



Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia

Paula BONA¹

Abstract. A NEW SPECIES OF *EOCAIMAN* SIMPSON (CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE) FROM THE LOWER PALEOCENE OF PATAGONIA. *Eocaiman* Simpson represents one of the few known taxa of alligatorids from the Paleogene of South America. This genus is accurately recorded in Patagonia in the late Eocene, with *E. cavernensis* Simpson, and in the middle Miocene in the area of La Venta, Colombia, with *Eocaiman* sp. In this paper a new species, *Eocaiman palaeocenicus* sp. nov., from the upper levels of the Salamanca Formation (Lower Paleocene) is described on the basis of new remains recently found in the coastal zone of the province of Chubut, Argentina. The Alligatoridae are poorly represented in the Paleogene in South America and they have not been recorded in the upper Cretaceous in this continent. However, the presence of *E. palaeocenicus* sp. nov. in the Lower Paleocene of Patagonia supports the hypothesis of an early diversification of Caimaninae in South America.

Resumen. *Eocaiman* Simpson representa uno de los pocos taxones de aligatridos caimaninos conocidos del Paleógeno de América del Sur. Este género se encuentra registrado con seguridad en Patagonia en el Eoceno tardío, con *E. cavernensis* Simpson, y en el Mioceno Medio en el área de La Venta, Colombia, con *Eocaiman* sp. En este trabajo se describe una nueva especie *Eocaiman palaeocenicus* sp. nov., proveniente de los niveles superiores de la Formación Salamanca (Paleoceno Inferior), sobre la base de restos recuperados recientemente en la zona costera de la provincia del Chubut, Argentina. Los Alligatoridae están pobremente representados en el Paleógeno en América del Sur y hasta el momento no han sido registrados en rocas del Cretácico tardío en este continente. No obstante, la presencia de *E. palaeocenicus* sp. nov. en el Paleoceno Inferior en Patagonia da sustento a la hipótesis de una diversificación temprana de los Caimaninae en América del Sur.

Key words. Argentina. Chubut. Lower Paleocene. Salamanca Formation. Caimaninae. Systematics.

Palabras clave. Argentina. Chubut. Paleoceno Inferior. Formación Salamanca. Caimaninae. Sistemática.

Introducción

El registro fósil de los Crocodylia (*sensu* Brochu, 1999) del Paleógeno de América del Sur se caracteriza por ser discontinuo y extremadamente fragmentario. Este hecho representa un factor limitante a la hora de explorar la historia evolutiva y biogeográfica de los caimanes sudamericanos. Uno de los pocos taxones de aligatridos sudamericanos extintos conocidos hasta el presente era *Eocaiman cavernensis* Simpson, 1933, descrito sobre la base de material procedente de las barrancas sur del Lago Colhué Huapí (Chubut, Argentina) (edad "Barranquense", Eoceno tardío, Kay *et al.*, 1999). Posteriormente, restos de dentarios del Mioceno Medio de La Venta,

Colombia (Langston, 1965; Flynn y Swisher, 1995) fueron referidos a *Eocaiman* sp. con lo que se amplió la distribución geográfica y temporal del género. Gasparini (1981) refirió a ?*Eocaiman* sp. un fragmento de maxilar con dientes provenientes de Zanjón de Lema, costa de la Provincia del Chubut (figura 1), de los niveles asignados al Paleoceno Inferior de la Formación Salamanca (Lesta y Ferello, 1972).

En este trabajo se describe una nueva especie de *Eocaiman*, *E. palaeocenicus* sp. nov., sobre la base de restos más completos recuperados recientemente en el área de El Gauchito, centro-este de la provincia del Chubut, Argentina (figura 1), en niveles superiores de la Formación Salamanca (Bona *et al.*, 1998: fig. 2). *E. palaeocenicus* sp. nov., representa una de las especies de caimaninos más antiguas conocidas (véase Rusconi, 1937; Simpson, 1937; Brochu, 1997) y da sustento a la idea de una temprana diversificación de aligatridos en América del Sur (Simpson, 1933, 1937; Sill, 1968).

¹División Paleontología Vertebrados. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Paseo del Bosque S/N, 1900 La Plata, Argentina. paula_bona@yahoo.com.ar.

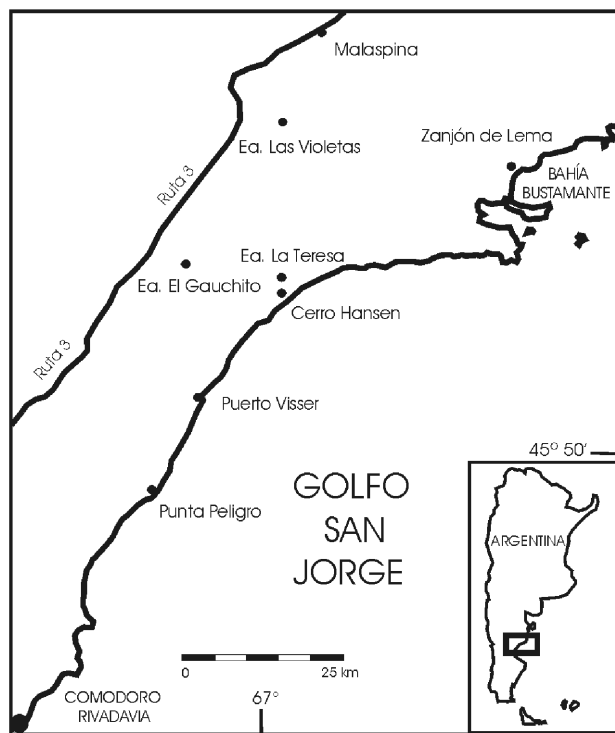


Figura 1. Mapa de ubicación. Modificado de Andreis *et al.* (1975) / location map. Modified from Andreis *et al.* (1975).

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

Material y métodos

Para resolver la sistemática de *Eocaiman palaeocenicus* sp. nov. la especie fue incluida en un análisis filogenético de los Alligatoroidea, propuesto por Brochu (1999). El análisis fue restringido a los Alligatoroidea Caimaninae. Para ello se incluyeron todas las especies de Caimaninae consideradas por Brochu (1999), dos especies de Alligatorinae: *Allognathosuchus wartheni* Case y *Alligator mississippiensis* Daudin y dos especies de alligatoroidea "basales": *Brachychampsia sealyi* Williamson y *Diplocynodon hantoniensis* (Wood). A su vez se incluyó el carácter "mandíbula baja en el sector anterior: dentario a nivel del 1° y 4° diente más bajo que a nivel del 11°-12° (0); dentario a nivel del 1° y 4° diente igual o más alto que a nivel del 11°-12° (1). La lista completa

de caracteres utilizados en el análisis, y la definición de sus estados se encuentran expresadas en Brochu (1999: 91-93). Los caracteres multiestado fueron considerados como no aditivos. Para el análisis se utilizó el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2006) y se realizó una búsqueda exacta. Se obtuvieron dos árboles más parsimoniosos de 97 pasos. El resultado del consenso estricto se encuentra expresado en la figura 4.

Para el estudio morfológico comparativo se estudiaron, además, ejemplares de caimanes actuales pertenecientes a la Colección Herpetológica del MLP. *Caiman latirostris* (Daudin): MLP R- 5039, 5047; *Caiman yacare* (Daudin): MLP R-5040, 5042, 5046, 5049, 5050, 5052, 5053, 5056 y 5057.

