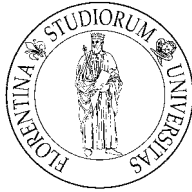


DOTTORATO DI RICERCA IN SCIENZE DELLA TERRA

Università degli Studi di Firenze



SIMONE MAGANUCO

“Anatomia e relazioni filogenetiche di nuovi esemplari di Anfibi temnospondili del Triassico inferiore del Madagascar, con osservazioni di tipo ontogenetico, paleobiologico, paleoecologico e paleobiogeografico”

settore scientifico disciplinare: GEO-01 (Paleontologia e Paleoecologia)

Tutore: Prof. Lorenzo Rook

Co-Tutori: Jean Sebastián Steyer, PhD
Giovanni Pasini

Coordinatore: Prof. Federico Sani

XXI CICLO

Firenze, 31 Dicembre 2008

INDICE

Premessa	p. 5
CAPITOLO 1: introduzione	
L'alba dell'Era Mesozoica – paleontologia, paleoecologia e paleogeografia	p. 7
Importanza paleogeografica, paleontologica e paleoambientale del Madagascar ..	p. 7
Temnospondyli: anfibi o non anfibi?	p. 10
I temnospondili Stereospondyli	p. 12
Figure	p. 15
CAPITOLO 2: materiali e metodi	
Esemplari oggetto di studio	p. 16
Missioni	p. 17
Illustrazioni e fotografie	p. 17
Abbreviazioni istituzionali	p. 18
Analisi filogenetiche	p. 19
Figure	p. 24
CAPITOLO 3: geologia e paleoambiente	
Contesto geografico e geologico	p. 25
Sintesi del paleoambiente del bacino di Ankitokazo	p. 26
Paleogeografia e paleoclima	p. 26
Paleoflora	p. 27
Paleofauna	p. 29
Figure	p. 32
CAPITOLO 4: <i>Edingerella madagascariensis</i> (Capitosauria)	
Parole chiave	p. 34
Introduzione	p. 34
Materiali e metodi	p. 35
Abbreviazioni anatomiche	p. 37
Studi precedenti e osservazioni tassonomiche	p. 38
Paleontologia sistematica	p. 40
Descrizione dell'esemplare MSNM V2992	p. 43
Ornamentazione e sistema della linea laterale	p. 43
Tetto cranico	p. 44
Palato e neurocranio	p. 48
Occipite	p. 53
Dentatura	p. 55
Discussione	p. 57
Analisi filogenetica	p. 57
Revisione sistematica: <i>Watsonisuchus</i> e <i>Warrenisuchus</i> gen. nov.	p. 72
Ontogenesi comparativa di <i>E. madagascariensis</i>	p. 80
Ricostruzione scheletrica e "in vivo" di <i>E. madagascariensis</i>	p. 84
Cranio e mandibola	p. 84
Ornamentazione del cranio e del postcranio	p. 84
Scheletro postcraniale	p. 87

Paleoecologia e modo di vita di <i>E. madagascariensis</i>	p. 91
Sistema della linea laterale	p. 91
Strategie di caccia e locomozione	p. 92
Scaglie	p. 94
Tabella	p. 96
Figure	p. 97

CAPITOLO 5: Trematosauria

Parole chiave	p. 133
Introduzione	p. 133
Materiali e metodi	p. 136
Paleontologia sistematica	p. 137
Descrizione e confronti	p. 138
Tetto cranico	p. 138
Palato	p. 141
Discussione	p. 145
Affinità tassonomiche	p. 145
Affinità filogenetiche	p. 148
Attribuzione sistematica	p. 151
Taglia e stadio ontogenetico	p. 152
Paleobiologia	p. 153
Tabella	p. 154
Figure	p. 156

CAPITOLO 6: *Mahavisaurus dentatus* e *Lyrosaurus australis*

Parole chiave	p. 162
Introduzione	p. 162
Materiali e metodi	p. 164
Abbreviazioni anatomiche	p. 165
Paleontologia sistematica	p. 166
Descrizione	p. 170
Ornamentazione	p. 170
Sistema della linea laterale	p. 172
Superficie dorsale del tetto cranico	p. 174
Superficie ventrale del tetto cranico	p. 180
Palato e dentatura dell'arcata superiore	p. 183
Occipite	p. 192
Mandibola e sua dentatura	p. 194
Postcranio	p. 199
Discussione	p. 200
Filogenesi	p. 200
Risultati	p. 205
Ontogenesi	p. 214
Paleoecologia	p. 216
Figure	p. 218

CAPITOLO 7: conclusioni

Paleoambiente	p. 242
<i>Edingerella madagascariensis</i>	p. 242

Trematosauri	p. 243
<i>Mahavisaurus dentatus</i>	p. 244
Commenti	p. 246
Figure	p. 249

Ringraziamenti	p. 252
-----------------------------	--------

Bibliografia	p. 258
---------------------------	--------

Appendici

Appendice 1	p. 278
Appendice 2	p. 284
Appendice 3	p. 297
Appendice 4	p. 301
Appendice 5	p. 307
Appendice 6	p. 308

Indirizzo E-mail: simonemaganuco@iol.it

Premessa

Questo progetto di ricerca si inserisce in una serie di studi paleontologici che si propongono di migliorare le conoscenze su anatomia, relazioni filogenetiche, paleoecologia e paleobiogeografia di alcuni gruppi di vertebrati di terraferma - più propriamente detti tetrapodi - vissuti durante l'Era Mesozoica nei continenti meridionali (Sud America, Africa, Madagascar, India, Antartide, Australia e parte dell'Europa meridionale - Italia compresa).

Si è scelto di lavorare su resti provenienti da questi continenti, collettivamente chiamati Terre di Gondwana, principalmente perché le conoscenze sulle paleocomunità di tetrapodi Mesozoici che hanno abitato queste regioni sono molto limitate rispetto a quelle relative ai fossili provenienti dai continenti settentrionali.

Tra i molteplici motivi di questa carenza di conoscenze e dati ricordiamo:

A) Il record fossile delle Terre di Gondwana è limitato rispetto a quello dei continenti settentrionali.

Questo perché, mentre nei giacimenti fossiliferi dei continenti settentrionali vengono condotte intensive campagne di scavo da più di un secolo, solo negli ultimi decenni i paleontologi hanno concentrato con continuità parte dei loro sforzi sull'investigazione delle Terre di Gondwana;

B) I fossili più rappresentativi provenienti dalle Terre di Gondwana vennero scoperti in massima parte durante le fortunate ma sporadiche spedizioni organizzate nei primi decenni del secolo scorso.

Le nuove scoperte, per quanto molto importanti, non sono ancora riuscite a colmare le lacune presenti e non hanno ancora dato origine a solide ipotesi paleobiogeografiche. I paleontologi sono pertanto ancora lontani dal poter fornire un quadro chiaro dell'evoluzione e della distribuzione dei vertebrati terrestri.

C) Poiché come appena accennato la maggior parte dei fossili Gondwaniani proviene dalle spedizioni fatte nel passato, esistono diverse collezioni museali che si possono definire "storiche" e che sono potenzialmente molto informative, ma che necessiterebbero di essere ristudiate e reinterpretate alla luce delle conoscenze attuali.

Per questi motivi, pressoché ogni studio, revisione e scoperta di materiale riguardante le faune a tetrapodi fossili del Mesozoico di queste regioni ha le potenzialità di aggiungere informazioni significative sulle paleocomunità di tetrapodi Gondwaniani e, comparando i risultati con quelli già presenti in letteratura sui fossili rinvenuti nei continenti settentrionali, di fornire elementi utili per una più completa visione del contesto evolutivo e paleobiogeografico su scala mondiale.

I miei interessi si concentrano su quegli intervalli di tempo della storia della vita sulla Terra per i quali le conoscenze paleontologiche sui tetrapodi del Gondwana sono più scarse, come ad esempio il limite Permiano/Triassico e la base del Triassico inferiore, il Giurassico medio, la parte centrale del Cretacico a cavallo tra Cretacico inferiore e superiore e il Cretacico terminale a ridosso del limite Cretacico/Terziario.

Le mie ricerche sulle faune che abitarono le Terre Gondwaniane in questi intervalli di tempo, pubblicate, in stampa o in corso d'opera, hanno avuto fino ad oggi come oggetto di indagine gli arcosauri, il gruppo di rettili che dominò gli ecosistemi per gran parte del Mesozoico e che ancora oggi è ben rappresentato da coccodrilli e uccelli (Cau & Maganuco, in press; Cau & Maganuco, in prep.; Dal Sasso & Maganuco, in prep.; Dal Sasso *et al.*, in prep.; Maganuco *et al.*, in prep.; Dal Sasso *et al.*, 2005; Maganuco *et al.*, 2005; Maganuco *et al.*, 2006; Maganuco *et al.*, 2007a; Maganuco *et al.*, 2008).

Ho scelto invece di incentrare il mio dottorato di ricerca e parte degli studi che ne seguiranno su quei gruppi di tetrapodi vissuti alla base del Triassico inferiore, dopo il limite Permiano/Triassico, per tentare di dare alcune risposte ai numerosi interrogativi legati alla rinascita della vita dopo la grande crisi biologica Permiano-Triassica.

CAPITOLO 1 : INTRODUZIONE

L'alba dell'Era Mesozoica – paleontologia, paleoecologia e paleogeografia

Circa 250 milioni di anni fa, il nostro pianeta fu colpito dalla più severa crisi biologica nella storia della vita. Quel drammatico evento, a cui gli studiosi fanno corrispondere la fine dell'Era Paleozoica e l'inizio dell'Era Mesozoica, fu contrassegnato dal termine della prima grande radiazione di organismi viventi, lasciando alle forme superstiti l'inaspettata possibilità di evolversi e diversificarsi per ripopolare le numerose nicchie ecologiche rimaste vacanti negli ecosistemi acquatici e di terraferma.

La nostra conoscenza sulla storia dei gruppi di tetrapodi coinvolti nella rinascita della vita dopo l'immensa crisi biologica che ha segnato il passaggio tra il Permiano e il Triassico con l'estinzione del 90% delle forme di vita del Pianeta è ancora molto limitata, a causa dell'incompletezza del record fossile e della difficoltà di correlare gli strati, in particolare quelli dell'emisfero meridionale. Sono ben documentate le faune a terapsidi (tra i quali gli antenati dei mammiferi), mentre restano scarsi gli elementi riguardanti gli 'anfibi' temnospondili e i rettili, in particolare i diapsidi.

A quel tempo, il Madagascar si trovava al centro della parte meridionale del supercontinente di Pangea, occupando una posizione favorevole per risultare il teatro degli eventi che avrebbero caratterizzato l'alba dell'Era Mesozoica. È possibile dunque che tra le rocce malgascse si nascondano alcune delle risposte che i paleontologi cercano per spiegare la rinascita della vita sul Pianeta dopo la crisi biologica Permo-Triassica.

Importanza paleogeografica, paleontologica e paleoambientale del Madagascar

Gli strati di rocce sedimentarie risalenti al limite P/T e alla base del Triassico che attraversano il Madagascar da Nord a Sud contengono molte informazioni preziose per i paleontologi interessati alla rinascita della vita sul pianeta dopo l'imponente crisi biologica del P/T. Le conseguenze di quegli eventi sugli ecosistemi e i subitanei cambiamenti sono ancora materia di forti dibattiti tra gli

specialisti, principalmente a causa (come già accennato) dello scarso livello di informazioni ottenute fino ad ora dal record fossile della base del Triassico inferiore e delle conseguenti difficoltà nel correlare gli strati a livello mondiale (questo è particolarmente vero per le Terre dell'emisfero meridionale ed in particolar modo per quelle aree che attualmente si affacciano sull'Oceano Indiano). Si può infatti considerare come appena iniziata la raccolta dei dati necessari per formulare ipotesi solide e testabili che consentano ricostruzioni paleogeografiche, paleofaunistiche e paleofloristiche verosimili. In questo contesto i depositi del Madagascar potrebbero rappresentare un campo cruciale di ricerca, poiché sembrano offrire un'istantanea di uno dei più enigmatici, ma allo stesso tempo biologicamente più produttivi, ecosistemi dell'inizio del Mesozoico, sia in termini di forme terrestri, sia acquatiche (ad esempio, vertebrati come pesci, anfibi e rettili basali; invertebrati come ammoniti, nautiloidi, crostacei decapodi, tilacocefali, limulidi, conostraci, etc..).

A partire dagli anni ottanta del secolo scorso, la Sezione di Paleontologia del Museo di Storia Naturale di Milano (MSNM) ha compiuto numerosi indagini nell'area malgascia, prestando particolare attenzione agli invertebrati fossili del Nord dell'isola (Provincia di Diégo Suarez). Questo lungo periodo di ricerca è stato supportato da una preziosa cooperazione con il Service de la Geologie du Madagascar. Numerose spedizioni sono state compiute dai paleontologi del MSNM e del Museo Civico dei Fossili di Besano e parte dei risultati delle ricerche effettuate è già stato pubblicato (Alessandrello, 1990; Alessandrello & Bracchi, 2005; Arduini, 1990; Brambilla, 2002; Garassino & Teruzzi, 1995; Garassino & Pasini, 2002; Vinassa Guaraldi de Regny, 1993, 1994; Yanbin *et al.*, 2002), rivelando alla comunità scientifica la presenza di una biodiversità inaspettata (comprendente anche famiglie, generi e specie in precedenza sconosciuti) e rendendo possibile alcune correlazioni biostratigrafiche con le associazioni faunistiche coeve dell'Europa. Allo stesso modo, alcuni ricercatori del Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) di Parigi hanno iniziato di recente un importante lavoro di revisione delle loro ricche collezioni storiche di vertebrati malgasci, provenienti dagli stessi strati e raccolte negli anni sessanta, focalizzate principalmente sui

pesci ossei (e.g., Beltan, 1996) e sugli anfibi temnospondili appartenenti ai generi *Wantzosaurus* (Steyer, 2002), *Watsonisuchus* (Steyer 2003) e un possibile nuovo trematosauride (in studio presso il MNHN).

In questo studio, si è deciso di proseguire con le ricerche avviate dai colleghi francesi sugli anfibi temnospondili. Oggetto di indagine sono sia esemplari nuovi mai studiati e ottimamente conservati riferibili ai generi *Edingerella*, *Mahavisaurus* e *Tertremoides* e conservati nelle collezioni del MSNM, sia altri esemplari, compresi ologotipi e paratipi, di *Edingerella* (*Watsonisuchus*), *Mahavisaurus* e *Lyrosaurus* presenti nelle collezioni storiche del Muséum National d'Histoire Naturelle di Parigi (MNHN).

L'obiettivo di questo dottorato di ricerca è quindi lo studio del materiale nuovo e il riesame delle collezioni “storiche” di anfibi temnospondili del Triassico inferiore del Madagascar (in collaborazione con J. S. Steyer e G. Pasini), al fine di presentare nuovi dati su anatomia, relazioni filogenetiche, ontogenesi, paleobiologia, paleoecologia e paleobiogeografia delle specie prese in esame.

Portato a compimento questo progetto di dottorato di ricerca, con la pubblicazione dei risultati in manoscritti dei quali alcuni già stampati (Maganuco *et al.*, 2007b) o in stampa (Maganuco *et al.*, in press; Maganuco & Pasini, in press) e altri ancora in preparazione (Maganuco *et al.*, in prep), sono già in previsione o in corso d'opera nuove ricerche anch'esse incentrate sul Triassico inferiore del Madagascar.

Per quanto riguarda quelle che mi coinvolgono direttamente, sono in studio un cranio del temnospondilo *Deltacephalus* (Maganuco, in prep.) e resti di rettili basali, sia diapsidi sia anapsidi, in parte riconducibili a nuovi generi (Pasini & Maganuco, in prep.; Cau & Maganuco., in prep.). Inoltre, data la necessità oggettiva di ottenere nuovi dati sulla geologia delle aree di ritrovamento dei reperti, si sta pianificando di dar vita ad un unico gruppo di ricerca multinazionale che includa

esperti dei vari settori sia italiani, sia francesi, sia malgasci, per compiere nuove indagini sugli affioramenti del bacino di Diégo Suarez (Madagascar settentrionale) con gli scopi di:
ottenere nuovi campioni; investigare e documentare la presenza di nuovi affioramenti lungo l'ampio bacino sedimentario (circa 150 Km di lunghezza); identificare nuovi taxa significativi in termini di paleobiogeografia, paleoecologia e sistematica; studiare in dettaglio la geologia dell'area; raccogliere dati utili per le comparazioni con gli strati fossiliferi coevi delle altre parti del mondo, in particolare quelli delle Terre di Gondwana.

Temnospondyli: anfibi o non anfibi?

Gli anfibi furono i primi vertebrati a colonizzare la terraferma, pur rimanendo legati agli specchi d'acqua dolce per la riproduzione. Le uova degli anfibi infatti, a differenza di quelle dei loro discendenti rettili, devono essere deposte in acqua e rimanervi fino alla schiusa (ad eccezione di quelle di alcuni anfibi che, per le loro dimensioni limitate, sono in grado di sostenersi e di compiere gli scambi gassosi anche sulla terraferma). Oggi rappresentati da poche forme, tra cui rane, salamandre e cecilie, gli anfibi raggiunsero l'apice della diversità nel Triassico, con i temnospondili, uno dei gruppi di tetrapodi primitivi più diffusi e diversificati. L'uso sistematico della parola anfibi e la sua corretta applicazione in relazione ai temnospondili è ancora motivo di accesi dibattiti tra i paleontologi (vedere Ruta *et al.*, 2003, e riferimenti bibliografici contenuti all'interno), poiché strettamente legato alle relazioni tra i vari gruppi di tetrapodi basali e al loro legame con gli anfibi attuali (Lissamphibia: rane, salamandre, cecilie). Le ipotesi attualmente ancora sostenute vedono i lissanfibi come gruppo monofiletico, originatosi alternativamente dai Temnospondyli (ad es., Carroll, 1988) o dai Lepospondyli (ad es., Laurin & Reisz, 1997), oppure come un gruppo polifiletico, con rane e salamandre legate ai primi e cecilie ai secondi (vedere oltre). Questa grande incertezza è dovuta ai numerosi e cospicui gap morfologici e temporali nel record fossile. La recente scoperta di *Gerobatrachus hottoni*, un nuovo temnospondilo anfibamide del Permiano

inferiore del Texas (Anderson *et al.*, 2008), suggerisce tuttavia che rane e salamandre possano essere effettivamente ricondotte ad un antenato comune temnospondilo, colmando in modo esauriente il gap morfologico e temporale tra i primi anfibi paleozoici e le forme già differenziate del Mesozoico (Tav. 1.1). L'anatomia del cranio e del corpo allungato di *Eocaecilia* del Giurassico inferiore mostra invece maggiori affinità con quella dei microsauri permiani come *Rhynchonkos* (Carroll, 2007), supportando un'origine delle cecilie tra i lepospondili. Anche utilizzando l'orologio molecolare, le differenze tra cecilie da una parte e rane e salamandre dall'altra vengono fatte risalire a un intervallo di tempo compatibile con quello in cui pare sia avvenuta la separazione tra temnospondili e lepospondili (Anderson *et al.*, 2008). Se i risultati di questi studi verranno confermati, gli anfibi, intesi come le forme attuali, il loro antenato comune e tutti i discendenti, dovrebbero essere considerati un gruppo monofiletico comprendente i temnospondili da un lato e i lepospondili più gli amnioti dall'altro.

Così definito, tuttavia, il taxon Amphibia sarebbe sinonimo di Tetrapoda o Tetrapodomorpha e, soprattutto, comprenderebbe anche gli amnioti, risultando così in forte contrasto con il significato storico del termine, tradizionalmente utilizzato come categoria tassonomica di livello gerarchico uguale alla Classe proprio per distinguere gli anfibi da mammiferi, rettili, uccelli e pesci.

È quindi preferibile mantenere l'uso del termine "anfibi" inteso come gruppo parafiletico (esclusi quindi gli amnioti) per indicare quei tetrapodi non amnioti (*sensu* Gadow 1897) che si assomigliano per il grado evolutivo, ovvero che si distinguono dai "pesci" nell'aver il cranio separato dal cinto scapolare (novità evolutiva che ha avuto notevoli ripercussioni su locomozione e alimentazione) e dagli amnioti per la non ancora raggiunta capacità di deporre uova amniotiche. Pertanto, la parola "anfibi" verrà utilizzata in questa accezione nel prosieguo del lavoro.

Un altro termine utilizzato in passato a partire da Burmeister (1849) per descrivere gli anfibi temnospondili ma risultato negli anni descrittivo di un raggruppamento non monofiletico è "Labyrinthodontia". I labirintodonti, più che un vero taxon, rappresentano un grado evolutivo tra i

pesci sarcopterigi e i rettili, essendo definiti principalmente su una serie di caratteri plesiomorfici condivisi con i loro antenati crossopterigi, tra cui il particolare tipo di sviluppo dello smalto dei denti, che forma delle pieghe simili a un labirinto (da cui il nome), e la morfologia delle vertebre, che sono composte da più elementi. Anche il termine Stegocephalia (= testa a piastre), introdotto da Cope (1868) e una volta utilizzato per indicare gli anfibi paleozoici e i loro discendenti mesozoici caratterizzati dall'aver un cranio composto da ossa dermiche simili a piastre, è ormai caduto in disuso, non essendo di alcuna utilità sistematica.

I temnospondili Stereospondyli

I temnospondili sono un gruppo di "anfibi" monofiletico (Schoch & Milner, 2000), apparso forse già nel Carbonifero inferiore. Questo taxon è stato coniato da Zittel nel 1888 e ridefinito più volte in seguito. In questo lavoro facciamo riferimento alla definizione di Laurin (1988a, b) (*sensu* Milner, 1990) che ha ridefinito i Temnospondyli come tutti i coanati più vicini ad *Eryops* che agli amnioti. Predatori (come indicato dai denti conici) dall'aspetto generalmente simile a quello di salamandre, coccodrilli e gaviali (tanto che Jaeger, 1828, li considerò rettili), i temnospondili avevano teste generalmente piatte dorsoventralmente, corpi allungati, arti relativamente piccoli, cinto pettorale che formava ventralmente una struttura ampia e massiccia, simile alla chiglia delle imbarcazioni da sbarco e, infine, vertebre in cui l'intercentro costituisce l'elemento principale del centro (i Lepospondyli e i Reptilomorpha, specie questi ultimi, hanno al contrario un pleurocentro ben sviluppato, tanto che talvolta è l'unico elemento a formare il centro). Di dimensioni che vanno da pochi centimetri a oltre 6 metri di lunghezza (Steyer & Damiani, 2005), le forme fossili crescevano attraverso una metamorfosi graduale, fortemente simile a quelle degli attuali anfibi urodeli specie nella sequenza di ossificazione delle ossa del cranio e dello scheletro appendicolare (Carroll, 2007), in cui venivano perdute le branchie (ritenute nell'adulto solo in alcune linee evolutive).

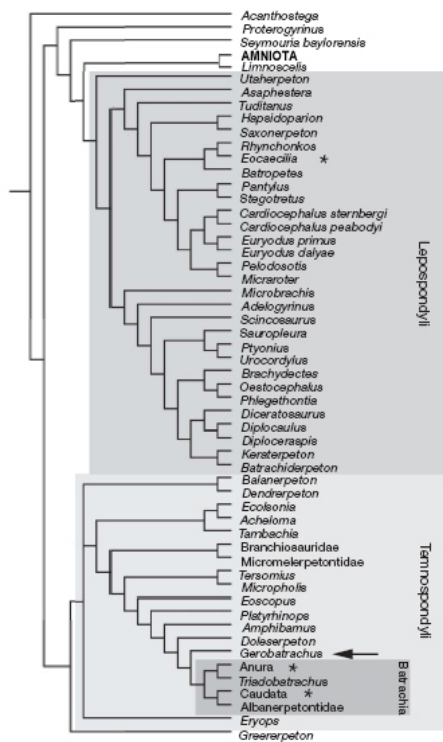
I Temnospondyli vengono tradizionalmente suddivisi in "Rachitomi" e Stereospondyli sulla base della morfologia vertebrale (Cope, 1882; Romer, 1947). I "Rachitomi" rappresentano però un gruppo parafiletico, con centri vertebrali composti da una coppia di pleurocentri ossei di dimensione ridotta e da un grande intercentro a semiluna. Essi includono i temnospondili basali, gli Euskelia (taxon che comprende le forme di temnospondili più terricole e in cui si collocherebbero gli antenati di rane e salamandre) e i Limnarchia basali (Dvinosauria, Archegosauroida).

I limnarchi più derivati vengono chiamati Stereospondyli Zittel 1887-1890 (emend. Fraas, 1889) o Neorachitomi e rappresentano invece un gruppo monofiletico, in cui i centri delle vertebre sono quasi interamente formati dall'intercentro, mentre i pleurocentri sono piccoli e cartilaginei o del tutto assenti. In realtà, la condizione stereospondilica non è così evidente in tutte le linee di stereospondili, alcune delle quali presentano ancora centri simili alla condizione rachitomica (Warren, 2000), altre ancora mostrano una variabilità nella morfologia dei centri a livello individuale, legata alla posizione di ciascuna singola vertebra lungo la colonna (Bystrow & Efremov, 1940) o allo stadio di sviluppo dell'individuo (Steyer & Laurin, 2000): sarebbe quindi più appropriato utilizzare il termine Neorachitomi. Tuttavia, in letteratura si fa praticamente sempre riferimento a questo clade con il termine Stereospondyli (Milner, 1990), termine che pertanto viene adottato anche in questo testo.

I Temnospondyli raggiunsero una diffusione cosmopolita e il massimo grado di diversificazione nel Triassico inferiore (Shishkin *et al.*, 2000) proprio con il gruppo degli Stereospondyli. Questi ultimi ebbero origine verso la fine del Permiano, andarono incontro a una grande radiazione adattiva dopo gli eventi del limite P/T e cominciarono il loro declino verso la fine del Triassico, forse per la comparsa di rettili come i fitosauri prima e i cocodrilli poi, con cui entrarono in competizione diretta negli stessi habitat. La loro traccia più recente all'interno del record fossile risale al Cretacico inferiore dell'Australia. Gli esemplari malgasci oggetto d'esame in questo studio appartengono tutti al taxon Stereospondyli.

Gli stereospondili colonizzarono diversi habitat, dalla terraferma all'acqua dolce, dalle pozze salmastre alle regioni costiere dei mari. Sul finire del Permiano superiore e soprattutto alla base del Triassico occuparono numerose nicchie ecologiche oggi sfruttate da teleostei, salamandre, rane, cocodrilli e perfino predatori mammiferi di media taglia (Schoch & Milner, 2000). Ciò spiega perché i ritrovamenti di stereospondili siano così abbondanti, spesso i primi fossili ad essere rinvenuti nei depositi terrestri Permo-Triassici. I loro resti, rinvenuti in tutti i continenti, mostrano tra l'altro la buona capacità di migrazione e diffusione di questi animali (Schoch & Milner, 2000). Ad eccezione di alcuni stereospondili basali che ritengono un certo grado di terrestrità, la maggior parte delle forme derivate è considerata secondariamente acquatica (Warren, 2000), con articolazioni degli arti meno sviluppate rispetto a quelle degli animali di terraferma e con un complesso sistema di linee sensoriali sul cranio omologo al sistema della linea laterale dei "pesci" utile per percepire variazioni di pressione nell'acqua, come quelle provocate dal nuoto di prede e predatori. Alcune specie divennero così acquatiche da invadere addirittura gli ambienti marini costieri, mostrando una tolleranza alla presenza di alte concentrazioni di sale inaspettata per degli anfibi.

Si rimanda ai capitoli seguenti (Capitoli 4, 5 e 6) per una trattazione più dettagliata delle varie linee di stereospondili rappresentate nel record fossile malgascio e per una discussione delle loro relazioni filogenetiche.



Tav. 1.1 - Cladogramma preso da Anderson *et al.* (2008: fig. 4), a cui sono stati aggiunti gli amnioti, che illustra le relazioni filogenetiche tra i tre gruppi principali di anfibi ancora oggi esistenti (contrassegnati da un asterisco), i Temnospondyli e i Lepospondyli.

CAPITOLO 2: MATERIALI E METODI

Esemplari oggetto di studio

Gli esemplari oggetto di studio di questa tesi di dottorato comprendono resti fossili, in prevalenza crani, di anfibi temnospondili appartenenti alle collezioni del Museo di Storia Naturale di Milano (MSNM) e del Muséum National d'Histoire Naturelle di Parigi (MNHN).

Gli esemplari conservati presso il MSNM sono crani di anfibi temnospondili che precedentemente a questo studio erano stati catalogati come appartenenti ai taxa *Watsonisuchus madagascariensis*, *Deltacephalus whitei*, *Mahavisaurus sp.* e ad un esemplare di possibile trematosauo non identificato.

Il materiale del MNHN comprende esemplari che in precedenza erano stati considerati come olotipi e paratipi di *Watsonisuchus madagascariensis* e *Mahavisaurus dentatus*, più altri esemplari ad essi tentativamente riferiti.

Nel corso delle ricerche, sono stati individuati nelle collezioni del MNHN altri esemplari, alcuni ritenuti perduti (come l'olotipo di *Lyrosaurus australis*), altri ancora mai presi in considerazione nello studio delle specie in questione (o comunque mai descritti in dettaglio). Con la collaborazione di Claire Saigne (MNHN), il materiale di *Mahavisaurus dentatus* / *Lyrosaurus australis* è stato finalmente catalogato e archiviato secondo gli standard attuali del museo MNHN.

Con l'aiuto dei preparatori dei due musei (vedere ringraziamenti) sono stati anche realizzati nuovi calchi in resina (per maggiori dettagli vedere sezioni materiali e metodi all'interno dei capitoli 4-6) laddove non esistevano o dove i vecchi erano deteriorati o non abbastanza dettagliati.

Agli esemplari del MSNM e del MNHN si sono aggiunti altri cinque calchi di esemplari conservati presso una collezione privata francese e nel Rhinopolis Associative Museum (RHM), Gannat, Francia, luogo in cui, al momento della stesura di questo manoscritto, gli esemplari originali non avevano ancora ricevuto alcun numero di catalogo ufficiale. Tre di questi esemplari sono riferibili a *Lyrosaurus australis*, uno a *Watsonisuchus madagascariensis* e uno a *Deltacephalus whitei*. Per poter essere considerati ufficialmente come materiale di studio e/o di confronto questi esemplari sono stati calcati in positivo e i calchi depositati e catalogati presso il MSNM e il MNHN.

Sebbene non direttamente collegato con questo studio, nell'ambito del programma di ricerche in corso sul Triassico del Madagascar, portate avanti da diversi ricercatori compresi il sottoscritto e il co-tutore Giovanni Pasini, sono stati realizzati e depositati presso il MSNM anche calchi in positivo dell'olotipo del rettile diapside basale *Claudiosaurus*.

Ricerca bibliografica

La ricerca bibliografica è stata effettuata principalmente presso le biblioteche del MSNM, del MNHN, dell'Università degli Studi di Firenze e dell'Università degli Studi di Milano. Numerosi lavori sono stati richiesti direttamente agli autori. Altri ancora sono stati gentilmente procurati da Marco Auditore, Anne Warren (La Trobe University, Australia) e Ross Damiani.

Missioni

Nel corso del triennio sono state effettuate cinque missioni di studio, di cui quattro all'estero:

1) febbraio 2006, spedizione paleontologica organizzata dal Progetto ArgenDino in Patagonia (Provincia di Neuquén), durante la quale sono state svolte una serie di attività formative e sessioni teorico-pratiche per un totale di 180h comprendenti visite alle collezioni dei musei paleontologici locali, attività di prospezione del giacimento, installazione del campo base e delle strutture necessarie per gli scavi, estrazione di resti fossili e preparazione sul campo del materiale estratto.

2) ottobre 2006, partecipazione ad un progetto di alta formazione e ricerca scientifica all'estero supportato “*European Commission's Research Infrastructure Action via the SYNTHESYS Project*”, con sigla identificativa del progetto *FR-TAF-2267*. Il periodo di ricerca, svolto sotto la guida del co-tutore J. Sébastien Steyer, si è svolto in massima parte presso il “*Département Histoire de la Terre, Muséum National d’Histoire Naturelle, Paris*”, e si è articolato in una serie di attività formative e sessioni teorico-pratiche per un totale di 140 ore così suddivise: studio di esemplari presenti nella collezione di Paleontologia dei Vertebrati 100h; ricerca bibliografica presso la biblioteca di Paleontologia e Zoologia (Anatomia Comparata) 8h ; sessioni analitiche con utilizzo di microscopi ottici e del laboratorio fotografico 32h; nel medesimo periodo è stata inoltre effettuata un'attività di ricerca extra-museale che ha consistito nell'osservazione dal vivo di diverse specie attuali appartenenti al taxon *Crocodylia* presso “*La ferme aux crocodiles*” in località Pierrelatte, nel Sud della Francia per un totale di 8h.

3) dal 19 febbraio 2007 al 23 febbraio 2007 missione a Parigi con fondi di mobilità dottorandi (cod. DOTTMOB21) con il duplice scopo di codificare alcuni caratteri anatomici di **esemplari parigini, inclusi nella matrice realizzata per studiare le relazioni filogenetiche dei taxa presi in esame, e di calcare quattro crani appartenenti ai generi *Lyrosaurus*, *Edingerella* e *Deltacephalus*, utili come materiale di confronto.**

4) in data 8 e 9 giugno 2007 partecipazione alle sessioni scientifiche del convegno “**VII Giornate di Paleontologia della Società Paleontologica Italiana**” presso la sede della Comunità

Montana in Barzio (Comunità Montana della Valsassina, Valvarrone, Val d'Esino e Riviera, via Fornace Merlo 2, Barzio-Valsassina, Lecco), con presentazione di un poster sull'attività di ricerca di dottorato (Maganuco *et al.*, 2007b).

5) dal 7 all'11 aprile 2008 visita al Muséum national d'Histoire naturelle di Parigi per completare disegni e descrizione anatomica di *Mahavisaurus* e *Lyrosaurus* e per completare le codifiche di alcuni caratteri utili per l'analisi filogenetica.

Inerente al progetto di ricerca in cui si inserisce la tesi di dottorato, è in fase di progettazione anche una spedizione paleontologica nata dalla collaborazione tra il Museo di Storia Naturale di Milano, il Museo Civico dei Fossili di Besano, il Service Géologique de Madagascar e il Muséum national d'Histoire naturelle di Parigi. È stato infatti presentato alla National Geographic Society un progetto di ricerca sul campo nella Provincia di Diégo Suarez (Nord del Madagascar). Il progetto ha come scopi: attività di prospezione del bacino sedimentario della Provincia di Diégo Suarez; individuazione di nuove località fossilifere; identificazione di nuovi taxa significativi in termini di sistematica, paleobiogeografia e paleoecologia (ad esempio, gli anfibi temnospondili plagiosauroidei, noti finora solo in continenti settentrionali). Attualmente ci è stato chiesto di presentare un nuovo progetto dopo averlo confrontato e integrato con quello di un team di ricercatori americani che ha interessi scientifici comuni nella medesima area.

A seguito delle scarse prospettive, è stata infine abbandonata l'idea di effettuare la missione di tre giorni al Natural History Museum di Londra, inizialmente preventivata per studiare e ridisegnare l'olotipo di *Deltacephalus whitei*. Le motivazioni che hanno portato a tale rinuncia sono tre: l'olotipo è stato ben ridescritto da Hewison nel 1996; l'esemplare MSNM V3880, catalogato presso il MSNM come *Deltacephalus whitei*, nel corso di questi studi si è rivelato essere un esemplare giovane di *Edingerella madagascariensis* (vedere capitolo 4); infine, il nuovo esemplare MSNM V6421 (Fig. 2.1), proveniente da collezioni private, per quanto mostri un tetto cranico pressoché completo, non offre elementi nuovi rispetto all'olotipo tali da giustificare una ridescrizione della specie e dell'olotipo stesso.

Illustrazioni e fotografie

Le illustrazioni realizzate appositamente per questo studio sono indicate come figure. Si è invece scelto di indicare come tavole le illustrazioni prese direttamente da altre pubblicazioni poiché ritenute utili per aiutare nella consultazione della tesi il lettore che non abbia a portata di mano tali

pubblicazioni. La maggior parte delle fotografie è stata realizzata in digitale con un apparecchio Panasonic/Lumix DMC-LZ3. Alcune fotografie provengono invece dagli archivi di Giovanni Pasini (GP) o sono state realizzate da diversi colleghi con i propri apparecchi. Gli autori di fotografie ed illustrazioni (e le eventuali tecniche impiegate nel caso di queste ultime) sono indicati nelle didascalie. Dove ritenuto necessario, tecniche e procedure per la realizzazione delle illustrazioni sono trattati in maggior dettaglio all'interno dei vari capitoli (vedere soprattutto i capitoli 4 e 6 ai quali hanno contribuito con pregevoli ricostruzioni anatomiche, sia scheletriche, sia "in vivo", diversi artisti di fama internazionale come Marco Auditore (MA), Marc Boulay (MB), Sylvia Lorrain (SL) & Alain Bénétteau (AB).

Abbreviazioni istituzionali: MNHN, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France;
MSNM, Museo di Storia Naturale di Milano, Italy; RHMA, Rhinopolis Associative Museum, Gannat, France.

Analisi filogenetiche

Settanta taxa terminali sono stati selezionati (vedere Appendice 1). I taxa sono stati considerati a livello specifico, ad eccezione di *Angusaurus* (le cui specie, purtroppo, sono descritte in russo) ed *Eocyclotosaurus*: per questi taxa, per maggior completezza si è preferito codificare i caratteri a livello generico, come fatto d'altronde anche da Damiani (2001a) o Damiani & Yates (2003). Per quasi tutte le specie inserite in matrice è stata selezionata la specie tipo, eccetto in quei casi come *Parotosuchus orenburgensis*, *Stanocephalosaurus pronus* ed *Eryosuchus garjainovi* in cui le specie riferite sono meglio conosciute di quella tipo. Alcuni dei taxa terminali selezionati corrispondono a forme che nelle analisi compiute in precedenza da altri autori erano risultate essere sister taxa delle specie oggetto d'indagine in questo studio. Ciò ha permesso di testare nelle presenti analisi filogenetiche le relazioni di parentela proposte da tali autori sulla base delle loro filogenesi. Diversi rappresentanti di tutte le linee di stereospondili sono stati inclusi nelle analisi (vedere Appendice 1), poichè una selezione ristretta di taxa può portare a male interpretare il significato filogenetico di un carattere (ad esempio, un carattere simplesiomorfico o omoplastico, o in parte sinapomorfico e in

parte omoplastico potrebbe erroneamente apparire come un'importante sinapomorfia utilizzando una selezione di taxa ristretta!) e ad influenzare quindi la topologia dell'albero. I caratteri sono stati codificati traendo le informazioni necessarie dalle descrizioni anatomiche presenti in letteratura, da osservazioni personali sugli esemplari e dalle codifiche effettuate da altri autori in analisi filogenetiche pubblicate. Fonti, eventuali modifiche e note riguardanti la descrizione dei caratteri sono elencate in Appendice 2. Concordo con Damiani (2001a) sull'esistenza di diverse ragioni per rigettare alcuni caratteri utilizzati in precedenza da altri autori (alcuni esempi sono discussi in Appendice 3). Questi caratteri comprendono: caratteri non discussi ma solo elencati, la cui corretta interpretazione risulta quindi difficile; caratteri che risultano inapplicabili dopo l'osservazione personale dei taxa a cui erano stati applicati; caratteri basati su caratteristiche anatomiche mal interpretate; caratteri per cui a causa della loro elevata variabilità è difficile stabilire (quantificare) degli stati chiaramente distinti l'uno dall'altro; caratteri impossibili da codificare in numerosi taxa perché mascherati da altre caratteristiche anatomiche; o ancora caratteri ritenuti validi ma che risultano non informativi nel contesto dell'analisi in questione. Seguendo l'esempio di Damiani (2001a), sono stati utilizzati nel presente studio anche caratteri basati su proporzioni, poiché si concorda con Rae (1998) che l'omissione di tali caratteri numerici porta ad una considerevole perdita di informazioni. I caratteri basati su proporzioni sono stati espressi quantitativamente dopo aver proiettato i vari valori su istogrammi ed aver individuato gli stati dei caratteri a seconda dei gap nella distribuzione dei valori. Tutti i caratteri considerati hanno lo stesso peso. I caratteri multistato sono stati considerati non ordinati, esclusi quei casi che corrispondevano chiaramente a una serie di trasformazione (vedere Appendice 2). In assenza di certezza nel codificare un carattere multistato dovuta all'incompletezza del materiale fossile tale carattere è stato codificato come incerto (ad esempio '0/1' in un carattere con tre stati, 0, 1, 2) per poter conservare almeno le informazioni disponibili (nell'esempio riportato, la codifica '0/1' significa che lo stato del carattere non è sicuramente '2'). La polarità degli stati dei caratteri si basa sul criterio degli outgroup. Dopo

aver radicato l'albero, la descrizione dello stato dei caratteri è stata infatti rianalizzata e riscritta in modo da assegnare lo stato '0' allo stato emerso come plesiomorfico. Tre outgroup reali, e non un ipotetico antenato con tutti '0' come talvolta si trova in alcune analisi, sono stati selezionati per radicare l'albero (Nixon & Carpenter, 1993; Bryant, 1997) tramite l'opzione "outroot" di PAUP. Essi sono l'archegosauride *Konzhukovia vetusta* (Gubin, 1991, 1997) e i rhinesuchidi *Uranocentrodon senekalensis* and *Rhineceps nyasaensis* (Watson, 1962). Questi taxa sono spesso considerati outgroup nella maggior parte delle analisi sugli stereospondili derivati (ad esempio, Milner, 1990; Yates & Warren, 2000). Dopo diversi cicli di ricerca eseguiti seguendo con attenzione la metodologia "three steps" proposta da Jenner (2004), una matrice finale di 86 caratteri cranici e mandibolari (Appendice 4) codificati per 70 taxa terminali (Appendice 1) e compilata in NDE (Page, 2001) è stata analizzata a più riprese con PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002) su diverse selezioni dei 70 taxa (vedere capitoli 4-6), attraverso il comando "heuristic search" per la ricerca dell'albero più parsimonioso (MPT).

Le analisi in questione hanno generato MPT con indici di consistenza (CI) piuttosto bassi. Come riportato anche da Damiani (2001a), un basso valore di CI indica che la storia evolutiva di un gruppo - in questo caso gli stereospondili - espressa dalle filogenesi è caratterizzata da un'alta frequenza di omoplasia (convergenze, parallelismi, reversioni). Un basso valore di CI è anche conseguenza diretta dell'elevato numero di taxa non strettamente imparentati tra loro, che aumenta le possibilità di individuare le omoplasie ma allo stesso tempo aiuta ad interpretare più correttamente la rilevanza e il significato filogenetico di un carattere parzialmente sinapomorfico. Nei casi in cui sono stati ottenuti diversi MPT (tutti comunque topologicamente abbastanza simili tra loro, come si evince dal fatto che i vari alberi di consenso stretto sono interessati da pochissime politomie irrisolte) per la discussione si è cercato di scegliere uno dei MPT la cui topologia fosse il più congruente possibile a quella dell'albero di consenso "majority-rule".

L'opzione di PAUP 'tree description' è stata utilizzata per ricostruire gli stati dei caratteri dei nodi interni, la lista dei cambiamenti degli stati dei caratteri e la lista delle apomorfie elencate nei capitoli 4-6.

La trasformazione dei caratteri è stata ottimizzata tramite PAUP in modo da avere sia le trasformazioni accelerate (ACCTRAN) sia quelle ritardate (DELTRAN). I cambiamenti di stato dei caratteri, avvenuti in un nodo o in quello adiacente a seconda di quale ottimizzazione sia stata utilizzata, sono elencati come 'apomorfie ambigue'; quelli che invece avvengono ad un determinato nodo, indipendentemente dall'ottimizzazione utilizzata, sono elencati come 'apomorfie non ambigue', seguendo la terminologia introdotta da Holtz (1994) e Chiappe *et al.*, (1996) e ripresa in seguito da Yates & Warren (2000) e da diversi studiosi. Si sottolinea il fatto che come detto da questi autori, i termini 'ambiguo' e 'non ambiguo' non vogliono implicare la presenza/assenza di omoplasia nella distribuzione dello stato di un carattere (quindi anche una sinapomorfia non ambigua può essere soggetta a reversione o apparire convergentemente in un clade filogeneticamente distante). L'ambiguità è da mettere piuttosto in relazione con la mancanza o l'incongruenza di certi dati nella matrice.

Poiché l'obiettivo principale di questa tesi era ridescrivere alcune specie già note di stereospondili malgasci, facendo chiarezza sul loro effettivo numero e sulla correttezza di attribuire ad esse il materiale vecchio e nuovo, in tutte le analisi condotte il primo passaggio è consistito di un test filogenetico preliminare. In questo test, si è valutata l'affinità filogenetica tra le numerose "specie" istituite da autori precedenti sulla base di individui che avrebbero potuto o non potuto appartenere alla medesima specie, stando a diverse interpretazioni. Il test preliminare è stato quindi effettuato codificando separatamente sia ogni "specie" presente in letteratura, sia il materiale isolato di attribuzione incerta, senza effettuare raggruppamenti a priori. Solo successivamente, sono stati raggruppati in singoli OTU quelle "specie" e quei resti isolati risultati preliminarmente sister taxa o molto affini, e per cui quindi l'appartenenza alla medesima specie si è rivelata ben supportata.

Poiché, come già detto, le analisi filogenetiche effettuate sono incentrate sulle relazioni filogenetiche delle specie di stereospondili malgasci, e non hanno quindi la pretesa di ridefinire filogeneticamente i vari gruppi di categorie superiori, sono stati adottati i nomi formali e le definizioni dei cladi all'interno di Stereospondylomorpha già fornite da Yates & Warren (2000), Damiani (2001a) e Damiani & Yates (2003). Per evitare la proliferazione di nomi di taxa, non sono stati dati nomi formali e definizioni per quei gruppi qui emersi ma non riconosciuti in passato da tali autori, come ad esempio gli stereospondili a muso corto, poiché si ritiene che il contenuto e le relazioni di questi "nuovi" gruppi debba essere delucidato e corroborato da futuri studi prima di poter esser formalizzato. La notazione "taxon X + taxon Y" utilizzata nei capitoli 4-6 per definire i cladi si riferisce al clade meno inclusivo comprendente i due taxa nel MPT: non implica perciò che i due taxa condividano una relazione sister-taxon diretta. I numeri dei nodi a cui si fa riferimento nel testo sono indicati nelle figure.



Fig. 2.1 Foto dell'esemplare MSNM V6421 (calco) in norma dorsale. La scala metrica equivale a 2 cm. (Foto di SM).

CAPITOLO 3: GEOLOGIA E PALEOAMBIENTE

Contesto geografico e geologico

Gli esemplari studiati provengono da un'area posta all'incirca tra i villaggi di Ambilobe e Anaborano, nella parte centrale del bacino di Ankitokazo (Besairie, 1972), regione di Ambilobe (Provincia di Diégo Suarez, Madagascar nord-occidentale) (Fig. 3.1). Questa località ha restituito anche scarsi resti di vegetali (Beltan, 1996) e una ricca associazione faunistica comprendente sia vertebrati sia invertebrati (vedere oltre la sezione dedicata alla paleofauna).

La composizione geochemica dei noduli, tipica dell'area centrale del bacino di Ankitokazo, è principalmente siliceo-argillosa, ricca di ossidi di ferro (Besairie, 1972). I noduli di quest'area presentano spesso una conformazione simile alle settarie (comunicazione personale di GP, 2006) e la loro composizione è spesso legata alle condizioni tafonomiche (principalmente diagenetiche) dell'affioramento da cui provengono (Beltan, 1996). Gli strati fossiliferi del bacino di Ankitokazo sono databili al Triassico inferiore (Besairie, 1972; Beltan, 1996; Garassino & Pasini, 2002) e formano una banda di 120 km in direzione sud-ovest / nord-est che appare discontinua in superficie. Questa banda giace in una depressione formata a nord-est dal basamento cristallino pre-Palaeozoico e a sud-ovest dalla facies Triassica scarsamente fossilifera (solo rari resti vegetali conservati come impronte) chiamata “Schistes d'Iraro” (= “Upper Eotrias” secondo Besairie, 1972). Sebbene per Madiromiary (distretto di Anaborano, bacino di Ankitokazo), la località da cui proviene l'olotipo di *Edingerella madagascariensis*, siano indicate come età "Scythian A1" in Warren & Hutchinson (1988a), o Induano in Schoch & Milner (2000), Yanbin *et al.* (2002) hanno riscontrato con frequenza nei noduli del bacino di Ankitokazo la presenza del conostraco *Eustheria* (*Magnietheria*) *truempyi* - un taxon noto anche nella formazione Bernburg della Germania, datata alla base dell'Olenekiano. Questo marker biostratigrafico indica che la maggior parte degli strati fossiliferi del bacino di Ankitokazo possono essere riferiti all'Olenekiano e sono databili tra 249.7 – 245 milioni di anni fa seguendo la stratigrafia ICS (Gradstein *et al.*, 2004).

Sintesi del paleoambiente del bacino di Ankitokazo

I primi fossili provenienti dal bacino di Ankitokazo furono riportati in letteratura da Douvillé (1910). I dati riguardanti paleoflora e paleofauna sono quindi sparsi in un secolo di letteratura, su pubblicazioni alcune delle quali decisamente difficili, se non quasi impossibili, da reperire. Per questi motivi, si è deciso di presentare in questa sezione una breve sintesi di queste conoscenze, accumulate in letteratura durante un secolo, su paleogeografia, paleoflora e palaeofauna del Triassico inferiore, accompagnate da alcune osservazioni.

La carenza di dati geologici accurati rende difficile testare qualsiasi ipotesi paleoambientale e la ricostruzione delle associazioni paleofaunistiche e - soprattutto - paleofloristiche. Il primo ed unico tentativo di studiare in dettaglio la geologia degli strati fossiliferi del Triassico inferiore del bacino di Ankitokazo risale a Besairie (1972). Successivamente, sono state raccolte solo informazioni approssimative su riempimento sedimentario del bacino, unità litostratigrafiche e livelli fossiliferi, anche se non va dimenticato l'importante recente studio di Yanbin *et al.* (2002) che, come detto sopra, sono riusciti ad identificare il conostraco *Eustheria (Magniestheria) truempyi*, un marker biostratigrafico per l'Olenekiano, in associazione con resti fossili sia di invertebrati sia di vertebrati del bacino di Ankitokazo. Una sintesi più dettagliata del paleoambiente Triassico del Madagascar nordoccidentale è in fase di preparazione da parte del sottoscritto e del team di ricerca italo-francese di cui fanno parte anche i due co-tutori Steyer e Pasini; includerà nuovi e accurati dati di campo e informazioni geologiche. In attesa di un'analisi più accurata dal punto di vista geologico e sedimentologico dei livelli fossiliferi del bacino di Ankitokazo viene comunque presentata una ricostruzione paleoambientale basata sul consenso tra i dati raccolti dagli autori precedenti in un secolo di letteratura e i dati fino ad oggi presi ed analizzati dai membri facenti parte del sopracitato team di ricerca italo-francese.

Paleogeografia e paleoclima - La posizione geografica del Madagascar durante il Triassico inferiore è tuttora incerta, a causa della bassa qualità dei dati paleomagnetici ottenuti sull'Isola

dovuta all'intenso dilavamento che ha reso le rocce poco utili per studi di questo tipo (Rakotosolofo et al., 1999). Anche alcune recenti indagini paleomagnetiche, effettuate nel Sud-Ovest dell'Isola, nel gruppo della Sakamena (?Carbonifero superiore - Giurassico inferiore), hanno prodotto dati mediamente di bassa qualità.

I risultati di tali ricerche e di quelle precedenti sembrano comunque indicare che la ricostruzione della Pangea proposta da Lottes & Rowley (1990) riproduca il miglior aggiustamento paleomagnetico fra Madagascar e Africa orientale (Somalia) in questo intervallo di tempo.

In assenza di poli di alta qualità per l'intervallo Permiano superiore - Trias inferiore, il confronto dei dati disponibili per il gruppo della Sakamena con quelli relativi al Gondwana occidentale, posizionerebbero il Sud-Ovest del Madagascar ad una paleolatitudine di circa 28° Sud, posizione quindi più vicina all'equatore rispetto a quella precedentemente occupata durante il Carbonifero/Permiano (55° Sud). Un clima di tipo monsonico sub/tropicale doveva quindi interessare l'isola, specie nella sua parte settentrionale (Ziegler *et al.*, 2003).

Inoltre, nel corso del Triassico inferiore, il Nord-Ovest dell'isola (e quindi il bacino di Ankitokazo) era certamente lambito dalle calde acque poco profonde del golfo somalo-malagascio della Tetide meridionale (fase che precede la successiva totale apertura del Canale di Mozambico) (Fig. 3.2), che con i loro cicli di trasgressione - regressione, ritmici e ripetuti, hanno sicuramente influito sugli sviluppi climatici, ambientali e biologici della zona, almeno lungo la fascia circolitorale (Wells, 2003).

Paleoflora - Per quanto riguarda la flora, il record fossile del bacino di Ankitokazo è assai scarso e poco documentato, causa la rarità e la cattiva conservazione dei resti, a differenza dei gruppi della Sakoa - Sakamena del Sud-Ovest dell'Isola le cui ricche flore sono state oggetto di diversi lavori (Zeiller, 1911; Carpentier 1935, 1936; de Jekowsky & Goubin, 1963). Il rinvenimento di tracce vegetali, anche parziali, all'interno dei tipici noduli fossiliferi che caratterizzano la particolare conservazione degli organismi in questi affioramenti, è un fatto rarissimo. Nonostante la grande

quantità di noduli (oltre 10.000) personalmente ispezionati da Giovanni Pasini nel corso delle ripetute campagne di prospezione effettuate in diverse località del bacino negli ultimi decenni, solamente cinque campioni hanno restituito tracce vegetali riconducibili a Classi, Ordini o generi riconoscibili (Pasini, osservazione personale 2002). Questo dato può essere interpretato con la non avvenuta conservazione autigena (o cementazione) della flora nelle concrezioni (Stewart & Rothwell, 1993), dovuta a peculiari condizioni fisico-chimiche dell'ambiente di sedimentazione, oppure alla reale scarsità di vegetazione esistente, o ancora, alla frantumazione e dispersione dei resti causa un prolungato trasporto prima di raggiungere il bacino sedimentario. Nessun campione vegetale è stato inoltre osservato all'interno degli scisti argillosi laminati che contengono i noduli, data la forte incoerenza e fragilità dei livelli che si disgregano naturalmente sotto l'azione del dilavamento naturale.

Tornando alla letteratura precedente, il record fossile di materiale proveniente dal Nord-Ovest dell'isola si limita a vaghe segnalazioni, quali la presenza di dubbi resti vegetali non meglio specificati (Vaillant-Couturier Treat, 1933) o semplicemente di impronte di vegetali (Besairie, 1972) segnalate all'interno di alcuni livelli scistosi micacei, più coerenti, nelle arenarie a grana fine che affiorano a ovest di Ankitokazo, attribuiti da Besairie (1965) alla parte superiore dell'Eotrias (Scisti d'Iraro). Più recentemente, Beltan (1996), fornì un elenco della paleoflora del bacino di Ankitokazo, senza specificare le fonti bibliografiche e le relative località di provenienza. L'autore segnalò la presenza del genere *Schizoneura* (Order Equisetales), pianta arbustiva caratteristica di tutte le taoflore gondwaniane che indica un ambiente paludoso o in prossimità di estuari. Vennero poi citati gli Ordini Lycopodiales e Isoetales, quest'ultimo rappresentato dal genere a distribuzione euroasiatica *Pleuromeia* (piccole piante a crescita verticale non ramificate, dalle foglie allungate e lanceolate, che non superavano i 2 m di altezza e avevano tronchi del diametro di circa 10 cm - vedere Archangelsky, 1970). Fra la vegetazione ad alto fusto furono menzionate le gimnosperme, con i generi *Lepidopteris* (a diffusione cosmopolita) e *Dicroidium* (tipicamente Gondwaniano, che

raggiungeva i 10 m di altezza e 1m di diametro, testimone della presenza di una foresta ripariale o di zone boschive in pianure alluvionali aperte - vedere Anderson & Anderson, 1999). Altri resti vennero attribuiti genericamente a coniferali simili ad araucarie o a *Voltziales*. Fu infine segnalata la presenza di resti di felci in genere, rappresentanti di comunità "erbacee" che colonizzavano le barre sabbiose dei corsi d'acqua a rami anastomizzati o bordavano i canali, i laghi e le paludi nelle pianure alluvionali.

Per quanto riguarda le ricerche palinologiche sulla microflora, un tentativo di analisi fu effettuato nella prima metà del secolo scorso da parte dell'Institut Français du Pétrole, limitato a otto campioni di superficie raccolti lungo il bacino di Ankitokazo che hanno rilevato la presenza, fra le forme più frequenti, di spore di pteridofite e di pollini di gimnosperme, oltre ad alcuni interessanti campioni dell'alga bruna *Verachium sp.* (Besairie, 1972).

In conclusione, anche se poco e male documentato, l'insieme del record paleobotanico presenta un insieme tipico della regione paleofloristica gondwaniana durante il Triassico inferiore (come indicato dalla presenza dei generi *Schizoneura* e *Dicroidium*), che caratterizza il radicale cambiamento floro-faunistico globale conseguente alla imponente crisi biologica Permo/Triassica. Il quadro generale che emerge, con scarsa biodiversità della megafiora, induce a pensare all'instaurarsi nella zona di un clima sub-tropicale, semi arido e/o monsonico, termoregolato anche dalla circolazione delle acque temperate del golfo Somalo-Malgascio che lambivano la costa. La vegetazione sarebbe stata piuttosto rada, per lo più relegata lungo i corsi di acqua dolce o concentrata ai piedi del lontano massiccio cristallino prepaleozoico orientale da cui tali corsi avevano origine, o ancora attorno a lagune e stagni perideltiziei. Questo ambiente poteva ospitare e dare riparo ai diversi gruppi di tetrapodi presenti, tra cui anche gli anfibi stereospondili.

Paleofauna - a fronte di una sia pur scarsa paleofiora, spicca l'assoluta mancanza di resti, anche frammentari, di artropodi, insetti ed altri "invertebrati" terrestri in genere strettamente collegabili ad un ambiente vegetale di terraferma che era invece presente e documentato (vedi paragrafo

precedente). Nessun campione proveniente dalla regione ha mai indicato sinora la presenza di questi organismi, nemmeno indirettamente tramite tracce della loro attività, nonostante i loro resti fossili siano generalmente presenti in biocenosi simili e coeve (come ad esempio l'associazione faunistica del gruppo del Karoo, Sud Africa - vedere Anderson & Anderson, 1999).

La fauna ad "invertebrati" acquatici è invece decisamente ricca e comprende brachiopodi, gasteropodi, bivalvi, ammonoidi, nautiloidi (Douvillé, 1910; Collignon, 1933, 1934; Besairie, 1972; Vinassa Guaraldi de Regny, 1993, 1994), anellidi (Alessandrello, 1990; Alessandrello & Bracchi, 2005), tilacocefali (Arduini, 1990), crostacei decapodi (Garassino & Teruzzi, 1995; Garassino & Pasini, 2002; Garassino & Pasini, 2003), cicloidi (Brambilla *et al.*, 2002; Garassino & Pasini, 2002, 2003; Pasini & Garassino, 2006), conostraci (Yanbin *et al.*, 2002), xifosuri (Hauschke *et al.*, 2004), e anche, forse, celenterati, poriferi e possibili ?oloturie (Vaillant-Couturier Treat, 1933, sebbene questi ultimi tre gruppi non furono adeguatamente descritti ed illustrati dall'autore, e la loro presenza non fu mai più confermata da ritrovamenti successivi); la presenza di *Solenophora* (alghe rosse) e *Cyatophillum* fu infine postulata da Beltan (1996).

Per quanto riguarda la fauna a vertebrati, ben documentati sono i pesci, in maggioranza osteitti (Priem, 1924; White, 1933; Moy Thomas, 1935; Piveteau, 1927, 1934, 1946a,b; Lehman, 1948, 1952, 1953, 1956; Beltan, 1968, 1996; Barbieri, 1991) ma anche condritti (Thomson, 1982); sono stati segnalati e descritti diversi anfibi stereospondili (Piveteau, 1956) come il capitosauro *Edingerella madagascariensis* (vedere ad esempio Steyer, 2003; capitolo 4; Maganuco *et al.*, in press), il lydekkerinide *Deltacephalus whitei* (Hewison, 1996), il rhytidosteide *Mahavisaurus dentatus* (Lehman, 1966; capitolo 6; Maganuco *et al.*, in prep.) e i trematosauridi *Wantzosaurus elongatus* (Lehman, 1961; Steyer, 2002) e *Tertremoides madagascariensis* (Lehman, 1966; 1979; Schoch & Milner, 2000; capitolo 5; Maganuco & Pasini, in press); altri componenti della fauna descritti sono il peculiare proanuro *Triadobatrachus* (e.g., Piveteau, 1936; Rage & Roček, 1989), il rettile diapside younginiforme *Hovasaurus* (Ketchum & Barrett, 2004, sebbene la provenienza dei

resti sia alquanto dubbia secondo Giovanni Pasini), il procolofonide *Barasaurus* (Lehman, 1966; Ketchum & Barrett, 2004; Damiani, comunicazione personale 2006, circa un esemplare identificato come "eosuchian" da Lehman, 1966) già segnalato anche nel Sud-Ovest dell'isola (vedere Dal Sasso, 1992) e un possibile nuovo piccolo diapside basale (Pasini & Maganuco, in prep.). La maggior parte di questi "invertebrati" e vertebrati erano acquatici ed eurialini, anche se molto probabilmente non completamente pelagici: secondo Yanbin *et al.* (2002), che hanno basato le loro assunzioni su evidenze tafonomiche, associazione faunistica e confronti con forme simili sia attuali sia estinte (queste ultime provenienti da località meglio conosciute geologicamente), questa fauna - di cui fa parte il conostraco *Eustheria (Magniestheria) truempyi* - viveva in acque salmastre in estuari/delta di corsi d'acqua, in lagune e in ambienti marini costieri con acque poco profonde. Questo è il caso degli stereospondili descritti nei capitoli 4, 5 e 6, che erano probabilmente eurialini. L'eurialità è stata osservata nei trematosauri (Cosgriff, 1984; Lindemann, 1991) e nei plagiosauri (Shishkin *et al.* 2000), entrambi triassici, e in un eryopoide del Carbonifero superiore/Permiano inferiore (Laurin & Soler-Gijon 2006).

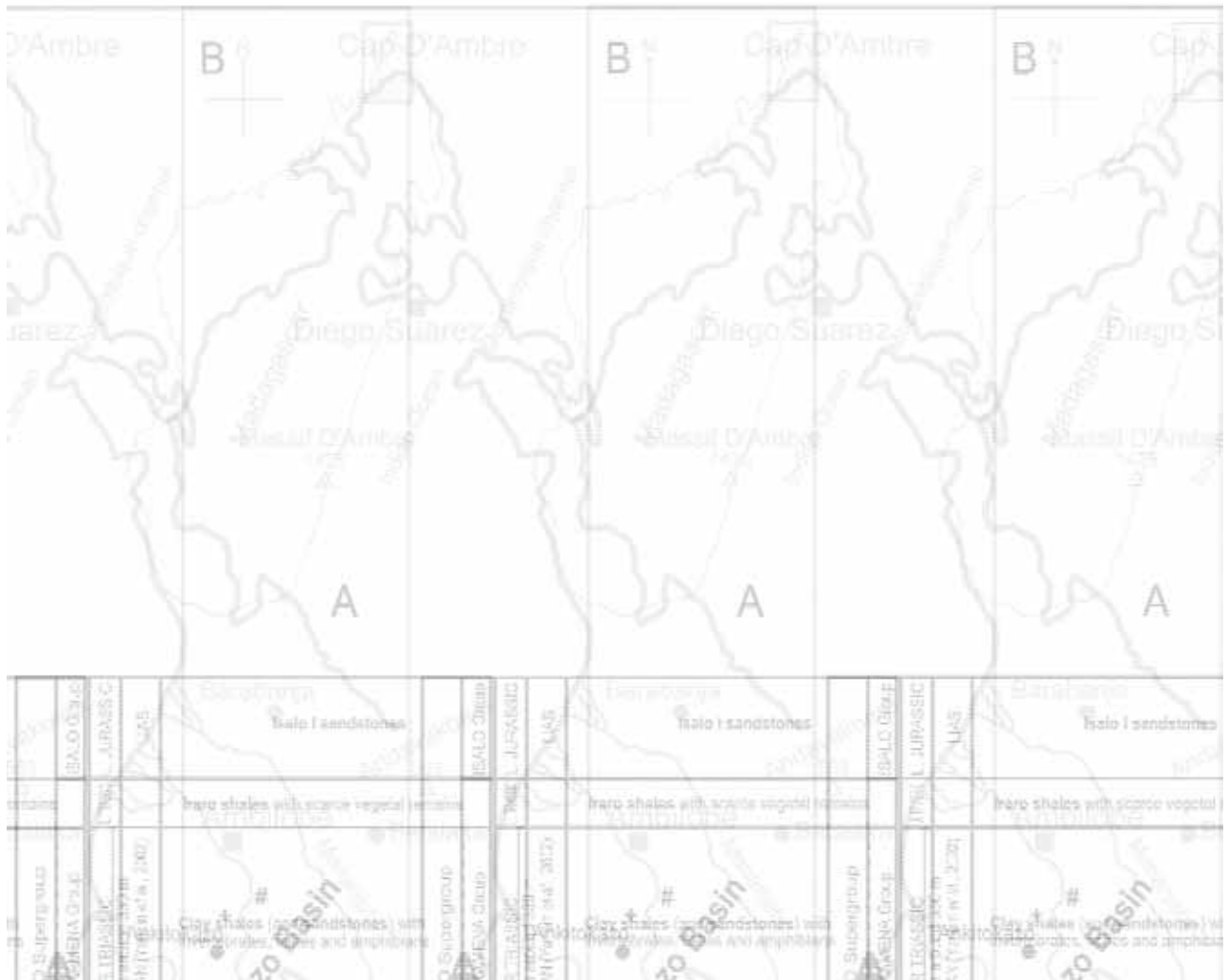


Fig. 3.1 - Carta geografica del Madagascar (A), particolare del Nord-Ovest dell'isola nei pressi del villaggio di Anaborano (B) e colonna stratigrafica semplificata del bacino di Ankitokazo (C) (modificate da GP a partire da Besairie, 1972; Brenon, 1972; Beltan, 1996). Le principali località e i toponimi citati nel testo sono indicati sulla carta. I simboli indicano le località da cui provengono gli esemplari: *, MSNM V2992 e MSNM V2993; +, MSNM V2995; #, MSNM V3880 . (Disegni: A, B, Franco Nodo, MSNM; C, GP & SM).

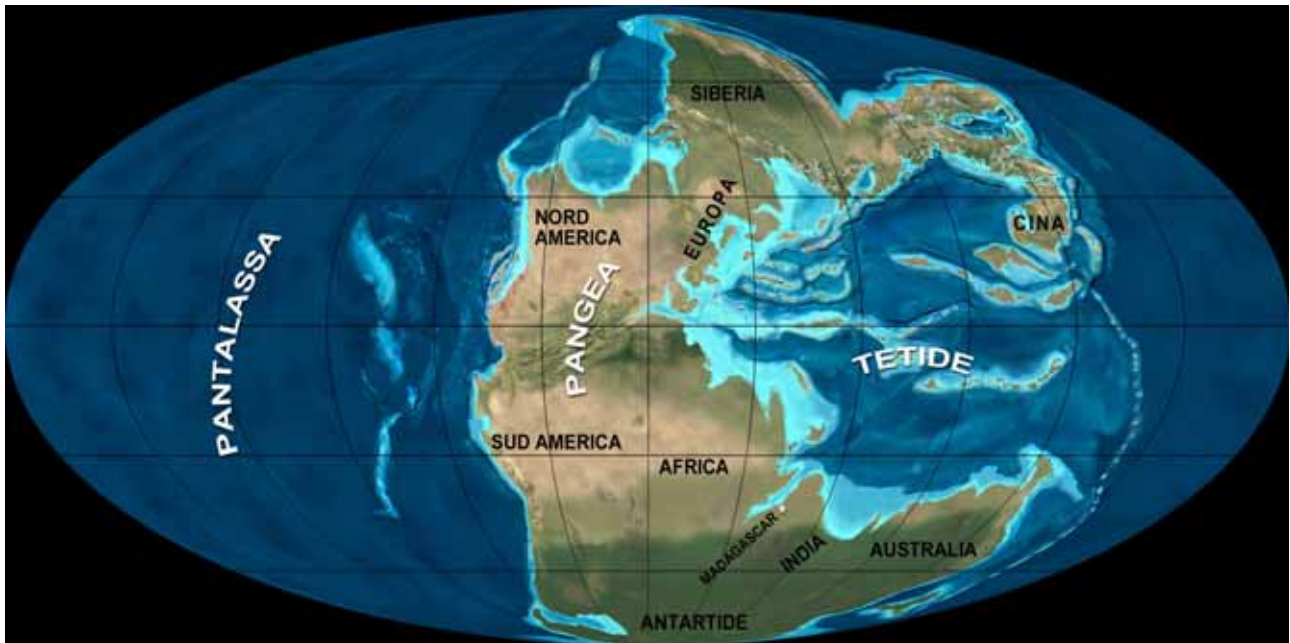


Fig. 3.2 - Proiezione ovale del globo (mollweide) mostrante la paleogeografia globale nel Triassico inferiore - medio, circa 240 milioni di anni fa. L'asterisco bianco indica la posizione del Nord-Ovest del Madagascar, lambito dalle acque del Golfo Somalo-Malgascio del Sud della Tetide. (Mappa gentilmente concessa da Ron Blakey, basata sulla mappa originale pubblicata da Blakey, 2007).

CAPITOLO 4: *Edingerella madagascariensis* (CAPITOSAURIA)

Parole chiave: *Edingerella madagascariensis*, anatomia cranica, ontogenesi, ricostruzioni, *Warrenisuchus aliciae* comb. nov.

