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

“Revisão Sistemática do gênero *Mourasuchus* (Alligatoroidea, Caimaninae), com comentários sobre filogenia, biogeografia e paleoecologia de Caimaninae”.

Giovanne Mendes Cidade

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

RIBEIRÃO PRETO -SP

2015

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

“Revisão Sistemática do gênero *Mourasuchus* (Alligatoroidea, Caimaninae), com comentários sobre filogenia, biogeografia e paleoecologia de Caimaninae”.

Giovanne Mendes Cidade

Orientação: Annie Schmaltz Hsiou

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

RIBEIRÃO PRETO -SP

2015

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

Cidade, Giovanne Mendes

Revisão sistemática do gênero *Mourasuchus* (Alligatoroidea, Caimaninae), com comentários sobre filogenia, biogeografia e paleoecologia de Caimaninae. Ribeirão Preto, 2015.

Xvii + 246 p.

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

Orientadora: Hsiou, Annie Schmaltz

Nome: Cidade, Giovanne Mendes

Título: Revisão Sistemática do gênero *Mourasuchus* (Alligatoroidea, Caimaninae), com comentários sobre filogenia, biogeografia e paleoecologia de Caimaninae

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão preto da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Ciências, área de Biologia Comparada

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____ Instituição: _____
Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____
Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____ Instituição: _____
Julgamento: _____ Assinatura: _____

Dedico este trabalho com muito carinho à minha mãe, Dória, e ao meu pai, Pedro (in memoriam), como agradecimento por todo o amor, carinho e apoio e pela inspiração que representam para mim.

Agradecimentos

À minha mãe, Dória, e ao meu pai, Pedro, por todo o amor, carinho, compreensão e dedicação que tiveram por mim – o que me fez chegar até aqui e que me ajudarão a prosseguir adiante.

À minha tia Joana, à minha prima Chênia e seu marido Luiz, meu primo Charles e sua esposa Camila, meu tio Roberto, e a meus outros familiares pelo apoio e carinho.

Aos meus amigos da graduação Guilherme “Pibid”, Rafael “Doidão”, João “Batista” Custódio, Flávia, Juliana e Patrícia, por todos os bons – e nem tão bons, claro – momentos que temos passado nos últimos sete anos. E que venham mais setenta vezes sete, como diria aquele.

Aos meus amigos Thiago, Diogo e Jefferson, da minha rua, igualmente por todos os momentos bons e os não tão bons que temos compartilhado, já há mais tempo.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela concessão da bolsa de mestrado e dos recursos de Reserva Técnica que tornaram este trabalho possível.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa usufruída antes da aprovação da Bolsa de Mestrado FAPESP.

Ao meu orientador da graduação e, na prática, co-orientador de mestrado e amigo Prof. Dr. Douglas Riff Gonçalves, pelo apoio no desenvolvimento deste projeto.

Aos meus colegas e amigos do laboratório de Ribeirão Preto: Paulo Ricardo, Marcos, Silvio, Simone, Júlio, Gabriel “Fumaça”, Bruno, Elisabete, Gabriel “Fuzil”, Victor “Funai”, Mario e Pedro “Tomate”. Aqui, cabe um agradecimento especial a Silvio, Simone, Fumaça, Funai e Pedro por terem me hospedado em suas respectivas habitações pelo menos uma vez ao longo desses dois anos.

E mais especialmente ainda ao Tomate, por ter me abrigado e me ajudado também em Nova York, e por ter me ajudado com seu conhecimento sobre crocodilomorfos ao longo do projeto.

Ao hoje Prof. Dr. Felipe Montefeltro, que sempre se mostrou muito generoso e atencioso comigo, me ajudando bastante com dicas e sugestões sobre o projeto e dividindo comigo seu grande conhecimento sobre crocodilomorfos e paleontologia em geral.

Ao Prof. Dr. Max Cardoso Langer, do Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, por também ter me ajudado muito no desenvolvimento do projeto, se mostrando disponível sempre.

Ao meu amigo Yuri, que me alojou no Rio de Janeiro, e ao meu amigo Dionizio, que incrementou ainda mais a diversão enquanto nós três lá estávamos.

Ao meu colega e amigo Rafael Souza, pelo apoio durante o projeto, durante a minha estadia no Rio de Janeiro e nos trâmites da restauração do holótipo do *Mourasuchus amazonensis*.

A todo o pessoal do Laboratório de Tafonomia e Vertebrados Fósseis do Museu Nacional da UFRJ, especialmente ao Hélder de Paula Silva, que está trabalhando na restauração do holótipo do *Mourasuchus amazonensis*, e a Uiara Gomes Cabral, pelo apoio no projeto e a ambos, pela acolhida durante a minha estadia no Museu Nacional. A Diógenes de Almeida Campos e Rodrigo Machado (DNPM, Rio de Janeiro) pelo acesso à coleção científica do Museu de Ciências da Terra e por autorizarem (e darem todo o apoio logístico) à restauração do *M. amazonensis* que está sendo feita atualmente no Museu Nacional. E, nesse sentido, faço também meus maiores e mais sinceros agradecimentos aos professores do Museu Nacional (UFRJ) Alexander Kellner, Luciana Carvalho e Sérgio Alex Azevedo, por estarem dando todo o apoio possível à restauração do material em sua instituição.

Ao Professor Jonas Pereira de Souza-Filho, da UFAC, pelo acesso à coleção, por ter me autorizado a estudar tantos materiais, pela parceria e pela colaboração não só no projeto como nas minhas estadias no Acre. Nesse sentido, também estendo os agradecimentos a

todo o pessoal da Paleontologia da UFAC: Andrea Maciente, Prof. Dr. Edson Guilherme, Prof. Dr. Francisco Ricardo Negri, Ukla Viera, Gustavo Henrique e Jéssyka Lopes.

Ao Professor Ascánio Daniel Rincón, do IVIC (Venezuela), pela amizade e por todo o incrível, inacreditável e fantástico apoio que me deu na minha estadia na Venezuela, sem a qual minha passagem por lá nunca seria tão produtiva e agradável como foi. Lhe serei eternamente grato. Também ao seu aluno e meu amigo Andrés Solórzano, por todo o apoio na minha estadia – especialmente na viagem até Coro – e por todas as informações trocadas sobre crocodilos, antes e depois da ocasião. Também agradeço aos outros alunos do IVIC Mónica, Damián e Leonardo por terem feito minha estadia lá tão bacana. Também agradeço ao Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) pela estadia e alimentação a mim concedidas enquanto lá estive.

À Prof.^a Paula Bona, do Museo de la Plata (Argentina) também pela incrível disponibilidade, apoio, parceria, dicas e ensinamentos que têm me dado nesses dois anos de projeto. Lhe sou eternamente grato, também, e espero que a parceria renda muitos frutos daqui por diante.

Ao Prof. Alan Turner, pelo acesso ao seu laboratório e sua coleção da Stone Bronks University (Estados Unidos), e por toda a gentileza e disponibilidade ao me receber por lá; também ao seu aluno Adam Pritchard, por ter me ajudado com tudo enquanto lá estive, e por ter quebrado um galho com uma carona para a estação de metrô.

Ao Prof. Dr. Daniel Fortier, também por toda a disponibilidade, atenção e apoio que tem me dado desde que eu estava na graduação – a minha gratidão eterna, também.

Aos colegas Francisco Barrios, Jorge Moreno-Bernal e Rodrigo Giesta Figueiredo, por todo o apoio, discussões sobre crocodilomorfos e pelas fotos que me disponibilizaram, tornando esta dissertação melhor com sua inestimável ajuda.

Ao Prof. Dr. Christopher Brochu, por todo o apoio, dicas e sugestões ao meu trabalho, bem como o imenso acervo de fotografias e outros materiais que me disponibilizou.

À minha professora de alemão Edetilde e à sua filha Carolina, que traduziram para mim um artigo em alemão – a minha gratidão eterna.

Pelo acesso às coleções, além das pessoas que já foram citadas anteriormente, sou bastante grato a Gina Oneda (UNEFM, Coro, Venezuela), Hiram Moreno (Museu de Ciências Naturales de Caracas, Venezuela), Carl Mehling (American Museum of Natural History, Paleontologia de Vertebrados), David Kazirian (American Museum of Natural History, Herpetologia), e Patricia Holroyd (Museum of Paleontology da University of California, Berkeley).

E, finalmente, à minha orientadora, amiga e companheira Annie Schmaltz Hsiou, por ter acreditado em mim desde o início, por toda a dedicação, carinho, liberdade e compreensão que me dispensou nesses dois anos. Eu poderia escrever mais, mais ainda assim seria injusto: tem a minha gratidão eterna também, mas isso é apenas o mínimo. Muito obrigado, muito obrigado, muito, muito muito obrigado mesmo, Annie.

***“Eu só quero é ser feliz
andar tranquilamente na favela onde eu nasci”***

Cidinho e Doca, “Rap da Felicidade”

RESUMO

Mourasuchus (Alligatoroidea, Caimaninae) é um táxon extinto de crocodilianos restrito ao Cenozoico da América do Sul. Representa um dos grupos de crocodilianos mais peculiares de todos os tempos, devido ao formato longo, largo e achatado de seu rostro (lembrando “o bico de um pato”) entre outras características. Apesar dessas peculiaridades, relativamente poucos trabalhos foram feitos sobre esse grupo. A maioria das descrições morfológicas dos fósseis do gênero são sucintas e breves, incluindo as dos holótipos de duas das quatro espécies a ele assinaladas: *M. amazonensis* e *M. arendsi*. Do mesmo modo, as diagnoses das quatro espécies também se mostram sucintas. Poucas também são as análises filogenéticas realizadas com *Mourasuchus* – a maioria das quais, porém, recupera *Orthogenysuchus olseni*, do Eoceno dos Estados Unidos, como táxon-irmão de *Mourasuchus*, gerando um impasse biogeográfico. Além disso, a maneira exata pela qual *Mourasuchus* se alimentava, fazendo uso de seu peculiar rostro “bico de pato”, bem como seus itens alimentares, ainda não foram plenamente esclarecidos, ainda que algumas teorias tenham sido propostas na literatura. Assim, este trabalho se propôs a: oferecer uma re-descrição dos holótipos de *M. amazonensis* e *M. arendsi*; revisar as diagnoses das espécies e do próprio gênero; realizar uma análise filogenética investigando as relações das espécies entre si e do gênero, como um todo, em Caimaninae; investigar a relação de *Orthogenysuchus olseni* como táxon-irmão de *Mourasuchus*; elucidar o modo de forrageio e os itens alimentares consumidos pelo grupo. As re-análises das diagnoses das espécies revelaram que duas delas constituem, na verdade, espécies não-válidas, enquanto a análise de um novo material craniano descrito neste trabalho (MCNC-PAL-110-72V) revelou a existência de uma nova espécie de *Mourasuchus*, fazendo com que este trabalho reconheça três espécies válidas para o gênero. A análise filogenética revelou *M. atopus* como o táxon mais basal, enquanto *M. amazonensis* e a nova espécie proposta formam um clado mais derivado. *Orthogenysuchus olseni* não foi recuperado como táxon-irmão de *Mourasuchus* em nenhuma das análises, mas seu posicionamento ainda dentro de Caimaninae faz com que impasses biogeográficos permaneçam. Este trabalho defende que *Mourasuchus* coletava presas em grande quantidade usando a musculatura da parte de baixo de seu rostro – uma alimentação “coletora” – enquanto ainda não há evidências de que esses animais fariam uma “filtração” da massa alimentar coletada. É possível, também, que tal hábito tenha evoluído a partir do hábito alimentar “durófago” exibido por Caimaninae basais, especialmente o gênero *Gnatosuchus*.

ABSTRACT

Mourasuchus (Alligatoroidea, Caimaninae) is an extinct crocodilian taxon restricted to the Cenozoic of South America. It represents one of the most peculiar crocodilian groups of all time, due to the long, wide, flattened shape of its rostrum (resembling “the beak of a duck”), among other features. Regardless these peculiarities, relatively few works have been done about this group. Most of morphological descriptions of the fossils belonging to this genus are short and brief, including those of two from the four species assigned to it: *M. amazonensis* and *M. arendsi*. Similarly, the diagnoses of all the four species are also very brief. The phylogenetic analyses involving *Mourasuchus* are also very few – most of them, however, recover *Orthogenysuchus olseni*, from the Eocene of the United States, as *Mourasuchus* sister-taxon, creating a biogeographically problematic scenario. Furthermore, the exact way by which *Mourasuchus* feed itself, using its peculiar “beak of duck” rostrum, as well as its prey items, are yet to be determined, even though some proposals have already been made in the literature. As such, this work had the following objectives: offer a redescription of the holotypes of *M. amazonensis* and *M. arendsi*; re-evaluate the diagnoses of *Mourasuchus* species and the genus itself; perform a phylogenetic analysis to evaluate the relationships between *Mourasuchus* species and of this group, as a whole, within Caimaninae; evaluate the position of *Orthogenysuchus olseni* as a sister-taxon of *Mourasuchus*; elucidate the foraging tactics and the prey items consumed by this group. The re-evaluation of the diagnoses of the species revealed that two are in reality non-valid species, while the analysis of a new cranial material described in this work (MCNC-PAL-110-72V) revealed the existence of a new species of *Mourasuchus*, taking this work to recognize the existence of three valid species for the genus. The phylogenetic analysis recovered *M. atopus* as the basalmost taxon, while *M. amazonensis* and the new species proposed in this work form a more derived clade. *Orthogenysuchus olseni* was not recovered as a *Mourasuchus* sister-taxon in any of the analyses made, but its position still within Caimaninae maintains biogeographically problematic scenarios in this clade. This work defends that *Mourasuchus* collected a high number of prey items using the musculature between the lower jaws – a “collecting” foraging tactic – while there is still no evidence that these animals could perform a “straining” of the entire concentration of food it collected. It is possible, as well, that such habit may have evolved from the “durophagous” feeding habit of some basal Caimaninae, especially *Gnatosuchus*.

SUMÁRIO

Lista de abreviações anatômicas

.....xv

Lista de abreviações institucionais

.....xvii

1- INTRODUÇÃO.....1

1.1- Caimaninae: sua origem e história biogeográfica1

1.1.1- Caimaninae do Cretáceo e do Paleógeno.....2

1.1.2- Caimaninae do Neógeno – Mioceno.....9

1.1.3- Caimaninae do Neógeno – Plioceno e Pleistoceno.....17

1.2- Mourasuchus: histórico de ocorrências, distribuição e características morfológicas gerais20

2- JUSTIFICATIVA E OBJETIVOS DA DISSERTAÇÃO.....29

3- MATERIAIS E MÉTODOS.....33

3.1- Lista de materiais fósseis descritos, utilizados para comparação anatômica e utilizados para codificação filogenética.....33

3.2- Visitas às coleções científicas para análise de materiais fósseis.....33

3.3- Análise Filogenética.....34

3.4- Contexto geológico dos materiais de *Mourasuchus* descritos neste trabalho.....37

3.4.1- Formação Solimões.....37

3.4.2- Formação Urumaco.....38

4- RESULTADOS.....39

4.1- Descrições e redescrições morfológicas de materiais atribuídos a *Mourasuchus*.....39

4.1.1- Holótipo de *Mourasuchus amazonensis* (DGM 526-R).....39

4.1.2- Holótipo de *Mourasuchus arendsi* (CIAAP-1297).....57

4.1.3- Espécimes atribuídos a *Mourasuchus nativus*.....87

4.1.4- MCNC-PAL-110-72V.....93

4.2- Revisão taxonômica de *Mourasuchus*.....125

4.2.1- *Mourasuchus arendsi* Bocquentin-Villanueva, 1984 como sinônimo de *M. atopus* (Langston, 1965).....126

4.2.2- A não-validade da espécie *Mourasuchus nativus* (Gasparini, 1985).....131

4.2.3- <u>MCNC-PAL-110-72V como uma nova espécie</u>	136
4.2.4- <u>Situação taxonômica dos materiais atribuídos a <i>Mourasuchus arendsi</i> por Souza-Filho & Guilherme (2011a e 2011b)</u>	140
4.2.5- <u>Diagnoses de <i>Mourasuchus</i> e de suas Espécies</u>	146
4.3- <u>Análise filogenética de <i>Mourasuchus</i> e Caimaninae</u>	150
4.3.1- <u>Descrição do novo caráter e discussão sobre os novos estados de caráter propostos</u>	150
4.3.2- <u>Descrição das topologias recuperadas</u>	157
4.4- <u><i>Mourasuchus</i>: paleoecologia e alimentação</u>	167
4.4.1- <u>Revisão da literatura</u>	167
4.4.2- <u>As hipóteses de alimentação de <i>Mourasuchus</i> defendidas neste trabalho</u>	173
5- <u>DISCUSSÃO</u>	181
5.1- <u>A importância taxonômica do Forame Incisivo em <i>Mourasuchus</i> e sua variação em Caimaninae</u>	181
5.2- <u>A possibilidade de dimorfismo sexual entre as espécies de <i>Mourasuchus</i></u>	186
5.3- <u>Biogeografia de <i>Mourasuchus</i>, <i>Orthogenysuchus</i>, Caimaninae e as perspectivas envolvendo <i>Culebrasuchus</i></u>	189
5.4- <u>Paleoecologia da fauna de Crocodyliformes da Amazônia durante o Mioceno</u>	196
5.5- <u>A possível função dos osteodermas com espinhos em <i>Mourasuchus</i></u>	206
6- <u>CONCLUSÕES</u>	208
7- <u>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</u>	210
APÊNDICE 1.....	241
APÊNDICE 2.....	246

LISTA DE ABREVIATÖES ANATÔMICAS

ang = angular
art = articular
at = atlas
av pm = alvéolo pré-maxilar
ax = áxis
bo = basioccipital
c at = costela atlantal
c ax = costela axial
cbo = crista do basioccipital
cEl = canal de Eustáquio lateral
cEm = canal de Eustáquio médio
cm = constrição medial do palatino
cn = crista neural
co = cÔndilo occipital
cp = crista do parietal
cr = coronoide
cs = coana secundária
d = dentário
di = diapófise
ect = ectopterigoide
esp = esplenial
esq = esquamosal
ex = exoccipital
f = frontal
fa = fossa adutora
f av = fileira de alvéolos
f fst = fossa ao redor da fenestra supra-temporal
fg = fossa glenoide
fi = forame incisivo
fic = forame intermandibular caudal
fit = fenestra infra-temporal
fme = fenestra mandibular externa

fn = fossa ao redor da narina externa
fp = fenestra palatina
hi = hipapófise
ic = intercentro do atlas
in = intumescência nasal
io = intumescência óssea orbital
j = jugal
l = lacrimal
ls = látero-esfenoide
m = maxila
n = nasal
ne = narina externa
or = órbita
p = parietal
pa = parapófise
pal = palatino
pd = perfuração dentária
pf = pré-frontal
plc = ponte látero-caudal
pm = pré-maxila
pr = processo retro-articular
prz = pré-zigapófise
po = pós-orbital
poz = pós-zifapófise
pt = pterigoide
q = quadrado
qj = quadrado-jugal
san = surangular
sd = superfície de desgaste (causada por oclusão dentária)
sm = sínfise mandibular
si = septos interalveolares
so = supraoccipital
vc = vértebra cervical

LISTA DE SIGLAS INSTITUCIONAIS

AMNH: American Museum of Natural History, Nova York, Estados Unidos

CIAAP: Centro de Investigaciones Antropológicas, Arqueológicas e Paleontológicas, Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda (UNEFM), Coro, Venezuela

DGM*: Departamento de Geologia e Mineralogia, Serviço Geológico do Brasil (CPRM), Rio de Janeiro (RJ), Brasil.

HLMD-Me: Hessisches Landmuseum, Darmstadt, Alemanha.

MAAT: Museo Alberto Arvelo Torrealba, Barinas, Venezuela.

MCNC: Museo de Ciencias Naturales de Caracas, Caracas, Venezuela.

MCT*: Museu de Ciências da Terra, Serviço Geológico do Brasil (CPRM), Rio de Janeiro (RJ), Brasil.

MLP: Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

MN: Museu Nacional, Rio de Janeiro (RJ), Brasil.

MPEF-PV: Museu Paleontológico Egídio Feruglio, Trelew, Argentina.

SMM: Science Museum of Minnesota, Saint Paul, Estados Unidos.

SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Alemanha.

UCMP: University of California Museum of Paleontology, Berkeley, Estados Unidos.

UFAC: Universidade Federal do Acre, Rio Branco (AC), Brasil.

UFU: Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia (MG), Brasil.

YPM HER R: Peabody Museum of Natural History, Herpetology, Yale University, New Haven, Estados Unidos.

* Ambas as abreviações “DGM” e “MCT” se referem à coleção paleontológica atualmente vinculada, oficialmente, ao Museu de Ciências da Terra do Serviço Geológico Nacional (CPRM), com sede na cidade do Rio de Janeiro (RJ), Brasil.

1. Introdução

1.1 – Caimaninae – sua origem e história biogeográfica

O ancestral comum mais recente de todos os crocodilos, dos jacarés e do gavial vivente, juntamente com todos os seus descendentes (incluindo também os fósseis) forma o grupo-coronal Crocodylia (Brochu, 2003; Fig. 1-A). Este clado se subdivide em três linhagens com base estemática: os Gavialoidea, formado por todos os crocodilos mais proximamente relacionados a *Gavialis gangeticus* do que a *Crocodylus niloticus* e a *Alligator mississippiensis*; os Crocodyloidea, formado por todos os crocodilos mais próximos a *Crocodylus niloticus* do que a *Gavialis gangeticus* e a *Alligator mississippiensis*; e os Alligatoroidea, formado por todos os crocodilos mais próximos a *Alligator mississippiensis* do que a *Gavialis gangeticus* e a *Crocodylus niloticus* (Norell *et al.*, 1994; Brochu, 1999, 2003; Fig. 1-A).

Os Alligatoroidea, por sua vez, se dividem ainda em duas linhagens: os Alligatorinae, formado por todos os aligatoroideos mais próximos a *Alligator mississippiensis* do que a *Caiman crocodilus*; e os Caimaninae, formado por todos os aligatoroideos mais próximos a *Caiman crocodilus* do que a *Alligator mississippiensis* (Brochu, 1999, 2003; Fig. 1-B).

Enquanto os Alligatorinae, tanto fósseis como viventes, possuem uma distribuição exclusiva aos continentes da antiga Laurásia (Ásia, Europa e, em especial, América do Norte), os Caimaninae constituem uma linhagem predominantemente sul-americana (Brochu, 1999, 2011). Este grupo inclui cinco espécies viventes, distribuídas entre os gêneros *Caiman* - *C. crocodilus*, *C. yacare* e *C. latirostris* –, *Melanosuchus* – *M. niger* – e *Paleosuchus* – *P. palpebrosus* e *P. trigonatus* – (Brochu 1999, 2003, 2010, 2011), que constituem também as únicas espécies de crocodilos a habitar o território brasileiro atualmente (Carvalho, 1951).

Devido à já mencionada distribuição laurásiana de Alligatorinae, aliada ao fato de que formas basais fósseis de Alligatoroidea como *Brachychampsia* e *Stangerochampsia* serem originários da América do Norte, os Caimaninae tem sido tradicionalmente

encarados como um grupo originário da América do Norte e que se dispersou para a América do Sul (Brochu, 1999, 2010, 2011).

Figura 1: Filogenia do clado Crocodylomorpha extraído de Brochu (2001), mostrando o clado Crocodylia e os três clados a ele pertencentes: Alligatoroidea, Crocodyloidea e Gavialoidea (A); filogenia do clado Alligatoroidea extraída de Brochu (1999) mostrando os clados Alligatorinae e Caimaninae.

1.1.1 Caimaninae do Cretáceo e do Paleógeno

O primeiro registro inequívoco de Caimaninae data do Paleoceno Inferior da América do Sul (Bona, 2007; Brochu, 2011; vide abaixo). No entanto, há ainda dois possíveis registros para o Cretáceo Superior da América do Norte: Bryant (1989) cita a existência de um de “Alligatorinae” que o autor denomina de “undescribed alligatorinae A” composto por três espécimes: uma proveniente da Formação Hell Creek e outras duas provenientes da Formação Tullock, ambas no estado norte-americano de Montana. Esta diferenciação entre as origens estratigráficas é importante porque, embora Brochu (1999) cite o trabalho de Bryant (1989) como reportando apenas a ocorrência de um possível caimaníneo para o Cretáceo Superior, na verdade apenas a Formação Hell Creek pode ser confiada a esse período, enquanto a Formação Tullock é considerada predominantemente

paleocênica pelo próprio trabalho de Bryan (1989) e também por Johnson *et al.* (2002); assim sendo, consideramos aqui apenas o espécime da Formação Hell Creek como sendo do Cretáceo Superior, enquanto os espécimes da Formação Tullock serão considerados registros do Paleoceno.

O espécime de Hell Creek é composto por um “esqueleto sem crânio” cujo padrão dos osteodermas seria “semelhante a *Caiman*” – “*caiman-like*”, na expressão em inglês utilizada por Bryant (1989) – mas nenhuma descrição maior do material, ou mesmo uma ilustração, são oferecidas. Os dois espécimes da Formação Tullock, então, são associados pelo autor ao espécime da Formação Hell Creek; o autor, porém, não oferece nenhuma justificativa para tal associação, além de mencionar que os dois espécimes também possuem osteodermas preservados. Presume-se, então, que estes tenham sido associados ao material de Hell Creek por também possuírem um padrão de osteodermas “semelhante a *Caiman*”. A atribuição desses materiais a Caimaninae, obviamente, só poderá ser confirmada ou não quando da sua descrição formal ou da sua inserção em uma análise filogenética, o que não ocorreu até o presente o momento (Brochu, 2010).

Outro material que pode ser atribuído a Caimaninae no Cretáceo é aquele a que se refere Brochu (1996a) como sendo proveniente do Paleoceno da Formação Black Peaks, do estado norte-americano do Texas; como a Formação Black Peaks possui depósitos datados tanto do Paleoceno quanto do Cretáceo (Lehman & Coulson, 2002), é possível que esse registro possa ser tanto de uma época como de outra. No entanto, como Brochu (1996a) o atribuiu ao Paleoceno sem fornecer maiores detalhes sobre a origem estratigráfica do material, decidiu-se neste trabalho acompanhar a proposição do autor e considerar esse possível registro de Caimaninae como sendo do Paleoceno e, portanto, os comentários sobre o status taxonômico desse registro da Formação Black Peaks serão feitos posteriormente, junto com os outros registros de Caimaninae do Paleoceno.

A despeito sobre a afinidade desses materiais do cretáceo a Caimaninae, o cenário em geral favorece a hipótese de que grupo se originou na América do Norte, durante o Cretáceo Superior ou no máximo no Paleoceno Inferior, tendo se dispersado para a América do Sul durante os mesmos períodos.

Este cenário se mostra inicialmente problemático devido ao fato de que os blocos continentais que atualmente constituem a América do Norte e a América do Sul tenham se mantido separados entre si pelo oceano desde o Jurássico até o surgimento do Istmo

do Panamá, no Plioceno (Iturralde-Vinent, 2006). Como os Alligatoroidea viventes possuem uma baixa tolerância à água salgada quando comparados aos Crocodyloidea (Taplin & Grigg, 1989) a presença do oceano poderia ser considerada uma barreira a impedir a dispersão do ancestral de Caimaninae de um continente ao outro. No entanto, há na literatura alguns relatos de crocodilos aligatorioideos habitando ou perfazendo incursões discretas a ambientes oceânicos e costeiros (Jackson *et al.*, 1996), ou até mesmo se estabelecendo em populações grandes o suficiente para que seus indivíduos se reproduzam entre si (Gibbons & Coker, 1978; Grigg *et al.*, 1998; Moulton *et al.*, 1999), o que evidentemente denuncia a existência de, ao menos, um grau de tolerância dos aligatorioideos para com a água salgada (Brochu, 1999, 2010).

Assim, é possível que os ancestrais de Caimaninae, ainda que não fossem capazes de realizar grandes incursões pela água salgada, poderiam percorrer pequenas distâncias pelo oceano e, talvez dispersando-se por meio de arquipélagos, poderiam ter chegado dessa maneira até a América do Sul. Iturralde-Vinent (2006) registra a presença de arquipélagos na região entre a América do Norte e a América do Sul existentes no início do Terciário que poderiam ter servido a esse fim. Estas perspectivas levam Brochu (2010) a atestar que a presença de habitats marinhos, portanto, poderia implicar em “um fator limitante para a dispersão de aligatorioideos, mas não necessariamente a uma barreira absoluta”.

Uma vez tendo chegado à América do Sul entre o Cretáceo e o Terciário, os Caimaninae se dispersaram de forma relativamente rápida por todo o continente, dado que o registro mais antigo do grupo em território sul-americano data do Paleoceno Inferior, representado pelas espécies *Necrosuchus ionensis* (Simpson, 1937) e *Eocaiman palaeocenicus* (Bona, 2007), (Fig. 2) ambas provenientes do Membro Hansen da Formação Salamanca, localizado na Patagônia argentina e que corresponde à Idade Mamífero Peligrense da SALMA (South American Land Mammal Age) segundo Bonaparte *et al.* (1993). Estes dois táxons também são considerados por Fortier (2011) como os registros mais antigos na América do Sul para o grupo dos Crocodylia como um todo – e, de fato, todos os registros fósseis inequívocos de Crocodylia durante o Paleoceno e o Eoceno pertencem exclusivamente a Caimaninae (Fortier, 2011), fato que será discutido com mais detalhes posteriormente. O outro registro inequívoco de Caimaninae para o Paleoceno da América do Sul se deve à espécie *Eocaiman itaboraiensis* (Pinheiro *et al.*, 2012), proveniente da Bacia de Itaboraí, localizada no estado do Rio de Janeiro,

sudeste do Brasil, e especificamente considerada como originária do “Paleoceno Médio-Superior” por Pinheiro *et al.* (2012).

Para o Paleoceno da América do Norte, há duas possíveis ocorrências: os espécimes da Formação Tullock do estado norte-americano de Montana (Bryant, 1989), já discutidas anteriormente nas ocorrências do Cretáceo Superior, além do registro de Brochu (1996a) sobre um material atribuído a Caimaninae ao Paleoceno da Formação Black Peaks, do estado norte-americano do Texas. Em relação a essa última ocorrência, Brochu (1996a) não dá ao seu material uma descrição muito detalhada, não fornece ilustrações e sequer menciona quais ossos estariam preservados no material como um todo, informando apenas que se trata de um “Alligatoridae” que compartilharia algumas características derivadas com “caimaníneos primitivos”, mas também com *Brachychampsa* e *Albertochampsa*, táxons do Cretáceo Superior que se posicionam como Alligatoridae basais na filogenia de Brochu (2011). *Brachychampsa*, porém, é recuperado apenas como um Alligatoroidea basal por Brochu (1999). Entre essas características, estariam: narina externa e foreme incisivo grandes e exclusão do esplenial da sínfise dentária. Embora, posteriormente, Brochu (1999) se refira a esse material como sendo um “caiman”, é evidente que as semelhanças que esse material apresenta com táxons não-Caimaninae como *Brachychampsa* e *Albertochampsa* faz com que ele seja melhor encarado como um “Alligatoroidea indet.”, e não como um Caimaninae. É possível, evidentemente, que esse material represente de fato um Caimaninae, mas isto deve ser averiguado em um eventual trabalho mais completo que ofereça uma descrição morfológica mais detalhada e uma análise filogenética do referido material.

Figura 2: Materiais mandibulares de *Necrosuchus ionensis* (A) e *Eocaiman palaeocenicus* (B). Escalas = 5 cm.

Já para o Eoceno, o registro das espécies de Caimaninae apresenta um interessante compartilhamento de ocorrências entre a América do Sul e a América do Norte. Em território sul-americano, a espécie mais antiga no Eoceno é *Notocaiman stromeri* (Rusconi, 1937), proveniente de um afloramento da Formação Rio Chico, localizado na província argentina de Chubut, na Patagônia. Esta espécie foi originalmente atribuída ao Paleoceno, mas hoje a Formação Rio Chico é reconhecida como proveniente do Eoceno Inferior, idade Riochiquense da SALMA (Fortier, 2011). Gasparini (1973) argumentou contra a validade desta espécie mas, como seu trabalho não foi oficialmente publicado, *Notocaiman stromeri* continua como uma espécie válida (Fortier, 2011).

A outra espécie é *Eocaiman cavernensis* (Simpson, 1933), proveniente das chamadas camadas de *Notostylops* – “*Notostylops beds*” – em uma localidade ao sul do lago Colhué-Lapi, também na província argentina de Chubut, posteriormente reconhecida como pertencendo ao Grupo Sarmiento (Andreis *et al.*, 1975; Fortier, 2011). Embora *E. cavernensis* tenha sido descrita originalmente como sendo proveniente do Eoceno Inferior (Brochu, 1999, 2011), as barrancas das proximidades do Lago Colhué-Lapi seriam posteriormente assinaladas ao Eoceno Superior, correspondente à idade Barranquense da SALMA (Kay *et al.*, 1999), sendo *E. cavernensis* já mencionada como proveniente do Eoceno Superior em trabalhos mais recentes (Bona, 2007; Fortier, 2011).

Já na América do Norte, o registro eocênico de Caimaninae se restringe, até o momento, a duas espécies encontradas nos Estados Unidos: *Orthogenysuchus olseni* (Mook, 1924) (Fig. 3) e *Tsoabichi greenriverensis* (Brochu, 2010) além de uma terceira ocorrência, também dos Estados Unidos, descrita de forma preliminar por Guest (2014). *Orthogenysuchus olseni* teve seu holótipo e único espécime conhecido até hoje descrito originalmente como sendo proveniente das chamadas camadas de Wasatch – “*Wasatch beds*” – uma unidade estratigráfica localizada no estado norte-americano do Wyoming, a qual seria renomeada como “Formação Willwood” por Van Houten (1944) e que é tradicionalmente considerada como sendo do Eoceno Inferior (Hewett, 1920; Bawn & Kraus, 1983; Tauxe *et al.*, 1994; Brochu, 1999). Mook (1924) não chegou a fazer nenhuma tentativa de classificação supra-genérica a *Orthogenysuchus*, se limitando a dizer que esse crocodilo apenas se diferenciava “de qualquer um até agora descrito”. A atribuição deste táxon a Caimaninae só seria dada através da análise filogenética de Brochu (1999), que recuperou *Orthogenysuchus* como táxon-irmão de *Mourasuchus*,

com o qual compartilhava, além dos caracteres apresentados como sinapomórficos na referida análise, a morfologia longa e relativamente larga da região rostral.

Figura 3: Foto do holótipo de *Orthogenysuchus olseni*, em vista dorsal, extraído de Brochu (1999). Escala = 1 cm.

Além disso, o clado formado por *Orthogenysuchus* e *Mourasuchus* apresenta-se como grupo-irmão de *Purussaurus* (Brochu, 1999; Aguilera *et al.*, 2006; Bona *et al.*, 2013a). Uma vez que tanto *Purussaurus* quanto *Mourasuchus* são táxons exclusivos do Mioceno da América do Sul, como será relatado a seguir, tal topologia indica que *Orthogenysuchus* poderia ter sido migrado do continente sul-americano para a América do Norte durante o Paleoceno ou o Eoceno. Isto representaria a ocorrência de uma diferente dispersão trans-oceânica na história biogeográfica de Caimaninae em sentido inverso à dispersão original que teria levado o grupo da América do Norte à América do Sul entre o Cretáceo Superior e Paleoceno, citada anteriormente. No entanto, a proximidade filogenética desses dois táxons já foi questionada (Langston, 2008) e, recentemente, outros autores (Brochu, 2013; Guest, 2014) propuseram uma proximidade de *Orthogenysuchus* com outro aligatoroideo pouco conhecido, *Listrognathosuchus multidentatus* (Mook, 1930; Masters *et al.*, 2010), do Paleoceno do estado norte-americano do Novo México, ainda que sem a proposta de uma topologia alternativa. Além disso, Brochu (2013) ainda reconhece que a proximidade entre *Mourasuchus* e *Orthogenysuchus* tem colapsado em filogenias mais recentes (p. ex. Brochu, 2011), devido à inclusão na filogenia de caimaníneos basais baseados em materiais incompletos.

De qualquer maneira, o impasse biogeográfico originário da proximidade entre esses dois táxons ainda permanece e, diante deste, uma revisão filogenética de *Orthogenysuchus* se faz necessária, como proposto por alguns autores (Langston, 2008;

Bona *et al.*, 2013a) – e, dada a acima mencionada hipótese em que *Orthogenysuchus* é recuperado como táxon-irmão de *Mourasuchus*, grupo que constitui o objeto de estudo da presente dissertação, tal revisão também está incluída um dos objetivos deste estudo, como será relatado e desenvolvido posteriormente.

Já a outra espécie de Caimaninae do Eoceno da América do Norte, *Tsoabichi greenriverensis*, é proveniente da Formação Green River, que, assim como a Formação Willwood acima mencionada, também se localiza no estado norte-americano do Wyoming e também é datada do Eoceno Inferior (Brochu, 2010). *Tsoabichi*, por sua vez, é um candidato a ter realizado uma dispersão trans-oceânica em direção “sul-norte” do continente americano em Caimaninae, uma vez que, em nenhuma das análises filogenéticas a que foi submetido (Brochu, 2010; Hastings *et al.*, 2013; Scheyer *et al.*, 2013; Fortier *et al.*, 2014) este táxon se apresenta como relacionado à outra forma norte-americana de Caimaninae, *Orthogenysuchus olseni*. Em algumas filogenias (Brochu, 2010; Scheyer *et al.*, 2013; Fortier *et al.*, 2014), *Tsoabichi* aparece como táxon-irmão das duas espécies do gênero vivente *Paleosuchus*, o que reforça a ideia de que seriam necessárias duas dispersões trans-oceânicas independentes para explicar a ocorrência de duas espécies não-relacionadas de Caimaninae, durante o Terciário, na América do Norte (Brochu, 2010).

A terceira ocorrência de Caimaninae no Terciário da América do Norte é a de um basicrânio da Formação Loredó, do Eoceno Médio do estado norte-americano do Texas. Este material foi descrito previamente por Busbey (1989) e Westgate (1989), mas uma análise mais completa só seria realizada por Guest (2014), na qual este material foi recuperado na filogenia dentro do grupo-coronal Caimans (*sensu* Brochu, 1999). Dada a sua posição filogenética atual, para efeitos biogeográficos este material pode representar um novo evento adicional de dispersão de Caimaninae da América do Sul para a América do Norte, embora análises posteriores possam recuperá-lo como táxon-irmão de alguma espécie de Caimaninae já descrita para a América do Norte, em especial *Tsoabichi greenriverensis*, com o qual este material compartilha algumas características (Guest, 2014).

Já no Oligoceno, a única espécie de Caimaninae, e de Crocodylia como um todo (Fortier, 2011) a ter sido descrita até o momento foi *Caiman tremembensis* Chiappe, 1988, proveniente da Oligoceno Superior da Formação Tremembé, cujo holótipo foi encontrado em uma localidade do município de mesmo nome, no estado brasileiro de São Paulo.

Caiman tremembensis representou a espécie mais antiga do gênero *Caiman* (Fortier, 2011); no entanto, Fortier *et al.* (2014), consideraram que tanto a diagnose proposta para *C. tremembensis* quanto os próprios materiais em que se baseia o holótipo (um dentário esquerdo incompleto, vértebras isoladas, osteodermas e um fragmento de úmero) não se mostram suficientes não apenas para considerar esta espécie como válida, como também nem mesmo para considera-la como pertencente ao gênero *Caiman*. Deste modo, os referidos autores consideram *C. tremembensis* como um *nomen nudum* e recomendam o seu desuso, fazendo com que não haja mais nenhuma espécie Crocodylia oficialmente reconhecida para o Oligoceno da América do Sul, além de nenhuma espécie de Caimaninae reconhecida para o Oligoceno do mundo inteiro.

1.1.2 Caimaninae do Neógeno - Mioceno

No entanto, é no Mioceno – especificamente nos Miocenos Médio e Superior – que os Caimaninae atingiram não só sua maior diversidade como maior disparidade morfológica. Neste período, além dos fósseis mais antigos dos três gêneros atuais – *Caiman*, *Paleosuchus* e *Melanosuchus* (p ex. Fig. 4) –, são encontrados dois grupos que representam sem dúvida mais peculiares e curiosos de Caimaninae, como *Purussaurus* (Fig. 5), uma forma que chegava a tamanho gigantes (Barbosa-Rodrigues, 1892; Mook, 1921a, 1941a; Langston, 1965; Price, 1967; Bocquentin-Villanueva *et al.*, 1989; Aguilera *et al.*, 2006), e *Mourasuchus*, um exótico crocodilo que possui um crânio que se assemelha ao bico de um pato (Price, 1964; Langston, 1965; Bocquentin-Villanueva, 1984; Bona *et al.*, 2013a, 2013b; Figs. 6 e 7), que muito provavelmente era um animal incapaz de capturar grandes presas para se alimentar (Langston, 1965, 2008) e que cuja anatomia, sistemática, taxonomia e paleoecologia constituem os objetivos principais deste trabalho, como será descrito a seguir.

Figura 4: Fósseis dos gêneros *Caiman*, *Paleosuchus* e *Melanosuchus*: materiais cranianos de *Caiman latirostris* (extraído de Bona *et al.* 2013a; escala = 10 cm), de *Paleosuchus* sp. (extraído de Salas-Gismondi *et al.*, 2007; escala = 5 cm) e de *Melanosuchus fisheri* (MCNC-243, holótipo; escala = 3 cm).

Contando com estes peculiares integrantes, naquele período os crocodilos Caimaninae chegaram a ocupar vários nichos diferentes, como os de predador de topo (*Purussaurus*), predador generalista (*Caiman*, *Melanosuchus*), além do nicho ocupado por *Mourasuchus*, que ainda está por ser propriamente definido. Essa disparidade morfológica vista em Caimaninae no Mioceno da América do Sul quando se consideram outros grupos, como os piscívoros longirrostrinos encontrados entre os gavialoideos (*Gryposuchus*, *Hesperogavialis*) e crocodiloideos (*Charactosuchus*), além de *Langstonia*, um sebecídeo considerado um predador predominantemente terrestre, e de *Balanerodus logimus*, uma forma “*Alligatoridae incertae sedis*” para o qual Langston (1965) teoriza um hábito durófago, devido ao formato bulboso de seus dentes, ou mesmo saprófago – embora ambos sejam passíveis de questionamento devido à incompletude dos materiais atribuídos a esse táxon (Riff *et al.*, 2010). Como os dois últimos táxons estão restritos ao Mioceno Médio (Fortier, 2011), pode-se afirmar que a disparidade de

nichos de crocodilomorfos no Mioceno pode ter atingido até a de seis diferentes nichos no Mioceno Médio, e de quatro nichos no Mioceno Superior. Os fatores causadores e as circunstâncias ambientais em geral relacionadas à essa diversidade taxonômica e disparidade ecomorfológica dos crocodilos do Mioceno será discutida com mais detalhes na seção “*Mourasuchus* – Paleoecologia e Alimentação”, constante nos resultados desta dissertação.

Especificando os registros de Caimaninae do Mioceno, o mais antigo trata-se da espécie *Culebrasuchus mesoamericanus* (Hastings *et al.*, 2013), do Mioceno Inferior da Formação Culebra, no Panamá. Em sua análise filogenética, os autores recuperaram *Culebrasuchus* como o táxon mais basal de Caimaninae. Provenientes da mesma unidade geológica, Hastings *et al.* (2013) reportaram dois dentes isolados que foram por eles classificados como “cf. *Purussaurus*”. Se eventualmente for confirmada por materiais mais completos, a ocorrência de *Purussaurus* em um depósito do Mioceno Inferior constituiria a mais antiga deste gênero, juntamente com outro registro do Mioceno Inferior atribuído a “*Purussaurus* sp.” por Riff *et al.* (2010) proveniente da Formação Barzalosa, do Peru.

Figura 5: Crânio de *Purussaurus neivensis* (UCMP-39704) em vista dorsal. Escala = 10 cm.

Já outra espécie, descrita por Hastings *et al.* (2013), *Centenariosuchus gilmorei*, pode representar a segunda espécie mais antiga de Caimaninae do Mioceno, uma vez que

a unidade estratigráfica do qual ela é proveniente, a Formação Cucaracha – também no Panamá – é registrada como proveniente ou do Mioceno Inferior ou do Mioceno Médio por Hastings *et al.* (2013). Em sua análise filogenética, *Centenariosuchus* foi recuperado como uma forma mais derivada que *Culebrasuchus*, sendo incluído no grupo-coronal Caimans (*sensu* Brochu, 1999).

Como a região do atual Panamá, na América Central, se encontrava separada da América do Sul por uma barreira marinha – ainda que estimada em apenas cerca de 200 quilômetros durante o Mioceno (Farris *et al.*, 2011; Montes *et al.*, 2012) – tendo permanecido submersa “pela maior parte de sua história”, Hastings *et al.* (2013) possuem duas interpretações biogeográficas diferentes para a origem das duas espécies panamenhas: enquanto *Culebrasuchus*, dada a sua posição como a mais basal em Caimaninae, seria originária de uma população primitiva de caimaníneos que habitava a América do Norte, *Centenariosuchus*, por se tratar de um táxon mais derivado dentro de Caimaninae, seria originário de uma dispersão da América do Sul em direção à área onde hoje é o Panamá.

Em que pese o fato de que a separação entre essas duas massas de terra fosse de apenas cerca de 200 quilômetros, tal evento representaria uma outra dispersão trans-oceânica de táxons de Caimaninae da América do Sul em direção ao norte, sendo a primeira para a região da atual América Central e somando-se às já hipotetizadas para a América do Norte. Além disso, não obstante a sua posição como mais basal, não se pode descartar a possibilidade de que também *Culebrasuchus* represente uma dispersão no sentido sul-norte, o que faria dele ainda um outro evento adicional de dispersão trans-oceânica neste sentido na história de Caimaninae.

Adicionalmente, a ocorrência do dente atribuído a “Cf. *Purussaurus*” poderia ainda representar uma outra dispersão trans-oceânica, já que este táxon até então não havia sido registrado fora da América do Sul (Aguilera *et al.*, 2006; Riff *et al.*, 2010). Análises filogenéticas futuras, bem como o encontro e estudo de outros materiais, podem trazer um pouco mais de clareza ao cenário biogeográfico do grupo.

Figura 6: Reconstituição em vida de *Mourasuchus*. Arte de Orlando Grillo.

O Mioceno Médio é o período geológico que apresenta a segunda maior diversidade fóssil conhecida de Caimaninae – perdendo apenas para o Mioceno Superior, como será explicitado a seguir. Os depósitos com maior abundância de espécies fósseis do grupo são o Grupo Honda, da Colômbia, e o Arco Fitzcarrald, no Peru. Para o Grupo Honda, Langston (1965) descreveu a espécie *Mourasuchus atopus*, além de novos espécimes – incluindo um crânio quase completo – de *Purussaurus neivensis*, uma ocorrência de *Caiman* sp. – que pode ser uma das ocorrências mais antigas do gênero, dada a proposta de Fortier *et al.* (2014) de que *Caiman tremembensis* não seria um *Caiman* – e a descrição de um material atribuído a *Eocaiman* sp., o que significaria que o gênero *Eocaiman* teria um biocron de cerca de 50 milhões de anos, indo do Paleoceno Inferior ao Mioceno Médio (Fortier, 2011), um período de tempo jamais registrado para outro gênero de crocodiliano (Steel, 1973; Fortier, 2011). Fortier (2011) menciona a possibilidade de que este registro represente na verdade outro táxon, mas até o momento o registro se encontra válido.

Outro registro digno de menção feito por Langston (1965) é a descrição da espécie *Balanerodus logimus*, um táxon tido como “*Alligatoridae incertae sedis*” quando da sua proposição, e descrito com base em 119 dentes isolados. Posteriormente, o trabalho de Langston & Gasparini (1997) registrou para o Grupo Honda outras ocorrências de *Mourasuchus atopus* e *Balanerodus logimus*, este último representado por uma pré-maxila com dois dentes, o que significa o primeiro material assinalado a essa espécie que não seja apenas dentes isolados. O outro depósito importante para a fauna crocodiliana do Mioceno Médio é o Arco Fitzcarrald, localizado na Amazônia peruana, perto da

fronteira com o Brasil, e que cujos táxons encontrados foram resumidos por Salas-Gismondi *et al.* (2007). As ocorrências de Caimaninae registradas por esses autores são as de “*Purussaurus* sp.”, “*Mourasuchus* sp.”, *Paleosuchus* sp. – que representa a ocorrência mais antiga deste gênero, ainda vivente – e de dentes com “afinidades a *Caiman*”. Além destes, outro registro de *Balanerodus logimus* é também mencionado no referido trabalho.

Além desses, para a Formação Pebas, do Mioceno Médio do Peru, foram descritas recentemente as espécies de Caimaninae *Gnatosuchus pebasensis*, *Kuttanacaiman iquitosensis* e *Caiman wannlangstoni*. Enquanto os dois primeiros são caimaníneos basais, *Caiman wannlangstoni* foi recuperado dentro do clado Jacarea (Salas-Gismondi *et al.*, 2015).

Afora as unidades geológicas acima citadas, outro depósito sul-americano que recentemente revelou fósseis de Caimaninae é a Formação Castilletes, da Colômbia, que cujos sedimentos compreendem desde o Mioceno Inferior até o Plioceno (Moreno-Bernal, 2014). Os registros de Caimaninae, no entanto, estão restritos ao início do Mioceno Médio, para o qual Moreno-Bernal (2014) apresenta dentes isolados e osteodermas atribuídos tentativamente a *Purussaurus* e um fragmento de maxila associado a um fragmento de lacrimal atribuídos tentativamente a *Mourasuchus*.

Já o Mioceno Superior é, sem sombra de dúvidas, o período geológico de maior diversidade de crocodilianos da América do Sul (Riff *et al.*, 2010; Barrios, 2011; Fortier, 2011; Bona *et al.*, 2013a), dentro dos quais os Caimaninae se apresentam como o grupo taxonômico mais abundante e diverso. Os registros se distribuem entre três principais unidades geológicas: a Formação Solimões, situada nos estados brasileiros do Acre e do Amazonas (Barbosa-Rodrigues, 1892; Price, 1964, 1967; Souza-Filho, 1998; Cozzuol, 2006; Riff *et al.*, 2010; Fortier, 2011; Souza-Filho & Guilherme, 2011a e 2011b; Fortier *et al.*, 2014); a Formação Urumaco, aflorante na Venezuela (Bocquentin-Villanueva, 1984; Aguilera, 2004; Langston, 2008; Scheyer *et al.*, 2013); e a Formação Ituzaingó, presente na província argentina de Entre Rios (Bravard, 1858; Rovereto, 1912; Langston, 1965; Cione *et al.*, 2000; Bona *et al.*, 2013a e 2013b), cujas ocorrências serão detalhadas a seguir. Fortier (2011) menciona a presença de “*Mourasuchus* sp.” e “*Purussaurus* sp.” para a Formação Ipuruo, localizada na Amazônia peruana, sem no entanto detalhar a idade de tal depósito para nada além do “Mioceno”. No entanto, como a Formação Ipuruo é considerada como equivalente ao membro superior da Formação Solimões (Campbell *et*

al., 2006), a qual é considerada como sendo do Mioceno Superior (Latrubesse *et al.*, 2010); portanto, considera-se neste trabalho que a Formação Ipururo também seja do Mioceno Superior. Além dessas, as ocorrências registradas de *Purussaurus* sp. para o Formação Cobija, da Bolívia (Riff *et al.*, 2010) e de *Mourasuchus* sp. para a Formação Yecua, também da Bolívia (Tineo *et al.*, 2014) completam o registro de Caimaninae para o Mioceno Superior da América do Sul.

Figura 7: Crânio do holótipo de *Mourasuchus amazonensis* em vista dorsal, como desenhado por Price (1964), à esquerda, e uma fotografia do crânio (DGM 526-R) em vista ventral. Escalas = 30 cm.

Na Formação Solimões, são registradas as espécies *Caiman brevirostres* (Souza-Filho, 1987; Fortier *et al.*, 2014), *Mourasuchus amazonensis* (Price, 1964; Souza-Filho & Guilherme, 2011b), *Mourasuchus nativus* (Bocquentin & Souza-Filho, 1990; Cidade *et al.*, 2013a), *Mourasuchus arendsi* (Souza-Filho & Guilherme, 2011a), *Purussaurus brasiliensis* (Bocquentin-Villanueva *et al.*, 1989) e um material atribuído a *Caiman* cf. *C. yacare* por Fortier *et al.* (2009). Além desses, há ainda um crânio com mandíbulas (UFAC-2507) que já chegou a ser divulgado como uma nova espécie em duas diferentes ocasiões com os respectivos nomes de *Caiman niteroiensis* (Souza-Filho & Bocquentin,

1991) e *Caiman pachytemporalis* (Souza-Filho, 1998); no entanto, como estes dois trabalhos se tratam de um resumo e de uma tese de doutorado, respectivamente, nenhum dos dois nomes pode ser considerado válido. De qualquer maneira, uma análise do material pelo autor da presente dissertação veio a confirmar que o UFAC-2507 se trata de uma espécie nova, cuja formalização ainda aguarda por uma publicação oficial.

Já na Formação Urumaco são registradas as espécies *Caiman brevirostres* (Aguilera, 2004; Sánchez-Villagra & Aguilera, 2006), *Caiman latirostris* (= *Caiman cf. lutescens*) (Sánchez-Villagra & Aguilera, 2006; Riff *et al.*, 2010), *Melanosuchus fisheri* (Medina, 1976), *Mourasuchus arendsi* (Bocquentin-Villanueva, 1984), *Mourasuchus nativus* (Scheyer *et al.*, 2013), *Purussaurus mirandai* (Aguilera *et al.*, 2006), *Purussaurus cf. P. neivensis* (Aguilera, 2004) e *Globidentosuchus brachyrostris* (Scheyer *et al.*, 2013).

As Formações Solimões e Urumaco fazem parte da região denominada por Hoorn *et al.* (2010) como “Pan-Amazônia”, uma área maior do que a Amazônia atual e que incluiria as áreas drenadas pelos atuais rios Amazonas, Orinoco e Magdalena e que, segundo Lundberg *et al.* (1998), poderia se estender até o sul do continente, atingindo a área correspondente hoje à província argentina de Entre Rios. Nesta região afloram os sedimentos da Formação Ituzaingó, cujas espécies de Caimaninae registradas até o momento são *Caiman latirostris* (Gasparini & Báez, 1975; Bona & Gasparini, 2009; Bona *et al.*, 2013a), *Caiman cf. C. yacare* (Gasparini, 1973; Bona *et al.*, 2013a), *Caiman lutescens* (Rovereto, 1912; Bona *et al.*, 2013a), *Caiman australis* (Bravard, 1858; Bona *et al.*, 2013a), *Caiman gasparinae* (Bona & Carabajal, 2013) e *Mourasuchus nativus* (Gasparini, 1985; Bona *et al.*, 2013a e 2013b), além de outros registros atribuídos a *Caiman* sp. (Gasparini & Báez, 1975; Gasparini, 1981; Bona *et al.*, 2013a).

Após o Mioceno, a diversidade de crocodilianos na América do Sul, incluindo Caimaninae, sofreu uma drástica redução (Hoorn *et al.*, 2010; Riff *et al.*, 2010; Barrios, 2011; Fortier, 2011), sendo os registros pós-miocênicos de Caimaninae restritos aos gêneros vivos *Caiman*, *Melanosuchus* e *Paleosuchus* (Fortier, 2011) e tendo as formas gigantes *Purussaurus* e *Mourasuchus* provavelmente se extinguido na transição entre o Mioceno Superior e o Plioceno.

Na região amazônica, tal cenário de extinção pode estar relacionado à acentuada mudança no perfil das bacias hidrográficas e dos corpos d’água na região durante o

Mioceno, especialmente devido à elevação da porção norte da Cordilheira dos Andes (Hoorn *et al.*, 2010). No Mioceno Médio, toda a região oeste da Amazônia era coberta pelo “Sistema Pebas”, um grande complexo de lagos rasos e pântanos que, muito provavelmente, exerceu um papel fundamental em prover um ambiente propício à fauna crocodiliana, sendo um dos fatores que permitiu a grande diversidade e disparidade morfológica vista nos integrantes dessa fauna durante todo o Mioceno na Amazônia. Do Mioceno Médio ao Mioceno Superior, a continuidade do soerguimento da porção norte da Cordilheira dos Andes transformou o “Sistema Pebas” no “Sistema Acre”, também um complexo de lagos rasos, pântanos e rios que, embora menor do que o “Sistema Pebas”, ainda permitiu a manutenção de uma diversa fauna crocodiliana.

Após o Mioceno Superior, porém, o prosseguimento na elevação da porção norte da Cordilheira dos Andes acabou por dar à Bacia do Amazonas uma configuração hidrográfica já parecida com a atual (Hoorn *et al.*, 2010), aumentando a área ocupada pela floresta e diminuindo consideravelmente a área inundada, reduzindo assim a área total que poderia ser ocupada por crocodilianos semi-aquáticos, como eram todos os táxons de *Crocodylia* ocorrentes na região àquela época (Riff *et al.*, 2010). A diminuição da área habitada, bem como a diminuição de outros fatores correlatos – como a diversidade de itens alimentares – pode ter sido a responsável pela extinção de vários táxons crocodilianos, especialmente as formas gigantes – como os caimaníneos *Purussaurus* e *Mourasuchus*, mas também de outras linhagens, como os gavialoideos *Gryposuchus* e *Hesperogavialis* – mas também, até mesmo, de crocodilos de menor porte, como *Charactosuchus* (Riff *et al.*, 2010).

Um evento semelhante pode ter ocorrido também na região na Formação Ituzingó (Souza *et al.*, 2013), que registra os últimos registros de *Mourasuchus* e *Gryposuchus* também no sul da América do Sul, e também no Mioceno Superior. Porém, outros fatores, como o esfriamento global ocorrido no Plioceno (Ravelo *et al.*, 2004) também podem ter exercido um papel nessa mudança faunística, tanto na região da Pan-Amazônia – Formações Solimões e Urumaco – quanto na região austral da América do Sul – Formação Ituzingó (Riff *et al.*, 2010; Scheyer *et al.*, 2013; Souza *et al.*, 2013).

1.1.3 Caimaninae do Neógeno – Plioceno e Pleistoceno

Todo esse cenário de extinções e mudanças faunísticas pode ser reforçado pelo fato de o registro crocodiliano para o Plioceno da América do Sul ser bastante pequeno (Fortier, 2011), restringindo-se apenas às seguintes ocorrências: a do crocodiloídeo *Crocodylus falcoensis* (Scheyer *et al.*, 2013), da Formação San Gregorio, do Plioceno da Venezuela, e à também recém-descrita ocorrência de um espécime de *Caiman latirostris* para a Formação Piquete, considerada como sendo do “Plioceno-Pleistoceno Inferior” e localizada na província de Salta, na Argentina (Barrios, 2013). Estudos cronológicos e paleontológicos para a Formação Piquete ainda são escassos (Barrios, 2013); no entanto, se eventualmente este registro de *Caiman latirostris* for confirmado como sendo do Plioceno, ele significaria a primeira ocorrência de um fóssil de Caimaninae para este período geológico. Outro registro de caimaníneo de idade “Pliocênica/Pleistocênica” é o da espécie *Caiman venezuelensis* (Fortier & Rincón, 2012), proveniente de um poço de asfalto denominado “El Breal de Orocuá”, na Venezuela.

Já no Pleistoceno propriamente dito, o número de ocorrências fósseis de Caimaninae é maior, embora possa-se considerar que tal registro seja bom “quantitativamente”, mas não “qualitativamente”, acompanhando a asserção de Fortier *et al.* (2010) sobre o registro de Crocodylia como um todo na América do Sul. Tais ocorrências se limitam aos gêneros vivos – *Caiman*, *Melanosuchus* e *Paleosuchus* –, com destaque para as ocorrências das espécies vivas *Caiman latirostris* para Pleistoceno da Província de Salta, na Argentina (Patterson, 1936) e para o Brasil, no estado do Rio Grande do Norte (Marinho *et al.*, 2005), e *Caiman crocodilus*, no estado brasileiro do Piauí (Guérin, 1991). Adicionalmente, fósseis atribuídos a “*Melanosuchus* sp.” são registrados para a Formação Rio Madeira, no estado brasileiro de Rondônia (Andrade *et al.*, 2010), enquanto a presença de “*Paleosuchus* sp.” é registrada para a Gruta do Curupira, município de Rosário do Oeste, no estado brasileiro do Mato Grosso, por Hirooka (1997, 2003). Além desses registros citados anteriormente, uma compilação abrangente sobre as ocorrências não só de Caimaninae, mas de Crocodylia como um todo para o Pleistoceno do Brasil e de toda a América do Sul, pode ser encontrada em Fortier (2011).

Nos dias atuais, os Caimaninae estão restritos a cinco espécies: três do gênero *Caiman* (*C. crocodilus*, *C. yacare* e *C. latirostris*), duas do gênero *Paleosuchus* (*P. trigonatus* e *P. palpebrosus*) e uma do gênero *Melanosuchus* (*M. niger*). Todas as espécies estão atualmente restritas à América do Sul, com exceção de *C. crocodilus*, cujas

populações se estendem até o México, o que tem sido considerado como resultado de uma dispersão dessa espécie da América do Sul em direção à América Central ocorrida depois da elevação do Istmo do Panamá, no Plioceno (Vanzolini & Hayer, 1985; Brochu, 1999, 2010).

No que diz respeito à biogeografia dos Caimaninae fósseis, a distribuição geográfica dos táxons revela um cenário relativamente complexo para o grupo: enquanto a maioria dos táxons é proveniente da América do Sul, a existência de oito ocorrências de Caimaninae registradas na literatura para a América do Norte e para a América Central entre o Cretáceo Superior e o Terciário, uma época em que a América do Sul estava separada desses dois continentes pelo mar (Iturralde-Vinent, 2006) é um fato que necessita de explicação. As interpretações tradicionais sobre a origem dessas ocorrências na literatura podem ser divididas em dois grupos: aquelas ocorrências que foram interpretadas como remanescentes de uma população ancestral de Caimaninae na América do Norte ou na América Central, e aquelas que foram interpretadas como sendo o resultado da dispersão de um Caimaninae sul-americano em direção à América do Norte ou à América Central. No primeiro grupo, estão as ocorrências para o Cretáceo Superior e para o Paleoceno de Montana (Bryant, 1989) e para o Paleoceno do Texas (Brochu, 1996a), interpretadas como remanescentes por Brochu (1997a, 1999), além de *Culebrasuchus mesoamericanus* (Hastings *et al.*, 2013); no segundo grupo, situam-se as espécies *Orthogenysuchus olseni* e *Tsoabichi greenriverensis* (Brochu, 1999, 2010, 2011) e *Centenariosuchis gilmorei* (Hastings *et al.*, 2013), além da ocorrência de cf. *Purussaurus* para o Mioceno Inferior do Panamá (Hastings *et al.*, 2013) e da ocorrência de Caimaninae para a Formação Loredó, do Eoceno Médio do estado norte-americano do Texas (Guest, 2014) – esta última havia sido interpretada originalmente como um remanescente de uma população ancestral por Brochu (1999), porém a inserção do espécime em uma análise filogenética de Guest (2014) indicou, através de seu posicionamento dentro do grupo-coronal Caimans, que esta ocorrência deve ser melhor interpretada como um outro evento de dispersão. É importante ressaltar, porém, que os materiais mencionados por Bryant (1989) e Brochu (1996a) ainda não foram propriamente descritos nem incluídos em uma análise filogenética, o que dificulta inferências biogeográficas sobre os mesmos.