Paleontología sistemática

CROCODYLIA Gmelin, 1788
ALLIGATOROIDEA Gray, 1844
ALLIGATORIDAE Gray, 1844
CAIMANINAE Norell, 1988

Género *Eocaiman* Simpson, 1933

Especie tipo. *Eocaiman cavernensis* Simpson, 1933.

Eocaiman palaeocenicus sp. nov.
Figuras 2.1-2.8; 3.1-3.3

1993. cf. *Caiman* sp. Bonaparte *et al.*, p. 9.

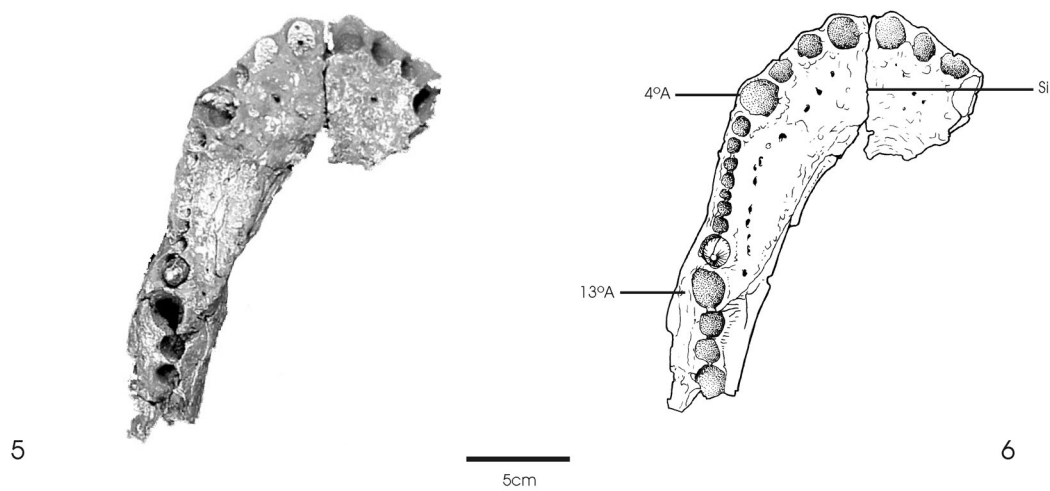
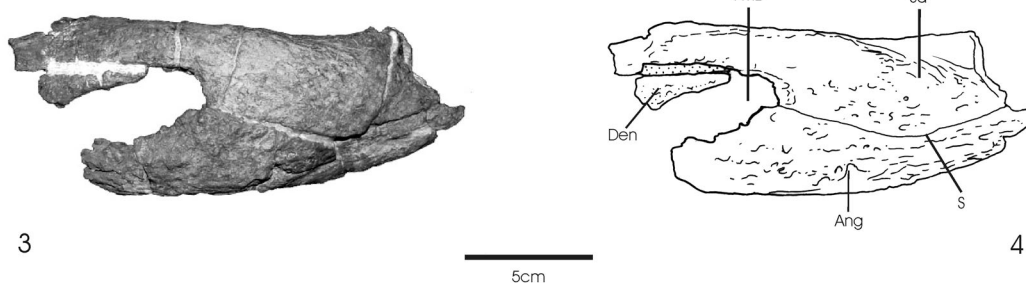
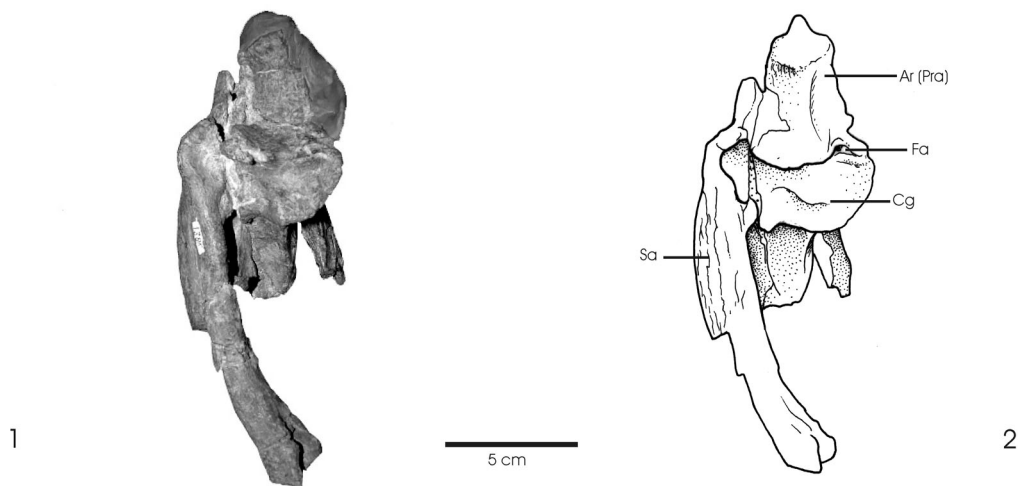
Holotipo. MPEF - PV 1933 mandíbula parcialmente completa. Hemimandíbula izquierda representada por el dentario, preservado desde región sinfisal hasta el sector correspondiente al 17° alvéolo, incompleto, con el 12° diente implantado, y por la porción mandibular posterior, representada por el surangular, angular y el articular, con proceso retroarticular. Hemimandíbula derecha con la región sinfisal, desde el 1° alvéolo hasta la mitad del 4°, otro sector que incluye los alvéolos 6° y 12°, y la porción posterior mandibular representada por el angular, surangular y articular, con proceso retroarticular.

Etimología. En alusión al Paleoceno.

Procedencia geográfica, estratigráfica y antigüedad.

El holotipo fue recuperado en la localidad de El Gauchito (45° 14' S, 67° 06' O; figura 1), provincia del Chubut, Argentina, de un nivel infrayacente al Banco Negro Inferior Feruglis, 1949 (Bona *et al.*, 1998, fig. 2). Estas sedimentitas fueron asignadas al Daniano Medio-Superior (Méndez, 1966; Bertels, 1975a, 1975b, 1977; Somoza *et al.*, 1995) y corresponden a los térmi-

Figura 2. *Eocaiman palaeocenicus* sp. nov. (MPEF-PV 1933, holotipo / holotype). 1, 2, vista dorsal del sector posterior de la hemimandíbula derecha / dorsal view posterior sector of the right mandible. 3, 4, vista lateral externa del sector posterior de la hemimandíbula izquierda / lateral view of the left mandible posterior sector. 5-8, sector anterior de la mandíbula (dentarios) / anterior sector of the mandible (dentary); 5-6, vista dorsal / dorsal view; 7-8, vista lateral / lateral view. A, alvéolo / alveolus; Ang, angular / angular; Ar, articular / articular; Cg, cavidad glenoidea / glenoid cavity; Den, dentario / dentary; Fa, foramen aërum; FME, fenestra mandibular externa / external mandibular fenestra; Pra, proceso retroarticular / retroarticular process, S, sutura / suture; Sa, surangular / surangular; Si, sínfisis / symphysis.



nos superiores de la Formación Salamanca (Lesta y Ferello, 1972).

Diagnosis. Se diferencia de *E. cavernensis* por presentar una mandíbula más robusta, el margen externo del dentario en vista dorsal, entre los alvéolos 4° y 12°, divergente respecto del margen interno, la fenestra mandibular externa redondeada posteriormente y el angular bajo, no superando la altura del surangular en el sector posterior a la fenestra mandibular externa, en vista lateral externa.