Introduzione

I capitosauri (*sensu* Damiani & Yates, 2003) furono uno dei gruppi di anfibi fossili di maggior successo, ampiamente diffusi durante tutto il Triassico e ben rappresentati soprattutto all'interno delle paleo-comunità fluviali. Il cranio era generalmente appiattito, con un muso lungo e relativamente ampio e con le orbite rivolte dorsalmente. Le mascelle equipaggiate da piccoli denti affilati indicano chiaramente che questi animali erano predatori, forse specializzati nella cattura di pesci e altri vertebrati di piccola taglia. Il cinto pettorale era piuttosto massiccio mentre il resto dello scheletro post-craniale era poco ossificato (Warren, 2000). Nell'aspetto e nello stile di vita anfibio i capitosauri dovevano somigliare ai cocodrilli attuali. La taglia corporea adulta varia molto a seconda della specie, con forme non più lunghe di una sessantina di centimetri e altre che potevano raggiungere e superare i 3 - 4 metri di lunghezza (con crani che raggiungono i 125 cm in *Mastodonsaurus*). Un progressivo aumento di taglia ha accompagnato l'evoluzione del gruppo durante il Triassico parallelamente ad una graduale diminuzione del grado di ossificazione dello scheletro indicativa di un sempre maggior legame all'ambiente acquatico.

I capitosauri malgasci sono noti dal 1961, anno in cui Lehman descrisse due nuove specie, *Benthosuchus madagascariensis* e *Wetlugasaurus milloti*, sulla base di una serie ben conservata di esemplari, in maggioranza crani, raccolti nel 1954 in strati del Triassico inferiore, Middle Sakamena Group, nei dintorni della località di Madiromiary, Madagascar nord-occidentale. Warren & Hutchinson (1988a) e successivamente Steyer (2003) dimostrarono però che il materiale malgascio

descritto da Lehman andava riferito ad un'unica specie, di cui era rappresentata una delle serie di crescita meglio documentata tra i capitosauri. Per quest'unica specie, Schoch & Milner (2000) coniarono il nome *Edingerella madagascariensis*.

In questo capitolo viene descritto un cranio quasi completo e moto ben conservato in negativo (cioè come impronta naturale) proveniente dalla base dell'Olenekiano (Triassico inferiore) del bacino di Ankitokazo, Madagascar nord-occidentale. Si tratta del cranio di *Edingerella madagascariensis* meglio conservato e di maggiori dimensioni. L'esemplare è stato in precedenza utilizzato da Steyer sia per codificare i caratteri nell'analisi filogenetica dei trematosauri (2002), sia nel lavoro di revisione della specie (Steyer, 2003), ma non era mai stato descritto in dettaglio prima d'ora. La descrizione di questo esemplare fornisce nuove informazioni sull'osteologia cranica della specie che hanno permesso (1) di investigare le relazioni filogenetiche di *Edingerella madagascariensis*, (2) di proporre una revisione sistematica del genere *Watsonisuchus* e delle specie precedentemente ad esso riferite (inclusa *E. madagascariensis*), (3) di raccogliere nuovi dati su ontogenesi e paleoecologia della specie e (4) di proporre nuove ricostruzioni bidimensionali e tridimensionali di questa forma presumibilmente semi-acquatica.

Materiali e metodi

L'esemplare qui descritto è conservato in un nodulo di composizione geochimica principalmente siliceo-argillosa, ricca di ossidi di ferro (Besairie, 1972), come tipico dei noduli provenienti dall'area centrale del bacino di Ankitokazo. Il nodulo è stato rinvenuto in superficie da raccoglitori di fossili malgasci negli anni novanta del secolo scorso. Proviene dalla sponda destra del fiume Ifasy, pochi chilometri a NE del villaggio di Anaborano, bacino di Ankitokazo (Besairie, 1972), nella regione di Ambilobe (Provincia di Diégo Suarez, Madagascar nord-occidentale) (Figs. 3.1; 4.1). È conservato presso il Museo di Storia Naturale di Milano (Italia), con il numero di catalogo MSNM V2992. Il nodulo ha una forma ovoidale e misura 188.9 mm di lunghezza massima e 151.9

mm di larghezza massima. Aperto a metà, mostra (come detto in precedenza) l'impronta naturale di un cranio quasi completo (Figs. 4.2, 4.3).

I due calchi preparati con resine plastiche negli anni novanta offrono una visione quasi completa del cranio tridimensionale (Figs. 4.5, 4.7, 4.8, 4.9 in alto, 4.11-13, 4.14A, 4.15, 4.16A), ad eccezione di piccole aree del parasfenoide e delle ossa adiacenti. Per ovviare a questa mancanza è stato recentemente preparato in silicone un nuovo calco della sola area del parasfenoide (Fig. 4.9 in basso). L'eccezionale fedeltà delle resine utilizzate per la realizzazione di tali calchi ci ha permesso di osservare dettagli dell'anatomia cranica non descritti in precedenza. Confronti diretti sono stati effettuati con i seguenti esemplari di *Edingerella madagascariensis* (Fig. 4.4): MNHN MAE3000a/b, MNHN MAE3002a/b, MNHN MAE3003a/b/c (l'olotipo della specie), MNHN MAE3004, MNHN MAE3005a/b, MNHN RHMA02 (calco di un esemplare non catalogato del RHMA), MSNM V3880, and MSNM V6237 (calco di un esemplare non catalogato del RHMA, Fig. 4.21; un secondo calco è depositato senza etichetta al MNHN).

La matrice dei caratteri è stata compilata in NDE (Page, 2001) e successivamente analizzata tramite PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002). Gli alberi (figs. 4.18, 4.19) sono stati visualizzati con Tree View (Page, 1996) e successivamente migliorati graficamente.

Le ricostruzioni in vivo bidimensionali e tridimensionali di *Edingerella madagascariensis* sono basate sugli esemplari MSNM V2992, MNHN RHMA02, MNHN MAE3003a/b/c e MNHN MAE3002a/b per quanto riguarda il cranio; su MNHN MAE3002a/b, MNHN RHMA02 e MSNM V6237 per la mandibola; e su MNHN RHMA02, MNHN MAE3003a/b/c, MNHN MAE3002a/b, MNHN MAE3011, MNHN MAE3032 e un esemplare del MNHN non catalogato (Lehman 1961: Pl. XI, C) per quanto concerne lo scheletro postcraniale. Tutti gli esemplari elencati sono conservati come modelli naturali in noduli silicei, non calcarei. I caratteri (osteologici e non) non noti per *Edingerella madagascariensis* e raffigurati nelle ricostruzioni sono stati dedotti seguendo la metodologia proposta da Bryant & Russell (1992), cioè sulla base della distribuzione filogenetica

delle caratteristiche note nei taxa imparentati. Quando tale distribuzione è risultata ambigua, le caratteristiche sono state scelte sulla base della correlazione funzione-forma e delle affinità ecologiche tra i taxa. Le misure sono state prese con un calibro digitale. Gli esemplari sono stati fotografati con apparecchi digitali e gli autori di foto e figure sono riportati nelle relative didascalie. Scultura e rimodellamento per le ricostruzioni tridimensionali sono stati realizzati tramite il software Z-Brush versione 2, mentre l'apposizione di texture e la colorazione tramite i software Z-Brush 3.1 e Photoshop CS 2.

Abbreviazioni anatomiche: **aa**, area aspera (dello pterigoide, *sensu* Bystrow & Efremov, 1940); **adsc**, canal dermosensoriale anteriore; **apv**, vacuità anteropalatale; **arpt**, ramo anteriore dello pterigoide; **cf**, crista falciformis; **ch**, coana; **co**, crista obliqua del ramo posteriore (o quadratico) dello pterigoide; **cos**, crista obliqua della staffa; **cp**, processo cultriforme del parasfenoide; **ct**, crista terminalis; **cte**, crista tabularis externa; **ect**, ectopterigoide; **en**, narice esterna; **eo**, esoccipitale; **ept**, epipterigoide; **f**, frontale; **fas**, foramen arteriae stapediale; **fm**, foramen magnum; **idsc**, canale dermosensoriale infraorbitale; **if**, incisura fenestralis (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940); **iptv**, vacuità interpterigoidea; **j**, jugale; **jdsc**, canale dermosensoriale del giugale; **l**, lacrimale; **lapt**, lamina ascendens dello pterigoide; **m**, mascellare; **n**, nasale; **o**, orbita; **oc**, condilo occipitale; **on**, incisura otica; **?onp**, possibile passaggio del nervo ottico; **p**, parietale; **pal**, palatino; **pf**, prefrontale; **pfa**, processus fenestralis anterioris (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940); **pifo**, forame pineale; **pm**, premascellare; **po**, postorbitale; **pof**, postfrontale; **pp**, postparietale; **pptc**, cresta parapterigoidea del parasfenoide; **pqf**, forame paraquadratico; **prpt**, ramo posteriore (o quadratico) dello pterigoide; **psg**, canale del parasfenoide; **psp**, parasfenoide; **pt**, pterigoide; **ptf**, finestra posttemporale; **q**, quadrato; **qj**, quadratogiugale; **s**, staffa; **sc**, cresta sfenoidale; **sdsc**, canale dermosensoriale sopraorbitale; **sq**, squamoso; **st**, sopratemporale; **stf**, finestra subtemporale; **t**, tabulare; **tdsc**, canale

dermosensoriale temporale; **tf**, fossa temporale; **v**, vomere; **IX-X**, forame per i nervi glossofaringeo e vago.

Studi precedenti e osservazioni tassonomiche

Sia l'assegnazione tassonomica sia la definizione del materiale malgascio riferibile ai capitosauri sono state discusse e messe in questione da diversi autori successivamente a Lehman (1961), il quale, come detto sopra, coniò le nuove specie *Benthosuchus madagascariensis* e *Wetlugasaurus milloti*.

La distinzione tra “*B.*” *madagascariensis* e “*W. milloti*” secondo Lehman (1961: 33–43) si è rivelata fondata su caratteri non distintivi a livello tassonomico (vedere Steyer, 2003), bensì legati alla maturità, cioè al diverso stadio ontogenetico degli esemplari tipo (Warren & Hutchinson, 1988a, b; Schoch & Milner, 2000).

Warren & Hutchinson (1988b) ridescrissero l'olotipo di *B. madagascariensis* come un 'capitosauride', non incluso nel genere *Benthosuchus* e nemmeno strettamente imparentato a forme ad esso affini (*Benthosuchidae sensu* Warren & Hutchinson, 1988a), e trasferirono tutto il materiale di capitosauri studiato da Lehman al genere *Parotosuchus*, sotto la combinazione *Parotosuchus madagascariensis*, in attesa di una revisione dettagliata e completa del materiale.

Maryanska & Shishkin (1996) riferirono invece sia gli esemplari di Lehman sia la specie *Deltacephalus whitei* (Swinton, 1956; Shishkin *et al.*, 1996; Hewison, 1996) alla famiglia Deltacephalidae, inclusa in 'Capitosauroidea', e considerarono tentativamente tutto il materiale di Lehman come appartenente a *Deltacephalus*.

Sia Schoch & Milner (2000) sia Damiani (2001a) fecero indipendentemente notare come il materiale di Lehman non possa essere riferito a *Deltacephalus* perché in questo taxon il frontale non partecipa al margine dell'orbita. Tuttavia, l'analisi filogenetica di Damiani (2001a), in cui la codifica dei caratteri era basata sul solo olotipo, posizionò *B. madagascariensis* tra i lydekkerinidi, come

sister taxon di *Deltacephalus whitei*. Nonostante ciò, Damiani fu riluttante ad assegnare *B. madagascariensis* a Lydekkerinidae perché (1) a differenza dei membri di quel taxon in esso i frontali partecipavano chiaramente all'orbita, (2) e almeno uno degli esemplari sembrava avere la fossa temporale che Damiani considerava diagnostica del genere *Watsonisuchus* (rivalutato proprio da Damiani nel medesimo articolo, in cui egli presentò la diagnosi emendata di genere e specie tipo, *W. magnus*), (3) l'olotipo di *B. madagascariensis* rappresenta un individuo giovane o immaturo (Warren & Hutchinson, 1988b; Maryanska & Shishkin, 1996), condizione che non permette di valutare correttamente alcuni caratteri filogenetici, influenzando il risultato della filogenesi ed enfatizzando la somiglianza tra *B. madagascariensis* e i lydekkerinidi, da molti autori ritenuti forme neoteniche. Perciò Damiani (2001a) suggerì almeno provvisoriamente di limitare l'uso del nome *Benthosuchus madagascariensis* al solo olotipo e di considerare il resto del materiale come *incertae sedis*. Ulteriori dati inconsistenti con l'attribuzione della specie malgascia di Lehman a Lydekkerinidae sono forniti in questo studio, grazie alla reinterpretazione di alcune caratteristiche anatomiche e alla scelta di prendere in considerazione tutto il materiale disponibile di *B. madagascariensis* per la codifica dei caratteri in matrice.

Nella loro revisione sistematica dei temnospondili stereospondili, Schoch & Milner (2000) coniarono il nuovo genere *Edingerella* per la specie *E. madagascariensis*, riferendo ad esso tutti gli esemplari di capitosauri malgasci. Schoch & Milner considerarono questa specie come uno "stem-capitosauroid" strettamente imparentato con il taxon Wetlugosauridae, ma chiaramente in possesso di alcune caratteristiche uniche dei veri Capitosauroidea. All'epoca, essi non presero in considerazione le possibili relazioni tra gli "stem" capitosauroidi (ad esempio *Edingerella* e il loro nuovo genere *Rewanobatrachus*) con *Watsonisuchus magnus*, da loro considerato un capitosauroide indeterminato basato su materiale non diagnostico. D'altro canto, Damiani (2001a) non commentò la revisione sistematica proposta da Schoch & Milner (2000), presumibilmente perché le loro pubblicazioni vennero redatte nello stesso periodo.

Successivamente, Steyer (2003) mise in questione l'attribuzione di “*B.*” *madagascariensis* a *Parotosuchus*, dimostrando che il materiale malgascio era più affine al genere *Watsonisuchus* così come ridefinito da Damiani (2001a). Per tale ragione, Steyer (2003) unì *Benthosuchus madagascariensis* Lehman, 1961 e *Wetlugasaurus milloti* Lehman, 1961 nella nuova combinazione *Watsonisuchus madagascariensis*, poiché i due taxa precedenti rappresentavano in realtà rispettivamente uno stadio giovanile e uno adulto della stessa specie, e poiché “*Wetlugasaurus milloti*” risultava sinonimo junior di “*Benthosuchus*” *madagascariensis* (descritto alcune pagine prima nella stessa pubblicazione). Steyer (2003) considerò *Edingerella* Schoch & Milner, 2000 un sinonimo junior di *Watsonisuchus*. Tuttavia, egli non interpretò correttamente alcune caratteristiche craniche di *Watsonisuchus* (ad esempio, la presenza/assenza del canale del parasenoide e del forame stapediale). Sulla base di queste considerazioni e in accordo con i risultati della filogenesi presentata in questo capitolo (see below), il genere *Edingerella* viene qui ristabilito e considerato come l'unico valido per la specie malgascia.

Paleontologia Sistemica

TEMNOSPONDYLI Zittel 1887-1890 (*sensu* Milner, 1990)

STEREOSPONDYLI Zittel 1887-1890 (emend. Fraas, 1889)

CAPITOSAURIA Yates & Warren, 2000 (*sensu* Damiani & Yates, 2003)

EDINGERELLA MADAGASCARIENSIS (Lehman, 1961) Schoch & Milner, 2000

Benthosuchus madagascariensis Lehman, 1961: 19–33, figs. 4, 8–10, 12–14, pl. 4–10, 11D, 15B, C, 16C.

Wetlugasaurus sp. Lehman, 1961: 33–42, figs. 18–21, pl. 19C, D.

Wetlugasaurus milloti Lehman, 1961: pl. 12–14, 16D (nome specifico riportato solo nelle didascalie di alcune tavole).

Benthosuchus madagascariensis Lehman, 1963: 169.

Parotosuchus milloti Welles and Cosgriff, 1965: 62.

Wetlugasaurus sp. Lehman, 1966: 138.

Benthosuchus(?) *madagascariensis* Lehman, 1966: 138.

- Wetlugasaurus lehmani* Ochev, 1966: 125.
Wetlugasaurus? lehmani Ochev, 1966: 158.
Wetlugasaurus milotti Ochev, 1966: 125.
Wetlugasaurus? miloti Ochev, 1966: 158.
 “*Benthosuchus*” *madagascariensis* Shishkin & Lozovskiy, 1979: 203.
Wetlugasaurus? miloti Sennikov, 1981: 143.
Parotosuchus madagascariensis Warren & Hutchinson, 1988a: 23–29, figs. 1–3.
Parotosuchus madagascariensis Warren & Hutchinson, 1988b: 873–874.
Parotosuchus madagascariensis Hewison, 1996: 318.
Deltacephalus sp. Maryanska & Shishkin, 1996: 72–73, 80–81.
Selenocara miloti Bjerring, 1997: 3.
Parotosuchus madagascariensis Damiani & Warren, 1997: 285, come immaturo.
Stereospondyli incertae sedis Damiani, 1998:101–102, 2001a.
Watsonisuchus madagascariensis Steyer, 2003: 544–555, figs. 1-6.

Olotipo - MNHN MAE3003a/b/c. Il modello di un cranio giovanile con parte dello scheletro postcraniale conservato in un piccolo nodulo e recentemente ridescritto da Steyer (2003).

Materiale riferito - Una serie di crescita di crani, che vanno dagli stadi giovanili a quelli adulti: gli esemplari giovanili MNHN MAE3005a/b (*Benthosuchus madagascariensis* di Lehman, 1961), MSNM V3880 e MSNM V6237 (calco); i quasi adulti MNHN MAE3000a/b (*Wetlugasaurus milotti* di Lehman, 1961), MNHN MAE3004 (*Benthosuchus madagascariensis* di Lehman, 1961) e MNHN RHMA02 (calco); e gli adulti MNHN MAE3002a/b (olotipo di *Wetlugasaurus milotti* di Lehman, 1961) e MSNM V2992; più due frammenti cranici, gli esemplari MNHN MAE3007 e MNHN MAE3008. Il materiale del postcranio riferibile a *Edingerella madagascariensis* include gli esemplari MNHN MAE3032 (metà anteriore dello scheletro assiale di un adulto, comprendente anche buona parte del cinto pettorale e un omero), MNHN MAE3011 (interclavicola e clavicola parzialmente conservate con tracce di "scaglie" ventrali) e alcuni esemplari non etichettati del MNHN (in maggioranza vertebre, pubblicate da Lehman, 1961, Pl. XI).

Esemplare qui descritto - MSNM V2992 (Figs. 4.2, 4.3, 4.5-4.17; misure craniche essenziali in Tab. 4.1);

Località – Tutti gli esemplari provengono dai dintorni di Anaborano, bacino di Ankitokazo, Provincia di Diégo Suarez, Madagascar nordoccidentale. L'esemplare studiato, MSNM V2992,

proviene da NE del villaggio di Anaborano Ifasy. Tutti gli altri esemplari provengono dalla località tipo Madiromiary, ad eccezione di MNHN MAE3002a,b, da Mahatsara, e di MSNM V3880, rinvenuto a S di Bobasatrana.

Orizzonte – Middle Sakamena Group, Triassic inferiore, Olenekiano (Yanbin *et al.*, 2002).

Diagnosi (successivamente a Steyer, 2003, modificata) – Temnospondilo capitosauro con il cranio relativamente ampio rispetto alla lunghezza misurata lungo la linea mediana; forame ottico nello sfenetmoide decisamente allungato; condili occipitali comparativamente piccoli, molto vicini l'uno all'altro, posti allo stesso livello di quelli del quadrato e chiaramente distinti dal corpo dell'esoccipitale; area aspera (superficie ventrale granulare) sullo pterigoide allungata; fila di denticoli transvomerini arcuata; sutura tra palatino ed ectopterigoide quasi trasversale; cresta obliqua del ramo quadratico dello pterigoide bassa e arrotondata; piastra vomerina più ampia che lunga; corto margine posteriore della piastra del parasfenoide; bassa chiglia triangolare sul processo cultriforme che rappresenta una prosecuzione della piastra del parasfenoide ed è bordata da due solchi poco profondi; presenza del canale del parasfenoide; zanne dell'ectopterigoide presenti in tutti gli stadi di crescita; presenza del forame stapediale; crista obliqua (*sensu* Bysrow & Efremov, 1940) sulla staffa; proiezione anteriore del giugale che sorpassa il margine anteriore dell'orbita ma è più corta di 3/10 della lunghezza preorbitale del cranio; processo prescapolare della clavicola non orientato posterodorsalmente; e intercalvicola romboidale.

Osservazioni - In Steyer (2003) l'assenza di canale del parasfenoide è considerata un'autapomorfia di *Edingerella madagascariensis*, ma questo canale è visibile in tutti gli esemplari che conservano quella regione (MNHN MAE3002, MNHN 3005, MSNM V2992 e MNHN RHMA02).

In *Edingerella madagascariensis*, il sopratemporale partecipa al margine dell'incisura otica solo nei giovani. Ciò non avviene in *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Hutchinson, 1988b) dove il sopratemporale non partecipa mai al margine dell'incisura otica, nemmeno nei giovani.

In *Edingerella madagascariensis*, la direzione del prolungamento dell'asse maggiore dell'orbita varia tra gli esemplari con modalità non correlabili all'ontogenesi. Nella maggior parte degli esemplari passa lateralmente al centro dell'incisura otica e spesso lateralmente all'intera incisura otica (il prolungamento dell'asse maggiore dell'orbita che attraversa la parte centrale dell'incisura otica è indicato come una caratteristica diagnostica del genere *Watsonisuchus* da Damiani, 2001a, ma vedere i commenti nella sezione relativa alla revisione sistematica di tale genere). Sebbene il muso di *Watsonisuchus rewanensis* non è completamente conservato, la porzione prenariale del muso sembra più corta che in *E. madagascariensis*.

Descrizione dell'esemplare MSNM V2992

Ornamentazione e sistema della linea laterale - L'ornamentazione della superficie esterna del cranio, tipicamente capitosauriana, consiste di fossette anastomizzate a livello dei centri di ossificazione che si espandono a raggiera divenendo canali allungati verso la periferia delle ossa (Fig. 4.5). L'ornamentazione copre quasi tutta la superficie esterna del cranio, ad eccezione di una fascia quasi liscia, dello spessore massimo di 6 mm, che presenta una tessitura composta da sottili rughe longitudinali e decorre appena sopra al margine che porta i denti mascellari parallelamente ad esso fino ad assottigliarsi e sparire verso la sutura tra premascellare e mascellare. Una simile fascia è visibile anche lungo la superficie esterna del dentale, a ridosso del margine che porta i denti, in tutti gli esemplari di *Edingerella madagascariensis* che conservano la mandibola (ad esempio, MSNM V6237, Fig. 4.21). Questa sottile fascia "labiale" è presente anche negli altri capitosauri e nei trematosauri (vedere la sezione relativa alla paleoecologia e alle ricostruzioni).

Il sistema della linea laterale, ben sviluppato, è formato da canali sub-continui, relativamente stretti e profondamente incisi. Sono presenti i canali anteriore, infraorbitali, sopraorbitali, giugali e temporali (Figs. 4.6, 4.16B-C). A completare il quadro dei canali cranici presenti in questa specie, vi sono i canali orale e mandibolare, quest'ultimo già notato da Steyer (2002), presenti in quegli

esemplari di *Edingerella madagascariensis* che conservano la mandibola (Fig. 4.21): esso decorre a ridosso della fascia "labiale" non ornamentata, subito ventralmente ad essa. Il canale occipitale è invece assente in tutti gli esemplari. Questo fatto non è inusuale per un capitosauo, a differenza dei trematosauri (Damiani & Yates, 2003), *Benthosuchus* incluso, in cui il canale occipitale è solitamente presente. Tornando all'esemplare MSNM V2992, un singolo canale anteriore attraversa trasversalmente il margine anteriore del muso, in una posizione di poco posteriore alla punta dei premascellari, e termina a livello del margine che porta i denti in tali ossa. Ciascun canale sopraorbitale si diparte dal canale anteriore, passa medialmente alle narici esterne e corre posteriormente lungo il nasale, entrando nel lacrimale e continuando sopra al prefrontale fino a raggiungere il frontale medialmente al margine anteriore dell'orbita. Ciascun canale infraorbitale ha origine a livello del margine che porta i denti del mascellare, subito posteriormente alla sutura tra premascellare e mascellare. Forma poi la flessura a forma di Z tipica dei capitosauri (Shishkin *et al.*, 2000) in corrispondenza del lacrimale e decorre posteriormente sopra al giugale, vicino alla sutura di quest'osso con il mascellare, fino a livello del centro dell'orbita. A questo punto, il canale infraorbitale apparentemente si biforca in un ramo mediale, il canale temporale, che attraversa il postorbitale e termina al di sopra del sopratemporale e un ramo laterale, il canale giugale, che rappresenta la vera continuazione dell'infraorbitale e prosegue sul giugale per una certa distanza. Posteriormente, il canale giugale sinistro decorre sul quadratogiugale, in prossimità della sutura con lo squamoso, fino ad attraversare lo squamoso e a raggiungere il margine posteriore del cranio. Il canale giugale destro termina sul quadratogiugale, dove tramite una depressione appena accennata si connette con un breve canale che si origina direttamente sullo squamoso e raggiunge il margine posteriore del cranio. In aggiunta, una lieve depressione, parallela al margine ventrale del quadratogiugale, è presente da ambo i lati.

Tetto cranico (Figs. 4.5-8, 4.16) - L'esemplare MSNM V2992 ha un cranio relativamente allungato (lunghezza lungo la linea mediana maggiore della larghezza massima), con margini laterali diritti e

convergenti verso la punta del muso che formano una leggera concavità a livello del margine posteriore della narice (Figs. 4.5, 6). L'allungamento del cranio è in larga parte dovuto alla regione preorbitale, lunga il doppio di quella postorbitale. Nonostante ciò, l'allungamento della regione preorbitale di MSNM V2992 è all'estremo minore all'interno del range di allungamento degli adulti di *E. madagascariensis* (dal 49% al 59% della lunghezza totale del cranio). Altri esemplari, come MNHN MAE3002, hanno lo stesso grado di allungamento presente in *Warrenisuchus aliciae* e *Watsonisuchus rewanensis* (58-59% della lunghezza totale del cranio). Il muso non presenta una zona di crescita prenariale. A differenza di *Warrenisuchus aliciae*, nessun forame dentario anterodorsale (chiamato anche forame interpremascellare) è presente in MSNM V2992, così come negli altri esemplari di *Edingerella madagascariensis*. La sutura tra premascellare e mascellare è meglio riconoscibile sul lato sinistro del muso, dove appare rettilinea e arriva a toccare perpendicolarmente la metà del margine laterale della narice esterna. La sutura tra premascellare e nasale è rettilinea per gran parte della sua lunghezza e diviene diretta posterolateralmente poco più avanti delle narici. Il processo mediale del premascellare appare quindi sub-rettangolare. Le narici esterne sono grandi, con l'asse maggiore che misura all'incirca il 10% della lunghezza mediana del cranio ed è parallelo al profilo dei lati del tetto cranico. Le narici si affacciano dorsalmente e sono di forma ovoidale, con l'asse maggiore lungo circa il doppio del minore. Il settomascellare non è esposto lungo il margine esterno della narice, così come negli altri esemplari di *Edingerella madagascariensis* e, più in generale, nei capitosauri (Shishkin *et al.*, 2000). Il nasale contatta il mascellare posteriormente alla narice esterna. Il lacrimale non contatta l'orbita e nemmeno la narice, così come negli altri capitosauri (Shishkin *et al.*, 2000; Damiani, 2001a). Le orbite si affacciano dorsalmente e sono collocate interamente nella metà posteriore del cranio, così come negli altri capitosauri (Shishkin *et al.*, 2000; Damiani, 2001a). Le orbite sono ovoidali e relativamente grandi (l'asse maggiore misura all'incirca il 18% della lunghezza mediana del cranio), con l'asse maggiore non parallelo alla linea mediana del cranio (Steyer, 2003) e con il suo prolungamento che passa

lateralmente all'incisura otica. Le orbite sono sopraelevate rispetto al piano del tetto cranico e dei frontali. Il rilievo maggiore del tetto cranico è collocato a livello del postfrontale, posteriormente all'orbita (Fig. 4.7). Il prefrontale è grande (circa 33 % della lunghezza mediana del cranio), appuntito anteriormente e leggermente sopraelevato in prossimità del margine anteriore dell'orbita. Il frontale contribuisce a formare il margine mediale dell'orbita, così come in molti altri capitosauri (Shishkin *et al.*, 2000; Damiani, 2001a). Esso è più lungo del nasale ma, come in altri capitosauri (*Watsonisuchus* incluso, vedere Damiani, 2001a), non si estende posteriormente al margine posteriore dell'orbita. Il postorbitale è ben sviluppato (circa il 19% della lunghezza mediana del cranio) e moderatamente uncinato, con la porzione anteriore che arriva infatti a bordare circa metà dei margini posteriore e laterale dell'orbita. Il giugale contribuisce all'orbita e il suo ramo anteriore si estende ben oltre il margine anteriore di tale apertura, caratteristica questa osservata anche in altri capitosauri (Shishkin *et al.*, 2000; Damiani, 2001a). Come avviene solitamente nei capitosauri (Shishkin *et al.*, 2000), lo squamoso contatta il tabulare, impedendo così al sopratemporale di raggiungere l'incisura otica dorsalmente. Ciò non avviene negli individui giovanili MNHN MAE3003 e MAE3005, in cui il sopratemporale partecipa all'incisura otica, mentre è già osservabile negli esemplari quasi adulti MNHN MAE3000 e MAE3004. L'esemplare studiato mostra un'incisura otica profonda e aperta. Sulle ossa poste anteriormente ad essa, lo squamoso e il tabulare, si trova una depressione poco profonda (Fig. 4.8). Questa depressione (la "fossa temporale" *sensu* Damiani, 2001a) è più pronunciata lateralmente, cioè in corrispondenza dello squamoso. Damiani (2001a) considerò questa "fossa" come un'autapomorfia non ambigua del genere *Watsonisuchus*. Warren (1980) riportò che diversi autori (ad esempio Welles & Cosgriff, 1965: 8) escludevano o includevano il sopratemporale dall'incisura otica, a seconda se la "fossa temporale" era parzialmente o totalmente disegnata. Un esempio di quanto affermato da Warren è rappresentato dall'olotipo di *Watsonisuchus magnus* e dall'esemplare MNHN RHMA02 di *E. madagascariensis*, dove il sopratemporale partecipa all'incisura otica se l'intera "fossa" fino al suo

marginie più profondo non viene disegnata (Watson, 1962: fig. 10, Damiani, 2001a: fig. 28; SM & JSS, osservazioni personali). Non è possibile stabilire se il sopratemporale è del tutto escluso dall'incisura otica nell'esemplare adulto MNHN MAE3002 (a differenza di quanto si vede nel disegno interpretativo pubblicato da Steyer, 2003: fig. 2). Tuttavia, in MSNM V2992 il sopratemporale è sempre escluso dall'incisura otica dal contatto tra squamoso e tabulare, sia che si tenga conto o no dell'intera fossa temporale. Il sopratemporale non partecipa dorsalmente all'incisura otica anche in *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Hutchinson, 1988b). Il tabulare è lungo (misura all'incirca il 22% della lunghezza mediana del cranio) e forma un corno tabulare appuntito dall'estremità posteriore smussata. È inoltre leggermente incurvato verso la linea mediana del cranio e il suo asse maggiore è più vicino al piano sagittale mediale di quanto lo sia in *Warrenisuchus* e *Watsonisuchus* (*W. gunganj* escluso). Il forame pineale si apre posteriormente al terzo anteriore della sutura interparietale. È piccolo (circa il 3% della lunghezza mediana del cranio) ed ellittico, con l'asse maggiore perpendicolare al piano sagittale mediale. Il forame pineale è più circolare negli individui quasi adulti MNHN MAE3000 e MNHN MAE3004 e presenta la condizione opposta (cioè un asse maggiore parallelo al piano sagittale mediale) nei giovani MSNM V3880 e MNHN MAE3003 (Fig. 4.20B). Il postparietale è relativamente lungo (circa il 23% della lunghezza mediana della tavola cranica) ma in generale è più ampio che lungo, con l'ampiezza massima misurabile nella sua porzione posteriore. Così come avviene nell'esemplare MNHN MAE3000 e in *Watsonisuchus rewanensis* (Warren, 1980), il margine posteriore del postparietale porta un piccolo picco diretto posteriormente, mostrando che tale caratteristica non è esclusiva di quest'ultimo (*contra* Warren, 1980). Nonostante la presenza di questi piccoli picchi, il profilo generale del margine posteriore del tetto cranico è semicircolare. In MSNM V2992 non si segnala la presenza di alcun osso sopranumerario come ad esempio il sopralacrimale, l'interpremascellare, l'interfrontale e il centroparietale, mentre almeno quest'ultimo è sicuramente presente nell'esemplare quasi adulto MNHN MAE3004 (Steyer, 2003).

Palato e neurocranio (Figs. 4.10-13) - Il palato è ben conservato, quasi del tutto completo. Appare moderatamente a volta, con le porzioni laterali poste ad un livello leggermente più basso di quella mediana. Una piccola lamina trasversale (lamina palatina *sensu* Bystrow & Efremov, 1940) dei premaxillari giace dorsalmente e posteriormente alla superficie dentaria del premaxillare e forma la parte più anteriore del palato osseo. Ciascuna metà del margine posteriore della lamina palatina porta medialmente un piccolo processo con apice arrotondato (processus fenestralis anterioris, *sensu* Bystrow & Efremov, 1940) e lateralmente una moderatamente profonda incisura fenestralis (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940) (Fig. 4.11). Il margine posteriore della lamina palatina coincide con il margine anteriore, ondulato, della vacuità anteropalatale. Questa vacuità (o sinus praemaxillaris) consiste di un'unica apertura, relativamente grande, così come in molti altri capitosauri (Shishkin *et al.*, 2000; Damiani, 2001a). La forma di questa apertura varia tra gli esemplari di *Edingerella madagascariensis* (Fig. 4.20A): è a forma di cuore in MNHN MAE3002 (Steyer, 2003: fig. 2C; Warren and Hutchinson, 1988a), MNHN MAE3000 e MNHN RHMA02; in MSNM V2992 e MSNM V6237 il suo margine anteriore è solo moderatamente ondulato, mentre il posteriore relativamente diritto invece che appuntito; l'esemplare MNHN MAE3005 mostra una condizione intermedia, con un margine anteriore ondulato ma il posteriore non appuntito. La vacuità anteropalatale si colloca a livello della sutura tra premaxillare e mascellare (come ben si nota sul lato sinistro del cranio), in posizione quindi quasi totalmente posteriore alla sutura tra premaxillare e vomere (cioè la maggior parte di questa vacuità sembra scavata nel vomere), come avviene di solito nei capitosauri (Damiani, 2001a). La piastra vomerina è più ampia che lunga, come in *Warrenisuchus aliciae* e diversamente dalla condizione presente in *Watsonisuchus rewanensis*. La piastra è in contatto con il mascellare e si biforca posteriormente in due rami, uno corto posterolaterale che contatta il palatino (l'orientazione della sutura tra vomere e palatino, per quanto visibile, è obliqua) e uno lungo posteromediale che decorre lateralmente al processo cultriforme del parasfenoide e termina in prossimità del livello del margine anteriore delle orbite.

Le coane sono allungate e non si sovrappongono alle narici esterne che sono collocate anteriormente ad esse. Il palatino è relativamente robusto e allungato. Il suo processo posteriore non si estende posteriormente fino a livello dei più grandi denti dell'ectopterigoide e la sua sutura con quest'osso è all'incirca perpendicolare al margine del cranio, come in *Warrenisuchus aliciae*. Le vacuità interpterigoidee sono ben sviluppate (misurano circa il 50% della lunghezza mediana del cranio) e sono bordate da parasfenoide, vomeri, palatini e pterigoidi, ma non dagli ectopterigoidi. Come negli altri capitosauri (Shishkin *et al.*, 2000), il contributo del palatino al margine della vacuità interpterigoidea impedisce al ramo palatino dello pterigoide di raggiungere il vomere. L'apertura ventrale dell'orbita si colloca a livello della metà posteriore della vacuità interpterigoidea, come negli altri esemplari adulti di *Edingerella madagascariensis* descritti da Steyer (2003) e in *Watsonisuchus* (Warren, 1980). Un'unica crista muscularis, allungata e concava lateralmente, decorre senza alcuna interruzione sulla superficie ventrale dello pterigoide, lungo i rami palatino e quadrato. Il ramo palatino dello pterigoide si assottiglia anteriormente ben oltre il margine anteriore dell'ectopterigoide. Il margine anterolaterale di questo ramo forma una breve sutura (lunga all'incirca il 7% del ramo palatino stesso) con il margine mediale del palatino. La metà posteriore del ramo palatino curva gentilmente in direzione mediale dove confluisce nel corpo dello pterigoide che, posteriormente, curvando lateralmente da origine al ramo quadrato. Tale ramo è più corto di quello palatino ma più robusto, e contatta il corpo principale del quadrato. Entrambi i rami dello pterigoide delimitano medialmente la finestra subtemporale, la quale è bordata posteriormente dal quadrato, lateralmente da quadratogiugale e mascellare e anteriormente dall'ectopterigoide. La superficie ventrale del corpo dello pterigoide è granulata e forma un'area aspera (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940: fig. 7C). Lo pterigoide contatta il parasfenoide attraverso una solida e lunga sutura (come negli altri stereospondili) che termina posteriormente a livello del canale del parasfenoide. Questo canale, che separa gli esoccipitali dagli pterigoidi, in norma ventrale appare chiaramente come un'incisura. Relativamente alla taglia del cranio, in MSNM V2992 il canale del parasfenoide è

più ampio che negli altri esemplari di *E. madagascariensis*: è relativamente piccolo negli individui giovanili e aumenta di taglia durante l'ontogenesi (vedere la sezione riguardante l'ontogenesi di *E. madagascariensis*). La sutura tra il parasfenoide e gli esoccipitali non è visibile in norma palatale, poiché la parte posteriore della piastra del primo ricopre in parte la base dei secondi. Il processo cultriforme giace quasi interamente in un piano leggermente dorsale a quello della piastra del parasfenoide. Unica eccezione è la bassa chiglia mediale che prolunga longitudinalmente la piastra in direzione anteriore. In MSNM V2992, questa chiglia forma un triangolo isoscele, con la punta che si assottiglia anteriormente, che termina a livello della parte posteriore del vomere e misura all'incirca il 70% della lunghezza del processo cultriforme che la porta. Le stesse proporzioni si possono osservare in MNHN MAE3003, MNHN MAE3005 e MNHN MAE3002, ma non in MNHN RHMA02, in cui la chiglia è più lunga e misura l'87% della lunghezza del processo cultriforme. In MSNM V2992, ciascun lato della chiglia è bordato da un canale longitudinale poco profondo. Una chiglia molto simile, piatta e relativamente ampia, è stata descritta anche per *Warrenisuchus aliciae* mentre i canali sono ancora più incisi in *Watsonisuchus magnus* (Steyer, 2003). La presenza di una doppia chiglia è riportata sul processo cultriforme di *Watsonisuchus rewanensis* (Warren, 1980). La superficie ventrale della chiglia è granulare in MSNM V2992. Nel punto più stretto, l'ampiezza del processo cultriforme è pari a circa il 10% della sua lunghezza totale, così come negli altri esemplari di *Edingerella madagascariensis*. A partire dalla base, i margini laterali del processo cultriforme sono quasi paralleli per più di metà della sua lunghezza. Anteriormente, essi sembrano convergere fino a formare un triangolo a causa della sovrapposizione parziale dei vomeri. L'estremità anteriore del processo cultriforme raggiunge il livello del punto medio delle coane. Lo stesso avviene generalmente nei capitosauri, ma, non ad esempio, nel trematosauo basale *Benthosuchus sushkini* (Damiani, 2001a), in cui il processo cultriforme a quell'altezza è completamente ricoperto dai vomeri, molto estesi posteriormente. La porzione anteriore del processo cultriforme, anteriormente alla chiglia, assieme alla porzione posteriore dei

vomeri forma una superficie con una moderata concavità in direzione mediolaterale. In norma anteroventrale, in connessione alla superficie dorsale del processo cultriforme si osservano resti dello sfenetmoide e della sua cresta. In norma anteriore è riconoscibile l'epipterigoide sinistro (Fig. 4.12), sebbene l'area non sia abbastanza ben conservata da rivelare ulteriori dettagli anatomici tra cui presenza e posizione dei vari forami (ad esempio, quelli per il trigemino e il nervo ottico e quelli vascolari). L'unica possibile eccezione è rappresentata da un buco circolare posto medialmente al processo apicale dell'epipterigoide che potrebbe verosimilmente rappresentare il passaggio per il nervo ottico o, alternativamente, un artefatto di conservazione. Lateralmente all'epipterigoide, la lamina ascendens dello pterigoide è visibile (Fig. 4.12): la sua superficie non è liscia ma reca sottili creste che si dipartono a raggiera dal centro della base. Dorsalmente, questa sottilissima lamina, che altro non è che un prolungamento dorsale del ramo posteriore (quadratico) dello pterigoide, contatta lo squamoso (vedere in seguito la descrizione della norma occipitale). La piastra del parasfenoide è più ampia che lunga. La sua superficie ventrale è granulata così come quella della chiglia, ma solo verso la base del processo cultriforme, formando così un'area aspera cultriformis piuttosto che una vera area aspera basalis. Inoltre, i granuli di queste superfici sono meno numerosi e grandi di quanto lo siano quelli degli pterigoidi. A causa di una frattura trasversale nel nodulo, l'area in cui dovrebbero trovarsi le *cristae muscularis* per l'inserzione del *m. rectus capiti* (Watson, 1962) non è conservata in MSNM V2992. La posizione della frattura implica tuttavia che tali creste, se presenti, dovevano essere piuttosto rettilinee così come nell'esemplare adulto di *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Schroeder, 1995), mentre non vi è alcun indizio utile per capire se esse confluivano a livello della linea mediana del parasfenoide. Due *cristae muscularis* sono presenti in MNHN MAE3002 e MNHN MAE3003: esse non arrivano ad incontrarsi, sebbene siano leggermente più sviluppate nel primo esemplare. La condizione in cui le *cristae muscularis* si incontrano lungo la linea mediana della piastra del parasfenoide a formare una vera cresta trasversale sembra limitata ai capitosauri più derivati, dove comunque persiste un certo grado di variabilità nella forma esatta di

questa cresta trasversale a livello generico e, forse, legato all'ontogenesi (Damiani, com. pers., 2005). Cambiamenti ontogenetici nel grado di curvatura e nell'estensione delle cristae muscularis sono stati riportati chiaramente per *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Schroeder, 1995). In questa specie gli individui più giovani mostrano creste che non arrivano ad incontrarsi o si incontrano formando un angolo ottuso, mentre negli esemplari adulti vi è la formazione di un'unica cresta trasversale dall'andamento rettilineo. Le cristae muscularis confluiscono a formare una singola cresta anche negli adulti degli altri "watsonisuchiani", disegnando un angolo ottuso in *Watsonisuchus rewanensis* (Warren, 1980) e *Watsonisuchus magnus* (Damiani, 2001a; Steyer, osservazione personale) e un angolo acuto, a forma di V, in *Watsonisuchus gunganj* (Warren, 1980). Warren & Hutchinson (1988b) riportarono che queste cristae muscularis appaiono in certi capitosauri come due rami confluenti o no e formanti una cresta a forma di V, o come un paio di depressioni semicircolari ("pockets") rinforzate da una flangia ossea (le cristae) in alcuni rinesucoidi, o ancora come una linea rettilinea e trasversale in certi altri stereospondili. Per quanto riguarda MSNM V2992, due duomi piccoli e arrotondati, circondati da una superficie corrugata, sono visibili nell'area centrale della piastra del parasfenoide (Fig. 4.13). Queste interessanti strutture anatomiche non sono mai state osservate in precedenza, sebbene altre inusuali strutture nei dintorni delle cristae muscularis siano state riportate in altri capitosauri, come ad esempio la breve e poco sviluppata cresta lungo il margine posteriore della cresta muscularis lungo la linea mediana della piastra del parasfenoide in alcuni individui di *Xenotosuchus* (Damiani, 2008). La funzione dei duomi in MSNM V2992 potrebbe essere correlata a zone di inserzione muscolari, forse un'area supplementare di attacco del *m. rectus capiti*. Contrariamente alla condizione presente in diversi capitosauri (vedere ch43, Appendice 2), il quadratogiugale di MSNM V2992 non contribuisce al condilo della mascella superiore, formato interamente dal quadrato. Il quadrato è relativamente ampio e a forma di bobina. Un forame IX-X (per i nervi glossofaringeo e vago), relativamente ampio, è chiaramente visibile su ciascun esoccipitale in entrambe le norme palatale e occipitale.

Occipite (Figs. 4.8, 4.14, 4.15) - L'occipite è quasi piatto dorsalmente (solo leggermente curvo e non realmente a volta) e leggermente arcuato ventralmente. Le ossa dermiche del tetto cranico sono moderatamente spesse, ma lo spessore misurato al di sopra del forame magno è meno della metà di quello osservabile in *Parotosuchus orenburgensis*. Il canale del parasfenoide è visibile e non porta forami lungo le sue pareti interne. Come detto sopra, il margine posteriore del canale del parasfenoide corrisponde alla sutura tra esoccipitale e parasfenoide, mentre quello anteriore corrisponde alla sutura tra parasfenoide e quadratogiugale. Il margine posteriore del canale del parasfenoide (cioè la sutura tra parasfenoide ed esoccipitale) decorre lungo il processus subtypanicus dell'esoccipitale e raggiunge dorsalmente il livello dei condili esoccipitali, così come in *Watsonisuchus gunganj* (Warren, 1980). La sutura tra tabulare ed esoccipitale si colloca a mezza altezza del processo paroccipitale (processus paroticus *sensu* Bystrow & Efremov, 1940, fig. 12A) formato dalle due ossa. Il margine anteriore del canale del parasfenoide decorre dorsalmente lungo la cresta parapterigoidea del parasfenoide (Fig. 4.15), come avviene in *Watsonisuchus gunganj* (Warren, 1980). Tale cresta dorsalmente è ricoperta dalla testa prossimale della staffa. Nell'area depressa dorsalmente alla staffa, la superficie ossea non è ben conservata, cosicchè risulta difficile intuire l'esatta relazione tra squamoso, tabulare, pterigoide ed esoccipitale. Sul lato sinistro dell'occipite, tuttavia, si può vedere la sutura tra la breve porzione discendente dello squamoso e l'alta lamina ascendens dello pterigoide. Il contatto tra squamoso e pterigoide chiude la superficie occipitale anteriormente alla presunta cavità columellare. La cresta obliqua (crista obliqua) è ben conservata sul lato esterno destro dello pterigoide (Fig. 4.8) e divide la parte ventrale del ramo quadratico dello pterigoide dalla sua lamina ascendens. Tale cresta, tuttavia, è decisamente più bassa di quella ipertrofica presente già negli stadi giovanili di *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Hutchinson, 1988b; Warren & Schroeder, 1995) e, di conseguenza, non arriva a coprire in norma occipitale il contatto tra la lamina ascendens dello pterigoide e lo squamoso. L'opistotico non è esposto nell'occipite, così come negli altri capitosauri (Shishkin *et al.*, 2000). Il forame

paraquadrato (forame per la chorda tympani) è ben esposto sul quadratogiugale sinistro e conservato in parte anche sul destro. I condili occipitali sono piccoli (misurano meno del 25 % dell'ampiezza dell'occipite), arrotondati, posti l'uno vicino all'altro (la distanza tra i loro centri è minore del 10% dell'ampiezza dell'occipite) e sono interamente formati dagli esoccipitali. La loro superficie articolare è convessa e marcatamente separata dal corpo principale dell'esoccipitale da un rilievo a forma di collare. Gli esemplari di *Edingerella madagascariensis*, MSNM V2992 compreso, possiedono condili occipitali posizionati allo stesso livello (o leggermente al di sopra) di quelli del quadrato. Al contrario, i condili occipitali sono posizionati ben al di sopra di questo livello in *Warrenisuchus* (Warren & Hutchinson, 1988b) e ancora più dorsalmente in *Watsonisuchus* (Warren, 1980; Steyer, osservazione personale sull'olotipo di *Watsonisuchus magnus*). Il forame magno è piccolo (relativamente alla taglia dell'occipite) e ancora più piccolo se comparato a quello degli esemplari quasi adulti e giovani (vedere sezione relativa all'ontogenesi di *E. madagascariensis*). Il processo dorsomediale dell'esoccipitale (*processus lamellosus sensu* Bystrow & Efremov, 1940) è modestamente sviluppato, dando al forame magno la forma di un tappo di spumante. Sullo squamoso destro, la crista falciformis (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940) è ben conservata e mostra il suo contributo alla convessità dorsale dell'osso. La finestra posttemporale (o fenestra subtabularis *sensu* Bystrow & Efremov, 1940) è profonda, ampia e maggiormente compressa dorsoventralmente di quanto lo è negli esemplari giovanili MNHN MAE3003 e nel quasi adulto MNHN RHMA02. Questa finestra è bordata dal tabulare dorsalmente e lateroventralmente e dall'esoccipitale nell'angolo ventromediale, con una piccola partecipazione del postparietale medialmente. Ventralmente e lateroventralmente alla finestra posttemporale, la crista tabularis externa appare ben sviluppata lungo il ramo paroccipitale del tabulare (Fig. 4.15). Di poco anteriore a questa crista, è visibile una seconda crista più bassa: la crista terminalis. Queste creste sono visibili anche negli esemplari giovanili MNHN MAE3005 e MNHN MAE3003 (la posizione della crista terminalis in quest'ultimo è indicata in maniera erronea nella figura 1B di Steyer, 2003).

Sfortunatamente, la crista tabularis interna non è accessibile in MSNM V2992. Per quanto riguarda la staffa, grazie ad osservazioni fatte direttamente sul nodulo è stato possibile accertare che il modello dell'intero osso sarebbe conservato (al contrario dei calchi in cui solo la base della staffa è stata calcata): la staffa appare sub-circolare in sezione, allungata e robusta, così come nell'esemplare giovanile MNHN MAE3003 e nel quasi adulto MNHN RHMA02. Essa sembra essersi conservata in connessione anatomica con il forame ovale, rendendo perciò inaccessibili molti dettagli della sua base (è ad esempio impossibile stabilire se la base è biforcata o no). Una mal conservata struttura che richiama nella forma la porzione basale della crista obliqua (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940) è visibile sul lato anterodorsale della staffa sinistra. Tale cresta è presente anche nelle ben conservate staffe di *Watsonisuchus gunganj* (Warren, 1980: 32), dove si sviluppa per l'intera lunghezza dell'asta della staffa. Sulla superficie ventrale di entrambe le staffe (e in particolare su quella sinistra), è presente un forame che però non perfora l'osso da un lato all'altro. Si tratta del forame arteriae stapediales *sensu* Bystrow & Efremov, 1940 o forame stapediale *sensu* Damiani, 2001a. Questo forame è visibile anche in MNHN RHMA02, MNHN MAE3005 (nel quale la staffa destra, non più in connessione con il forame ovale appare leggermente ruotata), in *Watsonisuchus gunganj* (Damiani 2001a: fig. 8f) e anche, ad esempio, in *Parotosuchus haughtoni* (Damiani, 2002). La staffa tende a essere solo approssimativamente connessa al cranio nei temnospondili (Damiani, com. pers. 2005), così che non è raro trovarla fuori posto e con il forame stapediale orientato quindi in una direzione differente da quella originale.

Dentatura (Figs. 4.8, 4.10, 4.11, 4.16, 4.17) - Numerosi denti marginali sono conservati, soprattutto quelli portati dalle ossa premaxillari e dalla porzione anteriore dei mascellari. Essi sono ornamentati da sottili striature verticali (Fig. 4.17). I denti che sono quasi completi sono finemente appuntiti e raggiungono i 4.5 mm di altezza. La sezione trasversale alla base è sub-rettangolare, a causa della forte compressione: l'asse maggiore della base di ciascun dente, infatti, è fino a quattro volte più lungo di quello minore e sempre perpendicolare al margine labiale (quindi è impreciso

definire i denti come fortemente compressi anteroposteriormente come invece scritto da Damiani, 2001a: 455). Denti marginali fortemente compressi in sezione trasversa sono un tratto distintivo degli esemplari in età adulta (Boy, 1990; Steyer, 2003). I denti marginali sono molto ravvicinati l'uno all'altro lungo i premaxillari, mentre divengono maggiormente spazati mano a mano che si procede lungo i maxillari, dove lo spazio tra due denti adiacenti spesso sarebbe grande abbastanza da ospitare un ulteriore dente. Tuttavia, questa modalità di distribuzione dei denti marginali lungo le mascelle non è tipica della specie, anzi varia tra gli esemplari che abbiamo preso in esame senza uno schema preciso (ad esempio, in MNHN MAE3002, MSNM V6237 e MNHN RHMA02 i denti marginali premaxillari sono i più spazati). Una fila di denticoli transvomerini concava anteriormente è presente in MSNM V2992, così come, ad esempio, in *Wetlugasaurus angustifrons*, *Watsonisuchus gunganj* e *Warrenisuchus aliciae*. Una fila di denticoli vomerini decorre medialmente a ciascuna coana, mentre una coppia di zanne vomerine è collocata anteriormente a questa apertura. Una coppia di zanne è presente anche sul palatino, seguita posteriormente da una fila di denti. I denti palatini variano in numero da otto (lato sinistro) a undici (lato destro), essendo comunque più di otto come negli altri capitosauri (Yates & Warren, 2000). I denti dell'ectopterigoide sono all'incirca della stessa taglia dei denti palatini e dei denti marginali posteriori, mentre le zanne dell'ectopterigoide sono più piccole di quelle vomerine e palatine. Le zanne dell'ectopterigoide sono conservate anche negli esemplari MNHN RHMA02, MSNM V6237 e MNHN MAE3002, e nei giovani di *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Hutchinson, 1988b), ma non sono ben differenziate nell'esemplare MNHN MAE3005 e non sono distinguibili dagli altri denti ectopterigoidei (si possono cioè considerare assenti) in *Watsonisuchus rewanensis*, *Watsonisuchus gunganj* (Warren, 1980), negli adulti di *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Schroeder, 1995) e nella maggior parte degli altri capitosauri (Shishkin *et al.*, 2000; Damiani, 2001a). Né denticoli né zanne sono presenti su entrambi gli pterigoidi e sul parasfenoide, sebbene la loro superficie sia in parte granulare (vedere sopra).

Discussione

Analisi filogenetica

È stata condotta un'analisi filogenetica in due passaggi per stabilire la posizione di *Edingerella madagascariensis* tra gli stereospondilomorfi:

A. Il primo passaggio è consistito di un test preliminare in cui si è valutata l'assegnazione degli esemplari MSNM V2992, MNHN MAE3003 (olotipo di "*Benthosuchus*" *madagascariensis*) e MNHN MAE3002 (olotipo di "*Wethugasaurus milloti*") all'unica specie *E. madagascariensis*, codificando i tre esemplari separatamente per vedere se formavano un gruppo monofiletico: poiché essi formano una tricotomia irrisolta senza influenzare la topologia generale, è supportata l'appartenenza alla stessa specie, *Edingerella madagascariensis* così come definita in questo capitolo. Inoltre, poiché gli esemplari non hanno mostrato variazioni significative in questa analisi preliminare, è stato possibile codificarli come una singola OTU nella seconda analisi discussa qui di seguito.

B. 45 taxa terminali sono stati selezionati tra quelli in Appendice 1. Alcuni dei taxa terminali selezionati corrispondono a forme ritenute essere sister taxa di *Edingerella madagascariensis* nelle analisi compiute da altri autori in precedenza (ad esempio, *Watsonisuchus* in Steyer, 2003; i lydekkerinidi in Damiani, 2001a). Ciò ha permesso di testare le relazioni di parentela di *Edingerella* proposte da tali autori.

La matrice finale di 86 caratteri cranici e mandibolari (Appendice 4) codificati per i 45 taxa terminali selezionati e compilata in NDE (Page, 2001) è stata analizzata con PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002) attraverso il comando "heuristic search" per la ricerca dell'albero più parsimonioso (MPT).

L'analisi in questione ha generato 5 MPTs di lunghezza (L) = 474 steps, indice di consistenza (CI) = 0.2468, indice di ritenzione (RI) = 0.6153 e indice di consistenza riscalato (RC) = 0.1519.

L'albero "strict consensus" dei 5 MPT è raffigurato in Fig. 4.18. I 5 MPT sono topologicamente molto simili, infatti questo albero "strict consensus" mostra solo due irrisolte politomie. La prima è a livello del clade direttamente correlato a *Stenotosaurus stantonensis* e l'altra a livello dei taxa in relazione al clade composto dall'antenato comune tra *Wetlugasaurus angustifrons* e *Watsonisuchus rewanensis* e tutti i loro discendenti. La discussione seguente si basa sul MPT numero 2 (Fig. 4.19), la cui topologia è risultata congruente a quella dell'albero di consenso "majority-rule".

L'opzione di PAUP 'tree description' è stata utilizzata per ricostruire gli stati dei caratteri dei nodi interni, la lista dei cambiamenti degli stati dei caratteri e la lista delle apomorfie elencate in seguito. La trasformazione dei caratteri è stata ottimizzata tramite PAUP in modo da avere sia le trasformazioni accelerate (ACCTRAN) sia quelle ritardate (DELTRAN).

Come anticipato nel capitolo 2, poiché queste analisi filogenetiche sono incentrate sulle relazioni filogenetiche degli stereospondili malgasci, sono stati adottati i nomi formali e le definizioni dei cladi all'interno di Stereospondylomorpha già fornite da Yates & Warren (2000), Damiani (2001a) e Damiani & Yates (2003). Sul significato della notazione "taxon X + taxon Y" utilizzata di seguito per definire i cladi si veda il capitolo 2. I numeri dei nodi a cui si fa riferimento nel testo sono indicati in Fig. 4.19.

Nodo 1

Taxa inclusi: *Konzhukovia vetusta* + *Mastodonsaurus giganteus*

Osservazioni: L'archegosauro *Konzhukovia vetusta* è risultato essere l'outgroup più basale, come nelle analisi di Yates & Warren (2000) o di Damiani & Yates (2003), autori che considerano questo taxon come uno stereospondilomorfo prossimo agli stereospondili.

Konzhukovia vetusta

Autapomorfie non ambigue: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 2 (0 → 1); 3 (0 → 1); 6(0 → 1); 20(0 → 1); 52(0 → 2); 55(0 → 1); 59(0 → 1); 69(0 → 1); 70(0 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTRAN: 2 (0 → 1); 3 (0 → 1); 6(0 → 1); 20(0 → 1); 52(0 → 2); 55(0 → 1); 59(0 → 1); 69(0 → 1); 70(0 → 2).

Nodo 2

STEREOSPONDYLI

Taxa inclusi: *Uranocentrodon senekalensis* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 34 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 34 (0 → 1); 53 (0 → 1).

Osservazioni: questo nodo è ovviamente poco supportato nella presente analisi, poiché molti stati dei caratteri a questo livello dell'albero corrispondono allo stato plesiomorfico. Nonostante ciò i rinesuchidi *Uranocentrodon senekalensis* e *Rhineceps nyasaensis* formano effettivamente un gruppo monofiletico (Nodo 3, Fig. 4.19) e sono stereospondili basali (cioè né capitosauri né trematosauri). Questo risultato è concorde con le analisi di Yates & Warren (2000), Damiani (2001a), Damiani & Yates (2003) e Pawley & Warren (2005).

Nodo 3

RHINESUCHIDAE

Taxa inclusi: *Uranocentrodon senekalensis* + *Rhineceps nyasaensis*

Sinapomorfie non ambigue: 39 (0 → 1); 51 (1 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 48 (1 → 0).

Uranocentrodon senekalensis

Autapomorfie non ambigue: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Rhineceps nyasaensis

Autapomorfie non ambigue: 7 (0 → 1); 10 (0 → 1); 82 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 48 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 4

Taxa inclusi: *Lapillopsis nana* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 1 (0 → 1); 5 (0 → 1); 19 (0 → 1); 30 (0 → 1); 33 (0 → 1); 37 (0 → 1); 58 (0 → 1); 62 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 52 (0 → 1); 69 (0 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 36 (0 → 1); 51 (1 → 2); 52 (0 → 1); 69 (0 → 2).

Osservazioni: il lapillopside *Lapillopsis nana* risulta uno stereospondilo basale. In Yates (1999) e in Yates & Warren (2000), *Lapillopsis nana* (con gli altri lapillopsidi) è considerato essere più basale dei rinesuchidi.

Lapillopsis nana

Autapomorfie non ambigue: 8 (0 → 1); 11 (0 → 1); 17 (0 → 1); 26 (0 → 2); 32 (0 → 1); 40 (0 → 1); 49 (0 → 1); 56 (0 → 1); 58 (1 → 2); 60 (0 → 1); 74 (0 → 1); 86 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 2 (0 → 1); 51 (1 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 2 (0 → 1).

Nodo 5

Taxa inclusi: *Buettneria perfecta* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 24 (0 → 1); 31 (0 → 1); 54 (2 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 36 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 6

Stereospondyli a muso corto

Taxa inclusi: *Deltasaurus kymberleiensis* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 15 (0 → 1); 20 (0 → 1); 61 (0 → 1); 64 (0 → 2); 71 (0 → 2); 76 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 13 (0 → 1); 41 (0 → 1); 45 (0 → 1); 81 (0 → 1).

Osservazioni: dalla presente analisi emerge un clade ben supportato di Stereospondyli dal rostro breve (o a muso corto) che include rhytidosteidi, brachyopidi, plagiosauroidi, chigutisauridi e metoposauridi. Questo clade risulta più basale del raggruppamento formato da *Lydekkerina huxleyi* + la dicotomia fra capitosauri e trematosauri. Nonostante questa filogenesi supporti il clade di stereospondili a muso corto posto in una posizione rispettivamente più basale e più derivata di *Lydekkerina* e *Nanolania*, guardando la distribuzione dei caratteri è possibile ipotizzare che l'aggiunta di ulteriori stereospondili a muso corto basali (ad esempio altri rhytidosteidi) porterebbe al riposizionamento dei lydekkerinidi e di *Nanolania* alla base della radiazione di stereospondyli a muso corto (vedere infatti capitoli 5 e 6). Questo riposizionamento sarebbe concorde all'ipotesi di Shishkin *et al.* (1996), secondo cui i lydekkerinidi si sarebbero evoluti da antenati simili ai rhinesuchidi attraverso una graduale abbreviazione dell'ontogenesi risultante infine in una vera e propria pedomorfosi e, se comprovato, suggerirebbe inoltre che la lunga porzione preorbitale del cranio presente in Capitosauria + Trematosauria sarebbe stata da questi taxa ereditata direttamente dagli antenati rinesuchidi, senza passare per l'accorciamento visibile nei lydekkerinidi.

Un gruppo monofiletico di stereospondili a muso corto comprendente *Gerrothorax pustuloglomeratus*, *Laidleria gracilis* e *Siderops kehli* emerge anche nell'analisi di Schoch *et al.* (2007). Secondo questi autori tale gruppo risulta essere più basale della dicotomia capitosauri + trematosauri ma più derivato di *Lydekkerina huxleyi*. Un clade simile, comprendente Metoposauroidea, Plagiosauroidea, Rhytidosteidae e Brachyopoidea, è stato trovato anche da Yates & Warren (2000) e Yates (2000), posizionato però all'interno di Trematosauria. Lo scopo di questo capitolo non è quello di risolvere le relazioni tra questi stereospondili a muso corto. Nonostante ciò, qui di seguito sono state fatte ulteriori osservazioni.

Nodo 7

RHYTIDOSTEIDAE

Taxa inclusi: *Deltasaurus kymberleiensis* + *Arcadia myriadens*

Sinapomorfie non ambigue: 11 (0 → 1); 23 (0 → 1); 25 (0 → 1); 40 (0 → 1); 47 (0 → 2); 48 (1 → 0); 49 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 13 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 70 (0 → 1); 82 (0 → 1); 84 (0 → 1).

Osservazioni: gli Stereospondyli a muso corto più basali sono, secondo questa analisi, i Rhytidosteidae, i quali formano un clade ben supportato comprendente le specie *Arcadia myriadens* e *Deltasaurus kymberleyensis*. Altri rhytidosteidi non sono inclusi in questa analisi dedita a investigare le relazioni filogenetiche del capitosauro *Edingerella*, poiché la loro inclusione va preceduta da una profonda revisione sistematica del taxon e da una ridescrizione del materiale malgascio (capitolo 6). Nell'analisi di Yates & Warren (2000) i rhytidosteidi risultano invece in una posizione più derivata di quella di Plagiosauroidea all'interno dei trematosauri, mentre sono generalmente riconosciuti come stereospondili basali vicini ai lydekkerinidi da numerosi autori (ad esempio, Schoch & Milner, 2000; Damiani & Yates, 2003; Marsicano & Warren, 1998).

Deltasaurus kymberleiensis

Autapomorfie non ambigue: 2 (0 → 2); 10 (0 → 2); 19 (1 → 2); 27 (0 → 1); 31 (1 → 2); 60 (0 → 1); 69 (2 → 0); 73 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 51 (1 → 2); 70 (0 → 2); 82 (0 → 1); 84 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 70 (1 → 2); 81 (1 → 0).

Arcadia myriadens

Autapomorfie non ambigue: 32 (0 → 1); 37 (1 → 0); 38 (0 → 1); 51 (1 → 0); 58 (1 → 2); 75 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 70 (0 → 1); 81 (0 → 1).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 8

Taxa inclusi: *Keratobrachyops australis* + *Buettneria perfecta*

Sinapomorfie non ambigue: 1 (1 → 0); 37 (1 → 2); 63 (0 → 2); 86 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 51 (1 → 2); 81 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 44 (0 → 1).

Osservazioni: come in Yates & Warren (2000), nell'analisi presente *Keratobrachyops australis* (un chigutisauride basale secondo Warren & Marsicano, 2000) risulta più basale dell'antenato comune di chigutisauridi, qui rappresentati da *Compsocerops cosgriffi*, e brachyopidi, qui rappresentati da *Xenobrachyops allos*. Il taxon monofiletico Brachyopoidea di Yates & Warren (2000) è tuttavia formato solo da *Keratobrachyops* più i sister taxa Brachyopidae e Chigutisauridae, mentre in questa analisi il chigutisauride *Compsocerops cosgriffi* risulta sister taxon di Metoposauridae, mentre Plagiosauroidea risulta sister taxon del brachyopide *Xenobrachyops allos*. Quindi, il taxon Brachyopoidea così come definito da Yates & Warren (2000) applicato ai nodi della presente analisi includerebbe tutti gli stereospondili a muso corto ad eccezione dei rhytidosteidi. Brachyopidi e chigutisauridi risultano parte di un Brachyopoidea monofiletico anche nella dettagliata analisi di tale gruppo condotta da Warren & Marsicano (2000). Tale analisi non è tuttavia utile per chiarire le relazioni dei brachyopoidi con Plagiosauroidea e Metoposauridae, dato che questi ultimi due taxa non vengono trattati dai suddetti autori.

Keratobrachyops australis

Autapomorfie non ambigue: 6 (0 → 1); 60 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 13 (1 → 0).

Nodo 9

Taxa inclusi: *Gerrothorax pustuloglomeratus* + *Buettneria perfecta*

Sinapomorfie non ambigue: 45 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 54 (0 → 1); 58 (1 → 2); 74 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 2 (0 → 2); 28 (0 → 1); 59 (0 → 1).

Nodo 10

Taxa inclusi: *Gerrothorax pustuloglomeratus* + *Xenobrachyops allos*

Sinapomorfie non ambigue: 10 (0 → 2); 27 (0 → 1); 35 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 77 (0 → 1).

Xenobrachyops allos

Autapomorfie non ambigue: 9 (0 → 1); 49 (0 → 1); 69 (2 → 0); 86 (1 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 2 (0 → 2); 13 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 59 (1 → 0).

Nodo 11

PLAGIOSAUROIDEA

Taxa inclusi: *Gerrothorax pustuloglomeratus* + *Laidleria gracilis*

Sinapomorfie non ambigue: 17 (0 → 1); 23 (0 → 1); 42 (0 → 1); 63 (2 → 1); 75 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 1 (0 → 1); 13 (1 → 0); 52 (1 → 0).

Osservazioni: un taxon Plagiosauroidea composto da *Laidleria gracilis* e dal plagiosauro *Gerrothorax pustuloglomeratus* è consistente al gruppo monofiletico Plagiosauroidea di Yates &

Warren 2000, definito come *Laidleria* + Plagiosauridae. Il plagiosauro *Gerrothorax pustuloglomeratus* risulta invece in una posizione più basale di *Laidleria gracilis* e del chigutisauride *Siderops kehli* nel gruppo di stereospondili a muso corto di Schoch *et al.* (2007).

Laidleria gracilis

Autapomorfie non ambigue: 3 (0 → 1); 4 (0 → 1); 6 (0 → 1); 11 (0 → 1); 40 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 1 (0 → 1); 41 (0 → 1); 44 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 2 (2 → 0).

Gerrothorax pustuloglomeratus

Autapomorfie non ambigue: 15 (1 → 0); 20 (1 → 0); 25 (0 → 1); 34 (1 → 2); 38 (0 → 1); 51 (2 → 0); 68 (0 → 1); 73 (0 → 1); 74 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 1 (0 → 2); 2 (0 → 2); 52 (1 → 0); 59 (0 → 1); 77 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 1 (1 → 2); 41 (1 → 0); 44 (1 → 0).

Nodo 12

Taxa inclusi: *Compsocerops cosgriffi* + *Buettneria perfecta*

Sinapomorfie non ambigue: 70 (0 → 1); 73 (0 → 1); 78 (0 → 1); 85 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 13 (0 → 1); 28 (0 → 1); 44 (0 → 1); 59 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Compsocerops cosgriffi

Autapomorfie non ambigue: 20 (1 → 0); 21 (0 → 1); 56 (0 → 1); 76 (1 → 0); 81 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 2 (0 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 13

METOPOSAUROIDEA

Taxa inclusi: *Metoposaurus diagnosticus krasejowensis* + *Buettneria perfecta*

Sinapomorfie non ambigue: 15 (1 → 0); 26 (0 → 1); 34 (1 → 3); 39 (0 → 1); 51 (2 → 0); 52 (1 → 2); 55 (0 → 1); 83 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 2 (2 → 0).

