmática de aligatídeo, *Balanerodus*

logimus, conhecida apenas por uma centena de dentes bulbosos e um fragmento mandibular, atribuídos a esta espécie por Langston & Gasparini (1997). Langston (1965) sugeriu uma dieta durofágica para esta espécie. Considerando a idade da Fauna de Chaparral, o registro de *Balanerodus* está restrito ao Mioceno Médio (Laventense) da Colombia e Peru.

Segundo Moreno (2006), em dados ainda não publicados formalmente, foram encontrados restos de crocodilianos atribuíveis aos gêneros *Ikanogavialis* e *Purussaurus* na Formação Barzalosa. Este seria o registro mais antigo para as duas espécies, considerando que esta unidade foi atribuída ao Mioceno Inferior. O registro mais antigo até então de *Purussaurus* era proveniente do Laventense (Mioceno Médio de La Venta e do Arco de Fitzcarrald, Venezuela; Langston, 1965; Salas-Gismondi *et al.*, 2007), e de *Ikanogavialis* seria Mioceno Superior (Formação Urumaco, Sánchez-Villagra & Aguirrela, 2006).

O registro mais abundante para o Mioceno da Colombia é proveniente da Fauna de La Venta, recuperado em um conjunto de localidades do Vale Superior do Magdalena, datadas do Mioceno Médio. O trabalho mais significativo sobre os crocodilianos desta fauna foi apresentado por Langston (1965) e Langston & Gasparini (1997). A Tabela 5 resume os registros de crocodilianos encontrados no Mioceno da Colombia, enquanto que a Figura 20 mostra os principais fósseis de crocodilianos encontrados nas faunas de Chaparral e La Venta.

Tabela 5 – Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno da Colombia.

Táxon	Referência
Crocodylia indet.	Grosse (1926), Langston (1965)
Gavialoidea	
Gavialoidea indet.	Langston (1965)
<i>Gryposuchus</i> sp.	Observação pessoal
<i>Gryposuchus colombianus</i>	Langston (1965); Langston & Gasparini (1997)
<i>Ikanogavialis</i> sp.	Moreno (2006)
Crocodylidae	
<i>Charactosuchus fieldsi</i>	Langston (1965)
Alligatoridae	
Alligatoridae indet.	Observação Pessoal
<i>Balanerodus logimus</i>	Langston (1965); Langston & Gasparini (1997)
<i>Caiman lutescens</i>	Langston (1965); Brochu (1999)
<i>Eocaiman</i> sp.	Langston (1965)
<i>Mourasuchus atopus</i>	Langston (1965, 1966)
<i>Purussaurus</i> sp.	Observação Pessoal; Moreno (2006)
<i>Purussaurus neivensis</i>	Langston (1965); Bocquentin <i>et al.</i> (1989)

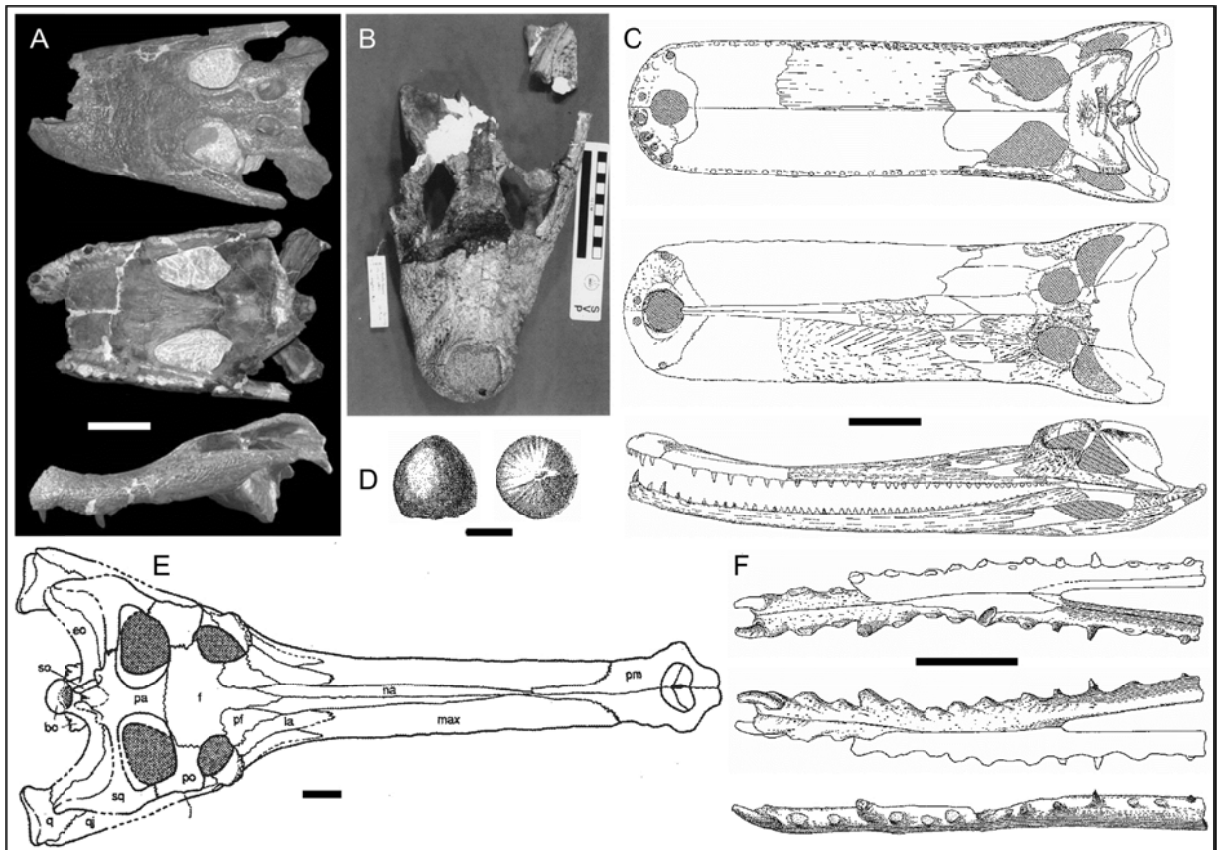


Figura 20 – Alguns crocodilianos do Mioceno da Colombia. A, crânio em vista dorsal, ventral e lateral esquerda de *Purussaurus neivensis*. B, crânio de *Caiman lutescens* em vista dorsal. C, ilustrações de *Mourasuchus atopus* em vista ventral, dorsal e lateral esquerda. D, dentes da espécie enigmática *Balanerodus logimus* em vista lateral e oclusal. E, ilustração do crânio de *Gryposuchus colombianus* em vista dorsal. F, ilustrações de *Charactosuchus fieldsi* em vista dorsal, ventral e lateral esquerda. Escala: 20cm (A e C), 5cm (E e F) e 1cm (D). Modificado de Aguilera *et al.* (2006; A), Brochu (1999; B), Langston (1965; C,D e F) e Langston & Gasparini (1997; E).

Equador

O único registro deste país é proveniente da Formação Biblián, na região andina (Fig. 5), de idade miocênica. Hoffstetter (1970b) mencionou a presença de “crocodilos” para esta unidade (Tab. 4). Segundo Broin, em opinião expressa no trabalho de Hoffstetter, o material seria de aligatoriídeos, mas outros detalhes não foram fornecidos. Este registro é importante, pois nunca figurou entre os apontados para o Mioceno da América do Sul, representando uma área potencial para estudos.

Tabela 6 – Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno do Equador.

Táxon	Referência
Crocodylia indet.	Hoffstetter (1970b)

Peru

O registro no mioceno peruano de crocodilianos é bastante expressivo. Exceto por alguns registros indeterminados, é formado por elementos tipicamente amazônicos, como gavialoídeos e aligatoriídeos gigantes (Salas-Gismondi *et al.*, 2007). Os registros relacionados aos sedimentos da Formação Solimões que afloram no lado Peruano, aflorantes ao longo do Rio Acre, ainda não foram publicados. Uma visita à coleção do Los Angeles County Museum mostrou o potencial peruano para elementos da Fauna do Acre, como por exemplo, *Mourasuchus* sp. e *Purussaurus* sp. Já nos sedimentos “acreanos” do Rio Utoquina, Spillman (1949) registrou fósseis de um possível *Gryposuchus* e um Alligatoridae “parecido ao gênero *Caiman*”. Maiores detalhes não foram dados, mas considerando que se trata da Formação Solimões, devem representar elementos típicos da região. Já o registro para a Formação Pebas, aflorante ao longo do Rio Amazonas no lado peruano, é marcado apenas pela presença de “Crocodylia”, segundo Hoffstetter (1970c). Este registro é importante, uma vez que não há na região nordeste do Peru uma fauna rica em crocodilianos fósseis.

Sem dúvida, a localidade mais promissora para o estudo de crocodilianos fósseis no Peru é proveniente do Arco de Fitzcarrald (Mioceno Médio). A diversidade é grande, considerando o pouco tempo de trabalhos de campo que vem sendo realizados na região (Antoine *et al.*, 2007). Salas-Gismondi *et al.* (2007) sintetizaram todos os registros encontrados até então. Entre os mesmos, destacam-se a presença de *Purussaurus* sp. e *Paleosuchus* sp., sendo para esta espécie o primeiro registro fóssil encontrado. Algumas destas espécies são mostradas na Figura 21.

O registro proveniente da Formação Pisco (Mioceno Superior) é marcado pela espécie *Piscogavialis jugaliperforatus* Kraus, 1998 (Fig. 22), o primeiro réptil a ser descrito para a formação, já que os “crocodilos” citados por Hoffstetter (1968) nunca foram descritos. O material é formado por um crânio completo, com mandíbulas associadas. Apesar da possibilidade de se tratar de um fóssil continental transportado e depositado em sedimentos

costeiros, Vélez-Juarbe *et al.* (2007) argumentou que tanto *Piscogavialis jugaliperforatus* quanto *Siquisiquesuchus venezuelensis* representam formas que viviam em ambiente marinho (Brochu & Rincón, 2004). Salas (2003) reportou a presença de um crocodiliano longirrostrino para a Formação Pisco e atribuiu-o a um possível tomistomíneo (Crocodylidae).

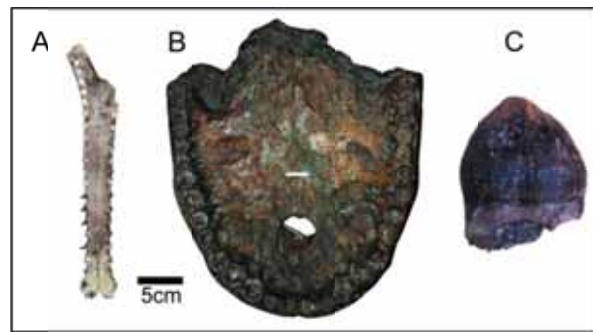


Figura 21 – Alguns crocodilianos do Mioceno do Peru, provenientes do Arco de Fitzcarrald. A, fragmento mandibular de *Gryposuchus* cf. *G. colombianus*. B, rostro em vista ventral de *Purussaurus* sp. C, dente atribuído à *Balanerodus logimus*, em tamanho natural. Modificado de Salas-Gismondi *et al.* (2007).

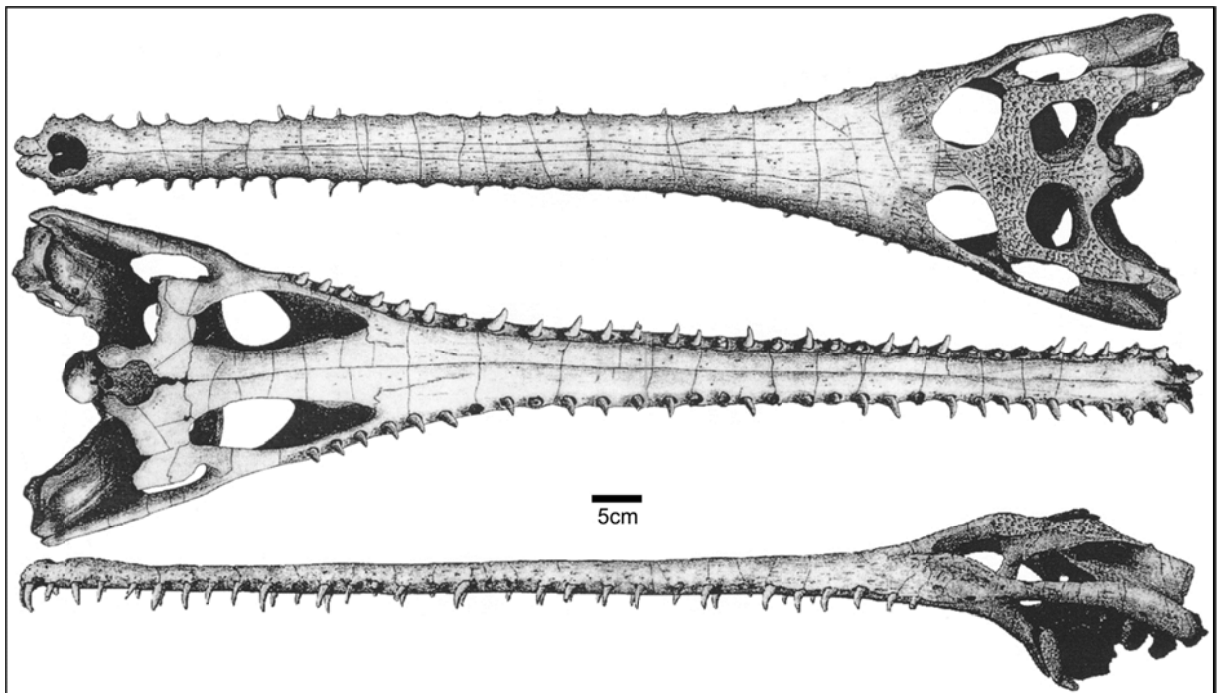


Figura 22 – *Piscogavialis jugaliperforatus*, do Mioceno do Peru. Crânio em vista dorsal, ventral e lateral esquerda. Modificado de Kraus (1998).

A Tabela 7 resume a lista faunística de crocodilianos para o Mioceno do Peru, considerando todas as localidades.

Tabela 7 – Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno do Peru.

Táxon	Referência
Crocodylia indet.	Hoffstetter (1968, 1970c)
Gavialoidea	
<i>Gryposuchus</i> sp.	Spillman (1949)
<i>Gryposuchus</i> cf. <i>G. colombianus</i>	Salas-Gismondi <i>et al.</i> (2007)
<i>Piscogavialis jugaliperforatus</i>	Kraus (1998)
Crocodylidae	
Tomistominae indet.	Salas (2003)
Alligatoridae	
<i>Balanerodus logimus</i>	Salas-Gismondi <i>et al.</i> (2007)
<i>Caiman</i> sp.	Spillman (1949), Salas-Gismondi <i>et al.</i> (2007)
<i>Mourasuchus</i> sp.	Observação Pessoal, Salas-Gismondi <i>et al.</i> (2007)
<i>Purussaurus</i> sp.	Observação Pessoal, Salas-Gismondi <i>et al.</i> (2007)

Venezuela

A diversidade de crocodilianos miocênicos da Venezuela é comparável com as faunas de La Venta e do Acre, tanto em diversidade de grupos quanto de espécies (Sánchez-Villagra & Aguilera, 2006). Esta diversidade provém, em sua maioria, das Formações Socorro e Urumaco.

O primeiro registro de *Crocodylia* para a Formação Castillo foi feito por Sánchez-Villagra *et al.* (2000), que reportou a presença de um osteodermo isolado de taxonomia incerta. Sánchez-Villagra *et al.* (2001) apresentaram o segundo registro, atribuído a um tomistomíneo indeterminado. Brochu & Rincón (2004) apresentaram a primeira espécie de crocodiliano da Formação Castillo, o gavialoídeo *Siquisiquesuchus venezuelensis*, ao mesmo tempo em que constataram que o material de Sánchez-Villagra *et al.* (2001) seria de um gavialoídeo e não de um tomistomíneo. A espécie nova foi erigida sobre um crânio e mandíbulas associadas (Fig. 23), juntamente com elementos pós-cranianos atribuídos à espécie. Assim como para *Piscogavialis jugaliperforatus*, Vélez-Juarbe *et al.* (2007)

argumentaram que *Siquisiquesuchus venezuelensis* também vivia em ambientes marinhos costeiros.



Figura 23 – *Siquisiquesuchus venezuelensis*, proveniente da Formação Castillo (Venezuela). A, crânio em vista dorsal. B, crânio em vista ventral. C, mandíbulas incompletas em vista dorsal. Modificado de Brochu & Rincón (2004).

A Sequência Sedimentar do Urumaco, que inclui as Formações Socorro, Urumaco e Codore (Sánchez-Villagra & Aguilera, 2006; Quiroz & Jaramillho, 2010), apresenta uma grande diversidade fóssil de crocodilianos, somando 12 espécies, incluindo Alligatoridae, Crocodylidae e Gavialidae, sendo estes registrados nas Formações Socorro e Urumaco, uma vez que ainda não foram encontrados crocodilianos na Formação Codore (Sánchez-Villagra & Aguilera, 2006; Scheyer & Moreno-Bernal, 2010; Sánchez-Villagra *et al.*, 2010). A Figura 24 mostra os principais fósseis de crocodilianos encontrados nestas duas formações (Socorro e Urumaco), e a Tabela 8 resume os registros de crocodilianos encontrados no Mioceno da Venezuela.

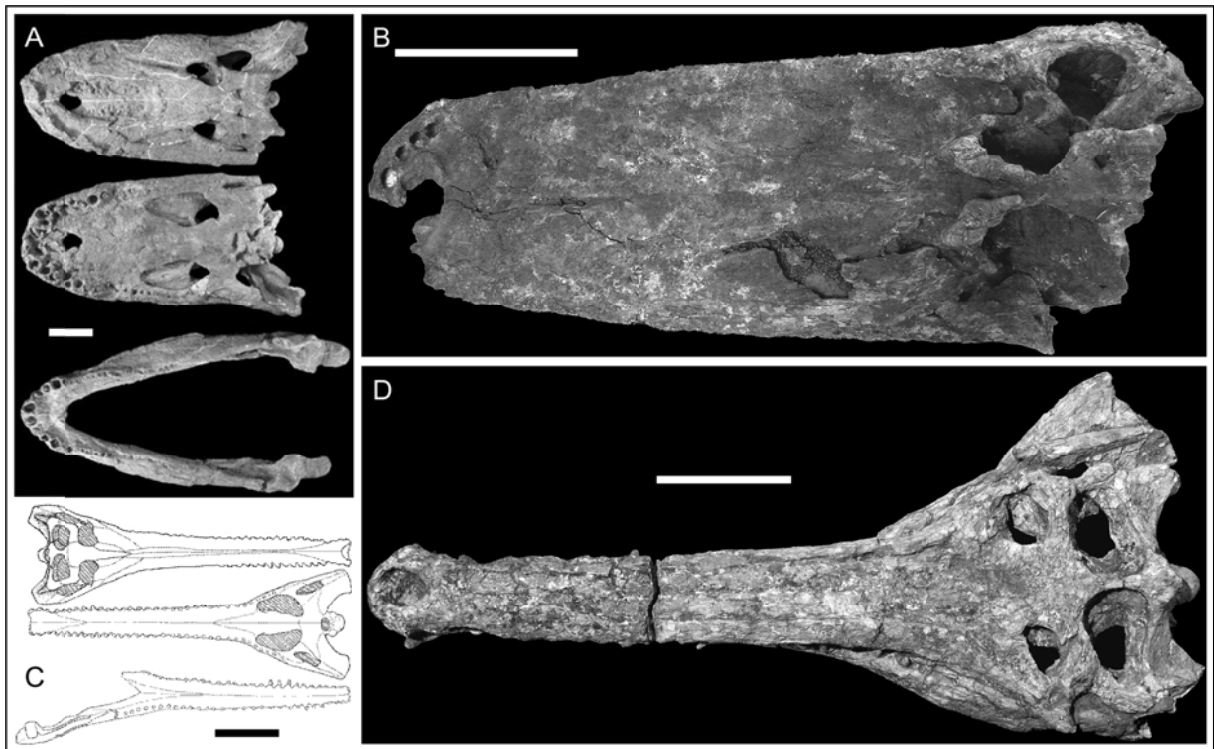


Figura 24 – Alguns crocodilianos do Mioceno da Venezuela, provenientes da Formação Urumaco. A, *Purussaurus mirandai*, crânio em vista dorsal e ventral, e ramos mandibulares em vista dorsal. B, *Mourasuchus arendsi* em vista dorsal. C, ilustrações do crânio (dorsal e ventral) e mandíbulas (dorsal) de *Ikanogavialis gameroi*. Escala = 20cm. Modificado de Aguilera *et al.* (2006; A), Riff *et al.* (2010; B e D) e Sill (1970; C).

Tabela 8 – Lista dos registros de crocodilianos fósseis para o Mioceno da Venezuela.

Táxon	Referência
Gavialoidea	
<i>Gryposuchus colombianus</i>	Aguilera (2004)
<i>Gryposuchus croizati</i>	Riff & Aguilera (2008)
<i>Gryposuchus jessei</i>	Sánchez-Villagra & Aguilera (2006)
<i>Hesperogavialis</i> sp.	Sánchez-Villagra & Aguilera (2006)
<i>Hesperogavialis cruxenti</i>	Bocquentin & Buffeaut (1981)
<i>Ikanogavialis gameroi</i>	Sill (1970)
Crocodylidae	
<i>Characosuchus mendesi</i>	Sánchez-Villagra & Aguilera (2006)
<i>Thecachampsia</i> sp. 1	Sánchez-Villagra & Aguilera (2006)
<i>Thecachampsia</i> sp. 2	Sánchez-Villagra & Aguilera (2006)
Alligatoridae	
<i>Caiman brevisrostris</i>	Sánchez-Villagra & Aguilera (2006)
<i>Caiman lutescens</i>	Sánchez-Villagra & Aguilera (2006)

<i>Melanosuchus fisheri</i>	Medina (1976)
<i>Mourasuchus arendsi</i>	Bocquentin-Villanueva (1984)
<i>Purussaurus mirandai</i>	Aguilera <i>et al.</i> (2006)
<i>Purussaurus</i> cf. <i>P. neivensis</i>	Aguilera (2004)

Esta Época é extremamente rica não só em localidades fossilíferas, mas também em biodiversidade de crocodilianos fósseis, como já foi mencionado. Entretanto, o conhecimento existente sobre o registro no Mioceno está longe de ser o ideal, ou mesmo o aceitável. Há muitas localidades com registros indetermináveis nas quais ainda não foram envidados esforços de prospecção no intuito de coletar novos espécimes de crocodilianos. Em uma das primeiras localidades a ter sua rica diversidade conhecida, a Formação Solimões, o conhecimento está sendo produzido muito vagorosamente, considerando a quantidade de fósseis coletados. O mesmo não se pode dizer, por exemplo, dos fósseis do Arco de Fitzcarrald, que em pouco tempo se tornaram conhecidos, apesar de pouco estudados. A Argentina e a Colômbia pararam no tempo no que diz respeito ao conhecimento dos seus crocodilianos fósseis, com as publicações sobre o grupo resumindo-se aos trabalhos clássicos (e.g., Rusconi, 1933; Langston, 1965). Aparentemente, muitos dados novos foram produzidos, mas nunca formalmente publicados (e.g., Gasparini, 1973). A diversidade miocênica é muito grande para ter todas as espécies problemáticas discutidas aqui, mas pode-se dizer que o que já se sabe sobre a diversidade de crocodilianos durante o Mioceno da América do Sul não é nada, comparado com o que ainda precisa ser conhecido.

Plioceno

Em comparação com o Mioceno, o registro de Crocodylia para o Plioceno da América do Sul é quase nulo. Na realidade, o Plioceno representa a Época de menor expressão paleontológica do grupo, com apenas um registro, ainda não publicado, para a Venezuela. Este escasso registro apresenta um problema para estudos biogeográficos e evolutivos, uma vez que a fauna tipicamente miocênica (e.g., *Purussaurus*, *Mourasuchus*, *Gryposuchus*) foi extinta na transição do Mioceno para o Plioceno.

Como visto na seção sobre o Mioceno, diversas unidades anteriormente consideradas como mio-pleiocênicas, pliocênicas ou mesmo pleistocênicas (e.g.,

Mesopotamiense argentino, Gasparini, 1970; Formação Urumaco, Sill, 1970; Formação Solimões, Souza-Filho, 1987), são hoje atribuídas ao Mioceno, ou pelo menos as fácies portadoras de crocodilianos fósseis. A partir do Plioceno, todos os registros duvidosos podem ser atribuídos à *Crocodylia*, uma vez que o último registro de um crocodiliforme não-crocodiliano é datado do Mioceno Médio, proveniente da Fauna de La Venta (Langston & Gasparini, 1997).

Ainda não estão claras as razões para este tão escasso registro pliocênico de *Crocodylia*, considerando a enorme diversidade apresentada pelo grupo na época anterior. Isto poderia estar relacionado às mudanças ambientais da transição Mioceno/Plioceno (Gaupp *et al.*, 1999), que teria afetado a distribuição biogeografia, especialmente reptiliana (Báez & Gasparini, 1979), e os ecossistemas tropicais sul-americanos (Hoorn & Wesselingh, 2010).

Outro aspecto que poderia ser levantado seria a inexistência de depósitos pliocênicos na América do Sul. Entretanto, isto não procede, uma vez que há diversas unidades geológicas sul-americanas atribuídas ao Plioceno, e que muitas delas apresentam uma grande diversidade fossilífera, esta composta principalmente por mamíferos. A Tabela 9 resume algumas das principais unidades/depósitos datados do Plioceno, que ocorrem na América do Sul, seguido das devidas referências bibliográficas.

Tabela 9 – Algumas unidades geológicas sul-americanas atribuídas ao Plioceno.

Unidade Geológica	Geocronologia	Referência Bibliográfica
Bacia do Parnaíba (BR)	Fácies pliocênicas (por palinologia)	Santos & Carvalho (2009)
Fauna Inchasi (BO)	Plioceno	MacFadden <i>et al.</i> (1993)
Formação Andalgalá (AR)	Mioceno Superior – Plioceno Inferior	Degrange <i>et al.</i> (2010)
Formação Andalhuala (AR)	Plioceno Inferior	Anzótegui <i>et al.</i> (2007)
Formação Araucana (AR)	Plioceno	Cerdeño <i>et al.</i> (2008)
Formação Chapadmalal (AR)	Plioceno	Dozo (1997)
Formação Codore (VE)	Mioceno Superior – Plioceno Inferior	Quiroz & Jaramillo (2010)
Formação Cubagua (VE)	Mioceno Superior-Plioceno	Landau <i>et al.</i> (2008)
Formação Monte Hermoso (AR)	Plioceno Inferior-Médio	Bogan & Agnolin (2009)
Formação Pisco (PE)	Mioceno Superior-Plioceno Inferior	Bianucci <i>et al.</i> (2010)
Formação Rio Quinto (AR)	Mioceno Superior-Plioceno	Cerdeño <i>et al.</i> (2008)
Formação San José (UR)	Plioceno – Pleistoceno	Rinderknecht & Blanco (2008)
Formação Uquía (AR)	Plioceno – Pleistoceno Inferior	Reguero <i>et al.</i> (2007)
Membro Tibagota, Fm. Tiltá (CO)	Plioceno	Hooghiemstra <i>et al.</i> (2006)

Um registro feito para o Pleistoceno por Patterson (1936), já foi também considerado como possivelmente pliocênico (Báez & Gasparini, 1977; Gasparini, 1981). Estas autoras se basearam na proposta de Pascual & Odreman Rivas (1973), onde os “Upper Chaco Beds”, de onde o fóssil seria proveniente, seriam pliocênicos. Entretanto, as autoras desconsideraram as demais informações providas por Patterson. Devido à fauna associada descrita por este autor, consideraremos o registro em questão como pleistocênico e o mesmo será devidamente apresentado na seção correspondente.

O único registro comprovado para o Plioceno da América do Sul é proveniente da Formação San Gregório (estado Falcón, Venezuela; Fig. 5). Como visto na seção sobre o Mioceno, a região ao redor do município de Urumaco possui uma ampla exposição de rochas miocênicas, das formações Socorro, Urumaco e Codore. A Formação San Gregorio, que repousa concordantemente sobre a Formação Codore (Mioceno Superior – Plioceno Inferior), é dividida em dois membros. O Membro Cocuiza (superior) é tipicamente marinho, tendo sido ali encontrados fósseis de moluscos, crustáceos e foraminíferos. O Membro Vegel (inferior) representa uma acumulação de leques aluviais e até recentemente não haviam sido encontrados fósseis ali, fato que mudou com a descoberta de uma abundante associação fossilífera (Vucetich *et al.*, 2010). A idade da formação é Plioceno Médio-Superior (Quiróz & Jaramillo, 2010; Smith *et al.*, 2010; Vucetich *et al.*, 2010).

Recentemente, Vucetich *et al.* (2010) apresentaram uma nova associação faunística pliocênica, proveniente da Formação San Gregório. Esta fauna é formada por roedores, toxodontes, xenartros, testudíneos e crocodilianos. O foco do trabalho foram os mamíferos, principalmente os roedores, sendo que o material de répteis não foi discutido. Os fósseis de *Crocodylia* da Formação San Gregório são representados por um crânio parcialmente completo, associado a mandíbulas, e alguns dentes isolados (Fig. 25). Estes materiais estão sendo estudados pelo autor do presente trabalho e se trata da segunda evidência fóssil de *Crocodylus* para a América do Sul. O primeiro registro fóssil deste gênero será apresentado na seção sobre o Pleistoceno.

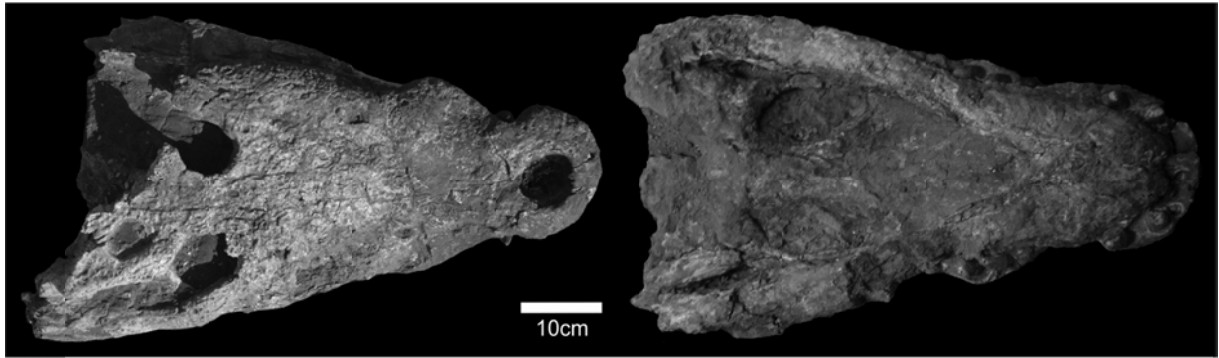


Figura 25 – O único registro pliocênico de *Crocodylia* para a América do Sul. Trata-se de um crânio incompleto, com mandíbulas associadas, de um *Crocodylus*. Fotos do autor (D.C.F.).

Apesar de haver diversas unidades geológicas pliocênicas, há apenas um registro de *Crocodylia* confirmadamente desta Época. A partir do Plioceno, os materiais indeterminados podem ser atribuídos à *Crocodylia*, uma vez que crocodiliformes não-crocodilianos desapareceram durante o Mioceno (Langston & Gasparini, 1997). Mesmo assim, não há nenhum registro pliocênico incerto para poder ser considerado como crocodiliano. O único registro, da Venezuela, mostra os primeiros indícios de uma mudança faunística no grupo, ocorrido entre o Mioceno e o Plioceno. O fóssil venezuelano representa o registro mais antigo de um *Crocodylus* para a América do Sul e comprova a hipótese de uma chegada neste continente após uma dispersão transoceânica. O material ainda precisa ser estudado do ponto de vista filogenético, mas mostra a evolução dos caracteres dentro dos crocodilos do Novo Mundo.

Pleistoceno

O registro fóssil de *Crocodylia* para o Pleistoceno sul-americano pode ser considerado bom “quantitativamente”, mas não “qualitativamente” (Fortier *et al.*, 2010). Segundo este autor, existem cerca de quinze localidades na América do Sul com registros de crocodilianos, entretanto, de forma geral, o registro é bastante fragmentado, constituído principalmente por elementos isolados, como dentes, vértebras e osteodermos. A maioria dos registros ocorre no Brasil, com apenas cinco ocorrendo em outros países. Veremos, a seguir, os registros pleistocênicos por ordem decrescente de latitude, iniciando com os registros fora do Brasil e em seguida os registros brasileiros.

A Formação Arroyo Feliciano é a unidade mais fossilífera do Pleistoceno na Província de Entre Ríos, Argentina (Iriondo, 1994). Noriega *et al.* (2004) apresentaram a fauna encontrada para esta formação entre as localidades de Villa Libertador San Martín e Strobel (Fig. 5), onde afloram sedimentos ao longo do arroio Ensenada do Rio Paraná. A fauna é composta majoritariamente por mamíferos, incluindo *Equus (Amerhippus) neogeus* e *Glyptodon perforatus*, indicadores da Idade Mamífero Lujanense, correspondente ao Pleistoceno Superior (Cione & Tonni, 1999; Noriega *et al.*, 2004). Os autores registraram também a presença de répteis, incluindo uma grande quantidade de dentes atribuídos ao gênero *Caiman*. Atualmente, duas espécies ocorrem na Província de Entre Ríos (Piña *et al.*, 2004; Larriera & Imhof, 2006): *Caiman latirostris* (jacaré-de-papo-amarelo) e *Caiman yacare* (jacaré-do-pantanal). Entretanto, somente a última ocorre, nesta província, ao longo do Rio Paraná, sendo esta a espécie de crocodiliano sul-americano com distribuição mais austral (Verdade & Piña, 2006; Rueda-Almonacid *et al.*, 2007). A presença de um jacaré no Pleistoceno Superior mostra que as condições ambientais na região, naquela época, eram bem próximas das atuais.

Patterson (1936) registrou a presença de *Caiman latirostris* (Fig. 26) para a região oriental da Província de Salta, no norte da Argentina (Fig. 5). Entretanto, Báez & Gasparini (1977) e Gasparini (1981) consideraram a possibilidade de o registro ser pliocênico, com base na proposta lito e cronoestratigráfica de Pascual & Odreman Rivas (1973), na qual os “*Upper Chaco Beds*”, de onde o fóssil seria proveniente (segundo Patterson, 1936), seriam na verdade pliocênicos. As autoras, porém, não incluíram mais informações sobre este registro e, aparentemente, desconsideraram parte do próprio trabalho de Patterson, no qual o autor citou a presença, associada ao fóssil de *Caiman latirostris*, de restos de *Toxodon* sp. e *Equus* sp., gêneros tipicamente pleistocênicos (Cione & Tonni, 1999). Tankard *et al.* (1995) considerou a “*Upper Chaco Formation*” (sinônimo de *Upper Chaco Beds*) como sendo Plioceno Superior-Pleistoceno Inferior, e que a sedimentação na Bacia do Chaco é contínua até o Recente (Kuhn, 1991). Entretanto, o topo do Plioceno é hoje considerado a base do Pleistoceno (Ogg *et al.*, 2008).

Patterson (1936) comentou que o fóssil de *Caiman latirostris* da Província de Salta foi encontrado a 400km da localidade mais próxima onde a espécie é hoje encontrada. Supõe-se que, à época do trabalho de Patterson, ainda não se conheciam todas as populações desta espécie. Assim como na Província de Entre Ríos, o jacaré-do-pantanal (*Caiman yacare*) e o jacaré-de-papo-amarelo (*Caiman latirostris*) ocorrem atualmente distribuídos na Província

de Salta (Larriera & Imhof, 2006; Rueda-Almonacid *et al.*, 2007). Novamente, a presença de um jacaré mostra que as condições ambientais na região, naquela época, eram bem próximas das atuais.

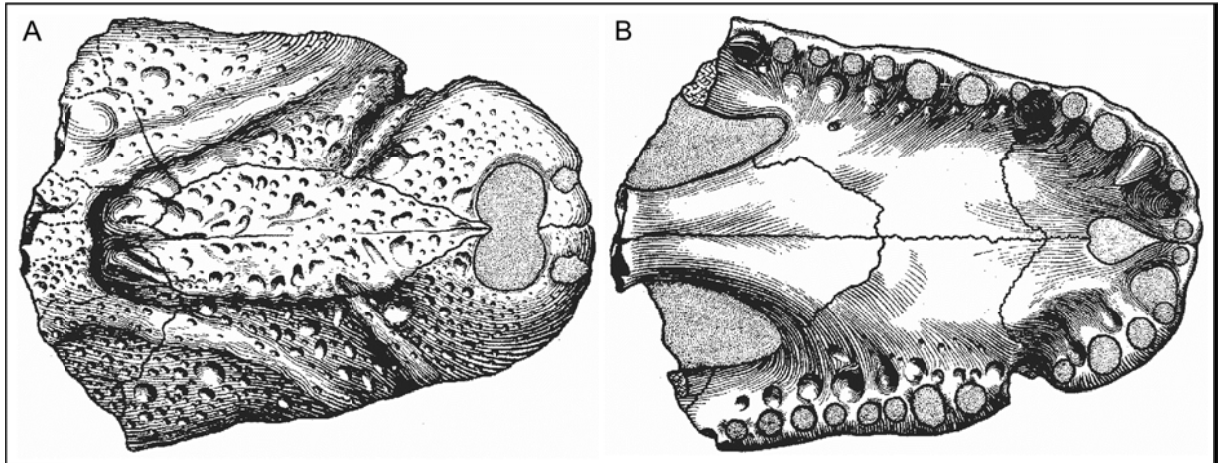


Figura 26 – Crânio incompleto de *Caiman latirostris*, do Pleistoceno da Província de Salta, Argentina. A, vista dorsal e B, vista ventral. Modificado de Patterson (1936).

Ortega (1970), em um trabalho sobre as faunas do cenozoico da Bolívia (Fig. 5), mencionou a presença de fósseis de “crocodilos” para aquele país. Entretanto, não foi informada a localidade precisa do registro nem mencionada a idade do pacote sedimentar, mas esta pode ser atribuída ao Pleistoceno, uma vez que o autor informou também a presença ali de *Megatherium americanum*, a maior preguiça terrícola extinta, que apresenta um *biocron* do Pleistoceno Superior ao Holoceno Inferior, Idades Mamífero (SALMA) Lujanense e Bonaerense (Bargo, 2001; Cione *et al.*, 2003; Chiesa, 2008). Uma vez que há cinco espécies atuais de Caimaniae na Bolívia (Thorbjarnarson, 1992), não é possível realizar uma inferência taxonômica precisa para este registro.

Lemon & Churcher (1961) descreveram um depósito asfáltico com muitos restos de mamíferos na província de Talara, no noroeste do Peru, próximo à costa do Oceano Pacífico (Fig. 5). Datações radiocarbônicas sugerem uma idade de aproximadamente 13 mil anos passados (Bryan, 1973), atribuída, então, ao Pleistoceno Superior, próximo ao limite com o Holoceno. Cione *et al.* (2003, 2009) utilizou esta localidade para dar suporte à teoria do ZigZag interrompido, que explica a extinção da Megafauna sob uma ótica paleoclimática e

paleoecológica na transição do Pleistoceno para o Holoceno. Nesta localidade, Hoffstetter (1970c) registrou a presença de “crocodilos”. Este registro é bastante interessante, uma vez que, das cinco espécies atuais de crocodilianos presentes no Peru, apenas o crocodilo-americano (*Crocodylus acutus*) é encontrado no lado ocidental da cordilheira. As demais espécies, todas de caimaníneos, são encontradas somente no lado oriental (Thorbjarnarson, 1992; Rueda-Almonacid *et al.*, 2007).

Na região costeira do Equador, localidade La Carolina, na península de Santa Helena (Fig. 5), Hoffstatter (1970b) registrou a presença de um “Caiman s.l.”, para pacotes sedimentares datados do Pleistoceno Superior (próximo ao limite com o Holoceno; Ficarelli *et al.*, 2003), também relacionados com um depósito asfáltico (Hoffstetter, 1952). É interessante a atribuição deste material ao gênero *Caiman* (ou, no caso, a um Caimaninae), uma vez que, no lado ocidental da cordilheira, é encontrado *Caiman crocodilus*, juntamente com *Crocodylus acutus*. As demais espécies são encontradas apenas no lado oriental da cordilheira (Thorbjarnarson, 1992).

Depósitos de asfalto aflorante são bastante comuns na Venezuela (Czaplewski *et al.*, 2005), muitos dos quais apresentam uma preservação excepcional, registrando uma grande quantidade de grupos fósseis, como vertebrados, insetos e plantas (Orchard & Rincón, 2007; Rincón *et al.*, 2007, 2009). Em uma nova localidade, El Breal de Orocuá (Maturín, estado Monagas; Fig. 5), tem sido recuperada uma grande quantidade de fósseis nas camadas de piche imersas nos sedimentos da Formação Mesa (Hackley *et al.*, 2006), interpretada como um sistema flúvio-lacustre. Esta unidade geológica é datada como de idade Pleistoceno Inferior à Médio (González de Juana *et al.*, 1980; Carbón *et al.*, 1993). Entretanto, recentes evidências, baseadas na fauna associada, tem sugerido uma idade Plio-Pleistoceno a Pleistoceno Médio (Rincón *et al.* 2009, 2011).

Entre os vertebrados coletados há alguns ossos isolados de *Caiman* sp. (Fig. 27), representando o primeiro registro de crocodilianos para o Pleistoceno da Venezuela (Fortier & Rincón, 2008). Os autores identificaram, entre os materiais encontrados, a presença de pelo menos três estágios ontogenéticos diferentes. Atualmente, cinco espécies são registradas na Venezuela, todas relativamente próximas de El Breal de Orocuá (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007): *Caiman crocodilus* (*C. c. crocodilus* e *C. c. fuscus*), *Crocodylus acutus*, *Crocodylus intermedius* e as duas espécies de *Paleosuchus*, *P. palpebrosus* e *P. trigonatus*. Este registro mostra que pelo menos parte da fauna de crocodilianos do norte da Venezuela já estava

presente no final do Plioceno – início do Pleistoceno. Devido ao fato de não haver bons registros de caimaníneos no Plio-Pleistoceno da América do Sul e pela qualidade excepcional dos fósseis preservados, El Breal de Orocuál representa uma localidade estratégica para o estudo da paleontologia, biogeografia e evolução do grupo.



Figura 27 – *Caiman* sp. proveniente de El Breal de Orocuál. Três estágios ontogenéticos podem ser encontrados, segundo Fortier & Rincón (2008). A, fragmentos de pré-maxila e dentário de espécime juvenil. B, fragmentos de maxila e dentário de espécime sub-adulto. C, vértebras e osteodermos de um espécime adulto. Fotos do autor (D.C.F.).

O registro de Crocodylia no Pleistoceno do Brasil está distribuído em 8 estados, em todas as regiões do País (Fig. 5). O registro é bastante fragmentário, constituído principalmente de restos cranianos indetermináveis, dentes, vértebras e osteodermos. O registro mais significativo provém do estado de Rondônia, onde foi encontrado um crânio praticamente completo de *Crocodylus*, o primeiro para a América do Sul (Fortier *et al.*, 2011).

A Planície Costeira do Rio Grande do Sul é a mais extensa do país, representada por uma faixa de areias e lagoas que cobre todo o leste do Estado, formando um sistema complexo de leques aluviais e quatro lagoas-barreiras (Tomazelli & Villwok, 2000, 2005). Os fósseis de vertebrados encontrados nesta região, provenientes do Sistema Laguna-Barreira III (Buchmann, 2002; Lopes *et al.*, 2005), teriam uma idade aproximada de 120 mil anos passados (Villwok & Tomazelli, 1995; Buchmann, 2002), correspondendo à Idade Mamífero Lujanense (Cione & Tonni, 1999). Entre os vertebrados fósseis pleistocênicos provenientes desses depósitos lagunares, os répteis são bastante escassos, sendo principalmente registrados

pela presença de Squamata e Testudines, enquanto que os mamíferos são bastante abundantes (Hsiou, 2006). Hsiou & Fortier (2007) registraram, pela primeira vez, a presença de crocodilianos para o Pleistoceno da Região Sul. O material é proveniente do município de Santa Vitória do Palmar (RS; Fig. 5), coletado no litoral do Balneário Hermenegildo. O único material encontrado, atribuído à *Caiman* sp., é uma pré-maxila esquerda (Fig. 28) bastante erodida e com a coloração escura característica dos fósseis da região. Os autores preferiram não associar o material à única espécie de *Caiman* que ocorre hoje no Rio Grande do Sul (Lema, 1994), o jacaré-de-papo-amarelo (*C. latirostris*), que ocorre no litoral brasileiro desde o Recife até o Rio Grande do Sul (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007), por falta de evidências morfológicas para esta atribuição.

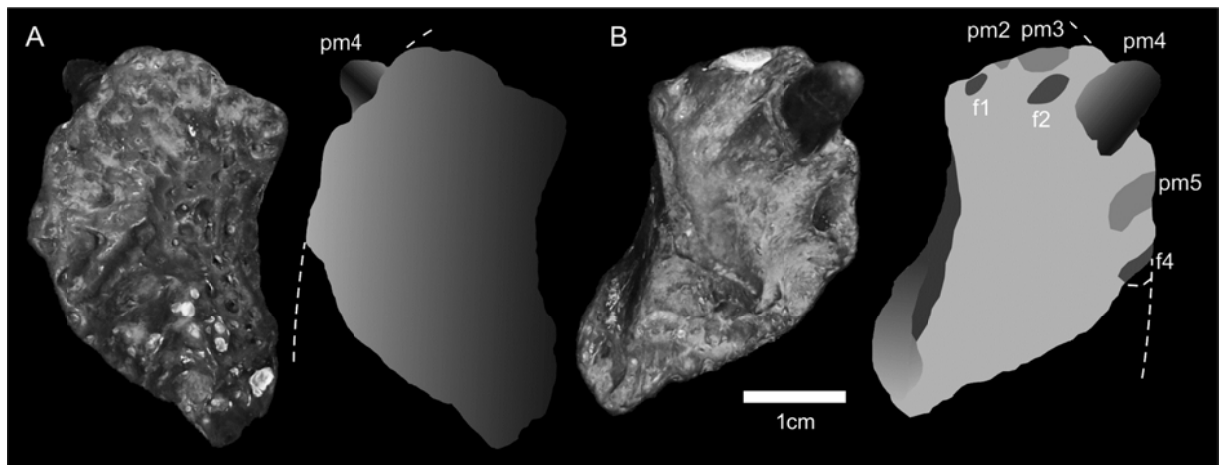


Figura 28 – *Caiman* sp. do Pleistoceno do Rio Grande do Sul. Fotografia e esquema da pré-maxila esquerda em vista dorsal (A) e ventral (B). Modificado de Hsiou & Fortier (2007).

O registro para o Pleistoceno de Minas Gerais é bastante interessante. Lydekker (1888), em seu catálogo sobre os fósseis do Museu Britânico, apresentou o registro de uma vértebra caudal de *Alligator* sp., proveniente de uma caverna de Minas Gerais, datada do Pleistoceno, que representa o único registro deste período para a Região Sudeste. Lydekker (1888) atribuiu o material ao gênero *Alligator*, considerando que pertenceria a alguma das espécies recentes brasileiras: *A. latirostris* (sinônimo de *Caiman latirostris*), *A. multiscutatus* (sinônimo de *Caiman yacare*) e *A. punctatus* (sinônimo de *Caiman crocodilus*). Posteriormente, Patterson (1936) fez a devida correção taxonômica, atribuindo o material ao gênero *Caiman*.

O material descrito por Lydekker (1888) teria sido comprado pelo Museu Britânico em 1845, fazendo parte da “*Claussen Collection*”. Peter Claussen foi um dinamarquês que residiu em Minas Gerais no começo do século XIX, no município de Curvelo, região central do Estado, e que, em um contato acidental com o também dinamarquês Peter Lund, apresentou a este uma coleção de fósseis que haviam sido recolhidos das cavernas da região, de onde Claussen extraía salitre (Luna Filho, 2007). Lund seria reconhecido, posteriormente, pelas suas numerosas contribuições ao conhecimento dos fósseis de mamíferos pleistocênicos, como o Pai da Paleontologia Brasileira (Cassab, 2004).

É complicado saber exatamente quando e onde o material foi coletado, e qual a idade do fóssil. Segundo publicação do British Museum (1904), o Museu Britânico adquiriu duas coleções de Claussen, em 1841 e 1844, apesar de Lydekker (1885, 1888) citar os anos de 1845 e 1848. A compra é confirmada na carta de George Robert Waterhouse para Charles Robert Darwin, do dia 21 de maio de 1845, onde aquele envia uma lista de algumas espécies identificadas entre os espécimes comprados (Darwin, 1987). Uma vez que Claussen (1841) informou sobre a presença de “crocodilos”, a idade máxima para a coleta é 1840, quando o mesmo embarcou para a Inglaterra com a primeira leva de fósseis (Luna Filho, 2007). Uma vez que não há registros informando em qual coleta o material de “crocodilo” foi encontrado, ou mesmo quem o coletou (poderia ter sido o próprio Lund, uma vez que Claussen pilhou algumas coletas do seu conterrâneo; Luna Filho, 2007), consideramos que a idade mínima para a coleta seja 1838. Este cálculo baseia-se no desconhecimento da presença de crocodilianos por Lund (1942; Paula Couto, 1950) e também por ter sido este o ano após a primeira venda de fósseis por Claussen (Luna Filho, 2007), ou seja, o material deve ter sido coletado entre 1838 e 1840. Uma vez que Claussen manteve suas atividades de coleta na região de Curvelo, Lagoa Santa e Cordisburgo (Claussen, 1841), possivelmente o material é proveniente de alguma caverna nessa região (Fig. 5). Quanto à idade provável, a “*Claussen Collection*” (Claussen, 1841; Lydekker, 1885-1887) inclui fósseis de espécies tipicamente pleistocênicas, como por exemplo, *Equus (Amerhippus) neogeus*, indicador da Idade Mamífero Lujanense (Cione & Tonni, 1999), apesar de não poder ser descartada a possibilidade de se tratar de um fóssil holocênico como resultado de uma mistura temporal.

A importância deste material é principalmente para a história da Paleontologia Brasileira, uma vez que o fóssil não permite uma precisa identificação taxonômica, impedindo um estudo mais aprofundado sob o ponto de vista paleontológico. Quanto ao valor histórico, este registro pleistocênico de *Caiman* representa o primeiro fóssil de crocodiliano encontrado

no país (Roxo, 1937). Mais do que isto, levando em conta que Kellner (1998) considerou o trabalho de Alport (1960), de fragmentos de mesoeucrocódilos (ver seção sobre o Cretáceo), como o primeiro réptil coletado no Brasil, então o material em questão seria de fato o de direito do título de primeiro fóssil de réptil coletado no Brasil. Lydekker (1888) não figurou o fóssil no seu catálogo, entretanto, encontra-se em preparação um artigo sobre esse registro, figurando-o pela primeira vez, assim como apresentando uma descrição formal do mesmo e o seu valor histórico para a Paleontologia Brasileira.

O único registro de Crocodylia para o Pleistoceno da Região Centro-Oeste é proveniente de Mato Grosso. Hirooka (1991, 1997, 2003) fez o registro de fósseis de diversos grupos biológicos, provenientes da Gruta do Curupira, uma das cavernas do Distrito Agrícola de Bauxi, município de Rosário Oeste (Mato Grosso; Fig. 5). A unidade geológica correspondente, a Formação Araras, é formada por dolomitos finamente laminados. Entre os fósseis encontrados, Hirooka (1997, 2003) registrou a presença de *Paleosuchus* sp. Este registro é muito importante, pois se trataria do único desta espécie para o Quaternário. Atualmente, apenas um representante do gênero *Paleosuchus* ocorre na região (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007), a espécie *P. palpebrosus*. A possibilidade de encontrar a outra espécie, *P. trigonatus*, traria diversas implicações biogeográficas e paleoclimáticas para o Pleistoceno Superior do estado de Mato Grosso. Entretanto, a autora não figurou o material ou mesmo descreveu-o [ou se o fez, foi em um dos relatórios técnicos não publicados que foram citados em Hirooka (1997)].

O registro mais abundante para o Brasil é, sem dúvida, encontrado no Nordeste, com pelo menos 6 localidades em 4 estados. Fortier *et al.* (2010) registraram a presença de Caimaninae em duas cavernas do estado da Bahia. Os materiais são provenientes da Toca das Onças (município de Jacobina) e Toca dos Ossos (município de Ourolândia), no norte baiano, onde a fauna associada permite atribuir as associações fossilíferas ao Pleistoceno Superior (Cartele, 1992). O material é formado por um conjunto de vértebras com boa preservação e um fragmento distal de dentário direito. Atualmente, duas espécies ocorrem na Bahia (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007): *Caiman latirostris* e *Paleosuchus palpebrosus*. Segundo os autores, o material será estudado com mais detalhes para poder atribuir os fósseis a um dos gêneros supracitados.

O estado de Rondônia apresenta dois registros de extrema significância paleontológica e paleoambiental. Além de representar o único estado da Região Norte a

apresentar fósseis pleistocênicos de crocodilianos, apresenta um registro único para o Brasil, através do primeiro crocodilo encontrado para o país.

Andrade *et al.* (2010) apresentaram o primeiro registro de Alligatoridae para o estado de Rondônia (e, conseqüentemente, para a Região Norte do país). Os fósseis são provenientes dos depósitos fluviais do Rio Madeira, no município de Porto Velho (Fig. 5), norte do Estado, atribuído ao Pleistoceno pelas autoras. O material é formado por fragmentos de crânio e pós-crânio de grandes dimensões e, segundo as autoras, aparenta ter estreita relação com o gênero *Melanosuchus*. Se este fato for confirmado, será o primeiro registro fóssil do gênero para o Quaternário. O fato de Rondônia ter 5 das 6 espécies brasileiras de crocodilianos (todos caimaníneos) torna importante a região para a biogeografia e evolução do grupo, principalmente após um Plioceno praticamente afossilífero.

O segundo registro para Rondônia é, de fato, o mais importante. Fortier *et al.* (2006, 2007, 2011) apresentaram o primeiro registro fóssil de Crocodylidae para a América do Sul, proveniente de um garimpo do Rio Madeira, no município de Nova Mamoré (Fig. 5), noroeste do Estado, coletado nos sedimentos pleistocênicos (~40 mil anos passados; Rizzotto & Oliveira, 2005) da Formação Rio Madeira. O material é formado por um crânio parcialmente completo (Fig. 29), de grandes dimensões, atribuído pelos autores a uma nova espécie de *Crocodylus*. O registro é de extrema importância, uma vez que representa o primeiro registro de crocodilo para o Brasil, quando sua fauna atual é unicamente formada por jacarés.



Figura 29 – Nova espécie de *Crocodylus*, proveniente da Formação Rio Madeira, estado de Rondônia. Crânio praticamente completo, em vista dorsal (à esquerda) e ventral (à direita). Fotos do autor (D.C.F.).

Os crocodilos na América do Sul se limitam biogeograficamente ao norte do continente (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007). Isto levará a diversas discussões sobre paleoecologia e paleobiogeografia. Os autores apresentaram uma hipótese de dispersão e extinção, relacionada ao canal do Rio Cassiquiare e ao Último Máximo Glacial, respectivamente. Além de representar o primeiro crocodilo do Brasil, o material é também o primeiro Crocodylidae fóssil da América do Sul e a primeira espécie fóssil de um crocodilo para as Américas, uma vez que Brochu (2000) levantou a possibilidade de *Crocodylus antillensis* Varona, 1966, do Pleistoceno cubano, ser sinônimo de *Crocodylus rhombifer*.

O estado do Piauí apresenta três registros pleistocênicos de crocodilianos e uma das poucas evidências da interação dos índios brasileiros com os jacarés, registrada por pinturas rupestres para o final do Pleistoceno (12 mil anos passados; Faure *et al.*, 2009; ver seção sobre o Holoceno).

Os fósseis pleistocênicos são todos provenientes do município de São Raimundo Nonato (Fig. 5), na porção sul do Parque Nacional Serra da Capivara. O primeiro registro foi feito por Guérin (1991), em um trabalho sobre as Tocas São Vitor e Garrincho. O autor identificou, entre as demais espécies pleistocênicas, um material que foi atribuído a *Caiman crocodilus*. Entretanto, detalhes sobre o registro não foram dados. O segundo registro foi feito por Guérin *et al.* (1996, 2002). Os autores citaram a presença de *Caiman* sp. na Toca da Janela da Barra do Antonião, através de “restos ósseos e dentes”. Mais detalhes, porém, não foram dados a respeito do material. Os autores consideraram a fauna encontrada como pleistocênica.

O último registro é proveniente da Toca das Moendas, localizado no Serrote das Moendas. Guidon *et al.* (2009) registrou a presença de um “jacaré” para a toca, juntamente com uma grande diversidade de mamíferos, indicadores de uma idade pleistocênica (Cione & Tonni, 1999). O material é formado por “um fragmento de crânio, com alguns dentes e várias placas ósseas”, mas os autores não o figuraram. O material só foi figurado no trabalho de Faure *et al.* (2009; Fig. 30), quando o mesmo foi então atribuído à *Caiman* sp. Os autores também fizeram considerações paleoclimáticas, inferindo um ambiente mais úmido para a região durante o Pleistoceno. Atualmente, apenas as espécies *Caiman crocodilus* e *Paleosuchus palpebrosus* ocorrem no Piauí (Thorbjarnarson, 1992; Rueda-Almonacid *et al.*, 2007), sendo que a primeira ocorre na zona do Parque (Barbosa Souza & Olmos, 1991). Os autores atribuíram o material fóssil a *Caiman* provavelmente pelo tamanho do osso, mas isto

não descartaria a possibilidade de tratar-se de um *Paleosuchus*. Estes gêneros têm várias diferenças quanto à dentição e anatomia da pré-maxila (Brochu, 1999). Uma vez que o material apresentado, figurado por Faure *et al.* (2009), trata-se de um fragmento de maxila, acreditamos que o mesmo ainda possa ser identificado mais precisamente, permitindo uma atribuição genérica.



Figura 30 – *Caiman* sp. proveniente da Toca das Moendas, município de Raimundo Notato, Piauí. Fragmento de maxila esquerda em vista ventro-lateral (à esquerda) e um dente isolado (à direita). Modificado de Faure *et al.* (2009).

Há dois registros de crocodilianos para o Pleistoceno do estado do Rio Grande do Norte, ambos relacionados a áreas expostas das rochas cretáceas carbonáticas da Formação Jandaíra, Bacia Potiguar, que aflora no norte do Estado. Nas duas localidades, as rochas carbonáticas são marcadas pela presença de uma extensa rede de ravinas e cavernas, preenchidas por sedimentos quaternários de significativo conteúdo fóssilífero (Porpino *et al.*, 2004, 2009).

O primeiro registro, apresentado por Porpino *et al.* (2004), é baseado em um conjunto de osteodermos, fragmentados e abrasionados, proveniente do Lajedo de Soledade, município de Apodi, oeste do Estado (Fig. 5). Apesar de os autores terem-no atribuído a Eusuchia, é também possível uma atribuição à Caimaninae, baseada em dados biogeográficos.

O segundo registro é mais expressivo, proveniente do Lajedo da Escada, município de Braúna, noroeste do Estado. O material é formado por um conjunto de

mandíbulas, associadas possivelmente a três espécimes (Marinho *et al.*, 2005). Os autores associaram os fósseis à espécie atual *Caiman latirostris*, uma das que ocorre no Estado, juntamente com *Paleosuchus palpebrosus* (Verdade & Piña, 2006; Rueda-Almonacid *et al.*, 2007). Este registro é interessante, pois sugere uma condição climática mais amena em relação à que ocorre hoje, marcada por um clima semiárido e com baixos índices pluviométricos (Marinho *et al.*, 2005). A fauna associada dessas localidades inclui espécies tipicamente pleistocênicas, como *Equus (Amerhippus)* sp., indicador do Pleistoceno (Cione & Tonni, 1999).

Os dois últimos registros do Brasil (e da América do Sul) são provenientes do município de Itapipoca, norte do estado do Ceará (Fig. 5). Os fósseis encontrados na região são provenientes de “tanques”, depressões naturais que se formam na superfície de rochas cristalinas de idade pré-cambriana, cuja ocorrência é muito comum no Nordeste (Ximenes, 2008). Segundo Ximenes (2008), a fauna dos tanques de Itapipoca indicaria uma idade pleistocênica, apesar de não ser descartada a possibilidade de uma pequena participação holocênica.

O primeiro registro de *Crocodylia* da região foi apresentado por Araújo Júnior *et al.* (2010a), em um trabalho sobre aspectos tafonômicos dos tanques da localidade de João Cativo (município de Itapipoca). Os autores apresentaram uma lista faunística completa, incluindo a presença de *Crocodylia* indeterminados. Considerando a distribuição geográfica dos crocodilianos atuais (Thorbjarnarson, 1992; Rueda-Almonacid *et al.*, 2007), o material poderia ter sido atribuído a *Caimaninae* indeterminados.

O segundo registro foi feito concomitantemente por Araújo Júnior *et al.* (2010b) e Ximenes *et al.* (2010), para o Sítio Paleontológico de Jirau (município de Itapipoca). O material recuperado do tanque “Jirau 1” consiste em dois centros vertebrais, sete dentes e um fragmento de dentário. Os autores atribuíram o registro à *Caimaninae* e destacaram que o material não deve pertencer a *Paleosuchus* devido às dimensões das vértebras e dentes, mas que não é possível distinguir entre *Caiman* e *Melanosuchus*. Um ponto interessante é o fato de que, até pouco tempo, não havia registro de populações naturais de crocodilianos recentes no estado do Ceará, sendo que Lima *et al.* (2011) registraram pela primeira vez uma população natural de *Paleosuchus palpebrosus* para o município de Itapipoca, encontrada no Rio Mundaú. Essa é a segunda espécie presente atualmente no Estado, uma vez que Borges-

Nojosa *et al.* (2008) registraram a presença de *Caiman crocodilus* para o município de Crateús, no Rio Poti.

Reproduziremos aqui uma reconstrução da região sudeste do estado do Piauí (Serra da Capivara), onde é feita uma representação dos principais elementos da fauna pleistocênica, principalmente mamaliana (Fig. 31). Esta reconstrução é interessante pela presença de um crocodiliano, algo pouco comum nas reconstruções da Época pleistocênica.

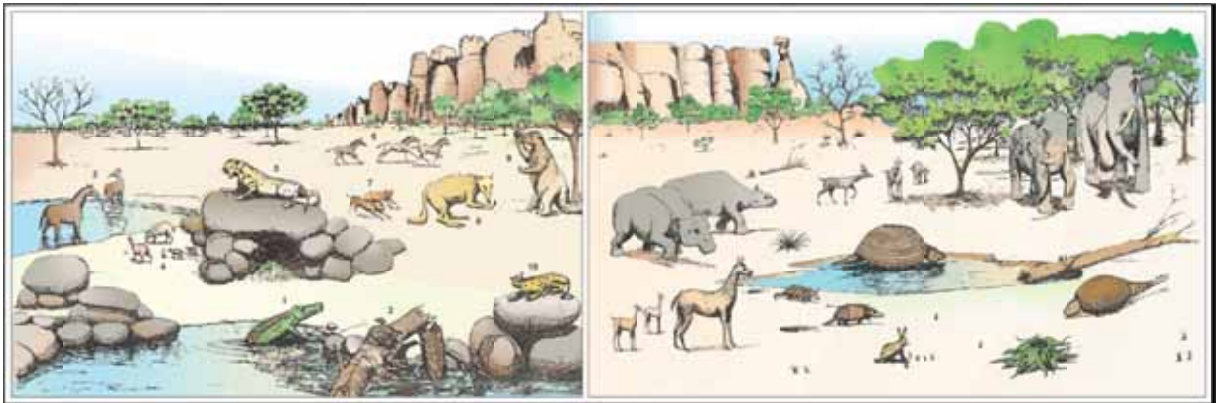


Figura 31 – Reconstrução do Pleistoceno Superior na região da Serra da Capivara, sudeste do estado do Piauí. Um jacaré, aqui representando a espécie *Caiman crocodilus* (ilustração da esquerda), figura esta reconstrução, uma das poucas que incluem répteis pleistocênicos. Modificado de Santos & Carvalho (2004).

O registro no pleistoceno é inesperadamente escasso, levando-se em conta a grande quantidade de depósitos quaternários na América do Sul (e.g., Barnosky & Lindsey, 2010), que em sua maioria apresentam apenas fósseis de mamíferos. Outro aspecto apontado por Fortier *et al.* (2010) é o problema taxonômico relacionado a estes registros. Poucos trabalhos fizeram uma determinação taxonômica correta (e.g., Hsiou & Fortier, 2007), enquanto outros (e.g., Lydekker, 1988; Patterson, 1936) atribuem restos indetermináveis ao gênero *Caiman*, por exemplo, sendo que poderia representar também outro Caimaninae. A maioria dos registros para o Brasil devem ser designados como “Caimaninae indeterminado” (Fortier *et al.*, 2010), uma vez que não é possível, com o atual conhecimento da anatomia dos crocodilianos sul-americanos, diferenciar elementos isolados entre as diferentes espécies. O

registro de *Crocodylus* do estado de Rondônia é sem dúvida o mais expressivo, pelas implicações biogeográficas e paleoclimáticas que este registro trará.

Breves comentários sobre o registro do Holoceno

Como dito anteriormente, o Holoceno não fará parte do escopo do presente trabalho. Entretanto, serão feitos alguns breves comentários e um pequeno resumo dos registros holocênicos de *Crocodylia* na América do Sul, importantes em aspectos além da Paleontologia.

Em termos de Paleontologia, podemos considerar que o registro holocênico, no que diz respeito aos crocodilianos, não trará informações significativas quanto à diversidade ou à paleobiogeografia. É certo que há espécies de crocodilianos que foram extintas durante o Holoceno (e.g., *Voay robustus*; Brochu, 2007), e que só foram conhecidas através de sucessivas campanhas de coleta de fósseis. Entretanto, entre os poucos registros holocênicos de crocodilianos, não há indício algum que sugira a existência de um novo táxon. Considerando o aumento da temperatura após a passagem Pleistoceno/Holoceno (Cione *et al.*, 2003), dificilmente o registro fóssil desta Época trará informações novas, uma vez que, com o aquecimento, as espécies devem estar com uma distribuição atual maior que quando do limite Pleistoceno/Holoceno.

Não obstante, um aspecto que podemos considerar importante – ou pelo menos mais interessante – é a interação entre o ameríndio e os crocodilianos. Esta relação parece estar estabelecida há bastante tempo, como pode ser observado através de pinturas rupestres de jacarés datando de 12 mil anos passados (Guidon, 1989). No Brasil podemos citar a presença de pinturas rupestre atribuíveis a crocodilianos na Serra da Capivara (Piauí), Ilha dos Martírios (Pará) e Chapada Diamantina (Minas Gerais; Fig 32). O registro de pinturas rupestres mostra que havia uma interação entre o ameríndio e os crocodilianos, ou que pelo menos havia a observação dos animais.

A interação entre o ameríndio e os crocodilianos, na América do Sul, parece ter ocorrido de diversas formas. Além das pinturas rupestres (e.g., Guidon, 1989), registros arqueológicos (ou com populações atuais) apontam o uso de crocodilianos pelos ameríndios para alimentação (carne e ovos), extração da gordura para impermeabilização de canoas, utilização do couro como recipiente, além da utilização dos ossos para produção de pontas de

flechas (Oliveira, 1995). A Tabela 10 mostra um resumo do registro holocênico de elementos ósseos de crocodilianos.



Figura 32 – Pintura rupestre de um jacaré, na Chapada Diamantina (Minas Gerais). Foto de Felipe Natali Santos Queiros.

Tabela 10 – Os principais registros holocênicos para a América do Sul de crocodilianos.

Localidade	Identificação	Idade (AP)	Referência
Serrópolis, GO	“jacarés”	8700	Dias, 2004
Vale do Rio dos Sinos, RS	<i>Caiman</i> sp.	8800	Dias, 2004
Montenegro, RS	<i>Caiman</i> sp.	9400 – 7200	Rosa, 2009
Pantanal, MS	<i>Caiman</i> sp.	8200	Schmitz, 2002
Região dos Lagos, RJ	3 reg.: <i>Caiman</i> sp.	4270 – 3800, 3600 e 3300 – 2550	Guimarães, 2007
Santarém, PA	<i>Caiman</i> sp.	1000	Gomes, 2008
Soacha, Colômbia	<i>Crocodylus acutus</i>	7500 – 4000	Urrego, 1990
Entre Ríos, Argentina	<i>Caiman</i> sp.	2000 - 1100	Tonni <i>et al.</i> (1985)

O registro fóssil de Crocodylia na América do Sul é, de forma geral, falho, com longos períodos de tempo praticamente estéreis. A interpretação dos dados provenientes dos momentos de mais diversidade, como o Mioceno, é interferido devido à falta de informação das Épocas anteriores, que dificultam a pesquisa sob o ponto de vista biogeográfico e evolutivo. Do mesmo jeito, o registro pós-miocênico deixa dúvidas sobre o processo relacionado à formação da diversidade recente de crocodilianos. A principal questão que ainda está por ser melhor compreendida, é como e quando os grupos se dispersaram e evoluíram (Brochu, 1999, 2003, 2010). Este é o principal problema do estudo deste grupo na América do Sul: traçar a história evolutiva e biogeográfica ao longo do Tempo Geológico. A seguir, serão apresentadas algumas considerações sobre o registro fóssil de Crocodylia, em cada período de tempo visto neste trabalho (exceto o Holoceno), bem como as perspectivas de pesquisa resultantes da análise crítica deste registro.

A Tabela 11 resume os registros de crocodilianos para a América do Sul, de acordo com os dados presentes neste Estado da Arte.

Tabela 11 – Lista dos crocodilianos fósseis para a América do Sul. Referências no texto.

Táxon	Idade e Localidade
Registros duvidosos	
<i>Caiman latirostris</i>	Idade incerta, Itaboraí (RJ-BR)
Crocodylia indet.	Pleistoceno (localidade Incerta, BO; Província de Talara, PE; península de Santa Helena, EQ); Mioceno (Província de Chubut, AR; Formação Biblían, EQ; Formação Solimões, BO; Rio Amazonas, PE; Vale do Rio Cauca, CO; Formação Pirabas, PA-BR)
Crocodyliformes indet.	Oligoceno, Formação Mugrosa (CO); Eoceno (Formação Lumbreira, AR; Formação Divisadero Largo, AR); Paleoceno (Formação Santa Lúcia, BO; Formação Cayara, BO; Formação Maíz Gordo, AR)
<i>Crocodylus</i> sp.	Cretáceo, Formação Itaperucu (MA-BR)
<i>Dolichochampsia minima</i>	Cretáceo, Formações Yacoraite (AR) e El Molino (BO)
<i>Gavialosuchus</i> sp.	Mioceno, Formação Solimões (BO)
<i>Thoracosaurus bahiensis</i>	Cretáceo, Bacia do Recôncavo (BA-BR)
Caimaninae	
<i>Caiman</i> sp.	Pleistoceno (El Breal de Orocuál, VE; Balneário Hermenegildo, RS-BR; Minas Gerais, BR; Parq. Nac. Serra da Capivara, PI-BR; Província de Entre Ríos, AR); Mioceno (Formação Ituzzaingó, AR; Formação Ipururo, PE; Formação Solimões, AC e AM-BR)
<i>Caiman</i> sp. nov. 1	Mioceno, Formação Solimões (AC-BR)
Caimaninae indet.	Pleistoceno (Toca dos Ossos, BA-BR; Toca das Onças, BA-BR; Parq. Nac. Serra da Capivara, PI-BR; Lajedo da Soledade, RN-BR; localidade João Cativo em Itapipoca, CE-BR; localidade Jirau em Itapipoca, CE-BR); Mioceno, Grupo Honda (CO)

<i>Caimaninae</i> sp. nov. 1	Mioceno, Formação Solimões (AC-BR)
<i>Balanerodus logimus</i>	Mioceno (Formação Ipururo, PE; Grupo Honda, CO)
<i>Caiman australis</i>	Mioceno, Formação Ituzaingó (AR)
<i>Caiman brevirostris</i>	Mioceno (Formação Urumaco, VE; Formação Solimões, AC e AM-BR)
<i>Caiman latirostris</i>	Pleistoceno (Província de Salta, AR; Lajedo da Escada; RN-BR); Mioceno, Formação Ituzaingó (AR)
<i>Caiman lutescens</i>	Mioceno (Formação Ituzaingó, AR; Grupo Honda, CO; Formação Urumaco, VE)
<i>Caiman yacare</i>	Mioceno, Formação Ituzaingó (AR)
<i>Caiman</i> cf. <i>C. yacare</i>	Mioceno, Formação Solimões (AC-BR)
<i>Eocaiman</i> sp.	Mioceno, Grupo Honda (CO)
<i>Eocaiman</i> sp. nov.	Paleoceno, Bacia de Itaboraí (RJ-BR)
<i>Eocaiman cavernensis</i>	Eoceno, Formação Sarmiento (AR)
<i>Eocaiman palaeocenicus</i>	Paleoceno, Formação Salamanca (AR)
<i>Melanosuchus</i> sp.	Pleistoceno, Formação Rio Madeira (RO-BR)
<i>Melanosuchus fisheri</i>	Mioceno, Formação Urumaco (VE)
<i>Mourasuchus</i> sp.	Mioceno (Formação Ipururo, PE; Formação Solimões, PE; Formação Solimões, AC-BR)
<i>Mourasuchus amazonensis</i>	Mioceno, Formação Solimões (AC-BR)
<i>Mourasuchus arendsi</i>	Mioceno (Formação Urumaco, VE; Formação Solimões, AC-BR)
<i>Mourasuchus atopus</i>	Mioceno, Grupo Honda (CO)
<i>Mourasuchus nativus</i>	Mioceno (Formação Ituzaingó, AR; Tarija, BO; Formação Solimões, AC-BR)
<i>Necrosuchus ionensis</i>	Paleoceno, Formação Salamanca (AR)
<i>Notocaiman stromeri</i>	Eoceno, Formação Rio Chico (AR)
<i>Paleosuchus</i> sp.	Pleistoceno, Cavernas do Bauxi (MT-BR)
<i>Purussaurus</i> sp.	Mioceno (Formação Solimões, BO; Formação Ipururo, PE; Formação Solimões, PE; Formação Barzalosa, CO; Grupo Honda, CO; Formação Solimões, AC-BR)
<i>Purussaurus brasiliensis</i>	Mioceno, Formação Solimões (AC-BR)
<i>Purussaurus mirandai</i>	Mioceno, Formação Urumaco (VE)
<i>Purussaurus neivensis</i>	Mioceno, Grupo Honda (CO)
<i>P.</i> cf. <i>P. neivensis</i>	Mioceno, Formação Urumaco (VE)
Crocodylidae	
<i>Crocodylus</i> sp. nov.	Plioceno, Formação San Gregorio (VE)
<i>Characterosuchus</i> sp.	Mioceno, Formação Solimões (AC-BR)
<i>Characterosuchus fieldsi</i>	Mioceno (Grupo Honda, CO; Formação Solimões, AC-BR)
<i>Characterosuchus mendesi</i>	Mioceno (Formação Urumaco, VE; Formação Solimões, AC-BR)
<i>Characterosuchus sansaoi</i>	Mioceno, Formação Solimões (AC-BR)
<i>Thecachamps</i> sp. 1	Mioceno, Formação Urumaco (VE)
<i>Thecachamps</i> sp. 2	Mioceno, Formação Socorro (VE)
Tomistominae indet.	Mioceno, Formação Pisco (PE)
Gavialoidea	
Gavialoidea indet.	Mioceno (Grupo Honda, CO; Formação Pirabas, PA-BR)
<i>Gryposuchus</i> sp.	Mioceno (Formação Tranquitas, AR; Formação Ipururo, PE; Grupo Honda, CO; Formação Solimões, AC-BR)
<i>Gryposuchus colombianus</i>	Mioceno, Grupo Honda (CO); Mioceno, Formação Urumaco (VE)
<i>G.</i> cf. <i>G. colombianus</i>	Mioceno, Formação Ipururo (PE)
<i>Gryposuchus croizati</i>	Mioceno, Formação Urumaco (VE)
<i>Gryposuchus jessei</i>	Mioceno (Formação Urumaco, VE; Formação Solimões, AM-BR)
<i>Gryposuchus neogaues</i>	Mioceno, Formação Ituzaingó (AR)
<i>Hesperogavialis</i> sp.	Mioceno, Formação Urumaco (VE)
<i>Hesperogavialis cruxenti</i>	Mioceno, Formação Urumaco (VE)

<i>Hesperosuchus</i> sp. nov. 1	Mioceno, Formação Solimões (AC-BR)
<i>Hesperosuchus</i> sp. nov. 2	Mioceno, Formação Solimões (AC-BR)
<i>Ikanogavialis</i> sp.	Mioceno, Formação Barzalosa (CO)
<i>Ikanogavialis gameroi</i>	Mioceno, Formação Urumaco (VE)
<i>Piscogavialis jugaliperforatus</i>	Mioceno, Formação Pisco (PE)
<i>Siquisiquesuchus venezuelensis</i>	Mioceno, Formação Castillo (VE)

2. Objetivos

Ao longo dos últimos anos, diversos materiais de crocodilianos sul-americanos ficaram disponíveis para estudo, e fazem parte do presente trabalho. A presente Tese tem os seguintes objetivos:

Objetivo Geral

Como objetivo geral, pretende-se estudar os aspectos anatômicos e filogenéticos dos novos registros de *Crocodylia* da América do Sul e suas implicações para a história evolutiva e biogeográfica do grupo.

Objetivos específicos

1. Descrever a morfologia e realizar estudos sobre a filogenia, biogeografia e história biológica de uma nova espécie de *Crocodylus*, do Pleistoceno do estado de Rondônia (Formação Rio Madeira), Brasil;
2. Descrever um novo espécime de *Caiman brevirostris*, proveniente do estado do Amazonas (Mioceno Superior, Formação Solimões), e incluir a espécie, pela primeira vez, em um estudo cladístico, além de discutir o registro fóssil do gênero durante o Oligoceno e Mioceno;
3. Estudar os primeiros registros de crocodilianos fósseis para o Pleistoceno da Venezuela, principalmente sob os aspectos morfológicos e taxonômicos, além de discutir o registro fóssil de *Crocodylia* para o Pleistoceno sul-americano;
4. Descrever o primeiro fóssil de crocodiliano para o Plioceno da América do Sul (Formação San Gregorio, Venezuela), acessar suas relações filogenéticas através de um estudo cladístico, e discutir questões sobre o registro fóssil de *Crocodylus* e para a Formação San Gregorio;
5. Apresentar descritivamente materiais anteriormente de atribuídos a “Um caiman”, provenientes da bacia paleocênica de Itaboraí, além de acessar suas relações filogenéticas através de um estudo cladístico, e discutir questões biogeográficas e paleoclimáticas.

3. Justificativa

Apesar de haver várias espécies descritas de Crocodylia para o Cenozóico da América do Sul, principalmente para as localidades mais famosas (e.g., La Venta, Colômbia; Langston, 1965), há ainda muitos materiais ainda a serem estudados, principalmente do Peru (Arco de Fitzcarrald; Salas-Gimondi *et al.*, 2007), Venezuela (Urumaco e El Breal de Orocuál; Sanchez-Villagra & Aguilera, 2006; Rincón *et al.*, 2007), Argentina (Entre Ríos; Rovereto, 1912) e Brasil (Acre e Amazonas; Riff *et al.*, 2010).

Nesse sentido, Brochu (2003) teceu comentários interessantes sobre o estudo dos Crocodylia:

“The fossil record of caimans is the least complete of any crocodylian lineage. [...] only a handful of caimans are known [...] few of which have been included in phylogenetic analyses. [...] relationships among these animals are poorly resolved.”

“The solution of current problems in crocodylian phylogenetics lies in the continued effort to gather information.”

Desta feita, o estudo deste grupo, de certa forma negligenciado, torna-se uma oportunidade de resolver questões levantadas há bastante tempo (e.g., relações filogenéticas dos caimans; Langston, 1965) e que até hoje não foram resolvidas (Brochu 2010, 2011). Neste contexto, a presente Tese de Doutorado se propõe a responder boa parte destes questionamentos, principalmente no que diz respeito a aspectos anatômicos, filogenéticos e biogeográficos. Serão utilizados, nesse sentido, fósseis de cinco localidades na América do Sul: Formação Rio Madeira (Rondônia), El Breal de Orocuál (Venezuela), Formação Solimões (Acre e Amazonas), Formação San Gregorio (Venezuela) e Bacia de Itaboraí (Rio de Janeiro). Estas localidades abrangem uma ampla distribuição temporal e espacial e, assim, esperasse que este trabalho contribua para o conhecimento sobre os Crocodylianos fósseis da América do Sul.

4. Materiais e Métodos

A presente Tese apresenta novos registros de Crocodylia, especificamente membros de Alligatoridae e Crocodylidae, para o Cenozóico da América do Sul, tanto nos aspectos morfo-anatômicos, quanto taxonômicos, filogenéticos e biogeográficos, provenientes de cinco localidades (Fig. 34): Formação Rio Madeira (Pleistoceno, Rondônia), Formação Solimões (Mioceno, Acre), El Breal de Orocuál (Pleistoceno, Venezuela), Formação San Gregorio (Plioceno, Venezuela) e Bacia de São José de Itaboraí (Paleoceno, Rio de Janeiro).

Formação Rio Madeira, Brasil

Entre os principais depósitos do Quaternário Brasileiro, merece especial destaque a Formação Rio Madeira, um sítio paleontológico amazônico do final do Pleistoceno que recentemente vem sendo estudado e demonstra um potencial paleontológico bastante interessante, tanto em abundância de grupos biológicos quanto em qualidade de preservação (Holanda & Cozzuol, 2006; Holanda, 2007; Nascimento, 2008; Holanda *et al.*, 2011).