Diagnosis. *It differs from E. cavernensis in having: a robust lower jaw; external and internal margins of the dentary anteriorly divergent between alveoli 4° and 12° in dorsal view, an external mandibular fenestra with a rounded posterior border and the angular lower than the surangular (posteriorly to the external mandibular fenestra in lateral view).*

Material referido. MPEF PV- 1935, fragmento de dentario derecho, con fragmentos de los dientes 8°, 11° y 12° implantados; MPEF PV- 1936, fragmento de dentario izquierdo con dientes implantados (posiblemente 14° y 15°); MLP 90- II- 12- 117, diente; MLP 90- II- 12- 124, diente; MLP 93 XII- 10- 11, fragmento de dentario derecho, correspondiente a la porción del 4° al 13° alvéolo; MLP 93 XII- 10- 13, fragmento anterior de dentario izquierdo; MLP 95- XII- 10- 20, porción anterior de dentario derecho, desde el alvéolo 1° hasta el 11°; MLP 95- XII- 10- 27, diente; MACN- PV CH 1914, fragmento mandibular derecho, correspondiente a la porción articular, representado por el articular y el surangular articulados; MACN- PV CH 1915, porción anterior de dentario izquierdo, con los alvéolos del 2° al 11° preservados; MACN- PV CH 1916, porción anterior de dentario derecho, con los alvéolos del 3° al 7°; MACN- CH 1627, fragmento mandibular izquierdo, correspondiente a la porción articular, representado por el articular, surangular y angular articulados.

Descripción. El holotipo (MPEF - PV 1933) corresponde a una mandíbula cuyo largo estimado es de 420 mm. La región sinfisal es ancha y baja. El largo de la sínfisis, en relación con el ancho máximo de la mandíbula a nivel de la sínfisis mandibular, es de 0,5 mm, aproximadamente. Si bien en el holotipo el esplenial no se preserva, ha quedado la cicatriz de la sutura sobre el dentario, por lo que es posible interpretar que el esplenial se encuentra excluido de la sínfisis mandibular y se extiende anteriormente hasta casi contactar con ésta. Del mismo modo, puede inferirse que en el extremo anterior el esplenial presenta una proyección de posición dorsal al surco Meckeliano. Esta última condición es diagnóstica de los Alligatoridae Caimaninae (Brochu, 1999: 43, fig. 31; adaptado de Clark, 1994: 66, 91, carácter 77).

Al igual que en *E. cavernensis*, en vista dorsal (figura 3.2, 3.4) la sínfisis se extiende hasta la altura del margen posterior del 5° alvéolo, la porción sinfisal es ancha y baja, con un contorno exterior suavemente semicircular. En vista lateral (figura 3.1, 2), el borde dorsal externo del dentario, desde el 1° alvéolo hasta el 4°, es prácticamente horizontal, y desde el 4° al 13° alvéolo describe una óndula bien pronunciada,

y asciende marcadamente a nivel del 12° y 13° alvéolo, de manera tal que su altura en este punto es superior a su altura a nivel del 4° alvéolo. En la porción posterior al alvéolo 13°, el borde dorsal del dentario se dispone en dirección subhorizontal, condición compartida con *E. cavernensis* (AMNH 3158, holotipo; Simpson, 1933: 3). No obstante, a diferencia de *E. cavernensis*, *E. palaeocenicus* sp. nov. presenta en vista dorsal el borde externo del dentario divergente respecto del borde interno, en el sector mandibular comprendido entre el margen anterior del 4° alvéolo y el margen posterior del 12°. De este modo, el ancho del dentario en este sector aumenta progresivamente en sentido anterior (figura 3. 3). Por el contrario, en *E. cavernensis* el borde externo del dentario en vista dorsal describe una óndula en el sector comprendido entre el 4° y el 12° alvéolo, de manera tal que el dentario se comprime a nivel del 9° alvéolo, y luego aumenta en ancho, progresivamente en sentido anterior (figura 3. 4). Asimismo, en *E. palaeocenicus* sp. nov. la mandíbula, al menos en su porción anterior, es más robusta que en *E. cavernensis* (figuras 3.3, 3.4).

En *E. palaeocenicus* sp. nov., los alvéolos anteriores al cuarto diente se encuentran muy próximos entre sí. En base al diámetro ántero-posterior los alvéolos presentan la siguiente relación de tamaños: 13° > 4° > 1° = 12° (16 mm, 14 mm y 12 mm, respectivamente).

La hemimandíbula izquierda del holotipo de *E. palaeocenicus* sp. nov. se encuentra representada por gran parte del dentario, preservado desde región sinfisal hasta el sector correspondiente al 17° alvéolo (figuras 2.5-2.8, figuras 3.1, 3.3) y por el sector mandibular posterior (figura 2.1-2.4). Sobre la base de estos fragmentos preservados, y por comparación con hemimandíbulas de caimaninos de dimensiones similares, e.g. *Caiman yacare* (Daudin), se estima que faltan aproximadamente 5 cm de dentario izquierdo, por lo que *E. palaeocenicus* sp. nov. presentaría 19 ó posiblemente 20 alvéolos mandibulares.

En la hemimandíbula izquierda del holotipo de *E. palaeocenicus* sp. nov. se preserva la fenestra mandibular externa (figura 2.3). El borde posterior de la misma es redondeado, condición diferente a la presente en *E. cavernensis*, en el cual el borde posterior es ahusado (figura 3.2). En *E. palaeocenicus* sp. nov., el sector mandibular posterior a la fenestra mandibular externa (excluyendo al proceso retroarticular) es más largo, en sentido ántero posterior, que alto. Esta relación es mayor comparada con la presente en otros caimaninos, como *Caiman latirostris* (Daudin), *C. yacare* (Daudin), *Melanosuchus niger* (Spix), *Paleosuchus trigonatus* (Schneider). Asimismo las proporciones de este sector mandibular acentúan el aspecto robusto de la mandíbula de *E. palaeocenicus* sp. nov., condición ya expresada por las proporciones de la porción anterior del dentario. En particular, cabe destacar