Osservazioni: nella presente analisi *Almasaurus habbazi*, *Buettneria perfecta* e *Metoposaurus diagnosticus krasejowensis* formano un taxon Metoposauridae monofiletico. Tuttavia, come detto in precedenza, Metoposauridae risulta qui essere il sister taxon di Chigutisauridae, mentre è collocato all'interno di Trematosauria nelle analisi di Yates & Warren (2000), Schoch & Milner (2000), Damiani & Yates (2003), Schoch *et al.* (2007) e Steyer (2002).

Metoposaurus diagnosticus krasejowensis

Autapomorfie non ambigue: 9 (0 → 1); 42 (0 → 1); 54 (1 → 2); 64 (2 → 1); 75 (0 → 1); 82 (0 → 1); 86 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 41 (0 → 1); 53 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 14

Taxa inclusi: *Buettneria perfecta* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 18 (0 → 1); 23 (0 → 1); 63 (2 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 10 (0 → 2); 80 (0 → 1).

Buettneria perfecta

Autapomorfie non ambigue: 25 (0 → 1); 47 (0 → 1); 65 (0 → 1); 71 (2 → 0); 84 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 41 (0 → 1); 53 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Almasaurus habbazi

Autapomorfie non ambigue: 1 (0 → 1); 3 (0 → 1); 6 (0 → 1); 11 (0 → 1); 21 (0 → 1); 33 (1 → 0); 50 (0 → 2); 63 (1 → 0); 68 (0 → 1); 69 (2 → 1); 77 (0 → 1); 85 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 10 (0 → 2); 80 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 41 (1 → 0); 53 (1 → 0).

Nodo 15

Taxa inclusi: *Lydekkerina huxleyi* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 50 (0 → 1); 51 (1 → 0); 57 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Osservazioni: nella presente analisi, i taxa tradizionalmente inclusi in Lydekkerinidae come *Lydekkerina huxleyi*, *Chomatobatrachus halei* e *Deltacephalus whitei* non formano un raggruppamento monofiletico, bensì risultano sister-taxa successivi dei restanti stereospondili (Capitosauria + Trematosauria). Questi taxa non sono considerati appartenere ad un gruppo monofiletico neppure in Schoch & Milner (2000), dove *Lydekkerina* è il più basale dei tre e *Chomatobatrachus* il più derivato, vicino ai rhytidosteoidi. Come nella presente analisi, anche in Damiani (2001a) e in Pawley & Warren (2005) i lydekkerinidi occupano una posizione basale all'interno degli Stereospondyli, seppur raggruppati in un taxon Lydekkerinidae monofiletico. La presente posizione dei lydekkerinidi, basale, è congruente anche con il risultato dell'analisi di Schoch *et al.* (2007), dove tuttavia il solo genere *Lydekkerina* è trattato, e anche con Damiani & Yates (2003), per i quali i Lydekkerinidae sono stereospondili basali, sister taxa del clade (Rhytidosteidae+*Luzocephalus blomi*). Questo risultato differisce leggermente da Yates & Warren (2000) per i quali *Lydekkerina huxleyi* è sempre una forma basale ma affine ai capitosauri.

Lydekkerina huxleyi

Autapomorfie non ambigue: 32 (0 → 1); 38 (0 → 1); 48 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 16

Taxa inclusi: *Chomatobatrachus halei* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 59 (0 → 1); 69 (2 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 28 (0 → 1).

Chomatobatrachus halei

Autapomorfie non ambigue: 20 (0 → 1); 26 (0 → 1); 37 (1 → 0); 61 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 17

Taxa inclusi: *Deltacephalus whitei* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 1 (1 → 0); 19 (1 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 28 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 77 (0 → 1); 78 (0 → 1); 81 (0 → 1).

Deltacephalus whitei

Autapomorfie non ambigue: 32 (0 → 1); 38 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 18

TREMATOSAURIA + CAPITOSAURIA

Taxa inclusi: *Trematosaurus brauni* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 8 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 77 (0 → 1); 78 (0 → 1); 81 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 2 (0 → 1); 39 (0 → 1).

Osservazioni: sebbene sia poco supportata, la dicotomia capitosauri-trematosauri è presente in tutti i MPT ed è sempre stata ritrovata in tutti i test di inclusione/esclusione di taxa e caratteri effettuati. Tale dicotomia è congruente con i risultati di molte analisi precedenti (Yates & Warren 2000; Schoch & Milner 2000; Damiani 2001a; Damiani & Yates, 2003; Pawley & Warren 2005; Schoch *et al.*, 2007). È interessante notare che a questo nodo si potrebbe applicare il nome di Mastodonsauroidea seguendo la definizione di tale taxon data da Damiani (2001a), cioè Mastodonsauroidea = l'antenato comune di *Benthosuchus*, *Mastodonsaurus* ed *Eocyclotosaurus*, e tutti i suoi discendenti.

Nodo 19

TREMATOSAURIA

Taxa inclusi: *Benthosuchus sushkini* + *Trematosaurus brauni*

Sinapomorfie non ambigue: 3 (0 → 1); 4 (0 → 1); 6 (0 → 1); 9 (0 → 1); 21 (0 → 1); 23 (0 → 1); 25 (0 → 1); 26 (0 → 1); 45 (0 → 1); 50 (1 → 2); 55 (0 → 2); 68 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 2 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 47 (0 → 1).

Osservazioni: per quanto concerne i trematosauri, seguiamo Yates & Warren (2000) nel ridefinire il gruppo Trematosauria Romer, 1947 come tutti gli Stereospondyli che condividono un antenato comune più recente con *Trematosaurus* che con *Parotosuchus*. I trematosauriani in questa analisi sono perciò un gruppo monofiletico molto ben supportato che comprende *Benthosuchus sushkini* più i Trematosauroidea (*sensu* Yates & Warren 2000, cioè l'antenato comune più recente di *Thoosuchus* e *Trematosaurus* e tutti i suoi discendenti).

Dunque, *B. sushkini* è escluso da Trematosauroidea ma non da Trematosauria *sensu* Yates & Warren, 2000, così come in Damiani & Yates (2003). Nella presente analisi *B. sushkini* è più vicino a *Trematosaurus* che a *Watsonisuchus*, come in Steyer, 2002 (sebbene *Benthosuchus* sia menzionato come "Mastodonsauroidea", nel senso di Capitosauria, nella sua fig.7). Al contrario, *B. sushkini* è compreso tra i capitosauri in Yates & Warren (2000), Damiani (2001a), Steyer (2003, dove, tuttavia, nessun trematosauriano è presente nell'analisi), Liu & Wang (2005, che hanno usato la matrice dei dati di Damiani 2001a) e in Pawley & Warren (2005). Tuttavia Damiani & Yates (2003) hanno puntualizzato che tre delle sei sinapomorfie non ambigue dell'analisi di Damiani (2001a) a supporto di un posizionamento di *B. sushkini* alla base dei capitosauri erano il risultato di caratteri codificati scorrettamente in tale analisi, ripresi senza tener conto delle modifiche anche da Liu & Wang (2005).

Benthosuchus sushkini

Autapomorfie non ambigue: 5 (1 → 2); 7 (0 → 1); 12 (0 → 1); 31 (1 → 0); 46 (0 → 1); 57 (1 → 2); 80 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 39 (0 → 1); 47 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: nessuna.

Nodo 20

TREMATOSAUROIDEA

Taxa inclusi: *Thoosuchus yakovlevi* + *Trematosaurus brauni*

Sinapomorfie non ambigue: 11 (0 → 1); 20 (0 → 1); 28 (0 → 1); 34 (0 → 1); 52 (0 → 1); 58 (0 → 1); 67 (0 → 1); 69 (0 → 1); 83 (0 → 1); 84 (0 → 1); 85 (0 → 1); 86 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 38 (0 → 2); 39 (1 → 0); 54 (0 → 2); 65 (0 → 1).

Osservazioni: tra i trematosauroidi, i trematosauridi, *Trematosaurus brauni* compreso, risultano più derivati di *Thoosuchus yakovlevi*, così come nella grande maggioranza delle ipotesi filogenetiche presenti in letteratura.

Nodo 21

Taxa inclusi: *Thoosuchus yakovlevi* + *Angusaurus*

Sinapomorfie non ambigue: 5 (1 → 0); 59 (1 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 53 (1 → 0).

Osservazioni: nella presente analisi *Thoosuchus yakovlevi* risulta essere il sister taxon di *Angusaurus*. Questo risultato, supportato da tre reversioni di cui una ambigua, è forse correlato al basso numero di trematosauroidi basali inclusi nell'analisi. *Thoosuchus* risulta meno derivato di *Angusaurus* in Damiani & Yates (2003).

Thoosuchus yakovlevi

Autapomorfie non ambigue: 29 (0 → 1); 31 (1 → 0); 34 (3 → 0); 72 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 38 (0 → 2); 54 (0 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 47 (1 → 0); 65 (1 → 0).

Angusaurus

Autapomorfie non ambigue: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 47 (0 → 1); 65 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 38 (2 → 0).

Nodo 22

Taxa inclusi: *Trematosaurus brauni* + *Wantsosaurus elongatus*

Sinapomorfie non ambigue: 49 (0 → 1); 71 (0 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 53 (0 → 1); 65 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 40 (0 → 1); 70 (0 → 1).

Trematosaurus brauni

Autapomorfie non ambigue: 13 (0 → 1); 54 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 38 (0 → 2); 40 (0 → 1); 70 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 47 (1 → 0).

Nodo 23

Taxa inclusi: *Trematolestes hagdorni* + *Wantsosaurus elongatus*

Sinapomorfie non ambigue: 18 (0 → 1); 26 (1 → 0); 33 (1 → 0); 51 (0 → 2); 57 (1 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 47 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 9 (1 → 0); 77 (1 → 0); 81 (1 → 0).

Osservazioni: *Trematolestes hagdorni* è il sister-taxon del lonchorhynchino *Wantsosaurus elongatus*, entrambi membri del clade di trematosauridi derivati dalla testa slanciata identificato da Schoch (2006).

Trematolestes hagdorni

Autapomorfie non ambigue: 4 (1 → 0); 8 (1 → 0); 10 (0 → 2); 16 (0 → 1); 59 (1 → 0); 64 (0 → 2); 73 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 9 (1 → 0); 54 (0 → 2); 70 (0 → 1); 77 (1 → 0); 81 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 38 (2 → 0).

Wantsosaurus elongatus

Autapomorfie non ambigue: 4 (1 → 2); 5 (1 → 2); 14 (0 → 1); 15 (0 → 1); 34 (3 → 1); 58 (2 → 1); 68 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 38 (0 → 2).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 54 (2 → 0); 70 (1 → 0).

Nodo 24

CAPITOSAURIA

Taxa inclusi: *Sclerotherax hypselonotus* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 17 (0 → 1); 64 (0 → 1); 72 (0 → 1); 74 (0 → 1); 82 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 39 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 10 (0 → 1); 24 (1 → 0); 53 (1 → 2); 71 (0 → 1).

Osservazioni: per quanto concerne i capitosauri, seguiamo la definizione di Damiani & Yates (2003) nel ridefinire Capitosauria Yates & Warren, 2000 come tutti gli Stereospondyli che condividono un antenato comune più recente con *Parotosuchus* che con *Trematosaurus*. La presente analisi differisce in parte nei risultati da quella fatta a mano di Schoch & Milner (2000) e da quelle di Damiani (2001a) e Liu & Wang (2005) (vedere oltre), specie per quanto riguarda le diramazioni a livello dei taxa più derivati. Tuttavia, così come per il taxon Mastodonsauridae di Damiani (2001a), in questa ipotesi evolutiva Capitosauria è caratterizzato da una serie di taxa basali in cui le corna tabulari sono dirette posteriormente (o dirette posterolateralmente alla base senza però curvare ulteriormente all'esterno), i quali formano successivi outgroup del clade costituito da tutti i capitosauri con corna tabulari dirette posterolateralmente alla base e curvanti all'infuori distalmente o addirittura posterolateralmente/lateralmente dirette alla base e poi suturate allo squamoso posteriormente, a formare incisure otiche chiuse. Quest'ultima condizione, come supposto anche da Damiani (2001a) sarebbe stata evoluta in parallelo da diversi generi / sottogruppi, Heylerosauridae inclusi. A differenza di Damiani (2001a), l'intero gruppo Capitosauria è qui supportato da sinapomorfie non ambigue che non rappresentano reversioni, sebbene in effetti anche nell'analisi presente diverse reversioni compaiano in nodi meno inclusivi a supporto dell'idea che l'omoplasia fu un fattore dominante nell'evoluzione del gruppo. Ad esempio, la partecipazione dei frontali al margine dell'orbita venne acquisita un'unica volta nella storia del gruppo (Nodo 24), con tre successive reversioni allo stato plesiomorfico (*Wetlugasaurus angustifrons*; Nodo 41, Heylerosauridae; Nodo 44).

Sclerotherax hypselonotus

Autapomorfie non ambigue: 11 (0 → 1); 26 (0 → 2); 34 (1 → 2); 56 (0 → 1); 69 (0 → 2); 70 (0 → 2); 83 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 10 (0 → 1); 24 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 2 (1 → 0).

Osservazioni: *Sclerotherax hypselonotus* risulta il più basale dei capitosauri, come in Schoch *et al.* (2007).

Nodo 25

Taxa inclusi: *Warrenisuchus aliciae* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 5 (1 → 0); 12 (0 → 1); 22 (0 → 1); 31 (1 → 0); 75 (0 → 1); 79 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 24 (1 → 2); 71 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 24 (0 → 2); 57 (1 → 0).

Osservazioni: secondo la presente analisi, *Edingerella madagascariensis* e *Warrenisuchus aliciae* formano una politomia irrisolta con i capitosauri più derivati (Fig. 4.18). Ciò significa che *E. madagascariensis* e *Warrenisuchus aliciae* formano assieme un clade correlato agli altri capitosauri (MPT 4), o sono stem-taxa di quest'altro clade di capitosauri, con *Warrenisuchus aliciae* come la più basale delle due specie nei MPT 2 e 5 e, viceversa, *Edingerella madagascariensis* più basale nel MPT 3, o ancora che essi formano un clade sister-taxon del genere *Watsonisuchus* (MPT 1), pur risultando al di fuori del gruppo monofiletico formato da *W. gunganj*, *W. rewanensis* e *W. magnus* (contra Steyer, 2003). Anche se il riposizionamento (comunque basale) di *E. madagascariensis* e *Warrenisuchus aliciae* dentro il genere *Watsonisuchus* accade in uno dei MPT,

si è preferito mantenere *Edingerella*, *Warrenisuchus* e *Watsonisuchus* come generi distinti seguendo il risultato degli alberi "strict consensus" e "majority-rule", sulla base anche delle rilevanti differenze anatomiche rilevate in caratteri che non è stato possibile trattare nell'analisi. Perciò si propone di ridefinire sistematicamente i generi *Warrenisuchus* e *Watsonisuchus* (vedere sezione seguente). Anche Damiani (2001a), pur avendo condotto la sua analisi a livello del genere codificando *Warrenisuchus aliciae* e le tre specie di *Watsonisuchus* come una singola OTU sotto il genere "*Watsonisuchus*", suggerì che *Warrenisuchus aliciae* era meritevole di essere trasferito in un genere distinto. Tornando alla posizione basale di questi taxa tra i capitosauri, va menzionato che anche Schoch & Milner (2000) avevano riconosciuto che *Edingerella madagascariensis* e il genere "*Rewanobatrachus*", da essi definito per includere come specie tipo "*R. gunganj*", il suo sinonimo junior "*R. rewanensis*", e la specie riferita "*R. aliciae*", erano stem-capitosauroidi.

Warrenisuchus aliciae

Autapomorfie non ambigue: 7 (0 → 1); 37 (1 → 0); 48 (1 → 0); (58 (1 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 2 (0 → 1); 57 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: nessuna.

Osservazioni: vedere la seguente sezione relativa alla Revisione sistematica.

Nodo 26

Taxa inclusi: *Edingerella madagascariensis* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 46 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 38 (0 → 1).

Edingerella madagascariensis

Autapomorfie non ambigue: 59 (1 → 0); 64 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 38 (0 → 1); 57 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 2 (1 → 0); 10 (1 → 0).

Osservazioni: vedere la precedente sezione relativa alla Paleontologia Sistematica.

Nodo 27

Taxa inclusi: *Watsonisuchus magnus* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 47 (0 → 2); 55 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 2 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 57 (0 → 1); 69 (0 → 1).

Nodo 28

Watsonisuchus

Taxa inclusi: *Watsonisuchus magnus* + *Watsonisuchus gunganj*

Sinapomorfie non ambigue: 20 (0 → 2); 26 (0 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 38 (0 → 1); 69 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: 50 (1 → 2).

Osservazioni: sia per il genere, sia per le specie ad esso riferite, vedere in seguito la sezione relativa alla Revisione sistematica.

Watsonisuchus gunganj

Autapomorfie non ambigue: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTAN: nessuna.

Nodo 29

Taxa inclusi: *Watsonisuchus magnus* + *Watsonisuchus rewanensis*

Sinapomorfie non ambigue: 70 (0 → 1); 72 (0 → 1).
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 41 (0 → 1).

Watsonisuchus magnus

Autapomorfie non ambigue: nessuna.
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 41 (0 → 1).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Watsonisuchus rewanensis

Autapomorfie non ambigue: 64 (1 → 0).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 50 (1 → 2).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 30

Taxa inclusi: *Wetlugasaurus angustifrons* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 22 (1 → 0); 43 (0 → 1); 80 (0 → 1).
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 10 (0 → 1).
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 38 (1 → 0).

Osservazioni: è interessante notare che *Watsonisuchus* e *Wetlugasaurus* occupano una posizione basale in Capitosauria sia nell'analisi presente sia in quella di Damiani (2001a), risultando solo invertiti l'un l'altro. Inoltre la presente analisi supporta l'ipotesi tradizionale di *Wetlugasaurus* come capitosauo, così come risulta dalle analisi di Damiani (2001a), Steyer (2003) e Damiani & Yates (2003) ma diversamente da quanto accade in quella di Schoch & Milner (2000), che lo considerarono come il più basale tra gli stem-trematosauroidi.

Wetlugasaurus angustifrons

Autapomorfie non ambigue: 17 (1 → 0); 74 (1 → 0).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 69 (1 → 0).

Nodo 31

Taxa inclusi: *Parotosuchus orenburgensis* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 5 (0 → 2); 47 (2 → 1); 70 (1 → 0); 76 (0 → 1).
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Osservazioni: *Parotosuchus orenburgensis* risulta il più basale tra i capitosauri più derivati di *Watsonisuchus* e *Wetlugasaurus*, così come in Damiani (2001a) e Liu & Wang (2005). I parotosuchidi sono considerati capitosauroidi basali nella filogenesi fatta a mano di Schoch & Milner (2000).

Parotosuchus orenburgensis

Autapomorfie non ambigue: 23 (0 → 1); 44 (0 → 1); 54 (0 → 1).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 38 (0 → 1); 69 (0 → 1).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 38 (0 → 1).

Nodo 32

Taxa inclusi: *Cyclotosaurus robustus* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 20 (0 → 2); 29 (0 → 2); 41 (0 → 1); 66 (0 → 1); 72 (1 → 0).
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Osservazioni: una tricotomia irrisolta è visibile nell'albero "strict consensus" alla base del gruppo formato da *Stenotosaurus stantonensis*, il clade al nodo composto da (*Stanocephalosaurus*

pronus + (*Tatrasuchus wildi* + *Cyclotosaurus robustus*) e il clade al nodo 36, anche se va ricordato che *Stenotosaurus* occupa una posizione più derivata del clade al nodo 33 in quattro dei cinque MPT trovati.

Nodo 33

Taxa inclusi: *Cyclotosaurus robustus* + *Stanocephalosaurus pronus*

Sinapomorfie non ambigue: 70 (0 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 69 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 73 (0 → 1).

Osservazioni: il taxon *Stanocephalosaurus pronus* è considerato sinonimo di *Eryosuchus* (e codificato con esso in una singola OTU) sia in Damiani (2001a), sia Liu & Wang (2005). Non è pertanto possibile comparare i risultati.

Stanocephalosaurus pronus

Autapomorfie non ambigue: 7 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 73 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 34

CYCLOTOSAURIDAE

Taxa inclusi: *Cyclotosaurus robustus* + *Tatrasuchus wildi*

Sinapomorfie non ambigue: 2 (1 → 0); 12 (1 → 0); 44 (0 → 1); 47 (1 → 0); 55 (1 → 0); 75 (1 → 0); 83 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Osservazioni: *Tatrasuchus* e *Cyclotosaurus* risultano sister-taxa anche in Maryanska & Shishkin (1996), Damiani (2001a) e Liu & Wang (2005), sebbene nelle ultime due analisi essi risultino i più derivati tra i capitosauri. Una relazione stretta tra *Cyclotosaurus* e *Tatrasuchus* è stata sottolineata anche da Schoch & Milner (2000). Tuttavia, in Schoch & Milner (2000: fig. 105) *Tatrasuchinae* è il taxon più basale all'interno di un *Cyclotosauridae* includente anche i cladi (*Stenotosaurinae* + (*Heylerosaurinae* + *Cyclotosaurinae*)) e strettamente correlato al taxon *Paracyclotosauridae* (*Stanocephalosaurus* + *Paracyclotosaurus*); al contrario, nell'analisi presente *Paracyclotosauridae* risulta essere parafiletico, con *Stanocephalosaurus* più vicino a *Cyclotosauridae* (*Tatrasuchus* + *Cyclotosaurus*) e *Paracyclotosaurus* vicino al taxon derivato composto da (*Mastodonsauridae* + *Heylerosauridae*).

Cyclotosaurus robustus

Autapomorfie non ambigue: 8 (1 → 0); 29 (2 → 3); 37 (1 → 2); 38 (0 → 2); 50 (0 → 1); 57 (1 → 2); 65 (0 → 1); 67 (0 → 1); 77 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 73 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Tatrasuchus wildi

Autapomorfie non ambigue: 5 (2 → 0); 20 (2 → 0); 57 (1 → 0); 69 (1 → 2); 70 (2 → 1); 84 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 73 (1 → 0).

Nodo 35

Taxa inclusi: *Stenotosaurus santonensis* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 54 (0 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 69 (1 → 0).

Stenotosaurus santonensis

Autapomorfie non ambigue: 7 (0 → 1); 29 (2 → 3); 57 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 38 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 38 (0 → 1).

Nodo 36

Taxa inclusi: *Xenotosuchus africanus* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 8 (1 → 0); 45 (0 → 1); 57 (1 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Osservazioni: *Xenotosuchus africanus*, *Cherninia denwai*, *Wellesaurus peabodyi* e *Paracyclotosaurus davidi* sono stem-taxa successivi dei capitosauri "molto derivati" (Nodo 40). *Xenotosuchus africanus* non era incluso nelle analisi di Damiani (2001a) e Liu & Wang (2005), dove la posizione degli altri taxa è difficilmente comparabile, così come detto per *Stenotosaurus stantonensis*. Si può tuttavia notare come nè l'analisi dei suddetti autori né la presente collochino *Paracyclotosaurus*, *Wellesaurus* e *Stanocephalosaurus* (dove esaminato come un taxon distinto) in un taxon Paracyclotosauridae monofiletico, *contra* Schoch & Milner (2000).

Xenotosuchus africanus

Autapomorfie non ambigue: 12 (1 → 0); 20 (2 → 0); 43 (1 → 0); 50 (0 → 1); 69 (0 → 2); 77 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 37

Taxa inclusi: *Cherninia denwai* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 66 (1 → 0); 70 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 52 (1 → 2); 79 (1 → 0); 86 (0 → 1).

Cherninia denwai

Autapomorfie non ambigue: 9 (0 → 1); 29 (2 → 1); 34 (1 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 52 (1 → 2); 53 (0 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 38

Taxa inclusi: *Wellesaurus peabodyi* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 6 (0 → 1); 65 (0 → 1); 73 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Wellesaurus peabodyi

Autapomorfie non ambigue: 7 (0 → 1); 12 (1 → 0); 37 (1 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 52 (2 → 1).

Nodo 39

Taxa inclusi: *Paracyclotosaurus davidi* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 70 (1 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 52 (1 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 76 (1 → 0).

Paracyclotosaurus davidi

Autapomorfie non ambigue: 34 (1 → 0); 44 (0 → 1); 69 (0 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 40

Taxa inclusi: *Eocyclotosaurus* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 26 (0 → 1); 83 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 76 (1 → 0); 86 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 23 (0 → 1); 43(1→ 0).

Osservazioni: per quanto riguarda i capitosauri “molto derivati”, Heylerosauridae (*Odenwaldia heidelbergensis* + *Eocyclotosaurus woschmidti*) risulta qui il sister-taxon di Mastodonsauridae (*Mastodonsaurus giganteus* (*Eryosuchus garjainovi* (*Quasicyclotosaurus campi* + *Yuanansuchus laticeps*))). Gli Heylerosauridae *O. heidelbergensis* e *E. woschmidti* sono sister taxa anche in Damiani (2001a), analisi però nella quale sono collocati alla base di Capitosauria. In Liu & Wang (2005), *E. woschmidti* occupa una posizione derivata come nella presente analisi, mentre *O. heidelbergensis* è il capitosauo più basale e forma una tricotomia irrisolta con appunto gli altri capitosauri e con *Benthosuchus sushkini*.

Quasicyclotosaurus campi e *Yuanansuchus laticeps*, qui membri di Mastodonsauridae, sono capitosauri derivati anche in Liu & Wang (2005), mentre non sono compresi nell'analisi di Damiani (2001a).

Mastodonsaurus risulta il sister-taxon del clade (*Cyclotosaurus* + *Tatrasuchus*) in Damiani (2001a), mentre in Liu & Wang (2005) risulta alla base del gruppo comprendente anche *Yuanansuchus*, *Quasicyclotosaurus* ed *Eocyclotosaurus*. *Mastodonsaurus* è un capitosauo basale in Steyer (2003) e risulta un capitosauo non-capitosauride in Yates & Warren (2000).

Nodo 41

HEYLEROSAURIDAE

Taxa inclusi: *Eocyclotosaurus* + *Odenwaldia heidelbergensis*

Sinapomorfie non ambigue: 3 (0 → 1); 17 (1 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 53 (2 → 0); 55 (1 → 2); 67 (0 → 1); 68 (0 → 1).

Osservazioni: nella presente analisi il taxon Heylerosauridae è meglio supportato che in quella di Damiani (2001a), dove era stata riscontrata una sola sinapomorfia non ambigua.

Eocyclotosaurus

Autapomorfie non ambigue: 29 (2 → 3); 66 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 43 (1 → 0); 55 (1 → 2); 67 (0 → 1); 68 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Odenwaldia heidelbergensis

Autapomorfie non ambigue: 18 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 42

MASTODONSAURIDAE

Taxa inclusi: *Quasicyclotosaurus campi* + *Mastodonsaurus giganteus*

Sinapomorfie non ambigue: 6 (1 → 0); 10 (1 → 0); 20 (2 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 23 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 37 (1 → 2); 70 (2 → 0); 84 (0 → 1).

Osservazioni: come nella filogenesi fatta a mano da Schoch & Milner (2000) si sono qui riscontrate affinità filogenetiche tra *Mastodonsaurus* e gli eryosuchidi. In Schoch & Milner (2000), tuttavia, questi taxa non sono considerati strettamente imparentati con Heylerosauridae.

Mastodonsaurus giganteus

Autapomorfie non ambigue: 5 (2 → 1); 12 (1 → 0); 29 (2 → 1); 34 (1 → 0); 41 (1 → 0); 46 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 37 (1 → 2); 53 (0 → 1); 70 (2 → 0); 79 (1 → 0); 84 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 43 (0 → 1); 53 (2 → 1).

Nodo 43

Taxa inclusi: *Eryosuchus garjainovi* + *Quasicyclotosaurus campi*

Sinapomorfie non ambigue: 8 (0 → 1); 45 (1 → 0); 55 (1 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 43 (1 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Eryosuchus garjainovi

Autapomorfie non ambigue: 2 (1 → 0); 5 (2 → 0); 52 (2 → 1); 75 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 70 (0 → 2).

Nodo 44

Taxa inclusi: *Yuanansuchus laticeps* + *Quasicyclotosaurus campi*

Sinapomorfie non ambigue: 17 (1 → 0); 47 (1 → 0); 65 (1 → 0); 66 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 4 (0 → 1); 54 (2 → 1).

Yuanansuchus laticeps

Autapomorfie non ambigue: 29 (2 → 1); 32 (0 → 1); 34 (1 → 0); 38 (0 → 2); 64 (1 → 0); 69 (0 → 2); 73 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 70 (2 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Quasicyclotosaurus campi

Autapomorfie non ambigue: 29 (2 → 3); 57 (2 → 1); 67 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 4 (0 → 1); 37 (1 → 2); 53 (0 → 2); 54 (2 → 1); 70 (2 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 70 (0 → 1).

Revisione sistematica: *Watsonisuchus* e *Warrenisuchus* gen. nov.

WATSONISUCHUS Ochev, 1966

Specie tipo - *Watsonisuchus magnus* Watson, 1962 (Ochev, 1966).

Specie incluse - *W. gunganj* Warren, 1980 (Damiani, 2001a), *W. magnus* Watson, 1962 (Ochev, 1966), *W. rewanensis* Warren, 1980 (Damiani, 2001a).

Distribuzione - Triassico inferiore di Australia e Sud Africa.

Diagnosi (successivamente a Steyer, 2003, modificata) - temnospondilo capitosauo con le orbite ovali; incisura otica globulare ed ampiamente aperta nella regione posteriore; porzione anteriore di

squamoso e quadratogiugale che formano un blocco ampio e con margine anteriore allo stesso livello (a grandi linee rettilineo); crista falciformis dello squamoso ben sviluppata; crista tabularis externa (*sensu* Damiani, 2001a) presente; crista medialis dell'area postglenoidea poco sviluppata o assente; staffa dotata di crista obliqua (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940); palatino con processo posteriore mediale all'ectopterigoide; condili occipitali che in norma occipitale sono ben al di sopra del livello di quelli del quadrato; canali sensoriali sopraorbitali poco sviluppati o assenti; presenza di una fossa temporale (*sensu* Damiani, 2001a); e, secondo la presente filogenesi, benché non verificabile nella specie tipo, un postorbitale decisamente uncinato ed espanso anterolateralmente con l'estremità anteriore che sorpassa il centro dell'orbita.

Osservazioni - Il carattere "assenza del forame stapediale" presente nella diagnosi di Steyer (2003) è stato rimosso perché il forame stapediale è chiaramente visibile nell'esemplare di *W. gunganj* raffigurato da Damiani (2001a: fig. 8F). Il carattere "asse maggiore dell'orbita che raggiunge la parte centrale dell'incisura otica", presente nella diagnosi di Damiani (2001a), è stato qui rimosso perché la direzione del prolungamento dell'asse maggiore dell'orbita può variare in un singolo esemplare (vedere *W. gunganj* o *W. rewanensis* in Warren, 1980: figs. 2, 4) e perché, nell'olotipo ed unico esemplare della specie tipo (*W. magnus*), l'asse maggiore dell'orbita conservata (la sinistra) passa medialmente all'incisura otica (osservazione personale di Steyer, 1999). Secondo la presente filogenesi, la "fossa temporale *sensu* Damiani 2001a" non sarebbe un'autapomorfia del genere, piuttosto rappresenterebbe una sinapomorfia acquisita precocemente durante l'evoluzione dei capitosauri (Nodo 25, Fig. 4.19) e persa successivamente nelle forme più derivate (Nodo 30, Fig. 4.19). La morfologia dell'area post-glenoidea è molto simile in tutte le specie di *Watsonisuchus*, ad eccezione del fatto che in *W. gunganj* e in *W. rewanensis* la crista medialis è poco sviluppata o assente e in *W. gunganj* la crista articularis non è così ben sviluppata come in *W. magnus* (Damiani, 2001a). Tali differenze, tuttavia, potrebbero essere correlate allo stadio ontogenetico o alla taglia, essendo *W. magnus* rappresentato da un individuo decisamente grande (Watson, 1962) mentre *W.*

gunganj da uno forse immaturo (Warren, 1980). I canali dermosensoriali del sistema della linea laterali sono riportati come presenti in *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Schroeder, 1995) e sono presenti anche in *Edingerella madagascariensis*, specialmente nell'esemplare di taglia maggiore, MSNM V2992, in cui sono ben incisi e sviluppati. La riduzione/assenza di canali dermosensoriali potrebbe caratterizzare il genere *Watsonisuchus* ma in letteratura chiare descrizioni della condizione di queste strutture non sono presenti né per *W. rewanensis* né per *W. gunganj*, mentre la condizione di *W. magnus* non può essere accertata a causa dell'incompletezza del materiale.

Commenti sulle specie incluse - *Watsonisuchus gunganj* mostra un'esposizione in norma ventrale del canale del parasfenoide, i condili occipitali poco differenziati dal corto processo dell'esoccipitale che li porta, la presenza del forame stapediale e di una crista obliqua (*sensu* Bysrow & Efremov, 1940) sviluppata per l'intera lunghezza dell'asta della staffa (Warren 1980; Damiani 2001a). La base della staffa biforcata è una possibile autapomorfia di *Watsonisuchus gunganj*. La combinazione di caratteristiche della staffa potrebbe in realtà caratterizzare tutto il genere, ma al momento la morfologia di quest'osso è nota solo in *W. gunganj*. Secondo Warren (1980), lo stato di conservazione del materiale riferito a *W. gunganj* non permette di identificare la forma della fila di denti transvomerini. È equamente possibile che tali denti fossero disposti in una fila trasversale, leggermente concava o a V-acuta, e per questo motivo la forma deve essere considerata incerta per questa specie, in attesa di materiale più completo. Tuttavia, Warren & Hutchinson (1988b) preferirono ipotizzare una fila di denti trasversale nella loro ricostruzione, motivo che portò infine Steyer (2003) a codificare come rettilineo anche il margine anteriore del muso di *W. gunganj*; quest'ultima potenziale caratteristica di *W. gunganj* resta tuttavia questionabile perché la porzione anteriore del muso non è stata ad oggi rinvenuta. Il processo cultriforme di *W. gunganj* è più ampio di quello di *W. rewanensis* (Warren, 1980). Le corna tabulari sono elevate al di sopra del livello della tavola cranica, a differenza di quanto osservabile in *W. rewanensis* dove appaiono allo stesso livello.

In *W. rewanensis*, la piastra vomerina è più lunga che ampia e le coane sono più grandi che in *E. madagascariensis* o in *Warrenisuchus aliciae*. Tali caratteristiche potrebbero caratterizzare l'intero genere *Watsonisuchus*, ma non sono al momento valutabili nelle altre specie. Come in *Edingerella*, in *W. rewanensis* la cresta obliqua del ramo quadratico dello pterigoide è bassa e arrotondata. La porzione posteriore e mediana del processo cultriforme è sottile. La fila di denti transvomerini disposti a forma di V acuta risulta un'autapomorfia della specie sotto l'ottimizzazione DELTRAN, mentre dell'intero genere sotto l'ottimizzazione ACCTAN (vedere analisi filogenetica). Il margine posteriore del postparietale porta gli stessi piccoli picchi diretti posteriormente trovati anche in alcuni esemplari di *E. madagascariensis* (ad esempio, MSNM V2992). Secondo Damiani (2001a: 51), la base della staffa di *W. rewanensis* è più grande di quella di *Warrenisuchus aliciae*, *W. gunganj* e, seguendo Steyer (2003), anche di quella di *E. madagascariensis*. Damiani (2001a) riportò che le ossa dermiche sono decisamente sottili in *W. rewanensis* e Steyer (2003) elencò questa caratteristica come una differenza tra *W. rewanensis* e *E. madagascariensis*. Si è notato che, almeno a giudicare dalle ricostruzioni di Warren (1980), lo spessore delle ossa dermiche del tetto cranico, almeno per quanto riguarda la norma occipitale, non presenta chiare differenze nelle due specie. L'epipterigoide di *W. rewanensis* è meno robusto di quello di *W. gunganj* e mostra un processo ascendente più slanciato (Damiani, 2001a). Damiani (2001a) riportò che un esemplare di *W. rewanensis* che conserva anche la regione posteriore della mandibola mostra un grande forame sulla superficie linguale dell'articolare. Tra i temnospondili mesozoici questa condizione è stata finora riscontrata solo in una mandibola isolata di capitosauo dell'Uruguay (Piñeiro *et al.*, 2007) e, se confermata da ulteriori ritrovamenti, potrebbe rappresentare una sinapomorfia dei due taxa o un'autapomorfia di *W. rewanensis* acquisita indipendentemente anche dalla forma sudamericana. Schoch & Milner (2000) coniarono il genere “*Rewanobatrachus*” per le specie “*Rewanobatrachus*” *gunganj* (la specie tipo) e “*R.*” *aliciae*. Essi considerarono “*R.*” *rewanensis* come un sinonimo junior di “*R.*” *gunganj*, con il primo che differiva dal secondo solo nell'avere una fila di denti

transvomerini leggermente concava (Schoch & Milner, 2000, p.135). Tuttavia, come sopra detto, non è possibile determinare la forma della fila dei denti transvomerini in *W. gunganj* (per quanto concerne "*Rewanobatrachus*" vedere anche i commenti su *Warrenisuchus aliciae*). Si mantengono quindi distinte le specie *W. gunganj* e *W. rewanensis* sotto al genere *Watsonisuchus*, così come risulta nella filogenesi sopra discussa e come detto da Damiani (2001a) e Warren (1980). Secondo la filogenesi rappresentata in Fig. 4.19, *W. magnus*, *W. rewanensis* e *W. gunganj* formano un clade in cui *W. rewanensis* e *W. magnus* sono sister taxa, che condividono alcune sinapomorfie (una piastra del parasfenoide relativamente lunga, le cristae muscularis della piastra del parasfenoide a forma di V-aperta e l'assenza di esposizione del canale del parasfenoide in norma ventrale). Damiani (2001a) disse che "morfologicamente, *W. rewanensis* ricorda decisamente la specie tipo, *W. magnus*. Infatti, eccezion fatta per la differenza nella taglia assoluta, vi è poco che le distingua tassonomicamente, sebbene *W. magnus* sia relativamente incompleto". Ciò potrebbe portare a pensare che *W. rewanensis* sia un sinonimo junior di *W. magnus*. Ciascuno dei due taxa, tuttavia, mostra anche possibili autapomorfie che li distinguerebbe a livello di specie: per *W. magnus*, una possibile autapomorfia ottenuta sotto l'ottimizzazione DELTRAN è l'assenza del forame stapediale (non osservabile in *W. rewanensis*); mentre per *W. rewanensis*, le possibili autapomorfie sono rappresentate dai piccoli picchi posteriormente diretti sul margine posteriore del postparietale e dal forame sulla superficie linguale dell'articolare (come detto sopra, ad oggi osservato solo in un altro capitosauo dell'Uruguay descritto da Piñeiro *et al.*, 2007). La quantità di materiale di entrambe le specie e il suo stato di conservazione non permettono quindi una comparazione sufficiente e definitiva per confermare se si tratti o no di autapomorfie. Perciò in assenza di materiale più completo preferiamo mantenere le due specie distinte.

WARRENISUCHUS nov. gen.

Specie tipo - *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Hutchinson, 1988b)

Derivatio nominis - Da Dr. Anne Warren, la prima a descrivere il materiale appartenente a questa specie nonché una tra i paleontologi che ha dato, e ancora sta dando, un enorme contributo alla conoscenza sull'anatomia e sulla filogenesi dei temnospondili; e da "suchos" (termine greco per indicare il coccodrillo), a rispecchiare l'aspetto esteriore da coccodrillo di molti temnospondili capitosauri.

Diagnosi - come per la specie tipo, l'unica nota.

WARRENISUCHUS ALICIAE (Warren & Hutchinson, 1988b) comb. nov.

Parotosuchus aliciae Warren & Hutchinson, 1988b:

Parotosuchus aliciae Warren & Schroeder, 1995: 41-46.

Watsonisuchus aliciae Damiani, 2001a: 388, 390, 425-427, 429, 430, 434, 435, 452, 453, 455, 458.

Olotipo - QM F12281, uno scheletro parziale che comprende gran parte del cranio con mandibola articolata e varie ossa del postcraniale.

Materiale riferito - QM F12282 (paratipo), un cranio parziale con mandibola e parte del cinto pettorale; QM F12286; QM F12290-12292; QM F14481; QM F14483.

Località e orizzonte - Duckworth Creek (QM L215), Colorado Station, nord di Dingo, Queensland sud-orientale, Australia; Formazione Arcadia, Gruppo Rewan; Triassico inferiore.

Diagnosi (successivamente a Damiani, 2001a, modificata) - temnospondilo capitosauro avente un forame interpremascellare; corna tabulari estremamente sottili e, negli adulti, ricurve distalmente; sutura tra palatino ed ectopterigoide quasi trasversale; palatino ed ectopterigoide che partecipano al margine della vacuità interpterigoidea; cristae muscularis della piastra del parasfenoide rettilinee negli adulti; sutura tra pterigoide e parasfenoide decisamente corta; vacuità anteropalatale ampia e arrotondata; lamina palatina assente; fila di denti transvomerini arcuata; ornamentazione del palato composta da denticoli, specie sul vomere; canale del parasfenoide presente; fissurazione tra esoccipitale e parasfenoide presente; occipite molto profondo dorso-ventralmente; condili occipitali

posti molto più anteriormente di quelli del quadrato; cresta obliqua dello pterigoide ipertrofica; crista terminalis del tabulare assente; piastra vomerina più ampia che lunga; sopratemporale escluso dal margine dell'incisura otica sia nei giovani sia negli adulti; ossa dermiche del tetto cranico relativamente spesse; piccolo forame di Meckel bordato dai soli prearticolare e angolare.

Osservazioni - i giovani di *W. aliciae* hanno le zanne ectopterigoidee, ma a differenza di quanto accade in *E. madagascariensis*, tali zanne non sono mantenute negli individui adulti. La ricostruzione del cranio adulto di *W. aliciae* in Warren & Schroeder (1995) e in Schoch & Milner (2000) mostra un forame interpremascellare, simile a quello di *Stanocephalosaurus pronus* (Howie, 1970; Schoch & Milner, 2000), *Procyclotosaurus* (Schoch & Milner, 2000) e *Subcyclotosaurus brookvalensis* (Damiani, 2001a). Un forame posto leggermente più posteriormente, a livello della sutura tra premascellare e nasale, è invece presente nel rhinesuchide *Rhineceps nyasaensis*. Warren & Hutchinson (1988) riportarono in *W. aliciae* che il forame posteriore di Meckel, di piccole dimensioni, eccezionalmente non è bordato dal postspleniale ma solo da prearticolare e angolare. Questa condizione rappresenta un'autapomorfia del taxon presente, sicuramente per convergenza, solo nel plagiosauride *Gerrothorax pustuloglomeratus*. In *E. madagascariensis*, tale forame è altrettanto piccolo ma è bordato da tutte e tre le ossa menzionate, così come nella quasi totalità degli Stereospondyli. Come mostrato da Warren & Schroeder (1995), sia nei giovani sia negli adulti di *W. aliciae* la cresta obliqua dello pterigoide è ipertrofica, ancora più che nelle altre specie di capitosauri in cui è ben sviluppata (ad esempio, *Cyclotosaurus cf. posthumus*, Damiani, 2001: fig. 7A). Secondo Damiani (2001a), il mantenimento allo stadio adulto di questa cresta obliqua ipertrofica e della fissurazione tra esoccipitale e parasfenoide rappresenta un tratto di pedomorfosi in *W. aliciae*. Questa specie differisce da *Watsonisuchus* ed *Edingerella madagascariensis* anche per avere adulti con ossa dermiche più spesse nel tetto cranico e condili occipitali meno vicini l'uno all'altro e posti ben più anteriormente di quelli del quadrato. *W. aliciae* differisce da *Edingerella madagascariensis*, *Watsonisuchus* e da tutti gli altri capitosauri che conservano la regione tabulare,

nel non avere una delle cristae del tabulare. Quale sia quella mancante non è però chiaro, essendo stata indicata come la crista tabularis externa da Warren & Schroeder (1995) o come la crista terminalis da Damiani (2001), sebbene la posizione della crista conservata faccia pensare che abbia ragione quest'ultimo. Damiani (2001a: 427) riportò che la vacuità anteropalatatale di *W. aliciae* è insolita nel fatto che la lamina palatina del premascellare (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940) è assente (contra Warren & Hutchinson, 1988a e Warren & Schroeder, 1995). Di conseguenza, il margine anteriore della vacuità risulta essere una semplice depressione sulla superficie ventrale del tetto cranico e il solo margine posteriore risulta libero. La lamina palatina (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940: fig.1A) è assente sul lato ventrale del premascellare anche, ad esempio, nei lydekkerinidi, in *Rhineceps nyasaensis* e in *Lapillopsis nana*, mentre è presente nella sola specie di *Watsonisuchus* per cui quella parte del muso è conosciuta (cioè *W. rewanensis*), in *E. madagascariensis* e nella quasi totalità dei capitosauri. In *Warrenisuchus aliciae*, la vacuità anteropalatatale è arrotondata e considerevolmente ampia (60% dell'ampiezza dei premascellari) sia nei giovani sia negli adulti (vedere, rispettivamente, Warren & Hutchinson, 1988; Warren & Schroeder, 1995). È quindi decisamente più grande di quella di giovani e adulti di *E. madagascariensis* (40% dell'ampiezza dei premascellari), e più grande di *Watsonisuchus rewanensis* in cui è di taglia intermedia tra quella delle due specie citate. Come in *E. madagascariensis*, in *Warrenisuchus aliciae* i canali dermosensoriali del sistema della linea laterale sono ben impressi negli adulti (Warren & Schroeder, 1995), mentre è possibile che siano assenti in *Watsonisuchus* (vedere sopra). Infine, a differenza di quanto visibile in *E. madagascariensis*, in *Watsonisuchus* e nei capitosauri (Damiani, 2001a), l'ectopterigoide in *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Hutchinson, 1988; Warren & Schroeder, 1995) contatta la vacuità interpterigoidea.

Commenti - Damiani (2001a) puntualizzò che il rimarchevole mix di caratteri della specie *W. aliciae* la distingue da tutti gli altri capitosauri del Triassico inferiore, suggerendo che essa "poteva essere una forma genericamente distinta da *Watsonisuchus*, forse sviluppatasi in parallelo";

cautelativamente però non istituì un nuovo genere. Sia le caratteristiche primitive sia quelle derivate sopra elencate (vedere diagnosi e osservazioni) supportano l'idea di Damiani (2001a). Nella presente analisi filogenetica, *W. aliciae* risulta basale rispetto a *Watsonisuchus* (e forse anche ad *E. madagascariensis*) (Figs. 4.18, 4.19). È stato dimostrato da vari autori che la specie *W. aliciae* non appartiene a *Parotosuchus* (vedere Schoch & Milner, 2000; Damiani, 2001a; Steyer, 2003). Non può nemmeno essere assegnata al genere “*Rewanobatrachus*”, coniato da Schoch & Milner (2000) per includere le specie di stem-capitosauridi “*R.*” *gunganj* e “*R.*” *aliciae*, essendo stata designata “*R.*” *gunganj* come specie tipo (vedere Commenti sopra). Tenendo conto di tutte queste argomentazioni, riteniamo che il trasferimento della specie al genere nuovo qui proposto sia ampiamente giustificato.

Ontogenesi comparativa di *E. madagascariensis* (Figs. 4.6, 4.10, 4.11, 4.20; Tav. 4.4)

Come puntualizzato da Steyer (2003), il materiale di *E. madagascariensis* rappresenta una delle serie di crescita meglio note tra i capitosauri, sebbene la sequenza di *Warrenisuchus aliciae* documenti stadi molto più giovani e, di conseguenza, riveli cambiamenti più sostanziali (Warren & Hutchinson, 1988b; Warren & Schroeder, 1995). Stadi di crescita riferibili sia ad individui giovani sia adulti sono stati riconosciuti nella serie di crani di *E. madagascariensis*: MNHN MAE3003a/b/c, MAE3005a/b, MSNM V3880 e MSNM V6237 sono giovani; MNHN MAE3000a/b, RHMA02 e MNHN MAE3004 sono quasi adulti; mentre MNHN MAE3002a/b e MSNM V2992 sono pienamente adulti. Si rimanda a Steyer (2003) per l'identificazione dello stadio di crescita e per un elenco dei principali cambiamenti a cui va incontro il cranio di *E. madagascariensis* durante l'ontogenesi (ad esempio la crescita allometrica, vedere anche oltre). Le osservazioni fatte sul materiale presente nelle collezioni del MSNM, non esaminato in dettaglio da Steyer, permettono tuttavia di integrare i dati già raccolti sulla serie di crescita e offrono la base per nuove interpretazioni e per la reinterpretazione di alcuni dei cambiamenti segnalati in precedenza:

1. Come anticipato da Steyer (2003), lo spessore delle ossa dermiche del cranio (comparato alla profondità del cranio) decresce durante l'ontogenesi di *E. madagascariensis*. Si è proceduto a misurare lo spessore delle ossa al di sopra del forame magno (comparato all'altezza dell'occipite lungo la line mediana): il valore è di circa 29% nell'individuo giovanile MNHN MAE3003 (Steyer, 2003: fig. 1B) e 22% nell'adulto MSNM V2992 (Fig. 4.10). Al contrario, in *Warrenisuchus aliciae*, lo spessore delle ossa nel cranio adulto (Warren & Schroeder, 1995: fig. 3) è maggiore che in quello del giovane (Warren & Hutchinson, 1988: fig. 4) (rispettivamente 26% e 22%).
2. Il canale del parasenoide aumenta di dimensioni relativamente alle dimensioni del cranio durante l'ontogenesi di *E. madagascariensis*: la sua ampiezza è di 1 mm nel giovane MNHN MAE3005 (lunghezza mediana del cranio 55 mm), 2 mm nel quasi adulto MNHN RHMA02 (lunghezza mediana del cranio 99 mm), 3 mm nell'adulto MNHN MAE3002 (lunghezza mediana del cranio 121 mm) e 4 mm nell'adulto MSNM V2992 (lunghezza mediana del cranio 127 mm). Questo trend, qui osservato per la prima volta, sembra essere legato al fatto che la crescita del cranio implica anche un maggior distanziamento tra le ossa e quindi una maggior apertura del canale.
3. Steyer (2003) osservò che la crescita allometrica del cranio in *E. madagascariensis*, da giovani con un muso di lunghezza intermedia fino ad adulti con muso lungo, è principalmente correlata all'allungamento della regione preorbitale. Ciò implica una migrazione dell'orbita verso la metà posteriore della vacuità interpterigoidea, pattern osservato anche in *Warrenisuchus aliciae*. Di conseguenza, si conferma che orbite poste a livello del centro delle vacuità/finestre interpterigoidee sono indicative di uno stadio giovanile (Warren & Hutchinson, 1988b).
4. Contra Steyer (2003: 553), il forame pineale non diventa comparativamente più piccolo durante la crescita, essendo infatti il suo asse maggiore sempre circa il 3% della lunghezza

mediana del cranio sia nei giovani sia negli adulti). Ciò che cambia durante l'ontogenesi è la forma (Figs. 4.5, 4.6, 4.20B), che passa da una ellittica allungata (giovane MNHN MAE3003) ad una ampia (adulto MSNM V2992) attraverso una condizione intermedia circolare (quasi adulti MNHN MAE3000 e MNHN MAE3004). Nelle specie di *Watsonisuchus*, il forame pineale non è ben conservato, anche se in *W. gunganj* sembra mostrare la stessa forma da “adulto” di MSNM V2992. Allo stesso modo, il forame pineale ha la forma di un'ellisse da allungata a leggermente allungata nei giovani di *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Hutchinson, 1988b) e di un'ampia ellisse negli adulti (Warren & Schroeder, 1995).

5. Steyer (2003: fig. 3) osservò che il sopratemporale di *E. madagascariensis* cessa di raggiungere il margine dell'incisura otica negli adulti. Non è questo il caso di *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Hutchinson, 1988b) dove il sopratemporale non partecipa mai all'incisura otica, neppure negli stadi giovanili. In *Watsonisuchus magnus*, il sopratemporale partecipa parzialmente all'incisura otica anche negli adulti, quando l'intera fossa è presa in considerazione (osservazione personale di Steyer e Watson, 1962: fig.10; contra Damiani, 2001a: fig. 28).
6. Cambiamenti nella forma del postorbitale del materiale malgascio relativi al suo essere più o meno uncinato furono osservati già da Damiani (2001a), il quale però non riconobbe alcun trend particolare. Si conferma che c'è un certo grado di variabilità nel postorbitale nella serie di crani di *E. madagascariensis*, sia nel grado di espansione anterolaterale, sia nell'essere più o meno uncinato (Steyer, 2003: fig. 6), senza però un particolare trend che possa essere legato chiaramente all'ontogenesi. Un trend è invece osservabile nelle serie ontogenetiche di crani di *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Hutchinson, 1988; Warren & Schroeder, 1995) e *Benthosuchus sushkini* (Bystrow & Efremov, 1940), dove il postorbitale diviene progressivamente uncinato ed espanso anterolateralmente.

7. Steyer (2003) affermò che le corna tabulari divengono progressivamente maggiormente dirette posteriormente durante la crescita. Secondo le osservazioni fatte in questo studio, ciò non avviene inequivocabilmente in tutta la serie di crescita (Fig. 4.20B) e inoltre le variazioni tra gli esemplari sono a volte così poco marcate da risultare non apprezzabili.
8. Il forame magno diviene comparativamente più piccolo durante l'ontogenesi di *E. madagascariensis* (vedere esempi Steyer, 2003: fig. 1B; Fig. 4.10).
9. La concavità anteriore della fila di denti transvomerini permane per tutti gli stadi ontogenetici di *E. madagascariensis* ma con un limitato grado di variabilità intraspecifica che non è parallelo all'accrescimento del cranio (perciò non correlato all'ontogenesi) (Figs. 4.10, 4.20A). Allo stesso modo, la forma della vacuità anteropalatale varia tra gli esemplari di *Edingerella madagascariensis* (Figs. 4.10, 4.20A) senza riflettere alcun trend ontogenetico (vedere descrizione del cranio in norma palatale).
10. Forma e grado di confluenza delle cristae muscularis sembrano correlate all'ontogenesi in *Warrenisuchus aliciae* (Warren & Schroeder, 1995). Ciò sembra esser vero anche per *Edingerella madagascariensis*, ma non può essere dimostrato in via definitiva, dato il basso numero di esemplari che conservano intatta l'area del parasfenoide che porta tali strutture.
11. Poichè il giovane MAE3003 e il quasi adulto RHMA02 conservano entrambi alcuni elementi del postcranio, è stato possibile stimare la grandezza del cranio rispetto al resto del corpo: il cranio del giovane è relativamente più grande di quello del quasi adulto (rapporto tra la lunghezza di alcuni elementi postcraniali noti in MNHN MAE3003 e MNHN RHMA02: 1/3; rapporto tra la lunghezza del cranio di MNHN MAE3003 e MNHN RHMA02: 1/2). Questa crescita allometrica negativa del cranio rispetto al postcraniale è tipica di molti vertebrati estinti e attuali.

Ricostruzione scheletrica e "in vivo" di *E. madagascariensis*

Le ricostruzioni di *E. madagascariensis* raffigurano lo stadio adulto (Figs. 4.23, 4.27-32). Sono basate principalmente sugli esemplari MSNM V2992, MSNM V6237, MNHN MAE3002, MNHN MAE3003, MNHN MAE3032 e MNHN RHMA02 e quindi, seppur in minima parte e solo dove non era possibile fare altrimenti, anche sui giovani (comunque solo per quanto riguarda particolari non soggetti a cambiamenti significativi durante l'ontogenesi). Per gli elementi non rappresentati in alcun esemplare riferibile alla specie si è preso spunto da altri capitosauri, il più possibile ad essa strettamente imparentati, e da alcuni tetrapodi attuali ecologicamente simili.

Cranio e mandibola – Il cranio è basato principalmente sull'esemplare MSNM V2992 (vedere descrizione). La ricostruzione della mandibola si basa principalmente sull'esemplare adulto MNHN MAE3002 (Steyer, 2003). Il pattern di occlusione tra le mascelle è basato sul quasi adulto MNHN RHMA02 e sui giovani MSNM V6237 e MNHN MAE3003: denti e mascelle di MSNM V6237 (Fig. 4.21) sono estremamente ben conservati e mostrano come, a fauci serrate, la dentatura superiore formi un'arcata leggermente labiale a quella inferiore, con il lato linguale della prima che in alcuni punti sfiora quello labiale della seconda. I margini laterali delle ossa che portano i denti (cioè premascellare, mascellare e dentale) sono ben allineati: la mascella superiore sporge leggermente oltre la inferiore anteriormente, mentre accade l'opposto sul lato. Questo è dovuto alla moderata curvatura anteroposteriore della mandibola (a U) contrapposta ai margini laterali dei mascellari rettilinei e convergenti a V (dove la punta della V, smussata, è formata dai premascellari). I denti più lunghi tra quelli portati dal dentale, cioè i più anteriori, sono accomodati nel processus fenestralis anterioris della vacuità anteropalatale. Il calco dell'esemplare MSNM V6237 illustra magnificamente anche il cambio nella tessitura dell'osso sulla superficie esterna delle mascelle, quasi liscia, rispetto alle ossa adiacenti.

Ornamentazione del cranio e del postcranio – L'ornamentazione composta da fossette e canali anastomizzati (vedere la descrizione) ricopre quasi interamente la superficie esterna di cranio e

mandibola. In queste zone, la pelle doveva essere aderente alle ossa, rendendo l'ornamentazione visibile all'esterno come nei coccodrilli attuali (diversamente da quanto accade negli anfibi attuali, come la salamandra gigante *Andrias japonicus*, dove la superficie delle ossa sottostanti è piuttosto liscia - osservazione personale su un esemplare donato da Giovanni Pasini). Janvier (1992) riportò in un trematosauo la presenza di una fascia non ornamentata sulla superficie esterna di mascellare e dentale parallela e prossima ai margini che portano la dentatura. Una simile area "labiale", quasi priva d'ornamentazione, è visibile anche lungo le mascelle di *E. madagascariensis* (vedere descrizione e Fig. 4.21). Quest'area, che dorsoventralmente è più estesa sul dentale che sul mascellare, è solcata solo da sottilissime striature longitudinali totalmente differenti dall'ornamentazione delle ossa adiacenti e, durante questo studio, è stata osservata anche nei capitosauri *Cyclotosaurus* (osservazione personale e Sulej & Majer, 2005 per *C. intermedius*) e *Parotosuchus* (osservazione personale), nel ritidosteide *Mahavisaurus dentatus* (capitolo 6; Maganuco *et al.*, in prep.), in altri trematosauri (osservazione personale; capitolo 5; e Steyer, 2002 per *Wantsosaurus elongatus*) e nel metoposauride *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* (Sulej, 2007). Tale pattern di ornamentazione è tuttavia assente nei lydekkerinidi (Jeannot *et al.*, 2006; osservazione personale sul cranio di cf. *Deltacephalus*, MSNM V6421) e in *Eryops* (osservazione personale). Potrebbe perciò rappresentare una sinapomorfia degli stereospondili secondariamente perduta dai lydekkerinidi, seguendo l'ipotesi evolutiva rappresentata nella presente filogenesi (Fig. 4.19). Janvier (1992) suggerì che queste aree avrebbero potuto supportare labbra (più sviluppate sulla mascella inferiore) che avrebbero fornito una chiusura ermetica della bocca sott'acqua. Seguendo questa ipotesi funzionale, è possibile che l'assenza nei lydekkerinidi e in *Eryops* sia effettivamente correlata al fatto che si tratta di forme prevalentemente terricole (Pawley & Warren, 2005). In attesa di futuri studi necessari per testare queste ipotesi, si assume che in vita queste aree fossero ricoperte da pelle liscia. Per quanto riguarda l'ornamentazione del postcranio, scudi ancorati agli archi neurali e disposti lungo la linea mediana del dorso sono stati osservati in

Eryops (Moulton, 1974), mentre scaglie dorsali non sovrapposte sono indicate essere caratteristiche degli Stereospondylomorpha (Pawley, 2006). Tali scaglie sono state osservate in archeosauridi e rhinesuchidi (vedere Pawley, 2006), *Paracyclotosaurus davidi* (Watson, 1958) e *Trematosaurus madagascariensis* (Janvier, 1992). Pawley (2006) descrisse tali scaglie dorsali cicloidi come piccole strutture piatte e ovoidali caratterizzate da anelli di crescita, morfologicamente simili alle scaglie dei pesci e ricoprenti la superficie dorsale del tronco e della coda. Anche se lo scarso materiale postcraniale di *E. madagascariensis* non comprende alcuna scaglia, seguendo Pawley (2006) e la distribuzione filogenetica delle scaglie da ella proposta supponiamo che *E. madagascariensis* era ricoperto da scaglie dorsali cicloidi non sovrapposte, ma non dalla linea mediana di scudi osservata nel solo *Eryops*. Per quanto riguarda i veri osteodermi (o ossicoli dermici del dorso), essi sono presenti in *Sclerothorax hypselonotus* e nei plagiosauroidi (*Laidleria gracilis* inclusa), ma non sono mai stati riportati per nessun capitosauo, nemmeno i due per i quali lo scheletro postcraniale è ben conosciuto (*Paracyclotosaurus* e *Mastodonsaurus*, vedere Schoch *et al.*, 2007), né in nessun temnospondilo malgascio. Secondo Pawley (2006), la distribuzione degli osteodermi nei Temnospodyli è sporadica e significativa solo ad un basso livello tassonomico. Per questo motivo, nessun osteoderma è rappresentato nelle ricostruzioni di *E. madagascariensis* qui presentate. Inoltre, Pawley (2006) ha riportato la presenza di scudi ventrali in temnospondili basali, archeosauridi, rhinesuchidi, lydekkerinidi e plagiosauroidi (*Laidleria gracilis*, *Gerrothorax sp.*) descrivendoli come scaglie allungate modificate, con una cresta lungo il centro. Scaglie presenti esclusivamente sulla superficie ventrale del corpo sono state descritte anche in *Australerpeton cosgriffi* (Dias & Richter, 2002) e *Platyoposaurus stuckenbergi* (Gubin, 1991). Per quanto riguarda *A. cosgriffi*, Dias & Richter osservarono "fibre di Sharpey" verso la periferia delle scaglie, suggerendo quindi che dovevano essere fortemente ancorate l'una all'altra entro il derma, rimanendo immerse nella pelle, e che dovevano crescere attraverso l'apposizione di osso lamellare perifericamente. Pawley (2006) suggerì che l'ampia distribuzione filogenetica degli scudi ventrali

nei temnospondili suggerisce una loro presenza ubiquitaria. Seguendo Pawley (2006), si può assumere che queste scaglie ventrali e arrotondate fossero presenti anche nella regione addominale di *E. madagascariensis*. Ciò è confermato anche dalle osservazioni di Janvier (1992) su MNHN MAE3011, un esemplare a quel tempo riferito a ?*Wetlugasaurus* ma ora ad *E. madagascariensis*: al microscopio ottico, queste scaglie mostrano forma, dimensioni, distribuzione e rilievo regolari e una tipica protuberanza appuntita nel centro (Fig. 4.22). Esse sono associati lateralmente a fibre che fanno pensare al pattern di distribuzione longitudinale e sovrapposizione tipico dei gastralia (osservazione personale). Secondo Claessens (2004), gli scudi ventrali potrebbero effettivamente essere gli omologhi dei gastralia descritti in alcuni arcosauri e in *Sphenodon*.

Riassumendo, l'ornamentazione di *E. madagascariensis* è composta da una pelle aderente al cranio scolpito, da piccoli scudi ventrali e da scaglie non sovrapposte a ricoprire il tronco e la coda dorsalmente.

Scheletro postcraniale – Lo scheletro postcraniale di *E. madagascariensis* conserva buona parte del cinto pettorale, l'omero sinistro e, disarticolate, alcune vertebre anteriori con relative costole (vedere MNHN MAE3002, MNHN MAE3003, MNHN MAE3032, MNHN RHMA02 e MSNM V6237). Per una descrizione dettagliata, rimandiamo a Steyer (2003) e Lehman (1961, in particolare per l'esemplare adulto MNHN MAE3032). MNHN MAE3032, attribuito a "*Benthosuchus*" *madagascariensis* da Lehman, consiste della porzione anteriore parzialmente articolata e priva di testa di uno scheletro postcraniale, mancante della maggior parte degli arti anteriori e della porzione anteriore di interclavicola e clavicole. Esso viene qui attribuito ad *Edingerella madagascariensis* perché mostra un omero robusto simile in proporzioni e forma a quelli di MNHN RHMA02 e MNHN MAE3003, e un'interclavicola romboidale (vedere Steyer, 2003). Questa interclavicola romboidale è caratteristica degli adulti di *E. madagascariensis* (vedere diagnosi) perché, per confronto, quella di *Paracyclotosaurus davidi* (Sulej & Majer, 2005), *Sclerotherax hypselonotus* (Schoch *et al.*, 2007) e *Benthosuchus sushkini* (Bystrow & Efremov, 1940) ha un profilo posteriore

convesso, quella di *Cyclotosaurus intermedius* (Sulej & Majer, 2005) ha un margine sinusoidale per il contatto con la clavicola e quella di *Mastodonsaurus giganteus* (Schoch, 1999) è più slanciata. L'interclavicola dell'adulto MNHN MAE3032 differisce da quella del giovane MNHN MAE3003, ma solo nell'aver le concavità posterolaterali più accentuate, ed è virtualmente indistinguibile da quella dell'esemplare quasi adulto MNHN RHMA02. Le proporzioni del postcraniale MNHN MAE3032, messe in scala con lo scheletro craniale e postcraniale di MNHN RHMA02, suggeriscono per il primo dei due una lunghezza ipotetica del cranio di circa 110 - 120 mm (stima effettuata tenendo conto anche della possibile crescita allometrica del corpo rispetto alla testa). La lunghezza stimata dell'ipotetico cranio è molto simile alla misura reale di quella dell'adulto MNHN MAE3002. La taglia assoluta, unita alla forte ornamentazione e al grado di ossificazione degli elementi scapolari, suggerisce quindi che MNHN MAE3032 sia un esemplare adulto di dimensioni simili a quelle di MNHN MAE3002. È interessante notare che le parti di cinto pettorale associate al cranio di MNHN MAE3002 corrispondono all'incirca alla piccola porzione mancante dello scheletro postcraniale anteriore di MNHN MAE3032. Quindi, presi assieme, gli esemplari MNHN MAE3002 e MNHN MAE3002 formano uno scheletro composito che rappresenta lo scheletro più completo di un adulto di *E. madagascariensis*. Sulla base di questa interpretazione / assegnazione del materiale postcraniale dell'esemplare MNHN MAE3032, si è focalizzata l'attenzione sulle caratteristiche utili per un confronto con gli altri stereospondili, per tentare una ricostruzione di tutto lo scheletro e per ipotizzare lo stile di vita della specie. In *E. madagascariensis*, così come negli altri capitosauri (ad esempio, *Stanocephalosaurus pronus*, Howie, 1970), il complesso clavicole-interclavicola forma una piastra ventrale decisamente grande posta al di sotto della regione pettorale ed estesa fino alla regione posteriore della testa, simile allo scafo rinforzato delle imbarcazioni da sbarco, con la probabile funzione di proteggere gli organi toracici e la gola dai predatori e dalla pressione esercitata sul terreno. Questo complesso funzionava anche come un supporto per la regione pettorale fornendo con la sua serie di creste un'efficiente zona di ancoraggio

per il *m. cleidomastoideus* (vedere stile di vita in seguito). L'omero e lo scapolocoracoide (Lehman, 1961: Pl. X) di *E. madagascariensis* sono più ossificati e robusti di quelli dei trematosauri (incluso *Benthosuchus*), degli stereospondili a muso corto e dei capitosauri derivati (ad esempio, *Stanocephalosaurus pronus* e *Mastodonsaurus*) (Warren & Snell, 1991). Ciò suggerisce uno stile di vita meno acquatico per *E. madagascariensis* comparato all'esistenza per lo più acquatica dei taxa sopra citati (Carroll, 1988). La cresta deltopettorale e il processo supinatore dell'omero di *E. madagascariensis* sono più prominenti di quelli di *Stanocephalosaurus pronus* (Howie, 1970) ed ancora più sviluppati di quelli di *Cyclotosaurus intermedius* (il quale mostra anche un entepicondilo meno sviluppato, vedere Sulej & Mayer, 2005). L'omero di *E. madagascariensis* è massiccio, come quello di *Sclerothorax hypselonotus* (che però non conserva né il processo supinatore né la cresta deltopettorale, vedere Schoch *et al.*, 2007) o di *Paracyclotosaurus davidi* (che tra tutti i capitosauri risulta quello più simile, anche per grado di ossificazione e per la ben sviluppata cresta deltopettorale, vedere Watson, 1958). Sulla base di questa forte somiglianza tra gli omeri, si è deciso di ricostruire il profilo degli elementi mancanti dello scheletro appendicolare di *E. madagascariensis* sulla base di *Paracyclotosaurus davidi* (Fig. 4.23). Per quanto riguarda le dita, la mano di *E. madagascariensis* è stata ricostruita a quattro dita, una sinapomorfia dei temnospondili secondo Shishkin *et al.* (2000). Le vertebre presacrali anteriori di MNHN MAE3032 sono tipiche degli stereospondili. Le sue spine neurali appaiono basse se confrontate con quelle di *Sclerothorax* (Schoch *et al.*, 2007) e risultano di altezza più simile a quelle di *Paracyclotosaurus* e *Mastodonsaurus* (Schoch & Milner, 2000). Le vertebre presacrali posteriori non sono conservate in nessun esemplare di *E. madagascariensis*. Sono state quindi ricostruite (coda inclusa) sulla base di quelle di *Paracyclotosaurus davidi* perché 1. entrambi hanno le vertebre confrontabili di lunghezza comparativamente simile e separate dalla stessa distanza intervertebrale 2. si è postulato quindi che entrambi siano simili nel numero di vertebre e nelle proporzioni delle varie regioni della colonna: a sostegno di ciò, si ricorda che la lunghezza e il numero dei centri sono all'incirca costanti lungo la

serie presacrale degli stereospondili capitosauri in cui sono noti. Lehman (1961: Pl. XI, C) raffigurò alcune vertebre assegnate tentativamente alla regione caudale (e collocate di poco posteriormente alle ultime recanti processi trasversi) di un "?Benthosuchidé", che potrebbero appartenere a *E. madagascariensis*: con il loro arco neurale due volte più alto degli intercentri e lungo quanto gli archi emali, tali caudali risultano alte dorsoventralmente e appiattite lateralmente, cioè tipiche di una coda ben adatta a funzionare come efficace mezzo di propulsione sott'acqua. Simili proporzioni negli elementi della coda sono però visibili anche in *Sclerothorax hypselonotus*, forma che secondo Schoch *et al.* (2007) manteneva un certo grado di terrestrialità e per la quale essi non postularono alcun uso nella locomozione. Per quanto riguarda la locomozione dei temnospondili acquatici, Howie (1970) suggerì che i capitosauri nuotavano attraverso ondulazioni della sola coda, relativamente grande e appiattita lateralmente. Questa condizione avrebbe fornito la spinta in avanti all'animale il cui tronco, relativamente corto, sarebbe rimasto rigido a causa della condizione stereospondilica delle vertebre e soprattutto della presenza di processi uncinati nelle costole, risultando quindi in un nuoto più simile a quello dei girini e dei coccodrilli che a quello delle anguille. Un tronco relativamente corto, infatti, poco si presta alla flessione totale del corpo (locomozione anguilliforme) che potrebbe esser stata utilizzata più dai trematosauridi (vedere ad esempio Steyer, 2002) che dai capitosauri. Un altro tipo di locomozione, simile a quello postulato per i plesiosauri, è stato ipotizzato da Sulej (2007: fig. 72) per i metoposauridi. Secondo Sulej i metoposauridi avrebbero nuotato attraverso movimenti simmetrici e simultanei degli arti che terminavano con mani e piedi di grandi dimensioni e a forma di pagaia, mentre il tronco rimaneva rigido a causa della posizione intercentrale delle parapofisi e la flessibile coda, alta dorsoventralmente, veniva utilizzata come un timone. A proposito della coda, Howie (1970) suggerì che le ossificazioni dorsali e ventrali (ovvero gli archi neurali ed emali) avrebbero potuto offrire un supporto per l'attacco di una pinna carnosa. Pawley (2006) osservò che effettivamente una pinna carnosa dorsalmente e ventralmente alla coda è nota in stadi larvali di temnospondili

eccezionalmente ben conservati (vedere Werneburg, 2002) ma che potrebbe essere stata mantenuta negli adulti (non sono però ancora stati rinvenuti esemplari adulti fossilizzati in condizioni tali da permettere di confermare o confutare questa ipotesi). Le salamandre attuali perdono la loro pinna caudale carnosa durante la metamorfosi, marcata dalla transizione da una locomozione acquatica ad una terrestre; tuttavia, come detto da Schoch, 2001, i temnospondili non vanno incontro ad una vera e propria metamorfosi e va ricordato che molti degli stereospondili derivati sono semi-acquatici o acquatici in tutti gli stadi di crescita e hanno uno scheletro postcraniale pedomorfico. In attesa di future scoperte, si è deciso di ricostruire la coda di *E. madagascariensis* dotata di una pinna carnosa (Figs. 4.23C, 4.28, 4.31).