De qualquer jeito, a possibilidade de múltiplos eventos de dispersão entre as massas de terra do continente Americano durante o Cretáceo e Terciário torna a história

biogeográfica de Caimaninae um cenário relativamente complexo (Brochu, 2010, 2011). Para se obter uma maior compreensão sobre quais táxons norte-americanos de Caimaninae realizaram dispersão entre os continentes e quais seriam simplesmente remanescentes de populações primitivas de Caimaninae nas Américas do Norte e Central, é fundamental a realização de análises filogenéticas mais abrangentes e com um maior número de táxons incluídos (Brochu, 2011). Tal análise será, também, um dos tópicos abordados no presente trabalho.

1.2 – *Mourasuchus*: histórico de ocorrências, distribuição e características morfológicas gerais

Entre todos os exemplos da formidável diversidade e disparidade morfológica apresentados pelos Caimaninae durante toda a sua história evolutiva, o gênero extinto *Mourasuchus*, restrito ao Mioceno da América do Sul, representa um dos táxons mais peculiares e interessantes. Possuindo um rostro largo, longo e achatado, semelhante ao “bico de um pato”, *Mourasuchus* muito provavelmente possuía um comportamento e um hábito alimentar diferentes não só dos outros Caimaninae, como também da grande maioria dos crocodilomorfos, extintos ou viventes. Essas interessantes peculiaridades fizeram do gênero *Mourasuchus* o objeto principal da presente dissertação, graças às justificativas que serão apresentadas a seguir, em conjunto com os objetivos específicos deste trabalho. Antes, porém, serão relatados o histórico de ocorrências e as características gerais (anatômicas, sistemáticas e taxonômicas) do gênero *Mourasuchus*.

O gênero *Mourasuchus* compreende atualmente quatro espécies: *M. amazonensis* Price, 1964; *M. atopus* (Langston, 1965); *M. arendsi* Bocquentin-Villanueva, 1984 e *M. nativus* (Gasparini, 1985). O histórico da criação e das demais ocorrências dessas quatro espécies será dado a seguir.

Durante uma expedição do então Departamento de Geologia e Mineralogia ao Rio Juruá, estado do Acre (Brasil), em 1962, foi encontrado um fóssil de crocodiliano tão peculiar que mereceu, quando da sua descrição (Price, 1964) a criação de um novo gênero: *Mourasuchus*. O material em questão, sobre o qual foi criada a espécie *Mourasuchus amazonensis*, era composto por um “crânio com mandíbulas”, segundo a

descrição do autor, embora apenas a região dorsal do crânio tenha sido ilustrada em seu trabalho (Fig. 7). Na ocasião, embora Price (1964) tenha classificado seu trabalho descritivo como “preliminar”, um trabalho mais completo sobre esse material jamais seria realizado. Embora a localidade em que este material foi encontrado – localidade registrada como “No 33” na “Expedição Geológico-Paleontológica ao Alto Juruá” de 1956 – tenha sido interpretada inicialmente como pertencendo ao Plioceno (Price, 1964; Langston, 1966), trabalhos posteriores (ex. Bocquentin & Souza-Filho, 1990; Riff *et al.*, 2010) atribuem esta ocorrência original da espécie ao Mioceno Superior, acompanhando a idade que é atribuída à Formação Solimões como um todo em alguns trabalhos posteriores (e.g. Cozzuol, 2006; Latrubesse *et al.*, 2010; Fortier *et al.*, 2014). No entanto, Latrubesse & Rancy (1998) atestam que a região do Alto Rio Juruá exibe afloramentos de várias épocas diferentes ao longo do seu curso, desde o Mioceno Superior até depósitos do Pleistoceno e do Holoceno, levando Souza-Filho & Guilherme (2011a) a interpretar a idade do holótipo de *M. amazonensis* como uma “dúvida”. Apenas trabalhos posteriores sobre a geologia da região, em especial sobre a supracitada localidade No 33 da “Expedição de 1956” pode solucionar essa questão. Uma outra ocorrência de *M. amazonensis* só seria registrada por Souza-Filho & Guilherme (2011b), a partir de um jugal esquerdo proveniente de um afloramento da Formação Solimões na localidade “Morro do Careca”, no estado do Acre, atribuída ao Mioceno Superior.

Apenas um ano depois da publicação de *Mourasuchus amazonensis*, Langston (1965), sem saber sobre o trabalho de Price, descreveu *Nettosuchus atopus* (Fig. 8), um crocodilo proveniente do Grupo Honda, do Mioceno Médio da Colômbia. Na ocasião, o autor achou o crocodilo tão peculiar que decidiu por criar uma nova família, Nettosuchidae, para incluí-lo. Uma vez ciente do trabalho de Price (1964), porém, Langston (1966) sinonimizou seu “Nettosuchus” com *Mourasuchus*, criando a espécie *Mourasuchus atopus*. Neste contexto, é importante destacar que um trabalho anterior (Savage, 1951), ao arrolar as ocorrências de vertebrados fósseis da chamada “Fauna de La Venta”, originário do Grupo Honda, listou entre suas ocorrências a existência de um crocodilo pertencente à família “Stomatosuchidae”. Esse material, muito provavelmente, se refere justamente ao material que Langston (1965) descreveu como *M. atopus*. A atribuição à Stomatosuchidae deve-se à semelhança da morfologia craniana entre *Mourasuchus* e *Stomatosuchus inermis* (Stromer, 1925), um grande crocodilomorfo proveniente do Cretáceo Superior da Formação Bahariya, no Egito. As semelhanças entre

Mourasuchus e *Stomatosuchus* – bem como a outros gêneros provavelmente aparentados a este último recentemente descritos para o Cretáceo Superior da África (Serenó & Larsson, 2009; Holliday & Gardner, 2012) – são interessantes não só como um caso de convergência adaptativa, mas também pelas teorias paleoecológicas em comum que foram propostas para ambos os grupos, que serão detalhadas posteriormente e que estão relacionadas com um dos objetivos deste trabalho (vide o tem “*Mourasuchus*: paleoecologia e alimentação”, posteriormente nos “Resultados” desta dissertação).

Figura 8: Fragmentos do crânio do holótipo de *Mourasuchus atopus*, UCMP-38012, (A). Escala = 10 cm.

Posteriormente, fragmentos cranianos atribuídos a *Mourasuchus atopus* seriam descritos (mas sem ilustrações) por Langston & Gasparini (1997), provenientes das Formações La Victoria e Villavieja (Grupo Honda, Fauna de La Venta), ambas também do Mioceno Médio da Colômbia (Hsiou *et al.*, 2010).

Apesar desta sinonímia, o nome familiar “Nettosuchidae” continuou válido, sendo utilizado em vários trabalhos desde então (p. ex. Langston, 1966; Steel, 1973; Bocquentin & Souza-Filho, 1990; Gasparini, 1996) como uma família que possuía apenas o gênero *Mourasuchus*; em sua análise filogenética sobre os Alligatoidea, Brochu

(1999) chegou a sugerir a adoção de “Nettosuchidae” como o nome do clado que reuniria *Mourasuchus* e *Orthogenysuchus olseni*, o crocodilo do Eoceno dos Estados Unidos recuperado por este autor como táxon-irmão de *Mourasuchus*. A adoção do nome, no entanto, não foi efetivada com a justificativa de que mais estudos eram necessários, em especial sobre o holótipo de único espécime conhecido de *Orthogenysuchus*, um material incompleto e, à época, ainda pouco preparado e revestido por matriz sedimentar em algumas regiões.

Mourasuchus arendsi, a terceira espécie do gênero, foi descrita por Bocquentin-Villanueva (1984) a partir de um crânio quase completo, uma hemi-mandíbula direita incompleta (Fig. 9), vértebras e outros fragmentos oriundos dos sedimentos da Formação Urumaco, Mioceno Superior da Venezuela. Posteriormente, materiais atribuídos a essa espécie oriundos da Formação Solimões, Mioceno Superior do Acre, no Brasil (Souza-Filho & Guilherme, 2011a). Adicionalmente, Langston (2008) descreveu elementos pós-cranianos pertencentes a um espécime, o MCNC-PAL-110-72V, o qual ele considerou como “provavelmente” pertencente a *M. arendsi*; maiores detalhes sobre a situação deste espécime serão dados posteriormente, ainda nesta “Introdução”.

Figura 9: Crânio, em vista dorsal (A; escala = 20 cm) e mandíbula direita, em vista látero-dorsal (B; escala = 10 cm) do holótipo de *Mourasuchus arendsi* (CIAAP-1297).

Gasparini (1985) descreve *Carandaisuchus nativus* (Fig. 10), um novo gênero baseado em dois tetos cranianos isolados provenientes de afloramentos da Formação Ituzaingó (Mioceno Superior), localizados nos arredores da cidade de Paraná, província de Entre Rios, Argentina. No entanto, Bocquentin & Souza-Filho (1990), a partir da

descrição de novos materiais provenientes da Formação Solimões, do Mioceno Superior do Brasil, consideraram *Carandaisuchus* como um sinônimo júnior de *Mourasuchus*, dando origem à *Mourasuchus nativus*, a quarta e última espécie conhecida até o momento para o gênero.

Posteriormente, outros materiais atribuídos a *M. nativus* provenientes de vários afloramentos da Formação Solimões seriam relatados por Oliveira & Souza-Filho (2001), enquanto Cidade (2012) e Cidade *et al.* (2013a) ofereceram uma descrição prévia de nove crânios parciais provenientes da localidade “Niteroi”, um afloramento pertencente à Formação Solimões (Mioceno Superior) (Campbell *et al.*, 2006). Bona *et al.* (2013b) forneceram uma descrição anatômica detalhada de *M. nativus* baseada principalmente no holótipo e no hipodigma descritos originalmente por Gasparini (1985), mas que também se valeu de alguns exemplares provenientes da Formação Solimões, do Mioceno Superior do Brasil.

Scheyer *et al.* (2013) reportaram a ocorrência de *M. nativus* para a Formação Urumaco, do Mioceno Superior da Venezuela, o que implica que a espécie teria uma distribuição geográfica maior do que a de qualquer outra espécie de crocodilo atual da América do Sul, abrangendo mais de 4000 quilômetros, “desde a região Buenos Aires até a costa do Mar do Caribe” (Scheyer *et al.*, 2013).

Figura 10: Holótipo de *Mourasuchus nativus* (MLP 73-iv-15-8), em vista dorsal. Escala = 10 cm.

Simultaneamente ao descrever os materiais provenientes da Argentina, Gasparini (1985) ainda atribuiu a *Carandaisuchus* um espécime depositado no American Museum of Natural History (AMNH) que seria, segundo a autora, oriundo das rochas pleistocênicas de Tarija, no sul da Bolívia. Em seu trabalho, porém, a autora não ofereceu nenhuma ilustração do material. Bocquentin & Souza-Filho (1990) consideraram esse espécime como *Mourasuchus nativus*, acompanhando sua revisão taxonômica, e ao mesmo tempo continuaram considerando a mesma origem temporal e estratigráfica para este espécime proposta por Gasparini (1985). Posteriormente, Langston & Gasparini (1997) identificaram esse material como sendo “AMNH 14441” e lançaram dúvidas com relação à sua suposta origem no Pleistoceno de Tarija, enquanto Fortier (2011) interpretou este espécime como proveniente de depósitos do Mioceno Médio situados nos arredores de Tarija – nenhum dos autores, porém, forneceu uma descrição morfológica ou uma ilustração do referido material. A resolução deste impasse, apesar de não se constituir em um dos objetivos da dissertação (a ser detalhados posteriormente) terminou por constituir um dos tópicos abordados neste trabalho.

Ao descrever a espécie fóssil *Melanosuchus fisheri*, proveniente da Formação Urumaco, do Mioceno Superior da Venezuela, Medina (1976) mencionou a existência de um fóssil da espécie *Mourasuchus amazonensis* que seria originário dos sedimentos da mesma Formação, mas sem fornecer maiores detalhes sobre esse material. É bastante provável, porém, que esta menção já se referisse ao espécime MCNC-PAL-110-72V, um crânio quase completo com mandíbulas (Fig. 11) e alguns elementos pós-cranianos que foi coletado em 1972 nos sedimentos da Formação Urumaco, em uma expedição conjunta formada pela Universidade de Harvard com instituições venezuelanas (Medina, 1976; Linares, 2004; Langston, 2008).

Este material, logo após a coleta, foi enviado ao Museum of Comparative Zoology da Universidade de Harvard, onde o crânio e a mandíbula passaram por uma restauração, provavelmente com o objetivo de serem expostos em um museu, mas retornaram ao Museo de Ciencias Naturales de Caracas, na Venezuela, em 2002 (Linares, 2004). Aguilera (2004) utilizou o crânio desse material – com o número de registro de MCN-URU-2002-110 – apenas como ilustração das ocorrências do gênero *Mourasuchus* na Venezuela, sem se dedicar a nenhum estudo mais apropriado desse material.

Figura 11: MCNC-PAL-110-72V: crânio em vistas dorsal (A) e ventral (B); mandíbulas em vista dorsal (C). Escalas = 20 cm.

Mesmo assim, é importante ressaltar que o referido autor aparentemente atribui o espécime a *M. arendsi*, ao comentar que todas as ocorrências de *Mourasuchus* da Venezuela pertenceriam a essa espécie. Langston (2008) publicou uma descrição morfológica detalhada dos materiais pós-cranianos desse material – identificado por ele pelo número “MCC-110-72” – incluindo “grande parte da coluna vertebral (p. ex. Fig. 12), fragmentos de costelas, partes das cinturas pélvica e escapular e alguns osteodermas”, identificando o material como sendo “provavelmente” de *M. arendsi*. Durante a visita ao Museo de Ciencias Naturales de Caracas realizada durante o desenvolvimento da

dissertação, foi permitido ao aluno realizar a descrição morfológica formal do crânio e da mandíbula do espécime MCNC-PAL-110-72V, o qual não estava incluído nos objetivos da dissertação originalmente – embora a análise do material, para fins comparativos e de análise filogenética, estivesse. Os resultados decorrentes dessa descrição morfológica, bem como a situação taxonômica deste novo espécime e suas implicações na taxonomia e sistemática de *Mourasuchus*, estão constantes dentro dos resultados desta dissertação.

Figura 12: Vértexas do MCNC-PAL-110-72V: terceira vértebra cervical em vista lateral (A) e anterior (B); quinta e sexta vértebras cervicais em vista lateral (C). Imagem extraída de Langston (2008). Escala = 5 cm.

Finalmente, registros fragmentários atribuídos a “*Mourasuchus* sp.” são registrados para a Formação Solimões por Souza-Filho & Kischlat (1995) e Oliveira & Souza-Filho (2001). Salas-Gismondi *et al.* (2007) registram uma pré-maxila e um dentário, ambos fragmentados, atribuídos a “*Mourasuchus* sp.” e provenientes de sedimentos do Mioceno Médio do Arco Fitzcarrald, no Peru, fazendo desta a primeira ocorrência do grupo para este país. Além desses, Tineo *et al.* (2014) confirmaram a ocorrência de *Mourasuchus* na Bolívia ao descrever material proveniente da Formação Yecua, Bacia Chaco, datada do Mioceno Superior.

Em resumo, portanto, as ocorrências *Mourasuchus* são restritas aos Miocenos Médio e Superior e ao Pleistoceno da América do Sul, provenientes de depósitos de seis países diferentes (Fig. 13).

Figura 13: Mapa político da América do Sul mostrando as ocorrências das espécies de *Mourasuchus* em cada país, de acordo com a taxonomia atual. 1 – Grupo Honda (Formações Villavieja e La Victoria), Colômbia (Mioceno Médio); 2 – Arco Fitzcarrald, Peru (Mioceno Médio); 3 – Formação Urumaco, Venezuela (Mioceno Superior); 4 – Formação Solimões, Acre, Brasil (Mioceno Superior); 5 – Formação Yecua, Bolívia (Mioceno Superior); 6 – Formação Ituzaingó, Argentina (Mioceno Superior); 7 – Depósitos de Tarija, Bolívia (Pleistoceno). As referências para cada uma das ocorrências se encontram ao longo do texto.

2. Justificativa e objetivos da dissertação

Apesar de se passarem cinquenta anos da primeira publicação de *Mourasuchus* (Price, 1964), estudos detalhados sobre o gênero ainda são escassos: até o momento, foram realizadas apenas três descrições morfológicas detalhadas, sendo duas cranianas (Langston, 1965; Bona *et al.*, 2013b) e somente uma pós-craniana (Langston, 2008). Além disso, apenas um trabalho (Bona *et al.*, 2013a) se ocupou em analisar as relações filogenéticas entre as quatro espécies de *Mourasuchus* entre si e destas com os demais Caimaninae. Diante deste quadro, decidiu-se estabelecer o projeto que resultou na presente da dissertação para se proporcionar, principalmente, um maior conhecimento acerca da morfologia, sistemática filogenética e taxonomia de *Mourasuchus*.

Especificamente, os quatro objetivos da presente dissertação, conforme relatados no plano inicial, são:

- a) Expandir a diagnose do gênero, e de suas espécies, através do estudo morfológico comparativo de espécimes das quatro espécies do gênero *Mourasuchus*, principalmente as espécies *Mourasuchus arendsi* e *M. amazonensis*, cujas descrições são sucintas e pouco detalhadas.
- b) Através do estudo osteológico-anatômico comparativo, estabelecer novos caracteres de valor filogenético na tentativa de se obter uma hipótese filogenética mais robusta e sustentada para o táxon.
- c) Obter uma melhor compreensão acerca da biogeografia de *Mourasuchus*, em especial através da investigação de sua afinidade filogenética com *Orthogenysuchus olseni* e as questões biogeográficas relacionadas.
- d) Contribuir para o entendimento da paleoecologia do táxon, através do estudo dos caracteres morfológicos, especialmente do crânio.

O primeiro objetivo pode ser encarado como uma revisão da chamada “alfa-taxonomia” de *Mourasuchus*, cujas justificativas são basicamente aquelas já apresentadas no primeiro parágrafo desta seção, em especial o caráter sucinto das descrições dos holótipos – e das diagnoses oferecidas – de *M. amazonensis* e *M. arendsi*.

Já ao segundo objetivo proposto será oferecida uma abordagem mais abrangente daquela proposta originalmente. Nos últimos anos, tem havido várias publicações com descrições de novas espécies e redescritções de espécies já conhecidas de Caimaninae (Fortier & Rincón, 2012; Pinheiro *et al.*, 2012; Bona & Carabajal, 2013; Bona *et al.*, 2013a; Bona *et al.*, 2013b; Hastings *et al.*, 2013; Scheyer *et al.*, 2013; Fortier *et al.*, 2014) e até o momento não foi publicada nenhuma análise filogenética reunindo todas essas novas informações. Assim sendo, um objetivo adicional desta dissertação é fornecer uma análise filogenética de Caimaninae incluindo os novos táxons descritos, com o objetivo de oferecer a filogenia mais completa possível para este táxon, além do objetivo inicial de investigar as relações filogenéticas de *Mourasuchus* e destas com *Orthogenysuchus olseni* – o que, por sua vez, constitui o terceiro objetivo desta dissertação.

Este terceiro objetivo, por sua vez, também terá sua abordagem expandida uma vez que se falará sobre a biogeografia dos Caimaninae como um todo, abordando todas as possíveis dispersões trans-oceânicas que podem ter ocorrido na história do grupo – citadas anteriormente, na “Introdução” desta dissertação – e não apenas a que envolve *Orthogenysuchus olseni*. Tal discussão será ancorada principalmente nos resultados da análise filogenética que será realizada como parte do segundo objetivo, citado anteriormente.

O último objetivo específico citado – sobre o entendimento da paleoecologia de *Mourasuchus* – é uma linha de pesquisa interessante por uma gama de motivos. Como exposto anteriormente, o Mioceno da América do Sul representou um tempo e um espaço em que a fauna crocodiliana atingiu uma grande diversidade não só em número de espécies, como também em número de linhagens coexistentes – Alligatoroidea, Gavialoidea e Crocodyloidea, além do sebecídeo *Langstonia*, restrito ao Mioceno Médio (Langston, 1965) –, além de uma grande disparidade morfológica que permitiu a ocupação de diferentes nichos. Neste contexto, a morfologia peculiar exibida por *Mourasuchus*, a ser detalhada a seguir, expõe a possibilidade de que este crocodilo ocuparia ainda um outro nicho distinto das formas contemporâneas ao grupo.

Como relatado anteriormente, o aspecto mais característico e intrigante de *Mourasuchus* é a sua peculiar morfologia craniana: estes crocodilos possuem um rostro extremamente longo, largo e achatado dorso-ventralmente (Fig. 7), além de mandíbulas que, acompanhando o tamanho do rostro, são também bastante longas, mas também esguias e frágeis, com uma sínfise mandibular bastante diminuta e não-fusionada

(Langston, 1965, 1966; Bona *et al.*, 2013a; Fig. 14). Cada ramo mandibular de *Mourasuchus*, assim como cada uma das arcadas dentária das maxilas, possui cerca de 40 dentes (Price, 1964; Langston, 1965; Bona *et al.*, 2013a). O tamanho dos dentes em *Mourasuchus* possui uma diferença de tamanho marcante; em *M. atopus*, Langston (1965) relata que os quatro dentes mandibulares são maiores, enquanto do quinto alvéolo em diante tanto os dentes quanto os próprios alvéolos diminuem progressivamente de tamanho em sentido ântero-posterior. Apesar de um “pico secundário” no tamanho dos alvéolos ao redor do 17º alvéolo, Langston (1965) relata que tal diminuição continua gradativamente até um ponto em que, ao invés de alvéolos definidos, há apenas uma espécie de “vala” em que os dentes, ainda progressivamente menores, se alojam (Fig. 15). Um padrão semelhante pode ser observado em uma mandíbula preservada de *M. amazonensis*, descrita posteriormente.

Figura 14: Uma hemimandíbula direita (UFAC-2283) e uma esquerda (UFAC-1669) de *Mourasuchus* sp. posicionadas juntas para demonstrar a fragilidade e a morfologia esguia das mandíbulas do gênero. Escala = 5 cm.

Tais características da morfologia craniana levaram Langston (1965) a teorizar que *Mourasuchus* não era um predador ativo de grandes presas, como a maioria dos crocodilos extintos ou vivos, mas sim um animal que se utilizaria de técnicas “menos extenuantes” para captura e consumo de alimento. Tal hipótese fez com que trabalhos posteriores (Riff *et al.* 2010; Bona *et al.* 2013b) classificassem *Mourasuchus* como um crocodilo “filtrador”. Em uma descrição de materiais pós-cranianos de *M. arendsi*, Langston (2008), descreveu algumas características— como vértebras cervicais curtas, com pouco desenvolvimento de suas hipapófises — que indicariam que *Mourasuchus* possuiria uma baixa capacidade de movimentação do pescoço, o que é crucial para a

captura de grandes presas em crocodilos vivos (Busbey, 1994) e, logo, corroboraria a hipótese que encara *Mourasuchus* como um animal “filtrador”.

No entanto, como proposto por Bona *et al.* (2013b) os hábitos alimentares propostos para *Mourasuchus* ainda são meramente especulativos, e um melhor esclarecimento a respeito deste tópico pode ser obtido com um estudo de biomecânica. A realização de tal estudo não está incluída entre os objetivos desta dissertação; no entanto, considera-se que os estudos anatômicos realizados durante esta dissertação possam reunir dados e perspectivas que possam ajudar a, pelo menos, criar um quadro mais definido sobre a questão da alimentação em *Mourasuchus*. Este fato, além da realização de uma revisão bibliográfica sobre o tema de métodos de ingestão de alimento e ecologia de crocodilomorfos em geral, vivos ou extintos, tornaram um estudo sobre a paleoecologia e a alimentação de *Mourasuchus* um tema considerado pertinente a esta dissertação.

Figura 15: Parte posterior da mandíbula esquerda de *Mourasuchus atopus* (UCMP-38012, acima) e de *M. amazonensis* (DGM 526-R, abaixo) demonstrando a quase confluência entre os alvéolos mandibulares posteriores observada em *Mourasuchus*. Escalas = 5 cm.

3. Materiais e Métodos

3.1 Lista de materiais fósseis descritos, utilizados para comparação anatômica e utilizados para codificação filogenética

A lista completa de materiais utilizada nas descrições morfológicas de *Mourasuchus*, e as de materiais de crocodilos vivos e fósseis utilizados em comparações anatômicas está disponível no “Apêndice 1”, ao final desta Dissertação.

3.2 - Visitas às coleções científicas para análise de materiais fósseis

a) Museu de Ciências da Terra do Serviço Geológico Nacional (CPRM), Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil: holótipo de *Mourasuchus amazonensis* (DGM 526-R), constituído por um crânio quase completo com fragmentos da mandíbula esquerda. Foram realizadas duas visitas a este museu: a primeira em Maio, a segunda em Setembro de 2013, e a terceira em Setembro de 2014.

b) Museu de Paleontologia da Universidade Federal do Acre (UFAC), Rio Branco, Acre, Brasil: materiais atribuídos a *Mourasuchus nativus* (UFAC-1424 e UFAc-4845), *M. arendsi* (UFAC-5716, UFAc-5883, UFAc-1818, UFAc-1799), *M. amazonensis* (UFAC-5269) além de vários espécimes atribuídos a *Mourasuchus* sp: uma pré-maxila (UFAC-2253), três maxilas (UFAC-4728, UFAc-3789 e UFAc-3779) e um possível osso palpebral (UFAC-1700). Foram realizadas duas visitas: a primeira em agosto de 2013, e a segunda entre julho e agosto de 2014.

c) American Museum of Natural History (AMNH), Nova York, Estados Unidos: basicrânio atribuído a *Mourasuchus nativus* (AMNH 14441) e holótipo de *Orthogenysuchus olseni* (AMNH 5178). A visita foi realizada entre os dias 21 e 25 de outubro de 2013.

d) Museum of Paleontology da Universidade da Califórnia (UCMP), Berkeley, Estados Unidos: holótipo de *Mourasuchus atopus* (UCMP 38012), além de um dentário

esquerdo incompleto atribuído à mesma espécie (UCMP 40177). A visita foi realizada entre os dias 4 e 8 de novembro de 2013.

e) Centro de Investigaciones Antropológicas, Arqueológicas y Paleontológicas da Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda (CIAPP-UNEFM), Coro, Venezuela, para análise do holótipo de *Mourasuchus arendsi* (CIAPP 1297). A visita foi realizada no dia 11 de fevereiro de 2014.

f) Museo de Ciencias Naturales de Caracas (MCN), Caracas, Venezuela: crânio quase completo e mandíbulas atribuídos a *Mourasuchus arendsi* (MCNC-PAL-110-72V). A visita foi realizada entre os dias 13 e 21 de fevereiro de 2014.

Uma das visitas previstas no plano inicial, a ser realizada ao Museo de La Plata, na Argentina, para análise do holótipo (MLP 73-iv-15-8) e do hipodigma (MLP 73-iv-15-9) da espécie *Mourasuchus nativus*, não será mais realizada porque fotos desses materiais foram repassadas ao aluno pelo seu ex-professor-orientador da graduação, Dr. Douglas Riff, da Universidade Federal de Uberlândia (UFU). O acesso a essas fotos tornou desnecessária, no nosso entender, a viagem à coleção do Museo de La Plata.

3.3 - Análise Filogenética

A análise filogenética deste trabalho foi feita primariamente com base na matriz de dados fornecida por Brochu (2011), que realizou uma abrangente análise filogenética do clado Eusuchia, com ênfase no clado Alligatoroidea, em continuidade a seus trabalhos anteriores (ex. Brochu, 1999, 2010), sendo constituída atualmente por 80 táxons e 181 caracteres.

Os caracteres de Brochu (2011), por serem a principal base de dados utilizada, serão contados neste trabalho como sendo os caracteres que vão de “1” a “181”.

Em alguns destes caracteres, foram necessárias mudanças em sua composição, seja alterações na redação ou inclusões de novos estados. Se tornou necessária, além disso, a criação de um novo caráter. A lista de todas essas alterações, bem como a descrição de cada uma delas, será oferecida no item “Descrição do novo caráter e

discussão sobre os novos estados de caráter propostos”, na seção “Análise Filogenética de *Mourasuchus* e Caimaninae” constante dos “Resultados” desta dissertação.

Além dos caracteres de Brochu (2011), também foram utilizados os seguintes caracteres provenientes de outros trabalhos:

- os caracteres “165 e 167” propostos por Bona *et al.* (2013a), os quais serão referidos neste trabalho como os caracteres “182 e 183”, respectivamente;
- o caráter proposto por Bona (2007), que será referido como caráter “184” neste trabalho;
- os caracteres “104”, “108” e “109” de Barrios (2011), que serão referidos neste trabalho como os caracteres “185”, “186” e “187”, respectivamente;
- um novo caráter: ramo sub-temporal do jugal esguio (0), robusto (1) ou expandido látero-medialmente e achatado dorso-ventralmente (2), que será referido como caráter “188” neste trabalho.

Além das 80 unidades operacionais utilizadas por Brochu (2011), foram acrescentados alguns táxons recém-descritos de Caimaninae, de acordo com um dos objetivos da dissertação, a saber:

- *Mourasuchus amazonensis*, *M. atopus* e *Caiman gasparinae*, com a codificação fornecida por Bona *et al.* (2013a), embora a codificação de *M. atopus* utilizada neste trabalho seja o resultado da combinação, feita pelo autor, das codificações das espécies *M. atopus* e *M. arendsi* feita por Bona *et al.* (2013a), acompanhando a sinonímia de *M. arendsi* com *M. atopus* proposta por este trabalho (ver a seção “Revisão Taxonômica de *Mourasuchus*, posteriormente).
- UFAC-1424: este espécime, previamente atribuído a *Mourasuchus nativus* (Bocquentin & Souza-Filho, 1990), foi codificado de forma independente devido à não-validade de *M. nativus* proposta por este trabalho e também pela possibilidade de que ele represente uma nova espécie de *Mourasuchus* (ver a seção “Revisão Taxonômica de *Mourasuchus*, posteriormente). A codificação foi feita pelo autor.
- *Caiman brevirostres*, com a codificação fornecida por Fortier *et al.* (2014)
- *Culebrasuchus mesoamericanus* e *Centenariosuchus gilmorei*, com a codificação fornecida por Hastings *et al.* (2013)

- *Globidentosuchus brachyrostris*, com a codificação fornecida por Scheyer *et al.*, (2013)
- *Eocaiman paleocenicus* e *E. itaboraiensis*, com a codificação fornecida por Pinheiro *et al.* (2012)
- UFAC-2507, um crânio com mandíbulas que pode se tratar de um novo gênero e uma nova espécie de Caimaninae, cuja codificação foi feita pelo autor. Este material já havia sido nomeado anteriormente como “*Caiman niteroiensis*” por Souza-Filho & Bocquentin (1991) e como “*Caiman pachytemporalis*” por Souza-Filho (1998), mas nenhum desses nomes é válido uma vez que nenhuma dessas duas publicações citadas são oficiais, daí a simples referência a esta unidade operacional pelo seu número de tombo, UFAC-2507.
- MCNC-PAL-110-72V, um crânio quase completo com mandíbulas e elementos pós cranianos de *Mourasuchus*; a codificação do pós-crânio foi feita por Langston (2008), enquanto a do crânio e da mandíbula foram feitas pelo autor; este material pode representar uma nova espécie de *Mourasuchus*.

Assim, a análise atual reúne ao todo 188 caracteres e 92 unidades operacionais.

Além disso, as espécies denominadas como *Pristichampsus vorax* e *Baryphracta deponiae* por Brochu (2011), foram denominadas neste trabalho como *Boverisuchus vorax* e *Diplocynodon deponiae*, acompanhando as revisões taxonômicas propostas por Brochu (2013) e Delfino & Smith (2012), respectivamente. O táxon *Pristichampsus geiseltalensis* foi excluído da análise e substituído por seu sinônimo sênior *Boverisuchus magnifrons*, de acordo com a revisão taxonômica feita por Brochu (2013). A codificação utilizada deste novo táxon também é a que foi fornecida por Brochu (2013). Também a unidade operacional “*Caiman lutescens*” utilizada por Brochu (2011) foi reconsiderada neste trabalho, uma vez que o espécime em que esta foi baseada (UCMP 39978) não pode ser considerado como pertencente a *C. lutescens* de acordo com Bona *et al.* (2013a); assim sendo, esta unidade operacional aparece identificada apenas como “UCMP 39978” na presente análise.

A codificação do novo caráter proposto – bem como a revisão das codificações já propostas, especialmente daqueles caracteres que não foram propostos por Brochu

(2011), citados acima – foram realizadas tanto através de análises de materiais disponíveis em coleções quanto por análises de fotografias e dados disponíveis na literatura científica. Uma lista das fontes das codificações para cada espécie será oferecida no “Apêndice 1” desta Dissertação.

A matriz de dados foi armazenada no software Mesquite, enquanto a análise filogenética foi processada no programa “Tree analysis using New Technology” – TNT (Goloboff *et al.*, 2008) – disponibilizado gratuitamente na internet pela Willi Hennig Society.

3.4 - Contexto geológico dos materiais de *Mourasuchus* descritos neste trabalho

Dos cinco fósseis de *Mourasuchus* descritos neste trabalho, dois (DGM 526-R, holótipo de *M. amazonensis*, e UFAC-1424, espécime de *M. nativus*) são provenientes da Formação Solimões, unidade geológica que aflora nos estados brasileiros do Acre e do Amazonas (Latrubesse *et al.*, 2010).

Outros dois, por sua vez – CIAAP-1297, holótipo de *M. arendsi*, e o espécime MCNC-PAL-110-72V, atribuído tentativamente a *M. arendsi* por Langston (2008) – enquanto outros dois provêm da Formação Urumaco, aflorante na Venezuela. Neste sentido, será oferecido um breve resumo sobre as características geológicas de ambas as Formações.

3.4.1 Formação Solimões

A Formação Solimões é uma unidade litoestratigráfica pertencente à Bacia do Acre, cujos depósitos datam do Mioceno Superior e/ou Plioceno Inferior (Latrubesse *et al.*, 2010), composta por sedimentos finos de origem flúvio-lacustre que se depositam em camadas horizontais ou sub-horizontais. É composta em sua maior parte por rochas argilosas com concreções carbonáticas e gipsíferas. Também ocorrem concentrações esparsas de pirita e pequenas quantidades de siltitos e arenitos ferruginosos, entre outros.

Os sedimentos da Formação Solimões formam pacotes horizontais e sub-horizontais que podem chegar à espessura de 1000 metros (Latrubesse *et al.*, 2010).

As assembleias fossilíferas da Formação Solimões são consideradas como sendo do Mioceno Superior, com uma unidade equivalente a “Huayqueriense” das idades de mamíferos terrestres da América do Sul – “South American Land Mammal Age – SALMA” (Latrubesse *et al.*, 2010).

3.4.2 Formação Urumaco

A Formação Urumaco é uma unidade litoestratigráfica formada por uma sequência rochosa de 2000 metros de espessura, apresentando uma litologia variada composta por arenitos, argilitos, siltitos e calcários (Linares, 2004). A Formação Urumaco foi depositada em um intervalo de tempo que compreende desde o período mais tardio do Mioceno Médio até todo o período do Mioceno Superior, possui sedimentos de origem costeira e de origem flúvio-lacustre e tem sido tradicionalmente dividida em três membros: Inferior, Médio e Superior (Linares, 2004).

Os dois fósseis de *Mourasuchus* descritos neste trabalho são provenientes do Membro Superior da Formação (Bocquentin-Villanueva, 1984; Langston, 2008), o qual é descrito como sendo uma sequência de folhelhos e arenitos sem elementos calcários (Linares, 2004). Seus sedimentos, por sua vez, são interpretados como depósitos e de planícies de inundação, com influências marinhas ocasionais.

As assembleias fossilíferas do Membro Superior da Formação Urumaco também são consideradas como sendo do Mioceno Superior, com uma unidade equivalente a “Huayqueriense” das idades de mamíferos terrestres da América do Sul – “South American Land Mammal Age – SALMA” (Linares, 2004).

4. Resultados

4.1 – Descrições e redescrições morfológicas de fósseis atribuídos a *Mourasuchus*

4.1.1 Holótipo de *Mourasuchus amazonensis* (DGM 526-R)

As visitas ao Museu de Ciências da Terra do CPRM possibilitaram a análise do holótipo da espécie *Mourasuchus amazonensis*, tombado sob o número DGM 526-R, constituído por um crânio quase completo (Fig. 7) e três fragmentos pertencentes a uma mandíbula esquerda (Fig. 16). O crânio quase completo foi descrito por Price (1964) de forma “preliminar”, embora a descrição mais completa prometida nunca tenha chegado a ser realizada. Apesar de Price (1964) ter feito referência à existência de “mandíbulas”, no plural, em seu trabalho original, apenas os fragmentos de uma única mandíbula, a esquerda, foram encontrados durante a visita à coleção – assim, a existência de uma eventual mandíbula direita relacionada a esse material, por enquanto, não pôde ser averiguada.

No que diz respeito ao crânio quase completo de *Mourasuchus amazonensis*, uma análise mais aprofundada do material se mostrou impossível devido à região dorsal do crânio estar inserida firmemente a uma jaqueta de gesso, de forma que apenas a região palatal (ventral) do crânio pode ser visualizada. Atualmente, esforços estão sendo realizados no intuito de realizar uma tomografia no crânio do material (DGM 526-R) para possibilitar ao menos uma visualização grosseira da superfície dorsal do crânio, cuja importância será relatada a seguir. Como tal tomografia não foi realizada até o momento, será relatada apenas a descrição morfológica da vista ventral do crânio.

Mesmo com as dificuldades acima mencionadas, o que resta preservado no crânio e na mandíbula DGM 526-R possibilitou algumas observações que foram relevantes para o trabalho, também pelo motivo de que a vista ventral (ou palatal) não havia sido ilustrada na descrição original (Price, 1964). Entre essas feições, destacam-se o formato trilobulado do forame incisivo e o formato expandido látero-medialmente e achatado dorso-ventralmente do osso jugal, características que se mostraram importantes para uma série

de análises e comparações realizadas durante o desenvolvimento desta dissertação, como será evidenciado a seguir.

- Descrição da Mandíbula

Nas dependências da coleção, foram encontrados três fragmentos pertencentes à mandíbula esquerda (Fig. 16) de *Mourasuchus amazonensis*, tombados sob o mesmo número do holótipo (DGM 526-R).

Figura 16: Mandíbula esquerda de *Mourasuchus amazonensis* (DGM 526-R) mostrando os três fragmentos preservados, com o primeiro separado e os dois posteriores se encaixando um ao outro (acima), com um destaque para o primeiro fragmento, em vista dorsal (acima), exibindo os nove primeiros alvéolos mandibulares. Escalas = 5 cm.

O primeiro fragmento (Fig. 16-B), constituído pela parte mais anterior da mandíbula, é composto totalmente pelo osso dentário e compreende desde a região da sínfise mandibular até o nível do nono alvéolo. Possui aproximadamente 20 milímetros (mm) de comprimento, enquanto sua largura máxima é de aproximadamente 46 mm. Exibe quatro dentes preservados, alojados respectivamente no primeiro, quinto, oitavo e

nono alvéolos – os dois primeiros se encontram apenas parcialmente preservados, com parte de suas coroas ausente, enquanto os dois últimos estão preservados totalmente. Os cinco primeiros alvéolos são os maiores, com bordas bem definidas, estando separados uns dos outros por grandes diástemas – como já mencionado na breve descrição de Price (1964). Do sexto alvéolo em diante, porém, não só o tamanho dos alvéolos diminui como o espaço a separá-los também se torna muito menor, enquanto as bordas dos alvéolos também passam a não ser mais tão definidas como entre os cinco primeiros alvéolos. Uma morfologia semelhante já havia sido descrita para o holótipo de *M. atopus* (Langston, 1965). O primeiro dente, parcialmente preservado, com parte da coroa apical fragmentada, possui uma largura látero-medial de 17,3 mm e um comprimento ântero-posterior de 19,3mm. O quinto dente, com uma preservação bastante similar, possui uma largura látero-medial de 12,8 mm e um comprimento ântero-posterior de 10,3 mm. Os dentes do oitavo e do nono alvéolos, por sua vez, estão totalmente preservados. O dente do oitavo alvéolo possui uma largura látero-medial de 8,3 mm, um comprimento ântero-posterior de 7,1 mm e uma altura de 16,9 mm, enquanto o dente do novo alvéolo possui uma largura látero-medial de 7,5 mm, um comprimento ântero-posterior de 6,5 mm e uma altura de 13,4 mm. Ambos estes dentes completos possuem um formato cônico, sendo levemente inclinados medialmente. Já a área correspondente à sínfise mandibular se encontra muito deteriorada para que quaisquer detalhes anatômicos, no que dizem respeito à sua região de articulação com a mandíbula direita, sejam observados. No entanto, devido ao tamanho observado para esta região, pode-se confirmar que a sínfise mandibular de *M. amazonensis* é curta, como é característico de *Mourasuchus* (Langston, 1965, 1966; Bona *et al.*, 2013a).

Os outros dois fragmentos (Fig. 16-A), que constituem porções da mandíbula esquerda, localizam-se posteriormente ao primeiro fragmento. Ao descrevê-los, é importante observar primeiro que o segundo fragmento encaixa-se posteriormente ao terceiro fragmento, formando uma peça única. O primeiro fragmento, descrito acima, porém, não se encaixa ao segundo. Devido à similaridade do tamanho dos alvéolos entre a região mais posterior do primeiro fragmento e a região mais anterior do segundo, é possível que esses dois fragmentos formassem uma única peça contínua, só não se encaixando atualmente devido à deterioração dos fragmentos nas regiões de encaixe. No entanto, como isso efetivamente não acontece, é mais cauteloso não assumir que os dois

fragmentos descritos a seguir sejam diretamente contínuos ao primeiro – por isso, a contagem dos alvéolos presentes nestes dois fragmentos se dá de forma separada.

Estes dois últimos fragmentos possuem, em conjunto, aproximadamente 24 alvéolos preservados, sendo 19 no segundo fragmento e cinco no terceiro. Os dois primeiros alvéolos exibem dentes parcialmente preservados. Posteriormente a esses, há uma região pouco definida em que presumivelmente há três alvéolos presentes, mas os limites entre eles não se encontram preservados. A partir daí, do sexto alvéolo preservado até o 19º, todos os alvéolos contam com as suas delimitações bem definidas, com exceção do 15º e do 16º alvéolos, cujo espaço inter-alveolar que separa um do outro está danificado. No 19º e último alvéolo do segundo fragmento, a margem posterior também se encontra deteriorada. Já os cinco alvéolos preservados no terceiro fragmento se encontram muito pouco delimitados entre si, numa morfologia semelhante àquela apontada em *M. atopus* (Langston, 1965; Fig. 15).

Na região medial (lingual) destes dois últimos fragmentos (Fig. 16-A), há a presença de um acentuado sulco, que se inicia no segundo fragmento e se estende dorso-ventralmente ao longo do material até o fim do terceiro fragmento, fazendo com toda a porção posterior deste assuma a forma de uma lâmina, aparentando ser oca. Tal morfologia também é descrita para *M. atopus* (Langston, 1965) e para uma mandíbula atribuída a “*Mourasuchus* sp.” (Bocquentin & Souza-Filho, 1990) –aparentemente Bocquentin & Souza-Filho (1990) interpretaram essa morfologia como um “sulco” que seria uma característica natural das mandíbulas de *Mourasuchus*. No entanto, essa morfologia é aqui interpretada como sendo a margem de articulação com o osso esplenial, cuja ausência acabou fazendo com que sua área de inserção no osso dentário ficasse exposta, gerando a morfologia observada tanto neste material quanto nos demais.

- Descrição do crânio

Como citado anteriormente, apenas a vista ventral (palatal) do crânio do holótipo de *Mourasuchus amazonensis* pôde ser analisada, estando a vista dorsal atrelada a um suporte de gesso que impossibilita a sua observação.

Nisto, é importante observar que o estado geral de preservação do material não é satisfatório (Fig. 17). Várias regiões do fóssil se encontram altamente fragmentadas, especialmente nas pré-maxilas, regiões mais anteriores de ambas as maxilas e na região lateral da porção mais posterior da maxila direita. Os palatinos se encontram preservados apenas nas suas porções mais anteriores, ainda que o palatino esquerdo preserve uma pequena parte da porção mais anterior de sua margem lateral. Praticamente não há vestígios de preservação da superfície ventral do osso pterigoide, incluindo a coana secundária. Ambos os ectopterigoides se encontram muito pouco preservados. As superfícies ventrais de ambos os jugais se encontram preservadas, afora algumas avarias; já os quadrados se encontram mais fragmentados do que os jugais, embora preservem suas morfologias grosseiras. O quadrado-jugal direito se exhibe pouco preservado, com uma grande parte de sua superfície ventral deteriorada, enquanto o quadrado-jugal esquerdo, apesar de também deteriorado, preserva um pouco mais da sua morfologia geral – incluindo sua superfície ventral. O processo ventral do pós-orbital ao longo da barra pós-orbital (única porção do osso pós-orbital que poderia ser visualizada em vista ventral) está presente, mas a maioria de suas delimitações laterais não podem ser discernidas devido à má preservação do material.

Figura 17: Crânio do holótipo de *Mourasuchus amazonensis* (DGM 526-R), em vista ventral. Escalas = 30 cm.

Pré-maxila

Como mencionado anteriormente, grande parte da superfície ventral das pré-maxilas se encontra deteriorada, em especial na região posterior do forame incisivo e do contato das pré-maxilas com as maxilas. Praticamente toda a região da sutura das pré-maxilas com as maxilas se encontra deteriorada, com exceção de duas linhas muito pouco distinguíveis, localizadas nas porções mais laterais de cada pré-maxila, e que podem corresponder às suturas de cada pré-maxila com a sua maxila correspondente.

Na região da fileira de dentes esquerda, apenas o terceiro alvéolo se encontra preservado ao menos a ponto de ser distinguível. Os outros quatro alvéolos podem apenas ser inferidos através de desgastes na superfície lateral da pré-maxila, não estando com as superfícies totalmente preservadas (Fig. 18). Mesmo assim, no entanto, é possível assinalar a presença de cinco alvéolos pré-maxilares em *Mourasuchus amazonensis*, condição semelhante a todos os Caimaninae com exceção de *Paleosuchus* (Brochu, 1999). Há ainda uma perfuração na região posterior ao encontro dos dois primeiros alvéolos que corresponde ao ponto de oclusão do primeiro dente mandibular (Fig. 18).

Posteriormente a este, entre o segundo e o terceiro alvéolos, há uma superfície de desgaste correspondente à oclusão do segundo dente mandibular. Em seguida, numa região medial ao que aqui foi interpretado como o quinto alvéolo pré-maxilar, há outra superfície de desgaste que corresponde provavelmente à área de oclusão do quarto dente mandibular. Apesar da má preservação, pode-se dizer que *M. amazonensis* todos os dentes mandibulares ocluem lingualmente aos da maxila (Brochu, 2011, Caráter 92, estado 0) uma condição plesiomórfica em Eusuchia e compartilhada pela maioria dos Alligatoroidea.

Figura 18: Pré-maxilas de *Mourasuchus amazonensis* (DGM 526-R), em vista ventral. Escala = 7 cm.

Já na região da fileira de dentes direita, a margem lateral da pré-maxila se encontra tão deteriorada ao longo de toda a sua extensão que não foi possível inferir com exatidão a delimitação de nenhum alvéolo, com duas possíveis exceções: na região que corresponderia ao primeiro alvéolo, há uma “concavidade” que poderia corresponder a esta estrutura, e uma região fragmentada na porção mais posterior da pré-maxila – próxima à sutura com a maxila – pode corresponder à área ocupada pelo quinto alvéolo. A perfuração do primeiro dente mandibular, no entanto, está presente, sendo muito semelhante à perfuração observada na pré-maxila esquerda. Posteriormente a essa, há uma superfície de desgaste que pode corresponder à área de oclusão do segundo dente mandibular, também semelhante à observada na pré-maxila esquerda (Fig. 18). E, posteriormente, há ainda mais duas superfícies de desgaste: a primeira pode corresponder à área de oclusão do quarto dente mandibular; e a segunda, já localizada no limite tentativo entre a pré-maxila e a maxila, pode corresponder à área de oclusão do quinto dente mandibular. Ao contrário do que é observado no holótipo *Mourasuchus atopus* (Langston, 1965), em *M. amazonensis* a diferença de tamanho do quarto para o quinto alvéolo não é significativa, o que permite-se inferir que o quinto dente também seria capaz de provocar uma superfície de desgaste ao menos similar com a do quarto dente.

O forame incisivo de *Mourasuchus amazonensis* apresenta um formato trilobulado, com um lóbulo anterior e dois posteriores – um esquerdo e um direito (Fig. 18). Tal morfologia é diferente do forame incisivo látero-medialmente largo anteriormente, mas estreito posteriormente, ilustrado para o espécime CIAAP-1297, holótipo de *M. arendsi* – (Bocquentin-Villanueva, 1984) e do forame incisivo circular observado no MCNC-PAL-110-72V, descrito nesta dissertação e interpretado aqui como uma nova espécie, e no UFAC-5776, um rostro quase completo, mas sem a caixa craniana, atribuído por Souza-Filho & Guilherme (2011a) a *M. arendsi*, mas aqui interpretado como um espécime tentativamente relacionado à nova espécie representada pelo MCNC-PAL-110-72V. A variação observada na morfologia do forame incisivo em *Mourasuchus* possui, portanto, uma variação taxonômica que será propriamente abordada posteriormente (vide a seção “Revisão Taxonômica de *Mourasuchus*” nos “Resultados” e o item “A importância taxonômica do Forame Incisivo em *Mourasuchus* e sua variação em Caimaninae” na “Discussão” desta dissertação, posteriormente).

Maxilas

Como mencionado anteriormente, as maxilas apresentam suas superfícies ventrais bastante fragmentadas (Fig. 17). A principal área de desgaste se encontra na porção anterior das maxilas, junto ao contato com as pré-maxilas, abrangendo principalmente a maxila esquerda. Outra área especialmente deteriorada é a porção póstero-lateral da maxila direita, abrangendo desde a área localizada lateral e anteriormente à porção mais anterior da fenestra palatina direita até uma porção da superfície da maxila medial à fileira de alvéolos. É importante ressaltar ainda que as fileiras de dentes de ambas as maxilas também se encontram altamente deterioradas; a maioria dos alvéolos não se encontram preservados, e a maioria do que estão não apresentam toda a superfície preservada, senão apenas uma pequena parte de sua estrutura que permitem que sua presença seja inferida. Sendo assim, foi inferida a preservação parcial de 14 alvéolos na maxila esquerda, e de nove alvéolos na maxila direita. Como ambas as fileiras de alvéolos não se encontram contínuas com os alvéolos pré-maxilares, não é possível saber qual seria a numeração exata dos alvéolos maxilares presentes atualmente no material. No entanto, Price (1964) menciona que o número de dentes de cada maxila *Mourasuchus amazonensis* “excedia a

40”, o que concorda com o número presente ao holótipo *M. atopus* (Langston, 1965), ao espécime CIAAP-1297 de *M. atopus* (Bocquentin-Villanueva, 1984) e com algumas maxilas isoladas de *Mourasuchus* presentes na coleção da Universidade Federal do Acre (UFAC).

A sutura entre as duas maxilas se encontra preservada somente na porção mais anterior da região em que a superfície ventral das maxilas se encontra preservada (Fig. 17). De modo similar, a sutura entre as maxilas e os palatinos só está evidente na porção mais lateral do contato entre a maxila esquerda com o palatino esquerdo, até um ponto próximo à linha mediana do crânio; medialmente a esse ponto, torna-se difícil distinguir os limites entre os dois ossos. A sutura entre a maxila direita com o palatino direito não se encontra preservada em nenhum ponto, prejudicada inclusive pela região deteriorada da superfície posterior da maxila direita mencionada anteriormente.

Cabe ressaltar que ambas as maxilas preservam a região mais posterior da fileira de alvéolos, as quais, na verdade, não apresentam alvéolos diferenciados, mas apenas uma espécie de “vala” na região em que os alvéolos se localizariam (Fig. 19-A). Embora seja possível que isso possa ser explicado pela má preservação do material, esta morfologia observada é de alguma forma semelhante à descrita para *M. atopus* por Langston (1965), que descreve que os alvéolos mais posteriores preservados de *M. atopus* possuem os espaços inter-alveolares cada vez menores até que os alvéolos mais posteriores são “quase, mas não exatamente, confluentes” (Fig. 19-B). Neste sentido, é possível que os alvéolos posteriores de *M. amazonensis* possam ter sido, de fato, confluentes, embora a má preservação do material não permita que isso seja afirmado com certeza. De qualquer modo, muito provavelmente os alvéolos posteriores deste material eram menores que os anteriores, e presumivelmente com um espaço inter-alveolar pequeno entre si. Em *Stomatosuchus inermis*, um crocodiliforme do Cretáceo Superior do Egito que exhibe um crânio “bico de pato” semelhante, convergentemente, ao de *Mourasuchus* (vide a seção “*Mourasuchus*: paleoecologia e alimentação” posteriormente), os alvéolos posteriores da maxila se fundem para formar uma “vala” ao longo da região posterior da arcada dentária superior (Stromer, 1925; Nopcsa, 1926; Sereno & Larsson, 2009); dada a condição descrita acima, é possível também que uma morfologia como esta estivesse presente em *M. amazonensis*.

Figura 19: Porção posterior da maxila esquerda de *Mourasuchus amazonensis* (DGM 526-R), à esquerda, e de *M. atopus* (UCMP-38012), à direita, em vista ventral, mostrando a redução do diâmetro ântero-posterior dos alvéolos maxilares em *Mourasuchus*. Escalas = 5 cm.

Palatinos

Os palatinos não se encontram totalmente preservados. Ambos se encontram preservados apenas a partir do contato com suas respectivas maxilas até mais ou menos cerca de metade da extensão das margens das fenestras palatinas (Figs. 17 e 20). Posteriormente a isso, alguns fragmentos que se encontravam soltos – mas que foram ali incluídos durante a restauração do material – permitem inferir um pouco mais da extensão da margem medial das fenestras palatinas, indicando que os palatinos de *Mourasuchus amazonensis* possivelmente eram látero-medialmente extensos durante toda a sua superfície, semelhante ao ilustrado no espécime CIAAP-1297 de *M. atopus* (Bocquentin-Villanueva, 1984) e ao observado no espécime UFAC-1424, previamente atribuído à espécie agora inexistente – vide “Revisão taxonômica de *Mourasuchus*”, posteriormente – *M. nativus* (Bocquentin & Souza-Filho, 1990), mas diferente do holótipo de *M. atopus*, em que o único palatino preservado exibe uma forte constrição látero-medial (Langston, 1965). No entanto, como os palatinos de *M. amazonensis* não se encontram preservados, a presença desta morfologia é considerada, por enquanto, apenas como tentativa.

As porções mais posteriores de ambos os palatinos, que se articulariam com o pterigoide, não se encontram preservadas. Esta não-preservação é contínua com a situação do próprio pterigoide, como será descrito a seguir.

Pterigoide

Toda a superfície ventral do pterigoide não se encontra preservada (Figs. 17 e 20), fazendo com que toda a região posterior do crânio em vista ventral, normalmente ocultada pela sua presença, esteja exposta.

Perto da margem posterior do crânio, na região situada entre os dois quadrados e que normalmente estaria recoberta pelo pterigoide, pode-se observar três perfurações que correspondem, respectivamente, a secções do Canal de Eustáquio médio e dos Canais de Eustáquio laterais (Fig. 20).

Anteriormente a estes, existe duas pequenas elevações ósseas separadas por uma região plana, o que pode corresponder a uma região posterior da coana secundária que permaneceu preservada no material. A partir desses resquícios, porém, não se pode ter uma ideia clara de como seria a coana secundária em *Mourasuchus amazonensis* no que diz respeito à característica como presença de septo, presença de uma elevação em forma de “pescoço” separando a coana do pterigoide, ou mesmo se a abertura da coana se projetaria ântero-ventralmente ou pósterio-ventralmente (Brochu, 2011; Caráter 122).

A posição posterior dessa estrutura em *M. amazonensis* sugere que a coana nesta espécie seria cercada somente pelo pterigoide, sem participação dos palatinos – uma característica que ocorre em todos os crocodilianos vivos (Brochu, 1997a) além de ser uma das clássicas características que definiram Eusuchia segundo Huxley (1875). No entanto, mesmo essa característica não pode ser analisada, devido à pouca preservação dos palatinos e do próprio pterigoide em *M. amazonensis*.

Figura 20: Parte posterior do crânio do holótipo em vista ventral de *Mourasuchus amazonensis* (DGM 526-R). Escala = 10 cm.

Quadrados

Ambos os quadrados se encontram preservados, porém muito deteriorados e erodidos (Fig. 20), enquanto a região mais póstero-medial de ambos os quadrados, onde se encontraria os côndilos mediais, estão completamente ausentes. De modo geral, a superfície ventral do quadrado direito se encontra melhor preservada do que a do quadrado esquerdo.

No quadrado direito, há uma acentuada crista situada longitudinalmente sobre a superfície ventral do osso que corresponde à crista “A” de Iordansky (1964, 1973). A mesma crista pode ser observada no quadrado esquerdo, embora neste a crista só preserve sua porção mais anterior, uma vez que a região posterior do quadrado esquerdo se encontra bastante deteriorada. Em *Caiman latirostris*, a crista “A” serve como ponto de inserção do músculo *adductor mandibular externus* (Bona & Desojo, 2011).

No quadrado esquerdo, a sutura com o pterigoide só se encontra evidente em um pequeno trecho medial ao longo do contato entre os dois ossos; as porções mais anterior e mais posterior da sutura, respectivamente, não se encontram evidentes. Medialmente, a suturas com o látero-esfenoide e com o pós-orbital também não se encontram evidentes. Lateralmente, porém, a sutura com o quadrado-jugal está evidente em quase toda a sua extensão, com exceção da região mais anterior da sutura, próxima à fenestra infra-temporal, na qual a sutura não se encontra evidente.

No quadrado direito, a sutura medial, que contata este osso tanto com o pterigoide quanto com o látero-esfenoide, se encontra evidente em toda a sua extensão (Fig. 20); no entanto, como a própria sutura entre o pterigoide e o látero-esfenoide não está preservada, não é possível definir qual seria a extensão do contato do quadrado com cada um desses ossos. Medialmente, há ainda uma linha tênue, próxima à extremidade medial da margem posterior da fenestra infra-temporal, que pode corresponder à sutura do quadrado com o ramo descendente do pós-orbital. Lateralmente, a sutura do quadrado direito com o quadrado-jugal direito está evidente apenas na sua porção mais anterior, após a qual as superfícies tanto do quadrado quanto do quadrado-jugal se encontram bastante deterioradas.

Quadrado-jugais

Ambos os quadrado-jugais estão preservados. Em ambos, a superfície próxima ao contato com o quadrado se encontra altamente deteriorada, enquanto a superfície próxima ao contato com o jugal se encontra em um melhor estado de preservação.

Os quadrado-jugais formam o ângulo posterior da fenestra infra-temporal, excluindo os jugais, como em todos os Alligatoridae (Brochu, 1997a; Figs. 17 e 20). No quadrado-jugal esquerdo, como mencionado anteriormente, a sutura com o quadrado está evidente em quase toda a sua extensão, com exceção da região mais anterior da sutura, próxima à fenestra infra-temporal, na qual a sutura não se encontra evidente. Já a sutura com o jugal se encontra evidente em quase toda a sua extensão, começando no seu ponto mais posterior, a partir do qual o quadrado-jugal emite um processo anterior, medial ao jugal e lateral à fenestra infra-temporal (Brochu, 2011, Caráter 144, 0; Fig. 20). A sutura

entre o quadrado-jugal e o jugal se encontra evidente ao longo de quase todo este processo anterior; no entanto, esta deixa de ser evidente na porção mais anterior do contato entre os dois ossos, de modo que não é possível delimitar o ponto onde o processo anterior do quadrado-jugal esquerdo termina. Segundo Brochu (1997a) este processo anterior do quadrado-jugal está presente na maioria dos crocodiliformes Eusuchia.

No quadrado-jugal direito, a sutura com o quadrado, como descrito anteriormente, só se encontra evidente na sua porção mais anterior, após a qual ambos os ossos se encontram bastante deteriorados (Fig. 20). Já a sutura com o jugal se encontra evidente em quase toda a sua extensão – com exceção apenas da porção mais posterior – sendo possível observar o processo anterior do quadrado-jugal se estendendo ao longo da margem lateral da fenestra infra-temporal e se encerrando antes de atingir a margem posterior da fenestra – similarmente ao ilustrado em *Alligator mississippiensis* por Brochu (1997a).

Na ilustração fornecida por Price (1964), que retrata a vista dorsal do crânio, os quadrado-jugais são figurados como compondo toda a margem posterior da fenestra infra-temporal (Brochu, 2011, Caráter 145, estado 0). Em *Mourasuchus atopus* (CIAAP-1297), o quadrado-jugal não forma toda a margem, permitindo que o quadrado participe da margem posterior da fenestra infra-temporal (estado 1); e a mesma morfologia é interpretada, tentativamente, como presente no MCNC-PAL-110-72V, como será explicitado na descrição deste espécime, posteriormente. Se o estado “0” está efetivamente presente em *M. amazonensis*, no entanto, somente poderá ser revisto quando de uma eventual re-análise da região dorsal do material – uma vez que esse caráter só pode ser visualizado plenamente em vista dorsal –, a qual não pôde ser realizada a tempo hábil para este trabalho.

Jugais

Ambos os jugais se encontram preservados e, em geral, em um bom estado de conservação, afora a presença de áreas erodidas nas porções mais posteriores de ambos os ossos (Fig. 20).