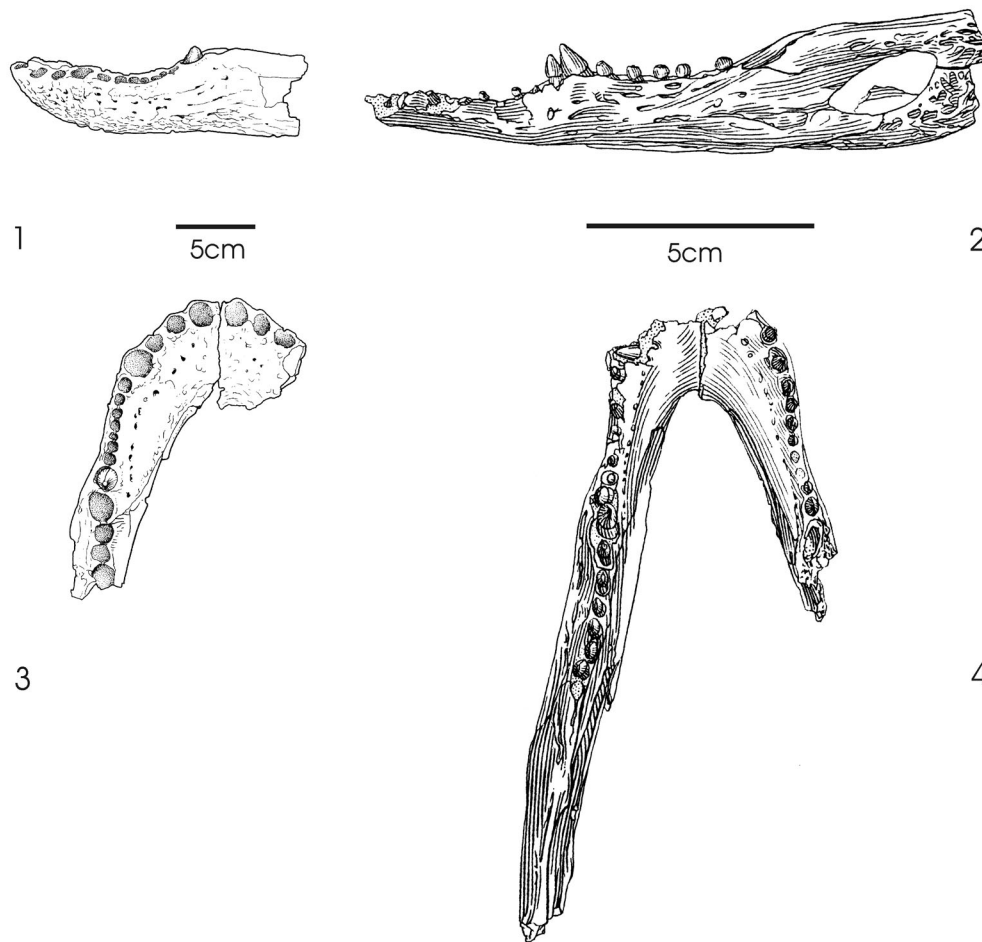


Figura 3. Dibujos esquematizados del dentario de *Eocaiman* Simpson / outline drawings of the dentary of *Eocaiman* Simpson. **1, 3, *E. palaeocenicus*** sp. nov. (MPEF-PV 1933, holotipo / holotype); **2, 4, *E. cavernensis*** Simpson (AMNH 3158, holotipo / holotype; modificado de Simpson, 1933 / modified from Simpson, 1933). **1, 2,** vista lateral externa / external lateral view; **3, 4,** vista dorsal / dorsal view.

que en vista dorsal, la superficie dorsal del surangular es más ancha que la observada en ciertas especies de caimaninos actuales (e.g., *C. latirostris*, *C. yacare*).

En el holotipo de *E. palaeocenicus* sp. nov., en vista lateral externa, el surangular contacta anteroventralmente con el dentario y posteroventralmente con el angular, formando el borde posterior de la fenestra mandibular externa (figuras 2.3, 2.4). El surangular se extiende ventralmente, de manera tal que su altura supera a la altura del angular (altura medida a 1/3 desde el borde posterior de la fenestra, sin considerar al proceso retroarticular). Asimismo, el borde ventral del surangular es convexo, y la sutura angular-surangular desciende marcadamente en sentido posterior. Asimismo, la sutura entre el surangular y el dentario intercepta la fenestra mandibular externa anteriormente al ángulo posterodorsal, condición generalizada en aligatorioideos (Brochu, 1999).

En vista lateral externa el angular forma el borde ventral de la fenestra mandibular externa, y se proyecta posterodorsalmente formando parte del proceso retroarticular. El angular y el surangular son alar-

gados en sentido anteroposterior. La sutura entre ambos se dispone de manera tal que el angular se hace progresivamente más bajo respecto del surangular (figuras 2.3, 2.4). El ángulo posterior de la mandíbula (tomado lateralmente desde el punto de flexura ventral del angular) es aproximadamente de 170°, determinando una mandíbula baja en su porción terminal, condición acentuada por la orientación del surangular, el cual se dispone en dirección horizontal.

El surangular, el angular y el articular se extienden posteriormente a la cavidad glenoidea, formando parte del proceso retroarticular de la mandíbula. Al igual que en otros caimaninos, como *Caiman* Spix, *Paleosuchus* Gray, *Melanosuchus* Gray, *Mourasuchus* Price y *Purussaurus* (Bocquetin et al.), en *E. palaeocenicus* sp. nov. el surangular se proyecta hasta casi contactar con el borde posterior del proceso retroarticular. (figuras 2.1, 2.2).

El proceso retroarticular se encuentra orientado paralelamente al eje longitudinal de la hemimandíbula (figuras 2.1, 2.2). Si bien no está completo en el holotipo, puede reconstruirse su contorno en vista

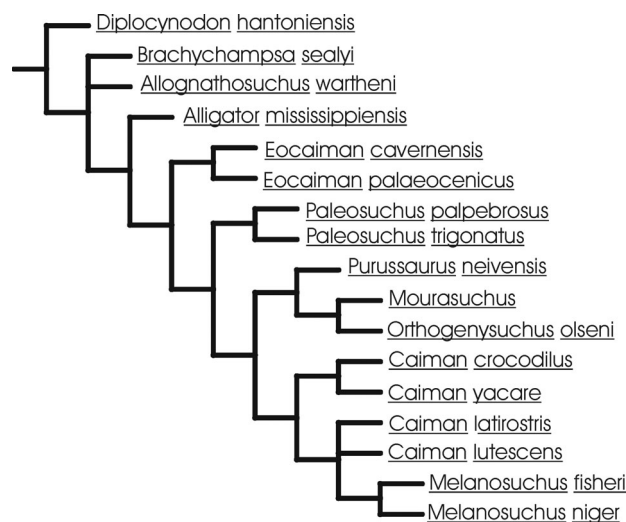


Figura 4. Consenso estricto de dos árboles más parsimoniosos de 97 pasos obtenidos en el análisis filogenético / *strict consensus of two equally most parsimonious trees of 97 steps obtained from the phylogenetic analysis.*

dorsal, el cual es trapezoidal, con el margen interno (medial) convexo, y el margen posterior cóncavo, y describe una pequeña muesca inmediatamente por delante de la cavidad glenoidea (figuras 2.1, 2.2). La superficie dorsal del proceso retroarticular es convexa en dirección transversal, y en el sector posterior dicho proceso presenta una "protuberancia" bien marcada. En vista dorsal, en el sector correspondiente al proceso retroarticular, el articular es ancho comparado con ciertas especies de caimaninos actuales (e.g., *Caiman latirostris*, *C. yacare*, *Melanosuchus niger*), y manifiesta proporciones similares a las presentes en ciertos aligatroides basales (e.g., *Brachychampsa montana* Gilmore) y en *Alligator mississippiensis* Daudin (Norell *et al.*, 1994, fig. 9).

Si bien en el holotipo (MPEF PV 1933) el articular se encuentra desplazado con respecto al surangular, puede reconstruirse el contorno de la cavidad glenoidea. Dicha cavidad presenta un margen posterior marcadamente convexo y el margen anterior describe una pequeña muesca, poco pronunciada (figuras 2.1, 2.2).