Paleoecologia e modo di vita di *E. madagascariensis*

Sistema della linea laterale - Un'indicazione indiretta dell'età adulta in *E. madagascariensis* è data dal possedere un sistema della linea laterale ben sviluppato (Figs. 4.6, 4.16B, C). Questa caratteristica viene di solito associata ad uno stile di vita acquatico piuttosto che ad un particolare stadio ontogenetico. Tuttavia, Steyer (2003) notò che i canali dermosensoriali già evidenti nei giovani erano incisi più profondamente negli adulti, nei quali, in aggiunta, durante la crescita si erano sviluppati ulteriori canali nella parte posterior del cranio. Secondo Steyer, *E.*

madagascariensis avrebbe potuto andare incontro a diverse ecofasi durante la crescita, con stadi adulti più acquatici (in termini di tempo speso sott'acqua) di quelli giovanili. Accanto al tempo speso in acqua in cui questi canali erano utilizzati (giovani acquatici e adulti "molto" acquatici), un'altra possibilità presentata per la prima volta in questo studio lega lo sviluppo dei canali al tipo di ambiente acquatico in cui questi canali avrebbero potuto essere usati (giovani in acque limpide contro adulti in acque fangose o buie). Soares (2002) dimostrò che le piccole strutture a cupola pigmentate ("dome pressure receptors") che ricoprono i forami che si aprono sulla superficie esterna delle ossa del muso dei coccodrilli (Fig. 4.24) danno ai musci una funzione tattile, utile per

localizzare le onde trasmesse dai movimenti delle prede durante la caccia in acque fangose (Fig. 4.25) o durante la notte. I canali dermosensoriali del sistema della linea laterale di *E. madagascariensis* e degli altri temnospondili potrebbero esser stati impiegati in modo analogo, ed è pertanto possibile che lo sviluppo di questi organi sensoriali fosse maggiore nelle specie che cacciavano in acque più torbide e scure. Tale sviluppo avrebbe potuto inoltre cambiare durante l'ontogenesi di una stessa specie caratterizzata dall'aver giovani ed adulti che cacciavano in diversi habitat (questo potrebbe essere il caso di *E. madagascariensis*). Una simile funzione tattile sembra essersi evoluta anche in altri vertebrati non pienamente acquatici o addirittura prevalentemente terrestri che cacciavano però in acqua, come i teropodi spinosauridi, che possedevano numerosi fori relativamente grandi sul muso (vedere Dal Sasso *et al.*, 2005) e secondo Taquet (1984) e Holtz (2003), avrebbero potuto cacciare nei fiumi in modo simile agli aironi o agli orsi.

Strategie di caccia e locomozione - La dentatura di *E. madagascariensis* indica una dieta carnivora. Assumendo per questa specie uno stile di vita acquatico / anfibio (vedere sotto e Fig. 4.27), i denti finemente appuntiti a sezione ovale sarebbero stati adatti a trattenere prede come invertebrati dal corpo molle e viscido e piccoli vertebrati, tra cui i ben documentati osteitti coevi (Beltan, 1996). Secondo Damiani (2001b) i capitosauri catturavano la preda tramite rapidi movimenti laterali della testa durante il nuoto attivo (vedere anche Howie, 1970; Chernin, 1974; Schoch & Milner, 2000); le mascelle sarebbero rimaste inizialmente chiuse per ridurre la resistenza nel mezzo liquido, e sarebbero state aperte solo immediatamente prima di colpire (Taylor, 1987, descrisse simili movimenti del cranio nei coccodrilli attuali). Il muscolo cleidomastoideo costituiva il principale elevatore del cranio nei capitosauri; la sua contrazione sollevava il cranio mentre la contrazione del depressore della mandibola abbassava la mandibola (Howie, 1970: text-fig. 21). Ciascun muscolo correva dal processo dorsale della clavicola alla pronunciata flangia del tabulare. Un tabulare ben sviluppato posteriormente avrebbe quindi potuto incrementare la forza del muscolo allungandone il braccio della leva (Sulej & Majer, 2005: text-fig. 9). Il risultato dello sviluppo dei

tabulari è un margine posteriore del cranio profondamente concavo, come quello di *E. madagascariensis* o *Cyclotosaurus robustus*, che probabilmente possedevano entrambi muscoli elevatori molto potenti, condizione necessaria per bilanciare la resistenza al movimento esercitata nell'acqua dal loro muso piuttosto ampio (Taylor, 1987). Nella maggior parte dei capitosauridi, *E. madagascariensis* incluso, l'articolazione della mandibola giace sullo stesso piano delle ossa che portano i denti (Schoch & Milner, 2000: fig. 90). *Paracyclotosaurus davidi* differisce nell'avere il glenoide in una posizione più alta (Sulej & Majer, 2005: text- fig. 5), condizione che aumenta il braccio della leva degli adduttori mandibolari ma diminuisce la forza del morso (Hilderbrand, 1974). Se *P. davidi* avesse addentato la preda nell'aria, come postulato da Sulej & Majer (2005), i muscoli elevatori avrebbero potuto essere effettivamente più deboli di quelli degli animali acquatici, essendo la resistenza del mezzo minore in aria che in acqua. Questa potrebbe essere la ragione per cui il bordo posteriore del tetto cranico era meno concavo in *P. davidi* che in *Cyclotosaurus robustus* (Sulej & Majer, 2005: text-fig. 9) o *E. madagascariensis*. Secondo Sulej & Majer (2005), *Cyclotosaurus intermedius* sarebbe stato acquatico ma avrebbe cacciato verso la superficie dell'acqua; *C. robustus* sarebbe stato acquatico e bentonico; *P. davidi* sarebbe stato semi-acquatico e avrebbe forse cacciato appena sotto al pelo dell'acqua. Sulej & Majer 2005 puntualizzarono che il massiccio cinto pettorale di *P. davidi* supporta l'ipotesi che esso fosse un predatore semi-acquatico (de Fauw, 1989), che attendeva nei bassi fondali di catturare gli animali che si avvicinavano all'acqua. Watson (1958) suggerì che *P. davidi* era in grado di mantenere una galleggiabilità neutrale e muoversi nell'acqua toccando il fondo con le dita, cioè di camminare sott'acqua come fanno gli attuali pesci polmonati camminatori. Per quanto riguarda le strategie di caccia, *E. madagascariensis* appare meno specializzato di *P. davidi* e *Cyclotosaurus*, ma aveva probabilmente muscoli elevatori del cranio forti abbastanza da vincere efficacemente la resistenza dell'acqua. Il suo muso era relativamente più corto e slanciato di quello di *Cyclotosaurus*, le sue orbite e la porzione postorbitale che le circonda più elevate di quelle di *Cyclotosaurus* ma ugualmente rivolte

dorsalmente. Quindi, come riportato da Steyer (2003), *E. madagascariensis* non era particolarmente specializzato verso una strategia di caccia passiva sul fondale (Fig. 4.26) (le “trappole mortali bentiche” del modello di Ochev, 1966) o sotto al pelo dell'acqua (Konzhukova, 1955): è ugualmente parsimonioso postulare che cacciasse in entrambi i modi. Lo scheletro postcraniale, presumibilmente robusto, permetteva di sostenere il corpo negli spostamenti sul substrato, protetto ventralmente dal cinto scapolare e dagli scudi ventrali, mentre camminava sulla terraferma o sui fondali (come ipotizzato per *P. davidi*). Questo scheletro postcraniale robusto, particolarmente nella regione della scapola, suggerisce uno stile di vita terricolo anche se i canali della linea sensoriale ne suggeriscono uno acquatico. Ciò non è in contraddizione perché, come ipotizzato da Schoch *et al.* (2007) per *Sclerothorax hypselonotus*, un certo grado di terrestrialità sarebbe fondamentale in animali dallo stile di vita semi-acquatico vissuti in un ambiente soggetto a forte stagionalità (capitolo 3).

D'altronde anche il presunto legame tra la presenza di armatura dermica e modo di vita terrestre in *Sclerothorax* (Schoch *et al.*, 2007) non può esser dato per scontato: Pawley (2006) ha infatti suggerito che l'armatura dermica di alcuni temnospondili avrebbe potuto svolgere una funzione simile a quella esemplificata da Salisbury & Frey (2000) per gli osteodermi paravertebrali dei coccodrilli, utili per migliorare l'efficienza locomotoria sia in acqua sia sulla terraferma.

Scaglie - Dias & Richter (2002) suggerirono che le scaglie ventrali di *Australerpeton cosgriffi* fossero multi-funzionali, utili come riserva di calcio, strumenti per il bilanciamento idrostatico e protezione meccanica (rinforzando dunque il piastrone formato dal cinto pettorale, vedere Pawley, 2006). La presenza di scaglie e scudi di solito non permette una respirazione cutanea, almeno per quanto riguarda le parti del corpo ricoperte da tali elementi. Bystrow (1947) suggerì che i temnospondili del Permiano superiore della Russia fossero xerofili (mancassero cioè di un esteso apporto di sangue alla pelle e, di conseguenza, di respirazione cutanea) mentre che quelli triassici (ad esempio *Benthosuchus* e *Wetlugasaurus*) fossero idrofilo (con cospicuo apporto di sangue alla

pelle e, di conseguenza, respirazione cutanea ben sviluppata). Secondo l'albero filogenetico presentata in questo capitolo, l'idrofilia risulterebbe una sinapomorfia del clade Trematosauria + Capitosauria e di conseguenza avrebbe dovuto essere presente anche in *E. madagascariensis*.

Tab. 4.1 - Misure craniche essenziali, espresse in mm, dell'esemplare MSNM V2992 (l'asterisco indica valori stimati).

lunghezza massima del cranio	149.3
lunghezza del cranio lungo la linea mediana	127.2
larghezza massima del cranio	111.2
lunghezza della regione preariale	13.2
distanza tra le narici*	29.4
larghezza massima a livello delle narici	48.7
lunghezza della narice	13.5
larghezza della narice*	7.8
lunghezza della regione preorbitale lungo la linea mediana	74.1
distanza interorbitale	14.1
distanza tra l'orbita e il margine laterale del cranio	17.8
lunghezza massima dell'orbita	25.4
larghezza massima dell'orbita	20.3
lunghezza della regione postorbitale lungo la linea mediana	31.3
lunghezza della vacuità interpterigoidea	60.7
larghezza della vacuità interpterigoidea	25.6
lunghezza massima della finestra subtemporale	40.9
larghezza massima della finestra subtemporale	28.8
altezza della regione occipitale lungo la linea mediana	26.7



Fig. 4.1 - Il letto del fiume Ifasy, a pochi chilometri dal villaggio di Anaborano, visto da Nord verso Sud (cioè in direzione del villaggio). L'esemplare MSNM V2992 è stato rinvenuto lungo la sponda destra del fiume (la sinistra nella foto). (Foto di GP).



Fig. 4.2 - Foto dell'esemplare MSNM V2992: il nodulo, aperto a metà, contiene l'impronta naturale di un cranio quasi completo del temnospondilo capitosauo *Edingerella madagascariensis*; nella metà mostrata in questa foto, si osserva l'impronta della superficie dorsale del tetto cranico. La scala metrica equivale a 50 mm. (Foto di Luciano Spezia, MSNM).



Fig. 4.3 - Foto dell'esemplare MSNM V2992: l'altra metà del nodulo, contenente le impronte naturali della superficie ventrale del tetto cranico, del palato e della regione occipitale del temnospondilo capitosauo *Edingerella madagascariensis*. La scala metrica equivale a 50 mm. (Foto di Luciano Spezia, MSNM).



Fig. 4.4 - I calchi degli esemplari di *Edingrella madagascariensis* esaminati in questo studio. (Foto di SM).



Fig. 4.5 - Foto del calco dell'esemplare MSNM V2992 in norma dorsale. La scala metrica equivale a 50 mm. (Foto di Luciano Spezia, MSNM).

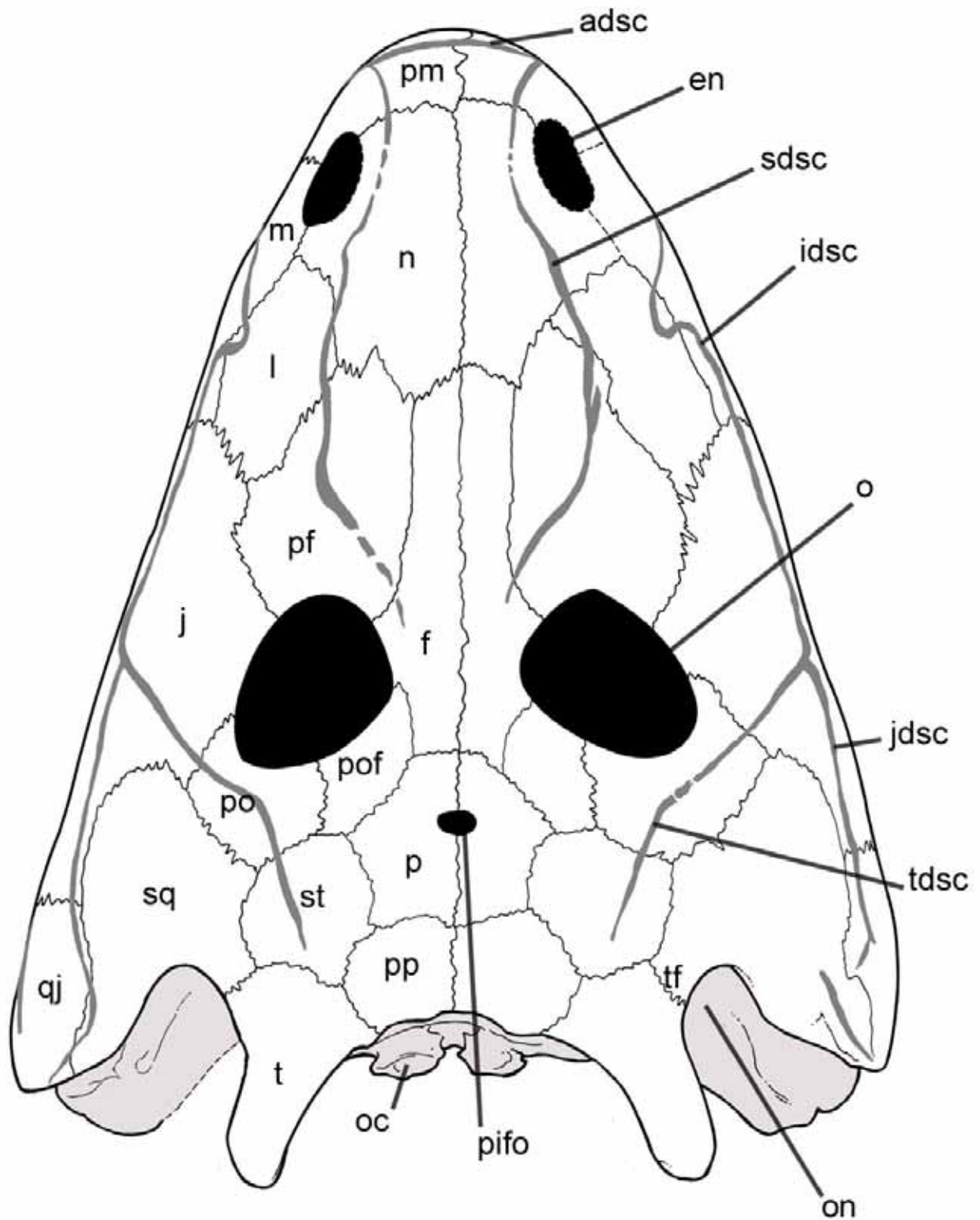


Fig. 4.6 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MSNM V2992 in norma dorsale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA a partire da Steyer, 2001).



Fig. 4.7 - Foto del calco dell'esemplare MSNM V2992 in norma anteriore. (Foto di Michele Zilioli, MSNM).

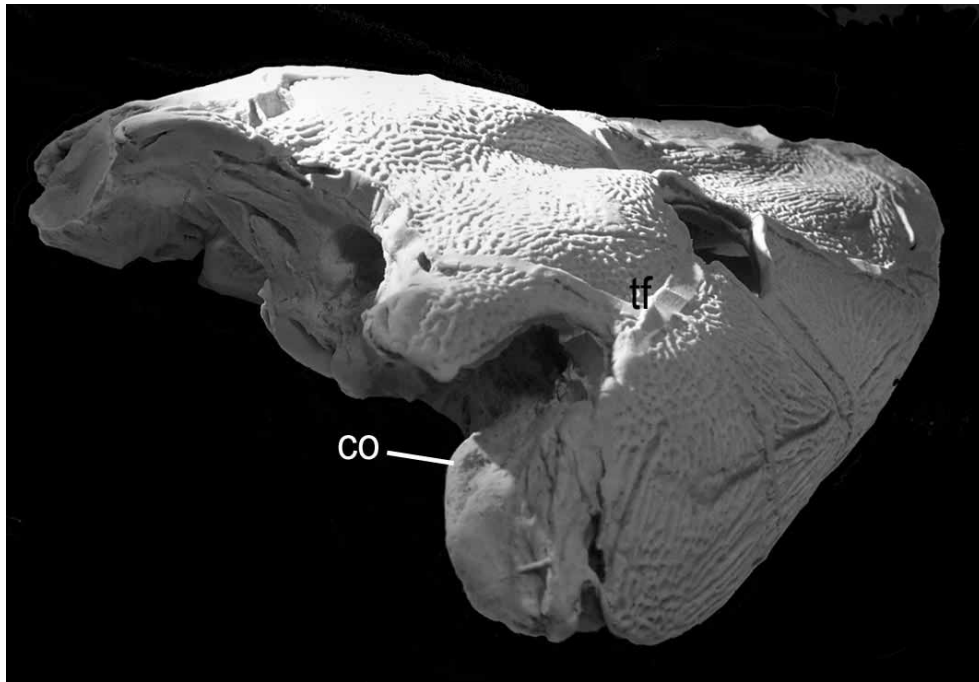


Fig. 4.8 - Foto del calco dell'esemplare MSNM V2992 in norma dorso-latero-occipitale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Foto di SM).

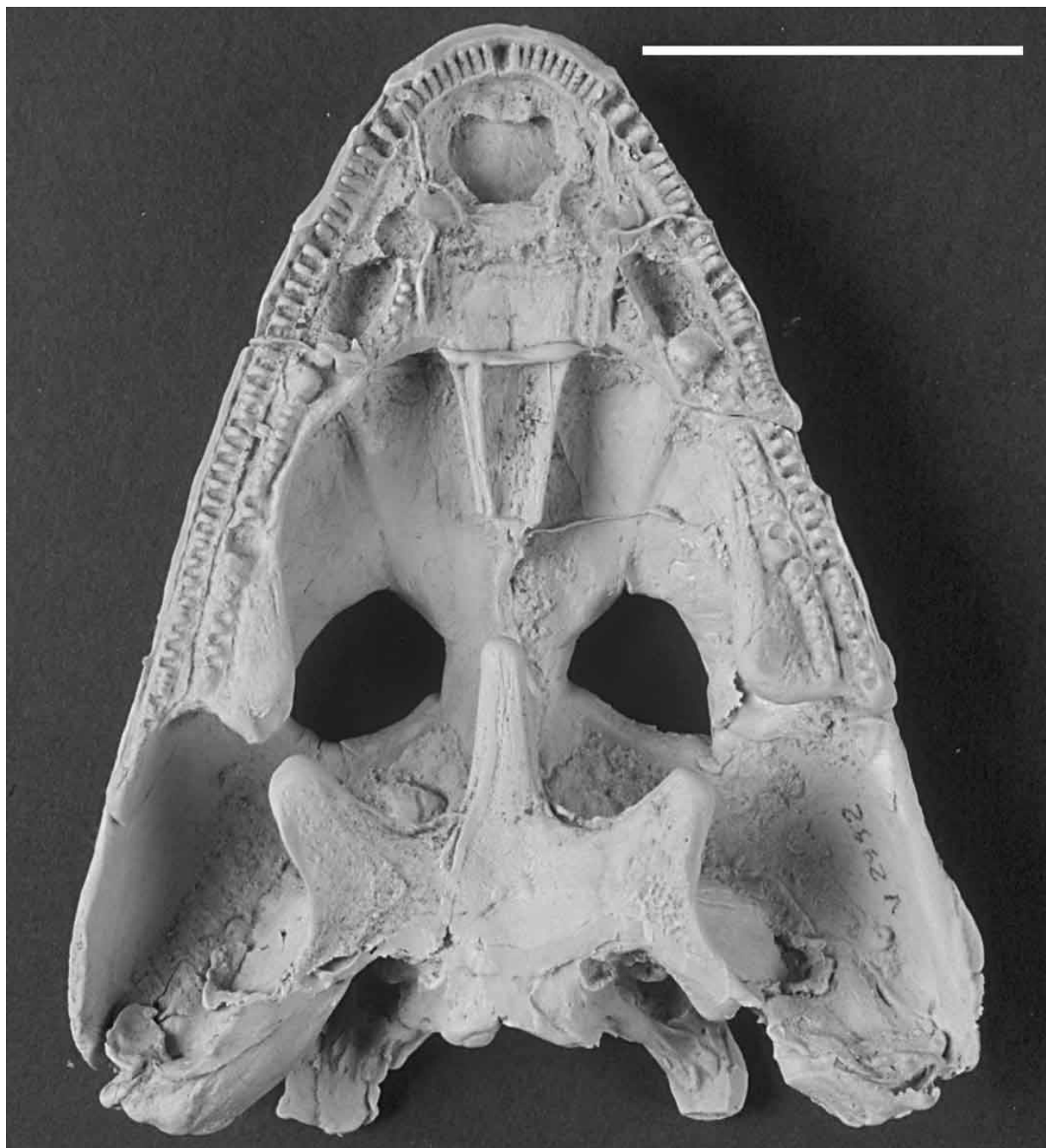


Fig. 4.9 - Foto del calco dell'esemplare MSNM V2992 in norma palatale. La scala metrica equivale a 50 mm. (Foto di Luciano Spezia, MSNM).

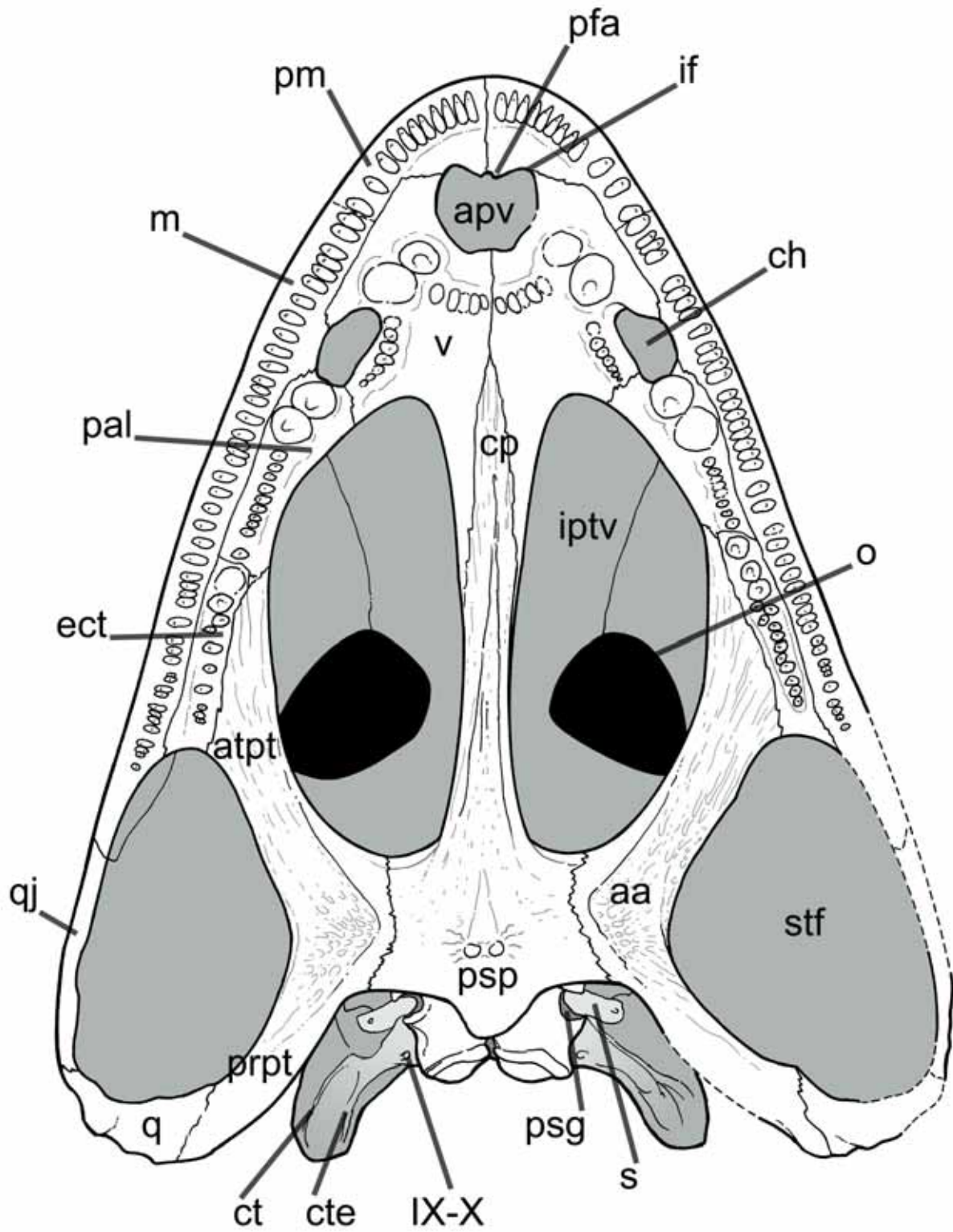


Fig. 4.10 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MSNM V2992 in norma palatale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA, a partire da Steyer, 2001).

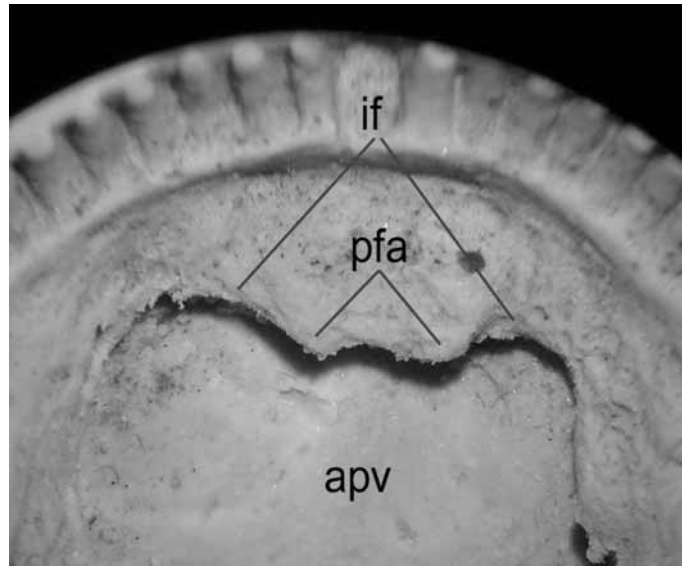


Fig. 4.11 - Foto del calco dell'esemplare MSNM V2992 in norma palatale: particolare della regione anteriore. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Foto di SM).

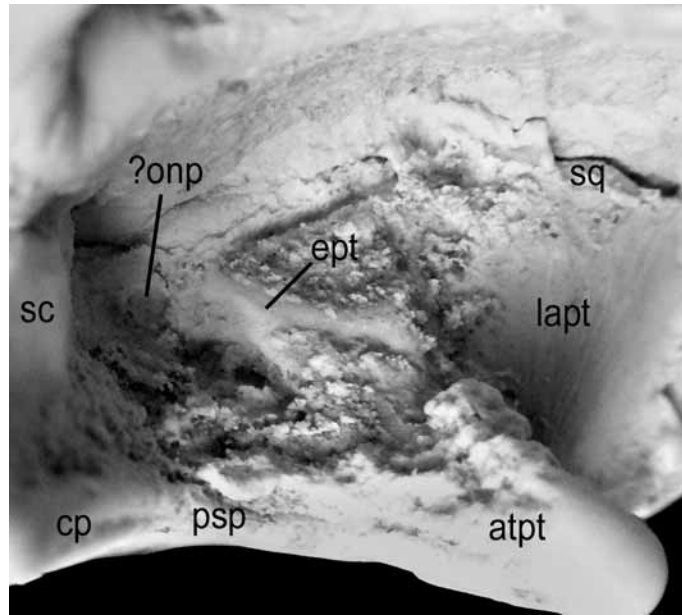


Fig. 4.12 - Foto del calco dell'esemplare MSNM V2992 in norma anteriore: particolare della porzione sinistra del neurocranio. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Foto di SM).

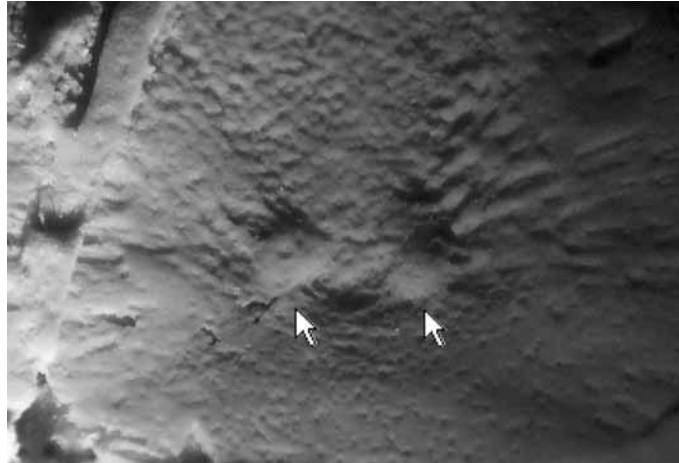
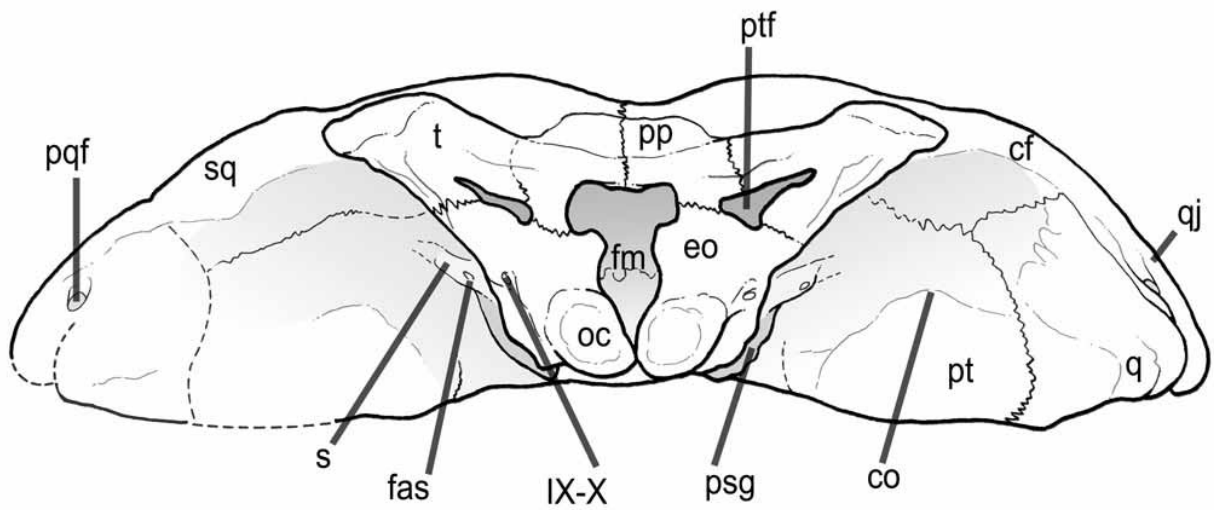
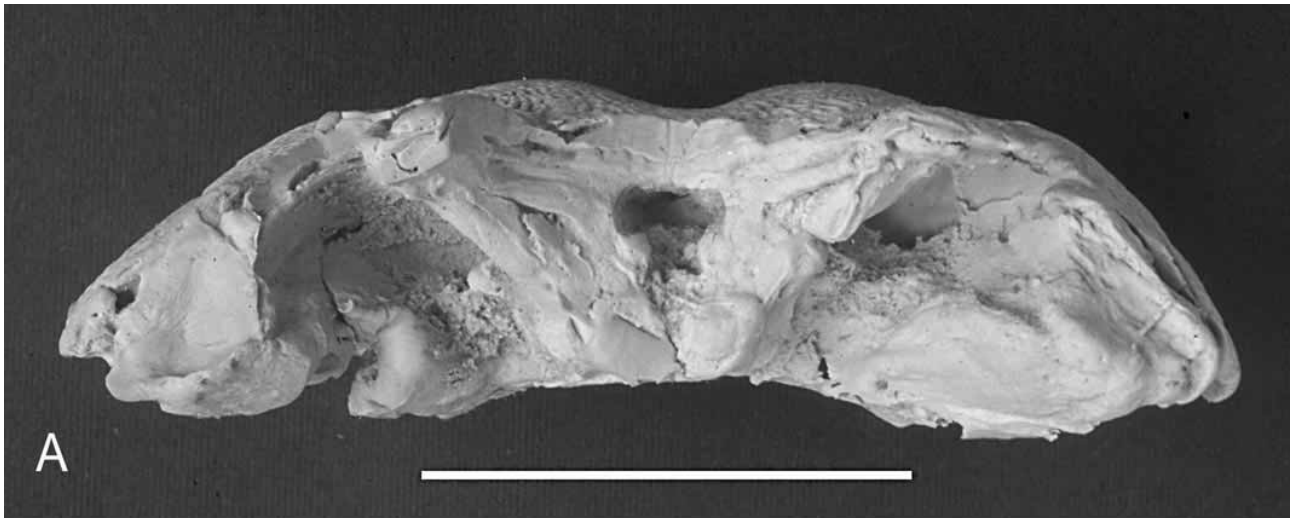


Fig. 4.13 - Foto del calco dell'esemplare MSNM V2992 in norma palatale: particolare della piastra del parasfenoide, mostrante i due duomi circolari che vi affiorano (indicati dalle frecce). (Foto di SM).



B

Fig. 4.14 - Foto del calco (A) e disegno interpretativo al tratto (B) dell'esemplare MSNM V2992 in norma occipitale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Foto di Luciano Spezia, MSNM; disegno di MA).

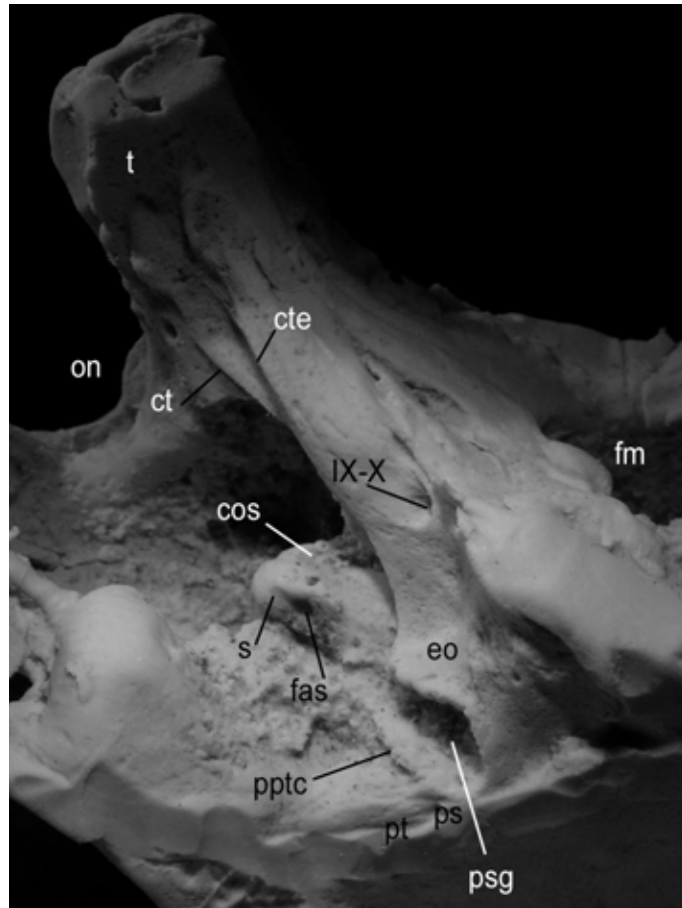


Fig. 4.15 - Foto del calco dell'esemplare MSNM V2992 in norma palato-occipitale: particolare dell'area intorno al canale del parasfenoide sinistro. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Foto di Massimo Demma).

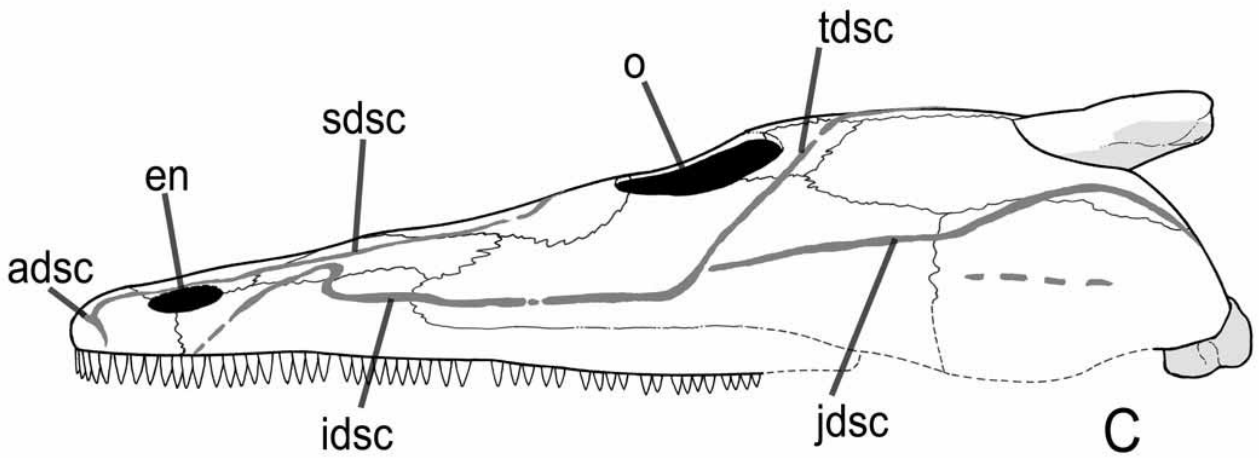
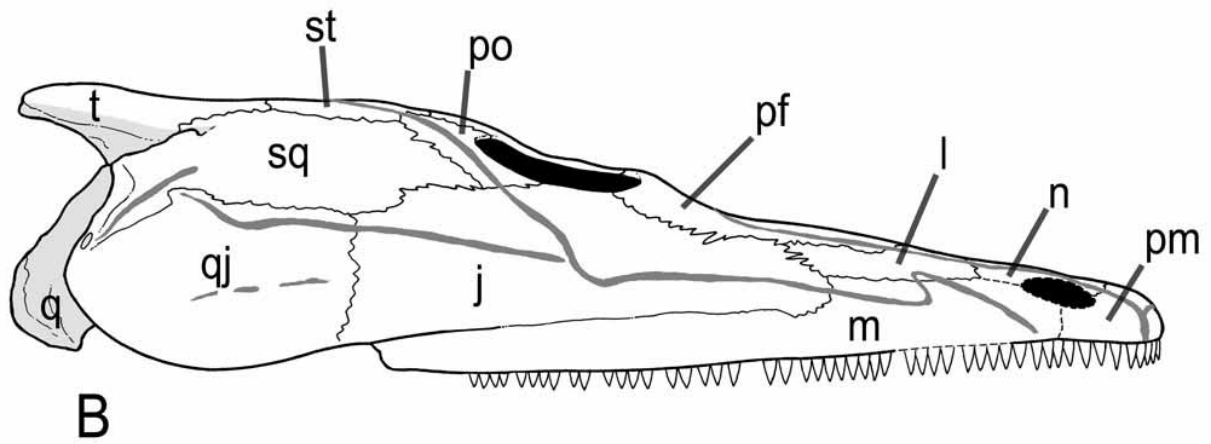


Fig. 4.16 - Foto del calco dell'esemplare MSNM V2992 in norma laterale destra (A) e disegni interpretativi al tratto in norma laterale destra (B) e sinistra (C). Per le abbreviazioni vedere il testo. (Foto di Luciano Spezia, MSNM; disegno di MA).



Fig. 4.17 - Impronta di un dente marginale dell'esemplare MSNM V2992, in cui si notano le fini striature verticali. (Foto di SM).

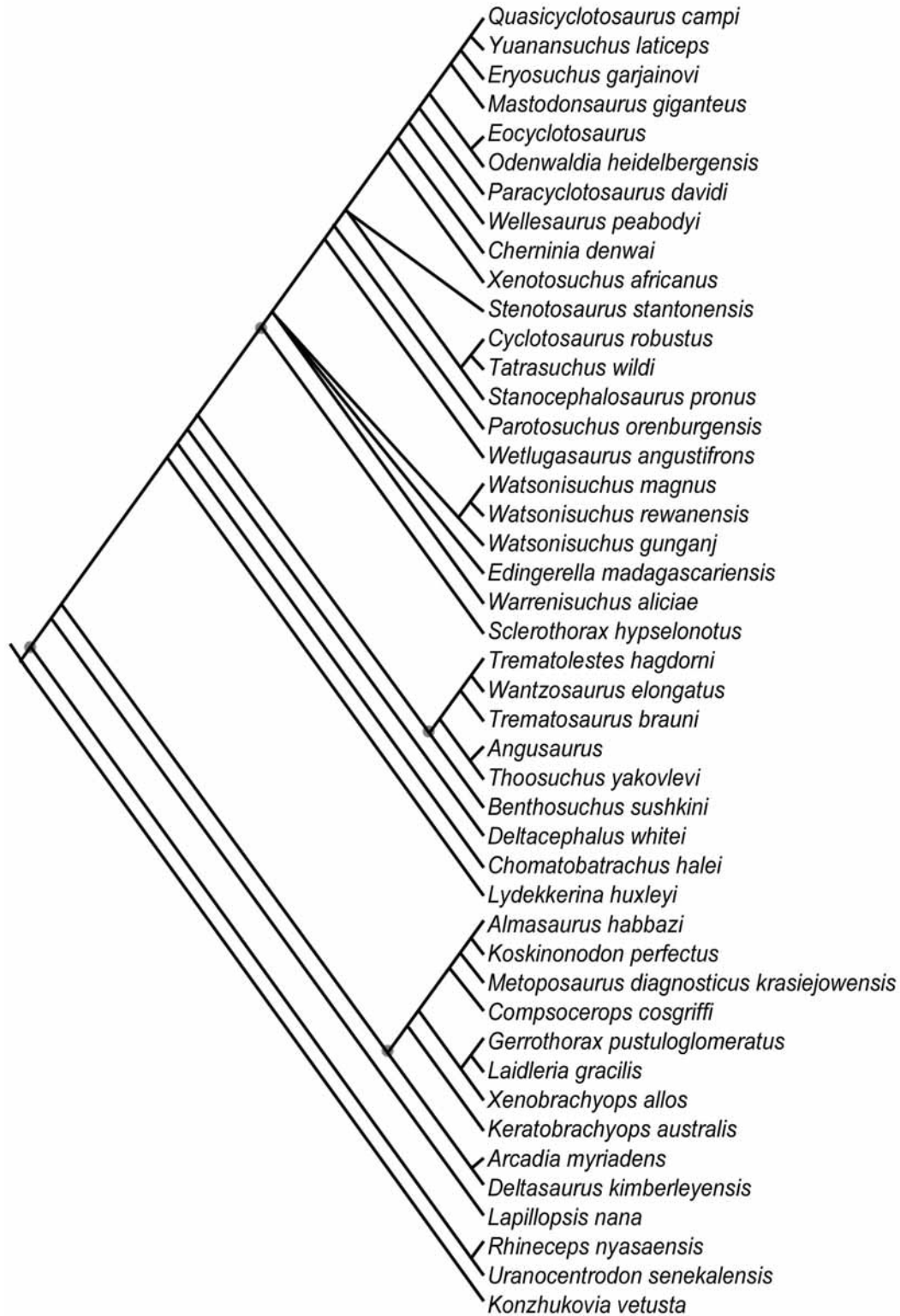


Fig. 4.18 - Albero "strict consensus" dei cinque alberi più parsimoniosi (MPTs) generati da PAUP 4.0.b10 (Swofford, 2002) sulla base della matrice dei dati riportata in Appendice 4.

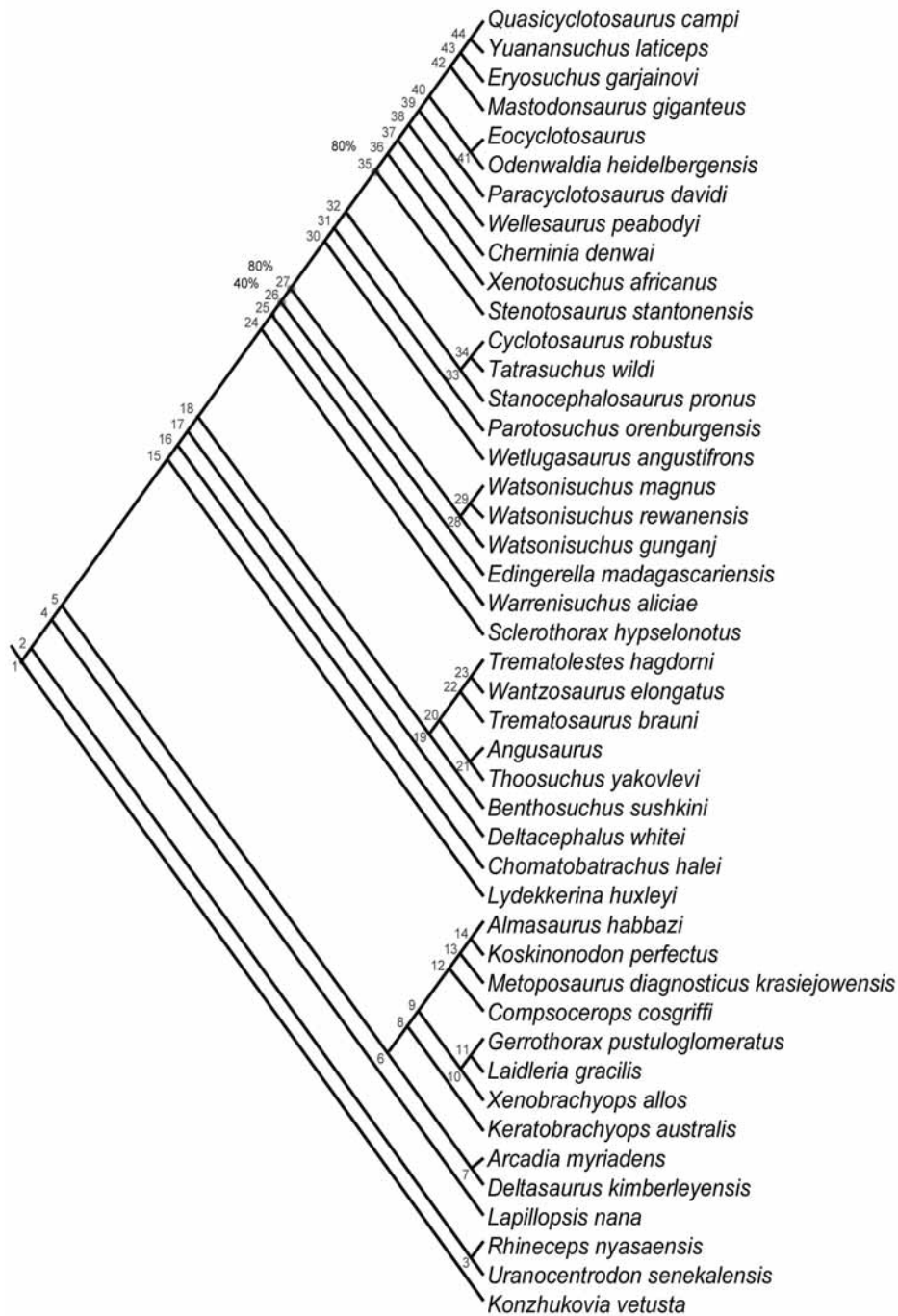


Fig. 4.19 - Albero di consenso "majority-rule" dei cinque alberi più parsimoniosi (MPTs) generati da PAUP 4.0.b10 (Swofford, 2002) sulla base della matrice dei dati riportata in Appendice 4. La topologia di questo albero di consenso è identica a quella del MPT numero 2. Le percentuali ai nodi sono indicate solo per quei gruppi che non appaiono nel 100% dei MPTs. Le lettere indicano i nodi discussi nel testo.

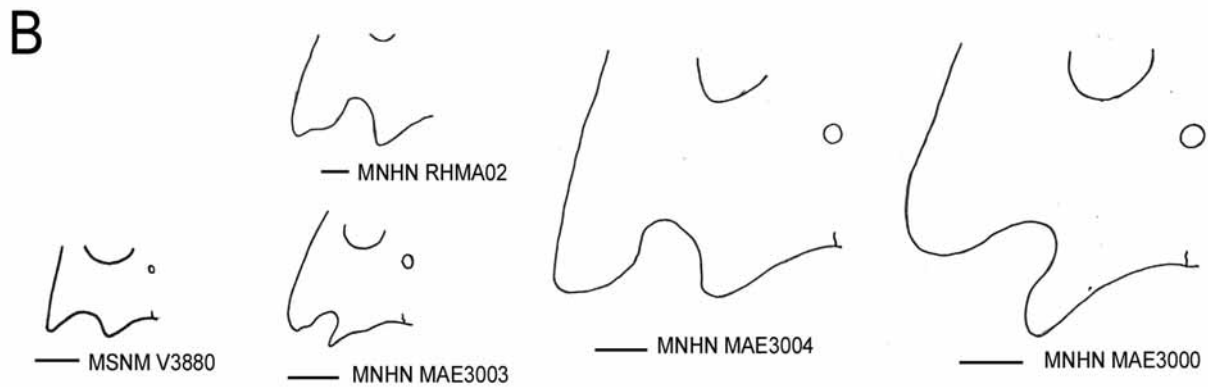
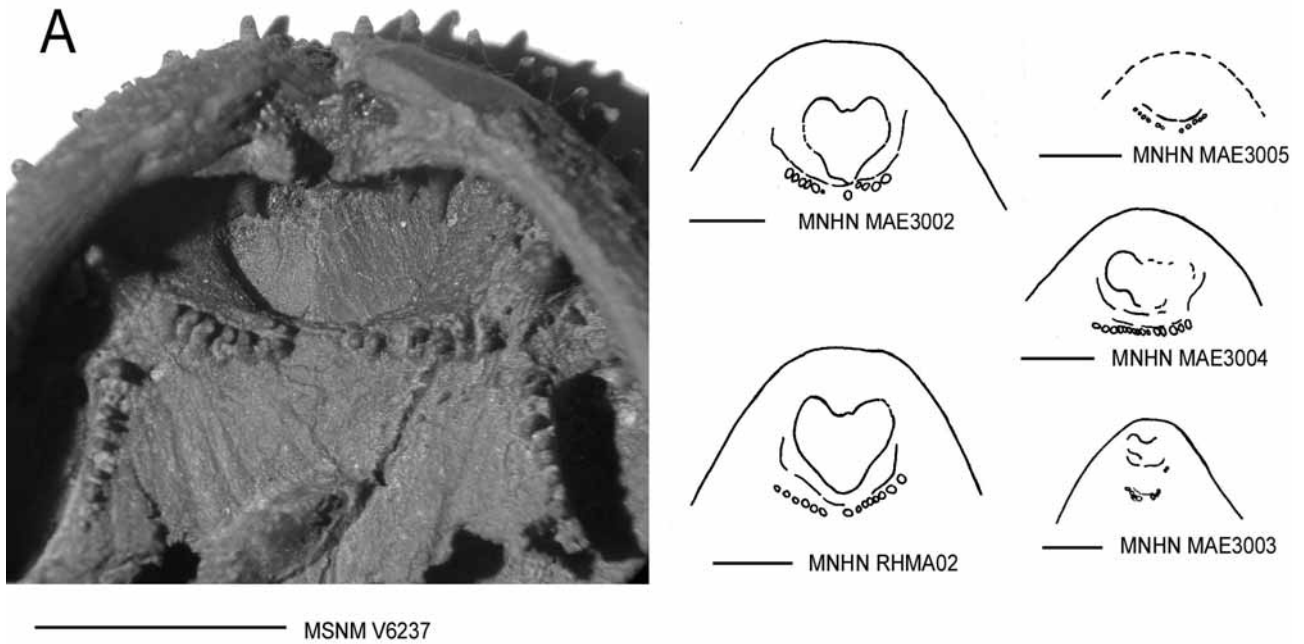


Fig. 4.20 - Foto della regione anteriore del palato dell'esemplare MSNM V6237 (calco) e disegni al tratto schematici della regione anteriore del palato (A) e della regione postorbitale sinistra del tetto cranico (B) di alcuni esemplari di *Edingerella madagascariensis*. La scala metrica equivale a 10 mm. (Foto e disegni di SM).



Fig. 4.21 - Calco dell'esemplare MSNM V6237 fotografato in norma anterolaterale per mostrare l'occlusione dentaria e l'ornamentazione della mandibola. (Foto di Massimo Demma).



Fig. 4.22 - Foto delle squame ventrali dell'esemplare MNHN MAE 3001. La scala metrica equivale a 5 mm. (Foto di Philippe Loubry, MNHN).

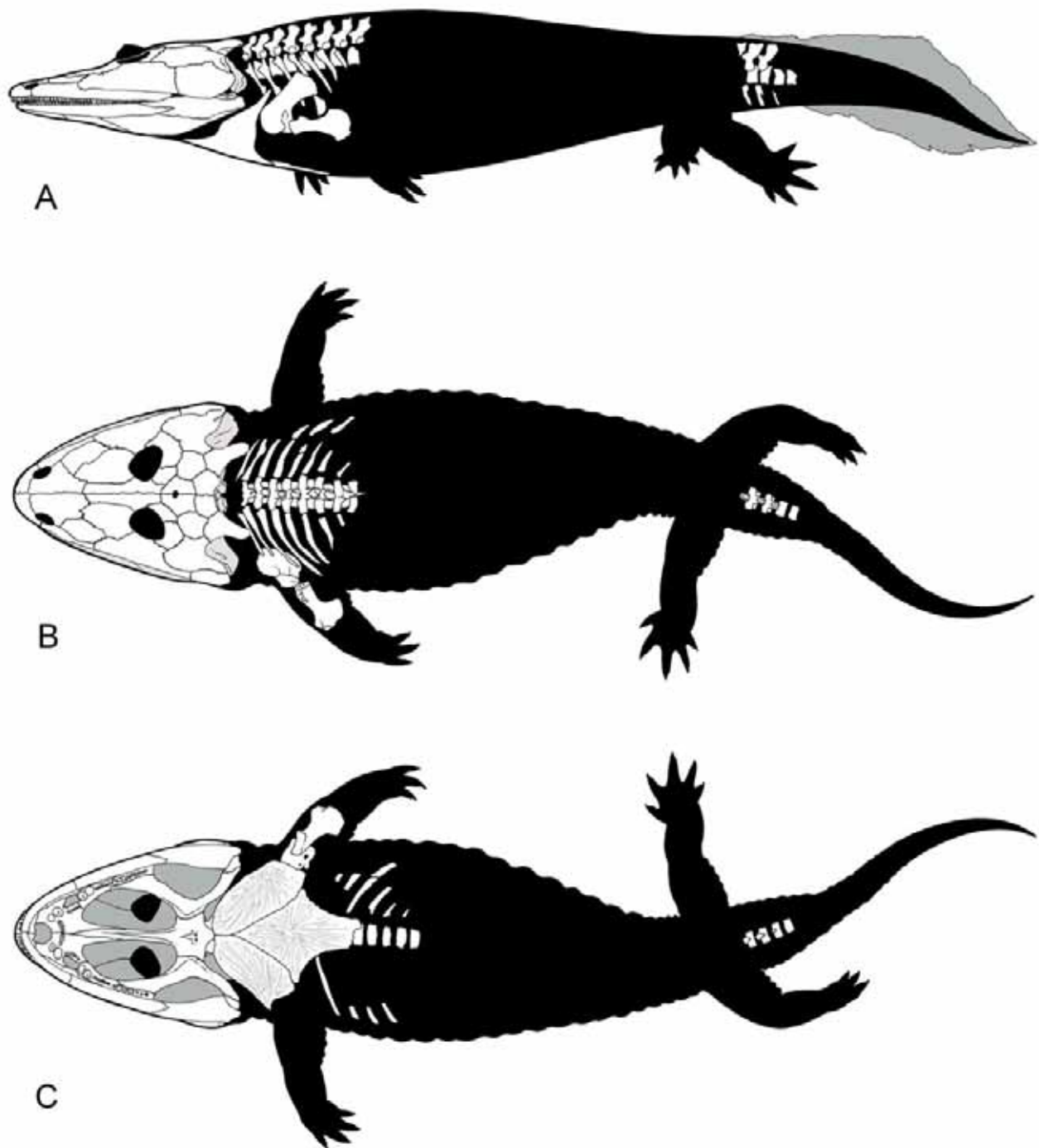


Fig. 4.23 - Ricostruzione scheletrica composta di un individuo adulto di *Edingerella madagascariensis* in norma laterale (A), dorsale (B) e ventrale (C). Il profilo delle parti non conosciute è basato principalmente su *Paracyclotosaurus davidi*. (Disegni di MA).



Fig. 4.24 - Foto di un esemplare adulto di *Alligator sinensis* presso la "La Ferme aux Crocodiles, Pierrelatte, France". I piccoli duomi pigmentati, la cui distribuzione ricorda una barba, rappresentano i recettori di pressione a forma di duomo (DPRs). (Foto di SM).



Fig. 4.25 - Foto di un esemplare di *Crocodylus niloticus* a caccia nelle acqua torbide de "La Ferme aux Crocodiles, Pierrelatte, France". (Foto di SM).

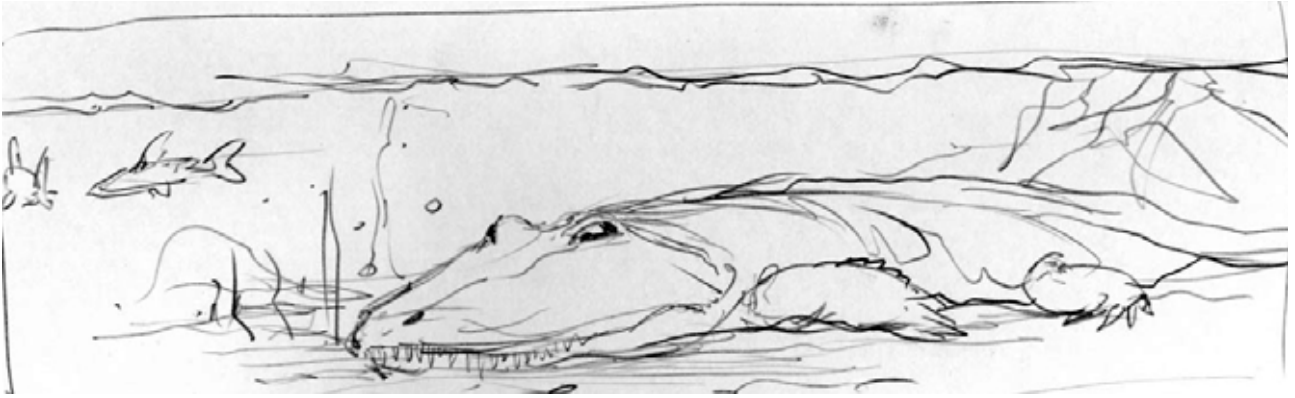


Fig. 4.26 - Ricostruzione di *Edingerella madagascariensis* in agguato sul fondale di un corso d'acqua. (Schizzo a matita di AB - www.paleospot.com)

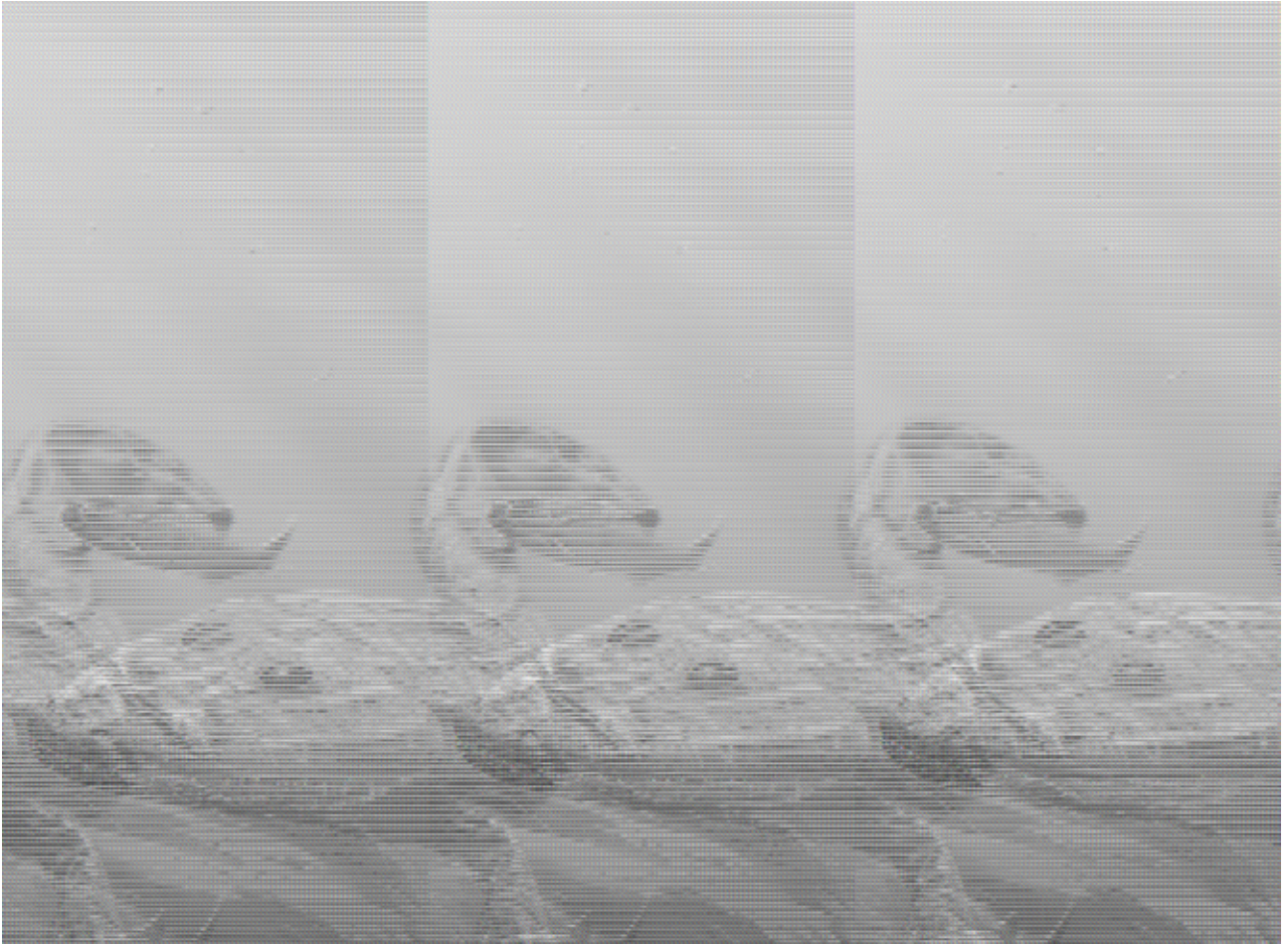


Fig. 4.27 - Ricostruzione di *Edingerella madagascariensis*, nell'atto di cacciare piccoli pesci osteitti appartenenti alla specie *Australosomus merlei*. (Dipinto digitale di AB - www.paleospot.com)

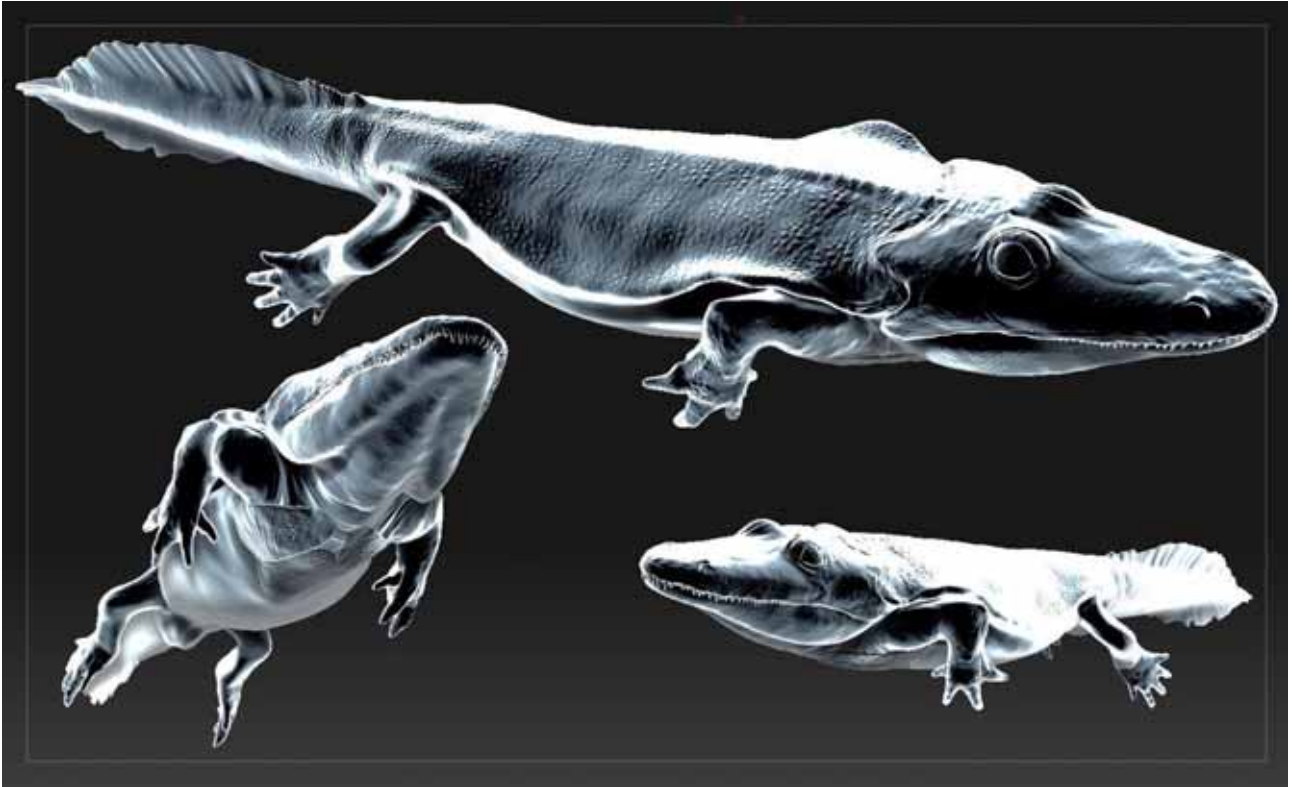


Fig. 4.28 - Ricostruzione 3D di *Edingerella madagascariensis* in differenti norme. (Scultura e modellamento realizzati con il software Z-Brush versione 2 da MB, www.hox.fr).