A Formação Rio Madeira (Bacia do Abunã) aflora ao longo das margens e leitos do Rio Madeira. Seus sedimentos foram depositados em um sistema fluvial meandrante, tanto com fácies de canais como de planícies de inundação (Quadros *et al.*, 2006; Rizzotto *et al.*, 2007). Estes autores dividem a Formação em duas unidades informais – porém operacionais – sendo a unidade inferior composta por sedimentos argilosos consolidados, apresentando restos carbonosos e de plantas. A unidade superior, de especial interesse paleontológico, é formada por conglomerados com uma matriz calcárea ou arenosa, associada à fácies de arenito ferruginoso estratificado (Rizzotto *et al.*, 2007).

A unidade superior da Formação Rio Madeira (*sensu* Rizzotto *et al.*, 2007) apresenta um abundante conteúdo fossilífero, principalmente de vertebrados, mas também de restos botânicos e palinológicos. Holanda *et al.* (2011) apresentou uma tabela atualizada com a diversidade de mamíferos encontrados na Formação. A maioria dos fósseis da Formação Rio Madeira foram encontrados na localidade Araras e, em menor quantidade, nas localidades Prainha e Taquara, todas aflorantes ao longo das margens e leito do Rio Madeira, próximo à fronteira com a Bolívia (Holanda *et al.*, 2011).

Sedimentos orgânicos e amostras botânicas foram coletados e datados por radiocarbono (Rizzoto *et al.*, 2006), resultando em duas datações, 27.310 ± 200 e >46.310 Pleistoceno Superior). Segundo os autores, a primeira datação deve ser considerada como a idade mais provável da deposição dos sedimentos aluvionais do Rio Madeira, enquanto que a segunda datação pode representar a idade máxima da deposição ou um depósito mais antigo que foi retrabalhado e redepositado pelo Rio Madeira.

Quanto às características paleoambientais, Rizzotto & Oliveira (2005) e Rizzotto *et al.* (2006) demonstraram, através de dados polínicos, que a região, durante o Pleistoceno Superior, era coberta por uma densa floresta fluvial tropical, indicando a ocorrência de um clima quente e úmido, muito semelhante à condição atual. Esta proposta é corroborada pelo registro de vertebrados fósseis de ambiente aquático e subaquático, como *Inia*, *Tapirus*, *Nechoerus* e *Toxodontidae* (Holanda, 2007). Apesar disso, a presença de elementos da megafauna, como *Eremotherium*, *Glyptodon* e *Holmesina* (Nascimento, 2008), não descarta a hipótese de um mosaico de habitats que suportasse essa fauna indicadora de ambiente aberto (Drefahl, 2010; Mead *et al.*, 2007).

Assim como em praticamente todos os depósitos Quaternários do Brasil, a diversidade é principalmente mamaliana, sendo os outros grandes grupos (anfíbios, aves e “répteis”) praticamente sem registro paleontológico. Nascimento *et al.* (2005) apresentaram o primeiro registro reptiliano, tentativamente atribuído à família *Crocodylidae*, enquanto Nascimento & Holanda (2006) registraram o primeiro fóssil de *Testudines* para a região.

O fóssil de *Crocodylidae* da Formação Rio Madeira faz parte dos materiais a serem estudados no presente trabalho, já tendo sido brevemente analisado por Fortier *et al.* (2007), onde o espécime foi identificado como um representante do gênero *Crocodylus* e, mais recentemente, apresentado por Fortier *et al.* (2011) como um nova espécie deste gênero.

Formação Solimões, Brasil

A Formação Solimões aflora na porção Sudoeste da região amazônica, principalmente em cortes de estrada ou expostos nas margens e assoalhos dos principais rios da região. Vários afloramentos foram registrados - com estratos fossilíferos - nesta unidade, os quais, apesar de possuírem uma litologia muito semelhante, apresentam características sedimentológicas e paleontológicas que revelam diferenças de ambiente deposicional e/ou

possivelmente de idade (Negri, 2004). Seus sedimentos são interpretados como formados em um sistema de lagos rasos e extensos (Wesselingh *et al.*, 2002) ou como um complexo sistema fluvial do tipo *megafan* (Latrubesse *et al.*, 1997), ou ainda como uma combinação dos dois sistemas (Hoorn, 1994a, b), sofrendo eventuais interferências marinhas (Hoorn, 1993; Hovikoski *et al.*, 2005). O conteúdo fóssilífero – vertebrados e palinórfos – indica uma idade Mioceno Superior, relacionada com a idade mamífero Huayqueriano, com valor absoluto entre 9 e 6.5 M.a. (milhões de anos).

A Formação Solimões é especialmente importante para o Brasil devido ao fato de apresentar a fauna mais diversificada de répteis fósseis para o Cenozóico Brasileiro, principalmente quanto ao registro de tartarugas, crocodilianos e esquamatos (Cozzuol, 2006; Hsiou, 2010; Riff *et al.*, 2010). Especificamente quanto aos Caimaninae, apresenta algumas espécies fósseis publicadas (Riff *et al.*, 2010), mas estas são pouco conhecidas anatomicamente ou muito fragmentadas, de modo que suas relações filogenéticas e características da anatomia pós-craniana são praticamente desconhecidas (Brochu, 2003). Poucos estudos foram efetivamente realizados sobre a anatomia, filogenia, biogeografia e paleobiologia dos caimans fósseis da Formação Solimões, principalmente devido à falta de informação filogenética e paleobiogeográfica sobre os mesmos (White & Densmore, 2001; Brochu, 2003).

O presente trabalho inclui, entre os materiais de estudo, um material inédito de *Caiman brevirostris* Souza-Filho, 1987, espécie extinta de jacaré, que até então era conhecida apenas pelo seu holótipo, constituído por material fragmentado e incompleto.

El Breal de Orocual, Venezuela

Depósitos de asfalto aflorantes são bastante comuns na Venezuela (Czaplewski *et al.*, 2005) e, quando exsudam grande quantidade de óleo, formando pequenos lagos, tendem a aprisionar indivíduos da fauna e flora local. Vários destes depósitos na Venezuela foram formados durante o Quaternário, principalmente por colapsos diapíricos, permitindo a exsudação de asfalto para a superfície, onde posteriormente sofreu soterramento e diagênese. Muitos destes depósitos apresentam uma preservação excepcional – esqueletos completos em diferentes estágios ontogenéticos - e o registro de uma grande quantidade de grupos fósseis,

como vertebrados – de pequeno a grande porte – insetos e plantas (Orchard & Rincón, 2007; Rincón *et al.*, 2007, 2009).

Uma nova localidade com depósitos deste tipo, El Breal de Orocuál (Maturín, Estado Monagas), foi encontrada em julho de 2006 pela empresa Petróleos de Venezuela S.A., durante a construção de um oleoduto para transporte de óleo bruto entre a unidade extratora e a refinaria. A construção foi paralisada devido ao aparecimento de uma grande quantidade de fósseis nas camadas de asfalto imersas nos sedimentos da Formação Mesa (Hackley *et al.*, 2006), interpretada como um sistema flúvio-lacustre. Esta unidade geológica é datada como de idade Pleistoceno Inferior à Médio (González de Juana *et al.*, 1980; Carbón *et al.*, 1993). Entretanto, recentes evidências, baseadas na fauna associada, têm sugerido uma idade Plio-Pleistoceno o Pleistoceno Médio (Rincón *et al.* 2009, 2011).

O asfalto que aprisionou os vertebrados (e outros grupos) aflorou através de falhas formadas por colapsos diapíricos de possível idade Pliocênica. Um estudo preliminar sobre a fauna de vertebrados da localidade (Orchard & Rincón, 2007; Rincón *et al.*, 2007), apenas com coletas de superfície, identificou mais de 30 taxa de vertebrados. Desse modo, esta localidade representa o maior depósito desta natureza para a Venezuela (Rincón *et al.*, 2007) e possivelmente pode ultrapassar, em área e em diversidade, o famoso Rancho La Brea, nos Estados Unidos (comunicação pessoal de Christopher Shaw, diretor do Rancho La Brea). El Breal de Orocuál apresenta a primeira biota diversificada do Plio-Pleistoceno do Norte da América do Sul e completa um importante hiato geográfico e temporal para o conhecimento da dinâmica faunística associada ao Grande Intercâmbio Biótico Americano (Rincón *et al.*, 2009).

Entre os vertebrados coletados, estão alguns ossos isolados de *Caiman* sp., representando o primeiro registro de crocodilianos para o Pleistoceno da Venezuela (Fortier & Rincón, 2008). Devido ao fato de não haver bons registros de caimans no Plio-Pleistoceno da América do Sul – principalmente para o norte do continente – e pela qualidade excepcional dos fósseis preservados, El Breal de Orocuál representa um ponto estratégico no espaço e no tempo, pois tem o potencial de elucidar diversas questões paleontológicas, biogeográficas e filogenéticas dos Caimaninae, assim como outros grupos de crocodilianos.

O material de *Caiman* sp., apresentado inicialmente por Fortier & Rincón (2008) integra os materiais a serem estudados mais detalhadamente neste trabalho.

Formação San Gregorio, Venezuela

Ao noroeste da Venezuela, Estado Falcón, aflora uma grande quantidade de sedimentos cenozóicos predominantemente marinhos, dentro da Bacia Falcón. Entre as unidades geológicas mais famosas, se destaca a Formação Urumaco (Mioceno Superior), rica geológica e paleontologicamente (Sánchez-Villagra *et al.*, 2010). Recentemente (Vucetich *et al.*, 2010), uma unidade mais nova, a Formação San Gregorio, tem sido estudada, apresentando um importante potencial paleontológico, já tendo sido coletada e registrada uma grande diversidade de fósseis mamalianos e reptilianos.

A Formação San Gregório, de idade Plioceno Médio-Superior (Smith *et al.*, 2010) ou Plioceno Superior-Pleistoceno Inferior (Vucetich *et al.*, 2010), aflora ao norte do Estado Falcón, a 10 km do Município de Urumaco. A Formação é dividida em três membros, sendo o Membro Vergel - o mais antigo - o único dentro da unidade a conter fósseis de vertebrados. Os sedimentos deste Membro foram depositados em um paleoambiente correspondente a um leque aluvial distal, cruzado por um sistema de canais de baixa sinuosidade. O Membro sobrejacente, Cocuiza, é essencialmente marinho, de modo que o Membro Vergel representa o último testemunho da mudança climática e hidrográfica iniciada na transição do Mioceno para o Plioceno (Vucetich *et al.*, 2010). Os fósseis desta unidade incluem principalmente mamíferos, como roedores, toxodontes e xenartros, mas também ocorrem testudíneos e crocodilianos.

A Sequência Sedimentar do Urumaco, que inclui as Formações Socorro, Urumaco e Codore (Quiroz & Jaramillho, 2010), apresenta uma grande diversidade fóssil de crocodilianos, em torno de 12 espécies, incluindo Alligatoridae, Crocodylidae e Gavialidae (Sánchez-Villagra & Aguilera, 2006; Scheyer & Moreno-Bernal, 2010). Entretanto, o registro é nulo quanto aos crocodilos verdadeiros – gênero *Crocodylus*. Na realidade, o registro deste gênero é nulo para o Plioceno da América do Sul (Brochu, 2000) e escasso para o Pleistoceno, com apenas um registro (Fortier *et al.*, 2007). O hiatoossilífero para o Plioceno sul-americano é interpretado como um artefato paleontológico, uma vez que a presença do gênero já foi registrada para o Plioceno do México (Miller, 1980). O registro para o Plioceno das Américas foi predita através de dados moleculares (e.g., Meredith *et al.*, 2011; Oaks, 2011), que demonstram uma dispersão transoceânica da África para a América durante esta Época.

Entre os fósseis encontrados na Formação San Gregorio, destaca-se um material de Crocodylidae, identificado como o primeiro registro de um crocodilo verdadeiro, gênero

Crocodylus, para a América do Sul. Este fóssil está incluído entre aqueles que serão estudados na realização deste trabalho.

Bacia de São José de Itaboraí, Brasil

O Estado do Rio de Janeiro possui uma das menores bacias sedimentares do país, mas ao mesmo tempo uma das mais importantes do ponto de vista paleontológico. A Bacia de Itaboraí, ou São José de Itaboraí, aflora no Município homônimo, distante 60 km do Município do Rio de Janeiro. A Bacia, de idade paleocênica, foi preenchida por uma sequência de calcários clásticos e químicos, cortados verticalmente por canais de dissolução. Nos canais se depositaram margas e ruditos. É nestes canais que a grande maioria dos fósseis desta Bacia foi encontrada, compreendendo mamíferos, répteis, aves, anfíbios, diversos invertebrados, plantas e palinórfos (Bergqvist *et al.*, 2004, 2008, 2011; Mayr *et al.*, 2011; Rodrigues & Fonseca, 2007; Sant'Anna *et al.*, 2004).

A idade dos pacotes sedimentares fossilíferos é comumente considerada como Paleoceno Superior (Marshall, 1985; Bonaparte *et al.*, 1993; Flynn & Swisher, 1995; Pascual and Ortiz-Jaureguizar 2007; Bergqvist *et al.*, 2008). Recentemente, Gelfo *et al.* (2009) propuseram uma idade Eoceno Inferior para a sedimentação dos camadas fossilíferas e a correspondente Idade Mamífero Itaboraiense (Marshall, 1985), considerando que, apesar de uma idade Eoceno Inferior não poder ser totalmente confirmada, não há evidências para comprovar uma idade Paleoceno. Os fósseis da Bacia de Itaboraí serão tratados como provenientes do Paleoceno Superior.

Entre os fósseis da Bacia de Itaboraí, há apenas um registro de crocodiliano. Paula Couto (1970) registrou a presença de um Alligatoridae para a Bacia, identificando o material apenas como “um caiman”. Este registro tem sido citado diversas vezes na literatura desta forma, sem nenhum detalhamento taxonômico (e.g., Báez & Gasparini, 1977, 1979; Gasparini, 1996; Hsiou & Fortier, 2007). Recentemente, Pinheiro *et al.* (2010) realizaram uma descrição preliminar do material, concluindo que o mesmo possivelmente represente uma nova espécie.

Este material conclui a relação dos fósseis a serem estudados nesta Tese de Doutorado, e tem grande importância por se tratar do crocodiliano mais antigo do Brasil.



Figura 33 – Localidades fossilíferas de onde provêm os fósseis a serem estudados neste projeto. Localidades: 1, Município de Urumaco; 2, El Breal de Orocuál, próximo ao Município de Maturín; 3, Município de Boca do Acre; 4, Município de Nova Mamoré; 5, Município de Itaboraí. Mapa: CIA The World Factbook, disponível em: <<https://www.cia.gov/library/publications/the-world-factbook>> Acesso em: 01 julho 2011.

Materiais

Os materiais que foram estudados para a realização deste trabalho são fósseis de elementos ósseos cranianos e mandibulares de diversos espécimes de *Crocodylia*, apresentados na Tabela 12 e Figura 34. Todos os materiais foram acessados diretamente nas coleções em que estão depositadas.

Tabela 12 – Materiais de estudo, com o devido número de tombo, coleção de origem, idade e localidade do depósito e breve descrição do material.

Número	Coleção	Idade e Localidade	Descrição e Identificação
MERO-PV.003	Museu Estadual de Rondônia	Pleistoceno. Formação Rio Madeira, Município de Nova Mamoré, Estado de Rondônia, Brasil.	Crânio praticamente completo, sem mandíbulas. Atribuído à nova espécie de <i>Crocodylus</i> por Fortier <i>et al.</i> (2011).
OR-271 OR-1135 OR-1136 OR-1677 OR-1678 OR-1679 OR-1683 OR-1833	Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas	Pleistoceno. El Breal de Orocuá, 20km à noroeste do Município de Maturín, Estado de Monagas, Venezuela.	Fragmento de dentário. Osteoderma. Osteoderma. Fragmento de pré-maxila. Fragmento de maxila. Fragmento de dentário. Fragmento de dentário. Centro Vertebral. Estes materiais foram atribuídos à <i>Caiman</i> sp. por Fortier & Rincón (2008).
UFAC-196	Lab. de Paleontologia, Universidade Federal do Acre	Mioceno Superior. Formação Solimões, Município de Sena Madureira, Acre, Brasil.	Holótipo de <i>Caiman brevirostris</i> .
UFAC-5388		Formação Solimões, Município de Boca do Acre, Amazonas, Brasil.	Crânio fragmentado, atribuído à <i>Caiman brevirostris</i> por Cozzuol (2006).
AMU-231	Alcaldía del Municipio Urumaco	Plioceno. Formação San Gregorio, à noroeste do Município de Urumaco, Estado de Falcón, Venezuela.	Crânio praticamente completo, com mandíbulas associadas em oclusão. Atribuído à <i>Crocodylia</i> por Vucetich <i>et al.</i> (2010).
MCT 1791-R MCT 1792-R MCT 1793-R MCT 1794-R	Museu de Ciências da Terra, DNPM	Paleoceno. Bacia de Itaboraí, Município de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil.	Fragmento de dentário. Fragmento de dentário. Fragmento de dentário. Dente isolado. Estes materiais foram atribuídos a uma nova espécie de <i>Eocaiman</i> por Pinheiro <i>et al.</i> (2010).



Figura 34 – Materiais a serem estudados. A, *Crocodylus* da Formação Rio madeira; B, *Caiman brevirostris* da Formação Solimões; C, *Caiman* de El Breal de Orocuai; D, *Crocodylus* da Formação San Gregorio; E, *Eocaimain* da Bacia de Itaboraí. Números de tombamento na página anterior (Tab. 1). Escala de 5 cm para A-D, e 1 cm para E.

Foram visitadas várias coleções científicas de Paleontologia e Zoologia (Tab. 13). Os espécimes dos diversos táxons (Tab. 14) foram analisados e fotografados com finalidade de comparação osteológica e base de dados morfológicos para o estudo filogenético e de evolução de caracteres. Devido à grande quantidade de espécimes a serem observados – cerca de 1.000 espécimes – não será apresentada uma listagem descritiva dos mesmos.

Tabela 13 - Coleções científicas dos espécimes de comparação.

Coleções Brasileiras	Coleções Estadunidenses	Coleções Européias
Museu de Ciências da Terra, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro	University of California Museum of Paleontology, Berkeley, CA	Department of Earth Sciences Geology Museum, University of Bristol, Bristol, Inglaterra
Museu Nacional, Rio de Janeiro	Natural History Museum, Los Angeles, CA	Bristol Museum and Art Gallery, Bristol, Inglaterra
Coleção Didática, Departamento de Zoologia, UFMG	Texas Memorial Museum, Austin, TX	British Museum of Natural History, Londres, Inglaterra
Coleção Didática, Departamento de Morfologia, UFMG	Florida Museum of Natural History, Gainesville, FL	Dorset County Museum, Dorchester, Inglaterra
Museu de Ciências Naturais, PUC-MINAS	Peabody Museum, New Haven, CT	Bath Royal Literary and Scientific Institution, Bath, Inglaterra
Coleção Didática, Departamento de Zoologia, UNB	American Museum of Natural History, New York, NY	Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemanha
Laboratório de Paleontologia, UFAC	National Museum of Natural History, Washington, D.C	Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, Alemanha
Coleção Didática, Setor de Paleontologia de Vertebrados, UFRGS	Museum of Comparative Zoology, Cambridge, MA	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munique, Alemanha
Coleção Didática, Departamento de Zoologia, UFRGS	Paleontological Repository, University of Iowa, Iowa City, IA	Zoologische Staatssammlung München, Munique, Alemanha
Coleção Didática de Herpetologia, Museu de Ciências Naturais/FZB/RS	Paleontology Collection, University of Puerto Rico at Mayagüez	

Os materiais pertencentes à Paleontology Collection, University of Puerto Rico at Mayagüez se encontram em posse do prof. Christopher Brochu, na University of Iowa, Iowa City, IA, e foram observados durante visita à Paleontological Repository daquela instituição de ensino e pesquisa. Também foi utilizada a base de dados Digimorph (2011), que disponibiliza tomografias computadorizadas de diversos crocodilianos.

Tabela 14 – Lista de táxons (n=119) que foram observados nas diversas coleções apresentadas na Tabela 2. Táxons apenas em itálico representam espécies usadas como Grupo Interno (Crocodylia) no estudo filogenético, os sublinhados, espécies usadas como Grupo Externo (Crocodylomorpha não-Crocodylia), e em negrito, espécies atuais.

Táxon	Táxon	Táxon
<i>Albertochampsia langstoni</i>	<i>Crocodylus novaeguineae</i>	<i>Listrognathosuchus multidentatus</i>
<i>Alligator mcgrewi</i>	<i>Crocodylus palaeindicus</i>	<u><i>Mariliasuchus amarali</i></u>
<i>Alligator mefferdi</i>	<i>Crocodylus palustris</i>	<i>Mecistops cataphractus</i>
<i>Alligator mississippiensis</i>	<i>Crocodylus porosus</i>	<i>Mekosuchus kalpokasi</i>
<i>Alligator olseni</i>	<i>Crocodylus rhombifer</i>	<i>Melanosuchus fisheri</i>
<i>Alligator prenasalis</i>	<i>Crocodylus siamensis</i>	<i>Melanosuchus niger</i>
<i>Alligator sinensis</i>	<i>Crocodylus</i> sp.	<u><i>Metriorhynchus</i> sp.</u>
<i>Alligator</i> sp.	<i>Crocodylus spenceri</i>	<u><i>Metriorhynchus superciliosus</i></u>
<i>Alligator thomsoni</i>	<u><i>Dakosaurus maximus</i></u>	<i>Mourasuchus amazonensis</i>
<u><i>Alligatorium</i> sp.</u>	<u><i>Dakosaurus</i> sp.</u>	<i>Mourasuchus atopus</i>
<i>Allognathosuchus heterodon</i>	<i>Deinosuchus hatchery</i>	<i>Mourasuchus</i> sp.
<i>Allognathosuchus polyodon</i>	<i>Deinosuchus riograndensis</i>	<i>Navajosuchus mooki</i>
<i>Allognathosuchus wartheni</i>	<i>Deinosuchus rugosus</i>	<i>Navajosuchus novomexicanus</i>
<u><i>Araripesuchus gomesi</i></u>	<i>Diplocynodon darwini</i>	<i>Necrosuchus ionensis</i>
<i>Asiatosuchus germanicus</i>	<i>Diplocynodon hantoniensis</i>	<i>Orthogenysuchus olseni</i>
<i>Asiatosuchus grangeri</i>	<i>Diplocynodon ratelii</i>	<i>Osteolaemus osborni</i>
<i>Australosuchus clarkae</i>	<i>Diplocynodon stuckeri</i>	<i>Osteolaemus tetraspis</i>
<i>Balanerodus longimus</i>	<u><i>Edentosuchus tienshanensis</i></u>	<u><i>Pachycheilosuchus trinquei</i></u>
<u><i>Baurusuchus pachecoi</i></u>	<i>Eocaiman cavernosus</i>	<i>Paleosuchus palpebrosus</i>
<u><i>Bernissartia fagesii</i></u>	<i>Eogavialis africanum</i>	<i>Paleosuchus trigonatus</i>
<i>Borealosuchus sternbergii</i>	<i>Eosuchus lerichei</i>	<u><i>Pelagosaurus typus</i></u>
<i>Borealosuchus wilsoni</i>	<i>Eothoracosaurus mississippiensis</i>	<u><i>Pholidosaurus purbeckensis</i></u>
<i>Bottosaurus</i> sp.	<i>Euthecodon</i> sp.	<u><i>Pinacosuchus mantiniensis</i></u>
<i>Brachychampsia</i> cf. <i>montana</i>	<u><i>Eutretauranosuchus</i> sp.</u>	<i>Pristichampsus rollinatti</i>
<i>Brachychampsia montana</i>	Forma “Fruita”	<i>Pristichampsus</i> sp.
<i>Brachychampsia</i> sp.	Forma “Glen Rose”	<i>Pristichampsus vorax</i>
<i>Caiman crocodilus</i>	<i>Gavialis browni</i>	<i>Procaimanoidea utahensis</i>
<i>Caiman c. apaporiensis</i>	<i>Gavialis gangeticus</i>	<i>Prodiplocynodon langi</i>
<i>Caiman c. chiapasius</i>	<i>Gavialis hysudricus</i>	<u><i>Protosuchus richardsoni</i></u>
<i>Caiman c. crocodilus</i>	<i>Gavialis leptodus</i>	<u><i>Protosuchus</i> sp.</u>
<i>Caiman c. fuscus</i>	<i>Gavialis lewisi</i>	<i>Purussaurus brasiliensis</i>
<i>Caiman latirostris</i>	<i>Gavialis pachyrhynchus</i>	<i>Purussaurus neivensis</i>
<i>Caiman lutescens</i>	<u><i>Geosaurus suevicus</i></u>	<u><i>Sebecus icaeorhinus</i></u>
<i>Caiman yacare</i>	<u><i>Goniopholis affinis</i></u>	<u><i>Sebecus</i> sp.</u>
<u><i>Calsoyasuchus valliceps</i></u>	<u><i>Goniopholis crassidens</i></u>	<u><i>Shamosuchus djadochaensis</i></u>
<u><i>Candidodon itapecurense</i></u>	<u><i>Goniopholis simus</i></u>	<u><i>Shamosuchus</i> sp.</u>
<i>Ceratosuchus burdoshi</i>	<u><i>Goniopholis</i> sp.</u>	<u><i>Steneosaurus bollensis</i></u>
<i>Charactosuchus fieldsi</i>	<u><i>Goniopholis stovalli</i></u>	<u><i>Steneosaurus</i> sp.</u>
<i>Charactosuchus</i> sp.	<u><i>Gracilisuchus stipanicorum</i></u>	<u><i>Teleosaurus</i> sp.</u>
<u><i>Crocodylaemus robustus</i></u>	<i>Gryposuchus colombianus</i>	<u><i>Terminonaris robusta</i></u>
<i>Crocodylus acer</i>	<u><i>Hesperosuchus agilis</i></u>	<i>Thecachampsia americanus</i>
<i>Crocodylus acutus</i>	<i>Hispanochampsia mülleri</i>	<i>Thecachampsia antiqua</i>
<i>Crocodylus affinis</i>	<u><i>Hylaeochampsia vectiana</i></u>	<u><i>Theriosuchus pusillus</i></u>
<i>Crocodylus articeps</i>	<u><i>Hyposaurus derbianus</i></u>	<i>Thoracosaurus macrorhynchus</i>
<i>Crocodylus butikonensis</i>	<u><i>Hyposaurus rogersii</i></u>	<i>Thoracosaurus neocesariensis</i>
<i>Crocodylus intermedius</i>	<u><i>Hyposaurus</i> sp.</u>	<i>Tomistoma cairense</i>
<i>Crocodylus johnstoni</i>	<i>Ikanogavialis gameroi</i>	<i>Tomistoma lusitanica</i>
<i>Crocodylus lloidi</i>	<u><i>Kaventasuchus walkeri</i></u>	<i>Tomistoma schlegelli</i>
<i>Crocodylus megarhinus</i>	<u><i>Langstonia huilensis</i></u>	<i>Tsoabichi greenriverensis</i>
<i>Crocodylus mindorensis</i>	<i>Leidyosuchus canadensis</i>	<i>Voay robustus</i>
<i>Crocodylus moreletii</i>	<i>Leidyosuchus gilmorei</i>	<i>Wannaganosuchus brachymanus</i>
<i>Crocodylus niloticus</i>	<u><i>Libyosuchus brevirostris</i></u>	

Métodos

A pesquisa realizada resultou na produção da presente Tese de Doutorado, a qual foi desenvolvida no formato de uma Monografia acompanhada de cinco artigos científicos, cumprindo (e mesmo ultrapassando) os requisitos mínimos previstos nas normas do PPGGeo, sendo que os artigos em questão foram submetidas à revistas especializadas internacionais.

O trabalho realizado aqui seguiu as seguintes etapas, para cada um dos objetivos específicos:

Coleta de dados

Visita a coleções paleontológicas e neontológicas (listadas no item **4. Materiais**), para coleta de dados morfológicos e produção de fotos digitais para comparações posteriores e utilização em publicações. As fotos foram tiradas utilizando uma câmera fotográfica digital Canon PowerShot SX20 IS, com resolução de 12 megapixels.

Descrição osteológica e anatômica

Descrição osteológica dos materiais em estudo, observados pessoalmente, utilizando a nomenclatura usual no estudo de crocodilomorfos, segundo Mook (1921b, c), Iordansky (1973) e Brochu (1997, 1999).

Comparação osteológica e anatômica

Foi efetuada uma comparação dos materiais em estudo com os espécimes de comparação (listados no item **4. Materiais**), no intuito de realizar identificações, comparações anatômicas e levantamento de caracteres relevantes ao estudo filogenético. Comparações adicionais com espécimes tomografados foram realizadas utilizando o software InVesalius v. 3 (Portal do Software Público, 2011), que produz imagens tridimensionais a partir de imagens bidimensionais provenientes do processo de Tomografia Computadorizada.

Análise Filogenética

Foi realizada uma análise filogenética envolvendo as espécies em estudo, juntamente com os demais táxons de Crocodylia relevantes, levando em consideração caracteres provenientes de estudos anteriores (Brochu, 1997, 1999, 2004, 2006, 2007, 2010a, b; Fortier & Schultz, 2009) e novos caracteres observados no item anterior, para obtenção das relações filogenéticas entre as novas espécies/espécimes e demais crocodilianos. As matrizes de dados foram modificadas ou produzidas utilizando o software Mesquite v. 2.74 (Maddison & Maddison 2010). A análise filogenética foi realizada com o software TnT v. 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008), utilizando o método de busca heurística (TBR *branch swapping*) para calcular as árvores mais parcimoniosas. Em caso de mais de uma árvore mais parcimoniosa ser encontrada, foi calculado o Consenso Estrito e Consenso de Adams.

Paleobiogeografia e Biogeografia Histórica

A integração dos dados provenientes das análises filogenéticas, juntamente com informações geocronológicas, paleogeográficas e estratigráficas, permitiu traçar um esboço dos eventos biogeográficos relacionados à história evolutiva dos Crocodylia na América do Sul, teorizando sobre a origem do grupo e os eventos biogeográficos que ocorreram ao longo do Cenozóico. As metodologias de análise paleobiogeográfica seguiram, quando necessário, Dood & Stanton (1981), Hallam (1994), Gallo & Figueiredo (2004) e principalmente Lieberman (2000).

Modelagem de Nicho Ecológico

Para a Modelagem de Nicho Ecológico e Predição de Distribuição Geográfica do *Crocodylus* da Formação Rio Madeira (Rondônia, Brasil), foram utilizados dados geográficos provenientes da literatura e bancos de dados internacionais. As Matrizes Ambientais utilizadas provêm do projeto WorldClim (2011) e compreendem o tempo Presente, 21.000 AP (Último Máximo Glacial) e 120.000-140.000 AP (Último Interglacial). O cálculo das áreas de distribuição potencial utilizou o algoritmo Maxent v.3.3.3e (Phillips *et al.*, 2006). Os mapas produzidos foram comparados entre si, para a obtenção da Distribuição Geográfica Potencial

em diferentes épocas. Estes dados serão utilizados para complementar a interpretação paleoecológica e paleobiogeográfica da espécie.

Produção dos artigos e Tese

Os cinco artigos científicos foram produzidos de acordo com as regras editoriais específicas de cada revista em que deverão ser publicadas. A Tese será produzida segundo as “Normas para Teses e Dissertações na forma de artigos” do Programa de Pós-Graduação em Geociências, disponível em: <<http://www6.ufrgs.br/ppggeo/content/disc-norma-tese-disser-artigo>>.

5. Análise Integradora

Esta tese inclui cinco artigos científicos a respeito do registro fóssil de crocodilianos na América do Sul, versando principalmente sobre Taxonomia, Sistemática, Osteologia, Filogenia e Paleobiogeografia, referentes a dois grandes grupos: Crocodylidae e Caimaninae (Alligatoridae). Quatro novas espécies foram descritas, além da apresentação de um espécime novo de uma espécie já conhecida.

Os fósseis de Crocodylidae apresentados (Artigos I e IV) são compostos por dois crânios quase completos. O primeiro é proveniente do Pleistoceno Superior do estado de Rondônia (Formação Rio Madeira) e o segundo do Plioceno Inferior da Venezuela (Formação San Gregorio). Estes materiais representam os primeiros fósseis de crocodídeos pós-miocênicos para a América do Sul e os primeiros fósseis de crocodilos verdadeiros (gênero *Crocodylus*) para o continente. Os dois materiais representam novas espécies deste gênero, que apresenta um razoável registro fóssil, principalmente na África e Ásia, mas que é composto quase totalmente por materiais atribuídos às espécies recentes, sendo poucas as espécies exclusivamente fósseis descritas até então.

Os fósseis de Caimaninae (Artigos II, III e IV) são provenientes do Pleistoceno da Venezuela (localidade El Breal de Orocuá), do Mioceno dos estados do Acre e Amazonas (Formação Solimões) e do Paleoceno do estado do Rio de Janeiro (Bacia de São José de Itaboraí). O material do Pleistoceno é formado por restos indetermináveis de crocodilianos. Outros foram atribuídos à caimaníneos indetermináveis ou à *Caiman* sp. O material pleistocênico mais importante representa uma nova espécie, a primeira espécie pleistocênica, e extinta, de um jacaré. O material do Mioceno é formado por um crânio bastante fragmentado de *Caiman brevirostris* Souza-Filho (1987), mas que acrescentou uma série de informações antes desconhecidas sobre esta espécie, até então conhecida apenas pelo holótipo, o qual também foi pela primeira vez figurado no trabalho aqui apresentado. Por fim, o material do Paleoceno do Rio de Janeiro representa uma nova espécie do gênero *Eocaiman*, um dos primeiros gêneros de caimaníneos encontrados no registro fóssil na América do Sul.

A seguir, segue-se um resumo dos principais resultados obtidos durante o desenvolvimento da pesquisa de Doutorado, que resultou na produção dos artigos que compõem o corpo desta Tese, seguidos pela Avaliação Integradora dos Resultados, que tem

como objetivos relacionar, em um contexto mais amplo, os principais aspectos e novidades de cada um dos artigos e mostrar sua importância para o crescimento do conhecimento referente ao registro fóssil de Crocodylia na América do Sul.

5.1. Resultados Obtidos

Artigo I - In the land of the caiman, the crocodile is king: on the presence of *Crocodylus* in the Quaternary of Brazil.

O registro fóssil de Crocodylidae no continente sul-americano se limita a espécies enigmáticas do Mioceno, com anatomia pouco conhecida e sistemática duvidosa (Gasparini, 1996; Langston & Gasparini, 1997; Riff *et al.*, 2010). Uma análise mais aprofundada destes materiais e/ou das publicações referentes aos mesmos (feita ao longo deste Doutorado) demonstrou que o registro fóssil de crocodilos verdadeiros (gênero *Crocodylus*) para a América do Sul é simples de resumir: nenhum! Não por acaso, muitas dúvidas tem sido levantadas sobre como e quando aconteceu a chegada deste grupo no Novo Mundo, bem como sobre sua diversidade inicial e paleobiogeografia (Brochu, 2000; Meredith *et al.*, 2011).

Modificando este panorama, este primeiro artigo apresenta um fóssil proveniente dos depósitos pleistocênicos que afloram ao longo das margens e leitos do Rio Madeira, provenientes da região fronteira com a Bolívia, próximo ao município de Nova Mamoré (Fig. 1). O material é composto por um crânio praticamente completo (Fig. 2), de grandes dimensões (~60 cm), longo e estreito, faltando apenas as asas dos pterigóides e a maioria dos dentes.

O material foi identificado como uma nova espécie do gênero *Crocodylus*, nomeada *Crocodylus caiari*. O material é morfologicamente muito próximo do crocodilo-do-Orinoco. Ambas as espécies apresentam um crânio baixo, longo e estreito, mas a nova espécie se diferencia principalmente pela sua robustez, pela presença de quadrados expandidos lateralmente, uma longa superfície sutural entre o esamosal e o quadrado e a presença de dentes fortemente carenados. Uma análise filogenética foi conduzida (Fig. 3), baseada na matriz de Brochu (2010), resultando num estreito relacionamento entre a nova espécie e o crocodilo-do-Orinoco (*Crocodylus intermedius*).

Considerando que os registros mais antigos de *Crocodylus* provem da América Central e Caribe (Brochu, 2000), foi proposta uma hipótese biogeográfica na qual um evento

de dispersão teria ocorrido da Bacia do Orinoco para a Bacia Amazônia, provavelmente pelo Rio Cassiquiare. Quanto à extinção das populações desta nova espécie, a mesma pode estar relacionada às variações climáticas do Pleistoceno Superior, como proposto para a extinção da Megafauna (Cione *et al.*, 2003, 2009), quando áreas fechadas da Amazônia sul-ocidental foram substituídas por áreas abertas.

Este é o primeiro registro do gênero *Crocodylus* para a América do Sul, ou mesmo para as Américas, dependendo de um registro duvidoso para Cuba (Brochu, 2000), bem como o primeiro Crocodylidae pós-Miocênico para o continente.

Artigo II - A new specimen of *Caiman brevirostris* and its phylogenetic relationships

Entre os caimaníneos recentes, o grupo melhor representado no registro fóssil é o gênero *Caiman* (Gasparini, 1996). Entretanto, apenas uma espécie deste gênero, *Caiman lutescens* Rovereto, 1912, tem sido incluída em análises cladísticas (e.g., Brochu 1997, 1999). Outras espécies, como *Caiman tremembensis* Chiappe, 1988 e *Caiman brevirostris* Souza-Filho, 1987, nunca fizeram parte de um trabalho deste tipo.

Nesse contexto, o segundo artigo apresenta um novo espécime de *Caiman brevirostris*, proveniente de depósitos do Mioceno Superior da Formação Solimões, aflorantes no estado do Amazonas (Fig. 1). O material em questão é constituído de crânio e pós-crânio associado. Entretanto, durante a coleta, o crânio foi completamente fragmentado. O único registro de seu formato e tamanho originais consiste numa foto tirada em campo (Fig. 2). O pós-crânio ainda não foi completamente preparado, não fazendo então parte deste trabalho.

O holótipo da espécie é aqui figurado pela primeira vez (Fig. 3 e 4). O novo espécime (Fig. 5), mesmo que representado por uma série de elementos ósseos desarticulados e fragmentados (em decorrência da coleta), apresenta diversas características não preservadas no holótipo. A diagnose da espécie foi estendida, incluindo características antes não observadas ou preservadas no material tipo, entre elas feições do teto craniano e região palatal. Entre as principais características observadas em *Caiman brevirostris*, estão aquelas relacionadas à brevirostris: rostro curto e largo, assim como seus respectivos elementos ósseos; sínfise mandibular relativamente longa, com o processo anterior do esplenial terminando próximo à sínfise; esplenial expandindo-se fortemente em direção posterior, onde é bastante largo e dentes com coroa baixa e rombudos.

Com base nesse novo conjunto de características, *C. brevirostris* foi incluído pela primeira vez em uma análise cladística, utilizando a lista de caracteres de Brochu (2010).

Como resultado, a espécie brasileira posicionou-se entre os demais *Jacarea*, suportando sua designação genérica (Fig. 6). A espécie está proximamente relacionada à *Caiman latirostris* e *Melanosuchus niger*, em um clado suportado pela presença de um desenvolvido *rostral canthi*.

Um cladograma calibrado no tempo geológico é apresentado (Fig. 7). É possível observar a grande quantidade de linhagens fantasmas de longa duração. Isso mostra que, apesar de algumas linhagens serem mais conhecidas, como os *Jacarea*, ainda há muito para preencher as diversas lacunas na história evolutiva dos *Caimaninae*.

Artigo III - Pleistocene crocodylians from Venezuela, and the description of a new species of *Caiman*

Como visto no Estado da Arte, o registro pleistocênico de *Crocodylia* é, de modo geral, fragmentário e pouco diagnóstico. Há apenas um registro de *Crocodylidae* (Artigo I), alguns de *Caimaninae* ou *Caiman* sp. e muitos de crocodilianos indeterminados. Apesar de haver muitas localidades com registro pleistocênico, este se restringe à região centro-sul da América do Sul.

Neste cenário, o terceiro artigo apresenta uma revisão do registro pleistocênico de *Crocodylia* para a América do Sul (Fig. 1), e apresenta os primeiros registros para o Pleistoceno da Venezuela. O material é proveniente da localidade El Breal de Orocuál (Fig. 2), onde afloram depósitos asfálticos relacionados à Formação Mesa, datada por correlação estratigráfica ao Pleistoceno Médio.

O material encontrado é constituído por fósseis isolados e geralmente fragmentados (Fig. 3). Muitos deles são atribuídos a crocodilianos indeterminados, como osteodermas isolados e centros vertebrais. Outros, como fragmentos anteriores e posteriores de ramos mandibulares, são atribuídos à *Caimaninae* indeterminados, sendo diferenciados de *Crocodylidae* por características do esplenial ou dentárias. A presença de *Caiman* sp. é marcada pela presença de um dentário, atribuído a este gênero pela combinação dos seguintes caracteres: esplenial com processo anterior dorsal à cavidade de Meckel, alvéolos circulares e dentário relativamente estreito, quando comparado à *Melanosuchus*. Um fragmento de maxila direita também é atribuído ao gênero, pela presença de alvéolos não comprimidos lábio-lingualmente e por ser relativamente estreito, quando comparado à *Melanosuchus*.

O material mais importante, contudo, é uma pré-maxila esquerda praticamente completa que, por suas características únicas, é atribuída a uma nova espécie de *Caiman*,

definida pela presença de uma pré-maxila longa e estreita, pelo forame incisivo se estendendo ao nível do quarto dente pré-maxilar e por um forte contato sutural das pré-maxilas, posteriormente ao forame incisivo, formando uma ampla região palatal constituída pelas pré-maxilas, além de uma fossa para o 4º dente do dentário em avançado estágio de desgaste, formando um entalhe. Estas características distinguem a nova espécie dos demais caimanine. A espécie recebe o nome de *Caiman venezuelensis*.

A localidade de El Breal de Orocuál tem sido proposta como possivelmente plio-pleistocênica (Rincon *et al.*, 2009), sendo ela de grande importância para o conhecimento dos crocodilianos fósseis por se tratar um momento no espaço e no tempo que apresenta escasso registro fóssil. Desta feita, problemas biogeográficos e filogenéticos referentes ao grupo poderão ser resolvidos com a continuidade das coletas neste local.

Artigo IV - The oldest New World *Crocodylus*: a new species from the Early Pliocene of Venezuela

Apesar do registro inexistente de fósseis de crocodilos verdadeiros (*Crocodylus*) para a América do Sul, exceto pelo registrado pelo Artigo I, propostas baseadas em dados moleculares demonstram que o gênero chegou às Américas após um evento de dispersão trans-oceânica, a partir da África, em algum momento entre o fim do Mioceno e o começo do Plioceno (Meredith *et al.*, 2011; Oaks, 2011).

O quarto artigo apresenta o segundo registro fóssil de *Crocodylus* para a América do Sul. O material é proveniente da Formação San Gregorio (Venezuela; Fig. 1), datada do Plioceno Inferior (Quiróz & Jaramillo, 2010), uma unidade com depósitos continentais *near-shore*. O fóssil é constituído de um crânio largo e robusto, praticamente completo, com mandíbulas associadas e em oclusão. O material é identificado como uma nova espécie, *Crocodylus venezuelensis*, apresentando uma série de características incluindo um crânio largo e robusto, com maxilas fortemente sinuosas lateralmente, uma constrição do rostro, ao nível do segundo dente maxilar, uma espessa barra do pós-orbital e alguns dentes do dentário ocluindo lingualmente.

Uma análise filogenética foi conduzida para testar as relações filogenéticas da nova espécie e sua atribuição genérica. Foram utilizados diversos caracteres segundo Brochu *et al.* (2010), bem como alguns novos foram criados. Como principal resultado, o espécime foi recuperado como o táxon irmão de todas as recentes espécies de crocodilos do Novo Mundo (*C. acutus*, *C. intermedius*, *C. moretetti* e *C. rhombifer*), assim como um estreito

relacionamento entre *C. acutus* e *C. intermedius*. Além disso, *Crocodylus palaeindicus* foi recuperado como o táxon irmão do grupo coronal de *Crocodylus*. Este último resultado é fracamente suportado e conclusões evolutivas ou biogeográficas não devem ser tomadas neste momento.

A nova espécie representa o registro mais antigo de um crocodilo do Novo Mundo, sugerindo uma idade mais antiga que Plioceno Inferior para a origem do grupo. Esta idade está dentro do que é esperada através de dados moleculares (e.g., Oaks, 2011). A Formação San Gregorio tem um grande potencial para o estudo de crocodilianos fósseis, uma vez que, por se tratar de um depósito pliocênico, pode ajudar a resolver a transição entre a diversidade do Mioceno para o Pleistoceno.

Artigo V - A new *Eocaiman* (Alligatoridae, Crocodylia) from Itaboraí Basin, Paleogene of Rio de Janeiro, Brazil

Os registros mais antigos de Caimaninae na América do sul incluem as espécies *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 e *Eocaiman palaeocenicus* Bona, 2007, ambas provenientes da Formação Salamanca, na Patagonia argentina, unidade atribuída ao Paleoceno Inferior (Bona, 2007) ou Paleoceno Médio (Gelfo *et al.*, 2009). Além desta espécie, o gênero *Eocaiman* é formado pela espécie tipo, *Eocaiman cavernensis* Simpson, 1933a, do Eoceno Médio-Superior da Formação Rio Chico (Patagônia, Argentina). Paula Couto (1970) registrou a presença de “Um caiman” para a Bacia de Itaboraí, mas o material não havia sido estudado desde então.

O quinto e último artigo apresenta, então, uma nova espécie de *Eocaiman*, nomeada *Eocaiman itaboraiensis*, para o Paleoceno Superior da Bacia de Itaboraí, a partir do material registrado por Paula Couto (1970) e repetidamente citado como “Um caiman”. O espécime foi comparado com os registros das demais espécies do gênero, além de outros materiais paleógenos, como *Necrosuchus ionensis* e *Notocaiman stromeri*, bem como com espécies recentes de caimaníneos.

O material, formado por três dentários esquerdos fragmentados de pequenas dimensões, apresenta as principais características que definem o gênero *Eocaiman*, que são a presença de uma sínfise mandibular longa e uma mandíbula alta posteriormente. Os fósseis foram atribuídos a uma nova espécie pela presença de algumas características únicas, sendo a principal delas a participação apenas do processo anterior do esplênico, dorsal à cavidade de Meckel, na sínfise mandibular. Todos os demais caimaníneos apresentam um processo

anterior do esplênico que passa dorsal à cavidade de Meckel, mas este mesmo processo não alcança a sínfise mandibular.

Uma análise filogenética foi conduzida, utilizando a lista de caracteres de Brochu (2010) com a adição do caractere criado por Bona (2007), que diz respeito à altura relativa do dentário ao nível do 4° e 11° alveolo. A análise foi realizada através de uma busca *brunch-and-bound*. A matriz final inclui todas as espécies de caimaníneos que já foram utilizadas em algum de estudo filogenético, incluindo *Eocaiman cavernensis* e *Eocaiman palaeocenicus*. Como principal resultado, o gênero *Eocaiman* apresenta-se monofilético, representando o táxon irmão do grupo coronal Caimaninae. Há falta de resolução internamente ao gênero *Eocaiman*, com as três espécies recuperadas em politomia.

Este é o registro mais antigo de Crocodylia para o Brasil, além de ser o mais ao norte para o Paleógeno da América do sul. Além disso, a miniaturização da espécie pode estar relacionada às condições áridas do Sudeste do Brasil durante o Paleoceno.

3.2. Avaliação Integradora dos Resultados

A biodiversidade recente de crocodilianos na América do sul é a maior entre todos os continentes do Planeta (Thorbjarnarson, 1992). Esta fauna diversa é formada por oito espécies, sendo duas de crocodilos (*Crocodylus*), restritos ao norte do continente, e seis espécies de jacarés (gêneros *Caiman*, *Melanosuchus* e *Paleosuchus*), estes amplamente distribuídos nas regiões tropicais sul-americanas (Medem, 1983; Rueda-Almonacid *et al.*, 2008).

A diversidade fóssil é bem maior no que se refere os caimaníneos, desde sua origem no Paleoceno. Entretanto, há poucas espécies fósseis relacionadas aos gêneros recentes. Para a Formação Urumaco (Mioceno Superior, Venezuela) há o registro de *Melanosuchus fisheri*, enquanto para a Formação Ituzaingó (Mioceno Superior, Argentina) e Grupo Honda (Mioceno Médio, Colômbia) foram encontrados materiais atribuíveis à única espécie fóssil até então conhecida de caiman, *C. brevirostris*. Fora estes registros, os demais restos de crocodilianos na América do Sul estão relacionados a gêneros extintos, como o caimaníneo *Purussaurus*, o crocodilídeo enigmático *Charactosuchus* e o gavialoídeo *Gryposuchus*.

Reformulando este contexto, o presente trabalho apresenta cinco artigos, versando sobre novos registros fósseis para o Cenozóico da América do Sul. Ao todo, quatro novas espécies foram propostas como novas, incluindo dois crocodilos (*Crocodylus*) e dois jacarés (*Caiman*), assim como uma espécie, até então pouco conhecida – *Caiman brevirostris* – foi revisada e expandida através de um novo espécime. Estes novos registros trazem informações valiosas, não só para a real biodiversidade do grupo ao longo do tempo geológico, como também em relação à sua paleobiogeografia e evolução das características morfológicas.

São apresentados aqui os dois primeiros fósseis de crocodilos verdadeiros (gênero *Crocodylus*) para a América do Sul, incluindo a primeira espécie fóssil para as Américas (Artigo I), como também o registro mais antigo para as Américas (Artigo IV). As relações filogenéticas destes novos crocodilos foram alcançadas, demonstrando um estreito relacionamento com as demais espécies do Novo Mundo. A primeira, do Pleistoceno do estado de Rondônia, está intimamente relacionada com o crocodilo-do-orinoco, *Crocodylus intermedius*, enquanto que a segunda, do Plioceno Inferior da Venezuela, representa o táxon irmão das demais espécies de crocodilos do Novo Mundo. A evolução dos caracteres morfológicos fica agora melhor esclarecida, uma vez que a espécie mais antiga é agora incluída em uma análise filogenética, permitindo serem acompanhadas, ao longo do tempo e do espaço, as mudanças acontecidas a cada evento evolutivo. Em resumo, as novas espécies de *Crocodylus*, representando 50% da diversidade total de espécies conhecida, demonstram que o conhecimento sobre este grupo ainda está muito aquém do desejado.

Três espécies de caimaníneos foram aqui analisadas, sendo duas delas novas, abrangendo um intervalo de tempo que vai do Paleoceno ao Pleistoceno. Suas relações filogenéticas foram testadas em alguns casos, ou apenas discutidas em outros. A primeira, do Pleistoceno Inferior da Venezuela, representa uma nova espécie de *Caiman*, morfolologicamente próxima de *Caiman crocodilus*. O segundo material, do Mioceno Superior do estado do Amazonas, consiste em um novo espécime de *Caiman brevirostris*, uma espécie até então pouco conhecida e que foi pela primeira vez incluída em um estudo filogenético, o qual demonstrou um estreito relacionamento desta com as demais espécies de jacaríneos com crânios alargados, como *Caiman latirostris* e *Melanosuchus niger*. A terceira espécie, também nova, é proveniente dos depósitos paleocênicos da Bacia de Itaboraí. Este material, apesar de fragmentário, permitiu identificar uma nova espécie de *Eocaiman*, que corresponde à ocorrência mais ao norte deste gênero para o Paleógeno da América do Sul. Estas três espécies estão intimamente relacionadas com as demais espécies de caimaníneos e

demonstram que o conhecimento sobre este grupo ainda é mal resolvido, principalmente no que diz respeito à sua paleobiogeografia e evolução, uma vez que longas linhagens fantasmas ainda persistem na filogenia do grupo.

As cinco espécies aqui estudadas, sendo quatro novas, contribuem significativamente para o conhecimento a cerca da diversidade de crocodilianos fósseis da América do Sul e, ao mesmo tempo, ressaltam as diversas lacunas que ainda estão para serem preenchidas (Fig. 35). O registro fóssil de crocodilianos no continente continua desproporcionalmente distribuído, mas um pouco mais completo do que era.

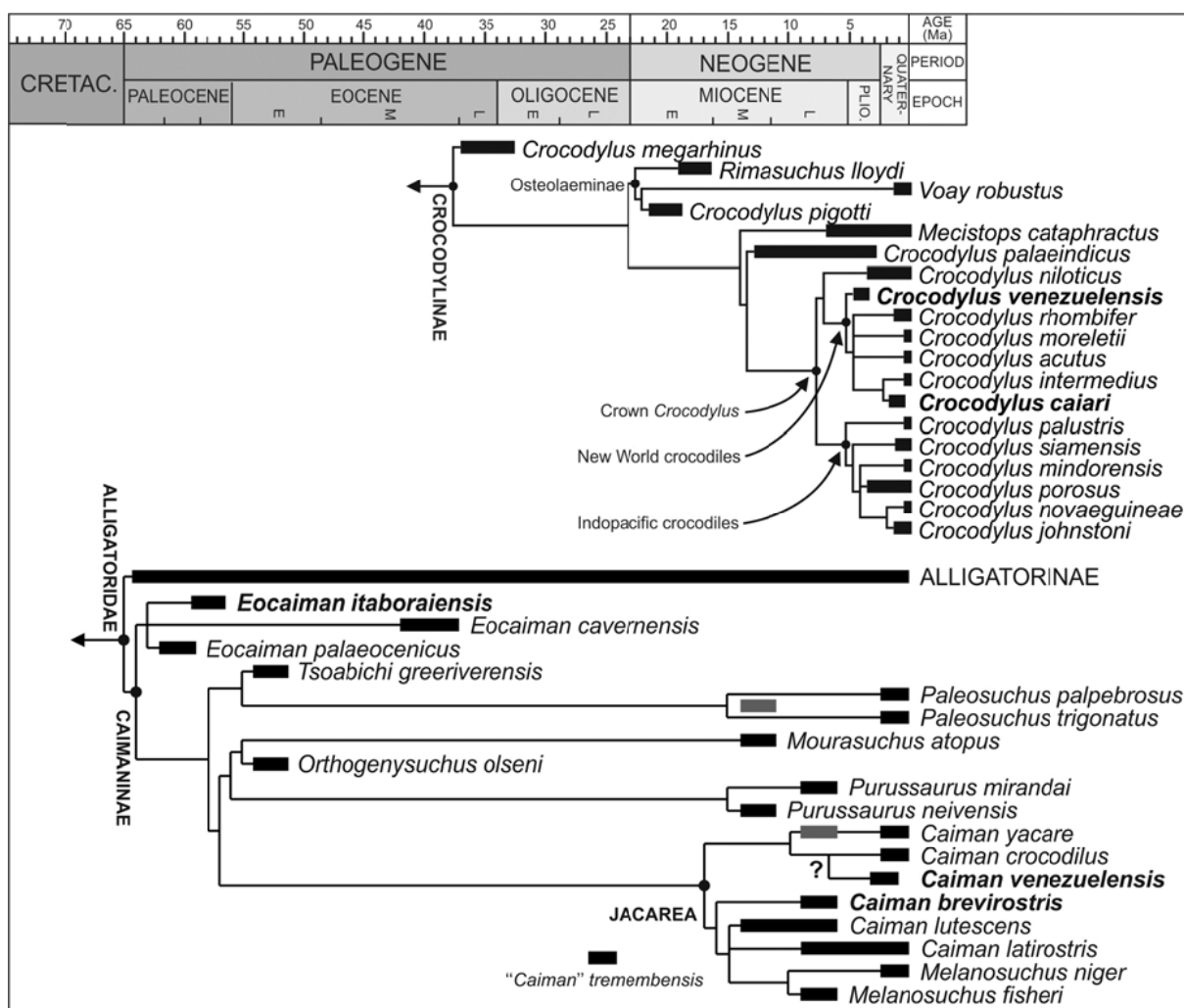


Figura 35 – Composição esquemática dos cladogramas de Caimaninae e Crocodylinae, segundo resultados dos cinco artigos apresentados nesta Tese. A posição de *Caiman venezuelensis* é inferida.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGASSIZ, L. 1849. Remarks on the Crocodilia of the Greensand of New Jersey and on Atlantochelys. **Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia**, v. 4, p. 169.

AGNOLIN, F.L.; PAIS, D.F. 2006. Revisión de *Cunampaia simplex* Rusconi, 1946 (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia; *non* Aves) del Terciario Inferior de Mendoza, Argentina. **Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat, n. s.**, v. 8, n. 1, p. 35-40.

AGUILERA, O. 2004. **Tesoros paleontológicos de Venezuela: Urumaco, Patrimonio Natural de la Humanidad**. Ed. Arte, Caracas, Venezuela, 150 p.

ALBINO, A.M.; ALBINO R.A. 2004. Los reptiles de los sitios arqueológicos de la Argentina: bibliografía comentada. **Comunicaciones (Nueva Serie)**, p. 1-16 (Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino”, Santa Fe, Argentina v. 9).

ALMEIDA, F.F.M. 1958. Vale de Paraíba. In: BRASIL. DNPM. **Relatório anual do Diretor, 1957**. Rio de Janeiro. p. 90-91.

ALPORT, S. 1860. On the discovery of some fossil remains near Bahia in South America. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v. 16, p. 263-268.

ALVARENGA, H. M. F. 1990. Flamingos fósseis da Bacia de Taubaté, estado de São Paulo, Brasil: descrição de nova espécie. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 62 (4), p. 335-345.

AMBROSETTI, J. B. 1887. Observaciones sobre los reptiles fosiles Oligocenos de los terrenos Terciarios antiguos del Parana. **Boletín Acad. Nacional Ciencias. Cordoba**, v. 10, p. 409-426.

AMEGHINO, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. **2º Censo de la República Argentina**, v. 1, p. 111-255.

_____. 1906. Les Formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. **Anales del Museo Nacional de Buenos Aires**, v. 8, p. 1-358.

ANDERSON J.L. 1945. Petroleum geology of Colombia, South America. **Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists**, v. 29 (8), p 1065-142.

ANDERSSON, L.G. 1900. Catalogue of Linnean type-specimens of Linnaeus's Reptilia in the Royal Museum in Stockholm. **Bih. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handl**, v. 26, p. 1-29.

ANDRADE, L. C.; NASCIMENTO, E. R.; TIZUKA, M. M.; KIPNIS, R. 2010. Primeira ocorrência da família Alligatoridae (Crocodilya) em depósitos fluviais do Rio Madeira, Porto Velho, Ro. In: VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, 2010, Rio de Janeiro. **Paleontologia em Destaque**. Porto Alegre: SBP, 2010. v. esp. p. 72-72.

ANDREIS, R.R.; MAZZONI, M.M.; SPALLETTI, L.A. 1975. Estudio estratigráfico y paleoambiental de las sedimentitas terciarias entre Pico Salamanca y Bahía Bustamante, Provincia de Chubut, República Argentina. **Revista de la Asociación Geológica Argentina**, v. 30, p. 85-103.

ANDREWS C.W. 1906. **A Descriptive Catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt. British Museum (Natural History)**. London, 324 p. + 26 plates.

ANTOINE, P.O.; DE FRANCESCHI, D.; FLYNN, J.L.; NEL, A.; BABY, P., BENAMMI, M.; CALDERON, I.; ESPURT, N. 2006. Amber from western Amazonia reveals neotropical diversity during the Middle Miocene. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 103(37), p. 13595–13600.

_____.; SALAS-GISMONDI, R., BABY, P., BENAMMI, M., BRUSSET, S., FRANCESCHI D.2007. The Middle Miocene (Laventan) Fitzcarrald fauna, Amazonian Peru. **Cuadernos del Museo Geominero**, v. 8, p. 19–24.

ANTUNES, M. T. 1964. Les Tomistoma (reptiles) et leur évolution. **Cursillos y Conferencias del Instituto Lucas Mallada**, 9, p. 171–173.

ANZOTEGUI, L. M.; HORN, Y.; HERBST, R. 2007. Paleoflora (Fabaceae y Anacardiaceae) de la Formación Andalhuala (Plioceno Inferior), provincia de Catamarca, Argentina. **Ameghiniana**, v. 44 (3), p. 525-535.

ARAÚJO-JÚNIOR, H. I. 2010a. Taphonomic and paleoecological aspects of the fossil assemblage of Pleistocene vertebrates from the natural tanks of João Cativo, Itapipoca, Ceará State, Brazil: an integrated approach. In: IX Reunião Anual Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia - Núcleo Minas Gerais, Uberlândia. **Resumos...**, 2010a., v. 9, p. 26.

_____.; PINHEIRO, A.E.P ; XIMENES, C.L. ; SANTOS, A.S.T. ; PORPINO, K. O. 2010b. Primeiro registro de Caimaninae em depósitos pleistocênicos de tanques no Nordeste brasileiro. In: V Jornada Fluminense de Paleontologia, 2010, Rio de Janeiro. **Resumos...**, v. 5, p. 13-14.

AX, P. 1985. Stem species and the stem lineage concept. **Cladistics**, v. 1(3), p. 279-288.

AXELSSON, M.; FRANKLIN, C.E. 2011. Elucidating the responses and role of the cardiovascular system in crocodylians during diving: Fifty years on from the work of C.G. Wilber. **Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol**,v.160(1), p. 1-8.

BABOT, M.J.; POWELL, J.E.; DE MUIZON C. 2002. Callistoe vincei, a new Proborhyaenidae (Borhyaenoidea, Metatheria, Mammalia) from the Early Eocene of Argentina. **Geobios**, v. 35, p.615-629.

BAEZ, A. M.; GASPARINI, Z. B. 1977. Origen y evolución de los anfibios y reptiles del cenozoico de América del Sur. **Acta Geológica Lilloana**, v. 14, p. 149–232.

_____.; _____ 1979. The South America herpetofauna: an evaluation of the fossil record. In: W. E. Duellman (Ed.), **The South American Herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal**, University of Kansas Museum of Natural History Monograph, v. 7, p. 29–54.

BALOUET, J. G.; BUFFETAUT, E. 1987. *Mekosuchus inexpectatus*, n. g. n. sp., Crocodilien nouveau de l'holocene de Nouvelle Calédonie: **Compte rendu hebdomadaire des seances de l'Academie des Sciences Paris**, seire 2, n. 14, p. 853-856.

BARBOSA SOUZA, M.F.; OLMOS, F. 1991. Fauna atual, and Anexo X. In: Pessis, A.M. (Ed.), **Plano de manejo, Parque nacional da Serra da Capivara**. Secretaria do Meio Ambiente. Presidência da República, Brasília, p. 207–227.

BARBOSA-RODRIGUES, B. 1892. Les Reptiles fossiles de la vallée de l'Amazone. **Vellosia**, v. 2, p. 41–46.

BARGO, M.S. 2001 The ground sloth *Megatherium americanum*: Skull shape, bite forces, and diet. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 46(2), p. 173–192

BARNOSKY, A. D.; LINDSEY, E.L. 2010. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. **Quaternary International**, v. 217, p. 10-29

BENTON, M. J.; CLARK, J. M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: M. Benton (Ed.) **The Phylogeny and Classification of Tetrapods**, v. 1. Clarendon Press, Oxford. p. 295–338

_____. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. In: **The Dinosauria**. Weishampel D.B; Dodson P; Osmolska H (Ed). 2 edição. CA:University of California Press, Berkeley, p. 7–19

BERGQVIST, L.P.; RIBEIRO, A.M. 1998. A paleomastofauna das bacias eoterciárias brasileiras e sua importância na datação das bacias de Itaboraí e Taubaté. **APA**, Volume Especial 5, p. 19-34.

_____; ABRANTES É. A. L.; AVILLA L. D. S. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (Upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. **Geodiversitas**, 26 (2), p. 323-337.

_____; MANSUR, K.; RODRIGUES, M.A.; RODRIGUES-FRANCISCO, B.H.; PEREZ, R.A.R.; BELTRÃO, M.C.M.C. 2008. **Itaboraí Basin, State of Rio de Janeiro - The cradle of mammals in Brazil**. In: Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Souza, C.R.G.; Fernandes, A.C.S.; Berbert-Born, M.; Queiroz, E.T.; (Ed.) **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**.

_____; ALMEIDA, E.B; JÚNIOR, H.I.A. 2011. Tafonomia da Assembléia fossilífera de Mamíferos da “Fenda 1968”, Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil, **Revista Brasileira de Paleontologia**. 14(1), p. 75-86.

BERTELS, A., 1975, Bioestratigrafía del Paleógeno em la República Argentina: **Revista Española de Micropaleontología**, v. 7, p. 429–450.

BIANUCCI, G.; LAMBERT, O.; POST K. 2010 High concentration of long-snouted beaked whales (genus *Messapicetus*) from the Miocene of Peru. **Palaeontology**, v. 53(5), p. 1077.

BOCQUENTIN-VILLANUEVA J.; BUFFETAUT, E. 1981, *Hesperogavialis cruxenti* n. gen., n. sp. Nouveau Gavialide (Crocodylia, Eusuchia) du Miocene Superieur (Huayquerien) D'Urumaco (Venezuela). **Geobios**, v. 14 (3), p. 415-419.

_____.; SOUZA FILHO, J. P. de. 1990, O crocodriliano Sul-Americano *Carandaisuchus* como sinonimia de *Mourasuchus* (Nettosuchidae). **Revista Brasileira de Geociências**, v. 20, p. 230-233.

_____. 1984, Un Nuevo *Nettosuchidae* (Crocodylia, Eusuchia) Proveniente de la Formacion Urumaco (Mioceno Superior), Venezuela. **Ameghiniana**, v. 21(1), p. 3-8.

_____.; SOUZA FILHO, J. P. de; BUFFETAUT, E.; NEGRI, F. R. 1989. Nova interpretação do genero *Purussaurus* (Crocodylia, Alligatoridae). In XI Congresso Brasileiro de Paleontologia. **Anais...**, p. 427-438.

BOGAN, S.; AGNOLIN, F. L. 2009. Primer registro fósil de la familia *Trichomycteridae* (Teleostei: Siluriformes; Plioceno) en la Formación Monte Hermoso, Argentina. **Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.**, v. 11 (2), p. 193-198.

BONA, P.; GASPARINI, Z. 2009. La presencia de *Caiman latirostris* (Alligatoridae, Caimaninae) en el Mio-Plioceno de Argentina y su implicancia biogeográfica. **Ameghiniana**, v. 46 (Suplemento 4), p. 63R -63R.

_____. 2007. Una nueva especie de *Eocaiman Simpson* (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. **Ameghiniana**, v. 44, p. 435-445.

_____.; CLADERA, G. Y.; DE LA FUENTE, M.S. 1998. Las tortugas pleurodiras de la Formación Salamanca (Paleoceno Inferior) en el área de Cerro Hansen, Provincia de Chubut, Argentina. 10° Congreso Latinoamericano de Geología y 6° Congreso Nacional de Geología Económica (Buenos Aires), **Actas...** v. 1, p. 269-274.

BONAPARTE, J. F. 1978. **El Mesozoico de America del Sur y sus tetrapodos**. Opera Lilloana (Fund. Miguel Lillo) 26, 596 p.

_____. 1981. Descripción de "*Fasolasuchus tenax*" su significado en la systematica y evolucion de los Thecodontia. **Rev. Mus. Argentina Cienc. Nat. Bernar. Riv.**, v. 3, p. 55-101.

_____.; SALFITY, J.A.; BOSSI, G.E.; POWELL, J. 1977, Hallazgo de dinosaurios y aves cretácicas en la Formacion de El Brete (Salta), proximo al limite com Tucuman: **Acta Geol. Lilloana**, p. 5-17.

_____.; VAN VALEN, L.M.; KRAMARTZ, A. 1993. La fauna local de Punta Peligro, Paleoceno Inferior, de la provincia de Chubut, Patagonia, Argentina. **Evolutionary Monographs** 14, p. 1-61.

BORGES-NOJOSA, D. M.; LIMA, D. C. 2008. *Caiman crocodilus* (Common caiman) Geographic Distribution. **Herpetological Review**, v. 39, p. 480-481.

BRANNER, J.C. 1915. **Geologia Elementar**. Rio de Janeiro, Francisco Alves & Cia, 350 p

_____. 1919. Outlines of the Geology of Brazil to accompany the geologic map of Brazil. **Bulletin of Geological Society of America**, v. 30(2), p. 189-328.

BRAVARD, A. 1858. Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná, Buenos Aires. (Reimpresión de la Cámara de Diputados de la Nación 1995), 107 p.

_____. 1860. **Catalogue des espèces d'animaux fossiles recueillis dans l'Amérique du Sud de 1852 a 1860.**

BRISTOW, C.R. 1973. **Guide to the geology of the Cuenca Basin, southern Ecuador.** Ecuadorian Geological and Geophysical Society, Quito, 45 p.

_____.; PARODIZ, J.J. 1982 The stratigraphical paleontology of the Tertiary non-marine sediments of Ecuador. **Bull Carnegie Mus Nat Hist**, v. 19, p. 1-53.

BRITISH MUSEUM. 1904. **The history of the collections contained in the natural history departments of the British Museum.** London: British Museum. 2 vols and Appendix. 472 p.

BROCHU, C. A.; RINCON, A.D. 2004. A gavialoid crocodylian from the Lower Miocene of Venezuela. **Special Papers in Palaeontology**, v. 71, p. 61-78.

_____. 1997a. **Phylogenetic Systematics and Taxonomy of Crocodylia.** Tese de Doutorado. University of Texas, Austin, 467 p.

_____. 1997b. A review of "Leydiosuchus" (Crocodyliformes, Eusuchia) from the late Cretaceous through Eocene of North America. **Journal of Vertebrate Paleontology** 17, p. 679-697.

_____. 1997c. Morphology, fossils, divergence timing, and the phylogenetic relationships of Gavialis. **Systematic Biology**, v. 46, p. 479-522.

_____. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. In: T. Rowe, C.A. Brochu & K. Kishi (Ed.), Cranial morphology of Alligator mississippiensis and phylogeny of Alligatoroidea, **Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology**. v. 6, p. 9-100.

_____. 2000. Phylogenetic Relationships and Divergence Timing of Crocodylus Based on Morphology and the Fossil Record. **Copeia**, 2000(3), p. 657-673.

_____. 2001. Progress and future directions in archosaur phylogenetics. **Journal of Paleontology**, v. 75, p. 1185-1201.

_____. 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. **Annual Reviews of Earth Planet Sciences**, v. 31, p. 357-397.

_____. Alligatorinae phylogeny, the law of the unspecialized, and the status of Allognathosuchus Mook, 1921. In: Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology 64, 2004. **Journal of Vertebrate Paleontology Supplement, Abstracts** v. 24, p. 41-42.

_____. 2006. Osteology and phylogenetic significance of *Eosuchus minor* (Marsh 1870), new combination, a longirostrine crocodylian from the Late Paleocene of North America. **Journal of Paleontology**, v. 80, p. 162–186.

_____. 2007. Morphology, relationships and biogeographic significance of an extinct horned crocodile (Crocodylia, Crocodylidae) from the Quaternary of Madagascar. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 150, p. 835–863.

_____. 2010. A new Alligatorid from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming and the origin of Caimans. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 30(4), p. 1109–1126.

_____. 2011. Phylogenetic relationships of *Necrosuchus ionensis* Simpson 1937 and the early history of caimanines. **Zoological Journal of the Linnean Society**.

_____.; NIEVES-RIVERA, A. M.; VÉLEZ-JUARBE, J.; DAZA J. D.; SANTOS H.. 2007. Tertiary crocodylians from Puerto Rico: evidence for late Tertiary endemic crocodylians in the West Indies? **Geobios**, v. 40, p.51-59.

_____.; WAGNER, J. R.; JOUVE, S.; SUMRALL, C. D.; DENSMORE, L. D.. 2009. A correction corrected: consensus of the meaning of Crocodylia and why it matters. **Systematic Biology**. v 58(5), p. 537-543.

BROIN, F.L. 1991. Fossil turtles from Bolivia. **Revista Técnica de YPF**. v.12, p. 509–527.

_____.; TAQUET, P. 1966. Decouverte d'un Crocodilien nouveau dans le Cretace inferieur du Sahara: **Compte rendu hebdomadaire des seances de l'Academie des Sciences Paris**, v. 262, p. 2326-2329.

BRUSATTE, S. L.; BENTON, M. J.; DESOJO, J. B.; LANGER, M. C. 2010. The higher-level phylogeny of Archosauria (Tetrapoda: Diapsida). **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 8, p. 3–47.

BRYAN, A. 1973. Paleoenvironments and cultural diversity in late Pleistocene South America. **Quaternary Research**, v. 3, n. 2, p. 237-256.

BRYANT, H. N. 1994. Comments on the phylogenetic definition of taxon names and conventions regarding the naming of crown clades. **Syst. Biol.**, v. 43, p.124-130.

BUCHMANN, F.S.C. 2002. **Bioclastos de organismos terrestres e marinhos na praia e plataforma interna do Rio Grande do Sul: natureza, distribuição, origem e significado geológico.** Tese de Doutorado, UFRGS. Porto Alegre, 108 p.

BUFFETAUT, E.; TAQUET, P. 1977a. The giant crocodylian *Sarcosuchus* in the Early Cretaceous of Brazil and Niger. **Palaeontology**, v. 20(1), p. 203:208.

_____.;_____. 1977b. Un crocodile geant a cheval sur deux continents. **La Recherche**,v. 8(76), p. 289-291.

_____. 1979. The evolution of the crocodylians. **Scientific America**, v. 241(4), p. 130-145.

_____. 1982. Radiation évolutive, paleoecologie et biogeographie des crocodiliens mesosuchiens. **Mem. Soc. Geol. France**, v. 142, 88 p.

_____. 1987. Occurrence of the crocodilian *Dolichochoampsia minima* (Eusuchia, Dolichochoampsidae) in the El Molino formation of Bolivia. **Bulletin de la Société belge de géologie**. v. 96 (2), p. 195–199.

_____. 1991 Fossil crocodilians from Tiupampa, (Santa Lucia Formation, Early Paleocene) Bolivia: a preliminary report. **Revista Técnica de YPF**, v. 12, p. 541–544.

BURMEISTER, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y los reptiles denominados por Don Augusto Bravard. **Anales del Museo Público de Buenos Aires**, v.3, p. 95-173.

BURNHAM, R.J.; CARRANCO, N.L. 2004. Miocene winged fruits of *Loxopterygium* (Anacardiaceae) from the Ecuadorian Andes. **American Journal of Botany**, v. 91(11), p. 1767-1773.

BUSCALIONI, A. D.; ORTEGA, F.; VASSE, D. 1997. New crocodiles (Eusuchia, Alligatoroidea) from the Upper Cretaceous of Southern Europe. **Comptes Rendus de L'Académie des Sciences de Paris**, v. 325(2), p. 525-530.

_____.; _____.; _____. 1999. The Upper Cretaceous crocodilians assemblage from Laño (Northcentral Spain): implications in the knowledge of the finicretaceous European faunas. **Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava**, v. 14(Número Especial 1), p.213-233.

_____.; _____.; WEISAMPEL, D. B.; JIANU, C. M. 2001 A revision of the crocodyliform *Allodaposuchus precedens* from the Upper Cretaceous of the Hateg Basin, Romania. Its relevance in the phylogeny of Eusuchia. **Journal Vertebrate Paleontology**, v. 21, p. 74–86.

_____.; PÉREZ-MORENO, B.P.; SANZ, J.L. 2003 Pattern of biotic replacement in modern crocodiles: The Upper Cretaceous fossil record. **Coloquios de Paleontología**, v. 1, p. 77–93.

CADENA, Edwin A.; JARAMILLO, Carlos; PARAMO, Maria E. 2008. New material of *Cheluscolombiana* (Testudines; Pleurodira) from the Lower Miocene of Colombia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.28, n. 4, p. 1206-1212.

CAMP, Charles L. 1945. Prolacerta and the Protosaurian Reptiles. **American Journal of Science**, v. 243, n. 1., part II, p. 84-101.

CAMPOS, D. A.; KELLNER, A. W. A. 1991. Dinosaurs of the Santana Formation with comments on other Brazilian occurrences. In: MAISEY, John G. (ed.) **Santana fossils: an illustrated atlas**. Neptune City, NJ: T.F.H. publications. p. 372-375.

CARBÓN, J.; SCHUBERT, C.; VAZ J. E. 1992. Caracterización y edades termoluminiscentes de los sedimentos de la Formación Mesa, In dos RINCÓN ET AL.—MACHAIRODONTINAE FROM VENEZUELA 477 localidades del sur de Anzóategui (Venezuela). **Acta Científica Venezolana**. v. 43, p. 387–391.

CARRASCO, C.P. 1986. Notas preliminares sobre la geología del extremo noroccidental del Departamento de Pando. In: CONGRESO GEOLÓGICO DE BOLIVIA, 7., 1984. Cochabamba, **Actas...** p. 175-180.

CARTELLE, Cástor. 1992. **Edentata e megamamíferos herbívoros extintos da Toca dos Ossos (Ouroândia, BA, Brasil)**. 1992. 516 f. Tese (Doutorado em Morfologia) – Instituto de Ciências Biológicas, Curso de Pós-Graduação em Morfologia, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

CARVALHO Ismar S.; GASPARINI Zulma; SALGADO Leonardo; VASCONCELLOS Felipe M.; MARINHO Thiago S. 2010. Climate's role in the distribution of the Cretaceous terrestrial Crocodyliformes throughout Gondwana. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, n. 297, p. 252–262.

CASSAB, R.C.T. 2004. Objetivos e Princípios. In: CARVALHO, Ismar S. (ed). **Paleontologia**. Rio de Janeiro: Interciência, vol 1, p. 3-11.

CATI, F.; COLALONGO, M.L.; CRESCENTI, U.; D'ONOFRIO, S.; FOLLADOR, U.; PIRINI RADDRIZZANI, C.; POMESANO CHERCHI, A.; SALVARORINI, a.; SARTONI, S.; PREMOLI SILVA, I.; WEZEL, C.F.; BERTOLINO, V.; BIZON, G.; BOLLI, H.M.; BORSETTI CATI, A.M.; DONDI, L.; FEINBERG, H.; JENKINS, D.G.; PERCONIG, E.; SAMPO, M. & SPROVIERI, R. 1968. Biostratigrafia del Neogeno meditemineo basata sui foraminiferiplanctonici. **Bollettino della Societa Geologica Italiana**, n. 87, p. 491-503.

CERDEÑO, J.; CHIESA, A.; OJEDA G. 2008. Presence of *Oxydontherium* (Macraucheniiidae, Litopterna) in the Río Quinto Formation, San Luis (Argentina). **Journal of South American Earth Sciences**. v. 25, p. 217-226

CHIAPPE, L. 1988. Un nuevo Caiman (Crocodylia, Alligatoridae) de la Formación Tremembé (Oligoceno), Estado de São Paulo, Brasil, y su significado paleoclimático. **Paulacoutiana**.v. 3, p. 49–66.

CHIESA, J.O. 2008. Mammals from the Late Pleistocene/Early Holocene of San Luis province (Argentina) and palaeoenvironmental inferences. **Arquivos do Museu Nacional**, vol. 66, n. 1, p. 161-178.

CHIOTTI, O.V. 1946. **Estratigrafía y tectónica del oeste de la ciudad de Mendoza y Las Heras**. 1946. 233 f. Tese – Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

CIFELLI, R.L. 1985. Biostratigraphy of the Casamayoran, EarlyEocene, of Patagonia. **American Museum Novitates**, n. 2820, p. 1-26.

CIONE, A. L.; TONNI, E. P. 1995. Chronostratigraphy and "Land mammal-ages": the Uquian problem. **Journal of Paleontology**, n. 69, p. 135-159.

_____.; _____. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean area, Argentina. In: RABASSA, J. & SALEMME, M. (Eds.) **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**, n. 12, p. 23-51.

_____, AZPELICUETA, M.M., BOND, M., CARLINI, A.A., CASCIOTA, J.R., COZZUOL, M.A., de la FUENTE, M., GASPARINI, Z., NORIEGA, J.I., SCILLATO-YANE', G.J., SOIBELSON, L., TONNI, E.P., VERZI, D., VUCETICH, M.G., 2000. Miocene vertebrates from Entre Rios, eastern Argentina. **Insugeo Série de Correlación Geológica**, v. 14, n. 191, p. 237.

_____.; TONNI, E.P. & SOIBELSON, L. 2003. The broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and turtle extinction in South America. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"**, vol. 5, n. 1, p. 1-19.

_____.; _____.; _____. Did humans cause the late Pleistocene-early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas? In: HAYNES, G. (ed.) **American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene**. Springer: Netherlands, p. 125-144.

_____.; ACOSTA HOSPITALECHEC.; PÉREZ, L. M.; LAZA, J. H.; CÉSAR, I. 2010. Trace fossils on penguin bones from the Miocene of Chubut, southern Argentina. **Alcheringa**, vol. 34, n. 4, p. 433-454.

CLARK, J.M.; NORELL, M.A. 1992. The early Cretaceous Crocodylomorph *Hylaeochampsavectiana* from the Wealden of the Isle of Wight. **American Museum Novitates**, n. 3032, p. 1-19.

_____. 1986. **Phylogenetic relationships of the Crocodylomorph Archosaurs**. 1986. 556 f. Tese – University of Chicago.

CLAUSSEN, P. 1841. Notes géologiques sur la province de Minas Geraes, au Brésil. **Academie Royale de Sciences et Belles Lettres**, v.8, p.322-344.

COLBY, F.M.; WILLIAMS, T. 1927. **The new international encyclopedia**, vol. 20. New York: Dodd, Mead and Co., 1600pp.

COPE, E. D., 1869, Synopsis of the Extinct Batrachia and Reptilia of North America. **Transactions of the American Philosophical Society**, new series, vol. 14, part 1, 252pp.

_____. Reptilia. 1875. Check-list of North American Batrachia and Reptilia. **Bull. U.S. Natl. Mus.**, n. 1, p. 1-104.

_____. 1886. A contribution to the vertebrate paleontology of Brazil. **Proceedings of the American Philosophical Society**, vol. 23, n. 121, p. 1-21.

_____. 1889. Synopsis of the families of Vertebrata. **Amer. Natur.**, vol. 23, n. 174, p. 849-877.

COZZUOL, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. **Journal South America Earth Science**. v. 21, p. 185-203.

CUVIER, G. L. 1807. Sur les Differentes Especies de Crocodiles Vivans et Sur Leur caracteres Distinctifs. **Annales du Museum d'Histoire Naturelle**, v. 10, p. 8-66.