Anteriormente, o jugal direito preserva sua sutura com a maxila evidente. Já a sutura com o ectopterigoide é difícil de discernir, já que o ectopterigoide direito não está preservado – ou, ao menos, foi colado fora da posição original em algum momento, como será explicado a seguir. No entanto, pode-se inferir que uma linha tênue presente na margem medial da porção anterior do jugal – que vai desde um ponto mais medial da sutura com a maxila até um ponto situado na porção mais lateral da barra pós-orbital – corresponde à sutura do jugal direito com o ectopterigoide direito. Posteriormente à extremidade dessa sutura, na porção lateral da barra pós-orbital, o jugal possui uma sutura com o osso pós-orbital nos crocodilianos vivos (Brochu, 1997a). Tal sutura também não se encontra evidente no lado direito do crânio de *Mourasuchus amazonensis*. A sutura entre o pós-orbital e o ectopterigoide também não está preservada – como será descrito posteriormente –, provavelmente devido à má preservação observada nessa região do material. Como um todo, porém, esta configuração das suturas descrita acima se assemelha com a condição que Brochu (1997a) descreve para todos os Alligatoridae, com o ectopterigoide tendo apenas uma pequena participação na barra pós-orbital – ao contrário da maioria dos crocodiliformes Eusuchia, em que o ectopterigoide emite um grande processo ao longo da barra pós-orbital. Posteriormente, como descrito acima, a sutura do jugal direito com o quadrado-jugal direito se encontra evidente em toda a sua extensão.

O jugal esquerdo, anteriormente, também possui a sua sutura com maxila evidente. De maneira similar ao que ocorre no jugal direito, também no esquerdo a sutura com o ectopterigoide é difícil de discernir, uma vez que este osso não preserva, no lado esquerdo, a sua superfície ventral que se contata com o jugal. No entanto há uma linha tênue que pode ser interpretada como sendo o limite lateral do jugal junto à porção mais lateral da barra pós-orbital; assim, enquanto a porção mais anterior dessa linha representaria o contato do jugal com o ectopterigoide, uma porção mais posterior representaria o contato do jugal com o pós-orbital (Fig. 20). Entretanto, tal interpretação das suturas, dada o mal estado de preservação do material, deve ser encarada com cautela; além disso, o ponto exato em que cada um desses contatos começaria e terminaria não pode ser apontado, uma vez que a sutura entre o ectopterigoide e o pós-orbital esquerdos também não se encontra evidente. De qualquer modo, caso esta hipótese sobre os contatos entre as suturas venha a ser confirmada, a configuração observada seria semelhante àquela descrita para o jugal direito, e semelhante à condição descrita por Brochu (1997a) para

todos os Alligatoridae. Posteriormente, a sutura do jugal com o quadrado-jugal esquerdo se encontra evidente, com descrito acima, em quase toda a sua extensão, com exceção de sua porção mais anterior.

Já o contato do jugal com o pós-orbital não se encontra evidente do lado direito do material. No lado esquerdo, há uma linha contínua com a sutura entre o jugal e o ectopterigoide que pode corresponder à sutura entre o jugal e o pós-orbital, localizada na porção mais lateral da barra pós-orbital esquerda.

A morfologia geral do osso jugal é uma característica que se mostrou importante na taxonomia de *Mourasuchus* adotada neste trabalho. Os jugais de *M. atopus*, tanto o do holótipo (Langston, 1965) quanto o do espécime CIAAP-1297, ex-holótipo de *M. arendsi* (Bocquentin-Villanueva, 1984) exibe uma morfologia semelhante à da maioria dos crocodilianos extintos e vivos, constituída apenas por um elemento esguio, não-expandido látero-medialmente ou dorso-ventralmente. Já o jugal de *M. amazonensis* exibe-se expandido látero-medialmente, mas comprimido dorso-ventralmente, assumindo um aspecto “laminar”; tal morfologia é compartilhada pelo espécime UFAC-1424, atribuído por Bocquentin & Souza-Filho (1990) à espécie então válida *M. nativus*. Finalmente, o jugal do espécime MCNC-PAL-110-72V – cuja descrição completa será oferecida posteriormente – apresenta-se expandido tanto látero-medialmente quanto dorso-ventralmente, diferenciando-se assim de todas as outras morfologias presentes em *Mourasuchus*, como será explicado quando da descrição morfológica deste espécime. Maiores detalhes sobre como a morfologia do jugal é importante para a taxonomia e filogenia de *Mourasuchus* estão nas seções “Revisão taxonômica de *Mourasuchus*” e “Análise filogenética de *Mourasuchus* e Caimaninae”, presentes posteriormente neste trabalho.

Ectopterigoides e Pterigoide

Se encontra preservado um fragmento de osso aqui interpretado como possuindo parte do ectopterigoide direito e do pterigoide (Figs. 20 e 21). Este fragmento, porém, se encontra fora da sua posição anatômica original, tendo sido provavelmente colado de maneira errada em uma localização um pouco mais medial do que a sua posição original.

A região mais medial deste ectopterigoide aparentemente corresponde ao ângulo posterior da margem lateral da fenestra palatina direita, possuindo um processo anterior (Brochu, 1997a; Caráter 103) que se articularia com maxila, e um “ramo pterigoideo” (Brochu, 2011; Caráter 119), localizado em sentido látero-medial, e que se articularia com pterigoide.

Posteriormente ao ectopterigoide, há nesse mesmo fragmento, separado por uma sutura, uma estrutura óssea que corresponderia a um fragmento do pterigoide – especificamente da porção mais ântero-lateral deste osso, que se articula com o ectopterigoide. Afora essas, há duas regiões ósseas preservadas medialmente à porção mais posterior da maxila direita que são interpretados aqui como fragmentos do ectopterigoide direito (Figs. 17 e 20).

Figura 21: Fragmento de ectopterigoide provavelmente colado fora do lugar no holótipo de *Mourasuchus amazonensis* (DGM 526-R). Escala = 1 cm.

Já o ectopterigoide esquerdo se encontra preservado apenas por um pequeno fragmento, representado pela porção mais anterior do processo anterior do ectopterigoide (Figs. 17 e 20), que se articula lateralmente com a maxila esquerda. Há, ainda, um pequeno fragmento ósseo situado na área lateral da margem anterior da barra pós-orbital que é aqui interpretado como um resquício da região ventral do ectopterigoide, que se articula nessa região com o jugal, posteriormente, e com o pós-orbital, posterior e medialmente; no entanto, dada a má preservação das possíveis suturas da região, esta configuração entre os ossos aqui proposta é apenas tentativa.

Látero-esfenoides

Nos crocodilianos, os quadrados costumam contatar látero-esfenoides ântero-medialmente (Iordansky, 1973; Bona & Desojo, 2011). Em *Mourasuchus amazonensis*, como mencionado anteriormente, o quadrado direito conserva a sua sutura medial em toda a sua extensão; assim, é possível afirmar que, do outro lado da sutura, estão localizados o pterigoide (ventralmente) e o látero-esfenoide (dorsalmente). A sutura entre o latero-esfenoide e o pterigoide, no entanto, não se encontra preservada.

Na região esquerda do crânio, também é possível afirmar que o látero-esfenoide estava presente, ocupando a porção mais medial da margem posterior da fenestra infra-temporal – embora a sutura entre o quadrado e o látero-esfenoide não se encontra evidente, não sendo possível delimitar com exatidão a distribuição do látero-esfenoide esquerdo. A sutura do latero-esfenoide esquerdo com o pterigoide também não se encontra preservada.

Pós-orbitais

Nos crocodilianos vivos, o pós-orbital consiste nas superfícies achatadas dorsais que formam as extremidades ântero-laterais do teto craniano, além de um processo descendente que compõe as barras pós-orbitais em conjunto com um processo ascendente dos jugais (Iordansky, 1973). Além disso, nos Alligatoridae vivos, o pós-orbital tem outro processo descendente que se estende póstero-ventralmente ao longo da margem posterior da fenestra infra-temporal, que só pode ser visto lateralmente (Brochu, 1997a). Devido ao fato de apenas a porção ventral se encontrar visível, apenas o processo descendente do pós-orbital, que constitui a porção mais medial da barra pós-orbital, poderia ser observado em *Mourasuchus amazonensis*.

Embora possa-se afirmar que o processo ventral do pós-orbital se encontra presente em *Mourasuchus amazonensis*, como nos Alligatoridae vivos (Brochu, 1997a), no entanto, a má preservação geral do material impossibilitou uma descrição mais

precisa desse processo, em ambos os lados. No pós-orbital direito, a sutura do processo descendente com o jugal, na barra pós-orbital, não pôde ser visualizada em nenhum ponto. A sutura do pós-orbital com o ectopterigoide, na porção mais lateral da barra pós-orbital, também não está preservada.

Já no pós-orbital esquerdo, há uma linha bem marcada na barra pós-orbital que pode corresponder à sutura do pós-orbital com o jugal, na porção mais lateral da barra pós-orbital (Fig. 20). A sutura com o ectopterigoide, no entanto, não se encontra evidente; há, porém, como descrito anteriormente, um pequeno fragmento ósseo localizado na porção lateral da margem anterior da barra pós-orbital que é aqui inferido como pertencendo ao ectopterigoide; se isto estiver correto, isto significa que o pós-orbital esquerdo realizaria um pequeno contato lateral com o ectopterigoide esquerdo na porção lateral da barra pós-orbital. Isto significaria, por sua vez, que o ectopterigoide emitiria apenas um pequeno processo através da barra pós-orbital, morfologia descrita como presente na maioria dos Alligatoridae por Brochu (1997a).

Apesar dos problemas de preservação, pode-se afirmar que a barra pós-orbital de *Mourasuchus amazonensis* é delgada (*sensu* Norell, 1989, Caráter 3; e Brochu, 2011, Caráter 133, estado 1).

4.1.2 Holótipo de *Mourasuchus arendsi* (CIAAP-1297)

O holótipo da espécie *Mourasuchus arendsi* (CIAAP 1297), composto por um crânio quase completo, um ramo mandibular direito (Fig. 9) e algumas vértebras cervicais e dorsais associadas, foi descrito apenas brevemente por Bocquentin-Villanueva (1984), o que motivou a inclusão de sua redescritção entre os objetivos originais desta dissertação. No entanto, assim como ocorreu com o holótipo de *M. amazonensis*, o holótipo de *M. arendsi* – em especial o crânio – se encontra em um acentuado mal estado de preservação, o que impossibilitou uma descrição mais aprofundada do material.

Além disso, também de maneira similar com o ocorrido com o holótipo de *Mourasuchus amazonensis*, o holótipo de *M. arendsi* se encontra atrelado a uma superfície de madeira e gesso que impossibilitou, à ocasião da visita ao material, que este fosse removido para a visualização de sua porção ventral. Também a fragilidade do crânio

forçou à conclusão de que uma tentativa de remover o crânio desse suporte de madeira e gesso poderia resultar na quebra do material fóssil – sendo assim, tal tentativa não foi realizada.

Apesar dessas dificuldades, o exame do material possibilitou observações relevantes, que serão relatadas na descrição a seguir.

- Descrição do crânio

Praticamente toda a superfície dorsal da pré-maxila esquerda foi substituída por uma resina epóxi, enquanto a pré-maxila direita permanece preservada (Fig. 22). Nesta, podem ser observadas as quatro perfurações ocasionadas pelos dentes mandibulares (Fig. 22), ao contrário das duas perfurações exibidas por *M. atopus* (Langston, 1965) e da única perfuração existente nas pré-maxilas de *M. amazonensis* (vide descrição do holótipo de *M. amazonensis*, acima). A abertura da narina externa é circular e pequena (Fig. 22), atravessando o contato medial entre as duas pré-maxilas, sendo diferente da abertura grande observada em *M. amazonensis* (Price, 1964) e no MCNC-PAL-110-72V (vide descrição deste espécime, posteriormente), em que a abertura nasal tende a ocupar toda a superfície dorsal da pré-maxila.

Lateralmente à abertura da narina externa, há uma acentuada intumescência óssea na região dorsal da pré-maxila, que tende a circundar a abertura nasal. Em *M. amazonensis* e no MCNC-PAL-110-72V, essa intumescência não se encontra presente na forma em que ela está em *M. arendsi*; no entanto, ao se analisar a estrutura da abertura da narina externa do MCNC-PAL-110-72V, é possível que as bordas laterais da grande abertura da narina externa observada neste espécime sejam estruturas homólogas à intumescência observada em *M. arendsi*. Uma discussão sobre a possível homologia entre a intumescência observada no holótipo de *M. arendsi* e a margem lateral da narina externa em *M. amazonensis* e no MCNC-PAL-110-72V será oferecida na seção “Análise Filogenética de *Mourasuchus* e Caimaninae” no item “Descrição do novo caráter e discussão sobre os novos estados de caráter propostos”, posteriormente.

Figura 22: Pré-maxila em vista dorsal do holótipo de *Mourasuchus arendsi* (CIAAP-1297). Escala = 10 cm.

Já em *M. atopus*, a pré-maxila direita, única preservada, ainda que de forma incompleta, apresenta uma pequena elevação óssea lateralmente à abertura da narina externa; esta elevação pode ser homóloga à intumescência presente em *M. arendsi*, como já havia sido apontado por Bocquentin-Villanueva (1984). Assim, a região da abertura da narina externa de *M. atopus* parece ser mais semelhante à de *M. arendsi* do que a de *M. amazonensis* ou a do MCNC-PAL-110-72V; embora isso não possa ser afirmado com certeza devido à preservação incompleta da pré-maxila direita de *M. atopus*. A pré-maxila esquerda, restaurada com resina epóxi, apresenta reconstituídas as mesmas estruturas presentes na pré-maxila direita, correspondendo à ilustração oferecida no trabalho original (Bocquentin-Villanueva, 1984) – ao qual, presumivelmente, ambas as pré-maxilas ainda se mostravam preservadas.

As suturas de ambas as pré-maxilas com suas maxilas se encontram evidentes em toda a sua extensão; as suturas das pré-maxilas com os nasais, no entanto, não estão (Figs. 22 e 23). Ao todo, porém, a configuração das pré-maxilas parece corresponder àquela ilustrada por Bocquentin-Villanueva (1984) no que diz respeito à distância da abertura da narina externa até as suturas das pré-maxilas. Na região correspondente à junção medial das duas pré-maxilas, há uma acentuada depressão causada pelo deterioramento do material. Assumindo-se que esta depressão corresponderia ao processo posterior da pré-

maxila ilustrado por Bocquentin-Villanueva (1984), a configuração do contato da pré-maxila com os nasais, em vista dorsal, seria exatamente igual à que é ilustrada no referido trabalho; ou seja, com o processo posterior da pré-maxila dividindo os dois nasais (Figs. 22 e 23), ao contrário do que é ilustrado em *Mourasuchus amazonensis* (Price, 1964) e em todas as espécies viventes de Alligatorioidea (observação pessoal), no qual o ramo posterior da pré-maxila é que é dividido pela porção anterior dos nasais. No entanto, como as suturas das pré-maxilas com os nasais em si não se encontram preservadas, a configuração proposta por Bocquentin-Villanueva (1984, Fig. 1) para essa região do rosto não pode ser asseverada; caso confirmada, o holótipo de *M. arendsi* (CIAAP 1297) seria o único espécime de *Mourasuchus* a apresentar essa característica. O holótipo de *M. atopus* (UCMP 38012) não possui esta região do crânio preservada.

Em vista dorsal do crânio do CIAAP-1297, na região anterior às órbitas, apenas a sutura dos pré-frontais entre si, a região mais anterior da sutura dos nasais entre si e uma pequena porção da sutura do lacrimal com o jugal direito se encontram visíveis (Fig. 23). Devido ao fato de o osso lacrimal exibir-se um pouco afastado da linha medial do crânio, afastado dos nasais, é provável que a configuração dos ossos pré-frontal, lacrimal e jugal de *Mourasuchus arendsi*, em vista dorsal, seja similar àquela descrita para *M. amazonensis* (Price, 1964), com o lacrimal não contatando o nasal. Ambas as características podem ser sinapomorfias de *Mourasuchus*, embora a configuração dessas suturas em *M. amazonensis* precisa ser asseverada com uma re-examinação do material holótipo.

As regiões anterior e medial a ambas as órbitas portam uma grande intumescência óssea, similar à ilustrada em *Mourasuchus amazonensis* (Price, 1964) e à presente em *M. atopus* – embora nesta última espécie ela seja bem menor do que em *M. arendsi* e *M. amazonensis*. Esta diferença no tamanho da intumescência está provavelmente relacionada à ontogenia, como será discutido a seguir no item “*Mourasuchus arendsi* Bocquentin-Villanueva, 1984 como sinônimo de *M. atopus* (Langston, 1965”, na seção “Revisão taxonômica de *Mourasuchus*”).

O jugal de *Mourasuchus arendsi* apresenta um ramo sub-temporal esguio, não expandido nem látero-medialmente e nem dorso-ventralmente (Fig. 23), semelhantemente ao que ocorre no holótipo *M. atopus* (Langston, 1965, 1966), mas diferente do ramo sub-temporal expandido látero-medialmente, com formato laminar, observado em *M. amazonensis* (Price, 1964) e do jugal expandido tanto látero-

ventralmente quanto dorso-ventralmente do MCNC-PAL-110-72V (conforme será explicitado na descrição deste espécime, posteriormente).

Figura 23: Crânio em vista dorsal do holótipo de *Mourasuchus arendsi* (CIAAP-1297). Escalas = 20 cm.

No entanto, o resultado mais importante obtido é a constatação de que o holótipo de *Mourasuchus arendsi* apresenta acentuadas hipertrofias nos ossos esquamosais – formando “chifres” na parte posterior da caixa craniana –, além de uma elevada crista medial no osso parietal. Ambas as características foram utilizadas por Gasparini (1985) para suportar a nova espécie *Mourasuchus nativus*, sendo reafirmadas em trabalhos posteriores (p. ex. Bona *et al.*, 2013a, 2013b; Cidade *et al.*, 2013a): desta forma, a presença dessas características no holótipo de *M. arendsi*, uma espécie descrita

previamente (Bocquentin-Villanueva, 1984), forçará com que a espécie *Mourasuchus nativus* não seja mais considerada válida. Essa implicação taxonômica será tratada com mais detalhes no item “A não-validade da espécie *Mourasuchus nativus* (Gasparini, 1985)” posteriormente.

Os quadrados, em vista dorsal, estão preservados em sua morfologia geral, incluindo os côndilos, embora suas superfícies dorsais se encontrem deterioradas em vários pontos. Ambos os quadrado-jugais também se encontram preservados em sua morfologia geral, em vista dorsal; a sutura entre o quadrado-jugal e o quadrado só se encontra totalmente evidente do lado direito, enquanto a mesma sutura do lado esquerdo só se encontra evidente na porção mais anterior. A sutura entre o quadrado-jugal e o jugal, por sua vez, só se encontra evidente no lado direito. A partir destas suturas, pode-ser observar que o quadrado-jugal emite um longo processo na barra temporal inferior (Brochu, 2011, Caráter 144, estado 0; Fig. 23), porém não chega a alcançar o ângulo superior da fenestra infra-temporal, permitindo que o quadrado participe da fenestra (Brochu, 2011, Caráter 145, estado 1; Fig. 23). Esta perspectiva é interessante porque, segundo Brochu (1997a) todos os Alligatoroidea apresentam o estado “0” deste caráter, segundo o qual o quadrado-jugal ocupa toda a margem posterior da fenestra infra-temporal. Nas espécies de *Mourasuchus* para as quais esta região está preservada, *M. amazonensis* também aparenta possuir o estado “0” a julgar pela ilustração fornecida na descrição original (Price, 1964), enquanto o espécime MCNC-PAL-110-72V aparenta também possuir o estado “1” – embora esta seja uma interpretação tentativa, como será explicitado posteriormente quando da descrição do referido espécime.

O supraoccipital está completamente preservado em sua morfologia geral, ainda que quase totalmente coberto por gipsita na sua superfície occipital exposta posteriormente. Dorsalmente, o supraoccipital possui uma grande exposição na tábua craniana, excluindo o parietal da margem posterior desta (Brochu, 2011, Caráter 160, estado 3; Fig. 23), como nos outros *Mourasuchus* (observação pessoal) e em *Jacarea* (Brochu, 1997a). Em vista occipital o supraoccipital emite um grande processo ventral que contata ambos os esquamossais (lateralmente) e ambos os exoccipitais (ventralmente).

Ambos os exoccipitais estão quase completamente preservados, com exceção da ausência da porção mais medial de ambos os exoccipitais, localizada imediatamente ventralmente ao supraoccipital, e imediatamente dorsalmente à margem dorsal do basioccipital. Dorsalmente, a sutura com o esquamosal esquerdo está preservada em

quase toda a sua extensão, com exceção da sua porção mais medial, que não pode ser visualizada devido à existência de uma grande rachadura naquela região do material. Já o contato entre o exoccipital e o esquamosal direitos está todo ocupado por uma fratura; é provável que esta fratura, devido à sua posição de certa forma correspondente à da sutura entre o exoccipital e o esquamosal esquerdos, possa corresponder à posição da sutura entre os dois ossos do lado direito, embora isto deva ser encarado tentativamente.

Já as suturas de ambos os exoccipitais com o basioccipital, ventralmente, só se encontram evidentes ao longo da margem dorsal do côndilo occipital. Além disso, há apenas, tanto no exoccipital direito quando no esquerdo, uma tênue linha que parte da margem posterior do côndilo occipital e, um pouco lateralmente, desloca-se ventralmente, formando uma linha diagonal que termina na margem lateral de ambos os túberos basioccipitais). Esta linha pode corresponder à sutura do exoccipital direito com o basioccipital, o que significaria que o exoccipital do CIAAP-1297 emitira um processo ventral esguio ao longo dos túberos basioccipitais (Brochu, 2011, Caráter 176, estado 2).

A interpretação desta morfologia, no entanto, deve ser encarada tentativamente dada a aparência tênue da possível sutura; se confirmada, porém, esta seria semelhante à morfologia proposta, de forma tentativa, para o espécime MCNC-PAL-110-72V (como será detalhado na descrição deste espécime, posteriormente), mas é diferente daquela descrita previamente para *Mourasuchus nativus* por Bona *et al.* (2013b), segundo a qual o exoccipital não emitiria nenhum processo ventral nesta espécie, uma visão que será contestada neste trabalho quando da descrição do MCNC-PAL-110-72V, na qual será oferecida uma pequena revisão da presença dessa característica em todos os táxons de *Mourasuchus*.

Exceto pela não-evidência de suas suturas com os exoccipitais, todo o resto da superfície occipital do basioccipital se encontra preservada, incluindo o côndilo occipital, a crista do basioccipital – que serve de ancoragem para os músculos *basioccipitovertebralis* e *occipitotransversalis profundus* (Iordansky, 1973) – e os dois túberos do basioccipital, estruturas verticais localizadas, cada uma, nas porções mais laterais do osso. Já as aberturas dos canais de Eustáquio não podem ser visualizadas, uma vez que a porção ventral do basioccipital não pôde ser visualizada.

- Descrição da Mandíbula direita

Um ramo mandibular direito se encontra associado ao holótipo de *Mourasuchus arendsi* (Fig. 9). Embora este esteja quase completo em sua morfologia geral, o material se encontra bastante recoberto por gipsita em toda a sua superfície – como ocorre com muitos fósseis na Formação Urumaco (Bocquentin-Villanueva, 1984; Langston, 2008). Tal cobertura impede a visualização da maioria das suturas que poderiam estar preservadas no material, como será observado a seguir. Além disso, a metade posterior do ramo mandibular também se encontra levemente distorcida lateralmente em relação à metade anterior, provavelmente devido a algum efeito tafonômico. Tal distorção, entretanto, não ofereceu dificuldades adicionais à descrição morfológica do material.

Dentário

O dentário de *Mourasuchus arendsi* também se encontra apenas parcialmente preservado. A região mais anterior do osso, incluindo a sínfise mandibular, não se encontra preservada (Fig. 24), como já mencionado por Bocquentin-Villanueva (1984). Deste modo, evidentemente não é possível saber a quantidade total de dentes, bem como a ordem de cada um deles na mandíbula. Puderam ser contados cerca de 33 alvéolos preservados no dentário, separados em dois conjuntos: anteriormente, há um conjunto de oito primeiros alvéolos, preservados desde a extremidade anterior do dentário preservado até uma região em que a incrustação de gipsita é tão acentuada que se torna impossível visualizar a presença de alvéolos.

Posteriormente a essa região, assim que volta a ser possível visualizar alvéolos, há então um segundo conjunto, totalizando cerca de 25 alvéolos, que vai até a extremidade posterior do dentário. Devido à presença da gipsita e da má preservação do material, esta estimativa do número total de alvéolos é tentativa. Contudo, se considerarmos a região acima mencionada em que os alvéolos não podem ser visualizados, e a região anterior do dentário que não se encontra preservado, é provável que o número total de dentes mandibulares se aproximasse de 40, exatamente como em *M. amazonensis* (Price, 1964) e *M. atopus* (Langston, 1965). Alguns desses alvéolos, especialmente os mais anteriores,

possuem fragmentos de dentes preservados, mas apenas nas regiões basais – nenhum dente preservado está completo.

Em vista medial, o dentário contata o esplenial posteriormente. Porém, como a região medial da mandíbula é uma das áreas que se encontra mais acometida pela incrustação de gipsita em todo o material, não é possível determinar com exatidão as delimitações do contato entre o dentário e o esplenial. Há, no entanto, uma fina ranhura visível na região mais anterior da mandíbula que pode corresponder à ranhura que representa o prolongamento anterior do esplenial através do dentário, como será detalhado na descrição do esplenial, posteriormente. Tal ranhura se encerra na altura do quarto alvéolo que resta preservado na mandíbula.

Posteriormente, há uma linha que pode corresponder a um trecho da porção mais posterior da sutura do dentário com o esplenial, em vista medial, que se encontra evidente desde sua extremidade póstero-dorsal, junto à fileira de dentes, se prologando primeiro ântero-ventralmente, formando uma linha diagonal, e depois apenas anteriormente, formando uma linha horizontal, até não se tornar mais visível em meio às incrustações de gipsita. Com exceção destes, nenhum outro contato entre o dentário e o esplenial se encontra evidente em vista medial.

Em vista lateral, o dentário compõe toda a superfície lateral da mandíbula até o ponto em que, posteriormente, compõe a margem anterior da fenestra mandibular externa (Fig. 25-D), além de contatar o surangular, dorsalmente, e o angular, ventralmente. O contato com o surangular está evidente em toda a sua extensão, desde a margem dorsal da fenestra mandibular externa, ventralmente, até a sua extremidade que se situa juntamente à fileira de dentes, dorsalmente. A sutura com o angular, porém, não se encontra evidente, com exceção de um pequeno trecho (Fig. 25-D), não sendo possível determinar com exatidão a extremidade anterior dessa sutura.

O dentário é linear entre o quarto o décimo alvéolo (Brochu, 2011; Caráter 50, estado 2), como em todos os *Mourasuchus* (Bona *et al.*, 2013a).

Figura 24: Porção anterior da mandíbula do holótipo de *Mourasuchus arendsi*, CIAAP-1297 (A), em comparação com a mesma região do holótipo de *M. atopus*, UCMP-38012 (B), evidenciando a ausência de preservação da sínfise na mandíbula de *M. arendsi*. Escalas = 5 cm.

Esplénial

O esplénial de *Mourasuchus arendsi* também está incompletamente preservado. Além disso, o esplénial é o osso mandibular que se encontra mais acometido pelas incrustações de gipsita presentes em todo o material estudado, o que dificulta ainda mais a visualização de suas estruturas, como forames, e mesmo de sua morfologia geral. No entanto, é possível confirmar que este osso compõe uma parte considerável da superfície medial da mandíbula em *M. arendsi*, como em todos os Crocodylia viventes (Iordansky, 1973). Neste contexto, o esplénial contata o dentário anteriormente e dorsalmente. Em *Mourasuchus arendsi*, no entanto, o contato entre esses dois ossos só se encontra evidente, anteriormente, através de uma ranhura ântero-posteriormente fina, uma fenda, que pode corresponder ao prolongamento anterior do esplénial também presente em *M. atopus* (Langston, 1965) e em *M. amazonensis*. Como a extremidade anterior dessa ranhura se localiza aproximadamente sob o quarto alvéolo do dentário, isto significa que o esplénial de *M. arendsi* não fazia contato com a sínfise mandibular, como em todos os Caimaninae menos *Globidentosuchus brachyrostris*; além disso, embora seja muito provável, devido à sua posição dorsal no ramo mandibular, que a extremidade anterior do

esplénial se situasse dorsalmente ao Canal de Meckel – como em todos Caimaninae nos quais o esplénial não contata a sínfise mandibular (Brochu, 1997a) – isto não pode ser asseverado devido à não-preservação do Canal de Meckel em *M. arendsi*. A extremidade posterior dessa ranhura, no entanto, não pode ser delimitada devido à incrustação de gipsita presente no material.

Já o contato posterior do esplénial com o dentário só se encontra evidente justamente em seu trecho mais posterior, que se encontra evidente desde sua extremidade póstero-dorsal, junto à fileira de dentes (Fig. 25-A), se prologando primeiro muito levemente ântero-ventralmente, formando uma linha diagonal, e depois apenas anteriormente, formando uma linha horizontal, até não se tornar mais visível em meio às incrustações de gipsita. Tal configuração confirma que o esplénial compunha a superfície medial da mandíbula posteriormente ao dentário, até se contatar ainda mais posteriormente com os ossos surangular (dorsalmente), coronoide (ventralmente ao contato com o surangular) e angular (dorsal e ventralmente ao forame intermandibular caudal).

Um pouco posteriormente à extremidade posterior da sutura visível entre o esplénial e o dentário descrita anteriormente, a superfície medial do esplénial encontra-se deteriorada; há uma deterioração em forma de uma vala ântero-posteriormente extensa, mas limitada à porção dorsal do esplénial, que se prolonga até um ponto situado dorsalmente ao forame intermandibular caudal (Fig. 25-A) e próximo aos contatos tentativos do esplénial com o surangular e com o coronoide. Uma deterioração semelhante a essa, mas em um maior grau, pode ser vista na mandíbula de *Mourasuchus amazonensis* (como visto na descrição da mandíbula do holótipo dessa espécie, anteriormente), *M. atopus* (Langston, 1965) e em outras mandíbulas atribuídas a *Mourasuchus* sp. (Bocquentin & Souza-Filho, 1990; observação pessoal), o que pode ser explicado pela acentuada fragilidade dos ossos mandibulares observada em *Mourasuchus* (Price, 1964).

Posteriormente a essa deterioração, nenhuma das suturas do esplénial com os ossos mandibulares que este contata posteriormente se encontra evidente. Dorsalmente, há uma linha tênue que se origina na margem dorsal da mandíbula e que pode ser interpretada como uma sutura entre o esplénial e o surangular; no entanto, esta linha tem apenas uma pequena extensão dorso-ventral até não se tornar mais visível no osso, o que faz com que sua interpretação como a sutura entre o esplénial e o surangular seja encarada apenas como tentativa. Ventralmente a este contato, o esplénial contata o coronoide;

entretanto, a sutura entre esses dois ossos não se encontra evidente em nenhum ponto, embora se possa afirmar que o coronoide esteja presente, delimitando a margem anterior e as porções mais anteriores das margens dorsal e ventral da fossa adutora (vide a descrição do “Coronoide”, abaixo). Do mesmo modo, as suturas do esplenial com o angular não se encontram evidentes. No entanto, assume-se tentativamente que a sutura do esplenial com o angular esteja presente tanto ventral quando dorsalmente ao forame intermandibular caudal: neste caso, o angular compreende a porção posterior tanto da margem dorsal quanto da margem ventral do forame intermandibular caudal, enquanto o esplenial comporia as porções anteriores de ambas as margens (vide a descrição do “Angular”, posteriormente, para uma maior discussão sobre as circunstâncias do contato medial entre esses dois ossos).

Surangular

O surangular está apenas parcialmente preservado em *Mourasuchus arendsi* (Fig. 25-B). Anteriormente, o surangular contata o dentário, em vista lateral, e o esplenial e o dentário, em vista medial, compondo toda a região dorsal da mandíbula imediatamente posterior à fileira de dentes. Na região imediatamente anterior à fossa adutora, em vista medial, o surangular contata o coronoide ventralmente, embora a sutura entre esses dois ossos não esteja evidente. Em vista lateral, o surangular possui uma grande lâmina anterior que faz o contato com a região pósterio-dorsal do dentário, de maneira similar à descrita para *Mourasuchus atopus* (Langston, 1965) (Fig. 25-C e D). No entanto, devido à má preservação do material e às incrustações de gipsita, não é possível afirmar qual dos processos anteriores do surangular, o superior ou o inferior, é maior (Brochu, 2011; Caráter 61) ou se o surangular possuiria um processo em forma de espinho margeando a fileira de dentes lingualmente (Brochu, 2011; Caráter 62) (Fig. 25-C e D).

Posteriormente à região imediatamente posterior da fileira de dentes, o surangular se encontra parcialmente deteriorado, exatamente na região correspondente à margem superior da fossa adutora, em vista medial (Fig. 25-B), e à porção posterior à margem superior da fenestra mandibular externa, em vista lateral (Fig. 25-D). Posteriormente, o osso volta a estar preservado na porção mais posterior da margem dorsal da fossa adutora. A partir desse ponto, em vista dorsal, o surangular permanece preservado integralmente

até a sua extremidade posterior, incluindo o contato medial com o articular, que vai desde a extremidade ântero-lateral da fossa glenoide, anteriormente, e o processo retroarticular, posteriormente (Fig. 25-C). Já em vista lateral, o surangular preserva a sutura ventral com o angular desde o ponto em que ele se encontra preservado até a sua extremidade posterior; também em vista lateral, é possível visualizar o contato dorsal do surangular com o articular, no qual o surangular se estende até a extremidade posterior do processo retroarticular (Brochu, 2011; Caráter 72-0; Fig. 25-D), como em todos os Caimaninae exceto *Globidentosuchus brachyrostris* (Scheyer *et al.*, 2013).

Figura 25: Detalhes da porção posterior da mandíbula do CIAAP-1297. A: região posterior, em vista medial, mostrando o contato dorsal do esplenial com o dentário; B: região posterior, em vista medial, mostrando a região dos ossos surangular, angular e articular; C: fossa glenoide e processo retro-articular em vista dorsal; D: região posterior da mandíbula, em vista lateral. Escalas = 10 cm.

Coronoide

O coronoide está apenas parcialmente preservado em *Mourasuchus arendsi*: a porção mais dorsal do osso, que se articularia dorsalmente com o esplenial e com o surangular na margem dorsal da mandíbula – especificamente na porção anterior da margem dorsal da fossa adutora, em vista lateral – não está preservada. Esta região não preservada do coronoide, portanto, é praticamente contínua à região do surangular que também não se encontra preservada, descrita anteriormente. Já a porção do coronoide que se encontra preservada (Fig. 25-B) não tem as suas suturas evidentes: nem a sutura com o esplenial, anteriormente, a sutura com o angular, ventralmente, ou a sutura com o surangular, dorsalmente, todas elas devido à alta incrustação de gipsita que acomete o material. Desta forma, não é possível determinar os limites do coronoide com exatidão, embora possa se afirmar com certa segurança que ele circunda, posteriormente, toda a margem anterior e as porções mais anteriores das margens dorsal e ventral da fossa adutora, em vista lateral, como em todos os Eusuchia (Brochu, 1997a).

Em uma região localizada anteriormente à extremidade anterior da fossa adutora, há um “pequeno buraco” que pode ser o forame intermandibular médio. Caso seja, este seria totalmente circundado pelo coronoide, como em todos os Caimaninae exceto *Paleosuchus*, no qual o forame é obliterado; no entanto, não é possível asseverar que o “buraco” observado seja realmente o forame intermandibular médio. Também não é possível determinar se a perfuração posterior a esse forame, existente no coronoide de *Paleosuchus* (Brochu, 1997a), estaria presente em *Mourasuchus arendsi*.

Angular

O angular de *Mourasuchus arendsi* está praticamente preservado em sua totalidade, desde o contato anterior com o esplenial e com o coronoide, ambos em vista medial (Fig. 25-B), até o contato póstero-dorsal com o articular, até a extremidade posterior do processo retroarticular. Em vista lateral, o angular também está preservado desde seu contato anterior com o dentário (ainda que a porção inicial da sutura entre o angular e o dentário não esteja evidente, como será descrito posteriormente) até a extremidade posterior de seu contato dorsal com o surangular (Fig. 25-D).

As suturas anteriores do angular com o esplenial e o coronoide não se encontram evidentes. No entanto, assume-se tentativamente que a sutura do angular e o esplenial esteja presente tanto ventral quanto dorsalmente ao forame intermandibular caudal (Fig. 25-B). Neste caso, o angular compreende as porções posteriores tanto da margem dorsal quanto da margem ventral do forame intermandibular caudal, enquanto o esplenial comporia as porções anteriores de ambas as margens. Uma configuração semelhante a essa é ilustrada para *Caiman crocodilus* por Iordansky (1973), se diferindo um pouco da condição dos outros crocodilos vivos ilustrados pelo mesmo autor, nos quais o angular se estende muito mais em sentido anterior ao longo de ambas as margens do forame intermandibular caudal, chegando a compreender toda a área de ambas as margens. No entanto, a extensão do angular ao longo da margem dorsal do forame é uma característica sujeita a variação intra-específica (Brochu, 1997a), o que requer um pouco de cautela ao se cogitar a hipótese de que a configuração observada em *Mourasuchus arendsi* e *C. crocodilus* seria uma característica típica de Caimaninae, por exemplo, além da má preservação já citada anteriormente desta região da mandíbula *M. arendsi*, que ainda gera alguma dúvida sobre a real extensão anterior do angular nessa espécie.

Posteriormente ao contato com o esplenial, a sutura do angular com o coronoide também não se encontra evidente; só se pode afirmar que o angular contata o coronoide dorsalmente, enquanto o próprio coronoide compõe a margem anterior da fossa adutora da mandíbula (*sensu* Iordansky, 1973). Posteriormente ao contato com o coronoide, a região medial da fossa adutora da mandíbula de *Mourasuchus arendsi* se encontra um pouco deteriorada, de modo que a porção dorsal do angular que compreende a margem ventral dessa mesma fossa não se encontra preservada (Fig. 25-B). Posteriormente a essa região deteriorada, porém, o angular volta a ter sua morfologia preservada; nisto, a sutura medial entre o angular e o articular se encontra preservada desde a extremidade anterior, situada junto à fossa adutora, até a sua extremidade posterior, na qual o angular se estende por quase toda a margem ventral do articular – incluindo o processo retroarticular, posteriormente – mas não chega a atingir a extremidade pósterodorsal do referido processo.

Em vista dorsal, o angular também se encontra quase totalmente preservado; a única exceção é a região do angular que se encontra próxima à margem posterior da fenestra mandibular externa, em vista medial. Devido a essa deterioração, a sutura entre o angular e o surangular não se encontra preservada em vista dorsal, sendo, inclusive,

impossível apontar com exatidão qual o ponto em que a sutura entre esses dois ossos faz contato com a margem posterior da fenestra mandibular externa.

Em vista lateral, o angular também se encontra, praticamente, totalmente preservado. Anteriormente, o angular contata o dentário dorsalmente; a sutura entre esses dois ossos só se encontra realmente evidente em um pequeno trecho, mas pode-se inferir tentativamente que ela se inicia, posteriormente, na extremidade anterior da fenestra mandibular externa (Fig. 25-D); o ponto exato em que a sutura se encerra anteriormente, porém, não se encontra evidente no material, devido a uma grande incrustação de gipsita na região anterior da mandíbula que impede a sua visualização; no entanto, é bastante provável que esta se encerre em algum ponto da margem ventral do dentário, já ventralmente à região posterior da fileira de dentes, como em todos os *Crocodylia* viventes (Iordansky, 1973). Já a sutura do angular com o surangular, localizada posteriormente à fenestra mandibular externa, não se encontra preservada em sua porção mais anterior devido à não-preservação da porção anterior do surangular (Fig. 25-D). Pela porção posterior dessa mesma sutura que se encontra preservada, é possível que a sutura do angular com o surangular contatasse a fenestra mandibular externa no ângulo posterior (Fig. 25-D), similar às outras espécies de *Mourasuchus* mas diferente do grupo coronal Caimans (*sensu* Brochu, 1999) e de *Purussaurus*, onde a sutura contata a fenestra mandibular externa em sua margem ventral – a presença desta característica, no entanto, não pode ser averiguada na mandíbula de *M. arendsi*. Como o surangular se encontra preservado na sua porção mais posterior, a sua sutura com o angular pode então ser plenamente visualizada. Esta se estende até a porção extremidade posterior da mandíbula em vista lateral (Fig. 25-D) – até a região em que o próprio surangular contata dorsalmente o processo retroarticular do osso articular.

Articular

O articular se encontra quase completamente preservado. Uma região que se encontra ausente é a porção mais anterior do osso em vista dorsal (Fig. 25-C), que contata o angular e o surangular ventralmente nos crocodilianos viventes (Iordansky, 1973). O processo retroarticular está preservado (Fig. 25-C e D); semelhante ao de *Mourasuchus atopus*, este processo em *M. arendsi* é bastante reduzido ântero-posteriormente e látero-

medialmente em relação aos outros crocodilos vivos (Fig. 26), uma morfologia que pode ser condizente com a morfologia esguia e delgada do restante da mandíbula neste táxon.

É possível que essas duas características estejam relacionadas com a pouca capacidade biomecânica das mandíbulas de *Mourasuchus*, que não seria capaz de realizar mordidas de grande potência contra presas, como mencionado anteriormente. O processo retroarticular de *M. arendsi* e *M. atopus* são, ainda, destacadamente menores do que o do MCNC-PAL-110-72V – embora, provavelmente, neste último, a morfologia observada é artificial, sendo resultado da restauração do material com gesso, como será abordado na descrição desse material, posteriormente.

Já a fossa glenoide (*sensu* Brochu, 1999) se encontra apenas parcialmente preservada. Sua superfície é ocupada quase totalmente por duas concavidades – uma anterior e uma posterior – como em *Mourasuchus atopus* (Langston, 1965; Fig. 26-A e B); a porção mais lateral da concavidade anterior, porém, não se encontra preservada. Na extremidade medial da área de encontro entre o processo retroarticular e a fossa glenoide, há uma região erodida que corresponde à área onde se insere o forame aéreo nos crocodilos vivos; no entanto, o forame em si não se encontra delimitado, em virtude do alto grau de erosão nessa região do material.

Em vista dorsal, a sutura do articular com o surangular, lateralmente, se encontra preservada apenas na sua porção mais posterior, uma vez que a porção mais anterior do surangular não se encontra preservada. A delimitação da sutura, nessa porção mais posterior, se encontra evidente em toda a sua extensão, principalmente em vista lateral, na qual pode-se observar que o surangular alcança a extremidade posterior do processo retroarticular (Fig. 25-D), como mencionado anteriormente.

Medialmente, como destacado anteriormente, o contato do articular com o surangular e o angular não pôde ser delimitado por esta região do articular não se encontrar preservada – e, de fato, toda a área da mandíbula na qual se encontraria o processo anterior do articular está bastante deteriorada (Fig. 25-B), e as regiões dos ossos surangular e angular que fariam contato com o articular podem até se encontrar preservadas, mas não podem ser delimitadas com exatidão devido à má preservação do material.

Figura 26: Comparação do tamanho dos processos retro-articular direito do holótipo de *Mourasuchus arendsi*, CIAAP-1297 (A), e do processo retro-articular esquerdo do holótipo de *M. atopus*, UCMP-38012 (B) com os respectivos processos retro-articulares direito (C) e esquerdo (D) de *Melanosuchus niger* (AMNH-R-58130). Escalas = 5 cm.

- Descrição da Mandíbula esquerda

Além da mandíbula direita quase completa descrita anteriormente, Bocquentin-Villanueva (1984) também menciona a presença de um fragmento do ramo mandibular esquerdo (Fig. 27) entre os materiais do holótipo. Este fragmento é constituído, em vista dorsal (Fig. 27-A), pela porção mais posterior do dentário, abrangendo a porção mais posterior da fileira de dentes e talvez uma porção anterior do surangular; em vista medial (Fig. 27-B), encontram-se preservados, além da porção posterior do dentário, também a porção posterior do esplenial, a porção anterior do angular e, talvez, a porção anterior do surangular; já em vista lateral (Fig. 27-C), além da porção posterior do dentário, podem ser que estejam preservadas a porção anterior do surangular e uma pequena parte da porção anterior e ventral do angular, mas a preservação destes dois últimos elementos deve ser vista com cautela, pelos motivos que serão elencados abaixo.

Também é possível visualizar, na margem posterior do material preservado, em vista medial, uma abertura incompletamente preservada que pode representar as margens anteriores da fenestra intermandibular caudal (Fig. 27-B); já em vista lateral, também na margem posterior do material, está presente outra abertura incompletamente preservada, e com a superfície altamente deteriorada, que pode representar as margens anteriores da fenestra mandibular externa (Fig. 27-C).

Em vista dorsal, o dentário preserva um total de 15 alvéolos. Os dez primeiros estão preservados em sequência; após o décimo alvéolo, porém, há um espaço preenchido por gipsita no qual não se pode observar a delimitação de um alvéolo. Posteriormente ao décimo alvéolo, se encontram então os cinco últimos alvéolos preservados. É possível que nesse espaço preenchido por gipsita esteja preservado ainda um outro alvéolo, elevando o número para 16 alvéolos preservados; no entanto, a presença desse alvéolo extra não pode ser asseverada.

Quase todos os alvéolos preservam fragmentos basais de seus dentes, mas não há nenhum dente completamente preservado. Ainda em vista dorsal, é possível observar a sutura do dentário com o esplenial, medialmente; posteriormente, poderiam ser visualizadas ainda as possíveis suturas com o surangular, tanto a medial quando a lateral (Fig. 27-A) – a preservação dessas suturas, no entanto, deve ser vista com cautela, devido aos motivos que serão elencados posteriormente.

Em vista medial (Fig. 27-B), o dentário contata o esplenial ântero-ventralmente, em uma sutura diagonal que se estende desde a extremidade anterior do material até o décimo alvéolo preservado.

Ventralmente, na porção posterior do material, há uma linha diagonal que pode ser interpretada como a sutura do esplenial com o angular, que se estende desde a margem ventral do material até a extremidade ântero-ventral de uma abertura cilíndrica no osso cujas margens dorsal e posterior não se encontram preservadas, sendo interpretado como o forame intermandibular caudal – o que estaria de acordo com a presença do angular naquela posição. Não há sinais da presença do surangular na vista medial do material, embora isto não possa ser descartado devido à má preservação exibida pelo mesmo.

Figura 27: Fragmento de mandíbula esquerda do holótipo de *Mourasuchus arendsi* (CIAAP-1297) em vistas dorsal (A), medial (B) e lateral (C). Escalas = 5 cm.

Em vista lateral (Fig. 27-C), o dentário ocupa a maior parte da superfície lateral do material. Posteriormente, há um possível contato dorsal com o surangular, representado por uma linha diagonal que percorre desde a margem ventral da fileira de dentes até uma região bastante deteriorada e mal preservada do material, localizada dorsalmente à abertura aqui interpretada como a fenestra mandibular externa, cuja descrição será oferecida posteriormente. O ponto exato da extremidade posterior dessa possível sutura não pode ser apontado, portanto, devido à má preservação da região em questão. Em *Caiman crocodilus*, por exemplo, a extremidade posterior da sutura do surangular com o dentário em vista lateral se posiciona na margem dorsal da fenestra mandibular externa (observação pessoal), e o mesmo acontece em outras espécies de

Alligatoridae, como *Alligator sinensis* (vide Iordansky, 1973, na sua figura 6). Assim, se assumirmos que a abertura localizada na região pósterio-ventral deste fragmento, em vista lateral, representa a fenestra mandibular externa (vide a descrição dessa região posteriormente), é possível que a morfologia da sutura em *Mourasuchus arendsi* se situasse na mesma região em que as suturas das espécies viventes acima mencionadas. Já no que diz respeito à região anterior dessa possível sutura, há duas delimitações em forma de triângulo ventralmente à fileira de dentes que podem corresponder aos dois processos anteriores, dorsal e ventral, do surangular (Fig. 27-A e C). Neste caso, estes dois processos, em *M. arendsi*, seriam de tamanho semelhante, como em todos os Alligatoridae e em algumas formas extintas de Alligatoroidea (Brochu, 1997a). No entanto, a existência da sutura do surangular com dentário – e, portanto, da própria presença do surangular neste material, em vista lateral – e sobre a delimitação dos processos anteriores deve ser vista como tentativa, devido novamente à má preservação do material.

Ventralmente, na região mais posterior do material preservado, em vista lateral, há uma fratura dentro da qual pode-se ver, posteriormente, algo que pode ser o delineamento da margem anterior e das porções mais anteriores das margens dorsal e ventral da fenestra mandibular externa (Fig. 27-C). Tal fenestra exibe um formato cilíndrico, comprimido dorso-ventralmente, exatamente semelhante à fenestra observada na mandíbula direita do CIAAP-1297. A extremidade anterior do forame mandibular caudal pode ser observada do outro lado. A sutura do dentário com o angular, que se localiza próxima à margem anterior do forame intermandibular caudal em outros crocodilos viventes (vide Iordansky, 1973), não está preservada neste material, devido à acentuada má-preservação da região onde ela se situaria; a representação dessa sutura presente na Figura 27-C é apenas uma interpretação tentativa.

- Descrição do Material pós-craniano

Vértebras e costelas associadas

Menciona-se na descrição original (Bocquentin-Villanueva, 1984) que o holótipo de *Mourasuchus arendsi* inclui vértebras, a começar pelas seis primeiras vértebras cervicais – incluindo o atlas e o áxis – articuladas, além de outras duas vértebras cervicais isoladas e outras seis vértebras dorsais “muito deterioradas”. Durante a análise do material em coleção, foram localizadas as seis primeiras vértebras cervicais articuladas (Fig. 28) assim como foi encontrado um total de cinco vértebras isoladas, sendo duas possíveis cervicais (Fig. 29) e três possíveis dorsais (Fig. 30) – estas últimas, portanto, totalizando três menos do que o mencionado na descrição original.

Sobre as primeiras vértebras cervicais, que se encontram articuladas, o atlas não se encontra totalmente preservado. O intercentro do atlas está quase totalmente preservado, estando ausente, em vista anterior, a porção lateral direita da estrutura. Já em ambas as vistas laterais, é possível visualizar que o intercentro do atlas possui também fragmentadas ambas as suas extremidades posteriores, onde se localizariam os processos parapofisiais que se articulariam com as costelas axiais (Brochu, 1997a). Com relação aos arcos neurais do atlas, o arco neural esquerdo se encontra preservado praticamente em sua totalidade, enquanto o arco neural direito preserva apenas a sua porção mais posterior, que se articula com o áxis. É possível dizer que o atlas de *Mourasuchus arendsi* é achatado e “semelhante a uma placa” em vista lateral (Fig. 28-A), como ocorre em Alligatoridae (Brochu, 1997a) porém não é possível afirmar se este possuiria processos parapofisiais proeminentes ou não (Brochu, 2011, Caráter 5), devido à não preservação da região onde esses processos se localizariam, mencionada anteriormente.

A costela atlantal direita se encontra quase totalmente preservada (Fig. 28-A), com exceção de sua porção mais posterior, que se encontra fragmentada, como esquematizado em uma foto destas vértebras em vista lateral direita disponível em Tineo *et al.* (2014). Nesta, a margem superior porta um processo dorsal proeminente (Brochu, 2011, Caráter 6, estado 1), como é típico em Alligatoridae (Brochu, 1997a). Não foi possível visualizar se a costela atlantal direita apresenta uma lâmina medial (Brochu, 2011, Caráter 7) devido ao fato de a costela estar firmemente articulada ao atlas medialmente. Já a costela atlantal esquerda não se encontra preservada, salvo por um fragmento de osso localizado lateralmente ao atlas que pode representar a extremidade proximal da costela, embora isto não pode ser confirmado devido à má preservação exibida pelo material.

Figura 28: Vértex cervicais do holótipo de *Mourasuchus arendsi* (CIAAP-1297), articuladas, em vista lateral direita (A) e lateral esquerda (B). Escalas = 10 cm.

O áxis se encontra quase totalmente preservado, com exceção de sua espinho neural – que apresenta deterioradas tanto a sua porção anterior quanto a sua margem dorsal – e da sua região ventral, que apresenta deterioradas a sua superfície de uma forma geral, incluindo a hipapófise – que está presente, mas também está deteriorada. Anteriormente ao centro do áxis, o processo odontoide se encontra preservado. A costela axial direita se encontra preservada apenas na sua porção mais anterior (Fig. 28-A), como também destacado na ilustração deste material oferecida por Tineo *et al.* (2014). O tubérculo da costela axial direita claramente contata a diapófise do áxis (Brochu, 2011, Caráter 10, estado 1), como é típico em Alligatoridae (Brochu, 1997a). Ainda com relação ao tubérculo da costela axial, este parece ser expandido ântero-posteriormente, contudo ainda sendo melhor interpretado como “estrito” do que como “alargado” seguindo a terminologia de Brochu (1997a, 2011, Caráter 9; “*narrow*” e “*wide*” são os termos empregados em inglês, respectivamente), sendo esta característica então codificada de acordo com esta interpretação (estado 1). Com relação à costela axial esquerda, há apenas

uma porção óssea localizada lateralmente, entre o odontoide e o centro do eixo, que pode corresponder à extremidade anterior (proximal) do capítulo da costela axial; além desta estrutura, um pouco dorsalmente a ela, há uma área erodida, localizada entre o odontoide e o centro do eixo, que pode corresponder à região em que o tubérculo da costela axial esquerda se articulava com o eixo. Algumas elevações ósseas presentes nesta última região podem representar resquícios de preservação do tubérculo da costela axial, mas o mais provável é que a região erodida observada seja um resultado da ruptura da costela axial com o eixo. Esta interpretação sobre o contato da costela axial esquerda com o eixo, no entanto, é apenas tentativa devido à má preservação do material. Embora a hipapófise axial não esteja completamente preservada, sua posição permite afirmar que ela se localizava à altura da extremidade anterior do centro do eixo, e não na região central do centro da vértebra (Brochu, 2011, Caráter 15, estado 1), ainda que não seja possível verificar se ela possui ou não uma estrutura em forma “forquilha” em sua estrutura (Brochu, 2011, Caráter 16).

As outras vértebras cervicais – da terceira à sexta – conservadas em articulação com o atlas e o eixo se encontram quase totalmente preservadas, afora algumas pequenas avarias. Todas elas preservam os seus *centra*, pedicelos, pré e pós-zigapófises e também os arcos neurais, incluindo os espinhos neurais (Fig. 28) – embora esta última estrutura, na terceira vértebra cervical, se encontra deteriorada ao ponto de que não é possível se esta estrutura seria curta ou longa (*sensu* Brochu, 2011, Caráter 19). Todas as outras espinhos neurais têm o formato de uma lâmina vertical ampla, similar ao descrito por Tineo *et al.* (2014) para vértebras cervicais isoladas da Formação Yecua, Mioceno Superior da Bolívia. Com relação às dipapófises e parapófises, apenas as estruturas esquerdas estão preservadas (Fig. 28-B), em todas as vértebras; as do lado direito das vértebras, ao contrário, encontram-se todas erodidas (Fig. 28-A); apenas a parapófise direita da terceira vértebra pode estar preservada, embora o local onde essa estrutura se localizaria se encontre oculto por detrás da costela atlantal. As diapófises são ovais em seção transversal e orientadas ventro-lateralmente, similarmente ao descrito nas vértebras cervicais de Tineo *et al.* (2014). Todas as hipapófises estão presentes, porém erodidas em maior ou menor grau; a da terceira vértebra cervical se exhibe muito pequena, estando muito deteriorada (Fig. 28). Apesar das erosões, as hipapófises cervicais do CIAAP-1297 são pequenas se comparadas ao de crocodilianos vivos (como, por exemplo, *Paleosuchus palpebrosus*, AMNH-R-97326), uma condição similar à descrita para

vértebras do MCNC-PAL-110-72V. O côndilo da sexta vértebra cervical, o único que se encontra visível, está preservado.

As suturas neuro-centrais das vértebras cervicais, incluindo as do eixo, só se encontram satisfatoriamente visíveis no lado direito da quarta vértebra e no lado esquerdo da terceira e quarta vértebras. Em todas elas, as suturas se encontram majoritariamente fechadas (*sensu* Brochu, 1996b), embora ainda aparentem estar abertas em alguns pontos. Isto permite teorizar que o espécime CIAAP-1297 estava perto da maturidade óssea no momento de sua morte, embora ainda não houvesse atingido sua maturidade morfológica plena (Brochu, comunicação pessoal); esta hipótese, no entanto, ainda deve ser melhor analisada a partir de um eventual exame mais detalhado deste material.

De uma forma geral, as vértebras cervicais do CIAAP-1297 são ântero-posteriormente curtas, especialmente se levado em conta o seu *centra*, como já mencionado em trabalhos anteriores (Bocquentin-Villanueva, 1984; Langston, 2008; Tineo *et al.*, 2014). Vértebras de outros espécimes de *Mourasuchus* têm apresentado morfologia semelhante, como o MCNC-PAL-110-72V (Langston, 2008) e o YPFB-LIT-PAL-01, proveniente da Formação Yecua, Mioceno Superior da Bolívia (Tineo *et al.*, 2014, na sua figura 5). Tal característica denota que *Mourasuchus* não seria provavelmente capaz de realizar movimentos verticais ou laterais de grande proporção no pescoço, os quais são fundamentais para a captura e ingestão de presas de grande porte por crocodilianos vivos (Busbey, 1994). Além disso, a partir desta característica, Tineo *et al.* (2014) também especulam que *Mourasuchus* poderia ter, proporcionalmente, um menor comprimento do tronco se comparado de crocodilos vivos. Tais perspectivas são bastante importantes para os estudos sobre os hábitos alimentares e sobre a paleoecologia de *Mourasuchus*; por isso, as implicações da morfologia das vértebras cervicais para estes tópicos do estudo de *Mourasuchus* serão mais detalhadamente expostas na seção “*Mourasuchus*: paleoecologia e alimentação”, posteriormente.

Com relação às vértebras isoladas, foram encontradas na coleção duas vértebras (Fig. 29) que podem corresponder às cervicais isoladas relatadas por Bocquentin-Villanueva (1984), além de três possíveis vértebras dorsais (Fig. 30) – três a menos do que as citadas no trabalho original (Bocquentin-Villanueva, 1984). A identificação das posições dessas vértebras, porém, é apenas tentativa devido ao alto grau de deterioração presente em todas elas.

Uma das possíveis vértebras cervicais (Fig. 29-A) está quase totalmente preservada: o centro – incluindo o cótilo e o côndilo –, o pedicelo, e a pós-zigapófise e diapófise direitas estão preservadas. A diapófise esquerda, assim como ambas as pré-zigapófises, a hiapófise e o espinho neural se encontram parcialmente erodidas; já as parapófises e pós-zigapófises esquerda se encontram quase totalmente erodidas.

Já a segunda possível vértebra cervical (Fig. 29-B) se encontra mais incompleta do que a primeira. Estão preservados nela apenas o centro – incluindo o cótilo e o côndilo –, o pedicelo e a hipapófise (pequena). Ambas as parapófises e diapófises estão erodidas, enquanto o espinho neural está ausente.

Figura 29: Duas possíveis vértebras cervicais isoladas do holótipo de *Mourasuchus arendsi* (CIAAP-1297). Escalas = 5 cm.

Figura 30: Três possíveis vértebras dorsais isoladas do holótipo de *Mourasuchus arendsi* (CIAAP-1297). Escalas = 5 cm.

As três possíveis vértebras dorsais (Fig. 30) exibem variados estados de preservação; todas apresentam um número razoável de elementos preservados, embora todas estejam com a superfície deteriorada. Uma das vértebras está quase completa (Fig. 30-A), contando com centro, pedicelo, espinho neural, a diapófise direita e a pré-zigapófise esquerda preservadas; a diapófise esquerda preserva apenas a sua porção mais proximal; já a pré-zigapófise direita e ambas as pós-zigapófises estão ausentes. A segunda vértebra também está quase completa (Fig. 30-B), exibindo centro, espinho neural e pedicelo preservados; ambas as diapófises, porém, se encontram erodidas, preservando apenas a porção mais proximal enquanto, com relação às parapófises, há sinal apenas da porção mais proximal da parapófise direita. Já a terceira vértebra também está quase completa, porém muito deformada (Fig. 30-C), apresentando uma distorção tafonômica no seu lado direito que o deslocou em sentido ao seu eixo medial. O centro, incluindo o côndilo e cótilo, estão preservados, assim como o pedicelo. O espinho neural também está preservado, embora um pouco erodido e também sofrendo os efeitos da distorção em sentido medial mencionada anteriormente. A diapófise direita, também distorcida, está completamente preservada, enquanto a diapófise esquerda preserva apenas a sua porção mais proximal. A pós-zigapófise direita é a única preservada; todas as outras zigapófises estão ausentes.

Escápula e coracoide

Na descrição original de *Mourasuchus arendsi* (Bocquentin-Villanueva, 1984), os únicos elementos pós-cranianos citados como pertencendo ao holótipo são as vértebras acima referidas. No entanto, durante o estudo do holótipo foram localizados uma escápula e um coracoide esquerdos (Fig. 31), articulados, tombados com o mesmo número do holótipo (CIAAP 1297) e apresentando a mesma cobertura de gipsita presente dos outros materiais, o que permite afirmar que eles pertencem ao holótipo de *M. arendsi*.

Ambos os ossos estão articulados e apresentam um aspecto distorcido, especialmente em suas extremidades – o que poderia ser interpretado como um efeito tafonômico. Porém, uma morfologia semelhante à apresentada por este material é ilustrada para uma escápula e um coracoide articulados de *Caiman crocodilus* por Brühl (1862, na sua figura 5) como sendo a morfologia desses dois ossos em um “contexto

natural”; assim, a morfologia observada nestes materiais de *Mourasuchus arendsi* também é considerada como sendo a natural, embora também possa ter ocorrido distorções tafonômicas durante a diagênese do espécime.

A escápula está apenas parcialmente preservada. A porção ventral do osso, que se articula com o coracoide, e a constrição medial do osso, localizada dorsalmente a essa porção inferior, estão preservadas. A porção dorsal da escápula, que forma uma lâmina larga e achatada látero-medialmente nos crocodilianos vivos (Mook, 1921f), não se encontra totalmente preservada; resta presente, apenas, a porção central dessa região dorsal da escápula, sem a preservação de toda a superfície da larga lâmina escapular, achatada látero-medialmente. Além disso, anatomicamente a composição da escápula como um todo corresponde à morfologia descrita para crocodilos vivos por Mook (1921f).