Fig. 4.29 - Ricostruzione 3D della testa di *Edingerella madagascariensis* in norma laterodorsale.

(Scultura e modellamento realizzati con il software Z-Brush versione 2 da MB, www.hox.fr).

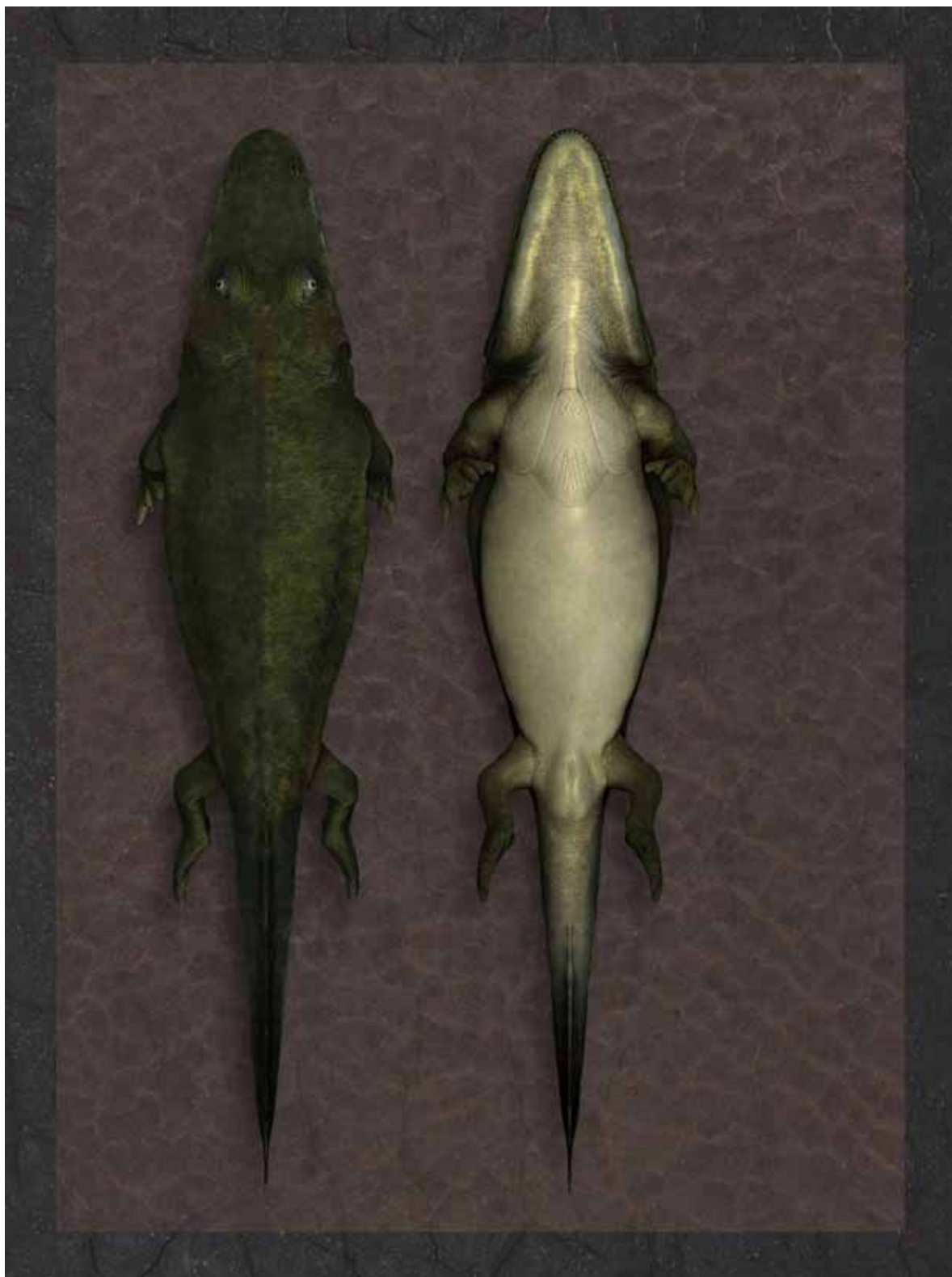


Fig. 4.30 - Ricostruzione 3D di *Edingerella madagascariensis* in norma dorsale e ventrale.

(Colorazione e apposizione delle texture realizzate con i software Z-Brush 3.1 e Photoshop CS 2 da SL, www.hox.fr).

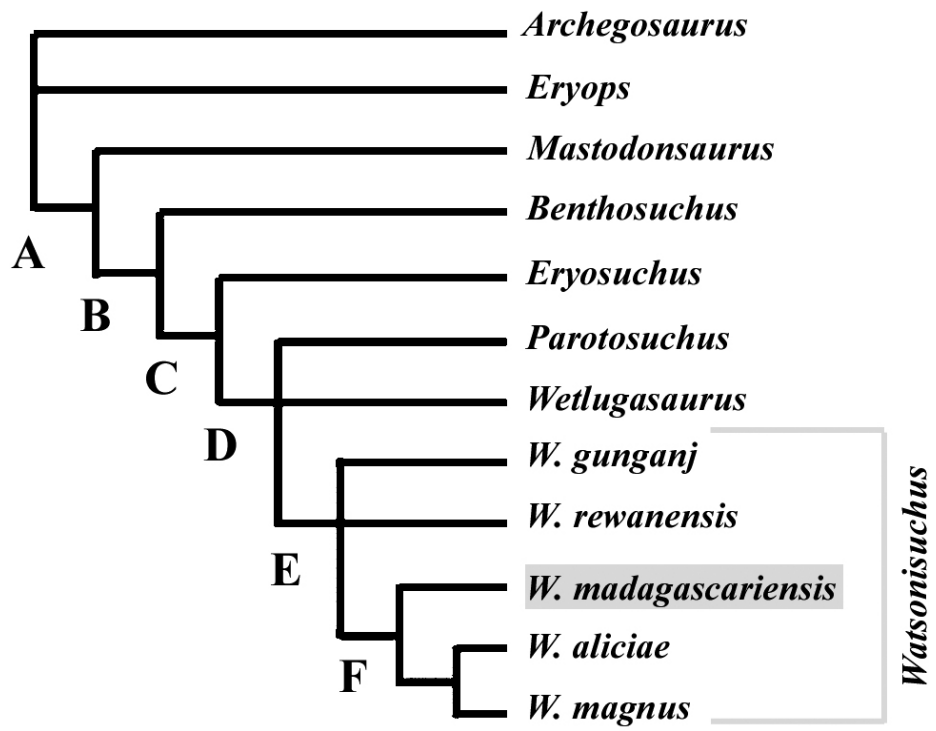


Fig. 4.31 - Ricostruzione 3D di *Edingerella madagascariensis* in norma dorsolaterale e laterale.

(Colorazione e apposizione delle texture realizzate con i software Z-Brush 3.1 e Photoshop CS 2 da SL, www.hox.fr).

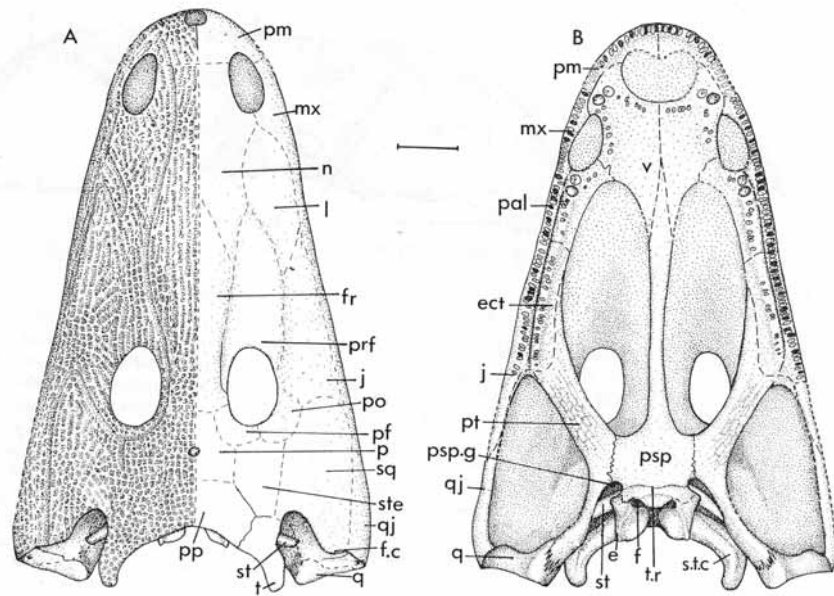


Fig. 4.32 - Ricostruzione 3D della metà anteriore di *Edingerella madagascariensis* in norma dorsolaterale. (Colorazione e apposizione delle texture realizzati con i software Z-Brush 3.1 e Photoshop CS 2 da SL, www.hox.fr).

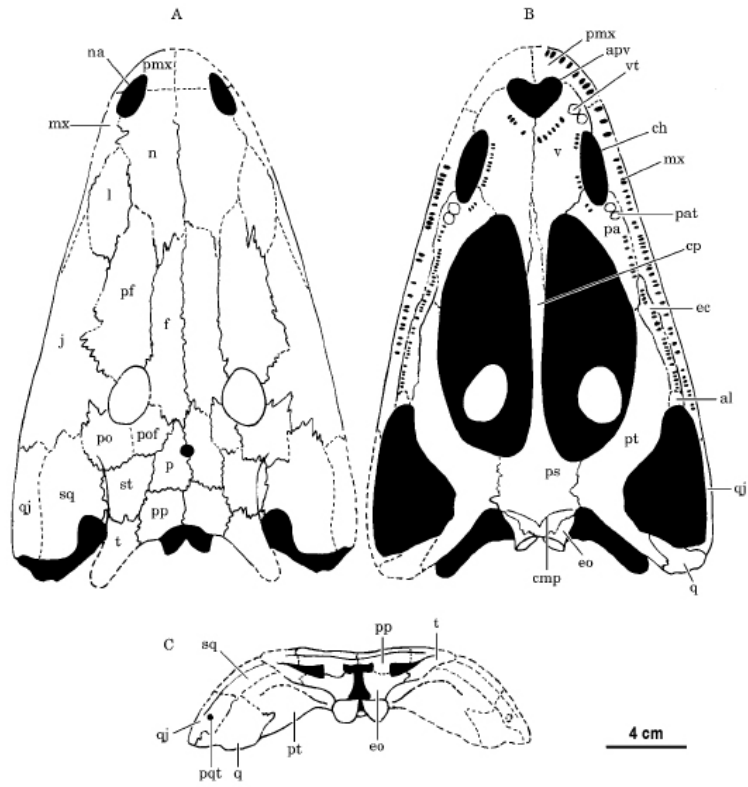


Steyer (2003)

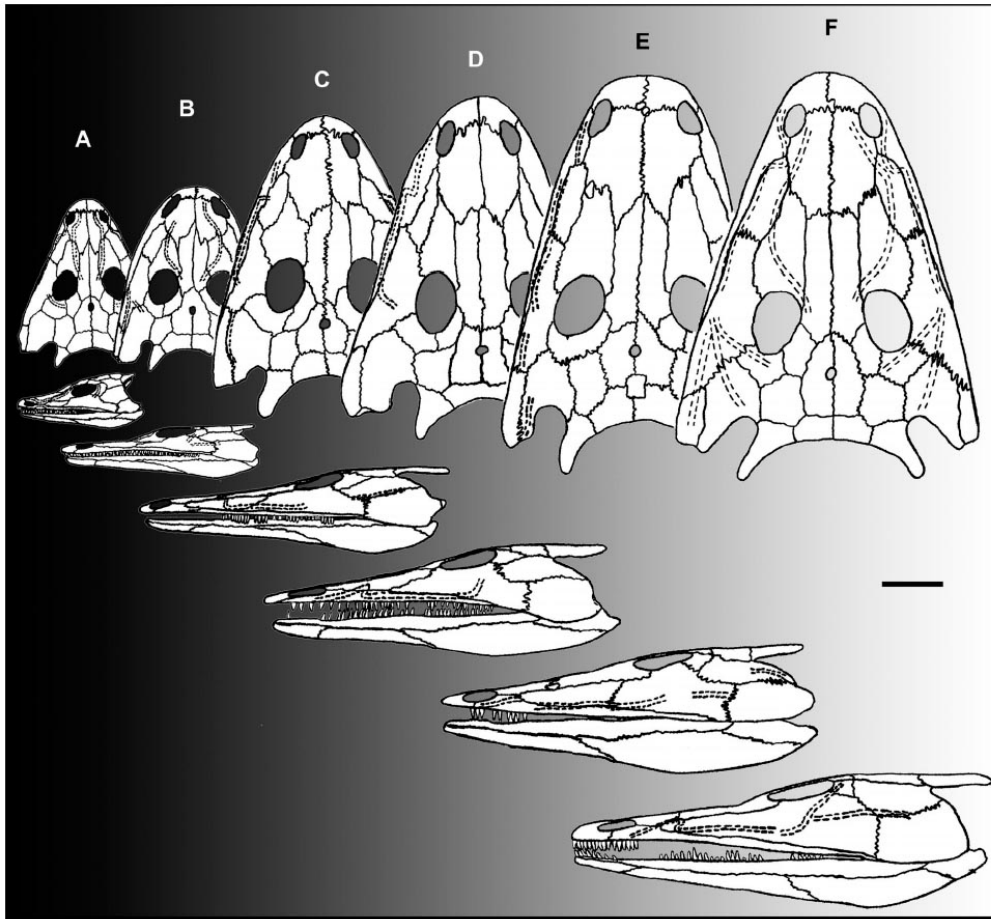
Tav. 4.1 - Analisi filogenetica presentata da Steyer (2003).



Tav. 4.2 - Ricostruzione del cranio di un esemplare adulto di *Warrenisuchus aliciae*, secondo Warren & Schroeder (1995). (per le abbreviazioni fare riferimento a tale testo).



Tav. 4.3 - Ricostruzione del cranio in norma dorsale, palatale e occipitale di *Watsonisuchus rewanensis*, secondo Damiani (2001a). (per le abbreviazioni fare riferimento a tale testo).



Tav. 4.4 - Serie ontogenetica di crani e mandibole di *Edingerella madagascariensis*, secondo Steyer (2003). (per le abbreviazioni fare riferimento a tale testo).

CAPITOLO 5: TREMATOSAURIA

Parole chiave: Trematosauridae, Triassico inferiore, NW Madagascar, anatomia del palato, cf. *Tertremoides madagascariensis*.

Introduzione

I trematosauri sono un gruppo di stereospondili esclusivamente triassici comprendenti una ventina di generi distribuiti temporalmente tra il Triassico inferiore (Olenekiano) e il Triassico medio, con l'unica eccezione del frammentario *Hyperokinodon* risalente al Triassico superiore (Carnico) (Schoch & Milner, 2000). Diffusi in tutti i continenti, i trematosauri erano però una componente rara delle faune a Stereospondyli (Warren 2000). Indubbiamente acquatici, alcuni di essi sono stati rinvenuti in depositi d'acqua dolce (India, Australia orientale), altri in depositi di delta, estuario, costieri o di mare poco profondo (Australia occidentale, Spitzbergen, Pakistan, Madagascar). Le forme marine dovevano quindi avere un'elevata tolleranza alla salinità almeno per parte del loro ciclo vitale e si presume che fossero anadrome (Lindemann, 1991).

Tutti predatori, i trematosauri probabilmente si nutrivano principalmente di pesci che catturavano con le mascelle equipaggiate da denti conici e ben spaziati, leggermente rivolti all'indietro, utili a trattenere prede scivolose che raggiungevano nuotando come le anguille, tramite ondulazioni laterali del lungo corpo e della coda. Le loro dimensioni variano da piccole a medie, con crani che potevano superare i 50 cm di lunghezza nelle forme dal rostro allungato, simili nell'aspetto ai gaviali.

I primi studi sui Trematosauroida (*sensu* Yates & Warren, 2000) malgasci furono condotti da Lehman (1961, 1966, 1979), il quale segnalò la presenza di sette generi differenti negli strati del Triassico inferiore del nordovest dell'isola. Ad eccezione di *Lyrosaurus*, che è risultato essere un sinonimo junior del rhytidosteide *Mahavisaurus* (Cosgriff & Zawiskie, 1979; capitolo 6; Maganuco

et al., in prep.), il materiale riferito da Lehman agli altri sei generi appartiene senza dubbio al taxon Trematosauridae. Tuttavia, come riportato in precedenza da diversi autori (ad es., Steyer, 2002), Lehman sovrastimò il numero dei taxa di trematosauridi malgasci. Il materiale può essere infatti ricondotto a due soli morfotipi: il primo, caratterizzato da un rostro molto allungato specie nella porzione pre-nariale, simile nell'aspetto a quello dei gaviali; il secondo, con un rostro relativamente corto rispetto a quello molto allungato delle forme simili a gaviali.

Il materiale riferibile al primo morfotipo fu ridescritto da Steyer nel 2002 ed appartiene ad un'unica specie di trematosauride loncorinchino, *Wantosaurus elongatus* Lehman, 1961. Oltre al cranio dell'olotipo, riferibile ad un esemplare adulto, Steyer (2002) descrisse uno scheletro parziale di un individuo di età giovanile, fornendo informazioni rilevanti su anatomia e ontogenesi della specie. Nello stesso articolo, Steyer (2002) presentò la prima analisi filogenetica dettagliata dei trematosauridi. Ancora oggi, *Wantosaurus elongatus* rappresenta l'unico trematosauride malgascio ben caratterizzato e sulla cui validità sistematica non esistono disaccordi. Secondo Schoch & Milner (2000), questa specie includerebbe anche due sinonimi junior, *Ifasaurus elongatus* (Lehman, 1966: pl. V B) e *Aphaneramma* sp. (Lehman, 1966: pl. VII D), ciascuno dei quali coniato da Lehman (1966) sulla base di un'unica porzione frammentaria di tetto cranico.

Gli altri tre taxa malgasci originariamente descritti da Lehman come trematosauridi sono: la specie *Trematosaurus madagascariensis* Lehman, 1966, riferita al genere *Trematosaurus* Burmeister, 1849; la specie *Tertremoides amblobensis* Lehman, 1979; e, infine, materiale riferito sempre nell'articolo del 1979 al genere *Tertrema* Wiman, 1917.

Il materiale riferito alla specie *Trematosaurus madagascariensis* include diversi esemplari: un cranio conservato in norma dorsale, mancante dell'estremità del rostro e di parte del lato destro (Lehman 1966, pl. IV B); un cranio, conservato ancora articolato alla mandibola a bocca chiusa, mancante di parte della metà posteriore della regione postorbitale (olotipo - Lehman 1966, pl. V B; pl. VI A, B); un cranio completo in cui si possono osservare le superfici dorsale e occipitale

(Lehman 1979, pl. II A, B); ed un cranio parziale, articolato alla mandibola, che conserva anche alcune scaglie del dorso (Janvier, 1992: pl. I, pl. II-1).

Il materiale malgascio riferito a *Tertrema* consiste di un'unica porzione rostrale di un muso, osservabile nelle norme dorsale e palatale (Lehman, 1979: figs. 1, 2; pl. IA, B).

Tertremoides ambilobensis è invece rappresentato da un unico cranio, all'incirca completo, con la metà dorsale della mandibola osservabile in norma laterale (Lehman, 1979: fig. 4, pl. III A, B).

La sinonimia delle due specie di Lehman *Trematosaurus madagascariensis* e *Tertremoides ambilobensis* fu proposta da Schoch & Milner (2000: 115), sulla base della simile morfologia della regione postorbitale della tavola cranica e di andamento e struttura dei solchi del sistema della linea laterale. Questi autori, riconoscendo che il materiale malgascio non mostrava particolari affinità con il genere *Trematosaurus*, riferirono tutto il materiale al genere *Tertremoides*, sotto la nuova combinazione *Tertremoides madagascariensis*. Per quanto riguarda il rostro riferito da Lehman (1979) a *Tertrema*, Schoch & Milner (2000) si limitarono ad elencarlo tra il materiale riferito a quel genere senza alcun commento dettagliato.

Sulla presenza di *Tertrema* in Madagascar, Steyer (2002) riportò che, successivamente a Lehman (1979), l'esemplare venne considerato come appartenente a un trematosauride indeterminato da diversi autori (per un approfondimento sulla questione vedere Steyer, 2002). Steyer (2002) suggerì anche che *T. madagascariensis* potrebbe in realtà essere un individuo giovane di *Trematosaurus brauni* (le differenze tra le due specie a suo avviso potrebbero essere legate all'immaturità degli esemplari malgasci) ma mantenne la prima come una specie valida, in attesa di una revisione sistematica del materiale. Infine, Steyer (2002) considerò *Tertremoides ambilobensis* come un taxon non valido e diagnosticato su caratteri che variano in relazione allo stadio ontogenetico dell'individuo (per un approfondimento sui caratteri che variano durante l'ontogenesi vedere Steyer, 2000) come, ad esempio, la mancata confluenza dei canali sensoriali infraorbitali e sopraorbitali del sistema della linea laterale, le orbite relativamente grandi, l'ornamentazione del tetto cranico

mancante di tubercoli e il margine occipitale del cranio concavo. Secondo Steyer (2002) *Tertremoides ambilobensis* potrebbe rappresentare un esemplare giovane, quasi sub-adulto, di *Trematosaurus madagascariensis*, oppure uno dei primi stadi giovanili di *Trematosaurus brauni*, nel caso in cui *T. madagascariensis* rappresentasse esso stesso un giovane di *Trematosaurus brauni*. Recentemente, Schoch (2006), in accordo con quanto detto da Schoch & Milner (2000), riconobbe *Tertremoides madagascariensis* come l'unica specie valida. I risultati della sua analisi filogenetica dei trematosauridi, nella quale il problema dei caratteri legati all'ontogenesi è stato preso in considerazione durante la codifica di tali caratteri, mostrano *Tertremoides madagascariensis* come una specie ben distinta e allo stesso tempo più derivata di *Trematosaurus brauni*, avente maggiori affinità con *Trematolestes hagdorni* del Triassico medio (una forma quindi più recente) della Germania. In questo capitolo descriviamo un nuovo cranio parzialmente conservato che rappresenta il primo reperto di trematosauride malgascio non riferibile a *Wantzosaurus* a mostrare, esposta in norma palatale (ventrale), la porzione del palato compresa tra il margine posteriore delle vacuità palatali anteriori e il margine anteriore della finestra subtemporale. Questo ci permette di approfondire la conoscenza dell'anatomia dei trematosauridi malgasci e di investigare ulteriormente le loro discusse affinità tassonomiche.

Materiali e metodi

L'esemplare studiato in questo capitolo è catalogato nelle Collezioni di Paleontologia dei Vertebrati del Museo di Storia Naturale di Milano (acronimo MSNM V) con il numero MSNM V2993.

L'esemplare, conservato come un calco naturale in un nodulo siliceo, non calcareo, di forma sub-triangolare ed aperto in due metà (Figs. 5.1, 5.2), è stato calcato in negativo con elastomeri per lo studio. I caratteri morfologici descritti qui di seguito fanno riferimento a questo calco, che è una rappresentazione fedele dell'anatomia scheletrica originale. Tuttavia, a causa di questo tipo particolare di conservazione in negativo, a livello dei denti non è stato possibile ottenere alcuna

informazione riguardante le pieghe labirintodonti dello smalto e la cavità della polpa. Il nodulo venne raccolto in superficie da raccoglitori di fossili indigeni negli anni novanta, lungo la sponda destra del fiume Ifasy, pochi chilometri a nordest dal villaggio di Anaborano, nel Bacino di Ankitokazo (Besairie, 1972), regione di Ambilobe, provincia di Diégo Suarez, Madagascar nordoccidentale (Fig. 3.1) (vedere anche Maganuco *et al.*, in press, e i capitoli 3 e 4 per maggiori dettagli sulla località e sull'associazione faunistica). In assenza di altri marker stratigrafici e di dati più completi sulla stratigrafia e, più in generale, sulla geologia del luogo, sulla base della frequente associazione del conostraco *Eustheria (Magniestheria) truempyi* - noto anche nella Formazione Bernburg della Germania, riferita alla base dell'Olenekiano - all'interno dei noduli contenenti fossili provenienti dal Bacino di Ankitokazo, l'esemplare oggetto di studio in questo capitolo e gli altri trematosauridi malgasci sopra elencati possono essere riferiti all'Olenekiano (Yanbin *et al.*, 2002), 249.7 – 245 MA seguendo la stratigrafia ICS (Gradstein *et al.*, 2004). I trematosauridi malgasci non sono quindi dell'Induano, come riportato in precedenza da altri autori (ad es., Schoch & Milner, 2000).

Paleontologia Sistemática

TEMNOSPONDYLI Zittel 1887-1890 (*sensu* Milner, 1990)

STEREOSPONDYLI Zittel 1887-1890 (emend. Fraas, 1889)

TREMATOSAURIDAE Watson, 1919

cf. *TERTREMOIDES MADAGASCARIENSIS* (Lehman, 1966) Schoch & Milner, 2000

Figure 5.1 - 4.

Trematosaurus madagascariensis Lehman 1966, pl. IV B, V B; VI A, B; Lehman 1979, pl. II A;

Janvier, 1992: pl. I, pl. II-1.

Tertremoides ambilobensis Lehman, 1979, fig. 4, pl. III A, B.

Osservazioni sulla tassonomia - Concordiamo con Schoch & Milner (2000) che dal confronto di tutto il materiale cranico del Triassico inferiore del Madagascar nordoccidentale riferito in precedenza ai generi *Tertremoides* e *Trematosaurus* (vedere introduzione) non emergono differenze degne di nota tra i due taxa; sulla base delle conoscenze attuali non c'è alcuna evidenza della presenza di più di un genere monospecifico di trematosauride oltre a *Wantzosaurus elongatus*. Seguendo la revisione sistematica di Schoch & Milner (2000; vedere introduzione), *Tertremoides madagascariensis* è l'unica specie che consideriamo valida e alla quale il materiale qui sopra elencato deve essere riferito, in assenza di nuovo e più completo materiale e in attesa di una ridescrizione degli esemplari studiati da Lehman. Perciò, noi riferiamo con cautela a questo taxon l'esemplare MSNM V2993, così come la porzione rostrale di muso ipoteticamente riferito da Lehman (1979: figs. 1, 2; pl. IA, B) a *Tertrema* (vedere discussione).

Descrizione e confronti

L'esemplare MSNM V2993 consiste di un cranio incompleto, sub-triangolare e stretto, lungo 177 mm e largo 120 mm, privo della punta del muso e di gran parte della regione postorbitale.

Rappresenta uno dei più grandi esemplari di trematosauo rinvenuti fino ad oggi in Madagascar, paragonabile nella taglia solo all'individuo MNHN MAE 3045 descritto e figurato da Janvier (1992).

Tetto cranico (Fig. 5.3) - MSNM V2993 mostra la superficie ventrale del tetto cranico, e non la più comunemente descritta superficie dorsale. Per questo motivo, nessun dettaglio dell'ornamentazione del tetto cranico può essere osservato e solo possibili tracce dei solchi del sistema della linea laterale sono state identificate. La superficie delle ossa, inoltre, si è conservata assai male, rendendo impossibile una chiara identificazione delle suture craniche ad eccezione di rari e brevissimi tratti.

La maggior parte della descrizione del tetto cranico verte quindi sul profilo generale, sulle aperture craniche e sullo stato di conservazione.

La porzione antorbitale del cranio è per lo più incompleta sul lato sinistro. Il nasale sinistro, al pari delle ossa e delle strutture anteriormente ad esso, è quasi interamente mancante, lasciando intravedere il palato sottostante in norma dorsale. Un grande osso, consumato e non identificato, poggia sulle ossa del tetto cranico anteriormente all'orbita sinistra, mascherando il contatto tra giugale, lacrimale e mascellare. Anteriormente a quest'osso non identificato, è esposto un frammento lungo 31 mm e di forma sub-triangolare del mascellare sinistro, mentre medialmente si può osservare parte del complesso prefrontale - frontale. La porzione mancante di tetto cranico medialmente al mascellare destro permette di osservare la coana in norma dorsale. Un profondo solco, conservato bilateralmente nella stessa posizione ai lati del tetto cranico, può essere interpretato come parte del solco infraorbitale del sistema della linea laterale. È all'incirca diritto, profondo 1 mm, ampio 2 mm ed è conservato per non più di 30 mm. Due porzioni di un altro possibile solco, interpretato come quello sopraorbitale, sono conservati sul lato destro del cranio: la porzione più anteriore è posta medialmente a ciò che resta del solco infraorbitale, ed è diritta, lunga 31 mm, ampia 2 mm, e profonda 1 mm; la porzione posteriore, che corre parallelamente alla metà posteriore del margine mediale dell'orbita, è lunga circa 20 mm long, ampia 2 mm e molto poco profonda.

Il muso di MSNM V2993 è più completo nella metà destra. Il nasale destro è l'elemento più distinguibile di questa area, benché le sue suture con le ossa circostanti possano essere solo ipotizzate. Misura 51 mm in lunghezza, e secondo le stime effettuate è conservato fino a pochi millimetri dal punto in cui doveva esservi il margine posteriore della narice. Anteriormente al margine rotto del nasale, sulla superficie dorsale del palato può essere osservato il condotto per il passaggio dell'aria che univa la narice alla coana. La presunta posizione della narice, pochi millimetri anteriormente al margine rotto del nasale, è supportata dalla condizione osservabile in

altri trematosauridi dal muso relativamente corto, come *Tetrema acuta* (Wiman, 1917), *Trematosaurus brauni* (Schoch & Milner, 2000), il muso malgascio riferito a *Tetrema* da Lehman (1979) e *Trematolestes hagdorni* (Schoch, 2006): essi mostrano infatti un'estrema vicinanza, talvolta una sovrapposizione, tra il margine posteriore della narice e la porzione anteriore del vomere che porta le grandi zanne vomerine.

La parte conservata della sutura nasofrontale, diretta trasversalmente, lunga 11 mm e denticolata, attraversa la linea mediana del cranio poco più anteriormente del livello a cui si trovano i margini anteriori delle orbite ed indica che in MSNM V2993 i frontali sono meno estesi anteriormente di quanto non lo siano in *Trematosaurus brauni* (Schoch & Milner, 2000: fig. 77), *Trematosaurus madagascariensis* (e.g., Lehman, 1979: fig. 3) e *Trematolestes hagdorni* (Schoch, 2006: fig. 7), o di quanto non appaiano estesi nella ricostruzione di *Tertremoides ambilobensis* proposta da Lehman (1979: fig. 4). L'estensione posteriore sia dei frontali sia dei postfrontali non può essere valutata, essendo essi incompleti. Le strutture solitamente visibili sulla superficie ventrale del tetto cranico, come le lamine sopraorbitali, non sono evidenti sulla porzione conservata dei frontali. Allo stesso modo, il contatto tra prefrontali, frontali e postfrontali non è individuabile.

Gran parte dei giugali, la cui lunghezza stimata è di circa 72 mm, è conservata: il destro mostra parte del suo margine suturale anteriore con il prefrontale; il sinistro è all'incirca completo, conservato posteriormente fino a livello della finestra subtemporale. Poiché l'orbita in norma dorsale è piuttosto vicina al margine laterale del cranio e il tetto cranico è piuttosto piatto, la porzione ossea posta lateralmente ad essa (formata da jugale e mascellare) è molto ridotta e misura solo 5 mm in direzione mediolaterale.

Integrando le informazioni disponibili per entrambe le orbite, si può ricostruire la loro forma e stimare i loro diametri. L'orbita destra manca infatti della porzione posteriore ma conserva il margine anteriore e gran parte di quelli laterale e mediale (con un diametro mediolaterale, o asse minore, di 25 mm). L'orbita sinistra è meno completa ma il contributo del giugale sinistro è

interamente conservato e permette di capire dove il margine laterale della cavità orbitale curvava medialmente per andare a formare il margine posteriore e, di conseguenza, consente di stimare la lunghezza del diametro anteroposteriore o asse maggiore (circa 40 mm). Le orbite, così come ricostruite, si affacciano dorsolateralmente, sono ovali, hanno l'asse maggiore parallelo al margine laterale del cranio e sono posizionate a livello della metà anteriore delle vacuità interpterigoidee. Le orbite appaiono di dimensioni relativamente grandi, con una distanza interorbitale comparativamente bassa: la distanza tra il margine mediale dell'orbita e il piano sagittale mediale del cranio è minore del margine mediolaterale dell'orbita stessa. Le orbite di MSNM V2993 sono quindi più grandi e più vicine alla linea mediana che in *Trematosaurus madagascariensis* (Lehman, 1979) e *Tertrema acuta* (Wiman, 1917), e ancora di più di quanto non lo siano in *Trematosaurus brauni* (Schoch & Milner, 2000); sia nella taglia sia nella distanza interorbitale ricordano quelle di *Tertremoides ambilobensis* (Lehman, 1979) e del grande esemplare adulto di *Trematolestes hagdorni* (Schoch, 2006); sono invece più piccole e meno spaziate l'una dall'altra di quelle dell'esemplare giovanile di *Trematolestes hagdorni* (Schoch, 2006). Alcune grandi ossa indeterminate, fuori posizione e mal conservate, sono visibili all'interno della cavità orbitale sinistra.

Palato (Fig. 5.4 A) - Sebbene incompleto, il palato di MSNM V2993 è conservato meglio del tetto cranico e permette di riconoscere molte strutture anatomiche e di effettuare confronti dettagliati coi trematosauridi di cui si conosce questa regione. Per quanto è dato vedere, il profilo dei margini laterali del cranio di MSNM V2993 è rettilineo, senza il cambio di curvatura a livello delle coane che in *Tertrema acuta* (Wiman, 1917), *Hyperokinodon keuperinus* (Hellrung, 1987) e *Trematolestes hagdorni* (Schoch, 2006) va a ridurre il grado di convergenza dei mascellari prima che essi contattino i premaxillari. Il muso è incompleto, troncato anteriormente a livello del bordo posteromediale delle vacuità palatali anteriori. Infatti, i premaxillari sono quasi del tutto assenti, fatta eccezione per pochi millimetri delle superfici che recano i denti, conservate su ambo i lati

anteriormente alla sutura con il mascellare. Le coane sono sub-ovali e allungate anteroposteriormente, sebbene meno di quanto lo siano in *Tertrema acuta* (Wiman, 1917), e non sono particolarmente grandi. Per forma e dimensione ricordano molto quelle di *Trematosaurus brauni* (Schoch & Milner, 2000). Ciascuna coana è delimitata anteromedialmente dal vomere, lateralmente dal mascellare e posteriormente dal palatino. I vomeri sono pressoché completi, con una piastra vomerina considerevolmente più lunga che ampia. Anteriormente, essi formano il margine posteriore ed arrotondato delle vacuità palatali anteriori e, attraverso un sottile processo, anche la parte conservata del margine mediale. In MSNM V2993, questo sottile processo anteriore dei vomeri è solo poco più ampio del margine posteriore di ciascuna coana. Un processo comparabilmente sottile si può trovare nel muso malgascio riferito da Lehman (1979) a *Tertrema*, mentre tale processo è decisamente più ampio in *Trematosaurus brauni* (Schoch & Milner, 2000), *Tertrema acuta* (Wiman, 1917), *Hyperokinodon keuperinus* (Hellrung, 1987) e *Trematolestes hagdorni* (Schoch, 2006), in cui risulta ampio circa quanto la somma delle due vacuità.

Anteriormente alle coane, ciascun vomere si estende lateralmente fino alla superficie del mascellare da cui si dipartono i denti e porta una coppia di grandi cavità arrotondate, allineate anteroposteriormente, che ospitavano le zanne vomerine; solo la cavità anteriore destra e quella posteriore sinistra conservano le zanne in loco (conservate come buchi asimmetrici nel fossile, Fig. 5.1). Queste grandi zanne, alte fino a 16 mm, sono coniche e finemente striate apicobasalmente. È presente anche una coppia di denti vomerini grandi quanto i denti mascellari, situati parallelamente alla coana e meglio conservati sul lato sinistro del palato. Una fila di denti vomerini parallela alla coana è visibile anche nelle raffigurazioni di *Trematosaurus brauni* (Schoch & Milner, 2000: fig. 77). Grandi zanne vomerine sono invece presenti anche in *Trematolestes* (Schoch, 2006), *Tertrema* (Wiman, 1917), *Hyperokinodon keuperinus* (Hellrung, 1987) e *Trematosaurus brauni* (Schoch & Milner, 2000), sebbene in quest'ultima specie non siano ampie quanto negli altri tre taxa citati e in MSNM V2993. La sutura denticolata tra i vomeri e i palatini può essere tracciata con continuità

solo alle sue estremità anteriori e posteriori, rispettivamente in prossimità delle coane e delle vacuità interpterigoidee. I vomeri si estendono posteriormente a formare un processo subrettangolare che delimita il tratto anteriore del margine mediale delle vacuità interpterigoidee. Questo processo, molto simile in lunghezza a quello rappresentato da Wiman (1917) in *Tertrema acuta* e più corto di quello degli altri trematosauridi come *Trematosaurus brauni* (Schoch & Milner, 2000), ricopre la porzione anteriore del processo cultriforme del parasfenoide.

Il processo cultriforme del parasfenoide di MSNM V2993 ha margini laterali paralleli e, posteriormente, è conservato fino a livello della sutura tra il ramo anteriore dello pterigoide e l'ectopterigoide. È interessante notare come il processo cultriforme di MSNM V2993 mostri caratteristiche non comuni a quelle degli altri trematosauridi: la porzione conservata è piatta ventralmente e squadrata in sezione coronale (come suggerito da Warren, 1980, per *Tertremoides ambilobensis*), come si vede guardando il margine posteriore (Fig. 5.4 B), privo della carenatura ventrale riconosciuta come una sinapomorfia dei trematosauridi nelle principali revisioni filogenetiche del gruppo pubblicate (ad es., Steyer, 2002; Damiani & Yates, 2003; Schoch, 2006); il processo cultriforme è inoltre relativamente ampio, circa il doppio dell'ampiezza delle superfici palatali dei mascellari, mentre è più stretto, ampio tanto quanto una di queste superfici, in *Trematosaurus brauni* (Schoch & Milner, 2000), *Tertrema acuta* (Wiman, 1917) e *Trematolestes hagdorni* (Schoch, 2006).

Entrambi i palatini sono ben conservati e simili nella forma a quelli di *Trematosaurus brauni* (Schoch & Milner, 2000), da cui differiscono principalmente nella taglia e nel numero delle zanne e dei denti: in MSNM V2993 la dentatura palatina infatti consta di una fila di quattro grandi zanne (le prime due decisamente grandi, di altezza stimata attorno ai 16 mm; solo la prima e la quarta cavità sono occupate sul palatino destro, la prima e la terza sul sinistro), anteroposteriormente allineate e simili per forma e dimensioni a quelle vomerine; in *Trematosaurus brauni* ciascun palatino porta una fila dentaria composta da un totale di sei cavità, le prime due ospitanti grandi zanne, le

rimanenti quattro ospitanti denti grandi quanto o leggermente più grandi di quelli mascellari (Schoch & Milner, 2000: fig. 77). Ci sono sette cavità in *Trematolestes hagdorni*, in cui c'è quindi un ulteriore dente (Schoch, 2006: fig. 4 B). Quattro, forse cinque cavità, con due grandi zanne seguite posteriormente da due più piccole e da un dente grande quanto quelli mascellari posti lateralmente alla coana, sembrano invece essere presenti in *Tertrema acuta* ma le suture tra le ossa del palato sono difficilmente leggibili nell'unica figura pubblicata da Wiman (1917: pl. XII).

In MSNM V2993, la sutura denticolata tra palatino ed ectopterigoide, ben visibile sul lato sinistro, è diretta posteromedialmente con un angolo di 60° rispetto all'asse principale della superficie portante i denti e misura 20 mm in lunghezza. Anche gli ectopterigoidi destro e sinistro sono interamente conservati: ciascuno porta una fila di denti che si sviluppa parallelamente a quella del mascellare ed è in continuità con quella palatina. La superficie portatrice dei denti nell'ectopterigoide reca due zanne leggermente più piccole di quelle palatine che le precedono seguite da diversi denti, almeno 14 sul lato destro, sub-circolari in sezione trasversale e di taglia decrescente (il diametro delle cavità che li ospitano passa da 4 a 2 mm) verso la regione posteriore della fila, dove raggiungono la taglia di quelli mascellari. In *Trematosaurus brauni* l'ectopterigoide non porta alcuna zanna e i denti sono più di 20 (Schoch & Milner, 2000). Una coppia di zanne seguita da 15 denti è presente in *Trematolestes hagdorni* (Schoch, 2006). Almeno una grande zanna e più di dieci denti di taglia relativamente grande sono presenti in *Tertrema acuta* (Wiman, 1917).

Al di là del numero e della dimensione dei denti, gli ectopterigoidi si differenziano anche per la loro lunghezza relativa. In MSNM V2993 l'ectopterigoide è tanto lungo quanto la piastra vomerina (circa 70 mm), così come in *Trematolestes hagdorni* (Schoch, 2006) e, probabilmente, in *Tertrema acuta* (Wiman, 1917); è invece evidentemente più corto di quello di *Trematosaurus brauni*, in cui è lungo circa il doppio della piastra vomerina (Schoch & Milner, 2000: fig. 77). La differente lunghezza relativa dei palati di MSNM V2993 e *Trematosaurus brauni* è suggerita anche dalle vacuità interpterigoidee, che, sebbene simili nella loro forma generale (a forma di "D"; vedere Fig.

4 e Schoch & Milner, 2000: fig. 77), appaiono considerevolmente più allungate anteroposteriormente nel secondo. Di entrambi gli pterigoidi è conservata solo parte del ramo anteriore/palatino, che mostra una superficie ventrale granulare. La parte più posteriore del ramo anteriore, per quanto osservabile, presenta un rigonfiamento mediolaterale, che dà una leggera convessità al margine mediale, interrompendo la curvatura altrimenti regolarmente concava della superficie laterale delle vacuità interpterigoidee. Questo andamento è visibile anche in norma dorsale. Una piccola porzione del giugale sinistro appare come un cuneo tra il ramo anteriore dello pterigoide, l'ectopterigoide e il mascellare. Come in *Trematosaurus brauni*, il giugale borda il margine anteriore della finestra subtemporale. Le estremità posteriori dei mascellari che formavano l'angolo anterolaterale delle finestre subtemporali sono assenti, ma con ogni probabilità l'intera superficie di tali ossa che recava i denti è conservata, meglio visibile nell'elemento destro. Sfortunatamente, dei denti mascellari si sono conservate solo le cavità vuote: esse sono sub-circolari in sezione trasversale, solo leggermente compressi in direzione anteroposteriore lateralmente ai palatini. Il diametro delle cavità varia da 2 a 2.5 mm. La condizione in cui i denti mascellari sono numerosi e delicati è indicata da Schoch (2006) come un carattere derivato condiviso da *Trematolestes hagdorni*, *Tertremoides madagascariensis* e i trematosauridi loncorinchini. In MSNM V2993, la separazione tra il mascellare e gli elementi del palato medialmente ad esso è marcata da un canale longitudinale poco profondo. Questo canale separa la superficie dentaria del mascellare da quella palatale e serviva presumibilmente per accomodare le punte dei denti del dentale quando la bocca dell'animale era chiusa (vedere Paleobiologia).

Discussione

Affinità tassonomiche - MSNM V2993 certamente non è riconducibile alla specie *Wantzosaurus elongatus*, la quale ha: vacuità interpterigoidee più allungate con orbite in posizione più posteriore rispetto ad esse; frontali e nasali considerevolmente allungati già negli esemplari giovani; palatini

che sembrano essere esclusi dalle vacuità interpterigoidee da un contatto tra il processo posteriore del vomere e l'ectopterigoide; palatino che porta solo due zanne; vomere che, medialmente alla coana, porta una sola zanna non seguita da denti o denticoli; un processo cultriforme del parasfenoide a forma di lama di coltello, cioè sottile e con una carena ventrale affilata.

Nonostante il numero limitato di confronti diretti che si possono fare tra MSNM V2993 e gli altri esemplari fossili di trematosauridi del Madagascar, le caratteristiche anatomiche confrontabili sono consistenti con l'assegnazione di MSNM V2993 a *Tertremoides madagascariensis*, l'unica altra specie malgascia che riteniamo valida. Infatti, la taglia, la forma, la posizione e l'orientazione delle orbite, la distanza stimata tra orbite e narici, il profilo e le proporzioni del cranio di MSNM V2993 sono assimilabili a quelli degli altri esemplari di *Tertremoides madagascariensis*. La stessa combinazione di caratteristiche rende più debole una possibile attribuzione di MSNM V2993 a *Tertrema*, *Trematolestes* o *Trematosaurus*, o al poco conosciuto *Hyperokynodon*. Solo l'estensione anteriore dei frontali sembra essere minore in MSNM V2993 che negli altri esemplari conosciuti di *Tertremoides madagascariensis* ma si deve tener conto del fatto che la sutura nasofrontale è stata solo tentativamente identificata nel primo e chiaramente tracciata in un solo esemplare del secondo (Lehman, 1979: fig. 3).

Confronti più dettagliati tra MSNM V2993 e gli altri trematosauridi non malgasci sono fattibili sulla base dell'anatomia del palato, sebbene alcune caratteristiche di *Tertrema acuta* siano poco conosciute e gran parte delle informazioni riguardanti *Trematolestes hagdorni* siano note solo per individui giovani (Schoch, 2006): MSNM V2993 ricorda *Trematosaurus brauni* per la taglia e la forma delle coane e nell'avere una fila di denti parallela alla coana - un carattere plesiomorfico secondo Schoch (2006); MSNM V2993 ricorda sia *Tertrema acuta* sia *Trematolestes hagdorni* nelle proporzioni dell'ectopterigoide e nell'avere zanne vomerine decisamente grandi; MSNM V2993 ricorda *Tertrema acuta* nell'avere un processo posteriore dei vomeri corto che ricopre per un breve tratto il processo cultriforme del parasfenoide e nell'avere quattro zanne palatine (seguite però

da un dente nel secondo); MSNM V2993 ricorda *Trematolestes hagdorni*, *Tetremoides madagascariensis* e i trematosauridi loncorinchini nell'averne denti mascellari piccoli, numerosi e delicati; infine, MSNM V2993 ricorda *Trematolestes hagdorni* nella taglia e nel numero di denti e zanne dell'ectopterigoide.

MSNM V2993 si differenzia da *Tertrema acuta*, *Trematolestes hagdorni* e *Trematosaurus brauni* nell'averne un processo anteriore dei vomeri considerevolmente più stretto e un processo cultriforme più ampio, con una superficie ventrale piatta e senza alcuna traccia di carena ventrale. Come già citato, un processo cultriforme stretto e affilato è stato riconosciuto come una sinapomorfia dei trematosauridi nelle più recenti revisioni filogenetiche del gruppo (e.g., Steyer, 2002; Damiani & Yates, 2003; Schoch, 2006). Perciò, la condizione plesiomorfica mostrata da MSNM V2993 potrebbe rappresentare sia un tratto plesiomorfico sia una reversione alla condizione plesiomorfica avvenuta solo nel taxon malgascio (in questo caso si tratterebbe di un'autapomorfia).

In conclusione, MSNM V2993 mostra più affinità con *Tertrema acuta* e *Trematolestes hagdorni* che con *Trematosaurus brauni* (sebbene alcune affinità sono state riscontrate anche con quest'ultima specie) più alcune caratteristiche peculiari mai riportate in precedenza nei trematosauridi (solo supposte per *Tetremoides ambilobensis* da Warren, 1998). Questa combinazione di caratteristiche dimostra chiaramente la presenza nella fauna malgascia di almeno un genere di trematosauride ben distinto dalla forma a muso lungo *Wantzosaurus*, e non riferibile né a *Trematosaurus* né ad alcun altro genere noto al di fuori del Madagascar.

A nostro parere, anche il muso malgascio assegnato da Lehman (1979: figs. 1, 2; pl. IA, B) a *Tertrema* non dovrebbe essere riferito a tale genere. Come l'olotipo di *Tertrema*, quell'esemplare malgascio ha certamente una punta del muso troncata, vacuità palatali anteriori molto grandi e allungate e una depressione sulla superficie del processo mediano posteriore dei premaxillari (Lehman, 1979); tuttavia, differisce da *Tertrema* (Wiman, 1917) nell'averne margini laterali del muso

meno rettilinei, narici considerevolmente meno allungate e, soprattutto, per i suoi grandi e peculiari denti premaxillari, uno dei quali posto in corrispondenza della sutura interpremaxillare. Denti così grandi e con una tale disposizione non sono presenti negli altri taxa di trematosauridi presi in considerazione in questo studio, sebbene due grossi denti siano visibili all'estremità del rostro di *Trematolestes* e denti via via più grandi verso l'estremità del muso siano stati descritti e figurati da Lehman (1966: pl. VI A, B) in *Tertremoides madagascariensis*. Un apice del rostro troncato è presente, ad esempio, anche in *Trematosaurus brauni*, mentre grandi cavità per le zanne vomerine sono presenti in *Trematosaurus brauni*, *Tertrema acuta*, *Trematolestes hagdorni* e MSNM V2993. Perciò, a nostro avviso il muso malgascio descritto da Lehman non dovrebbe essere assegnato né a *Tertrema* né a *Trematosaurus* né a *Trematolestes*. Piuttosto, le poche caratteristiche confrontabili tra l'esemplare di Lehman e MSNM V2993 (ad es., un processo anteriore del vomere molto stretto, e taglia e numero delle zanne) suggeriscono che essi potrebbero appartenere allo stesso taxon.

L'unica altra porzione palatale forse non attribuibile a trematosauridi loncorinchini è quella descritta da Lehman (1961: pl. III E) e riferita a un trematosauriano indeterminato. Confronti tra questo esemplare e MSNM V2993 non possono però essere fatti, poiché il primo è costituito da elementi più posteriori (pterigoidi incompleti e una piastra del parasfenoide con la porzione posteriore del processo cultriforme) e, oltretutto, conservati e osservabili nella sola norma dorsale.

Affinità filogenetiche - Un'analisi filogenetica degli stereospondilomorfi, basata su 45 taxa e 86 caratteri di cranio e mandibola, è stata trattata nel capitolo 4 (vedere anche Maganuco *et al.*, in press.). Tale analisi è focalizzata sulle affinità del capitosauo *Edingerella madagascariensis*. Tuttavia, poiché tratta tutte le linee principali di Stereospondyli, è stato possibile partire da essa, tenendo buona la descrizione dei caratteri e ampliando la matrice dei dati con l'aggiunta di nuovi taxa. Essendo il paragrafo presente volto ad analizzare la posizione filogenetica all'interno dei trematosauridi sia dell'esemplare MSNM V2993 sia dei trematosauridi malgasci non-loncorinchini, abbiamo aggiunto alla matrice dei dati le codifiche delle seguenti ulteriori nove unità tassonomiche

operative (fonti in Appendice 1; codifiche in Appendice 2) per un totale di 54 taxa terminali: il nuovo esemplare MSNM V2993; il muso di trematosauride malgascio descritto da Lehman (1979) e da esso riferito al genere *Tertrema*; le specie malgascse *Trematosaurus madagascariensis* e *Tertremoides ambilobensis*, codificate separatamente al fine di testare la loro sinonimia; più cinque ulteriori specie di trematosauridi, ovvero *Aphaneramma rostratum*, *Cosgriffius campi*, *Lyrocephaliscus euri*, *Platystega depressa* e *Tertrema acuta*. La matrice dei dati finale, compilata con NDE (Page, 2001), è stata analizzata con PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002) attraverso il comando 'heuristic search' per la ricerca dell'albero più parsimonioso (MPT). La trasformazione dei caratteri è stata ottimizzata tramite le opzioni di PAUP sia in forma accelerata (ACCTRAN) sia ritardata (DELTRAN). L'analisi ha generato 420 alberi più parsimoniosi (MPT), che richiedono 517 passaggi e sono caratterizzati da un indice di consistenza (CI) pari a 0.2263, un indice di ritenzione (RI) pari a 0.6444 e un indice di consistenza riscalato (RC) pari a 0.1458. L'albero di consenso Majority-Rule dei 420 MPT è rappresentato in Fig. 5.5. La seguente discussione si basa su tale albero di consenso. L'opzione 'tree description' di PAUP è stata usata per ricostruire lo stato dei caratteri per i nodi interni (Tab. 5.1), basandosi su uno dei MPT mostrante una topologia identica a quella dell'albero di consenso Majority-Rule.

Un'indagine dettagliata delle relazioni tra gli stereospondili non trematosauriani va oltre lo scopo di questo capitolo. Le relazioni tra i taxa non trematosauriani sono discusse in Maganuco *et al.* (in press) e trattate meglio negli altri capitoli di questa tesi (4 e 6) (verranno discusse in maggior dettaglio anche in Maganuco *et al.*, in prep.).

Notiamo tuttavia che l'aggiunta di diversi taxa terminali trematosauridi non ha influenzato la topologia generale dell'albero ottenuta nel capitolo 4 e da Maganuco *et al.* (in press), dove la differenza principale risiede nella posizione di *Lydekkerina*, *Chomatobatrachus* e *Deltacephalus*: nell'analisi di questo capitolo, tali taxa risultano basali al clade di stereospondili dal muso corto e non strettamente imparentati al clade formato da Capitosauria + Trematosauria; viceversa, nel

capitolo 4 e in Maganuco *et al.* (in press) essi risultano sister taxa di Capitosauria + Trematosauria e non strettamente imparentati al clade di stereospondili dal muso corto.

Per quanto riguarda i trematosauri, la presente analisi filogenetica suggerisce che MSNM V2993, il muso malgascio riferito da Lehman a *Tertrema* (1979) e i resti attribuiti fino ad oggi a *Tertremoides ambilobensis* o *Trematosaurus madagascariensis* potrebbero essere appartenuti ad una singola specie, *Tertremoides madagascariensis sensu* Schoch & Milner (2000), in assenza di una revisione sistematica dettagliata del materiale di Lehman depositato presso il Muséum national d'Histoire naturelle di Parigi, Francia.

Il gruppo composto da questo materiale malgascio non loncorinchino e probabilmente monospecifico è risultato essere strettamente imparentato alla specie tedesca *Trematolestes hagdorni*, con la quale forma il 'clade *Trematolestes*' riscontrato da Schoch (2006). Degno di nota è il fatto che in alcuni dei MPT, *Trematolestes hagdorni* risulta essere sister taxon dell'uno o dell'altro esemplare/specie malgascio: ciò è da mettere in relazione al fatto che gli esemplari/specie malgasci sono poco conosciuti per diversi caratteri presenti nella matrice dei dati. Perciò, le relazioni all'interno del 'clade *Trematolestes*' non sono ben risolvibili sulla base della sola filogenesi.

Tuttavia, la topologia mostrata in Fig. 5.5, in cui *Trematolestes hagdorni* è la specie sorella del raggruppamento monofiletico comprendente il materiale malgascio, è la più verosimile prendendo in considerazione anche le affinità tassonomiche discusse in precedenza e il contesto geologico / stratigrafico.

Come in Schoch (2006), il 'clade *Trematolestes*' è radicato all'interno dei trematosauri dal muso slanciato ma, diversamente da quanto riscontrato da tale autore, è più imparentato a *Tertrema acuta* che ai trematosauridi loncorinchini. I Lonchorhynchinae formano un gruppo monofiletico in cui *Aphaneramma rostratum* è la specie più basale. Le relazioni interne del gruppo differiscono quindi da quelle riscontrate da Schoch (2006), in cui *Wantzosaurus elongatus* è la specie più basale delle

tre. Tuttavia, come fatto notare da Schoch (2006), le relazioni interne dei Lonchorhynchinae possono essere influenzate dal fatto che *Aphaneramma rostratum* è poco conosciuto per molti caratteri.

Lyrocephaliscus euri, *Trematosaurus brauni* e *Platystega depressa* sono stem-taxa del gruppo monofiletico dei trematosauri dal muso slanciato, formando una politomia irrisolta nello strict consensus tree. Secondo l'albero di consenso Majority-Rule mostrato in Fig. 5.5, la prima specie sarebbe la più basale delle tre, mentre l'ultima la più derivata.

Angusaurus e *Thoosuchus yakovlevi* risultano membri basali di Trematosauroida (*sensu* Yates & Warren 2000, cioè definito come l'antenato comune più recente di *Thoosuchus* e *Trematosaurus brauni* e tutti i suoi discendenti), con la seconda specie risultante la più basale delle due.

Seguiamo Yates & Warren (2000) nel ridefinire il taxon Trematosauria Romer, 1947 come tutti quegli stereospondili che condividono un più recente antenato comune con *Trematosaurus* piuttosto che con *Parotosuchus*. Il taxon Trematosauria nella presente analisi è perciò formato da *Benthosuchus sushkini* più i Trematosauroida e risulta il sister taxon di Capitosauria (taxon per il quale seguiamo la definizione di Damiani & Yates, 2003 che hanno ridefinito i Capitosauria Yates & Warren, 2000 come tutti quegli stereospondili che condividono un più recente antenato comune con *Parotosuchus* piuttosto che con *Trematosaurus*).

Attribuzione sistematica - Nell'analisi filogenetica di Schoch (2006) *Trematolestes hagdorni* è la specie sorella di *Tertremoides madagascariensis*: queste due specie più i Lonchorhynchinae formano il sister taxon di *Tertrema acuta*, mentre *Trematosaurus brauni* è un trematosauride basale che non è strettamente legato al taxon malgascio (come avevano già riconosciuto in precedenza Schoch & Milner, 2000). Le relazioni filogenetiche tra *Tertremoides madagascariensis* e gli altri trematosauridi riscontrate da Schoch (2006) sono simili a quelle emerse in questo studio ed entrambe risultano concordi alle affinità tassonomiche riscontrate tra MSNM V2993 e gli altri

trematosauridi sulla base delle caratteristiche del palato (come citato nel paragrafo relativo alle affinità tassonomiche, MSNM V2993 mostra più affinità con *Tertrema acuta* e *Trematolestes hagdorni* che con *Trematosaurus brauni*, e possiede altre caratteristiche peculiari che mostrano che si tratta di un taxon distinto). Questo è in accordo anche con l'ipotetica attribuzione di MSNM V2993 a cf. *Tertremoides madagascariensis* che è stato possibile proporre sulla base del profilo del cranio e delle caratteristiche del tetto cranico.

Perciò, in mancanza di nuovo e più completo materiale e di una revisione sistematica di quello noto, si preferisce cautelativamente non erigere un nuovo taxon per MSNM V2993, che - come detto in precedenza - viene riferito provvisoriamente, assieme al muso descritto da Lehman (1979: figs. 1, 2; pl. IA, B) e agli altri esemplari malgasci - eccetto quelli riconducibili alla specie *Wantosaurus elongatus* e il palato appartenente a un trematosauriano indeterminato figurato da Lehman (1961, pl. III E) - a cf. *Tertremoides madagascariensis* (Lehman, 1966) Schoch & Milner, 2000.

Infine, sulla base dell'assegnazione sistematica dei vari esemplari qui proposta e dei risultati della filogenesi, proponiamo una ricostruzione del cranio di cf. *Tertremoides madagascariensis* in norma palatale (Fig. 5.6).

Taglia e stadio ontogenetico - È interessante notare che tutti gli esemplari malgasci riferibili a *Tertremoides madagascariensis* sono individui di notevoli dimensioni (lunghezza stimata del cranio fino a 300 mm) e allo stesso tempo sono caratterizzati dall'aver orbite grandi. La lunghezza del cranio è comparabile a quella di *Tertrema acuta* (Wiman, 1917) e sorpassa di gran lunga quella degli individui adulti di *Trematosaurus brauni* (Schoch & Milner, 2000). Le orbite di tutti gli esemplari malgasci, MSNM V2993 compreso, sono relativamente più grandi di quelle di *Tertrema acuta*, e lo sono ancora di più rispetto a quelle di *Trematosaurus brauni*, mentre la loro taglia è confrontabile a quella dei crani adulti di *Trematolestes hagdorni*; orbite grandi quanto quelle di MSNM V2993 o di diametro ancora maggiore sono mantenute negli adulti di *Wantosaurus*

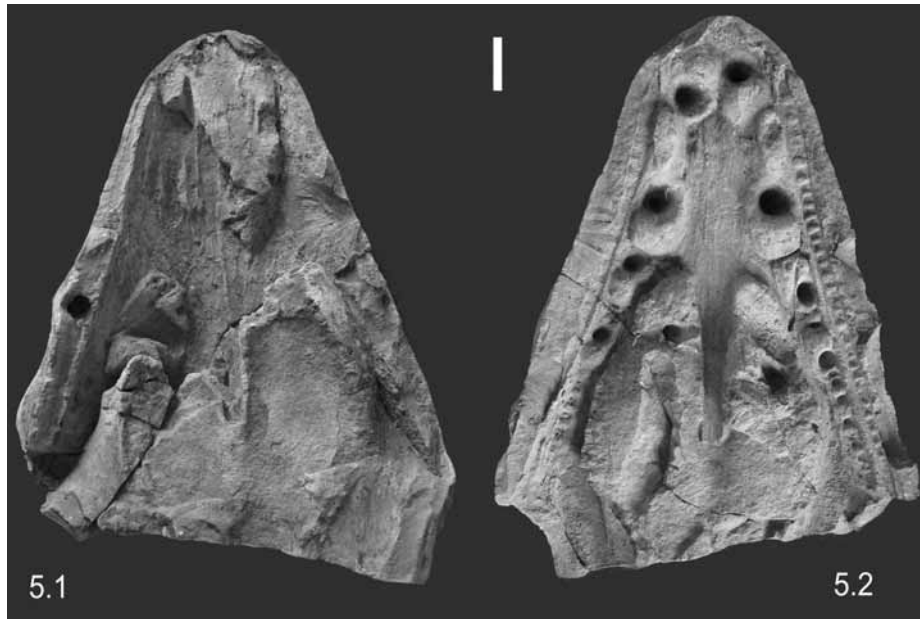
elongatus (Steyer, 2002). Sebbene la taglia assoluta presa da sola non sia un criterio valido per stabilire lo stadio di sviluppo di un individuo (Steyer, 2000), questi esempi mostrano come orbite grandi e taglia adulta possano coesistere in alcune specie di trematosauridi. Così, MSNM V2993 e gli altri esemplari di *Tertremoides madagascariensis* potrebbero rappresentare individui giovani di specie di taglia notevole o, in alternativa, individui adulti che mantengono orbite di dimensioni ragguardevoli accompagnate da una distanza interorbitale relativamente ridotta. Seguendo quanto puntualizzato da Schoch (2006), consideriamo più plausibile la seconda ipotesi.

Paleobiologia - La dentatura di MSNM V2993 indica una dieta carnivora. I piccoli denti mascellari e quelli grandi del palato formavano due file parallele nello spazio tra le quali, con ogni probabilità, si andava ad incastrare la fila dei denti del dentale quando le mascelle venivano serrate. I denti acuminati, da circolari a ovali in sezione trasversale, erano più adatti a forare ed afferrare che a squarciare e tagliare o rompere. I trematosauridi sono solitamente considerati piscivori e acquatici, alcuni di essi chiaramente marini (vedere, ad es., Warren, 2000; Steyer, 2002). Assumendo uno stile di vita acquatico anche per MSNM V2993, la dentatura con il meccanismo di incastro delle mascelle, il muso relativamente stretto che offriva una bassa resistenza nei movimenti in acqua e la taglia corporea ragguardevole lo avrebbero reso uno dei principali predatori del suo ecosistema, ben adatto ad afferrare prede rapide e sguscianti come i pesci osteitti coevi (vedere ad es., Beltan, 1996) e gli invertebrati dal corpo molle.

Tab. 5.1 - Apomorfie non ambigue, apomorfie aggiuntive ottenute tramite l'ottimizzazione ritardata dello stato dei caratteri (DELTRAN) e apomorfie aggiuntive ottenute tramite l'ottimizzazione accelerata dello stato dei caratteri (ACCTTRAN) che descrivono i nodi e i taxa terminali di trematosauri visibili in Fig. 5. I cladi sono indicati nella colonna dei nodi tramite la dicitura "taxon X + taxon Y": essa si riferisce al clade meno inclusivo dell'albero di consenso Majority-Rule che comprende i due taxa dati e non implica una diretta relazione di tipo "sister-taxon" tra di essi. Nella colonna dei nodi sono indicati anche le abbreviazioni, i termini sistematici e i nomi informali utilizzati in Fig. 5 per definire alcuni cladi. Il simbolo "→" indica il cambiamento di stato avvenuto ad ogni nodo per ciascun carattere.

Nodo / taxon terminale	Apomorfie non ambigue	Apomorfie aggiuntive (DELTRAN)	Apomorfie aggiuntive (ACCTTRAN)
Trematosauria + Capitosauria	77 (0→1); 78 (0→1); 81 (0→1).	8 (0→1).	28 (0→1).
D , Trematosauria	3 (0→1); 4 (0→1); 6 (0→1); 9 (0→1); 21 (0→1); 23 (0→1); 24 (0→1); 25 (0→1); 26 (0→1); 45 (0→1); 50 (1→2); 55 (0→2); 68 (0→1).	57 (0→1).	Nessuna.
<i>Benthosuchus sushkini</i>	5 (0→2); 7 (0→1); 12 (0→1); 46 (0→1); 47 (0→1); 57 (1→2); 80 (0→1).	28 (0→1); 39 (0→1); 54 (2→0).	Nessuna.
E , Trematosauroida	11 (0→1); 20 (0→1); 52 (1→2); 58 (1→2); 59 (1→0); 67 (0→1); 69 (0→1); 83 (0→1); 84 (0→1); 85 (0→1); 86 (0→1).	Nessuna.	28 (1→0); 34 (1→0); 39 (1→0); 54 (0→2).
<i>Thoosuchus yakovlevi</i>	29 (0→1); 38 (0→2); 72 (0→1).	34 (1→0).	Nessuna.
<i>Angusaurus + Wantzosaurus elongatus</i>	31 (0→1); 65 (0→1).	34 (1→3);	34 (0→3).
<i>Angusaurus</i>	47 (0→1).	Nessuna.	Nessuna.
<i>Lyrocephaliscus euri + Wantzosaurus elongatus</i>	5 (0→1); 13 (0→1); 40 (0→1); 49 (0→1); 71 (0→2).	Nessuna.	9 (1→0).
<i>Lyrocephaliscus euri</i>	2 (1→0); 4 (1→0); 6 (1→0); 19 (0→1); 24 (1→0); 55 (2→1); 64 (0→1).	9 (1→0); 34 (3→0).	34 (3→0).
<i>Trematosaurus brauni + Wantzosaurus elongatus</i>	53 (0→1); 70 (0→1).	Nessuna.	38 (0→2).
<i>Trematosaurus brauni</i>	54 (2→1); 59 (0→1).	38 (0→2).	9 (0→1).
<i>Platystega depressa + Wantzosaurus elongatus</i>	18 (0→1).	Nessuna.	77 (1→0).
<i>Platystega depressa</i>	5 (1→0); 8 (1→0); 19 (0→2); 68 (1→0).	34 (3→0).	34 (3→0).

Nodo / taxon terminale	Apomorfie non ambigue	Apomorfie aggiuntive (DELTRAN)	Apomorfie aggiuntive (ACCTAN)
F , slender-headed trematosaurs (<i>Trematolestes hagdorni</i> + <i>Wantzosaurus elongatus</i>)	47 (0→1).	77 (1→0).	33 (1→0).
G , Lonchorhynchinae	4 (1→2); 5 (1→2); 14 (0→1); 58 (2→1).	Nessuna.	84 (1→0).
<i>Aphaneramma rostratum</i>	24 (1→0); 31 (1→0); 37 (1→2).	84 (1→0);	33 (0→1); 38 (2→0); 57 (0→1).
<i>Cosgriffius campi</i> + <i>Wantzosaurus elongatus</i>	13 (1→0); 15 (0→1); 59 (0→1).	57 (1→0).	54 (2→0); 70 (1→0).
<i>Cosgriffius campi</i>	6 (1→0); 52 (2→0).	Nessuna.	Nessuna.
<i>Wantzosaurus elongatus</i>	26 (1→0); 34 (3→1); 51 (0→2); 68 (1→0).	33 (1→0); 38 (0→2); 54 (2→0); 70 (1→0).	Nessuna.
<i>Trematolestes hagdorni</i> + <i>Tertrema acuta</i>	51 (0→1); 64 (0→2).	9 (1→0); 33 (1→0).	40 (1→0); 81 (1→0).
<i>Tertrema acuta</i>	31 (1→0); 37 (1→0); 47 (1→2); 68 (1→0).	38 (0→2); 51 (1→2).	Nessuna.
H , 'Trematolestes clade' (<i>Trematolestes hagdorni</i> + MSNM V2993)	8 (1→0); 10 (0→2); 13 (1→0); 16 (0→1); 26 (1→0).	57 (1→0).	38 (2→0); 73 (0→1).
<i>Trematolestes hagdorni</i>	4 (1→0).	51 (1→2); 73 (0→1); 81 (1→0).	Nessuna.
I , <i>Tertremoides</i> <i>madagascariensis</i> (<i>Trematosaurus</i> <i>madagascariensis</i> + MSNM V2993)	Nessuna.	40 (1→0).	19 (0→1); 44 (0→1); 51 (2→1); 53 (1→0); 54 (2→1); 67 (1→0); 69 (1→2).
<i>Trematosaurus</i> <i>madagascariensis</i>	Nessuna.	19 (0→1); 44 (0→1).	Nessuna.
MSNM V2993 + Malagasy "Tertrema" snout	Nessuna.	53 (1→0).	Nessuna.
Malagasy "Tertrema" snout	Nessuna.	54 (2→1).	Nessuna.
MSNM V2993	Nessuna.	67 (1→0); 69 (1→2).	Nessuna.



Figs. 5.1 e 5.2 - Foto dell'esemplare MSNM V2993: il nodulo, aperto a metà, contiene l'impronta naturale della superficie ventrale del tetto cranico (5.1) e del palato (5.2) di un cranio parziale di trematosauride. La scala metrica equivale a 20 mm. (Foto di SM).