_____. 1808. Sur les ossemens fossiles de crocodiles et particulièrement sur ceux des environs du Havre et de Honfleur, avec des remarques sur les squelettes des sauriens de la Thuringie. **Ann. Mus. Hist. nat. Paris**, n. 12, p. 73-110.

_____. 1818. **Dictionnaire des Sciences Naturelles**. Vol. 12, Paris: Le Normant, 568pp.

CZAPLEWSKI, N. J.; RINCÓN, A. D.; MORGAN, G. S. 2005. Fossil bat (Mammalia: Chiroptera) remains from Inciarte Tar Pit, Sierra de Perijá, Venezuela. **Caribbean Journal of Science**. v. 4, p. 768-781.

D'ERASMOS, C., 1934, Sopra alcuni avanzi di vertebrati fossili della Patagonia raccolti dal Dott. E. Feruglio. **Atti. Real. Accad. Sci. Fis. Mat. Napoli, Mem.**, vol.8, n. 20, 2ª Serie, p. 1-23.

DARWIN, C. 1987. **The Correspondence of Charles Darwin**. Vol. 3. p. 1844-1846. Cambridge University Press. Cambridge, England.

DAUDIN, F.M. 1802. Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Reptiles; ouvrage faisant suite à l'Histoire naturelle générale et particulière, composée par Leclerc de Buffon; et rédigée par C.S. Sonnini, member de plusieurs sociétés savants. **F. Dufart**. Paris, n. 2, p. 1-432, pls 27-28

De QUEIROZ, K.; GAUTHIER, J. 1990. Phylogeny as a central principle in taxonomy: phylogenetic definitions of taxon names. **Systematic Zoology**, n. 39, p. 307-322.

_____.; _____. 1992. Phylogenetic taxonomy. **Annual Review of Ecology and Systematics**, n. 23, p. 449-480.

DEGRANGE, F. J.; TAMBUSI, C. P.; MORENO, K.; WITMER, L. M.; WROE, S. 2010. Mechanical Analysis of Feeding Behavior in the Extinct Terror Bird *Andalgalornis steulleti* (Gruiformes: Phorusrhacidae). **PLoS ONE**, n. 5, e11856.

DENSMORE, L.D.; WHITE, P. S. 1991. The systematics and evolution of the Crocodylia as suggested by restriction endonuclease analysis of mitochondrial and nuclear ribosomal DNA. **Copeia**, n. 1991, p. 602-615.

DERACO, M.; POWELL, J.; LÓPEZ, G. 2008. Primer leontínido (Mammalia, Notoungulata) de la Formación Lumbraera (Subgrupo Santa Bárbara, Grupo Salta-Paleógeno) del noroeste argentino. **Ameghiniana**, vol. 45, n. 1, p.83-92.

DI MARCO, L. 2005. Geología y fracturas en la estructura San Pedro, sierra del Alto Río Seco, Sierras Subandinas, provincia de Salta. **Revista de la Asociación Geológica Argentina**, vol. 60, n. 4, p. 696-713.

DIAS, A. 2004. Diversificar para poblar: el contexto arqueológico brasileño en la transición Pleistoceno-Holoceno. **Complutum**. v. 15, p. 249-263.

DÍAZ de GAMERO, M. L. 1996. The changing course of the Orinoco River during the Neogene: a review. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, n. 123, p. 385–402.

DIGIMORPH. 2011. The Digital Morphology Librar. The University of Texas at Austin. Disponivel em: <<http://digimorph.org/>>. Acesso em: 1 jul. 2011.

DODD J. R.; STANTON R. J. 1981. **Paleoecology, Concepts and Applications**. New York: Wiley Interscience, 380 p.

DOZO, M.T. 1997. Paleoneurología de *Dolicavia minuscula* (Rodentia, Caviidae) y *Paedotherium insigne* (Notoungulata, Hegetotheriidae) del Plioceno de Buenos Aires, Argentina). **Ameghiniana**, vol. 34, n. 4, p. 427-435.

DREFAHL, M. Implicações paleoambientais preliminares da análise de 13C em osso de paleomastofauna procedente de Quijingue, Bahia. In: Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia XIII, 2010, Salvador, **Anais...** Feira de Santana, Print Mídia Gráfica Editora. v. 1, p. 239-239.

DUNDEE, H.A. 1989. Higher Category Name Usage for Amphibians and Reptiles. **Syst. Zool.**, vol. 38, n. 4, p. 398-406.

EATON, P. 1999. Environment and Conservation in Borneo: Including Papers from the Fourth Biennial International Conference of the Borneo Research Council held at Universiti Brunei Darussalam June 10-15, 1996. **Borneo Research Council**, 260pp.

ECHAVARRÍA, L.; HERNÁNDEZ, R.; ALLMENDINGER, R. W.; REYNOLDS, J., 2003. Subandean thrust and fold belt of northwestern Argentina: Geometry and timing of the Andean evolution. **AAPG Bulletin**, v. 87, n. 6, p. 965-985.

ELDREDGE, N.; CRACRAFT, J. 1980. **The Evolutionary Process**. Phylogenetic Patterns and Columbia Univ.: New York, 349 pp.

EMMETT, D.A., FANNING, E., OLSSON, A. (Eds.). 2003. **The proposed Parc Regional de Belomotse: biodiversity survey and conservation evaluation**. Frontier. Madagascar Environmental Research Report 6.

ESPURT N.; BABY P.; BRUSSET S.; RODDAZ M.; HERMOZA W.; BARBARAND J. 2010. The Nazca Ridge and uplift of the Fitzcarrald Arch: implications for regional geology in northern South America. In: HOORN C. & WESSELINGH F. P. (eds). **Amazonia, Landscape and Species Evolution: a Look into the Past**. Blackwell-Wiley: Hoboken, p. 89–100.

ESTES, C. 1985. **Controlled Wildlife: State wildlife regulations**. Washington DC: Natural Science Collection Alliance, 315 pp.

FARMER, C.G. & SANDERS, K. 2010. Unidirectional Airflow in the Lungs of Alligators. **Science**, vol. 327, p. 338-340.

FAURE M.; GUÉRIN C.; MOURER-CHAUVIRÉ C. 2009. L'Art rupestre du Parc National Serra da Capivara (Piauí, Brésil): bestiaire figuré et données paléontologiques. In: CONGRESSO INTERNACIONAL DE ARTE RUPESTRE, 14., 2009, São Raimundo Nonato (Piauí), 16 p., 10 fig.

FERNANDES, J.M.G. & TÁVORA, V.A., 1990. Estudos dos foraminíferos da Formação Pirabas procedentes do furo CB-UFPa-P1(85), município de Capanema, Estado do Pará. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 36., 1990, Natal. **Anais...**, Natal: Sociedade Brasileira de Geologia, Núcleo Nordeste. vol.1, p.470-475.

FERREIRA, C.S. 1982. Notas estratigráficas sobre o Cenozóico marinho do Estado do Pará. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DA AMAZÔNIA, 1., Belém. **Anais...**, Belém: Sociedade Brasileira de Geologia, vol.1, p.84-88.

FICCARELLI, G., COLTORTI, M., MORENO ESPINOSA, M., PIERUCCINI, P.L., ROOK, L.; TORRE, D. 2003. A model for the Holocene extinction of the mammals megafauna in Ecuador. **Journal of South American Earth Sciences**, vol. 15, p. 835-845.

FIGUEIREDO, R.G.; KELLNER, A.W.A. 2009. A new crocodylomorph specimen from the Araripe Basin (Crato Member, Santana Formation), northeastern Brazil. **Paläontologische Zeitschrift**, vol. 83, n. 2, p. 323–331.

_____.; _____. 2011. Description of a new specimen of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha: Mesoeucrocodylia) from the Crato Formation (Santana Group) with comments on Neosuchia. **Zoological Journal of the Linnean Society**, in press.

FINK, R.J. 2002. **Sedimentology and stratigraphy of the Upper Cretaceous-Paleocene El Molino Formation, Eastern Cordillera and Altiplano, central Andes, Bolivia: Implications for the tectonic development of the central Andes**. 2002. 116 f. Dissertação de Mestrado – Louisiana State University.

FITZGERALD, E.M.G. 2005. Pliocene marine mammals from the Whalers Bluff Formation of Portland, Victoria, Australia. **Memoirs of Museum Victoria**, vol. 62, n. 1, p. 67–89.

FITZINGER, L. J. 1826. **Neue Classification der Reptilien nach ihren Naturlichen Verwandtschaften**. N. P., Vienna, 66 pp.

FLYNN, J.J.; GUERRERO, J.; SWISHER, C.C. 1997. Geochronology of the Honda Group. In: KAY, R.F. (Ed.). **Vertebrate paleontology in the neotropics: the Miocene fauna of La Venta**. Columbia. Smithsonian Institution Press: Washington, DC, pp. 44-59.

_____.; SWISHER III, C.C. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: Correlation to global geochronologies. In Geochronology, Time Scales and Global Stratigraphic Correlation. Berggren, W.A; Aubry, D.V.; Hardenbol M.P (Ed.), J.Soc. Econ.Paleont.Mineral Spec Publ. No. 54, p. 317-334.

FORASIEPI A.M.; MARTINELLI A.G.; DE LA FUENTE, M.S.; DIEGUEZ, S.; BOND, M. 2011. Paleontology and stratigraphy of the Aisol Formation (Neogene), San Rafael, Mendoza. In: SALFITY, J.A. & MARQUILLAS, R.A. (Eds.). **Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina**. SCS Publisher, Salta, p. 135-154

FORDYCE, E. 2008. Cetacean evolution. In: PERRIN, W.B.; WÜRSIG; THEWISSEN, J G M.(eds.) **Encyclopedia of marine mammals**. Elsevier, p. 193–199.

FORTIER, D. C.; RINCON, A. D. First record of Caiman sp. for the Pleistocene of Venezuela. In: III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, 2008, Neuquén. **Actas...Neuquén**, p. 101-101.

_____; SCHULTZ, C. L. 2009. A new neosuchian crocodylomorph (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) from the Early Cretaceous of north-east Brazil. **Palaeontology** (London), v. 52, p. 991-1007.

_____; NASCIMENTO, E. R. ; HOLANDA, E. C. 2006. Primeiro registro de Crocodylidae para a Formação Rio Madeira, Pleistoceno Superior, Estado de Rondônia. In: PALEO RS, 2006, São Leopoldo. **Boletim Paleontologia em Destaque**, 2006. v. 57. p. 45-45.

_____; _____.; _____.; Sobre um Crocodilo da Formação Rio Madeira (Pleistoceno Superior, Rondônia): Descrição e Análise Filogenética Preliminares. In: X Simpósio de Geologia da Amazônia, 2007, Porto Velho. **Anais... Porto Velho**, p. 287-289.

_____; _____.; _____.; Em terra de jacarés, quem tem crocodilo é rei: a presença do gênero *Crocodylus* no Brasil. In: IX Congresso Latinoamericano de Herpetologia, 2011, Curitiba. **Anais... Curitiba**, p 238-239.

_____; BROCHU, C. A.; SOUZA FILHO, J. P. 2009. The oldest record of Caiman yacare. In: SOCIETY OF VERTEBRATE PALEONTOLOGY, 69th Annual Meeting, 2009, **Abstracts...** Bristol. Society of Vertebrate Paleontology 69th Annual Meeting, 2009. p. 97A.

_____; VILABOIM, L.; VASCONCELOS, A. Primeiro registro de Caimaninae para o Quaternário do Estado da Bahia. In: Paleo Minas, 2010, Uberlândia. **Livro de Resumos...** Uberlândia.

FREEMAN, M.S. 1985. **The story behind the word**. Philadelphia: ISI Press, 294pp.

FREY, Eberhard; MONNINGER, Stefanie. 2010. Lost in action—the isolated crocodylian teeth from Enspel and their interpretive value. **Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments**, vol.2010, n. 90, p. 65-81.

GALLO, V.; FIGUEIREDO, F. J. 2004. Paleobiogeografia. In: Ismar de Souza Carvalho. (Org.). **Paleontologia**. 2a.ed. Editora Interciência, Rio de Janeiro, v. 1, p. 247-266.

GASPARINI, Z. 1968. Nuevos restos de Rhamphostomopsis neogaeus (Burm.) Rusconi 1933 (Reptilia. Crocodylia) del "Mesopotamiense" (Pliocene medic-superior) de Argentina. **Ameghiniana**, vol. 5, p. 299-311.

_____. Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). **Ameghiniana**, vol. 8, p. 83–103.

_____. 1973. **Revisión de los Crocodilia (Reptilia) fósiles del territorio Argentino. Su evolución, sus relaciones filogenéticas, su clasificación y sus implicancias estratigráficas.** 1973. 169 f. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales La Plata.

_____. 1981. Los Crocodilia fosiles de la Argentina. **Ameghiniana**, vol. 18, p. 177-205.

_____. 1985. Un nuevo cocodrilo (Eusuchia) del Cenozóico de América del Sur. In: CAMPOS, D. A. (Ed.). **Coletânea de trabalhos paleontológicos MME-DNPM, ser. Geologia, Paleontologia, Estratigrafia**, Brasília, n. 2, p. 51-53.

_____. 1996. Biogeographic evolution of the South American crocodylians. **Münchner Geowiss. Abh.**, n. 30, p.159–184.

_____.; BÁEZ, A. M. 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. **CRONGRESSO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA., Actas...**Tucumán 1974, vol, 2, p. 377-415.

_____.; BUFFETAUT, E. 1980."Dolichochampsa minima, n.g.n.sp., a representative of a new family of eusuchian crocodiles from the Late Cretaceous of northern Argentina". **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte**. p. 257–271.

_____.; CICHOWOLSKI, M.; LAZIO, D.G. 2005. First record of Metriorhynchus (Reptilia: Crocodyliformes) in the Bathonian (Middle Jurassic) of the Eastern Pacific. **Journal of Paleontology**, vol. 79, n. 4, p. 801–805.

GAUPP, R., KÖTT, A. & WÖRNER, G. 1999. Palaeoclimatic implications of Mio-Pliocene sedimentation in the high-altitude intra-arc Lauca Basin of northern Chile.**Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, vol. 151, p. 79-100.

GAYET, M.; MARSHALL, L. G.; SEMPERE, T. 1991. The Mesozoic and Paleocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. **Rev. Técnica YPF**, vol 12, p. 393–433.

_____.; _____.; _____.; MEUNIER, F.J., CAPPETTA, H., RAGE, J.C. 2001. Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications. **Palaeogeogr Palaeocl**, vol. 169, p. 39–68.

GELFO, J. N.; GOIN, F. J.; WOODBURN, M. O.; DE MUIZON, C. 2009. Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. **Palaeontology**. v.52, p. 251–269.

GERVAIS, P. 1876. Crocodile gigantesque fossile du Brésil. **Journal of Zoology**, vol. 5, p. 232-236.

GMELIN, J. F. 1789. Tom. I. Pars III. Pages 1033–1516 in Caroli a Linné, **Systema Naturae** (G. E. Beer, ed). Leipzig, Germany.

GOLOBOFF, P.A., FARRIS, J.S., NIXON, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**. v. 24, p. 774–786.

GOMES, D.M.G. 2008. O uso social da cerâmica de Parauá, Santarém, Baixo Amazonas: uma análise funcional. **Aqueologia Sul-americana**, vol. 4, n. 1, p. 4-33.

GÓMEZ, E.; JORDAN, T. E.; ALLMENDINGER, R. W.; HEGARTY, K.; KELLEY, S. 2005. Syntectonic Cenozoic sedimentation in the northern middle Magdalena Valley basin of Colombia and implications for exhumation of the Northern Andes. **Geological Society of America Bulletin**, v. 117, n. 5-6, p. 547-569.

GONZÁLES DE JUANA, C.; ITURRALDE DE AROZENA J. M.; CADILLAT X.P.1980. **Geología de Venezuela y de sus Cuencas Petrolíferas**. Volumes 1 and 2. Ediciones Foninves, Caracas, Venezuela, 1021 p.

GONÇALVES, R.A.; CARVALHO, I.S. 1996. Contribuição ao estudo da sedimentação da Formação Itapecuru-Região de Itapecuru-Mirim, Bacia do Programa Levantamentos Geológicos Básicos do Brasil Parnaíba (Cretáceo Inferior)-Maranhão, Brasil. **Revista de Geologia**, v. 9, p.75-81.

GONELLA, C. A. C. ; GRIFFIN, M.; ACEÑOLAZA, F. G. 2009b. Gastropods associated with Trace Fossils from Yacoraite Formation (Maastrichtian-Danian), and its Paleoenvironmental Significance, Jujuy, Northwestern Argentina. **Acta Geológica Sinica**, vol. 83, n. 1, p. 860-867.

GONZÁLES DE JUANA, C.; ITURRALDE DE AROZENA J. M.; CADILLAT X.P.1980. **Geología de Venezuela y de sus Cuencas Petrolíferas**. Volumes 1 and 2. Ediciones Foninves, Caracas, Venezuela, 1021 p.

GONZÁLEZ, H. 2001. **Mapa Geológico del Departamento de Antioquia Escala 1:400.000**, Memoria Explicativa, INGEOMINAS, Medellín, 240 pp.

GOODMAN, M.; MIYAMOTO, M.M.; CZELUSNIAK, J. 1987. Pattern and process in vertebrate phylogeny revealed by coevolution of molecules and morphologies. In: PATTERSON, C. (ed) **Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise?** Cambridge University Press, pp 141–176.

GRADSTEIN, F., OGG, J., SMITH, A., et al. 2004. **A Geologic Time Scale 2004**. Cambridge University Press, 589 p.

GRAY, J. E. 1844. **Catalogue of the tortoises, crocodiles and amphisbaenians in the collection of the British Museum**. London, 289pp.

GROSSE, E.1926. **El Terciario Carbonifero de Antioquia**. D. Reimer-E. Vohsen, Berlin. 361 pp.

GUÉRIN, C. 1991. La faune de vertébrés du Pléistocène supérieur de l'aire archéologique de São Raimundo Nonato (Piauí, Brésil), Paris. **C.R. Acad. Sci. Paris**, vol 312, serie II, pp.567-572.

_____.; CURVELLO, M.A., FAURE, M., HUGUENEY, M., MOURER-CHAUVIRÉ, C. 1996. The Pleistocene fauna of Piauí (Northeastern Brazil). Palaeoecological and biochronological implications. **Fundamentos**, vol. 1, n. 1, p. 55–103.

GUÉRIN, C.; FAURE, M.; SIMÕES, P.R.; HUGUENEY, M.; MOURER-CHAUVIRE, C. 2002. Toca da Janela da Barra do Antônio, São Raimundo Nonato, PI - Rica fauna pleistocênica e registro da Pré-história brasileira. In. SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A.; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M.L.C. (Eds.) **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), p. 131-137.

GUERRERO, J. 1990. **Stratigraphic and sedimentary environments of the mammal-bearing, middle Miocene Honda Group of Colombia**. 1990, 130 f. Master Thesis, Duke University, Durham, North Carolina.

GUERRERO, J. 1993. **Magnetostratigraphy of the upper part of the Honda Group and Neiva Formation. Miocene uplift of the Colombian Andes**. 1993, 150 f. Ph.D. thesis - Durham, North Carolina, Duke University.

_____. 1997. Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. In. KAY, R.F.; MADDEN, R.H.; CIFELLI, R.L.; FLYNN, J.J. (Eds.) **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington D.C.: Smithsonian Institution Press, p. 15–42.

GUIDON, N. 1989. Notas sobre a área arqueológica de São Raimundo Nonato – Piauí. **Clio**, n. 5, p. 41-46.

_____. 1991. **Peintures préhistoriques du Brésil**. Éditions Recherche sur les Civilisations, Paris.

_____.; GUÉRIN, C.; FAURE, M.; FELICE, G. D.; CRISTIANE, B.; IGNÁCIO, E. 2009. Toca das Moendas, Piauí-Brasil, primeiros resultados das escavações arqueológicas. **Fundamentos**, n. 8, p. 70:85.

GUIMARÃES, M. B. C. 2007. **A ocupação pré-colonial da região dos Lagos, RJ: sistema de assentamento e relações intersociais entre grupos sambaquianos e grupos ceramistas Tupinambá e da Tradição Uma**. 2007, 347 f. - Tese de doutorado, volume 1. Programa de Pós-graduação em Arqueologia, Museu de Arqueologia e Etnologia da USP.

GURICH, G. 1912. Gryposuchus jessei, ein Neues schmalschauziges Krokodil aus den jungen Ablagerungen des oberen Amazonas-Gebietes. **Mtt. Mineral. Geol. Instit. Hamburg**, vol. 4, n. 29, p. 59-71.

GUTIÉRREZ & NUR. 2001. 3-D Seismic Interpretation of Tectonic Wrenching and Faulting in La Cira—Infantas. **The Leading Edge**, v. 20, n. 7, p. 752-760.

HACKLEY, P. C.; URBANI F.; KARLSEN A. W.; GARRITY C. P. 2006. Mapa Geológico de Venezuela a Escala 1:750,000. Disponível em: <<http://pubs.usgs.gov/of/2006/1109/>> Acesso em 01 jul. 2010.

HALLAM, A. 1994. An outline of Phanerozoic biogeography. **Oxford Biogeography Series No. 10.** Oxford University Press, Oxford, UK.

HAY, O. P. 1930. **Second Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America**, 2 vols. Washington, D.C.: Carnegie Institution of Washington, 1074 pp.

HENNIG, W. 1965. Phylogenetic Systematics. **Ann. Rev. Entomol.**, vol. 10, p. 97-116.

_____. 1966. **Phylogenetic Systematics**. Univ. Ill, Urbana, 263 pp.

HEREDIA, J. E. 2002. **Análisis estratigráfico de la Formación Tranquitas (Terciario) en el río Tartagal, provincia de Salta**. 2002, 112 f. Tesis - Universidad Nacional de Salta.

_____.; MARQUILLAS, R.A. 2004. La Formación Tranquitas (Mioceno Medio a Superior) en el flanco occidental de la sierra de Aguara Güe, nordeste de la provincia de Salta. REUNIÓN ARGENTINA DE SEDIMENTOLOGÍA, 10. **Resúmenes...**, p. 80-82.

HERNÁNDEZ, R.; JORDAN, T.; DALENTZ FARJAT, A.; ECHAVARRÍA, L.; IDLEMAN, B.; REYNOLDS, J. 2005. Age, distribution, tectonics and eustatic controls of the Paranense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. **J. South Am. Earth Sci.** vol. 19, p. 495-512.

_____.; ECHAVARRÍA, L.; ALLMENDINGER, R.; REYNOLDS, Y.J.; JORDAN, T. 2002. La faja plegada y corrida subandina del noroeste argentino. Secuencias precrecimiento y crecimiento, geometría estructural y tiempo de evolución de los andes. CONGRESO DE EXPLORACIÓN Y DESARROLLO DE HIDROCARBUROS, 5, **Actas digitales...**, Trabajos técnicos, Mar del Plata.

HIROOKA, S. S. 1991. A primeira etapa de um estudo de assembléia fóssil da Gruta do Curupira, Município de Rosario Oeste, Mato Grosso. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 12, 1991, São Paulo. **Boletim de Resumos...** São Paulo: USP, p. 79-79.

_____. 1997. **Os sítios arqueológicos e a paisagem na Serra do Curupira, Província Serrana Paraguai Araguaia, Rosário Oeste, Mato Grosso**. 1997, 152 f. Dissertação de Mestrado - Instituto de Filosofia e Ciências Humanas. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul.

_____. 2003. As cavernas do Bauxi como detentoras de informações do período Pleistoceno. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO CENTRO OESTE, 8, 2003, Cuiabá. **Boletim de resumos...** Cuiabá : UFMT, 2003. vol. 1. p. 204-205.

HOFFSTETTER, R. 1952. Les mammifères Pléistocènes de la République de l'Equateur. **Mémoires de la Société Géologique de France**, vol. 66, p. 224-232.

_____. 1968. Um gisement de vertebres tertiaires à Sasaco (Sud-Pérou), témoin néogène d'une migration de faunes australes au long de la côte occidentale sud-américaine. **C. R. Acad. Sc., Paris**, sér. D, n. 247, p. 1273-1276.

_____. 1970a. Vertebrados cenozoicos de Colombia. In. CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGÍA, 4, Caracas, 1968, **Actas...** n. 2, p. 931-954.

_____. 1970b. Vertebrados cenozoicos de Ecuador. CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGÍA, 4, Caracas, 1968, **Actas...** n. 2, p. 955-970.

_____. 1970c. Vertebrados cenozoicos y mamíferos cretácicos del Perú. CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGÍA, 4, Caracas, 1968, **Actas...** n. 2, p. 971-984.

HOLANDA, E. C.; COZZUOL M.A. 2006. New records of *Tapirus* from the late Pleistocene of southwestern Amazonia, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**. v. 9, p. 93–200.

_____; FERIGOLO J.; RIBEIRO A.M. 2011. New *Tapirus* species (Mammalia: Perissodactyla: Tapiridae) from the upper Pleistocene of Amazonia, Brazil. **Journal of Mammalogy**. v. 92(1), p. 111–120.

_____. 2007. **Os Tapiridae (Mammalia, Perissodactyla) do Pleistoceno superior do Estado de Rondônia**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 79f.

HOLTZ. T.R. 1996. Phylogenetic taxonomy of the Coelurosauria (Dinosauria: Theropoda). **Journal of Paleontology**. 70(3):536-538.

HOOGHMSTRA, H.; WIJNINGA, V. M.; CLEEF A. M. 2006. The paleobotanical record of Colombia: implications for biogeography and biodiversity. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. v. 93, p. 297-324.

HOORN, C. 1993. Miocene incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 105, p. 267–309.

_____. 1994a. Fluvial palaeoenvironments in the Amazonas Basin (Early Miocene—early Middle Miocene, Colombia). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 109, p. 1–54.

_____. 1994b. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon river system (Middle–Late Miocene, NW Amazonia). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**. v. 112, p. 187–238.

_____; WESSELINGH, F. 2010. **Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past**. West Sussex, UK: Wiley-Blackwell, 447 pp.

_____; _____; TER STEEGE, H.; BERMUDEZ M. A.; MORA, A.; SEVINK, J.; SANMARTÍN, I.; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, C. L.; FIGUEIREDO, J. P.; JARAMILLO, C.; RIFF, D.; NEGRI, F. R.; HOOGHMSTRA, H.; LUNDBERG, J.; STADLER, T.; SÄRKINEN, T.; ANTONELLI A. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. **Science**, v. 330, n. 6006, p. 927-931.

HOVIKOSKI, J.; RÄSÄNEN, M.; RODDAZ, M.; BRUSSET, S.; HERMOZA, W.; PITTMAN, L.; LERTOLA, K. 2005. Miocene semidiurnal tidal rhythmites in Madre de Dios, Peru. **Geology**. v. 33, p. 177–180.

HSIOU, A. S.; FORTIER, D. C. 2007. Primeiro registro de Caiman (Crocodylia, Alligatoridae) para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Gaea**. v. 3, p. 37-44.

_____. 2006. **Primeiro registro de Teiidae (Squamata, Lacertilia) para o Pleistoceno superior do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil**. 2006, 74 f., Dissertação de Mestrado – Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

_____. 2010 **Os lagartos e serpentes (Lepidosauria, Squamata) do Mioceno médio-superior da região norte da América do Sul**, Tese de Doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 238 f.

HUENE, F. Von. 1929. Los saurisquios y ornithisquios de Cretáceo Argentino. **Museo Nacional La Plata** (S. 2), vol.3, p. 1-196.

HUENE, F. von. 1933. Ein Versuch zur Stammesgeschichte der Krokodile. **Sonder-Abdruck aus dem Centralblatt für Mineralogie und Palaontologie** B n. 11, p. 577–585.

HUXLEY, T. H. 1875. On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia. **Quart. Journ. Geol. Soc. London** vol. 31, p. 423-438.

HUXLEY J. 1959. Clades and grades. In CAIN A.J. (ed) **Function and taxonomic importance**. Systematics Association, London.

IGLESIAS A, WILF P, JOHNSON KR, ZAMUNER AB, CÚNEO NR, MATHEOS SD, SINGER BS. 2007. A Paleocene lowland macroflora from Patagonia reveals significantly greater richness than North American analogs. **Geology**, vol. 35, p. 947-950.

IHERING, R. 1911. Fósseis de São José de Rio Preto. **Revista do Museu Paulista**, v. 8, p. 141-146.

IRDANSKY, N. N. 1973. The skull of the Crocodilia; In: Gans C.; Parsons T. (eds.), **Biology of the Reptilia**, Vol. 4, p. 201–260. Academic Press, London.

IRIONDO, M.H. 1994. Los climas cuaternarios de la región pampeana. **Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino"**, vol. 4, n. 2, p. 1-46.

IRVING, E. 1971. La Evolución Estructural de los Andes mas Septentrionales de Colombia. **Ingeominas**, Boletín geológico, vol. 19, n. 2, p. 1-90.

JACKSON. K .; D.G. BUTLER; D.R. BROOKS. 1996. Habitat and phylogeny influence salinity discrimination in crocodylians: implications for osmoregulatory physiology and historical biogeography. **Biological Journal of the Linnean Society**. Vol. 58, p. 371-383.

JAILLARD, E.; H. CAPPETTA, P; ELLENBERGER, M.; FEIST, N.; GRAMBAST-FESSARD, J. P.; LEFRANC; B. SIGÉ. 1993. Sedimentology, palaeontology, biostratigraphy

and correlation of the Late Cretaceous Vilquechico Group of southern Peru. **Cretaceous Research**, vol. 14, p. 623–661.

JARAMILLO, C.; M. RUEDA. 2004. Impact of biostratigraphy on oil exploration. CONVENCION TECNICA ACGGP, 3. La inversión en el conocimiento geológico, P4, **Cd-rom...**, Bogota.

_____.; _____.; G. MORA. 2006. Cenozoic plant diversity in the neotropics. **Science**, vol. 311, p.1893–1896.

JOHNSON, S. C. & MADDEN, R. H. 1997. Uruguaytheriine astrapotheres of tropical South America. In KAY, R. F., MADDEN, R. H., CIFELLI, R. L. & FLYNN, J. J. (eds) **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia**. Smithsonian Institution Press (Washington, D.C.), pp. 355-381.

JOUVE, STÉPHANE; BARDET, NATHALIE; JALIL, NOUR-EDDINE; SUBERBIOLA, XABIER PEREDA; BOUYA; BAÂDA; AND AMAGHZAZ, MBAREK. 2008. The oldest African crocodylian: phylogeny, paleobiogeography, and differential survivorship of marine reptiles through the Cretaceous-Tertiary Boundary. **Journal of Vertebrate Paleontology**, vol. 28, n. 2, p. 409–421.

KALIN, J. A. 1936, Hispanochampsia mulleri nov. gen. nov. sp. ein neuer Crocodylide aus dem unteren Oligocaen von Tarrega (Catalonien). **Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft**, vol. 68, p. 1-39.

_____. 1955. Crocodylia. In: PIVETEAU, J. (ed.) **Traite de Paleontologie**, Vol. 5, Masson, Paris. p. 695-784.

KAY, R.F.; MADDEN, R.H.; CIFELLI, R.L.; FLYNN, J.J. (eds.) 1997. **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 608 p.

_____.; _____.; M.G. VUCETICH, A.A. CARLINI, M.M. MAZZONI, G.H. RE, M. HEIZLER, AND H. SANDEMAN. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South American land mammal age: Climatic and biotic implications. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, vol. 96, p. 13235-13240.

KELLNER, A. W. A. 1998. Panorama e Perspectivas do Estudo dos Répteis Fósseis no Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, vol. 70, n. 3, p. 647-676.

KING, F.W.; BURKE, R.L. 1989. **Crocodylian, Tuatara and Turtles Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference**. Assoc. Systematics Collections: Washington, DC. 216 p.

KRAGLIEVICH, L. 1930. La formación friaseana del Río Frías, Río Fénix, Laguna Blanca, etc. Y su fauna de mamíferos, Physis. **Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales**, vol. 10, p. 127–161.

KRAMARZ, A.G.& BOND, M. 2010. Colhuehuapian rodents from Gran Barranca and other Patagonian localities: the state of the art. In. MADDEN R.H., VUCETICH G., CARLINI

A.A., KAY R.F. (eds.) **The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia**. Cambridge University Press, Cambridge, UK., p. 182-192.

KRAUS, R. 1998. The cranium of *Piscogavialis jugaliperforatus* n. gen., n. sp. (Gavialidae, Crocodylia) from the Micene of Peru. **Palaontologische Zeitschrift**, vol. 72, n 3-4, p. 389-406.

KUHN, O. 1933. Über restre procoeler Crocodilier aus der obersten Kreide von Patagonien. **Palaeontol. Z.**, vol. 15, p. 81-93.

_____. 1936. Pars 75. W. **Crocodylia**. Fossilium Catalogus, 1. Animalia Junk, The Hague, Netherlands, 144 pp.

_____. 1968. **Die Vorzeitlichen Krokodile**. Oeben, Kraling, West Germany, 124 pp.

KUHN, C.A. C. 1991. **The geological evolution of Paraguayan Chaco**. 1991, 185 f. PhD. Th. - Texas Tech Univ.

LAMBE, L. M. 1907, On a new crocodylian genus and species from the Judith River formation of Alberta. **Transactions of the Royal Society of Canada**, v. 1, section 4, p. 219-245.

LANDAU, B.; VERMEIJ, G.; DA SILVA, C.M. 2008 Southern Caribbean Neogene palaeobiogeography revisited. New data from the Pliocene of Cubagua, Venezuela. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology**, v. 257, p. 445-461

LANGSTON, W. Jr. 1965. Fossil Crocodylian from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. **University of California Publications in Geological Sciences**, v. 52, p. 1-157.

_____. (1966). *Mourasuchus* Price, *Nettosuchus* Langston, and the family Nettosuchidae (Reptilia: Crocodylia). **Copeia**, v. 4, p. 882-885.

_____.; GASPARINI, Z. 1997. Crocodylians, Gryposuchus, and the South Americans gavials. In: Kay, R.F., Madden, R.H. Ciffelli, R.L., Flynn, J.J. (Eds) **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington DC, Smithsonian Institution, p. 113-154.

LARRIERA, A.; IMHOF, A. 2006. Proyecto Yacaré: cosecha de huevos para cría en granjas del género *Caiman* en Argentina. In Bolkovic, M.L.; Ramadori, D. **Manejo de fauna silvestre en Argentina. Programas de uso sustentable**. Buenos Aires. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, p. 51-64.

LATREILLE, P.A. 1796. **Précis des caractères génériques des insectes, disposés dans un ordre naturel**. Prévot, Paris. 201 p.

LATRUBESSE, E.M.; BOCQUENTIN, J.; SANTOS, C.R.; RAMONELL, C.G., 1997. Paleoenvironmental model for the late Cenozoic southwestern Amazonia: paleontology and geology. **Acta Amazonica**. v. 27, p. 103-118.

LAURENTI, J. N. 1768. **Specimen medicum, exhibens synopsis reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austracorum, quod autoritate et consensu.** Vienna, Joan. Thomae, 217 p.

LEMON, R. R. H.; CHURCHER C. S. 1961. Pleistocene geology and paleontology of the Talara region, Northwest Peru. **American Journal of Science**, v. 259, p. 410-429.

LENCINAS, A.N.; SALFITY, J.A. 1973, Algunas características de la Formación Yacoraite en el oeste de la Cuenca Andina, provincias de Salta y Jujuy. **V Congreso Geológico Argentino**, v. 3, p. 253-267.

LEYTÓN, D.F.; PACHECO, J. 1989 Geología del Cuaternario-Terciario aflorante en el Río Madre de Dios (Dptos. Pando-La Paz-Beni). In VIII Congreso Geológico de Bolivia "Bodas de Plata", **Memorias...**, v. 1, p. 328:352.

LIEBERMAN, B. S. 2000. **Paleobiogeography: Using Fossils to Study Global Change, Plate Tectonics, and Evolution.** Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, 208 p.

_____. 2003. Paleobiogeography: The Relevance of Fossils to Biogeography. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 34, p. 51–69.

LIMA, D.C.; LIMA, F.H.C.; BORGES-NOJOSA, D.M. 2011. *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier's Dwarf Caiman, Jacaré-paguá). Geographic Distribution. **Herpetological Review**, v. 42, p. 109-109.

LIMA, M.R.; SALARD-CHEBOLDAEFF, M.; SUGUIO, K. 1985a. Étude palynologique de la formation Tremembé, Tertiary du Bassin de Taubaté, (Etat de São Paulo, Brésil) D'après les Echantillons du Sondage no. 42 du CNP. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos. MME-DNPM**, p. 379-393.

_____.; VESPUCCI, J.B.O.; SUGUIO, K. 1985b. Estudo palinológico de uma camada de linhito da Formação Caçapava, bacia de Taubaté, Terciário do Estado de São Paulo, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 57(2), p.183-197.

LINARES, O.J. 2004. Bioestratigrafía de la fauna de mamíferos de las formaciones Socorro, Urumaco y Codoré (Mioceno medio-Plioceno temprano) de la región de Urumaco, Falcón, Venezuela. **Paleobiología Tropical**, v. 1, p. 1–26.

LINEU, C. 1735. **Systema naturæ, sive regna tria naturæ systematice proposita per classes, ordines, genera, & species.** Lugduni Batavorum, Apud Theodorum Haak, 12p.

_____. 1758. **Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.** Editio decima, reformata. Tomus I. Laurentii Salvii, Stockholm. 824pp.

_____. 1759. **Amoenitates academicae, seu, Dissertationes variae physicae, medicae, botanicae :antehac seorsim editae : nunc collectae et auctae : cum tabulis aeneis.** Tomus I. Holmiae & Lipsiae: Apud Godofredum Kiesewetter. 563pp.

LOPES, R.P.; BUCHMANN, F.S.C.; CARON, F.; ITUSARRY, M.E.G.S. 2005. Barrancas fossilíferas do Arroio Chuí, RS - importante megafauna pleistocênica no extremo sul do Brasil. In: M. WINGE; C. SCHOBENHAUS; M. BERBERT-BORN; E.T. QUEIROZ; D.A. CAMPOS; C.R.G. SOUZA e A.C.S. FERNANDES (eds.), **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília, CPRM, 2009. v. 2., p 355-362.

LUNA FILHO, P.E. 2007. **Peter Wilhelm Lund: o auge de suas investigações científicas e a razão para o término de suas pesquisas**. Tese de doutorado em História. Faculdade de Filosofia, Letras e Ciências Humanas, Universidade de São Paulo, São Paulo, 465p.

LUND, P.W. 1842. Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Forstsaettelse af Pattedyrene. Danke vidensk. **Selsk.**, v. 9, p. 137-209.

LUTERBACHER, H.; PALI, J. R.; BRINKHUIS, H.; GRADSTEIN, F. M.; HOOKER, J. J.; MONECHI, S.; OGG, J.G.; POWELL, J.; RÖ, H.L.; SANFILIPPO, A.; SCHMITZ, B. 2004. The Paleogene Period. In GRADSTEIN, F., OGG, J. and SMITH, A. (eds). **A geologic time scale**. Cambridge University Press, Cambridge, New York, 384–408.

LAVENU, A.; NOBLET, C.; WINTER, T. 1995. Neogene ongoing tectonics in the southern Ecuadorian Andes: analysis of the evolution of the stress field. **J. Struct. Geol.**, v. 17, p. 47–58.

LYDEKKER, R. 1885. **Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum, part I. Containing the Order Primates, Chiroptera, Insectivora, Carnivora, and Rodentia**. British Museum (Natural History), London. 268 p.

_____. 1887. Note on the Hordwell and other crocodiles. **Geol. Mag.**, v. 4, p. 307-312.

_____. 1888. **Catalogue of fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum. Part 1. Containing the Orders Ornithosauria, Crocodilia, Dinosauria, Squamata, Rhynchocephalia, and Proterosauria**. Brit. Mus. Nat. Hist., London, 309 p.

_____. 1893. The dinosaurs of Patagonia. **Anales Museo de La Plata**, v. 2, p. 1–14.

_____. 1896. **The royal natural history**. London: Frederick Warne & Co., v. 5., 320 p.

MACFADDEN, B.J 1990. Paleomagnetism of Lale Cenozoic Andean basins and comments on the Bolivian orocline hypothesis. In: **Colloques et Séminaires Symposium International: Géodynamique Andine**. Orstrom (Ed.), p. 57-60.

_____. 2000. Middle Pleistocene Climate Change Recorded in Fossil Mammal Teeth from Tarija, Bolivia, and Upper Limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. **Quaternary Research**, v. 54, p. 121–131.

_____.; PEREZ H.; NAESER C. W.; ZEITLER P. K.; CAMPBELL K. E. JR 1990. Late Cenozoic paleomagnetism and chronology of Andean basins of Bolivia: evidence for possible orocline bending. **Journal of Geology**, v. 98, p. 541-555.

_____.; ANAYA, F.; ARGOLLO, J. 1993. Magnetic polarity stratigraphy of Inchasi: A Pliocene mammal-bearing locality from the Bolivian Andes deposited just before the Great American Interchange. **Earth Planet Sci Lett**, v.114, p. 229-241.

MADDEN, R. H. 1990. **Miocene Toxodontidae (Notoungulata, Mammalia) from Colombia, Ecuador and Chile**. Tese de Doutorado, Duke University. 407 p.

_____.; GUERRERO, J.; KAY, R. F.; FLYNN, J. J.; SWISHER, C. C. III; WALTON A. H. 1997. The Laventan Stage and age. In KAY R., MADDEN R., CIFELLI R. & FLYNN J. J. (Eds). **Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Smithsonian Institution Press, Washington and London. p. 499-519.

MADDISON, W. P. AND D.R. MADDISON. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.73 <http://mesquiteproject.org>

MAN, Z.; YISHU, W.; PENG, Y.; XIAOBING, W. 2011. Crocodylian phylogeny inferred from twelve mitochondrial protein-coding genes, with new complete mitochondrial genomic sequences for *Crocodylus acutus* and *Crocodylus novaeguineae*. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 60, p. 62–67.

MARINHO, T.S.; PORPINO, K.; SANTOS, M.F.C.F. 2005. Ocorrência de *Caiman latirostris* Daudin, 1802 (Crocodylia: Alligatoridae) no Quaternário do Rio Grande do Norte, Brasil. In: II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados, 2005, Rio de Janeiro. **Resumos...**, 2005, p. 163-163.

MARKWICK, P.J. 1998. Fossil crocodylians as indicators of Late Cretaceous and Cenozoic climates: implications for using palaeontological data in reconstructing palaeoclimate. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 137, p. 205-271.

MAROCCO, R.; MUIZON, C. DE. 1988. Los vertebrados del Neógeno de la Costa Sur del Perú: ambiente sedimentario y condiciones de fosilización. **Bulletin Institut Francais Etudes Andines**, v. XVII, p. 105–117.

MARQUILLAS, R.; DEL PAPA, C.; SABINO I. 2005. Sedimentary aspects and paleoenvironmental evolution of a rift basin: Salta Group (Cretaceous-Paleogene), northwestern Argentina. **International Journal of Earth Sciences**, v.94 (1), p. 94-113.

_____.; SABINO, I.; SIAL, A.; DEL PAPA, C.; FERREIRA, F.; MATTHEWS, S. 2007. Carbon and oxygen isotopes of Maastrichtian – Danian shallow marine carbonates: Yacoraite Formation, northwestern Argentina. **Journal of South American Earth Sciences**, v.23 (4), p. 304-320.

MARSH, O.C. 1869 - Notice of some new reptilian remains from the Cretaceous of Brazil. **American Journal of Sciences and Arts**, v. 47, p. 1-3.

MARSHALL, L.G. 1985. Geochronology and land-mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. In: Stehli, F.G.; Webb, S.D. (Eds.). **The Great American Biotic Interchange**. Plenum Press., New York, p. 49-85.

_____.; SEMPERE, T. 1991. The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. 12. **Revista Técnica de YPFB. Fósiles y Facies de Bolivia**, vol.1, p. 631–652.

_____.;_____.1993. Evolution of the Neotropical Cenozoic land-mammal fauna in its geochronologic, stratigraphic and tectonic context. In: P. Goldblatt (ed.). **Biological Relationships between Africa and South America**. Yale University Press, Newhaven, p. 329-392.

_____.; Hoffstetter, R.; Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: Geochronology of the mammal-bearing Tertiary of South America. **Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire**, p. 1-93.

_____.; SEMPERE, T.; BUTLER, R. F. 1997. Chronostratigraphy of the mammal-bearing Paleocene of South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 10, p. 49–70.

MARTIN, J.E.; BENTON, M.J. 2008. Crown clades in vertebrate nomenclature: correcting the definition of Crocodylia. **Syst. Biol.**, v. 57, p. 173–181.

MATEUS, A. 1989. **Fundamentos de Zoologia Sistemática**. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian, 305p.

MATHEOS, S.; DEL PAPA, C.; 2003. Oolitic facies in carbonate lacustrine deposits of Maíz Gordo formation (Palaeogene) in the northwest argentine. III Congreso Latinoamericano de Sedimentología, Belem, Brasil, **Actas...**, vol. 2, p. 41.

MAURY, C.J. 1925. **Fósseis Terciários do Brasil com Descrição de Novas Formas Cretáceas**. Rio de Janeiro, SGMB, Monografia 4, 665p

_____. 1935. New genera and new species of fossil terrestrial mollusca from Brazil. **American Museum Novitates**, v. 764, p. 1-15.

MAWSON, J.; WOODWARD, A.S. 1907. On the Cretaceous Formation of Bahia (Brazil), and on the vertebrate fossils collected therein. **Quarterly Journal of the Geological Society**, v. 63, p. 128-139.

MAYR, G.; ALVARENGA, H.; CLARKE, J. A. 2011. An Elaphrocnemus-like landbird and other 7 avian remains from the late Paleocene of Brazil, **Acta Palaeontologica Polonica**. v. 56(X): xxx8 xxx. doi: 10.4202/app.2010.0099

MCGAUGH, M.H.; GENOWAYS, H.H. 1976. State laws as they pertain to scientific collecting permits. Austin, Texas Tech University, 81pp.

MEAD, S.; SWIFT, L.; WHITE, R. S. MCDONALD, H. G.; BAEZ A. 2007. Late Pleistocene (Rancholabrean) glyptodont and pampathere (Xenarthra, Cingulata) from Sonora, Mexico. **Revista Mexicana de Ciencias Geológicas**. V. 24(3), p.439-449

MEDEM, F. 1983. **Los Crocodylia de Sur America**. Vol. 2. Universidad Nacional de Colômbia. Bogota, 270 p.

MEDINA, C.J. 1976. Crocodilians from the Late Tertiary of northwestern Venezuela: *Mepanosuchus fisheri* sp. nov. **Breviora**, v. 438, p. 1-14.

MEGANATHAN, P.R.; DUBEY, B.; BATZER, M.A.; RAY, D.A.; HAQUE, I. 2011. Complete mitochondrial genome sequences of three *Crocodylus* species and their comparison within the order Crocodylia. **Gene**, v. 478, p. 35–41.

MEREDITH, R.W; HEKKALA, E.R.; AMATO, G.; GATESY, J. 2011. A phylogenetic hypothesis for *Crocodylus* (Crocodylia) based on mitochondrial DNA: Evidence for a trans-Atlantic voyage from Africa to the New World. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v.60(1), p.183-191.

MEYER, C.A.; HIPPLER, D.; LOCKLEY, M.G. 2001. The Late Cretaceous vertebrate ichnofacies of Bolivia - facts and implications. In: VII INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON MESOZOIC TERRESTRIAL ECOSYSTEMS. Asociación Paleontológica Argentina, **Publicación Especial**, 7, p. 133-138.

MICHARD, J.G; BROIN, D.E.F.; BRUNET, M.; HELL, J. 1990, Le plus ancien crocodilien neosuchien specialise a caracteres "eusuchiens" du continet africain (Cretace inferieur, Cameroun). **Compte rendu hebdomadaire des seances de l'Academie des Sciences Paris**, tomo 311 (2), p. 365-371.

MILLER, W. E. 1980. The Late Pliocene Las Tunas Local Fauna from southernmost Baja California, Mexico. **Journal Paleontology**. v. 54, p.762–805.

MONTEIRO, L.R.; LESSA, L.G. 2000. Comparative analysis of cranial suture complexity in the genus *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae). **Rev. Brasil. Biol.**, v. 60(4), p. 689-694.

MOOK, C. C. 1921a. *Allognathosuchus*, a new Genus of Eocene Crocodilians. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 44, p. 105-110.

_____. 1921b. Notes on the postcranial skeleton in the Crocodylia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 44, p. 67-100.

_____. 1921c. Skull characters of Recent Crocodylia, with notes on the affinities of the Recent genera. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 44, p. 123-268.

_____. 1930. A new species of Crocodylian from the Torrejon Beds. **American Museum Novitates**, v. 447, p. 1-11.

_____. 1934. The Evolution and Classification of the Crocodylia. **Journal of Geology**, v. 42, p. 295-304.

_____. 1941. A new crocodylian from the Lance Formation. **American Museum Novitates**, v. 1128, p. 1–5.

MORAES-SANTOS, H.; BOCQUENTIN-VILLANUEVA, J.; TOLEDO, P. M. 2001. New remains of a gavialoid crocodylian from the late Oligocene-early Miocene of the Pirabas Formation, Brazil. **Zoological Journal of the Linnean Society**, in press.

MORALES, L. G. 1958. General geology and oil occurrences of Middle Magdalena Valley, Colombia. In L. G. Weeks ed. **A symposium conducted by A.A.P.G.: Habitat of Oil**, p. 641-695.

MORRONE, J.J.; CRISCI, J.V. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, v. 26, p. 373-401.

MUIZON, C. de. 1991. La fauna de mamíferos de Tiupampa (Paleoceno inferior, Formación Santa Lucía), Bolivia. In Suárez-Soruco, R. (ed.) **Fósiles y facies de Bolivia**. 1 Vertebrados. **Revista Técnica de Yacimientos Petroleros Fiscales de Bolivia**, v. 12, p. 575-624.

_____. 1998. *Mayulestes ferox*, a borhyaenoid (Metatheria, Mammalia) from the early Paleocene of Bolivia. Phylogenetic and palaeobiologic implications. **Geodiversitas**, v.20, p. 19-142.

_____.; BRITO, I.M. 1993. Le bassin calcaire de São José de Itaboraí (Rio de Janeiro, Brésil): ses relations avec le site de Tiupampa (Cochabamba, Bolivie). **Annales de Paléontologie**, v. 79, p. 233-268.

_____.; CIFELLI, R. L. 2000. A new basal "Didelphoid" (Marsupialia, Mammalia) from the Early Paleocene of Tiupampa (Bolivia). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 21(1), p. 87-97.

_____.; DEVRIES, T. J. 1985. Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru). **Geologische Rundschau**, v. 74, p. 547-563.

_____.; GAYET, M.; LAVENU, A.; MARSHALL, L.; SIGÉ, B.; VILLARROEL, A. C. 1983. Late Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, south-central Bolivia. **Geobios**, v. 16, p. 474-753.

NASCIMENTO, E. R.; HOLANDA, E. C. 2006. Considerações paleoambientais sobre a Formação Rio Madeira, Pleistoceno superior, Rondônia. In: Semana Acadêmica dos Alunos de Pós-Graduação em Geociências, 1. **Resumos...** Porto Alegre: UFRGS, p. 105-108.

_____.; _____.; GÓIS, F.; COZZUOL, M.A. 2005. Inferências paleoambientais para os depósitos fossilíferos do Quaternário da Amazônia Sul-Occidental, Brasil. In: XIX Congresso Brasileiro de Paleontologia/ VI Congresso Latino-americano de Paleontologia, 2005, Aracaju, Resumos, **CD...** Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Paleontologia.

_____. 2008. **Os Xenarthra Pilosa (Megatheriidae), Notoungulata (Toxodontidae) e Proboscidea (Gomphotheriidae) da Formação Rio Madeira, Pleistoceno superior, Estado de Rondônia, Brasil**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil. 113 f.

NEGRI, F. R. 2004. **Os Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) do Neógeno, Amazônia Sul-Occidental, Brasil**. Tese de Doutorado. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Brazil. 159 f.

_____.; BOCQUENTIN-VILLANUEVA, J.; FERIGOLO, J.; ANTOINE, P.O. 2010. A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia. In: C. HOORN, F.P.

WESSELINGH (EDS.), H.B. VOHNOF, S.B. KROONENBERG, H. HOOGHMSTRA (Org.). **Amazonia: landscape and species evolution. A look into the past.** Chichester: Blackwell Publishing Ltd, p. 245-258.

NELSON, G.J. 1969. Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 141, p. 475–552.

NEMNICH, P. A. 1793. **Allgemeines Polyglotten-Lexicon der Naturgeschichte mit erklärenden Anmerkungen.** Hamburg, Licentiat Nemnick, 544p.

NIE, J.; HORTON, B.K.; MORA, A.; SAYLOR, J.E.; HOUSH, T.B.; RUBIANO, J.; NARANJO, J. 2010 Tracking exhumation of Andean ranges bounding the Middle Magdalena Valley Basin, Colombia. **Geology**, v. 38, p. 451-454.

NOPCSA, F. 1928. Paleontological notes on Reptilia. 7. Classification of the Crocodilia. **Geol. Hungar. Ser. Pal.**, v. 1, p. 75-84.

NORELL, M.A.; CLARK, J.M. 1990. A reanalysis of *Bernissartia fagesii*, with comments on its phylogenetic position and its bearing on the origin and diagnosis of the Eusuchia. **Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique**, v. 60, p.115-128.

_____.;_____.; HUTCHISON, J.H. 1994. The Late Cretaceous alligatoroid *Brachychampsamontana* (Crocodylia): new material and putative relationships. **American Museum Novitates**, v. 3116, p. 1–26.

NORIEGA, J.I.; CARLINI, A.A.; TONNI, E.P. 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del arroyo Ensenada (Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina). In: Aceñolaza, R.G. (Coord.), **Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino**, INSUGEO, Miscelánea, 12, p.71-76.

OAKS, J.R. 2007. **Phylogenetic Systematic, Biogeography and Evolutionary Ecology of the True Crocodiles (Eusuchia: Crocodylidae: Crocodylus).** A Thesis submitted to the Graduate Faculty of the Louisiana State University and Agricultural and Mechanical college. 185 p.

_____. 2011. A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals arecent radiation of the true Crocodiles. **Evolution**, *in press*.

OGG, J.G.; OGG, G.; GRADSTEIN, F.M. 2008. **The Concise Geologic Time scale.** Cambridge University Press, 150 p.

OLIVEIRA, A.I.; LEONARDOS, O.H. 1943. **Geologia do Brasil.** 2. ed. Serv. Inf. Agric., Rio de Janeiro, 813 p.

OLIVEIRA, J. E. 1995. **Os Argonautas Guató: aportes para o conhecimento dos assentamentos e da subsistência dos grupos que se estabeleceram nas áreas inundáveis do Pantanal Mato-grossense.** Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-graduação em História, PUC-RS, 210p.

ORCHARD, D.; RINCÓN, A. 2007. Developments in the paleontology of quaternary tar seeps (menes) in Venezuela. **Journal of Vertebrate Paleontology**.v. 27(supplement to number 3), p. 126A.

ORTEGA E. 1970. Evolución de las comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados del Cenozoico de Bolivia. In: Congreso Latinoamericano De Zoología, 4., 1970, Caracas. **Actas...**, v.2, p.985-990.

ORTIZ - JAUREGUIZAR, E.; PASCUAL, R. 1989. South American Land-Mammal faunas during the Cretaceous-Tertiary transition: evolutionary biogeography. In: L. Spalletti (ed.), **Contribuciones de los Simposios sobre el Cretácico de América Latina**. Parte A: Eventos y Registro Sedimentario: p. A231-A251.

OTERO, A. 2010. The appendicular skeleton of Neuquensaurus, a Late Cretaceous saltosaurine sauropod from Patagonia, Argentina. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 55 (3), p. 399–426.

_____. 1842. On British fossil reptiles. **Report of the British Association for the Advancement of Science**, v. 11, p. 60-204.

_____. 1874. Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. Suppl. no. 6 (Hylaeochampsa.) **Palaeontogr. Soc. Mon.**, v. 27, 7 p.

PACHECO, J. 1913. Notas sobre a geologia do valle do rio Grande a partir da fóz do rio Pardo até a sua confluencia com o rio Paranahyba. Exploração do rio Grande e seus afluentes. **Relatório da Comissão Geográfica e Geológica**, p. 33-38.

PALMA, R. M. 2000. Lacustrine facies in the Upper Cretaceous Balbuena subgroup (Salta Group): Andina Basin, Argentina. In E. H. Gierlowski-Kordesch; K.R. Kelts (Eds.), **Lake basins through space and time: AAPG Studies in Geology**, v. 46, p. 323-328.

PAPA, C. E. 1999. Sedimentation on a ramp type lake margin: Paleocene-Eocene Maíz Gordo Formation, northwestern Argentina. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 12, p. 389-400.

PASCUAL, R.; ODREMAN RIVAS, O. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastrosóficos. 5° Congreso Geológico Argentino (Villa Carlos Paz), **Actas...** 3, p. 293-338.

_____.; ORTIZ-JAUREGUIZAR, E. 1991. El Ciclo Faunístico Cochabambiano (Paleoceno temprano): su incidencia en la historia biogeográfica de los mamíferos sudamericanos. In Suárez-Soruco, R. (Ed.) Fósiles y Facies de Bolivia volumen 1: **Vertebrados. Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia**, v. 12 (3-4), p. 559-574.

_____.; _____. 2007. The Gondwanan and South American episodes: two major and unrelated moments in the history of the South American mammals. **Journal of Mammalian Evolution**.v.14, p. 75-137. doi: 10.1007/s10914-007-9039-5

_____.; ORTEGA-HINOJOSA, E.J.; GONDAR, D. Y.; TONNI, E.P. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio

bonaerense. **Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires**, v. 6, p. 165-193.

_____.; BOND, M.; VUCETICH, M. 1981. El Subgrupo Santa Bárbara (Grupo Salta) y sus vertebrados, cronología, paleoambientes y paleobiogeografía. 8° Congreso Geológico Argentino, **Actas...** 3, p. 743-178.

PATTERSON, B. 1936. Caiman latirostris from the Pleistocene of Argentina, and a summary of South American Cenozoic Crocodilia. **Herpetologica**, v. 1, p. 43-54.

PAULA-COUTO, C. 1950. **Memórias sobre a paleontologia brasileira**. Rio de Janeiro: Instituto Nacional do Livro/Ministério da Educação e Saúde. 591 p.

_____. 1970. Evolução de comunidades, modificações faunísticas e integrações biocenóticas dos vertebrados Cenozóicos do Brasil. In: Congreso Latinoamericano de Zoología4, 1970, Caracas, **Actas...** p. 907-930.

PEDRÃO, E.; ARAI, M.; CARVALHO, I.S.; SANTOS, M.H.B. 1993. Palinomorfos cenomanianos (Formação Itapecuru). Análise palinológica de amostra de afloramento da Ponta do Farol, São Luís (MA). PETROBRAS/CENPES, **Relatório Interno**, s/p.

PETRULEVIČIUS, J. F. 2001. Insectos del Paleógeno del Noroeste de la Argentina. Sistemática, tafonomía y paleosinecología. Tese de Doutorado. Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 229 p.

PHILLIPS, S.J; DUDIK, M.; SCHAPIRE, R.E.. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modeling**. v. 190, p. 231-259.

PILSBRY, H.A.; OLSSON, A.A. 1935. Tertiary fresh-water mollusks of the Magdalena embayment, Colombia. **Proc Acad Nat Sci, Philadelphia**, v. 87, p. 7-39

PIÑA, C.I.; ARGANÑARAZ, B. 2000. Presencia del género Caiman (Crocodylia: Alligatoridae) en la Formación Ituzaingó (Mioceno Superior-Plioceno), Entre Ríos, Argentina. In: F.G. Aceñolaza; R. Herbst (Eds.). El Neógeno Argentino. **Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica. Serie Correlación Geológica**v. 14, p. 255-261.

_____.; Larriera, A.; Siroski, P. 2004. Cocodrilos en la Región Litoral: especies, distribución geográfica, y modo de vida. **INSUGEO Miscelanea**, v. 12, p. 317-322.

PINHEIRO, A.E.P.; FORTIER, D.C; POL, D.; BERGQVIST L.P. 2010. Mais antigo registro de Caimaninae (Crocodylia, Alligatoridae) para o Paleógeno do Brasil. In: Paleo Minas 2010, Uberlândia. **Livro de Resumos...** 2010.

PINZÓN, F. D.; TASSINARI, C. C. G. 2003. Ages and Sources of the Gold Mineralizations from Marmato Mining District, NW Colombia: Based on Radiogenic Isotope Evidences. In: IV South American Symposium on Isotope Geology. IRD (Institut de recherche pour le développement). **Short Papers...**Salvador, Bahia, Brazil, p. 758-761.

POL, D.; TURNER, A.H.; NORELL, M. 2009. Morphology of the late Cretaceous crocodylomorph *Shamosuchus djadochtaensis* and a discussion of neosuchian phylogeny as related to the origin of Eusuchia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 324, 103 p.

PORPINO, K.; MARINHO, T. S.; SANTOS, M.F.C.F. 2004. Ocorrência de Crocodiliformes no Quaternário do Lajedo de Soledade, Apodi (RN). In: *Paleo 2004 RJ/ES*, 2004, Rio de Janeiro. **Boletim da Sociedade Brasileira de Paleontologia**, v. 49. p. 56-56.

_____.; SANTOS JUNIOR, V.; SANTOS, M.F.C.F. 2009. Lajedo de Soledade, Apodi, RN Ocorrência peculiar de megafauna fóssil quaternária no nordeste do Brasil. In: Bergqvist, L. P.; Mansur, K. L.; Rodrigues, M. A.; Rodrigues-Francisco, B. H.; Perez, R. A.; Beltrao, M.C.M.C. (Org.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil - Volume II**. Brasília: SIGEP/CPRM, 2009, v. 2, p. 403-412.

PORTAL DO SOFTWARE PÚBLICO, 2011. In *Vesalius* v. 3. Disponível em <<http://www.softwarepublico.gov.br/>> acessado em 1 de julho 2011.

POSADAS, P.; CRISCI, J.V.; KATINAS, L. 2006. Historical biogeography: A review of its basic concepts and critical issues. **Journal of Arid Environments**, v. 66, p.389-403.

POWELL, J.E. 1992. Osteología de *Saltasaurus loricatus* (Sauropoda–Titanosauridae) del Cretácico Superior del Noroeste Argentino. In: J.L. Sanz and J.L. Buscalioni (Eds.), *Los Dinosaurios y su entorno biótico. Actas del Segundo Curso de Paleontología de Cuencas*–Instituto “Juan De Valdés”, Cuencas, p.165–230.

PRICE, L. I. 1950. Os crocodilídeos da fauna da Formação Bauru do Cretáceo terrestre do Brasil Meridional. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 22 (4), p. 473-490.

_____. 1964 - Sobre o crânio de um grande crocodilídeo extinto do Alto Rio Juruá, Estado do Acre. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 56 (1), p. 59-66.

PUÉRTOLAS, E.; CANUDO, J.I.; CRUZADO-CABALLERO, P. 2011. A New Crocodylian from the Late Maastrichtian of Spain: Implications for the Initial Radiation of Crocodyloids. **PLoS ONE**, v. 6(6), p. e20011.

QUADROS, M. L.; RIZZOTTO, do E. S.; OLIVEIRA, G. J.; CASTRO, J. G. F.; CASTRO, J. M. R. de. 2006. Depósitos fluviais da Formação rio Madeira, Pleistoceno superior da Bacia do Abunã, Rondônia. In: *Simpósio de Geologia da Amazônia, IX, CD...* Belém. SBG/NO.

QUATTROCCHIO, M.; DEL PAPA, C.E. 2000. Paleambiente de la secuencia Maíz Gordo (Paleoceno Tardío-Eoceno Temprano?), arroyo Las Tortugas, cuenca del Grupo Salta (NO Argentina). *Palinología y Sedimentología*. **Revista Española de Paleontología**, v. 15, p. 57–70.

_____.; VOLKHEIMER, W.; DEL PAPA, C.; 1997. Palynology and paleoenvironment of the “Faja Gris” Mealla Formation (Salta Group) at Garabatal Creek (NW Argentina). **Palynology**, v. 21, p. 231–247.

_____.; RUIZ, L.; VOLKHEIMER, W. 2000. Palynological zonation of the Colorado and Salta basins, Argentina. **Revista Española de Micropaleontología**, v. 32(1), p. 61-78.

QUIRÓZ, L.; JARAMILLO, C. 2010. Stratigraphy and sedimentary environments of Miocene shallow to marginal marine deposits in the Urumaco Trough, Falcon Basin, western Venezuela. In: Sánchez-Villagra, M., Aguilera, O., and Carlini, F. (eds.). **Urumaco and Venezuelan Paleontology**. Indiana Press University, p. 153-172.

RAMÓN, J.C. 1998. **Sequence stratigraphic framework of Tertiary strata and oil geochemical evaluation, Middle Magdalena Basin, Colombia**. Tese de Doutorado. Golden, Colorado, Colorado School of Mines, 270 p.

REGO, L. F. M. 1935. As camadas cretáceas do sul do Brasil. **Anuários da Escola Politécnica**, p. 231-247.

REGUERO, M.A.; CANDELA, A.M.; ALONSO, R.N. 2007. Biochronology and biostratigraphy of the Uquia Formation (Pliocene—early Pleistocene, NW Argentina) and its significance in the Great American Biotic Interchange. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 23, p. 1–16.

REQUENA, E.; FERNÁNDEZ, G.; GUERRA, H. 1989. **Informe geológico final de anticlinales Ojo de Agua - La Ceiba, Serranía de Aguaragüe**. Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos (inédito), 26 p.

REYES, F.C. 1972. Correlaciones en el Cretácico de la cuenca Andina de Bolivia, Perú y Chile. **Revista Técnica de Y.P.F.** v. 1 (2–3), p. 101–104.

_____. 1978. Algunas consideraciones sobre la posible edad geológica del cambio de pendiente regional en las Sierras Subandinas del Noroeste Argentino y Sudeste de Bolivia. **Revista del Instituto de Ciencias Geológicas**, v.2 (2), p. 7-25.

REYNOLDS, J.H.; HERNÁNDEZ, R.M.; GALLI, C.I.; IDLEMAN, B.D. 2001. Magnetostratigraphy of the Quebrada La Porcenala section, Sierra de Ramos, Salta Province, Argentina: age limits for the Neogene Orán Group and uplift of the southern Sierras Subandinas. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 13:681-692.

RICCOMINI, C.; COIMBRA, A.M.; SANT'ANNA, L.G.; BRANDT NETO, M.; VALARELLI, J.V. 1996. Argilominerais do paleolago Tremembé e sistemas deposicionais relacionados (Paleógeno, Rift Continental do Sudeste do Brasil). **Revista Brasileira de Geociências**, v. 26, n. 3, p. 167-180.

RIFF, D. 2003. **Descrição morfológica do crânio e mandíbula de *Stratiotosuchus maxhecti* (Crocodylomorpha, Cretáceo Superior do Brasil) e seu posicionamento filogenético**. Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Universidade Federal do Rio de Janeiro, 187 p.

_____.; ROMANO, P.S.R.; OLIVEIRA, G.R.; AGUILERA O.A. 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in northern South America. In *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Hoorn, C; Wesselingh, E.P. (Ed.), Oxford: Blackwell, p. 259–280.

RINCÓN, A.; PARRA, G.; PREVOSTI, F. J.; STEADMAN, D.; ALBERDI, M. T. 2007. A new Pleistocene vertebrate assemblage in a tar pit from El Breal de Orocuál, northeastern Venezuela. **Journal of Vertebrate Paleontology**. v. 27(Supplement to 3), p.134A-135A.

_____.; _____.; _____.; ALBERDI, M. T.; BELL, C. J. 2009. A preliminary assessment of the mammalian fauna from the Pliocene-Pleistocene El Breal de Orocuál locality, Monagas State, Venezuela. **Museum of Northern Arizona Bulletin**. v.64, p. 593-620.

_____.; PREVOSTI, F. J.; PARRA, G. E. 2011. New saber-toothed cat records (Felidae: Machairodontinae) for the Pleistocene of Venezuela, and the Great American Biotic Interchange. **Journal of Vertebrate Paleontology**. v.31, p. 468-478.

RINDERKNECHT, A.; BLANCO, R. E. 2008. The largest fossil rodent. **Proceedings of the Royal Society B**. v. 275 (1637), p. 923–928.

RIZZOTTO, G. J.; CRUZ, N. M. da; OLIVEIRA, J. G. de; QUADROS, M. L. E. S.; CASTRO, J. M. de . 2006. Paleoambiente e o registro fossilífero pleistocênico dos sedimentos da Formação rio Madeira. In: Simpósio de Geologia da Amazônia, IX, **CD...**, Belém: SBG/NO.

_____.; QUADROS; M.L.E.S.; CASTRO, J. M. R. de. 2007. Geologia. p. 12–67 in Geologia e recursos minerais do Estado de Rondônia: Sistema de Informações Geográficas–SIG: texto explicativo do mapa geológico e de recursos minerais do Estado de Rondônia (M.L.E.S. Quadros and G. J. Rizzotto, eds.). CPRM–Serviço Geológico do Brasil, Porto Velho, Brazil.

_____.; OLIVEIRA, J. G. F. DE. 2005. Projeto Rio Madeira—levantamento de informações para subsidiar o estudo de viabilidade do aproveitamento hidrelétrico (AHE) do Rio Madeira. Relatório Final. CPRM–Serviço Geológico do Brasil, Porto Velho, Brasil.

ROBERTS, T. R. 1975. Characoid fish teeth from Miocene deposits in the Cuenca Basin, Ecuador. **Journal of Zoology**, v. 175, p. 259–271.

RODRIGUES, V.M.C; FONSECA, V.M.M. 2007. O Estado da Arte da Taxonomia dos Gastrópodes (Pulmonata) do Paleoceno da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. **Anuário do Instituto de Geociências**. v. 30, n. 1, p. 253.

ROGERS, K. A.C.; WILSON, J.A. 2005, **The Sauropods: Evolution and Paleobiology**. University of California Press, Berkeley, 349p.

ROMER, A. S. 1956. **Osteology of the Reptilia**. University of Chicago, Chicago, 772 p.

ROSA, A.O. 2009. Análise zooarqueológica do Sítio Garivaldino (RS-TA-58) Município de Montenegro, RS. **Pesquisas, Antropologia**, v. 67, p. 133-172.

ROSSETTI, D.F.; GOES, A.M. 2004. **O Néogeno da Amazônia Oriental**. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, 222p.

_____.; _____.; TRUCKENBRODT, W. 2001. **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém, 264 p.

ROVERETO, C. 1912. Los crocodilos fósiles en las capas del Paraná. **Anales de Museo Nacional de Buenos Aires**. v. 22, p. 339–369.

ROWE, T.; GAUTHIER, J. 1992. Ancestry, paleontology, and the definition of the name Mammalia. **Systematic Biology**, v. 41, p. 372-378.

ROXO, M.G. 1929. **Pequenos guias da coleção de Paleontologia do Museu Nacional (Repteis): 2 Crocodilianos.**, Rio de Janeiro, Mendonça & Machado. 25p.

_____. 1936. On a new species of fossil Crocodilia from Brazil, *Goniopholis paulistanus* sp. n. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 8 (1), p. 33-34.

_____. 1937. Crocodilianos fósseis do Brasil. Rio de Janeiro. **Notas Preliminares e Estudos, DNPM/DGM**. v.2 (14), p. 9-15.

RUEDA-ALMONACID, J.V.; CARR, J.L.; MITTERMEIER, R.A.; RODRÍGUEZ-MACHECHA, J.V.; MAST, R.B.; VOGT, R.C.; RHODIN, A.G.J.; OSSA-VELÁSQUEZ, J.; RUEDA, J.N.; MITTERMEIER, C.G. 2007. **Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico**. Serie de guías tropicales de campo N° 6. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos. Bogotá, Colombia. 538 p.

RUSCHENBERGER, W.S.W. 1871. **Elements of natural history : embracing zoology, botany and geology for schools, colleges and families**. Philadelphia, Claxton, Remsen & Haffelfinger. Volume 2, 640p.

RUSCONI, C. 1931. Sobre un diente de un gigantesco cocodriliano extinguido, procedente de territorio boliviano. **La Semana Médica** v. 8, p. 5–8.

_____. 1933. Observaciones Criticas sobre Reptiles Terciarios de Parana (Familia Alligatoridae). **Revista de Universidad Nacional (Cordoba)**, v. 20 (7-8), p. 1-52.

_____. 1934. Posicion estratigrafica y relaciones zoologicas de los cocodrilianos Argentinos extinguidos. **Boletin Paleontologico de Buenos Aries**, v. 4, p. 7–12.

_____. 1935, Observaciones sobre los gaviales fosiles Argentions. **Anales de la Sociedad científica argentina**, v. 119, p. 203-214.

_____. 1937, Nuevo aligatorino del Paleoceno Argention: **Boletin Paleontologico de Buenos Aries**, v. 8, p. 1-5.

_____. 1946, Ave y reptil oligocenos de Mendoza: **Boletin Paleontologico de Buenos Aries**, v. 21, p. 1-3.

SAEZ, M.D. 1928. Sobre un yacaré de la formación parenense. **Anales de la Sociedad Científica Argentina**. v. 106, p. 67-72.

SAINT-HILAIRE, E.F. F. 1831. **Recherches sur de grands sauriens trouves a l'etat fossile vers les confins maritimes de la basse Normandie, atribues d'abord au crocodile, puis determines sous les noms de *Teleosaurus* et *Steneosaurus***. Firmin Didot, Paris, 138 p.

SALAS, R. 2003. Cocodrilos Fósiles del Perú. In: VI Congreso Latinoamericano de Herpetología, Lima, **Actas...**, p. 96.

SALAS-GISMONDI, R.; ANTOINE, P.O.; BABY, P.; BRUSSET, S.; BENAMMI, M.; ESPURT, N. 2007. Middle Miocene crocodiles from the Fitzcarrald Arch, Amazonian Peru. **Cuadernos del Museo Geominero** v. 8, p. 355–360.

SALGADO, L.; CORIA, R.A.; CALVO, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid Sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. **Ameghiniana**, v. 34, p. 3-32.

SALISBURY, S.W.; FREY, E. 2001. A biomechanical transformation model for the evolution of semi-spheroidal articulations between adjoining vertebral bodies in crocodylians. In G.C. Grigg, F. Seebacher, and C.E. Franklin (Eds), **Crocodylian biology and evolution**. Chipping Norton: Surrey Beatty, p. 85–134..

_____.; WILLIS, P. M. A. 1996 A new crocodylian from the Early Eocene of southeastern Queensland and a preliminary investigation of the phylogenetic relationships of crocodyloids. **Alcheringa**, v. 20, p. 179–223.

_____.; FREY, E.; MARTILL, D. M.; BUCHY, M.C. 2003a. A new mesosuchian crocodylian from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. **Paläontograph. Abt.**, v.270, p. 3–47.

_____.; _____.; _____.; _____. 2003b. A new crocodylian from the Lower Cretaceous Crato Formation of north-eastern Brazil. **J. Vertebr. Paleontol.** V. 23(Suppl. 3), p. 92A.

_____.; MOLNAR, R.E.; FREY, E.; WILLIS, P.M.A. 2006. "The origin of modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia". **Proceedings. Biological sciences / the Royal Society**, v. 273, p. 2439–2448

SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R. 2006. New Vertebrate Finds from the Neogene of Venezuela. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 4, p. 211-306.

_____.; _____.; AGUILERA, O. 2006. Neogene vertebrates from Urumaco, Falcón State, Venezuela: diversity and significance. **Journal of Systematic Palaeontology**. v.4, p. 231-220.

_____.; BURNHAM, R.J.; CAMPBELL, D.C.; FELDMANN, R.M.; GAFFNEY, E.S.; KAY, R.F. 2000. A new near-shore marine fauna and flora from the Early Neogene of northwestern Venezuela. **J Paleontol.**, v. 74, p. 957–968.

_____.; GASPARINI, Z.; LOSZÁN, R.; MOODY, J. M.; UHEN, M. D. 2001. New Discoveries of Vertebrates from a Near-shore Marine Fauna from the Early Miocene of Northwestern Venezuela. **Palaeontologische Zeitschrift**, v. 75, p. 227-232.

_____.; ASHER, R.J.; RINCÓN, A.D.; CARLINI, A.; MEYLAN, P.; PURDY, W. 2004. New faunal reports for the cerro La Cruz locality (Lower Miocene), North-Western Venezuela. **Spec. Papers in Paleont.** v. 71, p. 105-112.

_____.; _____.; Carlini A. A. (Eds). 2010. **Urumaco and Venezuelan Palaeontology – The fossil record of the Northern Neotropics**. Indiana University Press. 304 p.

SANT'ANNA, L.G; RICCOMINIA, C.; RODRIGUES-FRANCISCO, B.H.; SIALC, A.N.; CARVALHO, M.D.; MOURA, C.A.V. 2004. The Paleocene travertine system of the Itaboraí basin, Southeastern Brazil **Journal of South American Earth Sciences**. v.18, p.11–25

SANTOS, M. E. C. M.; CARVALHO, M. S. S. 2004. **Paleontologia das bacias do Parnaíba, São Luís e Grajaú - Reconstituições paleobiológicas**. Rio de Janeiro: CPRM-Serviço Geológico do Brasil/DIEDIG/DEPAT, CD-ROM.

_____.; _____. 2009. **Paleontologia das bacias do Parnaíba, São Luís e Grajaú - Reconstituições paleobiológicas**. Rio de Janeiro: CPRM-Serviço Geológico do Brasil/DIEDIG/DEPAT, 212 p..

SCALABRINI, P. 1887. **Cartas Científicas**. Museo Provincial Entre Ríos, Paraná.

SCASSO, R.A. & CASTRO, L.N. 1999. Cenozoic phosphatic deposits in North Patagonia, Argentina: Phosphogenesis, sequence-stratigraphy and paleoceanography. **Journal of South American Earth Sciences**, vol.12, p. 471–487.

SCHEYER, T.M.; MORENO-BERNAL, J. 2010. Fossil crocodiles from Venezuela, with comparisons to other South American faunas, In Sánchez-Villagra, M., Aguilera, O., and Carlini, F. (eds.). **Urumaco and Venezuelan Paleontology**. Indiana Press University. p. 192-213.

SCHMITZ, P.I. 2002. Arqueologia do Pantanal do Rio Paraguai. **Revista de Arqueología Americana**, vol. 21, p. 191-214.

SCHNEIDER, J.G. 1801. **Historiae Amphibiorum naturalis et literariae**. Fasc. 2, pp. 1-364, pl. 1-2.

SCHWARZ, D. 2002. A new species of *Goniopholis* from the Upper Jurassic of Portugal. **Palaeontology**, vol. 45, n. 1, p. 185–208.

SCHWIMMER, D.R. 1986. Late Cretaceous fossils from the Blufftown Formation (Campanian) in western Georgia. **Mosasauro**, n. 3, p. 109-123.

SCOTESE, C.R. 2001. **Digital Paleogeographic Map Archive**. Texas: PALEOMAP Project.

SEMPERE, T.; BUTLER, R.F.; RICHARDS, D.R.; MARSHALL, L.G.; SHARP, W.; SWISHER III, C.C. 1997. Stratigraphy and chronology of Upper Cretaceous-lower Paleogene strata in Bolivia and Northwest Argentina. **Geol. Soc. America Bull.**, vol. 109, n. 6, p. 709-727.

SERENO P. C. 2005. The Logical Basis of Phylogenetic Taxonomy. **Systematic Biology**, vol. 54, n. 5, p. 595-619.

_____.; LARSSON, H.C.; SIDOR, C.A.; GADO, B. 2001. The Giant Crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. **Science**, vol. 294, p. 1516–1519.

SILL, W.D. 1968. The zoogeography of the Crocodylia. **Copeia**, vol. 1968, n. 1, p. 76-88.

_____.1970. Nota preliminar sobre un nuevo gavial del Plioceno de Venezuela y una discusion de los gaviales sudamericanos. **Ameghiniana**, vol. 7, p. 151-159.

SIMPSON, G.G. 1933a. A new crocodilian from the Notostylops beds of Patagonia. **American Museum Novitates**. 623, p.1-9.

_____. 1933b. Stratigraphic Nomenclature of the Early Tertiary of Central Patagonia. **Amer. Mus. Novitates**, n. 644, p. 1-13.

_____. 1935. Early and Middle Tertiary Geology of the Gaiman Region, Chubut, Argentina. **American Museum Novitates**, vol. 775, p. 1-29.

_____. 1937. An ancient eusuchian crocodile from Patagonia. **American Museum Novitates**. 965, p. 1-20.

_____. 1940. Review of the Mammal-Bearing Tertiary of South America. **Proceedings of the American Philosophical Society**, vol. 83, n. 5, p. 649-709.

_____.; MINOPRIO, J.L.; PATTERSON, B. 1962. The mammalian fauna of the Divisadero Largo Formation. Mendoza, Argentina. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, vol. 127, p. 239-293.

SMITH, C.J.; COLLINS, LS.; JARAMILLO, C.; QUIROZ, LI. 2010. Marine paleoenvironments of Miocene-Pliocene formations of North-Central Falcón State, Venezuela. **Journal of Foraminiferal Research**. v. 40, n. 3, p. 266-282.

SOMOZA, R., CLADERA, G. Y ARCHANGELSKY, S. 1995. Una nueva tafoflora paleocena de Chubut, Patagonia su edad y ambiente de depositación. CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 6, Trelew, **Actas...**, p. 265-269.

SORIA, M.F. 1983. Vertebrados fósiles y edad de la Formación Aisol, provincia de Mendoza. **Revista de la Asociación Geológica Argentina**, vol. 38, p. 299-306.

SOUZA FILHO, J.P.; BOCQUENTIN-VILLANUEVA, J. 1989. *Brasilosuchus mendesi*, n. g., n. sp., um novo representante da Família Gavialidae do Neógeno do Acre, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11, Curitiba, **Anais...**, vol. 1, p. 457-463.

_____. 1987. *Caiman brevirostris* sp. nov., um novo Alligatoridae da Formação Solimões (Pleistoceno) do Estado do Acre, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, 1987. Rio de Janeiro, **Anais...**, SBP, p. 173-180.