En la superficie dorsal del proceso retroarticular del holotipo de *E. palaeocenicus* sp. nov., se preserva el foramen aërum (figuras 2.1, 2.2). Éste se encuentra desplazado lateralmente con respecto al borde interno (medial) de dicho proceso, carácter autapomórfico de Alligatoroidea (Norell, 1988; Norell *et al.*, 1994; Brochu, 1999). Si bien el material ha sufrido cierta deformación en esta región, en el fragmento posterior de la hemimandíbula derecha del holotipo se observa que la sutura entre el surangular y el articular es simple, y no describe expansiones respecto del foramen lingual.

Este estado de carácter ha sido destacado por Brochu (1999: 45, 91), y es la condición generalizada para los Alligatoroidea.

En la hemimandíbula derecha del holotipo (MPEF PV 1933), se han preservado del 1° al 4° alvéolo y del 6° alvéolo hasta el 13° y en la izquierda del 1° al hasta el 17° alvéolo (este último incompleto), con el 12° diente implantado. Los espacios interalveolares entre los alvéolos 1°-4° son muy reducidos. La distancia entre los mismos es menor que la observada en caimaninos actuales, en donde el espacio interalveolar entre estos primeros dientes es casi equivalente o mayor al ancho de los alvéolos 2° o 3°. En *E. palaeocenicus* sp. nov. los alvéolos dentarios de mayor tamaño son el 4° y el 13°. En cuanto a su tamaño relativo, los alvéolos del 1° al 3° van disminuyendo progresivamente; los alvéolos del 5° al 11° son pequeños: del 5° al 7° disminuyen leve y progresivamente y del 7° al 11° son prácticamente equidimensionales. Los alvéolos 12° y 13° aumentan abruptamente de tamaño y el tamaño alveolar disminuye del 14° al 15° (figuras 2.5, 2.6).

En la hemimandíbula izquierda del holotipo de *E. palaeocenicus* sp. nov. se preserva el 12° diente. Es de aspecto cónico, levemente cóncavo en su cara lingual. Presenta una cresta anteroposterior no aserrada que divide al diente en dos mitades equivalentes. En *E. cavernensis* el diente 12° presenta una morfología diferente, siendo la corona ligeramente recurvada en sentido lingual. Cabe aclarar que en *Caiman yacare* y *C. latirostris*, los dientes ahusados posteriores al cuarto son, en general, más comprimidos en sentido labial-lingual, ligeramente recurvados y asimétricos, con la cara lingual menos desarrollada (en ancho). En los fragmentos de esmalte preservados en el 12° diente del holotipo de *E. palaeocenicus* sp. nov. se observa que el mismo presenta una estriación longitudinal determinada por relieves positivos respecto de la superficie del diente, a modo de finas líneas dispuestas muy próximas entre sí. Estas líneas son continuas a lo largo del eje longitudinal del diente, y se presentan desarrolladas de la misma forma tanto en la cara "labial" como en la lingual del diente.

En los aligatroides los dientes varían morfológicamente en una misma hilera dentaria. Los dientes posteriores al 13°, preservados en el holotipo de *E. cavernensis* son bajos y, aunque comprimidos lateralmente, son de aspecto más bulboso que los dientes anteriores. Dientes aislados de estas características han sido recuperados de sedimentitas atribuidas al Banco Negro Inferior (Paleoceno Inferior), en localidades costeras de la provincia del Chubut, Argentina (e.g., MLP 93-XII-10-22, material proveniente de la localidad de Punta Peligro). Estos dientes podrían corresponder a dientes posteriores de distintos individuos de *Eocaiman*, aunque no pueden ser asignados con seguridad a la nueva especie.

Discusión

Simpson (1933) dio a conocer a *Eocaiman*, con una única especie, *E. cavernensis*, del Eoceno temprano ("Notopstylops Beds", Simpson, 1933: 2; Grupo Sarmiento, Andreis *et al.*, 1975; Andreis, 1977; Legarreta y Uliana, 1994) de las barrancas sur del Lago Colhué Huapí, Chubut, Argentina; niveles recientemente asignados al Eoceno tardío (edad "Barranquense", 35.34-36.62 ó 35.69-37.60 ma; Kay *et al.*, 1999). El material tipo (AMNH 3158; Simpson, 1933) corresponde a fragmentos anteriores de las hemimandíbulas derecha e izquierda y a un fragmento craneano, representado por gran parte de las regiones palatal, preorbitaria y circumorbital. Simpson (1933) propone una diagnosis basada en una serie de caracteres craneanos (presencia de crestas pre e interorbitales; tamaño y posición de las órbitas; extensión del proceso anterior de los palatinos; morfología general del cuadrado y de los pterigoides, entre otros) y caracteres mandibulares (mandíbula baja y robusta con una ondulación del borde dental pronunciada; sínfisis mandibular extendida hasta el quinto o sexto alvéolo dentario; esplenial extendido anteriormente hasta casi contactar con la sínfisis dentaria pero sin participar de la misma; cuarto y décimo tercer dientes inferiores de mayor tamaño que el resto, ocluyendo dentro de depresiones prominentes en el premaxilar-maxilar y el maxilar). Entre los caracteres craneanos propuestos en la diagnosis de este taxón, Simpson (1933) menciona los pterigoides formando el borde posterior de las fenestras suborbitarias y las coanas ubicadas más cerca del borde anterior de los pterigoides que del borde posterior. Efectivamente, al analizar el holotipo se comprueba que los pterigoides se encuentran ampliamente extendidos sobre el margen posterior de la fenestra suborbital, y que la distancia entre las coanas y el borde posterior de los pterigoides es relativamente mayor que la distancia entre las coanas y el borde anterior de dichos huesos. Esta condición probablemente diagnóstica de la región palatal de *Eocaiman cavernensis* difiere de la presente en caimaninos actuales, como *Caiman latirostris*, *C. yacare*, *C. crocodilus* (Linnaeus), *Melanosuchus niger*, *Paleosuchus trigonatus*, en donde los pterigoides participan en una pequeña proporción en la formación del borde posterior de las fenestras suborbitales, y el espacio entre las coanas y el borde posterior de los pterigoides es notablemente menor que aquél entre las coanas y el borde anterior de dichos huesos. Brochu (1999) menciona que la participación de los pterigoides del margen posterior de la fenestra suborbital es variable en *Alligator mississippiensis*, en donde los palatinos se extienden lateral y progresivamente sobre dicho margen. No obstante, a partir del estudio comparativo de distintos ejemplares de *C. yacare*, se ha

observado que si bien este carácter presenta variación en esta especie, los pterigoides no participan del borde posterior de las fenestras suborbitales (MLP R 5053 y 5049), o participan de dicho borde, pero en proporciones pequeñas que varían de menos de 1/12 (MLP R 5040, 5042, 5046, 5050-5052, 5056) a 1/12 (MLP R 5057) y 1/6 (MLP R 5057). Lamentablemente el cráneo de *E. palaeocenicus* sp. nov. (MPEF PV 1933, holotipo) no se ha preservado, por lo que no se pueden hacer observaciones respecto del paladar de esta especie. No obstante, los fragmentos mandibulares preservados en ambas especies de *Eocaiman* comparten los siguientes caracteres: la región sínfiseal mandibular baja y ancha, el dentario con el borde dental describiendo una sola óndula bien pronunciada entre los alvéolos 4° y 13°, la porción de la hilera dentaria posterior al 13° alvéolo de orientación horizontal, la sínfisis mandibular extendida hasta la altura del borde posterior del quinto alvéolo, los espacios interalveolares entre los alvéolos 1° - 4° reducidos, y un mayor desarrollo de los alvéolos 4° y 13°. Asimismo, a diferencia de *E. cavernensis*, en *E. palaeocenicus* sp. nov. la mandíbula es más robusta, el dentario en vista dorsal presenta márgenes divergentes entre los alvéolos 4° y 12°, la fenestra mandibular externa es redondeada posteriormente y no ahusada como en *E. cavernensis* y el angular en el sector posterior a la fenestra mandibular externa es bajo (no supera la altura del surangular en vista lateral externa y la sutura angular-surangular desciende marcadamente en sentido posterior). Este conjunto de caracteres presentes en *E. palaeocenicus* sp. nov. permite realizar una diferenciación específica respecto de *E. cavernensis*, y justificar su asignación a una nueva especie.