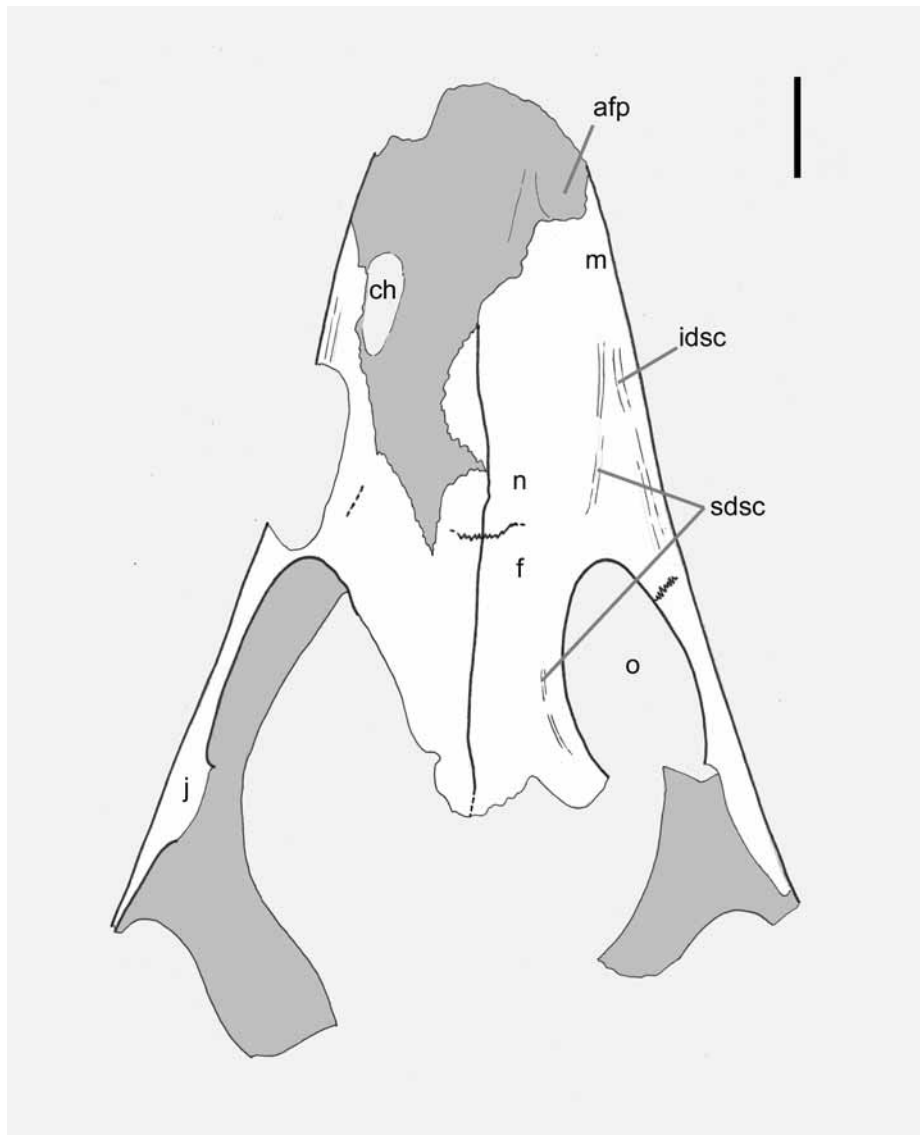


Fig. 5.3 - Disegno interpretativo dell'esemplare MSNM V2993 in norma dorsale. Abbreviazioni anatomiche: afp, condotti per il passaggio dell'aria; ch, coana; f, frontale; idsc, canale dermosensoriale infraorbitale; j, giugale; m, mascellare; n, nasale; o, orbita; sdsc, canale dermosensoriale sopraorbitale. La scala metrica equivale a 20 mm. (Disegni di SM).

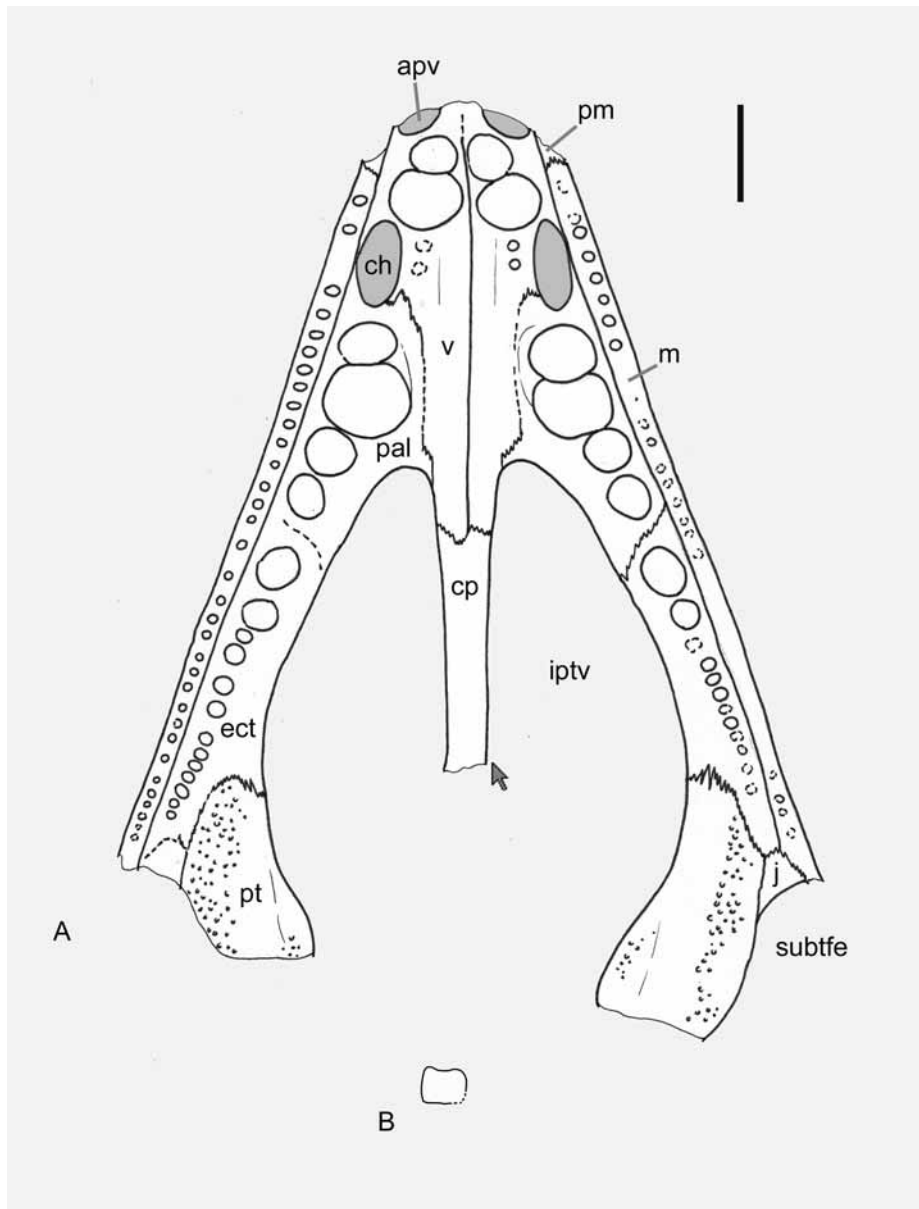


Fig. 5.4 - Disegno dell'esemplare MSNM V2993 in norma palatale (A), e sezione trasversa del processo cultriforme del parasfenoide (B). La freccia grigia in (A) indica a che altezza del processo cultriforme è stata disegnata la sezione trasversa in (B). Abbreviazioni anatomiche: apv, vacuità anteropalatale; ch, coana; cp, processo cultriforme del parasfenoide; ect, ectopterygoide; iptv, vacuità interpterygoidea; j, giugale; m, mascellare, pal, palatino; pm, premaxillare; pt, pterigoide; subtfe, finestra subtemporale; v, vomere. La scala metrica equivale a 20 mm. (Disegni di SM).

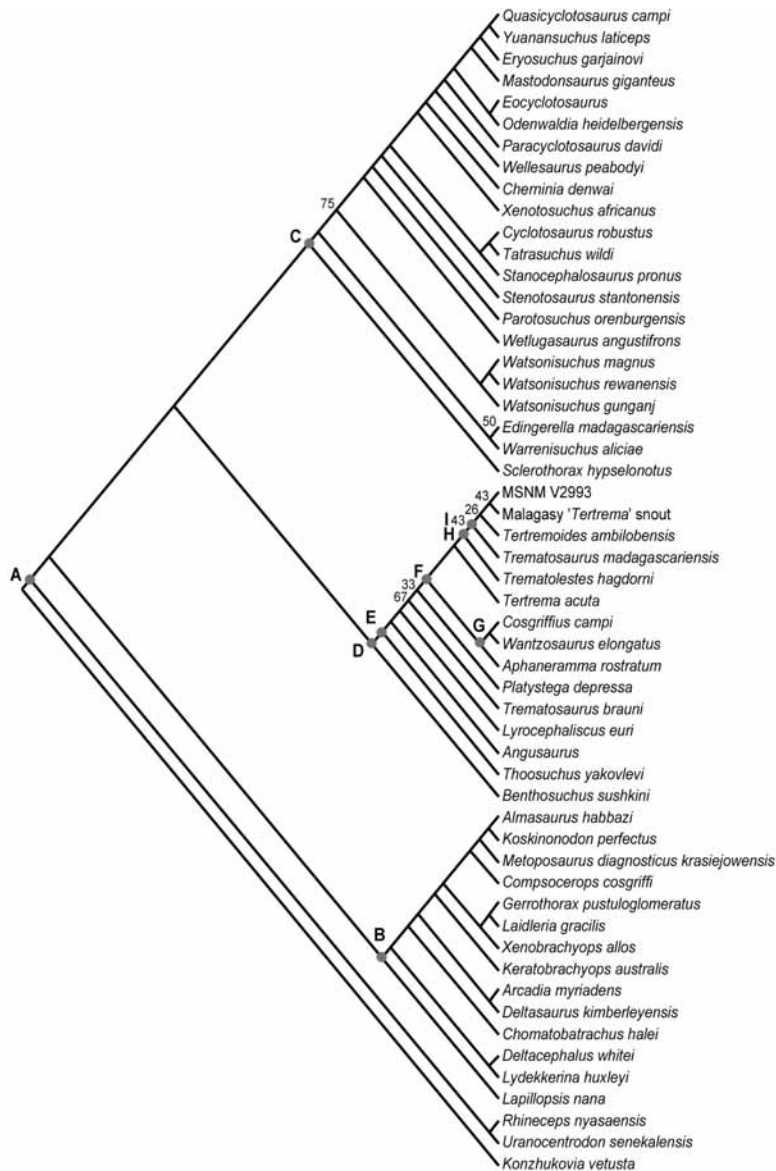


Fig. 5.5 - Albero "Majority Rule consensus" dei 420 alberi più parsimoniosi (MPTs) generati da PAUP 4.0.b10 (Swofford, 2002) sulla base della matrice dei dati riportata da Maganuco et al. (in press), in cui sono state aggiunte nove nuove unità operative tassonomiche (OTUs) (codificate in Appendice 1). TL=517 steps, CI=0.2263, RI=0.6444, RC=0.1458. Le percentuali ai nodi sono indicate solo per quei gruppi che non appaiono nel 100% dei MPTs. **Abbreviazioni:** A, Stereospondyli; B, clade degli stereospondili a muso corto; C, Capitosauria; D, Trematosauria; E, Trematosauroida; F, clade dei trematosauri dal muso slanciato; G, Lonchorhynchinae; H, 'clade di *Trematolestes*', *sensu* Schoch, 2006; I, *Tertremoides madagascariensis*, *sensu* Schoch & Milner, 2000.

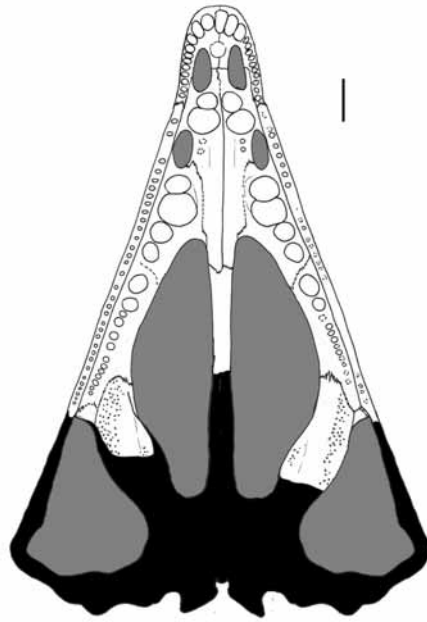
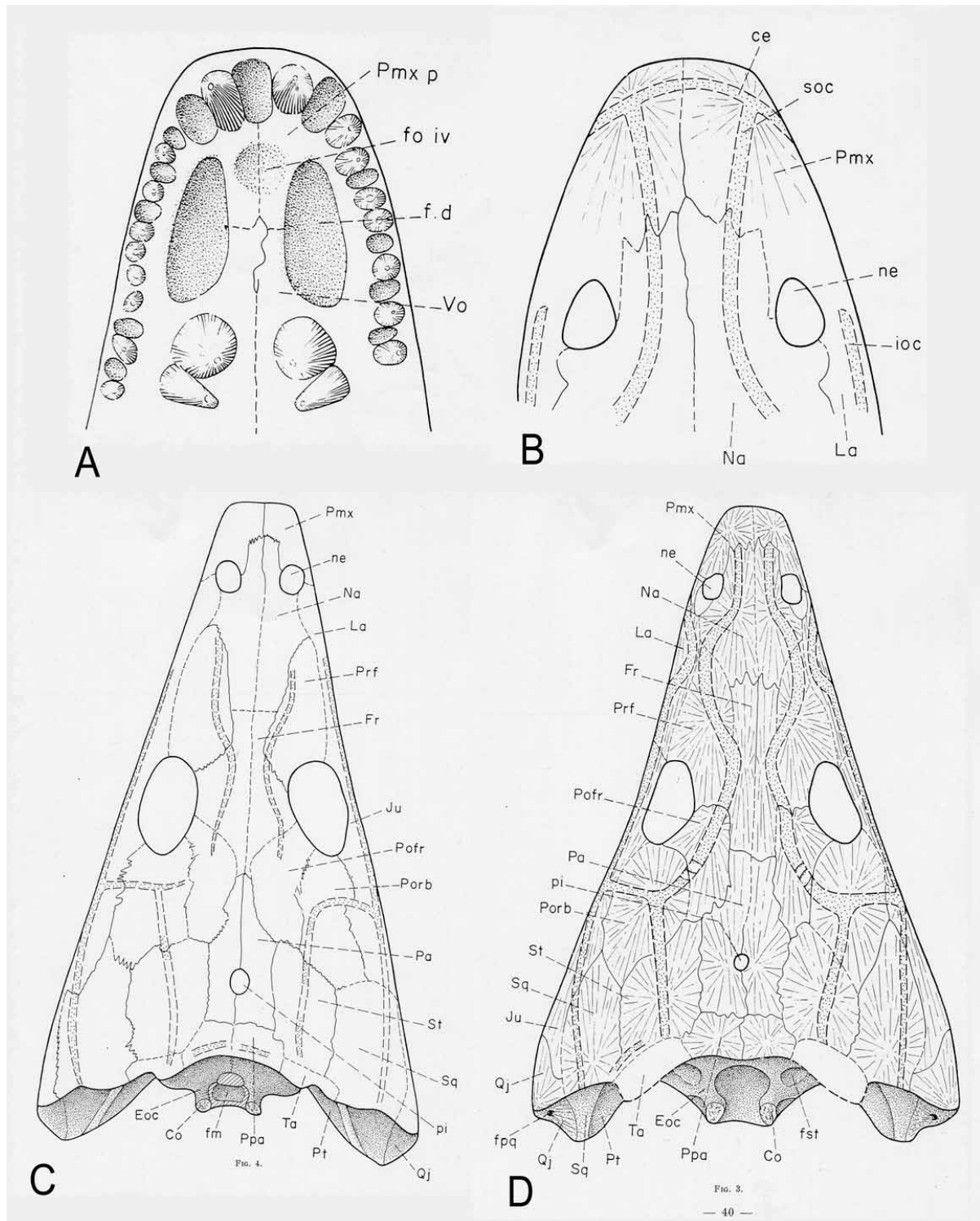


Fig. 5.6 - Ricostruzione tentativa del cranio di cf. *Tertremoides madagascariensis* in norma palatale, a partire dall'esemplare MSNM V2993. La porzione rostrale del muso è presa dall'esemplare malgascio riferito a 'Tertrema' da Lehman (1979). Le parti del palato sconosciute (in nero) sono state prese da *Trematolestes hagdorni* e adattate alla forma del cranio di cf. *Tertremoides madagascariensis*. La scala metrica equivale a 20 mm. (Disegni di SM).



Tav. 5.1 - Ricostruzione in norma dorsale (B, C, D) e palatale (A) presentate da Lehman (1979) dei crani degli esemplari di trematosauridi malgasci riferibili a *Tertremoides madagascariensis* e originariamente assegnati da Lehman a *Tertrema* (A, B), *Tertremoides ambilobensis* (C) e *Trematosaurus madagascariensis* (D).

CAPITOLO 6: *Mahavisaurus dentatus* e *Lyrosaurus australis*

Parole chiave: *Mahavisaurus dentatus*, *Lyrosaurus australis*, Triassico inferiore, Madagascar, anatomia cranica, ontogenesi, paleoecologia, filogenesi, Rhytidosteidae.

Introduzione

I ritidosteidi sono uno dei pochi gruppi di temnospondili ad aver superato il limite Permiano - Triassico (Marsicano & Warren, 1998) sebbene nessuno di essi sia sopravvissuto oltre il Triassico inferiore. Componenti della fauna piuttosto rari, vantano però una diffusione cosmopolita (Warren, 2000). I ritidosteidi erano predatori, probabilmente semi-durofagi, ben adattati alla vita acquatica (vedere paleoecologia).

I ritidosteidi malgasci sono noti a partire dal 1966, anno in cui Lehman istituì la specie *Mahavisaurus dentatus* sulla base di alcuni esemplari fossili provenienti dal Triassico inferiore del Madagascar nordoccidentale. Tali esemplari - conservati come calchi naturali in negativo all'interno di noduli - comprendevano un tetto cranico parziale mancante di gran parte della regione preorbitale, l'impronta interna dello stesso cranio associata ad alcuni elementi del palato, un secondo tetto cranico più piccolo e meno completo, il ramo destro di una mandibola e una porzione posteriore del palato tentativamente riferita alla nuova specie e descritta in precedenza dallo stesso Lehman (1961: plate XX) come “brachyopoïdé indéterminé”.

Sette pagine dopo, nello stesso articolo, Lehman istituì una seconda specie, *Lyrosaurus australis*, sulla base di un unico piccolo esemplare rappresentato da un tetto cranico quasi completo con parte della mandibola, ancora articolato ad alcuni elementi della porzione anteriore del postcranio fino ad oggi mai descritti. Lehman distinse le due nuove specie ad una categoria tassonomica elevata, assegnando *Lyrosaurus australis* al gruppo Trematosauria (sulla base della sua forte somiglianza con *Peltostega erici*) e *Mahavisaurus dentatus* al gruppo ?Rhinesuchoidea.

La validità delle due specie e l'assegnazione del materiale riferito sono stati fino ad oggi materia di dibattito per numerosi autori, nessuno dei quali, tuttavia, ha mai ridescritto il materiale originale. Cosgriff & Garbutt (1971) furono i primi a notare la forte somiglianza tra *Lyrosaurus australis* e *Mahavisaurus dentatus*. Successivamente Howie (1972) suggerì che entrambi dovevano essere inclusi nel taxon Rhytidosteidae.

Cosgriff & Zawiskie (1979), a seguito di una visita del primo al Muséum national d'Histoire naturelle in cui poté osservare il materiale originale, in un importante lavoro di revisione del taxon Rhytidosteoidea conclusero che: (1) le due specie di Lehman erano almeno congeneriche (con *Mahavisaurus* che avrebbe avuto la priorità come nome generico per una manciata di pagine); (2) entrambe mostravano affinità con i ritidosteidi; (3) l'attribuzione del materiale riferito da Lehman alla specie *M. dentatus*, inclusi il ramo mandibolare e il palato precedentemente considerato come brachyopoide, era corretta.

Warren & Black (1985) collocarono *Mahavisaurus dentatus* in Rhytidosteidae, sulla base di caratteri del palato e della dentatura, esprimendo il loro consenso all'attribuzione alla specie del palato isolato. Questi autori tuttavia furono molto cauti rispetto all'assegnazione di *Lyrosaurus australis* allo stesso genere o alla stessa famiglia, poiché di questa specie non si conosceva al tempo nessuna porzione del palato, unica regione da essi ritenuta veramente diagnostica del gruppo. In conclusione, sebbene accettarono provvisoriamente la sinonimia del genere *Lyrosaurus* con *Mahavisaurus*, sollevarono anche il dubbio che *M. australis* potesse essere in realtà un esemplare immaturo dello stesso *Mahavisaurus* ma anche di *Trematosaurus madagascariensis* (cioè di *Tertremoides madagascariensis*, secondo la revisione sistematica di Schoch & Milner, 2000).

Nei lavori successivi (vedere ad esempio Milner, 1990; Hewison, 1996; Schoch & Milner, 2000; Steyer, 2002) gli autori espresso un consenso generale nel considerare le due specie come almeno congeneriche. Nonostante il raggiungimento di questo consenso, le conclusioni di questi autori furono raggiunte senza una completa ridescrizione del materiale originale. Inoltre, *Mahavisaurus*

viene sì solitamente assegnato ai rhytidosteidi, ma la filogenesi del gruppo non ha ricevuto fino ad oggi la giusta attenzione tanto che le relazioni di questo gruppo con gli altri stereospondili, la sua monofilia, il numero di specie in esso comprese e le relazioni tra queste specie restano instabili e scarsamente supportate.

In questo capitolo viene presentata la ridescrizione di *Mahavisaurus dentatus* e *Lyrosaurus australis* sulla base del materiale storico pubblicato in passato e di nuovo materiale raccolto di recente nel Madagascar nordoccidentale. Vengono date nuove informazioni su anatomia, tassonomia, ontogenesi e paleoecologia di questi stereospondili malgasci. Viene anche presentata una filogenesi a livello della specie dei rhytidosteidi tra gli stereospondili.

Materiali e metodi

Sono qui descritti sei esemplari, di cui uno per la prima volta, raccolti a partire dal 1961 nel bacino di Ankitokazo, regione di Ambilobe region, provincia di Diégo Suarez, Madagascar nordoccidentale e rinvenuti come impronte in negativo all'interno di noduli di forma da subtriangolare ad arrotondata. Per ottenere il positivo, gli esemplari sono stati in passato calcati con elastomeri per facilitarne lo studio. Alcuni calchi, ormai deteriorati o comunque non ben realizzati, sono stati rifatti in occasione di questa tesi di dottorato. I caratteri morfologici descritti qui di seguito fanno riferimento a questi calchi, che rappresentano fedelmente l'anatomia scheletrica originale.

Tre esemplari aggiuntivi, due dei quali conservati presso il RHMA ma non ancora catalogati, il terzo proveniente da una collezione privata, sono stati calcati ed esaminati. I calchi, ora depositati presso il MNHN e il MSNM, sono stati utilizzati come materiale di confronto ma anche per la descrizione di alcune parti anatomiche (ad esempio del palato) non conservate negli altri esemplari. Secondo Lehman (1966), l'olotipo di *Mahavisaurus dentatus* (MNHN MAE3037) e parte del materiale riferito (MNHN MAE3031a, b) provengono da una radura (“clarière”) circa 5 km a NE di

Iraro, un villaggio situato lungo la strada per Anaborano, a S di Ambilobe. Secondo le recenti osservazioni di Giovanni Pasini, attualmente nei dintorni di Iraro gli affioramenti triassici non sono esposti a NE del villaggio, mentre lo sono, almeno in parte, a circa 4km S - SE.

L'olotipo di *Lyrosaurus australis* (MNHN MAE3048) proverrebbe invece da Ambatobe, a S del fiume Mahavavy. La mandibola isolata MNHN MAE3049 da Mahatsara. L'esemplare MNHN MAE3050 da Ambondipo.

Informazioni più certe sulla località di provenienza sono disponibili per l'esemplare MSNM V2995. Esso proviene dalle raccolte di superficie effettuate nel dicembre 1989 da parte di Giovanni Pasini, coadiuvato da guide locali durante la prospezione degli affioramenti fossiliferi esposti lungo il corso del fiume Ifasy nella parte meridionale del bacino di Ankitokazo. La località è situata a circa 4 Km a NE di Ankitokazo, il villaggio che da il nome al bacino; non sono stati effettuati ulteriori rilevamenti resi impossibili dall'origine alloctona e alluvionale dell'accumulo così come non è stato possibile ottenere, nell'occasione, coordinate precise mancando la necessaria copertura per l'uso del GPS. L'associazione faunistica tipica di quest'area comprende la caratteristica ittiofauna ad osteitti già ben nota e descritta da diversi autori (vedere capitolo 3). Scarsi e frammentari sono invece i resti di cefalopodi e bivalvi in genere.

Le etichette dei tre ulteriori esemplari sopra citati non riportavano invece alcuna località al di fuori di bacino di Ankitokazo. Nonostante questa carenza di informazioni, secondo Pasini, che ha ispezionato di persona non meno di diecimila noduli durante le varie campagne condotte negli ultimi ventanni in numerose località malgасe, le caratteristiche dei noduli sono tipiche di quelli che si trovano nel Sud del bacino di Ankitokazo, nei dintorni di Anaborano Ifasy, circa 30 km a S di Iraro.

Abbreviazioni anatomiche: **aa**, area aspera (dello pterigoide, *sensu* Bystrow & Efremov, 1940); **ac**, coronoide anteriore; **acip**, passaggio per l'arteria carotidis interna; **adf**, fossa degli adduttori; **adsc**, canale dermosensoriale anteriore; **amf**, forame anteriore di Meckel; **an**, angolare; **apv**, vacuità

anteropalatale; **ar**, articolare; **arpt**, ramo anteriore dello pterigoide; **cep**, centroparietale; **ch**, choana; **cl**, clavicola; **cp**, processo cultriforme del parasfenoide; **cpa**, crista paraoccipitalis; **cto**, canale centrale; **d**, dentale; **ect**, ectopterigoide; **en**, narice esterna; **eo**, esoccipitale; **f**, frontale; **fc**, foramen caroticum; **fct**, chorda tympani foramen; **fm**, foramen magnum; **garc**, arcadian groove; **gf**, fossa glenoidea dell'articolare; **idsc**, canale dermosensoriale infraorbitale; **if**, incisura fenestralis (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940); **ipf**, forame interpremascellare; **iptv**, vacuità interpterigoidea; **j**, jugale; **jdsc**, canale dermosensoriale del giugale; **lapt**, lamina ascendens dello pterigoide; **m**, mascellare; **mc**, coronoide mediano; **mdsc**, canale dermosensoriale mandibolare; **mf**, fossa di Meckel; **n**, nasale; **o**, orbita; **oc**, condilo occipitale; **ocdsc**, canale dermosensoriale occipitale; **ordsc**, canale dermosensoriale orale; **p**, parietale; **pal**, palatino; **par**, prearticolare; **parc**, processo arcadiano; **pc**, coronoide posteriore; **pf**, prefrontale; **pfa**, processus fenestralis anterioris (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940); **pglp**, processo postglenoideo; **pifo**, forame pineale; **pm**, premascellare; **pmf**, forame di Meckel posteriore; **po**, postorbitale; **pof**, postfrontale; **pos**, postspleniale; **pp**, postparietale; **pptc**, crista parapterygoidea del parasfenoide; **pqf**, forame paraquadratico; **pqfi**, fessura palatoquadratica; **pra**, processo retroarticolare; **prpt**, ramo posteriore (o quadratico) dello pterigoide; **psp**, parasfenoide; **pt**, pterigoide; **ptf**, finestra postemporale; **q**, quadrato; **qj**, quadratogiugale; **r**, costola; **sa**, soprangolare; **sdsc**, canale dermosensoriale sopraorbitale; **sol**, lamina sopraorbitale; **sp**, spleniale; **sq**, squamoso; **sqjt**, canale squamoso-quadratogiugale; **st**, sopratemporale; **stf**, finestra subtemporale; **t**, tabulare; **tdsc**, canale dermosensoriale temporale; **tpp**, processo paraoccipitale del tabulare; **v**, vomere; **vf**, vertebral fragments; **vppp**, processo verticale del postparietale; **IX-X**, forame per i nervi glossofaringeo e vago.

Paleontologia Sistemática

TEMNOSPONDYLI Zittel 1887-1890 (*sensu* Milner, 1990)

STEREOSPONDYLI Zittel 1887-1890 (emend. Fraas, 1889)

RHYTIDOSTEOIDEA Cosgriff, 1965

PELTOSTEGIDAE Shishkin, 1994

Osservazioni - La classificazione qui sopra riportata (Rhytidosteoidea, Peltostegidae), che rappresenta una sintesi di quella proposta in lavori precedenti (ad esempio, Cosgriff & Zawiskie, 1979; Schoch & Milner, 2000; Shishkin *et al.*, 2000; Yates & Warren, 2000; Yates, 2000; Dias-Da-Silva *et al.*, 2006) rivista sulla base della filogenesi presentata in questo studio, data l'instabilità delle relazioni tra i taxa tradizionalmente considerati rhytidosteidi, è da intendersi come tentativo e provvisoria. Pertanto si è deciso di non dare alcuna diagnosi o definizione filogenetica dei due taxa Rhytidosteoidea e Peltostegidae. Si ritiene necessaria una più ampia revisione del materiale noto assegnato a questi taxa per poter valutare con maggior precisione le codifiche dello stato dei caratteri e la distribuzione delle sinapomorfie per un certo numero dei caratteri utilizzati, con la speranza che così facendo si ottenga una filogenesi del gruppo ben supportata e rappresentata da una topologia stabile, così come avviene per i capitosauri e i trematosauri.

MAHAVISAURUS Lehman, 1966

MAHAVISAURUS DENTATUS Lehman, 1966

Lyrosaurus australis Lehman, 1966:

Mahavisaurus australis Cosgriff and Zawiskie, 1979:

Olotipo - MNHN MAE3037 (Lehman, 1966: fig.1; plates I-II), un individuo di grande taglia rappresentato da un tetto cranico parziale mancante di gran parte della regione preorbitale, l'impronta interna di alcune ossa dermiche dello stesso, alcuni elementi delle regioni laterali del palato e alcuni piccoli frammenti non identificabili.

Esemplari riferiti - MNHN MAE3050, individuo di taglia media rappresentato dalla superficie dorsale del tetto cranico, comprendente parte della porzione preorbitale e quasi tutta quella postorbitale, articolata alla porzione mediana della mandibola sinistra (Lehman 1966: fig. 2; Pl. III A); MNHN MAE3049, ramo mandibolare destro, quasi completo, di un individuo di grande taglia (Lehman 1966: plate III C, D) tentativamente riferibile a questa specie (cf. *Mahavisaurus dentatus*); MNHN MAE3031a, b, porzione del palato comprendente il parasfenoide e gli pterigoidi di un esemplare di grande taglia (Lehman 1961: plate XX) riferibile a questa specie cf. *Mahavisaurus dentatus*; MNHN MAE3048 (olotipo di *Lyrosaurus australis*), tetto cranico quasi completo, occipite, parte della mandibola e alcuni elementi della porzione anteriore del postcranio di un individuo di piccola taglia (Lehman 1966: fig.3; plate IV A); MSNM V2995, impronta interna di un tetto cranico completo con parte della mandibola di un individuo di taglia medio-piccola (la sottile controimpronta è andata sfortunatamente perduta durante l'apertura del nodulo); MNHN RHMA03 (calco), impronta interna di un tetto cranico parziale e di parte della mandibola di un individuo di piccola taglia. MSNM V6238 (calco), impronta delle superfici interna ed esterna di un tetto cranico pressoché completo e di piccole aree frammentarie del palato del lato sinistro; MSNM V6239 (calco), impronta delle superfici interna ed esterna di un tetto cranico pressoché completo e di parte del palato (soprattutto della regione del parasfenoide).

Località e orizzonte - Formazione della Sakamena centrale, Triassico inferiore (Olenekiano)

Diagnosi emendata - stereospondilo a muso corto con cranio di profilo trapezoidale dai lati leggermente convessi e dalla punta del muso relativamente ampia e arrotondata; narici ben spaziate tra loro e poste ai margini laterali del cranio in norma dorsale, ma prossime alla punta del muso; orbite posizionate ai lati del cranio, solo in parte visibili dorsalmente, con distanza tra le orbite (e di conseguenza parte mediana del tetto cranico) maggiore che in ogni altro stereospondilo relativamente all'ampiezza totale del cranio; ornamentazione del tetto cranico e della superficie esterna della mandibola composta da creste separate da depressioni che si originano radialmente dal

centro di ossificazione delle ossa e sono più allungate nelle aree periferiche e divengono marcatamente anastomizzate negli esemplari adulti; canali dermosensoriali del sistema della linea laterale ben sviluppati e continui nei giovani ma ridotti negli adulti; presenza di un forame interpremascellare; lacrimale assente; nasali grandi e ampi tanto quanto i frontali; incisura otica pressoché assente e corna tabulari poco sviluppate a cui contribuisce nella parte laterale anche lo squamoso; lamine sopraorbitarie portate solo dai parietali; mascellare formante una sutura con il quadratogiugale; condili occipitali posizionati ben anteriormente a quelli del quadrato e ben distanziati l'uno dall'altro; denti mascellari molto minuti, più piccoli di quelli portati dal dentale e appressati tra loro; presenza di denticoli su tutte le ossa del palato, anche quelle che portano i denti; presenza di una fila di denti palatali, più prossima alle vacuità interpterigoidee che alla fila di denti mascellari; presenza di denti e di denticoli sui coronoidi (denticoli anche sul coronoide posteriore); processo cultriforme ampio e piatto, più ampio della superficie che porta i denti mascellari (ma meno di due volte); breve sutura tra pterigoide e parasfenoide; assenza di cresta obliqua sulla superficie occipitale del ramo quadratico dello pterigoide; pterigoide e parasfenoide che formano una piastra mediolateralmente ampia; parasfenoide che non ricopre ventralmente la porzione anteriore degli esoccipitali; presenza di fessura palatoquadratica; presenza di un canale squamoso-quadratogiugale.

Osservazioni tassonomiche - *Lyrosaurus australis* è considerato sinonimo junior di *Mahavisaurus dentatus*, essendo stati entrambi descritti da Lehman (1966) nella stessa pubblicazione, il primo a pag. 125 e il secondo a pag. 118. Poiché si riconosce la validità di un'unica specie, *Mahavisaurus australis* (Lehman, 1966) Cosgriff & Zawiskie, 1979 viene anch'esso considerato un sinonimo junior di *Mahavisaurus dentatus*. Come accennato nell'introduzione, Cosgriff & Zawiskie (1979: 19) furono i primi a proporre che le due specie fossero congeneriche, sulla base delle seguenti caratteristiche: "profilo del cranio; forma e rapporti suturali tra le ossa; posizione estremamente laterale delle orbite; tipo di ornamentazione; ed incisive otiche ampie e poco profonde". Secondo

questi autori "la principale differenza osservabile è che in *M. australis* il profilo del cranio è leggermente più slanciato e il sistema della linea laterale è formato da ampi canali, ben delineati e continui". Essi suggerirono inoltre che tali differenze potevano essere legate all'ontogenesi, poiché l'olotipo di *M. australis* (MNHN MAE3048) è di taglia considerevolmente inferiore a quella dell'olotipo di *M. dentatus* (MNHN MAE3037), mentre il cranio dell'esemplare MNHN MAE3050 di *M. dentatus*, che è di taglia intermedia, mostra uno sviluppo intermedio del sistema della linea laterale.

Descrizione

Come espresso sopra, si ritiene che tutto il materiale descritto in questo studio possa essere riferito all'unica specie *Mahavisaurus dentatus*. Tuttavia, tenendo conto sia della diversità di opinioni sulle relazioni tassonomiche presenti in letteratura, sia dell'elevato livello di incertezza nella filogenesi del gruppo, si è preferito organizzare la descrizione trattando per ogni singola regione anatomica un esemplare per volta. Per ogni regione anatomica, quando possibile, il primo esemplare descritto sarà l'olotipo e verrà esaminato in dettaglio; seguiranno le descrizioni degli altri esemplari focalizzate sui dettagli che non sono conservati nell'olotipo o che mostrano differenze degne di nota. Il palato e la dentatura vengono descritti come un'unica regione anatomica, poiché le caratteristiche anatomiche più rilevanti nel primo riguardano proprio la seconda, peculiare ed eterodonte.

Ornamentazione (Figs. 6.1-6.3)

MNHN MAE3037 - Il pattern di ornamentazione è quello tipico di molti altri stereospondili, come i capitosauri e i trematosauri (Fig. 6.1). Consiste di creste ondulate, ampie e dalla sommità arrotondata che racchiudono depressioni (nella forma di fosse e canali) che si diramano a raggiera a partire dal centro di crescita di ciascun osso (punto in cui tendono ad essere anastomizzate) e

tendono ad allungarsi verso le aree periferiche, specie nelle zone maggiormente interessate dalla crescita. Secondo Cosgriff & Zawiskie (1979) ricorda il pattern di ornamentazione visibile in *Indobrachyops panchetensis* e in *Rewana quadricuneata*, che è piuttosto irregolare rispetto a quello più ordinato, a ragnatela, comunemente osservato in molti rhytidosteidi (ad esempio *Pneumatostega potamia*, *Peltostega erici* e *Deltasaurus kimberleyensis*).

MNHN MAE3050 - Questo esemplare mostra lo stesso pattern d'ornamentazione di MNHN MAE3037, solamente con meno aree anastomizzate in corrispondenza dei centri di crescita delle ossa.

MNHN MAE3048, MSNM V6238, MSNM V6239 - Questi piccoli esemplari mostrano un pattern simile a quello visibile nei precedenti (Fig. 6.2). La differenza principale consiste nel numero di fosse e canali anastomizzati in corrispondenza dei centri di crescita delle ossa, molto ridotto in MSNM V6238 e MSNM V6239, e quasi del tutto assente in MNHN MAE3048. Interpretiamo questa differenza tra MNHN MAE3037 e gli esemplari di piccola taglia (con MNHN MAE3050 che è di taglia intermedia e mostra una condizione intermedia) come legata allo stadio ontogenetico.

MNHN MAE3049 - Il pattern di ornamentazione di questa emimandibola è dello stesso tipo di quello visibile sulle ossa del tetto cranico di MNHN MAE3037, composto da cresta disposte a raggiera, racchiudenti depressioni, e allungate maggiormente verso le aree periferiche delle ossa (Fig. 6.3). Il dentale in norma laterale mostra una regione sinfisiaria con numerose fossette anastomizzate e, posteriormente ad essa, è diviso longitudinalmente in due aree: una dorsale (labiale) liscia e una ventrale ornamentata (per il possibile significato funzionale vedere stile di vita e capitolo 4: ornamentazione del cranio e del postcranio) su cui corre il canale dermosensoriale orale (vedere oltre). L'angolare è fortemente scolpito, con creste che si dipartono a raggiera dal centro di crescita (dove formano, al solito, fossette e canali anastomizzati) e sono molto allungate specie in direzione anteriore. Il soprangolare è anch'esso diviso in una porzione dorsale liscia e in una ventrale ornamentata, con tessitura che ricorda quella dell'angolare. Vi è infine una superficie

corrugata visibile sulla porzione posterolaterale del processo retroarticolare (per le possibili interpretazioni vedere descrizione mandibola).

Sistema della linea laterale

MNHN MAE3037 - In questo esemplare non vi è alcuna traccia dei canali dermosensoriali sopraorbitali, così come del canale sensoriale occipitale. Gli altri canali dermosensoriali del sistema della linea laterale sono poco profondi ma continui. La porzione sub-orbitale del canale dermosensoriale infraorbitale è conservata su ambo i lati del cranio (Fig. 6.5). Si biforca in due rami subito posteriormente all'orbita: il canale dermosensoriale temporale, cioè una porzione circum-orbitale (sul postorbitale) che dovrebbe confluire nell'assente canale sopraorbitale e che presenta anche un corto prolungamento poco profondo sul postorbitale sinistro; un ramo giugale orizzontale, che corre sul giugale lungo la sutura di quest'osso con lo squamoso e termina posteriormente sullo squamoso in corrispondenza del quale diventa sempre meno profondo fino quasi a svanire nel punto in cui raggiunge il margine posteriore dell'osso. Il ramo giugale a sua volta dà origine ad una corta depressione poco profonda e diretta verticalmente a livello della sutura tra postorbitale e squamoso che si connette al canale dermosensoriale temporale sul lato sinistro del cranio.

MNHN MAE3050 - Sebbene sia poco profonda, una parte del canale dermosensoriale sopraorbitale è visibile su entrambi i frontali (Fig. 6.11). La destra raggiunge anteriormente la superficie del nasale. Sulla metà sinistra del cranio, quella conservata, il canale dermosensoriale del sopraorbitale è visibile anche sul postfrontale (*contra* Lehman, 1966, secondo il quale i canali erano assenti sia sui postfrontali sia sui sopratemporal) ed è in continuità con la porzione circumorbitale del canale dermosensoriale infraorbitale. Un breve canale dermosensoriale temporale ha origine dalla porzione circumorbitale subito sopra al postorbitale, e si sviluppa in direzione posteriore fino al centro di radiazione del sopratemporale. La porzione più anteriore del canale dermosensoriale infraorbitale (Fig. 6.12) si colloca a livello della sutura tra mascellare e prefrontale. Questo canale forma una

flessura sinusoidale nell'attraversare il mascellare, poi entra nel giugale dove corre parallelamente al margine della mascella superiore, passando di poco sotto l'orbita. Posteriormente all'orbita, il canale infraorbitale diventa verticale e si biforca in due rami, quello circumorbitale e quello giugale. Il ramo giugale decorre orizzontalmente, entra nello squamoso appena sopra alla sutura tra squamoso e quadratogiugale ma non arriva a raggiungere il margine posteriore del cranio.

MNHN MAE3049 - Il sistema della linea laterale sulla mandibola è composto da due canali (Fig. 6.18). Il canale orale ha origine subito posteriormente alla sinfisi mandibolare e decorre, parallelamente alla superficie che porta i denti, a livello della metà dello spessore dorsoventrale del dentale (appena sotto la porzione liscia dell'osso) fino a raggiungere l'angolare, dove si ferma per ricomparire poi più posteriormente, sopra al soprangolare, per un brevissimo tratto. Il canale mandibolare è localizzato tra la porzione postcondilare del soprangolare e il processo retroarticolare, e confluisce nel canale arcadiano.

MNHN MAE3048 - Il sistema della linea laterale è molto sviluppato in questo piccolo esemplare (Figs. 6.8, 6.9) (come detto più volte, l'olotipo di *Lyrosaurus australis* in Lehman, 1966) e rappresenta la differenza più rilevante con l'olotipo di *Mahavisaurus dentatus*. I canali dermosensoriali sono ben incisi, molto ampi e continui. La metà sinistra del canale dermosensoriale anteriore (non descritto da Lehman, 1966) è visibile in norma dorsale subito posteriormente alla punta del premascellare sinistro. Esso decorre parallelamente al profilo della punta del muso. Confluisce con il canale dermosensoriale sopraorbitale, il quale mostra un andamento marcatamente sinusoidale: è lateralmente concavo sul nasale, medialmente sul prefrontale (dove parrebbe mostrare una biforcazione poco profonda diretta verso l'orbita) e nuovamente concavo lateralmente su frontale e postfrontale. Mostra un'ulteriore concavità mediale a livello della confluenza postorbitale con il ramo circumorbitale del canale infraorbitale, posizione in cui ha origine il canale temporale, posteriormente diretto e concavo lateralmente, che attraversa il sopratemporale e raggiunge il margine posteriore di quest'osso. Il canale dermosensoriale infraorbitale è visibile sul lato sinistro

del cranio, subito posteriormente a una porzione triangolare d'osso mancante al di sotto della narice. Mostra una flessura sinusoidale (più accentuata che in MNHN MAE3050) sul mascellare, che tocca la sutura tra mascellare e prefrontale, poi continua appena al di sotto dell'orbita dove entra nello giugale. Nella regione postorbitale curva dorsalmente, poi si biforca a formare la porzione circumorbitale confluyente con il canale sopraorbitale e il canale dermosensoriale giugale. Quest'ultimo corre posteriormente fino a raggiungere il margine posteriore del cranio, dopo esser entrato nello squamoso appena sopra alla sutura tra squamoso e quadratogiugale. La depressione verticale presente a livello della sutura tra squamoso e postorbitale ricorda quella visibile nella stessa posizione e originata dal ramo giugale in MNHN MAE3037. Il canale dermosensoriale occipitale, non descritto da Lehman (1966), è anch'esso visibile, sebbene sia più sottile degli altri e non sia continuo (è diviso in due metà, ciascuna occupante il margine posteriore del tabulare ed entrante per un breve tratto nel postparietale) nè confluyente con altri canali.

MSNM V6238 - il sistema della linea laterale in questo esemplare è ben sviluppato, con canali dermosensoriali ben incisi, ampi e continui (Fig. 6.13). Ricorda molto quello appena descritto dell'esemplare MNHN MAE3048, da cui differisce per la profondità e l'ampiezza dei canali. È infatti interessante notare che in MSNM V6238, il cui cranio è di taglia leggermente superiore a quello di MNHN MAE3048, i canali dermosensoriali sono leggermente meno profondi e meno ampi.

MSNM V6239 - Il sistema della linea laterale di questo esemplare (Fig. 6.15) non differisce da quello sopra descritto di MNHN MAE3048. I canali dermosensoriali, dove conservati, sono infatti ben incisi, ampi e continui.

Superficie dorsale del tetto cranico

MNHN MAE3037 - (Figs. 6.4, 6.5). La porzione preorbitale del cranio purtroppo è incompleta, rotta a livello dei nasali. Come notato da Lehman (1966), tuttavia, l'ornamentazione dei nasali

permette di ricostruire la posizione del centro di ossificazione di queste ossa che avrebbe dovuto essere localizzato pochi millimetri anteriormente al margine rotto del nasale destro. La posizione di questo centro suggerisce che i nasali fossero corti, più corti dei frontali e dei parietali, e suggerisce una condizione brevirostrina, con un muso lungo forse quanto la porzione postorbitale del cranio come ipotizzato da Lehman (1966). Nonostante l'assenza dei premascellari, i frammenti palatali conservati sembrano supportare questa condizione brevirostrina (vedere descrizione palato), simile a quella dei più completi individui di piccola taglia (vedere oltre). A differenza di quanto sostenuto da Lehman (1966), sulla base delle osservazioni fatte sull'esemplare non è stato possibile tracciare il contorno del margine laterale del nasale destro delimitante il bordo posteromediale della narice di questo lato. Per questo motivo, non si esprime alcun commento su forma e dimensioni delle narici. Nessuna porzione dei lacrimali è conservata in questo esemplare, così come detto da Lehman (1966) il quale, tuttavia, li raffigurò nella sua ipotetica ricostruzione. Warren & Black (1985), che basarono le loro osservazioni su un calco dell'olotipo, conclusero che il lacrimale era assente. Le orbite sono di forma ovale (il margine anteriore è ben conservato solo per l'orbita destra, dove tuttavia l'osso che ne forma l'angolo anteroventrale non è identificabile), con l'asse maggiore parallelo al profilo del cranio. Sono all'incirca lunghe quanto metà della porzione postorbitale del cranio. Le orbite sono sullo stesso piano delle altre ossa del tetto cranico, sono orientate più lateralmente che dorsalmente (figs. 6.4, 6.5) e si affacciano più lateralmente che in qualsiasi altro rhytidosteide. La sensazionale distanza interorbitale (Lehman, 1966), come ben evidente in norma dorsale, è dovuta alla considerevole ampiezza mediolaterale di prefrontali, frontali e postfrontali (fig. 6.4) comparata alla scarsa ampiezza dorsoventrale degli giugali (fig. 6.5). Ne consegue che il margine laterale delle orbite è piuttosto vicino al margine del mascellare che porta i denti. Il prefrontale è meglio conservato sul lato destro dove è evidente il suo contributo al margine anteriore dell'orbita. I prefrontali sono allineati anteroposteriormente con i postfrontali e i sopratemporalis. I postfrontali formano il margine mediale delle orbite, impedendo ai frontali di

contattarle. I sopratemporali sono decisamente grandi, lunghi quanto ampi, e non raggiungono il margine posteriore del tetto cranico, così come in tutti gli stereospondili più derivati dei rhinesuchidi. I postorbitali sono anch'essi grandi, e contribuiscono largamente anche al margine laterale del cranio formando gran parte del margine posteriore delle orbite (fig. 6.5).

I frontali, come già detto, sono lunghi e ampi. Come notato da Lehman (1966), il loro punto di maggior ampiezza corrisponde al centro di crescita delle ossa ed è localizzato a livello del margine anteriore delle orbite. I parietali sono larghi e lunghi tanto quanto i frontali. I loro margini laterali sono tuttavia concavi a livello del centro di crescita delle ossa. Un forame pineale di forma ovale, con l'asse maggiore diretto anteroposteriormente, si apre a metà della lunghezza della sutura tra i due parietali. I postparietali sono più ampi che lunghi e contribuiscono a formare il tratto rettilineo del margine posteriore del tetto cranico. I tabulari sono di forma sub-rettangolare ma inclinati posterolateralmente, tanto che rendono concava l'ampia porzione centrale del margine posteriore del tetto cranico. Questi tabulari tuttavia non formano vere corna demarcanti l'incisura otica medialmente: la porzione dei tabulari che sporge posteriormente oltre al margine del tetto cranico è ridotta a un piccolo triangolo dalla base ampia e dalla punta smussata. La parte laterale di questo triangolo è formata dallo squamoso, così come nella forma sudamericana *Cabralia lavinai* (Dias-Da-Silva *et al.*, 2006). L'incisura otica, che dovrebbe essere formata da tabulare e squamoso risulta dunque così ridotta e così poco profonda da poter essere considerata assente.

Gli squamosi sono molto grandi e contribuiscono equamente alla superficie dorsale e a quella laterale del tetto cranico. In norma dorsale, formano gli angoli smussati del cranio. Il quadratogiugale è conservato meglio sul lato sinistro del cranio ma non mostra nessun dettaglio anatomico rilevante. Sul lato destro, manca della maggior parte della porzione caudoventrale ma conserva un prolungamento anteriore che contatta non solo il giugale (anterodorsalmente) ma anche l'estremità posteriore del mascellare (ventralmente). Le suture del giugale con lo squamoso, così come la posizione dei canali dermosensoriali sopra descritti, sono tracciabili con difficoltà su ambo

i lati del cranio. Il margine dorsale del giugale a livello del contatto con lo squamoso sembra tuttavia essere orizzontale e posto appena al di sotto del canale dermosensoriale giugale; tale margine forma una piccola convessità a livello della sutura con il postorbitale, poi il giugale forma un prolungamento anteriore che separa l'orbita dal mascellare. Solo un breve tratto del mascellare destro è conservato in questo esemplare. Esso espone poche sedi per i denti (che possono essere chiamate impropriamente alveoli) mal conservate e ravvicinate tra loro, disposte lungo il tratto della consumata superficie che porta i denti posto al di sotto dell'orbita (Fig. 6.5A), più alcuni denti appuntiti (vedere dentatura) a livello della coana (Fig. 6.6).

È interessante notare che le superfici dorsali ornamentate di frontali e parietali non contattano tra loro a livello della sutura frontoparietale. Qui le ossa si toccano perifericamente a un livello leggermente ventrale rispetto al superficie ornamentata che è più dorsale, lasciando aperto uno spazio a croce. Un contatto tra le ossa posto più ventralmente rispetto alla porzioni ornamentate avviene anche tra i nasali e i frontali, e tra i postfrontali e i sopratemporalis.

MNHN MAE3050 - Questo esemplare assomiglia decisamente a MNHN MAE3037 nel profilo e nella topologia delle ossa. La principale differenza è la presenza in MNHN MAE3050 di un osso extra (Lehman, 1966), un centroparietale, localizzato tra i parietali e i postparietali (Fig. 6.11).

L'identificazione delle ossa conservate nella porzione anteriore sinistra del muso (Fig. 6.12) indica che il lacrimale era assente. I contatti tra il giugale e le ossa circostanti sono visibili meglio che nell'olotipo: il prolungamento anteriore del quadratogiugale contattante il mascellare sembra presente anche in questo esemplare. Lehman (1966) inoltre rilevò uno squamoso più ampio in norma dorsale, imputando questo fatto a uno schiacciamento del fossile; a giudicare da come appare il cranio negli esemplari di piccole dimensioni descritti qui di seguito, è possibile che l'ampiezza dello squamoso rifletta, oltre ad un possibile schiacciamento avvenuto durante la diagenesi, un vero e proprio cambiamento legato all'ontogenesi che vedrebbe il cranio divenire mano a mano più a volta, coi lati più verticali, durante la crescita.

MNHN MAE3048 - Questo esemplare fu descritto da Lehman (1966) come l'olotipo di *Lyrosaurus australis*. Il profilo del cranio e la topologia delle ossa tuttavia non differiscono in modo apprezzabile da quelli degli esemplari sopra descritti, se non fosse per il notevolmente maggiore sviluppo dei canali dermosensoriali del sistema della linea laterale (vedere sopra). Il cranio di MNHN MAE3048 tra tutti quelli qui descritti offre la miglior rappresentazione tridimensionale del volume originale, senza particolari distorsioni e compressioni (Figs. 6.2, 6.8-6.10). Il cranio in norma dorsale si presenta di forma triangolare, con la regione preorbitale approssimativamente lunga quanto la postorbitale. Le ossa della guancia sono orientate meno verticalmente che nell'olotipo di *Mahavisaurus dentatus*, risultando quindi maggiormente esposte in norma dorsale. Come descritto da Lehman (1966), le orbite si aprono in prossimità del margine laterale del cranio, sono orientate più lateralmente che dorsalmente e sono separate da un ampio spazio interorbitale; le corna tabulari e le incisive otiche sono considerevolmente ridotte, tanto da poter essere considerate assenti; la tavola cranica è ampia con un margine posteriore non marcatamente concavo; gli angoli posteriori del cranio sono più posteriori delle estremità dei condili esoccipitali. Sebbene l'estremità anteriore della punta non sia ben conservata, è evidente che i premascellari sono piuttosto corti anteroposteriormente. La narice sinistra è conservata ed è bordata dal premascellare anteriormente, dal mascellare posteroventralmente e dal nasale medialmente. Le narici sono di forma sub-circolare, con l'asse maggiore parallelo al profilo del cranio, e sono orientate dorsolateralmente. In norma dorsale si aprono lungo il margine laterale del cranio, risultando quindi separate da un'ampia distanza internariale (Lehman, 1966). I nasali sono tanto ampi quanto lunghi, più ampi dei frontali, e la loro porzione posteriore è molto simile a quella conservata in MNHN MAE3037, l'olotipo di *Mahavisaurus dentatus*. Il loro contatto lungo la linea mediana avviene a un livello più ventrale di quello della restante parte ornamentata delle ossa, così come si osserva anche negli altri esemplari. Oltre che nei nasali una simile differenza in altezza tra i centri di ossificazione leggermente rigonfi e i margini periferici delle stesse ossa che sono invece depressi, si osserva anche sui frontali e sulla

porzione anteriore dei parietali. Ciò genera una sorta di canale mediano, poco profondo, descritto in *Derwentia* (Cosgriff, 1974) come canale centrale, visibile lungo tutta la sutura internasale e prolungantesi posteriormente sui frontali fino a sparire a livello della porzione prepineale del parietale. Anche secondo il presente studio, come già detto da Lehman (1966) e da Warren & Black (1985), in questo esemplare non è presente un lacrimale indipendente, sebbene l'area posta anterolateralmente all'orbita sia di difficile interpretazione a causa dell'intensiva presenza dei canali dermosensoriali che interrompono il pattern d'ornamentazione rendendo ardua l'identificazione dei centri di ossificazione e l'origine delle creste. A riprova dell'assenza del lacrimale, comunque, le poche parti di osso di cui si può effettivamente osservare l'ornamentazione appartengono senza dubbio al mascellare e al prefrontale, lasciando virtualmente nessuno spazio per un ulteriore osso (il lacrimale).

MSNM V6238 - La maggior parte del tetto cranico è conservata in questo esemplare, in cui mancano soltanto parte dei premascellari e delle ossa formanti il lato destro del muso sotto e anteriormente all'orbita (Fig. 6.13). Come per il sistema della linea laterale, questo esemplare ricorda fortemente nelle proporzioni delle ossa, nei loro contatti e nel profilo generale MNHN MAE3048, apparendo solo leggermente più ampio a causa della compressione dorsoventrale avvenuta durante la diagenesi, che ha appiattito il cranio forzando le due metà a scivolare lungo la linea mediana. Jeannot *et al.* (2006) hanno osservato una simile distorsione producendo un cranio di proporzioni insolitamente ampie -sebbene in maniera molto più consistente - in "*Broomulus dutoiti*" riconoscendo che, prima della distorsione, l'esemplare doveva rientrare nel normale range di variabilità osservato per la specie *Lydekkerina huxleyi* di cui è un sinonimo junior. In MSNM V6238, il tipo di ornamentazione delle ossa attraversate dai canali dermosensoriali nell'area anteroventrale all'orbita è conservato meglio ed è più facilmente interpretabile che in MNHN MAE3048: il centro di radiazione di queste ornamentazioni va a ricadere, anche in questo caso, sul mascellare o sul prefrontale, non lasciando spazio per un altro osso e supportando l'assenza del

lacrimale nella specie *Mahavisaurus dentatus*. Un breve prolungamento del margine ventrale del quadratogiugale, diretto anteriormente, è conservato sul lato destro del cranio: avrebbe probabilmente contattato il mascellare in norma laterale.

MSNM V6239 - La superficie dorsale del tetto cranico in questo piccolo esemplare (Fig. 6.15) ricorda fortemente quella di MNHN MAE3048 e MSNM V6238. La caratteristica più degna di nota è la presenza di un forame interpremascellare di forma circolare lungo la sutura sagittale mediale tra i premascellari. Un forame interpremascellare è stato descritto da Cosgriff (1974) in *Derwentia warreni*, uno dei pochi ritidosteidi di cui è conservata l'estremità del muso.

Superficie ventrale del tetto cranico

MNHN MAE3037 - l'impronta interna del tetto cranico dell'olotipo di *Mahavisaurus* è rotta in tre grandi pezzi (Fig. 6.1B), il più anteriore dei quali ancora articolato con elementi del palato (vedere descrizione del palato). Sebbene i limiti dei tre pezzi non coincidano fra loro e diverse parti siano totalmente assenti, tali pezzi sono utili per tentare di ricostruire forma delle orbite e lunghezza del muso. Il pezzo più grande e quello più anteriore, presi assieme, illustrano la forma e la dimensione delle orbite in modo più chiaro di quanto si possa vedere sul tetto cranico e consentono di tracciare il margine dell'orbita anche sul tetto cranico stesso. Le informazioni sulla posizione delle orbite integrate con quelle riguardanti le ossa palatali al di sotto del frammento anteriore, aiutano anche a collocare alla distanza giusta il frammento anteriore, sebbene esso non contatti direttamente le ossa circostanti, supportando come detto in precedenza l'idea che il cranio di *Mahavisaurus* fosse brevirostrino quanto lo sono i crani degli individui di piccola taglia ("*Lyrosaurus*-like"). Il piccolo pezzo centrale mostra invece in negativo la parte ventrale del forame pineale e la parte posteriore delle lamine sopraorbitali. Poiché tali strutture sono fortemente simili a quelle degli esemplari MSNM V2995, MSNM V6238 e MNHN RHMA03, in cui sono conservate considerevolmente meglio, per il loro andamento e le loro caratteristiche rimandiamo alla descrizione di tali esemplari.

Un attento esame del frammento cranico più grande, rappresentato dalla porzione posteriore del cranio, indica che esso conserva buona parte della porzione posteriore del tetto cranico, consentendo di osservare che la superficie ventrale del tabulare non porta alcuna crista e che le corna tabulari sono poco profonde, quasi del tutto assenti.

MSNM V2995 - questo esemplare conserva l'impronta interna pressoché completa del tetto cranico, mancante solo dell'apice degli angoli posterolaterali (Fig. 6.20). Non ha subito deformazioni durante la diagenesi e pertanto mostra il vero volume tridimensionale del cranio, molto simile a quello dell'esemplare di taglia comparabile MNHN MAE3048. Da notare che MSNM V2995 è il solo esemplare di *Mahavisaurus* finora conosciuto a conservare completa da entrambi i lati la porzione antorbitale del muso sub-triangolare, mostrandone l'estremità smussata e arrotondata. La punta del muso porta lungo la linea mediana un forame interpremascellare di forma sub-circolare, leggermente stirato mediolateralmente. Come detto qui sopra, il forame interpremascellare è visibile in parte anche nell'unico altro esemplare (MSNM V6239) che conserva almeno parte della punta del muso. Ciò fa supporre che la sua presenza sia un tratto tipico di questa specie (così come per *Derwentia warreni*). Per dimensioni, forma e orientazione di narici e orbite MSNM V2995 ricorda in tutto e per tutto gli altri esemplari descritti. I contatti tra le ossa della superficie ventrale mostrano un pattern molto simile a quello di MSNM V6238, in cui sono meglio conservati (vedere quindi tale esemplare per la descrizione). Le lamine sopra-orbitali (o creste orbitotemporali) sono all'incirca parallele e poco spaziate. Sono localizzate interamente sui parietali (non raggiungono quindi i frontali) ai lati della sutura intraparietale e passano di poco lateralmente al forame pineale. Tali lamine rappresentano l'area d'attacco della scatola cranica. Riguardo all'estensione anteriore di queste lamine è da notare che esse raggiungono l'altezza del centro delle orbite così come avviene negli altri temnospondili. Per quanto riguarda la forma ricordano gli altri stereospondylomorfi (e.g., Yates & Warren, 2000: fig. 6; Sulej, 2007: fig. 1). Ciò che cambia è che in MSNM V2995 le lamine non si estendono oltre ai parietali fino a raggiungere i frontali ma il motivo è che in questa specie

sono proprio i parietali a spingersi fin tra le orbite in norma ventrale, ricoprendo in parte i frontali che sono in un piano leggermente dorsale. Secondo Yates & Warren (2000: 97), l'aver lamine sopraorbitali poco spaziate tra loro (sebbene tali autori specificino "sui frontali") rappresenterebbe una condizione derivata degli Stereospondylomorpha.

MNHN RHMA03 - Sebbene meno completo sotto certi aspetti, questo esemplare ricorda molto MSNM V2995 e MSNM V6238 per il profilo generale del cranio e per posizione, dimensioni e forma di orbite, narici, forame pineale, lamine sopraorbitali e dentatura (Fig. 6.21). Per questa ragione, non vengono date ulteriori informazioni relative all'anatomia della superficie ventrale del suo tetto cranico.

MSNM V6238 - Questo esemplare offre la più chiara rappresentazione della superficie ventrale del tetto cranico (Fig. 6.14). Sia i centri di ossificazione sia molte delle aree di contatto tra le ossa sono ben visibili, permettendo di ricostruire il pattern di sovrapposizione tra le ossa: è infatti evidente che le aree di contatto tra le ossa del tetto cranico non sono allo stesso livello come sembra essere in norma dorsale; i parietali, ad esempio, sono ventrali rispetto alla maggior parte delle ossa circostanti, e poiché ricoprono in parte i frontali e i sopratemporalis appaiono più grandi che in norma dorsale. Strutture anatomiche degne di nota sono i processi paraoccipitali dei tabulari, i processi verticali dei postparietali, le lamine sopraorbitali dei parietali, il forame pineale e il pilastro osseo (omologo alla spina sublacrimalis *sensu* Bystrow & Efremov, 1940) che connette il palatino dorsalmente al prefrontale e lateralmente al mascellare, delineando la cavità orbitale anteriormente. L'assenza in norma ventrale dei canali dermosensoriali del sistema della linea laterale rende meglio identificabili le superfici e i centri di ossificazioni delle varie ossa, fornendo un'ulteriore prova dell'assenza del lacrimale.

MSNM V6239 - in questo esemplare sono chiaramente esposti solo la superficie ventrale dei nasali e il pilastro osseo che connette il palatino al prefrontale (Fig. 6.16).

Palato e dentatura dell'arcata superiore

MNHN MAE3037 - Solo pochi elementi del palato sono conservati in questo esemplare, e la maggior parte di essi è del lato destro (Fig. 6.6). Del mascellare è conservato solo un breve tratto della superficie portante i denti, lungo circa 20 mm. Sembra orientato ventrolateralmente, cosicché i denti sarebbero dovuti risultare leggermente sporgenti all'infuori e la loro base si sarebbe trovata ad un livello leggermente dorsale rispetto a quello della dentatura del palato. La dentatura del mascellare appare fitta (con sei denti per 10 mm) e il tratto conservato porta nove denti finemente appuntiti, alti 4-5 mm, curvi verso l'interno della bocca, espansi labiolingualmente alla base e ornamentati da sottili striature longitudinali che scompaiono verso l'apice del dente. È stato identificato tentativamente il margine posterolaterale della/e vacuità anteropalatale/i, concavo anteriormente. La piastra vomerina è fittamente ricoperta di denticoli, mentre un fila di denti transvomerini alti fino a 5 mm segue la curvatura del margine della/e vacuità anteropalatale/i. La piastra vomerina sembra essere ampia e delimita la coana anteromedialmente. Il bordo posteromediale della coana non è conservato ed è identificabile solo la porzione più mediale della sutura tra vomere e palatino. Il margine posterolaterale della coana è bordato dal palatino. Il mascellare sembra bordare quest'apertura almeno lateralmente, per un tratto lungo 6 mm, mentre il margine anterolaterale sembra bordato anch'esso dal vomere, che forma una flangia denticolata (così come avviene in *Rewana*, Howie, 1972). Anteriormente alla coana ci sono due grandi zanne vomerine: la più posteriore è rappresentata da una sede vuota, mentre la anteriore è interamente conservata, curvata in avanti, finemente appuntita, sub-circolare in sezione e misura 8.5 mm in altezza e più di 5 mm in diametro (alla base). È conservata anche parte della vacuità interpterigoidea. Rispetto alla lunghezza del cranio essa appare relativamente corta anteroposteriormente e soprattutto molto stretta anteriormente. Il suo margine anteriore e parte di quello laterale sono bordati dal vomere (la cui superficie in quest'area è liscia), mentre lateralmente il palatino (che è invece rugoso) contribuisce al margine fino ad un livello appena posteriore al

margine anteriore dell'orbita. Le suture non sono chiare in questa zona, cosicché è difficile stabilire se la sottile porzione d'osso che delimita la vacuità interpterigoidea posteriormente al palatino sia un sottile prolungamento del ramo anteriore dello pterigoide (cosa che escluderebbe l'ectopterigoide dal margine della vacuità) o se appartenga all'ectopterigoide. A giudicare dalla superficie dorsale di questo frammento palatale tuttavia sembra più plausibile la prima ipotesi. Una serie di denti palatali più grandi o perlomeno più massicci di quelli mascellari e leggermente meno espansi labiolingualmente alla base, decorre anteroposteriormente parallelamente al margine della vacuità interpterigoidea. Come i denti mascellari, i denti palatali di *Mahavisaurus dentatus* sono molto appressati (5 per 10 mm) e portano delle fini striature longitudinali che scompaiono verso l'apice. Almeno sette denti (incluse due sedi vuote) sono del palatino, i successivi dieci (incluse quattro sedi) appartengono invece alla porzione conservata dell'ectopterigoide. Contrariamente a quanto accade in *Pneumatostega potamia* (Cosgriff & Zawiskie, 1979), i denti palatali di *Mahavisaurus dentatus* non diminuiscono gradatamente e armoniosamente in altezza in direzione posteriore, piuttosto sono di altezza uniforme lungo tutta la fila, se non leggermente più grandi a livello dell'ectopterigoide. Il palatino mostra anch'esso due grandi zanne coniche, alte 6 mm, non grandi però come quelle vomerine. Come notato da Lehman (1966), un ampio pavimento denso di denticoli relativamente grandi ricopre la maggior parte della superficie di palatino ed ectopterigoide lateralmente alla fila di denti palatali. La linea quasi trasversa che attraversa questo pavimento subito posteriormente al livello del margine anteriore dell'orbita potrebbe rappresentare la sutura tra palatino ed ectopterigoide. Questo pavimento denso di denticoli separa di almeno 13 mm la fila di denti marginali da quella palatale, che non è perfettamente allineata ed è grosso modo parallela alla vacuità interpterigoidea. Questa condizione differisce fortemente da quella di *Pneumatostega potamia*, in cui la fila di denti palatali è pienamente sviluppata ma vicina e parallela a quella mascellare (Cosgriff & Zawiskie, 1979), mentre il pavimento di piccoli denticoli è per lo più distribuito tra la fila palatale e la vacuità interpterigoidea. La fila di denti palatali è invece assente in

Deltasaurus kimberleyensis (Schoch & Milner, 2000: fig. 60). Una fila di denti palatali, sebbene leggermente irregolare, è presente in *Arcadia myriadens*; in questa specie, il pavimento di piccoli denticoli è localizzato tra questa fila e la vacuità interpterigoidea, ma ricorda *Mahavisaurus dentatus* nell'essere portata al di sotto del livello delle basi dei denti mascellari e nell'essere separata dalla fila di denti marginali da un profondo canale (Warren & Black, 1985). L'ectopterigoide e il palatino sinistri sono anch'essi conservati (Fig. 6.6; Lehman, 1966), forse in una porzione più posteriore rispetto agli elementi di destra come sembrerebbe dimostrare quella che appare la sutura laterale dell'ectopterigoide con lo giugale (identificata allo stesso modo anche da Lehman, 1966). A parte ciò, null'altro che il pavimento denso di denticoli e la fila di denti palatali può essere osservato, confermando che la fila di denti palatali è vicina al margine della vacuità interpterigoidea.

MNHN MAE3050 - In norma laterale (Fig. 6.12), la dentatura di entrambe le mascelle (superiore ed inferiore) sono esposte al di sotto dell'orbita. Per quanto riguarda la mascella superiore, la base dei denti mascellari giace evidentemente ad un livello leggermente dorsale rispetto alla superficie del palato che porta la dentatura palatale, confermando quanto osservato anche nel frammento palatale di MNHN MAE3037. I denti mascellari sono più piccoli e più appressati di quelli del dentale (vedere descrizione della mandibola e paleoecologia). Denti e denticoli palatali non differiscono da quelli descritti per MNHN MAE3037. Nessuna traccia dei denti laterali accessori visibili ad esempio in *Deltasaurus* è osservabile sulla porzione conservata del mascellare.