_____. 1991. *Charactosuchus sansoai*, uma nova espécie de Crocodylidae (Crocodylia) do Neógeno do Estado o Acre, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 12, São Paulo, **Resumos...**, vol. 1, p. 36-36.

_____. 1993. Ocorrência de *Charactosuchus fieldsi* e *Charactosuchus* n. sp. (Crocodylia, crocodylidae) no Neógeno da Amazônia Brasileira. **Ameghiniana**, vol. 30, p. 113.

_____. 1998. **Novas formas fósseis de Crocodylia (Alligatoridae e Gavialidae) da Formação Solimões, Cenozóico do Estado do Acre-Brasil, representadas por materiais cranianos e mandibulares.** 1998, 163 f. PhD thesis - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.

_____.; BOCQUENTIN, J.; SILVA, E. 1993. Novas interpretações do gênero *Brasilosuchus* (Crocodylia) do Neógeno do Estado do Acre, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA / SIMPOSIO DE PALEONTOLOGIA DO CONE SUL, 13/1, São Leopoldo, **Resumos...**, p. 130.

SPAULDING, M. 2010. **Estuarine and Coastal Modeling.** ASCE Publications, Reston, Virginia, 784p.

SPILLMAN, F. 1949. Contribucion a la paleontologia del Peru. Uma mamifauna fosil de region del Rio Ucayali. **Pub. Nat. Mus. His**, v. 1(1), p. 1-40.

STEEL, R. 1973. **Handbuch der Palaoherpetologie (Encyclopedia of Paleoherpetology) Part 16: Crocodylia.** Gustav Fischer, Portland, Oregon, 116 p.

STEINMANN, M.; HUNGERBÜHLER, D.; SEWARD, D.; WINKLER, W. 1991. Neogene tectonic evolution and exhumation of the southern Ecuadorian Andes: a combined stratigraphy and fission-track approach. **Tectonophysics**, v. 307, p. 255-276.

STIRTON, R. A. 1953. Vertebrate paleontology and continental stratigraphy in Colombia. **Bulletin of the Geological Society of America**, v. 64, p. 603-622.

STROMER, E. 1925. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wusten Agyptens. II. Virbeltier-Reste der Baharije-Stufe (Unterstes Cenoman). 7. *Stomatosuchus inermis* STROMER, ein schwach bezahnter Krokodilier: Abhandlungen der Bayerischen **Akademie der Wissenschaften Mathematisch-naturwissenschaftliche**. Abteilung 30, band 6, p. 3-8.

TANKARD, A. J.; SUÁREZ, R. S.; WELSINK, H. J. (eds) **Petroleum basins of South America**, American Association of Petroleum Geologists Memoir, 62, 792p.

TÁVORA, V. A.; FERNANDES, J. M. G. 1989. Contribuição ao estudo da classe Bivalvia Linné, 1758 procedente da seção-tipo da Formação Pirabas (Mioceno Inferior), estado do Pará. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia 11. **Atas...**, v. (1), p. 447-455.

_____.; PONTES, K. G. A.; MESQUITA, N. 2005. Sistemática e Tafonomia dos cirrípedes balanomorfos da Formação Pirabas (Eomioceno), estado do Pará, Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, v. 63(3), p. 459-470.

THORBJARNARSON, J. 1992. **Crocodiles: An Action Plan for Their Conservation.** IUCN/SSC Crocodile Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK. 136p.

TOLEDO, P. M., H. G. MCDONALD, J. P. SOUZA-FILHO & D. F. ROSSETTI, 1997. Contribuição à Paleontologia do estado do Pará. Presença de crocodillia na Formação Pirabas,

Mioceno Inferior. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Ciências da Terra** 9: 107-113.

_____.; DOMNING, D. P. 1989. Fóssil Sirenia (Mammalia – Dugongidae) from the Pirabas Formation (Early Miocene), northern Brazil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série Ciências da Terra**, v. 1(2), p. 119-145.

TOMAZELLI, L.J.; VILLWOK, J.A. 2000. O Cenozóico do Rio Grande do Sul: Geologia da Planície Costeira. In: M. HOLZ e L.F. DE ROS (eds.), **Geologia do Rio Grande do Sul**. CIGOUFRGS, Porto Alegre, p. 375-406.

_____.;_____. 2005. Mapeamento geológico das Planícies Costeiras: o exemplo da Costa do Rio Grande do Sul. **Gravel**, v. 3, p. 109-115.

TONNI, E.; CERUTI, C.; IRIONDOM. 1985. Los vertebrados del sitio Arroyo Arenal I, Departamento la Paz, Provincia de Entre Ríos (Argentina). **Rev. Asoc. Cs. Nat. del Litoral**, v. 16(2), p. 157-167.

_____.; SOIBELZON, E.; CIONE, A.L.; CARLINI, A.A.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; ZURITA, A.E.; PAREDES RÍOS, F. 2009. Preliminar correlation of the Pleistocene sequences of the Tarija valley (Bolivia) with the Pampean chronological standard. **Quaternary International**, v. 21, p. 57-65.

TORCELLI, A. J. 1913. **Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino**. La Plata, Taller de Impresiones Oficiales, volume 12, 728 p.

TROXELL, E. L. 1925. Thoracosaurus, a Cretaceous crocodile. **American Journal of Science**, v. 10, p. 219–233.

TURTON, W. 1802. **A general system of nature, through the three grand kingdoms of animals, vegetables, and minerals; systematically divided into their several classes, orders, genera, species, and varieties, with their habitations, manners, economy, structure, and peculiarities**. Translated from Gmelin's last edition of the celebrated Systema naturæ, by Sir Charles Linné: amended and enlarged by the improvements and discoveries of later naturalists and societies, with appropriate copper-plates. London, Lackington, Allen & Co., Volume 1, 943 p.

UPCHURCH, P.; BARRETT, P.M.; DODSON P. 2004. Sauropoda. In: WEISHAMPEL DB, DODSON P AND OSMÓLSKA H (Eds), **The Dinosauria**, 2nd ed.p. 259-322.

URREGO, G. C. 1990: Evidencias culturales durante el Pleistoceno y Holoceno de Colombia. **Revista de Arqueología Americana**, v. 1, p. 69-89.

VAN der HAMMEN. Th. 1958. Estratigrafía del Terciario y Maestrichtiano Continentales y Tectogénesis de los Andes Colombianos. **Boletín Geológico**, v. VI, p. 1-3.

VARONA. L.S. 1966. Nolas sobre los crocodilidos de Cuba y descripción de una nueva especie des Pleistoceno. **Poeyana** (ser. A), v. 16, p. 1-34.

VÉLEZ-JUARBE, J.; BROCHU, C.A.; SANTOS, H. 2007. A gharial from the Oligocene of Puerto Rico: transoceanic dispersal in the history of a non-marine reptile. **Proc Roy Soc B-Biol Sci**, v.274, p. 1245–1254.

VERDADE, L.M.; PIÑA, C.I. 2006. *Caiman latirostris*. **Catalog of the American Society of Amphibians and Reptiles**, v. 833, p. 1-21.

VILLWOK, J.A.; TOMAZELLI, L.J. 1995. Geologia costeira do Rio Grande do Sul. **Notas Técnicas**, v. 8, p. 1-45.

VITT, L. J.; CALDWELL, J. P. 2009. **Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles**. London, Academic Press. 3rd edition, 697 pp.

VOLKHEIMER, W.; QUATTROCCHIO, M. Y.; SALFITY, J. 1984. Datos palinológicos de la Formación Maíz Gordo, Terciario inferior de la Cuenca de Salta. In 9º Congreso Geológico Argentino, Bariloche. **Actas...** 4, p. 523-538.

VUCETICH, M. G.; REGUERO, M.A.; BOND, M.; CANDELA, A. M.; CARLINI, A.A.; DESCHAMPS, C.M.; GELFO, J.N.; GOIN, F.J.; LÓPEZ, G.M.; ORTIZ-JAUREGUIZAR, E.; PASCUAL, R.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; VIEYTES, C. 2007. Mamíferos continentales del Paleógeno argentino: las investigaciones de los últimos cincuenta años. **Ameghiniana**, v. 11, p.239-255

_____.; CARLINI, A.A.; AGUILERA, O.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R. 2010. The Tropics as reservoir of otherwise extinct mammals: the case of rodents from a new Pliocene faunal assemblage from northern Venezuela. **Journal of Mammalian Evolution**. v. 17, p. 265-273.

WALKER, A.D. 1970. A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. **Philosophical Transactions of the Royal Society London B**, v. 257, p. 323–372.

WERMUTH, H. 1953. Systematik der rezenten Krokodile. **Mitt. Mus. Berlin**, v. 29(2), p. 275-514.

WESSELINGH, F.P.; HOORN, M.C.; GUERRERO, J.; RASANEN, M.E.; ROMERO-PITTMAN, L.; SALO, J. 2006. The stratigraphy and regional structure of Miocene deposits in western Amazonia (Perú, Colombia and Brazil), with implications for late Neogene landscape evolution. **Scripta Geologica**, v. 133, p. 291–322.

_____.; RÄSÄNEN, M.E.; IRION, G.; VONHOF, H.B.; KAANDORP, R; RENEMA, W; ROMERO PITTMAN, L.; GINGRAS, M. 2002. Lake Pebas: a palaeoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. **Cainozoic Research**. v.1, n. 1/2, p. 35-81.

WHEELER, O.C. 1935. Tertiary Stratigraphy of the Middle Magdalena Valley. **Proc. Ac. Nat. Sc. Philadelphia**, v. 87, p. 21-39.

_____. 1960. Estratigrafía del Oligoceno y Mioceno inferior de Falcón occidental y nororiental. **Memorias III Congreso Geológico Venezolano**, v. 1, p. 407-465.

_____. 1963. Oligocene and lower Miocene stratigraphy of Western and Northeastern Falcón Basin, Venezuela. **Bulletin of the American Association of Petroleum Geologists**, v. 47, p. 35-68.

WHETSTONE, K.; WHYBROW, P. 1983. A "cursorial" crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa. **Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas**, v. 106, p. 1-37.

WHITE, P. S.; DENSMORE, L. D.. 2001. A comparison of DNA sequence data analysis methods and their effect on the recovery of crocodylian relationships. In: **Crocodylian biology and evolution**. G. Grigg, F. Seebacher, and C. F. Franklin (Eds.). Surrey Beatty and Sons, Sydney, New South Wales, Australia.

WIELAND, G.R. 1923. A new Paraná pleurodiran. **American Journal of Science**, v. 25, p. 1-14.

WILLIAMSON, T.E. 1996. *Brachychampsa sealeyi*, sp. nov., (Crocodylia, Alligatoroidea) from the Upper Cretaceous (lower Campanian) Menefee Formation, northwestern New Mexico. **J. Vertebr. Paleontol.**, v. 16, p. 421-31

WILSON, J. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 136(2), p. 215-275.

WOODWARD, A.S. 1886. The history of fossil crocodiles. **Proc. Geol. Assoc.**, v. 9, p. 1-57

_____. 1888. Notes on some vertebrate fossils from the Province of Bahia, Brazil, collected by Joseph Mawson. **Annals and Magazine of Natural History, London**, v. 2(8), p. 132-136.

WORLDCLIM. 2011. Global Climate Data. Disponível em: <<http://www.worldclim.org>>. Acesso em: 1 jul. 2011.

WU, X.C.; BRINKMAN, D.B.; RUSSELL, A.P. 1996. A new alligator from the Upper Cretaceous of Canada and the relationships of early eusuchians. **Palaeontology**, v. 39, p. 351-75

XIMENES, C.L. 2008. Tanques Fossilíferos de Itaipoca, CE - Bebedouros e cemitérios de megafauna pré-histórica. In: Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Souza, C.R.G.; Fernandes, A.C.S.; Berbert-Born, M.; Queiroz, E.T.; (Ed.) 2009. **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: CPRM, 2009. v. 2., p. 465-478.

_____.; SANTOS, A.S.T., MONTEIRO, F.A.C. 2010 Nota preliminar sobre os fósseis de vertebrados do Sítio Paleontológico Jirau, Pleistoceno de Itaipoca, Estado do Ceará. In: VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, 2010, Rio de Janeiro. **Paleontologia em Destaque**. Porto Alegre, SBP, 2010. p. 122-122.

YAMAMOTO I.T. 1995. **Palinologia das bacias tafogênicas do sudeste (bacias de Taubaté, São Paulo e Resende): análise bioestratigráfica integrada e interpretação paleoambiental**. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 217p.

ZITTEL, K. A. von. 1890. **Handbuch der Palaontologie. Vol. 3, Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves)**. Oldenbourg, Munich and Leipzig, 900 p.

_____. 1932. **Textbook of Paleontology**. CR Eastman (transl. and ed). 2nd edition. Macmillan & Co. 225 p.

ZUNINO, J.J. 1945. Tectónica de estructuras fuertemente comprimidas. **Bol. Inf. Petr.** v 245, p. 17-35.

CAPÍTULO II – ARTIGOS

Os artigos que compõem o corpo principal desta Tese estão na formatação exigida pela revista científica onde serão publicados, segundo as normas previstas pelo Programa de Pós-Graduação em Geociências. As cartas de submissão estão no Anexo 1. Os artigos são:

1. **Título:** In the Land of the Caiman, the Crocodile is King: on the presence of *Crocodylus* in the Quaternary of Brazil
 - a. **Autores:** Daniel Fortier, Ednair Nascimento, Elizete Holanda, Flávio Góis & César Schultz
 - b. **Revista:** Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences

2. **Título:** A new specimen of *Caiman brevisrostris* Souza-Filho, 1987 and its phylogenetic relationships
 - a. **Autores:** Daniel Fortier, Jonas Souza-Filho, Edson Guilherme, Andréa Maciente & César Schultz
 - b. **Revista:** Journal of Vertebrate Paleontology

3. **Título:** Pleistocene crocodylians from Venezuela, and the description of a new species of *Caiman*
 - a. **Autores:** Daniel Fortier & Ascanio Rincón
 - b. **Revista:** Quaternary International

4. **Título:** The oldest New World *Crocodylus*: a new species from the Early Pliocene of Venezuela
 - a. **Autores:** Orangel Aguilera, Daniel Fortier, Alfredo Carlini, Rodolfo Sánchez, Luis Quíroz & Marcelo Sánchez-Villagra
 - b. **Revista:** Palaeontologia Electronica

5. **Título:** A new *Eocaiman* (Alligatoridae, Crocodylia) from Itaboraí Basin, Paleogene of Rio de Janeiro, Brazil
 - a. **Autores:** André Pinheiro, Daniel Fortier, Diego Pol, Diógenes Campos & Lílian Bergqvist
 - b. **Revista:** Journal of Vertebrate Paleontology

Title: In the Land of the Caiman, the Crocodile is King: on the presence of *Crocodylus* in the Quaternary of Brazil

Running Head: *Crocodylus* in the Quaternary of Brazil

Authors: Daniel C. Fortier^{1,2}, Ednair R. do Nascimento³, Elizete C. Holanda⁴, Flávio Góis⁵, Cesar L. Schultz¹

Affiliations:

¹Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGeo, UFRGS, Cx.P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

²IGC, UFMG, Av. Antônio Carlos, 6627, 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brazil.

³Faculdades Integradas Aparício Carvalho – FIMCA, Rua Araras, 241 – Eldorado – Porto Velho, RO, Brazil.

⁴Instituto de Geociências, Sala 11, Universidade Federal de Roraima, Av. Ene Garcez, 2413, Aeroporto, 69304-000, Boa Vista, RR, Brazil.

⁵Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque, 1900 – La Plata, Buenos Aires, Argentina.

Corresponding Author: D. C. Fortier, fortier@crocodylia.net

The fossil record of true crocodiles in the Americas is restricted to a few fragmentary remains from Central America and the Caribe. Here, we describe the first fossil *Crocodylus* from South America, defined as a new species. The material comes from the Late Pleistocene Rio Madeira Formation, southwestern Brazilian Amazonia, from sedimentary deposits related to the paleo Madeira River. *Crocodylus caiari* sp. nov. is distinct from any other New World crocodile, but its morphologically similar to *Crocodylus intermedius*, the Orinoco crocodile. Their close relationship was supported by a phylogenetic analysis that included all the extant species and many extinct ones. To explain the presence of a crocodile in southwestern Amazonia, biogeographical hypothesis is proposed. Also, is discussed the aspect that may be related to the species extinction. With this species, Brazil becomes the country with the greatest crocodylian diversity during the Quaternary.

Keywords: *Crocodylus*, fossil, Quaternary, Pleistocene, South America, Brazil

1. INTRODUCTION

New world crocodylian diversity is composed by eleven species, making the Neotropics the most speciose zoogeographical zone for this group [1; 2].

Among them, the Alligatoridae is the most diverse, composed by the American alligator and six species of caimans. Four true crocodiles, known as the New World assemblage, live in the Neotropics, restricted to southern North America, Central America and the Caribe, and the northern South America.

The south-American diversity is composed basically by caimans, representing six out of eight crocodylians species in this continent. Two New World crocodiles inhabit in the area, restricted to the northern part of the continent: the American crocodile (*Crocodylus acutus*) and the Orinoco crocodile (*Crocodylus intermedius*). The latter is one of the most geographical restrict continental crocodylian. The two most species countries for crocodylians are Brasil and Colombia, each with six species. However, Brazil possesses only caimans, while latter has caimans and crocodiles [1; 3; 2].

Caimans are restricted to the Neotropics since their origin, extending back to the Early Paleocene. This group has been originated in South America, but possesses a still unresolved Historical Biogeography [4; 5; 6]. In the other hand, the true crocodiles have been originated elsewhere and then arrived in the Americas anytime during the Late Miocene to the Early Pliocene, after a transoceanic dispersal event from Africa [7; 8; 9]. Nevertheless, their fossil record in the New World is scarce and fragmentary, based on undiagnosticable remains or taxonomically questionable and poorly known species [7]. The oldest record is from the Late Pliocene of Mexico [10]. In South America, their record is even worse, once there is no fossil record for this continent [11; 7].

Here we describe the first New World crocodile fossil from South America, based on a virtually complete skull from the Rio Madeira Formation, Late Pleistocene of southwestern Brazilian Amazonia. The phylogenetic relationships of the new species are tested, and some comments are made on its biogeography and extinction hypothesis.

2. GEOLOGY AND AGE

The fossil was collected at the Ribeirão locality, near the Municipality of Nova Mamoré, State of Rondônia, in the Brazilian southwestern Amazonia (Fig. 1). In this locality, sedimentary deposits of the Rio Madeira Formation are exposed along the margins and beds of the Madeira River. The fossiliferous unit is composed of fluvial sediments, including basal conglomerates with a sandy calcareous matrix. Associated portions of coarse stratified sand, ferruginous and cemented by iron oxide and hydroxide, commonly occur. The sediments of the Rio Madeira Formation were interpreted as accumulated in a meandering fluvial system and present sedimentary facies of channel bars and evidence of fluvial floodplains [12].

Rizzotto and Oliveira [13] performed an organic sediment and wood ^{14}C -dating, from samples taken at the fossiliferous level of the Rio Madeira Formation, resulting in a forty thousand year ago. Also, analyses of palynological content from the same horizon indicate a dominance of humid forest elements, according with the middle Pleniglacial [13]. Also, after combining data from fauna, dating, and palynology, Holanda et al. [14] suggested that the age of the association cannot be younger than late Pleistocene.

3. SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

CROCODYLIA Gmelin 1789 (*sensu* Benton & Clark 1988)

CROCODYLIDAE Cuvier 1807

Crocodylus Laurenti 1768*Crocodylus caiari* sp. nov.**(a) Etymology**

After *caiari* (pronounced cah-ee-yah-ree), the native name of the Madeira River, from the indigenous tupi-guarani word for “wood over the river”, in reference to the wood logs transported by the strong fluvial current during the overflowing. We suggest the informal name “Madeira crocodile”.

(b) Holotype

Museu Estadual de Rondônia, MERO-PV.003, an almost complete skull, lacking only the pterygoid wings and most of the teeth.

(c) Locality and horizon

Ribeirão locality, along the upper Madeira River, Nova Mamore Municipality, Rio Madeira Formation (Late Pleistocene), Rondônia State, Brazil.

(d) Differential Diagnosis

Crocodylus caiari differs from other true crocodiles in the following unique combination of traits: robust longirostrine snout; thin premaxillary bar anterior and lateral to the external naris; enlarged circular external naris; premaxilla expanded at the level of the fourth premaxillary alveolus, as expanded as the maxilla at the level of the fourth maxillary alveolus; rostrum with developed constrictions, and greatly expanded at the level of the fifth

maxillary alveolus; snout dorsoventrally thinner at the premaxilla-maxilla suture; short posterior process of premaxilla in ventral view; medial margins of the orbits upturned; distinct anteroposterior grooves in the parietal, posterior to the supratemporal fenestra; absence of a developed fossa at the anteromedial corner of the supratemporal fenestra; quadrate enlarged mediolaterally, and ventrally reflected posteriorly; squamosal with an expanded posteroventral process, extending to the quadrate medial hemicondyle; dorsally expanded squamosal at the paraoccipital process; ventrodorsally expanded quadratojugal; long anterior process of the ectopterygoid; robust teeth with developed medial and distal carena, and short interalveolar spaces.

(f) Description

The skull is almost complete, and is well preserved (Fig. 2). The total length (tip of the snout to the end of the skull roof) is 56 cm, the maximum width (at the level of the quadrates) is 20 cm, the minimum width (at the premaxilla-maxilla constriction) is 5.6 cm, and the maximum high is 14.5 cm. The specimen is longirostrine, as *Crocodylus acutus* and *Crocodylus intermedius*, but it shows a higher degree of robustness, especially in the rostrum, the quadrates and the teeth.

The naris is enlarged, when compared to other crocodiles and projects dorsally, and it is not bisected by the nasals, which contacts its posterior rim. The dorsal surface of the rostrum bears a medial dorsal “boss”, a dorsal elevation of the nasals above the surface of the rostrum by a pair of longitudinal grooves along the nasal-maxillary sutures. This feature is diagnostic for the New World crocodiles, and is present in *Crocodylus caiari*. Also, the rostrum lacks preorbital ridges, feature found in the Indopacific assemblage. Also, most crocodiles have two distinct constrictions in the rostrum. In *Crocodylus caiari* they are very developed, and the rostrum is expanded at the level of the fifth maxillary alveolus. The dorsal edges of the orbits

are upturned, as in all crocodylids. The bones of the skull roof do not overhang the supratemporal fenestra rims. The supratemporal fenestra has a small fossa at the anteromedial corner.

The anterior and lateral extent of the premaxilla are narrow, as well as laterally. The premaxilla is expanded at the level of the fourth alveolus. The dorsal premaxillary process is short, not extending beyond the third maxillary alveolus. In *Crocodylus niloticus* and the New World assemblage, the maxilla sends a posterior process between the lacrimal and the prefrontal. However, this character reversed for *Crocodylus caiari* and *Crocodylus intermedius*, in which the maxilla send no posterior process, and the lacrimal and the nasal makes a broad contact. Pits in the maxilla suggest that the dentary teeth occlude in line with the maxillary tooth-row. The largest alveolus in the maxilla is the 5th. The maxillary foramen for the palatine ramus of the cranial nerve V is not present. The maxilla has a linear medial margin adjacent to the suborbital fenestra.

The medial jugal foramen is very large. The jugal forms the posterior angle of the infratemporal fenestra, as in all crocodylines. The fronto-parietal suture is on skull table entirely, not entering the supratemporal fenestra, and it is concavoconvex. The postorbital neither contacts the quadrate nor the quadratojugal medially. The postorbital bar is slender.

The dorsal and the ventral rims of the squamosal groove for external ear valve musculature are parallel. The squamosal-quadrate suture extends dorsally along the posterior margin of the external auditory meatus. The posterior margin of the otic aperture is bowed. The posterolateral margin of the squamosal is nearly horizontal. It has a broad participation on the paraoccipital process, but it does not extend ventrolaterally to the lateral extent of the process. The suture with the quadrate is laterally expanded, forming a distinct shelf.

The parietal have two distinct grooves medially, that run anteroposteriorly, unique for *Crocodylus caiari*. The supraoccipital is visible in dorsal view, but it has a small exposure on the skull roof.

The quadratojugal has no participation in the lower temporal bar, and does not extend to the superior angle of the infratemporal fenestra. The quadratojugal spine is located near the posterior angle of the infratemporal fenestra. It is also ventrolaterally expanded.

The quadrates are highly expanded and enlarged mediolaterally, giving to the skull strong triangular-shape. The quadrate participates in the infratemporal fenestra. The foramen aereum is small, located dorsolaterally. Also, the quadrate has an expanded medial hemicondyle.

There is no trace of the vomer in the external surface of palate. The anterior face of palatine is rounded anteriorly. The broad anterior palatine process extends beyond the anterior end of the suborbital fenestra. The lateral edges of the palatines are smooth anteriorly. Posteriorly, the palatine-pterygoid suture is positioned far from the posterior angle of the suborbital fenestra. The ectopterygoid abuts the maxillary tooth-row. Also, the long anterior process is forked anteriorly, a diagnostic feature of *Crocodylus*. The pterygoid ramus of the ectopterygoid is bowed, forming a concave posterolateral margin of the suborbital fenestra. The posterior process of the pterygoid is small and is projected posteroventrally.

The teeth in *Crocodylus caiari* are robust when compared to other longirostrine crocodiles, especially to *Crocodylus intermedius*. Also, the teeth have crenulated enamel, and developed mesial and distal carenas. The interalveolar spaces are reduced when compared to other longirostrine crocodiles, as *Crocodylus acutus* or *Crocodylus intermedius*. The new species has a total of five and fifteen teeth in each premaxilla and maxilla, respectively, the same found in *Crocodylus acutus* and *Crocodylus intermedius*.

4. PHYLOGENETIC ANALYSIS

(a) *Methods*

A maximum parsimony analysis was conducted to test the phylogenetic relationships of *Crocodylus caiari*. We used the matrix of Brochu [5], in which includes 123 morphological characters, incorporating the new species. The coding of the character 55 (surface of maxilla within narial canal) for *Crocodylus palaeindicus* was changed from unknown to “0” (imperforate), based on our interpretation of referred material (see electronic supplementary material). Also, we excluded *Crocodylus anthropophagus* in this analysis, due to its high degree of incompleteness and unresolved position within *Crocodylus* [5].

A total of 37 taxa and 123 characters were analyzed. Multistate characters were left unordered and all characters had equal weight. The analysis was conducted using TNT, version 1.1 [15]. A heuristic tree search strategy was conducted performing 1000 replicates of Wagner trees (using random addition sequences) followed by TBR branch swapping (holding 10 trees per replicate). Zero-length branches were collapsed if they lack support under any of the most parsimonious reconstructions.

(b) *Results*

The phylogenetic analysis recovered 16 equally parsimonious trees (length=220, CI=0.52, RI=0.73). All of them depicts a monophyletic *Crocodylus*, in which *Crocodylus palaeindicus* as the sister taxon of the crown *Crocodylus*. In the original analysis, Brochu (2010) recovered a polytomy between *Crocodylus palaeindicus*, *C. niloticus* and other recent species. The apparently resolved position for the former taxon is due to the recoding of character 55, which was originally coded as unknown, and our interpretations led us to consider “0”, the

plesiomorphic condition. The implication of this result is the presence of a c. 10 Mya ghost lineage between the earliest record of *Crocodylus palaeindicus* and the earliest crown *Crocodylus*, from the Late Pliocene [7]. However, the support for this topology is weak, it collapses in a tree one step longer.

The monophyly of the New World assemblage is confirmed, as proposed by earlier morphologic works (e.g., 7) and molecular studies [8; 9]. However, the phylogenetic relationships within this clade are still unresolved on morphological bases, as shown by the strict consensus tree (Fig. 3).

Crocodylus caiari was recovered as the sister taxon of *Crocodylus intermedius*. This group (henceforth the “longirostrine clade”) is supported by a broad contact between the lacrimal and the nasal, with no posterior process of the maxilla (char. 71-0). In fact, this character state is plesiomorphic for crocodylians, but in the base of the *Crocodylus niloticus* + New World assemblage, this character evolved to “1” (maxilla with posterior process within the lacrimal), and reverted in the longirostrine clade.

An eventual second sinapomorphy could support the longirostrine clade, once the autapomorphic feature of *Crocodylus intermedius* (dentary symphysis extends to the level of sixth through eighth alveolus) cannot be coded for *Crocodylus caiari*. However, the strong morphologic similarity between these species suggests that this feature is indeed a sinapomorphy.

5. DISCUSSION

(a) *Historical Biogeography*

The oldest true crocodile in Americas is from the Late Pliocene Las Tunas Fauna, Mexico. The material was assigned to *Crocodylus moreletti* on biogeographic grounds [10], but the remains cannot be diagnosed to the specific level [7]. Pleistocene remains, from Central America and the Caribe, are referred to modern species [16; 17; 18; 19]. Varona [20] erected *Crocodylus antillensis* based on fragmentary remains from the Pleistocene of Cuba, but Brochu [7] argued that it could represent a synonym of *Crocodylus rhombifer*. In resume, the oldest fossil record of the New World crocodiles depicts a close affinity to the modern geographical distribution, suggesting an origin for the group somewhere in the Central America or the Caribe.

Crocodylus caiari is the first fossil crocodile from South America. Its late age cannot contribute to a better understand of the origin or initial radiation in the New World, but some comments on its biogeography are made herein.

Considering the modern – and apparently initial – distribution of the true crocodiles in South America, the presence of a member in high latitudes suggest a dispersion event from the northern part of the continent. Two biogeographic hypotheses could explain the presence of *Crocodylus caiari* in the southwestern Brazilian Amazon, based on the interpretation of its close relationship with the Orinoco crocodile.

Crocodylus intermedius has the ability to live, or is at least able to withstand, saline conditions, once it is a common vagrant in Trinidad and Tobago Caribbean islands [3; 1; 2]. However, a dispersion event from the delta of the Orinoco River, along the south-American coast, to the delta of the Amazon River – connector to the Madeira River – is highly improbable. This biogeographic pattern is not impossible, but is only recorded for highly aquatic species, like the *Sotalia* dolphins [21; 22; 23; 24].

A second hypothesis is here proposed as the most biologically and historically probable for a fresh-water amphibian reptile, in which the connection between the Orinoco and the Amazon basin are based on continental fresh-water grounds. The major fish lineages currently inhabiting the Amazon and Orinoco basins can be traced to before the late Middle Miocene (c. 12 Ma) [25; 26], when a vast paleo-Amazon-Orinoco River drained areas now occupied by the upper Amazon and upper and western Orinoco, which composed a single, interconnected biogeographic region [27]. However, at approximately 8-10 Ma, uplift in the Eastern Cordillera of the Andes caused the Vaupes Arch (Fig. 1), a fore basin paleoarch, separating the paleo-Amazon-Orinoco into two Atlantic-draining basins [28; 29]. Considering the split between south-American true crocodiles is molecularly-dated to the Early Pleistocene (c. 2Ma; 9), this scenario does not explain the presence of *Crocodylus caiari* in the southwestern Brazilian Amazonia.

Nevertheless, at present, a year-round and permanent connection between the Amazon and Orinoco river basins is made across the Casiquiare River, in southern Venezuela, and other ephemeral river branches [30; 31]. The Casiquiare River captures flow from the Orinoco River in a southwesterly direction to join the upper Negro River, the largest Amazon tributary. This connection is known to allow the biogeographic distribution of many groups, especially fish, in both Orinoco and Amazon basins [31]. Other vertebrate species, like the Amazon River dolphin (*Inia geoffrensis*), are distributed in this area across fresh-water continental connection, unrelated to salt-water coastal environments [32]. This scenario is more likely to explain the presence of *Crocodylus caiari* in Rondônia. Thus, a population of the ancestral lineage of *Crocodylus caiari* and *Crocodylus intermedius* dispersed from the Orinoco Basin to the Amazon Basin across the Casiquiare River, and then speciated. In some point, migration to the Madeira River might have occurred. This scenario suggests the

presence of crocodiles in other parts of the Amazon Basin, but no further fossil remains has been found yet.

(b) Extinction Hypothesis

The age of the Rio Madeira Formation, specifically the fossil horizon in which *Crocodylus caiari* was collected, was recovered as *c.* forty thousand years ago, based on radiocarbon dating methods [13]. Also, combined geological, palynological and paleontological evidence indicate a dominance of humid forest elements, according with the middle Pleniglacial [13; 14]. At that time, the forested areas were shrinking and open areas were expanding, since the climate was getting colder and drier [33]. During the Last Glacial Maximum (*c.* 20 Kya), the open areas would have encompassed 31% of the South America territory [34], while areas of wet forests were reduced by 84% during this time [35]. This scenario, usually regarded as related to the extinction of open areas Pleistocene Mega Faunas [34; 33], could also be related to the extinction of *Crocodylus caiari* in the southwestern Amazonia, since the genus *Crocodylus* is more temperature-restricted than alligatorids [3; 1; 36]. Thus, the climate change during the latest Pleistocene – a global cooling – [33] may have affected the distribution of *Crocodylus caiari*, leading this species to complete extinction.

(c) Quaternary Diversity

The quaternary fossil record of Crocodylians in South America is mainly fragmentary and taxonomically indeterminable [37; 11; 38]. *Crocodylus caiari* is the first fossil species of a New World crocodile, at least in South America. Considering the comparative country diversity in this continent, during the Quaternary, Brazil has the greatest number of crocodylian species, until then composed only by caimans. Thus, in the land of the caiman, the crocodile is king: Brazil should not only be considered important to the understanding of

the evolutionary history of caimans, but also for the true crocodiles, a group until then unknown as fossil in South America.

For access to and assistance with collections, we thank C. Mehling (AMNH), J. Hernández (AMU), L. Steel (BMNH), A. Resetar and K. Lawson (FMNH), R. Schoch (SMNS), A. Hastings and R. Hulbert (UF), A. Wynn and J. Jacobs (USNM) and M. Franzen (ZSM). The Florida Museum of the Natural History and Brazilian agencies CAPES and CNPq funded collections visiting to DF.

References

- 1 Thorbjarnarson, J. 1992 *Crocodiles: An Action Plan for Their Conservation*. IUCN/SSC Crocodile Specialist Group. Gland, Switzerland, and Cambridge: IUCN. 136p.
- 2 Rueda-Almonacid, J.V.; Carr, J.L.; Mittermeier, R.A.; Rodríguez-Machecha, J.V.; Mast, R.B.; Vogt, R.C.; Rhodin, A.G.J.; Ossa-Velásquez, J.; Rueda, J.N. & Mittermeier, C.G. 2007 *Las tortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico*. Serie de guías tropicales de campo N° 6. Conservación Internacional. Bogotá, Colombia: Editorial Panamericana, Formas e Impresos. 538 p.
- 3 Medem, F. 1983 *Los Crocodylia de Sur America*. Vol. 2. Bogota: Universidad Nacional de Colômbia. 270 p.
- 4 Brochu, C 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. In: *Cranial morphology of Alligator mississippiensis and phylogeny of Alligatoroidea* (ed. T.

- Rowe, C.A. Brochu & K. Kishi), *Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology*. v. 6, 9-100.
- 5 Brochu, C. 2010 A new Alligatorid from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming and the origin of Caimans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, v. 30(4), 1109–1126.
- 6 Bona, P. 2007 Una nueva especie de Eocaiman Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana*, v. 44, 435-445.
- 7 Brochu, C. 2000. Phylogenetic Relationships and Divergence Timing of *Crocodylus* Based on Morphology and the Fossil Record. *Copeia*, 2000(3), 657-673.
- 8 Meredith, R.W; Hekkala, E.R.; Amato, G. and Gatesy, J. 2011 A phylogenetic hypothesis for *Crocodylus* (Crocodylia) based on mitochondrial DNA: Evidence for a trans-Atlantic voyage from Africa to the New World. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, v.60(1), 183-191.
- 9 Oaks, J.R. 2011 A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true Crocodiles. *Evolution*, in press.
- 10 Miller, W. E. 1980 The Late Pliocene Las Tunas Local Fauna from southernmost Baja California, Mexico. *J. Paleontol.*, v. 54, 762–805.
- 11 Gasparini, Z. 1996 Biogeographic evolution of the South American crocodylians. *Münchner Geowiss. Abh.*, n. 30, 159–184.
- 12 Rizzotto, G. J.; Quadros, M.L.E.S. & Castro, J. M. R. de. 2007 Geologia. In *Geologia e recursos minerais do Estado de Rondônia: Sistema de Informações Geográficas–SIG* (eds.

Quadros, M.L.E.S. & Rizzotto, G. J.)pp. 12–67. Porto Velho, Brasil: CPRM – Serviço Geológico do Brasil.

13 Rizzotto, G. J. & Oliveira, J. G. F. de. 2005 Projeto Rio Madeira—levantamento de informações para subsidiar o estudo de viabilidade do aproveitamento hidrelétrico (AHE) do Rio Madeira. **Relatório Final**. Porto Velho: CPRM–Serviço Geológico do Brasil.

14 Holanda, E.C.; Ferigolo, J. & Ribeiro, A.M. 2011 New *Tapirus* species (Mammalia: Perissodactyla: Tapiridae) from the upper Pleistocene of Amazonia, Brazil. *Journal of Mammalogy*, **92** (1), 111 – 120.

15 Goloboff, P.A.; Farris, J.S. & Nixon, K.C. 2008 TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, v. **24**, 774–786.

16 Mook, C.C. 1959 A new Pleistocene crocodylian from Guatemala. *Ibid.* **1975**, 1–6

17 Varona, L.S. 1984 Los crocodrilos fosiles de Cuba (Reptilia: Crocodylidae). *Caribb. J. Sci.* **20**, 13–18.

18 Morgan, G. S.; Richard, F. & Crombie, R.I. 1993 The Cuban crocodile, *Crocodylus rhombifer*, from Late Quaternary fossil deposits on Grand Cayman. *Caribb. J. Sci.*, **29**, 153–156.

19 Cisneros, J. C. 2005 New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8** (3), 239–255.

20 Varona, L. S. 1966 Notas sobre los crocodilidos de Cuba y descripción de una nueva especie del Pleistoceno. *Poeyana* (ser. A) **16**, 1–34.

21 Borobia, M.; Siciliano, S; Lodi, L. & Hoek, W. 1991 Distribution of the South American dolphin *Sotalia fluviatilis*. *Canadian Journal of Zoology*, **69**, 1024–1039.

- 22 Cunha, H.A.; Silva, V.M.F. da; Lailson-Brito Jr., L; Santos, M.C.O.; Flores, P.A.C.; Martin, A.R.; Azevedo, A.F.; Fragoso, A.B.L.; Zanelatto, R.C. . Solé-Cava, A.R. 2005 Riverine and marine ecotypes of *Sotalia* dolphins are different species. *Marine Biology*, v. **148**, 449–457.
- 23 Caballero, S.; Trujillo, F.; Vianna, J.A.; Barrios-Garrido, H.; Montiel, M.G.; Beltrán-Pedrerros, S.; Marmontel, M.; Santos, M.C.; Rossi-Santos, M.R.; Santos F.R. & Baker, C.S. 2007 Taxonomic status of the genus *Sotalia*: species level ranking for "tucuxi" (*Sotalia fluviatilis*) and "costero" (*Sotalia guianensis*) dolphins. *Marine Mammal Science*, v. **23**, 358–386.
- 24 Flach, L.; Flach, P.A. & Chiarello, A.G. 2008 Density, abundance and distribution of the Guiana dolphin (*Sotalia guianensis* van Benéden, 1864) in Sepitiba Bay, southeast Brazil. *J Cetacean Res Manage*, v. **10**, 31-36.
- 25 Lundberg, J.G. 1998 The temporal context for diversification of Neotropical Fishes. In: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. (eds. Malabarba, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M., Lucena, C.A.S.), pp. 49–68, Porto Alegre, Brazil: Edipucrs.
- 26 Lundberg, J.G.; Marshall, L.G.; Guerrero, J.; Horton, B.; Malabarba, M.C.S.L. & Wesselingh, F. 1998 The stage for Neotropical fish diversification: A history of tropical South American rivers. In: *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. (eds. Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M., Lucena, C.A.S.), pp. 13–48, Porto Alegre: Edipucrs.
- 27 Albert J.S.; Petry, P. & Reis, R. 2011 Major Biogeographic and Phylogenetic Patterns. In: *Historical Biogeography of neotropical Freshwater fishes*. (eds. Albert; J.S. and Reis, R.) pp. 21 -58, Berkeley : University of California Press.

- 28 Díaz de Gamero, M. L. 1996 The changing course of the Orinoco River during the Neogene: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **n. 123**, 385–402.
- 29 Hoorn, C.; Guerrero, J.; Sarmiento, G.A. & Lorente, M.A. 1995 Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology* **23**, 237–240.
- 30 Lowe-McConnell, R. H. 1964. The fishes of the Rupununi Savanna district of the British Guiana. *Journal of the Linnean Society (Zoology)*, **45**, 103-144.
- 31 Winemiller, K.O. & Willis, S.C. 2011 The Vaupes Arch and Casiquiare Canal: Barriers and Passages. In *Biogeography of neotropical Freshwater fishes Historical* (eds. Albert, J.S. & Reis, R.) Berkeley: University of California Press, pp. 225-242.
- 32 Rice, D. W. 1998 Marine mammals of the world: systematics and distribution. *Society of Marine Mammalogy Special Publication*, **Number 4**. 231.
- 33 Cione, A.L.; Tonni, E.P. & Soibelzon, L. 2009 Did humans cause the late Pleistocene-early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas? In *megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene*.(ed. Haynes, G.), pp. 125 -144, Netherlands: American Springer.
- 34 Cione, A.L.; Tonni, E.P. & Soibelzon, L. 2003 The broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and turtle extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, **vol. 5**, n. 1, 1-19.
- 35 Simberloff, D. 1986 Are we on the verge of a mass extinction in tropical rain forests? In: *Dynamics of extinction* (ed. Elliott, D.K.) pp. 165 – 180, New York: Wiley Interscience.

36 Markwick, P.J. 1998. Fossil crocodylians as indicators of Late Cretaceous and Cenozoic climates: implications for using palaeontological data in reconstructing palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, v. **137**, 205-271.

37 Baez, A. M. & Gasparini, Z. B. 1977 Origen y evolución de los anfibios y reptiles del cenozoico de América del Sur. *Acta Geológica Lilloana*, v. **14**, 149–232.

38 Fortier, D.C.; Vilaboim, L. & Vasconcelos, A. Primeiro registro de Caimaninae para o Quaternário do Estado da Bahia. In: Paleo Minas, 2010, Uberlândia. **Livro de Resumos...** Uberlândia.

Figure Legends

Fig. 1. Map showing the Ribeirão locality (black star) in southwestern Brazilian Amazonia. The South America map depicts the rivers related to the biogeographic hypothesis proposed here. See further details in the text.

Fig. 2. Holotype and unique specimen of *Crocodyluscaiari*. Skull in dorsal, ventral and right lateral views. Abbreviations: **bo**, basioccipital; **bs**, basisphenoid; **ect**, ectopterygoid; **en**, external naris; **eo**, external otic aperture; **eo**, exoccipital; **f**, frontal; **itf**, infratemporal fenestra; **j**, jugal; **lac**, lacrimal; **lsg**, lateral squamosal groove; **m5** and **m14**, 5th and 14th maxillary alveoli; **mx**, maxilla; **oc**, occipital condyle; **orb**, orbit; **pa**, parietal; **pal**, palatine; **pmx**, premaxilla; **po**, postorbital; **prf**, pré-frontal; **pt**, pterygoids; **q**, quadrate; **qj**, quadratojugal; **soc**, supraoccipital; **sof**, suborbital fenestra; **sq**, squamosal; **stf**, supratemporal fenestra.

Fig. 3. Temporally calibrated strict consensus of the most parsimonious trees. Species temporal range from Brochu (2000, 2010). Stratigraphic chart from Ogg et al. (2008).

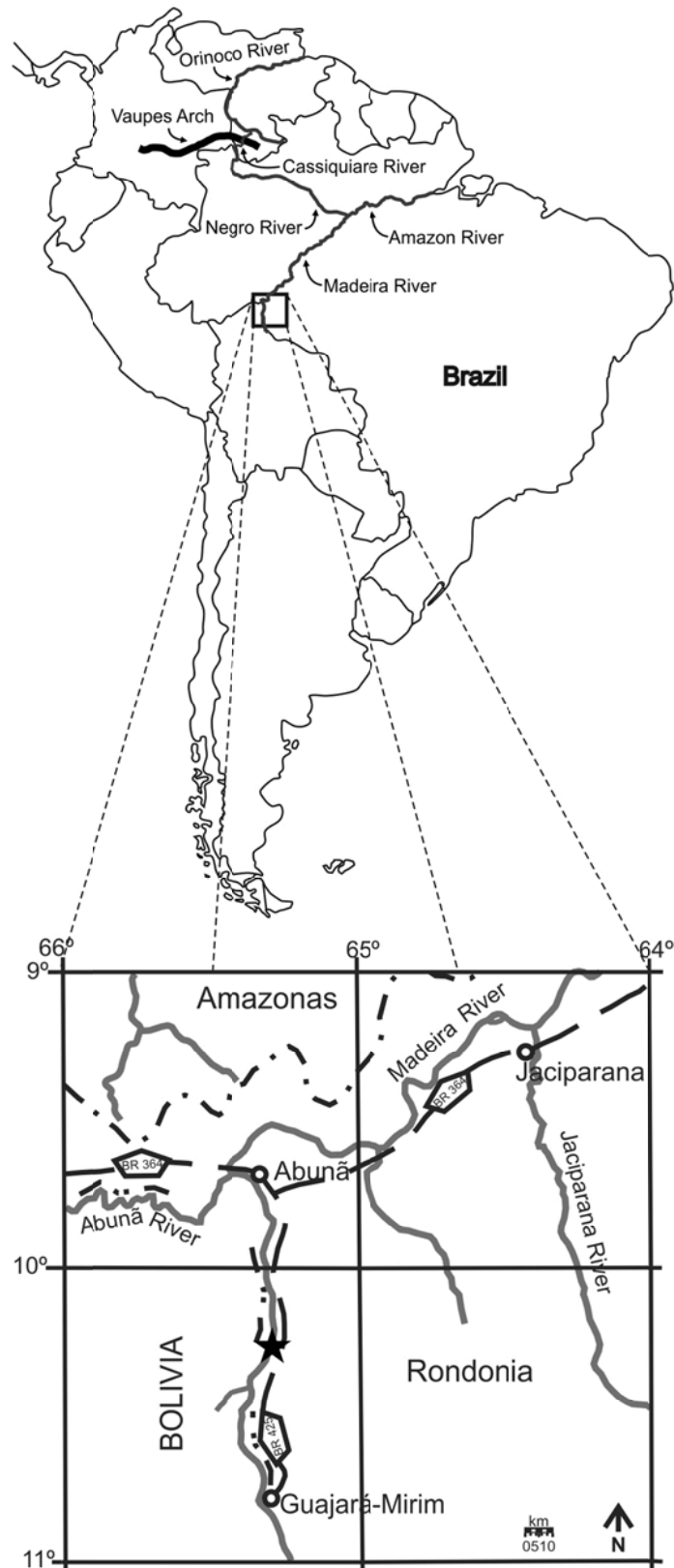


Fig. 1. Map showing the Ribeirão locality (black star) in southwestern Brazilian Amazonia. The South America map depicts the rivers related to the biogeographic hypothesis proposed here. See further details in the text.

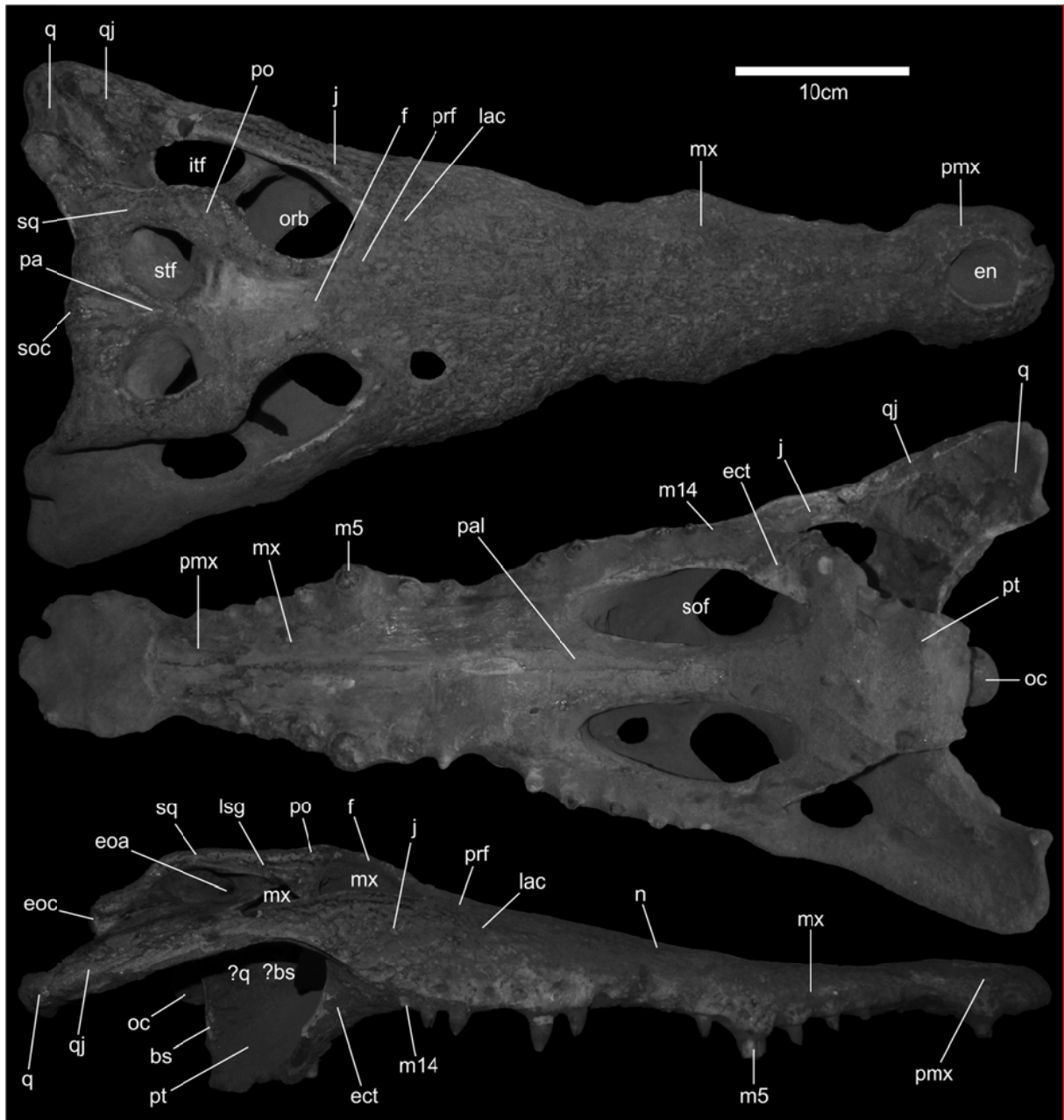


Fig 2. Holotype and unique specimen of *Crocodylus caiari*. Skull in dorsal, ventral and right lateral views. Abbreviations: **bo**, basioccipital; **bs**, basisphenoid; **ect**, ectopterygoid; **en**, external naris; **eo**a, external otic aperture; **eoc**, exoccipital; **f**, frontal; **itf**, infratemporal fenestra; **j**, jugal; **lac**, lacrimal; **lsg**, lateral squamosal groove; **m5** and **m14**, 5th and 14th maxillary alveoli; **mx**, maxilla; **oc**, occipital condyle; **orb**, orbit; **pa**, parietal; **pal**, palatine; **pmx**, premaxilla; **po**, postorbital; **prf**, pré-frontal; **pt**, pterygoids; **q**, quadrate; **qj**, quadratojugal; **soc**, supraoccipital; **sof**, suborbital fenestra; **sq**, squamosal; **stf**, supratempora fenestra.

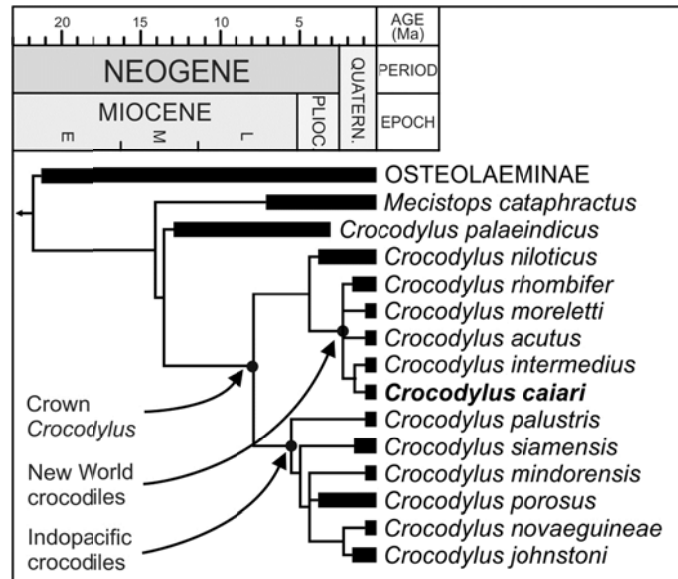


Fig. 3. Temporally calibrated strict consensus of the most parsimonious trees. Species temporal range from Brochu (2000, 2010). Stratigraphic chart from Ogg et al. (2008).

C. porosus: FMNH 22026, FMNH 14033, FMNH 21907, FMNH 3219, FMNH 13827, FMNH 63744, FMNH 15231, FMNH 208935, FMNH 14034, FMNH 28466, FMNH 28469, FMNH 15229, FMNH 14071, FMNH 52754, UF71779, UF 134586, USNM 66732;

C. mindorensis: FMNH 19891 (paratype), FMNH 21904, FMNH 52752, FMNH 52753, USNM 252699, USNM 252670, USNM 252669;

C. johnstoni: UF 4310, FMNH 223669, FMNH 18301;

C. novaeguineae: FMNH 13092 (holotype), FMNH 14043, FMNH 14040, FMNH 14041, FMNH 14053, UF 71780, UF 145927, UF 149214, USNM 211292;

C. niloticus: UF 54812, UF 55787, UF 154251, FMNH 19319, FMNH 17157, FMNH 217153; *C. moreletii*: FMNH 1388, FMNH 1453, FMNH 4434, FMNH 4438, FMNH 39210, FMNH 4430, UF 29160, UF 54813, ZSM 3038/0;

C. rhombifer: UF 45189, UF 65800 (subfossil from Grand Cayman Island), AMNH 6178, AMNH 6179, AMNH 6181, AMNH 6183 (all AMNH specimens from the Pleistocene of Cuba);

C. acutus: UF 66034, UF 43882, UF 43887, UF 43880, UF 49953, UF 56429, UF 56580, UF 115642, FMNH 213394, FMNH 213395, FMNH 213393, FMNH 190750, FMNH 22030, FMNH 22028, FMNH 213393;

C. intermedius: FMNH 75661, FMNH 75659, FMNH 75657, FMNH 75662, FMNH 75660, FMNH 75663.

Supplemental References

Brochu, C.A. 2010 A new alligatorid from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming and the origin of caimans. *J. Vert. Paleontol.* 30, 1109–1126.

A new specimen of *Caiman brevirostris* Souza-Filho, 1987 and its phylogenetic relationships

DANIEL FORTIER^{1,2,*}, JONAS P. DE SOUZA-FILHO³, EDSON GUILHERME³,
ANDRÉA MACIENTE³ and CESAR L. SCHULTZ¹

¹Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGeo, UFRGS, Cx.P. 15001, 91501-970,
Porto Alegre, RS, Brazil, fortier@crocodylia.net.

²IGC, UFMG, Av. Antônio Carlos, 6627, 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brazil.

³Universidade Federal do Acre, Laboratório de Paleontologia, BR 364, Km. 4, Rio Branco
69.915-900 Acre, Brazil.

* Corresponding author

RH: FORTIER ET AL – NEW SPECIMEN OF *CAIMAN BREVIROSTRIS*

ABSTRACT - *Caiman brevirostris* was described based on a rostrum fragment and a right mandibular ramus, but those remains were never figured. Here we present for the first time the holotype of this species, and a new specimen, from the Middle Miocene of southwestern Brazilian Amazonia. The diagnosis was expanded, and a phylogenetic analysis was conducted. As results, *Caiman brevirostris* was recovered as jacarean, confirming its generic attribution. Also, it shows close relationships with *Caiman latirostris* and *Melanosuchus*. The oldest fossil *Caiman* is from the Oligocene of the southeastern Brazil, but the remains are regarded as *nomen dubium*. The oldest confirmed record is from the Middle Miocene of Colombia, and may represent the initial radiation of the genus.

KEY-WORDS: *Caiman brevirostris*, Fossil, Amazonia, Late Miocene, Phylogeny.

INTRODUCTION

The fossil record of the *Caiman* genus stands back to the Middle Miocene from Colombia and Venezuela (Langston, 1965; Salas-Gismondi et al., 2007). However, putative fossil species, like the Late Miocene *Caiman brevirostris* Souza-Filho, 1987 and the Late Oligocene *Caiman tremembensis* Chiappe, 1988, have not been included in a phylogenetic analysis to confirm their taxonomic status. The latter may not represent a valid *Caiman* species, since the group is regarded, based on molecular data, to have origin during the Lower-Middle Miocene (Oaks, 2011).

Caiman brevirostris, from the Upper Miocene Solimões Formation (Acre State, southwestern Amazonia, Brazil), was described by Souza-Filho (1987) based on an incomplete rostrum and right mandibular ramus. The author briefly presented the species, but the holotype was never figured, and only a drawing of the rostrum was provided. Later, Aguilera (2004), Sánchez-Villagra and Aguilera (2006), and Riff et al. (2010) presented putative specimens of *Caiman brevirostris* from the Upper Miocene Urumaco Formation (Falcón State, Venezuela), but no further comments were made. These specimens require proper description and publication to clarify their taxonomic attribution.

In this work we figure for the first time the holotype of *Caiman brevirostris*, both the fragmentary rostrum and right mandibular ramus, and describe a new specimen of assigned to this species, from the Solimões Formation in the Amazonas State (Brazil). Also, a comprehensive phylogenetic analysis was performed to check the generic attribution for this taxon.

GEOLOGICAL SETTINGS

The Solimões Formation outcrops in the southwestern Amazonia, including Acre and Amazonas States (Brazil), and surrounding areas in Peru and Bolivia. The unit is exposed mainly in road cuts and in banks and channels of the main rivers (Cozzuol, 2006). Several outcrops have been recorded in this unit, in which, although having sedimentological and paleontological similitudes, they reveal differences in the depositional environment and probably in age (Negri, 2004; Cozzuol, 2006). The depositional environment in which the sediments of the Solimões Formation were deposited are interpreted as a extensive and shallow lacustrine system (Wesselingh, et al. 2002) or a complex system of megafans (Latrubesse et al., 1997), or even a combination of both (Hoorn 1994a, 1994b), with possible salt-water interference (Hoorn, 1993; Hovikoski et al., 2005).

The Solimões Formation has one of the best Miocene fossil record in South America, in which at least seventy-one amniote taxa have been recorded. Of these, crocodiles and rodents are the most divers, followed by Xenarthra and Notoungulata (Cozzuol, 2006). Traditionally, it has been assigned to the Late Miocene – Plionece (Latrubesse et al., 1997; Negri and Ferigolo, 1999). However, recent geological, sedimentological and palynological evidence (summarized in Cozzuol, 2006), confirm a Late Miocene age for the Solimões Formation, corresponding to the Huayquerian South American Lang Mammal Age (SALMA).

The specimen of *Caiman brevirostris* presented herein was collected in the Talismã Locality (08°48'22''S, 68°48'12''W), on the right hand bank upstream of the Purus River, Amazonas State (Brazil), between the mouth of the Iaco River and the municipality of Manuel Urbabano (Fig. 1). The section is dominated by fine grain sediments, mainly silt and clay, with gypsum and calcite veins in the lower part, and manganese stains in the upper part, and

the deposits are characterized by massive bedding with no evident lamination (Cozzuol, 2006). Fossil remains from this locality include mainly mammals, like giant ground sloths, rodents (Neoepiblemidae) and pampatherids. Non-mammals are represented by *Chelus* sp., *Paradracena* sp., and also fragments attributable to the lungfish *Lepidosiren* (Negri, 2004; Cozzuol, 2006; Hsiou et al., 2009). The fossil presented herein is the first crocodylian found in the Talismã locality.

MATERIALS AND METHODS

The specimen reported here was collected in 2003 by a joint team from the Universidade Federal do Acre (UFAC) and Universidade Federal de Rondônia (UNIR). The specimen, complete skull with associated postcranium, was exposed with brushes or small excavation tools. Unfortunately, the skull was completely fragmented in more than twenty pieces during digging out. Due to this, the collectors gave the nickname *Farofa* to this specimen, which is the name of a popular Brazilian dish made of toasted manioc flour mixture. Only a field picture recorded its original size and shape (Fig. 2).

Fragments were cleaned in the laboratory, reconstructed if damaged, stabilized, but the complete skull could not be reconstructed, since part of it pulverized. The postcranium is in exhibition at the Museu de Paleontologia (UFAC) and could not be prepared yet. The specimen reported here is housed at the Universidade Federal do Acre (UFAC) in Porto Velho (Acre State, Brazil).

Lists of museum abbreviations and specimens used for comparison in this study are presented in Appendix 1. Anatomical abbreviations follows Brochu (1999; 2007), and phylogenetic methods accordingly to Pol et al. (2009). Both holotype and new specimen of

Caiman brevirostris are figure, but only the latter is described here. Description of the holotype was provided by Souza-Filho (1986; 1987).

Anatomical abbreviations: **an**, angular; **art**, articular; **bo**, basioccipital; **bs**, basisphenoid; **d**, dentary; **d1**, **d4** and **d12**, 1st, 4th or 12th dentary alveolus; **en**, external naris; **eoc**, exoccipital; **f**, frontal; **fae**, foramen aereum; **fm**, foramen magnum; **ic**, internal choana; **if**, incisive foramen; **j**, jugal; **lac**, lacrimal; **lcf**, lateral carotid foramen; **leu**, lateral Eustachian foramen; **lhc**, lateral quadrate hemicondyle; **lsg**, lateral squamosal groove; **mea**, anterior medial eustachian foramen; **mep**, posterior medial eustachian foramen; **mx**, maxila; **n**, nasals; **oc**, occipital condyle; **orb**, orbit; **p.eoc**, descending processo of the exoccipital; **pa**, parietal; **pal**, palatine; **pmx**, premaxilla; **po**, postorbital; **prf**, prefrontal; **pt**, pterygoids; **s.ect**, suture for ectopterygoid; **s.eoc**, suture for exoccipital; **s.pal**, suture for palatine; **s.qj**, suture for quadratojugal; **s.sq**, suture for squamosal; **san**, surangular; **sp**, splenial; **sq**, squamosal; **stf**, supratemporal fenestra; **vf**, vascular foramen; **XII**, exit foramen for 12th cranial nerve.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

CROCODYLIA Gmelin 1789, *sensu* Benton and Clark 1988

ALLIGATORIDAE Cuvier, 1807

CAIMANINAE Brochu, 1999

Caiman, Spix 1825

Caiman brevirostris Souza-Filho, 1987

(Figs. 3-5)

Holotype. An incomplete rostrum with associated right mandibular ramus, UFAC 196.

Referred material. Fragmented skull and postcranium, UFAC 5388.

Locality and Age. Middle Miocene, Solimões Formation, Brazil. The species is known in two sites, the Talismã locality (UFAC 5388; Amazonas State), near the municipality Manuel Urbano, and Lula locality, near the municipality of Sena Madureira (UFAC 196, holotype; Acre State).

Revised diagnosis. A caiman with the following combination of features: broad and short skull; relatively enlarged external naris; long dorsal premaxillary process, extending beyond third maxillary alveolus; short lacrimal, not extending between prefrontals; posterior process of lacrimal projecting between maxilla and nasal; no postero-medial process of maxilla within lacrimal; straight anterior contact between lacrimal and maxilla; lacrimal rectangular-shaped; prefrontals triangular-shaped with an linear suture with the nasal; long anterior process of frontal, separating the prefrontals and contacting the nasal anteriorly; interorbital ridges and rostral canthi well developed; squamosal bears a long, slender posterolateral process lying above the quadrate ramus and bound posteriorly by the exoccipital; in ventral view, maxillae bear an anterior process projecting between premaxillae; long anterior process of palatines beyond anterior end of suborbital fenestra, extending to the level of the fourth maxillary alveolus; pterygoids short and narrow; deep frontal and prefrontals in lateral view; long mandibular symphysis, extending to the level of the fifth dentary alveolus late in ontogeny; largest dentary alveolus is the 14th; anterior process of splenial is dorsal to the Meckelian groove, and extends closely to the mandibular symphysis; posterior process of the splenial medially expanded and in broad contact with the tooth-row; splenial visible in lateral view; crown of the posterior maxillary and dentary teeth low and highly blunt, and sub-circular in cross-section.

Remarks. The new specimen (UFAC 5388) has closed vertebrae neurocentral sutures, developed ornamentation, supratemporal fenestra overhung by the skull roof elements, and a linear dentary tooth-row. Comparing with different ontogenetic stages in recent caimans, and information from literature (Mook, 1921; Kälin, 1933; Iordansky, 1983; Brochu, 1996), those features suggest that this specimen represents at least a young-adult individual. Based on Fig. 2, we calculated the skull total length varying from 20 to 22cm.

DESCRIPTION

The preserved bones show a high degree of ornamentation, specially the jugal, frontal, squamosal, parietal and postorbital. The skull is low, wide and relatively short. The skull roof is planar, with no upturnings of dorsal projections.

The circular external naris opens dorsally and it is greatly enlarged when compared to the holotype. It is surrounded by the premaxilla, except the posterior border, in which the nasals enter the dorsal narial rim. Based on the interpretation shown in Fig. 2 is correct, the narial chamber is shallow and the incisive foramen is large and heart-shaped. The orbit is sub-circular and large, even for a caiman. The supratemporal fenestra, as shown by its edges in the parietal and squamosal, is sub-circular in shape, and it is overhung by the skull roof bones. The internal choana is completely surrounded by the pterygoids and does not show traces of an everted margin. The Pterygoids show evidence of a discrete midline septum. The foramen magnum is not circular, but it could be a taphonomic artifact. It is surrounded dorsally and laterally by the exoccipitals and ventrally by the basioccipital. At least one foramen for cranial nerve XII perforates the lateral wall of the foramen magnum. The vagus foramen was preserved, lying within the exoccipital on the occipital surface. The median eustachian

opening lies at the ventralmost point of the basioccipital-basisphenoid suture, and both anterior and posterior opening are present, close to each other. The lateral eustachian openings lie laterodorsally to the median one.

The premaxilla is smooth laterally to the external naris. The posterior process of the premaxilla, on the dorsal surface, extends beyond the level the third maxillary alveolus. The premaxillae approach each other very closely behind the naris, being slightly separated by the nasals. The ventral surface is highly abraded, and nothing can be said about the premaxilla-maxilla suture, but close to their contact there is a pit for the occlusion of the reception of the fourth dentary fang. The premaxilla bears five circular alveoli. The fourth is the largest and the first the smallest. There is a modest diastema separating the third and fourth alveoli. A large occlusal pit lies posteromedial to the first two alveoli.

The maxillae are highly fragmented, and only part of the right one shows visible features. The maxilla is deeply sutured to the premaxilla and the nasal. Only the first two and the last two alveoli are preserved. The last two teeth, visible in a fragment attached to the ventral side of the right jugal, have a low crown and are highly blunt.

The nasal is short and wide. It slightly contacts the posterior margin of the external naris, separating the premaxilla posteriorly. Behind the naris, the lateral margins of the nasals are generally linear and parallel with each other. The nasals are deeply fused to each other.

The jugal has a broad anterior ramus that contacts the maxilla. The ventral part of both jugals are eroded, thus the siphonial opening and the suture to the ectopterygoid are not visible. The jugal becomes dorsoventrally thin posteriorly, but still forming a flattened surface. The contact with the quadratojugal and the lacrimal are not preserved, as well as those elements. In the ventral part of the right jugal, the posteriormost part of the right maxilla is attached to it, showing the last two maxillary teeth.

Only small parts of the prefrontals are preserved, between the orbits. They do not contact each other in the midline, and their surface is slightly lower than the frontal. There is a small trace of the beginning of the rostral canthi. The frontal is flat and does not show the deep surface as shown in the holotype. The lateral margin of the frontal is slightly upturned. Its ventral surface bears a shallow anteroposterior trough for the olfactory tract.

The postorbital has a flat ornamented surface. There is no anterolateral process. The lateral margin is rounded, while the anterolateral is slightly concave. The element is short, as suggested by its contacts with the squamosal and the frontal. A large vascular foramen pierces the postorbital on its lateral surface, dorsal to where should be the postorbital descending process.

The parietal is represented only by its posterior part. The frontoparietal suture is concavoconvex, and entirely on skull roof. The medial depression, commonly seen on recent caimans, is not preserved. The anteromedial rim of the right supratemporal fenestra is preserved, suggesting that the fenestra is overhung by the parietal, as well as by the squamosal. Since the parietal posterior part is not preserved, nothing can be said about the supraoccipital participation on skull roof.

The squamosal forms the posterolateral corner of the supratemporal fenestra. Its contact to the postorbital is not preserved dorsally, but it is laterally, passing below the postorbital. It bears a long, slender posterolateral process lying above the quadrate ramus and bound posteriorly by the exoccipital. The squamosal extends posterolaterally against the paroccipital process of the exoccipital, as shown by sutural surface on the right quadrate, in which the descending lamina is limited to the anterior surface of the process. In lateral view, the squamosal bears a lateral groove for the external ear valve musculature, with parallel dorsal and ventral rims.

A fragmentary right quadrate was preserved. It is ventrally eroded, but the dorsal surface shows the sutural surface to the exoccipital, squamosal and quadratojugal. The lateral hemicondyle is preserved, also the foramen aereum, near where should be the expanded medial hemicondyle.

The anterior part of the pterygoids is preserved. It is a short and narrow element, as suggested by the sutural surfaces to the ectopterygoid and palatine, which are separated by the pterygoids. The anterior rim of the internal choana is preserved, and its W-shaped condition suggests the presence of discrete midline septum.

The exoccipitals meet at the midline dorsal to the foramen magnum. At least one small opening for cranial nerve XII perforate the lateral wall of the foramen magnum. The lateral carotid foramen is ventral to the cranial nerve XII perforation, and dorsal to the slender ventral process of the exoccipital, which lies lateral to the basioccipital. The paraoccipital process is not preserved, but its extent can be determined by the long sutural surface on the right quadrate, almost reaching the foramen aereum.

Only part of the basisphenoid is preserved, the thin sheet ventral to the basioccipital tubera. The medial and lateral eustachian openings lie at the basioccipital-basisphenoid suture. Both anterior and posterior rami of the medial eustachian opening are present, close together.

The basioccipital forms the hemispherical occipital condyle and the floor of the foramen magnum. There is a dorsoventrally elongate sagittal and lateral crests ventral to the occipital condyle. The lateral crest is sutured to the elongate ventral process of the exoccipital. The basioccipital borders the median and lateral eustachian openings posteriorly.

The anterior part of both mandibular rami are preserved, but only the right one is figured here, once it is better preserved. The broad dentary is low anteriorly and high posteriorly. Comparing to the holotype, we calculate a total of 15 alveoli for each rami, the same number in the former. The largest is the fourth, which is not confluent with the third. 13

alveoli are preserved in the left dentary, and 12 in the right one. The dentary tooth-row in the holotype is complete. It shows that the largest alveolus behind the fourth is the 14th. Alveoli are circular, and the teeth are not mediolaterally compressed. The posterior teeth are slightly oval, bear a low crown and are highly blunt, as the posterior ones from the maxilla.

In the new specimen, the posterior part of the mandibular symphysis is broken. Only the dentary may be sutured together forming the mandibular symphysis, but the splenial approaches it very closely. The symphysis may extend to the level of the fifth dentary tooth. The dentary is wide until the end of the symphysis, when it gets narrower. At the level of the 10th alveolus, the dentary corresponds to half of the mandibular breadth. The dentary tooth-row forms two straight lines, between the 1st and 4th alveoli, and between the 4th and 15th alveoli, forming an angle equal to 135 degrees.

The splenial is a broad and flat element, being visible in dorsal, ventral, lateral and medial views. Anteriorly, it bears a process that passes dorsal to the Meckelian groove. This process approaches very close to the dentary symphysis. Posteriorly, it gets broader and higher. At the level of the 10th dentary alveolus, the splenial corresponds to half of the mandibular breadth. The splenial abuts the dentary tooth-row at the level of the 12th alveolus. In lateral view, there is no anterior perforation for mandibular ramus of cranial nerve V, only a singular perforation posteriorly.

Only a small part of the surangular is preserved, fused to the fragmentary articular. The surangular continues to the dorsal tip of the lateral wall of the glenoid fossa. The lingual foramen for articular artery and alveolar nerve perforates the surangular entirely, close to, but not in, the surangular-angular suture. The surangular-articular suture is oriented anteroposteriorly, not entering the glenoid fossa.

The preserved articular lacks the retroarticular process. The articular bears a deep glenoid fossa, bordered laterally by the surangular. The lateral glenoid hemifossa is larger

than the medial one, but the medial hemifossa is slightly deeper, suggesting a ventrally reflected medial hemicondyle. The posterior wall of the glenoid fossa extends dorsally to form a short wall separating the fossa from the retroarticular process. Anterior to the glenoid fossa, the articular bears an anteroventral triangular process, which has a lateral sutural surface for the surangular. A lamina of the articular passes anteriorly ventral to the lingual foramen.

COMPARISONS

Most of the characters found in *Caiman brevirostris* are constant among caimaninae, and especially among jacareans, but some are quite intriguing and different, especially those related to the species diagnosis. Comparisons were made to all caimaninae species (Appendix 1), but here will be discussed mainly specific comparisons with jacarean species.

Caiman brevirostris has the shortest skull among caimanines, and is one of the broadest, even when compared to *Caiman latirostris* or *Melanosuchus niger*. The shortened skull result in some osteological features, especially the short bone elements of the rostrum, the short and wide splenia, and the reduction in number of dentary alveoli, when compared to others caimanines.

The external naris in the new specimen of *Caiman brevirostris* is greatly enlarged for a caiman, even for the species, since the holotype has relatively enlarged external naris, similar to the condition in *Caiman lutescens* from the Miocene of Argentina and Colombia (Rovereto, 1912; Langston, 1965). The incisive foramen is also enlarged, suggesting a sub-adult individual. The heart-shaped condition occurs in others caimans, like *Caiman latirostris* and *Caiman yacare*. The orbits in the new specimen would suggest a juvenile specimen, but

the holotype also has large orbits. The same is observed in *Melanosuchus niger*, which has proportionally large orbits.

Caiman brevirostris possesses blunt and low posterior teeth, much more expressive than in *Caiman latirostris* or *Melanosuchus niger*. It resembles the condition found in the enigmatic alligatorid *Balanerodus logimus*, from the Miocene of Colombia and Peru (Langston, 1965; Salas-Gismondi et al., 2007). This similarity is interesting, since the most complete *Balanerodus* specimen is a fragment of a right maxilla containing two teeth (Langston and Gasparini, 1997).

The long posterior process of the premaxilla is unique for this species, considering the condition found among caimanines. Even those with a longer snout, like *Caiman crocodilus apaporiensis* and *Caiman yacare*, have a short premaxilla posterior process. In fact, the premaxilla – and all other bones in the snout – is comparatively short in comparison to other caimanines, but this process stands beyond the level of third maxillary alveolus probably related the brevirostral condition.

The participation of the nasals in the posterior rim of the external naris varies among caimanines. For example, *Caiman yacare* has the external naris completely surrounded by the premaxilla, but this condition varies intraspecifically. *Melanosuchus niger* has a slightly nasal participation in the external naris, in *Caiman latirostris* the nasals forms the greater part of the external naris posterior rim. The holotype and the new specimen of *Caiman brevirostris* have one a small participation of the nasals in the external naris.

The prefrontals are fragmented in the new specimen, but the holotype shows that they do not meet at the midline. They are separated by the frontals only, once the nasals do not project between them. The rostral canthi is developdes (holotype), not as much as in *Caiman latirostris* and *Melanosuchus niger*, but in a higher degree as in *Caiman crocodilys* and *Caiman yacare*.

The nasal projects an anterior process between the maxilla and the nasal. In fact, a similar condition occurs in other caimans, but instead of a projected lacrimal, the maxilla send a slender posteromedial process within the lacrimal. Also, the lacrimal in *Caiman brevirostris* is rectangular-shaped, very similar to the condition of *Caiman latirostris*, but different from the complex N-shaped lacrimal in *Melanosuchus niger* or *Caiman yacare*.

The contact between the frontal and the nasal, when occurs, is placed behind the anterior tip of the prefrontals (e.g., *Melanosuchus niger*, *Caiman crocodilus*). In *Caiman brevirostris* the frontal projects a thin process between the prefrontals, beyond their anterior tip. As in other features for this species, it seems to be related to the shortened skull.

The frontoparietal suture is concaveconvex in *Caiman brevirostris*, as in the majority of caimanines, but differs from the condition found in the clade formed by *Caiman latirostris* and *Melanosuchus niger*, in which the suture is linear.

The squamosal in the new specimen processes a posterolateral process, similar to other jacareans, but more developed. It resembles the condition in *Caiman latirostris* or *Caiman yacare*.

The pterygoid in *Caiman brevirostris* is quite different. In caimaninaes, it is broader than long. But in the former, the pterygoid is narrow, as much as long. This suggests a stronger participation of the ectopterygoids in the pterygoid wings, or narrow pterygoid wings.

The exoccipitals send a slender process lateral to the basioccipital tubera. This feature is diagnostic for caimaninaes. The suture for the exoccipital on the quadrate surface depicts a long paraoccipital process, when compared to other caimaninaes.

The anterior and posterior rami of the medial eustachian opening are close to each other in the new specimen, as occurs in *Caiman latirostris*. Other caimanines, like

Paleosuchus trigonatus and *Melanosuchus niger*, both branches are easily visible in ventral view.

Most differences between *Caiman brevirostris* and other caimans lie in the mandible. As for the skull elements, the dentary is short and wide. The dentary symphysis is broken posteriorly, but it probably reached the level of the fifth dentary alveolus, as in many caimans, in which the symphysis varies from the fourth alveolus to the fifth.

The splenial in *Caiman brevirostris* is different from any other caimanine species. It is robust, and can be seen even in the ventral view, which does not occur in other species. Also, the anterior process, dorsal to the Meckelian groove (a caimaninae sinapomorphy), approaches the dentary symphysis, but does not participate on it, while in other caimans it ends one or two alveoli behind the symphysis. Posteriorly, it contributes to half of the mandible breadth, forming a wide floor in with the posterior maxillary teeth occludes. This resembles *Caiman latirostris*, but in the latter is not as developed, and highly differs from the narrow-snouted caimans (e.g., *Paleosuchus* and *Caiman crocodilus*), which have a narrow posterior process of the splenial. The wide posterior part of the splenial in *Caiman brevirostris* could be related to high usage of the posterior teeth.

Caiman brevirostris possesses 15 alveoli. This is the lesser number among caimaninae, which varies from a minimum of 17 (in *Caiman latirostris*) to a maximum of 22 in *Paleosuchus*. As for many other features in *Caiman brevirostris*, this is probably related with the shortened skull. Other interesting feature in the dentary tooth-row is the largest alveolus behind the fourth. In caimanines, it is usually the 12th, but in *Caiman brevirostris* is the 14th, as seen in the holotype. The largest is a blunt and low tooth, and its development could be related to the high usage of the posterior teeth, for a still unknown reason.

PHYLOGENETIC ANALYSIS

Methods. A comprehensive phylogenetic analysis was performed to test the relationships of *Caiman brevirostris* within Caimaninae, and to confirm its generic placement. A total of 123 characters were used, based on Brochu (2010) character list (see Appendix 2 for further information). Three successive outgroups were used: the basal alligatoroid *Leidyosuchus Canadensis*, and two basal globidontan, *Diplocynodon hantoniensis* and *Brachychampsa montana*. The ingroup consists of 25 taxa, including 9 alligatorines and all caimaninanes that have already been included in previous phylogenetic analysis, except for *Eocaiman palaeocenicus* (see Appendix 1 and 2). All taxa in this analysis were coded based on direct observation of type and referred specimens, except for *Purussaurus mirandai*, which have been coded from Aguilera et al. (2006). We follow Brochu (1999) for the taxonomic validity of *Caiman lutescens* from Middle Miocene Honda Group (La Venta Fauna, Colombia). The putative caimans *Caiman tremembensis* and an unnamed caiman from Solimões Formation (Souza-Filho and Bocquentin, 1991) were not included.

A total of 28 taxa and 123 characters (see Appendix 2) were analyzed. Multistate characters were left unordered and all characters had equal weight. The analysis was conducted using TNT, version 1.1 (Goloboff et al., 2008). Considering the low number of taxa, an exhaustive branch-and-bound search strategy was conducted performing the “implicit enumeration” option, to recover the most parsimonious trees. Consensus trees were calculated if more than one MPT were recovered, using Strict and Adams algorithms. Considering the lack of resolution for the phylogenetic relationships of *Necrosuchus ionensis*, as stated by Brochu (2010), we calculated two strict consensuses, one excluding and the other including this species.

Results. The analysis recovered 9 equally optimal trees (length = 186, consistency index = 0.64, retention index = 0.80) if *Necrosuchus ionensis* is included, and only one if it is not. The results (Fig. 6) are consistent with previous analyses using this matrix (e.g., Brochu 2010).

The consensus tree (Fig. 6, A) depicts a monophyletic Jacarea, as in previous analysis (e.g., Brochu 1997; 1999; 2010). In fact, is the only clade that is not affected by the unresolved phylogenetic position of *Necrosuchus ionensis* (Fig. 6, C). The latter, in this analysis, has been recovered in several different positions, like the sister taxon of Nettosuchidae, and even the sister taxon of the crown Caimaninae. Anyway, it is related to pre-Miocene clades. The Adams consensus (Fig 6, B) puts it in its more inclusive position, depicting its close relationship to the crown caimans, but not to the jacareans (*Caiman* + *Melanosuchus*).