O coracoide se encontra totalmente preservado, com exceção de sua porção ventral, que se encontra erodida tanto na superfície anterior quanto na posterior, de modo que as expansões anterior e posterior da porção ventral do coracoide denominadas por Mook (1921f) não se encontram preservadas em *Mourasuchus arendsi*. Além disso, o forame do coracoide não se encontra visível nem na superfície lateral nem na superfície medial do osso, tendo sido provavelmente preenchido pela incrustação de gipsita que acomete todo o material. Além disso, a morfologia do coracoide corresponde àquela descrita para crocodilos vivos por Mook (1921f).

Embora aparentemente a lâmina da escápula possua as suas margens anterior e posterior sub-paralelas, sem nenhum alargamento acentuado (Brochu, 2011, Caráter 23, estado 1), isto não pode ser afirmado com certeza devido à preservação incompleta da lâmina da escápula neste espécime. A crista deltoide da escápula, que serve como ponto de origem do músculo *deltoideus scapularis inferior* (Fürbringer, 1876) não possui toda a sua morfologia preservada, mas pode-se afirmar a partir do que está conservado que esta possui um formato estreito (Brochu, 2011, Caráter 24, estado 0), como na maioria dos Alligatoidea e em todos os Caimaninae menos *Purussaurus mirandai*.

Um aspecto importante é que a sincondrose entre a escápula e o coracoide desde o espécime se encontra no início do seu processo de fusão (ou de fechamento), o que é demonstrável pela presença de um processo ósseo bem visível ligando os dois ossos na metade posterior da sincondrose em vista lateral (Fig. 31). Como a análise das suturas

neuro-centrais nas vértebras deste espécime indicam que ele ainda não havia atingido a sua maturidade morfológica (*sensu* Brochu, 1996b), embora pudesse estar próximo a ela, isto significa que o fechamento da sincondrose entre a escápula e o coracoide no holótipo de *Mourasuchus arendsi* ocorre em um momento relativamente precoce durante a ontogenia (Brochu, 2011, Caráter 25, estado 1), um fenômeno que ocorre unicamente em táxons de Caimaninae, como os vivos *Caiman crocodilus*, *Melanoschus niger* e *Paleosuchus palpebrosus* (Brochu, 1995) e o fóssil *Necrosuchus ionensis* (Brochu, 2011). Nos outros crocodilos vivos, o fechamento da sincondrose só ocorre – quando ocorre – em um estágio muito tardio durante a ontogenia do indivíduo (Brochu, 1995).

Outros dois táxons de *Mourasuchus* apresentam escápula e coracoide preservados: o holótipo de *M. atopus*, UCMP 38012 (Langston, 1965) e o MCNC-PAL-110-72V, proposto nesta dissertação como uma nova espécie a partir da descrição do crânio e das mandíbulas, mas que cujo pós-crânio já havia sido descrito detalhadamente por Langston (2008). *M. atopus* apresenta uma escápula quase totalmente preservada, enquanto o coracoide preserva apenas a sua porção mais dorsal (proximal) que se articula com a escápula, enquanto o MCNC-PAL-110-72V apresenta ambos os ossos quase completos, exceto pela porção mais dorsal da lâmina da escápula e por uma pequena deterioração na margem posterior da extremidade ventral do coracoide.

Figura 31: Escápula e coracoide esquerdos do holótipo de *Mourasuchus arendsi* (CIAAP-1297), com detalhe para o início do fechamento da sincondrose entre a escápula e o coracoide, no quadrado branco. Escala = 10 cm.

A única diferença significativa entre esses três táxons é que a escápula e o coracoide de *M. atopus* e MCNCN-PAL-110-72V não apresentam nenhum sinal de fusão entre si, ao contrário do que acontece no holótipo de *M. arendsi*. No caso de *M. atopus*, a ausência de qualquer fusão pode ser explicada devido ao fato de o holótipo desta espécie, UCMP-38012 ser um indivíduo mais jovem do que o holótipo de *M. arendsi*. Como a fusão dos dois ossos só ocorre a partir de algum momento da ontogenia, é razoável supor que a presença do início da fusão no holótipo *M. arendsi* esteja relacionada ao fato de que este indivíduo seria mais velho do que o holótipo de *M. atopus*, uma vez que o crânio do holótipo de *M. arendsi* possui 90 centímetros de comprimento, enquanto a estimativa de comprimento para o crânio fragmentado de *M. atopus* é de 73,5 centímetros (Langston & Gasparini, 1997). No entanto, por esse mesmo critério, torna-se um pouco mais complexo explicar a ausência da fusão entre a escápula e o coracoide no MCNC-PAL-110-72V, uma vez que este espécime possui um crânio com o comprimento de 105 centímetros, sendo portanto maior – e, presumivelmente, mais velho – do que o holótipo de *M. arendsi*. Langston (2008) ainda sugere que o MCNC-PAL-110-72V estava ontogeneticamente maduro no momento da morte, embora isso não possa ser confirmado devido à ausência de suturas neuro-centrais discerníveis no material em questão; já essas mesmas suturas neuro-centrais nas vértebras do holótipo de *M. arendsi* aparentam estar quase totalmente fechadas, indicando que o espécime estaria próximo da maturidade morfológica no momento da morte – embora isto também não pode ser afirmado categoricamente, devido à má preservação do material e inclusive das suturas neuro-centrais, como descrito anteriormente.

De qualquer maneira, uma explicação possível para esta diferença entre os dois espécimes é que, uma vez que o holótipo de *Mourasuchus arendsi* e o MCNC-PAL-110-72V são considerados neste trabalho como exemplares de espécies diferentes, haja uma diferença no momento de início da fusão entre a escápula e o coracoide entre essas duas espécies de *Mourasuchus* – algo que só poderia ser confirmado com o encontro de eventuais espécimes adicionais das duas espécies que apresentassem a escápula e o coracoide fusionados. Além disso, Brochu (1995) relata que, dos 13 indivíduos de *Caiman crocodilus* em que o autor observou a fusão da escápula com o coracoide, dois deles eram imaturos, implicando que os outros onze seriam já maduros morfológicamente. Assim, se existe uma variação intra-específica desta característica em

Caiman crocodilus, é possível que haja também variações intra-específicas e inter-específicas – como a aventada anteriormente – sobre essa característica em *Mourasuchus*. Outra explicação, através de uma hipótese de dimorfismo sexual, seria a de que o holótipo de *M. arendsi* representaria um indivíduo do sexo feminino, enquanto o MCNC-PAL-110-72V seria um indivíduo do sexo masculino. O crescimento corporal é um fator sexualmente dimórfico em crocodilianos, com a taxa de crescimento dos machos sendo maior que a das fêmeas (Chabreck & Joanen, 1979; Brochu, 1996b). Assim, é possível que o holótipo de *M. arendsi*, sendo considerado uma fêmea, já tivesse chegado à sua maturidade morfológica com um tamanho menor do que o de um macho – por exemplo, o MCNC-PAL-110-72V; desse modo, é possível que a escápula e o coracoide comessem a se fundir no holótipo de *M. arendsi* enquanto este ainda tinha um tamanho menor, enquanto no MCNC-PAL-110-72V, presumivelmente um macho, a fusão desses dois ossos não foi observada porque ela ainda iria começar em um momento posterior do desenvolvimento ontogenético do indivíduo – o qual ainda não teria se completado apesar do considerável tamanho do crânio (105 cm) exibido por este espécime. A possibilidade de que o holótipo de *M. arendsi* represente uma fêmea e o MCNC-PAL-110-72V represente um macho, assim como outras hipóteses sobre dimorfismo sexual no gênero *Mourasuchus* como um todo, serão abordadas posteriormente no item “A possibilidade de dimorfismo sexual entre as espécies *Mourasuchus*” na “Discussão” desta dissertação.

Exceto pela diferença na fusão entre a escápula e o coracoide, nenhuma outra disparidade morfológica significativa foi encontrada entre a escápula e o coracoide do holótipo de *Mourasuchus arendsi* e aqueles preservados em *M. atopus* e no MCNC-PAL-110-72V. A ausência de diferenças entre *M. arendsi* e *M. atopus* é importante porque corrobora a hipótese de que a primeira espécie seja um sinônimo júnior da segunda, como será detalhado a seguir na seção “Revisão taxonômica de *Mourasuchus*”.

4.1.3 Espécimes atribuídos a *Mourasuchus nativus*

- UFAC-1424

O espécime UFAC-1424 (Fig. 32-A), atribuído até o presente momento à espécie *Mourasuchus nativus* (vide o item “A não-validade da espécie *Mourasuchus nativus* (Gasparini, 1985)”) – foi descrito originalmente por Bocquentin & Souza-Filho (1990) e, por isso, sua redescrição nesta dissertação não será um relato anatômico detalhado, mas sim uma descrição das principais características de importância taxonômica e filogenética existentes no espécime.

UFAC-1424 é constituído por uma parte posterior do crânio que se encontra preservada, em vista dorsal, desde uma porção mais posterior dos pré-frontais até toda a margem posterior da tábua craniana (Fig. 32-A). Além disso, lateralmente, os ossos jugais encontram-se parcialmente preservados até, aproximadamente, a região correspondente à altura das órbitas. Além disso, há também um fragmento de mandíbula esquerda associado a este espécime (Fig. 33), que constituía até então o primeiro registro inequívoco de material mandibular para a espécie *Mourasuchus nativus*. Este material mandibular, no entanto, é bastante incompleto, constituído apenas de um fragmento da região medial da fileira de alvéolos do dentário, e no qual tanto a região anterior deste osso quanto os outros ossos que compõem a mandíbula – esplenial, coronoide, surangular, angular e articular – estão ausentes.

Ao descreverem o espécime UFAC-1424, Bocquentin & Souza-Filho (1990) não só registravam a primeira ocorrência de *M. nativus* para a Formação Solimões (Mioceno Superior do Brasil) como, em última análise, deram origem a essa espécie ao sinonimizar o gênero *Carandaisuchus* (Gasparini, 1985) com *Mourasuchus*, renomeando a espécie “*Carandaisuchus nativus*” descrita a partir de dois crânios parcialmente preservados provenientes de depósitos do Mioceno Superior da Formação Ituzaingó (Argentina) como *Mourasuchus nativus*.

De fato, o UFAC-1424 poderia ser atribuído a *M. nativus* devido à presença de acentuadas hipertrofias nos ossos esquamosais similares (Fig. 32-A e B) às que estão presentes nos materiais argentinos, sendo consideradas uma autapomorfia de *M. nativus* (Cidade *et al.*, 2013a). Outra autapomorfia de *M. nativus* seria a presença de uma crista medial no osso parietal; tal crista não se encontra presente no UFAC-1424 (Fig. 32-B), mas uma cicatriz presente no local onde a estrutura se situa evidencia que ela existia originalmente indivíduo, tendo sido quebrada em qualquer momento da pré ou pós fóssil-diagênese, da coleta ou mesmo durante manipulação do espécime. No entanto, como ambas as características foram encontradas no holótipo de *M. arendsi*, CIAAP-1297 (vide

a descrição desse material, anteriormente), considerou-se que a espécie *M. nativus* não é válida – vide o item “A não-validade da espécie *Mourasuchus nativus* (Gasparini, 1985)” na seção “Revisão taxonômica de *Mourasuchus*” para mais detalhes.

Mesmo diante dessa revisão taxonômica, o estudo do espécime UFAC-1424 continua relevante por uma série de razões. UFAC-1424 representava o material mais completo conhecido até o momento da espécie *Mourasuchus nativus*, uma vez que todos os outros fósseis atribuídos à espécie representam partes posteriores do crânio, preservados quase que em todos os casos do frontal até a margem posterior dos esquamosais, em vista dorsal, e, em vista posterior, desde a margem posterior dos esquamosais até porções mais dorsais do basioccipital, enquanto apenas alguns espécimes preservavam um dos quadrados ou, mais raramente, ambos (Gasparini, 1985; Bocquentin & Souza-Filho, 1990; Bona *et al.*, 2013b; Cidade *et al.*, 2013a; Scheyer *et al.*, 2013).

Figura 32: Crânio do UFAC-1424, espécime considerado como pertencente a *Mourasuchus nativus*, em vista dorsal (A). Detalhe da caixa craniana, em vista dorsal (B). Escalas = 10 cm.

Figura 33: Fragmento de mandíbula esquerda associado ao UFAC-1424 (*Mourasuchus nativus*). Escala = 10 cm.

O UFAC-1424, ao contrário, preservava também, em vista dorsal, as porções mais posteriores de ambos os pré-frontais e também a maior parte da superfície dorsal de ambos os jugais – os quais, neste espécime, apresentam-se expandidos látero-medialmente, assumindo um formato laminar, semelhante ao de *Mourasuchus amazonensis* e diferente do jugal das duas outras espécies reconhecidas neste trabalho: *M. atopus* e a nova espécie baseada no espécime MCNC-PAL-110-72V, que será descrito a seguir. Esta diferença da morfologia do jugal em *Mourasuchus* levou à criação de um novo caráter na análise filogenética – que será descrito e discutido no item “Descrição do novo caráter e discussão sobre os novos estados de caráter propostos” na seção “Análise filogenética de *Mourasuchus* e Caimaninae”, posteriormente. Neste espécime, os quadrado-jugais não se estendem ao ângulo superior da fenestra intra-temporal, permitindo que o quadrado participe da fenestra (Brochu, 2011, Caráter 145, estado 1), de maneira similar ao descrito neste trabalho para *M. amazonensis* (DGM 526-R) e *M. arendsi* (CIAAP-1297).

Isto significa que, enquanto todos os outros espécimes atribuídos a *Mourasuchus nativus* – incluindo o holótipo, MLP 73-iv-15-8 (Fig. 10) – não podem ser atribuídos a nenhuma outra espécie depois de declarada a não-validade de *M. nativus*, o espécime UFAC-1424 conserva uma morfologia que compartilha com *M. amazonensis*.

Assim, a definição da situação taxonômica do UFAC-1424 se encontra pendente de uma re-análise sobre a presença dessas duas características em *Mourasuchus amazonensis* – caso esta espécie possua as características em questão (“chifres” e crista no parietal), o UFAC-1424 pode ser considerado como um espécime adicional de *M. amazonensis*. Caso contrário, no entanto, pode-se considerar a possibilidade de que o UFAC-1424 represente uma nova espécie de *Mourasuchus*. Maiores detalhes sobre essa

questão serão dados posteriormente no item “A não-validade da espécie *Mourasuchus nativus* (Gasparini, 1985)” na seção “Revisão taxonômica de *Mourasuchus*”.

- AMNH 14441

Quando da descrição original da espécie *Mourasuchus nativus*, Gasparini (1985) citou um fóssil boliviano depositado no American Museum of Natural History (AMNH) como uma provável ocorrência da espécie, atestando que sua procedência seria “provavelmente” das rochas de Tarija, localizadas no sul da Bolívia e datadas do Pleistoceno. No entanto, a autora não figurou o material nem deu maiores detalhes a seu respeito. Posteriormente, Langston & Gasparini (1997) referiram-se pela primeira vez a esse material usando seu número de tombo (AMNH 14441), confirmando sua atribuição a *M. nativus*, mas ainda sem figurá-lo. Neste trabalho, os autores também relatam que o AMNH 14441, antes de ser enviado à coleção do referido museu, havia sido utilizado como âncora de canoa no Rio Acre, que se situa no extremo norte da Bolívia, na fronteira com o Brasil, enquanto os depósitos de Tarija se localizam no sul daquele país, próximos da fronteira com a Argentina. Estranhamente, porém, os autores mesmo assim ainda cogitam a hipótese de que ele tenha se originado do Pleistoceno de Tarija, mesmo considerando tal hipótese ainda como incerta. Posteriormente, Fortier (2011), baseando-se na ausência de registros de *Mourasuchus* mais recentes que o Mioceno (Riff *et al.*, 2010), propôs que este espécime seria na verdade proveniente de sedimentos do Mioceno Médio, uma unidade geológica ainda sem nome, que afloraria ao sudoeste de Tarija. Adicionalmente, Fortier (2011) atesta não ter localizado o material durante visita ao AMNH.

Durante a visita ao AMNH decorrente desta dissertação, porém, foi possível localizar o espécime AMNH 14441 (Fig. 34-A), que se encontrava identificado como *Brachygnatosuchus terror*, um dos sinônimos de *Purussaurus brasiliensis*. A análise do espécime confirmou a presença das características consideradas até o momento como autapomorfias da espécie *Mourasuchus nativus*: esquamossais hipertrofiados, formando “chifres” (Fig. 34-A); crista medial no osso parietal; presença da ponte látero-caudal, (Fig. 34-B) uma formação óssea constituída pelos ossos quadrado e látero-esfenoide que secciona o forame trigeminal em duas partes e que até agora foi descrita apenas para esta

espécie (Cidade *et al.*, 2011; Bona *et al.*, 2013b). Curiosamente, AMNH 14441 representa apenas o segundo exemplar de *Mourasuchus* a possuir essa estrutura intacta, o outro sendo o UFAC-2515, depositado no Museu de Paleontologia da UFAC (Cidade *et al.*, 2013a). Assim, a atribuição deste espécime a *M. nativus* pelos trabalhos anteriores (Gasparini, 1985; Langston & Gasparini, 1997) se mostrou correta, embora a validade desta espécie não seja reconhecida neste trabalho – vide “A não-validade da espécie *Mourasuchus nativus* (Gasparini, 1985)” na seção “Revisão taxonômica de *Mourasuchus*”, posteriormente.

Figura 34: AMNH-14441, espécime atribuído a *Mourasuchus nativus*, em vista anterior (A) e com detalhe da ponte látero-caudal (B). Escalas = 1 cm.

No entanto, se faz necessário esclarecer a origem estratigráfica desse material – o qual foi o único material publicado de *Mourasuchus* proveniente da Bolívia até o trabalho de Tineo *et al.* (2014) sobre materiais do gênero advindos da Formação Yecua, do Mioceno Superior daquele país. O catálogo do AMNH informa que este espécime foi coletado no Rio Acre, próximo à fronteira da Bolívia com o Brasil, em uma localidade que ficaria “a dois dias de viagem rio acima, com canoa motorizada, a partir da cidade de Cobija”, no Departamento de Pando. Tais informações corroboram a informação de

Langston & Gasparini (1997) sobre o encontro desse espécime no Rio Acre, apesar de esses autores defenderem que ele seria proveniente do Pleistoceno de Tarija. Além da localidade, o catálogo do AMNH também menciona alguns dados estratigráficos, atestando que o espécime seria proveniente de argilas de uma Formação “ainda sem nome” localizada abaixo da “Formação Iñapari (senso restrito)”, atribuindo esses depósitos tentativamente ao Mioceno Superior (equivalente à Idade Huayqueriense do “SALMA”). Fortier (2011) relata que há uma localidade com fósseis de crocodilianos no Rio Acre entre os municípios de Cobija e Bolpebra, com afloramentos da Formação Cobija, considerada correlata à Formação Solimões – por sua vez datada do Mioceno Superior (Cozzuol, 2006) –, o que seria condizente com o catálogo do AMNH. Além disso, como Bolpebra se localiza “rio acima” no Rio Acre – próximo à tríplice fronteira entre Bolívia, Peru e Brasil – e, como esta é a única localidade no Rio Acre a contar com fósseis crocodilianos citada pelo autor em sua abrangente revisão, este trabalho, portanto, considera o espécime AMNH 14441 como sendo proveniente da Formação Cobija, Mioceno Superior da Bolívia, até que mais e melhores informações sobre este material sejam eventualmente encontradas.

4.1.4 MCNC-PAL-110-72V

- Generalidades sobre o espécime

O espécime MCNC-PAL-110-72V foi coletado em uma expedição liderada pelo Prof. Bryan Patterson, da Universidade de Harvard, aos afloramentos da Formação Urumaco (Mioceno Superior), na Venezuela, em 1972 (Medina, 1976; Langston, 2008). Na ocasião, foram coletados um crânio com mandíbulas além de um vasto material pós-craniano, incluindo grande parte da coluna vertebral, fragmentos de costelas, partes das cinturas pélvica e escapular e alguns osteodermas. Todo o material coletado nessa expedição foi enviado ao Museum of Comparative Zoology (MCZ) da Universidade de Harvard, no qual tanto o crânio quanto as mandíbulas foram submetidos a uma restauração (Figs. 35, 36 e 37) – muito provavelmente com o objetivo de preparar essas peças para serem exibidas em uma exposição – que acabou por revestir várias porções do

material com gesso, além da implantação de dentes artificiais, também de gesso, em praticamente todos os alvéolos tanto nas mandíbulas quanto em ambas as maxilas (Figs. 36 e 37) do MCNC-PAL-110-72V. Tal procedimento prejudicou a análise da morfologia original do espécime fóssil, embora várias observações tenham sido feitas apesar dessas dificuldades. Como será relatado a seguir, várias características anatômicas importantes para a descrição do espécime e para o estudo de *Mourasuchus* como um todo puderam ser levantadas, e até mesmo uma atribuição taxonômica pôde ser feita a partir de tais observações. As regiões específicas do fóssil que foram revestidas ou reconstituídas por gesso durante a restauração (Figs. 35 e 36) serão detalhadas ao longo da descrição morfológica do material, presente a seguir.

Dadas essas dificuldades, vislumbra-se a realização, no futuro, de procedimentos que visem expor essas regiões atualmente revestidas por gesso para permitir o seu estudo morfológico, como a realização de tomografias ou mesmo de procedimentos de retirada do gesso implantado no material. Tais medidas, porém, infelizmente não puderam ser efetuadas antes do tempo previsto para a conclusão desta dissertação.

O crânio e as mandíbulas, restaurados, foram devolvidos ao Museu de Ciências Naturales de Caracas (MCNC) em 2002 – onde permanece até hoje – em respeito a um acordo previamente estabelecido entre as instituições norte-americanas e venezuelanas (Linares, 2004). Os elementos pós-cranianos do espécime, porém, não foram submetidos a qualquer restauração e não foram devolvidos à Venezuela, sendo objeto de uma descrição morfológica detalhada feita por Langston (2008), sobre a qual se falará mais a seguir. O crânio e as mandíbulas, por outro lado, ainda carecem de uma descrição morfológica e de uma designação taxonômica detalhadas, as quais foram realizadas durante o desenvolvimento desta dissertação, ainda que não constassem entre os seus objetivos originalmente.

Apesar de a única descrição oficial do MCNC-PAL-110-72V ter sido a realizada por Langston (2008) para os elementos pós-cranianos, a existência desse espécime chegou a ser mencionada por outros autores. Medina (1976) citou a presença da espécie *Mourasuchus amazonensis* nos sedimentos da Formação Urumaco. Embora a autora não especifique a que espécime ela se refere, é bastante provável que tal menção se refira ao espécime MCNC-PAL-110-72V, uma vez que o material de *Melanosuchus fisheri* que a autora descreve no referido trabalho foi coletado exatamente na mesma expedição do MCNC-PAL-110-72V. De fato, MCNC-PAL-110-72V compartilha com *M. amazonensis*

o grande tamanho da abertura da narina externa, ocupando quase toda a superfície dorsal da pré-maxila, mas outras características acabam por diferenciar MCNC-PAL-110-72V de *M. amazonensis*, como será relatado a seguir. Aguilera (2004), ao comentar sobre a família “Nettosuchidae” em sua compilação sobre os fósseis da Formação Urumaco, ofereceu duas ilustrações do espécime MCNC-PAL-110-72V – mas, utilizando um número de tombo diferente, “MCN-URU-2002-110”. No trabalho em questão, o autor não oferece nenhum tipo de descrição do material, embora aparentemente o atribua à espécie *M. arendsi*, ao declarar que esta seria a única espécie de *Mourasuchus* encontrada nos sedimentos da Formação Urumaco.

O pós-crânio do MCNC-PAL-110-72V, como mencionado anteriormente, foi descrito de maneira detalhada por Langston (2008), que declarou que este espécime pertenceria “provavelmente” a *Mourasuchus arendsi*. Como, porém, o autor em questão não teve acesso ao crânio e as mandíbulas, a descrição destes materiais se mostra importante também para o objetivo de se estabelecer uma atribuição taxonômica consistente para este espécime, a qual será detalhada em um tópico separado, logo posteriormente à descrição morfológica.

– Descrição do crânio

O crânio encontra-se totalmente preservado em sua morfologia geral (Figs. 35 e 36), exibindo todas as características típicas de *Mourasuchus*, como um rostro longo, largo e achatado dorso-ventralmente acompanhado por uma tábua craniana relativamente pequena e arcadas látero-temporais deprimidas, de modo que as margens laterais dos ossos quadrado, quadrado-jugal e jugal se exibem dorsalmente (Bona *et al.*, 2013a).

Em vista dorsal, são várias as regiões do fóssil que se encontram reconstituídas por gesso (Fig. 35), que estão divididas em quatro revestimentos. O primeiro revestimento ocupa quase totalidade da superfície dorsal de ambas as pré-maxilas, com exceção da área na pré-maxila esquerda que compreende as três perfurações provenientes da oclusão dos dentes mandibulares, se estendendo pelos nasais, constituindo um revestimento longitudinal ao longo da sutura entre os dois nasais até, mais ou menos, a metade do comprimento ântero-posterior desses ossos.

Um segundo revestimento, o maior de todos, ocupa toda a região da tábua craniana e percorre o rostro transversalmente ao longo das suturas da maxila com os ossos lacrimal e pré-frontal, indo aproximadamente da margem da maxila direita até a margem da maxila esquerda, passando também pelos ossos nasais em sua porção mais posterior. Nisto, praticamente toda a região da tábua craniana em vista dorsal se encontra revestida por gesso, de modo que nem a morfologia externa nem as suturas entre os ossos que compõe essa região do rostro podem ser observadas.

Figura 35: MCNC-PAL-110-72V: crânio em vista dorsal. Escalas = 20 cm.

Além destas regiões, uma grande porção as superfícies dorsais de ambos os quadrados, do quadrado-jugal direito e do jugal esquerdo também se encontram revestidas

por esse segundo revestimento. Além desses dois, há ainda um pequeno revestimento de gesso visível em vista dorsal, ocupando uma pequena porção lateral da maxila esquerda.

Em vista ventral (Fig. 36), o crânio também possui algumas regiões revestidas por gesso, porém em uma quantidade bem menor do que região dorsal. Algumas das únicas regiões revestidas por gesso são a região da sutura entre o palatino e as maxilas e uma pequena faixa na maxila direita – próxima à sutura com o palatino e continua com o revestimento de gesso presente nesta.

Na região das fenestras palatinas, também há revestimentos de gesso, especialmente na fenestra palatina direita, na qual inclusive o revestimento continua através de uma ruptura na extremidade anterior da fenestra até alcançar o outro revestimento de gesso presente na sutura entre o palatino e as maxilas.

Figura 36: MCNC-PAL-110-72V: crânio em vista ventral. Escalas = 20 cm.

Há também uma acentuada faixa desse revestimento que vai desde a porção lateral esquerda do palatino, formando uma fina faixa diagonal até a margem posterior do pterigoide; partindo desta faixa, há ainda um outro revestimento de gesso na área direita do pterigoide, que se estende até a sutura deste osso com o ectopterigoide e, a partir de então, compreende toda a extensão da sutura pterigoide-ectopterigoide até a sua extremidade lateral. Afora essas maiores concentrações, há ainda algumas aplicações de gesso localizadas medialmente à fileira de dentes, ao longo de toda a extensão dessa, em ambas as maxilas.

Além desses revestimentos superficiais de gesso, dentes postiços feitos do mesmo material também foram implantados tanto nas maxilas (Fig. 36) quanto nas mandíbulas (Fig. 37). Nenhum dente verdadeiro permanece no material, sendo então, infelizmente, impossível verificar qualquer característica dentária do MCNC-PAL-110-72V. De qualquer jeito, pode-se mencionar que os dentes postiços maxilares somam 43 do lado direito e 45 do esquerdo; já os dentes postiços mandibulares somam 42 na hemimandíbula direita e 39 na esquerda. É impossível averiguar se cada dente postiço corresponderia a um dente ou alvéolo verdadeiro, mas esses números são concordantes com o número de alvéolos descritos para *Mourasuchus*, sendo descritos como “mais de 40” para *M. amazonensis* (Price, 1964) e até uma quantidade de “44 alvéolos maxilares” para o holótipo de *M. atopus* (Langston, 1965).

Figura 37: MCNC-PAL-110-72V: mandíbulas em vista dorsal (acima) com detalhe da região anterior demonstrando o nível do revestimento do gesso da restauração nas mandíbulas do espécime (abaixo). Escalas = 10 cm.

Pré-Maxilas

As pré-maxilas apresentam, cada uma, três perfurações provenientes da oclusão dos dentes mandibulares (Fig. 38) – diferentemente das quantidades observadas nos holótipos de *Mourasuchus atopus* (duas) e no holótipo *M. arendsi* (quatro) (Bocquentin-Villanueva, 1984). Pela sua própria maneira com que essas perfurações se originam, sua quantidade seria muito sujeita a variar individualmente em um conjunto de indivíduos de *Mourasuchus*, e por isso essas diferenças não serão consideradas como relevantes para se diferenciar espécies (Langston, 2008; Souza-Filho & Guilherme, 2011a) ou como um caráter de interesse filogenético.

A abertura da narina externa é grande, ocupando uma boa a superfície dorsal da pré-maxila e formando uma verdadeira fossa dorso-ventralmente profunda ao redor do forame incisivo (Fig. 38) – que neste espécime, assim como o ilustrado para *M. amazonensis* (Price, 1964) e ao contrário da maioria dos Crocodylia, exhibe-se completamente em vista dorsal, devido justamente ao grande tamanho da narina externa. No entanto, resta ainda alguma dúvida a respeito de como a morfologia da abertura da narina externa seria em sua porção mais posterior, em especial ao longo da junção das pré-maxilas com as maxilas, devido à presença do revestimento de gesso – razão pela qual, também, as suturas das pré-maxilas com as maxilas não se encontram evidentes. Uma abertura nasal com tamanho comparável com a do MCNC-PAL-110-72V só é encontrada em *Mourasuchus amazonensis*, embora nesta espécie a abertura nasal ocupe quase a totalidade da superfície dorsal das pré-maxilas segundo a ilustração fornecida por Price (1964). No MCNC-PAL-110-72V, a abertura nasal ocupa uma menor área dorsal das pré-maxilas do que a ilustrada em *M. amazonensis*, embora as duas morfologias sejam interpretadas como equivalentes no que diz respeito à taxonomia e a filogenia desses dois táxons, como será explicitado posteriormente. Já a abertura nasal do holótipo (UCMP-38012) de *M. atopus* não pode ser concebida totalmente, uma vez que apenas um fragmento anterior da pré-maxila direita se encontra preservado (Langston, 1965); apesar disso, não há nenhum indício de que este material possuiria uma abertura nasal tão grande

como a do MCC-PAL-110-72V, formando uma fossa ao redor do forame incisivo. Já a abertura nasal do espécime CIAAP-1297, ex-holótipo de *M. arendsi* mas aqui interpretado como pertencente à espécie *M. atopus*, é marcadamente menor, mais arredondada, e ocupando uma menor superfície dorsal das pré-maxilas. Por esse motivo, interpreta-se aqui a abertura da narina externa de *M. atopus* como “pequena”, diferenciando-se de *M. amazonensis* e do espécime MCNC-PAL-110-72V.

Figura 38: MCNC-PAL-110-72V: detalhe da região anterior do crânio em vista dorsal. Escala = 10 cm.

Ao redor da abertura da narina externa do MCNC-PAL-110-72V não há uma intumescência óssea, ao contrário do que ocorre em *Mourasuchus atopus* – tanto no holótipo desta espécie quanto no espécime CIAAP-1297, previamente considerada como *M. arendsi* – mas aparentemente semelhante a *M. amazonensis*, onde essa estrutura aparentemente não se encontra – tal ausência deve ser vista com cautela já que a vista dorsal do crânio do holótipo não pôde ser visualizada em vista dorsal, e portanto esta morfologia está descrita apenas com base na ilustração fornecida na descrição original (Price, 1964). No entanto, é interessante observar que tanto o MCNC-PAL-110-72V e *M. amazonensis* apresentam um grande aumento no tamanho da narina externa se comparadas a *M. atopus*, onde uma narina externa de menor tamanho é justamente

circundada por essa intumescência óssea. Assim, é possível que a intumescência óssea observada em *M. atopus* seja homóloga à margem lateral da grande narina externa observada em *M. amazonensis* e no MCNC-PAL-110-72V, implicando que esse aumento de tamanho da narina tenha acontecido justamente através de uma expansão do espaço compreendido entre a abertura da narina externa e a intumescência óssea em *M. atopus*. Maiores detalhes sobre essa possibilidade serão discutidos na seção “Análise Filogenética de *Mourasuchus* e Caimaninae”, quando será detalhada uma proposta de inclusão da intumescência óssea presente em *M. atopus* como um novo estado do Caráter 86 de Brochu (2011).

O forame incisivo do MCNC-PAL-110-72V pode ser completamente visualizado em vista dorsal, devido ao grande tamanho da abertura nasal externa; sua morfologia completa, porém, só pode ser visualizada em vista ventral (Fig. 39). O forame apresenta um tamanho pequeno, diferente do forame incisivo grande observado em outras espécies de *Mourasuchus*, como *M. amazonensis*, no holótipo *M. arendsi* (Bocquentin-Villanueva, 1984) e em alguns materiais atribuídos a *M. arendsi* da Formação Solimões (Souza-Filho & Guilherme, 2011a). Suas margens são, de maneira geral, arredondadas, diferentemente do formato tri-lobulado observado no forame incisivo de *M. amazonensis* e também diferente daquele observado em *M. atopus* (CIAAP-1297), que é látero-medialmente largo anteriormente, mas estreito posteriormente. Já o forame incisivo do holótipo de *M. atopus* (UCMP 38012), devido à preservação incompleta das suas pré-maxilas, não pode ter o seu formato integral visualizado. Em vista dorsal, os limites suturais das pré-maxilas com as maxilas não se encontram evidentes, devido ao revestimento de gesso que recobre as pré-maxilas, ocupando inclusive toda a região que corresponderia ao contato entre esses dois ossos; no entanto, é possível assumir que o contato entre as pré-maxilas e as maxilas neste espécime se situasse aonde, atualmente, se situa a borda posterior do referido revestimento de gesso que recobre as pré-maxilas. Também não é possível afirmar se os nasais contactavam a abertura da narina externa em vista dorsal; na maioria dos Caimaninae, os nasais contactam a narina externa, sem bissectá-la externamente (Brochu, 1997a); *Mourasuchus*, porém, difere dessa condição ao apresentar nasais que não contactam a narina externa (Price, 1964; Bocquentin-Villanueva, 1984; Souza-Filho & Guilherme, 2011a), uma condição também encontrada em outros Caimaninae, como *Caiman gasparinae* (Bona & Carabajal, 2013) e *Globidentosuchus brachyrostris* (Scheyer *et al.*, 2013).

Ventralmente, o limite das pré-maxilas com as maxilas não pode ser determinado devido à não-preservação das suturas (Figs. 36 e 39). Além das três perfurações dentárias já mencionadas quando da descrição em vista dorsal, há ainda uma superfície de desgaste dentário na porção mais medial da pré-maxila esquerda, que provavelmente corresponde ao desgaste provocado pelo primeiro dente da hemimandíbula esquerda do indivíduo. Já na pré-maxila direita, entre a primeira e a segunda perfurações visíveis em vista dorsal, há um espaço que pode corresponder à área em que o segundo dente da hemimandíbula direita se encaixaria quando da oclusão da boca do indivíduo. Na ilustração do CIAAP-1297 (*Mourasuchus atopus*) fornecida por Bocquentin-Villanueva (1984, na sua figura 1), as quatro perfurações dentárias vistas naquele material correspondem praticamente à superfície ocupada pela pré-maxilas na porção mais lateral do rostró; uma mesma configuração pode ser especulada para o MCNC-PAL-110-72V. Assim, se assumirmos que cada dente de gesso implantado no MCNC-PAL-110-72V corresponder a um dente verdadeiro, cada pré-maxila deste espécime possuiria cinco dentes, a mesma quantidade reportada para todos os Caimaninae, com exceção de *Paleosuchus* (Brochu, 1999). No entanto, esta observação evidentemente deve ser encarada com cautela.

Figura 39: MCNC-PAL-110-72V: detalhe da região anterior do crânio do MCNC-PAL-110-72V, em vista ventral. Escala = 10 cm.

Maxilas

As maxilas, em vista dorsal, constituem a maior parte da superfície do rostrum (Fig. 35), como em todos os Crocodylia (Iordansky, 1973) em uma configuração bastante semelhante à ilustrada nas outras espécies de *Mourasuchus* que possuem essa região preservada (Price, 1964; Langston, 1965; Bocquentin-Villanueva, 1984). No entanto, apenas as suturas com ambos os nasais, em sua porção mais posterior, se encontram evidentes – as suturas com as pré-maxilas, lacrimais, pré-frontais, os jugais e nas porções mais anteriores e mediais dos nasais não estão evidentes neste espécime (Fig. 35).

A reconstituição do traçado da sutura entre os nasais e as maxilas é feita de forma tentativa (Fig. 35). Em vista ventral, no que diz respeito à dentição, caso o número de dentes postiços corresponda ao de verdadeiros, o espécime teria uma quantidade de 43 dentes maxilares direitos e 45 esquerdos, números também correspondentes aos 44 dentes descritos para o holótipo *M. atopus* (Langston, 1965) e aos “mais de 40” descritos para *M. amazonensis* (Price, 1964) e para o CIAAP-1297 (*M. atopus*) por Bocquentin-Villanueva (1984).

Em vista ventral, a maxila esquerda apresenta, medialmente à fileira de dentes, uma espécie de elevação óssea (Fig. 40), no formato de uma plataforma, que começa a se elevar na altura entre o 10º e o 11º dentes implantados e permanece se elevando continuamente até a sutura da maxila com o ectopterigoide.

Tal elevação é aqui interpretada como sendo o resultado de um deslocamento látero-medial que o espécime teria sofrido em algum momento durante a pré ou pós-fossildiagênese, deslocando toda a região lateral esquerda do crânio em direção à região medial do mesmo, dando origem não só a esta elevação como a outras deformações visíveis na região esquerda do crânio do MCNC-PAL-110-72V, que serão mencionadas posteriormente. Uma elevação semelhante à do MCNC-PAL-110-72V é observada em ambos os maxilares do holótipo de *M. amazonensis* (DGM 526-R), embora esta esteja em um grau bem menos acentuado.

Figura 40: MCNC-PAL-110=72V: detalhe da elevação óssea observada na maxila esquerda, junto à fileira de dentes. Escala = 10 cm.

Posteriormente, ainda em vista ventral, as suturas das maxilas com o jugal e o ectopterigoide direito se encontram preservadas (Fig. 36); do lado esquerdo, a sutura com o jugal esquerdo está evidente em toda a sua extensão, mas o mesmo não acontece com a sutura com o ectopterigoide esquerdo, que só se encontra evidente na sua porção mais anterior e na sua porção posterior. Já a sutura da maxila com o palatino não se encontra evidente, havendo duas estruturas presentes na superfície ventral do crânio que podem ser a sutura (Fig. 41-A); ambas as possibilidades serão consideradas e analisadas quando da descrição dos “Palatinos”.

Nasais

Os nasais do MCNC-PAL-110-72V são alongados ântero-posteriormente (Fig. 35), em concordância com o formato incomum do rostro observado em *Mourasuchus*, localizando-se entre as duas maxilas e alcançando o contato com as pré-maxilas anteriormente, como na maioria dos crocodilos Brevirostres (*sensu* Brochu, 1997b) viventes mas diferentemente de *Gavialis gangeticus*, em que os nasais se restringem apenas à porção anterior do rostro (Iordansky, 1973). Também as suturas destes ossos se encontram pobremente preservadas (Fig. 35), restando evidentes apenas as suturas de cada nasal com cada maxila em suas porções mais posteriores, enquanto a sutura dos nasais entre si também se encontra evidente apenas em uma porção mais posterior dos

respectivos ossos. A partir deste ponto, há uma área estreita revestida pelo gesso da restauração que vai desde o fim da sutura evidente até o revestimento de gesso presente na abertura nasal exterior (Fig. 35) – tal área, devido à área em que ocupa no rosto, poderia corresponder ao contato dos nasais entre si ao longo do rosto do espécime. Porém, devido à ausência de preservação da sutura, tal contato não pode ser verificado no momento. O contato dos nasais com as pré-maxilas, como citado anteriormente, também não se encontra visível (Figs. 35 e 38), em grande parte pela presença do revestimento de gesso na região correspondente; pelo mesmo motivo, também não é possível saber se os nasais contatavam ou não a narina externa em vista dorsal. Adicionalmente, o ponto de junção da extremidade posterior dos dois nasais em vista dorsal, assim como as suas suturas com os ossos pré-frontais, não puderam ser visualizadas neste espécime pois, como mencionado anteriormente, toda esta região (porção do crânio imediatamente anterior à elevação do osso frontal e à tábua craniana) se encontra revestida pelo gesso utilizado na restauração (Fig. 35).

Frontal, Pré-frontais e Lacrimais

A presença do revestimento, evidentemente, dificulta a delimitação dos ossos desta região do crânio (jugal, lacrimal, pré-frontal, frontal e nasal; Fig. 35). Mesmo assim, algumas observações a respeito da morfologia desses ossos da relação sutural entre eles puderam ser realizadas. Dentre todas, a única sutura evidente é a do jugal direito com o lacrimal direito, em uma porção mais posterior (Fig. 35).

Alguns outros contatos suturais são inferidos, embora as suturas em si não se encontrem preservadas de forma evidente. São estes, à esquerda dos nasais: as suturas da maxila com o jugal, a com o lacrimal e a com o pré-frontal; a sutura destes dois últimos ossos entre si em sua porção mais anterior (Fig. 35). À direita dos nasais: a sutura da maxila com o jugal, a com o lacrimal e a com o pré-frontal; a destes dois últimos ossos entre si em toda a sua extensão, até a abertura da órbita. No entanto, como nenhuma destas suturas se encontra evidente, as disposições acima descritas devem ser encaradas de maneira tentativa. Mesmo assim, vale a pena mencionar que a extremidade posterior da sutura entre o pré-frontal e o lacrimal direitos no espécime MCNC-PAL-110-72V se posicionaria mais lateralmente do que o descrito para *M. amazonensis* (Price, 1964; Fig.

2) e *M. arendsi* (Bocquentin-Villanueva, 1984) – este último também de maneira tentativa.

Tábua craniana

Posteriormente a essa região, a tábua craniana se encontra completamente revestida por gesso em sua porção mais dorsal (Fig. 35). Até mesmo as “fenestras supra-temporais” presentes neste espécime não podem ser consideradas como tal, pois aparentam ser apenas dois buracos feitos no gesso, e não correspondentes às verdadeiras fenestras supra-temporais que estariam presentes no exemplar fóssil. A presença do revestimento não permite que se investiguem os contatos suturais de nenhum dos ossos que formam a tábua craniana em vista dorsal e impedem ainda, até mesmo, a verificação da existência de estruturas são importantes na taxonomia e sistemática por estarem presentes em outras espécies de *Mourasuchus*, como a presença de intumescência na margem ântero-posterior das órbitas, a crista medial no osso parietal e a hipertrofia dos ossos esquamais (vide a seção “Revisão taxonômica de *Mourasuchus*”, posteriormente). Algumas perspectivas de se contornar esse problema do revestimento de gesso por sobre a superfície óssea do MCNC-PAL-110-72V serão discutidas posteriormente.

Quadrados, quadrados-jugais e jugais

Lateralmente à tábua craniana, na vista dorsal do MCNC-PAL-110-72V, localizam-se as chamadas arcadas látero-temporais (*sensu* Bona *et al.*, 2013a), formadas pelos ossos quadrado, quadrado-jugal e jugal (Fig. 35). Em *Mourasuchus*, estas se encontram deprimidas, de modo que as faces dorsais dos três ossos mencionados se localizem dorsalmente (Bona *et al.*, 2013a), configuração que também é observada no MCNC-PAL-110-72V. No que diz respeito às suturas das arcadas látero-temporais em vista dorsal, em ambos os lados, apenas a sutura do quadrado-jugal esquerdo com o jugal esquerdo se encontra evidente; todas as outras suturas, como a do quadrado-jugal esquerdo com o quadrado e a do quadrado-jugal direito com o quadrado e com o jugal,

não se encontram evidentes, embora o contato do quadrado-jugal direito com o jugal direito é aqui inferido a partir de uma marcação no jugal direito do material que pode representar o contato entre esses dois ossos, apesar de não apresentar uma sutura evidente (Fig. 35). Em ambos os lados, o que se pode dizer sobre o contato do jugal com o quadrado-jugal é que este último emite um processo anterior que se situa medialmente ao jugal, formando o processo “along lower temporal bar” de Brochu (2011, Caráter 144, estado 0; Fig. 35), uma feição que ocorre em todos os Alligatoroidea (Brochu, 1997a).

Já a análise do contato dos quadrado-jugais com os quadrados se encontra bastante prejudicada devido à presença do gesso nos dois lados correspondentes do material, de modo que não é possível saber se o quadrado-jugal compreendia toda a margem posterior da fenestra infra-temporal até o ângulo superior desta (*sensu* Brochu, 2011, Caráter 145, estado 0). No lado esquerdo, porém, há uma pequena marca na margem posterior da fenestra infra-temporal, bem distante do ângulo superior, que poderia corresponder à extremidade anterior do processo do quadrado-jugal na margem posterior da fenestra. Caso isto esteja correto, isto significaria que no MCNC-PAL-110-72V o quadrado-jugal não se estenderia ao ângulo superior da fenestra, permitindo que o quadrado também fizesse parte da margem posterior desta (*sensu* Brochu, 2011, Caráter 145, estado 1). Esta perspectiva é interessante porque, segundo Brochu (1997a) todos os Alligatoroidea apresentam o estado “0” deste caráter. Nas espécies de *Mourasuchus* para as quais esta região está preservada, *M. amazonensis* também aparenta possuir o estado “0”, principalmente a julgar pela ilustração fornecida na descrição original (Price, 1964), enquanto o material de *M. atopus* previamente considerado como o holótipo de *M. arendsi* (CIAAP-1297) apresenta o estado “1” (Bocquentin-Villanueva, 1984; Fig. 23). Assim, a presença de tal feição no MCNC-PAL-110-72V não seria totalmente surpreendente, já que ela se encontra presente também em outra espécie de *Mourasuchus* (*M. atopus*) e poderia constituir uma característica compartilhada entre essas duas espécies; no entanto, a presença dessa característica no MCNC-PAL-110-72V deve ser encarada como tentativa.

Os jugais do MCNC-PAL-110-72V apresentam o ramo sub-temporal do jugal robusto, com formato cilíndrico e não achatado dorso-ventralmente (Fig. 35) – uma característica que se mostrou diferente de todas as morfologias já observadas nas espécies de *Mourasuchus*, e que por isso foi importante na atribuição taxonômica provisória do material como uma nova espécie, como será relatado posteriormente na seção “Revisão

taxonômica de *Mourasuchus*”. Ventralmente, as suturas do quadrado-jugal esquerdo com o jugal e o quadrado esquerdos podem estar presentes, mas não se encontram exatamente evidentes (Fig. 36). No lado direito do material, apenas a sutura do quadrado-jugal com o jugal se encontra evidente, o mesmo não se podendo dizer sobre a sutura do quadrado-jugal com o quadrado. Deste modo, em vista ventral, também não é possível dizer se o quadrado-jugal compõe integralmente ou não a margem posterior da fenestra infra-temporal.

No lado esquerdo, embora a sutura do quadrado-jugal com o jugal não esteja evidente, pode-se inferir que ela está presente e que o processo anterior do quadrado-jugal está situado medialmente ao jugal – o qual foi descrito anteriormente, em vista dorsal – pode ser visualizado também em vista ventral. No lado direito, onde a sutura entre o quadrado-jugal e o jugal está evidente, essa morfologia também é observada, mas com uma diferença: a exibição em vista ventral do processo anterior do quadrado-jugal é bastante extensa, compreendendo quase toda a margem lateral da fenestra infra-temporal e quase atingindo a margem anterior desta (Fig. 36).

Tal extensão é bem maior do que a que está presente, por exemplo, em crânios de diferentes espécies de Caimaninae viventes (p. ex. Carvalho, 1951; Medem, 1981, 1983; Brochu, 1999; Barrios, 2011) e na ilustração da descrição original de *Mourasuchus arendsi* (Bocquentin-Villanueva, 1984), mas é semelhante à morfologia observada em *M. amazonensis*, descrita anteriormente (Fig. 20). No caso do MCNC-PAL-110-72V, porém, esta maior exposição poderia ser o resultado de um efeito tafonômico, que poderia estar relacionado ao deslocamento em sentido a que a parte lateral esquerda do material foi submetida, que poderia ter torcido o jugal em sentido horário, em vista ventral, fazendo com que a superfície do processo anterior do quadrado-jugal, que normalmente ficaria exposta em vista dorsal ou medial, terminasse por ficar exposta em vista ventral. Esta mesma compressão sofrida pelo lado esquerdo do material é responsável pela presença da “plataforma” na maxila esquerda do MCNC-PAL-110-72V, descrita anteriormente. No entanto, esta feição é aqui interpretada como sendo uma característica natural, e a presença dessa maior exposição do quadrado-jugal em vista ventral tanto no MCNC-110-72V quanto em *M. amazonensis* pode ser explicada pela morfologia incomum do jugal nesses dois espécimes. Tal morfologia se diferencia do jugal típico de Crocodylia por se apresentar muito mais expandido látero-medialmente, em ambos – como também dorso-ventralmente, no caso MCNC-PAL-110-72V, o qual é uma característica importante para

a taxonomia e filogenia de *Mourasuchus*, como será explicitado posteriormente. Assim, embora esta maior exposição do quadrado-jugal pudesse ser encarada como uma característica diagnóstica ou sinapomórfica compartilhada entre o MCNC-PAL-110-72V e *M. amazonensis*, ela é aqui interpretada como uma característica correlata à expansão látero-medial do jugal presente nos dois espécimes, e não como uma característica independente por si própria.

Os quadrados, – já descritos em suas vistas dorsal e ventral – em vista occipital, apresentam-se quase integralmente preservados (Fig. 42), embora o quadrado esquerdo apresente uma pequena porção de sua superfície dorsal – aquela imediatamente posterior ao contato com o processo descendente do esquamosal – revestida pelo gesso da restauração, além do seu côndilo medial do quadrado estar levemente danificado em sua porção mais posterior. No quadrado direito, também existe uma leve deterioração na superfície dorsal do hemicôndilo lateral.

O forame aéreo não se encontra evidente em nenhum dos quadrados – no quadrado esquerdo, a região onde ele se situaria se encontra revestida de gesso, mas no quadrado direito existe um pequeno entalhe que pode corresponder à área onde o forame aéreo se situaria. Considerando esta interpretação, o forame aéreo do MCNC-PAL-110-72V seria direcionado dorsalmente (Brochu, 2011, Caráter 177, estado 1), e não médio-dorsalmente, como em vários Alligatoroidea, incluindo todas as formas viventes (Brochu, 1997a). O hemicôndilo medial do quadrado esquerdo é menor do que o lateral (Brochu, 2011, Caráter 181, estado 1), como em vários Alligatoroidea, incluindo todas as formas viventes (Brochu, 1997a); no quadrado direito, os hemicôndilos aparentam ser do mesmo tamanho, mas isto pode ser devido à deterioração presente no hemicôndilo lateral; é provável que, em condições naturais, o hemicôndilo medial fosse menor do que o lateral, assim como no quadrado esquerdo.

Ouvidos externos

Na região entre cada arcada látero-temporal e a tábua craniana, em vista lateral, pode-se visualizar, em ambos os lados, as aberturas do ouvido externo. A abertura esquerda, porém, se encontra completamente revestida por gesso, e nada se pode

descrever dela além da presença dos recessos óticos externos (*sensu* Iordansky, 1973), uma das estruturas nas quais se ancoram as membranas timpânicas de crocodilianos vivos. Já a abertura direita, embora também se encontre revestida por gesso em suas margens, ainda apresenta uma porção óssea preservada no interior da abertura; no entanto, nesta não se observa a abertura tri-lobulada existente na abertura do ouvido externo de crocodilianos vivos (vide Iordansky, 1973). Tal morfologia provavelmente é o resultado de algo ocorrido no processo de fossilização ou mesmo durante a reconstituição do material, o que poderá elucidado em trabalhos futuros.

Palatinos

Os palatinos do MCNC-PAL-110-72V possuem a forma usual em Alligatoroidea, compreendendo a região ventral do rostrum entre as duas fenestras palatinas (Fig. 41-A). Nisto, primeiramente é importante observar que, enquanto a fenestra palatina direita conserva todos os seus contornos preservados, a fenestra palatina esquerda não possui o contorno da sua extremidade anterior preservada, o que impossibilita a visualização da maxila com o palatino naquela região do crânio (Figs. 36 e 41-A). Neste sentido, a localização da sutura dos palatinos com a maxila, porém, não pode ser determinada com precisão, havendo duas possibilidades: a primeira é uma faixa composta pelo revestimento de gesso da restauração que começa na extremidade anterior de uma das fenestras palatinas, se expande um pouco em sentido anterior até se tornar uma faixa horizontal que se estende até a altura da extremidade anterior da outra fenestra palatina, quando então se estende um pouco em sentido posterior até se encerrar na extremidade anterior da referida fenestra palatina. Pelo formato, é provável que essa faixa coberta pelo revestimento corresponda à sutura entre a maxila e o palatino (Figs. 38 e 42-A).

Um pouco posteriormente a essa linha, porém, há uma pequena rachadura no osso que também poderia ser interpretada como sendo a sutura entre a maxila e os palatinos. Em ambos os casos, no entanto, os processos palatinos do MCNC-PAL-110-72V se estenderiam significativamente além da extremidade anterior da fenestra palatina (Brochu, 2011, Caráter 115, estado 0), como ocorre na maioria dos crocodiliformes Neosuchia e em todos os Alligatoroidea (Brochu, 1997a), incluindo *Mourasuchus amazonensis* (Fig. 17) e no espécime UFAC-5883, uma parte posterior do crânio atribuída

a *M. arendsi* (Souza-Filho & Guilherme, 2011a) – embora seja importante destacar que os processos palatinos de *M. amazonensis* apresentam uma maior expansão do que os processos do UFAC-5883. Aqui, considera-se a primeira possibilidade sobre a sutura da maxila com os palatinos do MCNC-PAL-110-72V como sendo a mais provável (Figs. 36 e 41-A), embora possam ser necessárias análises posteriores para se dirimir essa dúvida. Considerando-se esta a hipótese correta, porém, isto significaria que os processos anteriores dos palatinos do MCNC-PAL-110-72V teriam uma morfologia mais semelhante à de *M. amazonensis* do que à do UFAC-5883, embora tais diferenças possam não ser significativas de um ponto de vista filogenético ou taxonômico, podendo ser também diferenças resultantes de uma variação individual.

Figura 41: MCNC-PAL-110-72V: palatino e regiões adjacentes (A; escala = 10 cm) com detalhe para a esfera óssea que pode representar uma patologia (B; escala = 1 cm).

Na margem posterior dos palatinos, a sutura com o pterigoide se encontra evidente quase em sua totalidade: apenas as porções mais laterais das suturas de ambos os palatinos como pterigoide não se encontram evidentes (Fig. 41-A). De fato, a região onde se encontraria a porção mais lateral da sutura no lado esquerdo – a área mais posterior e lateral do palatino esquerdo – se encontra distorcida tafonomicamente, tendo sofrido um

deslocamento no sentido ventral e medial. Tal distorção, muito provavelmente, está relacionada ao já referido deslocamento medial sofrido pela parte lateral do crânio do MCNC-PAL-110-72V, que também poderia explicar algumas outras alterações no crânio citadas anteriormente. É provável, no entanto, que a sutura entre os palatinos e o pterigoide deste espécime, se estivesse totalmente preservada, iria desde a extremidade posterior de uma das fenestras palatinas até a extremidade posterior da outra (Brochu, 2011, Caráter 118, estado 0), como é comum em Alligatoridae (Brochu, 1997a). Os palatinos do MCNC-PAL-110-72V apresentam uma acentuada constrição látero-medial em sua porção ântero-posteriormente mais medial (Fig. 41-A), mais semelhante do que a encontrada no holótipo de *Mourasuchus atopus* (UCMP-38012) do que, aquelas reportadas originalmente para *M. arendsi* (Bocquentin-Villanueva, 1984), e no espécime UFAC-1424, previamente atribuído a *M. nativus* (vide “Revisão taxonômica de *Mourasuchus*”, posteriormente). Esta característica possui importantes implicações para a taxonomia de *Mourasuchus* como um todo, como será explicitado posteriormente (vide o item “*Mourasuchus arendsi* Bocquentin-Villanueva, 1984 como sinônimo de *M. atopus* (Langston, 1965)”). Além disso, na porção mais anterior do palatino direito, perto da sutura com a maxila, encontra-se uma elevação óssea esférica (Fig. 41-B) que é interpretada aqui provisoriamente como o efeito de uma patologia. Atualmente, mais estudos estão sendo efetuados com o objetivo de se averiguar esta hipótese.

Ectopterigoides

Os ectopterigoides do MCNC-PAL-110-72V se encontram totalmente preservados (Fig. 36) e apresentam a morfologia crocodiliana típica descrita por Iordansky (1973), constituindo a margem póstero-lateral da fenestra palatina em ambos os lados do crânio e com ambos preservando seus respectivos processos descendentes, que se articulam posteriormente com as respectivas porções laterais do pterigoide. Aqui, é importante destacar também que cada ectopterigoide do MCNC-PAL-110-72V se encontra com uma estaca de madeira a eles acoplada em sua porção mais anterior, certamente como um aparato para fixar o crânio em alguma superfície para fins de exposição. Espera-se que a eventual remoção dessas estruturas seja efetuada, para que estes ossos possam voltar a exhibir o aspecto mais natural possível. O ectopterigoide

esquerdo possui evidentes as suas suturas com o pterigoide (com exceção da porção mais anterior, próxima à fenestra palatina) e com o jugal (Fig. 36), enquanto a sua sutura com a maxila só se encontra evidente em suas porções mais anterior e mais posterior; entre elas, há um material resinoso, utilizado para acoplar a acima referida estaca de madeira ao material, que é a responsável por sobrepor a parte da sutura que não pode ser visualizada. Já o ectopterigoide direito possui evidentes as suas suturas com a maxila e com o jugal – sua sutura com pterigoide, por outro lado, não se encontra evidente, principalmente devido à presença do gesso – (Fig. 36); é possível, no entanto, visualizar que o processo descendente do ectopterigoide direito, que se articula com o pterigoide posteriormente, está preservado. É importante ressaltar, ainda, que o ectopterigoide esquerdo se encontra levemente deslocado medialmente, sendo este mais um reflexo do deslocamento medial que o MCNC-PAL-110-72V provavelmente sofreu durante sua fossilização, e que pode ter resultado também nos outros efeitos tafonômicos citados anteriormente.

Pterigoide

O pterigoide do MCNC-PAL-110-72V se apresenta quase totalmente preservado, formando a porção mais posterior do rostro em vista ventral (Fig. 36) e com processos dorsais que constituem partes das paredes ventrais da passagem nasal, como é típico nos crocodilianos, e da caixa craniana, como é típico em Alligatoridae (Iordansky, 1973). A sutura com os palatinos se encontra evidente em quase a sua extensão, com exceção das extremidades direita e esquerda da sutura (Fig. 41-A). A sutura do pterigoide com o ectopterigoide direito não se encontra evidente, principalmente devido ao revestimento de gesso; assim, embora seja possível dizer que o processo descendente está preservado, como citado acima, não é possível afirmar se o pterigoide atingia a extremidade posterior da fenestra palatina direita, como na maioria dos crocodiliformes Neosuchia com exceção de *Caiman yacare* (Brochu, 1997a; Barrios, 2011). A sutura com o ectopterigoide esquerdo se encontra evidente na maior parte de sua extensão, com exceção da sua porção mais anterior, que se localizaria imediatamente posteriormente à extremidade posterior da fenestra palatina esquerda (Fig. 36). Tal ausência de preservação da sutura nesse ponto, por sua vez, traz a possibilidade de que o pterigoide do MCNC-PAL-110-72V não

alcançaria a extremidade posterior da fenestra palatina esquerda, podendo ele ter sido aparentemente excluído da extremidade por um contato entre o palatino esquerdo e o ectopterigoide esquerdo, exatamente como ocorre em *Caiman yacare* (Brochu, 1997a; Barrios, 2011); isto, porém, pode ser resultado do já mencionado deslocamento medial que o ectopterigoide esquerdo sofreu neste espécime, o que pode, por sua vez, ter deslocado também o pterigoide e o afastado da extremidade posterior da fenestra palatina. Assim, tal ausência pode ser encarada como um efeito tafonômico, e não como uma característica natural; é provável, portanto, que as extremidades posteriores das fenestras palatinas fossem formadas pelo pterigoide no MCNC-PAL-110-72V, como na maioria dos Neosuchia.

Infelizmente, a região da abertura da coana secundária se encontra muito fragmentada, impedindo que o formato total da coana possa ser asseverado; na região em questão, há apenas um entalhe que pode corresponder à extremidade esquerda da coana secundária (Fig. 36) – assim, embora se possa assumir que essa estrutura esteja presente no MCNC-PAL-110-72V e cercada pelo pterigoide por todos os lados, como ocorre na maioria dos Eusuchia (Brochu, 2001), estas afirmações devem ser encaradas como tentativas. Também não se pode visualizar, pela mesma razão, a crista que se localiza posteriormente à abertura da coana nos Alligatoridae segundo Iordansky (1973). Em vista occipital, a região da coana e a região média da margem posterior dos pterigoides se posicionam ventralmente à base da caixa craniana, como ocorre em todos os Alligatoridae (Iordansky, 1973). Em vista ventral, pode-se ver claramente a abertura do Canal de Eustáquio Médio, entre o pterigoide e o basioccipital, na margem mais posterior do crânio (Fig. 36) – lateralmente a este, pode-se ver uma perfuração que pode representar uma secção do Canal de Eustáquio Lateral esquerdo, embora estudos mais detalhados, como a realização de uma tomografia, são necessários para se confirmar a atribuição dada a esta última estrutura. Nenhuma possível secção do Canal de Eustáquio lateral direito foi visualizada.

Já na vista posterior (occipital) do MCNC-PAL-110-72V, assim como nos vários pontos do material citados anteriormente, também o revestimento de gesso se faz presente, desta vez cobrindo toda a porção mais dorsal da tábua craniana em vista posterior, de modo a encobrir toda a superfície dos ossos supraoccipital e quase toda a superfície do esquamosal, além de toda a porção mais dorsal de ambos os exoccipitais

(Fig. 42). Ventralmente a esta região, porém, a tábua craniana conserva totalmente a sua superfície fossilizada original, compreendendo a porção mais ventral de ambos os exoccipitais, a porção mais posterior do processo descendente do esquamosal esquerdo, além do basioccipital e de ambos os quadrados, que se encontram preservados integralmente.