Langston (1965) asigna a *Eocaiman* sp. fragmentos de dos dentarios provenientes del área de La Venta, Colombia (Localidad V-4523, Langston, 1965: 8), de sedimentitas atribuidas al Mioceno Medio (Flynn y Swisher, 1995). En la descripción del material, Langston (1965) destaca el aspecto robusto y depredador de la región sínfiseal, la presencia de un borde dorsal del dentario fuertemente festoneado y la extensión anterior del esplenial sin participar en la sínfisis, con una proyección anterior y dorsal al surco Meckeliano. Si bien la exclusión del esplenial de la sínfisis mandibular y la posición de su proyección anterior con respecto al surco Meckeliano son estados de carácter diagnósticos de los Alligatoridae Caimaninae (Brochu, 1999: 66), la presencia de una región sínfiseal ancha y baja, el borde dorsal externo del dentario con una sola óndula marcada entre los dientes 4 y 12, y el tamaño relativo de los dientes mandibulares (mayor desarrollo del 4° y 13° diente), es un patrón morfológico diagnóstico de *Eocaiman* (e.g., AMNH 3158, Simpson, 1933:3, figura 2; UCMP 38878, 39023, Langston, 1965: 74, 75; MPEF-PV 1933,

figura 2), que permite corroborar la asignación genérica de estos especímenes. No obstante, cabe señalar que el ejemplar UCMP 39023, asignado a *Eocaiman* sp. y figurado por Langston (1965: 74), en vista lateral externa presenta la óndula del borde dorsal externo del dentario, entre los alvéolos 4° y 12° notablemente más pronunciada que la presente en el holotipo de *E. cavernensis* (AMNH 3158) y en *E. palaeocenicus* sp. nov. (MPEF-PV 1933). Asimismo, en el ejemplar UCMP 39023 el borde dorsal del dentario se encuentra sobreelevado en la porción correspondiente al 4° alvéolo, condición ausente en *E. cavernensis* y en *E. palaeocenicus* sp. nov., y semejante a la presente en especies de caimaninos actuales (e.g., *Caiman latirostris*, *C. yacare*).

Gasparini (1981, 1996) mencionó la presencia de ?*Eocaiman* sp. en niveles de la Formación Salamanca (Paleoceno Inferior), en la zona costera de la provincia del Chubut, Argentina. Esta observación fue hecha por la autora sobre la base de un fragmento de maxilar y dientes recuperados en el área mencionada (Gasparini, 1981: 191, lám. III c). El estudio comparativo específico de este material ha permitido contrastar esta hipótesis y referir parte del mismo a *E. palaeocenicus* sp. nov. (e.g., MLP 93 XII-10-11; MLP 93 XII-10-13).

Cabe señalar que la presencia de caimaninos en el Paleoceno Inferior de Patagonia fue mencionada, a su vez, por Bonaparte *et al.* (1993), quienes refieren a cf. *Caiman* sp. parte del material recolectado en los afloramientos del Banco Negro Inferior (Formación Salamanca), en la localidad de Punta Peligro (figura 1). Según estos autores, el ejemplar MACN-CH 1627, representado por un fragmento mandibular, presenta una región articular que “muestra una notable identidad con *Caiman* al punto que su adjudicación a este género no presentaría dificultades” (Bonaparte *et al.*, 1993: 9-11). Asimismo señalan que en fragmentos de dentario encontrados en asociación con este material (MACN-PV CH 1915, MACN-PV CH 1916), la línea alveolar describe una curva pronunciada, el cuarto alvéolo es ostensiblemente el más grande, el dentario se ensancha en la sínfisis y el plano óseo medial a los alvéolos forma un ángulo obtuso con el plano de la unión para el esplénico. Además destacan que estos caracteres son comparables con los presentes en *Caiman* y *Eocaiman* (Simpson, 1933), aunque el dentario es más corto y robusto en la “forma” de Punta Peligro. Sin embargo, cuando se compara el material mencionado por Bonaparte *et al.* (1993) junto con otros especímenes de la misma localidad y horizonte (MACN PV CH- 1914, 1627) y con todos los ejemplares asignados a *Eocaiman* en este trabajo, se advierte que los especímenes asignados a cf. *Caiman* sp. nov. corresponden *Eocaiman palaeocenicus* sp. nov. Asimismo, la morfología de la región articular y del

proceso retroarticular presente en *E. palaeocenicus* sp. nov. (MPEF-PV 1933) y en los ejemplares MACN-PV CH 1914 y MACN-CH 1627 es similar tanto al contorno de la cavidad glenoidea como en la orientación, contorno y proporciones del proceso retroarticular en vista dorsal. En este punto cabe mencionar que, a diferencia de *Caiman latirostris*, en *E. palaeocenicus* sp. nov. el proceso retroarticular se encuentra orientado paralelamente al eje longitudinal de la hemimandíbula; la superficie dorsal del mismo es convexa en dirección transversal y el margen anterior de la cavidad glenoidea describe una pequeña muesca pronunciada. Si bien estas condiciones son similares a las presentes en *C. yacare*, es interesante destacar que el articular en vista dorsal, en la porción correspondiente al proceso retroarticular, es ancho comparado con ciertas especies de caimaninos actuales (e.g., *Caiman latirostris*, *C. yacare*, *Melanosuchus niger*), y presenta proporciones similares a las de ciertos aligatroides basales (e.g., *Brachychamps montana* y *Alligator mississippiensis*) (Norell *et al.*, 1994, fig. 9).

Análisis filogenético y asignación genérica del nuevo taxón

Simpson (1933) propuso a *Eocaiman* como un taxón “ancestro” de los caimanes, reconociendo una estrecha afinidad entre *Eocaiman* y *Allognathosuchus* Mook, aligatrido del Terciario de América del Norte (nombre genérico que define a un grupo actualmente considerado como no monofilético; Brochu, 1999, 2004). Posteriormente Kälin (1955) vinculó a *Eocaiman* con los aligatroides sudamericanos, como un género próximo o aun sinónimo de *Caiman* Spix. Esta última hipótesis fue descartada por Langston (1965), quien, coincidiendo con Simpson (1933), propuso a *Eocaiman* como un género “ancestro” de *Caiman*, *Melanosuchus* Gray y posiblemente *Paleosuchus* Gray. Brochu (1999), a partir de un análisis filogenético de los Aligatroides realizado con especies actuales y extintas, propone a *E. cavernensis* como un aligatrido Caimaninae.

Como resultado del análisis filogenético realizado en este trabajo (figura 4), se mantiene la hipótesis planteada por Brochu (1999, 2003). El género *Eocaiman* es un caimanino basal, representado por dos especies que comparten, entre otras, la condición de presentar una mandíbula baja en el sector anterior (véase discusión más adelante).