Caiman brevirostris was recovered nested within Jacarea, confirming its generic attribution. *C. brevirostris* is placed as the sister taxa of a clade formed by the recent species *C. latirostris* and *Melanosuchus niger*, and related forms, including *C. lutescens* (Middle Miocene of Colombia and Late Miocene of Argentina) and *Melanosuchus fisheri* (Late Miocene of Venezuela).

The monophyly of Jacarea is supported by three sinapomorphies: the anterior half of axis neural spine slopes anteriorly (8-1), the articular bears an anterior lamina ventral to the lingual foramen (54-2), and the prefrontal pillar has a large pneumatic recess. Only the second could be coded for *Caiman brevirostris*, the anterior lamina of the articular, ventral to the lingual foramen. Among crocodylians, only the jacareans (crown *Caiman* + *Melanosuchus*) possess this feature (Brochu, 1999; 2000; 2004).

This analysis recovered two autapomorphies for *Caiman brevirostris*: the largest dentary alveolus immediately caudal to fourth is the 14th (37-0) and the presence of a long posterior premaxillary process, extending beyond the third maxillary alveolus (70-1). The

analysis conducted here uses the character list of Brochu (2010), which has only a few characters varying within Caimaninae. An improved character list is needed for recovering actual apomorphies in the phylogenetic analysis.

In caimans, the largest dentary alveolus behind the fourth is the 12th (37-2). Considering the short skull, one could expect a reduction in number of the dentary alveoli, and that the largest alveolus behind the fourth would be any anterior to the 12th, due to alveoli reduction. In fact, *Caiman brevirostris* has less alveolus than the expected for a caiman, but the largest behind the fourth is the 14th. This condition could be related to the highly blunt posterior teeth, as occurs in advanced alligatorines (Brochu, 2004).

The long posterior premaxillary process in *Caiman brevirostris* is, in fact, a result of the short snout. All bones in the snout are highly reduced in length, when compared to other caimans, but the premaxilla is as reduced as the other ones, resulting in a long posterior process. This condition is usually present in longirostrine crocodylians, like gavialoids and tomistomines (Brochu, 2004), and in oreinirostral crocodylians, like mekosuchines (Brochu, 2000).

Caiman brevirostris is the most inclusive taxa in clade formed by it and *C. latirostris*, *C. lutescens*, *Melanosuchus fisheri* and *M. niger*. This clade is supported by the presence of very prominent rostral canthi (75-1). Among crocodylians, this condition is unique to this clade. The rostral canthi was coded for *Purussaurus* (Aguilera et al., 2006), but it seems to be a result of the large narial fossa and the medial depression.

The sister clade to *Caiman brevirostris* is supported by the presence of a linear frontoparietal suture (110-1), whereas the former has the plesiomorphic condition of jacareans, a concavoconvex suture. In fact, this feature varies not only among caimanies. It has evolved convergently several times in the crocodylian history (Brochu, 1999).

Phylogenetic analysis goes beyond character evolution. The Fig. 7 presents a temporally calibrated cladogram of the Caimaninae phylogeny, based on the strict consensus (Fig. 6, A). The available fossil record of Caimaninae shows several ghost-lineages. There is a gap in the fossil record of at least 30 Ma, from the Late Eocene, considering the latest record of the *Eocaiman* genus (Patagônia, Argentina), to the Middle Miocene, when caimanines reappear in the fossil record (Colombian La Venta and Argentinean Mesopotamian). The *Eocaiman* itself has a long ghostp-lineage, from the Middle-Late Paleocene *Eocaiman palaeocenicus* (Bona, 2007) to the Middle Eocene *Eocaiman cavernensis* (Simpson 1933). Pinheiro *et al.* (2010) recorded a new species of *Eocaiman* from the Early Eocene Itaboraí Basin, southeastern Brazil (Gelfo *et al.*, 2009). This material would improve the knowledge of this genus and shorten its ghost-lineage.

The putative caimanine *Caiman tremembensis* Chiappe, 1988, is the only Oligocene record, but it's based on fragmentary remains (see further comments on this taxon). All the recent lineages have a long ghost lineage extending back to the Early Eocene. *Tsoabichi greenriverensis*, from the lower Eocene Green River Formation of Wyoming, was recovered as the sister taxon of *Paleosuchus*. This suggests a ghost lineage from the Early Eocene to at least the Middle Miocene, if the record of a *Paleosuchus* for the Peruvian Middle Miocene Fitzcarrald Arc (Salas-Gismondi *et al.*, 2007) is confirmed. The same occurs to the lineage formed by the Miocene genera *Mourasuchus* and *Purussarus*, closely related to the Early Eocene *Orthogenysuchus olseni*, from the same unit as *Tsoabichi greenriverensis*.

The better resolved clade in the analysis is the Jacarea, which possesses half of the analyzed caimanine species. Molecular data support a Middle Miocene origin for jacareans (Oaks, 2011). This is consistent to the fossil record. The oldest members of this group are from the Middle Miocene (Laventan SALMA) of Colombia and Peru (Langston, 1965; Salas-Gismondi, 2007).

The biogeographic implications of the phylogenetic relationships within Caimaninae are difficult to interpret. The oldest caimanines are from the Paleocene of Patagonia (Argentina), and at least two dispersal events are needed to explain the presence of *Tsoabishi* and *Orthogenysuchus* in North America, both from the same Early Eocene geological unit, but not closely related. As stated by Brochu (2010), improved taxon sampling is needed for a better understanding of Caimaninae Historical Biogeography and Evolution.

COMMENTS ON THE OLIGOCENE AND MIOCENE FOSSIL RECORD OF *CAIMAN*

The oldest putative *Caiman* is from the Late Oligocene Tremembé Formation, southeastern Brazil. The species *Caiman tremembensis* Chiappe, 1988, was described based on a fragmentary left dentary and isolated vertebrae, osteoderms and a humerus fragment. The author did not figure the fossils, only drawings were provided. The dentary fragment shows indubitable Caimaninae features, especially the splenial excluded from the mandibular symphysis and its anterior tip passing dorsal to the Meckelian groove. However, the diagnosis provided in Chiappe (1988) can be referred to almost all known caimanines, except the bizarre *Mourasuchus* and *Purussaurus*. Many of the diagnostic features of *Caiman tremembensis* are present in juvenile specimens of recent *Caiman* and *Melanosuchus*. Therefore, until further materials are found or a better diagnosis and description are presented, we regard *Caiman tremembensis* as *nomen dubium* and suggest its disuse. Furthermore, considering the latest fossil record of *Caiman* dating from the Middle Miocene (Langston 1965), and that origin of the genus cannot be older than this time (Oaks 2011). Even if the species is revalidated, it may belong to a different genus.

The oldest confirmed fossil *Caiman* is from the Middle Miocene Honda Group (Colombia), which is well known for its La Venta Fauna. The fossil from this unit was

identified as *Caiman* cf. *C. lutescens* by Langston (1965), a species originally described by Rovereto (1912) for the Upper Miocene Ituzaingó Formation (Entre Ríos Province, Argentina). The species was later included in phylogenetic analysis (Brochu 1999), confirming its close relationship with *Caiman*. Also, the author refuted the works of Gasparini (1981) and Langston and Gasparini (1997), in which *Caiman lutescens* was considered a synonym of *C. latirostris*. The *Caiman* cf. *C. lutescens* from Colombia represents the initial irradiation of the genus, since the origin of the group is regarded as Middle Miocene, based on molecular data (Oaks, 2011).

Isolated teeth from the Middle Miocene Fitzcarrald Arc (Peru) have been regarded as having *Caiman* affinities. Since they could belong to different groups, we regard that the only locality with confirmed Middle Miocene record of *Caiman* is the Colombian Honda Group (La Venta Fauna; Langston 1965).

Three Late Miocene geological units are famous for their fossil crocodylians: the Ituzaingó (Argentina), Urumaco (Venezuela) and Solimões formations. Fossil *Caiman* have been recovered in all of them.

The locality with the greatest number of *Caiman* species is the Ituzaingó Formation (Entre Ríos province, Argentina). Earlier works recorded many different species of caimans from this locality (e.g., Bravard, 1858; Burmeister, 1885; Ambrosetti, 1887), but most of them, after a review, were regarded as *nomina nuda*, *nomina dubia* or synonyms (Langston, 1965; Gasparini, 1973). There is still a debate whether *Caiman lutescens* Rovereto 1912 is a valid species or not (Gasparini, 1973; Langston and Gasparini, 1997; Brochu, 1999; Piña and Argañaraz 2000). We agree with the propose of Brochu (1999), in which the *Caiman lutescens* from Argentina is a dubious taxon, but the *Caiman* cf. *Caiman lutescens* from Colombia is distinct from *Caiman latirostris*. Also, *Caiman latirostris* and *Caiman yacare* have been reported to this unit (Gasparini and Báez, 1975; Gasparini, 1981; Bona and

Gasparini, 2009). The last species is *Caiman australis* (Bravard 1858). This is a dubious species, based on fragmentary remains, but while it is not reexamined, it is still valid (Gasparini and Báez, 1977; Cione et al., 2000).

Sánchez-Villagra and Aguilera (2006) reported the presence of two species from the Urumaco Formation: *Caiman brevirostris*, based on complete skulls, and *Caiman lutescens*, based on fragmentary rostrum. However, these remains were only reported, and no further details were made. In fact, they could belong to those species, but until a specific study on them is made, their taxonomic status is unconfirmed.

The most abundant locality from South America, where more than ten species have been reported, is the Solimões Formation (Upper Miocene, Brazil). Among *Caiman* species, *Caiman brevirostris* and a unnamed taxon have been reported (Souza-Filho and Bocquentin, 1991). Many fragments from the Solimões formation can be regarded as *Caiman* sp. (personal observation). Fortier et al. (2009) recorded the presence of *Caiman* cf. *Caiman yacare*, but the presence of this taxon in this time is questionable.

Many localities from the Solimões Formation presented *Caiman* remains. The Figure 8 shows the localities in which fossil *Caiman* were found, including the countries cited above, and also the localities from Brazil (Souza-Filho, 1986; 1987; 1998; Cozzuol, 2006).

ACKNOWLEDGMENTS

For access to and assistance with collections, we thank C. Mehling (AMNH), R. Machado (DGM), A. Resetar and K. Lawson (FMNH), J. Cundiff (MCZ), P. Holroyd (UCMP), A. Hasting, K. Krysko and R. Hulbert (UF) and A. Wynn and J. Jacobs (USNM). The Florida Museum of the Natural History, the University of California Museum of Paleontology and the Brazilian agencies CAPES and CNPq funded collections visiting to DF.

REFERENCES

- Aguilera, O. 2004. Tesoros paleontológicos de Venezuela: Urumaco, Patrimonio Natural de la Humanidad. Ed. Arte, Caracas, Venezuela, 150 p.
- Aguilera, O.A., D. Riff, and Bocquentin-Villanueva, J. 2006. A new giant *Purussaurus* (Crocodyliformes, Alligatoridae) from the upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Journal Systematic Palaeontology* 14: 221–232.
- Benton, M. J. and J. M. Clark. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: M. Benton (Ed.) *The Phylogeny and Classification of Tetrapods*, v. 1. Clarendon Press, Oxford. p. 295–338.
- Bona, P. 2007. Una nueva especie de Eocaiman Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana* 44:435-445.
- Brochu, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 49–62.
- Brochu C.A. 1997. A review of “*Leidyosuchus*” (Crocodyliformes, Eusuchia) from the Cretaceous through Eocene of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 679–697.
- Brochu, C. A. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. In: T. Rowe, C.A. Brochu & K. Kishi (Ed.). *Cranial morphology of Alligator mississippiensis and phylogeny of Alligatoroidea*, *Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology* 6: 9-100.
- Brochu, C. A. 2000. Phylogenetic Relationships and Divergence Timing of *Crocodylus* Based on Morphology and the Fossil Record. *Copeia* 2000(3):657-673.

- Brochu, C. A. Alligatorinae phylogeny, the law of the unspecialized, and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. In: Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology 64, 2004. *Journal of Vertebrate Paleontology Supplement Abstracts* v. 24: 41-42.
- Brochu, C. A. 2007. Morphology, relationships and biogeographic significance of an extinct horned crocodile (Crocodylia, Crocodylidae) from the Quaternary of Madagascar. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150: 835–863.
- Brochu, C. A. 2010. A new Alligatorid from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming and the origin of Caimans. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(4):1109–1126.
- Chiappe, L. 1988. Un nuevo Caiman (Crocodylia, Alligatoridae) de la Formación Tremembé (Oligoceno), Estado de São Paulo, Brasil, y su significado paleoclimático. *Paulista-Coutiana* 3:49–66.
- Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. *Journal South America Earth Science* 21:185–203.
- Cuvier, G. L. 1807. Sur les Differentes Especies de Crocodiles Vivans et Sur Leurcaracteres Distinctifs. *Annales du Museum d'Histoire Naturelle* 10: 8-66.
- Gasparini, Z. 1981. Los Crocodylia fosiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18: 177-205.
- Gelfo, J. N., F. J. Goin, M. O. Woodburne, and C. de Muizon, C. 2009. Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. *Palaeontology* 52: 251–269.
- Gmelin, J. F. 1789. Tom. I. Pars III. Pages 1033–1516 in *Caroli a Linné, Systema Naturae* (G. E. Beer, ed). Leipzig, Germany.
- Goloboff, P.A., J.S. Farris, and K.C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* v. 24: 774–786.

- Hoorn, C. 1993. Miocene incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* v. 105: 267–309.
- Hoorn, C. 1994a. Fluvialpalaeoenvironments in the Amazonas Basin (Early Miocene—early Middle Miocene, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* v. 109: 1–54.
- Hoorn, C. 1994b. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon river system (Middle–Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* v. 112: 187–238.
- Hovikoski, J., M. Räsänen, M. Roddaz, S. Brusset, W. Hermoza, L. Pittman, and K. Lertola. 2005. Miocenesemidiurnaltidalrhythmites in Madre de Dios, Peru. *Geology* v. 33: 177–180.
- Hsiou, A. S., and D. C. Fortier. 2007. Primeiro registro de Caiman(Crocodylia, Alligatoridae) para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea* v. 3: 37- 44.
- Iordansky, N. N. 1973. The skull of the Crocodilia; pp. 201 -260 in Gans C. and T. Parsons (eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 4. Academic Press, London.
- Kälin, J. A. 1933. Beiträge zur vergleichenden Osteologie des Crocodilidenschädels. *Zoologisches Jahrbucher* 57: 535–714.
- Langston, W. Jr., Z Gasparini. 1997. Crocodilians, Gryposuchus, and the South Americans gavials; pp.113 -154 in Kay, R.F., R.H. Madden, R.L. Ciffelli, and J.J., Flynn. (eds), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution, Washington DC.
- Langston, W. Jr. 1965. Fossil Crocodilian from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *U Calif. Publ. Geol. Sci.* 52: 1–157.

- Latrubesse, E.M., J. Bocquentin, C.R. Santos, and C.G. Ramonell. 1997. Paleoenvironmental model for the late Cenozoic southwestern Amazonia: paleontology and geology. *Acta Amazonica* 27: 103–118.
- Mook, C. C. 1921. *Allognathosuchus*, a new Genus of Eocene Crocodilians. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 44: 105-110.
- Negri, F. R. 2004. Os Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) do Neógeno, Amazônia Sul-Occidental, Brasil. Tese de Doutorado. Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Brazil. 159 p.
- Negri, F.R., J. Ferigolo. 1999. Anatomia craniana de *Neopiblema ambrosettianus* (Ameghino, 1889) (Rodentia:Caviomorpha:Neopiblemidae) do Mioceno superior–Plioceno do Estado do Acre, Brasil, e revisão das espécies do gênero. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Ciências da Terra* 11: 1–80.
- Oaks, J.R. 2011. A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true Crocodiles. *Evolution*, *in press*.
- Ogg, J.G., G. Ogg, F.M. Gradstein. 2008. *The Concise Geologic Time scale*. Cambridge University Press, 150 p.
- Pinheiro, A.E.P., D.C. Fortier, D. Pol, L.P. Bergqvist. 2010. Mais antigo registro de Caimaninae (Crocodylia, Alligatoridae) para o Paleógeno do Brasil. in *Paleo Minas 2010, Uberlândia. Livro de Resumos...* 2010.
- Pol, D., A.H. Turner, M. Norell. 2009. Morphology of the late Cretaceous crocodylomorph *Shamosuchus djadochtaensis* and a discussion of neosuchian phylogeny as related to the origin of Eusuchia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 324: 1-03.

- Riff, D., P.S.R Romano, G.R. Oliveira, O.A. Aguilera. 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in northern South America. in Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past. pp. 259 -280. Hoorn, C., and E.P. Wesselingh (eds.), Blackwel, Oxford.
- Rovereto, C. 1912. Los crocodilos fósiles en las capas del Paraná. Anales de Museo Nacional de Buenos Aires 22: 339–369.
- Salas-Gismondi, R., P.O. Antoine, P. Baby, S. Brusset, M. Benammi, and N. Espurt. 2007. Middle Miocene crocodiles from the Fitzcarrald Arch, Amazonian Peru. Cuadernos del Museo Geominero 8:355–360.
- Sánchez-Villagra, M.R. 2006. New Vertebrate Finds from the Neogene of Venezuela. Journal of Systematic Palaeontology 4: 211-306.
- Simpson, G.G. 1933. A new crocodile from the Notostylops beds of Patagonia. America Museum Novitates 623: 1–9.
- Souza Filho, J.P., J. Bocquentin-Villanueva. 1991 *Caiman niteroiensis* sp. nov., Alligatoridae (Crocodylia) do Neógeno do Estado do Acre, Brasil. In: *Resumos XII Congresso Brasileiro de Paleontologia, São Paulo*, p. 37.

Souza-Filho, J.P. 1986. *Caiman brevirostris* sp. nov. do Pleistoceno do Acre, Brail. M. S. thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, 96 pp.

Souza-Filho, J.P. 1987. *Caiman brevirostris* sp. nov., um novo Alligatoridae da Formação Solimões (Pleistoceno) do Estado do Acre, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, 1987. Rio de Janeiro, Anais..., SBP, p. 173-180.

Spix, J. B., de 1825. *Animalia nova sivespeciesnovaeLacertarum, quas in itinere per Brasiliamannis MDCCCXVII-MDCCCXX jussuet auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariaeregis. - Monachii*, 2 pp. 1-26, 18 pls.

Wesselingh, F.P., M.E. Räsänen, G. Irion, H.B.Vonhof, R. Kaandorp, W. Renema, L. Romero Pittman, and M. Gingras. 2002. Lake Pebas: a palaeoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. *Cainozoic Research* v.1 1/2: 35-81.

FIGURE CAPTIONS

FIGURE 1. Map of southwestern Brazilian Amazonia, showing the Talismã locality, where it exposes sediments of the Solimões Formation. The asterisk shows the Lula locality, where the holotype of *Caiman brevirostris* was found. Modified from Hsiou et al. (2010).

FIGURE 2. Picture (left) and drawing (right) of *Caiman brevirostris* (UFAC 5388) before digging out, when it was completely crashed.

FIGURE 3. Holotype of *Caiman brevirostris*. Rostrum in dorsal (A), ventral (B) and right lateral (C) views.

FIGURE 4. Holotype of *Caiman brevirostris*. Right mandibular ramus in medial (A), lateral (B) and dorsal (C) views.

FIGURE 5. New specimen of *Caiman brevirostris*. A, left jugal in dorsal view. B, right jugal in dorsal view. C, anterior part of the rostrum in dorsal and ventral views. D, last two maxillary teeth, in occlusal view. E, right quadrate in dorsal view. F, fragment of parietal and frontal. G, basioccipital in ventral and occipital view. H, pterygoid in palatal view. I, frontal and prefrontal in dorsal view. J, right squamosal in dorsal and right lateral views. K, left postorbital in dorsal and left lateral views. L, anterior part of the right mandibular ramus, in lateral, dorsal, medial and ventral views. M, associated articular and surangular, very fragmentary.

FIGURE 6. Phylogenetic relationships of *Caiman brevirostris* supported by analysis in this study. A, strict consensus of 9 optimal trees excluding *Necrosuchus ionensis*; open circles show its alternative positions within the Caimaninae clade. B, Adams consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*. C, strict consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*.

FIGURE 7. Biochronology of Caimaninae, based on the topology of Figure 5-A and recorded temporal range. See text for explanation.

FIGURE 8. Miocene fossil localities with *Caiman* remains. Seven different localities have reported remains attributable to *Caiman*.

APPENDIX 1 – Institutional abbreviations and list of reference specimens

AMNH, American Museum of Natural History, New York. **DGM**, Divisão de Geologia e Mineralogia do Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brazil. **FMNH**, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois. **MCZ**, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts. **UCMP**, University of California Museum of Paleontology, Berkeley, California. **UF**, Florida Museum of Natural History, Gainesville,

Florida. **UFAC**, Universidade Federal do Estado de Acre, Rio Branco, Brasil. **USNM**, United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, DC.

Alligator mcgrewi: FMNH P26242, AMNH 7905, AMNH14777, AMNH 8700, AMNH 17090, AMNH 11725.

Alligator mefferdi: AMNH 7016.

Alligator mississippiensis: UF 33552, UF 37468, UF 37231, UF 35155, UF 38972, UF 42474, UF 35149, UF 67824, UF 35153, UF 35129, UF 50125, UF 39106, UF 35549, UF 43151, UF 37230, UF 40535, UF 39623, UF 39622, UF 42538, UF 35152, UF 38973, UF 35147, UF 39620, UF 40817, UF 40769, UF 11127, UF 37232, UF 39098, UF 42548, UF 10941, UF 39618.

Alligator olseni: MCZ 1887, MCZ 1888, MCZ 2971, MCZ 4711, MCZ 1888, MCZ 4697, MCZ 4708, MCZ 4713, MCZ 4715, MCZ 4723, MCZ 4722, MCZ 4719, MCZ 4716, MCZ 4721, MCZ 4717, MCZ 4734, MCZ 4718, MCZ 4741.

Alligator prenasalis: YPM PU 14063, YPM PU 16273, YPM PU 13799, YPM PU 10782, FMNH P12141, MCZ 1014, MCZ 1015.

Alligator sinensis: UF 67829, USNM 292078, FMNH 31303, FMNH 31302, FMNH 197946, FMNH 229974, FMNH 28686.

Allognathosuchus polyodon: USNM 4112, AMNH 18991, AMNH 6049.

Brachychampsia montana: AMNH 5032, UCMP 133901, UCMP 170751, LACM 45808.

Caiman brevisrostris: UFAC 196, UFAC 5388.

Caiman crocodilus, including subspecies: UF 21838, UF 14361, UF 69242, UF 42327, UF 76241, UF 45439, UF 50807, UF 45438, FMNH 217159, FMNH 13062, FMNH 98960, FMNH 217066, FMNH 212307, FMNH 98961, FMNH 229976, FMNH 69816, FMNH 69841, FMNH 69849, FMNH 69843, FMNH 73697, UCMP 123095, UCMP 123097, UCMP

132075, UCMP 132076, UCMP 42843, UCMP 123093, UCMP 119195, UCMP 123094, UCMP 138038, UCMP 123096, UCMP 42844, five uncatalogued UFAC specimens.

Caiman latirostris: FMNH 11009, FMNH 9713, four uncatalogued UFAC specimens.

Caiman lutescens: UCMP 39978.

Caiman yacare: UF C-98, UF C-128, UF C-86, UF C-109, UF C-82, UF C-107, UF C-46, UF C-63, UF C-133, UF C-153, UF C-140, UF C-119, UF C-45, UF C-139, UF C-26, USNM 297784.

Ceratosuchus burdoshi: FMNH P15576, FMNH PR86, FMNH P15562, FMNH P15437, FMNH P15436, FMNH PR86, FMNH PR208.

Diplocynodon hantoniensis: BMNH 30392, BMNH 30393, BMNH 30397, BMNH 30394, BMNH 25188, BMNH 25178, BMNH 30391, BMNH 30250, BMNH 30362, BMNH 30289, BMNH 30368, BMNH 30414, BMNH 30402, BMNH 30219, BMNH 30210, BMNH 30206, BMNH 30236, BMNH 25245, BMNH R1046, BMNH R1050, BMNH R5230.

Eocaiman cavernensis: AMNH 3158, AMNH 19170.

Eocaiman sp. (not included in the analysis): UCMP 38878, UCMP 39023.

Leidyosuchus canadensis: AMNH 5352.

Melanosuchus fisheri: MCZ 4336.

Melanosuchus niger: UF 72914, UF 66428, UF 53600, USNM 257786, USNM 213704, FMNH 218507, FMNH 45652, FMNH 27036, three uncatalogued UFAC specimens.

Mourasuchus: UCMP 38012 (holotype, *Mourasuchus atopus*), DGM 526R (holotype, *Mourasuchus amazonensis*, not included in the analysis).

Navajosuchus mooki: AMNH 6780.

Necrosuchus ionensis: AMNH 3219.

Orthogenysuchus olseni: AMNH 5178.

Paleosuchus trigonatus: UF 61634, UF 61633, UF 61069, UF 63819, UF 75020, UF 56316, UF 75023, USNM 213705, USNM 300660, USNM 302052, AMNH 66391, FMNH 195638, FMNH 69870, FMNH 81980, FMNH 69873, FMNH 69876, FMNH 69877, FMNH 69878, FMNH 69879, FMNH 69880, FMNH 69881, FMNH 69882, FMNH 69883.

Paleosuchus palpebrosus: UF 72815, UF 62783, UF 63245, UF 72508, UF 72509, UF 76531, USNM 211266, FMNH 42703, FMNH 69867, FMNH 69875, FMNH 73450, FMNH 69872, FMNH 69874.

Purussaurus neivensis: USNM 10889, UCMP 39704, UCMP 39657, UCMP 45719, UCMP 41101.

Purussaurus brasiliensis (not included in the analysis): UFAC 1118, UFAC 1403, UFAC 4770, DGM 527R.

Tsoabichi greenriverensis: TMM 42509-1, FMNH PR1793 (cast of complete, articulated juvenile in private collection).

APPENDIX 1 – Character Codings

Character codings used in this analysis, following characters listed in Brochu (2010). Codings are based on direct observation of type and referred material, except for *Purussaurus mirandai*, based on Aguilera et al. (2006). For an unknown reason, the character codings presented in Brochu (2010) have been made for 174 characters, while the analysis (and the list) includes only 123 characters. Among the 174 character codings from Brochu (2010), the correct 123 are: 1, 3, 4, 6-9, 11-13, 15, 17-19, 22-26, 28, 30-33, 35, 37-44, 46, 48-69, 71-73, 75, 78-91, 93, 94, 96, 99-101, 104, 105, 107, 108, 110, 112-115, 117-121, 123, 124, 125, 126, 128, 131, 133-135, 137, 139, 140, 142-146, 148, 149, 151, 152, 154, 158, 159, 162, 163, 170, 171, 174.

Leidyosuchus Canadensis

????0?????1???00001???10011??11??010?00000?0?01?10000001101?000100000000300000
0100100111000010000010?0110101000000100000011

Diplocynodon hantoniensis

10??1?10100100000111??140101?21??01021010????01110000011101?00120?000?1130?00
101?0000010100010000010?1110?01010010100??0011

Brachychampsia Montana

1101001110??00?0001100?00103111??1101101?????01110?00001101000110002?11010000
001?0010001110010200110?1120?11100010121000011

Alligator sinensis

11011011101100110111001101121111110000120?00101120000011101?001001000010200
000011010000111001010111101120111200020111100011

Alligator mississippiensis

110100101010001101110011011210110100011201001011200010111010001001000010200
000011100000111001010111101120111210020111100011

Alligator mefferdi

????????????????????????????????11??????10000120100001120001011101000100100?010200000?
1?100000?110010101111?1120?11210020111?00011

Alligator olseni

????0?1????1???100111???1011??????1010010?????01120000001101?001001000?1020??0??
1?00?0101111010101111?1120?1120002011??00011

Alligator mcgrewi

10000010101?0000011?101?011???1??1110010?100?01110000011101?00000100?0102000
0001?010000111001010111001120?11200020111?00011

Alligator prenasalis

????0?1??????000111??100112111??1111010?????01110000011101000000100?010200000
0110100001110010101110?1120?11200020101?00011

Ceratosuchus burdoshi

????????????????????????01??????1111??0?????01?10??00?1?01?00010?01?01020000??1?
0??0??0??1??0?10?????????00?11?????011

Allognathosuchus polyodon

????????????????????????????????1111010?????01?11??00?11?1?0001000??0102000?????
0000?0?11001??01?10?????????2000?01??????11

Navajosuchus mooki

????0?1??????0??11??1?0111111??1111010?????01?10?00??10?00010001?0102000?0?
1?0??000?110010100110???2??112?002010??0011

Tsoabichi greenriverensis

????????????????????????????10??20??100????????????1?????1???1000100????10?00?????
????????????000?1??1?????211??012?????1?

Purussaurus mirandae

????????????????11001???1101??????100?0?2??1?11?1201100?1?01?0?110001101020100??
1??0000011101?1111?11?1120111201??012?????2?1

Purussaurus neivensis

11?00?10001?0????01?????011???1??100??1?1010?11120110001001?00110001?010200000
01?00?0001110121111111?1121?11201?201210?0211

Orthogenysuchus olseni

????????????????????????????????????00?????????????????????0?00121?01??10?00???????
100????????????11?????????1??01??????11

Mourasuchus atopus

1??00?100?1?0010?01???13011???1??102?112?????01110?10001000?00121000?110500100
01?001000111012?011?11?11?0???211??113?????11

Eocaiman cavernensis

????????????????????????????????????110??2?????11?1??????????00?????????0??????1?01
?000?????0?????????????????0???13?????2??

Necrosuchus ionensis

????0?????????01?11??13011???1??100??2?????????1??0???0??00?????????????????????
??11

Caiman yacare

111100110010001011110011011122111100211210101110101102010011001100000011200
000011010000111012111011101121111201120131000211

Caiman crocodylus

111100110010001011110011011122111100211210101110101102010011001100000011200
000011010000111012110011101121111201120131000211

Caiman latirostris

1110001100100010?111001101112212110021121010111?1011020100??0011000000102010
00011010000111012110011101121111211120131000211

Caiman lutescens

??0????????????????????????????00110000?01020100001??
100001110121200??1?????????11??0?????????11

Melanosuchus fisheri

????0??02?????????1?11011????0?1?001?0000??1020101??1?
0?????11??2?1??11?????????????1??01????02?1

Melanosuchus niger

11110011?01000101111001101112212110021121010111110110201001?001100000010201
010011010000111012110011101121111211120131000211

Paleosuchus trigonatus

10111110101100001111211301113211210021222111111101100010011101100100010200
00001100101011101110001111121111211?20121000211

Paleosuchus palpebrosus

10111110101101001111211301113211210021222111?11?1011000100?1101100100010200
00001100101011101110001111121111211?20121000211

Caiman brevirostris

????????????????????????????????1?0??2????1??1???0201?????11?0???11020100?????
?0000??0?2?100??1?????1?201???1????0211

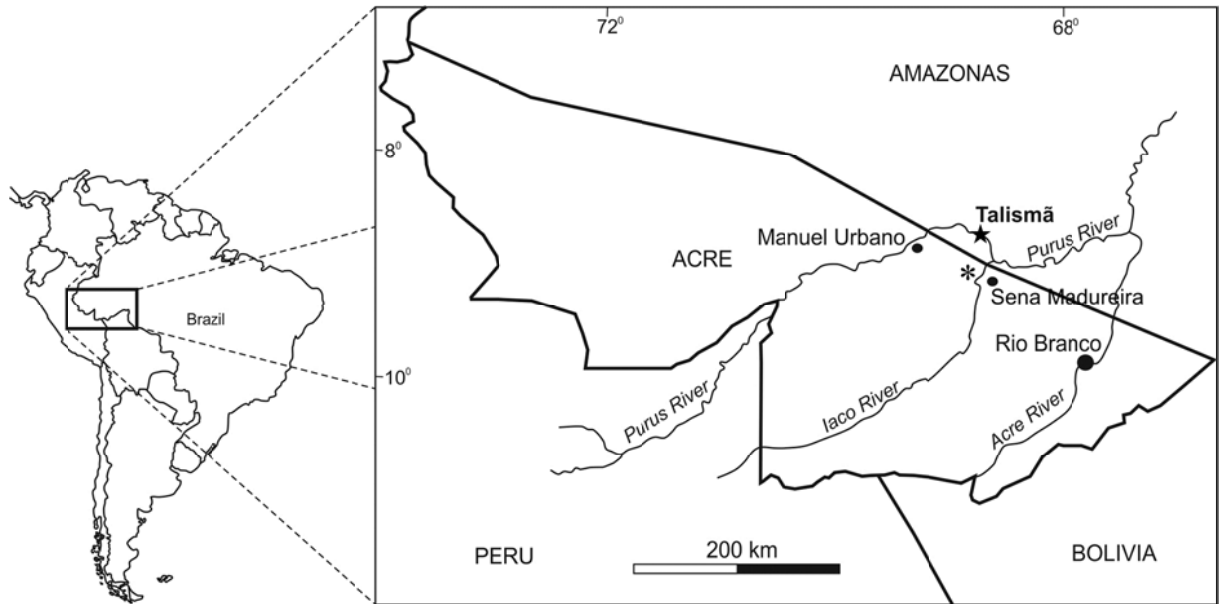


FIGURE 1. Map of southwestern Brazilian Amazonia, showing the Talismã locality, where it exposes sediments of the Solimões Formation. The asterisk shows the Lula locality, where the holotype of *Caiman brevirostris* was found. Modified from Hsiou et al. (2010).

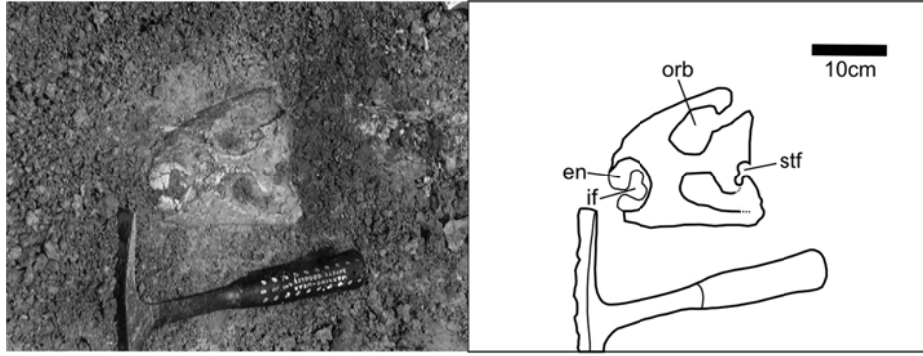


FIGURE 2. Picture (left) and drawing (right) of *Caiman brevirostris* (UFAC 5388) before digging out, when it was completely crushed.

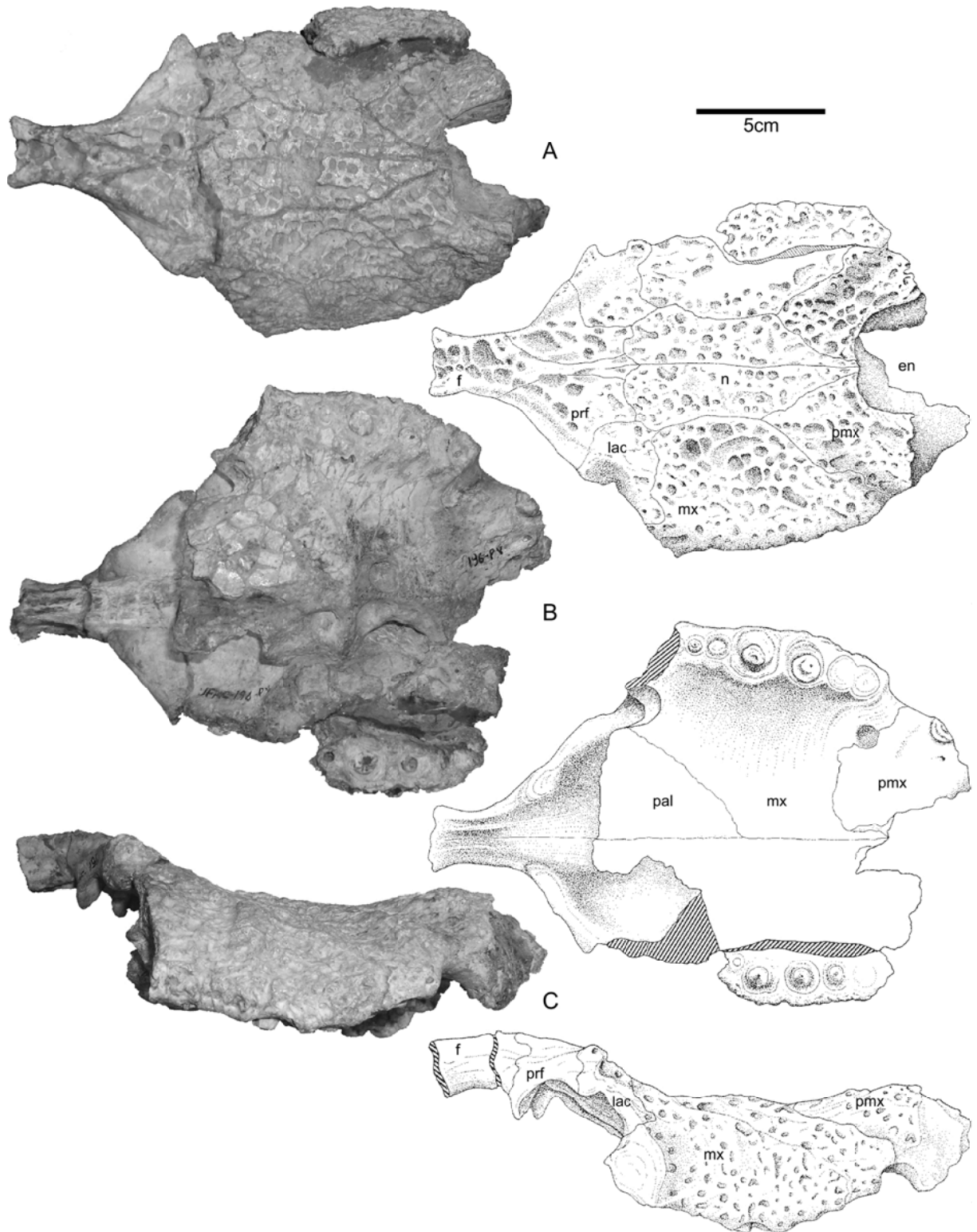


FIGURE 3. Holotype of *Caiman brevirostris*. Rostrum in dorsal (A), ventral (B) and right lateral (C) views.

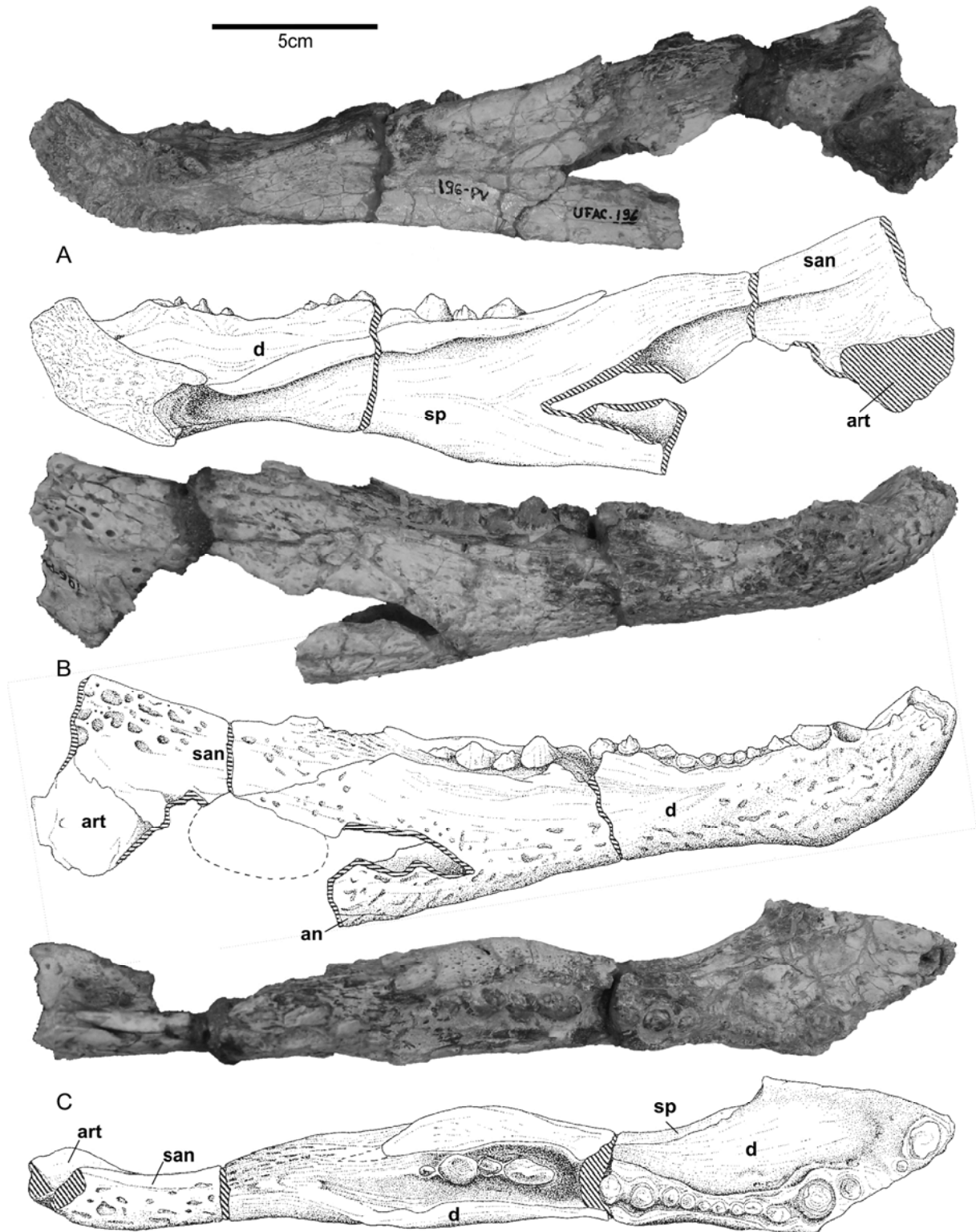


FIGURE 4. Holotype of *Caiman brevirostris*. Right mandibular ramus in medial (A), lateral (B) and dorsal (C) views.

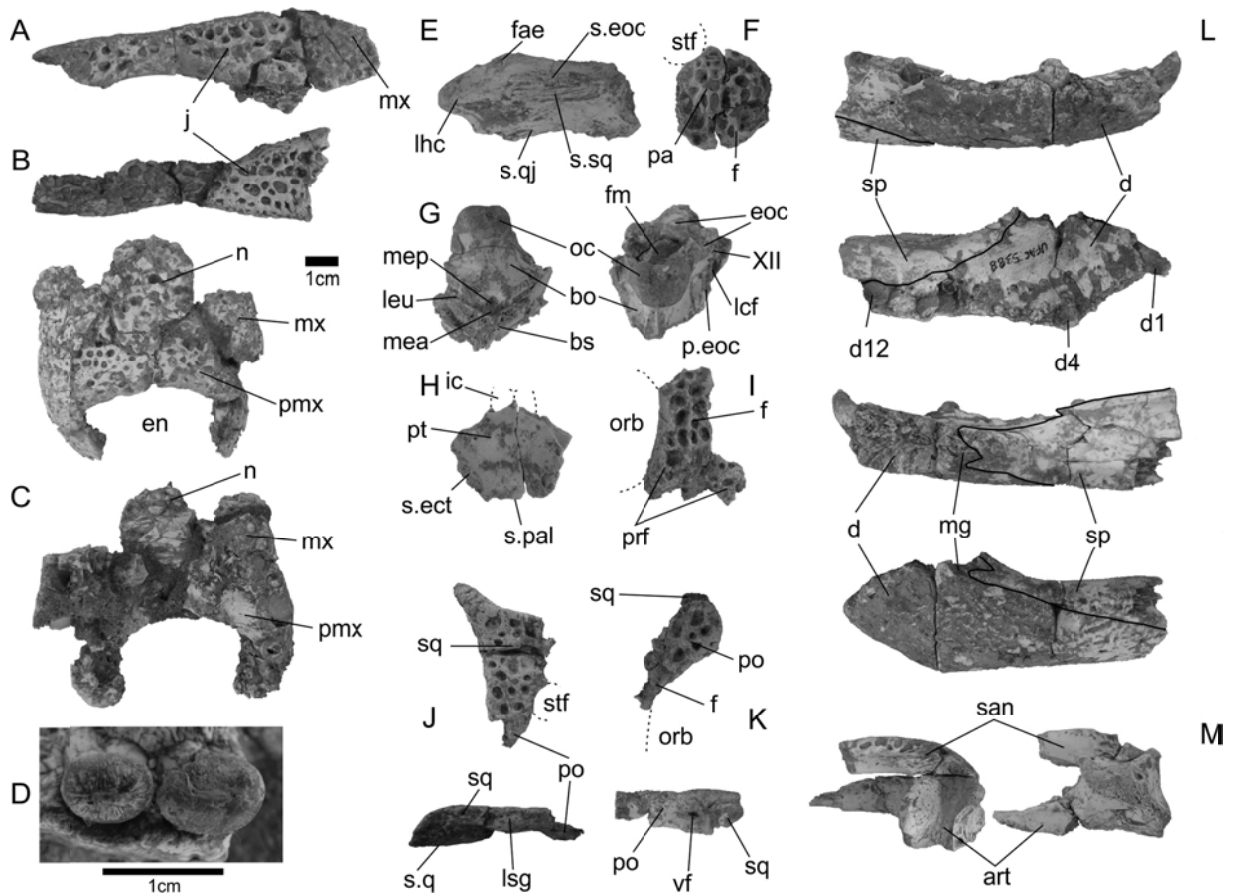


FIGURE 5. New specimen of *Caiman brevisrostris*. A, left jugal in dorsal view. B, right jugal in dorsal view. C, anterior part of the rostrum in dorsal and ventral views. D, last two maxillary teeth, in occlusal view. E, right quadrate in dorsal view. F, fragment of parietal and frontal. G, basioccipital in ventral and occipital view. H, pterygoid in palatal view. I, frontal and prefrontal in dorsal view. J, right squamosal in dorsal and right lateral views. K, left postorbital in dorsal and left lateral views. L, anterior part of the right mandibular ramus, in lateral, dorsal, medial and ventral views. M, associated articular and surangular, very fragmentary.

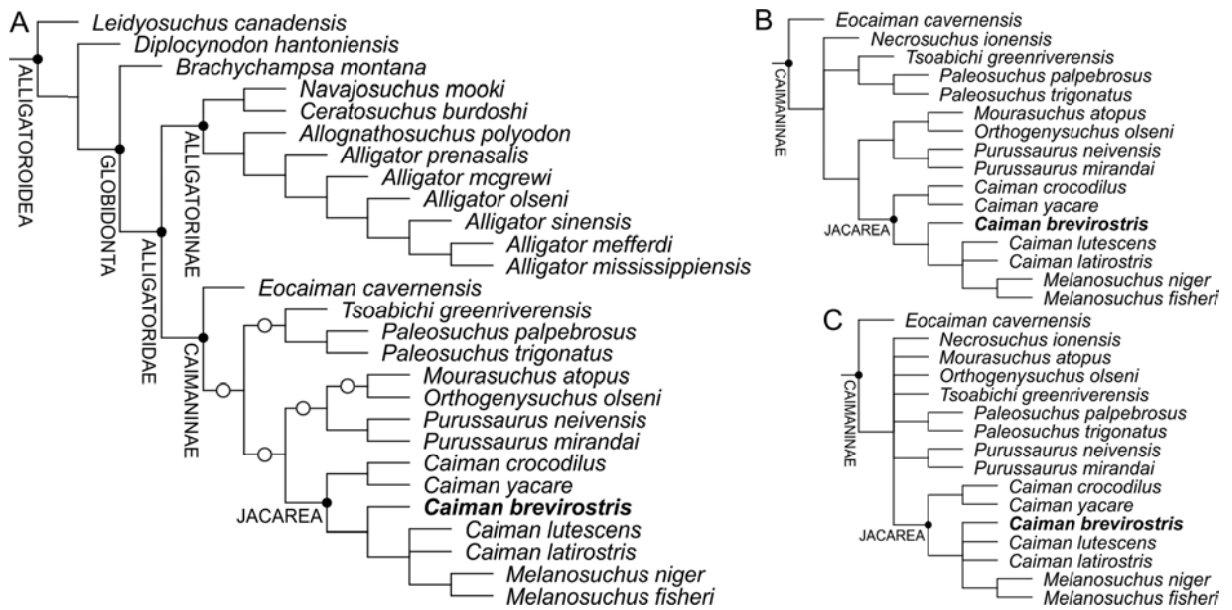


FIGURE 6. Phylogenetic relationships of *Caiman brevirostris* supported by analysis in this study. A, strict consensus of 9 optimal trees excluding *Necrosuchus ionensis*; open circles show its alternative positions within the Caimaninae clade. B, Adams consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*. C, strict consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*.

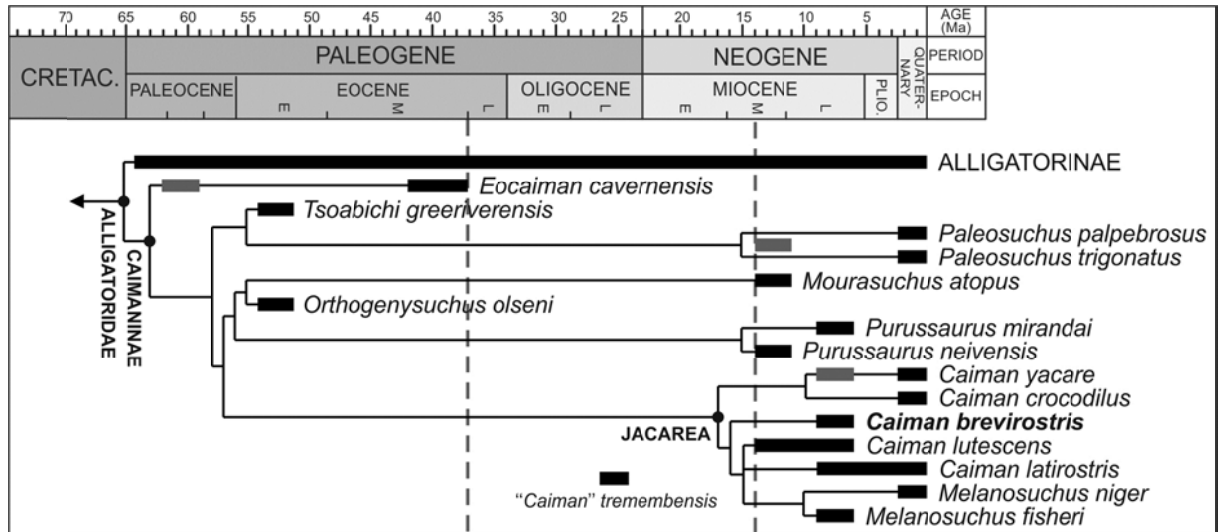


FIGURE 7. Biochronology of Caimaninae, based on the topology of Figure 5-A and recorded temporal range. See text for explanation.

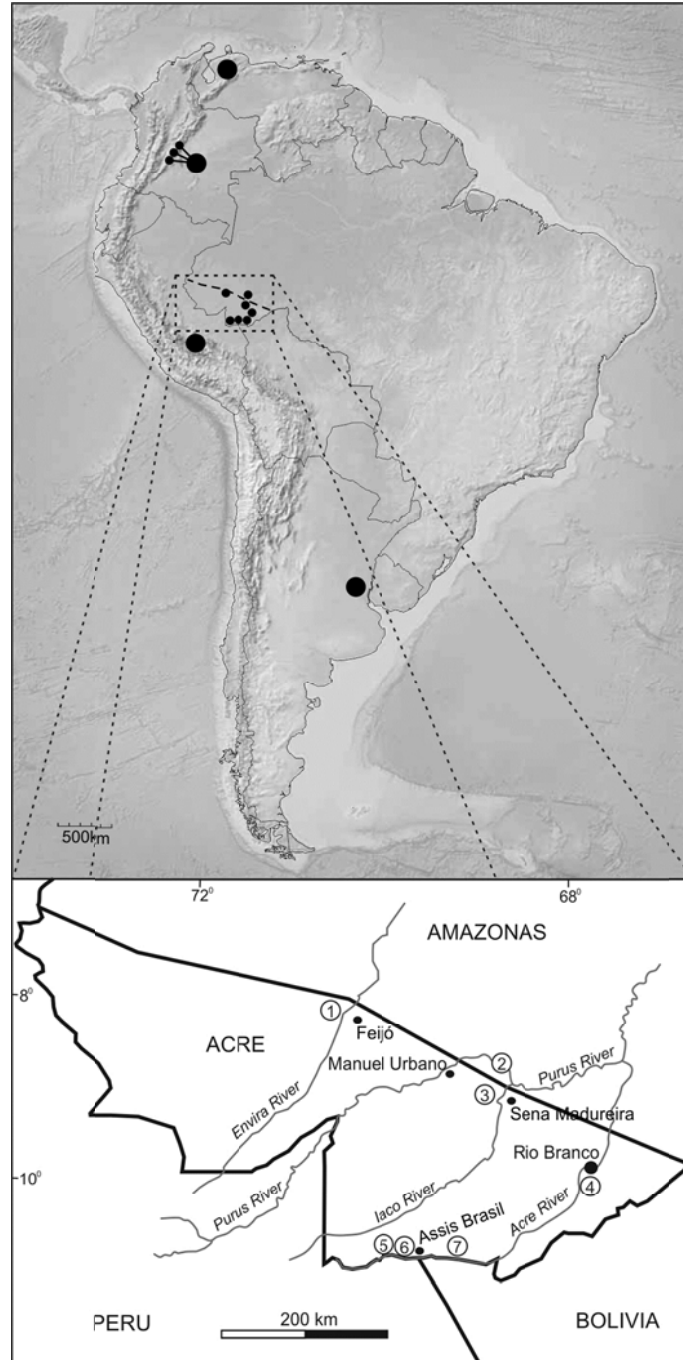


FIGURE 8. Miocene fossil localities with *Caiman* remains. Seven different localities have reported remains attributable to *Caiman*.

Pleistocene crocodylians from Venezuela, and the description of a new species of *Caiman*

Daniel Costa Fortier^{a,b} and Ascanio Daniel Rincón^c

^aIGC, UFMG, Av. Antônio Carlos, 6627, 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brazil.
fortier@crocodylia.net.

^bDepartamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGeo, UFRGS, Cx.P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

^cInstituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología, Laboratorio de Biología de Organismos, Km 11 Carretera Panamericana, apartado postal 21827, Caracas 1020-A, Venezuela, ascaniodaniel@gmail.com

*Corresponding author: Daniel Costa Fortier, e-mail: fortier@crocodylia.net, tel. +55 31 3409-2911

Abstract. The fossil record of post-Miocene caimans is sparse and fragmentary, but found in many localities all over South America. Here is presented the first crocodylians remains from the Pleistocene of Venezuela, found in the asphalt deposits of El Breal de Orocuá, which is an high diverse mammalian fossils locality. Most of the fossil crocodylians found in this locality are undiagnosticable fragments. However, some fossils could be either associated to indeterminate Caimaninae of *Caiman* sp. The most important material belongs to a new taxon. *Caiman venezuelensis* sp. nov. is described on the basis of fragmentary but diagnostic remains. The species is unique among caiman species by the possession of a twice as long than wide premaxilla, with a long suture between premaxillae posterior to the incisive foramen. The El Breal de Orocuá locality is one the most diverse localities in South America,

and is probable the most important crocodylian bearing locality in the continent during the Pleistocene.

Key words. El Breal de Orocuá, Venezuela, Pliocene-Pleistocene, *Caiman*.

1. Introduction

Recent caimans represent six species (Thorbjarnarson, 1992), or more, depending on how some complexes are interpreted (*e.g.*, Medem, 1981; 1983; Vasconcelos *et al.* 2006; Venegas-Anaya *et al.* 2008). They are distributed all over the Neotropics, from Mexico to east Argentina, together with four crocodile species, making this zoogeographical region the most speciose for recent Crocodylia (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007).

Venezuela has five out of eight crocodylian species from South America, including two true crocodiles, *Crocodylus acutus* and *Crocodylus intermedius*, two species of dwarf caimans, *Paleosuchus palpebrosus* and *Paleosuchus trigonatus*, and the most widely distributed species, the spectacled caiman, *Caiman crocodilus* (Medem, 1983; Thorbjarnarson, 1992).

Four subspecies are recognized within *Caiman crocodilus* (Venegas-Anaya *et al.*, 2008). Two of them occur in Venezuela, the short-snouted *C. c. fuscus*, and the long-snouted *C. c. crocodilus* (Rueda-Almonacid *et al.*, 2007). Molecular data suggests the first split among *C. crocodilus* during the latest Miocene (Venegas-Anaya *et al.*, 2008), and a split among the tree *Caiman* species dating back to the Middle Miocene (Oaks, 2011). Furthermore, oldest confirmed *Caiman* fossils have already been recorded for the Middle Miocene, from the La Venta Fauna (Honda Group, Colombia; Langston, 1965) and from the Fitzcarrald Arc (Ipururo Formation, Peru; Salas-Gismondi *et al.*, 2007). However, post-Miocene fossil record

of caimans is sparse and fragmentary, and the few records are usually either assigned to *Caiman* or indeterminate crocodylians.

Here we report the first Pleistocene crocodylians from Venezuela, and the first post-Miocene fossil species of *Caiman*, from the Pleistocene El Breal de Orocuá Locality, Monagas State, Venezuela. *Caiman venezuelensis* sp. nov. is described based on fragmentary but diagnostic remains. Also, it is presented the most up-to-date review of Pleistocene localities bearing fossil caimans in South America.

2. Pleistocene fossil record of Caimans in South America

The major problem in reviewing Pleistocene localities bearing fossil caimans – or crocodylians – is the nature of the original publication itself. Just a few works were formally published, but they did not figure the fossils, or just cite the presence of a “crocodiles” or “caimans” (e.g., Hoffstetter, 1970a). The majority of publications dealing with Pleistocene fossil caimans were presented in conference abstracts, lacking posterior publication (e.g., Marinho *et al.*, 2005). The Figure 1 summarizes the fossil record of caimans, potential or confirmed, in South America, during the Pleistocene.

Hoffstetter (1970b) cited the presence of a “*Caiman sensu lato*” from the Santa Helena peninsula, eastern Ecuador, in sedimentary deposits dated as latest Pleistocene (Ficcarelli *et al.*, 2003). The attribution to *Caiman* is interesting, since there is only one species of caiman occurring in the east side of the Ecuadorian cordillera. However, the author did not provide further description or figured the fossil. Considering that there is a true crocodile (*Crocodylis acutus*) also living in the east side of the cordillera, this fossil cannot be confirmed as belonging to a caiman.

From latest Pleistocene (Bryan, 1973) asphaltic-sedimentary deposits from Province of Talara, northwestern Peru (Lemon & Churcher, 1961), Hoffstetter (1970a) reported the presence of “crocodiles”. The author did not provide further information for his identification as a crocodile. However, considering the late age of the deposits, this fossil could in fact belong to a crocodile, *Crocodylus acutus*, the only recent crocodylian found in the east side of the Peruvian cordillera.

Ortega (1970), in a work on Cenozoic faunas from Bolivia, mentioned the presence of “crocodile” fossils. However, the author did not mention the precise locality of even the age of the sedimentary deposit. The presence of associated mammalian fauna cited by the author, like *Megatherium americanum*, suggest a Late Pleistocene age (Bargo, 2001; Cione *et al.*, 2003; Chiesa, 2008) for the deposits. Considering the high recent caiman diversity in Bolivia, no further comments can be regarded.

The first fossil sufficiently preserved to allow species designation was presented by Paterson (1936), from the Province of Salta, Argentina. The author assigned the fossil – an well preserved rostrum – to *Caiman latirostris*, based on the broad-snouted condition and well developed canthi rostrali. About the age of this fossil, some author has regarded it as possibly Pliocene (*e.g.*, Báez & Gasparini, 1977). However, the associated mammalian fauna cited by the author – *Toxodon* sp. and *Equus* sp. – suggest a Late Pleistocene age (Cione & Tonni, 1999).

The Arroyo Feliciano Formation is the most fossiliferous unit in the Province of Entre Ríos, Argentina, during the Pleistocene (Iriando, 1994). Norieta *et al.* (2004) presented a new locality for this formation, in which fossil reptiles were collected, including many isolated teeth assigned to *Caiman*. The associated fauna from this locality, like *Equus (Amerhippus) neogeus* and *Glyptodon perforatus*, indicate the Lujanense SALMA, which corresponds to the Late Pleistocene (Cione & Tonni 1999; Noriega *et al.*, 2004).

Brazil has the most abundant crocodylian fossil record during the Pleistocene, with remains found in at least eight Brazilian states. However, most of these records were presented in conference abstracts, limiting the amount of information that can be accessed.

From the southwestern Amazon (State of Rondônia), Andrade *et al.* (2010) presented fossil remains from the Rio Madeira Formation, radiocarbon dated as latest Pleistocene (Rizzoto & Oliveira, 2005). The author assigned the remains to *Melanosuchus* sp. If this is confirmed, it will be the first post-Miocene fossil record for this genus, previously recorded for the Upper Miocene Urumaco Formation (Medina, 1976). Hirooka (2003) mentioned a *Paleosuchus* fossil from a cave in the southwestern Brazil (State of Mato Grosso). This would be the first Quaternary fossil assigned to this genus. However, the author did not provide any further comments on this fossil. Also, it was not figured. Lydekker (1888) mentioned the presence of a fossil *Alligator* in the British Museum collection, found in an unknown cave from the State of Minas Gerais (southeastern Brazil). The associated mammalian fauna suggests a Late Pleistocene age. Patterson (1936) corrected the genus designation, attributing it to *Caiman*. The fossil, a single caudal vertebra, was never figured. A work on this fossil is in process by one of us (D.C.F.). The southernmost record in Brasil was found in the State of Rio Grande do Sul (southernmost Brazil), from coastal deposits dated as Late Pleistocene (Villwok and Tomazelli, 1995; Buchmann, 2002). Hsiou and Fortier (2007) recorded an isolated premaxilla, and assigned it to *Caiman* sp. The author did not make any mention to the only recent species that occurs in the region, *Caiman latirostris*, which resembles the material figured by the authors.

The northeast region of Brazil condenses four localities with fossil crocodylians. Fortier, *et al.* (2010) recorded the presence of Caimaninae found in two caves in the State of Bahia, where were found an associated fauna related to the Late Pleistocene. Guérin (1991), Guérin *et al.* (1996; 2002), Guidon *et al.* (2009) and Faure *et al.* (2009) assigned a set of fragments to

Caiman sp., collected in the surrounding area of Serra da Capivara National Park, southern part of the State of Piauí. The crocodylian fossils, together with associated mammalian fauna, were attributed to the Late Pleistocene. In the State of Rio Grande do Norte, cretaceous carbonate rocks were eroded during the Cenozoic, forming ravines and caves. Those were later filled with quaternary sediments, and many of them preserved fossil vertebrates (Porpino *et al.*, 2009). From two distinct localities in this geological context, Porpino *et al.* (2004) assigned a set of isolated osteoderms to *Eusuchia*, and Marinho *et al.* (2005) assigned a set of jaw fragments to the recent species *Caiman latirostris*, one of the species that currently occur in the area.

The last two records of fossil caimans in South America come from the State of Ceará, in northeast Brazil. This area is well known for its numerous small crystalline basement depressions, locally called *Tanques*, filled with quaternary sediments. Most of them have preserved fossil vertebrates (Ximenes, 2008). Araújo *et al.* (2010a; 2010b) collected few fragments from two distinct *tanques*, and assigned the fossils to indeterminate caimaninaes.

Fossil remains assigned to *Caiman* from El Breal de Orocuál locality has been briefly reported by Fortier and Rincón (2008), and will be better described and discussed in present work.

4. Geological Settings

El Breal de Orocuál is located in Monagas state (9° 50' 48" N – 63° 19' 46.05" W), near Maturín City, and represents an inactive natural tar seep from which 24 mammalian taxa have been reported (Rincón *et al.*, 2009). The tar seep forms part of the Mesa Formation, which comprises fluvial-deltaic strata considered to have been deposited during the early to middle Pleistocene (González de Juana *et al.*, 1980). However, new evidence based on faunal

assemblage data has also raised the possibility of a Plio-Pleistocene age of this formation (Rincón *et al.*, 2009; 2011). We report here the first crocodylians from El Breal de Orocuá.

5. Materials and methods

Specimens reported here, among many already published (Rincón *et al.*, 2009; 2011), were revealed by the trench-cutting machinery, and were exposed for variable lengths of time to intense sunlight and rainfall. Extensive excavation was not attempted, and collections were made with minimal disruption of the deposit. Specimens were exposed with brushes or small excavation tools, impregnated with Butvar in the field. Specimens were cleaned in the laboratory, reconstructed if damaged, stabilized, and numbered individually. All specimens reported here are housed in the Paleontological collection of the Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) in Caracas, and are cataloged and curated under the locality designation OR for El Breal de Orocuá (Official collection of the IVIC). Individual specimen numbers are listed below.

Fossil crocodylians are the less abundant among the recovered material, especially compared to the 24 mammal taxa already reported (Rincón *et al.*, 2009; 2011). Crocodylians reported herein are based on fragmentary remains. However, considering that extensive excavation was not attempted, it is clear that many additional taxa will be discovered at the site.

Lists of museum abbreviations and specimens used for comparison in this study are presented in Appendix 1.

6. Systematic Paleontology

Crocodylia Gmelin 1789, *sensu* Benton and Clark 1988

Crocodylia indet.

(Fig. 2A-F)

Referred Material. Dorsal osteoderms, OR-1835, OR-1836; lateral osteoderm, OR-343; centrum of cervical vertebra, OR-1833; centrum of first caudal vertebra, OR-1394; posterior caudal vertebra (OR-348); a set of uncatalogued fragments.

Description. Two types of dorsal osteoderms were found. The first type (OR-1835), the paraxial osteoderms, shows a mediolaterally elongate and rectangular shape. The second type (OR-1836), the adjacent paraxial osteoderms, is anteroposteriorly elongate. Dorsal osteoderms are keeled close to midline, and the anterior margins are smooth where they pass ventral to the osteoderm row immediately in front of them. They are ornamented with pits that enlarge from the center to the external margins. The lateral osteoderm (OR-1836) has convex lateral-margins and it is not keeled, but is heavily ornamented. The centrum of the cervical vertebra (OR-1833) is short, procoelous, and bears a developed ventral hypapophysis keel. The centrum disarticulated exactly in the heavily rugose neurocentral suture. The parapophysis is located anteriorly in the centrum. Only the centrum of the first caudal vertebra was preserved. The centrum is long and biconvex, and have marks of broken transverse processes. The caudal vertebra (OR-348) is almost complete, lacking on the posterior part of the neural spine. The centrum is procoelous and twice as long than tall. The prezygapophysis well developed and projected anteriorly beyond the centrum. The transverse processes are present, but fragmented.

Remarks. The dorsal and lateral osteoderms found in El Breal de Orocuál can be related to both crocodylids and caimanines, since they are not diagnostic. But the heavily ornamentation can suggest a late ontogeny stage. The cervical vertebral centrum is identified as a cervical one by the presence of a developed hypapophysis keller, and parapophysis in the centrum. The open neurocentral suture suggests that it belongs to a sub-adult individual. The first caudal vertebra of a crocodylian is diagnostic. It is the only biconvex vertebrae. The posterior caudal vertebra is probably one of the first ten, since it processes transverse processes and the centrum is short and tall. Since the caudal vertebrae neurocentral suture fuses early in ontogeny (Brochu, 1996), nothing can be said about probable age of the specimen. As for the osteoderms, these isolated vertebrae are not diagnostic. The other remains, associated to indeterminate crocodylians, are mainly fragments of vertebra, osteoderms and ornamented bones. None of them can be directly associated to a more inclusive group.

Alligatoridae Cuvier, 1807

Caimaninae Brochu, 1999

Caimaninae indet.

(Fig. 2G, H)

Referred Material. Posterior fragment of right jaw, OR-1679; anterior fragment of right jaw, OR-1683.

Description. The fragment of right jaw (OR-1679) is composed by an incomplete dentary and splenial. Four or five alveoli are present, but too damaged. The splenial is thick and in contact with the tooth-row, suggesting a posterior position for this fragment. The anterior fragment of right jaw (OR-1683) bears six alveoli, neither teeth nor splenial preserved. The splenial suture

mark in the dentary reveals an anterior process dorsal to the meckelian groove. The dentary is low and wide, and laterally gently curved.

Remarks. OR-1679 can be assigned to Caimaninae for its relative robustness and short-spaced alveoli, when compared to *Crocodylus* jaws, but it could belong to any caimaninae genera. The right anterior mandibular fragment (OR-1679) belongs to a Caimaninae by the presence of an anterior splenial process dorsal to the Meckelian groove. However, it cannot be assigned to any known caimanine genus. The low and wide condition is related to a young individual, but the short symphysis, not reaching the fourth dentary tooth, is really intriguing. More material are need for further considerations.

Caiman Spix 1825

Caiman sp.

(Fig. 3I, J)

Referred Material. Fragment of left dentary, OR-271; fragment of right maxilla, OR-1678.

Description. OR-271 is a fragment of left dentary near the symphyseal region, with four alveoli, including the fourth. The splenial is not preserved, but suture scars depict an anterior process of the splenial dorsal to the Meckelian groove. The fragment of right maxilla (OR-1678) has preserved the posterior seven alveoli, with only two typically globidontan teeth preserved. Dorsally it shows the scar surface for the right jugal. The eopterygoid (not preserved) does not abut maxillary tooth-row. Part of the lateral edge of the suborbital fenestra is visible.

Remarks. OR-271 can be assigned to Caimaninae by the presence of an anterior process of the splenial dorsal to the Meckelian groove. Also, it is not as wide as in *Melanosuchus* and the alveoli are not laterally compressed as in *Paleosuchus*. The short symphysis indicate an early ontogenetic stage. OR-1678 can be assigned to Caimaninae for the distance between the ectopterygoid (not preserved, but suture is present). In crocodylids, the ectopterygoid abuts maxillary tooth-row. It can be differentiated from *Melanosuchus* for its relatively narrowness, and from *Paleosuchus* for not having laterally compressed teeth.

Caiman venezuelensis sp. nov.

(Fig. 4)

Etymology. After Venezuela, to commemorate the discovery of this species.

Locality and Age. El Breal de Orocuál locality (9°50'48.3''N and 63°19'46''), near Maturín city, Monagas State, Venezuela. Mesa Formation, Pleistocene asphalt deposit.

Holotype. OR-1677, incomplete left premaxilla.

Diagnosis. Premaxilla twice as long than wide, with near parallel sides; premaxillae fused together in half of their length, forming a narrow and long wall; incisive foramen long, reaching the fourth premaxillary alveolus; last four premaxillary inline.

Description and Comparison. The premaxilla lacks the region around the first tooth. The fragment of premaxilla is 24.6 mm long and 18.8 mm wide. The dorsal surface of the premaxilla is eroded, and no much can be seen, except the strong ornamentation, typical for a

Caiman, and the pit/notch for the fourth dentary teeth. In alligatorids, the premaxilla bears a pit for reception of the fourth dentary fang, but this pit can convert to a notch with wear in late ontogeny for some species, specially *Caiman crocodilus* and *Caiman yacare*. The preserved premaxilla fragment shows wear related to tooth-bone abrasion, not a preservation artifact. The palatal surface is better preserved, with three complete alveoli (3rd, 4th and 5th) and the posterior margin of the second preserved, of which the fourth is the largest. Differences in diameter are modest, when compared with other caimans. The interalveolar spaces are the same between the 3rd and 4th, and 4th and 5th teeth, but half of it between the 2nd and 3rd teeth. Only the fifth tooth was preserved, showing a smooth carinae and a slight latero-medial curvature. Posterior to this tooth, the pit for the fourth dentary fang is preserved, showing advanced wear condition, forming a notch. The premaxilla-maxilla suture is only partially preserved, perpendicular to the premaxillae suture. Nothing can be said about the small fragment of the maxilla. The incisive foramen is long, reaching the level of the fourth tooth, as in *Melanosuchus*. However, in the latter, the suture between the premaxilla posterior to the incisive foramen is short or even just slightly contact each other. *Caiman venezuelensis* has a long and narrow premaxilla, twice as long than wide. This condition is not seen in any other caiman. Also, the premaxillae contact, posterior to the incisive foramen, forms a wall that corresponds to half length of the bone. Similar condition occurs in *Caiman crocodilus*, late in ontogeny, but not as long as in *Caiman venezuelensis*. The presence, inferred, of five premaxillary teeth differentiate *C. venezuelensis* from both *Paleosuchus* species. It can be differentiated from *Melanosuchus* (both *M. niger* and *M. fisheri*) by a narrow and subparallel premaxilla. Also, in *Melanosuchus* there is only a slight contact between both premaxillae posterior to the incisive foramen, and there is no notch for the fourth dentary fang late in ontogeny. Among the *Caiman* species, it does not have the broad premaxilla as in *C. latirostris* or the fossil species *Caiman brevirostris* and *Caiman lutescens*. Among *Caiman*

crocodilus subspecies, it slightly resembles *C. crocodilus crocodilus*, but the premaxilla both longer and narrower in *Caiman venezuelensis*. There is no need for comparison with the bizarre *Purussaurus* and *Mourasuchus*. Neither *Eocaiman* nor *Notocaiman* have the premaxillae preserved.

Remarks. The preserved premaxilla fragment is 24.6 mm long. We estimate a total length of 28 to 30 mm. The presence of a strong sutural surface between the premaxillae, teeth size differentiation, and a notch for the fourth dentary fang, suggests that the OR-1677 represent an adult or at least a sub-adult individual of *C. venezuelensis*. This said, *C. venezuelensis* is regarded as one of the smallest caiman species, maybe smaller than the dwarf caimans *Paleosuchus*.

7. Discussion and conclusions

The fossil record of Crocodylia in the Pleistocene of South America is surprisingly scarce, taking into account the great number of Quaternary fossiliferous deposits in this continent (Cione *et al.*, 2003; Barnosky and Lindsey, 2010). However, those deposits have recovered a great number of fossil mammals, such as the El Breal de Orocuá locality. The fossil record of caimans in the South American Pleistocene is mainly fragmentary and undiagnosticable. Nevertheless, the great quantity of localities suggests that during the Pleistocene, modern species were already distributed all over the South America.

The recent diversity of crocodylians in Venezuela is consisting of true crocodiles and caimans. None of the indeterminate crocodylian remains from El Breal de Orocuá could be referred to a crocodile. In fact, none of the recent Venezuelan crocodiles, *Crocodylus acutus* and *Crocodylus intermedius*, occurs near El Breal de Orocuá (Rueda-Almonacid *et al.*,

2007). Molecular data shows that both species, including the south-American endemic *Crocodylus intermedius*, had already split by the time of the Early Pleistocene (Oaks, 2011), thus should already be around at that time.

The only confirmed group to present among the fossils in El Breal de Orocuá is the caimaninae. Recent species live close to this locality, including the abundant spectacled caiman (*Caiman crocodilus crocodilus*). Among the collected materials, one in special is significantly more important, since it is proposed here to belong to a new species.

Caiman venezuelensis sp. nov. is described based on fragmentary but diagnostic remains. The species is unique among caiman species by the possession of a twice as long than wide premaxilla, with near parallel sides. Known species of caimans has a short and wide premaxilla, almost as long as wide. Also, their premaxillae are laterally rounded, with the alveoli positioned in an arc, while in *C. venezuelensis* the last four premaxillary teeth are placed in line.

The premaxillae in *C. venezuelensis* fuse together posterior to the incisive foramen, forming a long wall, as long as half of its length. This is not seen in known caiman species, which have a short premaxillae contact posterior to the incisive foramen. *Caiman crocodilus* has it long, but not as in *C. venezuelensis*, and also the premaxilla in the former is almost as long as wide.

Another unique feature of *C. venezuelensis* is the incisive foramen, which reaches posteriorly the level of the fourth premaxillary tooth, while in most caimans, it reaches only the level of the third tooth.

All these unique features lead us to propose the erection of a new species, *Caiman venezuelensis*, present during the Pleistocene in Venezuela. It is the only post-Miocene fossil caiman species in South America. Whether or not the chronological approach presented by

Rincón *et al.* (2009), considering the locality as Plio-Pleistocene in age, is confirmed, it is the oldest record of a caiman in South America.

The El Breal de Orocuál locality is one of the most diverse mammalian bearing fossil localities in South America. Also, it can be regarded as the most important post-Miocene crocodylian bearing locality in the continent. Considering the fact that the fossils presented herein were not recovered by excavation, the perspectives for future research are optimistic. The locality, for its age, probably Plio-Pleistocene, would bring to light answers for the formation of the crocodylian biodiversity in South America after the Miocene, when crocodylids and gavialoids disappear. Also, it could tell the history of the first steps of the true crocodiles in the Americas, after the long journey from Africa (Meredith *et al.*, 2011).

ACKNOWLEDGMENTS

For access to and assistance with collections, we thank C. Mehling (AMNH), R. Machado (DGM), A. Resetar and K. Lawson (FMNH), J. Cundiff (MCZ), P. Holroyd (UCMP), A. Hasting, K. Krysko and R. Hulbert (UF), A. Maciente and J. Souza-Filho (UFAC), and A. Wynn and J. Jacobs (USNM). We thank to Beatrice Sansó de Ramirez, Gilberto Parra, Angel Nuñez, for they help during the first steps of this research. The Florida Museum of the Natural History, the University of California Museum of Paleontology and the Brazilian agencies CAPES and CNPq funded collections visiting to DF. Petróleos de Venezuela S. A. (PDVSA) La Estancia help with logistic issues to DF to visit the Orocuál collections. This study was supported by the Exploration and Production Unit of PDVSA División Oriente and the Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Science and Technology Ministry. Instituto del Patrimonio Cultural provide the permission for this research.

REFERENCES

- Andrade, L.C.; Nascimento, E.R.; Tizuka, M.M.; Kipnis, R. 2010. Primeira ocorrência da família Alligatoridae (Crocodylia) em depósitos fluviais do Rio Madeira, Porto Velho, Ro. In: VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, 2010, Rio de Janeiro. *Paleontologia em Destaque*. Porto Alegre: SBP, 2010. v. esp. p. 72-72.
- Araújo-Júnior, H.I. 2010a. Taphonomic and paleoecological aspects of the fossil assemblage of Pleistocene vertebrates from the natural tanks of JoãoCativo, Itapipoca, Ceará State, Brazil: an integrated approach. In: IX Reunião Anual Regional da Sociedade Brasileira de Paleontologia - Núcleo Minas Gerais, Uberlândia. *Resumos...*, v. 9, p. 26.
- Araújo-Júnior, H. I.; Pinheiro, A.E.P ; Ximenes, C.L. ; Santos, A.S.T. ; Porpino, K. O. 2010b. Primeiro registro de Caimaninae em depósitos pleistocênicos de tanques no Nordeste brasileiro. In: V Jornada Fluminense de Paleontologia, 2010, Rio de Janeiro. *Resumos...*, v. 5, p. 13-14.
- Baez, A. M.; Gasparini, Z. B. 1977. Origen y evolución de los anfíbios y reptiles del cenozoico de América del Sur. *Acta Geológica Lilloana* **14**:149–232.
- Bargo, M.S. 2001. The ground sloth *Megatherium americanum*: Skull shape, bite forces, and diet. *Acta Palaeontologica Polonica* **46**(2): 173–192.
- Benton, M.J.; Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. In: M. Benton (Ed.). *The Phylogeny and Classification of Tetrapods*, v. 1. Clarendon Press, Oxford. p. 295–338
- Brochu, C.A. 1996. Closure of neurocentral sutures during crocodylian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* **16**:49–62.

- Brochu, C.A. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. In: T. Rowe, C.A. Brochu & K. Kishi (Ed.), Cranial morphology of Alligator mississippiensis and phylogeny of Alligatoroidea. *Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology* **6**:9-100.
- Bryan, A. 1973. Paleoenvironments and cultural diversity in late Pleistocene South America. *Quaternary Research* **3**(2):237-256.
- Buchmann, F.S.C. 2002. *Bioclastos de organismos terrestres e marinhos na praia e plataforma interna do Rio Grande do Sul: natureza, distribuição, origem e significado geológico*. Tese de Doutorado, UFRGS. Porto Alegre, 108 p.
- Chiesa, J.O. 2008. Mammals from the Late Pleistocene/Early Holocene of San Luis province (Argentina) and palaeoenvironmental inferences. *Arquivos do Museu Nacional* **66**(1): 161-178.
- Cione, A. L.; Tonni, E. P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean area, Argentina. In: RABASSA, J. & SALEMME, M. (Eds.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, n. 12, p. 23-51.
- Cione, A.L.; Tonni, E.P. & Soibelzon, L. 2003. The broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and turtle extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* **5**(1): 1-19.
- Cuvier, G.L. 1807. Sur les Differentes Especies de Crocodiles Vivans et Sur Leur caracteres Distinctifs. *Annales du Museum d'Histoire Naturelle* **10**: 8-66.
- Faure M.; Guérin C.; Mourer-Chauviré C. 2009. L'Art rupestre du Parc National Serra da Capivara (Piauí, Brésil): bestiaire figuré et données paléontologiques. In: CONGRESSO INTERNACIONAL DE ARTE RUPESTRE, 14., 2009, São Raimundo Nonato (Piauí), 16 p., 10 fig.