Exoccipitais

Os exoccipitais, a julgar pelo que resta preservado e exposto destes ossos no MCNC-PAL-110-72V (desde a borda do forame magno até o a porção revestida por gesso descrita anteriormente) exibem a sua forma crocodiliana típica. A região de contato do exoccipital direito e o quadrado direito está evidente (Fig. 42). Já a região de contato entre o exoccipital esquerdo com o quadrado esquerdo não pode ser discernida em nenhum ponto (Fig. 42). Já as suturas do exoccipital com o basioccipital, localizadas ventralmente, não se encontram exatamente evidentes; é possível, porém, inferir a presença dos dois esguios processos ventrais que o exoccipital emite ventralmente, lateralmente a cada um dos túberos do basioccipital (Fig. 43-A) – denominados de “processos exoccipitais” por Bona *et al.* (2013b). Tais processos ventrais, no seu formato esguio (Brochu, 2011, Caráter 176, estado 2) estão presentes em todos os Caimaninae com exceção de *Culebrasuchus americanos* (Hastings *et al.*, 2013), na qual o processo se encontra ausente, uma condição plesiomórfica compartilhada com Alligatorinae a Alligatoroidea basais. Bona *et al.* (2013b), ao descrever o holótipo e o hipodigma da espécie *Mourasuchus nativus*, reportaram que, no hipodigma, o processo ventral do basioccipital também estaria ausente, com o a sutura entre o exoccipital e o basioccipital restrita apenas à margem dorsal deste último osso, o que representaria, portanto, uma regressão dentro de Caimaninae e uma possível característica diagnóstica de *Mourasuchus* e de *M. nativus*. No entanto, ao se analisar o espécime em questão (MLP-73-IV-15-9; Fig. 43-B), chega-se à conclusão de que os processos ventrais do basioccipital também estão presentes nesse material, ainda que possam ser mais curtos do que, por exemplo, na maioria dos Caimaninae viventes. Além disso, o processo ventral do basioccipital também pode estar presente no CIAAP-1297, espécime originalmente descrito como o holótipo de *M. arendsi*, embora também esta presença ainda deve ser encarada como tentativa, dada a

má preservação do material em questão (Fig. 43-C). Assim, conclui-se que todos os espécimes de *Mourasuchus* que preservam esta característica apresentam, de fato, o processo ventral esguio do basioccipital, como todos os Caimaninae (Brochu, 1997a).

Figura 42: MCNC-PAL-110-72V: região occipital (posterior) da tábua craniana. Escala = 10 cm.

Basioccipital

O basioccipital do MCNC-PAL-110-72V, por sua vez, encontra-se integralmente preservado, incluindo o côndilo occipital (Figs. 42 e 43-A), e exibe a forma típica em Eusuchia, formando uma plataforma posicionada ventralmente ao resto da tábua craniana em vista occipital (Brochu, 2011, Caráter 170, estado 1). A crista medial do basioccipital, que serve de ancoragem para os tendões dos músculos *basioccipitovertebralis* e *occipitotransversalis profundus* (Iordansky, 1973), se encontra preservada (Fig. 43-A) e, como mencionado anteriormente, em vista ventral pode-se observar a abertura do Canal de Eustáquio Médio e uma possível secção do Canal de Eustáquio Lateral esquerdo (Fig. 36), localizados entre o basioccipital e os pterigoides. Não há, no entanto, nenhuma possível secção do Canal de Eustáquio Lateral direito no MCNC-PAL-110-72V.

Figura 43: Contato entre o exoccipital e o basioccipital em diferentes táxons de *Mourasuchus*: MCNC-PAL-110-72V (A), MLP-73-iv-15-9 (*M. nativus*) (B) e CIAAP-1297 (*M. arendsi*) (C). Escalas = 5 cm.

– Descrição morfológica das mandíbulas

As mandíbulas do MCNC-PAL-110-72V se encontram quase totalmente preservadas em sua morfologia geral (Fig. 11), embora tenham sido bastante alteradas com a restauração a que foi submetida o espécime. A alteração mais evidente foi a colocação de dentes postiços de gesso no lugar dos alvéolos e dos eventuais dentes verdadeiros que poderiam estar preservados (Fig. 44), da mesma maneira que ocorreu

com as maxilas. Mesmo com essas alterações, as mandíbulas, assim como o crânio, foram submetidas a uma descrição morfológica formal, que será apresentada a seguir:

Dentário

A restauração submetida ao espécime MCNC-PAL-110-72V também resultou na implantação de dentes artificiais de gesso nos alvéolos do dentário (Fig. 44). Esses dentes postiços totalizam 42 no dentário direito, e 39 no dentário esquerdo; porém, dada a sua natureza, é impossível averiguar se essa quantidade corresponderia ao número de dentes naturais que teria ocorrido no espécime estudado. De qualquer modo, esse número corresponde aos “mais de 40” dentes mandibulares reportados para *Mourasuchus amazonensis* (Price, 1964) e para o número mínimo de 44 dentes reportados para o holótipo *M. atopus* (Langston, 1965).

Ambos os dentários se encontram praticamente completos (Figs. 44). Porém, o dentário esquerdo se encontra totalmente revestido pelo gesso da restauração, seja na face lateral (labial), dorsal (Fig. 44) e medial (lingual; Fig. 44). Já o dentário direito, por sua vez, se encontra revestido por gesso nos seguintes pontos: da região da sínfise até o nível do 22º “dente” postiço de gesso implantado, em vista lateral; em toda a região da fileira de dentes, em vista dorsal; e da região da sínfise até a área entre o 6º e 7º “dentes” e entre o 14º e o 18º “dentes”, em vista medial.

Deste modo, apenas a morfologia grosseira dos dentários do espécime pode ser descrita, enquanto poucos detalhes anatômicos se encontram expostos. No que diz respeito ao dentário direito, na face medial (interna ou lingual), é impossível determinar até que ponto o esplenial alcança, em sentido ântero-posterior: pode-se inferir que este alcançava até o nível entre o 5º e o 6º “dentes” implantados, mas isto deve ser encarado apenas tentativamente devido ao estado do material. Já na face lateral, o dentário direito preserva posteriormente a sua sutura com o surangular, dorsalmente, e com o angular, ventralmente, além de compor as porções anteriores das margens dorsal e ventral da fenestra mandibular externa. No dentário esquerdo, por outro lado, nenhuma dessas suturas pode ser visualizada devido ao revestimento de gesso presente no material.

Em geral, os dentários do MCNC-PAL-110-72V são semelhantes aos de todos os outros descritos para *Mourasuchus*, preservando uma forma de “U” que se curva do primeiro ao quinto alvéolos e que se torna linear a partir do sexto alvéolo (Bona *et al.*, 2013a) – o que faz com que *Mourasuchus* se encaixe no estado “2” do Caráter 50 de Brochu (2011). A sínfise mandibular é curta, não se estendendo além do nível do primeiro alvéolo (Brochu, 2011, Caráter 49, estado 3 – novo estado).

Figura 44: MCNC-PAL-110-72V: região anterior das mandíbulas em vista dorso-anterior, evidenciando também o grau de revestimento de gesso a que estas foram submetidas. Escala = 20 cm.

Esplénial

O esplénial está apenas parcialmente preservado em ambas as hemimandíbulas, formando parte da superfície medial dessas estruturas. Na hemimandíbula esquerda, o esplénial se encontra revestido por gesso em toda a sua superfície preservada, que vai até um pouco posteriormente ao fim da fileira de dentes; a partir daí, o esplénial não está mais preservado (Fig. 45-B). Devido ao gesso, a sutura do esplénial com o dentário não se encontra visível.

Já na hemimandíbula direita, o esplénial só se encontra revestido de gesso na altura entre o 28º e 29º “dentes”; as demais porções da superfície do osso estão expostas. Como explicitado na descrição do “Dentário” anteriormente, não é possível dizer exatamente até que ponto o esplénial alcança, em sentido ântero-posterior: pode-se inferir

que este alcançava até o nível entre o 5º e o 6º “dentes” implantados, mas isto deve ser encarado apenas tentativamente. A sutura com o dentário só se encontra realmente evidente em sua porção mais posterior (Fig. 46-A), à altura dos dois últimos “dentes” preservados. O esplenial só tem sua superfície totalmente preservada, justamente, até essa extremidade posterior da sutura com o dentário; a partir daí, o osso preserva apenas um fragmento dorsal e um fragmento ventral, enquanto a porção óssea que estaria entre eles se encontra ausente (Fig. 46-A e B). O fragmento dorsal conversa toda a sutura do esplenial com o surangular, dorsalmente, assim como a sutura com uma região óssea identificada aqui tentativamente como sendo o coronoide, posteriormente (Fig. 46-A e B).

Já o fragmento ventral está preservado até a região em que forma a margem anterior e a porção mais anterior da margem ventral do forame intermandibular caudal (Fig. 46-B) – a região do esplenial que forma a margem dorsal do forame está ausente –, enquanto a sutura entre o esplenial e o angular não se encontra preservada, em vista medial, na hemimandíbula direita.

Figura 45: MCNC-PAL-110-72V: região posterior da mandíbula esquerda em vista medial, exibindo a região da fossa adutora e do processo retro-articular (A) e a região mais próxima ao dentário (B). Escalas = 10 cm.

Coronoide

O coronoide esquerdo não está preservado. Já o coronoide direito preserva uma porção dorsal (Fig. 46-B), que contata a porção posterior do que resta preservado do esplenial, anteriormente, e o surangular, dorsalmente. Esta região dorsal do coronoide do MCNC-PAL-110-72V aparenta ser horizontal (Brochu, 2011, Caráter 56, estado 1).

É possível, ainda, que a porção mais ventro-posterior do coronoide também esteja preservada. Há, na região ventral da vista medial da fossa adutora, uma porção óssea que se localiza continuamente e dorsalmente à margem ventral do angular; é possível que a porção mais anterior da margem dorsal desta porção óssea esteja ocupada pelo coronoide, enquanto o resto seria ocupado pelo angular (Fig. 46-B). Há, na região descrita, uma tênue linha que pode corresponder ao trecho posterior da sutura do angular com o surangular, em vista medial. No entanto, a aparência tênue dessa possível sutura, bem como o fato de que também esta porção óssea se encontrar também revestida pelo gesso utilizado na restauração, faz com que a preservação desta porção ventral do coronoide seja encarada apenas como tentativa.

Entre essas duas regiões possivelmente preservadas, o coronoide direito se encontra ausente (Fig. 46-B).

Figura 46: MCNC-PAL-110-72V: região posterior da mandíbula direita em vista medial, exibindo a região mais próxima ao dentário (A) e a região da fossa adutora e do processo retro-articular (B). Escalas = 10 cm.

Surangular

Ambos os surangulares estão apenas parcialmente preservados.

O surangular esquerdo está quase totalmente preservado, com exceção de uma porção de sua superfície medial localizada na região da margem superior da fossa adutora, em vista medial. A superfície preservada do surangular esquerdo está totalmente coberta pelo gesso da restauração, em ambos os lados – medial (Fig. 45-B) e lateral (Fig. 47-A) – com exceção de três áreas: a região mais anterior do surangular visível nas vistas medial e dorsal, que se articula com o dentário anteriormente e que se articularia com o esplenial, ântero-ventralmente (Fig. 45-A), se este último estivesse preservado; uma região que vai

da margem posterior da fenestra mandibular externa (vista medial) até os contatos posteriores do surangular com o articular (dorsalmente) e o angular (ventralmente) (Fig. 45-B); e uma região, na face lateral, que compreende a superfície do surangular que vai desde a extremidade pósterodorsal da fenestra mandibular externa até a região mais anterior do processo retroarticular (Fig. 47-A) – este último composto pelo osso articular. A sutura surangular-angular, em vista medial, contata a fenestra mandibular externa em sua extremidade posterior (Brochu, 2011, Caráter 60, estado 0) (Fig. 47-A).

O surangular direito também está quase totalmente preservado afora algumas avarias na sua superfície medial, especialmente na região anterior à margem superior fossa adutora, em vista medial (Fig. 46-B). Também neste osso, a maior parte da superfície está revestida pelo gesso da restauração; a única região em que o osso está plenamente exposto é na porção mais anterior do surangular, que se encontra exposta tanto na vista medial (Fig. 46-A), na lateral (Fig. 47-B) e na dorsal. Através desta exposição, é possível visualizar que o surangular direito contata o esplenial e o coronoide, medialmente (Fig. 46-B), e o dentário, lateral (Fig. 47-B) e dorsalmente, embora a sutura entre o surangular e o dentário direitos, em vista dorsal, só se encontra evidente na região mais próxima à fenestra mandibular externa. Também é possível observar, em vista lateral, apenas uma porção mais anterior do contato ventral do surangular com o angular, localizado um pouco posteriormente à fenestra mandibular externa (Fig. 47-B); embora o surangular, nesta região, esteja altamente revestido por gesso, na região do angular imediatamente ventral a ele, o revestimento é menor – o que torna possível a distinção entre os dois ossos pelo menos na região assinalada; anteriormente e posteriormente a isso, porém, o revestimento oculta qualquer resquício do contato entre os dois ossos. Os demais contatos estão totalmente ocultos devido à presença do gesso.

Como já citado anteriormente nesta descrição, a fenestra mandibular externa está presente, exibindo um tamanho grande e permitindo, que o forame intermandibular caudal seja visto lateralmente na hemi-mandíbula direita, a única na qual o forame está preservado (Brochu, 2011, Caráter 63, estado 2), ainda que a margem dorsal do referido forame não esteja preservada no MCNC-PAL-110-72V (Fig. 47-B). Já a sutura do surangular com o dentário contata a fenestra mandibular externa anteriormente à extremidade pósterodorsal desta última (Brochu, 2011, Caráter 64, estado 0; Fig. 47-B).

Em vista dorsal de ambos os processos retroarticulares, uma linha presente entre as porções mais posteriores dos ossos surangular e articular dá a impressão de que o

surangular se estenderia à extremidade posterior do processo retroarticular (Fig. 48). Isto corresponderia ao estado “0” do Caráter 72 de Brochu (2011); porém, como ambas as áreas em questão se encontram altamente revestida por gesso, decidiu-se não codificar esta característica como tal na análise filogenética. Esta característica é comum em Caimaninae (Brochu, 1997a), com a única exceção registrada até o momento sendo *Globidentosuchus brachyrostris* (Scheyer *et al.*, 2013), na qual o surangular não alcança a extremidade do processo retroarticular.

Figura 47: MCNC-PAL-110-72V: regiões posteriores, em vista lateral, da mandíbula esquerda (A) e da mandíbula direita (B). Escalas = 5 cm.

Angular

Ambos os angulares estão apenas parcialmente preservados.

O angular esquerdo se encontra muito pouco preservado: em vista medial, resta apenas um fragmento dele localizado medialmente à fossa adutora (Fig. 45-B). Um pouco posteriormente a este fragmento, porém, o angular se encontra totalmente preservado, medialmente, desde um ponto localizado posteriormente à fossa adutora até por toda a sua extensão que se contata com o articular, dorsalmente, alcançando até a extremidade posterior do contato angular-articular em vista medial, através de uma sutura que está presente, mas não de maneira evidente (Fig. 45-B). Em vista lateral, o angular esquerdo está totalmente preservado, embora revestido pelo gesso utilizado em uma boa parte de sua superfície, com exceção de uma porção localizada imediatamente posteriormente à fenestra mandibular externa (Fig. 47-A). Nesta superfície exposta, pode-se observar a

sutura dorsal do angular com o surangular desde o ponto em que a sutura encontra a margem posterior da fenestra até esta alcançar a região mais anterior do processo retroarticular (Fig. 47-A).

Já o angular direito está, em vista medial, quase totalmente preservado, contando apenas com algumas regiões incompletas em sua margem dorsal, ao longo da margem ventral da fossa adutora (Fig. 46-B). A porção do angular que constituiria a metade posterior da margem dorsal do forame intermandibular caudal está ausente. Posteriormente a essa região, o angular volta a estar preservado em quase toda a sua extensão dorso-ventral por um pequeno trecho, após o qual uma porção mais dorsal do osso volta a estar ausente até o contato posterior do angular com o processo descendente do osso articular (Fig. 46-B e 48-A). Na face lateral, o angular está totalmente preservado em toda a sua extensão, sendo possível visualizar apenas uma porção, localizada mais anteriormente, do contato do surangular com o angular (Fig. 47-B).

Articular

Ambos os articulares se encontram quase totalmente preservados (Fig. 48). Em ambos, a região ausente constitui-se na porção mais ântero-ventral do processo descendente do articular, visualizável em vista medial, sendo que a do articular direito se encontra um pouco mais erodida que a do esquerdo.

O articular esquerdo se encontra quase totalmente revestido pelo gesso da restauração (Fig. 48-B), com exceção de uma pequena área localizada ventralmente ao processo retroarticular, observável em vista medial e que contata o angular ventralmente (Fig. 45-A), e da superfície dorsal do seu processo descendente, também em vista medial. Já o articular direito se encontra totalmente revestido pelo gesso, com exceção da porção mais anterior de sua fossa glenoide, em vista dorsal (Fig. 48-A).

Os processos retroarticulares são notavelmente reduzidos em *Mourasuchus*, como pode ser observado no holótipo de *M. atopus* (UCMP, 38012; Langston, 1965, nas suas figuras 21, 22 e 23) e no espécime CIAAP-1297 (Fig. 26-A), originalmente considerado holótipo de *M. arendsi* (observação pessoal). Baseado nisto, o grande tamanho exibido pelos processos retroarticulares do MCNC-PAL-110-72V (Fig. 48) podem ter se

originado através de um aumento artificial de tamanho, feito durante a restauração do material com algum material como resina ou mesmo gesso. Não parece, ao menos em um primeiro momento, que a morfologia observada atualmente no MCNC-PAL-110-72V seja a natural; no entanto, isso claramente só poderá ser confirmado quando houver alguma tentativa, preferencialmente não-invasiva, de se averiguar o quanto efetivamente há de fóssil preservado nesta região do material, e o quanto é constituído por material exógeno.

A morfologia do processo retroarticular, como preservada (Fig. 48), mostra que essa estrutura se projetaria pósterio-dorsalmente (Brochu, 2011, Caráter 71, estado 1), como em todos os Eusuchia viventes (Norell & Clark, 1990; Brochu, 1997a); no entanto, devido ao possível alto grau de modificação a que o retroarticular do MCNC-PAL-110-72V pode ter submetido, como descrito acima, decidiu-se por não codificar este caráter na análise filogenética.

Figura 48: MCNC-PAL-110-72V: regiões posteriores, em vista dorsal, da mandíbula direita (A) e da mandíbula esquerda (B). Escalas = 5 cm.

4.2 – Revisão taxonômica de *Mourasuchus*

4.2.1 *Mourasuchus arendsi* Bocquentin-Villanueva, 1984 como sinônimo de *M. atopus* (Langston, 1965)

Quando da descrição original de *Mourasuchus arendsi* (Bocquentin-Villanueva, 1984), o próprio autor mencionou que a espécie então descrita era “muito similar” a *Mourasuchus atopus* (Langston, 1965), diferenciando-se apenas em algumas características.

Baseando-se, então, na descrição e diagnose originais de *Mourasuchus arendsi* (Bocquentin-Villanueva, 1984), esta espécie se distinguiria de *M. atopus* pelas seguintes características:

- a) *M. arendsi* possuiria “maxilares menos paralelos entre si” do que *M. atopus*
- b) *M. arendsi* possuiria “narinas externas menores” do que *M. atopus*;
- c) a intumescência óssea na região ântero-medial das órbitas apresenta-se mais desenvolvida em *M. arendsi* do que em *M. atopus*;
- d) *M. arendsi* possui quatro perfurações na pré-maxila, enquanto *M. atopus* possui apenas duas;
- e) os ossos palatinos apresentam-se mais espessos em *M. arendsi* do que em *M. atopus*; esta característica, porém, só pôde ser analisada através do desenho disponível na descrição original (Bocquentin-Villanueva, 1984), uma vez que não foi possível o acesso à região ventral do holótipo para estudo.

Além destas características, Bona *et al.* (2013a) ainda acrescentam uma diferença adicional:

- f) *M. arendsi* se diferenciaria de *M. atopus* por ter a margem anterior da fenestra supra-temporal circundada tanto pelo osso pós-orbital quanto pelo parietal, enquanto em *M. atopus* a fenestra seria circundada apenas pelo pós-orbital.

No entanto, as características “a” e “b” simplesmente não podem ser observadas no holótipo de *Mourasuchus atopus* (Fig. 49), visto que nem as maxilas nem o contorno da abertura da narina externa se encontram completamente preservadas nos fósseis que compõem o holótipo. É possível que Bocquentin-Villanueva (1984) tenha comparado

ambas as características apenas a partir de uma reconstituição hipotética do crânio completo de *M. atopus* oferecida na forma de desenho por Langston (1965, Pg. 67; Fig. 49); no entanto, tal reconstituição foi feita sem ter como referência nenhum crânio completo de *Mourasuchus*, uma vez que Langston (1965) não tinha conhecimento sobre o único crânio de *Mourasuchus* descrito e ilustrado até então – o holótipo de *M. amazonensis* descrito por Price (1964). Assim, não há nenhuma razão pela qual confiar na reconstituição de Langston (1965) no que diz respeito ao fato de que as maxilas de *M. atopus* seriam “menos paralelas” ou de que a narina externa de *M. atopus* seria “maior” que a de *M. arendsi* dada a incompletude do material fóssil de *M. atopus* e do caráter eminentemente hipotético da reconstituição do crânio oferecida no trabalho original.

Do mesmo modo, a característica “f”, levantada por Bona *et al.* (2013a), dada a preservação incompleta dos contornos da fenestra supra-temporal região em questão do holótipo – e espécime mais completo conhecido – de *Mourasuchus atopus*, UCMP-38012, (Fig. 50) o que efetivamente não permite dizer se a margem anterior de tal fenestra se encontra cercada apenas pelo pós-orbital ou pelo pós-orbital e o parietal em *M. atopus*.

Figura 49: Fragmentos cranianos preservados do holótipo de *Mourasuchus atopus*, UCMP-38012 (A; escala = 10 cm), evidenciando a incompletude da preservação das pré-maxilas e das maxilas; região anterior do crânio do holótipo de *M. arendsi*, CIAAP-1297 (B; escala = 20 cm) evidenciando a completude das pré-maxilas e das maxilas neste espécime.

Figura 50: Pós-orbital do holótipo de *Mourasuchus atopus* (UCMP-38012) mostrando que a margem anterior da fenestra supra-temporal (**fst**) não está completamente delimitada neste espécime. Escala = 1 cm.

Já a característica “c” – o maior desenvolvimento da intumescência óssea na região ântero-medial das órbitas (Fig. 51) – poderia estar correlacionada com o crescimento ontogenético do crânio, uma vez que o crânio do holótipo de *Mourasuchus arendsi* possui um comprimento total de 90 centímetros, maior do que o comprimento estimado para o crânio do holótipo de *M. atopus* – 73,5 centímetros, segundo Langston & Gasparini (1997). Assim, o maior tamanho da intumescência observado em *M. arendsi* concorda com o maior tamanho do indivíduo como um todo em relação a *M. atopus*, tornando possível uma origem ontogenética para a diferença observada entre os dois táxons. Além disso, Langston & Gasparini (1997), ao descrever novos materiais fragmentários do Mioceno Médio da Colômbia atribuídos a *Mourasuchus atopus*, comentam que um pré-frontal associado ao espécime IGM 184040 apresenta a intumescência óssea na região ântero-medial das órbitas em um estágio desenvolvimento “intermediário” entre o que é visto nos holótipos de *M. atopus* e *M. amazonensis*. Tal constatação reforça a ideia de que esta estrutura poderia ter o seu desenvolvimento morfológico correlato ao próprio desenvolvimento ontogenético do indivíduo.

No que diz respeito à característica “d” – as perfurações dentárias na pré-maxila, provenientes da oclusão dos dentes mandibulares (Fig. 52) – como interpretado por Langston (2008) e Souza-Filho & Guilherme (2011a), a variação no número de

perfurações pode ser resultado de uma variação ontogenética – sendo, nesta segunda hipótese, o maior número de perfurações visto em *M. arendsi* uma indicação de que o holótipo da espécie em questão (CIAPP-1297) representaria um indivíduo mais velho do que o UCMP-38012 de *M. atopus*, no qual o desgaste das mordidas ao longo da vida em um crânio dorso-ventralmente achatado resultaria no maior número de perfurações observado. Dada a origem dessas perfurações, porém, também há a possibilidade de que a variação observada também seja, uma variação individual, já que existe a possibilidade de que um indivíduo ocasione um maior número de perfurações em suas pré-maxilas proveniente de suas oclusões dentárias independentemente de sua idade. De qualquer modo, porém, pode-se concluir que a variação no número de perfurações não deve ser utilizado como uma característica diagnóstica de uma espécie.

Figura 51: Comparação entre as intumescências na frente das órbitas de *Mourasuchus atopus*, UCMP-38012 (A) e *M. arendsi*, CIAAP-1297 (B). Escalas = 5 cm.

Figura 52: Comparação entre as duas perfurações pré-maxilares presentes em *Mourasuchus atopus*, UCMP-38012 (A; escala = 5 cm) e as quatro perfurações presentes em *M. arendsi*, CIAAP-1297 (B; escala = 10 cm).

Assim, das três diferenças evidentes entre essas as espécies *Mourasuchus arendsi* e *M. atopus*, duas – o maior desenvolvimento da intumescência óssea na região ântero-medial das órbitas em *M. arendsi* e a presença de quatro perfurações da pré-maxila em *M. arendsi*, ao invés de duas em *M. atopus* – podem ser melhor explicadas não como diferenças naturais entre espécies distintas, mas como sendo reflexos de diferentes estágios de desenvolvimento ontogenético.

Já a característica “e” – maior expansão dos ossos palatinos (Fig. 53) – poderia também ser encarada como uma variação ontogenética entre estes dois táxons; esta hipótese, porém, não é corroborada quando se analisa a variação ontogenética do palatino em *Caiman crocodilus*, no qual este osso apenas se torna “sutilmente mais robusto e mais avançado anteriormente” durante o seu desenvolvimento ontogenético (Augusta, 2013) – a variação observada entre os palatinos de *Mourasuchus arendsi* e *M. atopus* é mais acentuada do que a variação ontogenética ilustrada para *C. crocodilus* pelo mesmo autor (Augusta, 2013). Uma possibilidade mais provável, porém, é que tal variação na espessura dos palatinos seja uma característica sujeita à variação individual dentro de uma população. Por exemplo, Freiberg & Carvalho (1965) verificaram uma variação intra-específica na morfologia do palatino dentro de *Caiman latirostris* muito semelhante à observada entre *Mourasuchus atopus* e *M. arendsi*. Embora estes autores tenham usado essa característica para separar a espécie em duas subespécies (*C. latirostris latirostris* e *C. latirostris chacoensis*) a característica não foi considerada suficiente para que eventualmente fossem delimitadas duas espécies distintas. Assim sendo, é possível que essa diferença no formato do palatino fosse também uma variação intra-específica entre uma única espécie de *Mourasuchus*, não constituindo então um argumento para que se considerassem duas espécies diferentes a partir dessa característica.

Sendo assim, de todas as características já propostas na literatura para diferenciar *Mourasuchus arendsi* Bocquentin-Villanueva, 1984 de *Mourasuchus atopus* (Langston, 1965), três – “a”, “b” e “f” – não podem ser realmente observadas no holótipo de *M. atopus* devido à incompleta preservação do mesmo, enquanto duas – “c” e “d” – são melhor explicadas como variações ontogenéticas. Já a característica “e”, enquanto não se

encaixa nas categorias anteriores, já foi observada como uma variação intra-específica no táxon vivente *Caiman latirostris*. Como tal, nenhuma dessas características poderia ser utilizada com segurança para fazer do espécime CIAAP-1297, proposto como o holótipo de *M. arendsi*, uma espécie distinta da já previamente descrita *M. atopus*.

Figura 53: Comparação entre a extensão medial dos palatinos de *Mourasuchus atopus*, UCMP-38012 (A; escala = 5 cm) e o holótipo de *M. arendsi*, CIAAP-1297 (B; desenho extraído de Bocquentin-Villanueva, 1984; escala = 10 cm), além de uma foto do palatino do espécime UFAC-5883 (C; escala = 10 cm), atribuído a *M. arendsi*, cuja morfologia se assemelha àquela descrita para o holótipo *M. arendsi* ilustrado em (B).

Diante disso, conclui-se *Mourasuchus arendsi* Bocquentin-Villanueva, 1984 não é uma espécie válida, representando um sinônimo júnior de *Mourasuchus atopus* (Langston, 1965).

4.2.2 A não-validade da espécie *Mourasuchus nativus* (Gasparini, 1985)

Gasparini (1985) descreveu um crocodiliano proveniente dos depósitos da Formação Ituzaingó, Mioceno Superior da Argentina, a partir de dois basicrânios – o holótipo, MLP-73-iv-15-8, que está ilustrado na Figura 10, e o hipodigma, MLP-73-iv-15-9 – parcialmente preservados, denominando a nova espécie *Carandaisuchus nativus*. Posteriormente, Bocquentin & Souza-Filho (1990) ao apresentar a primeira descrição do espécime UFAC-1424 (Fig. 32), proveniente da Formação Solimões, Mioceno Superior do Acre, Brasil – redescrito previamente neste relatório – sinonimizaram os gêneros *Carandaisuchus* com *Mourasuchus*, renomeando a espécie proposta por Gasparini (1985) como *Mourasuchus nativus*. Recentemente, Bona *et al.* (2013b) apresentaram uma

descrição anatômica detalhada de *M. nativus*, baseada principalmente no holótipo e no hipodigma descritos por Gasparini (1985), mas também com menções ao material de Bocquentin & Souza-Filho (1990) e a outros fósseis da Formação Solimões que seriam posteriormente descritos por Cidade *et al.* (2013a).

De acordo com as descrições e ilustrações fornecidas por Gasparini (1985) e Bona *et al.* (2013a, 2013b), o holótipo de *Mourasuchus nativus* (MLP-73-IV-15-8; Fig. 10) era diferenciado das outras espécies de *Mourasuchus* por possuir esquamosais altamente hipertrofiados, formando “chifres” que tornavam toda a parte posterior do crânio altamente elevada, e pela presença de uma elevada crista medial no osso parietal. No entanto, ambas as características também estão presentes no holótipo de *M. arendsi* (CIAAP-1297; Fig. 54), uma espécie descrita um ano antes (Bocquentin-Villanueva, 1984), tornando os dois holótipos indistinguíveis. Assim, *Mourasuchus nativus* passa a não ser mais um nome de espécie válido.

Figura 54: Comparação entre as tábuas cranianas do holótipo de *Mourasuchus arendsi*, CIAAP-1297, em vista dorsal (A) e lateral direita (C) e o holótipo de *M. nativus*, MLP-73-iv-15-8, em vista dorsal (B) e em vista lateral direita (D), evidenciando as presenças dos chifres e da crista do parietal em ambos os espécimes. Escalas = 5 cm.

Além disso, como a própria espécie *Mourasuchus arendsi* Bocquentin-Villanueva, 1984 é considerada neste trabalho como um sinônimo júnior de *M. atopus*

(Langston, 1965), isto significa que *M. nativus* (Gasparini, 1985) também deveria ser considerada como um sinônimo de *M. atopus* (Langston, 1965).

No entanto, a decisão de sinonimizar *Mourasuchus nativus* a *M. atopus* só poderia ser tomada depois de concluída a restauração, atualmente em andamento, do holótipo da espécie *M. amazonensis* (DGM 526-R; Figs. 7 e 17). O motivo é que, como atualmente a região dorsal do crânio apenas após a realização da restauração é que será possível verificar se o holótipo de *M. amazonensis* também possui, ou não, essas características – em caso afirmativo, então a semelhança do holótipo de *M. nativus* com duas espécies previamente descritas resultará tão somente que a espécie *M. nativus* será considerada um *nomen dubium*, sem realização de sinonímias. Em caso negativo, porém, *M. nativus* se tornará um sinônimo júnior de *M. atopus*. Como a ilustração do holótipo de *M. amazonensis* (Fig. 7) fornecida no trabalho original (Price, 1964) não denuncia a presença das características em questão, considera-se que apenas um exame do material *in loco* poderá resolver definitivamente a dúvida a respeito da existência das características até então consideradas como autapomorfias de *M. nativus*.

Em sua diagnose expandida de *Mourasuchus nativus*, Bona *et al.* (2013a) menciona também outras características que definiriam a espécie, como “ponte lateral do quadrado dividindo o forame trigeminal em duas aberturas separadas para a passagem dos ramos maxilar (v2) e mandibular (v3) do nervo trigeminal”, “grande abertura para a passagem do ramo timpânico do nervo trigeminal, exposta em vista lateral e alinhada com o forame trigeminal”, “exoccipitais não-expandidos ventralmente ao longo dos túberos occipitais” e “presença de uma acentuada reentrância – *notch* – na margem lateral dos jugais”. No entanto, a presença dessas características ainda não foi verificada em nenhuma das outras espécies de *Mourasuchus* devido ou à não-preservação (*M. atopus*) ou à impossibilidade de se observar essas regiões do crânio (*M. amazonensis* e *M. arendsi*) em seus holótipos; as “fenestras pós-temporais grandes” também estão presentes no holótipo de *M. arendsi*. E, com relação aos “exoccipitais não-expandidos ventralmente ao longo dos túberos occipitais” relatados para *M. nativus*, uma análise do material em questão (MLP-73-IV-15-9; Fig. 43-B) permitiu observar que, na verdade, os exoccipitais do espécime são expandidos ventralmente ao longo dos túberos occipitais, ainda que tal expansão aparente ser menos acentuada do que, por exemplo, em *Caiman yacare*, como ilustrado por Brochu (1999, na sua figura 55). Assim, consideramos que o hipodigma de *M. nativus* apresenta a característica típica de Caimaninae ao exibir exoccipitais que se

expandem ventralmente ao longo dos túberos occipitais (Brochu, 2011, Caráter 174, estado 2), o que também pode ser observado em outros materiais de *Mourasuchus* que preservam esta região, como o holótipo de *M. arendsi* e o espécime MCNC-PAL-110-72V (Fig. 43).

Além disso, tanto as características da presença da ponte látero-caudal quando as do grande tamanho da passagem do nervo timpânico e das fenestras pós-temporais estão correlacionadas a circunstâncias fisiológicas, seja pelo aumento da musculatura, da vasculatura ou do calibre dos nervos associados a essas estruturas (Bona *et al.*, 2013b; Cidade *et al.*, 2013b). Sendo assim, é possível que essas características estejam presentes em todas as espécies de *Mourasuchus* pois, uma vez que todas elas compartilham a mesma morfologia craniana geral, é esperado que a fisiologia de todas as espécies se estruture e funcione de uma maneira semelhante. Já o caráter da reentrância – *notch* – no jugal só pode ser observado em um único espécime atribuído a *M. nativus*, o UFAC-1424 (Fig. 32) – o qual possui um impasse em relação à sua situação taxonômica, que será explicado a seguir –; o holótipo não possui os jugais preservados. Além disso, a reentrância observada no jugal do UFAC-1424, que também pode ser vista no holótipo de *M. amazonensis*, é considerada neste trabalho simplesmente como uma feição correlata à expansão látero-medial do jugal, a qual também é compartilhada entre esses dois espécimes (UFAC-1424 e o holótipo de *M. amazonensis*), e constitui uma das morfologias presentes no jugal de *Mourasuchus* e um dos estados do caráter filogenético criado para expressar essas mudanças dentro do grupo (vide a seção “Análise Filogenética”, posteriormente, para a descrição do novo caráter em questão).

No que diz respeito aos outros espécimes atribuídos a *Mourasuchus nativus* afora o holótipo, é preciso observar que tanto o hipodigma (MLP-73-IV-15-9; Fig. 55) descrito por Gasparini (1985), quanto os nove espécimes da Formação Solimões (Cidade *et al.*, 2013a; Fig. 55), o espécime da Formação Urumaco (Scheyer *et al.*, 2013) e o espécime boliviano (Gasparini, 1985; Bocquentin & Souza-Filho, 1990; Fortier, 2011; este trabalho, Fig. 34) se encontram na mesma situação taxonômica do holótipo, uma vez que sua atribuição a *M. nativus* se devia basicamente à presença dos esquamais hipertrofiados e da crista do parietal.

Figura 55: Materiais descritos da UFAC previamente atribuídos a *Mourasuchus nativus* e que agora são considerados como *Mourasuchus* sp.: os nove espécimes descritos por Cidade (2012) e Cidade *et al.* (2013a) para a Formação Solimões, Acre, Brasil (escala = 30 cm); abaixo, à esquerda, o exemplar da espécie descrito para a Formação Urumaco por Scheyer *et al.* (2013) (escala = 5 cm); abaixo, à direita, o hipodigma de *M. nativus*, proveniente da Formação Ituzaingó, da Argentina (escala = 5 cm).

- A situação taxonômica do espécime UFAC-1424

O único espécime atribuído a *Mourasuchus nativus* que não se inseriu em uma circunstância taxonômica semelhante foi o UFAC-1424, publicado originalmente por Bocquentin & Souza-Filho (1990). Além de possuir o basicrânio, com os esquamossais hipertrofiados e a crista do parietal presentes, este espécime também apresenta preservados ambos os quadrados e quadrado-jugais, além de uma boa parte de ambos os jugais até em suas regiões mais anteriores (Fig. 32). Neste espécime, os jugais apresentam o ramo posterior expandido látero-medialmente e achatado dorso-ventralmente. Esta característica é compartilhada com o holótipo de *M. amazonensis*, ao mesmo em que diferenciam o espécime UFAC-1424 de *M. atopus* e do MCNC-PAL-110-72V (vide a seção “Análise Filogenética”, posteriormente, para a descrição do novo caráter em questão).

Isto significa que, enquanto todos os outros espécimes atribuídos a *Mourasuchus nativus* – incluindo o holótipo, MLP 73-iv-15-8 (Fig. 10) – não podem ser atribuídos a nenhuma outra espécie depois de declarada a não-validade de *M. nativus*, o espécime UFAC-1424 conserva uma morfologia que compartilha com *M. amazonensis*. Assim, é possível que o UFAC-1424 seja assinalado como pertencente à espécie *M. amazonensis*; no entanto, tal hipótese é ainda prematura porque ainda não se sabe se o holótipo de *M. amazonensis* (DGM 526-R; Fig. 7) possui duas características presentes em UFAC-1424: a hipertrofia nos esquamosais – “chifres” – e a elevada crista medial no osso parietal (Fig. 32-B). Como afirmado anteriormente, no momento atual é impossível verificar a presença dessas duas estruturas no holótipo de *M. amazonensis*, uma vez que o lado dorsal do crânio se encontra atrelado a uma jaqueta de gesso cuja remoção se mostrou impossível durante o estudo do material. Além do mais, há de se ressaltar a grande fragilidade do material, o que também dificulta qualquer tentativa de remoção deste da jaqueta de gesso. A realização de uma tomografia computadorizada do material está sendo planejada, em uma tentativa de se poder visualizar essas estruturas sem a necessidade de remoção do material.

Neste contexto, entende-se que a atribuição taxonômica do espécime UFAC-1424 também deve esperar pela restauração do holótipo de *Mourasuchus amazonensis*; caso este também apresente as características de hipertrofias nos esquamosais e crista no parietal, então o UFAC-1424 deve ser considerado com um novo espécime de *M. amazonensis*. Se o holótipo não apresentar as características supracitadas, porém, pode-se considerar a possibilidade de que o UFAC-1424 seja descrito como uma nova espécie do gênero *Mourasuchus*, baseando-se em uma combinação única de caracteres composta pela presença de hipertrofias – “chifres” nos ossos esquamosais, presença de crista medial no parietal, e jugal expandido látero-medialmente e achatado dorso-ventralmente.

Tendo em vista este impasse e principalmente a segunda possibilidade, na análise filogenética realizada neste trabalho a espécie “*Mourasuchus nativus*” foi substituída como unidade operacional por uma codificação baseada exclusivamente no UFAC-1424 – denominada simplesmente como “UFAC-1424” durante a realização da análise, conforme explicado na seção “Material e Métodos”, anteriormente.

4.2.3 MCNC-PAL-110-72V como uma nova espécie

Considerando-se as espécies de *Mourasuchus* previamente descritas e consideradas como válidas por este trabalho – *M. amazonensis* Price, 1964 e *M. atopus* (Langston, 1965) – o MCNC-PAL-110-72V possui duas características únicas (autapomorfias): ramo sub-temporal do jugal robusto, exibindo um formato cilíndrico, que se diferencia do ramo sub-temporal do jugal esguio encontrado em *M. atopus* e se diferencia da estrutura expandida látero-medialmente, mas achatada dorso-ventralmente, exibindo um formato laminar, que se encontra presente em *M. amazonensis* e no espécime UFAC-1424, até então pertencente a *M. nativus* (Fig. 56); e a presença de um forame incisivo circular, diferente do forame tri-lobulado observado em *M. amazonensis* e do forame látero-medialmente largo anteriormente, mas estreito posteriormente que está presente no espécime CIAAP-1297, originalmente proposto como o holótipo da espécie *M. arendsi* mas considerado neste trabalho como um espécime de *M. atopus* (Fig. 57). Além disso, o MCNC-PAL-110-72V diferencia-se de *M. atopus* por apresentar uma abertura narial externa grande, formando uma fossa ao redor do forame incisivo (característica compartilhada com *M. amazonensis*; Fig. 58).

Figura 56: Comparação dos jugais em *Mourasuchus*: jugais de *M. atopus* (CIAAP-1297) em vistas dorsal (A) e lateral (D); jugais do UFAC-1424 em vistas dorsal (B) e lateral (E); jugais do MCNC-PAL-110-72V em vistas dorsal (C) e lateral (F). Escalas = 10 cm.

Figura 57: Comparação da morfologia dos forames incisivos em *Mourasuchus*: *M. amazonensis*, DGM 526-R (A; escala = 7 cm), *M. atopus*, CIAAP-1297 (B; desenho extraído de Bocquentin-Villanueva, 1984; escala = 10 cm), MCNC-PAL-110-72V (C; escala = 10 cm) e UFAC-5716 (D; escala = 5 cm).

O MCNC-PAL-110-72V diferencia-se também de espécimes como o CIAAP-1297 (*Mourasuchus atopus*), o UFAC-1424 e o UFAC-5883, de atribuição taxonômica ainda indefinida, pela presença de uma acentuada constrição látero-medial nos palatinos (Fig. 59).

No entanto, como a variação observada entre a espessura dos palatinos foi considerada um caráter de variação individual em *M. atopus* – *Mourasuchus arendsi* Bocquentin-Villanueva, 1984 como sinônimo de *M. atopus* (Langston, 1965) - ele não será incluído na diagnose desta nova espécie no momento; eventualmente, porém, o achado de outros espécimes desta nova espécie podem indicar que esta característica não seria sujeita a variação individual entre os exemplares deste novo táxon.

Neste sentido, a presença de duas autapomorfias, além dos outros caracteres diagnósticos citados acima, permitem que o espécime MCNC-PAL-110-72V seja interpretado como uma nova espécie do gênero *Mourasuchus*.

Figura 58: Comparação da morfologia da narina externa em *Mourasuchus*: *M. atopus*, UCMP-38012 (A; escala = 5 cm) e CIAAP-1297 (B; escala = 10 cm), *M. amazonensis*, DGM 526-R (C; escala = 10 cm), MCNC-PAL-110-72V (D; escala = 10 cm) e UFAC-5716 (E; escala = 5 cm).

Figura 59: Comparação da morfologia dos ossos palatinos em *Mourasuchus*: palatino esquerdo isolado de *M. atopus*, UCMP-38012 (A; escala = 5 cm) e ilustração dos palatinos articulados do CIAAP-1297 (B; desenho extraído de Bocquentin-Villanueva, 1984; escala = 10 cm); palatinos articulados do MCNC-PAL-

110-72V (C; escala = 10 cm); palatinos articulados e incompletos do UFAC-1424 (D; escala = 5 cm) e palatinos articulados do UFAC-5883 (E; escala = 5 cm).

4.2.4 Situação taxonômica dos fósseis atribuídos a *Mourasuchus arendsi* por Souza-Filho & Guilherme (2011a e 2011b)

O trabalho de Souza-Filho & Guilherme (2011a) assinalou a presença da espécie *Mourasuchus arendsi* – originalmente descrita a partir de fósseis da Formação Urumaco (Mioceno Superior) da Venezuela – nos sedimentos da Formação Solimões, do Mioceno Superior do estado do Acre (Brasil) a partir dos seguintes fósseis: UFAC-5716, composto por um crânio quase completo na região rostral, mas cuja tábua craniana não se encontra preservada; UFAC-5883, constituído por uma tábua craniana quase completa em conjunto com uma parte do rosto, preservada apenas até porções mais posteriores das maxilas e dos nasais, além da parte mais posterior da mandíbula direita articulada; UFAC-1818, uma pré-maxila direita incompleta; e UFAC-1799, duas pré-maxilas quase completas.

Tendo-se em vista que a espécie *Mourasuchus arendsi* não é mais considerada válida por este trabalho, realizamos uma revisão da atribuição taxonômica de cada um desses materiais separadamente.

Em primeiro lugar, o espécime UFAC-1818 (Fig. 60) constituído por uma pré-maxila direita incompleta, não possui caracteres diagnósticos para a sua atribuição a *M.* a nenhuma das espécies de *Mourasuchus* consideradas válidas por este trabalho. Assim, considera-se que o espécime UFAC-1818 deva ser referido apenas a “*Mourasuchus* sp”, sem nenhuma atribuição específica.

Figura 60: UFAC-1818, pré-maxila incompleta atribuída a *Mourasuchus* sp. no presente trabalho. Escala = 5 cm.

Já o UFAC-1799, constituído por duas pré-maxilas incompletas articuladas (Fig. 61), poderia ser atribuído à espécie *Mourasuchus atopus* devido à abertura narial pequena, ainda que incompleta, observada neste espécime, que é diferente da abertura narial grande observada em *M. amazonensis* e na nova espécie baseada no MCNC-PAL-110-72V – e, de fato, foi essa a característica levantada por Souza-Filho & Guilherme (2011a) para a atribuição desse espécime a *M. arendsi*, espécie considerada neste trabalho como sinônimo júnior de *M. atopus*.

Figura 61: UFAC-1799, pré-maxila incompleta atribuída a *Mourasuchus atopus* no presente trabalho. Escala = 5 cm.

No que diz respeito ao espécime UFAC-5716 (Fig. 62), há duas características neste material que possuem importância taxonômica: a narina externa, que apresenta um tamanho grande (Fig. 58-E), diferente de *Mourasuchus atopus* mas semelhante a *M. amazonensis* e na nova espécie representada pelo MCNC-PAL-110-72V. Porém, ao contrário dessas duas últimas, a narina externa do UFAC-5716 não é formada por uma fossa ao redor do forame incisivo (Fig. 58-E). A outra característica é o forame incisivo circular (Fig. 57-D), semelhante ao do MCNC-PAL-110-72V e diferente do forame incisivo tri-lobulado de *M. amazonensis* e do forame látero-medialmente largo anteriormente, mas estreito posteriormente de *M. atopus* (Fig. 57). Com relação ao forame incisivo, uma diferença importante é que esta estrutura no UFAC-5716 apresenta um tamanho muito maior do que o observado no forame incisivo do espécime MCNC-PAL-110-72V. Esta diferença de tamanho é encarada neste trabalho como uma variação individual, uma vez que, embora claramente diferentes, os forames incisivos desses dois espécimes ainda são considerados “pequenos” segundo o Caráter 88 de Brochu (2011), segundo o qual o forame incisivo só é considerado “grande” se sua largura representa mais da metade da largura máxima das duas pré-maxilas. Não é descartada a hipótese, no entanto, que estudos posteriores possam apontar a diferença aqui observada como

significativa, o que forçaria a uma revisão do Caráter 88 de Brochu (2011). Com relação à narina externa, embora o material em questão não esteja bem preservado na região da correspondente (Fig. 58-E), apresentando inclusive uma deterioração na margem anterior da pré-maxila esquerda, pode-se visualizar claramente que a narina externa do UFAC-5716 é composta apenas uma pequena depressão (fossa ao redor da narina externa Fig. 58-E) que se limita somente a uma pequena distância a partir do forame incisivo, e não uma grande fossa que circunda esse mesmo forame como em *M. amazonensis* e no MCNC-PAL-110-72V.

Figura 62: UFAC-5716, espécime atribuído a *Mourasuchus* cf. *Mourasuchus* sp. nov. no presente trabalho, em vistas dorsal (A) e ventral (B). Escalas = 10 cm.

Portanto, o UFAC-5716 se assemelha apenas ao MCNC-PAL-110-72V ao possuir um forame incisivo circular (Fig. 57-D), mas ao mesmo tempo se diferencia deste ao exibir uma narina externa grande mas que não é formada por uma fossa. Neste sentido, o UFAC-5716 é melhor atribuído taxonomicamente como *Mourasuchus* cf. *Mourasuchus* sp. nov., refletindo a semelhança que ele guarda com o espécime MCNC-PAL-110-72V, que como explicitado anteriormente é proposto neste trabalho como o holótipo de uma nova espécie. Porém, é importante salientar que estudos posteriores sobre a variação do

formato do forame incisivo são requeridos, especialmente dada a escassez de materiais de *Mourasuchus* que conservem essa característica integralmente e também variabilidade dessa característica observada em espécies viventes de Caimaninae; dada a importância desse caráter para a taxonomia do UFAC-5716, é possível que estudos posteriores sobre ele acabem por modificar o status taxonômica deste espécime (essas perspectivas serão detalhadas no item “A importância taxonômica do forame incisivo em *Mourasuchus* e sua variação em Caimaninae”, na Discussão desta dissertação).

No entanto, é importante salientar que a presença de uma narina grande, mas sem ser formada por uma fossa ao redor do forame (Fig. 58-E), é uma característica exclusiva do UFAC-5716, não tendo sido observada ainda em nenhum outro espécime de *Mourasuchus*. Assim, existe a possibilidade de que esta característica fosse considerada uma autapomorfia e de que o UFAC-5716 fosse, então, uma nova espécie; no entanto, esta hipótese não é favorecida neste trabalho devido ao estado fragmentário do material, considerando-se temerário nomear uma espécie nova a partir de um material que não preserva algumas regiões anatômicas que são importantes para a taxonomia de *Mourasuchus*, como os ossos jugais e a caixa craniana (Fig. 62). Desta forma, considerando o UFAC-5716 como tentativamente relacionado ao espécime MCNC-PAL-110-72V, uma possível explicação para a diferença entre a presença de uma fossa na narina entre os dois espécimes seria a de que o primeiro espécime seria uma fêmea, enquanto o segundo um macho; a fossa na narina poderia ser um correlato osteológico de uma estrutura análoga à gália encontrada no gavialoideo vivente *Gavialis gangeticus*, a qual aparentemente representa um dimorfismo sexual, estando presente nos machos (Martin & Bellairs, 1977). A hipótese de que a morfologia da narina externa, como um todo, poderia estar sujeita a dimorfismo sexual já havia sido apontada por Langston (1966) para explicar a diferença entre a narina externa pequena do holótipo de *M. atopus* e a narina externa grande do holótipo de *M. amazonensis*. Esta possibilidade, no entanto, ainda precisa de mais estudos para ser sustentada ou não, como será discutido com mais detalhes no item “A possibilidade de dimorfismo sexual entre as espécies *Mourasuchus*” posteriormente na “Discussão”.

Souza-Filho & Guilherme (2011a) também atestam a inexistência de uma “marcada reentrância lateral nos ossos jugais” no UFAC-5716 para diferenciá-lo de *M. amazonensis*, mas o fato é que o nível de preservação desses ossos no espécime em questão não é suficiente para atestar a existência ou não dessa característica.

Já o espécime UFAC-5883 (Fig. 63) também preserva duas características de importância taxonômica: os esquamais hipertrofiados, formando “chifres” na porção posterior da caixa craniana em vista dorsal, e os jugais, que aparentemente exibem-se achatados dorso-ventralmente e expandidos látero-medialmente, assumindo um formato laminar (Fig. 63-A), semelhante à morfologia exibida pelo holótipo de *Mourasuchus amazonensis* e também pelo espécime UFAC-1424. Esta última característica, porém, ainda precisa ser verificada plenamente através de uma eventual re-preparação do material, uma vez que tanto a área lateral quanto a área medial à superfície do jugal neste espécime se encontra preenchida por uma resina que impede a visualização da morfologia completa do osso jugal. Além disso, o UFAC-5883 também se assemelha ao UFAC-1424 – e também ao espécime CIAAP-1297, aqui considerado como pertencente a *M. atopus* – ao possuir os palatinos expandidos látero-medialmente.

Figura 63: UFAC-5883 em vistas dorsal (A; escala = 5 cm) e ventral (B; escala = 10 cm).

Assumindo-se, porém, que o jugal do UFAC-5883 possua exatamente a morfologia que foi proposta anteriormente, a situação taxonômica deste espécime se encontra em uma pendência muito similar à existente para o espécime UFAC-1424, a qual depende de uma re-análise da superfície dorsal do crânio do holótipo de *Mourasuchus amazonensis* (DGM 526-R), cuja visualização é impossível no presente momento. Caso o holótipo de *M. amazonensis* apresente o esquamosal hipertrofiado, formando “chifres”, o UFAC-5883 deve ser encarado como pertencente a *M. amazonensis*, com o qual já compartilharia a morfologia do jugal e, neste caso, também

a presença dos “chifres” nos esquamossais; caso o holótipo de *M. amazonensis* não possua chifres, porém, o UFAC-5883 poderia ser considerado o exemplar de uma espécie nova em conjunto com o espécime UFAC-1424, uma vez que ambos compartilhariam com *M. amazonensis* a morfologia “laminar” do jugal, mas se diferenciariam deste por possuir “chifres” nos esquamossais.

No caso do espécime UFAC-1424, como explicitado anteriormente, há ainda uma outra característica – a crista medial no osso parietal – cuja existência pode ser inferida no UFAC-1424 mas que ainda precisa ser verificada no holótipo de *M. amazonensis*. A presença ou ausência da crista do parietal neste último também é uma característica que pode ser importante para se elucidar a situação taxonômica do UFAC-1424, mas não no UFAC-5883; neste último espécime, infelizmente, a existência da crista medial do parietal não pode ser averiguada, já que a região onde ela se encontraria está bastante deteriorada e ainda coberta por uma resina que ocupa uma boa parte da superfície onde o osso parietal se localizaria (Fig. 63-A).

Além destas ocorrências atribuídas a *Mourasuchus arendsi*, um outro trabalho de Souza-Filho & Guilherme (2011b) registraram uma possível nova ocorrência da espécie *Mourasuchus amazonensis* para a Formação Solimões (Mioceno Superior) do Acre, baseado apenas no espécime UFAC-5269, um osso jugal esquerdo que exhibe, segundo os autores, uma reentrância na sua margem lateral esquerda (Fig. 64).

A atribuição deste espécime a *M. amazonensis* é mantida por este trabalho, porém a partir de uma interpretação diferente sobre a morfologia do jugal: o UFAC-5269 de fato se assemelha a *M. amazonensis* por possuir um jugal achatado dorso-ventralmente e expandido látero-medialmente, distinto do jugal esguio de *M. atopus* e diferente do jugal expandido dorso-ventralmente, em formato cilíndrico, presente na nova espécie representada pelo MCNC-PAL-110-72V.

Para mais detalhes sobre a variação da morfologia do jugal em *Mourasuchus*, vide o item “Descrição do novo caráter e discussão sobre os novos estados de caráter propostos” na seção “Análise filogenética de *Mourasuchus* e Caimaninae”.

Figura 64: UFAC-5269, espécime atribuído a *Mourasuchus amazonensis*. Escala = 10 cm.

Em resumo, as novas atribuições taxonômicas dos espécimes atribuídos a *Mourasuchus arendsi* por Souza-Filho & Guilherme (2011a) são:

- UFAC-1818: *Mourasuchus* sp.
- UFAC-1799: *Mourasuchus atopus*
- UFAC-5716: *Mourasuchus* cf. *Mourasuchus* sp. nov.
- UFAC-5883: *Mourasuchus amazonensis* ou exemplar de uma espécie nova em conjunto com o UFAC-1424 – ainda pendente de uma análise da morfologia da superfície dorsal do holótipo de *M. amazonensis* (DGM 526-R), impossível de ser realizada no momento.

4.2.5 Diagnoses de *Mourasuchus* e de suas espécies

Todos os caracteres mencionados são os que constam na lista de Brochu (2011), a não ser que sejam especificados como sendo provenientes de outro trabalho.

Diagnose de *Mourasuchus*, expandida a partir de Price (1964), Langston (1965, 1966), Bocquentin & Souza-Filho (1990) e Bona *et al.*, (2013a): *Mourasuchus* é diagnosticado por cinco sinapomorfias não-ambíguas: sínfise mandibular se estendendo

apenas ao nível do primeiro alvéolo (Caráter 49, estado 3 – novo estado), dentário linear entre o quarto e o décimo alvéolos (Brochu, 2011, Caráter 50, estado 2), esquamosal com toda a sua superfície dorsal elevada, formando um “chifre” conspícuo (Caráter 157, estado 2 – novo estado), órbitas menos do que as fenestras infra-temporais, com as fenestras supra-temporais reduzidas (Bona *et al.*, 2013a, Caráter 165, estado 2) e pré-frontal e frontal com a presença de uma marcada intumescência na margem ântero-medial das órbitas (Bona *et al.*, 2013a, Caráter 167, estado 1). As oito sinapomorfias ambíguas de *Mourasuchus* incluem: margem dorsal da lâmina do íleo estreita, com uma endentação dorsal (Caráter 34, estado 3); alvéolos dentários imediatamente caudais ao quarto alvéolo iguais, sem diferenciação de tamanho (Caráter 51, estado 3); sutura surangular-angular contatando a fenestra mandibular externa em seu ângulo posterior durante a maturidade (Caráter 60, estado 0); dentes posteriores da maxila e/ou do dentário lateralmente comprimidos (Caráter 79, estado 1); ossos nasais excluídos, pelo menos externamente, da narina externa, com nasais e pré-maxila ainda em contato (Caráter 82, estado 2); processo pré-maxilas dorsal longo, se estendendo além do terceiro alvéolo maxilar (Caráter 90, estado 1); coana interna com septo que permanece dentro da coana (Caráter 125, estado 1); sutura fronto-parietal linear (Caráter 151, estado 1). *Mourasuchus* ainda possui as seguintes características exclusivas ao gênero: presença de uma conspícua crista na linha medial do parietal; presença de osteodermas com um espinho conspícuo na superfície dorsal; ponte látero-caudal, formada pelo ossos látero-esfenoide e quadrado, seccionando a abertura do forame trigeminal em duas partes; fenestra pós-temporal muito desenvolvida, ântero-posteriormente profunda, formando uma fossa na superfície posterior (occipital) da caixa craniana; um rostro extremamente largo, longo e comprimido dorso-ventralmente, em conjunto com uma tábua craniana relativamente pequena; margens laterais do rostro retas, sem festonação; arcadas látero-temporais deprimidas, de modo que as superfícies laterais do jugal, quadrado e quadrado-jugal se posicionam dorsalmente; processo retroarticular ântero-posteriormente reduzido; mandíbulas esguias, em forma de “U”, que se curvam do primeiro ao quinto alvéolo e posteriormente são lineares a partir do sexto alvéolo.

Diagnose de *Mourasuchus amazonensis* Price, 1964: diferencia-se de *M. atopus* e de *Mourasuchus* sp. nov. (MCNC-PAL-110-72V) por possuir um jugal com formato laminar, expandido látero-medialmente e achatado dorso-ventralmente (Caráter 188,

estado 1) e um forame incisivo tri-lobulado; diferencia-se de *M. atopus* por possuir uma narina externa grande, mais larga do que comprida (Caráter 83, estado 1) e com a presença de uma fossa ao redor do forame incisivo.

Holótipo: DGM 526-R.

Materiais referidos: UFAC-5269, vários jugais da UFAC.

Possíveis materiais referidos: UFAC-1424, UFAC-5883.

Diagnose de *Mourasuchus atopus* (Langston, 1965): diferencia-se de *M. amazonensis* e de *Mourasuchus* sp. nov. por possuir um jugal não expandido látero-medialmente e não-achatado dorso-ventralmente (Caráter novo, estado 0) e um forame incisivo látero-medialmente largo anteriormente, mas estreito posteriormente; narina externa pequena, circular (Caráter 83, estado 1), sem fossa e circundada por uma acentuada intumescência óssea; Holótipo: UCMP 38012

Materiais referidos: CIAAP 1297, UFAC-1799.

Diagnose de *Mourasuchus* sp. nov.: diferencia-se de *M. amazonensis* e *M. atopus* por possuir um jugal com formato cilíndrico, expandido látero-medialmente e dorso-ventralmente (Caráter novo, estado 2) e um forame incisivo circular; diferencia-se de *M. atopus* por possuir uma narina externa grande, mais larga do que comprida (Caráter 83, estado 1) e com a presença de uma fossa ao redor do forame incisivo.

Holótipo: MCNC-PAL-110-72V

Material referido: UFAC-5716 (*Mourasuchus* cf. *Mourasuchus* sp. nov.)

A situação taxonômica das espécies de *Mourasuchus* defendida por este trabalho pode ser resumida nos pontos a seguir:

- *Mourasuchus amazonensis* Price, 1964 e *Mourasuchus atopus* (Langston, 1965) são espécies válidas.

- *Mourasuchus arendsi* Bocquentin-Villanueva, 1984 é um sinônimo júnior de *Mourasuchus atopus* (Langston, 1965)
- *Mourasuchus nativus* (Gasparini, 1985) não é uma espécie válida. Pode ser considerada um sinônimo júnior de *Mourasuchus atopus* (Langston, 1965) ou um *nomen dubium* – a definição deste impasse depende de uma reanálise do holótipo e único espécime conhecido desta última espécie, a fim de se estabelecer se esta possui as características da hipertrofia do esquamosal – “chifres” – e crista medial do parietal.

- O espécime UFAC-1424, classificado atualmente como pertencente a *Mourasuchus nativus* (Bocquentin & Souza-Filho, 1990) também tem a definição de sua situação dependente da análise a ser realizada em *Mourasuchus amazonensis*, citada anteriormente. Caso o holótipo de *M. amazonensis* possua hipertrofia nos esquamosais e crista no parietal, o UFAC-1424 deve ser considerado apenas como um espécime adicional de *M. amazonensis*. Caso, porém, *M. amazonensis* não possua essas características, o UFAC-1424 pode ser proposto como uma espécie nova. A mesma situação envolve o espécime UFAC-5883, previamente considerado como pertencentes a *M. arendsi* (Souza-Filho & Guilherme, 2011a).