MNHN MAE3031a, b - questo esemplare relativamente grande consiste di una piastra del parasfenoide con la metà anteriore del processo cultriforme ancora articolata ai due pterigoidi quasi completi. Entrambe le metà del nodulo sono state catalogate: MNHN MAE3031a rappresenta l'esemplare in norma dorsale (Fig. 6.17, sopra), mentre MNHN MAE3031b la norma ventrale (Fig. 6.18, sotto). In norma ventrale, la piastra del parasfenoide è leggermente più ampia che lunga e ha un margine posteriore convesso. La sua superficie non porta nessuna cresta muscolare, sebbene

un'ornamentazione composta da alcune creste disposte a raggiera a partire dal centro dell'osso sia visibile nella metà posteriore della piastra. L'area aspera (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940) del parasfenoide è più sviluppata nella metà anteriore. La superficie con l'area aspera forma un rilievo appuntito verso la base del processo cultriforme simile a quello di MSNM V6239. Il processo cultriforme è una semplice barra, convessa ventralmente e non particolarmente ampia (misura all'incirca il 25% dell'ampiezza della piastra del parasfenoide, proprio come in MSNM V6239). Si assottiglia gradualmente e leggermente in direzione anteriore, dove però i margini diventano praticamente paralleli. È conservata la metà posteriore delle vacuità interpterigoidee, bordata medialmente dal processo cultriforme, posteromedialmente dal parasfenoide e posterolateralmente dallo pterigoide. Gli pterigoidi sono connessi al parasfenoide attraverso una sutura a zigzag diretta anteroposteriormente, più corta dell'ampiezza della piastra del parasfenoide. La maggior parte della superficie del corpo e dei rami dello pterigoide è densamente granulare (area aspera dello pterigoide) e forma un rilievo sinusoidale che mostra una convessità mediale che separa tale rilievo dalla sottile porzione contattante il parasfenoide e formante il margine posteriore della vacuità interpterigoidea. Come in MSNM V6239, il margine posteriore della vacuità interpterigoidea non è uniformemente concavo anteriormente e mostra una piccola convessità a livello della base del ramo anteriore (palatino) dello pterigoide. Una simile sporgenza convessa è visibile anche in *Peltostega erici*. Il margine laterale di entrambi i rami dello pterigoide delimita la finestra subtemporale medialmente. A causa della forma sinusoidale del margine laterale dello pterigoide, una convessità può essere vista anche attraverso il margine anteromediale della finestra subtemporale. Un piccolo frammento dell'ectopterigoide contatta lateralmente la porzione più anteriore e rastremata del ramo anteriore dello pterigoide destro. Se la sutura è stata correttamente interpretata sia in questo esemplare sia nel frammento palatale destro dell'olotipo MNHN MAE3037, allora nel palato di *Mahavisaurus dentatus* l'ectopterigoide sarebbe escluso dal margine della vacuità interpterigoidea a causa della presenza della porzione anteriore rastremata del ramo anteriore dello pterigoide. Il ramo

posteriore (quadratico) dello pterigoide è piuttosto corto (misura in lunghezza lineare solo il 56% della lunghezza del ramo anteriore) ed è diretto posterolateralmente. Si assottiglia posteriormente fino al suo punto estremo, rappresentato dalla superficie di contatto con il quadrato, conservata sul ramo sinistro. Rispetto al piano sub-orizzontale in cui giace il corpo dello pterigoide, questo ramo si torce fino ad essere rivolto ventromedialmente dove si trova appunto l'area di contatto per il quadrato (Warren & Black, 1985, hanno osservato una torsione comparabile in *Arcadia myriadens*).

In norma dorsale, le ossa hanno lo stesso profilo (Fig. 6.17, sopra). La superficie dorsale del parasfenoide mostra i solchi per le arteriae carotidis internae. Esse entrano nella piastra del parasfenoide dalla superficie dorsale, carattere derivato degli Stereospondyli secondo Yates & Warren (2000: fig. 5 D, E). Su ciascun lato, un foramen caroticum (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940) si apre nell'angolo posterolaterale della piastra del parasfenoide, subito medialmente alla sutura con lo pterigoide. Il solco per l'arteria carotidis interna ha origine da questo forame e decorre all'interno della piastra, tracciando un percorso curvo anteromedialmente. Tale percorso è più chiaramente visibile sul lato sinistro, dove la superficie è leggermente danneggiata e il solco aperto dorsalmente. Sul lato destro, dove la superficie è invece intatta, il solco decorre al di sotto di un rilievo: la crista parapterygoidea. A metà lunghezza, il solco si biforca: il ramo mediale dell'arteria carotidis interna sarebbe emerso a livello del centro della piastra del parasfenoide, proseguendo anteromedialmente verso il processo cultriforme, la cui superficie appare concava in questa norma; il ramo laterale (ramus palatinus) sarebbe emerso proprio lateralmente al processo cultriforme (in questo caso, un breve tratto del suo percorso è visibile sulla destra dove la superficie dell'osso è danneggiata, mentre a sinistra è visibile solo lo sbocco d'uscita). Posteriormente alla crista parapterygoidea, è conservata un'altra cresta: la crista paraoccipitalis. La superficie posteriore di quest'ultima cresta rappresenta la superficie di contatto del parasfenoide per l'esoccipitale. Anteriormente alla crista parapterygoidea la superficie del parasfenoide è concava. Questa concavità si approfondisce verso lo pterigoide e termina su quest'osso, appena medialmente alla

porzione anteriore della base della lamina ascendens dello pterigoide. Sebbene non sia ben delimitata come in *Benthosuchus*, la porzione più profonda di questa concavità subito medialmente alla lamina rappresenterebbe il recesso conoideo.

Gli pterigoidi sono altrettanto ben conservati. Il margine posteriore del ramo quadratico dello pterigoide forma una breve cresta, alta meno di 3 mm in norma occipitale e quasi non degna di nota, omologa alla cresta obliqua di altri stereospondili. Lateralmente a questa cresta, è conservata la lamina ascendens, originantesi dalla superficie dorsale del ramo quadratico dello pterigoide. La lamina sinistra conserva la sua curvatura naturale, risultando anteromediodorsalmente diretta se osservata in norma occipitale. Lungo il margine dorsale della sua porzione più spessa, la quale è posta lateralmente alla crista parapterygoidea del parasfenoide, e appena al di sopra della cresta basale, la lamina ascendens conserva anche un'escavazione che potrebbe essere omologa alla excavatio tympanica (vedere ad esempio *Benthosuchus*). Nel mezzo di questa porzione spessa, è visibile un forame circolare del diametro di 2 mm: potrebbe rappresentare la fovea ovalis. La lamina ascendens destra è distorta, porta una simile - sebbene meno ben conservata - escavazione ma non mostra traccia alcuna del forame circolare. La caratteristica più interessante della lamina destra è che è conservata fino al suo margine più dorsale. A giudicare dalla taglia di questo esemplare e dal profilo generale del cranio in norma occipitale di altri esemplari (ad esempio, MNHN MAE3037; MNHN MAE3048), il margine dorsale della lamina ascendens non avrebbe raggiunto il tetto cranico nè lo squamoso lateralmente, formando così una grande fessura palatoquadrata proprio come accade in *Arcadia myriadens* (Warren & Balck, 1985). La superficie per il contatto con il quadrato sembra essere presente lungo il margine posteromediale della lamina ascendens, mentre in *Benthosuchus sushkini* (Bystrow & Efremov, 1940) è sulla superficie posterolaterale.

MNHN MAE3048 - Il palato non è conservato in questo esemplare. Solo sette denti marginali e un paio di sedi vuote (densità = 12 ogni 10 mm) sono conservati sul mascellare appena al di sotto della flessura sinusoidale del canale dermosensoriale infraorbitale, assieme a una piccola area ricoperta

da denticoli palatali. Anche in questo esemplare la superficie ventrale del mascellare portante i denti è ad un livello leggermente dorsale rispetto a quello della superficie palatale portante i denticoli.

Denti laterali accessori non sono conservati nemmeno sul mascellare di questo esemplare (Fig. 6.9).

MSNM V2995 - La dentatura non offre alcuna particolare informazione a parte mostrare che la dimensione dei denti premascellari aumenta verso la punta del muso.

MSNM V6238 - Questo esemplare mostra alcuni dettagli sia del palato sia della dentatura (Fig. 6.14). La maggior parte dell'arcata dentaria marginale sinistra è squisitamente conservata. I denti sono in generale finemente appuntiti, appressati, espansi labiolingualmente alla base (l'asse minore misura circa il 70 - 75% di quello maggiore), curvi lingualmente e leggermente sporgenti all'infuori (specie quelli della regione prenariale), e sono solcati da sottili striature longitudinali, più marcate verso la base del dente, che tendono a sfumare verso l'apice. La dimensione dei denti diminuisce gradualmente dalla punta del muso fino alla regione più posteriore dell'arcata: i denti premascellari più grandi misurano fino a 4.2 mm in altezza, mentre quelli mascellari, ad esempio, sono alti 3.1 mm a metà della distanza tra la narice e l'orbita e 2.3 mm appena posteriormente all'orbita. A parte il divenire più piccoli e sottili, i denti mascellari diventano anche più appressati (8 denti premascellari per 10 mm e fino a 11 mascellari per 10 mm), di modo che la porzione premascellare dell'arcata risulta più adatta ad afferrare, mentre quella mascellare sembra funzionare come un unico margine seghettato adatto a tagliare. Secondo Cosgriff & Zawiskie (1979), i denti mascellari di *Pneumatostega potamia* (il cui cranio ha una lunghezza stimata di 130 mm, cioè maggiore di quella di MSNM V6238) sono più piccoli e di altezza uniforme (2 mm) lungo tutta l'arcata. Denti piccoli e di altezza uniforme sono riportati anche in *Deltasaurus kimberleyensis*.

Come negli altri esemplari, nemmeno sulla superficie esterna del mascellare dell'ottimamente conservato MSNM V6238 si possono osservare i denti mascellari accessori descritti in *Deltasaurus*.

Oltre alla dentatura marginale, sono conservati anche due frammenti della superficie palatale sinistra che, seppur di estensione limitata, rappresentano la miglior fonte di dati per la porzione

anteriore del palato tra tutti gli individui di piccola taglia esaminati. Il primo frammento consiste di una piccola porzione del premascellare sinistro recante un pavimento di microscopici denticoli e formante il bordo anteriore della/e vacuità anteropalatale/i. Il margine è concavo posteriormente (incisura fenestralis), con la porzione più mediale diretta posteromedialmente che potrebbe rappresentare parte del processus fenestralis anterioris (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940) o del processo vomerino del premascellare. Infatti, è purtroppo impossibile stabilire se l'incisura fenestralis corrisponda effettivamente all'intero margine anteriore della vacuità sinistra (in caso di doppie vacuità separate dal contatto premascellari - vomeri) o se c'era un'unica, ampia vacuità avente ciascuna metà del margine anteriore composta lateralmente da un' incisura fenestralis e medialmente da un processus fenestralis. Nella nostra ricostruzione del palato seguiamo questa seconda interpretazione, basandoci sulla presenza di una singola vacuità anteropalatale in altri rhytidostei (o meglio, peltostegidi) risultati filogeneticamente affini, come *Derwentia warreni* (Cosgriff, 1974) e *Arcadia myriadens* (Warren & Black, 1985).

Il secondo frammento del palato consiste di una sottile porzione del mascellare, che forse formava il margine laterale della coana, seguita posteriormente da un frammento rettangolare del palatino la cui superficie è ricoperta da un pavimento denso di denticoli posteriormente alla coana e in prossimità della fila di denti mascellari e porta un paio di grandi zanne palatine coniche alte più di 3 mm poste a livello del margine anteriore dell'orbita. La disposizione dei denticoli e delle zanne in MSNM V6238 è molto simile a quella del esemplare di taglia grande MNHN MAE3037 (l'olotipo di *Mahavisaurus dentatus*), sebbene nel primo le zanne siano leggermente più vicine all'arcata di denti mascellari e un po' meno distanti dalla coana.

MSNM V6239 - questo esemplare conserva il margine anteriore della vacuità anteropalatale e la più completa porzione posteriore del palato (principalmente il parasfenoide) tra gli individui di taglia piccola (Fig. 6.16). Una sottile scheggia del vomere sinistro forma parte del margine laterale della vacuità anteropalatale. La curvatura del margine mediale di questa scheggia di vomere

prosegue come una cresta sollevata e consumata sulla superficie palatale del premascellare, fino a raggiungere la linea mediana del cranio. Sebbene l'intera vacuità anteropalatale non sia visibile, questo margine conservato suggerisce che in *Mahavisaurus dentatus* tale vacuità fosse singola, come ad esempio in *Deltasaurus kymberleiensis*.

Il parasfenoide di questo esemplare, essendo il solo articolato al cranio, è l'unico riferibile con certezza assoluta a questa specie e, sebbene non perfettamente conservato, si rivela estremamente utile per i confronti e l'assegnazione alla stessa specie del più completo ma isolato esemplare MNHN MAE3031 sopra descritto. La piastra del parasfenoide è più ampia che lunga e non porta nessuna cresta muscolare. Ha un'area aspera (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940) formante un rilievo appuntito verso la base del processo cultriforme, simile a quella di MNHN MAE3031b. Il processo cultriforme non è né espanso alla base né marcatamente costretto a metà lunghezza. Si presenta come una barra semplice, semicircolare in sezione (con la superficie convessa rivolta ventralmente), e non particolarmente ampia (misura circa il 25% dell'ampiezza della piastra del parasfenoide, proprio come in MNHN MAE3031b; questo valore è intorno al 22% in *Arcadia myriadens* e al 26% in *Deltasaurus kimberleyensis*, specie in cui tuttavia il parasfenoide è molto più ampio, raggiungendo la metà del margine ventrale delle vacuità interpterigoidee, e di conseguenza anche il processo cultriforme è più ampio che in *Mahavisaurus*; al 37% in *Derwentia warreni*, che possiede parasfenoide e soprattutto processo cultriforme ampi; al 30% in *Peltostega erici*, che mostra un complesso parasfenoide-pterigoidi molto simile per proporzioni a quello di *Mahavisaurus*, seppur con un processo cultriforme leggermente più ampio). Il processo cultriforme si origina dalla piastra del parasfenoide, divenendo via via leggermente più sottile nel primo tratto, poi continua con margini pressoché paralleli per quasi tutta la sua lunghezza, formando i margini mediali delle vacuità interpterigoidee. Il processo cultriforme si estende oltre il margine anteriore delle vacuità interpterigoidee, dove è stretto ai lati dai vomeri che formano l'angolo anteromediale e, presumibilmente, il margine anteriore di tali vacuità.

Parte del corpo dello pterigoide destro è conservata ancora suturata alla piastra del parasfenoide. Sebbene non ben conservato, lo pterigoide reca una sottile traccia del rilievo convesso medialmente che decorre dal ramo anteriore al posteriore, ben visibile in MNHN MAE3031b. Dello pterigoide sinistro si vede gran parte del profilo del ramo anteriore, formante il margine posteriore della vacuità interpterigoidea e del margine anteromediale della finestra subtemporale. Il margine posteriore della vacuità interpterigoidea non è uniformemente concavo anteriormente, dove a metà lunghezza mostra la stessa piccola sporgenza convessa visibile anche in MNHN MAE3031b. Alcuni denti mascellari mal conservati sono visibili sul mascellare destro a livello dell'orbita.

Occipite

Si tratta dell'area meno ben conservata di tutti gli esemplari.

MNHN MAE3037 - (Fig. 6.7) Sebbene l'esoccipitale non sia conservato, la maggior parte della finestra post-temporale può essere osservata. Il processo paraoccipitale del tabulare è diretto ventromedialmente e delimita, assieme al processo verticale del postparietale, una finestra post-temporale relativamente grande e sub-triangolare. Il forame magno sembra grande rispetto alle dimensioni del cranio. Un canale squamoso-quadratojugale (cioè una concavità verticale dell'area sopraquadratica del retro del cranio nell'angolo tra superficie laterale e occipitale, composta da squamoso e quadratojugale) è visibile, mentre non è chiaro se il cambio di tessitura sulla superficie dello squamoso corrisponda alla sutura tra squamoso e quadrato, posta piuttosto dorsalmente come nel caso di *Cabralia* (Dias-Da-Silva *et al.*, 2006: fig. 3B) o se si tratti semplicemente di un vero e proprio cambio di tessitura dell'osso. Osservando sia il margine posteriore del quadratojugale, sia la porzione conservata dello squamoso, si evince che il condilo del quadrato avrebbe dovuto essere collocato ad almeno 15 mm in direzione posteriore rispetto al margine posteriore del postparietale (Lehman, 1966, riportò che dovevano essere allo stesso livello). Infine, è evidente che lo squamoso non contatta il ramo ascendente dello pterigoide lasciando aperta una fessura palatoquadratica.

MNHN MAE3048 - tra tutti quelli osservati questo esemplare mostra la regione occipitale più completa (Fig. 6.10). Entrambi i margini dorsale e laterali sono ben conservati, mentre la base dell'occipite è immersa nella matrice rendendo impossibile delineare con precisione il suo profilo. La ricostruzione in Fig. 6.10 è stata ottenuta seguendo alcuni rilievi conservati al di sotto dello strato di matrice e sulla base delle poche ossa affioranti e conservate. La superficie occipitale non è verticale e si presenta piuttosto leggermente inclinata posteriormente dall'apice alla base, parzialmente visibile quindi anche in norma dorsale (Fig. 6.8).

Le guance sono orientate a circa 45°, per cui, come detto in precedenza, risultano meno verticali di quelle dell'olotipo di *Mahavisaurus dentatus*. I posteparietali formano una proiezione arrotondata a ridosso della linea mediana del cranio che ricorda una cresta occipitale per l'attacco di muscoli. Lo squamoso e il quadratogiugale formano un canale squamoso-quadratogiugale (la concavità verticale dell'area sopraquadratica del retro del cranio composta da queste ossa, descritta per l'olotipo e notata per la prima volta in questo esemplare da Warren & Black, 1985). Sulla porzione occipitale di entrambi i quadratogiugali è ben visibile il forame paraquadratico. Un'ampia fessura palatoquadratica è presente: il margine posteromediale del ramo ascendente dello pterigoide (in parte conservato sul lato destro dell'occipite) è diretto in direzione mediale e anteriore (dove si immerge nella matrice) mentre è completo lateralmente, dove non arriva a contattare lo squamoso. Il forame magno misura in ampiezza il 15% della massima ampiezza del cranio ed è bordato dai postparietali dorsalmente e dagli esoccipitali lateralmente. La superficie mediale degli esoccipitali non è ben conservata, tuttavia sembra che i *processi lamellosi* (*sensu* Bystrow & Efremov, 1940: 41) non siano particolarmente sviluppati, così che il forame magno non appare costretto a metà altezza. La posizione dei processi submedullari e il livello a cui è posto il parasfenoide possono essere solo ipotizzati. La faccia articolare dei condili esoccipitali è diretta ventromedialmente. Come notato da Lehman (1966), essi sono relativamente elevati rispetto alle ossa formanti l'area della guancia. Un forame nutritizio è visibile sulla *columna verticalis* (*sensu* Bystrow & Efremov,

1940: 41) dell'esoccipitale destro, appena sopra al condilo. Tre piccoli forami si aprono nella stessa posizione sull'esoccipitale sinistro. Un forame IX- X per i nervi glossofarigeo e vago relativamente grande è visibile sull'esoccipitale sinistro, posto alla base della porzione posteriore del processo, non molto ben conservato, che contatta il processo paroccipitale del tabulare. Il forame destro IX - X non può essere osservato a causa della presenza di un ammonoide fossilizzato sopra all'esoccipitale. Entrambi i processi verticali destro e sinistro del postparietale, che separano il forame magno dalla finestra post-temporale sono rotti e parzialmente erosi. Ciascuna finestra posttemporale è ampia quanto il forame magno e bordata da postparietale, tabulare, ed esoccipitale. Frammenti del quadrato sono stati identificati tentativamente su ambo i lati (vedere anche descrizione della mandibola). Seguendo questa identificazione, supportata dall'inclinazione della superficie occipitale, l'articolazione tra il condilo del quadrato e l'articolare doveva trovarsi interamente posteriormente al margine posteriore dei condili esoccipitali (*contra* Lehman, 1966: 129, "articulation mandibulaire assez antérieure").

MSNM V6238 - questo esemplare conserva alcuni dettagli della superficie occipitale, come il canale squamoso-quadrato-giugale, il forame paraquadrato, una fessura palatoquadrata, il processo paroccipitale dei tabulari e il processo verticale dei postparietali che delimitano la metà dorsale della finestra post-temporale e del forame magno. Tutte queste strutture appaiono tuttavia meno ben conservate che in MNHN MAE3048.

Mandibola e sua dentatura

MNHN MAE3049 - Si tratta di un ramo destro isolato della mandibola di un individuo di grande taglia (Figs. 6.3, 6.18, 6.19). Venne tentativamente riferito da Lehman (1966) a *Mahavisaurus dentatus* sulla base dell'aspetto generale e della curvatura (in norma dorsale combacia abbastanza bene con il profilo del cranio) e, soprattutto, della peculiare dentatura. Rappresenta l'emimandibola più completa riferibile a questa specie.

In norma laterale il dentale è l'osso più lungo della mandibola (circa il 75% dell'intera lunghezza).

Decorre posteriormente dalla sinfisi fino ad essere circondato da soprangolare e angolare.

La dentatura mandibolare, almeno la sua porzione conservata, è distribuita su dentale e coronoidi: nonostante l'ampia porzione mancante della superficie dorsale sembra comunque che la dentatura marginale non si estendesse fino a raggiungere la superficie labiale di angolare e postspleniale, come avviene invece in *Pneumatostega potamia* (Cosgriff & Zawiskie, 1979). La regione sinfisiaria porta due grandi zanne parasinfisarie. I denti marginali sono molto appressati e molto grandi; tenendo conto della taglia dell'esemplare dovevano essere comparativamente più grandi di quelli della mascella superiore. La maggior parte dei denti del dentale è ancora nelle proprie sedi. I denti più grandi sono quelli portati dalla regione sinfisiaria, mentre i più piccoli sono localizzati sul terzo posteriore dell'arcata, parallelamente al coronoide posteriore, dove diminuiscono gradatamente in dimensioni. Tutti i denti sono labiolingualmente espansi alla base, curvi lingualmente, appuntiti e portano sottili striature longitudinali che scompaiono verso l'apice.

Tre ossa coronoidi ben distinte formano l'angolo dorsomediale della mandibola posteriormente alla sinfisi mandibolare. Portano un pavimento denso di denticoli appuntiti (carattere primitivo secondo Jeannot *et al.*, 2006 - presente anche nei lydekkerinidi e nei rhinesuchidi; a detta di questi autori, tuttavia, in numerosi esemplari di *Lydekkerina* i denticoli sul coronoide mediano e posteriore si presentano come duomi arrotondati e sparpagliati) formanti una sorta di fila parallela alla fila di denti del dentale, specialmente sul coronoide anteriore e mediano. I denticoli più grandi sono quelli del coronoide anteriore, alcuni dei quali raggiungono la taglia dei denti dentali. Almeno una zanna, che conserva la stessa ornamentazione dei denti del dentale, è visibile sul coronoide anteriore. Tale zanna rappresenta con ogni probabilità un vero dente, sebbene la presenza di strutture quali le pieghe labirintodonti e la cavità della polpa non può essere definitivamente dimostrata (ad esempio facendo una sezione del dente) a causa della natura dei fossili malgasci conservati in noduli come

negativi. I denticoli sono più sottili sul coronoide posteriore ed oltre a formare una sorta di fila occupano anche la maggior parte della superficie dorsale espansa dell'osso.

In norma mediale, il dentale forma la maggior parte della sinfisi mandibolare. Un'area cava sulla superficie mediale della sinfisi del dentale, ben visibile al centro della sinfisi stessa, indica la fossa di Meckel. Lo spleniale partecipa alla superficie sinfisiaria, formando la sua porzione posteroventrale. Quest'osso non arriva però a contattare la superficie sinfisiaria del dentale, lasciando aperta la fossa di Meckel posteriormente. Tutta la superficie della sinfisi è rugosa, solcata radialmente da sottili canali che si originano al centro della stessa. Secondo Lehman (1966), alcuni forami vascolari potrebbero essere presenti in quest'area.

Il forame anteriore di Meckel si apre sul postspleniale ed è piccolo, come spesso nei temnospondili. Il forame posteriore di Meckel, sebbene non completamente conservato posteriormente, doveva essere anch'esso piuttosto piccolo. Se la sutura tra angolare e prearticolare è stata interpretata correttamente, il forame posteriore di Meckel non arriva a contattare l'angolare, risultando bordato dai soli postspleniale e prearticolare (*contra* Lehman, 1966, il quale riportò che si apre lungo la sutura tra le due ossa). Il prearticolare si estende anteriormente fino a pochi millimetri dalla sutura tra i coronoidi medio e posteriore. Il forame per la corda del timpano si apre quasi interamente sul prearticolare ma tocca la sutura tra prearticolare e articolare.

L'angolare è grande e profondo, particolarmente esteso anteriormente dove non arriva a toccare lo spleniale per soli pochi millimetri. Solo una sottile porzione dello spleniale e del postspleniale è visibile in norma laterale: essa forma il margine ventrale della mascella inferiore.

La fossa degli adduttori non è conservata ad eccezione della porzione posteriore, che ha un margine labiale quasi orizzontale dorsalmente - se non leggermente concavo (visibile in norma laterale).

La fossa glenoidea dell'articolare è localizzata interamente poco al di sopra del livello della superficie del dentale che porta i denti e si presenta come un'area concava, che occupa tutto l'osso labiolingualmente. Come notato da Lehman (1966), questa fossa in norma dorsale appare composta

da due porzioni separate da un basso rilievo obliquo che va dall'angolo anteromediale a quello posterolaterale, rendendo la porzione mediale più allungata anteroposteriormente.

L'"hamate process" è visibile anteromedialmente alla fossa glenoidea ma è tanto basso che seguendo la definizione di Damiani (2001: 456) si può considerare assente in questo esemplare.

La regione postcondilare di MNHN MAE3049 è tripartita in un processo retroarticolare linguale, un processo arcadiano (*sensu* Warren & Black, 1985) labiomediano e un breve processo postglenoideo labiale (Figs. 6.18, 6.19). Il processo retroarticolare linguale è il più grande dei tre processi e forma la maggior parte delle porzioni linguale e mediale della regione postcondilare. Non è ben conservato medialmente, così da rendere difficile la valutazione della sua estensione posteriore (*contra* Warren & Black, 1985: fig. 10Ka, b); nella sua porzione mediana, tuttavia, si estende posteriormente leggermente oltre il processo arcadiano, risultando visibile anche in norma laterale. Composto dal soprangolare, è comunque piuttosto corto anteroposteriormente, all'incirca lungo quanto la fossa glenoidea. Il processo postglenoideo labiale è corto e piccolo, separato da quello arcadiano da una concavità labiale poco profonda corrispondente alla porzione più posteriore del canale dermosensoriale mandibolare del sistema della linea laterale. Il processo arcadiano forma la porzione labiomediana della regione postcondilare. Il suo margine posterolinguale delinea una concavità poco profonda che corrisponde al canale arcadiano (*sensu* Warren & Black, 1985). Questo canale continua poi sulla superficie ventrolaterale, contrassegnando la separazione tra la parte scolpita del soprangolare e il processo retroarticolare. Una superficie rugosa è visibile sulla porzione posterolaterale del processo retroarticolare. Come detto da Warren & Black (1985), una simile porzione rugosa è comune nei temnospondili triassici ed è stata alternativamente interpretata come una zona di inserzione per muscolo depressore della mandibola o come la terminazione non ossificata della cartilagine di Meckel (Fig. 6.19). La tripartizione della regione postcondilare non è marcata come in *Arcadia myriadens*, in cui i tre processi sono molto ben distinti, ed è invece più simile a quella di *Rhytidosteus* (Warren & Black, 1985: figs. 10B, E).

MNHN MAE3050 - Come citato in precedenza, questo esemplare conserva al di sotto dell'orbita sinistra una piccola porzione della dentatura di entrambe le mascelle (Fig. 6.12). La dentatura della mandibola ricorda decisamente quella della emimandibola isolata MNHN MAE3049, con denti del dentale grandi e appuntiti e un pavimento denso di denticoli altrettanto appuntiti sulle ossa coronoidi (probabilmente il coronoide mediano e la porzione anteriore di quello posteriore). I denti marginali della mascella inferiore sono più grandi e meno appressati dei quelli della mascella superiore. Questo esemplare fornisce informazioni anche sul pattern di occlusione delle mascelle (vedere Paleoecologia): i denti del dentale dovevano scorrere subito medialmente a quelli mascellari, posti ad un livello leggermente dorsale rispetto al piano dei denticoli palatali. Questi ultimi potevano quindi arrivare a contattare i denticoli dei coronoidi formando una macina, chiusa medialmente dalla fila di denti palatali che andava a completare questo complesso meccanismo ad incastro. Il pattern oclusale di *Mahavisaurus dentatus* sarebbe dunque stato differente da quello di *Pneumatostega potamia*, in cui la fila di denti del dentale, durante l'occlusione, giace tra le due file parallele e ravvicinate (marginale e palatale) dell'arcata superiore mentre la superficie macinante formata dai denticoli palatali e coronoidi è interamente posta medialmente a queste file di denti (Cosgriff & Zawiskie, 1979).

MNHN MAE3048 - questo esemplare conserva una piccola porzione dell'emimandibola sinistra (Fig. 6.9). Essa mostra la porzione più posteriore del postspleniale, la porzione dorsale non ornamentata del dentale recante dorsalmente alcuni denti mal conservati (in numero di 8 per 10 mm) più grandi e meno appressati di quelli della mascella superiore, alcuni denticoli del coronoide anch'essi mal conservati, la metà anteriore dell'angolare, e l'estremità anteriore del soprangolare. A giudicare dall'estensione posteriore della fila di denti del dentale e dalla posizione del centro di ossificazione dell'angolare, che si trova al di sotto del quadratogiugale, questo ramo mandibolare non è in posizione naturale ma si trova scosso posteriormente. Quest'ipotesi è supportata dall'identificazione di alcuni frammenti come possibili appartenenti all'emimandibola destra

posteriormente alla guancia destra e dal confronto con il profilo della mandibola nell'esemplare MNHN RHMA03, in cui essa è conservata articolata. In norma dorsale, i frammenti dell'emimandibola destra possono essere interpretati come il soprangolare (laterale) e il prearticolare (mediale) che bordano la metà posteriore della fossa degli adduttori della mandibola (questa zona della mandibola, in sezione coronale, ha infatti la forma di una U).

MNHN RHMA03 - un'emimandibola destra quasi completa è visibile in norma laterale (Fig. 6.21) in questo piccolo esemplare, in cui cranio e mandibola sono conservati ancora articolati a bocca chiusa. L'emimandibola conserva l'impronta interna della superficie laterale delle ossa nella metà posteriore e l'impronta della superficie mediale delle ossa e di alcuni denticoli dei coronoidi nella metà anteriore. Sebbene le suture non possono essere riconosciute, questa emimandibola ricorda nel profilo la grande emimandibola isolata MNHN MAE3049. È ben confrontabile anche con la porzione mandibolare conservata in MNHN MAE3048 e supporta (come detto sopra) l'ipotesi che in quest'ultimo esemplare essa sia slittata posteriormente rispetto al cranio. L'impronta della dentatura mostra denti dentali conici e grandi e un pavimento di denticoli coronoidei mediale, a supporto del pattern di occlusione ipotizzato sulla base dell'esemplare MNHN MAE3050.

Postcranio

MNHN MAE3048 - alcuni elementi del postcranio non descritti da Lehman (1966) sono osservabili in questo esemplare visto in norma dorsale (Fig. 6.8). Sfortunatamente, non danno informazioni particolari sull'anatomia del postcranio di questa specie. Le costole sono gli elementi maggiormente riconoscibili. Giacciono in due file, delle quali la destra è quella in cui gli elementi hanno mantenuto tra di loro una posizione più simile a quella che dovevano avere nello scheletro articolato. L'area che porta tubercolo e capitello è espansa rispetto all'asta della costola, che appare come relativamente sottile e leggermente curva, e mostra all'estremità prossimale un marcato solco costale ed entrambe le faccette articolari. La maggior parte delle costole sono allungate e

relativamente grandi, e appartengono alla serie dorsale. La costola destra più anteriore, rotta, rappresenta forse una cervicale. Pochi frammenti vertebrali sono visibili nel centro dell'area tra le costole destre e sinistre e il fatto che siano così incompleti ricorda la condizione tipica dei rhytidosteidi (vedere paleoecologia) in cui ogni vertebra è composta dai due pleurocentri e da intercentro e arco ciascuno diviso in due metà non fuse tra loro. Alcune linee convergenti impresse alla base di quest'area ricordano l'ornamentazione tipica dell'interclavicola, una parte della quale è conservata appena sotto al frammento della ?clavicola destra. La ?clavicola sinistra è stata tentativamente identificata così come il suo processo prescapolare, diretto dorsalmente e leggermente concavo.

Discussione

Filogenesi

La famiglia Rhytidosteidae fu istituita da Huene (1920) per *Rhytidosteus* e *Peltostega*. La superfamiglia Rhytidosteoidea fu successivamente introdotta da Cosgriff (1965) per includere Rhytidosteidae e la famiglia monogenerica Laidleridae. Successivamente, Cosgriff & Zawiskie (1979) rimossero Laidleridae dalla superfamiglia ed istituirono un'altra famiglia di rhytidosteoidi, Indobrachyopidae, per le forme con il cranio arrotondato invece che triangolare. Siccome non vi erano basi al di là della forma generale del cranio per mantenere questa suddivisione, Warren & Black (1985) ricollocarono tutte le forme in Rhytidosteidae. Shishkin (1994) riconsiderò valida la superfamiglia Rhytidosteoidea, questa volta per le due famiglie Rhytidosteidae e Peltostegidae. Nel 1998, Warren ridusse la superfamiglia a Rhytidosteidae e Laidleridae, mentre nello stesso anno Marsicano e Warren (1998) sulla base dei risultati della prima analisi filogenetica computerizzata del gruppo, inclusero infine tutte le specie nell'unico taxon monofiletico Rhytidosteidae, senza però riuscire nell'intento di chiarire le relazioni all'interno del gruppo.

In questo capitolo presentiamo una nuova analisi filogenetica dei Temnospondyli Stereospondyli per determinare la posizione di *Mahavisaurus* e testare la monofilia e le relazioni tra le varie specie assegnate ai rhytidosteidi. Alle matrici utilizzate nei capitoli precedenti sono stati aggiunti la maggior parte dei taxa in letteratura considerati rhytidosteidi più altri stereospondili a muso corto, gruppo a cui appartiene Rhytidosteidae sulla base delle analisi più ristrette presentate nei capitoli precedenti (Appendice 6); in aggiunta alla matrice dei capitoli 4 e 5 sono state aggiunte due nuove codifiche ad *Arcadia myriadens*: ch 45(1); ch 54(2). Il genere *Watsonisuchus*, la cui monofilia è stata dimostrata nel capitolo 4, è stato infine codificato come una singola OTU che comprende le informazioni relative alle tre specie riferite.

L'analisi filogenetica è stata condotta in tre passaggi:

A. In via preliminare è stata testata la sinonimia di *Mahavisaurus dentatus* e *Lyrosaurus australis* così come l'assegnazione dei reperti isolati a questa specie (il ramo mandibolare MNHN MAE3049 e la porzione posteriore di palato MNHN MAE3031a, b), codificando gli esemplari separatamente e testando le loro relazioni. Poiché *Mahavisaurus* e *Lyrosaurus* risultano sister taxa, la loro appartenenza all'unica specie *Mahavisaurus dentatus* è supportata così come lo è sulla base delle affinità tassonomiche. Da notare che, nonostante il basso numero di caratteri codificabili e l'ancora più basso numero di caratteri confrontabili con *Mahavisaurus*, entrambi gli esemplari isolati risultano vicini ai rhytidosteidi.

Più in dettaglio, il palato isolato risulta posizionato alla base del gruppo. L'emimandibola risulta invece prossima al gruppo ma in posizione più derivata del gruppo stesso, in molti MPT spesso vicina ai Plagiosauroidea. Il motivo di questo posizionamento più derivato, a giudicare dalla distribuzione dei caratteri, va ricercato nel fatto che tra i membri tradizionalmente inclusi nei rhytidosteidi i caratteri mandibolari sono stati codificati solo per *Arcadia*, *Deltasaurus* e, in misura minore, *Rhytidosteus* ed è pertanto possibile che le numerose mandibole piuttosto complete

codificate per gli altri stereospondili a muso corto più derivati (ad esempio, metoposauroidi, plagiosauroidi, chigutisauridi, brachyopidi) abbiano funzionato da attrattori.

Poiché sulla base delle affinità tassonomiche e della loro provenienza questi esemplari isolati possono essere riferiti a *Mahavisaurus dentatus*, e poiché risultano affini ai rhytidosteidi seppur in misura minore anche filogeneticamente, nella seconda analisi sono stati infine codificati assieme a *Mahavisaurus dentatus* e al suo sinonimo *Lyrosaurus australis* in un unico OTU (risultando in un 17% di caratteri codificati in più), senza alterare sensibilmente la topologia e, anzi, migliorando la risoluzione degli alberi.

B. Sono state testate in via preliminare le posizioni dei taxa dalle codifiche più incomplete presenti in matrice, ovvero *Cryobatrachus kitchingi*, *Trucheosaurus major* e *Acerastea wadeae*. Per la posizione di *Cryobatrachus kitchingi* si vedano le note in Appendice 1. La posizione di *Trucheosaurus major* è stata testata dapprima escludendo *Cryobatrachus kitchingi* e *Acerastea wadeae* dall'analisi. Il cranio di *Trucheosaurus*, ridescritto da Warren & Marsicano (1998), è decisamente mal conservato e offre solo una visione del tetto cranico in norma dorsale, schiacciato e composto dalla lieve impressione di sottili ossa conservate parte nell'impronta e parte nella controimpronta su due lastre di roccia. Le ossa sono difficilmente identificabili e gran parte delle scarse conoscenze sulla sua anatomia sono frutto di un'accurata ma potenzialmente imprecisa interpretazione. Poiché (1) alcuni caratteri dell'anatomia cranica e di quella del postcranio permettono di rilevare una certa affinità del taxon con i rhytidosteidi e (2) si tratterebbe del rappresentante più antico del taxon (Permiano superiore), la specie è stata comunque tentativamente codificata, seppur per un numero esiguo di caratteri. Inclusa in un'analisi preliminare della filogenesi del gruppo, questa specie ha generato un leggero incremento dei MPT trovati (100 contro 67) parallelamente ad un notevole aumento di instabilità nei risultati, ad un abbassamento del grado di risoluzione dei nodi (con alcune politomie aggiuntive) e ad uno stravolgimento della topologia del gruppo di stereospondili a muso corto, con le forme più derivate nelle altre analisi ora basali

(situazione in forte contrasto con la distribuzione temporale dei taxa - vedere capitolo 7). Più in dettaglio, la topologia mostra un taxon Metoposauroidea parafiletico alla base del gruppo, seguito da chigutisauridi, brachyopidi, Plagiosauroidea (in cui *Uruiella liminea* e il suo sister taxon *Laidleria gracilis* sono a loro volta sister taxa di Plagiosauridae) e, infine, un Rhytidosteoidea monofiletico con in cui vi è un gruppo basale di indobrachyopidi che include due sottogruppi formati da *Trucheosaurus* + *Deltasaurus* e *Indobrachyops* + *Cabralia*, e un gruppo derivato di rhytidosteidi a sua volta suddiviso in rhytidosteini (*Boreopelta* + (*Nanolania* + (*Rhytidosteus* + *Luzocephalus*))) e peltostegini (*Peltostega* + (*Rewana* + (*Mahavisaurus* + (*Derwentia* + *Arcadia*))))).

Una seconda analisi preliminare in cui sono stati esclusi *Cryobatrachus kitchingi* e *Trucheosaurus major* ha permesso di valutare la posizione di *Acerastea wadeae*. Anche *Acerastea* è conosciuta sulla base di un cranio decisamente frammentario la cui forma è stata in gran parte ricostruita tentativamente. È interessante notare che in questo caso però i MPT ritrovati sono solo 12 e non vi sono politomie all'interno degli stereospondili a muso corto. Per includere *Rhytidosteus* e *Peltostega* secondo la definizione originale di Huene (1920), Rhytidosteidae dovrebbe includere la quasi totalità degli stereospondili a muso corto. Alternativamente il taxon andrebbe ridefinito filogeneticamente in modo da essere applicato ad un nodo meno inclusivo. Il gruppo comprendente *Peltostega* potrebbe invece rappresentare un raggruppamento monofiletico (peltostegidi). In questa ipotesi filogenetica, la specie malgascia *Mahavisaurus dentatus* sarebbe il sister taxon di *Boreopelta vavilovi*. Altri cambiamenti degni di nota rispetto alle filogenesi dei capitoli 4 e 5 sono la posizione dei plagiosauridi, più basali e non strettamente correlati a *Laidleria* seppur sempre facenti parte del grande gruppo che include anche metoposauroidi, chigutisauridi e brachyopidi, e la posizione di quest'ultimo genere a formare, assieme al più basale *Nanolania* e ai più derivati *Rhytidosteus* e *Uruiella*, il sister taxon dei brachyopidi. Una topologia simile a quella dell'analisi con *Acerastea wadeae* si ottiene anche includendo *Trucheosaurus major* nella stessa analisi (240 MPT), con le differenze principali che riguardano la posizione di *Rhytidosteus* e *Peltostega* ora

riuniti assieme a *Deltasaurus*, *Trucheosaurus*, *Indobrachyops* e *Cabralia* in gruppo monofiletico più derivato di quello contenente i plagiosauridi ma più basale del grande gruppo contenente metoposauroidi, chigutisaurudi, brachyopidi e le forme affini a *Laidleria*. Secondo questa ipotesi filogenetica *Pneumatostega*, *Rewana*, *Arcadia*, *Derwentia*, *Boreopelta* e *Mahavisaurus*, formerebbero invece un gruppo monofiletico di stereospondili a muso corto basali, poco più derivati dei taxa tradizionalmente chiamati lydekkerinidi. Tutte queste analisi comprendenti *Trucheosaurus major* e/o *Acerastea wadae*, sebbene quella includente solo quest'ultima specie abbia dato un numero molto basso di MPT, risultano supportate da una distribuzione di caratteri problematica, fortemente influenzata dall'assenza di numerose codifiche. Sulla base dei risultati ottenuti si è scelto quindi di non includere nessuno di questi taxa nell'analisi filogenetica finale. Da notare che anche Marsicano & Warren (1998) nella filogenesi del taxon Rhytidosteidae presentata all'interno del lavoro di ridescrizione di *Trucheosaurus major* esclusero questo taxon e *Acerastea wadae* dall'analisi a causa della loro incompletezza e ne discussero le possibili relazioni separatamente.

C. Una matrice finale di 65 taxa per 86 caratteri di cranio e mandibola, compilata in NDE (Page, 2001) è stata analizzata con PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002) attraverso il comando "heuristic search" per la ricerca dell'albero più parsimonioso (MPT).

L'analisi in questione ha generato 67 MPTs di lunghezza (L) = 612 steps, indice di consistenza (CI) = 0.1912, indice di ritenzione (RI) = 0.6418 e indice di consistenza riscalato (RC) = 0.1227.

L'albero MPT1, di topologia equivalente all'albero di consenso "majority rule" dei 67 MPT, è raffigurato in Fig. 6.22 e in maniera semplificata in Fig. 6.23.

L'opzione di PAUP 'tree description' è stata utilizzata per ricostruire gli stati dei caratteri dei nodi interni, la lista dei cambiamenti degli stati dei caratteri e la lista delle apomorfie elencate in seguito.

La trasformazione dei caratteri è stata ottimizzata tramite PAUP in modo da avere sia le trasformazioni accelerate (ACCTRAN) sia quelle ritardate (DELTRAN).

Come anticipato nel capitolo 2, poiché queste analisi filogenetiche sono incentrate sulle relazioni filogenetiche degli stereospondili malgasci, sono stati adottati i nomi formali e le definizioni dei cladi all'interno di Stereospondylomorpha già fornite da Yates & Warren (2000), Damiani (2001a) e Damiani & Yates (2003). Sul significato della notazione "taxon X + taxon Y" utilizzata di seguito per definire i cladi vedere il capitolo 2. I numeri dei nodi a cui si fa riferimento nel testo sono indicati in Fig. 6.23.

Risultati - Rispetto alle filogenesi dei capitoli 4 e 5 le differenze principali riguardano le relazioni filogenetiche tra i taxa facenti parte del gruppo di stereospondili muso corto, lydekkerinidi inclusi, di cui sono state introdotte numerose specie. Pertanto, solo il clade di stereospondili a muso corto (Fig. 6.23) verrà trattato in dettaglio in questa sezione. In questa analisi tutti i taxa tradizionalmente inclusi nel gruppo dei lydekkerinidi (*Deltacephalus whitei*, *Eolydekkerina magna*, *Lydekkerina huxleyi* e *Chomatobatrachus halei*) risultano stereospondyli a muso corto basali, con *Eolydekkerina* più derivata di *Deltacephalus* nel 52% dei MPT ritrovati e con *Lydekkerina* e *Chomatobatrachus* che sono sister taxa e formano un raggruppamento monofiletico (Lydekkerinidae) nel 51% degli MPT. Come già detto nel capitolo 4, la posizione dei lydekkerinidi alla base degli stereospondili a muso corto sarebbe concorde all'ipotesi di Shishkin *et al.* (1996), secondo cui i lydekkerinidi si sarebbero evoluti da antenati simili ai rhinesuchidi attraverso una graduale abbreviazione dell'ontogenesi risultante infine in una vera e propria pedomorfosi. Questi caratteri pedomorfici, quali il parziale accorciamento della regione preorbitale, sarebbero dunque rimasti nel corso dell'evoluzione del gruppo una caratteristica degli stereospondili a muso corto. I successivi sister taxa al nodo 5 e 6 sono *Lapillopsis nana* (di cui si è già parlato nel capitolo 4) e *Luzocephalus bloomi*, specie considerata un capitosauo da Shishkin (1980) ma ritenuta affine ai lydekkerinidi da Warren & Black (1985) e da Schoch & Milner (2000). Il successivo sister taxon è il clade 8, composto da

Nanolania anatopretia e *Uruiella liminea*. *Nanolania* è da Yates (2000) considerata una specie di rhytidosteide di taglia piccola e non un giovane di altre specie come si pensava in passato. Ciò che è conservato del cranio di *Uruiella* appare molto simile nell'aspetto generale a *Laidleria gracilis*, di cui presenta anche alcune apomorfie (Piñeiro *et al.*, 2007). In questa analisi però la posizione della prima risulta molto più basale della seconda, forse legata alla sua incompletezza e al basso numero di caratteri codificabili, molti dei quali plesiomorfici. Il clade 10 comprende parte dei taxa solitamente inclusi nei rhytidosteidi, quelli affini a *Peltostega erici*. Questi taxa potrebbero essere chiamati complessivamente peltostegidi (seguendo la terminologia di Shishkin, 1994) o peltostegini (seguendo Schoch & Milner, 2000). Il gruppo risulta composto da (*Boreopelta vavilovi* (*Rewana quadricuneata* (*Mahavisaurus dentatus* + *Peltostega erici*) (*Arcadia myriadens* + *Derwentia warreni*))). La specie *Boreopelta vavilovi* è conosciuta attraverso la metà medioposteriore sinistra di un cranio effettivamente simile a quello delle altre specie qui comprese. La notevole similitudine tra *Peltostega* e *Mahavisaurus* (in quel caso *Lyrosaurus*) era stata notata fin da subito da Lehman (1966). *Rewana* ed *Arcadia* invece risultano affini ma non sister taxa, non supportando quindi la sinonimia del secondo con il primo proposta da Schoch & Milner (2000). I restanti rhytidosteidi veri e propri, poiché comprendono *Rhytidosteus capensis*, risultano invece un gruppo monofiletico (clade 16) sister taxon degli stereospondili a muso corto più derivati (clade 19). Sulla base di questa distribuzione il nome Rhytidosteidae o Rhytidosteoidea, volendo rispettare la definizione originale di Huene (1920) che istituì un gruppo naturale per includere *Rhytidosteus* e *Peltostega*, andrebbe applicato al clade 15 e comprenderebbe pertanto non solo tutti i taxa di rango sopragenerico assegnati a tale gruppo dagli autori precedenti (vedi sopra) come i peltostegidi/peltostegini, i rhytidosteidi/rhytidosteini (*Indobrachyops* incluso) e *Laidleria*, ma anche plagiosauridi, chigutisauridi, brachyopidi e metoposauroidi. Come già detto, data l'instabilità dei risultati, per evitare di generare ulteriore confusione si preferisce però non revisionare l'uso dei termini sistematici e non definire filogeneticamente tali gruppi. Per quanto riguarda gli stereospondili più

derivati, i cambiamenti principali e le novità rispetto alle analisi dei capitoli precedenti vedono il taxon Plagiosauroidea alla base, *Batrachosuchus* e *Xenobrachyops* come successivi sister taxa non uniti però in un Brachyopidae monofiletico, *Keratobrachyops* inaspettatamente sister taxon di *Pneumatostega* (ma tenendo conto delle numerose parti mancanti nel cranio di quest'ultimo, ricostruite fino ad ora sul modello dei classici rhytidosteidi, la somiglianza potrebbe essere stata effettivamente sottovalutata) e infine *Siderops* e *Chigutisaurus* come successivi sister taxa ma non inclusi in un Chigutisauridae monofiletico. Anche in questa analisi i metoposauroidi restano gli stereospondili a muso corto più derivati.

Nodo 1

Stereospondyli a muso corto

Taxa inclusi: *Deltacephalus whitei* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 5 (0 → 1); 31 (0 → 1); 32 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 38 (0 → 1); 39 (1 → 0); 53 (0 → 1).

Deltacephalus whitei

Autapomorfie non ambigue: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 28 (0 → 1); 38 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 2

Taxa inclusi: *Eolydekkerina magna* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 1 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 28 (1 → 0).

Eolydekkerina magna

Autapomorfie non ambigue: 34 (1 → 0); 54 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 38 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 3

Taxa inclusi: *Lydekkerina huxleyi* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 19 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 38 (1 → 0); 69 (0 → 2).

Nodo 4

Taxa inclusi: *Lydekkerina huxleyi* + *Chomatobatrachus halei*

Sinapomorfie non ambigue: 48 (1 → 0); 50 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Lydekkerina huxleyi

Autapomorfie non ambigue: 59 (1 → 0).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 38 (0 → 1); 69 (0 → 2).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 38 (0 → 1).

Chomatobatrachus halei

Autapomorfie non ambigue: 20 (0 → 1); 26 (0 → 1); 32 (1 → 0); 37 (1 → 0); 61 (0 → 1).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 69 (2 → 0).

Nodo 5

Taxa inclusi: *Lapillopsis nana* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 8 (0 → 1); 11 (0 → 1); 40 (0 → 1).
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 57 (1 → 0); 58 (1 → 2); 76 (0 → 1); 86 (0 → 1).

Lapillopsis nana

Autapomorfie non ambigue: 2 (0 → 1); 17 (0 → 1); 24 (1 → 0); 26 (0 → 2); 31 (1 → 0); 49 (0 → 1); 51 (0 → 2); 54 (0 → 2); 56 (0 → 1); 60 (0 → 1); 74 (0 → 1).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 57 (1 → 0); 58 (1 → 2); 86 (0 → 1).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 6

Taxa inclusi: *Luzocephalus bloomi* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 13 (0 → 1); 31 (1 → 2); 45 (0 → 1); 64 (0 → 2); 71 (0 → 2).
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 32 (1 → 0); 41 (0 → 1).

Luzocephalus bloomi

Autapomorfie non ambigue: 6 (0 → 1); 33 (1 → 0); 34 (1 → 0); 37 (1 → 0); 55 (0 → 1); 68 (0 → 1); 73 (0 → 1).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 32 (1 → 0).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 57 (0 → 1); 69 (2 → 0).

Nodo 7

Taxa inclusi: *Uruiella liminea* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 10 (0 → 2); 15 (0 → 1); 20 (0 → 1); 27 (0 → 1).
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 57 (1 → 0); 69 (0 → 2).
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 48 (1 → 0).

Nodo 8

Taxa inclusi: *Uruiella liminea* + *Nanolania anatopretia*

Sinapomorfie non ambigue: 35 (0 → 1).
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.
Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 32 (0 → 1); 40 (1 → 0).

Uruiella liminea

Autapomorfie non ambigue: 3 (0 → 1); 42 (0 → 1); 62 (1 → 0); 64 (2 → 0); 75 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 40 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 58 (2 → 0/1)

Nanolania anatopretia

Autapomorfie non ambigue: 37 (1 → 2); 74 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 58 (1 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 9

Taxa inclusi: *Arcadia myriadens* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 8 (1 → 0); 23 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 32 (1 → 0); 76 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 61 (0 → 1).

Nodo 10

(peltostegidi/peltostegini)

Taxa inclusi: *Arcadia myriadens* + *Boreopelta vavilovi*

Sinapomorfie non ambigue: 59 (1 → 0); 70 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 58 (1 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 7 (0 → 1); 81 (0 → 1); 86 (1 → 0).

Boreopelta vavilovi

Autapomorfie non ambigue: 61 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN:

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 11

Taxa inclusi: *Arcadia myriadens* + *Rewana quadricuneata*

Sinapomorfie non ambigue: 75 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 48 (1 → 0); 61 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 25 (0 → 1).

Rewana quadricuneata

Autapomorfie non ambigue:

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN:

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN:

Nodo 12

Taxa inclusi: *Arcadia myriadens* + *Mahavisaurus dentatus*

Sinapomorfie non ambigue: 50 (0 → 1); .

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 25 (0 → 1); 81 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 13

Taxa inclusi: *Mahavisaurus dentatus* + *Peltostega erici*

Sinapomorfie non ambigue: 70 (1 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: .

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 23 (1 → 0); 44 (0 → 1); 45 (1 → 0); 69 (2 → 0); 77 (0 → 1).

Mahavisaurus dentatus

Autapomorfie non ambigue: 1 (1 → 0); 37 (1 → 0); 38 (0 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 7 (0 → 1); 44 (0 → 1); 45 (1 → 0); 69 (2 → 0); 77 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Peltostega erici

Autapomorfie non ambigue: 19 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 23 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 14

Taxa inclusi: *Arcadia myriadens* + *Derwentia warreni*

Sinapomorfie non ambigue: 27 (1 → 0); 31 (2 → 1); 38 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 59 (0 → 1).

Arcadia myriadens

Autapomorfie non ambigue: 10 (2 → 0); 32 (0 → 1); 37 (1 → 0); 47 (0 → 2); 49 (0 → 1); 54 (0 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 7 (1 → 0).

Derwentia warreni

Autapomorfie non ambigue: 2 (0 → 2); 19 (1 → 2); 34 (1 → 0); 37 (1 → 2); 58 (2 → 1); 60 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 7 (0 → 1); 59 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 15

Taxa inclusi: *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 2 (0 → 2); 51 (0 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 61 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 16

Taxa inclusi: *Cabralia lavinai* + *Rhytidosteus capensis*

Sinapomorfie non ambigue: 60 (0 → 1); .

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 47 (0 → 2); 49 (0 → 1); 58 (2 → 1); 69 (2 → 0).

Nodo 17

Taxa inclusi: *Rhytidosteus capensis* + *Deltasaurus kimberleyensis*

Sinapomorfie non ambigue: 73 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 47 (0 → 2); 48 (1 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 19 (1 → 2); 59 (1 → 0); 70 (0 → 2).

Rhytidosteus capensis

Autapomorfie non ambigue: 6 (0 → 1); 8 (0 → 1); 23 (1 → 0); 55 (0 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Deltasaurus kimberleyensis

Autapomorfie non ambigue: 25 (0 → 1); 82 (0 → 1); 84 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 19 (1 → 2); 49 (0 → 1); 59 (1 → 0); 69 (2 → 0); 70 (0 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 18

Taxa inclusi: *Cabralia lavinai* + *Indobrachyops panchetensis*

Sinapomorfie non ambigue: 10 (2 → 0); 15 (1 → 0); 26 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Cabralia lavinai

Autapomorfie non ambigue: 31 (2 → 1); 32 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Indobrachyops panchetensis

Autapomorfie non ambigue: 1 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 19

Taxa inclusi: *Gerrothorax pustuloglomeratus* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 37 (1 → 2); 63 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 58 (1 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 11 (1 → 0); 48 (0 → 1); 74 (0 → 1).

Nodo 20

PLAGIOSAUROIDEA

Taxa inclusi: *Gerrothorax pustuloglomeratus* + *Laidleria gracilis*

Sinapomorfie non ambigue: 13 (1 → 0); 17 (0 → 1); 35 (0 → 1); 42 (0 → 1); 75 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 52 (1 → 0); 77 (0 → 1); 81 (0 → 1).

Laidleria gracilis

Autapomorfie non ambigue: 2 (2 → 0); 3 (0 → 1); 4 (0 → 1); 6 (0 → 1); 44 (0 → 1); 55 (0 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 41 (0 → 1); 74 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 11 (0 → 1).

Nodo 21

Taxa inclusi: *Gerrothorax pustuloglomeratus* + *Plagiosternum granulosum*

Sinapomorfie non ambigue: 1 (0 → 1); 15 (0 → 1); 20 (0 → 1); 34 (0 → 1); 38 (0 → 1); 73 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 11 (1 → 0); 52 (1 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 25 (0 → 1); 40 (1 → 0); 41 (1 → 0); 68 (0 → 1); 74 (1 → 0).

Gerrothorax pustuloglomeratus

Autapomorfie non ambigue: 51 (2 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 25 (0 → 1); 40 (1 → 0); 68 (0 → 1); 77 (0 → 1); 81 (0 → 1); 86 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Plagiosternum granulosum

Autapomorfie non ambigue: 47 (0 → 1); 48 (0 → 1); 56 (2 → 1); 70 (0 → 2).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 22

Taxa inclusi: *Batrachosuchus watsoni* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 1 (1 → 0); 63 (1 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 11 (1 → 0); 53 (0 → 1); 74 (0 → 1); 86 (0 → 2).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 9 (0 → 1); 85 (0 → 1); 86 (1 → 2).

Batrachosuchus watsoni

Autapomorfie non ambigue: 7 (0 → 1); 25 (0 → 1); 44 (0 → 1); 60 (0 → 1); 73 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 9 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 23

Taxa inclusi: *Xenobrachyops allos* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 23 (1 → 0); 40 (1 → 0); 59 (1 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Xenobrachyops allos

Autapomorfie non ambigue: 35 (0 → 1); 49 (0 → 1); 54 (0 → 1); 69 (2 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 9 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 24

Taxa inclusi: *Keratobrachyops australis* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 10 (2 → 0); 27 (1 → 0); 31 (2 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 86 (2 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 9 (1 → 0); 86 (2 → 1).

Nodo 25

Taxa inclusi: *Keratobrachyops australis* + *Pneumatostega potamia*

Sinapomorfie non ambigue: 13 (1 → 0); 58 (2 → 1); 74 (1 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 2 (2 → 0); 6 (0 → 1); 83 (0 → 1).

Keratobrachyops australis

Autapomorfie non ambigue: 60 (0 → 1); 81 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 2 (2 → 0); 6 (0 → 1).
Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Pneumatostega potamia

Autapomorfie non ambigue: 1 (0 → 1); 16 (0 → 1); 19 (1 → 0); 48 (1 → 0); 56 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 83 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 26

Taxa inclusi: *Siderops kehli* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 70 (0 → 1); 73 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 41 (0 → 1); 85 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 21 (0 → 1); 28 (0 → 1); 51 (2 → 0).

Siderops kehli

Autapomorfie non ambigue: 19 (1 → 2); 24 (1 → 0); 26 (0 → 2); 57 (0 → 1); 68 (0 → 1); 75 (0 → 1); 77 (0 → 1); 82 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 21 (0 → 1); 51 (2 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 27

Taxa inclusi: *Compsocerops cosgriffi* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 44 (0 → 1); 54 (0 → 1); 59 (0 → 1); 78 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 28 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Compsocerops cosgriffi

Autapomorfie non ambigue: 20 (1 → 0); 56 (0 → 1); 76 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 21 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 51 (0 → 2).

Nodo 28

METOPOSAUROIDEA

Taxa inclusi: *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 2 (2 → 0); 15 (1 → 0); 26 (0 → 1); 34 (1 → 3); 39 (0 → 1); 52 (1 → 2); 55 (0 → 1); 81 (0 → 1); 83 (0 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 51 (2 → 0).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 21 (1 → 0).

Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis

Autapomorfie non ambigue: 9 (0 → 1); 42 (0 → 1); 54 (1 → 2); 64 (2 → 1); 75 (0 → 1); 82 (0 → 1); 86 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: nessuna.

Nodo 29

Taxa inclusi: *Koskinonodon perfectus* + *Almasaurus habbazi*

Sinapomorfie non ambigue: 18 (0 → 1); 23 (0 → 1); 63 (2 → 1).

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Sinapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTTRAN: 10 (0 → 2); 80 (0 → 1).

Koskinonodon perfectus

Autapomorfie non ambigue: 25 (0 → 1); 47 (0 → 1); 65 (0 → 1); 71 (2 → 0); 84 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: nessuna.

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTRAN: nessuna.

Almasaurus habbazi

Autapomorfie non ambigue: 1 (0 → 1); 3 (0 → 1); 6 (0 → 1); 11 (0 → 1); 33 (1 → 0); 41 (1 → 0); 50 (0 → 1); 53 (1 → 0); 63 (1 → 0); 68 (0 → 1); 69 (2 → 1); 77 (0 → 1); 85 (1 → 0).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione DELTRAN: 10 (0 → 2); 21 (0 → 1); 80 (0 → 1).

Autapomorfie ambigue sotto l'ottimizzazione ACCTRAN: 21 (0 → 1).

Ontogenesi

Gli esemplari di *Mahavisaurus dentatus* esaminati rappresentano la serie di crescita più completa tra tutti i rythidosteidi. Essendo gli individui in gran parte incompleti, si è scelto di quantificare la loro taglia in base alla lunghezza dell'asse maggiore dell'orbita, pur tenendo a mente che questa apertura nella grande maggioranza dei vertebrati va incontro a crescita allometrica negativa rispetto alle altre parti della testa (cioè, in parole povere, gli individui giovani hanno solitamente occhi relativamente più grandi).

Gli esemplari di taglia maggiore sono l'emimandibola isolata MNHN MAE3049, l'olotipo MNHN MAE3037 (asse maggiore dell'orbita = 35.1 mm) e il palato posteriore isolato MNHN MAE3031a, b. Seguono l'esemplare MNHN MAE3050 (asse maggiore dell'orbita 23.1 mm), di taglia intermedia, più tutti gli altri esemplari "*Lyrosaurus-like*" di taglia via via più piccola: MSNM V2995 (asse maggiore dell'orbita = 20.1 mm), MSNM V6238 (asse maggiore dell'orbita = 18.6 mm), MNHN MAE3048 (asse maggiore dell'orbita = 18.4 mm), MNHN RHMA03 (asse maggiore dell'orbita = 17.6 mm) e MSNM V6239 (asse maggiore dell'orbita = 15.5 mm).

Sulla base di questa serie di esemplari, soprattutto sui crani parziali e più o meno completi, è stato possibile fare le seguenti considerazioni:

1. Steyer (2003) fece notare che lo sviluppo dei canali dermosensoriali del sistema della linea laterale in *Edingerella madagascariensis* cambia durante l'ontogenesi. La stessa cosa avviene anche in *Mahavisaurus* (contra Lehman, 1961, che aveva considerato il diverso sviluppo dei canali dermosensoriali tra le caratteristiche diagnostiche dei due generi distinti *Mahavisaurus* e *Lyrosaurus*). Diversamente da *Edingerella*, in *Mahavisaurus* sono però gli individui di piccola taglia ad avere canali più sviluppati, estesi, ampi e profondi. A riprova di questo trend osservato, l'esemplare MNHN MAE3050, di taglia intermedia, mostra una condizione di sviluppo dei canali intermedia.
2. L'ornamentazione delle ossa del tetto cranico è simile negli esemplari, ma in quello di taglia grande MNHN MAE3037 presenta numerosissimi canali e fossette anastomizzati a livello dei centri di crescita delle ossa. Canali e fossette anastomizzati sono presenti in MNHN MAE3050 ma in grado minore, in MSNM V6238 e MSNM V6239 ancora più ridotti e quasi assenti in MNHN MAE3048.
3. Gli esemplari di taglia maggiore hanno i lati del tetto cranico molto più verticali e, di conseguenza, il cranio più stretto e profondo. Ancora una volta, l'esemplare MNHN MAE3050 sembra mostrare una condizione intermedia (riconosciuta anche da Lehman, 1966).
4. La distanza che separa la fila di denti mascellari da quella di denti palatali, e quindi anche il numero di denticoli interposto tra queste file, sembra maggiore negli individui di taglia grande, anche se sarebbe necessario un numero maggiore di esemplari con il palato ben conservato per verificare e formulare meglio questa osservazione.
5. Le proporzioni tra il processo cultriforme e la piastra del parasenoide restano invariate tra gli esemplari di taglia grande e piccola.
6. Anche dorsalmente, la porzione postorbitale del cranio presenta sia negli individui di taglia piccola che in quelli di taglia adulta proporzioni abbastanza simili. Ad esempio, il rapporto

lunghezza/ampiezza della tavola posteriore del cranio è molto vicino in grandi e piccoli e varia tra il 52 e il 60%; anche le orbite si presentano di diametro relativamente simile rispetto alla dimensione della porzione postorbitale del cranio, misurando in tutti gli esemplari circa la metà di tale porzione. Ciò fa supporre che negli individui di taglia grande la dimensione relativa dell'orbita e le proporzioni del cranio siano piuttosto simili a quelle degli esemplari piccoli, come se tali proporzioni fossero raggiunte abbastanza presto durante lo sviluppo di questa specie o, viceversa, come se gli adulti avessero mantenuto grosso modo l'aspetto dei giovani.

6. Infine, quanto detto al punto 5 sembra confermato anche dalle proporzioni della porzione preorbitale del cranio che per quanto è dato vedere sembrerebbero non variare sensibilmente tra individui di taglia piccola e grande. La lunghezza del muso di questi ultimi è stata ricostruita mettendo insieme i dati disponibili per il palato (ricostruendo ad esempio la posizione degli elementi del palato nel cranio intero) con quelli del tetto cranico (come ad esempio la taglia stimata dei nasali).

Paleoecologia

Tra gli stereospondili, i rhytidosteidi erano animali di taglia media. Il loro cranio varia da 15 a 40 cm di lunghezza ed è in genere piuttosto corto, poco profondo, di forma da triangolare a parabolica. Di molte specie di rhytidosteidi è conosciuto anche il postcranio, rimarchevole per la presenza di vertebre rachitome decisamente poco ossificate, in cui spesso gli elementi in coppia non sono solo i pleurocentri, ma anche l'arco e l'intercentro (ciascuno dei quali è infatti formato da due metà non sono fuse). Ciò, unito al fatto che avevano zampe ridotte con processi per l'attacco dei muscoli poco sviluppati e superfici articolari poco ossificate (Warren & Snell, 1991) indica che, come supposto da Pawley & Warren (2005), i rhytidosteidi erano tra gli stereospondili meglio adattati alla vita acquatica. I denti marginali insolitamente piccoli e le ossa palatali e mandibolari ricoperte da

denticoli indicano che questi animali erano carnivori e fanno pensare a una dieta semi-durofaga a base di molluschi, gamberi e pesci. Warren & Hutchinson (1987) riportarono che nel ventre del grande rhytidosteide del Queensland (Australia) *Acerastea* furono rinvenuti *in situ* nell'area addominale alcuni gastroliti, indicativi di una preferenza per prede piuttosto grandi, verosimilmente vertebrati. I gastroliti addominali sono stati però anche interpretati da studiosi di altri gruppi come un mezzo per regolare il peso corporeo in relazione al galleggiamento, permettendo di mantenere senza eccessivi sforzi una posizione neutrale all'interno della colonna d'acqua.

Cosgriff (1974) suggerì che i rhytidosteidi erano nuotatori di superficie ed eurialini. Un'eccezione secondo Warren (2000) sarebbero i rhytidosteidi australiani (Arcadian rhytidosteids) che, essendo conservati con postcraniali piuttosto completi fanno pensare che le ossa non furono trasportate dopo la morte e che quindi questi animali erano autoctoni della zona caratterizzata da calme acque lagunari. Per quanto riguarda il paleoambiente del bacino di Ankitokazo, in cui viveva *Mahavisaurus*, si veda il capitolo 3. Per quanto riguarda la paleoecologia della specie, la maggior quantità di informazioni deriva dalla dentatura. *Mahavisaurus dentatus* era sicuramente carnivoro, quasi senza dubbi acquatico e la dimensione dei denti fa supporre che si nutrisse di prede di taglia decisamente inferiore alla sua (non avrebbe potuto trattenere e smembrare prede troppo grandi). L'eterodontia di questa specie di rhytidosteide ricorda quella di alcuni pesci osteitti (Lombardo, comunicazione personale 2008), come i perleidiformi (Bürgin, 1992), che hanno una dieta semi-durofaga. I denti marginali di *M. dentatus* venivano probabilmente usati per trattenere prede mobili e scivolose, mentre l'occlusione dei denticoli palatali e coronoidei (che formavano un pavimento denso di cupole smussate) dava alla bocca la capacità di rompere agevolmente il guscio dei crostacei (come i coevi crostacei decapodi appartenenti ai generi *Ifasya* Garassino & Teruzzi, 1995 e *Ambilobeia* Garassino & Pasini, 2002) e le scaglie ganoidi degli osteitti (Beltan, 1996). Il cranio triangolare, con le orbite poste più lateralmente che in ogni altro rhytidosteide è indicativo di un

predatore che non aspettava la preda tendendo agguati appostato sul fondale. Probabilmente esso inseguiva attivamente la preda e la catturava con movimenti laterali della testa.