- Ficcarelli, G., Coltorti, M., Moreno Espinosa, M., Pieruccini, P.L., Rook, L.; Torre, D. 2003. A model for the Holocene extinction of the mammals megafauna in Ecuador. *Journal of South American Earth Sciences* **15**: 835-845.
- Fortier, D.C.; Rincon, A.D. First record of Caiman sp. for the Pleistocene of Venezuela. In: III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, 2008, Neuquén. *Actas...* Neuquén, p. 101-101.
- Fortier, D.C.; Vilaboim, L.; Vasconcelos, A. Primeiro registro de Caimaninae para o Quaternário do Estado da Bahia. In: Paleo Minas, 2010, Uberlândia. *Livro de Resumos...* Uberlândia.
- Gmelin, J.F. 1789. Tom. I. Pars III. Pages 1033–1516 in Caroli a Linné, *Systema Naturae* (G. E. Beer, ed). Leipzig, Germany.
- González De Juana, C.; Iturralde De Arozena J. M.; Cadillat X.P. 1980. *Geología de Venezuela y de sus Cuencas Petrolíferas*. Volumes 1 and 2. Ediciones Foninves, Caracas, Venezuela, 1021 p.
- Guérin, C. 1991. La faune de vertébrés du Pléistocène supérieur de l'aire archéologique de São Raimundo Nonato (Piauí, Brésil), Paris. **C.R. Acad. Sci. Paris**, vol 312, serie II, pp. 567-572.
- Guérin, C., Curvello, M.A., Faure, M., Hugueney, M., Mourer-Chauviré, C. 1996. The Pleistocene fauna of Piauí (Northeastern Brazil). Palaeoecological and biochronological implications. *Fundamentos* **1** (1): 55–103.
- Guérin, C.; Faure, M.; Simões, P.R.; Hugueney, M.; Mourer-Chauviré, C. 2002. Toca da Janela da Barra do Antonião, São Raimundo Nonato, PI - Rica fauna pleistocênica e registro da Pré-história brasileira. In: SCHOBENHAUS, C.; CAMPOS, D.A. ; QUEIROZ, E.T.; WINGE, M.; BERBERT-BORN, M.L.C. (Eds.) *Sítios Geológicos e*

- Paleontológicos do Brasil*. Brasília: DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), p. 131-137.
- Guidon, N.; Guérin, C.; Faure, M.; Felice, G.D.; Cristiane, B.; Ignácio, E. 2009. Toca das Moendas, Piauí-Brasil, primeiros resultados das escavações arqueológicas. *Fundamentos* **8**: 70-85.
- Hirooka, S. S. 2003. As cavernas do Bauxi como detentoras de informações do período Pleistoceno. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DO CENTRO OESTE, 8, 2003, Cuiabá. *Boletim de resumos...* Cuiabá : UFMT, 2003. vol. 1. p. 204-205.
- Hoffstetter, R. 1970a. Vertebrados cenozóicos de Ecuador. CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGÍA, 4, Caracas, 1968, *Actas...* n.2, p. 955-970.
- Hoffstetter, R. 1970b. Vertebrados cenozóicos y mamíferos cretácicos del Perú. CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGÍA, 4, Caracas, 1968, *Actas...*n.2, p. 971-984.
- Hsiou, A.S.; Fortier, D.C. 2007. Primeiro registro de Caiman (Crocodylia, Alligatoridae) para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Gaea* **3**: 37-44.
- Iriondo, M.H. 1994. Los climas cuaternarios de la región pampeana. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino"* **4**(2): 1-46.
- Langston, W. Jr. 1965. Fossil Crocodylian from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *U Calif Publ Geol Sci* **52**: 1-157.
- Lemon, R. R. H.; Churcher C. S. 1961. Pleistocene geology and paleontology of the Talara region, Northwest Peru. *American Journal of Science* **259**: 410-429.
- Lydekker, R. 1888. *Catalogue of fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum. Part 1. Containing the Orders Ornithosauria, Crocodylia, Dinosauria, Squamata, Rhynchocephalia, and Proterosauria*. Brit. Mus. Nat. Hist., London, 309 p.
- Marinho, T.S.; Porpino, K.; Santos, M.F.C.F. 2005. Ocorrência de *Caiman latirostris* Daudin, 1802 (Crocodylia: Alligatoridae) no Quaternário do Rio Grande do Norte, Brasil.

- In: II Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados, 2005, Rio de Janeiro. *Resumos...*, 2005, p. 163-163.
- Medem, F. 1981. *Los Crocodylia de Sur America. Vol. 1. Los Crocodylia de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Bogota, 354 pp.
- Medem, F. 1983. *Los Crocodylia de Sur America. Vol. 2*. Universidad Nacional de Colômbia. Bogota, 270 p.
- Medina, C.J. 1976. Crocodylians from the Late Tertiary of northwestern Venezuela: *Mepanosuchusfisheri* sp. nov. *Breviora* **438**: 1-14.
- Noriega, J.I.; Carlini, A.A.; Tonni, E.P. 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de lacuencadelarroyoEnsenada (Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos, Argentina). In: Aceñolaza, R.G. (Coord.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino*, INSUGEO, Miscelánea, 12, p.71-76.
- Oaks, J.R. 2011. A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals arecent radiation of the true Crocodiles. *Evolution*, in press.
- Ortega, E. 1970. Evolución de las comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados del Cenozoico de Bolivia. In: Congreso Latinoamericano De Zoología, 4., 1970, Caracas. *Actas...*, v.2, p.985-990.
- Patterson, B. 1936. *Caiman latirostris* from the Pleistocene of Argentina, and a summary of South American Cenozoic Crocodylia. *Herpetologica* **1**: 43-54.
- Porpino, K.; Marinho, T. S.; Santos, M.F.C.F. 2004. Ocorrência de Crocodyliformes no Quaternário do Lajedo de Soledade, Apodi (RN). In: Paleo 2004 RJ/ES, 2004, Rio de Janeiro. *Boletim da Sociedade Brasileira de Paleontologia* **49**: 56-56.
- Porpino, K.; Santos Junior, V.; Santos, M.F.C.F. 2009. Lajedo de Soledade, Apodi, RN Ocorrência peculiar de megafauna fóssil quaternária no nordeste do Brasil. In: Bergqvist, L. P.; Mansur, K. L.; Rodrigues, M. A.; Rodrigues-Francisco, B. H.; Perez, R. A.;

- Beltrao, M.C.M.C. (Org.). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil - Volume II*. Brasília: SIGEP/CPRM, 2009, v. 2, p. 403-412.
- Rincón, A.; Parra, G.; Prevosti, F. J.; Alberdi, M. T.; Bell, C. J. 2009. A preliminary assessment of the mammalian fauna from the Pliocene-Pleistocene El Breal de Orocuál locality, Monagas State, Venezuela. *Museum of Northern Arizona Bulletin* **64**: 593-620.
- Rincón, A.; Prevosti, F.J.; Parra, G.E. 2011. New saber-toothed cat records (Felidae: Machairodontinae) for the Pleistocene of Venezuela, and the Great American Biotic Interchange. *Journal of Vertebrate Paleontology* **31**: 468-478.
- Rizzotto, G.J.; Oliveira, J.G.F. de. 2005. *Projeto Rio Madeira—levantamento de informações para subsidiar o estudo de viabilidade do aproveitamento hidrelétrico (AHE) do Rio Madeira. Relatório Final*. CPRM—Serviço Geológico do Brasil, Porto Velho, Brasil.
- Rueda-Almonacid, J.V.; Carr, J.L.; Mittermeier, R.A.; Rodríguez-Machecha, J.V.; Mast, R.B.; Vogt, R.C.; Rhodin, A.G.J.; Ossa-Velásquez, J.; Rueda, J.N.; Mittermeier, C.G. 2007. *Lastortugas y los cocodrilianos de los países andinos del trópico*. Serie de guías tropicales de campo N° 6. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos. Bogotá, Colombia. 538 p.
- Salas-Gismondi, R.; Antoine, P.O.; Baby, P.; Brusset, S.; Benammi, M.; Espurt, N. 2007. Middle Miocene crocodiles from the Fitzcarrald Arch, Amazonian Peru. *Cuadernos del Museo Geominero* **8**: 355–360.
- Spix, J. B., de (1825). *Animalia nova sive species novae Lacertarum, quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae regis*. Monachii, 2 pp. 1-26, 18 pls.
- Thorbjarnarson, J. 1992. *Crocodiles: An Action Plan for Their Conservation*. IUCN/SSC Crocodile Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland, and Cambridge, UK. 136p.

- Vasconcelos, W.R.; Hrbek, T.; Da Silveira, R.; de Thoisy, B.; Marioni, B.; Farias, I.P. 2006. Population genetic analysis of *Caiman crocodilus* (Linnaeus, 1758) from South America. *Genet Mol Biol* **29**:220–220.
- Venegas-Anaya, M.; Crawford, A.J.; Escobedo Galván, A.H.; Sanjur, O.; Densmore III, L.D.; Bermingham, E. 2008. Mitochondrial DNA phylogeography of *Caiman crocodilus* in Mesoamerica and South America. *Journal of Experimental Zoology* **309A**, 614–627.
- Villwok, J.A.; Tomazelli, L.J. 1995. Geologia costeira do Rio Grande do Sul. *Notas Técnicas* **8**: 1-45.
- Ximenes, C.L. 2008. Tanques Fossilíferos de Itapipoca, CE - Bebedouros e cemitérios de megafauna pré-histórica. In: Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Souza, C.R.G.; Fernandes, A.C.S.; Berbert-Born, M.; Queiroz, E.T.; (Ed.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Brasília: CPRM, v. 2., p. 465-478.

FIGURE CAPTIONS

Fig. 1. Pleistocene fossil localities in South America bearing fossil crocodylians. See text for references for each locality.

Fig. 2. Map showing the location of El Breal de Orocuál in Venezuela. Modified from Holanda and Rincón (2011).

Fig. 3. Crocodylian remains from El Breal de Orocuál. A-F, indeterminate Crocodylia. G and H, indeterminate Caimaninae. I and J, *Caiman* sp. A, OR-1836, dorsal paraxial osteoderm. B, OR-1836, dorsal adjacent paraxial osteoderm. C, OR-343, lateral osteoderm. D, OR-1833, centrum of cervical vertebra in left lateral view. E, OR-1394, centrum of the first caudal vertebra in ventral view. F, OR-348, posterior caudal vertebra. G, OR-1679, fragment of jaw

from the middle part of the ramus in medial and dorsal views. H, OR-1683, anterior dentary fragment in dorsal and ventral views. I, OR-271, anterior dentary fragment in dorsal view. J, OR-1678, posterior fragment of right maxilla in lateral e ventral views. All materials at the same scale (1cm), in natural size.

Fig. 4. OR-1677, holotype of *Caiman venezuelensis*. A and B, premaxilla in ventral view. C and D, premaxilla in dorsal view. E and F, schematic reconstruction of *Caiman venezuelensis* in ventral and dorsal view, based on comparisons with other caimans.

APPENDIX 1 – Institutional abbreviations and list of reference specimens

AMNH, American Museum of Natural History, New York. **DGM**, Divisão de Geologia e Mineralogia do Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, Brazil. **FMNH**, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois. **MCZ**, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts. **UCMP**, University of California Museum of Paleontology, Berkeley, California. **UF**, Florida Museum of Natural History, Gainesville, Florida. **UFAC**, Universidade Federal do Estado de Acre, Rio Branco, Brasil. **USNM**, United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, DC.

Caiman brevirostris: UFAC 196, UFAC 5388.

Caiman crocodilus, including subspecies: UF 21838, UF 14361, UF 69242, UF 42327, UF 76241, UF 45439, UF 50807, UF 45438, FMNH 217159, FMNH 13062, FMNH 98960, FMNH 217066, FMNH 212307, FMNH 98961, FMNH 229976, FMNH 69816, FMNH 69841, FMNH 69849, FMNH 69843, FMNH 73697, UCMP 123095, UCMP 123097, UCMP 132075, UCMP 132076, UCMP 42843, UCMP 123093, UCMP 119195, UCMP 123094, UCMP 138038, UCMP 123096, UCMP 42844, five uncatalogued UFAC specimens.

Caiman latirostris: FMNH 11009, FMNH 9713, four uncatalogued UFAC specimens.

Caiman lutescens: UCMP 39978.

Caiman yacare: UF C-98, UF C-128, UF C-86, UF C-109, UF C-82, UF C-107, UF C-46, UF C-63, UF C-133, UF C-153, UF C-140, UF C-119, UF C-45, UF C-139, UF C-26, USNM 297784.

Charactosuchus spp.: UFAC 3370, UFAC 1834, UFAC1664.

Crocodylus acutus: UF 66034, UF 43882, UF 43887, UF 43880, UF 43885, UF 40641, UF 62640, UF 62639, UF 62638, UF 62637, UF 62636, UF 63930, UF 56580, UF 54208, UF 63929, UF 56428, UF 61975, UF 54201, TMM m-6040, USNM 247943, USNM 211278, FMNH 213394, FMNH 213395, FMNH 213393, FMNH 190750, FMNH 22030, FMNH 22028, FMNH 213393, FMNH 213394, FMNH 213395, FMNH 98937, FMNH 98938.

Crocodylus intermedius: FMNH 75661, FMNH 75659, FMNH 75657, FMNH 75662, FMNH 75660, FMNH 75663.

Crocodylus moreletii: UF 54813, FMNH 1388, FMNH 1453, FMNH 4434, FMNH 4438, FMNH 39210, FMNH 4430.

Crocodylus rhombifer: UF 45189, UF 65800, FMNH 34677.

Eocaiman cavernensis: AMNH 3158, AMNH 19170.

Eocaiman sp.: UCMP 38878, UCMP 39023.

Gryposuchus jessei: UFAC 1273.

Melanosuchus fisheri: MCZ 4336.

Melanosuchus niger: UF 72914, UF 66428, UF 53600, USNM 257786, USNM 213704, FMNH 218507, FMNH 45652, FMNH 27036, three uncatalogued UFAC specimens.

Mourasuchus spp.: UCMP 38012 (holotype, *Mourasuchus arendsi*), DGM 526R (holotype, *Mourasuchus amazonensis*).

Necrosuchus ionensis: AMNH 3219.

Paleosuchus trigonatus: UF 61634, UF 61633, UF 61069, UF 63819, UF 75020, UF 56316, UF 75023, USNM 213705, USNM 300660, USNM 302052, AMNH 66391, FMNH 195638, FMNH 69870, FMNH 81980, FMNH 69873, FMNH 69876, FMNH 69877, FMNH 69878, FMNH 69879, FMNH 69880, FMNH 69881, FMNH 69882, FMNH 69883.

Paleosuchus palpebrosus: UF 72815, UF 62783, UF 63245, UF 72508, UF 72509, UF 76531, USNM 211266, FMNH 42703, FMNH 69867, FMNH 69875, FMNH 73450, FMNH 69872, FMNH 69874.

Purussaurus neivensis: USNM 10889, UCMP 39704, UCMP 39657, UCMP 45719, UCMP 41101.

Purussaurus brasiliensis: UFAC 1118, UFAC 1403, UFAC 4770, DGM 527R.



Fig. 1. Pleistocene fossil localities in South America bearing fossil crocodylians. See text for references for each locality.

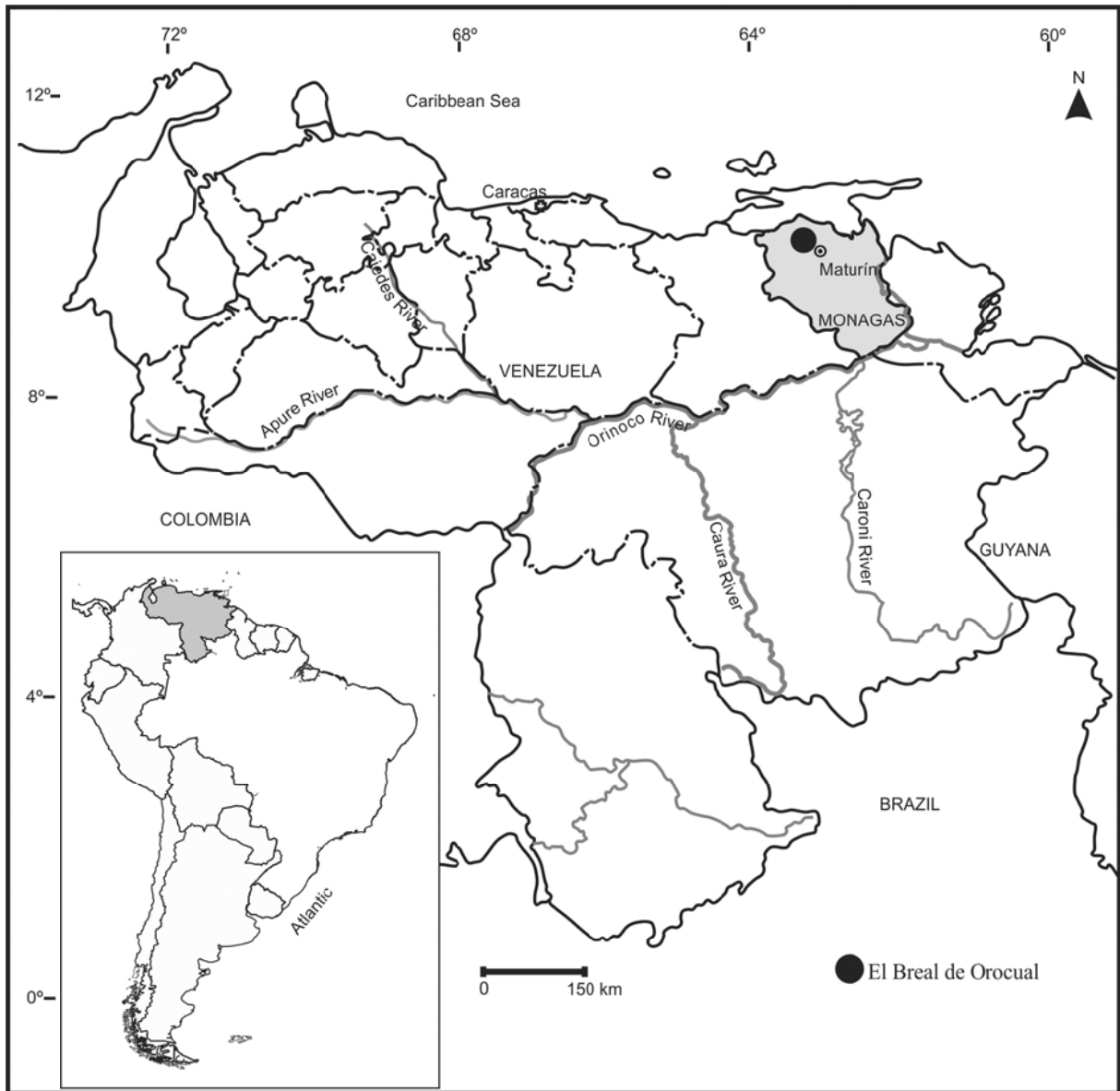


Fig. 2. Map showing the location of El Breal de Orocuai in Venezuela. Modified from Holanda and Rincón (2011).

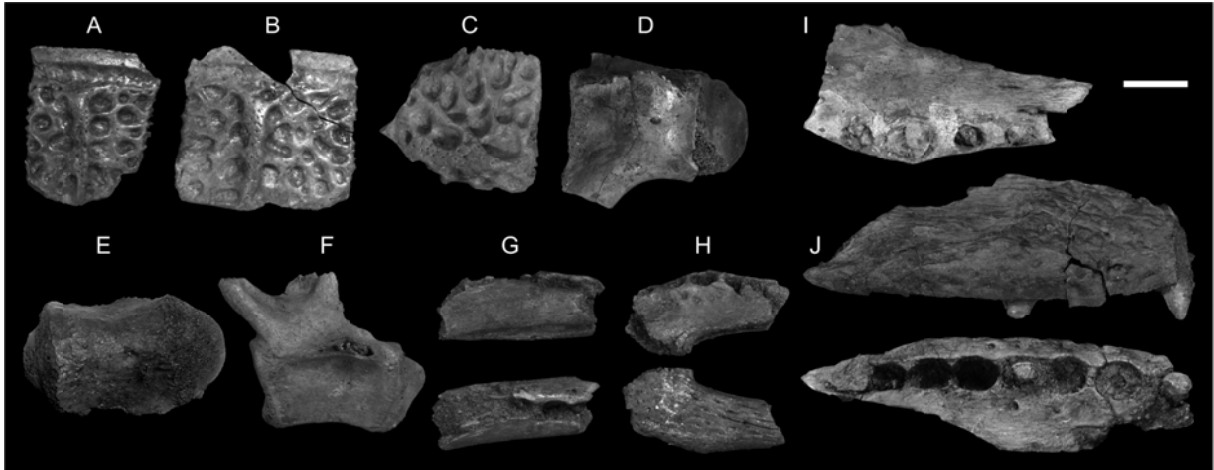


Fig. 3. Crocodylian remains from El Breal de Orocuá. A-F, indeterminate Crocodylia. G and H, indeterminate Caimaninae. I and J, *Caiman* sp. A, OR-1836, dorsal paraxial osteoderm. B, OR-1836, dorsal adjacent paraxial osteoderm. C, OR-343, lateral osteoderm. D, OR-1833, centrum of cervical vertebra in left lateral view. E, OR-1394, centrum of the first caudal vertebra in ventral view. F, OR-348, posterior caudal vertebra. G, OR-1679, fragment of jaw from the middle part of the ramus in medial and dorsal views. H, OR-1683, anterior dentary fragment in dorsal and ventral views. I, OR-271, anterior dentary fragment in dorsal view. J, OR-1678, posterior fragment of right maxilla in lateral and ventral views. All materials at the same scale (1cm), in natural size.

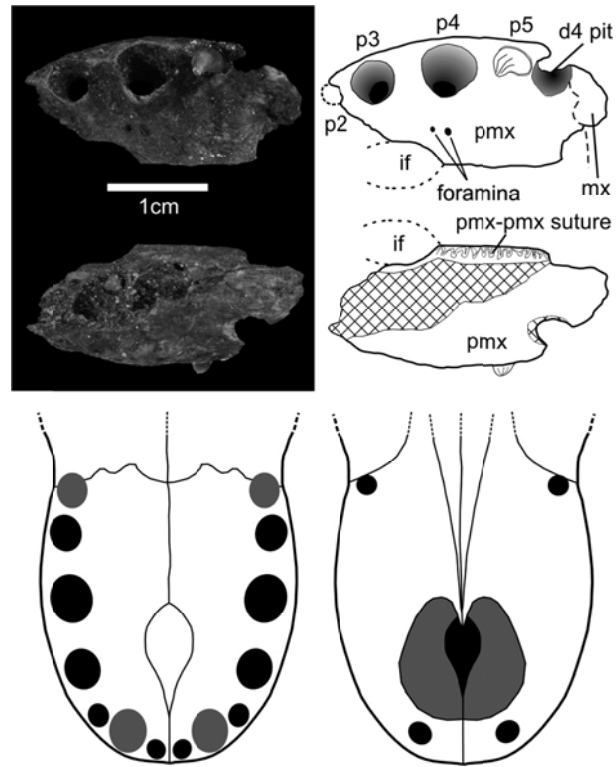


Fig. 4. OR-1677, holotype of *Caiman venezuelensis*. A and B, premaxilla in ventral view. C and D, premaxilla in dorsal view. E and F, schematic reconstruction of *Caiman venezuelensis* in ventral and dorsal view, based on comparisons with other caimans.

THE OLDEST NEW WORLD *Crocodylus*: A NEW SPECIES FROM THE EARLY
PLIOCENE OF VENEZUELA

KEYWORDS: *Crocodylus*, new species, Venezuela, Paleontology, Pliocene

Orangel Aguilera , Daniel Fortier, Alfredo A. Carlini, Rodolfo Sánchez, Luis Quiróz and Marcelo R. Sánchez-Villagra*

Orangel Aguilera. Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, calle Norte, Edf. Universitario, Coro, 4101, Edo. Falcón, Venezuela. orangel.aguilera@gmail.com

Daniel Fortier. Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGeo, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500, Cx. P. 15001, Porto Alegre, RS, Brazil. danielcfortier@yahoo.com.br

Alfredo A. Carlini. Departamento Científico de Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n B1900FWA La Plata, Argentina. acarlini@fcnym.unlp.edu.ar

Rodolfo Sánchez. Municipio Urumaco, Edo. Falcón, Venezuela.
rodolfosanchez128@hotmail.com

Luis Quiróz. Department of Geological Sciences, University of Saskatchewan, 114 Science Place, Saskatoon, SK S7N 5E2, Canada. luisignacioquiroz@gmail.com

Marcelo R. Sánchez-Villagra. Palaeontological Institute and Museum, University of Zürich, Karl Schmid-Strasse 4, Zürich 8006, Switzerland. m.sanchez@pim.uzh.ch

*Corresponding author

ABSTRACT

An almost complete skull with mandibles from the Early Pliocene San Gregorio Formation of Venezuela serves to describe the oldest fossil species of *Crocodylus* from South America. The new fossil exhibits a broad skull and robust teeth, with estimated total length of 4.40 m and weight of 450 kg in life. A phylogenetic analysis of living and extinct close relatives corroborates the monophyly of *Crocodylus* and that of a New World clade, with the new species as the sister group to extant species. The Urumaco

sequence has yielded with at least twelve species the highest South American paleodiversity for Crocodyliformes, including gharials, alligators, nettosuchids, caimans and crocodiles. The new, younger fossil locality, for which a stratigraphical section is presented, documents a significant change in the assemblage of crocodylians from the Neotropics around Miocene/Pliocene times, resulting from hydrographic and climate change.

INTRODUCTION

New World crocodylians include four living species of *Crocodylus*, a genus with a widespread distribution in tropical regions of the world (Thorbjarnarson 1992). Relationships among species of *Crocodylus* have been subject to diverse molecular and morphological investigation, in order to solve issues on the biogeographic history of the clade, the position of several fossil forms originally attributed to the genus, and the evolution of anatomical characters (e.g., Brochu 2000; McAiley et al. 2006). The relationships among the crown *Crocodylus* (excluding *Mecistops*) are much contested (Meganathan et al. 2010), but the monophyly of the New World clade is well-supported (Brochu et al. 2010). Fossils of the New World crocodiles are especially sparse, with some specimens referable to modern species extending back to the Late Pliocene (Miller 1980). Fortier et al. (2007) briefly cited a complete skull of a potentially new species from the Late Pleistocene of Brazil, closely related to *C. intermedius*. We describe here the oldest fossil species of *Crocodylus* from South America. Beyond serving to test the phylogeny of the clade based on well-preserved anatomical details, this new fossil documents a significant change in the assemblage of crocodylians from the Neotropics around Miocene/Pliocene times.

MATERIAL, METHODS AND GEOLOGICAL SETTINGS

The institutional abbreviations used in this paper are as follows: **AMNH**: American Museum of Natural History, New York, USA; **AMU**: Alcaldía del Municipio Urumaco, Falcón, Venezuela; **BMNH**: Natural History Museum, London, United Kingdom; **FMNH**: Field Museum of Natural History, Chicago, USA; **UF**: Florida Museum of Natural History, Gainesville, USA; **USNM**: United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, DC, USA; **SMNS**: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Germany; **ZSM**: Zoologische Staatssammlung, München, Germany.

The fossil was preserved three-dimensionally. The articulated skull and mandibles, and additional disarticulate teeth potentially belonging to the same taxon, were collected during an expedition to the Urumaco sequence of Northwestern Venezuela (Sánchez-Villagra et al. 2010; Figure 1.1), in the San Gregorio Formation. Removal of sediments required softening with water and manual cleaning with fine-tipped dental tools. Body length and weight were estimated using skull length regression formulae from Sereno et al. (2001) and Farlow et al. (2005). Measurements were taken with vernier calipers and dividers, rounded to nearest mm (Table 1).

Comparative materials that were studied included “*Crocodylus*” *megarhinus*: AMNH 5061, AMNH 5076, BMNH R3327 (holotype), BMNH R3328, BMNH R3104, SMNS 12650, SMNS 12651; *Rimasuchus lloidi*: BMNH R 14154; “*Crocodylus*” *pigotti*: BMNH R7729; *Voay robustus*: MCZ 1006 (neotype), AMNH 3100, AMNH 3101, AMNH 3102, AMNH 3103, AMNH 3105, BMNH R2026, BMNH R2085, BMNH R2193, BMNH R2204, BMNH R2218; *Mecistops cataphractus*: FMNH 16074, FMNH 179267, FMNH 189998, UF 109154, UF 145926; *Crocodylus palaeindicus*: AMNH 1915, BMNH R4397, BMNH 39795, BMNH 39797, BMNH 39799, BMNH 40823; *C. palustris*: FMNH 51691, FMNH 31537, ZSM 30/1912, ZSM 231/0, ZSM 517/1911; *C. siamensis*: UF 71182, ZSM unnumbered, ZSM

643/1920, ZSM 644/1920, ZSM 646/1920; *C. porosus*: FMNH 22026, FMNH 14033, FMNH 21907, FMNH 3219, FMNH 13827, FMNH 63744, FMNH 15231, FMNH 208935, FMNH 14034, FMNH 28466, FMNH 28469, FMNH 15229, FMNH 14071, FMNH 52754, UF71779, UF 134586, USNM 66732; *C. mindorensis*: FMNH 19891 (paratype), FMNH 21904, FMNH 52752, FMNH 52753, USNM 252699, USNM 252670, USNM 252669; *C. johnstoni*: UF 4310, FMNH 223669, FMNH 18301; *C. novaeguineae*: FMNH 13092 (holotype), FMNH 14043, FMNH 14040, FMNH 14041, FMNH 14053, UF 71780, UF 145927, UF 149214, USNM 211292; *C. niloticus*: UF 54812, UF 55787, UF 154251, FMNH 19319, FMNH 17157, FMNH 217153; *C. venezuelensis*: AMU-231 (Holotype), AMU-232 (referred teeth); *C. moreletii*: FMNH 1388, FMNH 1453, FMNH 4434, FMNH 4438, FMNH 39210, FMNH 4430, UF 29160, UF 54813, ZSM 3038/0; *C. rhombifer*: UF 45189, UF 65800 (subfossil from Grand Cayman Island), AMNH 6178, AMNH 6179, AMNH 6181, AMNH 6183 (all AMNH specimens from the Pleistocene of Cuba); *C. acutus*: UF 66034, UF 43882, UF 43887, UF 43880, UF 49953, UF 56429, UF 56580, UF 115642, FMNH 213394, FMNH 213395, FMNH 213393, FMNH 190750, FMNH 22030, FMNH 22028, FMNH 213393; *C. intermedius*: FMNH 75661, FMNH 75659, FMNH 75657, FMNH 75662, FMNH 75660, FMNH 75663.

The San Gregorio Formation is exposed in the north-central area of the Falcon State coastal plain, 10km north of the Urumaco Town. Details of the stratigraphical section studied are presented here (Figure 1.2) and complement previous studies of the local geology (Quiróz and Jaramillo 2010). The fossil comes from basal-most portion of the San Gregorio Formation, the Vergel Member, which overlies the Late Miocene to Early Pliocene Codore Formation. The contact between the Codore and San Gregorio formations is transitional near the Urumaco River area, and the age is Early Pliocene. The paleoenvironment interpretation corresponds to a distal alluvial fan, crossed by low-sinuosity channels. The lateral outflow of these channels during inundate event form a sub-aerial savannas, such as, wetland. The results

of these inundate soil are the paleosol over sandy deposits, characterized by the presence of terrestrial and semi-aquatic fossil assemblage, including mammals (Vucetich et al. 2010). The faunal assemblage represents the last testimonies of the hydrographic and climate change around the Miocene/Pliocene boundary.

SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Eusuchia Huxley 1873

Crocodylia Gmelin 1789, sensu Benton and Clark 1988

Crocodylidae Cuvier 1807

Crocodylus venezuelensis n. sp.

(Figures 2, 3)

Derivation of name - After Venezuela, in reference to its occurrence.

Holotype - AMU-231 an almost complete skull with associated mandibles.

Other material examined - AMU-232 a series of isolated teeth collected 1 km from to the type locality.

Type locality, horizon and age - The holotype was collected from the Northeastern of Urumaco town (N11°17'53.9", W70°14'33.7"), from the Early Pliocene San Gregorio Formation (Vergel Member), Falcón State, Northwestern Venezuela.

Diagnosis - *Crocodylus venezuelensis* posses the following unique combination of features: broad skull and robust teeth; concave posterior margin of the skull roof, no posterior convexity of the parietal-supraoccipital; skull roof bearing a step between the dorsal surfaces of the squamosal and the exoccipital; dorsal surface of the rostrum bearing a medial dorsal "boss"; supratemporal fenestrae sub-circular and fossae more developed postero-laterally, no lateral ridges; postorbital bar massive; large sub-circular external naris with laterally

expanded premaxillae; rostrum with two lateral constrictions, the posteriormost at the very middle of the rostrum and the anteriormost at the premaxilla-maxilla suture; jugals very high and bearing a postero-ventral process posterior to the maxillary tooth row; postorbital bar massive; snout straight in lateral view, with a depression at the level of the second maxillary tooth; notches for the fourth, ninth and tenth dentary teeth much developed; mandibular symphysis does not extend to the anteriormost part of the dentaries; third to sixth dentary teeth occludes lingually.

Remarks - We estimate that the holotype is an adult specimen, because of the strong fusion of the bone elements, with highly obliterated sutures, as well as broad skull and comparatively small orbits and supratemporal fenestrae for *Crocodylus*. Regarding the size and weight of the crocodile in life, a total of 4.40 m and 450 kg are recovered. The medial dorsal “boss” is well developed, a structure that in other crocodiles becomes less apparent in late ontogeny, suggesting that the new species could have reached a larger size.

Description - The skull is characterized by a short and broad snout. Most of the sutures are hardly visible, especially dorsally. The dorsal surface of the skull is marked by developed ornamentations, lacking any ridges or rostral canthi. The sub-circular external naris opens dorsally and is surrounded by the premaxillae. There is only a small participation of the nasals at the posterior margin of the external naris. The orbits are sub-circular and as wide as the interorbital bar. The anterior part of the right palpebral is preserved, showing developed ornamentation. The circular supratemporal fenestrae are equally-spaced from the posterior, lateral and anterior borders of skull roof, and separated by a flat interfenestral bar. The infratemporal fenestrae are square-shaped, as wide as the supratemporal fenestrae. They are separated from the orbits by a massive postorbital bar. The lateral and the ventral contours of the snout are sinusoidal. The dorsal surface of the snout has a latero-medial depression at the level of the second maxillary tooth. The premaxilla has five teeth, and bears a small opening

for the first dentary tooth. The dorsal premaxillary process is short, not extending beyond the third maxillary alveolus. There is a notch between the premaxilla and maxilla for reception of the fourth dentary fang. The maxilla is very deep between the third and the seventh teeth, the deepest part of the maxilla. The maxilla bears a posterior process within the lacrimal. The maxillary teeth are circular in cross-section. In crocodylids, the dentary teeth occludes in line with the maxillary toothrow, but in *C. venezuelensis* the third to sixth dentary teeth occludes lingually. The largest maxillary tooth is the fifth. The jugal is broad and high and bears a postero-ventral process posterior to the maxillary tooth row. The jugal forms the posterior angle of the infratemporal fenestra. The quadratojugal bears a spine at the posterior margin of the infratemporal fenestra. The nasals are elevated above the surface of the rostrum by a pair of longitudinal grooves along the nasal-maxillary sutures, forming a distinct “boss”. The frontoparietal suture is concavoconvex and on skull table entirely. The descending process of the squamosal bears a step between the dorsal surfaces of it and the exoccipital. The squamosal does not extend to the lateral extent of the paraoccipital process. The skull roof is square-shaped with nearly parallel lateral margins and concave posteriorly with no medial convexity. In lateral view, the depression of the snout at the level of the second maxillary tooth is well visible. The ventral margin of the jugal is markedly concave. The skull and mandibles are in occlusion, hiding most of the skull in ventral view. The suborbital fenestra is an anteroposteriorly elongate. The anterior process of the palatines between the fenestrae is broader than the posterior process, which has nearly parallel sides. The pterygoid process of the ectopterygoids bears a small process into the suborbital fenestrae, making the posteromedial border of the fenestra straight. The mandibles are gently curved, allowing some maxillary tooth to be visible in dorsal view. The mandibular symphysis is short, extending to the level of the fourth dentary tooth. Anteriorly, the dentaries are slightly separated, between the first dentary teeth. The fourth dentary tooth is larger than the third, and the alveoli are

separated. The angular-surangular suture passes broadly along ventral margin of external mandibular fenestra.

PHYLOGENETIC METHODS

A maximum parsimony analysis using TNT v. 1.1 (Goloboff et al. 2003) was performed to test the phylogenetic relationships of *Crocodylus venezuelensis*, based on a matrix of 33 morphological characters (Appendix 1), coding 30 characters that vary inside Crocodylinae from Brochu (2010), and adding three new characters. The dataset included 14 ingroup taxa. The outgroup includes “*Crocodylus*” *megarhinus*, a basal crocodyline, and three osteolamines: “*Crocodylus*” *pigotti*, *Rimasuchus lloydi* and *Voay robustus*. An exhaustive branch-and-bound search strategy conducted performing the “implicit enumeration” option, to recover the most parsimonious trees (Appendix 2, 3).

RESULTS AND DISCUSSION

The phylogenetic analysis recovered only one MPT (length=61, CI=0.6 and RI=0.7; Figure 4). The crown *Crocodylus* was recovered as monophyletic, as in previous analysis (e.g., Brochu 2000, 2010). *C. palaeindicus* lies as the sister group of the crown clade, but its support is very weak. The New World assemblage represents a monophyletic and well supported clade, having *Crocodylus venezuelensis* as the basalmost representative species and the sister group of a clade of extant species.

The New World crocodiles are supported by three unambiguous synapomorphies: dorsal surface of rostrum bears medial dorsal boos (15-1); palatine-pterygoid suture nearly at the posterior angle of suborbital fenestra (20-0); pterygoid ramus of ectopterygoid straight and

posterior margin of suborbital fenestra linear (21-0). These characters seem to have evolved shortly after the dispersion event from the Old World to the New World, since they are present in *C. venezuelensis* early in the Pliocene. Some features are present in all extant species of the clade, but due to the incompleteness of *C. venezuelensis*, they could not be traced back to the early evolution of the group: ventral tubercle of proatlas more than one-half the width of the dorsal crest (1-0), and the pterygoid surface lateral and anterior to internal choana is pushed inward around choana to form the “neck” surrounding aperture (22-2). These are unknown to *C. venezuelensis*, and may represent synapomorphies of the New World crocodiles or only of the extant species. Nevertheless, some features are unambiguous synapomorphies of the extant group: the posterior margin of the skull roof with a posterior process, forming a distinct convexity (31-1), and the posterior process of palatines have nearly parallel sides (32-1). *C. acutus* and *C. intermedius* share an anterior process of palatines wider than the posterior process (33-2). Although only one feature groups them together, the sister-group relationship between *C. acutus* and *C. intermedius* has been already proposed by some molecular phylogenies (e.g., White and Densmore 2001, Meganathan *et al.* 2010). The South American clade is a well supported group and has accumulated distinctive differences from its sister taxon, *C. niloticus*, and other extant and extinct crocodile species (Figure 5).

The Urumaco sequence from Northwestern Venezuela has yielded at least twelve species of fossil Crocodyliformes, the highest South American aquatic crocodile paleodiversity, including gharials, alligators, netosuchids, caimans and crocodiles of diverse sizes and ecologies (Sánchez-Villagra and Aguilera 2006; Scheyer and Moreno-Bernal 2010). This high diversity is even larger if the more or less contemporaneous rich localities from the Amazon region are considered (Riff *et al.* 2010). However, until now, there had been an absence of true fossil *Crocodylus* records from this area. The discovery of the San Gregorio faunal assemblage (Vucetich *et al.* 2010) is important because it samples the new, more

modern faunas that replaced those that became extinct in late Miocene times. The new crocodile species is a representative of a living clade, a much less diverse radiation of crocodiles. The also recent discoveries of rodents and giant sloths from the San Gregorio Formation (Vucetich et al. 2010) conform the suggested pattern of intertropical zones as cradles and museums of otherwise extinct taxa (Jablonski et al. 2006; Head et al. 2009). This area was probably also a center of origin of the *Crocodylus* neotropical radiation, after a transatlantic dispersal event either across the Atlantic from Africa or across the Pacific from Asia (Brochu et al. 2007), considering that all living species of *Crocodylus* last shared a common ancestor within the past 15 million years, with the group first appearing in the Old World (Brochu 2000).

The phylogenetic analysis supports the monophyly of the South American clade and provides information about its minimal Early Pliocene age for the New World clade, which has been estimated from both the fossil record and molecular markers (Mead et al. 2004; McAiley et al. 2006; Meganathan et al. 2010).

The studied specimen comes from outcrops of the lower part of the Vergel Member, consisting of brown to dark gray, massive mudstone and mottled muddy sandstone interbedded with massive to cross-bedded conglomeratic sandstone with lenticular geometry and erosive base, grading to parallel-stratified, fine to medium grained sandstone. This succession represents flood plain deposits and associated crevasse splay, with low sinuosity ephemeral channels mostly filled during river flooding, in an alluvial fan setting.

The paleoenvironment based on palynofloras from the Urumaco Formation suggests a continuation of the Amazonian forest into the northwestern Venezuela during the Miocene (Jaramillo et al. 2010). The Urumaco faunal context included marginal marine, freshwater and continental vertebrates (Sánchez-Villagra and Aguilera 2006). The latest Miocene-Early Pliocene Codore Formation flora replaced the Amazonian palynoflora by xerophytes

vegetations; during the major environment change related to the collapse of the Urumaco delta during the Late Miocene, correlates with a major uplift of the northern Andes and the eastward changing hydrograph course of a paleo-Orinoco River (Diaz de Gamero 1996, Quiroz and Jaramillo 2010). From the Codore Formation Crocodyliformes were not collected and only few faunal specimens from El Jebe Member, such as, xenarthrans Glyptodontidae (Carlini et al. 2008) and grassy wetlands birds Ciconiidae (Walsh and Sánchez 2008) can be recovered. The overlying Pliocene San Gregorio Formation (Vergel Member), where *Crocodylus venezuelensis* n. sp. was discovery, represent sedimentary accumulation in alluvial fans (Quiróz and Jaramillo 2010), and the aquatic paleoenvironment in a tropical wetland with meandering channels and inundate savanna are treated Vucetich et al. (2010).

ACKNOWLEDGEMENTS

F. Acosta supported with digital photography. For access to and assistance with collections, we thank C. Mehling (AMNH), J. Hernández (AMU), L. Steel (BMNH), A. Resetar and K. Lawson (FMNH), R. Schoch (SMNS), A. Hastings and R. Hulbert (UF), A. Wynn and J. Jacobs (USNM) and M. Franzen (ZSM). The Florida Museum of the Natural History and Brazilian agencies CAPES and CNPq funded collections visiting to DF. The Palaeontological Institute and Museum in Zurich provided funding for the project.

REFERENCES

- Benton, M.J., and Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia, p. 295-338. In Benton, M. (ed). *The Phylogeny and Classification of Tetrapods*. Clarendon Press, Oxford.

- Brochu, C.A. 2000. Phylogenetic relationships and divergence timing of *Crocodylus* based on morphology and the fossil record. *Copeia*, 2000:657-673.
- Brochu, C.A., Nieves-Rivera, A.M., Velez-Juarbe, J., Daza-Vaca, J.D., and Santos, H. 2007. Tertiary crocodylians from Puerto Rico: Evidence for Late Tertiary endemic crocodylians in the West Indies? *Geobios*, 40:51-59.
- Brochu, C.A., Njau, J., Blumenshine, R.J., and Densmore, L.D. 2010. A new horned crocodile from the Plio-Pleistocene hominid sites at Olduvai Gorge, Tanzania. *PLoS ONE* 5: e9333. doi:10.1371/journal.pone.0009333.
- Carlini, F., Zurita, A., Scillato-Yané, G.J., Aguilera, O., and Sánchez, R. 2008. New Glyptodont from the Codore Formation (Pliocene), Falcón State, Venezuela, its relationship with the *Asterostemma* problem, and the paleobiogeography of the Glyptodontinae. *Paläontologische Zeitschrift*, 82:139-152.
- Farlow, J.O., Hurlburt, G.R., Elsey, R.M., Britton, A.R.C., and Langston, W.Jr. 2005. Femoral dimensions and body size of *Alligator mississippiensis*: estimating the size of extinct mesoeucrocodylians. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25:354-369.
- Fortier, D.C, Nascimento, E.R., and Holanda, E.C. 2007. Sobre um crocodilo da Formação Rio Madeira (Pleistoceno Superior, Rondônia): descrição e análise filogenética preliminares. X Simpósio de Geologia da Amazônia. *Anais*, 287-289.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., and Nixon, K. 2003. TNT: Tree analysis using New Technology. Version 1.0, version Beta test v. 0.2.
- Head, J.J., Bloch, J.I., Hastings, A.K., Bourque, J.R., Cadena, E.A., Herrera, F.A., Polly P.D., and Jaramillo, C.A. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature*, 457:715-717

- Mead, J.I., Laurito, C., Valerio, A.L., Swift, S., and Cubero, R. 2004. The Late Pliocene-Early Pleistocene fauna of El Indio, SW Costa Rica. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24:92A.
- McAiley, L.R., Willis, R.E., Ray, D.A., White, P.S., Brochu, C.A., and Densmore, III L.D. 2006. Are crocodiles really monophyletic? evidence for subdivisions from sequence and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39:16-32.
- Meganathan, P.R., Dubey, B., Batzer, M.A., Ray, D.A., and Haque, I. 2010. Molecular phylogenetic analyses of genus *Crocodylus* (Eusuchia, Crocodylia, Crocodylidae) and the taxonomic position of *Crocodylus porosus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57:393-402.
- Quiróz, L., and Jaramillo, C. 2010. Stratigraphy and sedimentary environments of Miocene shallow to marginal marine deposits in the Urumaco Trough, Falcon Basin, western Venezuela, p. 153-172. In Sánchez-Villagra, M., Aguilera, O., and Carlini, F. (eds.). *Urumaco and Venezuelan Paleontology*. Indiana Press University.
- Riff, D., Romano, P.S., Ribeiro, G., and Aguilera, O. 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in Northern South America, p. 259-280. In Hoorn, C., Vonnhof, H., and Wesselingh F. (eds.). Wiley-Blackwell.
- Sánchez-Villagra, M. R., and Aguilera, O. 2006. Neogene vertebrates from Urumaco, Falcón State, Venezuela: diversity and significance. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4:231-220.
- Sánchez-Villagra M. R., Aguilera O. A., Carlini A. A. (eds). 2010. *Urumaco and Venezuelan Palaeontology – The fossil record of the Northern Neotropics*. Indiana University Press.
- Scheyer, T.M., and Moreno-Bernal, J. 2010. Fossil crocodiles from Venezuela, with comparisons to other South American faunas, p. 192-213. In Sánchez-Villagra, M., Aguilera, O., and Carlini, F. (eds.). *Urumaco and Venezuelan Paleontology*. Indiana Press

University.

Sereno, P.C., Larsson, H.C.E., Sidor, C.A., and Gado, O. 2001. The Giant Crocodyliform *Sarcosuchus* from the Cretaceous of Africa. *Nature*, 294:1516-1519.

Thorbjarnarson, J. 1992. Crocodiles: an action plan for their conservation. IUCN, Switzerland.

Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Aguilera, O., and Sánchez-Villagra, M.R. 2010. The Tropics as reservoir of otherwise extinct mammals: the case of rodents from a new Pliocene faunal assemblage from northern Venezuela. *Journal of Mammalian Evolution*, 17:265-273.

Walsh, S., and Sánchez, R. 2008. The first Cenozoic fossil bird from Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift*, 82:105-112.

White, P.S., and Densmore III, L.D. 2001. DNA sequence alignment and data analysis methods: their effect on the recovery of crocodylian relationships, p. 29-37. In Grigg, G.C., Seebacher, F., Franklin, C.E. (eds.), *Crocodylian Biology and Evolution*. Surrey Beatty and Sons Pty. Limited, Chipping Norton, N.S.W., Australia.

FIGURE LEGENDS, TABLE AND APPENDIX

FIGURE 1. Map of Northwestern Venezuela showing the geologic sequence in the Urumaco trough and the fossil locality (redraw from Quiróz and Jaramillo, 2010). 2. Stratigraphic section of the San Gregorio Formation, Vergel Member. Black skull icon represents the fossil specimen of *C. venezuelensis* n. sp. in the sequence. Grey skull icon represents the potentially belonging to *C. venezuelensis*, based on a series of isolated teeth.

FIGURE 2. *Crocodylus venezuelensis* n. sp. (holotype, AMU-231), from the Early Pliocene San Gregorio Formation (El Vergel Member). 1. dorsal view. 2. ventral view. 3. right lateral view. 4. left lateral view. Scale bar = 10 cm.

FIGURE 3. A series of isolated teeth (AMU-232) collected 1 km from to the holotype (N11°17'56.4", W70°13'52.8"), potentially belonging to *Crocodylus venezuelensis*.

FIGURE 4. Temporally calibrated cladogram showing the phylogenetic relationships of *C. venezuelensis*, based on the MPT (lengh=61, CI=0.6 and RI=0.7).

FIGURE 5. Living species of *Crocodylus* from the New World, its sister African taxon and the fossil *Crocodylus venezuelensis* n. sp. for comparison. 1 and 7, *C. niloticus* (UF 54812). 2 and 8, *C. venezuelensis* † (holotype, AMU-230), from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. 3 and 9, *C. moreletii* (UF 29160). 4 and 10, *C. rhombifer* (UF 45189). 5 and 11, *C. acutus* (UF 56429). 6 and 12, *C. intermedius* (USNM 211281). 1-6: dorsal (top) and ventral (bottom) views. 7-12: right lateral views.

TABLE 1. Measurements of AMU-230 (mm)

APPENDIX 1. Character list. The data matrix included 32 discrete morphological characters and 14 ingroup taxa. Character optimization was based on comparison with outgroup taxa. The outgroups selected for this analysis were “*Crocodylus*” *megarhinus* and three osteolaemines: “*Crocodylus*” *pigotti*, *Rimasuchus lloydi* and *Voay robustus*. Characters used in the phylogenetic analysis are based primarily on those listed in Brochu (2010). Two new characters were added to the matrix. All characters were set as non-additive.

1. Ventral tubercle of proatlas more than one-half (0) or no more than one half (1) the width of the dorsal crest. (Brochu 2010, character 1)
2. Fused proatlas boomerang-shaped (0), strap-shaped (1), or massive and block-shaped (2). (Brochu 2010, character 2)
3. Anterior half of axis neural spine oriented horizontally (0) or slopes anteriorly (1). (Brochu 2010, character 6)
4. Axis neural spine crested (0) or not crested (1). (Brochu 2010, character 7)

5. Posterior half of axis neural spine wide (0) or narrow (1). (Brochu 2010, character 8)
6. Hypapophyseal keels present on eleventh vertebra behind atlas (0), twelfth vertebra behind atlas (1), or tenth vertebra behind atlas (2). (Brochu 2010, character 9)
7. Third cervical vertebra (first postaxial) with prominent hypapophysis (0) or lacks prominent hypapophysis (1). (Brochu 2010, character 10)
8. 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 2010, character 11)
9. Scapulocoracoid facet anterior to glenoid fossa uniformly narrow (0) or broad immediately anterior to glenoid fossa, and tapering anteriorly (1). (Brochu 2010, character 14)
10. 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 2010, character 15)
11. 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 2010, character 19)
12. Supraacetabular crest narrow (0) or broad (1). (Brochu 2010, character 20)
13. Dentary symphysis extends to fourth or fifth alveolus (0) or sixth through eighth alveolus (1) or behind eighth alveolus (2.) (Brochu 2010, character 28)
14. 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 2010, character 34)
15. Dorsal surface of rostrum curves smoothly (0) or bears medial dorsal boss (1). (Brochu 2010, character 52)

16. Preorbital ridges absent or very modest (0) or very prominent (1) at maturity. (Brochu 2010, character 53)
17. Surface of maxilla within narial canal imperforate (0) or with a linear array of pits (1.) (Brochu 2010, character 55)
18. Anterior ectopterygoid process tapers to a point (0) or forked (1). (Brochu 2010, character 63)
19. Palatine process generally broad anteriorly (0) or in form of thin wedge (1). (Brochu 2010, character 65)
20. Palatine-pterygoid suture nearly at (0) or far from (1) posterior angle of suborbital fenestra. (Brochu 2010, character 67)
21. Pterygoid ramus of ectopterygoid straight, posterolateral margin of suborbital fenestra near linear (0) or ramus bowed, posterolateral margin of fenestra with developed concavity (1). (Modified from Brochu 2010, character 68)
22. 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 2010, character 69)
23. 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 2010, character 71)
24. 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 2010, character 80)
25. Posterolateral margin of squamosal horizontal or nearly so (0) or upturned to form a discrete “horn” (1.) (Brochu 2010, character 86)

26. Squamosal does not extend (0) or extends (1) ventrolaterally to lateral extent of paraoccipital process. (Brochu 2010, character 87)
27. 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 2010, character 88)
28. Sulcus on anterior braincase wall lateral to basisphenoid rostrum (0) or braincase wall lateral to basisphenoid rostrum smooth; no sulcus (1). (Brochu 2010, character 89)
29. Extensive exposure of prootic on external braincase wall (0) or prootic largely obscured by quadrate and laterosphenoid externally (1). (Brochu 2010, character 91)
30. Lateral eustachian canals open dorsal (0) or lateral (1) to medial eustachian canal. (Brochu 2010, character 96)
31. Posterior margin of skull roof concave (0) or with a developed medial convexity (1) late in ontogeny. (NEW)
32. Posterior process of palatines with nearly parallel sides (0) or expands posteriorly (1). (NEW)
33. Anterior process of palatines wider than (0) or as wide as (1) the posterior process. (NEW)

APPENDIX 2. Character codings. Unknown or non-applicable characters were coded as question marks. Polymorphisms are noted in brackets.

"Crocodylus" megarhinus ??????0????10000001102100?1000?0

"Crocodylus" pigotti ??00??0011??1?01011111??010?10101

Rimasuchus lloydi ??????????????01?00???110101100?0

Voay robustus ??????????11100100011101111?10001

Mecistops cataphractus 100000001120110000111001000110100

Crocodylus palaeindicus ??????????????0100010010010010111??

Crocodylus porosus 11001101012001011[01]011001000111011

Crocodylus palustris 10001011112101011[01]011001000111111
Crocodylus siamensis 11111000102001011[01]011001100111010
Crocodylus johnstoni 110011010120?1011[01]111001000111000
Crocodylus mindorensis 11001101012001011[01]011001000111110
Crocodylus novaeguineae 11001101012001011[01]011000000101000
Crocodylus niloticus 10101001112001001[01]011011000111000
Crocodylus venezuelensis ????????????011010000?1?00????000
Crocodylus acutus 00101001112001101[01]000211000111111
Crocodylus intermedius 00101001112011101[01]000201000111111
Crocodylus moreletii 00101001112001101[01]000211000111110
Crocodylus rhombifer 00101001111001101[01]000211100111110

APPENDIX 3. Apomorphy List. The apomorphy list was constructed based on the tree shown in Figure 4. ACCTRANS optimization in **bold** and DELTRANS optimization underlined.

Osteolaeminae: **12(1)**, 16(1), **22(1)**, 26(1)

Rimasuchus lloydi: 23(1)

Crocodylus pigotti + *Voay robustus*: 22(1), 33(1)

C. pigotti: 18(1), 19(1), 31(1)

Voay robustus: 12(1), 25(1), 27(1)

Mecistops cataphractus + *Crocodylus*: 11(2), 14(1), **31(1)**

Mecistops cataphractus: 19(1), 31(1)

C. palaeindicus + Crown *Crocodylus*: **5(1)**, **8(1)**, 13(0), 30(1)

C. palaeindicus: 18(1), 20(0), 27(1), 28(0), 31(1)

Crown *Crocodylus*: **5(1)**, **8(1)**, 17(1), **31(0)**

Indopacific *Crocodylus*: 16(1), 32(1)

C. palustris: 7(1), 12(1), 31(1), 33(1)

C. siamensis + *C. porosus* + *C. mindorensis* + *C. johnstoni* + *C. novaeguineae*: 2(1)

C. siamensis: 3(1), 4(1), 8(0), 10(0), 25(1)

C. porosus + *C. mindorensis* + *C. johnstoni* + *C. novaeguineae*: 6(1), 9(0)

C. porosus: 33(1)

C. mindorensis: 31(1)

C. johnstoni + *C. novaeguineae*: 32(0)

C. johnstoni: 19(1)

C. novaeguineae: 24(0), 29(0)

C. niloticus + New World *Crocodylus*: 3(1), 23(1)

C. niloticus: no autapomorphies

New world *Crocodylus*: **1(0)**, 15(1), 20(0), 21(0), **22(2)**

C. venezuelensis: no autapomorphies

C. moreletii + *C. rhombifer* + *C. acutus* + *C. intermedius*: 1(0), 22(2), 31(1), 32(1)

C. moreletii: no autapomorphies

C. rhombifer: 11(1), 25(1)

C. acutus + *C. intermedius*: 33(1)

C. acutus: no autapomorphies

C. intermedius: 13(1), 23(0)

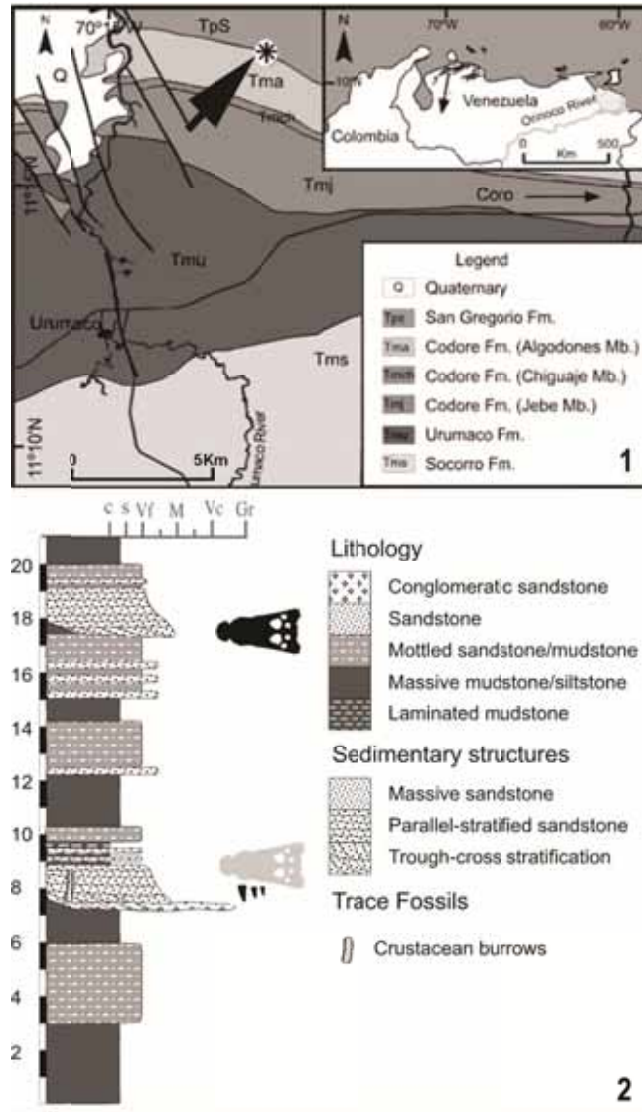


FIGURE 1. 1. Map of Northwestern Venezuela showing the geologic sequence in the Urumaco trough and the fossil locality (redraw from Quiróz and Jaramillo, 2010). 2. Stratigraphic section of the San Gregorio Formation, Vergel Member. Black skull icon represents the fossil specimen of *C. venezuelensis* n. sp. in the sequence. Grey skull icon represents the potentially belonging to *C. venezuelensis*, based on a series of isolated teeth.



FIGURE 2. *Crocodylus venezuelensis* n. sp. (holotype, AMU-231), from the Early Pliocene San Gregorio Formation (El Vergel Member). 1. dorsal view. 2. ventral view. 3. right lateral view. 4. left lateral view. Scale bar = 10 cm.

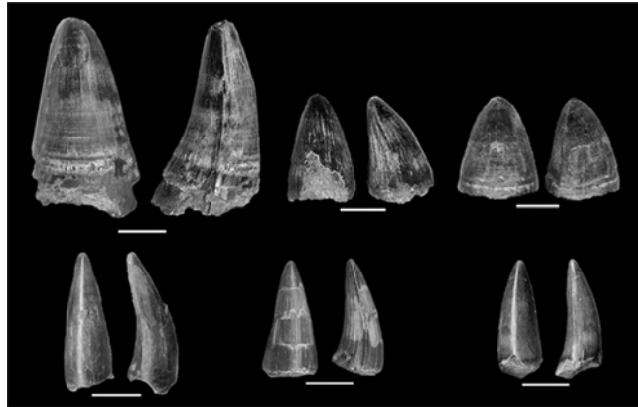


FIGURE 3. A series of isolated teeth (AMU-232) collected 1 km from to the holotype (N11°17'56.4", W70°13'52.8"), potentially belonging to *Crocodylus venezuelensis*.

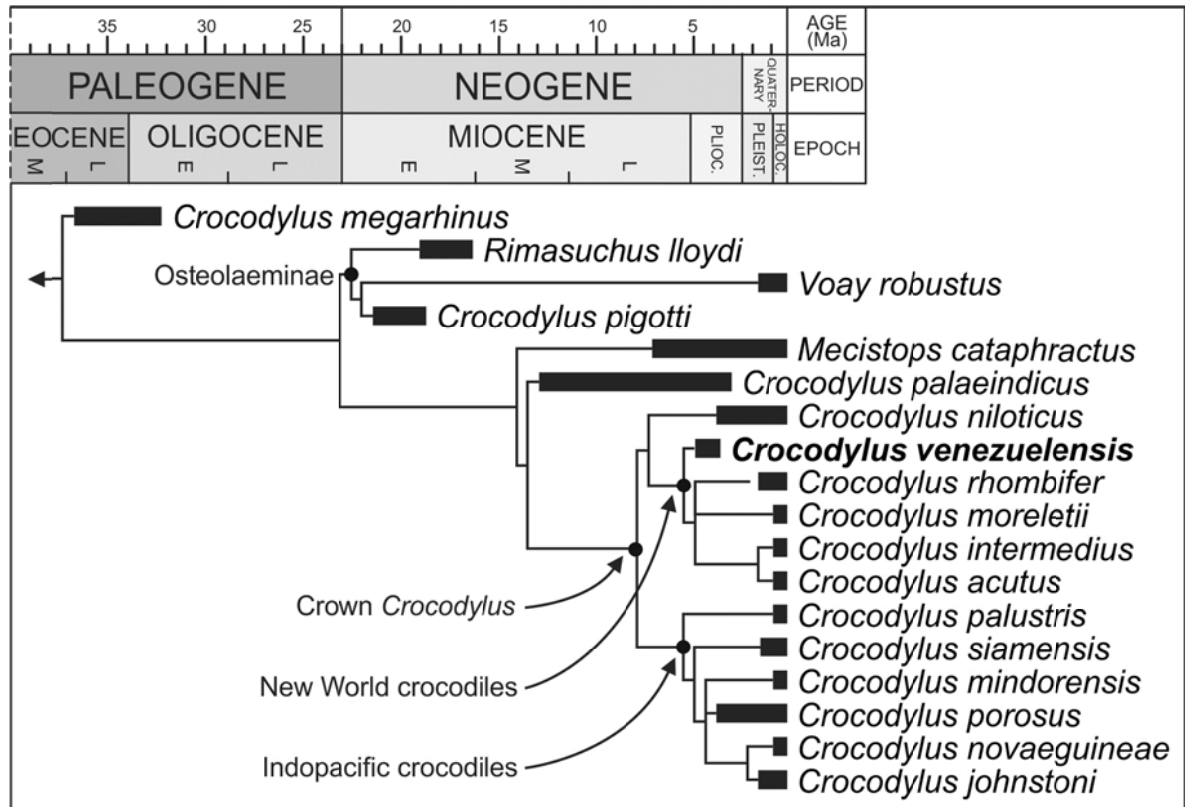


FIGURE 4. Temporally calibrated cladogram showing the phylogenetic relationships of *C. venezuelensis*, based on the MPT (length=61, CI=0.6 and RI=0.7).

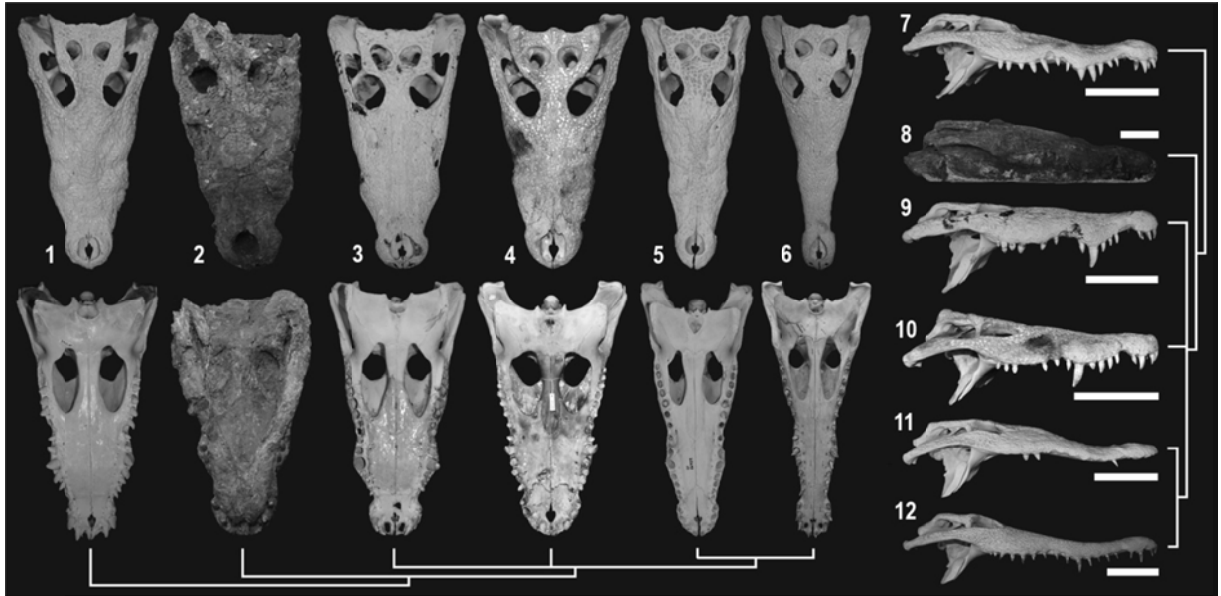


FIGURE 5. Living species of *Crocodylus* from the New World, its sister African taxon and the fossil *Crocodylus venezuelensis* n. sp. for comparison. 1 and 7, *C. niloticus* (UF 54812). 2 and 8, *C. venezuelensis* † (holotype, AMU-230), from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. 3 and 9, *C. moreletii* (UF 29160). 4 and 10, *C. rhombifer* (UF 45189). 5 and 11, *C. acutus* (UF 56429). 6 and 12, *C. intermedius* (USNM 211281). 1-6: dorsal (top) and ventral (bottom) views. 7-12: right lateral views.

Measurements	mm
Snout length	425.0
Dorsal cranial length	590.0
Maximal orbital width	63.3
Minimal interorbital width	77.0
Maximal orbital length	125.0
Posterior width cranial roof	225.0
Maximal width external nares	60.0
Maximal length external nares	59.0
Fenestra temporal length	47.6
Fenestra temporal width	40.0
Palatal fenestra length	139.0
Palatal fenestra width	67.0
Cranial length	605.0
Cranial width	350.0
Basal width of snouth	305.0
Notch width	140.0
Jaw length	685.0

TABLE 1. Measurements of AMU-230 (mm)

A New *Eocaiman* (Alligatoridae, Crocodylia) from Itaboraí Basin, Paleogene of Rio de Janeiro, Brazil

PINHEIRO, André E. P.¹; FORTIER, Daniel C.^{2,3}; POL, Diego⁴; CAMPOS, Diógenes A.⁵;
BERGQVIST, LÍlian, P.¹

¹ *Departamento de Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Ilha do Fundão – IGEO/UFRJ; RJ, Brazil.*

² *Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGEO, UFRGS, Cx.P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.*

³ *IGC, UFMG, Av. Antônio Carlos, 6627, 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brasil.*

⁴ *Museo Paleontológico Egidio Feruglio – MEF; Trelew, Argentina*

⁵ *Museu de Ciências da Terra, Departamento Nacional de Produção Mineral – MCT/CPRM, Rio de Janeiro; RJ, Brazil*

Abstract

Here we report a new species of *Eocaiman*, from the Paleocene of Itaboraí Basin. The species, *Eocaiman itaboraiensis*, is described based on three left dentaries, but it show diagnostic features. A phylogenetic analysis was conducted, and the monophyly of the genus was recovered. However, the phylogenetic relationships within *Eocaiman* are unresolved. The new species is the oldest fossil Crocodylia from Brazil, and the geological and faunal evidence suggests that the species lived in a arid environment in southeastern Brazil during the Paleocene.

Key words: Brazil, Rio de Janeiro, Paleocene, Itaboraí Basin, Caimaninae, *Eocaiman*.

Introduction

The crocodylomorphs (Archosauria Cope, 1869, Crocodylomorpha Walker, 1970) presents an important diversified reptile group originated into middle Triassic Period. Today they occur in relative low numbers, twenty four species (*sensu* Martin, 2008) worldwide spread in tropicals and subtropicals regions, whose descend of a cretaceous laurasian lineage with *Hylaeochmopsa vectina* Owen, 1874 the oldest known eusuchian from the Barremian of the Isle of Wight (Carroll, 1988; Clark, 1994; Brochu, 2003; Puértolas *et al.*, 2011). From Upper Cretaceous the crocodylian archetype was established (Gasparini, 1981). *Sensu* Brochu (2003) the basal most members of Brevirostres von Zittel, 1890 (Crocodyloidea Fitzinger, 1826 + Alligatoroidea Gray, 1844) look like stereotypical “crocodiles”, with long, broad snouts outwardly resembling a modern American alligator or Nile crocodile. Crown-group Alligatoridae Cuvier, 1807, first appears in the earliest Paleocene and includes two stem subclades – Alligatorinae Kälin, 1940, and Caimaninae Brochu, 1999. During the Cenozoic, crocodylians colonized other continents, especially in tropical areas, replacing most of the Mesozoic crocodylomorph faunas (Buscalioni *et al.*, 2003; Salisbury *et al.*, 2006; Puértolas *et al.*, 2011). Alligatorines have a rich fossil record, especially in the Paleocene and Eocene of North America and Europe, but the group is presently restricted to the living species of Alligator in the Southeastern United States and eastern China. Caimans, in contrast have a spottier fossil record despite more speciose today, including from five to seven species depending on how some complexes are divided (Brochu, 2010). The crocodylian fossil data regarded to Paleogene of South America is still discontinuous and fragmented with the Genus *Eocaiman* Simpson, 1933, among the first lineages to radiate in the continent (Simpson, 1933; Brochu, 1999; Bona, 2007). The Caimaninae group was established in South America very early in the Cenozoic (Brochu, 2010) – the oldest caimans, *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937, *Eocaiman palaeocenicus* Bona, 2007, and *Notocaima stromeri* Rusconi, 1937, are from the Paleocene of Patagonia. *Eocaiman cavernensis* Simpson, 1933, was the first *Eocaiman* species described and the only one known from substantial cranial material, founded in Colhué-Huapí Lake (Late Eocene of Chubut, Argentina); *Eocaiman* sp. related by Langston (1965) from Middle Miocene of La Venta, Honda Group, Colombia; ?*Eocaiman* sp. related by Gasparini (1981) also from Lower Paleocene of Salamanca Formation, Chubut, Argentina. *E. palaeocenicus* was recovered from the El Gauchito locality (Lower Paleocene of

Salamanca Formation, Chubut, Argentina). The material here described is related to *Eocaiman* and constitutes the most plesiomorphic taxon among the genus. Some works and fossils list from 40 to 70's decades of last century regarding Itaboraí paleofauna, previously classified this material as *Caiman* sp. (e.g. Price & Paula Couto, 1946, 1950; Palma & Brito, 1974).

Itaboraí Basin Geological and Paleontological Context

The depression marginal east areas of Brazil are consequence of the Western Gondwana Break-up, the separation of Brazil from Africa, and the opening of the south Atlantic Ocean, a structural geologic process known “Southeastern Brazilian Continental Rift” (RCSB – “*Rifte Continental do Sudeste do Brasil*” in portuguese [Sant’anna & Riccomini, 2001; Sant’Anna et al, 2004]). The difference in levels between Serra do Mar and Itaboraí lowland achieve more than 2000m and is related to the tectonic movements that begun at 80ma. The rift, of Cenozoic age, is an ENE-trending, narrow, elongate trough, approximately 1000km long, a pronounced continental edge uplift that extends from Curitiba (Paraná), in the WSW to Barra de São João (Rio de Janeiro) in the ENE. A structural feature that embracing near a dozen of relative small basin (Ferrari, 2001; Sant’Anna *et al.*, 2004; Bergqvist *et al.*, 2008).

The Itaboraí Basin (also called São José de Itaboraí Basin) is resulted from the intense RCSB tectonic activity and is the main fossiliferous deposit from Rio de Janeiro State, Southeast Brazil (the unique containing vertebrates and macro-invertebrates), being your contribution rich and very special due fact to register the beginning of south american basal mammalian radiation *post* Cretaceous – Tertiary biotic crisis limit (e.g., Bergqvist & Ribeiro, 1998; Klein & Bergqvist, 2002; Bergqvist *et al.*, 2008). The basin is locate 15,5km from the homonymous city (**Fig. 1**); situated south of “Serra dos Órgãos” and at north to “Maciço de Niterói” near “Serra da Cassorotiba”, 25km ENE of Niterói City (Palma & Brito, 1974).

According to Rodrigues-Francisco & Souza-Cunha (1978), Rodrigues-Francisco *et al.* (1985) and Sant’Anna *et al.* (2004) the Itaboraí Basin appears like a small half-graben with a

rhombohedral shape with major axis at NE-SW direction reaching 1.400m, and minor axis in NW-SE direction with 500m extension. The deposit reaches 125m in your maximal depth.

Lithologically the calcareous sediments of Itaboraí Basin are constituted majority by limestones of a hydrothermal cycle origin related to RCSB (Sant'Anna & Riccomini, 2001), and marls in lacustrine deposition (Brito *et al.*, 1972; Palma & Brito, 1974; Medeiros & Bergqvist, 1999, Bergqvist *et al.*, 2008). The sedimentary load presents three sequences (**Fig. 2**) respect to three distinct depositional moments (Brito *et al.*, 1972; Palma & Brito, 1974; Cunha *et al.*, 1984a,b; Klein *et al.*, 1985; Medeiros & Bergqvist, 1999). We agree with Medeiros & Bergqvist (1999) which discriminates five facies in three stratigraphical sequences follow: S1 lower sequence - lays over a carbonatic Precambrian embasement (biotite-gnaiss and marbles) and is formed by chemical limestones compound three facies: Facies A – travertines (limestones deposited from Ca-bicarbonate waters in hydrothermal springs [Sant'Anna *et al.*, 2004]), Facies B - “gray limestones” (limestone layer with clastics content – calcilutites, calcarenites), Facies C – oolite-pisolite limestones, interdigitated with Facies B. Regard to S1 fossil content occurs gastropods (Pulmonata), ostracodes, plants (seeds and leaves), and rarely vertebrates. Interstratified crystalline calcareous – clastic calcareous rocks occurs with progressive increase to the top of sedimentary load suggesting an increase of arid conditions for that paleocenic region, even so the sporadic occurrence of lignite levels and shales (near ankaramitic effusion level) in S1 top (Lima & Cunha, 1986; Mussa *et al.*, 1987), evidence a no carbonatic solutions charging for the lake at final of chemical depositional phase (Ferrari, 2001). S2 middle sequence – is constituted by Facies D – marls and calcirudites of filling fissures (a subaquatic karst relief produced by dissolutions and rework processes on S1 sequence), this facies is richly fossiliferous bearing mainly vertebrates remains. S3 upper sequence – deposited after tectonic hydrothermal cycle ends (responsible to form S1 sequence) and the erosive processes (responsible to produce S2 sequence), and is composed by one facies, Facies E – conglomerates and crass terrigenous sediments that covers S1 and S2. The S3 sequence is not fossiliferous and their sediments are related to eocene sediments of the adjacent and contemporaneous nonfossiliferous deposit, the Macacu Formation (Sant'Anna & Riccomini, 2001; Bergqvist *et al.*, 2008).

Due strong RCSB tectonic activity some NE directed faults were generated in the bacinal contex (with São José Fault the most significant) with extruse ankaramitic magmatism occurring and trespassing S1 and S2 sedimentary sequences by a N45E dike with

10m weight and 150m height. The absolute dating is 52MA: early Eocene (Riccomini & Rodrigues-Francisco, 1992) but the precise magmatic event *momentum* is debatable (e.g. Klein & Valença, 1984; Ferrari, 2001).

The fossil occurrence in Itaboraí Basin is known since 30's years of last century being that Portland Mauá National Company starts the calcareous sediments extraction to industrial cement production (Leinz, 1938). Due mining activities ends, today this region is waterlogged with a pond formed in depocenter.

Numerous vertebrate groups from the locality have already been studied, with the fossil majority respect to the mammals. Marshall *et al.* (1983), Marshall (1987), Bergqvist & Ribeiro (1998), and Bergqvist *et al.*, (2005), give the mammalian taxa list. Alvarenga (1983, 1985) report some birds; Paula Couto (1970) and Campos & Broin (1981) briefly review the turtles; Price & Paula Couto (1946) describes the *Sebecus* cf. **DGM 235-R**; Albino (1990) and Rage (1998, 2001) attempt to the snakes; Estes (1970) deals with paleogenic brazilians anurans and lizards; Estes & Wake (1972) and Estes (1975) works on anuran (Amphibia) and gymnophionan amphibian respectively; with Estes & Báez (1985) providing a list of amphibians and reptiles. Muizon & Brito (1993) give a vertebrate list; vertebrates and invertebrates taxa (Pulmonata gastropods and ostracodes only) are listed by Palma & Brito (1974), Medeiros & Bergqvist (1999), and Bergqvist *et al.* (2005), with the last two bringing the botanical records too. To Bergqvist *et al.* (2005) the total fossil species quantity from Itaboraí Basin follows: 44% mammals, 23% mollusks, 14% reptiles, 7% birds, 5% amphibians; and 7% plants.

At Itaboraí Basin surroundings there is clastics rudaceous sediments bellowing to Pleistocene in age which bears many archaeological remains like lytic tools (e.g. “*hachereau*”, “*racloir*”), attributed to *Homo ergaster* – *Homo erectus* settlements (Beltrão *et al.*, 1982; Beltão & Sarciá, 1987; Beltrão, 2000).

The cientific importance of Itaboraí Basin led the creation of a paleontological playful park in the local in December's 1995, under municipal law nº 1.346; entitle: “*Parque Paleontológico de São José de Itaboraí*” (“São José de Itaboraí Paleontological Park” [Beltrão *et al.*, 2001]).

Itaboraí Basin Age

Different geological ages were attributed to the Itaboraí sediments according with type fossil assemblage considered (Bergqvist *et al.*, 2005; 2008). The first dating works were realized over gastropods, plants and pollens fossils which given an age that vary between lower Paleocene - Pliocene (Oliveira, 1933; Maury, 1935; Mezzalira, 1946; Magalhães, 1950; Trindade, 1956; Parodiz, 1969; Cunha *et al.*; 1984a, b; Lima & Cunha, 1986; Muzza *et al.*, 1987) made palynological correlations with a drill core level from the offshore Campos Basin (Rio de Janeiro State, Southeast Brazil), which presents a lower – middle Paleocene in age regarding to dinoflagellates and calcareous nannofossils found in the referred level.

The mammalian fossils discovered made dating falls over this group cause these assemblage exhibits some affinities with well-known argentine paleogenic mammals assemblages, and thus a more restrict and precise temporal mark would be expected (*e.g.* Price & Paula Couto, 1946; Paula Couto, 1954; Marshall *et al.* 1983; Marshall, 1897; Bergqvist & Ribeiro, 1998). The South America post cretacic isolation caused a strong endemism in the fauna that evolved there, making quite difficult the faunal correlation (Flynn & Swisher, 1995). According Bergqvist *et al.* (2005) the endemism was useful by create a detailed chronostratigraphic sequence that approximately twenty terrestrial mammalian age (SALMA – South America Land Mammals Age). Since 40's years from last century the mammals and other vertebrates from the fissure fillings (S2 middle sequence [Medeiros & Bergqvist, 1999]) starts to be known and studied. In posterior decades of last century (50's – 70's) a bunch works made by Paula Couto (*vide* Bergqvist *et al.*, 2005) over mammalian taxa led him to conclude a Paleocene age, correlates to late Paleocene - Riochiquense SALMA (defined in Argentina) to referred assemblage. To Muizon & Brito (1993) the mammalian fossil from S2 fissure fillings, mainly concerning to marsupials, are *affinis* relate to Tiupampa assembly (Cochabamba, Bolivia), considering early Paleocene in age so far (Tiupampense SALMA). Marshall (1985) observed that some S2 mammalian taxa from Itaboraí Basin are co-generic with some riochican argentine taxa (*e.g.* *Epidolops* Paula Couto, 1952, and *Carodnia* Simpson, 1935), but many others showing a more plesiomorphic morphology led him and others subsequent authors (*e.g.* Bond *et al.*, 1995) to reanalyze this peculiar mammalian fauna and establish the Itaboraiense SALMA (originally coined by Paula Couto, 1952, but subsequent abandoned in Paula Couto, 1953), comprising the temporal interval:

61,8 - 58,5MA (regard to middle Paleocene). Rage (1998, 2001), comparing the snake taxa, assumes the bacinal age to time interval: 58,2 – 56,5MA. Respect to crocodyliforms, Price & Paula Couto (1946) points similarities whit the **DGM 235-R** (found in S1 lower sequence [Medeiro & Bergqvist, 1999]) with *Sebecus icaeorhinus*, from argentine Casamayor Formation, early Eocene; already the crocodyliforms remains from fissure fillings of S2 were related to *Bretesuchus bonapartei* from late Paleocene of (Maiz Gordo Formation, Argentina) by Gasparini *et al* (1993). **MCT 1791-R – 1794-R** was collected from S2 sequence, however the date and collector(s) is unknown. Recently An indeterminate crocodyliform blunt small teeth (**UFRJ-DG 592-R(d)**) was recovered from a crystalline calcareous block (travertine – S1 sequence), bringing no contributions about paleofaunal age. Nevertheless the age of Itaboraí's paleofauna is not consensual and seems far to be.