- O espécime MCNC-PAL-110-72V, composto por um crânio quase completo com mandíbulas, constitui uma nova espécie de *Mourasuchus*. O espécime UFAC-5716, previamente considerado como *M. arendsi* (Souza-Filho & Guilherme, 2011a), é aqui relacionado tentativamente a esta nova espécie, como “*Mourasuchus* cf. *Mourasuchus* sp. nov.”, embora estudos posteriores, especialmente sobre a variação do formato do forame incisivo em *Mourasuchus*, podem eventualmente mudar o *status* taxonômico do UFAC-5716.

Este trabalho, portanto, reconhece três espécies do gênero *Mourasuchus*:

- *Mourasuchus amazonensis* Price, 1964;
- *Mourasuchus atopus* (Langston, 1965);
- *Mourasuchus* sp. nov., a nova espécie representada pelo espécime MCNC-PAL-110-72V, a ser devidamente nomeada quando da sua publicação oficial.

- E reconhece, ainda, uma outra possível espécie de *Mourasuchus*, que pode ser representada pelos espécimes UFAC-1424 e UFAC-5883, cuja situação taxonômica será definida quando da re-análise do holótipo de *M. amazonensis* (DGM 526-R).

4.3 – Análise filogenética de *Mourasuchus* e Caimaninae

4.3.1 Descrição do novo caráter e discussão sobre os novos estados de caráter propostos

Este trabalho propõe um novo caráter às filogenias já propostas para Eusuchia, com ênfase em Alligatoroidea (Brochu, 1999, 2011), com a seguinte redação:

Caráter 188 (novo caráter): jugal esguio (0), ou expandido látero-medialmente e achatado dorso-ventralmente, com formato laminar (1) ou expandido látero-medialmente e dorso-ventralmente, com formato cilíndrico (2).

Denomina-se ramo sub-temporal esguio à condição plesiomórfica em Eusuchia, também presente no táxon-externo *Bernissartia fagesii*, na qual o jugal não apresenta nenhum tipo de expansão seja na dimensão dorso-ventral ou na dimensão látero-medial. Embora a grande maioria dos Eusuchia conserve a condição plesiomórfica, este caráter se apresenta muito variável entre as espécies de *Mourasuchus* (Fig. 56): em *M. amazonensis* e no UFAC-1424 (espécime previamente atribuído a *Mourasuchus nativus* até a revisão taxonômica proposta neste trabalho), o jugal assume um formato laminar, devido a uma expansão látero-medial de seu ramo sub-temporal (*sensu* Langston, 1966; Fig. 56-B e E). Uma morfologia semelhante está presente, de forma convergente, em *Acynodon adriaticus*, um táxon basal de Eusuchia do Cretáceo Superior da Itália (vide Delfino *et al.*, 2008a). Já no MCNC-PAL-110-72V, o espécime de *Mourasuchus* proveniente da Formação Urumaco (Venezuela) descrito acima e encarado neste trabalho como uma nova espécie, o ramo sub-temporal do jugal apresenta tanto uma expansão látero-medial como, de maneira mais acentuada, uma expansão dorso-ventral, assumindo um formato cilíndrico (Fig. 56-E e F). *Mourasuchus atopus*, por sua vez, conserva a morfologia plesiomórfica dentro de Eusuchia (Fig. 56-A e D).

Além deste novo caráter, foram necessárias mudanças na composição dos caracteres originalmente propostos por Brochu (2011), seja alterações na redação ou inclusões de novos estados. São estes:

- **Caráter 49:** sínfise do dentário se estendendo até o quarto ou quinto alvéolo (0) ou do sexto ao oitavo alvéolo (1) ou posteriormente ao oitavo alvéolo (2) ou apenas ao nível do primeiro alvéolo (3)

O novo estado (3) descreve a morfologia única presente em *Mourasuchus* (Figs. 11, 14 e 24).

- **Caráter 82:** acréscimo de um quinto estado (4), ficando com a seguinte redação: narina externa bissectada pelos nasais (0) ou nasais contatam a narina externa, mas não a bissectam (1) ou nasais excluídos, ao menos externamente, da narina; nasais e pré-maxilas ainda em contato (2) ou nasais e pré-maxilas não se contatam (3) ou nasais excluídos da pré-maxila externamente, mas projetando uma pequeno processo em forma de espinho por debaixo das pré-maxilas e em direção à narina externa (4)

O novo estado (4) descreve a morfologia observada no espécime UCMP 39978, previamente considerado como *Caiman cf. lutescens* por Lanston (1965).

- **Caráter 83:** acréscimo um novo estado, ficando com a seguinte redação: narina circular ou em forma de buraco de fechadura (0; Fig. 65-A) ou mais larga do que comprida (1; Fig. 65-C) ou ântero-posteriormente comprida e predominantemente com um formato de gota de lágrima (2) ou mais comprida do que larga (3)

O novo estado (3) descreve a condição encontrada em *Purussaurus*, tanto em *P. neivensis* (vide Langston, 1965) quanto em *P. mirandai* (vide Aguilera *et al.*, 2006) e em *P. brasiliensis* (vide Bocquentin-Villanueva *et al.*, 1989 – embora este táxon não esteja incluído na filogenia), nos quais a narina externa é exageradamente desenvolvida ântero-posteriormente, assumindo um formato mais comprido do que largo (Fig. 65-B).

Figura 65: Variação da morfologia da narina externa abordada no Caráter 83 de Brochu (2011), emendado neste trabalho: (A) narina externa circular de *Melanosuchus niger* (AMNH-R-58130); (B) narina externa mais comprida do que larga presente em *Purussaurus neivensis* (UCMP-39704) e (C) narina mais larga do que comprida presente em *Mourasuchus* sp. nov. (MCNC-PAL-110-72V). Escalas = 10 cm.

- **Caráter 86:** acréscimo de um novo estado, ficando com a seguinte redação: superfície das pré-maxilas lateral à narina externa plana (0) ou com um profundo entalhe lateral à narina (1) ou circundada por uma intumescência óssea dorso-ventralmente bem desenvolvida (2)

O novo estado (2) descreve a morfologia encontrada em *Mourasuchus atopus*, no qual há uma acentuada intumescência circundando a narina externa na superfície dorsal da pré-maxila (Fig. 58-A). Esta morfologia pode ser melhor visualizada no espécime CIAAP-1297 (antigo holótipo da espécie *M. arendsi*; Fig. 58-B), mas apenas na pré-maxila direita, enquanto na pré-maxila esquerda há uma reconstituição de argila que apenas mimetiza a morfologia encontrada na pré-maxila direita. Embora incompleta, a pré-maxila direita do holótipo de *M. atopus* (UCMP 38012) também conserva uma elevação ao redor do que seria a abertura da narina externa que pode ser encarada como o resquício da mesma estrutura vista no espécime CIAAP-1297.

As outras espécies de *Mourasuchus*, *M. amazonensis* (Fig. 58-C) e o MCNC-PAL-110-72V (Fig. 58-D), não apresentam esta intumescência ao redor da narina externa – embora, no caso de *M. amazonensis*, tal ausência deve ser vista com cautela já que a vista dorsal do crânio do holótipo não pôde ser visualizada em vista dorsal, e portanto esta morfologia está descrita apenas com base na ilustração fornecida na descrição original (Price, 1964). No entanto, é interessante observar que ambas apresentam um grande aumento no tamanho da narina externa se comparadas a *M. atopus*, onde uma narina externa de menor tamanho é justamente circundada por essa intumescência óssea. Assim, é possível que a intumescência óssea observada em *M. atopus* (Fig. 58-A) seja homóloga à margem lateral da grande narina externa observada em *M. amazonensis* e no MCNC-

PAL-110-72V (Fig. 58-D), implicando que esse aumento de tamanho da narina tenha acontecido justamente através de uma expansão do espaço compreendido entre a abertura da narina externa e a intumescência óssea em *M. atopus*. Deste modo, a ausência da intumescência observada em *M. amazonensis* e no MCNC-PAL-110-72V se explicaria pelo fato de que esta teria se “transformado” na margem lateral da grande narina externa dessas duas espécies, e não que ela apenas tivesse “desaparecido”, retornando à morfologia plesiomórfica.

Assim, o que poderia ter ocorrido no MCNC-PAL-110-72V (e, possivelmente, também em *Mourausuchus amazonensis*), seria um deslocamento póstero-lateral dessas intumescências observadas em *M. arendsi*, que ocorreriam em conjunto com o aumento da abertura narial externa existente nestes táxons; deste modo, uma intumescência óssea como a observada lateralmente à abertura narial externa em *M. arendsi* poderia se “transformar” nas bordas laterais da grande abertura narial externa vista no MCNC-PAL-110-72V e em *M. amazonensis* (DGM 526-R, holótipo). No entanto, esta hipótese é tentativa, uma vez que a narina externa do MCNC-PAL-110-72V se encontra revestida de gesso (Fig. 58-D), lançando dúvidas sobre se a morfologia hoje observada correspondente à osteologia real do indivíduo, e porção dorsal do holótipo de *M. amazonensis* não pode ser atualmente analisada, como explicitado acima.

No entanto, considera-se que não há, no momento, motivos *a priori* para que se considere que a intumescência óssea de *Mourasuchus atopus* seja homóloga à margem lateral da narina externa de *M. amazonensis* ou do MCNC-PAL-110-72V. Ao contrário, interpreta-se primariamente que esta intumescência seria uma estrutura independente da margem lateral da narina externa observada nas outras espécies; e, por isso, decidiu-se encaixá-la em um contexto filogenético incluindo-a através de um novo estado do Caráter 86 de Brochu (2011). Este caráter, originalmente, foi utilizado para descrever um “entalhe” (em inglês, “*notch*”) existente nas margens laterais da narina externa em *Alligator* (Brochu, 1997a). Este entalhe é, evidentemente, uma estrutura bastante diferente da intumescência vista em *M. atopus*, uma vez que o primeiro se trata apenas de uma leve elevação nas margens da narina, enquanto o segundo é uma elevação bem mais acentuada e que cria, comparativamente, um desnível bem maior com a superfície lateral da pré-maxila a ele adjacente se comparado com o entalhe visto em *Alligator*. No entanto, as duas características podem ser acomodadas no mesmo caráter pelo fato de se tratarem de estruturas que ocupam praticamente a mesma região (margem lateral da narina

externa) e seria praticamente impossível, pelo menos até o que se conhece atualmente, que as duas características pudessem simultaneamente em um só táxon – sendo, portanto, independentes.

- **Caráter 152:** acréscimo de um novo estado, ficando com a seguinte redação: fenestra supra-temporal com fossa; ossos dérmicos do teto crânio não sobrepõem as margens da fenestra na maturidade (0) ou ossos dérmicos do teto craniano sobrepõem as margens da fenestra supra-temporal perto da maturidade; fenestras pequenas, com um formato circular ou quase circular (1) ou fenestra supra-temporal que se fecha durante a ontogenia (2) ou ossos dérmicos do teto craniano sobrepõem as margens da fenestra supra-temporal perto da maturidade; fenestras grandes, mais compridas do que largas, com um formato oval ou cilíndrico (3)

Figura 66: Variação na morfologia da fenestra supra-temporal abordada no Caráter 152 de Brochu (2011), emendado neste trabalho: (A) *Alligator mississippiensis* (AMNH-R-71621), mostrando o estado 0; (B) *Caiman crocodilus* (AMNH-R-43291), mostrando o estado 1; UCMP-39704); (C) *Paleosuchus palpebrosus* (AMNH-R-93812), mostrando o estado 2; (D) *Purussaurus neivensis* (UCMP-39704), mostrando o estado 3. Escalas = 5 cm.

O novo estado (3) descreve a morfologia da fenestra supra-temporal encontrada no UFAC-2507 e nas espécies de *Purussaurus* – *P. neivensis* (vide Langston, 1965), *P. mirandai* (vide Aguilera *et al.*, 2006) e também em *P. brasiliensis* (vide Bocquentin-Villanueva *et al.*, 1989, embora esta não esteja incluída na filogenia) (Fig. 66-D). Em quase todos os Caimaninae, os ossos dérmicos do crânio se sobrepõem às margens da fenestra supra-temporal (Fig. 66-B), diferentemente do que ocorre pleisiomorficamente em Eusuchia, em que a não-sobreposição dos ossos cria uma “fossa” ao redor da fenestra (Brochu, 1997a; Fig. 66-A). As únicas exceções registradas até então entre os Caimaninae são *Culebrasuchus mesoamericanus* (Hastings *et al.*, 2013), onde não há a sobreposição dos ossos, e em *Paleosuchus*, onde as fenestras se fecham durante a ontogenia (Brochu, 1997a; Fig. 66-C). No UFAC-2507 e em *Purussaurus* (Fig. 66-D), esta sobreposição dos ossos na fenestra supra-temporal também existe, mas estes se diferenciam dos outros Caimaninae pelo grande tamanho exibido por estas, ocupando uma maior área do teto craniano do que nos outros táxons do clado e exibindo-se mais compridas do que largas, assumindo um formato oval ou cilíndrico. Isto ocorre em contraste com o tamanho pequeno e o formato circular ou quase circular das fenestras supra-temporais em outros táxons de Caimaninae, como *Caiman*, *Melanosuchus* e *Mourasuchus*.

- **Caráter 157:** acréscimo de um novo estado, ficando com a seguinte redação: margem pósterolateral do esquamosal horizontal ou próxima disso (0) ou elevada para formar um chifre discreto (1) ou esquamosal elevado em toda a sua superfície dorsal, formando um chifre proeminente (2).

O novo estado (2) descreve a morfologia encontrada em todos os espécimes de *Mourasuchus* que preservam os esquamossais, como um espécime de *Mourasuchus atopus* (o ex-holótipo de *M. arendsi*, CIAAP-1297), no espécime UFAC-1424 e em vários outros espécimes que, como este último, costumavam ser atribuídos à espécie *M. nativus*, que a tinha como uma das suas características diagnósticas (Gasparini, 1985; Bocquentin & Souza-Filho, 1990; Cidade *et al.*, 2013a).

Em *Mourasuchus*, toda a superfície dorsal do esquamosal é elevada para formar um “chifre” de formato esférico (Fig. 67-C), diferentemente do “chifre” que é formado apenas por uma elevação longitudinal na margem lateral do esquamosal, como ocorre em

táxons como o UFAC-2507 (Souza-Filho, 1998), *Purussaurus neivensis* (Langston, 1965;), *P. mirandai* (observação pessoal), *Ceratosuchus burdoshi* (Bartels, 1984), *Aldabrachampsus dilophus* (Brochu, 2006b) e indivíduos imaturos de *Crocodylus rhombifer* (Brochu *et al.*, 2010; Fig. 67-A). Já os chifres que ocorrem na espécie fóssil *Voay robustus* (Brochu, 2007b; Fig. 67-B), indivíduos grandes da forma vivente *C. rhombifer* e na espécie fóssil *Crocodylus anthropophagus* (Brochu *et al.*, 2010) se aproximam um pouco mais da morfologia vista em *Mourasuchus*, mas no primeiro e no segundo o chifre não ocupa toda a superfície do esquamosal, se concentrando na superfície pósterio-lateral do osso, enquanto no segundo o esquamosal do holótipo está insuficientemente preservado para se dizer o alcance total do chifre na superfície dorsal do esquamosal.

Brochu *et al.* (2010) ainda atestam que chifres nos esquamosais são encontrados em *Crocodylus siamensis* e, às vezes, em indivíduos muito grandes da maioria das espécies viventes de *Crocodylus*, incluindo *C. niloticus*, mas o autor deste trabalho não conseguiu ter acesso a imagens de espécimes de *Crocodylus siamensis* ou de indivíduos “muito grandes” de *Crocodylus niloticus* que exibissem essa característica para determinar se a morfologia desses esquamosais se aproximaria mais do estado “1” ou do estado “2”.

Figura 67: Variação observada nas hipertrofias (“chifres”) presentes nos esquamosais de Crocodylia, abordada pelo Caráter 157 de Brochu (2011): (A) hipertrofia presente em um juvenil de *Crocodylus rhombifer* (AMNH-R-6178) e (B) em um fóssil de *Voay robustus* (AMNH-3101), mostrando o estado 1; hipertrofia em um crânio de *Mourasuchus* sp. (UFAC-1431) mostrado o estado 2. Escalas = 5 cm.

Além destas modificações propostas, no caráter 128 adotou-se um novo estado proposto por Aguilera *et al.* (2006), ficando este com a seguinte redação:

- **Caráter 128:** lacrimal estabelece um grande contato com o nasal; ausência de processo posterior da maxila (0) ou maxila com processo posterior por dentro do lacrimal (1) ou maxila com processo posterior entre o lacrimal e o pré-frontal (2) ou pré-frontal estendendo processo anterior que separa o nasal do lacrimal (3).

O novo estado descreve a morfologia observada em *Purussaurus* (vide Langston, 1965; Bocquentin-Villanueva *et al.*, 1989; Aguilera *et al.*, 2006) e *Mourasuchus amazonensis* (vide Price, 1964).

4.3.2 Descrição das topologias recuperadas

As análises filogenéticas no software TNT foram feitas a partir de 10 mil replicações, com 20 árvores salvas por replicação e com um valor “random seed” de 0. A regra de otimização utilizada no software TNT foi a “minimal length = 0”.

A princípio, foram feitos dois tipos de análise: uma incluindo o espécime UFAC-1424 como táxon terminal, e outra excluindo o referido táxon. A inclusão do UFAC-1424 foi feita devido à possibilidade de que este espécime, outrora pertencente à espécie agora não-válida *Mourasuchus nativus*, possa representar uma nova espécie (vide o item “Revisão taxonômica de *Mourasuchus*”, anteriormente).

Todas as análises recuperaram a mesma resolução entre os grandes clados de Eusuchia (Fig. 68), exibindo a mesma topologia recuperada por Brochu (2011). Uma ilustração da topologia completa dessa filogenia entre os grandes clados de Eusuchia, incluindo todos os clados utilizados na análise, está disponível no “Apêndice 2”.

Na primeira análise (Fig. 69), incluindo o UFAC-1424, foi obtido um consenso estrito de 15580 árvores. *Mourasuchus* é recuperado como um grupo monofilético dentro de Caimaninae, tendo *M. atopus* como o táxon mais basal a uma tritomia mais derivada formada por *M. amazonensis*, pela nova espécie MCNC-PAL-110-72V e pelo espécime UFAC-1424. O clado de *Mourasuchus* também aparece como o grupo-irmão de um clado que tem o espécime UFAC-2507 – previamente conhecido na literatura pelos nomes não-oficializados *Caiman niteroiensis* (Souza-Filho & Bocquentin, 1991) e *Caiman*

pachytemporalis (Souza-Filho, 1998) – como táxon-irmão das duas espécies do gênero *Purussaurus*.

Figura 68: As relações filogenéticas entre os grandes grupos de Crocodylia recuperadas em todas as análises filogenéticas realizadas neste trabalho.

Já a filogenia de Caimaninae, como um todo, permaneceu largamente não-resolvida nesta primeira filogenia: além do táxon “*Mourasuchus*+*Purussaurus*” apenas mais três clados foram recuperados como grupos monofiléticos dentro de Caimaninae. São eles os clados “*Paleosuchus*” e “*Melanosuchus*” formado pelas duas espécies viventes e únicas do referido gênero, além do clado formado por duas espécies do gênero *Caiman*, *C. crocodilus* e *C. yacare*. Junto com estes quatro clados, todos os outros táxons de Caimaninae incluídos na análise formam uma politomia na qual nenhuma relação filogenética, afora as mencionadas anteriormente, aparece com uma resolução (Fig. 69).

Um aspecto interessante que aparece já nesta primeira filogenia é que o táxon *Orthogenysuchus olseni* não aparece como táxon-irmão de *Mourasuchus*, como é costumeiramente recuperado em análises prévias (p ex. Brochu, 1999, 2010; Aguilera *et*

al., 2006; Riff *et al.*, 2010; Bona *et al.*, 2013a) e nem mesmo como táxon-irmão do clado *Mourasuchus*(UFAC-2507+*Purussaurus*) citado anteriormente, abrindo a possibilidade de que *Orthogenysuchus* efetivamente não esteja proximamente relacionado a *Mourasuchus* – possibilidade que já havia ocorrido na filogenia de Brochu (2011) – e que a morfologia rostral semelhante observada nestes dois grupos pode ter sido adquirida forma independente. O posicionamento de *Orthogenysuchus* em Caimaninae, porém, mantém o impasse biogeográfico proveniente da ocorrência de uma espécie norte-americana neste grupo predominantemente sul-americano – o qual será discutido com mais detalhes a partir de análises filogenéticas mais detalhadas que serão apresentadas a seguir.

Já na segunda filogenia realizada, com a exclusão do UFAC-1424, foi obtido um consenso estrito de 15120 árvores. Nesta, *Mourasuchus* é novamente recuperado como um grupo monofilético, mas desta vez com *M. atopus* sendo um táxon-irmão de um clado mais derivado formado por *M. amazonensis* e a nova espécie representada pelo espécime MCNCN-PAL-110-72V (Fig. 70). Essa mesma topologia entre as espécies de *Mourasuchus* seria recuperada em todas as filogenias realizadas com a exclusão do UFAC-1424, como será explicitado posteriormente. Já as outras relações filogenéticas desta análise são exatamente as mesmas da análise anterior, incluindo a falta de resolução dentro de Caimaninae e o posicionamento de *Orthogenysuchus olseni* como não-relacionado a *Mourasuchus* ou mesmo ao clado *Mourasuchus*(UFAC-2507+*Purussaurus*).

A falta de resolução entre os táxons de Caimaninae nestas primeiras análises levou à consideração de esforços no sentido de se obter uma análise melhor resolvida. No curso da realização das análises filogenéticas, chegou-se à conclusão de que um fator chave para a falta de resolução presente em Caimaninae seria a presença na análise um táxon fragmentário (*Necrosuchus ionensis*), um táxon que ainda necessita de uma re-preparação de seu material para uma análise mais detalhada (*Orthogenysuchus olseni*; Fig. 3) e de outro táxon (*Culebrasuchus mesoamericanus*) que, além de se basear em um material fragmentário, possui algumas características que sugerem que a definição de seu posicionamento filogenético até mesmo em Alligatoroidea ainda depende do encontro de materiais mais completos ou da criação de novos caracteres com informações filogenéticas a nível do grupo Alligatoroidea, uma perspectiva que está além do escopo desta dissertação.

Figura 69: Topologia de Caimaninae recuperada na primeira filogenia realizada, com todos as 26 unidades operacionais de Caimaninae incluídas, entre elas o UFAC-1424.

Além disso, no caso de *Necrosuchus ionensis*, Brochu (2011), ao incluir este táxon em uma análise filogenética pela primeira vez, já havia detectado a inclusão deste táxon como a causa de uma perda de resolução filogenética em Caimaninae – incluindo, até, com *Orthogenysuchus* não sendo mais recuperado como táxon-irmão de *Mourasuchus*, e como membro de uma politomia no grupo-coronal Caimans, resultados semelhantes aos encontrados nas análises filogenéticas deste trabalho, especialmente nas análises que serão reportadas posteriormente (Figs. 71 e 72). Já *Culebrasuchus mesoamericanus*, na

filogenia proposta em seu trabalho original (Hastings *et al.*, 2013), é recuperado como o táxon mais basal de Caimaninae. No entanto, é importante observar que, enquanto o referido trabalho utilizou apenas 15 unidades operacionais de Caimaninae em sua filogenia, este trabalho utilizou, inicialmente, 26 unidades operacionais; assim, a amostragem menor de táxons utilizada por Hastings *et al.* (2013) provavelmente responde pelo posicionamento de *Culebrasuchus* recuperado pelo referido trabalho e não reproduzido nas análises realizadas nesta dissertação.

Figura 70: Topologia de Caimaninae recuperada na segunda filogenia realizada, após a exclusão de *Culebrasuchus* e *Necrosuchus*, e com a inclusão do UFAC-1424.

Por esses motivos, decidiu-se realizar novas análises filogenéticas a partir da exclusão de *Necrosuchus ionensis*, *Culebrasuchus mesoamericanus* e *Orthogenysuchus olseni* das análises. De um modo geral, a exclusão de *Necrosuchus* provocou uma melhor resolução entre os táxons *Tsoabichi* e *Paleosuchus*, enquanto a exclusão de *Orthogenysuchus* provocou uma melhor resolução também entre os táxons *Tsoabichi* e *Paleosuchus* mas também em Jacarea – um grupo de base nodal que reúne o último ancestral comum de *Caiman crocodilus*, *C. yacare*, *C. latirostris* e *Melanosuchus niger* e todos os seus descendentes (Brochu, 1999).

Culebrasuchus, por sua vez, provocou uma melhor resolução entre os táxons basais de Caimaninae *Globidentosuchus* e *Eocaiman*. Os motivos pelos quais isso ocorreu, bem como uma perspectiva sobre a posição sistemática de *Culebrasuchus*, serão abordados com mais detalhes no item “Biogeografia de *Mourasuchus*, *Orthogenysuchus*, Caimaninae e as perspectivas envolvendo *Culebrasuchus*” na “Discussão”.

No entanto, devido à importância do posicionamento de *Orthogenysuchus olseni* para os objetivos deste trabalho, decidiu-se realizar uma análise em que este táxon é mantido, em conjunto com a exclusão de *Necrosuchus* e *Culebrasuchus* da análise, na

tentativa de melhorar a resolução filogenética e obter um posicionamento mais definido para *Orthogenysuchus*.

A primeira destas análises, incluindo o UFAC-1424, obteve um consenso estrito de 524 árvores. Nele, a resolução entre os táxons de *Mourasuchus* é exatamente a mesma da primeira filogenia, que incluiu o espécime UFAC-1424, como explicitado anteriormente (Fig. 71). A grande diferença desta filogenia está em uma maior resolução obtida para o clado dos Caimaninae.

Neste clado, *Globidentosuchus brachyrostris* é recuperado como o táxon mais basal, de acordo com o posicionamento filogenético proposto para este táxon quando da sua descrição original (Scheyer *et al.*, 2013). Em seguida, as três espécies de *Eocaiman* aparecem formando um clado mais derivado do que *Globidentosuchus* e se colocando como o grupo-irmão do grupo-coronal Caimans (*sensu* Brochu, 1999). Entre as espécies de *Eocaiman*, *E. palaeocenicus* aparece como o táxon mais basal de um clado mais derivado formado por *E. cavernensis* e *E. itaboraiensis*, condizente com a filogenia proposta para este clado por Pinheiro *et al.* (2012).

Mais derivado a *Eocaiman*, aparece o grupo-coronal Caimans (*sensu* Brochu, 1999), um clado formado pelo ancestral comum mais recente de todas as espécies de Caimaninae viventes e todos os seus descendentes. Este clado, porém, se apresenta com uma politomia, no qual os únicos clados recuperados são os mesmos recuperados das duas primeiras análises anteriores: *Mourasuchus*(UFAC-2507+*Purussaurus*), *Caiman crocodilus*+*C. yacare* e os clados que contém as duas espécies de *Melanosuchus* e de *Paleosuchus*, respectivamente. Afora estes, cada um dos táxons incluídos no grupo-coronal Caimans aparece como uma linhagem independente, sem estar mais relacionados com nenhum outro e constituindo a politomia – e, entre estes, está *Orthogenysuchus*.

Embora esteja em uma politomia, este posicionamento de *Orthogenysuchus* é importante na medida em que este táxon aparece incluído em um clado derivado dentro de Caimaninae, e não em posicionamento basal. Isto significa que o fato de *Orthogenysuchus* ocorrer na América do Norte dificilmente seria explicado através de uma população de Caimaninae que teria remanescido naquele continente mas, ao contrário, de que *Orthogenysuchus* seria proveniente de um evento de dispersão de um caimaníneo sul-americano em direção à América do Norte, no começo do Terciário. Um relato mais detalhado sobre essa questão biogeográfica será discutido no item

“Biogeografia de *Mourasuchus*, *Orthogenysuchus*, Caimaninae e as perspectivas envolvendo *Culebrasuchus*” na “Discussão” desta dissertação.

Figura 71: Topologia de Caimaninae recuperada na terceira filogenia realizada, após a exclusão de *Culebrasuchus*, *Necrosuchus* e *Orthogenysuchus*, e com a inclusão do UFAC-1424.

Além disso, este resultado confirma os resultados da primeira filogenia ao mostrar *Orthogenysuchus* não-relacionado a *Mourasuchus* e nem mesmo ao clado *Mourasuchus*(UFAC-2507+*Purussaurus*), o que oferece suporte à hipótese de que *Orthogenysuchus* e *Mourasuchus* não sejam relacionados, uma perspectiva já aventada anteriormente no trabalho de Brochu (2011).

A segunda destas análises, sem o UFAC-1424, obteve um consenso estrito de 528 árvores e uma topologia exatamente semelhante à anterior, sem nenhuma mudança, e

recuperando também a mesma topologia de *Mourasuchus* exibida na análise anterior (Fig. 70) quando da exclusão do UFAC-1424.

Por último, portanto, há os resultados das análises filogenéticas realizadas após a exclusão de *Culebrasuchus*, *Necrosuchus* e *Orthogenysuchus* da análise. Assim, a primeira análise feita depois da exclusão desses três táxons, contando com a inclusão do UFAC-1424 (Fig. 72), obteve um consenso estrito de 263 árvores. Esta filogenia foi a que encontrou a melhor resolução dentro de Caimaninae: além do posicionamento de *Globidentosuchus* como o táxon mais basal de Caimaninae e – mais derivado a este – a posição de *Eocaiman* como táxon-irmão do grupo coronal Caimans – e com a mesma topologia entre as três espécies de *Eocaiman* que foi exibida pela filogenia anterior e por Pinheiro *et al.* (2012) –, esta análise recuperou uma melhor resolução dentro do próprio grupo-coronal Caimans.

Nesta análise, o grupo-coronal Caimans tem como grupo mais basal um clado que tem *Tsoabichi greenriverensis* como o táxon mais basal de um clado mais derivado, formado por ambas as espécies de *Paleosuchus*. A topologia encontrada para este clado é idêntica à encontrada no consenso de Adams – mas não no consenso estrito – da filogenia proposta na descrição original de *Tsoabichi greenriverensis* (Brochu, 2010) e nos consensos estritos de Pinheiro *et al.* (2012) e Scheyer *et al.* (2013).

Já o clado mais derivado a esse formado por *Tsoabichi* e *Paleosuchus* se subdivide em outros dois grandes clados: o primeiro deles é formado basicamente pelos táxons extintos gigantes *Mourasuchus* e *Purussaurus*; já o segundo clado tem a espécie *Centenariosuchus gilmorei* como táxon-irmão de Jacarea, um grupo de base nodal que reúne o último ancestral comum de *Caiman crocodilus*, *C. yacare*, *C. latirostris* e *Melanosuchus niger* e todos os seus descendentes (Brochu, 1999).

O primeiro clado, por sua vez, se subdivide em dois clados: um que tem o espécime UFAC-2507 como táxon-irmão de um clado mais derivado formado pelas duas espécies de *Purussaurus* incluídas na análise – *P. neivensis* e *P. mirandai*, e o outro formado pelas espécies de *Mourasuchus*, cuja topologia já foi descrita anteriormente. A topologia recuperada neste primeiro clado, recuperando *Mourasuchus* e *Purussaurus* (juntamente com o espécime UFAC-2507) como grupos-irmãos é inédita; em outras análises (p. ex. Brochu, 1999, 2010; Aguilera *et al.*, 2006; Riff *et al.*, 2010; Bona *et al.*, 2013a), *Orthogenysuchus olseni* era recuperado como táxon-irmão de *Mourasuchus* e,

embora este grupo – para o qual o nome “Nettosuchidae” chegou a ser sugerido, mas não adotado, por Brochu (1999) – fosse de fato recuperado como grupo-irmão de *Purussaurus*, o posicionamento de *Orthogenysuchus* fora deste clado faz com que *Mourasuchus* e *Purussaurus* (embora este último ainda apresente o espécime UFAC-2507 como táxon mais basal) apareçam como grupos-irmãos, de fato, pela primeira vez.

Já o segundo clado tem, como já adiantado, *Centenariosuchus gilmorei* como táxon-irmão de Jacarea. Este posicionamento de *Centenariosuchus* é inédito: nas filogenias propostas na sua descrição original (Hastings *et al.*, 2013), este táxon aparece, em uma árvore de consenso estrito, dentro de uma politomia derivada dentro do grupo-coronal Caimans – formada, além dele, por *Purussaurus neivensis*, pelo clado *Orthogenysuchus*+*Mourasuchus*, e por Jacarea – mas sem um posicionamento definido, enquanto, em uma árvore de consenso de maioria com uma regra de 50%, *Centenariosuchus* aparece ou como táxon-irmão de um clado formado por *Purussaurus*(*Orthogenysuchus*+*Mourasuchus*) – equivalente de certa forma ao clado descrito no parágrafo anterior. Jacarea, por sua vez, se subdivide em dois clados: o primeiro formado pelas espécies *Caiman yacare* e *Caiman crocodilus* – que vem sendo sistematicamente recuperado em várias análises (p. ex. Brochu, 1999, 2010, 2011; Aguilera *et al.*, 2006; Bona, 2007; Pinheiro *et al.*, 2012; Hastings *et al.*, 2013; Scheyer *et al.*, 2013).

O segundo clado, por sua vez, é formado por uma politomia de cinco linhagens, dentre as quais uma delas é formada pelas duas espécies de *Melanosuchus* (a vivente *M. niger* e a fóssil *M. fisheri*) enquanto as outras quatro linhagens são formadas, respectivamente, pelas espécie vivente *Caiman latirostris*, pelas espécies fósseis *C. brevirostres* e *C. gasparinae* e pelo espécime fóssil UCMP-39978, um crânio no qual não se preserva a tábua craniana proveniente do Grupo Honda, Mioceno Médio da Colômbia, e que havia sido previamente assinalado a *Caiman lutescens* (Langston, 1965; Bona *et al.*, 2013a). A divisão de Jacarea entre esses dois clados é condizente com a maioria das análises prévias (Brochu, 1999, 2010, 2011; Pinheiro *et al.*, 2012; Hastings *et al.*, 2013; Scheyer *et al.*, 2013). No entanto, este trabalho foi o primeiro a incluir todos os seis táxons que compõem este segundo clado em uma única análise; a maioria das outras análises (p. ex. Brochu, 1999, 2010, 2011; Aguilera *et al.*, 2006; Hastings *et al.*, 2013; Scheyer *et al.*, 2013), incluíam apenas as duas espécies de *Melanosuchus*, *C. latirostris* e “*C. lutescens*” – táxon substituído nesta análise apenas por um dos espécimes previamente atribuídos a

ele, UCMP-39978, devido ao fato de o nome *Caiman lutescens* ficou restrito apenas ao seu holótipo, um basicrânio isolado do Mioceno Superior da Argentina, segundo a revisão de Bona *et al.* (2013a). A filogenia deste trabalho difere-se destas citadas anteriormente apenas por incluir *C. gasparinae* e *C. brevirostris* na politomia já formada por *C. latirostris* e por “*Caiman lutescens*”, enquanto as duas espécies de *Melanosuchus* também são usualmente recuperadas como um grupo monofilético por essas mesmas análises anteriormente citadas.

Figura 72: Relações filogenéticas entre as espécies de *Moursasuchus* recuperadas quando da exclusão do UFAC-1424 da análise; esta topologia alternativa foi recuperada em todas as três análises recuperadas.

A única análise a incluir *Caiman gasparinae* em uma filogenia antes deste trabalho foi a Bona *et al.* (2013a) a qual difere-se não só deste trabalho, como da maioria das análises filogenéticas de Caimaninae propostas anteriormente, ao não recuperar dois clados dentro de Jacarea, mas ao recuperar uma politomia formada por seis linhagens: uma delas formada pelo clado *C. yacare*+*C. crocodilus*, enquanto as outras cinco constituídas respectivamente pelas espécies *C. latirostris*, *C. cf. lutescens*, *C. gasparinae*, *Melanosuchus niger* e *M. fisheri*. Neste sentido, o posicionamento de *C. gasparinae* recuperado neste trabalho é inédito no sentido em que este táxon aparece dentro de um clado derivado de Jacarea, e não como mais uma linhagem componente de uma politomia nesse mesmo grupo.

Já a única análise a incluir *Caiman brevirostris* em uma filogenia antes deste trabalho foi Fortier *et al.* (2014), que apresenta um resultado diferente deste trabalho uma vez que *C. brevirostris* aparece como sendo o táxon-irmão de Jacara em um consenso estrito. Assim, o posicionamento de *C. brevirostris* proposto por este trabalho também constitui um resultado inédito.

Já a segunda filogenia realizada após a exclusão de *Necrosuchus*, *Culebrasuchus* e *Orthogenysuchus*, excluindo também o espécime UFAC-1424, obteve um consenso estrito de 262 árvores. A exclusão do UFAC-1424 não resultou em nenhuma alteração na topologia, tendo esta análise recuperado exatamente a mesma resolução para filogenética que a análise anterior. A topologia entre as espécies de *Mourasuchus* também foi a mesma recuperada nas análises anteriores (Fig. 70).

4.4 *Mourasuchus*: paleoecologia e alimentação

4.4.1 Revisão da Literatura

Desde a sua descoberta, *Mourasuchus* tem levantado questões sobre como seria o seu modo de vida (a sua paleoecologia) e, mais especificamente, seus hábitos alimentares. Ao descrever *M. amazonensis*, Price (1964) chamou a atenção para a “exagerada tendência adaptativa” que esse grupo havia manifestado, enquanto que Brochu (2003)

chega a declarar que “*Mourasuchus* era claramente adaptado a alguma coisa que nós ainda temos que entender o que é” (tradução livre).

Essas questões se devem principalmente ao fato de *Mourasuchus* possuir, como dito anteriormente, um rostro longo, largo e achatado dorso-ventralmente, assumindo o formato de “bico de pato” (Figs. 7, 9 e 11) – uma condição denominada de “largo-longirrostra” por Cidade *et al.* (2012), embora esta será denominada como “lati-longirrostra” neste trabalho. Além disso, as mandíbulas longas mas ao mesmo tempo esguias e frágeis de *Mourasuchus* (Fig. 14) compõem uma morfologia que difere bastante da observada nos crocodilos vivos e em crocodilomorfos de uma maneira geral, inclusive fósseis. Especificamente, esta morfologia poderia denotar – quando comparadas ao de um crocodilo atual, por exemplo – a existência de uma fragilidade no crânio e nas mandíbulas de *Mourasuchus*, o que por sua vez poderia indicar que estes animais seriam incapazes de capturar, segurar e até mesmo ingerir grandes presas (Langston, 1965, 2008), ao contrário do que fazem os crocodilos vivos (Busbey, 1994).

Estas perspectivas, inferidas primeiramente a partir da morfologia craniana, seriam corroboradas posteriormente também por inferências a partir da morfologia pós-craniana. Ao descrever elementos pós-cranianos do espécime MCNC-PAL-110-72V, interpretado neste trabalho como sendo uma espécie nova, Langston (2008), a partir da morfologia das vértebras cervicais – que tanto no espécime em questão (Fig. 12) como no CIAAP-1297 (Bocquentin-Villanueva, 1984; Fig. 28), assinalado neste trabalho a *Mourasuchus atopus*, são mais “relativamente mais curtas do que em crocodilos vivos” (Langston, 2008) – concluiu que o pescoço de *Mourasuchus* era “relativamente fraco e menos móvel” do que o de crocodilos vivos. Além disso, segundo o autor, as superfícies trocleares “quase verticais” do osso (ou processo) odontoide indicariam que *Mourasuchus* seria capaz de realizar apenas excursões verticais da cabeça mais curtas do que são capazes os crocodilos vivos, e as hipapófises pequenas e “sem a presença de uma forquilha” – “*non-hooked*”, na expressão utilizada pelo autor – sugeririam um menor desenvolvimento do *Musculus longus colli*, o qual está envolvido nos movimentos laterais e de flexão do pescoço (Richardson *et al.*, 2002). E os espinhos neurais curtos das vértebras cervicais, finalmente, também sugeririam que os músculos antagonistas epaxiais seriam menos eficientes do que em táxons vivos. Desse modo, Langston (2008) finalmente conclui que *Mourasuchus* seria “menos capaz [de realizar] movimentos violentos com a cabeça durante a captura e o desmembramento da presa do que o

observado em crocodilos vivos” (Langston, 2008, Pg. 139, tradução livre – o trecho entre colchetes foi acrescentado pelo autor da dissertação).

Tineo *et al.* (2014), ao comentar restos fragmentários atribuídos a “*Mourasuchus* sp.” do Mioceno Superior da Bolívia, descrevem que as vértebras cervicais atribuídas ao táxon possuem centros vertebrais curtos, que relembram os descritos para o espécime CIAAP-1297 (Bocquentin-Villanueva, 1984), sugerindo que este caráter poderia ser diagnóstico para *Mourasuchus* e reforçando a hipótese de Langston (2008) de que o pescoço “compacto” limitaria a capacidade de movimentação do pescoço necessária para a manipulação de grandes itens alimentares por um crocodilo. Além disso, Tineo *et al.* (2014) hipotetizam que *Mourasuchus* teria um comprimento reduzido da coluna vertebral em comparação com o que de crocodilos atuais, o que por sua vez resultaria em uma razão comprimento do crânio-comprimento do corpo que seria hidrodinamicamente adversa a crocodilianos tipicamente aquáticos. Isto, portanto, significaria que *Mourasuchus* era especializado a habitar águas lânticas e rasas (Tineo *et al.*, 2014), como pântanos (Cidade *et al.*, 2014), uma proposta que será defendida neste trabalho.

Assim, uma vez que a incapacidade de *Mourasuchus* capturar e ingerir grandes presas se tornou uma hipótese que ganhou robustez ao longo do tempo, ainda era necessário definir qual seria os métodos de forrageio que seriam empregados por esse grupo. As hipóteses originais, propostas por Langston (1965, 2008) serão revisadas antes de serem analisadas a partir da pesquisa feita no desenvolvimento desta dissertação. Antes, porém, é necessário falar sobre a convergência adaptativa exibida entre *Mourasuchus* e dois clados de crocodiliformes do Cretáceo Superior do norte da África, Stomatosuchidae e Aegyptosuchidae, uma vez que suas semelhanças convergentes fizeram com que teorias paleoecológicas similares acabassem sendo propostas, em comum, para os três grupos.

- A convergência entre *Mourasuchus*, *Stomatosuchidae* e *Aegyptosuchidae*

A peculiar morfologia craniana e mandibular de *Mourasuchus* descrita acima não é exclusiva do grupo. Duas famílias de crocodiliformes do Cretáceo Superior do norte da África, na região do atual deserto do Saara, Stomatosuchidae e Aegyptosuchidae,

compartilham, de forma convergente, com *Mourasuchus* características como um rostró largo, longo e achatado dorso-ventralmente, na forma de “bico de pato” (Fig. 73-A), mandíbulas longas, porém esguias e frágeis (Fig. 73-B), com uma pequena sínfise mandibular (Langston, 1965; Sereno & Larsson, 2009). Stomatosuchidae está representada por *Stomatosuchus inermis* (Stromer, 1925), proveniente da Formação Baharyia, no Egito, e que cujo holótipo e único espécime conhecido foi destruído por bombardeios durante a Segunda Guerra Mundial (Holliday & Gardner, 2012), e as duas espécies do gênero *Laganosuchus* descritas por Sereno & Larsson (2009): *L. thaumastos*, da Formação Echkar, no Níger, e *L. maghrebensis*, da Formação Kem Kem, do Marrocos. Já Aegyptosuchidae engloba *Aegyptosuchus peyeri* (Stromer, 1933), da Formação Baharyia, do Egito – ao qual parte do holótipo e único espécime conhecido também foi destruída na Segunda Guerra (Holliday & Gardner, 2012) – e *Aegisuchus witmeri*, proveniente da Formação Kem Kem, no Marrocos (Holliday & Gardner, 2012). A natureza convergente das semelhanças morfológicas observadas entre *Mourasuchus* e essas formas do Cretáceo do norte da África é evidente pela distância filogenética entre os dois grupos: enquanto *Mourasuchus* é um Caimaninae, um clado de Alligatorioidea dentro do grupo coronal Crocodylia, os Stomatosuchidae – representados nas análises apenas como “*Laganosuchus*” – são recuperados como táxon-irmão de Eusuchia (Sereno & Larsson, 2009; Holliday & Gardner, 2012), enquanto Aegyptosuchidae aparece ou como um clado basal em Crocodylia ou como o grupo-irmão deste mesmo clado (Holliday & Gardner, 2012).

De qualquer maneira, as semelhanças morfológicas entre *Mourasuchus* e esses grupos fizeram com que teorias similares sobre os hábitos alimentares destes dois grupos fossem propostas ao longo do tempo, como a de que eles seriam predadores de emboscada, permanecendo parados na água, com a boca aberta, esperando para que peixes e outros animais entrassem em suas bocas, como sugerido para *Mourasuchus* (Langston, 1965) e para *Laganosuchus* (Sereno & Larsson, 2009). A mais notável delas, porém, foi a sugestão de Nopcsa (1926) que, ao reanalisar o crânio de *Stomatosuchus inermis* descrito por Stromer (1925), sugeriu que esta espécie poderia possuir uma estrutura análoga ao saco gular encontrado em pelicanos (Aves, Pelecanidae). Baseado nesse trabalho, Langston (1965), ao teorizar os hábitos alimentares de *Mourasuchus* (vide o próximo item), sugeriu que tal estrutura poderia ser útil também para este grupo.

Figura 73: Materiais mandibulares, cranianos e pós-cranianos atribuídos a *Stomatosuchus inermis* (A) e materiais mandibulares atribuídos a *Laganosuchus thaumastos* (B). Ilustrações extraídas de Sereno & Larsson (2009).

- As hipóteses sobre hábitos alimentares de *Mourasuchus* por Langston (1965, 2008)

Ao descrever *Mourasuchus atopus*, Langston (1965) foi o primeiro trabalho a tecer comentários a respeito dos hábitos alimentares deste grupo. Segundo este autor, as mandíbulas “mecanicamente ineficientes” (Fig. 14) de *Mourasuchus* só funcionariam adequadamente em águas calmas, e o formato espatulado do rostro também faria com que este fosse difícil de ser movimentado em águas turbulentas ou com grande correnteza, além de ser muito difícil de ser fechado em alta velocidade embaixo d’água, dada a resistência que um movimento como esse teria dentro de um corpo aquático. Adicionalmente, como outras características (como narina posicionada dorsalmente, tábua craniana alta em relação ao rostro, e margens da órbita elevadas) denunciariam que *Mourasuchus* seria um animal eminentemente aquático, Langston (1965) atestou que o habitat preferencial de *Mourasuchus* seria um ambiente lagunar de águas calmas.

Posteriormente, Langston (1965) argumenta que a fraqueza observada nas mandíbulas de *Mourasuchus* indicariam que este crocodilo não seria capaz de realizar mordidas potentes, bem como não conseguiria capturar, segurar ou desmembrar presas de tamanho grande ou mesmo com uma alta capacidade de movimentação – ao contrário, por exemplo, do que são capazes os crocodilianos vivos (Busbey, 1994).

Com base nisso, o autor prossegue oferecendo hipóteses sobre como *Mourasuchus* obteria o seu alimento dadas as suas condições anatômicas peculiares. Especificamente, ao todo, Langston (1965) sugeriu três hábitos alimentares foram propostos, a saber:

- a) o animal percorreria a água lentamente, capturando animais pequenos
- b) forragear por entre a lama, como fazem os patos atuais (Aves, Anatidae), tanto nas margens dos rios e lagos como mesmo no fundo do leito desses corpos d'água
- c) poderia permanecer parado na água, com a boca aberta, esperando para que peixes e outros animais inadvertidos entrassem por ela – um procedimento que, segundo o autor, já teria sido observado em caimaníneos vivos.

Além disso, Langston (1965) também cogita a possibilidade de que *Mourasuchus* não seria primariamente carnívoro, uma vez que plantas e algas também poderiam uma fonte abundante de alimento a um crocodilo que não seria capaz de abater grandes presas.

Ao comentar a terceira e última estratégia de forrageio acima mencionada no item anterior, bem como sobre a possível herbivoria de *Mourasuchus*, Langston (1965) sugere uma possível técnica de processamento do alimento que este crocodilo poderia realizar após colocar seus itens alimentares na boca. Segue uma transcrição, com uma tradução livre, do trecho em questão do referido trabalho (as observações entre colchetes são do autor desta dissertação):

“Logo depois [que *Mourasuchus* ingerisse algum alimento] as mandíbulas poderiam ser fechadas de maneira devagar, porém firme, enquanto a língua poderia ser elevada, fazendo com que a água fosse para fora [da boca] por entre os dentes, deixando a comida concentrada para a deglutição. A possibilidade de que *Nettosuchus* [= *Mourasuchus* (Langston, 1966)] não fosse primariamente carnívoro deve ser considerada. Plantas flutuantes, incluindo algas, poderiam fornecer uma abundante fonte de alimento que seria bastante suscetível a uma *straining technique*”.

Esta última expressão, em itálico, como pode ser traduzida como “técnica de filtração”. E de fato, alguns trabalhos (p. ex. Riff *et al.*, 2010; Bona *et al.*, 2013b) têm se referido a *Mourasuchus* como sendo um crocodilo “filtrador”.

Posteriormente, Langston (2008) interpretou que suas observações sobre o pós-crânio do espécime MCNC-PAL-110-72V citadas anteriormente – como o curto tamanho do pescoço e sua dificuldade em exercer movimentos laterais e de flexão em *Mourasuchus* – ofereceram um maior suporte às especulações feitas por ele em seu trabalho anterior (Langston, 1965) de que *Mourasuchus* seria um predador de emboscada (“*lie in wait*”, na expressão original empregada por Langston, 2008) que habitaria águas calmas se alimentando de peixes de movimentação lenta, como os peixes pulmonados do gênero *Lepidosiren* ou peixes actinoptérgeos da Ordem Siluriformes, além de caranguejos de água doce, grupos dos quais fósseis ocorrem tanto no Grupo Honda quanto na Formação Urumaco (Langston, 2008) e também na Formação Solimões (Cozzuol, 2006) em conjunto com as ocorrências de *Mourasuchus*. É interessante notar que, neste trabalho mais recente, o autor parece privilegiar a hipótese de que *Mourasuchus* seria um predador de emboscada em detrimento das outras estratégias alternativas que ele havia proposto anteriormente (Langston, 1965), além de introduzir a possibilidade de peixes lentos como *Lepidosiren* serem presas de *Mourasuchus*.

Tendo como base as hipóteses e observações de Langston (1965, 2008), realizou-se neste trabalho uma revisão bibliográfica em trabalhos sobre a ecologia de crocodilos vivos – com ênfase no clado dos Caimaninae – com o objetivo de se realizar comparações que pudessem esclarecer os possíveis hábitos alimentares de *Mourasuchus*, confirmando, complementando ou questionando estas hipóteses que já haviam sido propostas. Os resultados provenientes dessa pesquisa são apresentados no próximo item.

4.4.2 As hipóteses de alimentação de *Mourasuchus* defendidas neste trabalho

Características como a fragilidade das mandíbulas (Fig. 14), o rosto achatado dorso-ventralmente (Figs. 7, 9 e 11) e a redução das hipapófises nas vértebras cervicais (Langston, 2008) denunciam que *Mourasuchus* seria incapaz de capturar, segurar, desmembrar ou ingerir grandes presas, especialmente aquelas capazes de movimentação

ágil – como mamíferos, por exemplo. Assim, pode-se especular que este animal poderia consumir três possíveis tipos de presas: animais grandes, mas de movimentação lenta, como os peixes pulmonados *Lepidosiren*, cujos fósseis ocorrem em depósitos do Mioceno Superior da América do Sul (Lundberg *et al.*, 1998; Langston, 2008); animais pequenos, como moluscos, insetos, caranguejos e outros artrópodes – todos estes presas consumidas com frequências por crocodilos caimaníneos atuais (Carvalho, 1951; Medem, 1981, 1983) – Carvalho (1951), inclusive, chega a atestar que os insetos e moluscos constituem o “principal alimento” dos jacarés que habitam o Brasil, o que corresponde a todas as espécies de *Caimaninae* viventes; e vegetais, como plantas e algas, como já especulado por Langston (1965). Embora a imagem de um crocodilo consumindo plantas não seja algo que esteja no imaginário popular, um hábito herbívoro já havia sido especulado para outro crocodiliforme, *Chimaerasuchus*, do Cretáceo Inferior da China (Wu *et al.*, 1995). Além disso, indivíduos de *Caiman latirostris* foram observados comendo frutas de maneira deliberada em cativeiro (Brito *et al.*, 2002), e recentemente Platt *et al.* (2013) reportaram, através de uma abrangente revisão da literatura sobre o consumo de matéria vegetal por crocodilianos, que estes animais consomem “grandes quantidades de vegetação” – especialmente frutas e sementes, mas também folhagem. Estes autores, em seguida, concluíram que os crocodilos viventes ocasionalmente ingerem frutas deliberadamente devido ao seu valor nutricional, sendo então a frugivoria um hábito “largamente distribuído entre os Crocodylia”, sugerindo inclusive que os crocodilos poderiam ser dispersores de sementes. Adicionalmente, uma capacidade de digestão de carboidratos, proteínas e lipídeos vegetais já foi demonstrada em *Alligator mississippiensis* (Coulson *et al.*, 1987; Staton, 1988). Todos estes fatos, evidentemente, fazem de um hábito herbívoro uma hipótese ao menos plausível para *Mourasuchus*; no entanto, ainda não há uma evidência definitiva para confirmar esta hipótese.

Como não foram encontrados outros exemplos de potenciais presas grandes de movimentação lenta além de *Lepidosiren* e de Siluriformes especulados por Langston (2008), e como não há ainda nenhuma evidência de que *Mourasuchus* poderia ser herbívoro, discutir-se-á então a hipótese de que *Mourasuchus* seria primariamente um consumidor de presas pequenas, como moluscos – em especial caracóis, consumidos por frequência por caimaníneos atuais (Medem, 1981, 1983) e moluscos bivalves – além de caranguejos, insetos e pequenos peixes.

Mourasuchus, sendo um crocodilo de grande porte – com o comprimento total estimado em cerca de 6,6 metros por Langston (2008) – necessitaria presumivelmente de uma grande quantidade de presas em sua alimentação. No entanto, capturar uma grande quantidade presas pequenas com um rostro similar à de um *Caiman* atual, por exemplo, seria difícil, pois nestes animais a captura e a ingestão dos itens alimentares se dá principalmente pelos dentes, através de mordidas, e apenas alguns indivíduos podem ser capturados e ingeridos de uma só vez. Assim, o peculiar crânio de *Mourasuchus* – longo, largo e achatado dorso-ventralmente – provavelmente evoluiu para proporcionar a este animal uma ampla superfície rostral que pudesse cobrir a maior área possível, permitindo assim a captura de uma grande quantidade de presas pequenas simultaneamente. Esta captura, então, não se daria através de mordidas, mas sim de um movimento em que o animal abriria a boca e efetuaria o recolhimento simultâneo de uma grande quantidade de alimento com a musculatura situada entre as mandíbulas – ou seja, com a parte inferior da boca.

Neste sentido, a existência de um saco gular, análogo ao existente nos pelicanos, como proposto originalmente para *Stomatosuchus* (Nopcsa, 1926), seria uma estrutura interessante também na obtenção de alimento de *Mourasuchus*, pois – como já proposto por Langston (1965) – um saco gular otimizaria a técnica de obtenção de alimento acima descrita. A existência de uma estrutura como um saco gular não requereria uma modificação anatômica acentuada na musculatura no palato de *Mourasuchus* em comparação à de um crocodilo vivo (Langston, 1965); no entanto, até o momento, não foi feito nenhum biomecânico ou de reconstituição muscular que tivesse por objetivo averiguar a existência de um saco gular em *Mourasuchus*. Isto se deve, principalmente, à ausência de materiais mais completos deste grupo, especificamente à ausência de um hioide (Bona *et al.*, 2013b), o que também impede eventuais estudos sobre a movimentação da língua em *Mourasuchus*, como será mencionado posteriormente.

No entanto, é bastante improvável que *Mourasuchus* tivesse sempre a oportunidade de encontrar grandes aglomerações isoladas compostas exclusivamente por seus itens alimentares – fossem eles crustáceos, moluscos, insetos ou peixes. Na verdade, é provável que na maioria das vezes pequenos animais que lhe serviam de presas estivessem misturados a algum substrato, fosse ele biótico – como plantas e algas – ou abiótico – como lama ou o próprio corpo d’água. Neste sentido, é bastante provável que toda a vez que *Mourasuchus* fosse se alimentar, este precisaria capturar na verdade uma

grande quantidade desse substrato – plantas, lama ou água – em conjunto com os seus itens alimentares. Um exemplo de ambiente que reuniria esses micro-habitats de possíveis presas para *Mourasuchus* é um pântano, o qual existia nos ambientes miocênicos habitados por *Mourasuchus* (Hoorn *et al.*, 2010; Tineo *et al.*, 2014) e que seria, sobretudo, um ambiente em que *Mourasuchus* poderia habitar, em virtude de seu corpo tido como pouco hidro-dinâmico (Cidade *et al.*, 2014; Tineo *et al.*, 2014), em detrimento de ambientes formados por corpos d’água maiores como grandes rios e lagos – além, obviamente, do ambiente terrestre.

Nisto, surge a questão se *Mourasuchus* seria capaz de ingerir também este substrato conjuntamente com suas presas, ou se seria necessária uma espécie de selecionamento que separasse o alimento do que não-alimento – em outras palavras, esta poderia ser o que Langston (1965) originalmente chamou de “*straining technique*” – ou seja, “filtração”. Alguns trabalhos que analisaram o conteúdo estomacal de caimaníneos vivos, como os de Medem (1981, 1983) reportam terem encontrado quantidades de lama, pedras e matéria vegetal no estômago de vários indivíduos, tendo estes muito provavelmente sido ingeridos junto com as presas que esses indivíduos capturavam. Medem (1981), inclusive, relata que alguns indivíduos de *Caiman crocodilus* foram observados ingerindo pedras, lama e areia intencionalmente, provavelmente com o objetivo de utilizar esses materiais como gastrólitos – ou seja, como substâncias sólidas que permanecem no estômago para ajudar na digestão. Além disso, como mencionado anteriormente, é possível que *Mourasuchus* tivesse uma capacidade de digestão da matéria vegetal ingerida por ele, como ocorre no crocodilo vivo *Alligator mississippiensis* (Coulson *et al.*, 1987; Staton, 1988; Platt *et al.*, 2013), sendo essa ingestão deliberada ou apenas não-intencional, ocorrendo em conjunto com a ingestão de suas presas. Assim, é possível que *Mourasuchus* fosse capaz de ingerir a totalidade desse substrato, em conjunto com seus itens alimentares, sem a necessidade de qualquer “filtração” do material ingerido. No entanto, obviamente um selecionamento que permitisse a ingestão apenas dos itens válidos como alimento seria interessante para o indivíduo, ao aumentar a eficiência alimentar de cada um dos seus forrageamentos; porém, ainda não há evidências de que tal selecionamento – ou “filtração” – poderia ter sido realizada por *Mourasuchus*.

Langston (1965) propôs que tal selecionamento poderia ser realizado pela língua que, ao ser elevada, poderia pressionar a água contra o palato do animal até expulsá-la

pelos lados da boca, concentrando assim o alimento para deglutição. No entanto, Davenport (1987) atesta que a língua de *Crocodylus niloticus* seria imóvel; tal imobilidade certamente depõe contra a hipótese levantada por Langston (1965). Até o momento, não há motivos para se acreditar que a língua de *Mourasuchus* teria a mobilidade que está ausente em *Crocodylus niloticus*, e por isso não se pode assumir que a língua exerceria algum tipo de “filtração” dos itens alimentares neste grupo. No entanto, futuros achados de materiais mais completos, especialmente que contenham o osso hioide – o qual é o ponto de inserção de alguns músculos relacionados com a língua em crocodilos vivos, como *Caiman latirostris* (Bona & Desojo, 2011) – podem permitir estudos biomecânicos que eventualmente revelem uma maior mobilidade da língua em *Mourasuchus* do que a presente em crocodilos atuais – o que tornaria possível, portanto, o exercício de filtração do alimento através da língua proposto por Langston (1965).

Afora o possível uso da língua, não foi levantada na literatura nenhuma outra hipótese pela qual tal filtração poderia ser realizada – e as observações feitas neste trabalho também não resultaram em alguma hipótese adicional. Desta forma, este trabalho defende que não há, até o momento, nenhuma evidência de que *Mourasuchus* poderia realizar algum tipo de selecionamento que separasse as suas presas do substrato não-comestível – a chamada “filtração” – e, conseqüentemente, que não há evidências para que se possa chamar *Mourasuchus* de “crocodilo filtrador”.

Recentemente, Salas-Gismondi *et al.* (2015) descreveram três novas espécies de Caimaninae para a Formação Pebas, do Mioceno Médio do Peru: *Gnatosuchus pebasensis*, *Kuttanacaiman iquitosensis* e *Caiman wannlangstoni*. Enquanto os dois primeiros são caimaníneos basais, *Caiman wannlangstoni* foi recuperado dentro do clado Jacarea. Baseado na presença de dentes posteriores com um formato globular (ou bulboso), os autores atribuíram um hábito durófago a essas três formas, sustentado principalmente à base de moluscos bivalves como presas; os autores também atribuíram o hábito durófago a um caimaníneo basal previamente, descrito, *Globidentosuchus brachyrostris*, do Mioceno Superior da Venezuela (Scheyer *et al.*, 2013). Tal hábito já havia sido proposto, como citado anteriormente, para *Balanerodus logimus*, do Mioceno Médio da Colômbia (Langston, 1965).

Gnatosuchus, no entanto, apresenta outras características anatômicas que indicam um tipo especial de hábito durófago: esta forma possuiria um “intervalo edêntulo” – uma região da mandíbula marcada pela ausência de dentes (diástema) – entre os sete dentes

mandibulares anteriores e os quatro dentes globulares posteriores. Além disso, os ramos mandibulares são firmemente aderidos um ao outro pela “sínfise mandibular mais longa observada em aligatroides Globidonta” (Salas-Gismondi *et al.*, 2015), formando uma estrutura “com a forma de uma pá” na região anterior das mandíbulas de *Gnatosuchus*, além do fato de os próprios ramos mandibulares serem “altos e robustos”, segundo os autores. Com essas características, é possível que *Gnatosuchus* utilizasse de suas mandíbulas com a frente “em forma de pá” para “escavar” ou “raspar” os fundos dos corpos d’água à procura de moluscos para se alimentar, mastigando-os em seguida com os seus dentes posteriores globulares (Salas-Gismondi *et al.*, 2015).