El nombre Aligatroides es comúnmente aplicado al grupo que comprende a *Alligator mississippiensis* (Daudin) y a todos los Crocodylia más cercanos a esta especie que a *Crocodylus niloticus* (Laurenti) o *Gavialis gangeticus* (Gmelin) (Norell *et al.*, 1994; Brochu, 1999, 2003). Brochu (1999: 35) diagnostica es-

te clado sobre la base de cuatro sinapomorfías: procesos anteriores del surangular iguales o subiguales, foramen aërum del articular de posición lateral respecto del borde interno del proceso retroarticular, maxilar separando ampliamente al ectopterigoides del sector posterior de la línea alveolar, y foramen aërum del cuadrado situado en la superficie dorsal del cuadrado. Si bien los dos últimos estados de carácter no resultan comparables en *Eocaiman palaeocenicus* sp. nov., por no encontrarse preservadas las estructuras correspondientes, la posición del foramen aërum en el proceso retroarticular es una sinapomorfía de Alligatoroidea presente en esta especie. El grupo Caimaninae es definido como aquél que incluye a *Caiman crocodilus* y todos los cocodrilos más cercanos a esta especie que a *Alligator mississippiensis* (Brochu, 1999, 2003). Este clado está sustentado por cuatro sinapomorfías: esplenial excluido de la sínfisis mandibular, con una proyección anterior de ubicación dorsal al surco Meckeliano; sutura angular-surangular contactando con el margen ventral de la fenestra mandibular externa; parietal excluido del borde posterior de la tabla craneana; y exoccipitales con delgados procesos, ventrales al cóndilo occipital. *E. cavernensis*, que se conoce a partir de fragmentos de cráneo y mandíbula (AMNH 3158, holotipo), presenta estos caracteres derivados, que permiten justificar su asignación a los Alligatoridae Caimaninae. Asimismo, *E. palaeocenicus* sp. nov. es referido a los Caimaninae por presentar el esplenial excluido de la sínfisis mandibular, con una proyección anterior dorsal al surco Meckeliano; y la sutura angular - surangular contactando con el margen ventral de la fenestra mandibular externa.

Eocaiman es planteado por Brochu (1999, fig. 23; 2003) como el género de Caimaninae más basal, taxón hermano del clado conformado por *Paleosuchus*, *Purussaurus neivensis*, *Mourasuchus*, *Orthogenysuchus olseni*, *Caiman* y *Melanosuchus*. Este clado es definido por Brochu (1999: 68) sobre la base de dos sinapomorfías: huesos dérmicos de la tabla craneana sobresaliendo por encima del borde de la fenestra supratemporal, y permanencia de la flexura ectopterigoidea-pterigoidea a través de la ontogenia. Estos estados de carácter derivados para los caimaninos no están presentes en *E. cavernensis*, el cual posee huesos dérmicos del techo craneano sin sobresalir por encima del borde de la fenestra supratemporal, y ausencia de flexura ectopterigoidea-pterigoidea. Cabe destacar que estos caracteres no son comparables en *E. palaeocenicus* sp. nov. Asimismo, Brochu (1999: 74) define el clado "Jacarea", como el grupo que comprende al último ancestro común de *Caiman crocodilus*, *C. yacare*, *C. latirostris*, *Melanosuchus niger* y todos sus descendientes, y lo diagnostica sobre la base de cuatro sinapomorfías: mitad anterior de la espina

neural del axis inclinada anteriormente; lámina del ilion redondeada con una modesta muesca dorsal; sutura articular-surangular con proceso anterior ventral al foramen lingual; borde lateral de la fenestra suborbital recurvado medialmente. La sutura articular-surangular con proceso anterior ventral al foramen lingual es una sinapomorfía de este clado, siendo la condición plesiomórfica para los Alligatoroidea la de presentar una sutura articular-surangular simple, sin procesos respecto de dicho foramen. *E. palaeocenicus* sp. nov., presenta este último estado de carácter. Tanto *E. cavernensis* como *E. palaeocenicus* sp. nov. están representados por restos incompletos, no obstante ambas especies presentan una mandíbula baja en el sector anterior, de manera tal que la altura mandibular a nivel del 1º y 4º diente no supera la altura a nivel del 12º. Como fuera mencionado anteriormente, el borde dorsal externo del dentario con una sola óndula marcada entre los dientes 4º y 12º, el tamaño relativo de los dientes mandibulares (mayor desarrollo del 4º y 13º diente), y la presencia de una región sinfisal baja determinarían un patrón morfológico mandibular diagnóstico de *Eocaiman*. Si bien los dos primeros caracteres no han sido considerados, al momento, en un análisis filogenético de los aligatroides Caimaninae, la altura relativa del dentario en el sector anterior es una sinapomorfía de *Eocaiman* que permite justificar la asignación genérica de ambas especies. Cabe destacar que el resto de los caimaninos presentan mandíbulas sin óndulas marcadas en el borde lateral del dentario en vista lateral (e.g., *Mourasuchus*) o dentarios con dos óndulas bien marcadas y altos en el sector anterior (e.g., *Caiman*, *Melanosuchus*, *Paleosuchus*), de manera tal que la altura mandibular a nivel del 1º y 4º diente es igual o supera la altura a nivel del 11º-12º, respectivamente.

Conclusiones

Eocaiman es un género basal de Alligatoridae Caimaninae que incluye dos especies: *E. palaeocenicus* sp. nov. y *E. cavernensis* del Paleoceno Inferior y del Eoceno Tardío de Patagonia, respectivamente. El biocrón del género se extiende hasta el Mioceno Medio sobre la base de restos identificados como *Eocaiman* sp., procedentes del área de La Venta, Colombia (Langston, 1965). *E. palaeocenicus* sp. nov. es la especie más antigua de *Eocaiman* conocida y junto con *Necrosuchus ionensis* Simpson y *Notocaiman stromeri* Rusconi, representa uno de los registros más antiguos y más australes de Alligatoridae en América del Sur (Rusconi, 1937; Simpson, 1937; Brochu, 1997).

Los Alligatoridae están pobremente representados en el Paleógeno en América del Sur, y no se re-

gistran en sedimentitas cretácicas en este continente (Gasparini, 1996). Este hecho, sumado a la falta de revisiones sistemáticas realizadas en un contexto filogenético, es limitante a la hora de proponer hipótesis acerca de la historia evolutiva y biogeográfica de este linaje. No obstante, *E. palaeocenicus* sp. nov. da sustento a la idea de una temprana diversificación de aligatíridos en América del Sur (Simpson, 1933, 1937; Sill, 1968; Brochu, 2003), ya expresada en el Paleoceno Inferior en Patagonia.

Agradecimientos

Deseo expresar mi agradecimiento a todas las personas del Museo Paleontológico Egidio Feruglio de Trelew, en particular a R. Cúneo y G. Cladera, a P. Puerta, E. Ruigómez y L. Reiner. Asimismo agradezco a J. Bonaparte y A. Kramartz (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia") por haber permitido y facilitado el acceso a las colecciones. A R. Pascual por haberme brindado lugar de trabajo. A J. Williams y D. Pol, por haber facilitado bibliografía y fotografías imprescindibles para el desarrollo de este estudio. A Z. B. de Gasparini, M. Fernández y D. Pol por la lectura crítica y sugerencias efectuadas. A J. González, por las ilustraciones.