In agreement to points Rage (1998), there may be an important problem for “Itaboraí's S2 paleofauna”: the fauna perhaps includes, to some extent, a mixture of fossils of somewhat different ages which is quite possible in a locality that comprised several fissure infillings. Mussa *et al.* (1987) agree with two distinct depositional moments: one paleogenic other neogenic. To Gayet *et al* (1991) the deposition not comprises one unique gradual episode, but some depositions done at middle Paleocene and others short depositional moments occurring at late Paleocene or even early Eocene.

Materials and Methods

The materials comprise four elements: **MCT 1791-R, 1792-R, 1793-R** and **1794-R**. The first is well preserved small left anterior dentary fragment broken at eleventh alveolus level, with four teeth fully preserved, follow: d3, d5, d9, and d10. **MCT 1792-R** comprises a moderate preserved small left anterior dentary fragment with no teeth preserved; the material lost part of the first alveolus and is broken at thirteen tooth level, also the mesial dentary portion is missing from seventh tooth to rear row. **MCT 1793-R** is the weaker and badly preserved of all and constitutes a small left anterior dentary fragment with no teeth; broken at d9 – d10 level and with alveoli full of sediments. Neither materials cited have the splenials preserved. **MCT 1794-R** comprises only a small blunt tooth, kept in a small grass tube. All

specimens are in Museu de Ciências da Terra, of Departamento Nacional de Produção Mineral, in Rio de Janeiro City – MCT/CPRM/DNPM RJ.

Compared Materials

The referred materials were compared with: *Eocaiman cavernensis* (AMNH 3158); *E. palaeocenicus* (MPEF-PV 1933 [follow Bona, 2007]); crocodyliform indet. from Itaboraí S1 sequence (UFRJ-DG 592-R); *Alligator Mississippienis* Daudin, 1801 (DGM 25-RR and 148-RR, adult specimens; DGM 133-RR juvenile specimen); *Caiman Latirostris* Daudin, 1802 (DGM 156-RR and 157-RR, both adult specimens; DGM 153-RR, juvenile specimen); *C. crocodylus* Linnaeus, 1758 (DGM 148-RR, adult; 301-RR, subadult; 295-RR, juvenile), *Melanosuchus niger* (Spix, 1825) Gray, 1862 (DGM 305-RR and 154-RR, adult specimens; DGM 286-RR, sub-adult specimen; DGM 287-RR juvenile); *Paleosuchus palpebrosus* Cuvier, 1807 (DGM 268-RR, adult specimen); *P. trigonatus* Schneider, 1801 (DGM 291-RR, adult; DGM 292-RR and 293-RR, subadults specimens).

Methods

To analyze the phylogenetic affinities of the new taxon, a cladistics analysis was conducted, based on character list of matrix of Brochu (2010). One character character was included (modified from Bona 2007): dentary at the level of 1st and 4th teeth lower than at level of 11th-12th teeth (0); dentary at level of 1st and 4th teeth of equal height or higher than at level of 11th-12th teeth (1). The dataset includes tree non-alligatorid alligatoroids as successive outgroups, and 16 alligatorids in the ingroup, including all the caimanine species used by Brochu (2010), and also *Eocaiman palaeocenicus*. A total of 28 taxa and 123 characters were analyzed (see Appendix 1). Multistate characters were left unordered and all characters had equal weight. The analysis was conducted using TNT, version 1.1 (Goloboff *et al.* 2008). An exhaustive branch-and-bound search strategy was conducted performing the “implicit enumeration” option, to recover the most parsimonious trees.

Systematic paleontology

NEOSUCHIA Benton & Clark, 1988

CROCODYLIA Gmelin, 1789

BREVIROSTRES von Zittel, 1890

ALLIGATOROIDEA Gray, 1844

ALLIGATORIDAE Cuvier, 1807

CAIMANINAE Brochu, 1999

Eocaiman Simpson, 1933

Type species: *Eocaiman cavernensis* Simpson, 1933.

Biological content: Group comprising three species in twenty cataloged specimens: *E. cavernensis* (A.M.N.H. 3158); *E. palaeocenicus* (MPEF PV 1933, 1935, 1936; MLP 90-II-12-117, 90-II-12-124, 93-XII-10-11, 93-XII-10-13, 95-XII-10-20, 95-XII-10-27; MACN-PV CH 1914, 1915, 1916, 1627); *E. itaboraiensis* sp. nov. (MCT 1791-R, 1792-R, 1793-R, 1794-R); *Eocaiman* sp. (U.C.M.P. 38878, 39023).

Temporal Range and Distribution: Lower Paleocene to Late Miocene of Argentina (Lower Paleocene from El Gauchito locality [Salamanca Formation], upper medium Paleocene of Bajo Palangana [Río Chico Formation], and Eocene from “*Notostylops* Beds” ,south of Lago Colhué-Huapi [Sarmiento Formation], all from Chubut Province); Brazil (upper medium Paleocene from Itaboraí Basin, Rio de Janeiro State, Brazil); and Colombia (Upper Miocene from “La Venta fauna” of Honda Group).

Emended diagnosis: Caimaninae with set of characters: lower jaw low and stout; mandibular symphyseal region broad, shallow, and extending about to fifth or sixth mandibular alveolus; splenials nearly reaching but not entering into symphysis or making part partially (splenial

symphysis), only dorsal to the Meckelian groove; first and fourth teeth enlarged at most anterior dentary series, with the tenth or twelve and thirteen teeth enlarged at mid-posterior row; strong festoon between the fourth and tenth to thirteen tooth, with mandible well arising at this level.

Eocaiman itaboraiensis **sp. nov.**

Holotype: **MCT 1791-R** an anterior fragment of left dentary bearing ten alveoli and four preserved teeth. Housed at Museu de Ciências da Terra, Rio de Janeiro (MCT/CPRM/DNPM-RJ).

Referred Material – Paratypes: **MCT 1792-R** anterior fragment of left dentary with thirteen alveoli which no crown teeth preserved; **MCT 1793-R** anterior fragment of left dentary with eleven alveoli which no crown teeth preserved; **MCT 1794-R** an isolated small blunt tooth. All materials housed at Museu de Ciências da Terra, Rio de Janeiro (MCT/CPRM/DNPM-RJ). All materials (holotype and paratypes) comprises only anterior left dentary rami, missing the splenials. Only the holotype (**MCT 1791-R**) preserves some teeth: d3, d5, d9 and d10; being the most complete of them.

Etymology: Specific name *itaboraiensis*; based on site of occurrence material, Itaboraí Basin in Itaboraí District.

Locality: Itaboraí Basin, 22°50'20"S e 42°52'30"W. São José Farm, São José de Itaboraí Municipal District, ENE in Rio de Janeiro metropolitan area (SE Brazil): 34Km NE from Rio de Janeiro City; 25km ENE from Niterói City; 15,5 SE from Itaboraí City.

Horizon and Age: collected in S2 sequence (follow Medeiros & Bergqvist, 1999), intermediary deposition, composed by marls and collapsed breccia in gaps formed by the dissolution and opening of fissuras in S1 sequence (travertine and pisolitic limestones), from unknown fissure infillings (originally, the materials were collected by unknown person[ns] and saved together only with the locality and age noted in the tag **[Fig]**; therefore the exact fissure infilling[s] can not be determinate). Upper Paleocene – *Itaboraiense*, by Marshall (1985) in **SALMA**. chronolithological system (61,8 – 58,5ma).

Diagnosis: *Eocaiman* differing from all other species by the set of characters: splenials making part of mandibular symphysis with fifteen percent of total; entumescenced area just adjacent to symphyseal suture; first tooth procumbent (forward pointed); first, fourth, and tenth to twelve mandibular teeth enlarged; festoon short and smooth, with depression comprising the d6, d7, and d8 area; dentary tooth row mesially addressing as of d6;

Compared Description

Eocaiman itaboraiensis **sp. nov.** is the smallest Caimaninae taxon, with the three specimens (mandibular fragments) not exceeding 30mm in length (**MCT 1791-R** reaching the 10th alveolus having 25mm; **1792-R** reaching the anterior 12th alveolus having 29mm; and **1793-R** reaching the 9th alveolus having 25,5mm).

Concerning to robustness of the mandible, *E. itaboraiensis* **sp. nov.** is a intermediary morphotype, between the robust mandible of *E. palaeocenicus* (**MPEF-PV 1933**) and *Eocaiman* sp (**U.C.M.P. 38878, 39023**), and the more gracile and low of *E. cavernensis* (**A.M.N.H. 3158**).

The ornamentation is distinct between the specimens of *E. itaboraiensis* **sp. nov.** The holotype (**MCT 1791-R**) appears like an adult specimen and their ornamentation is formed by much pits mainly in most anterior portion and by sulci (similar to that occur in basal mesoeucrocodylians) being more marked toward the rear. In the **MCT 1792-R** and **1793-R** the ornamentation is less marked and formed essentially by pits and smooth grooves, like that found in *Caiman* and *Melanosuchus*, resembling *E. cavernensis* (**A.M.N.H. 3158**); much probable belonging to sub-adults animals.

The characteristic festoon from d5 is smooth and short in *E. itaboraiensis* **sp. nov.** (more marked in **MCT 1791-R** than **1792-R** and **1793-R**), comprising the 6th to 8th alveoli only. In *E. cavernensis* (**A.M.N.H. 3158**) the wave is swallow similar to *E. itaboraiensis* **sp. nov.** however comprises the d6 to d11 area; in *E. palaeocenicus* (**MPEF-PV 1933**) and *Eocaiman* sp. (**U.C.M.P. 39023**) the depression area embraces the d6 to d10 and is more accentuated, mainly in **U.C.M.P. 39023** which is deep. After the festoon, the mandible arises and by the level of d10 to d11 the mandibular platform is well higher than the d4 superior

level swell, a characteristic feature for *Eocaimanini* **tribe nov.** (Simpson, 1933; Bona, 2007). Within Caimaninae group: *Caiman* (**DGM 301-RR, 157-RR, 148-RR, and 156-RR**), *Melanosuchus* (**DGM 154-RR, and 305-RR**), *Paleosuchus* (**DGM 268-RR, 291-RR, 292-RR, and 293-RR**), the bone platform bearing the 12th or 13th tooth after festoon is practically in the same level of the swelling osseous that hold the d4, or much little elevated.

In the holotype (**MCT 1791-R**) there is about seven neurovascular foramina in labial wall region near the occlusal surface; in **MCT 1792-R** occurs nine neurovascular foramina between d1 and d7, and nine perforations between d1 and d9 in **MCT 1793-R**.

The mandibular symphysis length in *E. itaboraiensis* **sp. nov.** follow typical *Eocaiman* character, extending to 6th mandibular alveolus. In **MCT 1792-R** and **1793-R** the symphysis limit reaches the posterior margin of the d6. Already, in the holotype the symphysis reaches the final two-third of d6 alveolar length (**Fig.**). The labial dentary shelf of mandibular symphysis region is wide and low, with little intumescenced area just adjacent of the suture extension. This spatulated region, besides little shorter, is more similar to that found in *E. cavernensis* (**A.M.N.H. 3158**) than *E. palaeocenicus* (**MPEF-PV 1933**), which one is more rounded and “U” shaped than the first two.

Despite lost, the splenials makes part of the mandibular symphysis – splenial symphysis – about fifteen percent of the suture, but only dorsally to the Meckelian groove. Splenial participation in the mandibular symphysis is a plesiomorphic condition for Brevirostres (Brochu, 1999, 2010), been ancestrally present in Alligatoroidea (Brochu, 1999). Splenial symphysis is found in *Leidyosuchus* Lambe, 1907 and *Stangerochampsia* Wu, Brinkman & Russell, 1996 (both basal Alligatoroidea [Salisbury *et al.*, 2006]), and basal alligatorines. However, the splenial is excluded from the symphysis in derived members of *Alligator* Daudin, 1801 and caimanines (Brochu, 1999), with rostral splenial tip process projected dorsally to the Meckelian groove (Brochu, 1999; Bona & Desojo, 2011). In the referred taxon, by internal view a well developed lineation can be seen well above the Meckelian groove and ending in the sutural symphysis, indicating the scamous suture between dentary and the splenial (lost in all specimens of this taxon). Interestingly, the suture between splenial occur only dorsally to the Meckelian groove.

Dentition

Like occurs in *E. cavernensis* (**A.H.N.M. 3158**) the tooth row after d6 lightly slopes mesially; a feature not seen in *E. palaeocenicus* (**MPEF-PV 1933**).

Only twelve first alveoli is known from *E. itaboraiensis* **sp. nov.** (**MCT 1791-R** have preserved four teeth [d3, d5, d9 and d10], and ten first alveoli; **1792-R** have preserved the base and root of seven teeth [d1 to d7], and twelve first alveoli; **1793-R** have no preserved teeth remains and bears ten first alveoli). The first, fourth, tenth (only in **MCT 1791-R**), eleventh (only in **MCT 1792-R** and **1793-R**) are the enlarged ones in referred taxon. In the others species of *Eocaiman*, the enlarged teeth despite first and fourth are the twelfth and thirteenth alveoli (in **MCT 1792-R** the twelfth and thirteenth alveoli looks big but less than the eleventh one, although this region is bad preserved in this specimen). Differently from *E. palaeocenicus* (**[MPEF-PV 1933]** the only one that preserves the first alveolus too), in *E. itaboraiensis* **sp. nov.** the first tooth is anteriorly procumbent. Despite broken at in referred area, *Eocaiman* sp. (**U.C.M.P. 38878** and **39023**) probable had the first tooth anteriorly pointed too. The first teeth are normally spaced, with no confluent alveoli or diastemas; being the space between d4 to d5 the relative bigger. Beyond d4 (**MCT 1792-R, 1793-R**), or d5 (**MCT 1791-R**), the teeth are inserted in alveolar hollow; a condition present in the last teeth of both tooth row (mandibular and maxillar) of mature caimanines species but more common and accentuated in the juveniles specimens.

The preserved teeth (d3, d5, d9 and d10 of **MCT 1791-R**, and **1794-R**) are non serrated and exhibited a neck between the root and crown. The teeth of **MCT 1791-R** are worned in the apex. They are pointed, cordiform in shape, little laterally compressed, exhibiting discret lingual curvature, and shows many low irregular longitudinal striations on both crown surfaces (**Fig. _**). **MCT 1794-R** is composed by a small blunt tooth, bearing many irregular fine low markeds longitudinal striations in lingual and labial crown surfaces; the carinae are even and in some places exhibit marked irregularities that no comprises denticles or tuberosities property (*sensu* Prasad & Broin, 2002). In **MCT 1794-R**, the labial root-crown surface presents a smoothy marked sulcus that divides this surface in two lateral bulges, conferring a cordiform inverted crown shape, similar to that found in the last teeth of tooth row of e.g. *Melanosuchus niger* (**DGM 154-RR, 286-RR, 305-RR**).

Phylogenetic affinities of *Eocaiman itaboraiensis* sp. nov.

The phylogenetic analysis recovered 9 MPT (length=185, CI=0.64, RI=0.80). This quantity of MPT is due to different positions for *Necrosuchus ionensis*, likewise recovered by Brochu (2010). If this taxon is excluded from the analysis, only one MPT is recovered. The Figure 3 show three cladograms: unique MPT with *N. ionensis* excluded (A), strict consensus of 9 MPT including *N. ionensis* (B), and adams consensus of 9 MPT including *N. ionensis*. All these topologies were recovered by Brochu (2010) original dataset, except for the inclusion of *Eocaiman itaboraiensis* and *Eocaiman palaeocenicus*.

As in previous analysis (e.g., Brochu 1999, 2010), Caimaninae was recovered monophyletic, as well as the *Eocaiman* clade (Bona 2007), supported by only one unambiguous sinapomorphy: dentary at level of 1st and 4th teeth of equal height or higher than at level of 11th-12th teeth. The presence of only one sinapomorphy is due to the high degree of fragmentation of two species, *Eocaiman palaeocenicus* and *Eocaiman itaboraiensis*. Nevertheless, the three *Eocaiman* taxa share an apomorphic feature among caimanines, nesting them together.

It cannot be disregarded the fact that *Eocaiman itaboraiensis* might be the basalmost *Eocaiman* taxon. Both *E. cavernosus* and *E. palaeocenicus* share a long symphysis with no splenial participation, while *E. itaboraiensis* has partial splenial participation. However, even if this condition is coded and included in the phylogenetic analysis, the condition would be recovered as apomorphic for *E. itaboraiensis*, and would not change the tree topology, since the condition of the other two species is sinapomorphic for caimanines.

Considering the partial splenial symphysis condition of *E. itaboraiensis* within alligatoroidea morphological evolution, a second scenario can be regarded. The plesiomorphic feature for Alligatoridae is a short splenial symphysis, these bones fused under and below the Meckelian groove (Brochu 2004). Among caimanines, the splenial has no participation in the mandibular symphysis, projecting an anterior process dorsal to the Meckelian groove (Brochu 1999, 2010). In *E. itaboraiensis*, the splenials also bear an anterior process, but they meet anteriorly, forming a partial splenial symphysis. This condition could be considered intermediary between basal alligatoroids and caimanines. In this case, *E. itaboraiensis* would be placed as the basalmost Caimaninae. However, this hypothesis needs an additional step, because the sinapomorphy of the *Eocaiman* clade would be recovered instead as a

Caimaninae sinapomorphy, and requires a reversion (and an additional step) for the Crown Caimaninae, being less parcimonious.

We prefer to use the original approach of Brochu (2010), in which the characters were left unordered. Also, in order to not change character states, we coded *Eocaiman itaboraiensis* as “2” for character “53”, as for the other caimanines.

Discussion

Eocaiman clade is diagnosed by only one sinapomorphy, the relative level of the mandible in the anterior (1st and 4th teeth) and middle portion (11th and 12th). However, the genus is supported by other common features among, as seen in the diagnosis, that have not been included in a phylogenetic analysis.

As stated by Brochu (2010), the origin of the Caimaninae clade suggests a dispersion event of basal alligatoroids from North América to southern South America, early in the Cenozoic. This hypothesis, however, required dispersion across a salt-water environment, since terrestrial bridges are not well explained during the Early Cenozoic. Furthermore, the dispersion occurred after crossing an Arid Climate zone all over the middle part of South America (Scotese 2001). This suggests that basal alligatoroids/caimanines lived in, or were at least able to withstand, hot and arid conditions. However, the fossils record of basal alligatoroids (Brochu 1999) and basal caimanines (Bona 2007) does not allow a better understand of this process, together with the fact that extant caimas have a strictly tropical distribution (Ross 1998).

Paleoenvironmental interpretations of Itaboraí during the Paleocene depicts an Arid Climate. This is supported by the presence of sebecids, a group of terrestrial crocodyliformes related to arid environments. This suggests that *Eocaiman itaboraiensis* was adapted to live in such climate zone, filling the physiological gap between basal alligatoroids and caimanines, found in warm temperate high latitudes (Brochu 1999; Scotese 2001; Bona 2007). Furthermore, the miniaturization of *Eocaiman itaboraiensis* might be related to dryland adaptations, since miniaturization is sometimes an evolutionary consequence for adaptation in stressful environments (Hanken and Wake 1993).

Acknowledgements

We thanks to Rodrigo Machado of Rio de Janeiro CPRM/DNPM for material releasing. Dr. Cristopher A. Brochu by kindly provided the *Eocaiman cavernensis* photos. Carla W. Gabriel (Microscopy Laboratory technician DEGEO/CCMN/UFRJ) for microscopic photo of Figure.

References

- Albino, A.M. 1990. Las serpientes de São José de Itaboraí (edad Itaboraiense, Paleoceno médio) Brasil. *Ameghiniana*, 27 (3-4): 337 - 342.
- Alvarenga, H.M.F. 1983. Uma ave Ratitae do Paleoceno brasileiro: Bacia Calcária de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Boletim do Museu Nacional, Série Geológica*, 41: 1 - 7.
- Alvarenga, H.M.F. 1985. Um novo Psilopteridae (Aves: Gruiformes) dos sedimentos terciários de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil. *Expanded bulletin, viii Congresso Brasileiro de Paleontologia, (DNPM Série Geologia, 27; Secção Paleontologia e Estratigrafia 2)*, Rio de Janeiro, Brazil: 17 - 20.
- Beltrão, M.C.M.C. 2000. *Ensaio de Arqueogeologia*. Zit Gráfica e Editora Ltda, Rio de Janeiro: 168p.
- Beltrão, M.C.M.C. & Sarcia, M.N.C.L. 1987. L'Industrie lithique et la stratigraphie du site d'Itaoraí (Rio de Janeiro, Brésil). *In: Résumés des Communications Congrès International de Paleontologie*, 2, Turin, 1987 : p. 174.
- Beltrão, M.C.M.C.; Danon, J. & Teles, M.M. 1982. Datação pelo 14C do sítio arqueológico de Itaboraí, RJ. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 54(1): 258 - 259.
- Beltrão, M.C.M.C.; Rodrigues-francisco, B.H.; Perez, R.A.R.; Bezerra, F.O.S.; Carvalho, B.; Caniné, J.M.M & Koatz, G.D. 2001. O Parque Paleontológico de São José de Itaboraí (Rio de Janeiro) e seu entorno. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 2: 53 - 55.

- Bergqvist, L.P. & Ribeiro, A.M. 1998. A paleomastofauna das bacias eoterciárias brasileiras e sua importância na datação das bacias de Itaboraí e Taubaté. *In: Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica, Publicación Especial 5. Asociación Paleontológica Argentina*, Buenos Aires, Argentina: 19 - 34.
- Bergqvist, L.P.; Moreira, A.L. & Pinto, D.R., 2005. *Bacia de São José de Itaboraí, 75 Anos de História e Ciência*. Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais / Serviço Geológico do Brasil (CPRM / SGB): 84p.
- Bergqvist, L.P.; Mansur, K.; Rodrigues, M.A.; Rodrigues-Francisco, B.H.; Perez, R. & Beltrão, M.C. 2008. Bacia de São José de Itaboraí, RJ, Berço dos Mamíferos no Brasil. *In* Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Souza, C.R.G.; Fernandes, A.C.S.; Berbet-Born, M. & Queiroz, E.T. (eds), *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil – SIGEP 123*.
- Bona, P. 2007. Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana*, 44(2): 435 - 445.
- Bond, M; Carlini, A.A.; Goin, F.J.; Legarreta, L.; ortiz-jaureguizar, E; Pascual, R. & Uliana, M.A. 1995. Episodes in South American Land Mammal evolution and sedimentation : testing their apparent concurrence in a Paleocene succession from Central Patagonia. *Actas, VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Trelew: 47 - 58.
- Brito, I.A.M; Franke,H.E.C.M. & Campos, D.A. 1972. Geologia e petrografia da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 44(2): 225 - 234.
- Brochu, C.A. 1999. Phylogenetics, Taxonomy, And Historical Biogeography Of Alligatoroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Memoir 6, 19(2): 100p.
- 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 Alligatorid From The Lower Eocene Green River Formation of Wyoming And The Origin Of Caimans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(4): 1109 - 1126.
- Buscalioni, A.D.; Pérez-Moreno, B.P. & Sanz, J.L. 2003. Pattern of Biotic replacement in modern crocodiles during the Late Cretaceous. *Coloquios de Paleontología*, 1(1): 77 - 93.

- Campos, D.A. & Broin, F. 1981. Tartarugas Fósseis do Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 53(1): 210 - 211.
- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Freeman: 698p.
- Clark, J.M. 1994. Patterns of evolutions in Mesozoic crocodyliforms. In: Fraser, N.C. & Sues, H.D. (eds). *In the Shadow os the Dinosaurs: early Mesozoic tetrapods*, Cambridge University Press, Cambridge, 84 - 97.
- Cunha, F.L.S.; Francisco, B.H.R. & Andrade, A.B. 1984a. Aspectos geológicos de uma associação de gastrópodes e vertebrados na Bacia de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro. *Annals, XXXII Congresso Brasileiro de Geologia*, Rio de Janeiro, 2: 645 - 650.
- Cunha, F.L.S.; Mello, M.G.S. & Bergqvist, I.P. 1984b. Ocorrência simultânea de mamíferos e moluscos na Bacia Calcária de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil. *Annals, XXXII Congresso Brasileiro de Geologia*, Rio de Janeiro, 2: 651 - 654.
- Estes, R. 1970. Origin of the recent North American lower Vertebrate fauna: An inquiry into the fóssil record. *Forma et Functio*, 3: 139 - 163.
- Estes, R. 1975. *Xenopus* from the Paleocene de Brazil and its zoogeographic importance. *Nature*, 254: 48 - 50.
- Estes, R. & Wake, M. 1972. The first fossil record of caecilian amphibians. *Nature*, 239: 228 - 231.
- Estes, R. & Báez, A.M. 1985. Herpetofauna of North and South América during the late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for Interchange?. In: Stelhi F.G. & Webb S.D. (eds.) *The Great American Interchange*, Plenum Press, New York: 139 - 197.
- Ferrari, A.L. 2001. Evolução Tectônica do Graben da Guanabara. *Doc. Thesis from Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências*: 412p.
- Flynnm 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. (1995), *Geochronology, time scales and global stratigraphic correlation*. Tulsa: Society of Sedimentary Geology Special Publication, 54: 317 - 333.
- Gasparini, Z. 1981. Los Crocodylia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18: 177 - 205.

- Gasparini, Z.; Fernandez, M. & Powell, J. 1993. New Tertiary Sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: Phylogenetic Implications. *Historical Biology*, 7: 1 - 19.
- Gayet, M.; Marshall, L.G. & Sempere, T. 1991. The Mesozoic and Paleocene Vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: A review. In: R. Suarez-Soruco (ed.), *Fosiles y Facies de Bolivia, vol I. Vertebrados. Rev. Técnica YPF*, 12(3-4): 393 - 433.
- Hanken, J. and D.B. Wake. 1993. Miniaturization of body size: organismal consequences and evolutionary significance. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 501-519.
- Klein, v.C. & Valença, J.C. 1984. Estruturas almofadadas em derrame ankaramítico na bacia de São José de Itaboraí, RJ. *Annals, XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia*, Rio de Janeiro, Brazil: 4335 - 4345.
- Klein, V.C. & Bergqvist, L.P. 2002. Excursão à Bacia de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro. *Arquivos do Museu Nacional*, 60(3): 245 - 256.
- Klein, V.C.; Rodrigues-Francisco, B.H. & Souza-cunha, F.L. 1985. Resultados das pesquisas sistemáticas realizadas na Bacia de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro (1972-1982). *Expanded bulletin, VIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, (DNPM Série Geologia, 27; Secção Paleontologia e Estratigrafia 2)*, Rio de Janeiro, Brazil: 651 - 652.
- Langston, W. 1965. Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *University of California Publications in Geological Sciences*, 52: 1 - 152.
- Leinz, V. 1938. Os calcáreos de São José de Niterói, Estado do Rio. *Mineração e Metalurgia*, 3(15): 153 -155.
- Lima, M.R. & Cunha, F.L.S. 1986. Análise palinológica de um nível linhítico da Bacia de São José de Itaboraí, Terciário do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 58: 579 - 588.
- Magalhães, J. 1950. Sobre a ocorrência de *Acrocarpus santosi* sp. nov. no Eoceno inferior de S. J. Itaboraí (Estado do R. J.). *Revista Científica*, 1(1): 42 - 43.
- Marshall, L.G. 1985. Geochronology and Land-Mammal biochronology of the transamerican faunal interchange, In: Steli, F.G.; Webb, S.D. (eds), *The Great American biotic interchange*; New York: Plenum Press: 49 - 85.

- Marshall, L.G. 1987. Systematics of Itaboraian (middle Paleocene) age “opossum-like” marsupials from the limestone quarry at São José de Itaboraí, Brazil. In: Archer, M. (ed.). *Possum e opossums: studies in evolution*. Sidney: Surrey Beatty; Sons and the Royal Zoological Society of New South Whales: 91 - 160.
- Marshall, L.G.; Hoffstetter, R. & Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Paleovertebrata, Mém. Extr.*: 1 - 93.
- Martin, S. 2008. Global diversity of crocodiles (Crocodilia, Reptilia) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 587 - 591.
- Maury, C.J. 1935. New genera and new species of fossil terrestrial mollusca from Brazil. *American Museum Novitates*, 764: 1 - 15.
- Medeiros, R. A. & Bergqvist, L. P. 1999. Paleocene of the São José de Itaboraí Basin, Rio de Janeiro, Brazil: Lithostratigraphy and Biostratigraphy. *Acta Geológica Leopoldensia*, 22(48): 3 - 22.
- Mezzalira, S. 1946. *Australorbis itaboraiensis*, n. sp. *Revista do Instituto Geográfico Geológico de São Paulo*, 49(2): 158 - 160.
- Muizon, C.; Brito, I.M. 1993. Le Basin calcacarie de São José de Itaboraí (Rio de Janeiro, Brésil) ses relations fauniques avec le site de Tiupampa (Cochabamba, Bolivie). *Annales Paléontologie*, 79(3): 233 - 269.
- Mussa, D.; Rodrigues-francisco, B.H.; Cunha, F.L.S. & Gonzales, B.B. 1987. Contribuição à paleobotânica da Bacia de Itaboraí (RJ). *Annals, I Simpósio de Geologia Regional RJ/ES*, Rio de Janeiro, Brasil: 94 - 103.
- Oliveira, E.P. 1933. *Geologia histórica do Brasil (columna geológica organizada de acordo com os estudos feitos até 31 de dezembro de 1932)*. Rio de Janeiro: Ministério da Agricultura. 8p.
- Palma, J.M.C. & Brito, I.M. 1974. Paleontologia e Estratigrafia da Bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 46 (3/4): 383 - 406.
- Parodiz, J.J. 1969. The Tertiary non-marine Mollusca of South America. *Annals of the Carnegie Museum*, 40: 1 - 242.

- Paula-couto, C. 1952. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata and Astrapotheria. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 99(6): 359 - 94.
- Paula-couto, C. 1953. A Bacia calcárea de Itaboraí e a tectônica da costa sudeste do Brasil. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia*, 75: 1 - 12.
- Paula Couto, C. 1970. Evolução de comunidades, modificações faunísticas e integrações biocenóticas dos vertebrados cenozóicos do Brasil. *Actas, VI Congresso Latinoamericano de Zoologia*, Caracas, Venezuela, 1968, 2: 907 - 930.
- Prasad, G.V.R. & Broin, F. 2002. Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. *Annales de Paléontologie*, 88: 19 - 71.
- Price, L.I. & Paula Couto, C. 1946. Vertebrados Terrestres do Eoceno na Bacia Calcárea de Itaboraí, Brasil. *Bulletin, II Congresso Pan-Americano de Engenharia de Minas e Geologia*, Rio de Janeiro, 3: 149 - 173.
- Price, L.I. & Paula Couto, C. 1950. Vertebrados Fósseis do Eoceno Inferior de Itaboraí. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia*, Rio de Janeiro, 31: 1 - 3.
- Puértolas, E.; Canudo, J.I. & Cruzado-Caballero, P. 2011. A New Crocodylian from the Late Maastrichtian of Spain: Implications for the Initial Radiation of Crocodyloids. *Plos One*, 6(6): 12p.
- Rage, J.-C. 1998. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brasil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. *Paleovertebrata*, 27(3-4): 109 - 104.
- Rage, J.-C. 2001. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brasil. Part II. Boidae. *Paleovertebrata*, 30(3-4): 111 - 150.
- Riccomini, C. & Rodrigues-Francisco, B.H. 1992. Idade potássio-argônio do derrame de ankaramito da bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil: implicações tectônicas. *Expanded Bulletin, XXXVII Congresso Brasileiro de Geologia*, São Paulo, Brazil, 1: 469 - 470.
- Rodrigues-Francisco, B.H. & Souza-Cunha, F.L. 1978. Geologia e estratigrafia da Bacia de São José de Itaboraí, R.J. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 50(3): 381 - 416.
- Rodríguez-Francisco, B.H; González, B.B.; Peroba, C.E.N. & Guedes, S.C. 1985. Estudo dos testemunhos de sondagem na Bacia de São José, Itaboraí, R. J. I. Furo SJ-2T.

Paleontological Actas, VIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, (DNPM Série Geologia, 27; Secção Paleontologia e Estratigrafia, 2): Rio de Janeiro, Brazil: 651 - 652.

Ross, J.P. 1998. Crocodiles, Status Survey and Conservation Action Plan, 2nd edn. 423 Cambridge, UK: IUCN/SSC Crocodile Specialist Group.

Salisbury, S.W.; Molnar, R.E.; Frey, E. & Willis, P.M.A. 2006. The origin of modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia. *Proceedings of The Royal Society B*: 10p.

Sant'Anna, L.G. & Ricomini C. 2001. Cimentação hidrotermal e depósitos sedimentares paleogênicos do Rifí Continental do Sudeste do Brasil: Mineralogia e relações Tectônicas. *Revista Brasileira de Geociências*, 31(2): 231 - 240.

Sant'Anna, L.G; Ricomini, C.; Rodrigues-Francisco, B.H.; Sialc, A.N.; Carvalho, M.D. & Moura C.A.V. 2004. The Paleocene travertine system of the Itaboraí Basin, Southeastern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 18: 11 - 25.

Simpson, G.G. 1933. A new crocodylian from the *Notostylops* Beds of Patagonia. *American Museum Novitates*, 623: 1 - 9.

Trindade, N.M. 1956. Contribuição ao estudo da malacofauna de São José de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia*, 96: 1 - 22.

LEGEND CAPTIONS

Figure 1 - Itaboraí Basin location and lithostratigraphic chart.

Figure 2 - *Eocaiman itaboraiensis* external lateral view. A- MCT 1791-R; B- MCT 1792-R; c- MCT 1793-R. d3 - d10 - dentary teeth; d4 a - fourth dentary tooth alveolus. Scale bar = 10mm.

Figure 3 - *Eocaiman itaboraiensis* internal/mesial view. A- MCT 1791-R; B- MCT 1792-R; C- MCT 1793-R. d3 - d10 - dentary teeth; mc - meckelian channel; ms - mandibular symphysis; sp s - splenial scar. Scale bar = 10mm.

Figure 4 - *Eocaiman itaboraiensis* occlusal view. A- MCT 1791-R; B- MCT 1792-R; C- MCT 1793-R. d4 and d10 - fourth and tenth dentary teeth; d4a - d12a - dentary teeth alveoli. Scale bar = 10mm.

Figure 5 - *Eocaiman itaboraiensis* dentition. A- crown surface detail of MCT 1791-R d9 and d10 in lingual view; B1- MCT 1794-R in labial view; B2- MCT 1794-R in lingual view; C- MCT 1794-R labial crown surface detail; D- MCT 1794-R lingual crown surface detail. Scales: A- 1mm; B- 5mm, C,D- 0,2mm.

Figure 6 - Outline drawing of *Eocaiman* referred specimens in lateral external view for comparison. A,B,C - *Eocaiman itaboraiensis* (MCT 1791 - 1793-R); D- *E. cavernensis*; E- *E. palaeocenicus*; F- *Eocaiman* sp. (mod. from Simpson, 1933;Langston, 1965; and Bona, 2007).

Figure 7 - Outline drawing of basal South American alligatoroids in occlusal view for comparison. Inside dashed square *Eocaiman*: A,B,C- *E. itaboraiensis* (MCT 1791 - 1793-R), D- *E. cavernensis*, E- *E. palaeocenicus*; F- *Caiman tremembensis*; G- *Notocaiman*; H- *Necrosuchus ionensis*; I- *Caiman crocodylus*; J- *Melanosuchus niger*. d4 - d9- dentary teeth; sl- mandibular symphysis level ending. Scale bar = 10mm.

Figure 8 - Phylogenetic relationships of *Eocaiman itaboraiensis* supported by analysis in this study. A, strict consensus of 9 optimal trees excluding *Necrosuchus ionensis*; black circles show its alternative positions within the Caimaninae clade. B, Adams consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*. C, strict consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*.

APPENDIX 1 – CHARACTER CODINGS

Character codings used in this analysis, following characters listed in Brochu (2010). Codings are based on direct observation of type and referred material, except for *Purussaurus mirandai*, based on Aguilera *et al.* (2006). For an unknown reason, the character codings presented in Brochu (2010) have been made for 174 characters, while the analysis (and the list) includes only 123 characters. Among the 174 character codings from Brochu (2010), the correct 123 are: 1, 3, 4, 6-9, 11-13, 15, 17-19, 22-26, 28, 30-33, 35, 37-44, 46, 48-69, 71-73,

75, 78-91, 93, 94, 96, 99-101, 104, 105, 107, 108, 110, 112-115, 117-121, 123, 124, 125, 126, 128, 131, 133-135, 137, 139, 140, 142-146, 148, 149, 151, 152, 154, 158, 159, 162, 163, 170, 171, 174.

One character was included in the original dataset of Brochu (2010):

124: Dentary at level of 1st and 4th teeth lower than at level of 11th-12th teeth (0) or dentary at level of 1st and 4th teeth of equal height or higher than at level of 11th-12th teeth (1). From Bona (2007).

Leidyosuchus canadensis

?????0??????1????10000011?1??10?0?11??11??0110?00000?0?01?100000011101????00
01000000003000010000010100010000111010001010000111100?010100100100010010100
000001?00100110010010

Diplocynodon hantoniensis

100???1?1?0100001001000011111??1400?101?21??011021010????011100000111101????
00120?000?11300?0100?10101?0?00000010110001010000111100?110100?0010101011010
00??0?1??010011?010010

Brachychampsia montana

1010?1001?1100??001??000111100?000?103111???11101101?????01110?00001110100??
00110002?11010000100?00101?0?01000001111001012001111100?110200?0111001011010
2000101?00100110010010

Alligator sinensis

1010?1101?11001010010110111110011000112111110110000120?001011200000111101??1
100100100001020000100000101100100000011110010110111111100110200101120010210
101000111100100110010010

Alligator mississippiensis

1010?1001?01001000010110111110011000112101100110001120100101120001011110100
110010010000102000010000010111000000001111001011011111110011020010112101021
0101000111100100110010010

Alligator mefferdi

??
00100?01020000100?0?101?1?0000000?111001011011111110?110200?011210102101010?
?1???00100110010010

Alligator olseni

??????0?1?????10???1?10011111???100?11???????11010010?????011200000011101????00
1001000?10200??100???10?0?0?0001011110101101111110?110200?011200102101010?
?????00100?1?010010

Alligator mcgrewi

1000?0001?010010?00100001111?1101??0?11???1???11110010?100?011100000111101????
00000100?01020000100?00101?00100000011110010110111111000110200?0112001021010
10?01???00100110010010

Alligator prenasalis

??????0?1??????0???1000011111??1000?112111???11111010?????01110000011110100??0
0000100?01020000100?0010110010000001111001011011111100?110200?01120010210100
0001?1?00100110010010

Ceratosuchus burdoshi

??
?01?01020000100???10?0?0??00??01???1?1??0?111100?????????0???010?111?????????
?10??10010010

Allognathosuchus polyodon

??
00??010200001?0????0?0?00?00?0?111001?1?01?111100?????????0??20010?101?????????
??1???1??1??10

Navajosuchus mooki

?????0?1?????0???00??1111??1??0?11111??11111010?????01?10??00??110?????000
10001?010200001????0?10??0??00?00?111001011001111100???020??0112?0102101000??
??1??010??10010010

Tsoabichi greenriverensis

?????????????????1?????????????????10??20??1100?????????????1?????11??01??00010
0????10??0001?????0?????????????????????000?1111?0?1?0????0??211??101?2?????????
??????10??0

Purussaurus mirandae

?????????????????1?11001?????11?0?1?????????1100?0?2??1?11?1201100?11?01?????0?1
10001101020010100???10????0000000111101?11111?111110?1102001011201???10102???
??????0011?2?0?10

Purussaurus neivensis

101??00?1?000010?0?1????011??????0?11??1??1?00??1?1010?111201100011001????00
110001?01020000100?00101?0?0?000001111012111111111110?110201?0112011?2101020
00101??010??10210010

Orthogenysuchus olseni

??00?????????????????????0?????00121?0
1??10?0?0?1?????0??01?000????????????????11110??????0????11??101??0??????????
????10010

Mourasuchus atopus

10??00?1?00?010?001?10?011????1300?11??1??1102?112?????01110?100011000????00
121000?11050001100?00101?0?01000001111012?1011?111110?110?00????2111??111?30?
??1??100110?10010

Eocaiman cavernensis

??1110??2?????11?1????????????????00????
?????0?????1?????1??0?1??0000??????0?????1??1?0?????0??????0?????1?3??????????0
??1?2?????1

Eocaiman palaeocenicus

??1110??2?????1??10?100?1100????????????
??
??????1

Eocaiman itaboraiensis

??1110??2????????????????????????????????
??
??????1

Necrosuchus ionensis

??????0?????????????????01?111??1300?11??1??1100??2?????????1??0?????0?????00???
??
?????1??10

Caiman yacare

1011?1001?10001000010101111110011000111221110110021121010111010110201100101
110011000000112000010000010110010000001111012111101111110011020110112011121
0103000101100100110210010

Caiman crocodilus

1011?1001?10001000010101111110011000111221110110021121010111010110201100101
110011000000112000010000010110010000001111012111001111110011020110112011121
0103000101100100110210010

Caiman latirostris

1011?0001?1000100001010?111110011000111221210110021121010111?10110201100??1
100110000001020010100000101100100000011110121110011111100110201101121111210
103000101100100110210010

Caiman lutescens

??0??0011000
0?01020010100?0010????1000000111101211200?1?1?10?????0???????1????0?????????????
???????10?10

Melanosuchus fisheri

?????0?????????0??02?????????1?11011????10?1????001?0
000??1020010110????10????0?????11????2?11???111110?????????0?????1??1010?????????
010??1?2?0010

Melanosuchus niger

1011?1001?1?0010000101011111100110001112212101100211210101111101102011001??1
10011000000102001011000010110010000001111012111001111100110201101121111210
103000101100100110210010

Paleosuchus trigonatus

1001?1111?0100101001000111111211300011132112011002122211111110110001100101
11101100100010200001000001011000100010111101111000111110111020110112111?21
0102000101100100110210010

Paleosuchus palpebrosus

1001?1111?01001010110001111112113000111321120110021222111?11?10110001100?011
1101100100010200001000001011000100010111101111000111110111020110112111?210
102000101100100110210010

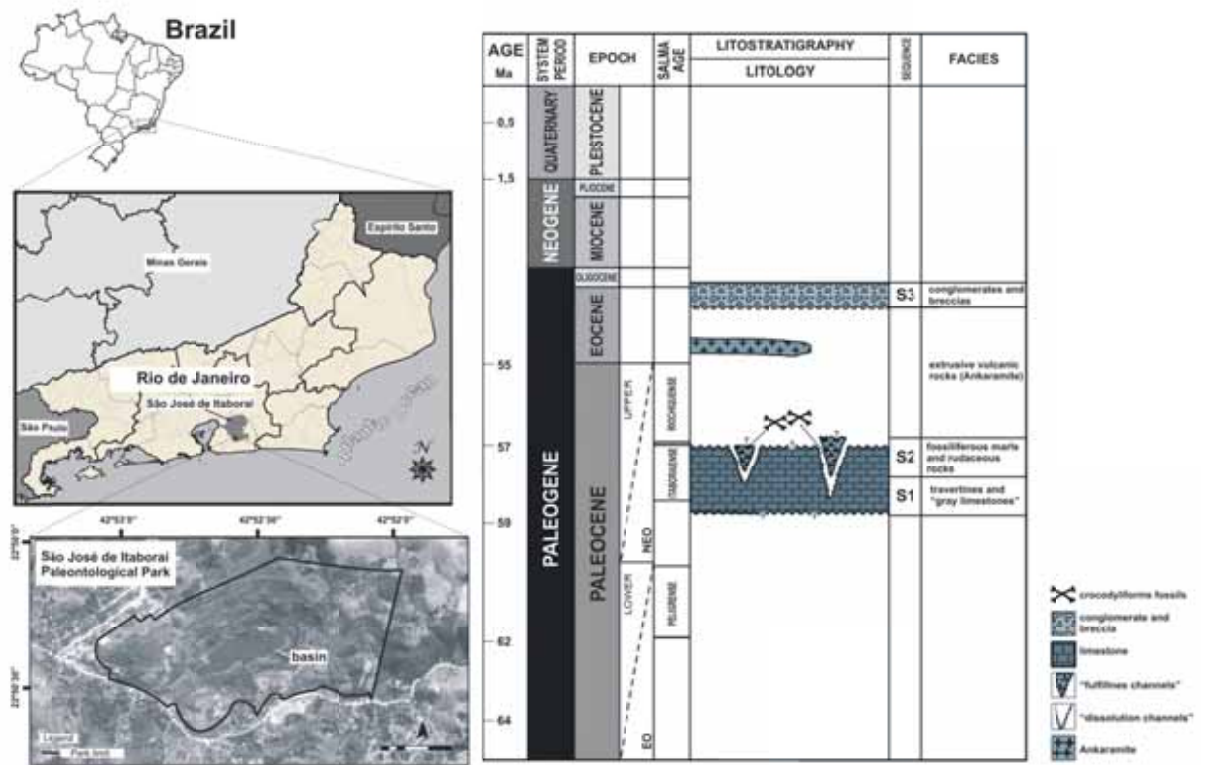


Figure 1 - Itaboraí Basin location and lithostratigraphic chart.

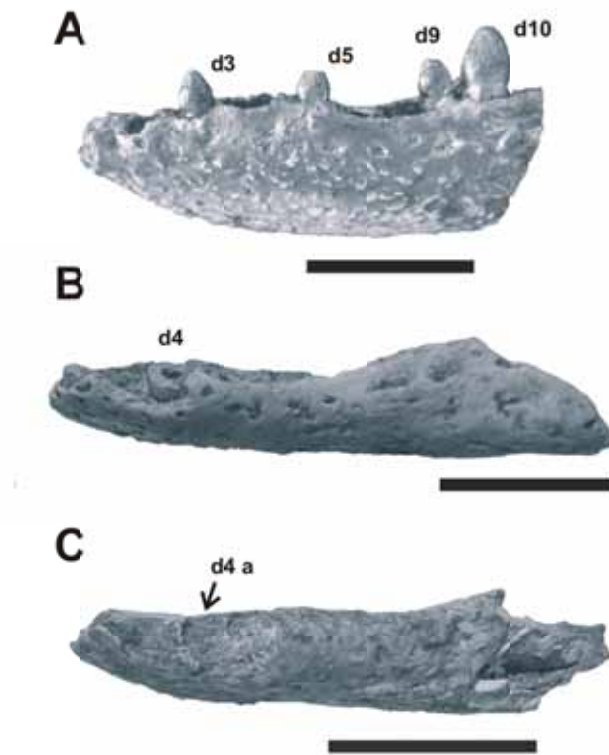


Figure 2 - *Eocaiman itaboraiensis* external lateral view. A- MCT 1791-R; B- MCT 1792-R; c- MCT 1793-R. d3 - d10 - dentary teeth; d4 a - fourth dentary tooth alveolus. Scale bar = 10mm.

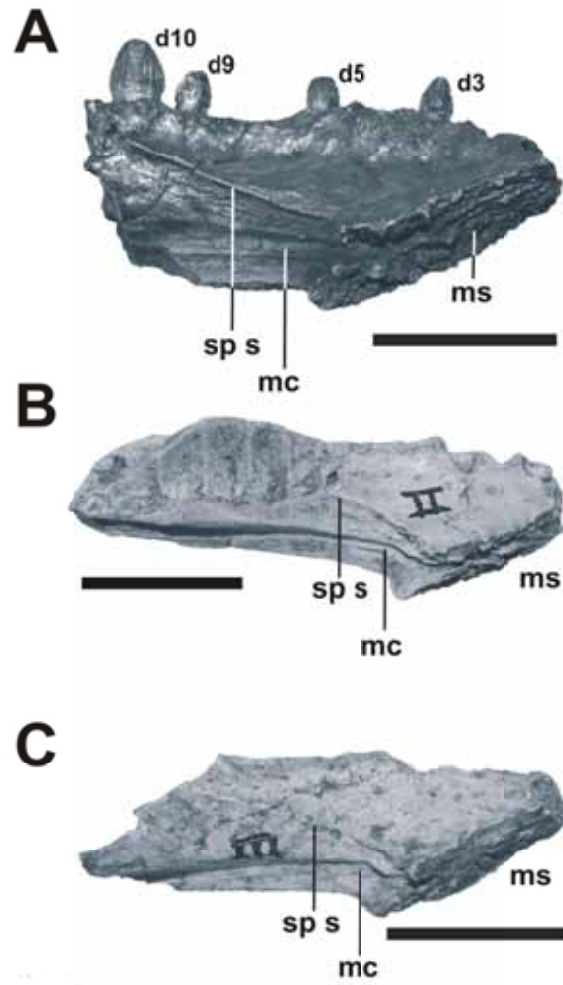


Figure 3 - *Eocaiman itaboraiensis* internal/mesial view. A- MCT 1791-R; B- MCT 1792-R; C- MCT 1793-R. d3 - d10 - dentary teeth; mc - meckelian channel; ms - mandibular symphysis; sp s - splenial scar. Scale bar = 10mm.

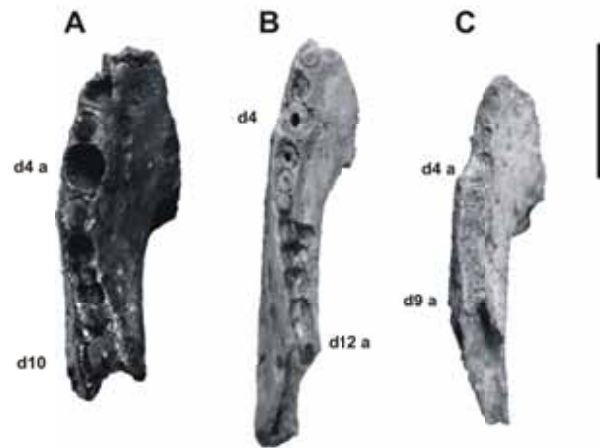


Figure 4 - *Eocaiman itaboraiensis* occlusal view. A- MCT 1791-R; B- MCT 1792-R; C- MCT 1793-R. d4 and d10 - fourth and tenth dentary teeth; d4a - d12a - dentary teeth alveoli. Scale bar = 10mm.

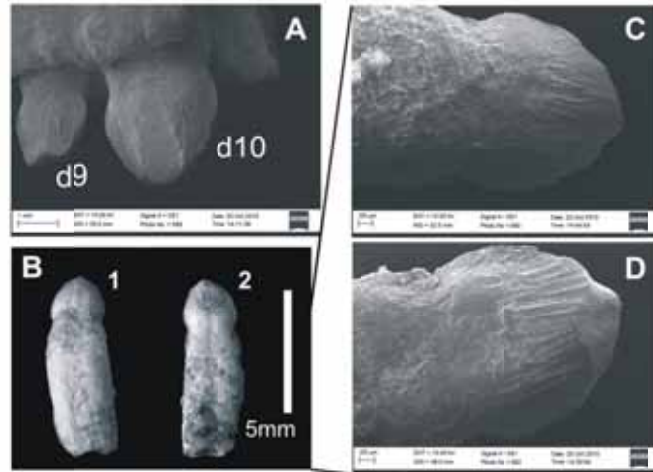


Figure 5 - *Eocaiman itaboraiensis* dentition. A- crown surface detail of MCT 1791-R d9 and d10 in lingual view; B1- MCT 1794-R in labial view; B2- MCT 1794-R in lingual view; C- MCT 1794-R labial crown surface detail; D- MCT 1794-R lingual crown surface detail. Scales: A- 1mm; B- 5mm, C,D- 0,2mm.

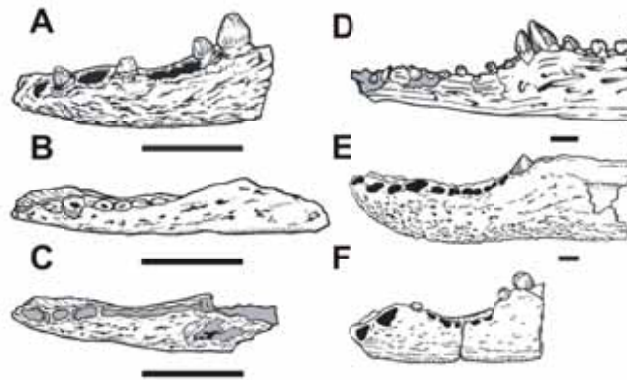


Figure 6 - Outline drawing of Eocaiman referred specimens in lateral external view for comparison. A,B,C - *Eocaiman itaboraiensis* (MCT 1791 - 1793-R); D- *E. cavernensis*; E- *E. palaeocenicus*; F- *Eocaiman* sp. (mod. from Simpson, 1933;Langston, 1965; and Bona, 2007).

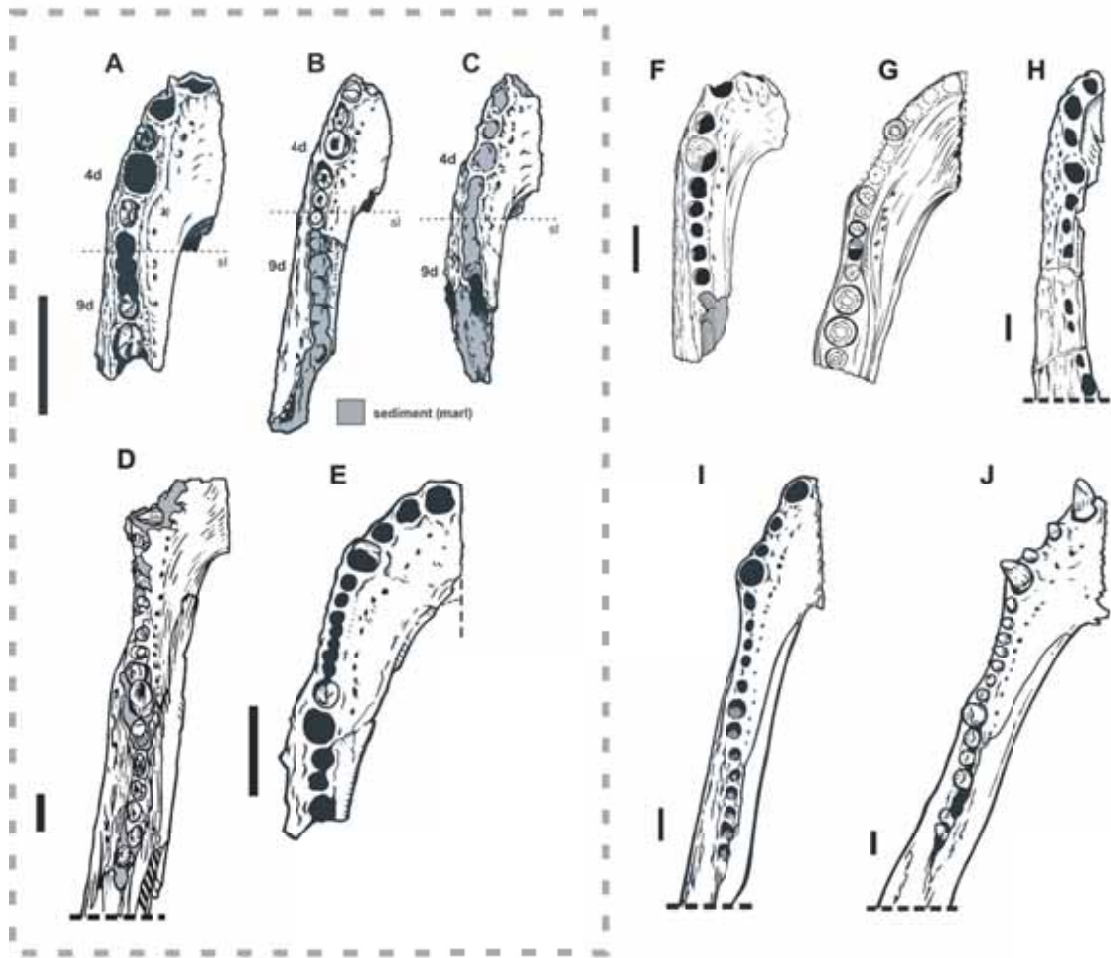


Figure 7 - Outline drawing of basal South American alligatoroids in occlusal view for comparison. Inside dashed square Eocaiman: A,B,C- *E. itaboraiensis* (MCT 1791 - 1793-R), D- *E. cavenensis*, E- *E. palaeocenicus*; F- *Caiman tremembensis*; G- *Notocaiman*; H- *Necrosuchus ionensis*; I- *Caiman crocodylus*; J- *Melanosuchus niger*. d4 - d9- dentary teeth; sl- mandibular symphysis level ending. Scale bar = 10mm.

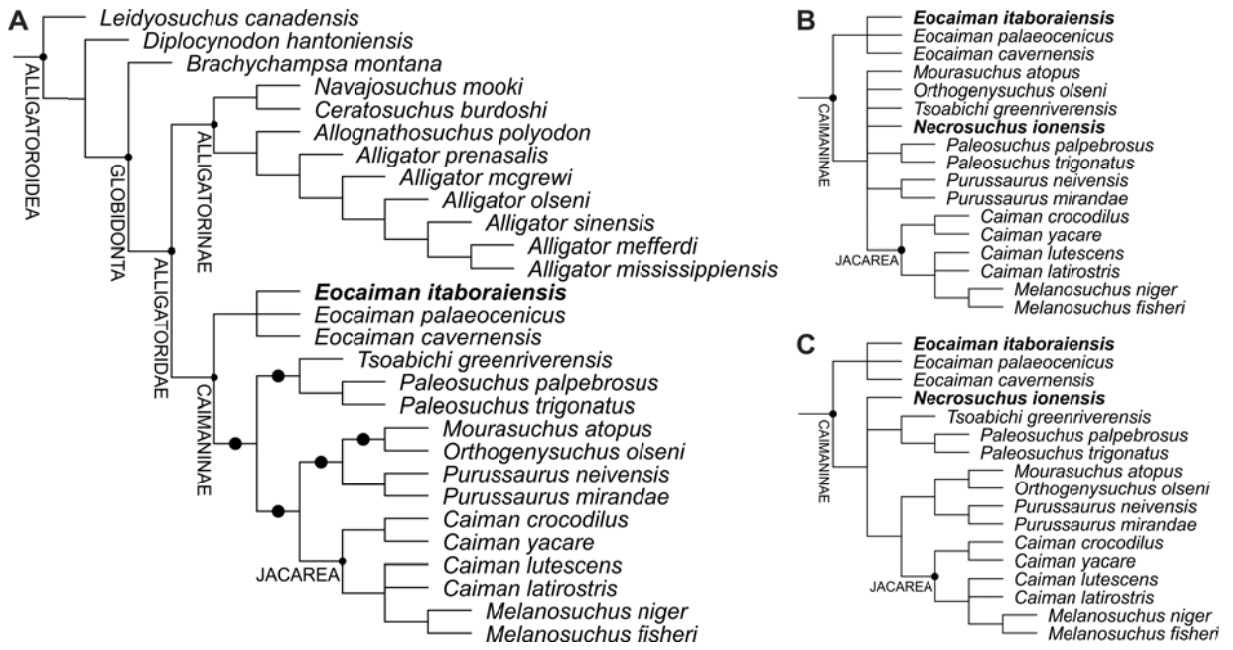


Figure 8 - Phylogenetic relationships of *Eocaiman itaboraiensis* supported by analysis in this study. A, strict consensus of 9 optimal trees excluding *Necrosuchus ionensis*; black circles show its alternative positions within the Caimaninae clade. B, Adams consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*. C, strict consensus of 9 optimal trees including *N. ionensis*.

ANEXOS

1. Cartas de submissão dos artigos



Daniel Fortier <fortier@crocodylia.net>

Proceedings B - Manuscript ID RSPB-2011-1945

proceedingsb@royalsociety.org <proceedingsb@royalsociety.org>

19 de setembro de 2011
00:32

Para: fortier@crocodylia.net

18-Sep-2011

Dear Dr Fortier:

Your manuscript entitled "In the Land of the Caiman, the Crocodile is King: on the presence of Crocodylus in the Quaternary of Brazil" has been successfully submitted online and is presently being given consideration for publication in Proceedings B.

Your manuscript ID is RSPB-2011-1945.

Please mention the above manuscript ID in all future correspondence or when calling the office for questions.

If there are any changes in your contact details or affiliation/s please log into Scholar One Manuscripts at <http://mc.manuscriptcentral.com/prsb> and edit your user information as appropriate.

You can also view the status of your manuscript at any time by checking your Author Centre after logging into <http://mc.manuscriptcentral.com/prsb> .

All future correspondence will be conducted with the corresponding author; if you are not the corresponding author, could you please forward this email to him or her and inform the Editorial Office as soon as possible.

Thank you for submitting your manuscript to Proceedings B.

Yours sincerely

The Proceedings B Team
mailto:proceedingsb@royalsociety.org



Daniel Fortier <fortier@crocodylia.net>

RE: Manuscript No. JVP-2011-0169

holmes1@ualberta.ca <holmes1@ualberta.ca>

19 de setembro de 2011 01:32

Para: fortier@crocodylia.net

Cc: fortier@crocodylia.net, jpdesouzafilho@hotmail.com, guilherme@ufac.br, andreamaciente@gmail.com, cesar.schultz@ufrgs.br

RE: Manuscript No. JVP-2011-0169

Dear Dr. Fortier:

We have received your manuscript entitled "A new specimen of *Caiman brevisrostris* Souza-Filho, 1987 and its phylogenetic relationships" in our Editorial Office, and it is presently being given full consideration for publication in *Journal of Vertebrate Paleontology*. A copy of this email has also been sent to all co-authors, who according to system records are: Fortier, Daniel; Souza-Filho, Jonas; Guilherme, Edson; Maciente, Andréa; Schultz, Cesar.

Please refer to the above manuscript number in all future correspondence. If there are any corrections to your postal address or e-mail address, please let us know or log into ManuscriptCentral to update your profile.

Please note that the author is responsible for obtaining written permission from all persons cited as 'pers. comm.' in JVP manuscripts.

If any of the co-authors does not receive a copy of this email, it might be because incorrect contact information is entered in the database. Please let us know if you learn of such a situation.

Thank you for submitting your interesting work. We will be in touch with you in due course concerning the acceptability of your manuscript for publication in JVP.

Sincerely,

Sent automatically by MS Central on behalf of:
Receiving Editor,
Journal of Vertebrate Paleontology



Daniel Fortier <daniel@fortier.com.br>

Submission Confirmation

Norm Catto, Editor, Quaternary International <ncatto@mun.ca> 18 de setembro de 2011 23:39
Para: daniel@fortier.com.br

Dear Dr. Daniel Fortier,

Your submission entitled "Pleistocene crocodylians from Venezuela, and the description of a new species of Caiman" has been received by Quaternary International

You may check on the progress of your paper by logging on to the Elsevier Editorial System as an author. The URL is <http://ees.elsevier.com/quatint/>.

Your username is: danielcfortier

Your manuscript will be given a reference number once an Editor has been assigned.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,

Elsevier Editorial System
Quaternary International

For further assistance, please visit our customer support site at <http://support.elsevier.com>. Here you can search for solutions on a range of topics, find answers to frequently asked questions and learn more about EES via interactive tutorials. You will also find our 24/7 support contact details should you need any further assistance from one of our customer support representatives.

Your manuscript 'THE OLDEST NEW WORLD Crocodylus: A NEW SPECIES FROM THE EARLY PLIOCENE OF VENEZUELA' has been submitted to Palaeontologia Electronica. Thank you for your submission - we hope to be in touch soon with reviews and an initial decision

Best Regards

Mark Purnell and David Polly, Executive Editors, Palaeontologia Electronica

This email automatically generated on 10th March 2011 10:32:59 (UTC) by PEMSATS (Palaeontologia Electronica Manuscript Submission And Tracking System)

PEMSATS is available at: http://palaeo-electronica.org/PEMSATS/pemsats_login.php

2. Artigos publicados

A NEW NEOSUCHIAN CROCODYLIFORM (CROCODYLIFORMES, MESOEUCROCODYLIA) FROM THE EARLY CRETACEOUS OF NORTH-EAST BRAZIL

by DANIEL C. FORTIER and CESAR L. SCHULTZ

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, UFRGS, Avenida Bento Gonçalves 9500, 91501-970 Porto Alegre, C.P. 15001 RS, Brazil; e-mails: daniel.fortier@ufrgs.br; cesar.schultz@ufrgs.br

Typescript received 27 March 2008; accepted in revised form 3 November 2008

Abstract: A new neosuchian crocodylomorph, *Susisuchus jaguaribensis* sp. nov., is described based on fragmentary but diagnostic material. It was found in fluvial-braided sediments of the Lima Campos Basin, north-eastern Brazil, 115 km from where *Susisuchus anatoceps* was found, in rocks of the Crato Formation, Araripe Basin. *S. jaguaribensis* and *S. anatoceps* share a squamosal–parietal contact in the posterior wall of the supratemporal fenestra. A phylogenetic analysis places the genus *Susisuchus* as the sister group to Eusuchia, confirming earlier studies. Because of its position,

we recovered the family name Susisuchidae, but with a new definition, being node-based group including the last common ancestor of *Susisuchus anatoceps* and *Susisuchus jaguaribensis* and all of its descendents. This new species corroborates the idea that the origin of eusuchians was a complex evolutionary event and that the fossil record is still very incomplete.

Key words: Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia, Neosuchia, *Susisuchus*, new species, Early Cretaceous, north-east Brazil.

BRAZILIAN crocodylomorphs form a very expressive record of Mesozoic vertebrates, with more than twenty species described up to now. They are representatives of many groups of mesoeucrocodylians: notosuchians (*sensu* Sereno *et al.* 2001), baurusuchids, peirosaurids and neosuchians (Bertini *et al.* 1993; Salisbury *et al.* 2003; Carvalho *et al.* 2004, 2005, 2007). The only known Triassic crocodylomorph is the sphenosuchian *Barberenasuchus brasiliensis* from the Ladinian of Santa Maria formation, Paraná Basin (Mattar 1987), and it is the oldest of this group. However, Kischlat (2001), studying basal archosaurs, has questioned the taxonomic status of this species as a basal crocodylomorph and suggested that *Barberenasuchus brasiliensis* is indeed a rauisuchian archosaur.

The Lower Cretaceous species are the notosuchian *Araripesuchus gomesi* (Price, 1959), the neosuchians *Caririsuchus camposi* (Kellner, 1987) and *Susisuchus anatoceps* (Salisbury *et al.*, 2003), all from the Aptian–Albian of Araripe Basin; the neosuchian *Sarcosuchus hartii* (Marsh, 1869) and the gavialoid *Thoracosaurus bahiensis* (Marsh, 1869) from the Aptian of the Recôncavo Basin, but the later one still has a questionable taxonomic status (Buffetaut and Taquet 1977); and the notosuchian *Candidodon itapecuruense* (Carvalho and Campos, 1988) from the Aptian–Albian of the Parnaíba basin.

The Upper Cretaceous species are mainly the notosuchians, baurusuchids and peirosaurids from the

Turonian–Maastrichtian of Bauru basin: *Adamantinasuchus navae* (Nobre and Carvalho, 2006), *Baurusuchus pachecoi* (Price, 1945), *Baurusuchus salgadoensis* (Carvalho *et al.*, 2005), *Itasuchus jesuinoi* (Price, 1955), *Mariliasuchus amarali* (Carvalho and Bertini, 1999), *Mariliasuchus robustus* (Nobre *et al.*, 2007), *Montealtosuchus arrudacamposi* (Carvalho *et al.*, 2007), *Peirosaurus tormini* (Price, 1955), *Sphagesaurus huenei* (Price, 1950), *Sphagesaurus montealtensis* (Andrade and Bertini, 2008), *Stratiotosuchus maxhechti* (Campos *et al.*, 2001), *Uberabasuchus terrificus* (Carvalho *et al.*, 2004), and three taxa with questionable taxonomic status as a result of a few diagnostic characters, *Brasileosaurus pachecoi* (Huene, 1931), *Goniopholis paulistanus* (Roxo, 1936) and *Pholidosaurus milwardi* (Roxo, 1929). Completing the list of Upper Cretaceous species, there are the dyrosaurid *Hyposaurus derbianus* (Cope, 1886), from the Maastrichtian of the Pernambuco–Paraíba basin.

Besides the formally described species, there are fossil remains of Cretaceous crocodylomorphs for other Brazilian basins, being basically isolated teeth and osteoderms (Carvalho 1994; Carvalho and Nobre 2001; Elias *et al.* 2004).

In this work, we describe a new neosuchian crocodylomorph, *Susisuchus jaguaribensis* sp. nov., from the Berriasian–Barremian (Early Cretaceous) of Lima Campos basin, north-eastern Brazil, based on a partial skull.

Spondarthritis in the Triassic

Juan Carlos Cisneros^{1*}, Uiara Gomes Cabral², Frikkie de Beer³, Ross Damiani⁴, Daniel Costa Fortier⁵

1 Centro de Ciências da Natureza, Universidade Federal do Piauí, Teresina, Brazil, **2** Departamento de Geologia e Paleontologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil, **3** Nuclear Technology Division, South African Nuclear Energy Corporation, Pretoria, South Africa, **4** Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart, Stuttgart, Germany, **5** Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

Abstract

Background: The evidence of several forms of arthritis has been well documented in the fossil record. However, for pre-Cenozoic vertebrates, especially regarding reptiles, this record is rather scarce. In this work we present a case report of spondarthritis found in a vertebral series that belonged to a carnivorous archosaurian reptile from the Lower Triassic (~245 million years old) of the South African Karoo.

Methodology/Principal Findings: Neutron tomography confirmed macroscopic data, revealing the ossification of the entire intervertebral disc space (both annulus fibrosus and nucleus pulposus), which supports the diagnosis of spondarthritis.

Conclusions/Significance: The presence of spondarthritis in the new specimen represents by far the earliest evidence of any form of arthritis in the fossil record. The present find is nearly 100 million years older than the previous oldest report of this pathology, based on a Late Jurassic dinosaur. Spondarthritis may have indirectly contributed to the death of the animal under study.

Citation: Cisneros JC, Gomes Cabral U, de Beer F, Damiani R, Costa Fortier D (2010) Spondarthritis in the Triassic. PLoS ONE 5(10): e13425. doi:10.1371/journal.pone.0013425

Editor: Gian Paolo Fadini, University of Padova, Italy

Received: June 16, 2010; **Accepted:** September 24, 2010; **Published:** October 14, 2010

Copyright: © 2010 Cisneros 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: Palaeontological Scientific Trust, PAST, South Africa (www.past.org.za), South African Nuclear Energy Corporation, NECSA, South Africa (www.necsa.co.za). NECSA participated in study design, data collection and analysis of the authors' study. The funders had no role in decision to publish, or preparation of the manuscript.

Competing Interests: One of the co-authors is employed at NECSA, one of the funders of the present study. This, however, does not alter the authors' adherence to all the PLoS ONE policies on sharing data and materials.

* E-mail: juan.cisneros@ufpi.edu.br

Introduction

The Karoo Basin, comprising South Africa and neighboring countries, has produced an unparalleled wealth of past life, being notable for its detailed record of fossil vertebrates that highlight the Permo-Triassic biotic crisis [1]. In this contribution, we analyze the vertebral remains of a carnivorous reptile from the Lower Triassic of South Africa, a specimen that shows macroscopic signs of a severe bone pathology. The condition is here identified as spondarthritis, which encompasses a diverse group of related inflammatory arthritides that share multiple clinical features as well as common genetic predisposing factors [2], and it represents the oldest instance of this pathology hitherto known.

Materials and Methods

Specimen BP-1-5796 (stored at the Bernard Price Institute for Palaeontological Research, Johannesburg) consists of three articulated anterior caudal vertebrae of a large, basal archosaurian reptile (Figure 1). The specimen was collected at Driefontein District, Free State Province, South Africa. This locality produces a fauna that is considered to represent the lower portion of the *Cynognathus* Zone (*Cynognathus* subzone A), of late Early Triassic age (Olenekian, ~245 Ma) [3,4,5].

Neutron tomography, a nondestructive technique, was employed in order to examine the internal structure of the specimen. This was performed through the SANRAD tomography facility at the SAFARI-1 nuclear research reactor operated by the South

African Nuclear Energy Corporation (NECSA) in Pretoria. The reactor has a design power of 20MW and provides a neutron flux of 1.2×10^7 n.cm⁻².s⁻¹ at beam port no-2 at the object under investigation. For detailed specifications of the SANRAD tomography facility see [6,7]. The specimen was placed on top of a rotating desk, on which a total of 180 projections in 180 angular degrees were made (Video S1). The image reconstruction procedure was performed on IDL based GSECARS Tomography Processing Software [8]. VGStudio MAX 2.1 software from Volume-Graphics was used for 3D rendering, segmentation and slicing of the images obtained.

Results

The specimen here studied is composed by three nearly complete, fused vertebral bodies and partial zygapophyses (Figure 1). The vertebrae are almost complete, except for the missing distal portions of the neural spines. Judging from the size of these vertebrae, it is assumed that they belonged to a large, probably old individual. These are overall well preserved and show no signs of taphonomical alteration. As the vertebrae are fused, it is not possible to provide the length of each vertebra, the total length of the specimen being 116 mm.

The osseous reactions in all three vertebrae are very similar, however, the two posterior vertebrae are visibly more affected (Figures 1A–C and 2A–D). In these vertebrae, the lateral and ventral surfaces of the vertebral bodies exhibit an exuberant

Redescription and phylogenetic relationships of *Meridiosaurus vallisparadisi*, a pholidosaurid from the Late Jurassic of Uruguay

DANIEL FORTIER^{1,2*}, DANIEL PEREA³ and CESAR SCHULTZ¹

¹Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IG, UFRGS, Avenue Bento Gonçalves, 9500, Cx. P. 15001, Porto Alegre, RS, Brazil

²Department of Geoscience, University of Iowa, 121 Trowbridge Hall, Iowa City, IA 52242, USA

³Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay

Received 12 April 2010; accepted for publication 28 October 2010

Meridiosaurus vallisparadisi Mones, 1980, a freshwater pholidosaurid from the Late Jurassic of Uruguay, is redescribed herein. It can be diagnosed by the possession of the following combination of features: (1) lateral constriction of the rostrum at premaxilla–maxilla contact, strong lateral expansion of the premaxilla with the fifth tooth placed in the widest portion; (2) sinusoidal premaxilla–maxilla suture in palatal view, posteromedially directed on its lateral half, and anteromedially directed along its medial region; (3) evaginated maxillary alveolar edges forming a discrete collar at each alveoli, lateroventrally oriented; (4) greater number of maxillary teeth (at least 27) with respect to *Elosuchus* (less than 20 maxillary teeth); (5) nasals do not meet premaxilla dorsally; (6) strong sinusoidal lateral contour of snout in dorsal view, with respect to the similar condition of *Elosuchus*, forming two waves ('festooned'); and (7) third, fourth, and fifth alveoli are equally enlarged. A phylogenetic analysis was performed, including six pholidosaurids: *Elosuchus*, *Meridiosaurus*, *Oceanosuchus*, *Pholidosaurus*, *Sarcosuchus*, and *Terminonaris*. The analysis confirmed the monophyly of Pholidosauridae, and a new definition is proposed: a stem-based group name including *Pholidosaurus schaumburgensis* (Meyer, 1841) and all taxa closer to it than to *Dyrosaurus phosphaticus* (Thomas, 1893) or *Pelagosaurus typus* Bronn, 1841. Pholidosauridae originated in Europe during the Middle Jurassic, dispersed to Africa, and North and South America, in several dispersal events, and completely disappeared in the Late Cretaceous.

© 2011 The Linnean Society of London, *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2011.

doi: 10.1111/j.1096-3642.2011.00722.x

ADDITIONAL KEYWORDS: aquatic crocodylomorph – mesoeucrocodylia – neosuchia – pholidosauridae – Tacuarembó.

INTRODUCTION

Pholidosauridae is a group of fossil longirostrine crocodylomorphs adapted to aquatic environments, reported from the Middle Jurassic (Owen, 1884; Mook, 1942) to Late Cretaceous (Mook, 1934; Wu, Russell & Cumbaa, 2001; Hua *et al.*, 2007). Remains

of Pholidosauridae occur in marine, estuarine, and fluviolacustrine sediments of North America (Shimada & Parris, 2007), South America (Buffetaut & Taquet, 1979), Africa (Sereni *et al.*, 2001), and Europe (Salisbury, 2002). Despite some well-known species, like *Terminonaris* and *Sarcosuchus*, some pholidosaurids are still rather poorly known, like *Pholidosaurus* and *Anglosuchus*.

There are three main Mesozoic longirostrine crocodylomorph groups: Thalattosuchia, Dyrosauridae,

*Corresponding author. E-mail: daniel.fortier@ufrgs.br

New information on the pterosaur *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae

FELIPE L. PINHEIRO, DANIEL C. FORTIER, CESAR L. SCHULTZ, JOSÉ ARTUR F.G. DE ANDRADE, and RENAN A.M. BANTIM



Pinheiro, F.L., Fortier, D.C., Schultz, C.L., Andrade, J.A.F.G., and Bantim, R.A.M. 2011. New information on the pterosaur *Tupandactylus imperator*, with comments on the relationships of Tapejaridae. *Acta Palaeontologica Polonica* 56 (3): 567–580.

A new specimen of *Tupandactylus imperator*, comprising an incomplete skull with associated lower jaw, is described. The material is the best preserved specimen of this species known so far and provides new information on the anatomy of this pterodactyloid pterosaur, especially with respect to the morphology of the lower jaw, the first one formally described for the species. Also, the new specimen shows an extensive preservation of soft tissues such as the soft-tissue component of the headcrest, ramphoteca associated with the premaxillae and lower jaw, as well as probable pycnofibres. A phylogenetic analysis was performed in order to test the relationships of the taxon within Tapejaridae. The results of the analysis support Tapejaridae, as well as monophyly of Tapejarinae and Thalassodrominae.

Key words: Pterosauria, Tapejaridae, *Tupandactylus imperator*, phylogeny, Crato Formation, Brazil.

Felipe L. Pinheiro [fl_pinheiro@yahoo.com.br], Daniel C. Fortier [danielcfortier@yahoo.com.br], and Cesar L. Schultz [cesar.schultz@ufrgs.br], Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Setor de Paleovertebrados, Av. Bento Gonçalves, 9500 – Bloco J, Prédio 43127, Campus do Vale, Agronomia-Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. CEP: 91509-900;

José Artur F.G. de Andrade [artur.andrade@dnpm.gov.br], Centro de Pesquisas Paleontológicas da Chapada do Araripe, Departamento Nacional de Produção Mineral, Praça da Sé, 105 – Crato, Ceará, Brasil. CEP: 63100-440; Renan A. M. Bantim [bantim.ram@gmail.com], Universidade Regional do Cariri, Laboratório de Paleontologia, Rua Cel. Antônio Luis, 1161, Pimenta – Crato, Ceará, Brasil. CEP: 63100-000.

Received 22 June 2010, accepted 24 December 2010, available online 3 January 2010.

Introduction

The pterosaur assemblage from the Romualdo and Crato formations (Araripe Basin, northeastern Brazil) has attracted the attention of researchers primarily due to the exceptional preservation and diversity of its taxa. On some rare occasions, however, what actually claims most attention is the anatomical extremism of some species. One of the best examples is the pterosaur *Tupandactylus imperator* (Campos and Kellner, 1997). When it was first described (referred, at the time, to the genus *Tapejara*), this bizarre pterosaur was enigmatic for the huge size of its cranial median crest which comprised approximately 5/6 of the total lateral area of the skull (Campos and Kellner 1997).

Campos and Kellner (1997) placed *T. imperator* within Tapejaridae, a clade of pterodactyloid pterosaurs supported by five synapomorphies: (1) comparatively large nasoantorbital fenestra, forming 45% or more of the skull length; (2) long median crest, formed mostly by the premaxillae, arising from the rostral terminus of the skull and extending posteriorly; (3)

thin subvertical lacrimal process of the jugal; (4) small reverse pear-shaped orbit; and (5) a broad and well-developed tubercle at the ventro-posterior margin of the coracoid (Kellner 2004). Monophyly of the Tapejaridae sensu Kellner has been recently questioned (Unwin and Lü 1997; Unwin 2003; Martill and Naish 2006; Lü et al. 2006).

After the first description of *T. imperator*, further cranial remains have been referred to this taxon (Fig. 1). Frey et al. (2003) documented an incomplete skull housed at the collection of the Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, Germany (SMNK PAL 2839) (Fig. 1C). The proximal portion of the lower jaw is preserved, though this was not mentioned in the description. Unwin and Martill (2007) illustrated a more complete, well-preserved specimen without lower jaw, presently housed in a private collection (Fig. 1D). At least two more, hitherto undescribed specimens are housed in private collections. Only one of them has associated lower jaws (David Martill, personal communication 2010).

All the fossil remains attributed to *T. imperator* are restricted to the biomicritic laminated limestone of the Crato

FAUNA DE VERTEBRADOS EOCRETÁCIOS DE UM AFLORAMENTO DA BACIA DE LIMA CAMPOS, CEARÁ, BRASIL

FELIPE LIMA PINHEIRO, ANA EMILIA QUEZADO DE FIGUEIREDO, DANIEL COSTA FORTIER
 Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGeo, UFRGS, Cx.P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.
fl_pinheiro@yahoo.com.br, aquezado@yahoo.com.br, danielcfortier@yahoo.com.br

MARIA SOMÁLIA SALES VIANA
 Curso de Biologia, Universidade Estadual Vale do Acaraú, Sobral, CE, Brasil. *somalia_viana@hotmail.com*

CESAR LEANDRO SCHULTZ
 Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGeo, UFRGS, Cx.P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.
cesar.schultz@ufrgs.br

ABSTRACT – THE EARLY CRETACEOUS VERTEBRATE FAUNA FROM AN OUTCROP OF THE LIMA CAMPOS BASIN, CEARÁ, BRAZIL. New vertebrate finds, probably Neocomian (Early Cretaceous) in age, from an outcrop near the locality of Cascudo, Municipality of Icó, Ceará State, are added to the abundant and well-known remains of ganoid scales attributed to *Lepidotes* sp. in the Lima Campos Basin. These new specimens comprise remains of coelacanth fishes (including a right fragmented mandibular ramus and fragmented remains of a quadrate, an angular and a prootic), three hybodont teeth identified as *Planohybodus* sp., and a complete crocodylomorph osteoderm. These new finds were discovered in the fine-grained red sandstone from Malhada Vermelha Formation. This study reveals the high and still little explored paleontological richness of the Lima Campos Basin, and points to the fossiliferous potential of others small northeastern Brazilian inner basins.