Neste sentido, é possível que o hábito alimentar proposto para *Mourasuchus* neste trabalho tenha evoluído a partir de um hábito alimentar igual – ou, pelo menos, semelhante – ao de *Gnatosuchus*. É possível que o ancestral de *Mourasuchus* tivesse hábitos alimentares semelhantes ao de *Gnatosuchus*, “escavando” os leitos dos rios à procura de moluscos para em seguida mastigá-los e ingeri-los mas, no decorrer da evolução da linhagem, fossem de adaptando não mais a capturar, mastigar e engolir essas presas, mas sim simplesmente a capturar e engolir diretamente, sem a necessidade de mastigação. Isso explicaria não só o pouco desenvolvimento dos dentes em *Mourasuchus*, como também o fato de estes animais possuírem uma estrutura equivalente a um “saco gular” entre suas mandíbulas: tal estrutura otimizaria a captura de grandes quantidades de alimento constituído apenas por presas pequenas, como mencionado anteriormente, de certa forma contra-balanceando a ausência de capacidade de mastigação em *Mourasuchus*.

Assim, é possível que os hábitos alimentares de *Mourasuchus* possam ser vistos como uma evolução – ou até mesmo uma especialização – dos hábitos de forrageio propostos para caimaníneos basais durófagos como *Gnatosuchus*. A filogenia de Caimaninae apresentada por Salas-Gismondi *et al.* (2015) de certa forma corrobora essa ideia, uma vez que, dos quatro táxons basais de Caimaninae ali presentes, três constituem formas consideradas como durófagas: *Gnatosuchus*, *Kuttanacaiman* e *Globidentosuchus*. É possível, portanto, que a durofagia fosse o hábito alimentar basal em Caimaninae, a partir do qual todos os hábitos alimentares observados em grupos mais derivados, como o de predador generalista em *Caiman* e *Melanosuchus*, o de predador de topo de *Purussaurus* e o de “coletor” de *Mourasuchus* tivessem se originado a partir dele – com este último sendo, na verdade, uma especialização acentuada do hábito ancestral. Porém,

estudos filogenéticos mais abrangentes ainda são necessários para se avaliar esta hipótese, uma vez que a perspectiva de que a durofagia poderia ser o hábito alimentar ancestral em Caimaninae só surgiu a partir do trabalho de Salas-Gismondi *et al.* (2015). Uma hipótese semelhante, porém, já havia sido proposta, para o outro grupo de Alligatoroidea: os Alligatorinae (Brochu, 2004a; Salas-Gismondi *et al.*, 2015).

Nisto, é importante ressaltar que um hábito semelhante ao proposto para Gnatosuchus – vasculhar os leitos dos rios para se alimentar dos animais que habitam esse ambiente – já foi observado em caimaníneos vivos segundo Langston (1965).

Resumidamente, as principais hipóteses defendidas por este trabalho sobre a alimentação de *Mourasuchus* são as seguintes:

- *Mourasuchus* era incapaz de consumir grandes presas, especialmente aquelas capazes de movimentação rápida, como mamíferos
- *Mourasuchus* se especializou em consumir presas pequenas, como caranguejos, moluscos – especialmente caracóis –, insetos e pequenos peixes
 - Existe, no entanto, a possibilidade de que *Mourasuchus* também consumisse grandes presas, mas apenas aquelas com uma menor capacidade de movimentação, como os peixes pulmonados do gênero *Lepidosiren* (Langston, 2008)
 - Existe também a possibilidade de que *Mourasuchus* fosse herbívoro, mas não há nenhuma evidência a reforçar esta hipótese até o momento
- O formato longo, largo e achatado do rosto de *Mourasuchus* evoluiu para conferir ao próprio rosto uma maior área, para possibilitar uma eficiência maior na captura de uma grande quantidade de presas pequenas – as quais seriam capturadas com uma menor eficiência, e em menores quantidades, se fossem caçadas com uma boca similar à de um *Caiman* atual, por exemplo.
- É possível que *Mourasuchus* tivesse um saco gular, análogo ao dos pelicanos, mas ainda são necessários estudos mais detalhados, com materiais mais completos, para se confirmar a existência dessa estrutura.
- Como grandes aglomerações dessas possíveis presas raramente ocorrem isoladas, mas preferencialmente envolvidas em algum ambiente que lhe sirva de substrato – como plantas, lama ou o corpo d'água – é provável que *Mourasuchus* também ingerisse uma grande quantidade desse substrato em conjunto com os seus itens

alimentares. Nisto, é possível que esse substrato capturado fosse tanto engolido totalmente, em conjunto com as presas, quanto que esse substrato fosse separado dos itens comestíveis e expelido para a fora da boca – a chamada “filtração”. Até o momento, não há evidências a favor da existência de algum processo de filtração. É possível que esse substrato fosse total ou majoritariamente engolido, uma vez que vários conteúdos estomacais de caimaníneos vivos revelam quantidades de matéria vegetal, lama, pedras e outros materiais que presumivelmente são engolidos conjuntamente com as presas capturadas por esses indivíduos (Medem, 1981, 1983).

- *Mourasuchus* era um habitante preferencial de pântanos (Tineo *et al.*, 2014). Tais ambientes representam exatamente um local com abundância de alternados micro-ambientes dominados por plantas, lama e corpos d’água – exatamente os substratos que poderiam conter uma grande quantidade dos pequenos animais que poderiam servir de alimento a *Mourasuchus*.
- É possível que o hábito “coletor” de *Mourasuchus* tenha evoluído a partir do hábito durófago exibido por vários Caimaninae basais recém-descritos – e, em especial, a partir do hábito de forrageio “escavador” proposto para o caimaníneo basal durófago *Gnatosuchus pebasensis* (Salas-Gismondi *et al.*, 2015).

5. Discussão

5.1 A importância taxonômica do Forame Incisivo em *Mourasuchus* e sua variação em Caimaninae

O formato das margens do forame incisivo foi interpretado neste trabalho como um caráter de importância taxonômica entre as espécies de *Mourasuchus* (Fig. 57). *M. amazonensis* possui um forame incisivo cujas margens formam três lóbulos (forame incisivo tri-lobulado), sendo um anterior e dois posteriores (Fig. 57-A). *M. atopus* apresenta um forame incisivo no qual sua margem é látero-medialmente larga na sua extremidade anterior, se tornando progressivamente menor em direção à sua extremidade posterior, lembrando o formato de uma “gota de lágrima invertida”. Esta morfologia, no entanto, só pode ser observada na ilustração – um desenho – da vista ventral do crânio do espécime CIAAP-1297 na sua descrição original (Bocquentin-Villanueva, 1984; Fig. 57-B), na qual o espécime em questão foi considerado o holótipo da espécie *M. arendsi*, sinonimizada neste trabalho com *M. atopus*; como a vista ventral do espécime não pôde ser visualizada quando da análise do material, esta morfologia de *M. atopus* é inferida, portanto, apenas com base no desenho disponível no trabalho citado acima. Um eventual futuro exame desse material, portanto, pode demonstrar que a morfologia seja diferente daquela reportada por Bocquentin-Villanueva (1984). Já o MCNC-PAL-110-72V apresenta um forame incisivo circular (Fig. 57-C). O único outro espécime de *Mourasuchus* que preserva o forame incisivo completo – a ponto de poder ser utilizado para fins taxonômicos – é o UFAC-5716 (Fig. 57-D), que possui um forame incisivo com um formato majoritariamente circular, ainda que levemente oval – mas não tão oval como em *Melanosuchus* ou em *Purussaurus*, como será explicitado a seguir; devido a isso, este espécime foi assinalado tentativamente como relacionado à nova espécie representada pelo o MCNC-PAL-110-72V, (sendo portanto um *Mourasuchus* cf. *Mourasuchus* sp. nov.) já que ambos compartilham o forame incisivo circular.

No entanto, a utilização deste caráter para diagnóstico das espécies de *Mourasuchus* deve ser encarado com cautela, pois na maioria das espécies de Caimaninae viventes, o formato do forame incisivo está sujeito a variações individuais (Fig. 74). Especificamente, estas variações giram em torno do formato da margem posterior do forame e, também, do formato das margens posteriores do forame. Em alguns indivíduos,

a margem posterior do forame possui uma reentrância ântero-posterior próximo ponto médio da sua largura látero-medial, que invade o espaço do forame incisivo e divide a margem posterior em dois lóbulos laterais, fazendo o forame incisivo corresponder ao formato de um “coração” (Fig. 74-A) – uma vez que esta morfologia seja, provavelmente, a correspondente ao que Bona & Desojo (2011) denominem de “*heart-shaped*”, embora as autoras não ofereçam uma descrição exata dessa terminologia. Este formato de “coração” é assim denominado, neste trabalho, independentemente de as margens laterais do forame incisivo analisado serem oblíquas ou retas – uma diferença que será importante para a descrição das duas morfologias seguintes.

Um forame incisivo em forma de “gota de lágrima” é assim denominado quando possui uma margem posterior não-lobulada – podendo ser reta ou oblíqua, mas sem a presença de lóbulos como no formato “coração” – enquanto suas margens laterais são oblíquas (Fig. 74-B). Esta morfologia é chamada aqui de gota de lágrima porque, como a anterior, é a que muito provavelmente é denominada de “*teardrop-shaped*” por Bona & Desojo (2011), muito embora as autoras também não ofereçam uma definição exata do termo. Já um forame incisivo “triangular” é aquele em que a margem posterior e as margens laterais são retas ou majoritariamente retas (Fig. 74-C) – assumindo, portanto, o formato de um triângulo. Já um forame incisivo “oval” é aquele que se apresenta comprimido látero-medialmente, e no qual as margens laterais se apresentam acentuadamente maiores do que as margens anterior e posterior (Fig. 74-D).

Assim, como citado acima, Bona & Desojo (2011) atestam que *Caiman latirostris* possui uma variação individual no forame incisivo, apresentando tanto o formato “coração” quanto o formato “gota de lágrima”. Esta observação é confirmada neste trabalho, a partir da análise de espécimes de coleção e também de fotos e desenhos de crânios disponíveis em publicações. Desse modo, o formato de “coração” em *C. latirostris* é observado em crânios ilustrados por Freiberg & Carvalho (1965, nas suas figuras 1.1 e 2), enquanto o formato “gota de lágrima” é encontrado em Barrios (2011, nas suas figuras 34 e 60). Além desses, também foram encontrados outros formatos, como o “triangular” (Barrios, 2011, na sua figura 50; Bona & Desojo, 2011, na sua figura 2; Medem, 1983, nas suas figuras 18 e 53), enquanto um espécime (AMNH-R-143183) exhibe uma margem irregular, octogonal, que não se encaixa em nenhum dos padrões anteriores, embora talvez esteja mais próxima do padrão “triangular”.

Figura 74: Variação da morfologia do forame incisivo em Caimaninae viventes: (A) o formato de coração em um indivíduo de *Caiman yacare* (AMNH-R-97305; vista ventral); (B) gota-de-lágrima em um indivíduo de *Paleosuchus trigonatus* (AMNH-R-58136; vista dorsal); (C) triangular, em um indivíduo de *Caiman latirostris* ilustrado por Bona & Desojo (2011; vista ventral) e (D) oval, em um indivíduo de *Melanosuchus niger* (AMNH-R-58130; vista ventral). Escalas = 5 cm.

Variações intra-específicas semelhantes são observadas em outras espécies de Caimaninae viventes analisadas. Em *Caiman crocodilus*, a morfologia varia entre os formatos “coração” (AMNH-R-43291; Barrios, 2011, na sua figura 25; Medem, 1981, nas suas figuras 15, 20, 23, 25, 26 e 27; Medem, 1983, nas suas figuras 23 e 24), “gota de lágrima” (Medem, 1981, na sua figura 19; Medem, 1983, na sua figura 4-A) e “triangular” (AMNH-R-73048; AMNH-R-137179; Barrios, 2011, na sua figura 32) – embora estes dois primeiros espécimes que apresentam o forame “triangular”, apresentam uma expansão do forame incisivo em sua margem posterior, uma morfologia que poderia ser considerada como mais uma variação individual. Em *Caiman yacare*, foram observadas as morfologias de “coração” (AMNH-R-97305), “gota de lágrima” (Barrios, 2011, na sua figura 50), e “triangular” (Barrios, 2011, na sua figura 33; Medem, 1983, na sua figura 5). Já em *Paleosuchus palpebrosus* foram observados forames incisivos no formato de “coração” (Barrios, 2011, nas suas figuras 52 e 54) e também em formatos irregulares (AMNH-R-93812; Medem, 1981, na sua figura 33), e em *Paleosuchus trigonatus* foram

encontradas as morfologias “gota de lágrima” (AMNH-R-58136), triangular (Medem, 1981, na sua figura 32), e um formato irregular, mas que se aproxima de um formato de “gota de lágrima” (AMNH-R-66391).

O único grupo vivo que apresentou um padrão consistente no formato do forame incisivo foi *Melanosuchus*, já que todos os espécimes de *M. niger* analisados apresentaram um forame incisivo “oval” (AMNH-R-58130; DGM-286-RR; Medem, 1981, na sua figura 4; Medem, 1983, na sua figura 21; Barrios, 2011, na sua figura 28). O mesmo formato foi encontrado nos dois espécimes assinalados à espécie fóssil *M. fisheri*, do Mioceno Superior da Venezuela – tanto no hipodigma (Medina, 1976, na sua figura 2) quanto no holótipo (MCZ-243; Fig. 75-A), embora este último possua a região esquerda da margem anterior do forame incisivo deteriorada.

Além de *Melanosuchus fisheri*, poucas espécies fósseis de Caimaninae apresentam o forame incisivo preservado, ao menos a ponto de permitir uma interpretação sobre o formato das margens dessa estrutura. O forame incisivo de *Centenariosuchus gilmorei* é descrito em sua descrição original como tendo um formato em “gota de lágrima” (Hastings *et al.*, 2013, na sua figura 5), uma observação que é confirmada neste trabalho – embora apenas parte da pré-maxila esquerda este preservada no holótipo. Já as três espécies de *Purussaurus* apresentam forames incisivos ovais – *P. neivensis* (Langston, 1965, na sua figura 38), *P. mirandai* (Aguilera *et al.*, 2006; na sua figura 2; Fig. 75-B) e *P. brasiliensis* (Bocquentin-Villanueva *et al.*, 1989, na sua figura 4) – embora o formato oval se apresente menos acentuado do que o observado em *Melanosuchus*. Outros táxons e espécimes de Caimaninae fósseis que apresentam o forame incisivo preservado exibem o formato de “gota de lágrima”, como *Caiman gasparinae* (Bona & Carabajal, 2013, na sua figura 2; Fig. 75-C) e o espécime UCMP-39978, previamente considerado como *Caiman cf. lutescens* (Langston, 1965, na sua figura 33; Fig. 75-D).

É importante ressaltar, no entanto, que nenhuma das morfologias do forame incisivo vistas em *Mourasuchus* são encontradas em nenhuma espécie de Caimaninae, fóssil ou vivo. Evidentemente, o forame tri-lobulado de *M. amazonensis* se assemelha ao forame “gota-de-lágrima” no sentido em que este último também apresenta três lóbulos, sendo um anterior e dois posteriores; porém, o forame de *M. amazonensis* diferencia-se destes por apresentar um tamanho maior, especialmente no “lobo anterior”, que se exhibe acentuadamente expandido látero-medialmente em comparação com os lobos anteriores dos forames incisivos “gota-de-lágrima” de Caimaninae viventes e

fósseis (Figs. 74 e 75). Já o forame látero-medialmente largo anteriormente, mas estreito posteriormente de *M. atopus* e o forame circular do MCNC-PAL-110-72V e no UFAC-5716 não encontram nenhum similar ou em outros grupos, viventes ou fósseis. Mesmo assim, cabe ressaltar que, devido às variações individuais acima relatadas na maioria das espécies de Caimaninae viventes, é possível que o formato do forame incisivo em *Mourasuchus* também seja uma variação individual. Esta hipótese, no entanto, só virá a ser corroborada ou não a partir da descoberta de mais fósseis do grupo que preservem essa característica. Por enquanto, considera-se que o formato do forame incisivo em *Mourasuchus* seja um caráter de importância taxonômica, gerando as consequências relatadas no primeiro parágrafo desta seção.

Figura 75: Variação da morfologia forame incisivo em Caimaninae fósseis: (A) *Melanosuchus fisheri* (MCNC-4336; vista ventral); (B) *Purussaurus mirandai* (CIAAP-1369, vista dorsal); (C) *Caiman gasparinae* (extraído de Bona & Carabajal, 2013; vista ventral) e (D) UCMP-39978, Caimaninae indet. fóssil do Grupo Honda (vista ventral). Escalas = 5 cm.

Estas eventuais pesquisas posteriores são importantes, sobretudo, para uma melhor definição acerca do *status* taxonômico do espécime UFAC-5716, uma vez que a única característica que permitiu a sua atribuição como “*Mourasuchus* cf. *Mourasuchus* sp. nov.” foi justamente a presença de um forame incisivo que pode ser encarado circular

neste espécime (Fig. 57-D). Embora o forame incisivo do MCNC-PAL-110-72V (Fig. 57-C) seja efetivamente circular, esta estrutura no UFAC-5716 se apresenta na forma de um círculo um tanto irregular e levemente oval (Fig. 57-D) – embora não chegue a ser efetivamente oval, como em *Melanosuchus* ou em *Purussaurus* (Figs. 74-D, 75-A e B). De qualquer modo, o forame incisivo do UFAC-5716 foi considerado “circular” neste trabalho, gerando as consequências taxonômicas relatadas anteriormente; no entanto, esta questão não está definitivamente resolvida. Como será relatado a seguir (no item “A possibilidade de dimorfismo sexual entre as espécies de *Mourasuchus*”), a morfologia da narina externa do UFAC-5716 é exclusiva a este espécime, gerando a possibilidade de que ele seja considerado uma espécie nova caso eventuais outros caracteres únicos – e, portanto, possivelmente autapomórficos – sejam detectados neste espécime. Esta perspectiva torna, obviamente, ainda mais importantes e necessários o achado de fósseis mais completos que possam esclarecer não só a morfologia do forame incisivo em *Mourasuchus*, como também o status taxonômico do espécime UFAC-5716 e, eventualmente, das outras espécies e espécimes do gênero.

Há, ainda, a possibilidade de que essas diferenças no formato do forame incisivo tenham origem ontogenética. No entanto, ao revisar a ontogenia das espécies viventes de *Caiman*, Augusta (2013) constatou apenas um discreto aumento de tamanho do forame incisivo durante a ontogenia no referido gênero, sem mencionar nenhuma alteração no formato das margens, por exemplo.

5.2 A possibilidade de dimorfismo sexual entre as espécies de *Mourasuchus*

Existe a possibilidade de que pelo menos uma das espécies de *Mourasuchus* represente um caso de dimorfismo sexual: *M. atopus*, que pode na verdade se tratar de uma fêmea tanto de *M. amazonensis* quanto da nova espécie representada pelo MCNC-PAL-110-72V. Isto explicaria o fato de que os jugais dessas duas últimas espécies serem maiores do que o de *M. atopus*, uma vez que os machos costumam ter crânios maiores e mais largos do que as fêmeas (Medem, 1981, 1983; Hall & Portier, 1994), enquanto a diferença na morfologia dos jugais observada entre *M. amazonensis* e o MCNC-PAL-110-72V diferenciaria os “machos” entre si, qualificando-os como espécies distintas. Outra diferença que poderia ser explicada por dimorfismo sexual é a da narina externa

pequena observada em *M. atopus* em comparação com a narina externa grande e composta por uma fossa presente em *M. amazonensis* e no MCNC-PAL-110-72V (Fig. 58): os “machos” poderiam simplesmente ter uma narina externa maior ou, até mesmo, possuir uma estrutura análoga à gária encontrada no *Gavialis gangeticus* atual – como já havia sido especulado por Langston (1966). A gária é associada por alguns autores como sendo uma estrutura presente apenas em machos de *Gavialis gangeticus* (Basu, 1980). Esta visão, no entanto é questionada por alguns autores que reportaram a presença da gária em um indivíduo identificado como sendo do sexo feminino (Martin & Bellairs, 1977; Hall & Portier, 1994).

Outro possível argumento a favor de que *Mourasuchus atopus* representaria uma fêmea é o início da fusão da escápula com o coracoide observado no espécime CIAAP-1297 (Fig. 31), cujo crânio tem 90 centímetros de comprimento, em comparação com ausência de fusão da escápula com o coracoide do MCNC-PAL-110-72V, que possui um crânio de 106 centímetros de comprimento. Como a fusão desses dois ossos só ocorre a partir de um determinado ponto da ontogenia do indivíduo (Brochu, 1995), a sua existência em um espécime menor e sua ausência em um maior poderia ser explicada se o primeiro fosse uma fêmea, uma vez que, se as fêmeas possuem um menor tamanho corporal que o dos machos (Medem, 1981, 1983; Hall & Portier, 1994; Brochu, 1996b), elas apresentariam a ocorrência de seus estágios ontogenéticos possuindo um tamanho corporal menor do que o dos machos, que por crescerem mais tendem a exibir essas transformações ontogenéticas com um tamanho corporal maior. Não existem, porém, evidências de que essa diferença seria relacionada ao sexo em crocodilos vivos, e há a possibilidade de que elas representem apenas uma variação individual, como a apontada para *Caiman crocodilus* por Brochu (1995).

Um argumento contra esta hipótese é a presença de uma morfologia “intermediária” entre a narina externa de *Mourasuchus atopus* e a de *M. amazonensis* e do MCNC-PAL-110-72V, que pode ser observada no espécime UFAC-5716 (Fig. 58-E), considerando neste trabalho como pertencendo tentativamente à nova espécie representada pelo MCNC-PAL-110-72V (ou seja, *Mourasuchus* cf. *Mourasuchus* sp. nov.). No UFAC-5716, a narina externa é grande – maior do que a observada em *M. atopus* – porém não possui uma fossa ocupando grande parte da superfície dorsal das pré-maxilas, como em *M. amazonensis* e no MCNC-PAL-110-72V – embora a região ao redor da abertura da narina externa no UFAC-5716 encontre-se deteriorada, sendo possível até

mesmo a existência de, pelo menos, uma pequena fossa ao redor da narina externa. De qualquer maneira, a morfologia observada na narina externa do UFAC-5716 não se encaixa perfeitamente no modelo “macho-fêmea” especulado aqui; como hipotetizado anteriormente, quando da definição taxonômica do UFAC-5716 (vide “Revisão taxonômica de *Mourasuchus*”, anteriormente), seria possível que o UFAC-5716 representasse uma “fêmea” do MCNC-PAL-110-72V, devido à ausência da fossa da narina externa no primeiro espécime. Ao mesmo tempo, porém, seria possível que o UFAC-5716 também fosse um “macho” de *M. atopus*, por possuir uma narina externa maior, ainda que sem a presença de uma fossa; e, nesse caso, tanto o *M. amazonensis* quanto o MCNC-PAL-110-72V ficariam sem as suas “fêmeas”.

É possível, portanto, que as diferenças observadas entre as narinas externas de *Mourasuchus* possam ser diferenças reais entre espécies ou mesmo diferenças entre indivíduos – no próprio caso do UFAC-5716, por exemplo, a própria diferença entre a narina externa deste espécime e a do MCNC-PAL-110-72V deve ser considerada como uma variação individual para permitir que o UFAC-5716 seja considerado, ainda que tentativamente, como pertencente à nova espécie baseada no MCNC-PAL-110-72V. Uma outra alternativa, ainda, seria considerar o UFAC-5716 como uma espécie nova, considerando a morfologia única presente neste espécime como uma autapomorfia; esta alternativa, porém, não foi a escolhida aqui por considerar-se temerário descrever uma nova espécie a partir de um material que, comparado ao das outras espécies, é incompleto – especialmente se levando em conta a ausência da caixa craniana e dos jugais, regiões que são importantes na taxonomia de *Mourasuchus*.

Esta hipótese sobre o dimorfismo sexual entre as espécies de *Mourasuchus*, portanto, ainda necessita de mais estudos e observações para ser asseverada ou não. No momento, interpreta-se neste trabalho que *Mourasuchus atopus* é mais parcimoniosamente encarada como uma espécie distinta e válida, e não como uma fêmea de *M. amazonensis*, do MCNC-PAL-110-72V, ou de ambos. Porém, é interessante notar que, se confirmada, esta hipótese significaria a existência de apenas duas espécies de *Mourasuchus* que, no Mioceno Superior, teriam uma distribuição geográfica bem definida: *Mourasuchus amazonensis* seria uma espécie “brasileira”, enquanto a espécie do MCNC-PAL-110-72V seria uma espécie “venezuelana”, uma vez que as ocorrências inequívocas de ambas as espécies, neste contexto, ocorreriam apenas na Formação Solimões e na Formação Urumaco, respectivamente; lembrando que o UFAC-5716, da

Formação Solimões, é atribuído apenas tentativamente ao MCNC-PAL-110-72V (*Mourasuchus* cf. *Mourasuchus* sp. nov.).

5.3 – Biogeografia de *Mourasuchus*, *Orthogenysuchus*, *Caimaninae* e as perspectivas envolvendo *Culebrasuchus*

Depois da revisão taxonômica realizada neste trabalho, *Mourasuchus atopus* se tornou a espécie com maior distribuição temporal e geográfica do gênero *Mourasuchus*, sendo a única com presença confirmada para o Mioceno Médio (Grupo Honda, Colômbia) e a estar presente de forma inequívoca em duas unidades geológicas do Mioceno Superior: Formação Urumaco (Venezuela) e Formação Solimões (Acre, Brasil). *Mourasuchus amazonensis* se encontra restrito à Formação Solimões, enquanto a nova espécie de *Mourasuchus* proposta neste trabalho só ocorre, por enquanto, de forma inequívoca na Formação Urumaco, de onde é originário o espécime a partir do qual a espécie é baseada, MCNC-PAL-110-72V. Como relatado anteriormente, um rostro sem caixa craniana da Formação Solimões, o UFAC-5716, foi atribuído à nova espécie representada pelo MCNC-PAL-110-72V, porém apenas de forma tentativa – como um “*Mourasuchus* cf. *Mourasuchus* sp. nov.” – não constituindo, portanto, uma ocorrência inequívoca. Já as ocorrências de *Mourasuchus* para o Mioceno Médio do Peru (Salas-Gismondi *et al.*, 2007), e para o Mioceno Superior da Argentina (Gasparini, 1985; Bona *et al.*, 2013b) e da Bolívia (Tineo *et al.*, 2014 e a interpretação estratigráfica do espécime AMNH 14441 dada neste trabalho) não podem ser atribuídas a nenhuma espécie, sendo portanto “*Mourasuchus* sp.” (Fig. 76).

As topologias das últimas duas análises filogenéticas de *Caimaninae* recuperadas (Figs. 71 e 72) permitem, por terem obtido uma resolução nas relações filogenéticas entre os táxons, algumas inferências sobre a biogeografia do grupo, em especial sobre quantas migrações trans-oceânicas seriam necessárias para explicar a ocorrência de táxons norte-americanos e centro-americanos dentro *Caimaninae*, um grupo predominantemente sul-americano.

Especificamente, apenas três dos 26 táxons envolvidos nestas últimas duas análises não são sul-americanos: *Tsoabichi greenriverensis* e *Orthogenysuchus olseni*, ambos do Eoceno do estado norte-americano de Wyoming, e *Centenariosuchus gilmorei*,

do Mioceno Inferior/Médio do Panamá. Como recuperado na segunda e terceira filogenias (Figs. 71 e 72), como todos eles aparecem em clados derivados dentro de Caimaninae – e não em posicionamento como o mais basal dentro do grupo – isso faz com que a hipótese mais parcimoniosa para sua distribuição seja a de que cada um deles é resultada de uma dispersão da América do Sul para a América do Norte, no caso de *Tsoabichi* de *Orthogenysuchus*, e da América do Sul e para a América Central, no caso de *Centenariosuchus*, e não como resultado de uma população remanescente de Caimaninae que teria permanecido na América do Norte ou na América Central depois da dispersão original do grupo para a América do Sul, estimada para ter ocorrida entre o Cretáceo Superior e o Paleoceno Inferior (Brochu, 1999, 2010, 2011).

Figura 76: Mapa da América do Sul com as distribuições de cada espécie de *Mourasuchus* através do continente de acordo com a taxonomia atual (A) e com a taxonomia proposta neste trabalho (B). 1 – Grupo Honda (Formações Villavieja e La Victoria), Colômbia (Mioceno Médio); 2 – Arco Fitzcarrald, Peru (Mioceno Médio); 3 – Formação Urumaco, Venezuela (Mioceno Superior); 4 – Formação Solimões, Acre, Brasil (Mioceno Superior); 5 – Formação Yecua, Bolívia (Mioceno Superior); 6 – Formação Ituzaingó, Argentina (Mioceno Superior); 7 – Depósitos de Tarija, Bolívia (Pleistoceno); 8 – Formação Cobija, Bolívia (Mioceno Superior). As referências para cada uma das ocorrências se encontram ao longo do texto.

Já na terceira filogenia (Fig. 72) – que exclui *Orthogenysuchus* – *Tsoabichi* e *Culebrasuchus* não aparecem como táxons-irmãos, formando um único clado; isso faz, ainda, com que a hipótese mais parcimoniosa para sua distribuição – pelo menos no que diz respeito somente a esses dois táxons, sem considerar *Orthogenysuchus* – seja a de que cada um deles é resultado de uma dispersão independente da América do Sul para a América do Norte, no caso de *Tsoabichi*, e da América do Sul e para a América Central, no caso de *Centenariosuchus*. De acordo com este último cenário, a hipótese alternativa – a de que estes dois táxons seriam remanescentes de uma população ancestral de Caimaninae que teria permanecido na América do Norte e na América Central – é menos parcimoniosa porque necessitaria, de acordo com as filogenias com resolução propostas neste trabalho, da ocorrência de cinco dispersões de táxons de Caimaninae da América do Norte ou da América Central em direção à América do Sul, uma quantidade menor do que as duas dispersões requeridas na primeira hipótese aventada. Tal cenário – o da quantidade de dispersões necessárias para explicar a distribuição geográfica de Caimaninae – não pode ser aventado na segunda filogenia, a que incluía *Orthogenysuchus*, devido à falta de resolução dentro do grupo-coronal Caimans, o qual incluía todas as formas não sul-americanas do grupo.

Como mencionado anteriormente na “Introdução”, os blocos continentais que atualmente constituem a América do Norte e a América do Sul tenham se mantido separados entre si pelo oceano desde o Jurássico até o surgimento do Istmo do Panamá, no Plioceno (Iturralde-Vinent, 2006). Isto poderia ser encarado como um fator limitante na dispersão de crocodilos alligatoroideos – como os Caimaninae – uma vez que os Alligatoroidea vivos possuem uma baixa tolerância à água salgada quando comparados aos Crocodyloidea (Taplin & Grigg, 1989) – que possuem inclusive uma espécie, o crocodilo australiano (*Crocodylus porosus*), capaz de realizar incursões duradouras às águas oceânicas –, a presença do oceano poderia ser considerada uma barreira a impedir a dispersão do ancestral de Caimaninae de um continente ao outro. No entanto, há na literatura alguns relatos de crocodilos alligatoroideos habitando ou perfazendo incursões discretas a ambientes oceânicos e costeiros (Jackson *et al.*, 1996; Elsey, 2005), ou até mesmo se estabelecendo em populações grandes o suficiente para que seus indivíduos se reproduzam entre si (Gibbons and Coker, 1978; Grigg *et al.*, 1998; Moulton *et al.*, 1999). Além disso, uma população de *Caiman crocodilus* se estabeleceu na ilha de Trinidad sem interferência antrópica (Medem, 1983; Thorbjarnarsson, 1992), o que evidentemente

denuncia a existência de, ao menos, um grau de tolerância dos aligatroides para com a água salgada. Com base nesses fatos, a existência de barreiras oceânicas entre massas de terra pode até ser interpretada, como colocado por Brochu (2010), como um fator limitante, mas não como uma barreira absoluta à dispersão dos crocodilos Caimaninae.

Não obstante isso, nesse período em que os continentes estiveram separados, houve momentos em que a América do Sul e a América Central estiveram mais próximos, além da existência de vários arquipélagos e penínsulas que na prática poderiam servir como “pontes” para a dispersão de caimaníneos entre um continente a outro evitando a necessidade de eventuais incursões longínquas através da água oceânica para se efetivar a dispersão (p. ex. Iturralde-Vinent, 2006; Kirby *et al.*, 2008; Farris *et al.*, 2011; Montes *et al.*, 2012) . Neste sentido, a dispersão dos respectivos ancestrais de *Tsoabichi*, de *Orthogenysuchus* e de *Centenariosuchus* da América do Sul para a América do Norte poderia ter ocorrido, segundo Brochu (2010), através das “Proto-Antilhas” ou do arquipélago que deu origem ao Istmo do Panamá, os quais podem ser equivalentes aos sistemas de arcos vulcânicos “Antilhanos” e “da América Central” descritos por Iturralde-Vinent (2006) como presentes na região do atual Mar do Caribe, entre as Américas do Sul e do Norte, desde o Cretáceo Superior, e assumindo diferentes posições ao longo do oceano durante o Terciário – mas sempre situando-se entre essas duas massas de terra, no que seria o atual Mar do Caribe.

No caso de *Centenariosuchus*, há ainda duas possíveis rotas de dispersão: uma delas é a “Gaarlandia landspan”, uma larga extensão peninsular do norte do continente sul-americano que alcançava até a ilha de Cuba entre o Eoceno Superior e o Oligoceno Inferior (Iturralde-Vinent, 2006). Esta península não era, portanto, uma ligação direta da América do Sul seja com a América do Norte ou até mesmo com a porção continental de América Central, mas de qualquer maneira esta formação diminuiria a quantidade de água que um eventual ancestral de *Centenariosuchus* teria que atravessar para a chegar até a América do Norte e, daí, dispersar-se por terra até a América Central, onde se localiza atualmente o Panamá. Uma outra alternativa mais provável seria uma dispersão diretamente até o território do atual Panamá aproveitando-se de um momento de aproximação do Panamá com a América do Sul durante o Mioceno Inferior, na qual a distância entre as duas massas de terra foi de apenas 200 quilômetros (Farris *et al.*, 2011; Montes *et al.*, 2012; Hastings *et al.*, 2013); tal dispersão poderia ter ocorrido através de um corredor marítimo denominado de “Amato Seaway” por Kirby *et al.* (2008).

Já o outro táxon centro-americano que já foi recuperado como um Caimaninae, *Culebrasuchus mesoamericanus* (Hastings *et al.*, 2013), foi excluído dessas duas últimas análises por estar provocando uma falta de resolução na filogenia no grupo. Isto pode ter sido causado não só pelo estado fragmentário do material deste táxon (Fig. 77) – apenas 32 dos 189 caracteres utilizados nesta análise puderam ser codificados para *Culebrasuchus* – como também pela própria natureza de alguns caracteres presentes em *Culebrasuchus* que indicam que este táxon pode ser o primeiro representando descoberto de toda uma nova linhagem basal de Caimaninae (ou, mesmo, de Alligatoridae ou de Alligatoroidea) que havia habitado a América Central pelo menos durante o Mioceno e, muito provavelmente, por tempos mais antigos.

Culebrasuchus possui características sinapomórficas de Caimaninae, como o esplenial excluído da sínfise mandibular enquanto sua extremidade anterior se posiciona dorsalmente ao Canal de Meckel (Brochu, 2011, Caráter 54, estado 2) e uma grande exposição do supraoccipital na superfície dorsal da tábua craniana, de modo que o parietal é excluído da margem posterior da mesma (Brochu, 2011, Caráter 160, estado 3).

Ao mesmo tempo, porém, este táxon preserva algumas características que são basais em Caimaninae, como a sutura surangular-angular contatando a fenestra mandibular externa em um ângulo posterior na maturidade (Brochu, 2011, Caráter 60, estado 0) e margens das órbitas no mesmo nível da superfície adjacente do crânio, sem elevações ou sem a presença de uma órbita teloscópica (Brochu, 2011, Caráter 137, estado 0).

Além disso, em um aspecto que se mostra ainda mais importante, *Culebrasuchus* é o único Caimaninae que conserva algumas características pleisiomórficas em Alligatoroidea, como a presença de fossas ao redor das fenestras supra-temporais (Brochu, 2011, Caráter 152, estado 0), a parede medial das fenestras supra-temporais não-perfurada por forâmes (Brochu, 2011, Caráter 154, estado 0) e exoccipitais que não emitem processos ventrais na direção dos túberos do basioccipital (Brochu, 2011, Caráter 176, estado 0).

Figura 77: Holótipo de *Culebrasuchus mesoamericanus*: crânio em vista dorsal (A) e rostró e parte posterior da mandíbula em vista dorsal (B), ambos evidenciando o caráter incompleto do material. Ilustração extraída de Hastings *et al.* (2013). Escalas = 10 cm.

Todos estes caracteres citados, em conjunto, são os que provavelmente respondem pelo fato de *Culebrasuchus* ter sido recuperado como o mais basal dos Caimaninae na filogenia apresentada quando da sua descrição original (Hastings *et al.*, 2013). No entanto, é importante destacar aqui a presença dos três últimos caracteres que representam simplesiomorfias de Alligatorioidea que, em Caimaninae, estão presentes apenas em *Culebrasuchus*, em conjunto com o fato de que este táxon representa a única ocorrência inequívoca de Caimaninae do Mioceno Inferior da América Central. A grande maioria dos Caimaninae fósseis é proveniente dos Miocenos Médio e Superior da América do Sul (Langston, 1965; Riff *et al.*, 2010; Bona *et al.*, 2013a); sendo assim, é possível que *Culebrasuchus* represente o primeiro exemplar de toda uma fauna de Caimaninae que poderia ser característica de um outro lugar (América Central) e de um outro tempo (durante o Mioceno Inferior e períodos mais antigos) do que a grande maioria dos Caimaninae fósseis. Tal linhagem seria basal em Caimaninae – o que concordaria com o

número de simplesiomorfias de Alligatoroidea presentes em *Culebrasuchus*. Todas essas perspectivas, por sua vez, ajudariam a explicar, além da incompletude do material pertencente ao táxon, o fato de *Culebrasuchus* provocar uma falta de resolução nas análises filogenéticas propostas neste trabalho: ele pode representar uma fauna de Caimaninae proveniente de um tempo e de um lugar diferentes da maioria dos fósseis conhecidos atualmente, e que estaria apenas começando a ser descoberta e estudada nos dias de hoje.

Esta perspectiva, no entanto, só será corroborada ou não a partir de outros estudos e especialmente através do encontro de materiais mais completos, não só de *Culebrasuchus* como de eventuais outros táxons pertencentes a essa possível nova linhagem de Caimaninae do Mioceno Inferior da América Central. Biogeograficamente, tanto a posição basal de *Culebrasuchus* na filogenia de Hastings *et al.* (2013) como a já citada presença de simplesiomorfias de Alligatoroidea no referido táxon indicam que este seria, muito provavelmente, um remanescente de uma população de Caimaninae que teria permanecido na América Central em toda a sua história evolutiva – talvez após uma migração original proveniente da América do Norte, a qual poderia envolver ou não a necessidade da transposição de uma barreira oceânica (vide os mapas de Iturralde-Vinent, 2006, na sua figura 12) – e não o resultado de mais um evento de dispersão de um caimaníneo sul-americano em direção à América Central. Isto seria condizente com a fauna de mamíferos da Formação Culebra, de onde *Culebrasuchus* é originário, que apresenta uma grande afinidade com táxons norte-americanos (MacFadden, 2006; Hastings *et al.*, 2013).

Já *Orthogenysuchus* foi excluído de algumas análises não só por apresentar-se em um estado fragmentário, mas também por possuir ainda uma grande parte da superfície de seu crânio – único material pertencente ao holótipo e único espécime conhecido, AMNH-5178 – imersa em matriz rochosa (Fig. 3). Espera-se que uma futura re-preparação deste material possa expor uma maior parte de sua superfície, facilitando os estudos morfológicos comparativos e a codificação dos caracteres e possibilitando uma hipótese filogenética mais robusta e um cenário biogeográfico mais preciso não só para este táxon, mas para Caimaninae como um todo.

Outras ocorrências de Caimaninae já registradas na literatura para a América do Norte, como a do Cretáceo Superior do estado norte-americano de Montana (Bryant, 1989), ou as ocorrências do estado norte-americano do Texas datadas do Paleoceno

(Brochu, 1996a) e do Eoceno (Busbey, 1989; Guest, 2014), respectivamente, não foram incluídas nesta análise. De fato, as duas primeiras ocorrências ainda não foram incluídas em nenhuma análise filogenética conhecida até o momento; já a terceira ocorrência foi incluída pela primeira vez por (Guest, 2014), que a recuperou em seu consenso estrito como uma das linhagens componentes de uma politomia no grupo-coronal Caimans. Tal resultado lança a possibilidade de que esta ocorrência represente, portanto, outro evento de dispersão independente dentro da história biogeográfica de Caimaninae, embora ressalta-se aqui a necessidade de análises mais completas envolvendo este espécime para a obtenção de uma filogenia com melhor resolução. E, neste sentido, é evidente que para uma melhor compreensão da história biogeográfica de Caimaninae há necessidade de que todas essas ocorrências atribuídas ao grupo na América do Norte sejam devidamente descritas e, principalmente, inseridas, se possível, em uma análise filogenética, de modo a saber se estas se encaixariam melhor como resultados de dispersões de populações sul-americanos na direção do norte do continente americano, ou de elas representam remanescentes da população original de Caimaninae, grupo cuja origem é considerada como tendo sido na América do Norte entre o Cretáceo Superior e o Paleoceno (Brochu, 1999, 2010, 2011).

5.4 Paleoecologia da fauna de crocodiliformes da Amazônia durante o Mioceno

Mourasuchus é um táxon restrito ao Mioceno Médio e ao Mioceno Superior da América do Sul, justamente as idades de maior diversidade, riqueza e disparidade morfológica e ecológica de táxons de crocodimorfos daquele continente durante todo o Cenozoico (Langston, 1965; Bona *et al.*, 2013a), um fenômeno que é denominado de “Mioceno Optimum” da fauna crocodiliana sul-americana por Riff *et al.* (2010). O hábito alimentar “coletor” e possivelmente “filtrador” de *Mourasuchus* – como descrito anteriormente no item “*Mourasuchus*: paleoecologia e alimentação” constitui ao mesmo tempo não só uma consequência como também um dos fatores que contribuiu não só para a grande diversidade e abundância taxonômicas, como também para uma grande disparidade morfológica e ecológica nesta fauna, da qual fazia parte não só os Caimaninae, como crocodilos de outros grupos – como Gavialoidea e Crocodyloidea – e até mesmo sebecídeos, um clado primitivo de crocodiliformes não-Crocodylia que

perdurou até o Mioceno Médio (Langston, 1965; Buffetaut & Hofstetter, 1977; Busbey, 1986; Paolillo & Linares, 2007).

No Mioceno Médio da América do Sul, os depósitos mais importantes para a fauna de crocodilomorfos são o Arco Fitzcarrald, do Peru, e o Grupo Honda, da Colômbia. No primeiro, são encontrados crocodilomorfos de várias linhagens, habitats e nichos ecológicos diferentes, como *Sebecus huilensis* (Sebecidae), considerado um predador terrestre como a maioria dos Sebecidae (Langston, 1965; Molnar, 2010) – também nomeado como *Langstonia huilensis* por Paolillo & Linares (2007) –, *Gryposuchus* (Gavialoidea), um crocodilo longirrostrino de hábito piscívoro, além de *Balanerodus longimus*, um “Alligatoridae incertae sedis” segundo Langston (1965) e considerado um durófago devido à forma bulbosa dos seus dentes (Fig. 78-F), mas também cogitado como sendo um possível saprófago – um “crocodilo-hiena” segundo Langston (1965) – como será descrito a seguir.

Entre os Caimaninae, o Arco Fitzcarrald apresenta fósseis do “coletor-filtrador” e habitante preferencial de pântanos (Cidade *et al.*, 2014) *Mourasuchus*, do predador de topo gigante semi-aquático *Purussaurus* (Riff *et al.*, 2010; Scheyer & Moreno-Bernal, 2010) e de *Paleosuchus*, gênero vivente que se trata de um predador de pequeno porte e generalista, que habita preferencialmente, na região do Rio Apaporis, na Colômbia, preferencialmente riachos de correnteza rápida e de fundo rochoso e em regiões florestais (Medem, 1958; Langston, 1965). Salas-Gismondi *et al.* (2007) também reportam para o Arco Fitzcarrald dentes isolados com “afinidade” a *Caiman*, um gênero vivente que, assim como *Paleosuchus*, também se constitui um predador de pequeno porte generalista, embora diferencie-se deste por apresentar uma maior heterogeneidade de habitats ocupados, indo desde rios e lagos pequenos até corpos d’água de maior porte e também ambientes estuarinos e costeiros (Medem, 1981, 1983; Thorbjarnarsson, 1992; Brochu, 1999).

Com exceção de *Paleosuchus*, o Grupo Honda possui ocorrências de todos os táxons presentes no Arco Fitzcarrald, incluindo *Sebecus*, *Gryposuchus*, *Mourasuchus*, *Purussaurus* e *Balanerodus*, além de ocorrências inequívocas de *Caiman* (Langston, 1965; Busbey, 1986; Langston & Gasparini, 1997). Sobre *Balanerodus*, Langston (1965) propôs – como um hábito alimentar alternativo ou possivelmente complementar à durofagia hipotetizada para este táxon a partir de morfologia de seus dentes – que este gênero poderia ser um saprófago, a partir da presença de vários ossos de mamíferos

“esmagados” em uma das localidades nas quais dentes de *Balanerodus* foram encontrados no Grupo Honda (Langston, 1965). O autor sugere, então, que estes ossos representariam itens alimentares de *Balanerodus*, tendo este táxon então atuado como uma espécie de saprófago “esmagador de ossos” – “*bone-crushing scavenger*”, na expressão original em inglês. No entanto, esta hipótese sobre *Balanerodus* evidentemente ainda é uma especulação que necessita ser analisada a partir de fósseis mais completos do que os conhecidos atualmente para este táxon – no presente momento, o material mais completo de *Balanerodus* constitui-se apenas de uma pré-maxila com dois dentes, enquanto todos os outros registros, incluindo o holótipo, são dentes isolados (Langston & Gasparini, 1997).

Além dos táxons do Arco Fitzcarrald, porém, o Grupo Honda também apresenta registros de outras formas, como *Eocaiman* e *Charactosuchus* (Langston, 1965). As interpretações paleo-ecológicas deste primeiro táxon se encontram um pouco prejudicadas pelo fato de que este, até o momento, tem sido recuperado apenas a partir de materiais fragmentários e majoritariamente apenas mandibulares (Simpson, 1933; Langston, 1965; Bona, 2007; Pinheiro *et al.*, 2012); como, porém, este táxon não apresenta evidências morfológicas de um hábito terrestre ou de um crânio longirrostro, lati-longirrostro ou com gigantismo semelhante a *Purussaurus* ou de uma dentição predominantemente bulbosa como a proposta para *Balanerodus*, é possível interpretar *Eocaiman* como um animal semi-aquático (p. ex. Pinheiro *et al.*, 2012) e um predador generalista, de forma semelhante ao gênero *Caiman* atual, até que eventuais materiais mais completos deste grupo confirmem ou descartem esta hipótese. Já *Charactosuchus* é um táxon longirrostro atribuído aos Crocodyloidea (Langston, 1965; Carrol, 1988; Riff *et al.*, 2010. Fortier, 2011), ainda que nenhuma análise filogenética para sustentar tal atribuição tenha sido publicada até hoje. Sobre a sua paleoecologia, a longirrostria de *Charactosuchus* sugere fortemente que seu nicho ecológico seria similar ao dos gavialoideos, como o já mencionado *Gryposuchus*, constituindo-se basicamente de um hábito alimentar piscívoro.

Além desses, para a Formação Pebas, do Mioceno Médio do Peru, foram descritas recentemente as espécies de Caimaninae *Gnatosuchus pebasensis*, *Kuttanacaiman iquitosensis* e *Caiman wannlangstoni* (Salas-Gismondi *et al.*, 2015). Baseado na presença de dentes posteriores com um formato globular (ou bulboso), os autores atribuíram um hábito durófago a essas três formas, similar ao proposto anteriormente para *Balanerodus*

logimus (Langston, 1965). Também no Mioceno Médio, um registro importante é o do sebecídeo gigante *Barinasuchus arveloi* (Fig. 78-E), da Formação Parángula, da Venezuela (Paolillo & Linares, 2007).

No Mioceno Superior, as principais assembleias fossilíferas crocodilianas da idade na América do Sul – especialmente as Formações Solimões (Acre, Brasil), Urumaco (Venezuela) e Ituzaingó (Argentina), mas também outras como a Formação Socorro (Venezuela) e a Formação Pisco (Peru) – mostram que a grande diversidade taxonômica e a disparidade morfológica exibidas no Mioceno Médio foram em grande parte mantidas no Mioceno Superior, mas com algumas modificações importantes. Em primeiro lugar, não há ocorrências dos gêneros *Paleosuchus*, *Eocaiman*, *Sebecus* e *Balanerodus* a partir Mioceno Superior; enquanto *Paleosuchus* é um gênero ainda vivente, a ausência de fósseis dos três últimos grupos cessa totalmente no Mioceno Médio, indicando que essas três formas se tornaram extintas a partir desse período (Riff *et al.*, 2010; Fortier, 2011). A ausência de *Sebecus* e *Balanerodus* significa que os respectivos nichos ecológicos exercidos por esses táxons (predador terrestre e predador predominantemente durófago) não seriam mais ocupados por crocodilomorfos a partir do Mioceno Superior, além de sinalizar a extinção da linhagem dos Sebecidae não só no continente, mas a nível mundial, uma vez que não são encontrados fósseis desse grupo e partir do Mioceno Médio (Paolillo & Linares, 2007; Pol & Powell, 2011; Kellner *et al.*, 2014).

No que diz respeito as outras linhagens e seus respectivos nichos ecológicos, todas elas se mantiveram, e em algumas a diversidade a nível de gênero aumentou. Os Crocodyloidea do Mioceno Superior da América do Sul reúnem, além de *Charactosuchus*, dois registros atribuídos ao gênero *Thecachampsa* Cope, 1867, provenientes respectivamente das Formações Urumaco e Socorro, da Venezuela (Aguilera, 2004; Fortier, 2011). *Thecachampsa* é recuperado na filogenia de Brochu & Storrs (2012) dentro do clado dos Tomistominae, enquanto *Charactosuchus* ainda não foi incluído em nenhuma análise filogenética; isto significa que, também neste caso, se eventuais análises filogenéticas não recuperem *Charactosuchus* formando um mesmo clado junto com *Thecachampsa*, isso demonstraria a existência de uma sexta linhagem filogenética distinta de crocodilomorfos ocorrendo na América do Sul, aumentando ainda mais a diversidade filogenética no período. No que diz respeito ao nicho ecológico, como *Thecachampsa* era uma forma longirrostra, um hábito alimentar predominantemente

piscívoro semelhante ao próprio *Charactosuchus* e aos gavialoideos pode ser assinalado para este táxon. Gavialoidea que, por sua vez, é representado no Mioceno Superior não apenas por *Gryposuchus*, mas também por *Hesperogavialis*, presente na Formação Urumaco, da Venezuela (Bocquentin & Buffetaut, 1981) e na Formação Solimões, do Brasil (Souza-Filho, 1998), por *Ikanogavialis*, da Formação Urumaco (Sill, 1970) e *Psicogavialis*, da Formação Pisco, do Peru (Kraus, 1998).

Todas essas formas apresentam a típica morfologia longirrostra que denota um hábito piscívoro; os depósitos da Formação Pisco, porém, são marinhos e – embora haja a possibilidade de que *Psicogavialis* seja “um fóssil continental transportado e depositado em sedimentos costeiros” na hipótese de Fortier (2011) – é possível, portanto, que *Psicogavialis* fosse um gavialoideo marinho, de forma semelhante a *Siquisiquesuchus*, táxon proveniente da Formação Castillo, do Mioceno Inferior da Venezuela (Brochu & Rincón, 2004). A presença de crocodilomorfos marinhos adicionaria ainda mais um habitat diferente a ter sido ocupado por este grupo durante o Mioceno, expandido ainda mais a diversidade ecológica dos crocodilomorfos nesse período. Entre os Caimaninae, fósseis do predador de topo semi-aquático *Purussaurus* e do coletor-“filtrador” e habitante de pântanos *Mourasuchus* continuam a ocorrer no Mioceno Superior em várias unidades geológicas (Riff *et al.*, 2010; Fortier, 2011; Bona *et al.*, 2013a; Moreno-Bernal, 2014).

Já a ausência de fósseis de *Eocaiman* e *Paleosuchus* no Mioceno Superior é de certa forma compensada pelas primeiras ocorrências fósseis do gênero vivente *Melanosuchus* na Formação Urumaco (Medina, 1976) e na Formação Solimões (observação pessoal), e também pela presença do gênero fóssil *Globidentosuchus* na Formação Urumaco (Scheyer *et al.*, 2013). *Globidentosuchus* é considerado por Salas-Gismondi *et al.* (2015) como durófago, semelhante a formas como *Balanerodus* e *Gnatosuchus*, enquanto *Melanosuchus* exercia o nicho de predador de menor porte generalista, semelhante ao do gênero *Caiman*, o qual também possui ocorrências fósseis em várias unidades geológicas do Mioceno Superior da América do Sul, como as Formações Solimões, Urumaco, Ituzaingó, além da Formação Ipururo, do Peru (Riff *et al.*, 2010; Fortier, 2011).

Sendo assim, os depósitos do Mioceno da América do Sul mostram representantes de quatro grupos diferentes de crocodilomorfos – Sebecidae, Gavialoidea, Crocodyloidea e aligatordoideos Caimaninae – a exercer pelo menos seis nichos ecológicos diferentes

(Fig. 78): predador de topo semi-aquático (*Purussaurus*; Fig. 78-A), coletor e possivelmente filtrador, habitante preferencial de pântanos (*Mourasuchus*; Fig. 78-B), predador predominantemente piscívoro (*Hesperogavialis*, *Psicogavialis*, *Ikanogavialis*, *Siquisiquesuchus*, *Charactosuchus*, *Gryposuchus*, Fig. 78-C), predador generalista de pequeno porte (*Caiman*, *Eocaiman*, *Paleosuchus*, *Melanosuchus*, Fig. 78-D), predador terrestre (*Sebecus* e *Barinasuchus*, Fig. 78-E), e predador predominantemente durófago (*Globidentosuchus*, *Gnatosuchus*, *Kuttanacaiman*, *Caiman wannlangstoni*, *Balanerodus*, Fig. 78-F). Além disso, os hábitos de *Paleosuchus* podem ser interpretados como um nicho ecológico distinto se se considera a predileção deste táxon por corpos d'água com fundos rochosos e de rápida correnteza, embora seus hábitos alimentares generalistas sejam de forma geral similares ao de *Caiman*; na mesma linha, o hábito marinho proposto para *Psicogavialis* e *Siquisiquesuchus* representa ainda um outro nicho ecológico distinto.

Do mesmo modo, se eventuais análises filogenéticas com materiais mais completos de *Balanerodus* o posicionam como um Alligatoridae “não-Caimaninae”, ou posicionem *Charactosuchus* como um crocodiloideo não-relacionado com *Thecachampsa*, poderíamos então ter mais duas linhagens filogenéticas diferentes de crocodilomorfos presente no Mioceno da América do Sul, além das quatro já existentes (Sebecidae, Gavialoidea, crocodiloideos Tomistominae e aligatorioideos Caimaninae) aumentando ainda mais a diversidade filogenética do grupo. Este impasse não parece estar presente, ao menos em um primeiro momento, em Caimaninae, que forma um grupo monofilético (Brochu, 1999, 2010, 2011, 2013), e nos gavialoideos sul-americanos, que estão reunidos em um grupo monofilético denominado Gryposuchinae (Vélez-Juarbe *et al.*, 2007).

Esta diversidade taxonômica, filogenética, paleoecológica e paleoambiental encontrada no Mioceno da América do Sul é uma das maiores da história do clado Crocodylomorpha. Por exemplo, no último levantamento da riqueza taxonômica de fósseis de Crocodylia na América do Sul, Fortier (2011) lista seis espécies para o Grupo Honda, do Mioceno Médio da Colômbia e – para o Mioceno Superior – seis espécies para Formação Ituzaingó (Argentina), 13 espécies para a Formação Urumaco (Venezuela) e 13 espécies para a Formação Solimões (Acre, Brasil). Este levantamento, evidentemente, pode ser complementado pelas ocorrências de crocodilomorfos não-Crocodylia, como a de *Sebecus huilensis* para o Grupo Honda, e de espécies novas recentemente descritas,

como *Caiman gasparinae* para a Formação Ituzaingó (Bona & Carabajal, 2013), e *Globidentosuchus brachyrostris* para a Formação Urumaco (Scheyer *et al.*, 2013).

De toda a maneira, a riqueza de espécies de todas as unidades é maior do que a riqueza de comunidades atuais de crocodilianos, que variam apenas de três a quatro espécies (Langston & Gasparini, 1997; Brochu, 2001; Scheyer & Moreno-Bernal, 2010) inclusive na América do Sul, como nas bacias atuais dos rios Amazonas e Orinoco. Evidentemente, pode-se questionar se as espécies propostas através de fósseis representariam espécies efetivamente distintas do ponto de vista biológico enquanto viviam, ou mesmo se essas espécies fósseis propostas eram contemporâneas (Scheyer & Moreno-Bernal, 2010), dada a ocorrência de mistura temporal nos sedimentos das unidades geológicas que portam fósseis desses grupos, como por exemplo na Formação Solimões (Latrubesse & Rancy, 1998; Fortier *et al.*, 2014). Mesmo com essas ressalvas, porém, há uma possibilidade efetiva de que essas comunidades de crocodilomorfos do Mioceno – em especial aquelas das formações Solimões e Urumaco – apresentassem de fato faunas bem mais ricas taxonomicamente do que qualquer fauna crocodiliana atual.

Além disso, o número de diferentes nichos taxonômicos exercidos por crocodilomorfos no Mioceno certamente não encontra paralelo na fauna atual. Dos seis diferentes nichos ecológicos ocupados por esse grupo no Mioceno da América do Sul, apenas dois continuam sendo exercidos por grupos de crocodilianos vivos: o de predador generalista (Alligatoroidea e Crocodyloidea) e o de predador longirrosto piscívoro (Gavialoidea), sendo que este último não se encontra presente na América do Sul uma vez que o único táxon gavialoideo vivo, *Gavialis gangeticus*, está restrito ao sub-contidente indiano (Whitaker, 2007).

Assim, a existência de seis nichos ecológicos diferentes apenas na América do Sul durante o Mioceno confirma o quanto essa fauna foi excepcionalmente diversa, especialmente no norte da América do Sul, equivalente à atual Amazônia – já que, de todas as unidades fossilíferas significativas neste contexto, apenas a Formação Ituzaingó (Argentina) não se localizava na área compreendida pela atual região Amazônica.

Várias explicações têm sido dadas na literatura para a grande diversidade taxonômica e disparidade morfológica de crocodilomorfos observada no Mioceno sul-americano, especialmente na região Amazônica. Entre elas, estão a existência de um clima quente e úmido, característico de regiões equatoriais, que constituem uma condição

ótima para a fisiologia crocodiliana (Brochu, 2011) e que permitem um alto nível de produtividade primária, o que fornecia itens alimentares abundantes a todos os níveis tróficos – inclusive para predadores, como os crocodilos.

Figura 78: Representantes dos seis morfótipos de crocodiliformes que chegaram a conviver no Mioceno da América do Sul: (A) predador de topo semi-aquático (*Purussaurus neivensis*; UCMP-39704; escala = 10 cm); (B) coletor, e possivelmente filtrador (*Mourasuchus atopus*; CIAAP-1297; escala = 20 cm); (C) longirostro piscívoro (*Gryposuchus croizati*, MCNC-URU-2002-77; escala = 10 cm); (D) predador generalista de pequeno porte (*Melanosuchus fisheri*; MCNC-243; escala = 3 cm); (E) predador terrestre (*Barinasuchus arveloi*; MAAT-0260; ilustração extraída de Paolillo & Linares, 2007; escala = 10 cm); (F) durófago (dente isolado e holótipo de *Balanerodus logimus*; UCMP-45787; escala = 1 cm).

Além disso, a existência de grandes corpos d’água, como os dos chamados sistemas Pebas e Acre, existentes na região Amazônica durante Mioceno Médio (Fig. 79-A) e Mioceno Superior (Fig. 79-B), respectivamente (Hoorn *et al.*, 2010) fornecia não só uma área extensa para ser ocupada por populações de crocodilos, como também um conjunto de diferentes habitats disponíveis para ocupação. Por exemplo, Latrubesse *et al.* (2010) descrevem o ambiente deposicional da Formação Solimões (Fig. 79-C) como sendo “dominado por rios avulsivos associados com sistemas de mega-leques e bacias

fluviais (pântanos, lagos, deltas internos)”. Todos estes elementos são diferentes habitats que podem ter possuído diferentes condições ecomorfológicas, oferecido diferentes itens alimentares e, por consequência, ter diferentes crocodilos habitando cada um deles (Salas-Gismondi *et al.*, 2007; Riff *et al.*, 2010; Scheyer & Moreno-Bernal, 2010). Esta diversidade de habitats e de itens alimentares pode responder pelas disparidades morfológica e, presumivelmente, ecológica (repartição de nichos) observada entre os crocodilomorfos do Mioceno da América do Sul, constituída por todos os nichos ecológicos diferentes relatados anteriormente. Além disso, no caso da Formação Solimões, Latrubesse *et al.* (2010) notaram uma escassez de mamíferos carnívoros (ou “animalívoros”, usando o termo empregado pelos autores) que poderiam competir com os crocodilos pelo papel de predadores de topo, deixando com que esse nicho fosse ocupado praticamente apenas pelos crocodilianos naquele período. Essa escassez de competidores também pode ter contribuído para a grande diversidade e disparidade morfológica vista entre os crocodilomorfos do Mioceno da América do Sul.

Figura 79: Reconstruções paleoambientais da região Amazônica durante os Miocenos Médio (A) e Superior (B) – imagens extraídas de Hoorn *et al.* (2010) e, em (C), representação esquemática do ambiente deposicional da Formação Solimões extraído de Latrubesse *et al.* (2010).

No entanto, para que todos esses componentes ecológicos efetivamente exerçam os seus efeitos, é preciso tempo. Nisto, alguns trabalhos (p. ex. Salas-Gismondi *et al.*, 2007; Scheyer & Moreno-Bernal, 2010), tem mencionado como um “ambiente estável de longo-termo” precisaria estar presente em todo o Terciário da região Amazônica para permitir a evolução de formas tão derivadas, peculiares e morfologicamente díspares de caimaníneos como *Purussaurus* e *Mourasuchus*.