Bibliografía

- Andreis, R.R. 1977. Geología del área de Cañadón Hondo, Departamento de Escalante, Provincia del Chubut, República Argentina. *Obra Centenario del Museo de La Plata* 4: 77-102.
- Andreis, R.R., Mazzoni, M.M. y 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.
- Bertels, A. 1975a. Ostracodes paleoecology during the Upper Cretaceous and Cenozoic in Argentina. *Bulletin of American Paleontology* 65: 317-351.
- Bertels, A. 1975b. Bioestratigrafía del Paleoceno marino en la provincia del Chubut, República Argentina. 1º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Tucumán, 1974), *Actas* 2: 271-316.
- Bertels, A. 1977. Paleogene foraminifera- South Atlantic. En: F.M. Swain (ed.), *Stratigraphic micropaleontology of Atlantic Basins and borderlands*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, pp. 411-439.
- Bona, P., Cladera, G. y de la Fuente, M.S. 1998. Las tortugas pleurodiras de la Formación Salamanca (Paleoceno Inferior) en el área de Cerro Hansen, Provincia de Chubut, Argentina. 10º Congreso Latinoamericano de Geología y 6º Congreso Nacional de Geología Económica (Buenos Aires), *Actas* 1: 269-274.
- Bonaparte, J.F., Van Valen, L.M. y Kramartz, A. 1993. La fauna local de Punta Peligro, Paleoceno Inferior, de la provincia de Chubut, Patagonia, Argentina. *Evolutionary Monographs* 14: 1- 61.
- Brochu, C.A. 1997. A review of "*Leydiosuchus*" (Crocodyliformes, Eusuchia) from the late Cretaceous through Eocene of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17: 679-697.
- Brochu, C.A. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. En: T. Rowe, C.A. Brochu y K. Kishi (eds.), *Cranial morphology of Alligator mississippiensis and phylogeny of Alligatoroidea*. *Memoirs of the Society of Vertebrate Paleontology* 6: 9-100.
- Brochu, C.A. 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Reviews of Earth Planet Sciences* 31: 357-397.
- Brochu, C.A. 2004. Alligatorinae phylogeny, the law of the unspecialized, and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. 64º Annual Meeting Society of Vertebrate Paleontology, *Journal of Vertebrate Paleontology Supplement, Abstracts* 24, Suppl. 3: 41-42.
- Clark, J.M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. En: N.C. Fraser y H.D. Sues (eds.), *In the shadow of the Dinosaurs*, Cambridge University Press, New York, pp. 84- 97.
- Feruglio, E. 1949. Descripción geológica de la Patagonia. *Yacimientos Petrolíferos Fiscales* 2: 1-349.
- Flynn, J.J. y Swisher III, C.C. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies. En: W.A. Berggren, D.V. Kent, M. Aubry y J. Hardenbol (eds.), *Geochronology, time scales and global stratigraphic correlation*, Society for Sedimentary Geology (SEPM) *Special Publication* 54: 317-332.
- Gasparini, Z. 1981. Los Crocodylia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18: 177-205.
- Gasparini, Z. 1996. Biogeographic evolution of the South American crocodylians. *Münchner Geowiss Abhandlungen (A)* 30: 159-184.
- Gmelin, J.F. 1788. *Caroli a Linné Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentis, Synonymis, Locis*. Editio XIII, aucta, reformata. 1, 3. Gmelin, Lipsia.
- Goloboff, P. Farris, J. S. y Nixon, K. 2003. T.N.T. *Tree Analysis Using New Technology*. Version 1.0. Program and documentation. Available from the authors and at www.zmuc.dk/public/phylogeny.
- Gray, J.E. 1844. *Catalogue of the tortoises, crocodiles and amphibiae in the Collection of the British Museum*. British Museum of Natural History, London, 80 pp.
- Kälin, J.A. 1955. Crocodilia. En: J. Piveteau (ed.), *Traité de Paléontologie* (Paris), 5: 695- 784.
- Kay R.F., Madden, R.H., Vucetich, M.G., Carlini, A.A., Mazzoni, M.M., Re, G.H., Heizler, M. y Sandeman, H. 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South American Land Mammal Age: climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA* 96: 13235- 13240.
- Langston, W., Jr. 1965. Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodilia in South America. *University of California Publications in Geological Sciences* 52: 1- 157.
- Legarreta, L., y Uliana, M.A. 1994. Asociación de fósiles y hiatos en el Supracretácico-Neógeno de Patagonia: una perspectiva estratigráfica-secuencial. *Ameghiniana* 31: 119-120.
- Lesta, P. y Ferello, R. 1972. Región extraandina de Chubut y Norte de Santa Cruz. En: A. Leanza (ed.), *Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba): 601-654.
- Méndez, I. 1966. Foraminíferos, edad y correlación estratigráfica del Salamanquense de Punta Peligro (45° 30'S; 67° 11'W) Provincia del Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 21: 127- 157.
- Norell, M.A. 1988. [Cladistic approaches and paleobiology as applied to the Phylogeny of Alligatorids. Tesis Doctoral, Yale University, New Heaven, 279 pp. Inédito.].
- Norell, M.A., Clark, J.M. y Howard Hutchison, J. 1994. The Late Cretaceous Alligatoroid *Brachychampsia montana* (Crocodylia): new material and putative relationships. *American Museum Novitates* 3116: 1- 26.
- Rusconi, C. 1937. Nuevo aligatorio del Paleoceno argentino. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 8: 1-5.
- Sill, W.D.. 1968. The Zoogeography of the Crocodilia. *Copeia* 1: 76- 88.
- 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.
- Somoza, R., Cladera, G. y Archangelsky, S. 1995. Una nueva taoflora paleocena de Chubut, Patagonia. Su edad y ambiente de

depositación. 6° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew), Actas: 265-269.

Definition of other characters and their states used for this analysis can be found in Brochu (1999: 91-93).

Recibido: 10 de marzo de 2005.

Aceptado: 3 de marzo de 2007.

Apéndice 1. Distribución del nuevo carácter incluido en el análisis filogenético. Dentario a nivel del 1° y 4° diente más bajo que a nivel del 11°-12° (0); dentario a nivel del 1° y 4° diente igual o más alto que a nivel del 11°-2° (1). Los restantes caracteres considerados en el análisis y la definición de sus estados se encuentran expresados en Brochu (1999: 91-93) / distribution of the new character included in the phylogenetic analysis. Dentary at level of 1st and 4th teeth lower than at level of 11th-12th teeth (0); dentary at level of 1st and 4th teeth of equal height or higher than at level of 11th-12th teeth (1).

<i>Diplocynodon hantoniensis</i>	1
<i>Brachychampsia sealyi</i>	1
<i>Allognathosuchus wartheni</i>	1
<i>Alligator mississippiensis</i>	1
<i>Eocaiman cavernensis</i>	0
<i>Eocaiman palaeocenicus</i>	0
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	1
<i>Paleosuchus trigonatus</i>	1
<i>Purussaurus neivensis</i>	1
<i>Mourasuchus</i>	1
<i>Orthogenysuchus olseni</i>	1
<i>Caiman crocodilus</i>	1
<i>Caiman yacare</i>	1
<i>Caiman latirostris</i>	1
<i>Caiman lutescens</i>	1
<i>Melanosuchus fisheri</i>	1
<i>Melanosuchus niger</i>	1