Key words: Malhada Vermelha Formation, Lima Campos Basin, Hybodontidae, Semionotidae, Mawsoniidae, Crocodylia.

RESUMO – Novos achados de vertebrados, provavelmente de idade Neocomiana (Eocretáceo), provenientes de um afloramento da região de Cascudo, Município de Icó, Ceará, somam-se aos já conhecidos e abundantes registros de escamas ganoides, relacionadas a peixes do gênero *Lepidotes* sp., para a bacia de Lima Campos. As novas descobertas compreendem registros de peixes celacantiformes (incluindo um ramo mandibular direito fragmentado, além de ossos isolados como quadrado, angular e proótico), três dentes de tubarões hibodontídeos do gênero *Planohybodus* sp., e um osteodermo de crocodylomorfo. Todos os novos materiais foram coletados em um arenito fino avermelhado, de origem fluvial, pertencente à Formação Malhada Vermelha. Este estudo revela a elevada e ainda pouca explorada riqueza paleontológica da bacia de Lima Campos, e assinala para o potencial fossilífero das demais pequenas bacias interiores do nordeste brasileiro.

Palavras-chave: Formação Malhada Vermelha, bacia de Lima Campos, Hybodontidae, Semionotidae, Mawsoniidae, Crocodylia.

INTRODUÇÃO

O Estado do Ceará, historicamente, vem sendo alvo de intensas pesquisas paleontológicas, o que se deve, principalmente, à riqueza fossilífera da bacia do Araripe, inigualável depósito de fósseis do período Cretáceo, reconhecido globalmente tanto pela quantidade quanto pela qualidade de seu material fossilífero (Maisey, 1991).

A excepcionalidade da bacia do Araripe, entretanto, contribuiu para que outras pequenas bacias sedimentares da região centro-leste do Estado do Ceará (Iguatu, Lima Campos, Icó e Malhada Vermelha), fossem alvo de pesquisas mais esporádicas, embora estas preservem, em suas

rochas, um importante e ainda pouco explorado registro de vida cretácica.

Estas pequenas bacias fazem parte do conjunto de bacias interiores do nordeste do Brasil, cuja gênese está associada aos processos de riftamento entre as placas Sul-Americana e Africana. Tais processos ocorreram durante o final do período Jurássico e início do Cretáceo, propiciando a instalação do Oceano Atlântico Sul. Os sedimentos que as compõem são provavelmente de idade Neocomiana (Eocretáceo), depositados em leques aluviais, sistemas fluviais entrelaçados e lacustres.

Os escassos trabalhos científicos que tratam da geologia e paleontologia dessas bacias, iniciados com as obras de

3. Resumos publicados

desaparecer por completo, perto do osso que alberga o dente. Evidencia-se ainda uma grossa camada de dentina, tanto primária quanto secundária, ambas separadas por três linhas incrementais. Não se observam alvéolos nem mesmo de caráter rudimentar. Assim, a dentição de *S. caliodon* é claramente acrodonte. Um provável evento de substituição é observado no primeiro molariforme superior, o qual se encontrava em processo de reabsorção no momento da morte do indivíduo. A grossa dentina secundária contribuiria a proteger a cavidade pulpar e a distribuição heterogênea do esmalte ajudaria a manter a morfologia oclusal (ambos mecanismos de prolongamento da vida útil do dente). O evento de reabsorção aqui observado sugere que os dentes velhos de *Soturnia* seriam “reciclados”, ao invés de serem empurrados por dentes novos. Além disso, a reposição dentária deveria ser pontual, e não alternada, como ocorre na maioria dos répteis. [*Bolsista PDJ, CNPq]

PERSPECTIVES ON THE PHYLOGENY OF THE ANHANGUERIDAE (PTEROSAURIA, PTERODACTYLOIDEA)

TAISSA RODRIGUES* & ALEXANDER W. A. KELLNER

Setor de Paleovertebrados, Museu Nacional/UFRJ, RJ, taissa.rodrigues@gmail.com, kellner@mn.ufrj.br

Studies on pterosaur phylogeny are still in their infancy and, despite several taxonomic disputes, the relationships of the Anhangueridae are still poorly known. This clade was shown to be monophyletic by Kellner [Kellner, A.W.A. 2003. In: Buffetaut, E. & Mazin, L.M. (eds.) *Evolution and Palaeobiology of Pterosaurs*, Geological Society, Special publication 217, p.105-137] and Andres & Ji [Andres, B. & Ji, Q. 2008. *Palaeontology* 51(2):453-469], but few of its species were included in phylogenetic analyses and therefore most of its ingroup relationships and its position regarding the “Ornithocheiridae” remains unknown. Kellner (2003) obtained a monophyletic *Anhanguera*, with *Tropeognathus* and *Lonchodectes compressirostris* as successive sister groups. Lü & Ji [Lü, J. & Ji, Q. 2006. *J. Paleont. Society of Korea* 22(1):239-261], using a modified version of Kellner’s (2003) matrix, recovered *Liaoningopterus* as a basal anhanguerid. Andres & Ji [2008, *op. cit.*] placed *Anhanguera blittersdorffi* as the sister group to *A. santanae* + *A. piscator*. *Liaoningopterus* and *Tropeognathus* were placed on a trichotomy with *Anhanguera*, with *Lonchodectes compressirostris* as their sister group. Those scenarios changed drastically when other species referred to the Anhangueridae or “Ornithocheiridae” were added (*A. araripensis*, *A. robustus*, *A. spielbergi*, *Brasileodactylus araripensis*, *Caulkicephalus trimicrodon*, *Coloborhynchus clavirostris*, “*Coloborhynchus*” *wadleighi*, *Liaoningopterus gui*, *Ludodactylus sibbicki*, *Ornithocheirus simus*, “*O.*” *sedgwickii*, “*O.*” *cuvieri*, “*O.*” *fittoni*, *Siroccopteryx moroccensis*). Through Wang [Wang *et al.* 2008. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:1983-1987] modified data matrix a strict consensus tree was obtained which positioned all species of the Anhangueridae and “Ornithocheiridae” as a monophyletic group, which lacked resolution except that *Brasileodactylus* and *Ludodactylus* were recovered as sister groups. The strict consensus tree resulting from the modified data matrix of Andres & Ji (2008) found *Ornithocheirus simus* as the sister group to *Germanodactylus* (Archaeopterodactyloidea) while the other species of the Anhangueridae and “Ornithocheiridae” collapsed as a large polytomy on the base of the Pterodactyloidea. A great challenge when working with those groups is the large number of missing data, due to their incompleteness. We are currently working on a new data matrix, which we hope will bring some resolution to this issue. [*Bolsista CNPq]

UM NOVO ESPÉCIME DE CAIMAN BREVIROSTRIS SOUZA-FILHO, 1987, DO MIOCENO DO AMAZONAS

DANIEL COSTA FORTIER* & CESAR LEANDRO SCHULTZ

Depto. Paleontologia e Estratigrafia, IG/UFRGS, RS, danielcfortier@yahoo.com.br, cesar.schultz@ufrgs.br

JONAS PEREIRA DE SOUZA-FILHO

Depto. Ciências da Natureza, CCB/UFAC, AC, reitoria@ufac.br

Durante um trabalho de campo realizado no ano de 2003 no Estado do Amazonas (próximo à fronteira com o Acre), em um afloramento à margem do rio Purus, sítio Talismã [Latrubesse, E.M. *et al.* 1997. *Acta Amazonica* 27(2):103-118], foi coletado um esqueleto completo de um aligatórdeo preliminarmente atribuído à *Caiman brevirostris* [Souza-Filho, J.P. 1987. X CONG. BRAS. PALEONT., 173–180.]. O fóssil constitui-se de um crânio e ramos mandibulares bastante fragmentados, além do pós-crânio praticamente completo e articulado. Este material representa a primeira ocorrência de um esqueleto completo de crocodiliano para o Neógeno da Amazônia Sul-ocidental [Maciente, A. & Souza-Filho, J.P. 2007. XX CONG. BRAS. PALEONT., *Resumos*, p. 246]. Até o momento, o pós-crânio não foi completamente preparado, impossibilitando um estudo mais detalhado. O crânio e os

ramos mandibulares estão fragmentados em mais de vinte partes. Ainda assim, foi possível reconstruir boa parte destes elementos, tornando possível um estudo osteológico mais detalhado, apresentado neste trabalho. Não foi possível identificar, até o momento, os lacrimais e o pós-parietal, além dos ossos do basicrânio (exceto o basioccipital) e do palato (exceto a porção anterior do pterigóide). Apesar de fragmentário, foi possível identificar o material como um *C. brevirostris*, principalmente por apresentar um crânio curto e a sutura naso-pré-maxilar bastante característica. A presença de um material mais completo permitiu testar o relacionamento filogenético deste táxon. Uma análise filogenética foi conduzida com o software TNT v. 1.1 [Goloboff, P.A. *et al.* 2003. <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>], utilizando 75 táxons e 166 caracteres [Brochu, C.A. 2004. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(4):857-873], resultando em nove árvores igualmente mais parcimoniosas com 494 passos cada (CI=0,42; RI=0,84). Como principal resultado obteve-se a confirmação do estrito relacionamento entre *C. brevirostris* e as demais espécies de *Caiman*. A próxima etapa do trabalho será a completa preparação do pós-crânio e seu estudo osteológico detalhado, no intuito de ampliar a diagnose da espécie, refinar a análise filogenética e discutir o estágio ontogenético do espécime. [*Bolsista CNPq]

FIRST RECORD OF *EUNECTES* (SERPENTES, BOIDAE) FROM THE SOUTHWESTERN AMAZONIA (LATE MIOCENE) OF BRAZIL

ANNIE SCHMALTZ HSIU* & JORGE FERIGOLO

Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB, RS, anniehsiou@gmail.com, jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br

ADRIANA MARIA ALBINO

CONICET-Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, aalbino@mdp.edu.ar

Miocene South American boids have been recorded only from Argentina, Colombia and Venezuela. The purpose of this communication is to report the first record of the living genus *Eunectes* from the probably Late Miocene Solimões Formation, southwest of the Brazilian Amazonia. The genus *Eunectes* was previously restricted to the Middle Miocene of La Venta (Colombia), represented by the extinct species *E. stirtoni* [Hoffstetter, R. & Rage, J.C. 1977. *Annales de Paléontologie* 63:161-190; Hecht, M.K. & LaDuke, T.C. 1997. In: Kay, R.F. *et al.* (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta*, Smithsonian Institution, p.95-99]. The remains reported here were found in the Talismã locality (at the right margin of the upper Purus River, southern Amazonas State). The studied material consists of three isolated middle-trunk vertebrae (UFAC-PV 2951, 2954/2960, 3475) and one isolated posterior trunk vertebra (UFAC-PV 3476), all of them very well preserved. The fossil vertebrae are assigned to the living genus *Eunectes* on the basis of the combination of the following features: large size, depressed neural arch, low neural spine, robust and moderately high zygosphenes with a prominent median tubercle, and a strong lateroventral orientation of the paradiapophyses on the posterior trunk vertebrae. At present, the snakes of the genus *Eunectes* inhabit large hydrographic basins in Neotropical South America, from Venezuela and Colombia to Argentina, developing an aquatic lifestyle. This statement supports the proposed paleoenvironment of open areas with forest galleries along rivers, swamps and shallow lakes in a dry-humid tropical climate. Also, the presence of *Eunectes* in the Solimões Formation corroborates that the Boidae achieved much of its northernmost distributions by the Middle-Late Miocene. [Resumo originalmente publicado no Livro de Resúmenes do III CLPV, 2008; *Bolsista PPGGeociências/UFRGS/CNPq]

DE VOLTA A ÉDEN: OCORRÊNCIA DE DIDELPHIDAE EM CAVERNA DO MUNICÍPIO DE PAINS (MINAS GERAIS)

LEONARDO MORATO*

PPGeo, Depto. Geologia, UFRJ, RJ, gepaleo@yahoo.com.br

FLÁVIO SCALABRINI SENA

Grupo de Extensão e Pesquisas Espeleológicas Guano Speleo, UFMG, MG, sensomeioambiente@yahoo.com.br

A Gruta do Éden (MG-0130) no município de Pains (Província Cárstica do Alto São Francisco, Minas Gerais) é uma caverna calcária de grande importância, devido à sua beleza cênica, dimensões expressivas, presença de espeleotemas raros, curso d'água perene, além de outras características. Entre a comunidade espeleológica, há muito se conhece nessa caverna a presença de um pequeno esqueleto de mamífero, embora esse não tenha ainda sido formalmente identificado. O espécime em questão não foi coletado, se encontrando na superfície de um depósito argiloso, às margens do canal abandonado de drenagem que representa o conduto principal do nível superior da caverna, parcialmente incrustado por escorrimentos calcíficos. A entrada da caverna mais próxima foi produzida

13

**TUBARÕES NO SERTÃO: A OCORRÊNCIA DO GÊNERO *Planohyodus*
(CHONDRICHTHYES, HYBODONTIDAE) NA BACIA DE LIMA CAMPOS, CEARÁ,
NORDESTE DO BRASIL**

Felipe Lima Pinheiro¹, Ana Emilia Quezado de Figueiredo², Daniel Costa Fortier²,
Cesar Leandro Schultz³

¹Universidade Federal do Ceará, Aluno do Curso de Graduação de Ciências Biológicas.
fl_pinheiro@yahoo.com.br.

²Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Aluna do Curso de Pós-Graduação em
Geociências, Bolsista CNPq. aquezado@yahoo.com.br, danielcfortier@yahoo.com.br.

³Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Professor do Curso de Pós-Graduação em
Geociências. cesar.schultz@ufrgs.br.

Os tubarões hibodontídeos representam uma das linhagens de Chondrichthyes mais prósperas de todo os tempos. Com registros fósseis ocorrendo do Devoniano ao Cretáceo, este grupo possui uma ampla distribuição temporal e espacial. Dentre as bacias do nordeste brasileiro, a maior parte dos registros de hibodontídeos corresponde a dentes ou espinhos isolados e, de maneira ocasional, esqueletos relativamente completos. É reportada, a partir de três dentes incompletos, a primeira ocorrência do gênero *Planohyodus* (Chondrichthyes, Hybodontidae) fora do norte europeu. O material aqui descrito provém de sedimentos fluviais do Cretáceo Inferior (Neocomiano) da Bacia de Lima Campos, Ceará, Nordeste do Brasil. Os espécimes possuem coroas elevadas e largas, com ausência de serrilhas. São pronunciadamente estriados, sendo que, em um dos exemplares, as estrias restringem-se à base, não havendo pronunciamento expressivo das mesmas em direção à extremidade da cúspide central. Nos outros dois espécimes as estrias são mais desenvolvidas lingualmente, chegando quase ao topo da cúspide central. É notória uma inclinação da cúspide central em direção à face lingual. Os dentes aqui descritos são referidos ao gênero *Planohyodus* por apresentarem cúspides centrais altas, largas e planas, além de bordas cortantes bem desenvolvidas. Trata-se de um material potencialmente muito interessante, mostrando a importância de novos estudos sobre a paleoictiofauna da Bacia de Lima Campos.

14

**REDESCRIÇÃO TAXONÔMICA DE *Potamotrygon signata*
(CHONDRICHTHYES: MYLIOBATIFORMES)**

Cristiane A. Wanderley Leal¹, Ricardo S. Rosa²

^{1,2}Laboratório de Ictiologia – Departamento de Sistemática e Ecologia – Universidade
Federal da Paraíba (UFPB). Campus Universitário I, João Pessoa – PB, CEP 58059-900.

¹criswanderley@gmail.com, ²rsrosa@dse.ufpb.br

As espécies da família Potamotrygonidae são restritas a ambientes de água doce da América do Sul. A família inclui entre 19 e 22 espécies válidas distribuídas em três gêneros: *Paratrygon*, *Potamotrygon* e *Plesiotrygon*. *Potamotrygon signata* Garman 1913, comumente conhecida como "raia do Parnaíba", devido a sua distribuição geográfica, é uma das espécies consideradas válidas entre os Potamotrygonidae. Esta espécie está distribuída por vários rios da bacia do Parnaíba e parece ser endêmica da mesma. O

**ON GIANT ATLANTAL RIBS OF *PURUSSAURUS BRASILIENSIS*,
FROM THE MIOCENE OF ACRE, BRAZIL**

Fortier, Daniel C.¹, Souza-Filho, Jonas P.² & Schultz, Cesar L.¹

¹*Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, Brasil; Bolsista CNPq. danielefortier@yahoo.com.br*; ²*Universidade Federal do Acre - UFAC, Departamento de Ciências da Natureza, Curso de Ciências Biológicas, Laboratório de Pesquisas Paleontológicas - LPP/UFAC, Brasil.*

During an expedition to the Purus River, occurred in 1988 by the paleontologists of the UFAC (Acre, Brazil), some postcranial remains of a giant alligatoroid were collected. Here we present one of those remains, consisting in a pair of giant atlantal ribs (UFAC-2195) assigned to *Purussaurus brasiliensis* (Barbosa-Rodrigues, 1892), after comparison with *P. neivensis* (Mook, 1941; Langston, 1965). There are no atlantal ribs assigned to *P. mirandai* until this moment (Aguilera *et al.*, 2006). Both left and right ribs are well preserved, showing no evidence of diagenetic distortion. They have a length of about 238 mm. The ribs have a dagger-like shape, with a large and roughened anterior facet, indicating a firm union with the facet on the atlas intercentrum. Anteriorly, they have an expanded medial flange whose edge is a little thickened and much roughened. In *P. neivensis* the opposing flanges approach each other but do not touch when articulated with the atlas intercentrum (Langston, 1965). Due to the lacking of the atlas intercentrum, we can not assure that the opposing flanges do or do not contact each other in *P. brasiliensis*. Moreover, there is no osteological evidence for a possible contact between the ribs. After the medial flanges, the medial edge is convex until the distal end, while the lateral edge is concave posteriorly to a modest dorsal process. The rib tapers to a rounded point distally. The ribs of *P. brasiliensis* differ from *P. neivensis* in having the medial flanges and the dorsal process both more developed. Using ordinary morphometric comparison between *P. brasiliensis* and *P. neivensis* (from Langston, 1965), when can estimate a skull length of 1070 mm. for the specimen, based on the atlantal ribs measuring 238 mm.

Aguilera, O.A.; Riff, D. & Bocquentin-Villanueva, J. A new giant *Purussaurus* (Crocodyliformes, Alligatoridae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4(3): 221-232.
Barbosa-Rodrigues, B. 1892. Les reptiles fossiles de la vallée de l'Amazone. *Vellosia*, 2: 41-46.
Mook, C.C. 1941. A new fossil Crocodylian from Colombia. *Proceedings of the United States National Museum*, 91(3122): 55-58.
Langston, W. 1965. Fossil Crocodylians from Colombia and the Cenozoic History of the Crocodylian in South America. *University of California Publications in Geological Sciences*, 52: 1-169.



Área: Outros/Paleontologia8

P-2328: Medindo gigantes – estimativas do comprimento e da massa de rauissúquios do Triássico do RS através de morfometria comparada com crocodilianos atuais

Flávio Augusto Pretto, UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
Daniel Fortier, UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
Alexandre Liparini, UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

O Rio Grande do Sul foi durante o período Triássico o habitat de uma rica paleoherpetofauna, hoje extinta. Alguns destes répteis, a exemplo de certas espécies do clado Rauisuchia, atingiram grandes proporções. Estes animais foram grandes predadores, e possuem relações filogenéticas com as atuais aves e crocodilianos, além de outros grupos já extintos (como pterossauros). Através deste trabalho, propõe-se um modelo matemático capaz de estimar medidas corporais de comprimento e de massa em arcossauros rauissúquios, mesmo nos casos onde todos os ossos do animal não tenham sido encontrados. A coleção do Setor de Paleovertebrados da Universidade Federal do Rio Grande do Sul conta com três esqueletos bastante completos de rauissúquios fósseis, de tamanhos diferentes. Inicialmente, foram tomadas medidas lineares de seus fêmures (osso comum a todos os exemplares), com o uso de um paquímetro. Estas medidas foram então comparadas em retas de dispersão, entre si, e com as medidas dos fêmures de crocodilianos atuais. A partir dos dados obtidos, observou-se que: 1) todas as medidas se alinham de modo a formar retas quase perfeitas; e 2) as inclinações de algumas retas são diferentes das outras. A primeira observação levou à conclusão de que, em algum momento na ontogenia, esses táxons apresentam um padrão de crescimento ósseo semelhante, quanto aos fêmures. Já a diferença nas inclinações das retas indicaria que existe algum grau de alometria no crescimento dos fêmures analisados, com algumas medidas crescendo mais que outras durante a ontogenia. Partindo destas premissas, foram então estimadas as medidas faltantes num outro fêmur da coleção, encontrado isolado. Este fêmur apresenta apenas a porção proximal, e o seu tamanho é significativamente maior que o dos outros. Este quarto fêmur teve suas medidas faltantes reconstituídas com base nas medidas dos ossos dos outros indivíduos analisados. A partir do comprimento deste grande fêmur estimou-se, por comparação com os crocodilianos atuais, o comprimento corporal total e a massa que o animal teria atingido em vida. Concluiu-se através da aplicação das equações, que este espécime atingiu cerca de 10 metros, e quase 8 toneladas. Este dado indica, portanto, que este rauissúquio se constitui, desde então, no maior registro conhecido para o táxon em questão no Rio Grande do Sul, até o momento.

Palavras Chave: Rauisuchia, arcossauros, Triássico, morfometria

INDICAÇÃO DA PRESENÇA DE CRODODIOMORFOS AQUÁTICOS NA BACIA DE LIMA CAMPOS ATRAVÉS DE UM OSTEODERMO

Figueiredo Ana E. Q.^{1,2}; Fortier, Daniel C.^{1,2} & Schultz, Cesar L.¹

¹Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, Brazil. aquezado@yahoo.com.br; ²Bolsista CNPq

Osteoderms são placas ósseas de origem dérmica, situadas sob a epiderme e recobertas por uma camada de queratina, que estão presentes em vertebrados de diversos grupos taxonômicos. Através de comparações, foi possível observar que o formato, o tipo de sutura e a espessura deste osteodermo relacionam o espécime a um crocódilomorfo de hábito aquático. O presente material provém da Bacia de Lima Campos, Cretáceo Inferior, Estado do Ceará, representando o primeiro registro de osteodermo de *Crocodylomorpha* desta bacia. Apresentava-se isolado, mas bem preservado, sem rachaduras e com pouco arredondamento das extremidades, indicando pouco transporte pré-soterramento. Corresponde a um osteodermo da região ventral, próximo à região lateral, de formato hexagonal, com comprimento de 3,8 centímetros e largura de 3 cm. A espessura varia entre 0,3 a 0,6 centímetros. Em vista externa, sua ornamentação é composta por perfurações de formato circular a elíptico, dispostas aleatoriamente, com profundidades variando entre 0,5 a 2 milímetros. Nas bordas, estas estruturas são menos profundas. A presença destas estruturas de ornamentação bem desenvolvidas indica que este crocódilomorfo tratava-se de um indivíduo adulto (Iordansky, 1973). Não há presença de quilha ou faceta articular externa. Nas porções marginais observam-se suturas denteadas, correspondendo às regiões de articulação – por contato lateral – com os osteoderms adjacentes. Em vista interna, a superfície é lisa e uniforme, sendo possível observar quatro forâmens, relacionados à passagem de vasos sanguíneos. A espessura e ornamentação destas placas do exoesqueleto têm implicações na massa corporal e regulação térmica, indicando hábitos terrestres ou aquáticos desses animais (Marinho *et al.*, 2006), sendo que estas características (grande espessura, ornamentação profunda), no espécime em questão, apontam para uma forma aquática. Este osteodermo foi encontrado associado a escamas de semionotídeos (*Lepidotes*), dentes de hibodontídeos (*Hibodus*), e fragmentos ósseos de celacantídeos (*Mawsonia*), sendo estes fósseis indicativos da presença de corpos d'água permanentes, reforçando a hipótese de que o material aqui descrito pertenceria a um crocódilomorfo aquático. Para esta mesma bacia, mas proveniente de outro afloramento, foi descrito um fragmento de crânio de crocódilomorfo, também considerado aquático (Fortier, 2007). Entretanto, o tamanho deste osteodermo é considerado incompatível com aquele material, que corresponde a um animal adulto de pequeno tamanho. Assim, existem, até o momento, pelo menos dois táxons diferentes de crocódilomorfos para a Bacia de Lima Campos, sugerindo que existe uma paleofauna bastante diversificada para a mesma.

Fortier, D.C. 2007. *Novos Registros Fósseis das Bacias do Iguatu, Eocretáceo, Estado do Ceará*. Dissertação de Mestrado. Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 241 pp. [Inédito].

Iordansky, N.N. 1973. The Skull of the Crocodilia. In: Gans, C. & Parsons, T. S. *Biology of the reptilia*, vol. 4, Academic Press, London, pp. 201-264.

Marinho, T.S.; Ribeiro, L.C.B. & Carvalho, I.S. 2006. Morfologia de Osteoderms de Crocódilomorfos do Sítio Paleontológico de Peirópolis (Bacia Bauru, Cretáceo Superior). *Anuário do Instituto de Geociências - UFRJ*, 29(2): 44-53.

FIRST RECORD OF *CAIMAN* SP. FOR THE PLEISTOCENE OF VENEZUELA

Fortier, Daniel C.¹ & Rincón, Ascanio D.²

¹Departamento de Paleontología e Estratigrafía, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, Porto Alegre, Brasil; Bolsista CNPq. danielcfortier@yahoo.com.br ; ²Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Centro de Ecología Lab. Biología de Organismos Apartado Postal 21827, Caracas 1020-A, Venezuela. ascaniodaniel@gmail.com

We report here the first occurrence of a *Caiman* sp. for the Pleistocene of Venezuela, proceeding from a new fossil vertebrate locality, El Breal de Orocuá, 20 km northwest of Maturín, Monagas state, northwestern Venezuela. The fossils were collected in fluvio-deltaic strata of the Early to Middle Pleistocene, based on thermoluminescence dates of 0.5 to 1.0 Ka. The recovered fossils were preserved in an asphalt-impregnated sedimentary sequence associated with a now-inactive tar seep. They were exposed by the trench-cutting machinery, and were exposed for variable lengths of time to intense sunlight and rainfall. The recovered material reveals a diverse biota including as-yet unidentified plants, molluscs, frogs, lizards, snakes, turtles, birds, and the assemblage of 33 mammal taxa. Preliminarily, the paleoenvironment of El Breal de Orocuá was similar to that of the Venezuelan llanos today, an extensive savanna with rivers and patches of gallery forest. (Rincón *et al.*, 2007).

The fossils presented here consist at least in three specimens attributed to *Caiman* sp., showing possible three different ontogenetic stages. The small specimen consists in a left premaxilla (OR-1677), showing the pit for the occlusion of 4th dentary teeth, 5 alveoli (4 preserved and one inferred), and the medial edge of the incisive foramen situated far from the premaxillary tooththrow, and a right distal and medial mandibular fragment (OR-1683 and 1679, respectively) with the fourth alveolus larger than the third. The mid-sized consists in a left distal mandibular fragment (OR-271), with the fourth alveolus larger than the third, and a right maxilla (OR-1678) that shows the contact surface for the jugal, lacrimal (dorsally) and ectopterygoid (ventrally). This maxilla has the last eight alveoli and the last 5th and 8th teeth preserved. The maxilla separates the ectopterygoid from the maxillary tooththrow. The third specimen shows the biggest size, by the presence of a comparatively bigger vertebral centrum (OR-1833) and two square osteoderms (OR-1135 and OR-1136). The osteoderms, from the dorsal midline, are keeled and have a smooth anterior margin without an anterior process.

All these features allow the generic attribution to *Caiman* sp. These fossils differs from the genus *Melanosuchus* mainly by the shape of premaxilla and maxilla (broader in the latter one), and the relatively size of the teeth from the maxillary tooththrow (Brochu, 1999). The presence of *Caiman* sp., aquatic taxa, in the Pleistocene of Venezuela, is consistent with a fluvio-deltaic paleoenvironment and the paleobiogeographic context of the genus *Caiman*.

Rincón, A.; Parra, G.; Prevosti, F.; Steadman, D. & Alberdi, M. 2007. A new Pleistocene vertebrate assemblage in a tar pit from El Breal de Orocuá, Northwestern Venezuela. In: Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, 2007, Austin. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 134A-135A.

Brochu C.A. 1999a. Phylogeny, systematics, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Soc. Vertebr. Paleontol. Mem.* 6: 9-100.

cúspide central de 6 mm com acentuada curvatura lingual e apenas uma cúspide lateral visível. Estes dentes apresentam a morfologia típica cladodonte [Moy-Thomas, J.A. & Miles, R.S. 1971. *Palaezoaic Fishes*. Chapman & Hall, 259p.] atribuída a Chondrichthyes. O padrão cladodonte é comum a muitas linhagens paleozóicas e não é diagnóstico para permitir um refinamento taxonômico. Esta é a primeira ocorrência de Chondrichthyes para a Formação Rio do Sul e as dimensões destes dentes sugerem que pertenciam a tubarões de pequeno porte. Os dentes de Chondrichthyes são raros se comparados aos abundantes Actinopterygii desta formação. É possível que a dentição do tipo cladodonte não sofresse substituição [Willians, M.E. 2001. *J. Vert. Paleontol.* 21(2):214-226], levando a uma retenção dentária, o que explicaria em parte a escassez de dentes de Chondrichthyes nesta formação e causando uma falsa impressão sobre a raridade desses animais nesta ictiofauna.

NOVA OCORRÊNCIA DE *APOCOPODON SERICEUS* (MYLIOBATIFORMES, MYLIOBATIDAE) NA BACIA DA PARAÍBA, NE DO BRASIL

FELIPE SANTANA, JOSÉ ANTONIO BARBOSA & PEDRO JORGE FERREIRA PEREIRA
LAGESE, DGEU/UFPE, PE, lipegt@hotmail.com, barboantbr@yahoo.com.br

O presente trabalho traz a descrição preliminar de uma nova ocorrência da raia da espécie *Apocopodon sericeus* (Myliobatiformes, Myliobatidae), representada por uma placa dentária incompleta com a porção anterior preservada. O fóssil foi coletado nos estratos paleocênicos da Formação Maria Farinha (Daniano) da Bacia da Paraíba. Nesta bacia os Myliobatiformes estão representados por três táxons: *Apocopodon sericeus*, *Rhinoptera prisca* e *Myliobatis sp.* A espécie *Rhinoptera prisca* foi descrita a partir de uma placa dentária incompleta [Woodward, A.S. 1907. *Geol. Mag.* 4(515):193-197]. A espécie *Apocopodon sericeus* foi descrita por Cope [Cope, E.D. 1886. *Proc. Am. Philos. Soc.* 23(121):1-21], e mais tarde revisado por Woodward [Woodward, A. S. 1907. *Geol. Mag.* 4(515):193-197], a partir de um dente isolado e três dentes articulados [Santos, R.S. & Gomes U.L. 1987. X CONGR. BRAS. PALEONT., 1:37-53]. Todas essas formas, assim como o material aqui descrito, foram coletadas nos afloramentos da mina Poty e em pedreiras artesanais na região de Paulista, cerca de 30 km ao norte de Recife. O material coletado representa uma placa medindo 5,7 cm de largura por 3,5 cm na porção ântero-posterior. A placa é composta por 22 dentes articulados, distribuídos em oito fileiras longitudinais. A superfície oral é abaulada, e a base da placa apresenta superfície côncava. Os dentes apresentam aspecto pavimentoso, superfície da coroa com contorno hexagonal e camada de esmalte com aspecto rugoso. Na porção central da placa, a coroa apresenta três vezes a altura da raiz, chegando a uma vez e meia na borda lateral. Aparentemente, as suturas que unem os dentes não apresentam aspecto "plissado" ou serrilhado [Santos, R.S. & Gomes, U.L. 1987. X CONGR. BRAS. PALEONT., 1:37-53], parecendo estar unidos por suturas lisas. A raiz de todos os dentes é do tipo polyaulacorhize, sendo fixadas ao tecido cartilaginoso por uma série de lâminas separadas por sulcos, em geral profundos (que atingem aproximadamente a metade da raiz), mas por vezes vestigiais, muito rasos. As raízes dos dentes apresentam três ou quatro lâminas radiculares. O exemplar aqui descrito, com sutura lisa entre os dentes, representa a porção posterior de uma placa dentária de *A. sericeus*.

A PALEOICTIOFAUNA DA BACIA DE LIMA CAMPOS (CRETÁCEO INFERIOR), CENTRO-LESTE DO ESTADO DO CEARÁ

FELIPE LIMA PINHEIRO
Depto. Geologia, UFC, Campus do Pici, CE, fl_pinheiro@yahoo.com.br
ANA EMILIA QUEZADO DE FIGUEIREDO* & DANIEL COSTA FORTIER*
Depto. Paleontologia e Estratigrafia, IG/UFRGS, RS, aquezado@yahoo.com.br, danielcfortier@yahoo.com.br

A Bacia de Lima Campos, localizada no centro-leste do Estado do Ceará, é componente do conjunto de bacias interiores do Nordeste do Brasil que tiveram sua gênese ligada aos processos de rifting entre as placas Sul-Americana e Africana. Tais processos ocorreram durante o final do período Jurássico e início do Cretáceo, dando origem ao Oceano Atlântico Sul. Os sedimentos que a compõe são provavelmente de idade Neocomiana (Cretáceo Inferior), depositados em leques aluviais, sistemas fluviais entrelaçados e lacustres. Tal bacia pode ser considerada pouco conhecida paleontologicamente, já que, apesar do visível potencial fossilífero, poucos táxons foram formalmente relatados e descritos. O presente trabalho tem como objetivo reportar os novos e importantes achados relativos à paleoictiofauna da Bacia de Lima Campos. Além das já conhecidas e abundantes escamas ganóides, tipo *Lepidotes*, as novas descobertas incluem os primeiros registros conhecidos de celacantídeos para esta bacia, diagnosticados, entre outros elementos ósseos, por um ramo mandibular direito fragmentado, e três dentes de

tubarões hibodontídeos, identificados como pertencentes ao gênero *Planohybodus*, sendo este o primeiro registro deste gênero para o Brasil. Tais materiais encontravam-se inseridos em um arenito fino avermelhado, e estavam relacionados a restos de tetrápodes, principalmente crocódilomorfos, diagnosticados a partir de um osteoderma completo. Os achados aqui reportados demonstram o potencial paleontológico desta bacia e indicam a necessidade de realização de mais coletas e pesquisas na região. [*Bolsista CNPq]

AS DISCORDÂNCIAS SOBRE O PADRÃO DO TARSO EM MESOSAURIDAE (AMNIOTA, PROGANOSAURIA)

FERNANDO ANTONIO SEDOR & ANDRE M. FONTANELLI

Museu de Ciências Naturais, SCB/UFPR, PR. seedor@ufpr.br, andre_m.fontanelli@hotmail.com

Muitas têm sido as discordâncias entre autores em relação ao número de ossos tarsais de Mesosauridae. Cope [1886. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 23:7-15] e Baur [1887. *J. Morphology* 1:93-104] descreveram para *Stereosternum* dois tarsais proximais e cinco distais. Cope interpretou o calcâneo (*intermedium-centralo-fibulare*) como astrágalo (*tibiale*) e vice-versa. Para Broom [1904. *Trans. S. Afr. Phil. Soc.* 25:103-112] e McGregor [1908. *Com. Minas Carvão de Pedra do Brasil*, p.301-336] o *intermedium* e o *tibiale* formam o astrágalo em *Mesosaurus*. Broom [1913. *An. S. Afr. Mus.* 358-360] relata dois ossos proximais para *Mesosaurus*. Romer [1956. *Osteology of Reptiles*. Chicago Press, 772 p.] refere-se à ausência de centralias em *Mesosaurus*. Para Araújo [1976. *An. Acad. Bras. Ciênc.* 48:91-116] *Mesosaurus* e *Stereosternum* apresentam três tarsais proximais. Borgomanero & Leonardi [1979. II SIMP. REG. GEOL., *Atas*, 1:175-179] relataram uma *centralia* entre a borda distal do astrágalo e os distais I, II e III. Rösler & Tatizana [1985. *Col. Trab. Paleont. DNPM*, S. Geol. 27(2):129-131] relataram dois tarsais proximais e cinco distais para *Stereosternum*. Modesto [1999. *Paleont. Afr.* 35:7-19] relata um *centralia* em um dos pés de um espécime de *Stereosternum*, sugerindo a fusão astrágalo-*centralia*. Rossmann [2000. *Senckenb. Iethaea* 80:13-28] descreve um *centralia* em *Stereosternum* e *Brazilosaurus*. Consultaram-se 10 espécimes do Museu de Ciências Naturais – UFPR, Curitiba, PR, sendo cinco *Brazilosaurus* (MCN.P.548, 568, 578, 588, 1086), três *Stereosternum* (MCN.P.290, 419 e 1087), dois *Mesosaurus* (MCN.P.365 e 497). Os espécimes 290, 419, 578, 588 e 1086 possuem dois tarsais proximais, cinco distais e um *centralia* situado entre a borda distal do astrágalo e os distais I, II e III. O espécime 1086 apresenta um segundo *centralia* na borda medial do astrágalo, entre o calcâneo e o distal IV (borda do entalhe para a artéria perfurante) e ambos os *centralias* estão quase fusionados ao astrágalo. Nos espécimes 290, 578 e 588 o *centralia* e o astrágalo estão individualizados. A fusão *centralia*-astrágalo aumenta o comprimento do astrágalo (e.g. 1086), diminuindo o comprimento tibial/astragalar, que é menor em indivíduos maiores. Relata-se também a presença de um segundo *centralia* no tarso de Mesosauridae, como ocorre nos Protorothyrididae [Carroll, R.L. 1982. *Ann. Ver. Ecol. Syst.* 13:87-109]. Alguns espécimes apresentam assimetrias e/ou variações individuais (extranumerários?), onde o *centralia* permanece individualizado.

NOVOS DADOS REFERENTES À OSTEOLOGIA DO CRÂNIO DE *STEREOSTERNUM TUMIDUM*, UM AMNIOTA PRIMITIVO DO PERMIANO DO BRASIL

FLÁVIO AUGUSTO PRETTO*, JUAN CARLOS CISNEROS & CESAR LEANDRO SCHULTZ

Laboratório de Paleontologia de Vertebrados, IG/UFRGS, RS, flavio_pretto@yahoo.com.br, cisneros.jc@gmail.com, cesar.schultz@ufrgs.br

Os mesossaurídeos são amniotas basais cuja estrutura corporal é adaptada ao hábito aquático. Seus fósseis são coletados abundantemente em sedimentos datados do Permiano, sendo encontrados nas formações Irati (Bacia do Paraná, América do Sul) e Whitehill (Bacia do Karoo, África). Os primeiros registros de mesossaurídeos datam de mais de um século, e mesmo na existência de uma grande quantidade de espécimes dos três táxons atualmente aceitos, o estudo de sua morfologia craniana se resume principalmente a exemplares de *Mesosaurus tenuidens*. A única descrição recente de *Stereosternum tumidum*, um dos táxons melhor representados no Brasil, data de 1999, sendo evidenciado o desconhecimento de detalhes da anatomia craniana do táxon. Estudos realizados com material proveniente da Formação Irati depositado na coleção de Paleovertebrados da UFRGS permitiram o reconhecimento de estruturas ainda não descritas para crânio de *Stereosternum*, além do levantamento de características inéditas e da confirmação de hipóteses previamente levantadas para a osteologia craniana. Dentre os principais dados apontados, podem ser citados: 1) a confirmação de um elemento extremamente delgado contribuindo para a órbita ocular, possivelmente o esfenotimóide; 2) a presença no parietal de um encaixe para o processo posterolateral do frontal, até então desconhecido em *Stereosternum*; 3) um crescente aumento e inclinação dos dentes, à medida que estes se aproximam da extremidade distal do rostró; 4) a descoberta do parabasiéfenóide, mais largo que o de *Mesosaurus*; e

little overlap in mean stress values. Six extinct equids (perissodactyls) of varying degrees of hypsodonty were subjected to FE-analysis and all were attributed to the hindgut fermentation group. This study suggests increased mandibular robustness evolved in hindgut fermenters to compensate for extensive oral processing of cellulose-rich vegetation. Digestive physiology is not only an integral feature of the organism's biology, but also has implications for paleoecology. Therefore, future studies examining the relative predominance of ungulate species of different digestive physiology may reflect aspects of the abundance and quality of available vegetation and climatic conditions.

Technical Session XI, Friday 12:00

A SYNERGISTIC TIME FRAME FOR EVOLUTION OF GLIRES
FLYNN, Lawrence, Peabody Museum Harvard Univ., Cambridge, MA, USA

Whereas an individual estimate on the date of origin of a taxon is fraught with a host of uncertainties, an estimate based on multiple lines of evidence is more secure. Paleontological uncertainties involve dating, correct attribution of a fossil, and completeness of the fossil record. Incompleteness means that fossil dates will always underestimate actual originations. A high quality fossil record and an accurate phylogeny tend to minimize uncertainty and make observed first occurrences relevant for estimating originations. Also more secure is an estimate made in concert with originations of close relatives. For a well resolved lineage all internal dates must be consistent, and ages of outgroups may indicate probable maxima for splitting events. Outgroups that antedate ingroups suggest that the ingroups had not evolved yet. For a large set of taxa, and given well resolved relationships (cladistic relationships with a high degree of support), age estimates constrain each other. More derived nodes along a single branch have to be younger than more basal nodes. New discoveries could force greater age estimates for lower nodes. A high degree of support for a phylogenetic tree may be achieved by mapping molecular relationships of living taxa onto the same tree. The molecular data constrain and determine branch relationships, and fossil occurrences supply a temporal scale for the tree. Glires relationships, especially Rodentia, illustrate this process. Internal agreement of fossil dates on nodes is promising. Lagomorpha and Rodentia likely split during the early Paleocene, and extant rodent groups originated near the Paleocene-Eocene boundary or later. Within the first five million years of the Eocene, all major rodent groups had diverged: hystricognaths, squirrels plus dormice, beavers plus geomysoids, dipodoids and muroids. Extant muroids diversified in the last 30 million years.

Poster Session I, (Wednesday)

EVOLUTION OF THE PALEOGENE SALAMANDRIDS OF EUROPE
FOLIE, Annelise, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels, Belgium; SMITH, Thierry, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels, Belgium; SIGÉ, Bernard, Université Claude Bernard ? Lyon 1, Villeurbanne Cedex, France; SMITH, Richard, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels, Belgium

The salamandrids of the European Paleogene are generally thought to belong to the classical genera *Salamandra*, *Triturus* and *Chelotriton*. For this reason, the precise systematics and evolution of Paleogene European salamandrids are often ignored. We describe two abundant new species from the early Paleocene locality of Hainin (Belgium) that show vertebrae with a high neural spine, an ornamented dermal plate, and antero-posteriorly continuous zygapophyseal crests. These features are characteristic of the genera *Notophalmus*, *Taricha* and *Koishiella*. The short and thick transversal processes and the ornamentation of the dermal plates with pits and ridges allow us to refer these two new northwestern European species to the extant North American genus *Notophalmus*. The two species are distinguished by the size and shape of the ornamented dermal plates. A third salamandrid from Hainin, differing from all known genera and possibly representing a new genus, presents a more common morphology closest to the genus *Salamandra*. Vertebrae with a dermal plate and antero-posteriorly continuous zygapophyseal crests also occur among the salamandrids of the earliest Eocene locality of Dormaal, Belgium and of the early Oligocene locality of Boutersem, Belgium. This particular morphology thus persists during at least 30 million years and permits to recognize a typical endemic lineage in the European Paleogene faunas that lately disappeared from Europe today.

The Scientific Legacy of Mary Anning — Recent Advances in Marine Reptile Paleobiology and Evolution, Wednesday 11:30

VERTEBRAL PROPORTIONS IN PLESIOSAURS
FORREST, Richard, University of Leicester, Notts, United Kingdom

Plesiosaurs are remarkable for the extreme elongation of the neck, a trend which progressed independently in several lineages. Vertebral size, proportion and morphology vary within individuals along the vertebral column, ontogenetically and intraspecifically. Proportions of vertebral centra, most commonly vertebral length index (VLI) have been widely used as taxonomic characters in plesiosaur systematics, but have not always applied consistently, reflecting the considerable difficulties in coding a system to account for such variation.

This study sets out to derive mathematical descriptions of the characteristics of vertebral sequences. A dataset has been compiled from measurements by the author, unpublished measurements by others and from the literature. Two principal methods of analysis are presented.

A plot of VLI against the position on the vertebral column shows a relationship between the incremental rate of VLI change in the posterior portion of the cervical series and vertebral morphology, in particular the location of zygapophyses. As this represents different biomechanical solutions to structural problems it is considered to be of taxonomic significance. This analysis also gives evidence for the mobility of pectoral vertebrae. The application of this method is limited by the relative scarcity of more or less complete vertebral columns, and by a lack of clear information on the correct vertebral sequence in many specimens.

A second method was developed to overcome some of these problems. Bivariate plots of principal dimensions in various combinations can be used with less complete datasets and give mathematical descriptions of the pattern of variation as a set of variables. Analysis shows Cryptoclidids falling into a consistent pattern, unlike elasmosaurs in which there is no clear overall trend. The Cryptoclidid curve for specimens of the genus *Muraenosaurus* of different ontogenetic age supports the hypothesis of heterochrony as an important mechanism in their evolution. The inconsistency of the Elasmosaur data may indicate either that this is a paraphyletic grouping, or that different processes are involved in their evolution.

Poster Session I, (Wednesday)

THE OLDEST RECORD OF CAIMAN YACARE
FORTNER, Daniel, UFRGS, Porto Alegre, Brazil; BROCHU, Christopher, University of Iowa, Iowa City, IA, USA; SOUZA FILHO, Jonas, UFAC, Rio Branco, Brazil

Caimans represent an endemic Neotropical crocodylian radiation with a controversial number of living species and a poorly understood fossil record extending back to the Late Paleocene. The record for caimans referable to living species, or closer to one living species than to another, is especially sparse. A partial skull from the Late Miocene Solimões Formation (Acre, Brazil) at the Niterói locality (Lower Acre River), near Rio Branco municipality, differs from the living black caiman (*Melanosuchus*) and broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*) by the presence of a concavoconvex frontoparietal suture. The lateral quadrate hemicondyle is more expanded than in spectacled caimans (*C. crocodilus*) but resembles that of its closest living relative, the yacare caiman (*C. yacare*). The fossil also resembles *C. yacare* in having comparatively small supratemporal fenestrae, laterally expanded postorbitals, and elongate posterolateral processes of the squamosal adjacent to the paroccipital processes. Phylogenetic analysis places the fossil closer to *C. yacare*, and it might even be referable to the modern species as its oldest fossil record, placing a minimum bound on its divergence from *C. crocodilus* between 9 and 6.8 m.y.a.

Poster Session IV, (Saturday)

NEW CAPITOSAUR TAXA (AMPHIBIA:TEMNOSPONDYLII) FROM THE MIDDLE TRIASSIC (EARLY-MIDDLE ANISIAN) OF IBERIAN PENINSULA
FORTUNY, Josep, Institut Català de Paleontologia, Cerdanyola del Valles - Campus de la UAB, Spain; GALIBART, Àngel, Institut Català de Paleontologia, Cerdanyola del Valles - Campus de la UAB, Spain; DE SANTISTEBAN, Carles, Universitat de València, Burjassot (Valencia), Spain

During the Triassic period the capitosaurians were one of the most large and diverse groups of temnospondyls, with a wide distribution all over the world. In the Iberian Peninsula, capitosaurians are known from the Triassic – Jurassic boundary of Portugal and from the Middle Triassic non-marine site of Catalonia (Northeastern of Spain). From this latter site, called La Mora, hundreds of bones (cranial and postcranial) have been recovered and mainly referred to as being capitosaur amphibians although it's possible to recognize some reptilian fauna. The Triassic outcrop of La Mora site belongs to the Montseny-Llobregat geological domain, being a paleogeographic unit identified as one of the most eastern subbasins of the Iberian plate. The Buntsandstein facies of the subbasin is composed mainly by sandstones, mudstones and red clays, although both conglomerates and breccia have been locally described. The published papers regarding the magnetostratigraphy and biostratigraphy refer to this area as an early Middle Triassic (early – middle Anisian). Initially, the capitosaur remains were assigned to the waste-basket genus *Parotosuchus* and later suggested to be a stenotosaurid and *Eryosuchus* by different authors. Here we assign the capitosaur remains to a new taxa based on the cranial remains originally described, a complete hemimandible and a new undescribed cranial material. A new reconstruction of the skull, using computed tomography, allow us to describe a complete skull characterized especially by a semi-closed otic notch, tabular horns posterolaterally directed, frontal contacting to the orbits, paired anterior palatal vacuities and a well developed PGA. A preliminary cladistic analysis refers the new taxa to the higher capitosaurids being more advanced than basal forms as *Parotosuchus* or *Odenwaldia* and more related to forms as *Eryosuchus* and *Xerotosuchus ajricanus* than to cyclotosaurids and paracyclotosaurids.

8: 2:00 PM, Booth 18
Presenter: Fortier, Daniel

Redescription and Phylogenetic Systematics of *Meridiosaurus vallisparadisi*, a Pholidosaurid From The Late Jurassic-Early Cretaceous of Uruguay

Fortier, Daniel, Paleontologia e Estratigrafia, UFRGS, Rua Onofre Pires 53/202 – Azenha, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, 90650-040, Brazil, daniel.fortier@ufrgs.br; Perea, Daniel, Departamento de Evolución de Cuencas, Facultad de Ciencias, Iguá 4225, Montevideo, Uruguay, 11400; Schultz, Cesar, Paleontologia e Estratigrafia, UFRGS, Avenida Bento Gonçalves 9700 Agronomia, Porto Alegre, RS, Brazil, Cx.P. 15001

Based on a fragmented rostral portion found in late 70's, *Meridiosaurus vallisparadisi* was tentatively described as a pholidosaurid, a group of long-snouted neosuchians with aquatic and fish-eating adaptations. It was found in the fluvial fine- to medium-grained sandstone facies of the Tacuarembó Formation (Kimmeridgian-Hauterivian), NE Uruguay. In order to access the phylogenetic relationships of this taxon, we tried to perform a cladistic analysis. However, that could not be possible, since a number of misunderstandings and new features were found in the holotype. The anatomical redescription resulted in a great quantity of new characters; the most important are the following ones: external nares dorsally separated by the premaxillary bar; absence of a notch on the ventral edge of rostrum at premaxilla-maxilla contact; nasals do not meet premaxilla dorsally; sculpted region along alveolar margin on lateral surface of maxilla; sinusoidal premaxilla-maxilla suture in palatal view; nasal lateral edges oblique to each other, converging anteriorly; cheek teeth are not constricted at the base of crown; the lateral contour of the snout in dorsal view is sinusoidal; presence of evaginations in the maxillary alveolar edges at each alveoli; 5th premaxillary tooth positioned laterally to the maxillary toothrow; incisive foramen situated far from the premaxillary toothrow. A cladistic analysis was performed using TNT and the dataset of Turner & Buckley [2008, JVP 28(2):232-408], using a total of 290 characters and 76 taxa. 1000 replications were performed, using heuristic search. The analysis resulted in new clade, formed by *Meridiosaurus* and *Sarcosuchus*+*Terminonaris*. The tree taxa share three synapomorphies, related to the premaxilla shape and position. *Meridiosaurus* has three autapomorphies, related to maxilla and snout shape. *Meridiosaurus* is the most complete record of a pholidosaurid from South America. The other record is from Brazil, a few fragments of *Sarcosuchus* from Recôncavo Basin (Early Cretaceous).

8: 2:00 PM Booth 19
 Presenter: Fortier, Daniel

A New Specimen of *Caiman breviostris* from the Late Miocene of Amazonas, Brazil

Fortier, Daniel, Paleontologia e Estratigrafia, UFRGS, Rua Onofre Pires 53/202 – Azenha, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, 90650-040, Brazil, daniel.fortier@ufrgs.br; Schultz, Cesar, Paleontologia e Estratigrafia, UFRGS, Av. Bento Gonçalves 9500 Agronomia, Porto Alegre, RS, Brazil, Cx.P. 15001; De Souza-Filho, Jonas, Ciências Naturais, UFAC, BR 364Km 04, Rio Branco, Acre, Brazil, 69915-900

A new specimen of a juvenile alligatorid was collected in 2003 during a field trip in the Talismã site (Purus River), located in the state of Amazonas, near Acre State. A virtually complete skeleton was collected. The postcranium is articulated, but the skull was completely fragmented during digging out. The remains were assigned to *Caiman breviostris* by Maciente & Souza-Filho (2007, XX Cong. Bras. Pal., p. 246). This is the first record of a complete crocodylian from the Neogene of south-west Amazon. The postcranium has not been prepared yet. The skull and mandibles are fragmented in more than twenty pieces. Even so, it was possible to identify many bone elements. Although it is very fragmented, the fossil could be assigned to *Caiman breviostris*, mainly by having a short skull (characteristic for the species) and a nasopremaxillary suture well known for this taxon. Two phylogenetic analysis were performed to test the relationships of this taxon among other caimans, the first using the data from the holotype and the second one using the new osteological data collected from the new specimen. Both analyses used 75 taxa and 166 characters, mainly from Brochu [2004, JVP 24(4):857-873]. A heuristic search strategy was used through TNT software. The first analysis resulted in a lack of resolution in the Caimaninae clade, collapsing it. In the second analysis, using data from the new specimen, nine most parsimonious trees were recovered, each one with 494 steps (CI=0.42, RI=0.84). As a main result, all the caimans has been placed together forming a clade, but the position of *Caiman breviostris* inside the clade is not well defined. The next step of the project is to prepare the postcranium in order refine the phylogenetic relationship of the species among caimans, and discuss the ontogenetic stage of the specimen.



Cretaceous dinosaurs liked spas: affinities of neosauropod nesting sites with hydrothermal paleoenvironments

L.E. FIORELLI¹, G. GRELLET-TINNER^{2,3}, P.H. ALASINO¹ and E. ARGANARAZ⁴

Although several Late Cretaceous dinosaurs nesting sites have been discovered world-wide, the biological and paleoenvironmental triggers behind the selection of these nesting localities, have not yet been adequately investigated. Thus the factors that influenced the choice of selected colonial nesting sites by –i.e.– neosauropod still remained enigmatic. Here we report for first time the stunning Sanagasta colonial nesting site in a Cretaceous hydrothermal setting where a group of neosauropod dinosaurs came repetitively to ovideposit and specifically utilized the soil thermoradiance to incubate their eggs at La Rioja Province, Argentina. The discovery of this new colonial nesting locality demonstrates nest fidelity over a long time and a symbiotic relationship between egg clutches and a peculiar hydrothermal environment that favored their incubation. Geochemical analyses, regional tectonisms, and field observations support a Cretaceous dating and synchronicity between the hydrothermal and nesting activities. This paleobehavior still expressed in a few species of modern dinosaurs, namely the Polynesian megapode that buries its eggs in burrows at volcanically heated nesting sites. The Sanagasta discovery also implies associated migrations for reproduction and demonstrates a high dependency between reproductive characters and behaviors with a particular Cretaceous geological setting. Therefore, the selection of specific nesting site is an important element in the paleobiology of these sauropods and perhaps could have played a key role in their progressive extinction due to rapid environmental changes by the end of the Cretaceous. Our study was possible with the financial support of Secretaría de Cultura (La Rioja), Gobierno de La Rioja and COFECYT.

¹Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica (CRILAR). Entre Ríos y Mendoza s/n. (5301), Anillaco, La Rioja, Argentina. lfiorelli@crilar-conicet.com.ar, palasino@crilar-conicet.com.ar

²Associate Researcher at the Field Museum, Chicago, USA. frumsen@gmail.com

³Associate Researcher at The Journey Museum, Rapid City, USA.

⁴Centro de Investigaciones Paleobiológicas (CIPAL), Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, U. N. Córdoba. Av. Vélez Sarsfield 299 (5000). Córdoba, Argentina. eloisa.arganaraz@gmail.com

Redescription and relationships of *Meridiosaurus vallisparadisi*, a Late Jurassic/Early Cretaceous pholidosaurid crocodyliform from Uruguay

D.C. FORTIER¹, D. PEREA² and C.L. SCHULTZ¹

Meridiosaurus vallisparadisi was originally described as a pholidosaurid, a group of long-snouted neosuchians with aquatic and fish-eating adaptations. It was found in the fluvial fine- to medium-grained sandstone facies of the Tacuarembó Formation (Kimmeridgian-Hauterivian), NE Uruguay. In order to test the phylogenetic relationships of this taxon, we performed an osteological redescription, resulting in a great quantity of new characters whose most important are: external nares dorsally separated by the premaxillary bar; absence of a notch on the ventral edge of rostrum at premaxilla-maxilla contact; nasals do not meet premaxilla dorsally; sculptured region along alveolar margin on lateral surface of maxilla; sinusoidal premaxilla-maxilla suture in palatal view; nasal lateral edges oblique to each other, converging anteriorly; cheek teeth not constricted at the base of the crown; the lateral contour of snout in dorsal view is sinusoidal; presence of evaginations in the maxillary alveolar edges at each alveoli; 5th premaxillary tooth positioned laterally to the maxillary tooththrow; incisive foramen situated far from the premaxillary tooththrow. A cladistic analysis was performed using TNT, using a total of 290 characters and 76 taxa. Pholidosauridae was recovered as monophyletic, and *Meridiosaurus* was positioned as the sister taxon of *Elosuchus*, joined together by maxillary characters. The relationships among members of Pholidosauridae are weakly supported, due to a high degree of missing data. Certainly, this problem requires further study, such as increasing taxon and character sampling.

¹Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Setor de Paleovertebrados, Av. Bento Gonçalves, 9500 - Bloco J, Prédio 43127, Campus do Vale, Agronomia - Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. CEP: 91509-900. daniel.fortier@ufrgs.br, cesar.schultz@ufrgs.br

²Facultad de Ciencias, Departamento de Evolución de Cuencas, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. perea@fcien.edu.uy



New specimen of "*Caiman brevirostris*" and its phylogenetic relationships

Daniel Costa Fortier* & Cesar Leandro Schultz

Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Setor de Paleovertebrados,
Av. Bento Gonçalves, 9500 - Bloco J, Prédio 43127, Campus do Vale,
Agronomia, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. 91509-900.
E-mail: daniel.fortier@ufrgs.br, cesar.schultz@ufrgs.br

Jonas Pereira de Souza-Filho

Universidade Federal do Acre, Departamento de Ciências da Natureza,
Curso de Ciências Biológicas, Laboratório de Pesquisas Paleontológicas

Herein is presented a new specimen of "*Caiman brevirostris*" from the Miocene Solimões Formation, Amazonas state, collected in 2003 during a field trip in the Talismã site (Purus River). A virtually complete skeleton was collected. The postcranium (not yet prepared) is articulated, but the skull was completely fragmented in more than twenty pieces during dug-out. Even so it was possible to identify many bone elements. Although it is very fragmented, the fossil could be assigned to "*Caiman brevirostris*", mainly by having a short skull, a nasopremaxillary suture and a long posterior premaxilla process. Two phylogenetic analysis were performed to test the relationships of "*Caiman brevirostris*" among other caimans, the first using information only from the holotype specimen and the second one including new osteological data recovered from the new specimen. Both analyses used 25 Alligatoroidea taxa and 103 characters, mainly from Brochu [2004, JVP 24(4):857-873]. A heuristic search strategy was used through TNT software. The first analysis resulted in a lack of resolution in the Caimaninae clade, collapsing it. In the second analysis, including data from the new specimen, a unique most parsimonious tree was recovered, with 181 steps (CI=0.68, RI=0.80). As a main result, all the caimans have been placed together forming a clade, and "*Caiman brevirostris*" has been placed as the sister taxon of (*Caiman lutescens*, *Caiman latirostris*, (*Melanosuchus niger*, *Melanosuchus fisheri*)). The next step of the project is to prepare the postcranium in order to refine the phylogenetic relationship of the species among caimans, and discuss the ontogenetic stage of the specimen. Also, putative "*Caiman brevirostris*" specimens from Venezuela will be studied. [*Bolsista de Doutorado CNPq].

**ANÁLISE MORFOMÉTRICA PRELIMINAR
DE NOVOS ESPÉCIMES DE *Mourasuchus nativus* (CROCODYLIA, CAIMANINAE)
DO MIOCENO SUPERIOR DO ESTADO DO ACRE**

GIOVANNE MENDES CIDADE & DOUGLAS RIFF*
Instituto de Biologia, UFU, MG, giovannecidade@hotmail.com, driff2@gmail.com
JONAS PEREIRA DE SOUZA FILHO
Laboratório de Pesquisas Paleontológicas, UFAC, AC, jpdSouzaFilho@hotmail.com

Entre 1987 e 2001, a equipe da Universidade Federal do Acre (UFAC) coletou dez crânios parciais e mandíbulas de crocodilianos Alligatoridae que foram identificadas como pertencentes à espécie *Mourasuchus nativus*, todos depositados na UFAC e provenientes de camadas da Formação Solimões (Mioceno Superior) aflorantes no sítio Niterói, localizado à margem direita do Rio Acre (10,137°S, 67,813°O). Esta espécie é caracterizada principalmente pela exclusiva hipertrofia dos ossos esqueléticos, que se projetam como “plataformas” e cujo maior eixo orienta-se transversalmente junto à borda posterior do teto craniano. Conhecido originalmente a partir de duas caixas cranianas provenientes da Formação Ituaingó (Mioceno Superior da Argentina) e descritas em 1985, este táxon foi reportado para Formação Solimões em 1990 a partir da descrição de um dos espécimes acreanos acima referidos. Nove destes crânios parciais, atualmente sob empréstimo à UFU, permitem distinguir diferentes estágios de desenvolvimento, incluindo cinco espécimes juvenis, um indivíduo “intermediário” e três adultos. A partir da comparação de tais estágios, percebe-se que o esquelético hipertrofiado apresenta-se mais delgado e plano nos juvenis, tornado-se mais volumoso e globoso nos adultos, bem como foi possível reconhecer diferentes taxas de crescimento para esta estrutura. Mensurando-se a largura latero-medial (L), a espessura antero-posterior (E) e a altura (A) dos esqueléticos na amostra analisada, têm-se que o crescimento de L e E desde os juvenis (aprox. 40 e 30mm, respectivamente) para com o espécime intermediário (66 e 45mm) dá-se mais rapidamente do que deste para os espécimes adultos (aprox. 75 e 50mm, respectivamente), enquanto o crescimento de A ocorre mais rapidamente desde o estágio intermediário (25mm) para o estágio adulto (cerca de 50 mm) do que desde o estágio juvenil (cerca de 20mm) para o estágio intermediário. O avanço de tal descrição contribuirá para uma melhor caracterização da anatomia e da ontogenia da espécie em questão, além de fornecer dados que poderão ser utilizados em uma análise filogenética das espécies de *Mourasuchus*. [*Apoio FAPEMIG/CNPq]

PRIMEIRO REGISTRO DE CAIMANINAE PARA O QUATERNÁRIO DO ESTADO DA BAHIA

DANIEL FORTIER*
Departamento de Geologia, IGC, UFMG, MG, fortier@ufmg.br
LUCIANO VILABOIM
Laboratório de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, PUC-MG, MG, palaiosvilaboim@hotmail.com
ANDRÉ VASCONCELOS
Spelayon Consultoria, MG, andrevasconcelos001@yahoo.com.br

O Quaternário do Brasil apresenta um registro muito escasso e fragmentário de Caimaninae, representados hoje pelos gêneros *Caiman*, *Melanosuchus* e *Paleosuchus*, quando comparado, por exemplo, com o Neógeno, que apresenta um excelente registro de espécies de *Caiman*, além de formas extintas do grupo, como *Mourasuchus* e *Purussaurus*. O registro de Caimaninae no Quaternário brasileiro restringe-se a fragmentos isolados de elementos cranianos e pós-cranianos tentativamente atribuídos a *Caiman*, provenientes dos estados do Ceará, Rio Grande do Norte, Minas Gerais, São Paulo, Rio Grande do Sul e Rondônia, além de um registro ainda a ser confirmado para o Mato Grosso. Apresentamos aqui o primeiro registro do grupo para o Quaternário da Bahia, proveniente de cavernas de idade Pleistoceno Superior/Holoceno, e depositado na coleção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da PUC-MG. Da

localidade Toca das Onças (município de Jacobina) foram coletadas seis vértebras, sendo cinco pré-sacrais e uma caudal, e da Toca dos Ossos (município de Ouralândia) foram coletados um fêmur esquerdo um fragmento distal de dentário, contendo doze alvéolos e sínfise preservada. Designamos os fósseis aqui apresentados como pertencentes a Caimaninae pela presença da seguinte característica mandibular: processo anterior do esplenial dorsal à fossa meckeliana. Quanto aos elementos pós-cranianos, não há características suficientes para diferenciar entre os grupos de crocodilianos, permitindo apenas uma parcimoniosa sugestão taxonômica baseada na distribuição biogeográfica conhecida para o grupo. Os elementos encontrados podem ser referidos a *Caiman* ou a *Paleosuchus*, gêneros presentes atualmente no Estado da Bahia e que apresentam uma anatomia pós-craniana e mandibular muito semelhante. O presente registro expande a distribuição geográfica de Caimaninae para o Quaternário do Brasil, além de aumentar a biodiversidade pleistocênica do Estado da Bahia. A próxima etapa do estudo é a determinação da espécie, ou pelo menos do gênero, para o material encontrado. [*Bolsista Doutorado-CNPq/PDEE-CAPES]

PRIMEIRO REGISTRO DE PODOCNEMIDIDAE (TESTUDINES: PLEURODIRA: PELOMEDUSOIDES) PARA A REGIÃO DE FLÓRIDA PAULISTA, FORMAÇÃO PRESIDENTE PRUDENTE, BACIA BAURU

MIGUEL RODRIGUES FURTADO*, GUSTAVO DUARTE VICTER**, LUCAS LOPES, RAFAEL CARVALHO DE TARANTO***, TIAGO MARTINS METELLO****, YURI MODESTO ALVES***** & LÍLIAN PAGLARELLI BERGQVIST*****

Laboratório de Macrofósseis, Departamento de Geologia/UFRJ, RJ, migueltupa@gmail.com, gvictor@gmail.com, luizcflopes@uol.com.br, carvalho-rafa@hotmail.com, tiagometello@gmail.com, alves_modesto@yahoo.com.br, bergqvist@geologia.ufrj.br

O sítio fossilífero de Flórida Paulista, neocampaniano-eomaastrichtiano da Formação Presidente Prudente, Bacia Bauru, localizado no município de Flórida Paulista, sudoeste do Estado de São Paulo, tem provido muitos fósseis de Testudines, principalmente carapaças e plastrões isolados e alguns ossos. Até o presente momento, no entanto, nenhuma comunicação formal foi feita sobre esse material. Este resumo trata da descrição do melhor espécime recuperado no local - um plastrão com o terço anterior completo, o medial incompleto e o posterior ausente (UFRJ-DG 404 R). Os epiplastrões apresentam na borda anterior de sua sutura uma convexidade na região da placa intergular. O entoplastrão possui formato de losango aproximadamente equilátero em vista visceral, estreito em comparação ao padrão de *Roxochelys wanderleyi* e *Roxochelys vilavilensis* e com uma ornamentação em forma de tridente, feição presente em *Bauruemys elegans* e *Peltocephalus dumerilianus*. Em vista visceral a sutura epiplastrão-hioplástrão possui forma senoidal como em *B. elegans*. O hioplástrão direito encontra-se completo, incluindo o processo axilar, que apresenta uma inclinação de 45° em relação à sutura medial, assim como em *B. elegans*. O hioplástrão esquerdo encontra-se parcialmente preservado na sua porção mediocranial. O mesoplastrão é aproximadamente circular, reduzido e lateralmente posicionado, como ocorre na maioria dos Pelomedusoides. O hipoplastrão compreende uma placa horizontal com um processo vertical lateral e contribui com a metade posterior da região da ponte e com o lobo posterior do plastrão e encontra-se fraturado na altura do processo inguinal; este emerge gradualmente da superfície do hipoplastrão tal como em *B. elegans*. Ambos os xifiplastrões estão ausentes. O formato de losango equilátero do entoplastrão é diferente do de *B. elegans*, que possui comprimento craniocaudal maior que o transversal. A inclinação da borda cranial do hioplástrão é mais suave no espécime aqui descrito do que em *B. elegans*. A convexidade da placa intergular do fóssil de Flórida Paulista não é observada em *B. elegans*. Com base nos caracteres observados, atribui-se este material como cf. *Bauruemys*. [*Programa de Pós-graduação em Geologia/UFRJ e Bolsista Mestrado CNPq; **Bolsista IC FAPERJ; ***Programa de Pós-graduação em Geologia/UFRJ; ****Bolsista PIBIC/UFRJ; *****Programa de Pós-graduação em Geologia/UFRJ e Bolsista Mestrado CAPES; *****Bolsista Produtividade CNPq]

**A PALEOHISTOLOGIA COMO SUPORTE À OCORRÊNCIA DE *GLYPTOTHERIUM*
(CINGULATA, MAMMALIA) NO NORDESTE BRASILEIRO**

PAULO VICTOR LUIZ GOMES DA COSTA PEREIRA, GUSTAVO DUARTE VICTER* & LÍLIAN
PAGLARELLI BERGQVIST**

Laboratório de Macrofósseis, Departamento de Geologia, UFRJ, RJ, paulovictor29@yahoo.com.br;
gvictor@gmail.com; bergqvist@geologia.ufrj.br

KLEBERSON DE OLIVEIRA PORPINO***
Laboratório de Sistemática e Ecologia Animal, Departamento de Ciências Biológicas, UERN, RN,
kleporpino@yahoo.com.br

Com exceção de *Panochthini* e *Hoplophorus*, os demais achados de gliptodontes da região intertropical brasileira eram designados como *Glyptodon*. Recentemente, Oliveira e colaboradores após revisarem este material e encontrarem diversas feições macroscópicas distintas, transferiram-nos para o gênero *Glyptotherium* [Oliveira, E.V. et al. 2010. VII SIMP. BRAS. PALEONT. VERT., Resumos, p.100]. O objetivo deste trabalho é descrever o padrão histológico dos osteodermos e testar também microestruturalmente, se a forma intertropical brasileira, *Glyptotherium* sp., é distinta de *Glyptodon*. Os osteodermos de *Glyptotherium* sp. foram coletados em depósitos de caverna na localidade de Lajedo da Escada, município de Baraúna, Rio Grande do Norte. Para a análise da microestrutura óssea, os osteodermos foram impregnados em resina, cortados e desbastados até alcançar uma espessura adequada para observação em microscópio petrográfico. Os cortes foram comparados com descrições prévias de *Glyptodon reticulatus* e *Glyptotherium floridanum* [Hill, R.V. 2006. J. Morphol. 267 (12): 1441-1460]. A microestrutura dos osteodermos de *Glyptotherium* sp. revelou uma estrutura do tipo *diploe*, com uma camada de osso esponjoso separando duas camadas de osso compacto. Na camada superficial de osso compacto observam-se feixes delgados de fibras de colágeno, correndo paralelamente à superfície. A zona mediana, formada por osso esponjoso, é composta por finas trabéculas delimitando grandes áreas de absorção de formato arredondado. A camada profunda de osso compacto é menos espessa que a superficial, com alguns ósteons primários e secundários. A microestrutura dos osteodermos analisados se assemelha mais a de *Glyptotherium floridanum* pela presença de camadas de osso compacto mais espessas que em *Glyptodon reticulatus*, além de possuírem feixes de fibras mais grossos que nesta espécie. A maior afinidade histológica desses espécimes do nordeste brasileiro com *Glyptotherium floridanum* da América do Norte corrobora a proposta de Oliveira et al. (2010). [*Bolsista FAPERJ; ** Bolsista Produtividade CNPq; ***Apoio FAPERJ]

**MAIS ANTIGO REGISTRO DE CAIMANINAE (CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE)
PARA O PALEÓGENO DO BRASIL**

ANDRÉ EDUARDO PIACENTINI PINHEIRO*

Laboratório de Macrofósseis, Departamento de Geologia, UFRJ, RJ, paleolones@yahoo.com.br

DANIEL COSTA FORTIER

Departamento de Geologia, IGC, UFMG, MG, fortier@ufmg.br

DIEGO POL

Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew, Argentina, dpol@mef.org.ar

LÍLIAN PAGLARELLI BERGQVIST

Laboratório de Macrofósseis, Departamento de Geologia, UFRJ, RJ, bergqvist@geologia.ufrj.br

O Brasil apresenta um rico registro fóssilífero de Caimaninae, principalmente durante o Mioceno, (e.g. *Purussaurus*, *Mourasuchus* e espécies extintas de *Caiman*), e durante o Quaternário (com muitos registros para *Caiman*). Apresenta-se neste o mais antigo Caimaninae para o Brasil, proveniente de rochas do Paleoceno da Bacia de Itaboraí (RJ), aqui informalmente denominado "Forma *Eocaiman*-Itaboraí". O material, depositado no Museu de Ciências da Terra do DNPM-RJ (MCT 1750 – 51R), é constituído por três dentários esquerdos incompletos, com alguns dentes lanceolados de pequenas proporções preservados. Apesar do reduzido tamanho, as características dentárias sugerem um estágio ontogenético sub-adulto a adulto. A

anatomia comparada revela um estreito relacionamento entre este e o gênero *Eocaiman* (Paleoceno-Mioceno da América do Sul), por compartilhar uma sínfise alongada e um dentário mais alto posteriormente quando comparado à porção anterior. A "Forma *Eocaiman-Itaboraí*" diverge de *E. cavemensis* (Eoceno da Argentina), por apresentar um dentário mais largo, e de *E. palaeocenicus* (Paleoceno da Argentina), por apresentar um dentário menos robusto e mais baixo. Entre as autapomorfias da nova espécie, destaca-se a seqüência dentária semelhante ao padrão basal de Alligatoridae, porém proporcionalmente mais curta na região da sínfise, e com leve protrusão dos dentes mais anteriores. A filogenia é proposta pela análise cladística de máxima parcimônia, busca *branch-and-bound* de 124 caracteres e 28 táxons (3 do grupo-externo: *Leidyosuchus*, *Diplocynodon* e *Brachychampsia*), e grupo-interno constituído por 9 aligatóríneos e 16 caimaníneos, conduzida no *software* TNT v. 1.1. Como resultado, apenas uma árvore foi encontrada (passos=185, IC=0.82 e IR=0.94) com as duas espécies de *Eocaiman* e a "Forma *Eocaiman-Itaboraí*" formando um grupo monofilético (tritômico), grupo irmão do agrupamento coronal de Caimaninae (mantida a monofilia de Jacarea). A "Forma *Eocaiman-Itaboraí*", além de representar o mais antigo Caimaninae do Brasil, é um dos mais antigos para o grupo, com grande importância para o entendimento do grupo no tocante à sua origem e distribuição durante o Paleógeno na América do Sul. [*Bolsista CAPES]

SEQUÊNCIA DE OSSIFICAÇÃO DO CRÂNIO EM EMBRIÕES DE *Caiman yacare* (DAUDIN, 1802) (CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE)

ANDRÉ LUIZ QUAGLIATTO SANTOS

Faculdade de Medicina Veterinária, UFU, MG, quagliatto@famev.ufu.br

FABIANO CAMPOS LIMA

Departamento de Morfologia, UFG, GO, fabiano121@hotmail.com

LUCÉLIA GONÇALVES VIEIRA

Departamento de Ciências Fisiológicas, UnB, DF, luceliabio@yahoo.com.br

LORENA TANNUS MENEZES AMADO

Faculdade de Medicina Veterinária, UFU, MG, lorena_tannus@hotmail.com

MARCOS EDUARDO COUTINHO

Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade, ICMBio, SP, lapas_uvu@yahoo.com.br

O crânio representa uma estrutura única e complexa dos vertebrados, sendo assim o foco principal de estudos morfológicos e sistemáticos. Embora os crocodilianos constituam um importante grupo representante dos Archosauria, nossos conhecimentos acerca de seu desenvolvimento ainda são escassos. Aqui fornecemos uma seqüência de ossificação detalhada dos ossos do crânio de *Caiman yacare*, objetivando contribuir com informações de foco anatómico. Coletaram-se embriões em intervalos regulares durante todo o período de incubação, sendo estes posteriormente submetidos ao protocolo de diafanização e coloração de ossos com vermelho de alizarina. O padrão de ossificação em *C. yacare* segue parâmetros gerais em répteis e outros tetrápodes. Os primeiros centros de ossificação correspondem a ossos dérmicos envolvidos com funções primárias como a alimentação e respiração, percebidos aos 33 dias de incubação, sendo eles a maxila, dentário, esplênico, angular, pterigóide, ectopterigóide e jugal, incluindo ainda os dentes, estes aos 39 dias. Os ossos da porção dorsal do crânio se ossificam posteriormente, aos 39 dias, evidenciando uma fontanela cranial que permanece até o momento da eclosão. Os ossos parietal, frontal e opistótico possuem mais de um centro de ossificação, que se fundem durante a ontogenia. Não observamos o centro de ossificação do parasfenóide, apenas um centro de ossificação único para o basisfenóide, aos 33 dias. A porção caudal do crânio é formada por centros de substituição do condrocrânio. Ossificam-se em estágios posteriores, aos 39 dias, e não se formam completamente até a eclosão, mas a morfologia do crânio dos indivíduos jovens é similar àquela dos adultos.



SOCIEDADE BRASILEIRA DE
HERPETOLOGIA

IX CONGRESSO
LATINOAMERICANO DE
HERPETOLOGIA

IX Congresso Latinoamericano de Herpetologia

Seguem abaixo os dados do Resumo:

Título do Resumo: Em terra de jacarés, quem tem crocodilo é rei: a presença do gênero *Crocodylus* no Brasil

Grupo Taxonômico: Répteis - Crocodylianos

Área de Estudo: Paleontologia / Arqueologia

Financiador(es) do Projeto: CNPq/CAPES/UFRGS

Formato do Trabalho: Apresentação Oral

Palavras-chave: Paleontologia, Fósseis, Crocodylia, Crocodylidae, *Crocodylus*

Autor(es): Fortier ¹, Daniel; Rodrigues do Nascimento ², Ednair; Holanda ³, Elizete;

1) UFRGS / UFMG, daniel@fortier.com.br

2) Faculdades Integradas Aparício Carvalho, ednair.nascimento@gmail.com

3) Universidade Federal de Roraima, elizete.holanda@gmail.com

O registro fóssil de crocodylianos no Brasil é esparso, com poucos registros nos períodos Paleógeno e Quaternário. Já no Neógeno, o registro é abundante, com pelo menos doze espécies conhecidas entre Alligatoridae, Crocodylidae e Gavialidae. O registro fóssil de crocodilos verdadeiros (gênero *Crocodylus*) é nulo em toda a América do Sul. Brasil e Colômbia apresentam a maior diversidade moderna, cada um com 6 espécies, cerca de 1/4 da diversidade atual. Colômbia apresenta duas espécies de crocodilos e 4 de jacarés, já o Brasil possui todas as espécies de jacarés e nenhum crocodilo. Apresentamos uma nova espécie de *Crocodylus*, a primeira do Brasil, de apenas 40 mil anos (Pleistoceno final), proveniente da Formação Rio Madeira, coletada no leito do Rio Madeira próximo à fronteira de Rondônia com a Bolívia. Representa o primeiro registro fóssil do gênero para a América do Sul e única espécie de Crocodylidae fóssil do Quaternário das Américas. O material é constituído por um crânio de 60 cm, baixo e alongado. Apresenta características típicas de crocodilos: quinto dente maxilar desenvolvido, entalhe para o quarto dente do dentário e quadrados com expansão do hemicôndilo medial. A espécie é morfologicamente semelhante ao crocodilo-do-orinoco (*C. intermedius*), mas apresenta características distintivas em relação a esta espécie. Propomos a criação de uma nova espécie. Entretanto, não é descartada a possibilidade de a nova espécie representar na verdade uma população extinta de *C. intermedius* morfologicamente distinta das populações modernas. Uma análise filogenética morfológica foi realizada, utilizando 166 caracteres e 18 táxons, incluindo 4 Osteolaeminae como grupo externo e todas as espécies de *Crocodylus*. A análise, utilizando o software TNT 1.1, resultou em 12 árvores mais parcimoniosas. *C. intermedius* e a nova espécie foram recuperadas como grupos irmãos, demonstrando o estreito relacionamento entre estas espécies. Uma análise biogeográfica suporta uma dispersão da Bacia do Orinoco para a Bacia Amazônica através do Rio Cassiquiare, um distributário do Rio Orinoco que flui em direção ao Rio Negro conectando então as duas Bacias, e uma posterior migração para Rondônia através do Rio Madeira. Esta hipótese explica a presença de *Crocodylus* no Brasil, e é possível que a espécie também estivesse presente em outras regiões da Amazônia. A extinção está relacionada com as variações climáticas do final do Pleistoceno e ao Último Máximo Glacial (UMG), quando a floresta amazônica sofreu retração e as áreas abertas expansão. Esta proposta é principalmente utilizada para a extinção dos mamíferos da Megafauna Pleistocênica. Aplicou-se o método de Modelagem de Nicho Ecológico para corroborar esta hipótese de extinção. Utilizou-se o software Maxent 3.3.3e para testar as ocorrências de *C. intermedius* com dados ambientais do presente, de 21 mil anos (UMG) e 120-140 mil ano (Último Interglacial, UIG) do projeto WorldClim. A análise dos mapas resultantes mostra que no presente e no UIG a região Amazônica sul-ocidental apresenta potencial de distribuição geográfica, enquanto que o mapa do UMG mostra uma distribuição potencial reduzida, restrita ao norte da América do Sul, atual distribuição de *C. intermedius*. Com a nova espécie, o Brasil passa a ser o país com a maior diversidade de crocodylianos durante o Quaternário. Além de importante no estudo dos jacarés, o Brasil entra também como parte importante na História Biológica dos crocodilos.