Neste aspecto, também é interessante notar, no que diz respeito aos Caimaninae, a co-ocorrência de formas primitivas em conjunto com formas mais derivadas dessa linhagem nos depósitos miocênicos. *Globidentosuchus brachyrostris* (Scheyer *et al.*, 2013), um táxon da Formação Urumaco, Mioceno Superior da Venezuela, foi recuperado na análise filogenética do seu trabalho original – e também na análise realizada neste trabalho, como mencionado acima – como o táxon mais basal de Caimaninae; o mesmo ocorreu com *Gnatosuchus pebasensis*, da Formação Pebas, do Mioceno Médio do Peru (Salas-Gismondi *et al.*, 2015), enquanto *Kutannacaiman iquitosensis*, do mesmo período e local, também foi recuperado como um caimaníneo basal (Salas-Gismondi *et al.*, 2015). Outro exemplo é a ocorrência de “*Eocaiman* sp.” no Grupo Honda, do Mioceno Médio da Colômbia (Langston, 1965). Além desses, *Barinasuchus* também é recuperado como um sebecídeo basal em algumas análises filogenéticas (p. ex. Pol & Powell, 2011; Kellner *et al.*, 2014), não obstante o fato de ser do Mioceno Médio e constituir, portanto, um dos últimos registros de Sebecidae.

Adicionalmente, Hastings *et al.* (2013) descreveram *Culebrasuchus mesoamericanus*, um táxon recuperado em sua análise filogenética como o mais basal de Caimaninae, da Formação Culebra, Mioceno Inferior do Panamá. Embora este último táxon não seja da região Amazônica ou mesmo da América do Sul, ele pode ao menos ser considerado mais um exemplo de caimaníneo primitivo, habitando uma área equatorial, em um tempo muito posterior ao da época proposta para a origem de Caimaninae, estimada para ter sido entre o Cretáceo Superior e o Paleoceno Inferior (Brochu, 2011). Estes três exemplos são uma demonstração de um ambiente estável de longo-termo predominante na zona equatorial da América do Sul durante o Terciário, já que apenas um ambiente assim poderia permitir que formas mais recentes e derivadas – incluindo formas que se derivaram de uma forma muito díspare, como *Mourasuchus* e *Purussaurus*

– convivessem com formas de caimaníneos bastante primitivas, como *Globidentosuchus* e *Eocaiman*.

Ambientes equatoriais e tropicais, como os da região Amazônica, são conhecidos por portar faunas mais diversas do que as de zonas temperadas, por exemplo; e um dos fatores constantemente relacionados para se explicar tal diferença é justamente a maior estabilidade ambiental demonstrada por essas áreas (Darwin, 1859; Wallace, 1878; Fischer, 1960; Mittelbach *et al.*, 2007), o que faz com que táxons em geral não só se originem preferencialmente nas áreas próximas aos trópicos, como também persistam nelas por mais tempo do que persistem em outras regiões, como as temperadas (Jablonski *et al.*, 2006; McKeena & Farrel, 2007; Mittelbach *et al.*, 2007).

5.5 A possível função dos osteodermas com espinhos em *Mourasuchus*

Ao descrever os materiais pós-cranianos do MCNC-PAL-110-72V, Langston (2008) apresentou dois osteodermas que exibiam uma elevada estrutura em forma de espinho em sua superfície dorsal (Fig. 80-A) – uma morfologia semelhante, segundo o autor, seria encontrada apenas em outros dois crocodilianos fósseis, *Acanthosuchus langstoni* (O'Neill *et al.*, 1981) e *Pinacosuchus mantiensis* (Gilmore, 1942). Embora a posição exata dos osteodermas em *Mourasuchus* seja desconhecida, Langston (2008) especulou que estes osteodermas com espinhos poderiam formar duas linhas longitudinais ao longo dos flancos da superfície dorsal do animal, de forma semelhante ao que ocorre nos arcossauros Aetosauria. Alguns osteodermas com morfologia semelhante foram encontrados na Coleção de Paleontologia da UFAC, como o UFAC-5757 (Fig. 80-B) e o UFAC-5549 (Fig. 80-C); atribuídos aqui, portanto, a *Mourasuchus* sp.

É possível, portanto, que estes osteodermas com espinhos exercessem um papel preponderante na defesa dos indivíduos de *Mourasuchus*. As linhas longitudinais propostas por Langston (2008) ofereciam não só uma defesa passiva contra eventuais predadores ou outros indivíduos que lhes atacassem em comportamentos agonísticos (disputas por território, parceiros sexuais, etc.), mas também poderiam oferecer uma defesa ativa. Partindo do princípio de que estes animais eram incapazes de usar mordidas para capturar grandes presas, eles também não seriam capazes de aplicar mordidas como defesa contra seus predadores e agressores. Medem (1981) relata que duas fêmeas de

Caiman crocodilus, enquanto lutavam, aplicavam não só mordidas uma contra a outra, como também se utilizavam de golpes desferidos com a cauda; tais golpes também poderiam ser utilizados por *Mourasuchus*, e a presença de osteodermas com espinhos intensificaria o potencial de dolo que esses golpes poderiam causar no indivíduo adversário – esse aumento no potencial de dolo, obviamente, nos casos em que estes osteodermas oferecessem apenas uma defesa passiva contra os agressores. Comportamentos agonísticos intra-específicos são relatados em várias espécies de crocodilos atuais, inclusive de Caimaninae (Medem, 1981, 1983) e eventuais predadores de *Mourasuchus* contra os quais esses osteodermas poderiam oferecer uma proteção eficiente incluiriam outros crocodiliformes que ocorreram no Mioceno da América do Sul, como *Purussaurus*, *Sebecus* (*Langstonia*) e *Barinasuchus*.

Esta hipótese, no entanto, ainda necessita ser confirmada por mais estudos, incluindo a determinação do posicionamento exato dos osteodermas em *Mourasuchus*: em especial, para saber se eles realmente formavam essas linhas longitudinais, e se esta também se estenderia pela cauda. Outro ponto importante é se os músculos da cauda de *Mourasuchus* teriam a potência suficiente para permitir que estes animais realizassem movimentos violentos com a cauda.

Figura 80: Osteodermas com espinho do MCNC-PAL-110-72V, em ilustração extraída de Langston (2008) (A), e osteodermas com espinhos de *Mourasuchus* sp. provenientes da Formação Solimões: UFAC-5757 (B) e UFAC-5809 (C). Escalas = 5 cm.

6. Conclusões

A primeira conclusão deste trabalho é a realização da revisão taxonômica do gênero *Mourasuchus*: das quatro espécies, originalmente propostas, apenas duas (*M. amazonensis* e *M. atopus*) foram consideradas espécies válidas. *M. arendsi* foi considerada como sinônimo júnior de *M. atopus*, enquanto *M. nativus* é considerada como uma espécie não-válida: se *M. nativus*, porém, será considerada como um nomen dubium ou como outro sinônimo júnior de *M. atopus*, é uma questão que deverá ser respondida por pesquisas posterior, como explicitado durante o trabalho. Foi oferecida, além disso, uma diagnose expandida do gênero *Mourasuchus*.

As análises filogenéticas recuperaram *Orthogenysuchus olsenii* não mais como um táxon-irmão de *Mourasuchus*, mas ainda dentro de Caimaninae, o que mantém o impasse biogeográfico gerado pela presença de um táxon norte-americano dentro de um clado predominantemente sul-americano. O impasse de *Orthogenysuchus* é compartilhado por outra espécie norte-americana, *Tsoabichi greenriverensis*, além de outras ocorrências atribuídas a Caimaninae baseadas em materiais mais fragmentários e, em um contexto um pouco diferente, pelos caimaníneos do Mioceno da América Central *Culebrasuchus mesoamericanus* e *Centenariosuchus gilmorei*. Mais estudos filogenéticos – especialmente os que eventualmente resolvam os obstáculos representados pelos materiais fragmentários de *Culebrasuchus*, *Orthogenysuchus* e *Necrosuchus ionensis*, poderão trazer alguns esclarecimentos a esse cenário problemático. *Mourasuchus*, por sua vez, aparece como grupo-irmão de um clado formado pelo espécime UFAC-2507 e pelas duas espécies de *Purussaurus* nas análises realizadas, indicando a existência de um clado de caimaníneos gigantes em que cada linhagem se adaptou a dois nichos ecológicos completamente diferentes.

A pesquisa sobre a alimentação em *Mourasuchus* reforçou hipóteses anteriores (Langston, 1965, 2008) de que estes animais não seriam capazes de ingerir grandes presas, mas esclarecendo que a principal técnica de obtenção de alimento nesse grupo era, provavelmente, a ingestão de grandes quantidades de presas pequenas, como moluscos ou crustáceos, através da captura com a musculatura da parte inferior do crânio, – um hábito “coletor” – o que corresponde com a teoria do uso de um “saco gular” em *Mourasuchus* proposta por Langston (1965) a partir da proposta de uma estrutura

semelhante para *Stomatosuchus* por Nopçsa (1926). Nossos resultados não encontraram evidências concretas de que *Mourasuchus* seria capaz de realizar uma “filtração” dessa massa alimentar ingerida, ainda que tal prática, sem dúvida, seria bastante útil para diminuir a quantidade de material não-comestível a ser ingerido junto com os itens alimentares. É possível, ainda, que tal hábito alimentar “coletor” tenha evoluído a partir do hábito alimentar durófago teorizado para crocodilos Caimaninae basais, especialmente a partir do hábito de forrageio “escavador” proposto para o caimaníneo basal durófago *Gnatosuchus pebasensis*.

Embora a morfologia do forame incisivo tenha sido adotada como um caráter de importância taxonômica neste trabalho, esta característica em Caimaninae viventes mostra um alto nível de variabilidade individual, o que faz com que ela tenha que ser vista com uma certa cautela. São necessários achados de mais materiais de *Mourasuchus* que preservem um forame incisivo para que o valor taxonômico dessa característica seja cada vez mais melhor avaliado.

Existe, também, a possibilidade de que o dimorfismo sexual explique algumas das diferenças existentes mesmo entre as espécies de *Mourasuchus* reconhecidas como válidas neste trabalho, como a diferença na presença de uma fossa na narina externa. Esta hipótese não encontra suporte no conhecimento acumulado sobre *Mourasuchus* atualmente, mas estudos posteriores podem trazer mais perspectivas sobre esta questão.

As observações feitas sobre a paleoecologia dos crocodiliformes que habitaram o Mioceno da região amazônica na América do Sul revelam que a extraordinária diversidade taxonômica e disparidade morfológica observada entre os membros desse táxon em tal período se explica por uma gama de fatores, como o clima quente e úmido, a existência de grandes corpos d'água, a heterogeneidade de ambientes, de habitats e de itens alimentares e a existência de um ambiente que se manteve estável por um longo tempo, entre outros. Tais fatores já eram aventados como uma explicação para a grande biodiversidade das regiões tropicais – como a Amazônia – desde trabalhos clássicos de naturalistas do século XIX, e a fauna de crocodiliformes do Mioceno da região amazônica da América do Sul se mostrou mais um formidável exemplo desse fenômeno.

7. Referências Bibliográficas

Aguilera, O.A. 2004. Tesoros Paleontológicos de Venezuela: Urumaco, patrimônio natural de la humanidad. *Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, Editora Arte*, Caracas, 148 pp.

Aguilera, O.A., Riff, D. & Bocquentin-Villanueva, J. 2006. A new giant *Purussaurus* (Crocodyliformes, Alligatoridae) from the upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology*, **4**, 221–232.

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. **Boletim Paleontologia em Destaque**, volume especial 2010, 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*, **30**, 85-103.

Augusta, B.G. 2013. Revisão sistemática e ontogenética dos materiais cranianos atribuídos ao gênero *Mariliasuchus* (Crocodyliformes, Notosuchia) e suas implicações taxonômicas e paleobiológicas. Dissertação de Mestrado. *Universidade de São Paulo, Museu de Zoologia*, 303 pp.

Barbosa-Rodrigues, B. 1892. Les Reptiles fossiles de la vallée de l'Amazone. *Vellosia*, **2**, 41–46.

Barrios, F. 2011. Nuevos restos de Alligatoridae Cuvier, 1807 (Eusuchia, Crocodylia) del Neógeno del Sur de la provincia de Salta. Implicancias sistemáticas. Tése de Licenciatura. *Universidad Nacional de Salta*, 168 pp.

Barrios, F. 2013. Presencia de *Caiman latirostris* (Daudin, 1802) (Crocodylia, Alligatoridae) en la Formación Piquete (Plioceno-Pleistoceno Temprano) de la Provincia de Salta, Argentina: implicancias paleoambientales y sistemáticas. *Ameghiniana*, **50**(5), 522-534.

Bartels, W.S. 1983. A transitional Paleocene-Eocene reptile fauna from the Bighorn Basin, Wyoming. *Herpetologica*, **39**(4), 359-374.

Bartels, W.S. 1984. Osteology and systematic affinities of the horned alligator *Ceratosuchus* (Reptilia, Crocodylia). *Journal of Paleontology*, **58**, 1347-1353.

Basu, D. 1980. Baby crocs in a valley of death. *International Wildlife*, **10**, 4-11.

Berg, D.E. 1966. Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, **52**, 1-105.

Bocquentin-Villanueva, J. 1984. Um nuevo Nettosuchidae (Crocodylia, Eusuchia) proveniente de la Formación Urumaco (Mioceno Superior), Venezuela. *Ameghiniana*, **21**, 3-8.

Bocquetin, J. C. & Buffetaut, E. 1981. *Hesperogavialis cruxenti* n. gen., n. sp., nouveau gavialide (Crocodylia, Eusuchia) du Miocène Supérieur (Huayquerien) d'Urumaco (Venezuela). *Geobios*, **14**, 415-419.

Bocquentin, J. & Souza-Filho, J.P. 1990. O crocodiliano sul-americano *Carandaisuchus* como sinonímia de *Mourasuchus* (Nettosuchidae). *Revista Brasileira de Geociências*, **20**, 230–233.

Bocquentin-Villanueva, J., Buffetaut, E. & Negri, F. R. 1989. Nova interpretação do gênero *Purussaurus* (Crocodylia, Alligatoridae). *Anais do XI Congresso Brasileiro de Paleontologia, Curitiba, Brasil*, 427–438.

Bona, P. 2007. Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana*, **44**(2), 435–445.

Bona, P. & Carabajal, A.P. 2013. *Caiman gasparinae* sp. nov., a huge alligatorid (Caimaninae) from the late Miocene of Paraná, Argentina. *Alcheringa*, **37**(4), 462-473.

Bona, P. & Desojo, J.B. 2011. Osteology and cranial musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia; Alligatoridae). *Journal of Morphology*, **272**(7), 780-795.

Bona, P. & Gasparini, Z. 2009. La presencia de *Caiman latirostris* (Alligatoridae, Caimaninae) en el Mio-Plioceno de Argentina y su implicancia biogeográfica. *Ameghiniana*, 46 (4), 63R -63R.

Bona, P., Riff, D. & Gasparini, Z. 2013a. Late Miocene crocodylians from Northeast Argentina: new approaches about the austral components of the Neogene South American crocodylian fauna. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **103**, 1-20.

Bona, P., Degrange, F.J. & Fernández, M. S. 2013b. Skull anatomy of the bizarre Crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *The Anatomical Record*, **296** (2), 227-239.

Bonaparte, J.F., 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**, 1-61.

Bown, T.M. & Kraus, M.J. 1983. Ichnofossils of the alluvial Willwood Formation (lower Eocene), Bighorn Basin, northwest Wyoming, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **43**(1-2), 95–128

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 pp.

Brito, S.P., Andrade, D.V. & Abe, A.S. 2002. Do Caimans eat fruit? *Herpetological Natural History*, **9**(1), 95-96.

Brochu, C.A. 1995. Heterochrony in the crocodylian scapulocoracoid. *Journal of Herpetology*, **29**(3), 464-468.

Brochu, C.A. 1996a. New eusuchian crocodyliforms from the Paleocene of West Texas: biogeographic and phylogenetic implications. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **28**, 6.

Brochu, C.A. 1996b. Closure of neurocentral sutures during crocodilian ontogeny: implications for maturity assessment in fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**(1), 49-62.

Brochu, C.A. 1997a. **Phylogenetic Systematics and Taxonomy of Crocodylia**. Tese de Doutorado. University of Texas, 467 pp.

Brochu, C.A. 1997b. 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. *Memoir Society of Vertebrate Paleontology*, **6**, 9-100.

Brochu, C.A. 2001. Crocodylian Snouts in Space and Time: Phylogenetic Approaches Toward Adaptive Radiation. *American Zoologist*, **41**, 564-585.

Brochu, C.A. 2003. Phylogenetic approaches toward crocodilian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **31**, 357–397.

Brochu, C.A. 2004a. Alligatorine phylogeny and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, 856–872.

Brochu, C.A. 2004b. A new gavialoid crocodylian from the Late Cretaceous of eastern North America and the phylogenetic relationships of thoracosaurids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, 610–633.

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

Brochu, C.A. 2006b. A new miniature horned crocodile from the Quaternary of the Aldabra Atoll, Western Indian Ocean. *Copeia*, **2006(2)**, 149-158.

Brochu, C. A. 2007a. Systematics and taxonomy of Eocene tomistomine crocodylians from Britain and Northern Europe. *Palaeontology*, **50(4)**, 917-928.

Brochu, C. A. 2007b. Morphology, relationships and biogeographic significance of an extinct horned crocodile (Crocodylia, Crocodylidae) from the Quaternary of Madagascar. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **150**, 835–63.

Brochu CA. 2010. A new alligatoroid from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming and the origin of caimans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**, 1109–1126.

Brochu, C.A. 2011. Phylogenetic relationships of *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 and the early history of caimanines. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**, S228-S256.

Brochu, C.A. 2013. Phylogenetic relationships of Palaeogene ziphodont eusuchians and the status of *Pristichampsus* Gervais, 1853. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, **103**, 521–550.

Brochu, C.A. & Rincon, A.D. 2004. A gavialoid crocodylian from the Lower Miocene of Venezuela. *Special Papers in Palaeontology*, **71**, 61–78.

Brochu, C. A. & Storrs, G. W. 2012. A giant crocodile from the Plio-Pleistocene of Kenya, the phylogenetic relationships of Neogene African crocodylines, and the antiquity of *Crocodylus* in Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **32**(3), 587.

Brochu, C.A., Njau, J., Blumenschine, R.J. & Densmore, L.D. 2010. A new horned crocodile from the Plio-Pleistocene hominid sites at Olduvai Gorge, Tanzania. *Plos One*, **5**(2), e9333. doi:10.1371/journal.pone.0009333.

Brühl, C.B. 1862. Das Skelett der Krokodilinen. Wilhelm Braumüller, Vienna, 48 pp.

Bryant, L.J. 1989. Non-dinosaurian lower vertebrates across the Cretaceous-Tertiary Boundary in northeastern Montana. *University of California Publications in Geological Sciences*, **134**, 1-107.

Buffetaut, E. 1975. Sur l'anatomie et la position systematique de *Bernissartia fagesii* Dollo. L. 1883, crocodilien du Wealdien de Bernissart, Belgique. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (sci. Terre)*, **51**, 1-20.

Buffetaut, E. & Hoffstetter, R. 1977. Découverte du Crocodilien *Sebecus* dans le Miocene du Pérou oriental. *Comptes Rendus l'Académie des Sciences de Paris (D)*, **284**, 1663–1666.

Busbey, A. B. 1986. New material of *Sebecus cf. huilensis* (Crocodylia: Sebecosuchia) from the Miocene La Venta Formation of Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **6**(1), 20-27.

Busbey, A. B. 1989. An Eocene caiman from the Texas Gulf Coast. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **9**(3), 15A.

Busbey, A. B. 1994. The structural consequences of skull flattening in crocodilians. Pp. 173-192 in J. J. Thomason (ed.) *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press, New York.

Buscalioni, A.D., Sanz, J.L. & Casanovas, M.L. 1992. A new species of the eusuchian crocodile *Diplocynodon* from the Eocene of Spain. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Abhandlungen*, **187**(1), 1-29.

Buscalioni, A.D., Ortega, F. & Vasse, D. 1997. New crocodiles (Eusuchia: Alligatoroidea) from the Upper Cretaceous of southern Europe. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des Planètes*, **325**, 525–530.

Buscalioni, A.D., Ortega, F., Weishampel, 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 of Vertebrate Paleontology*, **21**, 74–86.

Campbell, K. E., Frailey, C.D. & Romero-Pittman, L. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late sedimentation in Amazonia, and the birth of modern Amazon River system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **239**, 166-219.

Campbell, K.E., Prothero, D.R., Romero-Pittman, L., Herter, F. & Rivera, M. 2010. Amazonian magnetostratigraphy: Dating the first pulse of the Great American Faunal Interchange. *Journal of South American Earth Sciences*, **29**, 619–626.

Carpenter, K. 1983. *Thoracosaurus neocesariensis* (De Kay, 1842) (Crocodylia: Crocodylidae) from the Late Cretaceous Ripley Formation of Mississippi. *Mississippi Geology*, 4(1), 1-10.

Carroll, R.L. 1988. Vertebrate Paleontology and Evolution. WH Freeman & Company, Nova York, 698 pp.

Carvalho, A. L. 1951. Os jacarés do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional*, **43**, 127–152.

Case, E.C. 1925. Note on a new species of the Eocene crocodilian *Allognathosuchus*, *A. wartheni*. *Contributions from the Museum of Geology, University of Michigan*, **2**, 93-97.

Chabreck, R. H. & Joanen, T. 1979. Growth rates of American alligators in Louisiana. *Herpetologica*, **35**, 51-57.

Chiappe, L. 1988. Un nuevo *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) de la Formación Tremembé (Oligoceno), Estado de São Paulo, Brasil, y su significado paleoclimático. *Paula-Coutiana*, **3**, 49–66.

Clark, J.M & Norell, M.A. 1992. The Early Cretaceous crocodylomorph *Hylaeochampsia vectiana* from the Wealden of the Isle of Wight. *American Museum Novitates*, **3032**, 1-19.

Cidade, G.M. 2012. Descrição morfológica e análise ontogenética de novos espécimes de *Mourasuchus nativus* (Crocodylia, Caimaninae). Monografia de conclusão de curso de graduação. *Universidade Federal de Uberlândia*, 41 pp.

Cidade, G.M., Riff, D. & Souza-Filho, J.P. 2011. A Crocodylian braincase neomorph: the extra laterosphenoid bridge of *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *Ameghiniana*, **48**(4), 80.

Cidade, G. M., Riff, D. & Souza-Filho, J. P. 2012. Morfologia rostral de *Mourasuchus nativus* (Crocodylia, Caimaninae): inferências embasadas na caixa craniana. *Boletim de Resumos - VIII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, 112-112.

Cidade, G. M., Riff, D., Souza-Filho, J.P., Hsiou, A. S. & Montefeltro, F. 2013a. Description of nine new specimens of *Mourasuchus nativus* (Alligatoroidea, Caimaninae), and comments on ontogenetic development and intraspecific variation of the skull table. In: 73rd Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, 2013, Los Angeles. *Journal of Vertebrate Paleontology, Program and Abstracts*, 107-107.

Cidade, G.M., Souza, R.G., Fortier, D., Hsiou, A.S. & Riff, D. 2013b. The laterocaudal bridge of *Mourasuchus nativus* (Alligatoroidea, Caimaninae) and its possible functional and paleoecological implications. *Paleontologia em Destaque - Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Edição Especial de Outubro/2013*, 220-220.

Cidade, G. M., Bona, P., Perez, L., Tineo, D. & Poire, D. 2014. New paleoecological interpretations of the South American Miocene *Mourasuchus* (Alligatoroidea, Caimaninae). *Paleontologia em Destaque - Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Edição Especial de Agosto de 2014*, 49-49.

Cione, A. L., Azpelicueta, M. M., Bond, M., Carlini, A. A., Casciotta, J. R., Cozzuol, M. A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F. J., Noriega, J., Scillato-Yané, G. J., Soibelzon, L., Tonni, E. P., Verzi, D. & Vucetich, M. G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. Pp. 191-237 in F. G. Aceñolaza and R. Herbst (eds.) *El Neógeno de Argentina*. Insugeo, Série de Correlación Geológica, vol. 14, San Miguel de Tucumán.

Cope, E.D. 1867. Note on *Thoracosaurus brevispinus*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia*, **19**, 39.

Coulson, R.A., Coulson, T.D., Herbert, J.D. & Staton, M.A. 1987. Protein nutrition in the alligator. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **87A**, 449-459.

Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Sciences*, **21**, 185–203.

Darwin, C.R. 1859. The Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, Londres.

Davenport, J. 1987. Observations on captive juvenile saltwater crocodiles *Crocodylus porosus*. *British Herpetological Society Bulletin*, **21/22**, 51-53

Delfino, M. & Smith, T. 2012. Reappraisal of the morphology and phylogenetic relationships of the middle Eocene alligatoroid *Diplocynodon deponiae* (Frey, Laemmert, and Riess, 1987) based on a three-dimensional specimen. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **32** (6): 1358-1369. doi:10.1080/02724634.2012.699484.

Delfino, M., Martin, J.E. & Buffetaut, E. 2008a. A new species of *Acynodon* (Crocodylia) from the Upper Cretaceous (Santonian-Campanian) of Villaggio del Pescatore, Italy. *Palaeontology*, **51**, 1091–1106.

Delfino, M., Codrea, V., Folie, A., Dica, P., Godefroit, P. & Smith, T. 2008b. A complete skull of *Allodaposuchus precedens* Nopcsa 1928 (Eusuchia) and a reassessment

of the morphology of the taxon based on the Romanian remains. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**, 111–122.

Elsey, R. L. 2005. Unusual offshore occurrence of an American alligator. *Southeastern Naturalist*, **4**, 533–536.

Erickson, B.R. 1976. Osteology of the early eusuchian crocodile *Leidyosuchus formidabilis*, sp. nov. *Monographs of the Science Museum of Minnesota (Paleontology)*, **2**, 1-61.

Erickson, B.R. 1982. *Wannaganosuchus*, a new alligator from the Paleocene of North America. *Journal of Paleontology*, **56**(2), 492-506.

Farris, D. W., Jaramillo, C., Bayona, G. Restrepo-Moreno, S. Montes, C., Cardona, A. Mora, A., Speakman, R.J., Glasscock, M.D., Reiners, P. & Valencia, V. 2011. Fracturing of the Panamanian Isthmus during initial collision with South America. *Geology*, **39**, 1007–1010.

Fischer, A.G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, **14**, 64–81.

Fortier, D. 2011. O registro fóssil de crocodilianos na América do Sul: estado da arte, análise crítica e registro de novos materiais para o Cenozóico. Tese de Doutorado. *Universidade Federal do Rio Grande do Sul*, 360 pp.

Fortier, D. & Rincón, A. 2012. Pleistocene crocodylians from Venezuela, and the description of a new species of *Caiman*. *Quaternary International*, **305**, 141-148.

Fortier, D., Brochu, C.A. & Souza-Filho, J.P. 2009. The oldest record of *Caiman yacare*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**(3), 97A.

Fortier, D., Vilaboim, L. & Vasconcelos, A. 2010. Primeiro registro de Caimaninae para o Quaternário do Estado da Bahia. In: Paleo Minas, 2010, Uberlândia. *Livro de Resumos...*Uberlândia.

Fortier, D. C., Souza-Filho, J.P., Guilherme, E., Maciente, A. & Schultz, C. L. 2014. A new specimen of *Caiman brevirostris* (Crocodylia, Alligatoridae) from the Late Miocene of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*.

Fourtau, R. 1920. Contribution à l'etude des vertebres miocènes de l'Egypte. Egypt Survey Department, Cairo, 121 pp.

Freiberg, M.A. & Carvalho, A.L. 1965. El yacare sudamericano *Caiman latirostris* (Daudin). *Physis* XXV, **70**, 351-360.

Fürbringer, M. 1876. Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. Part III. *Gegenbaur's Morphologisches Jahrbuch*, **1**, 636-816.

Gasparini, Z. 1973. Revisión de los Crocodylia (Reptilia) fósiles del territorio Argentino. Su evolución, sus relaciones filogenéticas, su clasificación y sus implicancias estratigráficas. Tese de Doutorado. *Facultad de Ciencias Naturales La Plata*, 169 pp.

Gasparini, Z. 1981. Los Crocodylia fósiles de Argentina. *Ameghiniana*, **18**, 177–205.

Gasparini, Z. 1985. Un Nuevo cocodrilo (Eusuchia) Cenozoico de América del Sur. *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos MME–DNPM, série Geologia*, **27**, 51–53.

Gasparini, Z. 1996. Biogeographic evolution of the South American crocodilians.

Munchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, **30**, 159-84.

Gasparini, Z. & Báez, A. M. 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. *Actas...*, **2**, 377-415.

Gibbons, J. W. & Coker, J.W. 1978. Herpetofaunal colonization patterns of Atlantic coast barrier islands. *American Midland Naturalist*, **99**, 219–233.

Gilmore, C.W. 1910. *Leidyosuchus sternbergii*, a new species of crocodile from the Cretaceous Beds of Wyoming. *Proceedings of the United States National Museum*, **38**(1762), 485-502.

Gilmore, C.W. 1942. A new fossil reptile from the Upper Cretaceous of Utah. *United States National Museum Proceedings*, **1**, 109-114.

Gilmore, C.W. 1946. A new crocodilian from the Eocene of Utah. *Journal of Paleontology*, **20**, 62-67.

Goloboff, P. A., Farris, J. S. & Nixon, K. C. 2008. TNT: a free program for tree analysis using new technology. *Cladistics*, **24**(5), 774–86.

Grigg, G. C., Beard, L.A., Moulton, T.P., Queiroz Melo, M.T. & Taplin, L.E. 1998. Osmoregulation by the broad-snouted caiman, *Caiman latirostris*, in estuarine habitat in southern Brazil. *Journal of Comparative Physiology B*, **168**, 445–452.

Guérin, C. 1991. La faune de vertébrés du Pléistocène supérieur de l'aire archéologique de São Raimundo Nonato (Piauí, Brésil), Paris. *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences*, **312**(II), 567-572.

Guest, R.L. 2014. Description and phylogenetic analysis of a new alligatoroid from the Eocene of Laredo, Texas. Dissertação de Mestrado. *University of Iowa*, 89 pp.

Hall, P.M. & Portier, K.M. 1994. Cranial morphometry of New Guinea crocodiles (*Crocodylus novaeguineae*): ontogenetic variation in relative growth of the skull and an assessment of its utility as a predictor of the sex and size of individuals. *Herpetological Monographs*, **8**, 203–225.

Hastings, A.K., Bloch, J.I., Jaramillo, C.A., Rincon, A.F. & MacFadden, B.J. 2013. Systematic and biogeography of crocodylians from the Miocene of Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **33**(2), 239-263.

Hewett, D.F. 1920. The Heart Mountain Overthrust, Wyoming. *The Journal of Geology*, **28**(6), 536-557.

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...*, 79-79.

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

Holliday, C.M. & Gardner, N.M. 2012. A new Eusuchian Crocodyliform with novel cranial integument and its significance for the origin and evolution of Crocodylia. *PlosOne*, **7**(1), e30471. doi:10.1371/journal.pone.0030471

Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., Bermúdez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sánchez-Mesenguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T., Antonelli, A. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science*, **330**, 927-931.

Hsiou, A.S., Albino, A.M. & Ferigolo, J. 2010. Reappraisal of the South American Miocene snakes of the genus *Colombophis*, with description of a new species. *Acta Palaeontologica Polonica*, **55**(3), 365–379.

Huxley, T.H. 1875. On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodilia. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **31**, 423-438.

Iordansky, N.N. 1964. The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodilian skull. *Anatomischer Anzeiger*, **115**, 256-280.

Iordansky, N.N. 1973. The Skull of the Crocodylia. Pp. 201-262 in C. Gans, and T.S. Parsons (eds) *Biology of the Reptilia, Volume 4*. Academy Press, Nova York.

Iturralde-Vinent, M. A. 2006. Meso-Cenozoic Caribbean Paleogeography: Implications for the Historical Biogeography of the Region. *International Geology Review*, **48**, 791–827.

Jablonski, D., Roy, K. & Valentine, J.W. 2006. Out of the tropics: evolutionary dynamics of the latitudinal diversity gradient. *Science*, **314**, 102–106.

Jackson, K., Butler, D.G. & Brooks, D.R. 1996. Habitat and phylogeny influence salinity discrimination in crocodilians: implications for osmoregulatory physiology and historical biogeography. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**, 371–383.

Johnson, K.R., Nichols, D.J. & Hartman, J.H. 2002. Hell Creek Formation: A 2001 synthesis. Pp. 503-510 in J.H. Hartman, K.R. Johnson & D.J. Nichols (eds) *The Hell Creek Formation and the Cretaceous-Tertiary boundary in the northern Great Plains: An integrated continental record of the end of the Cretaceous*. Boulder, Colorado, Geological Society of America Special Paper 361, Boulder.

Kay, R.F., Madden, R.H., Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Mazzoni, M.M., Re, G.H., Heizler, M. & Sandeman, H. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South American land mammal age: Climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96**, 13235-13240.

Kellner, A. W. A., Pinheiro, A. E. P. & Campos, D. A. 2014. A New Sebecid from the Paleogene of Brazil and the Crocodyliform Radiation after the K–Pg Boundary. *PlosOne*, **9**, e81386.

Kirby, M.X.D., Jones, D.D. & MacFadden, B.J. 2008. Lower Miocene stratigraphy along the Panama Canal and its bearing on the Central American peninsula. *Plos One*, **3**, e2791.

Kraus, R. 1998. The cranium of *Piscogavialis jugaliperforatus* n. gen., n. sp. (Gavialidae, Crocodylia) from the Miocene of Peru. *Paläontologische Zeitschrift*, **72**, 389–406.

Langston, W., Jr. 1965. Fossil crocodilians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodilia in South America. *University of California Publications in Geological Sciences*, **52**, 1-168.

Langston, W., Jr. 1966. *Mourasuchus* Price, *Nettosuchus* Langston, and the family Nettosuchidae (Reptilia: Crocodilia). *Copeia*, **4**, 882-885.

Langston, W., Jr. 1975. Ziphodont crocodiles: *Pristichampsus vorax* (Troxell), New Combination, from the Eocene of North America. *Fieldiana: Geology*, **33**(16), 291-314.

Langston, W., Jr. 2008. Notes on a partial skeleton of *Mourasuchus* (Crocodylia, Nettosuchidae) from the Upper Miocene of Venezuela. *Arquivos do Museu Nacional*, **66**, 125–143.

Langston, W., Jr. & Gasparini, Z. 1997. Crocodilians, *Gryposuchus*, and the South Americans gavials. Pp: 113-154 in R.F. Kay, 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.

Latrubesse, E.M. & Rancy, A. 1998. The Late Quaternary of the Upper Juruá River, Southwestern Amazonia, Brazil: Geology and Vertebrate Palaeontology. Pp. 27-46 in J. Rabassa & M. Salemme (eds) *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. A. A. Balkema, Rotterdam.

Latrubesse, E.M., Cozzuol, M., Silva-Caminha, S.A.F., Rigsby, C.A., Absy, M.L. & Jaramillo, C. 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the Evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Reviews*, **99**, 99-124.

Lehman, T. M. & Coulson, A.B. 2002. A juvenile specimen of the sauropod dinosaur *Alamosaurus sanjuanensis* from the Upper Cretaceous of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Paleontology*, **76**(1), 156-172.

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*, **1**, 1–26.

Lundberg, J.G., Marshall, L.G., Guerrero, B.H., Malabarba, M.C. & Wesselingh, F. 1998. The stage for Neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers. Pp. 13-48 In L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena and C.A.S. Lucena (eds) *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre.

MacFadden, B. J. 2006. North American Miocene land mammals from Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**, 720–734.

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...*, 163-163.

Martin, B. G. & Bellairs, A.D'.A. 1977. The narial excrescence and pterygoid bulla of the gharial, *Gavialis gangeticus* (Crocodylia). *Journal of Zoology*, **182**, 541-558.

Martin, J.E. 2007. New material of the Late Cretaceous globidontan *Acynodon iberoccitanus* (Crocodylia) from southern France. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **27**, 362–372.

Martin, J.E. 2010. *Allodaposuchus* Nopsca, 1928 (Crocodylia, Eusuchia), from the Late Cretaceous of southern France and its relationships to Alligatoroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **30**, 756–767.

Masters, S., Sandau, S., Burk, D. & Krumenacker, L. J. 2010. A unique Eocene crocodylian from the Uinta Basin, Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**, 131A.

McKenna, D.D. & Farrell, B.D. 2006. Tropical forests are both evolutionary cradles and museums of leaf beetle diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 10947–10951.

Medem, F.J. 1958. The crocodylian genus *Paleosuchus*. *Fieldiana: Zoology*, **39**(21), 227-247.

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, Volume 2*. Universidad Nacional de Colombia, Bogota, 270 pp.

Medina, C.J. 1976. Crocodylians from the Late Tertiary of Northwestern Venezuela: *Melanosuchus fisheri* sp. nov. *Breviora*, **438**, 1-14.

Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C. M., McCune, A. R., McDade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T. D., Ricklefs, R. E., Roy, K., Sax, D. F., Schluter, D., Sobel, J. M., & Turelli, M. 2007. Evolution and

the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, **10**, 315-331.

Molnar, R. E. 2010. A new reconstruction of the skull of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliformes: Sebecosuchia) from the Eocene of Argentina. *Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium*, **1**, 314-330.

Montes, C., Cardona, A., McFadden, R.R., Moron, S., Silva, C.A., Restrepo-Moreno, S., Ramirez, D., Hoyos, N., Wilson, J., Farris, D.W., Bayona, G., Jaramillo, C., Valencia, V., Bryan, J. & Flores, J-A. 2012. Evidence for middle Eocene and younger emergence in Central Panama: implications for Isthmus closure. *Geological Society of America Bulletin*, **124**, 780–799. doi: 10.1130/B30528.1.

Mook, C. C. 1921a. *Brachygnathosuchus braziliensis*, a new fossil crocodilian from Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **44**(6), 43–49.

Mook, C. C. 1921b. *Allognatosuchus*, a new genus of Eocene crocodilians. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **44**, 105-110.

Mook, C.C. 1921c. The skull of *Crocodylus acer* Cope. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **44**, 117-121.

Mook, C.C. 1921d. Description of a skull of a Bridger crocodilian. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **44**, 111-116.

Mook, C.C. 1921e. Skull characters and affinities of the extinct Florida gavial *Gavialosuchus americana* (Sellards). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **44**, 33-41.

Mook, C.C. 1921f. Notes on the postcranial skeleton in the Crocodilia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **44**, 67-100.

Mook, C.C. 1923. A new species of *Alligator* from the Snake Creek Beds. *American Museum Novitates*, **73**, 1-13.

Mook, C.C. 1924. A new crocodilian from the Wasatch Beds. *American Museum Novitates*, **137**, 1-4.

Mook, C.C. 1927. The skull characters of *Crocodylus megarhinus* Andrews. *American Museum Novitates*, **289**, 1-8.

Mook, C. C. 1930. A new species of crocodilian from the Torrejon beds. *American Museum Novitates*, **447**, 1-11.

Mook, C.C. 1932. A study of the osteology of *Alligator prenasalis* (Loomis). *Bulletin of the Museum Of Comparative Zoology*, **74**, 19-41.

Mook, C.C. 1941a. A new fossil from Colombia. *Proceedings of the United States National Museum*, **91**(31-22), 55-61.

Mook, C.C. 1941b. A new crocodilian, *Hassiacosuchus kayi*, from the Bridger Eocene Beds of Wyoming. *Annals of the Carnegie Museum*, **28**, 207-220.

Mook, C.C. 1941c. A new crocodilian from the Lance Formation. *American Museum Novitates*, **1128**, 1-5.

Mook, C.C. 1946. A new Pliocene alligator from Nebraska. *American Museum Novitates*, **1311**, 295-304.

Mook, C.C. 1959. A new species of fossil crocodile of the genus *Leidyosuchus* from the Green River Beds. *American Museum Novitates*, **1933**, 1-6.

Moreno-Bernal, J.W. 2014. Fossil Crocodilians from the High Guajira Peninsula of Colombia, and the History of Neogene Crocodilian Diversity in Tropical South America. Dissertação de Mestrado. *University of Nebraska - Lincoln*, 66 pp.

Moulton, T. P., Magnusson, W.E. & Melo, M.T.Q. 1999. Growth of *Caiman latirostris* inhabiting a coastal environment in Brazil. *Journal of Herpetology*, **33**, 479–484.

Nopcsa, F. 1926. Neue Beobachtungen an Stomatosuchus. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **B 1926**, 212–215.

Norell, M.A. 1989. The higher level relationships of the extant Crocodylia. *Journal of Herpetology*, **23**, 325-335.

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*, **60**, 115–128.

Norell, M.A., Clark, J.M. & Hutchison, J.H. 1994. The Late Cretaceous alligatoroid *Brachychampsia montana* (Crocodylia): new material and putative relationships. *American Museum Novitates*, **3116**, 1–26.

Oliveira, M.R.S. & Souza-Filho, J.P. 2001. Distribuição geográfica da família Nettosuchidae (Crocodyliformes) na Amazônia sul-ocidental (Estado do Acre). *Boletim de Resumos do XVII Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 150.

O'Neill, F.M., Lucas, S.G. & Kues, B.S. 1981. *Akanthosuchus langstoni*, a new crocodilian from the Nacimiento Formation (Paleocene, Torrejonian) of New Mexico. *Journal of Paleontology*, **55**, 340-352.

Ösi, A., Clark, J.M. & Weishampel, D.B. 2007. First report on a new basal eusuchian crocodyliform with multicusped teeth from the Upper Cretaceous (Santonian) of Hungary. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Abhandlungen*, **243**, 169–177.

Owen, R. 1850. Monograph on the Fossil Reptilia of the London Clay, and of the Bracklesham and Other Tertiary Beds, Part II: Crocodilia (Crocodylus, etc.). Paleontographical Society, Londres, 50 pp.

Paolillo, A. & Linares, O.J. 2007. Nuevos cocodrilos Sebecosuchia del Cenozoico suramericano (Mesosuchia: Crocodylia). *Paleobiologia Neotropical*, **3**, 1–25.

Patterson, B. 1936. *Caiman latirostris* from the Pleistocene of Argentina, and a summary of South American Cenozoic Crocodilia. *Herpetologica*, **1**(29), 43-54.

Pinheiro, A.E.P., Foriter, D.C., Pol, D., Campos, D.A. & Bergqvist, L.P. 2012. A new Eocaiman (Alligatoridae, Crocodylia) from the Itaboraí Basin, Paleogene of Rio de Janeiro, Brazil. *Historical Biology: an International Journal of Paleobiology*, DOI:10.1080/08912963.2012.705838.

Piras, P. & Buscalioni, A.D. 2006. *Diplocynodon muelleri* comb. nov., an Oligocene diplocynodontine alligatoroid from Catalonia (Ebro Basin, Lleida Province, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**, 608–620.

Platt, S.G., Elsey, R.M., Liu, H., Rainwater, T.R., Nifong, J.C., Rosenblatt, A.E., Heithaus, M.R. & Mazzotti, F.J. 2013. Frugivory and seed dispersal by crocodilians: an overlooked form of saurochory? *Journal of Zoology*, doi: 10.1111/jzo.12052.

Pol, D. & Powell, J.E. 2011. A new sebecid mesoeucrocodylian from the Rio Loro Formation (Palaeocene) of north-western Argentina. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **163**, S7–S36.

Price, L. I. 1964. Sobre o crânio de um grande crocodilídeo extinto do Alto de Rio Juruá, Estado do Acre. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **56**, 59-66.

Price, L.I. 1967. Sobre a mandíbula de um gigantesco crocodilídeo extinto do alto rio Juruá, Estado do Acre. Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica. *Geociências*, **1**, 359–371.

Ravelo, A.C., Andreasen, D.H., Lyle, M., Lyle, A.O. & Wara, M.W. 2004. Regional climate shifts caused by gradual global cooling in the Pliocene epoch. *Nature*, **429**, 263–267.

Richardson, K.C., Webb, G.J.W. & Manolis, S.C. 2002. Crocodiles: Inside Out. A Guide to the Crocodilians and their Functional Morphology. Chipping Norton, Surrey Beaty & Sons, 172 pp.

Riff, D., Romano, P.S.R., Oliveira, G.R. & Aguilera, O.A. 2010. Neogene Crocodile and Turtle Fauna in Northern South America. Pp. 259-280 in C. Hoorn & F. Wesselingh (eds) *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell, Londres.

Rovereto, C. 1912. Los crocodilos fósiles en las capas del Paraná. *Anales de Museo Nacional de Buenos Aires*, 22, 339–369.

Rusconi, C. 1937. Nuevo aligatorino del Paleoceno Argentino. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires*, 8, 1–5.

Salas-Gismondi, R., Antoine, P.O., Baby, P., Brusset, S., Benammi, M., Espurt, N., De Franceschi, D., Pujos, F., Tejada, J. & Urbina, M. 2007. Middle Miocene Crocodiles from the Fitzcarrald Arch, Amazonian Peru. *Cuadernos del Museo Geominero*, 8, 355-360.

Salas-Gismondi, R., Flynn, J.J., Baby, P., Tejada-Lara, J.V., Wesselingh, F.P. & Antoine, P.-O. 2015 A Miocene hyperdiverse crocodilian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands. *Proceedings of the Royal Society B*, 282, 20142490. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2014.2490>

Salisbury, S.W. & 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*, 20, 179-227.

Sánchez-Villagra, M.R. & Aguilera, O.A. 2006. Neogene vertebrates from Urumaco, Falcón State, Venezuela: diversity and significance. *Journal of Systematic Paleontology*, 4(3), 213-220.

Savage, G.E. 1951. Report on fossil vertebrates from the Upper Magdalena Valley, Colombia. *Science*, **114**, 186-187.

Scheyer, T. M. & Moreno-Bernal, J.W. 2010. Fossil crocodylians from Venezuela in the context of South American faunas. Pp. 192-213 in M. R. Sánchez-Villagra, O. A. Aguilera & A. A. Carlini (eds.) *Urumaco and Venezuelan Palaeontology - The Fossil Record of the Northern Neotropics*. Indiana University Press, Bloomington.

Scheyer, T.M., Aguilera, O.A., Delfino, M., Fortier, D.C., Carlini, A. A., Sánchez, R., Carrillo-Briceño, J.D., Quiroz, L. & Sánchez-Villagra, M.R. 2013. Crocodylian diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics. *Nature Communications*, **4**:1907.

Schmidt, K.P. 1941. A new fossil alligator from Nebraska. *Fieldiana: Geology*, **8**, 27-32.

Sellards, E.H. 1915. A new gavial from the Late Tertiary of Florida. *American Journal of Science*, **40**, 135-138.

Sereno P.C. & Larsson, H.C.E. 2009. Cretaceous crocodyliforms from the Sahara. *ZooKeys*, **28**, 1–143.

Sill, W. D. 1970. Nota preliminar sobre un nuevo gavial del Plioceno de Venezuela y una discusión de los gaviales sudamericanos. *Ameghiniana*, **7**, 151–159.

Simpson, G.G. 1930. *Allognathosuchus mooki*, a new crocodile from the Puerco Formation. *American Museum Novitates*, **445**, 1-16.

Simpson, G.G. 1933. A new crocodilian from the *Notostylops* Beds of Patagonia. *American Museum Novitates*, **623**, 1–9.

Simpson, G.G. 1937. An ancient eusuchian crocodile from Patagonia. *American Museum Novitates*, **965**, 1–20.

Souza, R. G., Barrios, F., Cidade, G. M., Hsiou, A. S. & Riff, D. 2013. O ciclo deposicional da Formação Ituzaingó durante o Mioceno Superior e seu impacto na diversidade de Crocodylia. *Paleontologia em Destaque - Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia, Edição Especial de Outubro/2013*, 286-287.

Souza-Filho, J.P. 1987. *Caiman brevirostres* sp. nov., um novo Alligatoridae da Formação Solimões (Pleistoceno) do Estado do Acre, Brasil. *Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontología*, 173–180.

Souza-Filho, J.P. 1998. Novas formas fósseis de Crocodylia (Alligatoridae e Gavialidae) da Formação Solimões, Cenozóico do Estado do Acre-Brasil, representadas por materiais cranianos e mandibulares. Tese de Doutorado. *Universidade Federal do Rio Grande do Sul*, 163 pp.

Souza Filho, J.P. & Bocquentin-Villanueva, J. 1991. *Caiman niteroiensis* sp. nov., Alligatoridae (Crocodylia) do Neógeno do Estado do Acre, Brasil. *Resumos XII Congresso Brasileiro de Paleontologia, São Paulo*, 37.

Souza-Filho, J.P. & Guilherme, E. 2011a. Ampliação da diagnose e primeiro registro de *Mourasuchus arendsi* (Crocodylia-Nettosuchidae) no Neógeno da Formação Solimões, Amazônia Sul-Occidental. Pp. 399-408 in I.S. Carvalho (ed) *Paleontologia: Cenários de Vida, Volume 4 (1ª Edition)*. Interciência, Rio de Janeiro.

Souza-Filho, J.P. & Guilherme, E. 2011b. Novo registro de *Mourasuchus amazonensis* Price, 1964, no Mioceno-Superior do Estado do Acre, Brasil. *Anais do XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Natal, Brasil*, 656-659.

Souza-Filho, J.P. & Kischlat, E. 1995. Novos registros de *Mourasuchus* Price, 1964 (Crocodylia, Nettosuchidae) Cenezóico do Estado do Acre, Brasil. *Atas do XIV Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 127.

Staton, M.A. 1988. Studies on the use of fats and carbohydrates in the diet of American alligators (*Alligator mississippiensis*). Tese de Doutorado. *University of Georgia*, 302 pp.

Steel, R. 1973. Crocodylia. Pp 1-116 in O. Kuhn (ed) *Handbuch der Palaeoherpetologie, Volume 16*. Fischer-Verlag, Portland.

Sternberg, C.M. 1932. The skull of *Leidyosuchus canadensis* Lambe. *American Midland Naturalist*, **13**,157-168.

Stromer, E. 1925. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 7. *Stomatosuchus inermis* Stromer, ein schwach bezahnter Krokodilier und 8. Ein Skelettrest des Pristiden *Onchopristis numidus* Huag sp. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung*, **30**, 1–22.

Stromer, E. 1933. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltierreste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman), 12; die procoelen Crocodilia. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung*, **15**, 1–55.

Taplin, L. E. & Grigg, C.G. 1989. Historical zoogeography of the Eusuchian crocodilians: a physiological perspective. *American Zoologist*, **29**, 885–901.

Tauxe, L., Gee, J., Gallet, Y., Pick, T. & Bown, T. 1994. Magnetostratigraphy of the Willwood Formation, Bighorn Basin, Wyoming: new constraints on the location of Paleocene/Eocene boundary. *Earth and Planetary Science Letters*, **125**(1), 159-172.

Thornbjarnason, J. 1992. Crocodiles: An Action Plan for Their Conservation. IUCN. Gland, 136 pp.

Tineo, D.E., Bona, P., Pérez, L.M., Vergani, G.D., González, G., Poiré, D.G., Gasparini, Z.N. & Legarreta, P. 2014. Palaeoenvironmental implications of the giant crocodylian *Mourasuchus* (Alligatoridae, Caimaninae) in the Yecua Formation (late Miocene) of Bolivia. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, **39**, DOI: 10.1080/03115518.2015.967162.

Van Houten, F. B. 1944. Stratigraphy of the Willwood and Tatnall Formations in northwestern Wyoming. *Geological Society of America Bulletin*, **55**, 165-210.

Vanzolini, P. E. & Heyer, W.R. 1985. The American herpetofauna and the interchange. Pp. 475-487 in E. G. Stehli and S. D. Webb (eds). *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, Nova York.

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. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 1245–1254.

Wallace, A.R. 1878. Tropical Nature and Other Essays. Macmillan, Nova York, 357 pp.

Westgate, J.W. 1989. Lower vertebrates from an estuarine facies of the Middle Eocene Laredo Formation (Claiborne Group), Webb County, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **9**(3), 282-294.

Whitaker, R. 2007. The gharial: going extinct again. *Iguana*, **14**(1), 25-33.

White, T. E. 1942. A new alligator from the Miocene of Florida. *Copeia*, **1942**, 3-7.

Williamson, T.E. 1996. ?*Brachychampsia sealeyi*, sp. nov., (Crocodylia, Alligatoroidea) from the Upper Cretaceous (lower Campanian) Menefee Formation, northwestern New Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**(3), 421-431.

Willis, P.M.A. 1993. *Trilophosuchus rackhami* gen et sp. nov., a new crocodilian from the early Miocene limestones of Riversleigh, northwestern Queensland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13**(1), 90-98.

Willis, P.M.A. & Molnar, R.E. 1991. A new middle Tertiary crocodile from Lake Palankarinna, South Australia. *Records of the South Australian Museum*, **25**, 39-55.

Wu, X.C., Sues, H.D. & Sun, A. 1995. A plant-eating crocodyliform reptile from the Cretaceous of China. *Nature*, **376**, 678-680.

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*, **39**(2), 351-375.

Apêndice 1

1.1 Lista de materiais de *Mourasuchus* descritos ou re-analisados neste trabalho

Esta lista de materiais de *Mourasuchus* submetidos a descrição morfológica ou a uma re-análise taxonômica neste trabalho está classificada de acordo com a taxonomia válida quando da confecção deste trabalho – ou seja, sem levar em conta a revisão taxonômica proposta nos resultados desta dissertação.

Mourasuchus amazonensis: DGM 526-R (holótipo, crânio quase completo com uma hemi-mandíbula esquerda), UFAC-5269 (jugal isolado)

Mourasuchus arendsi: CIAAP-1297 (holótipo, crânio quase completo com mandíbula direita quase completa, fragmento de mandíbula esquerda, escápula e coracoide isolados, seis primeiras vértebras cervicais articuladas, duas vértebras tentativamente cervicais e três vértebras tentativamente dorsais isoladas), UFAC-5716 (crânio quase completo, sem a tábua craniana) UFAC-5883 (crânio incompleto, composto da tábua craniana até uma porção um pouco anterior às órbitas), UFAC-1799 (duas pré-maxilas incompletas e articuladas) e UFAC-1818 (pré-maxila direita isolada).

Mourasuchus nativus: UFAC-1424 (crânio incompleto, composto pela tábua craniana além de ambos os quadrados, quadrado-jugais e jugais), AMNH-14441 (tábua craniana isolada).

Mourasuchus cf. *arendsi*: MCNC-PAL-110-72V (crânio completo com ambas as hemi-mandíbulas). O material pós-craniano deste espécime, composto por vértebras isoladas, fragmentos de costelas, partes das cinturas pélvica e escapular e osteodermas isolados, foi descrito por Langston (2008).

1.2 Lista de materiais de crocodilianos vivos utilizadas em comparações anatômicas

Alligator mississippiensis: AMNH-R-71621

Caiman crocodilus: AMNH-R-43291, AMNH-R-73048, AMNH-R-137179

Caiman latirostris: AMNH-R-143183

Caiman yacare: AMNH-R-97305

Crocodylus rhombifer: AMNH-R-6178

Melanosuchus niger: AMNH-R-58130, DGM-286-RR

Paleosuchus palpebrosus: AMNH-R-97326, AMNH-R-93812

Paleosuchus trigonatus: AMNH-R-58136, AMNH-R-66391

1.3 Lista de materiais de crocodiliformes fósseis utilizada em comparações anatômicas

Balanerodus logimus: UCMP-45787

Barinasuchus arveloi: MAAT-0260

Caimaninae indet: UCMP-39978

Gryposuchus croizati: MCNC-URU-2002-77

Melanosuchus fisheri: MCNC 243

Mourasuchus atopus: UCMP 38012

Mourasuchus nativus: MLP-73-iv-15-8, MLP-73-iv-15-9

Mourasuchus sp.: UFAC-1431, UFAC-5757 e UFAC-5809

Purussaurus mirandai: CIAAP-1369.

Purussaurus neivensis: UCMP 39704

Voay robustus: AMNH-3101

1.4 Lista de espécimes e publicações consultados para a codificação dos caracteres utilizados nas análises filogenéticas deste trabalho

A codificação do novo caráter proposto – bem como a revisão das codificações já propostas, especialmente daqueles caracteres que não foram propostos por Brochu (2011), citados acima – foram realizadas tanto através de análises de materiais disponíveis em coleções quanto por análises de fotografias e dados disponíveis na literatura científica. Uma lista das fontes das codificações para cada espécie será oferecida a seguir; os materiais consultados em coleções serão citados através dos seus números de tombo, enquanto as bibliografias consultadas para a codificação serão citadas através do nome do autor acompanhado do ano em que o trabalho foi publicado.

Acynodon adriaticus: Delfino *et al.* (2008a)

Acynodon iberoccitanus: Buscalioni *et al.* (1997); Martin (2007).

Albertochampsia langstoni: SMM P. 67.15.3

Alligator mississippiensis: AMNH 71621.

Alligator sinensis: AMNH 23898 e AMNH 23907.

Alligator mcgrewi: Schmidt (1941).

Alligator olseni: White (1942).

Alligator mefferdi: Mook (1946).

Alligator prenasalis: Mook (1932).

Alligator thomsoni: Mook (1923).

Allodapasuchus precedens: Buscalioni *et al.* (2001); Delfino *et al.* (2008b); Martin (2010)

Allognathosuchus polyodon: Brochu (2004a); Mook (1921b).

Allognathosuchus wartheni: Case (1925); Bartels (1983)

Arambourgia gaudryi: Brochu (1999)

Asiatosuchus germanicus: Berg (1966)

Australosuchus clarkae: Willis & Molnar (1991).

Bernissartia fagesii: Buffetaut (1975); Norell & Clark (1990).

Borealosuchus acutidentatus: Brochu (1997b)

Borealosuchus formidabilis: Erickson (1976).

Borealosuchus sternbergii: Gilmore (1910); Brochu (1997b).

Borealosuchus wilsoni: AMNH 7637; Mook (1959).

Boverisuchus magnifrons: Brochu (2013).

Boverisuchus vorax: Langston (1975); Brochu (2013).

Brachychampsa montana: AMNH 5032; Norell *et al.* (1994)

Brachychampsa sealeyi: Williamson (1996).

Caiman brevirostres: UFAC 196, UFAC 5388, Fortier *et al.* (2014).

Caiman crocodilus: AMNH R 43291, AMNH R 73048, AMNH R 137179.

Caiman gasparinae: Bona & Carabajal (2013).

Caiman latirostris: AMNH R 28367, AMNH R 143183.

Caiman yacare: AMNH R 97305.

Centenariosuchus gilmorei: Hastings *et al.* (2013).

Ceratosuchus burdoshi: Bartels (1984).

Crocodylus acer: Mook (1921c).

Crocodylus acutus: AMNH R 9659.

Crocodylus affinis: Mook (1921d).

Crocodylus megarhinus: Mook (1927)

Crocodylus niloticus: AMNH 10081.

Crocodylus porosus: AMNH R 66378.

Culebraushcus mesoamericanus: Hasings *et al.* (2013).

Diplocynodon darwini: HLMD-Me 7500; Brochu (1997).

Diplocynodon deponiae: Delfino & Smith (2012).

Diplocynodon hantoniensis: AMNH 27632; Owen (1850); Brochu (1999); Piras & Buscalioni (2006).

Diplocynodon muelleri: Piras & Buscalioni (2006)

Diplocynodon ratelii: Brochu (1997a).

Diplocynodon tormis: Buscalioni *et al.* (1992).

Eocaiman cavernensis: AMNH 3158; Simpson (1933).

Eocaiman itaboraiensis: MCT 1791-R, MCT 1792-R, MCT 1793-R, MCT 1794-R; Pinheiro *et al.* (2012).

Eocaiman palaeocenicus: MPEF - PV 1933; Bona (2007).

Eogavialis africanum: SMNS 11785.

Eosuchus minor: Brochu (2006a).

Eothoracosaurus mississippiensis: Brochu (2004b)

Gavialis gangeticus: AMNH R 88316.

Globidentosuchus brachyrostris: Scheyer *et al.* (2013).

Gryposuchus colombianus: UCMP 41136; UCMP 38358; UCMP 39389; Langston (1965).

Hassiacosuchus haupti: Brochu (2004a)

Hylaeochampta vectiana: Clark & Norell (1992); Brochu (1997a)

Iharkutosuchus makadii: Ösi *et al.* (2007)

Kambara implexidens: Sallisbury & Willis (1996)

Kentisuchus spenceri: Brochu (2007a)

Leidyosuchus canadensis: AMNH 5352; Sternberg (1932).

Mecistops cataphractus: AMNH R 29300.

Melanosuchus fisheri: MCNC 243; Medina (1976).

Melanosuchus niger: AMNH R 58130.

Mourasuchus amazonensis: DGM 526-R; Price (1964).

Mourasuchus atopus: UCMP 38012, CIAAP-1297; Langston (1965), Bocquentin-Villanuvea (1984).

Mourasuchus sp. nov.: MCNC-PAL-110-72V.

Navajosuchus mooki: AMNH 6780; Simpson (1930).

Necrosuchus ionensis: AMNH 3219; Brochu (2011).

Orthogenysuchus olseni: AMNH 5178; Mook (1924).

Osteolaemus osborni: AMNH R 160900.

Osteolaemus tetrapsis: YPM HER R 16944.

Paleosuchus palpebrosus: AMNH R 93812, AMNH R 97326.

Paleosuchus trigonatus: AMNH R 58136, AMNH R 66391.

Planocrania datagensis: Brochu (2013)

Planocrania hengdongensis: Brochu (2013)

Procaimanoidea kayi: Mook (1941b).

Procaimanoidea utahensis: Gilmore (1946).

Prodiplocynodon langi: Mook (1941c).

Purussaurus mirandai: UNEFM-CIAAP-1369; Aguilera *et al.* (2006).

Purussaurus neivensis: UCMP 39704; Langston (1965).

Rimasuchus lloidy: Fourtau (1920).

Stangerochampsia maccabei: Wu *et al.* (1996)

Thecachampsia americana: Sellards (1915); Mook (1921e);

Thoracosaurus neocesariensis: Carpenter (1983)

Tomistoma schlegelli: AMNH 15177

Trilophosuchus rackhami: Willis (1993).

Tsoabichi greenriverensis: Brochu (2010).

Voay robustus: AMNH 3101 e AMNH 3104; Brochu (2007b).

Wannaganosuchus brachymanus: Erickson (1982).

Apêndice 2

Ilustração da filogenia entre os grandes grupos de Eusuchia obtida por todas as análises filogenéticas realizadas nesta dissertação, mostrando todos os táxons envolvidos. A filogenia de Caimaninae não está detalhada por já ter sido retratada nas figuras 68, 71 e 72.