I cambiamenti ontogenetici nel sistema della linea laterale potrebbero riflettere un cambiamento di ambiente di caccia durante lo sviluppo, come suggerito da Maganuco *et al.* (in press e nel capitolo 4) per il capitosauo *Edingerella madagascariensis*. Seguendo questa ipotesi, che paragona il sistema della linea sensoriale degli stereospondili ai recettori di pressione a cupola (DPRs) che equipaggiano il muso dei coccodrilli attuali (Soares, 2002), gli adulti di *Mahavisaurus dentatus* avrebbero cacciato in acque più limpide (forse lungo le coste) mentre i giovani avrebbero preferito le acque più fangose o torbide di estuario/delta (mostrando quindi la condizione opposta rispetto ad *Edingerella*), dove la vista era meno utile.

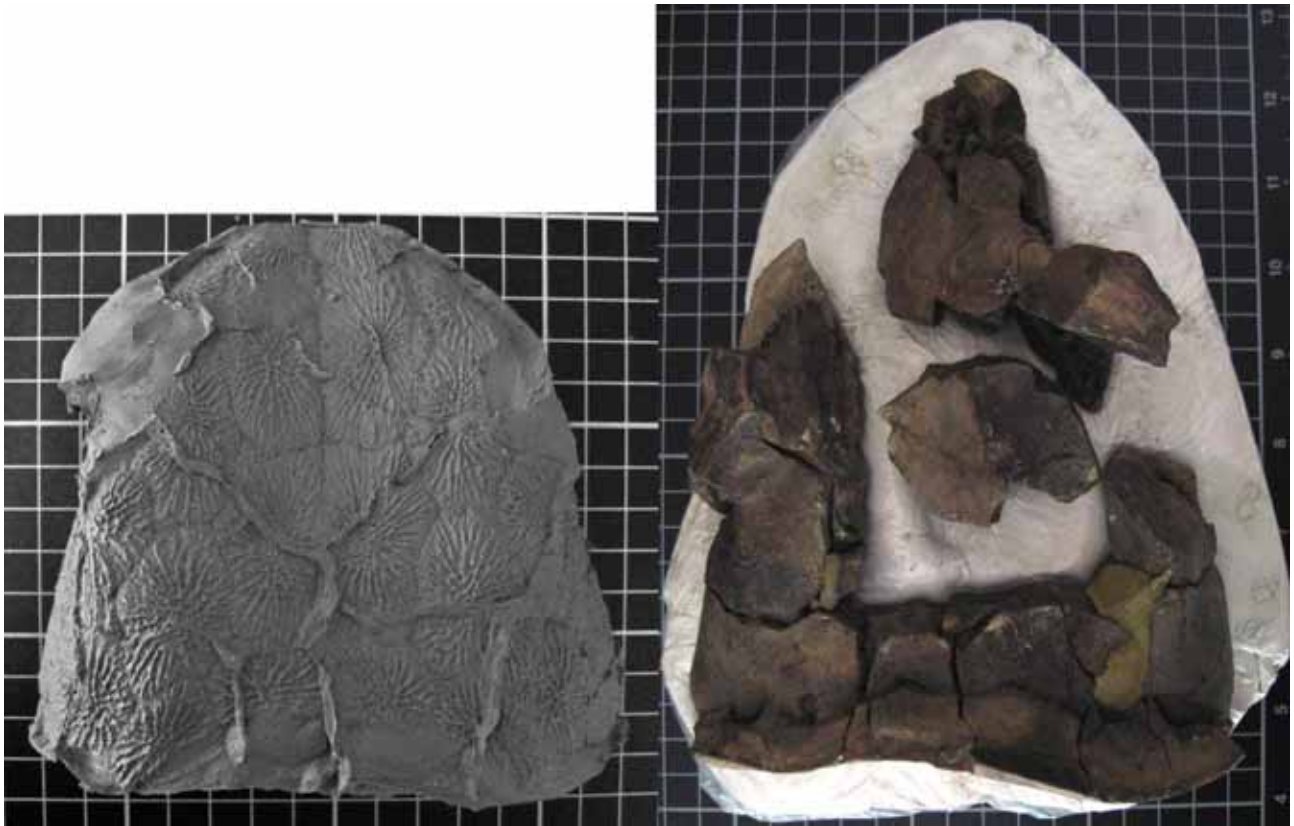


Fig. 6. 1 - Foto dell'esemplare MNHN MAE3037: calco della superficie dorsale del tetto cranico (sinistra) e porzione interna del nodulo mostrante in negativo la superficie ventrale del tetto cranico (destra). Il reticolato metrico è in cm. (Foto di SM).

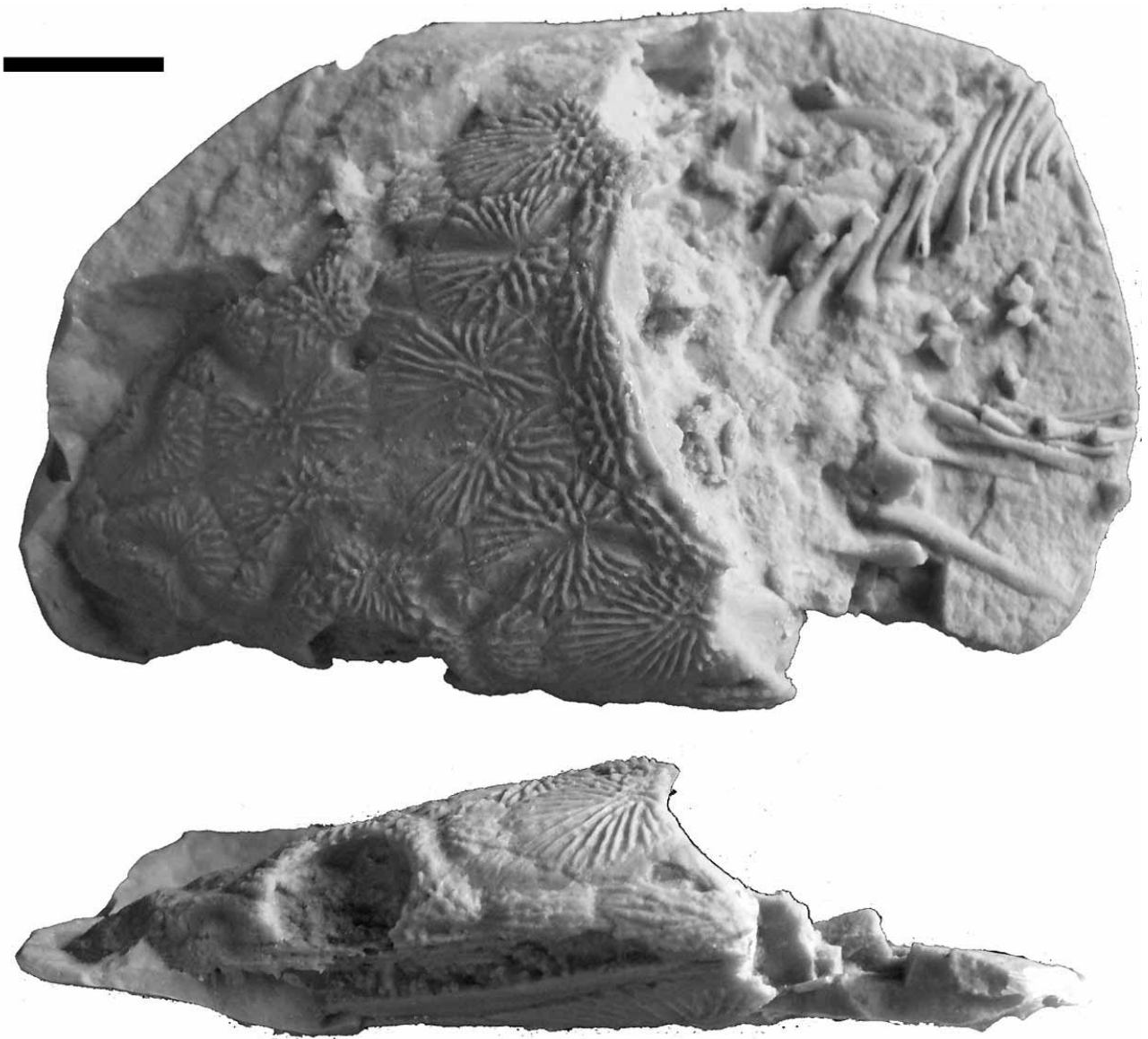


Fig. 6. 2 - Foto del calco dell'esemplare MNHN MAE3048 in norma dorsale e laterale. La scala metrica equivale a 20 mm. (Foto di SM).

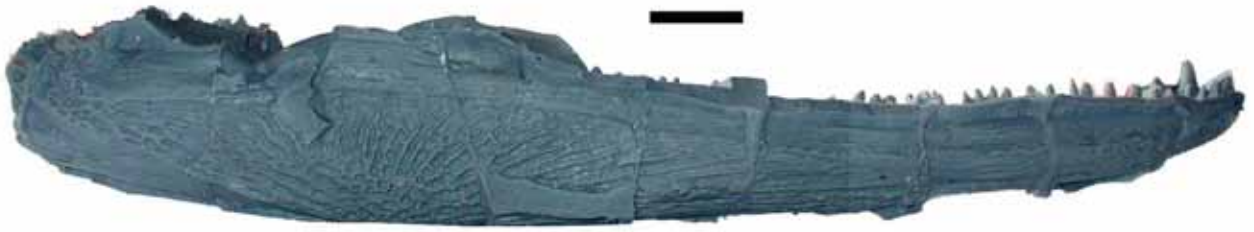


Fig. 6. 3 - Foto del calco dell'esemplare MNHN MAE3049 in norma laterale. La scala metrica equivale a 20 mm. (Foto di SM).

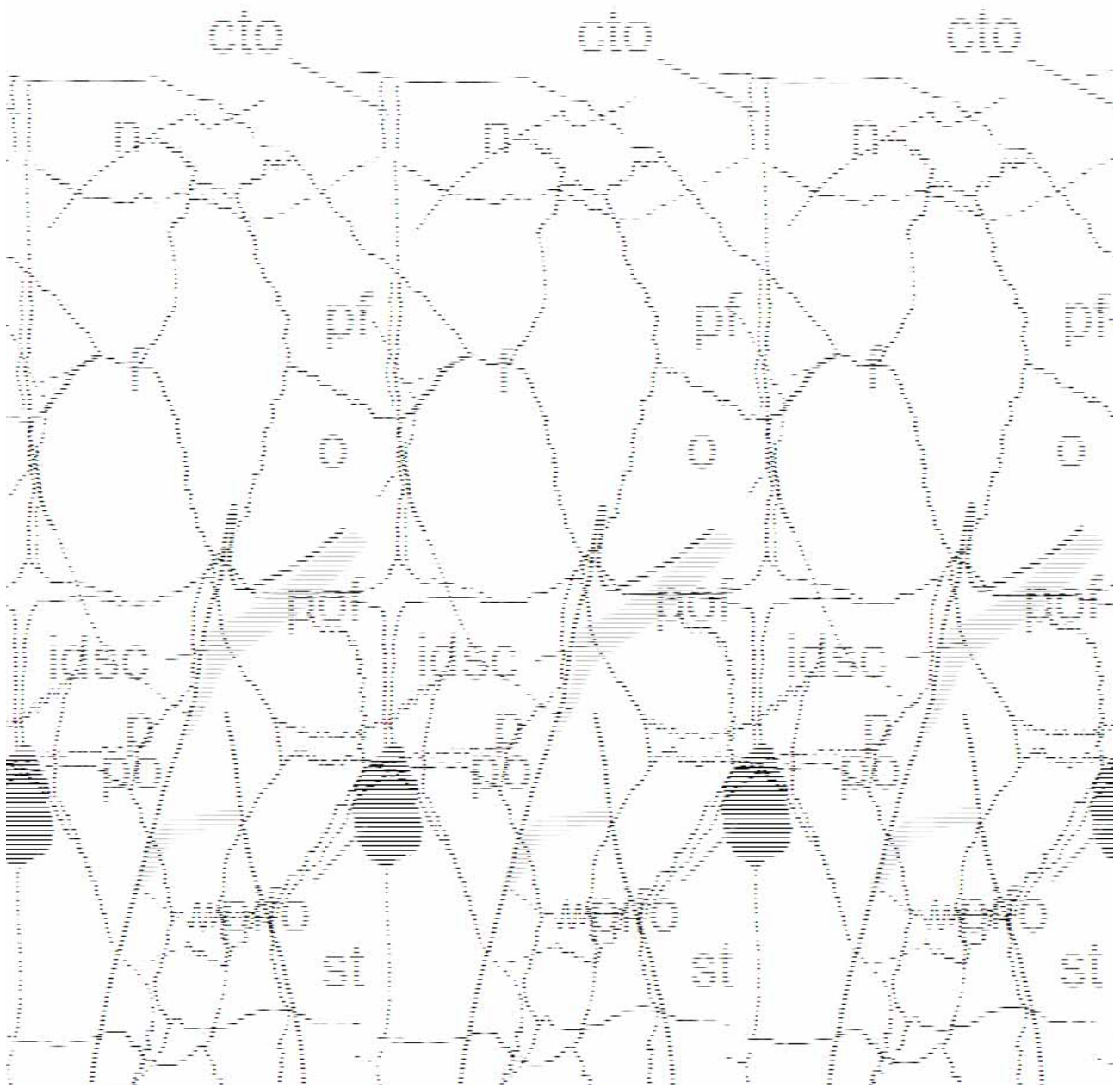


Fig. 6. 4 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MNHN MAE3037 in norma dorsale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

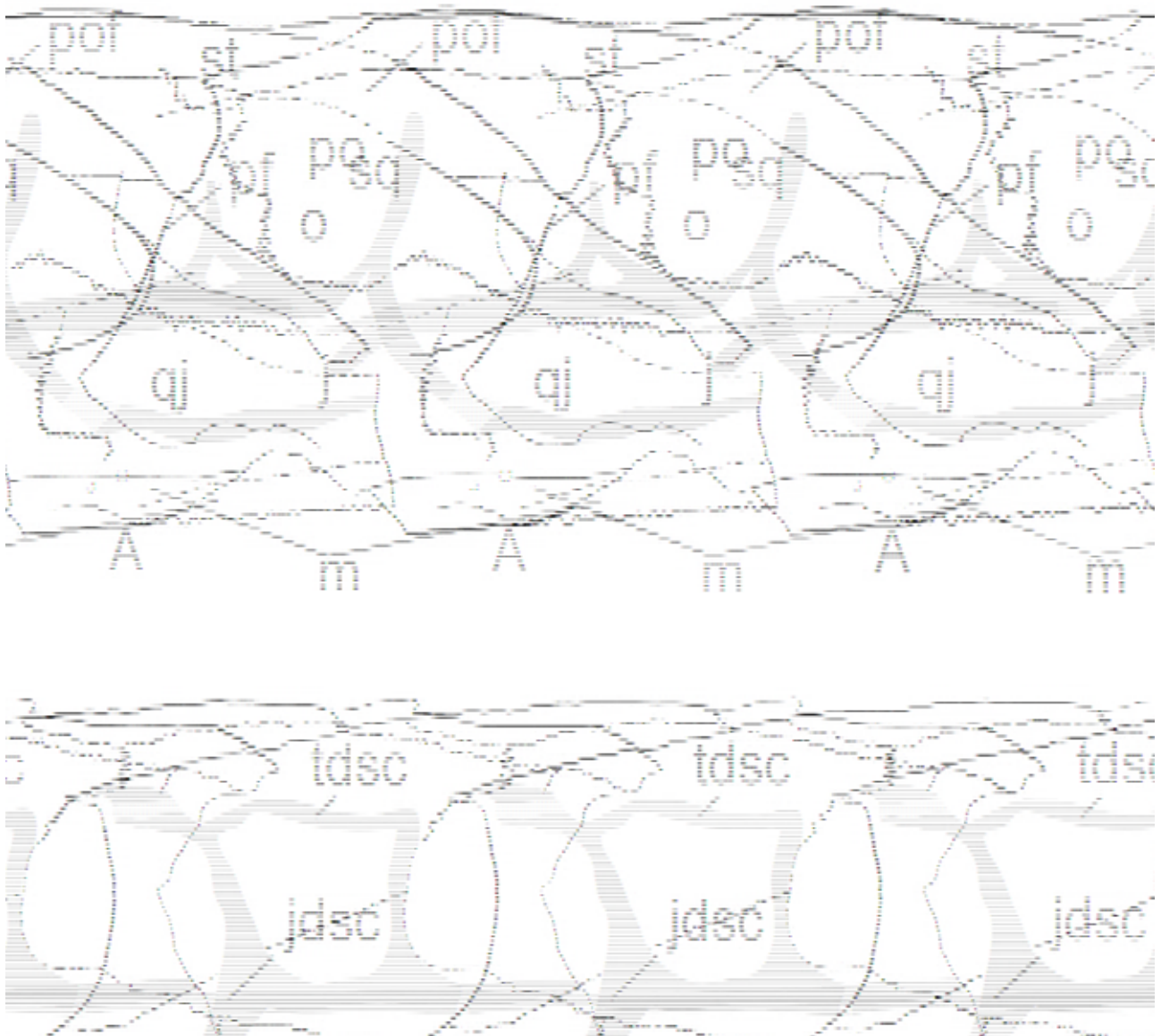


Fig. 6. 5 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MNHN MAE3037 in norma laterale destra (A) e sinistra (B). Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

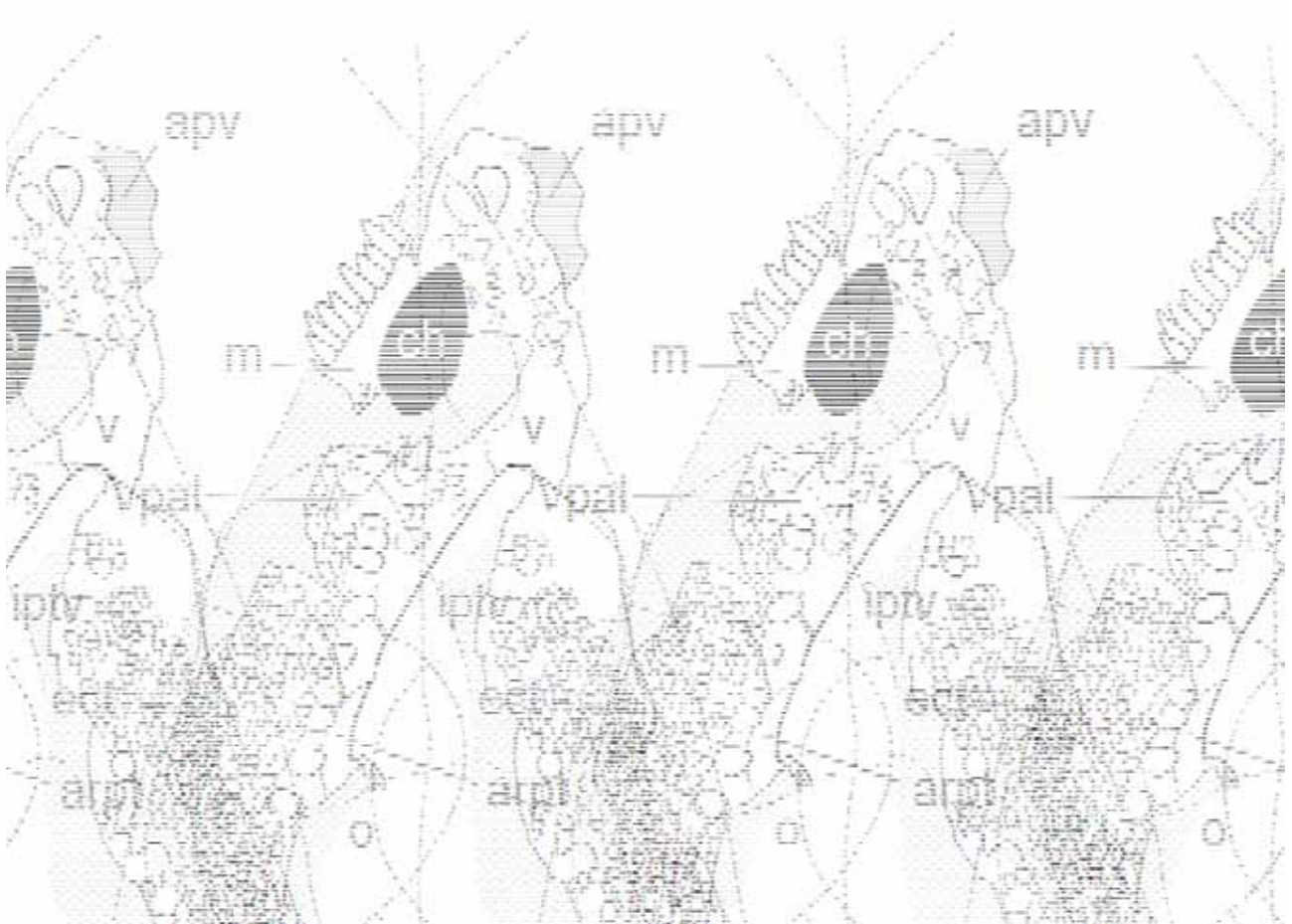


Fig. 6. 6 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MNHN MAE3037 in norma palatale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

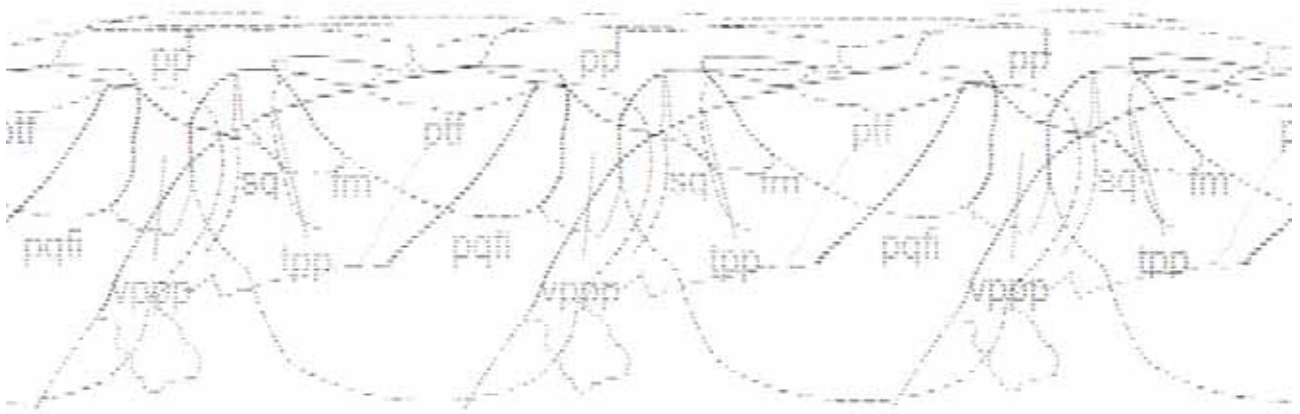


Fig. 6. 7 - Disegno interpretativo al tratto della parte sinistra dell'esemplare MNHN MAE3037 in norma occipitale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

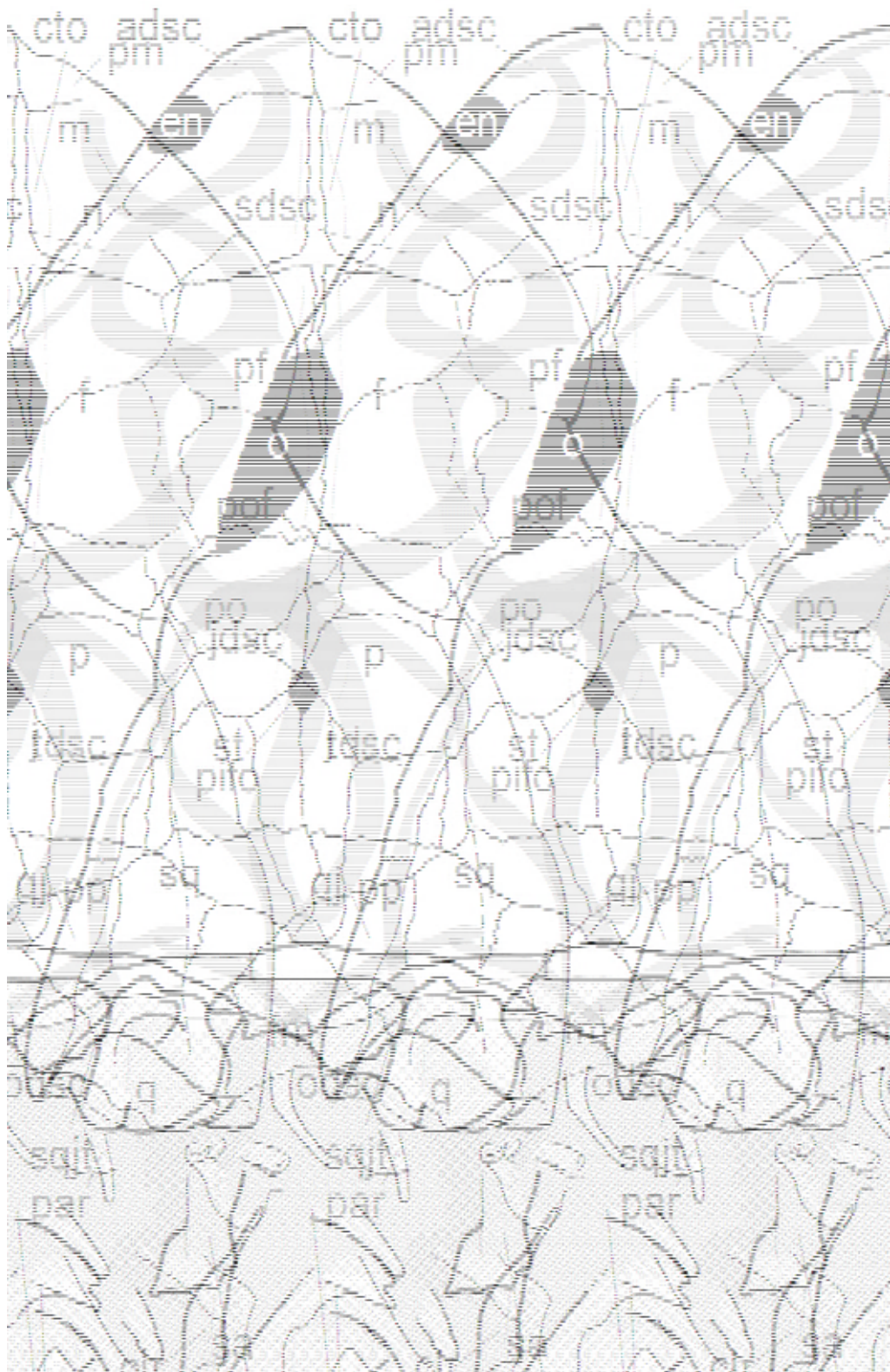


Fig. 6. 8 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MNHN MAE3048 in norma dorsale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

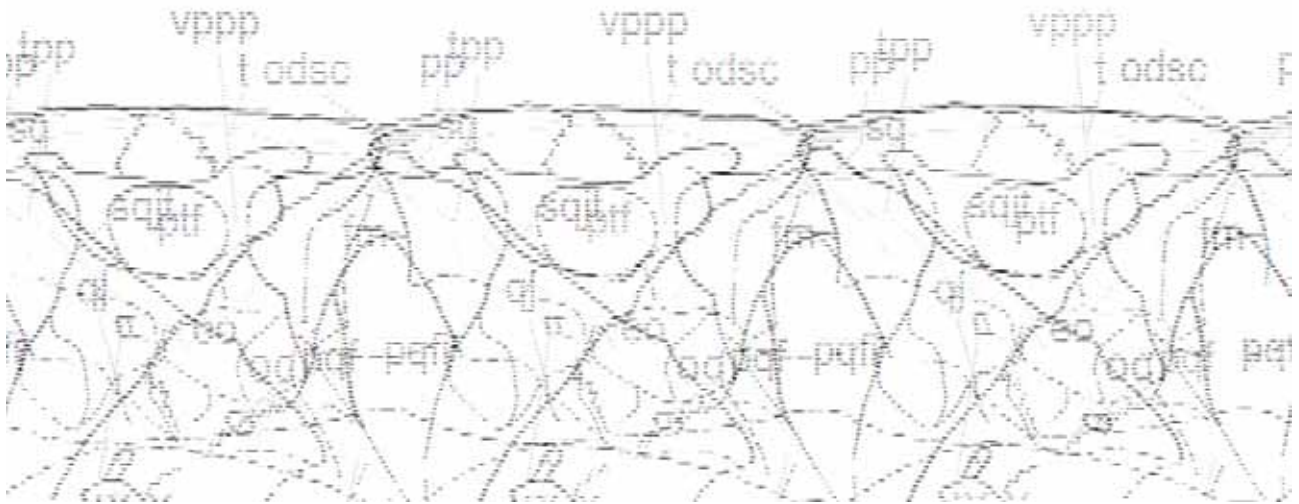


Fig. 6. 10 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MNHN MAE3048 in norma occipitale.

Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).



Fig. 6. 11 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MNHN MAE3050 in norma dorsale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

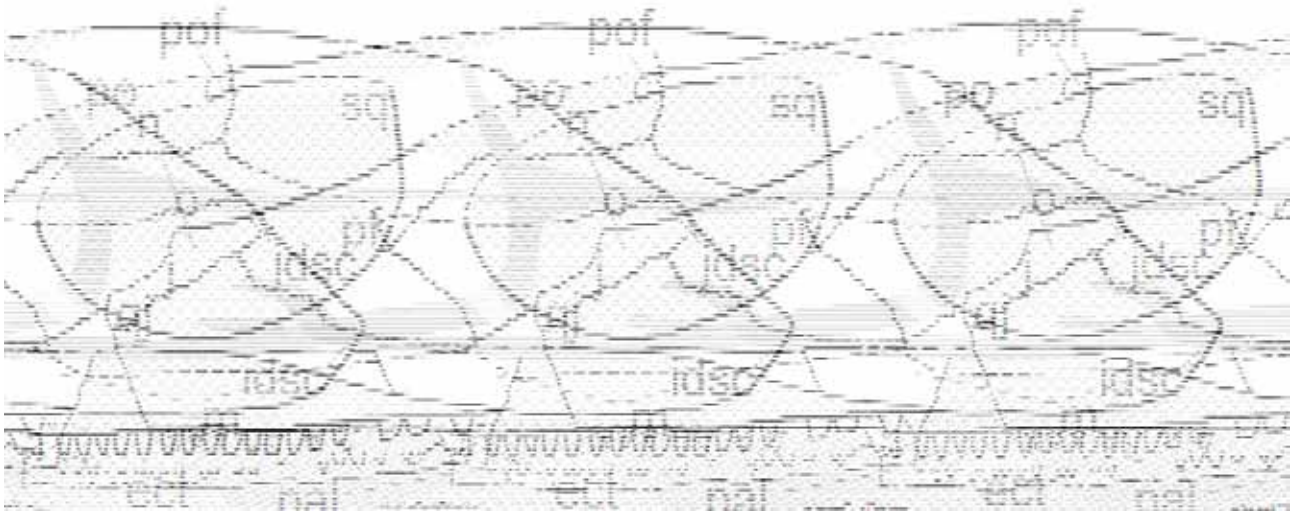


Fig. 6. 12 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MNHN MAE3048 in norma laterale sinistra. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

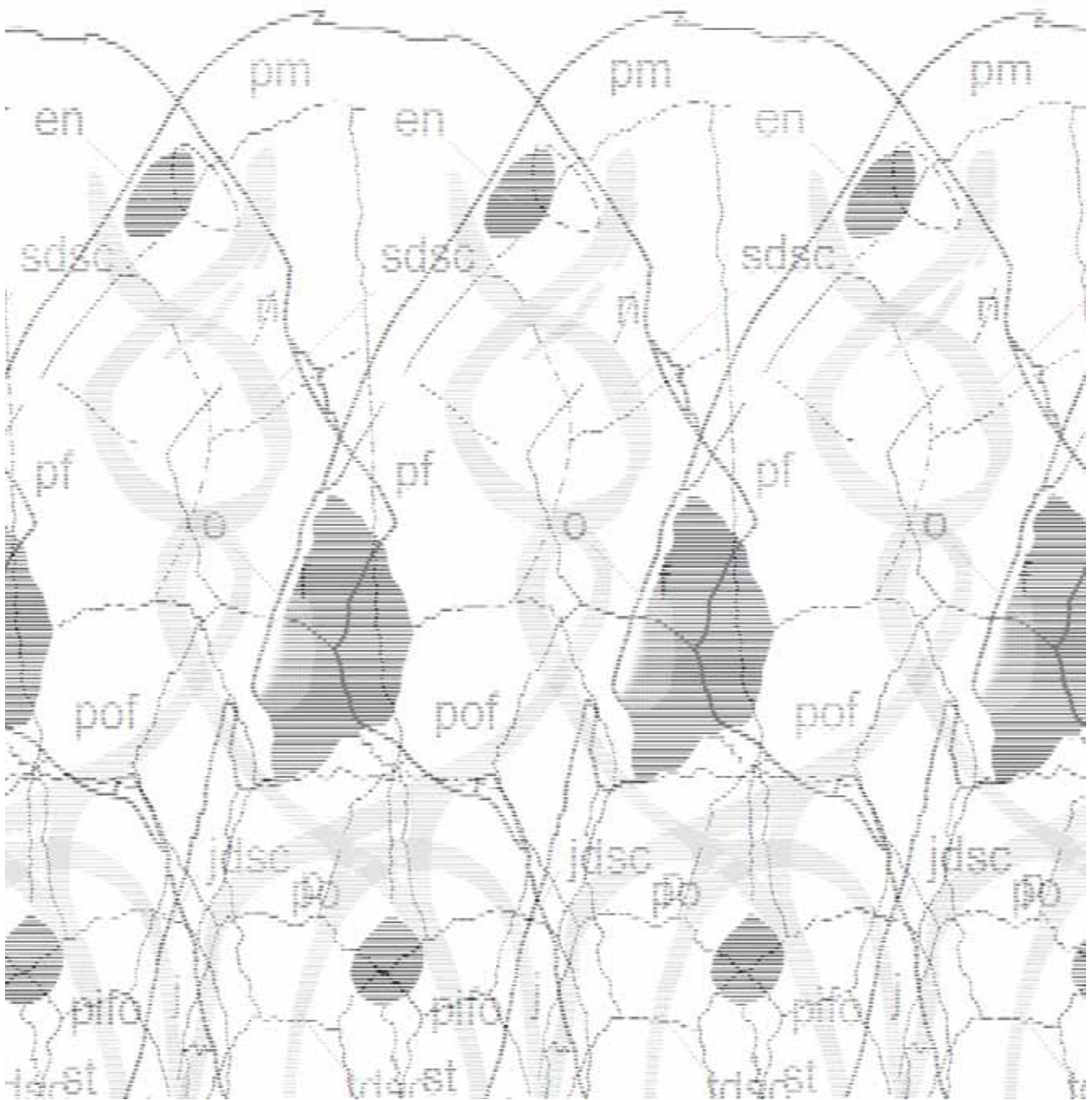


Fig. 6. 13 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MSNM V6238 in norma dorsale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

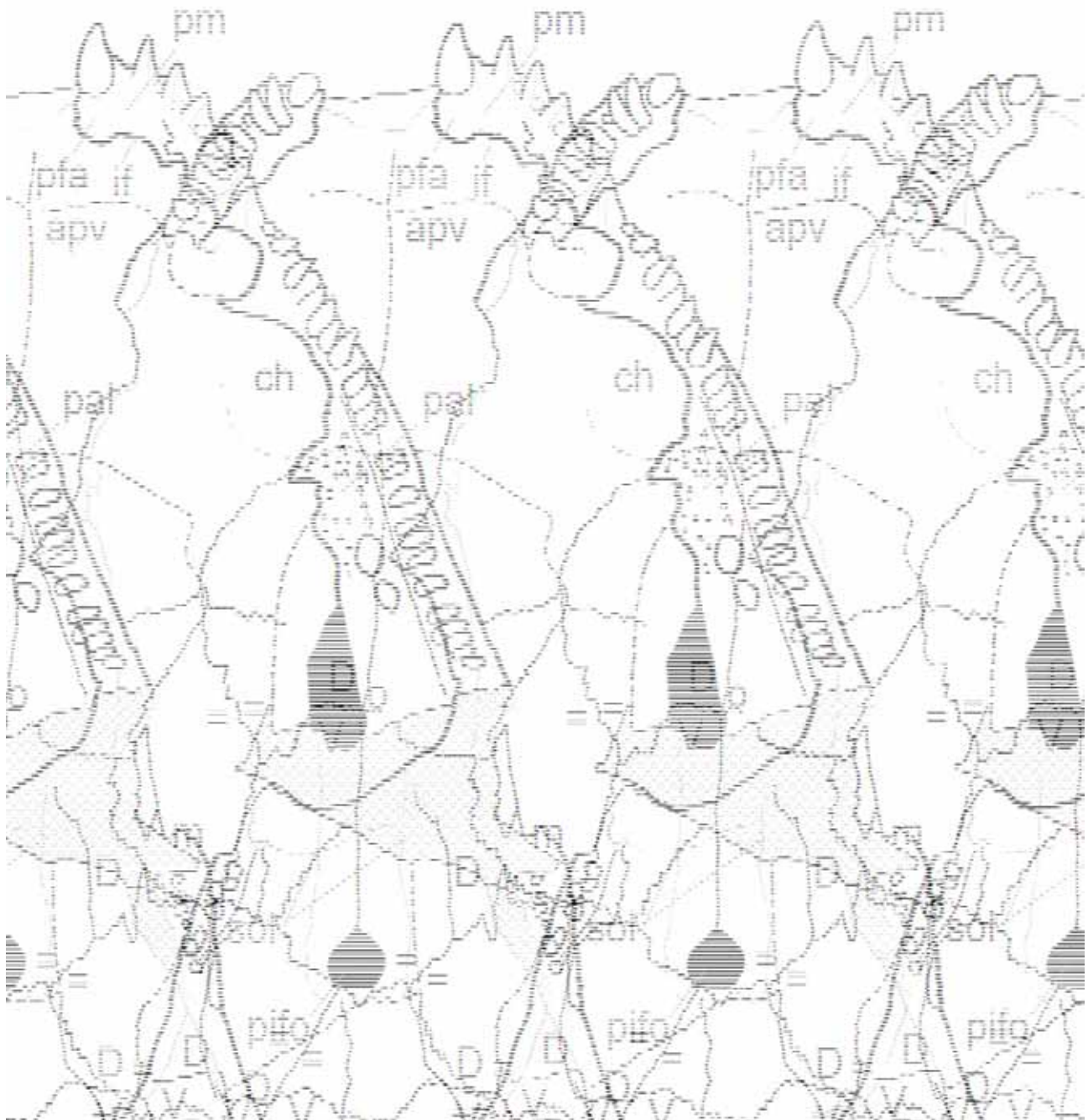


Fig. 6. 14 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MSNM V6238 in norma ventrale. I simboli V, D, e = si riferiscono al piano su cui giacciono le ossa rispetto a quelle adiacenti (V, ventralmente; D, dorsalmente; = sullo stesso piano). Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

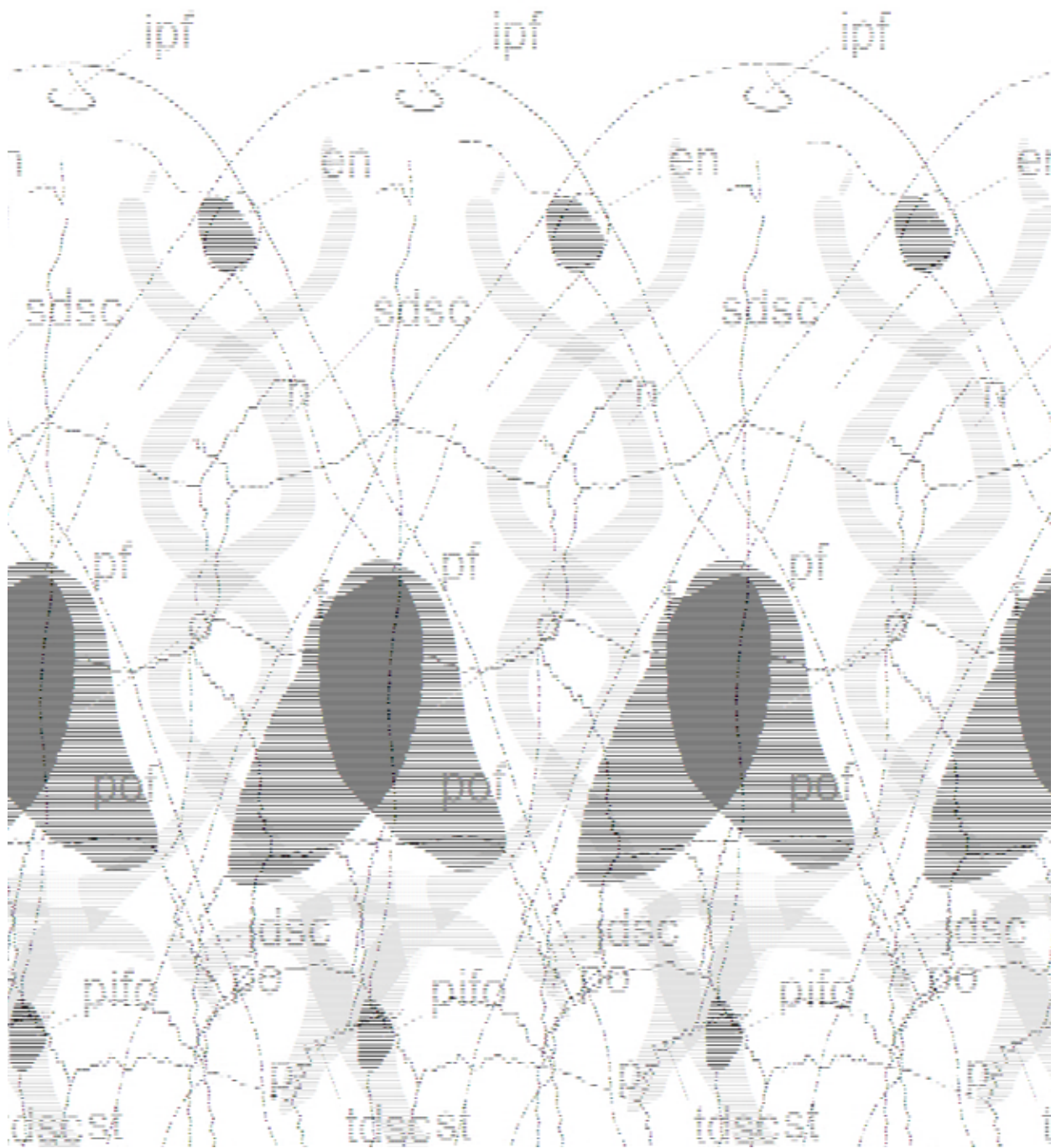


Fig. 6. 15 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MSNM V6239 in norma dorsale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

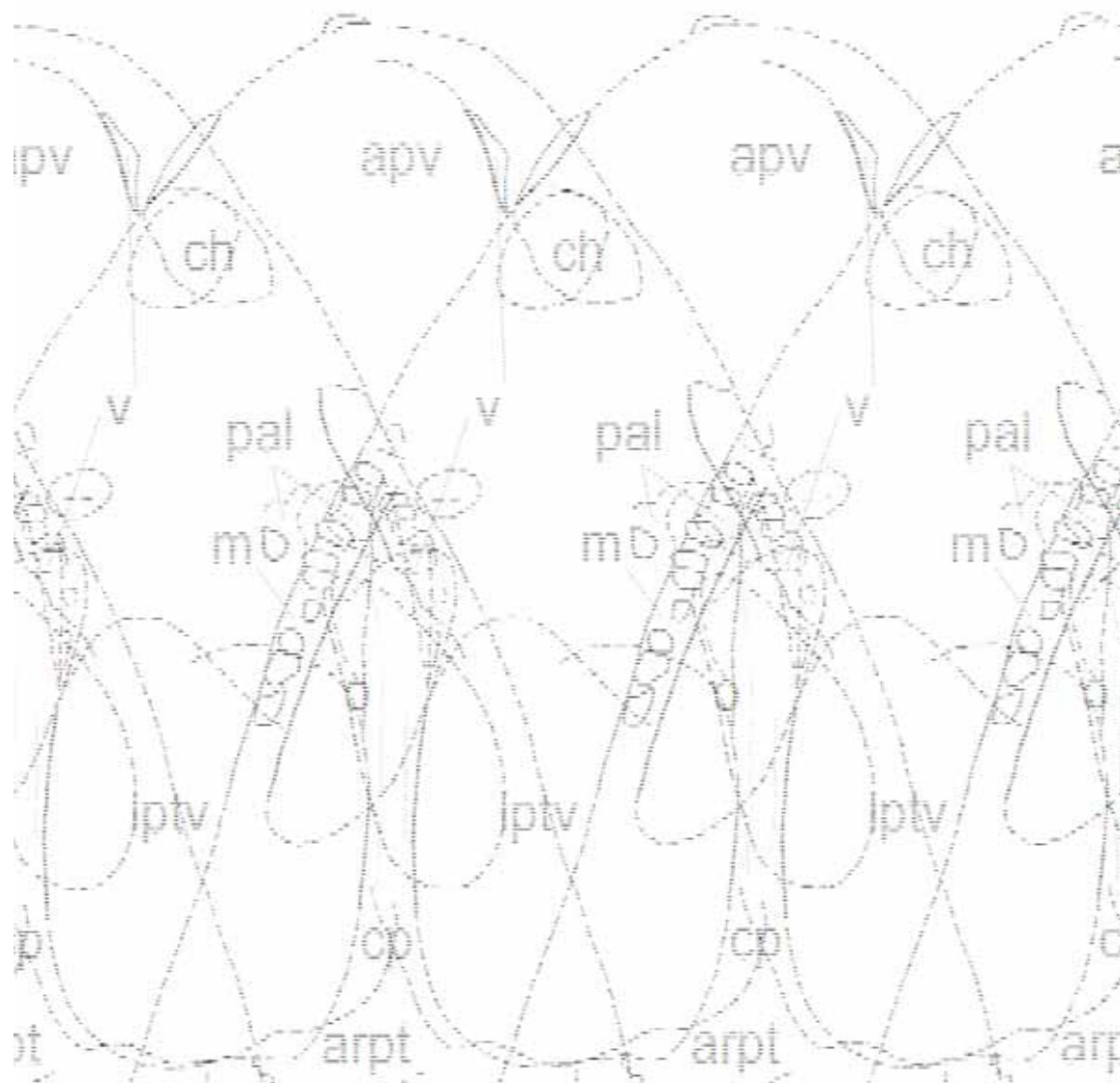


Fig. 6. 16 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MSNM V6239 in norma palatale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

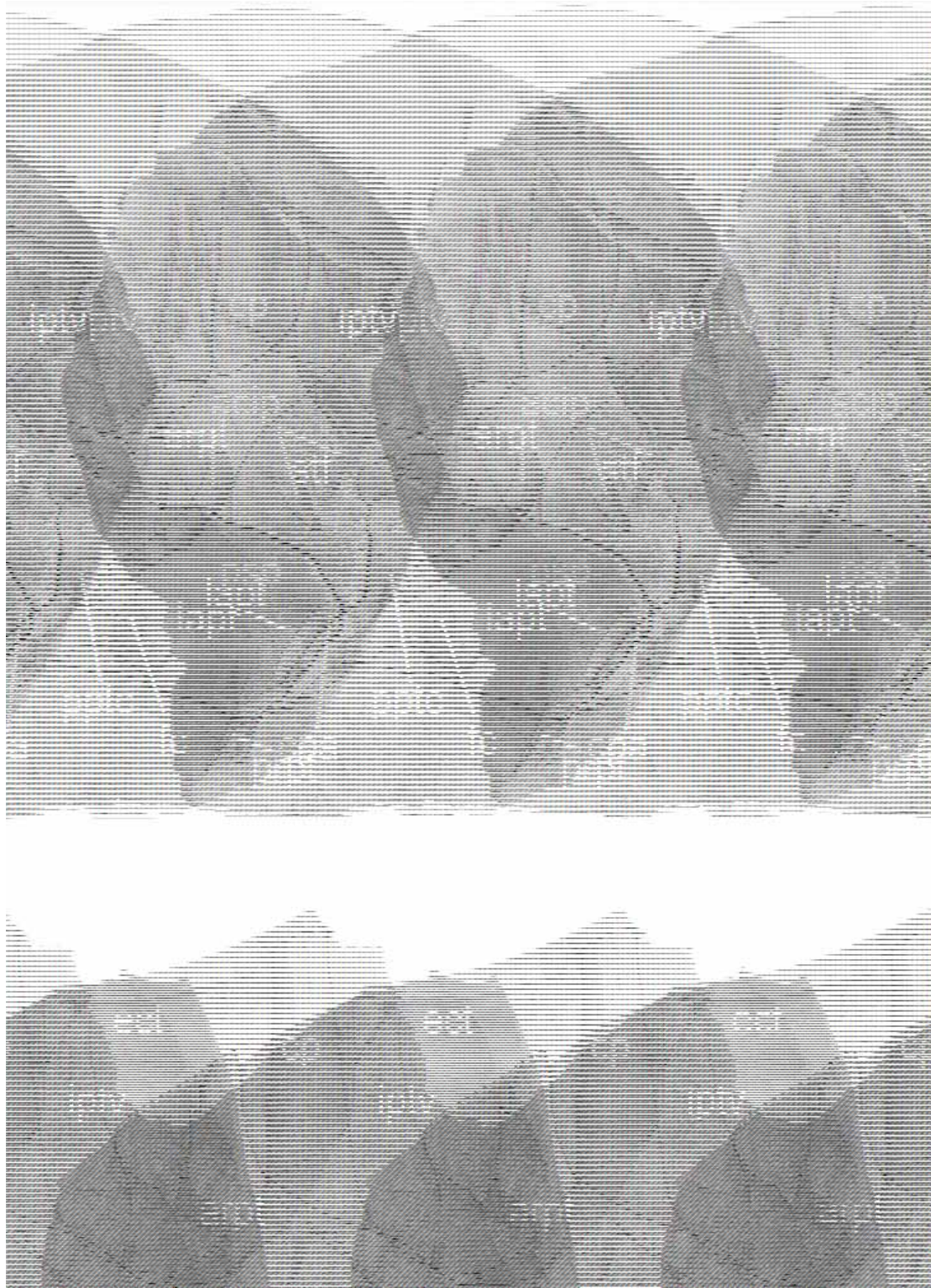


Fig. 6. 17 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MNHN MAE3031a, b in norma dorsale (MAE3031a) e ventrale (MAE3031b). Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

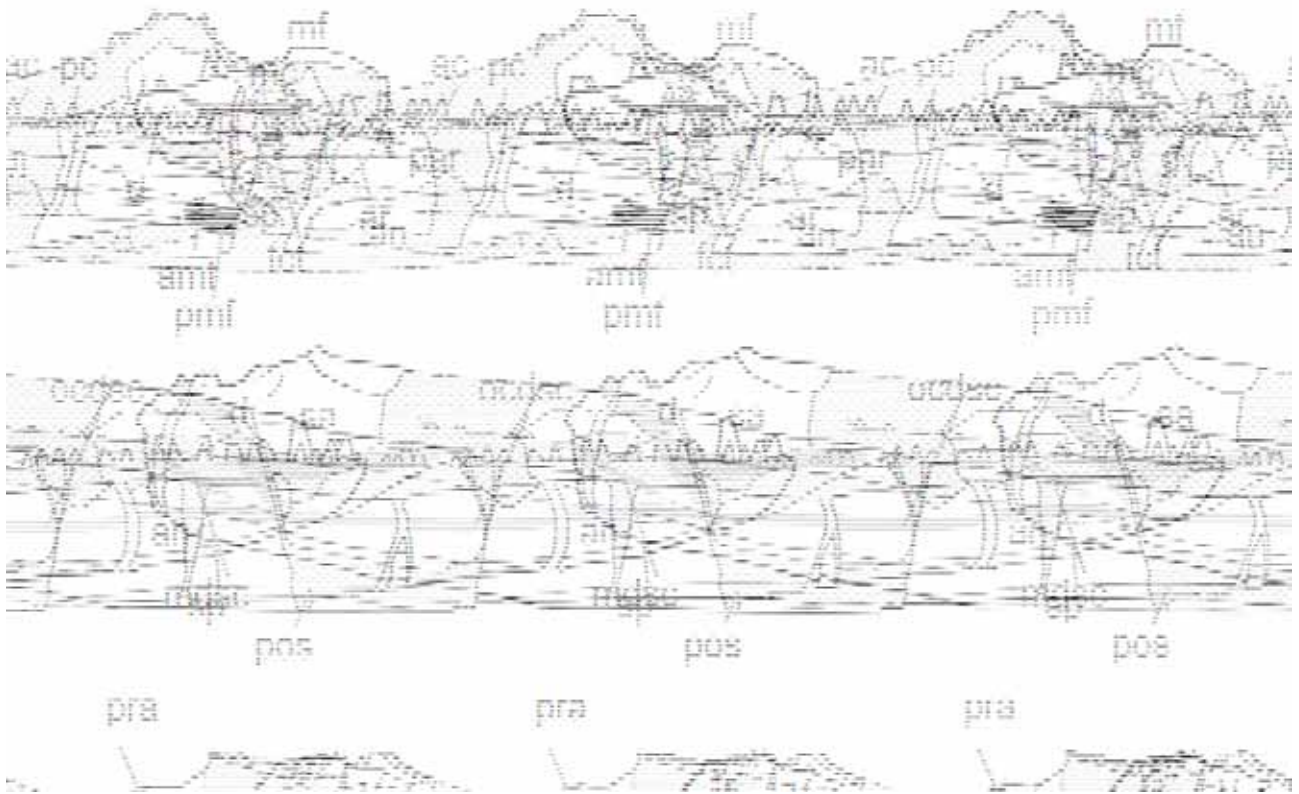


Fig. 6. 18 - Disegno interpretativo al tratto dell'esemplare MNHN MAE3049 in norma mediale, laterale e dorsale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Disegno di MA).

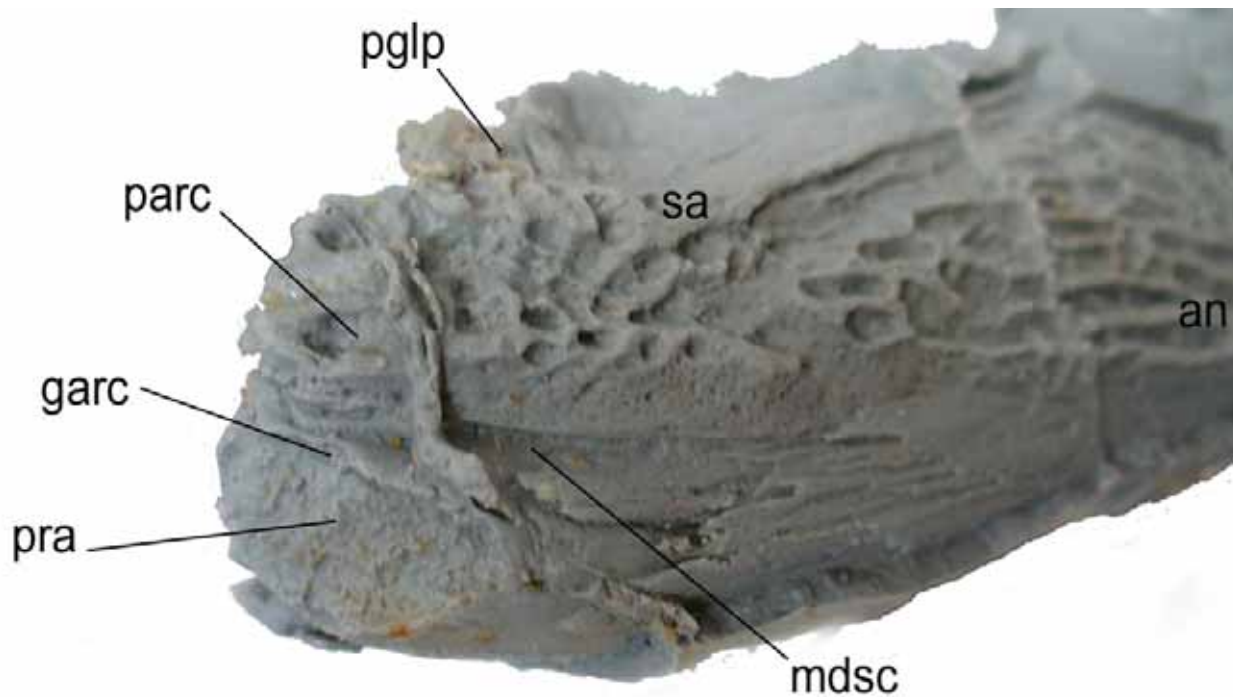


Fig. 6. 19 - Foto della regione postcondilare del calcio dell'esemplare MNHN MAE3049 in norma ventrolaterale. Per le abbreviazioni vedere il testo. (Foto di SM).

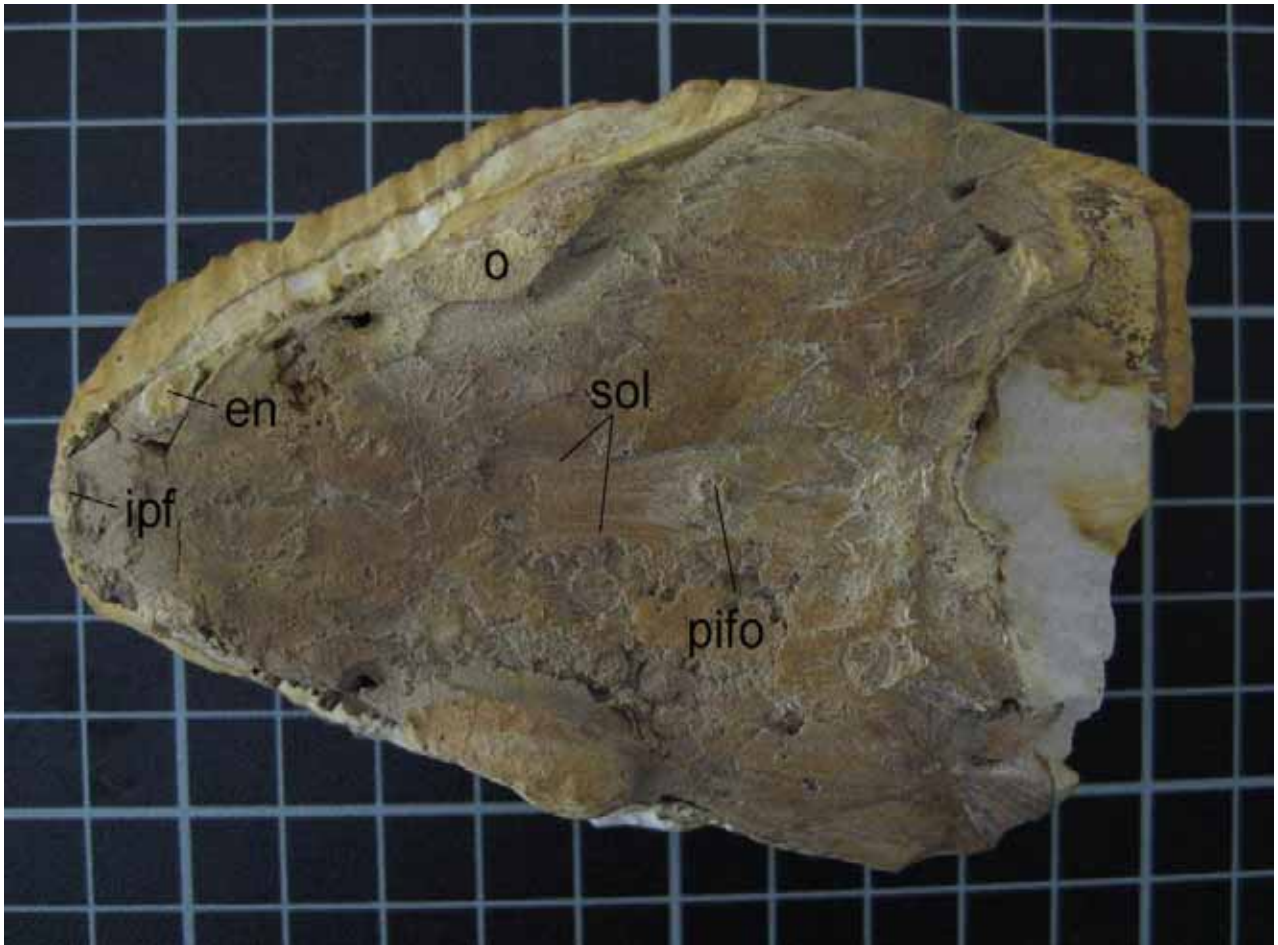


Fig. 6. 20 - Foto dell'esemplare MSMN V2995 in norma dorsale. Il reticolato metrico è in cm. (Foto di SM).



Fig. 6. 21 - Foto del calco dell'esemplare MNHN RHMA03 in norma laterale sinistra. Il reticolato metrico è in cm. (Foto di SM).

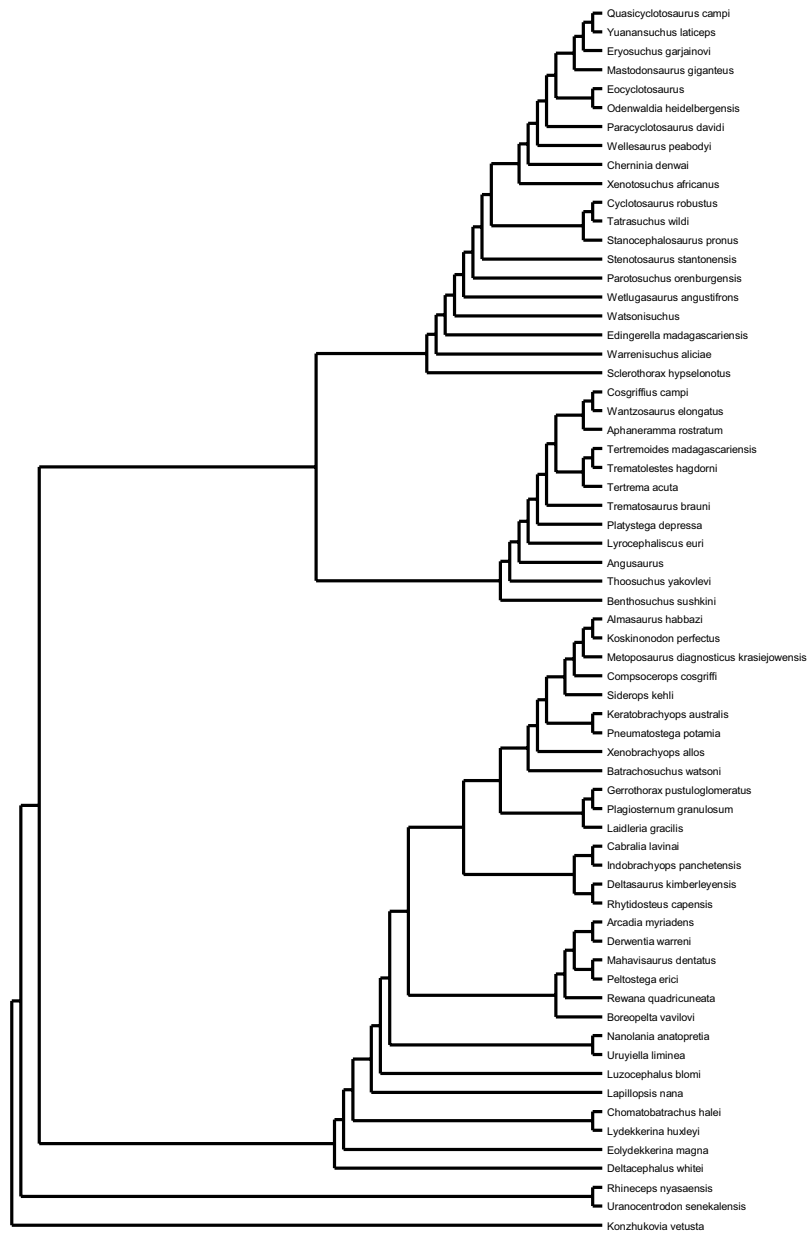


Fig. 6. 22 - Albero MPT numero 1 avente la topologia identica a quella dell'albero di consenso "majority-rule" generato da PAUP 4.0.b10 (Swofford, 2002) sulla base della matrice dei dati riportata in Appendice 4.

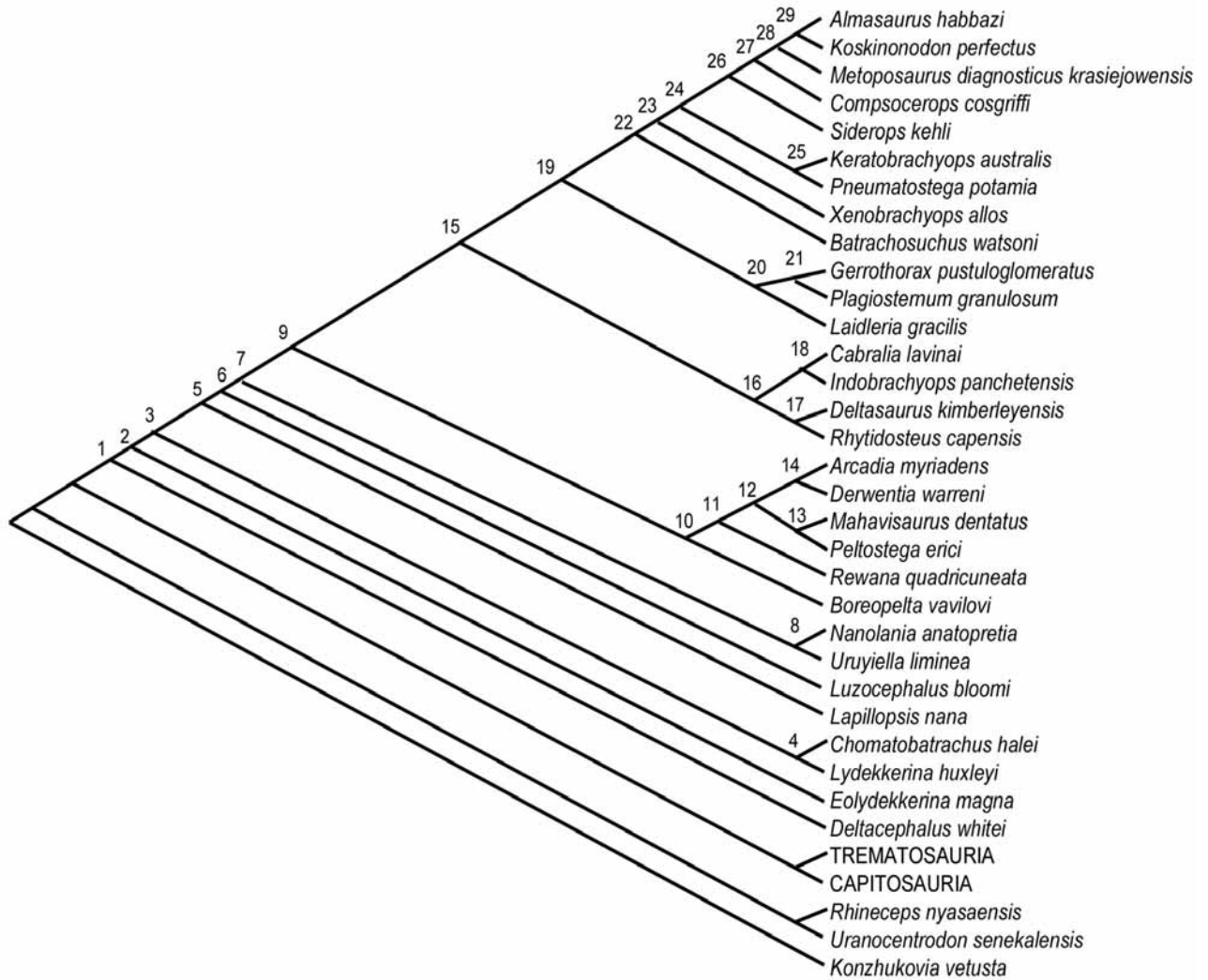


Fig. 6. 23 - Albero MPT numero 1 semplificato, da cui sono state omesse le specie di trematosauri e capitosauri. Le percentuali ai nodi che non appaiono nel 100% dei MPT nel corrispondente albero di consenso "majority-rule" sono del 52% al nodo 2 e del 51% al nodo 4. I numeri indicano i nodi discussi nel testo.

CAPITOLO 7: CONCLUSIONI

1. Paleoambiente - I fossili di Stereospondyli qui studiati provengono dal bacino di Ankitokazo, nella regione di Ambilobe (Provincia di Diégo Suarez, Madagascar nord-occidentale). Così come la maggioranza dei fossili provenienti dagli strati fossiliferi di questo bacino, possono essere riferiti al Triassico inferiore (Olenekiano). Una sintesi delle conoscenze attuali su flora e fauna del Triassico inferiore del bacino, assieme a una breve revisione della posizione del Madagascar a quel tempo, suggerisce che gli stereospondili vivessero in un clima semi-arido, sub-tropicale e sottoposto ai regimi monsonici. I dati disponibili su tafonomia e assemblamenti faunistici permettono di ipotizzare che la maggior parte dei componenti di tale fauna, inclusi gli stereospondili, abitassero in ambienti di estuario / delta o in acque marine poco profonde. Tuttavia, per dare maggior supporto a questo ipotetico scenario paleoambientale e per caratterizzare in dettaglio l'ambiente deposizionale in cui vengono ritrovati gli stereospondili, si delinea la necessità di future scoperte e, soprattutto, di un'appropriate analisi geologico-stratigrafica dei livelli fossiliferi del bacino di Ankitokazo, ad oggi mancante.

2. *Edingerella madagascariensis* - La specie di stereospondilo capitosauro *Edingerella madagascariensis* viene ridescritta in dettaglio nel capitolo 4 sulla base di un cranio squisitamente conservato del Triassico inferiore (Olenekiano) del Madagascar nord-occidentale. Il materiale studiato rappresenta il cranio meglio conservato e di taglia maggiore del capitosauro stereospondilo *Edingerella madagascariensis*. Esso migliora la nostra conoscenza sull'anatomia della specie e rende possibile effettuare una revisione sistematica e un confronto dettagliato con il genere *Watsonisuchus* e con gli altri capitosauri. Le più importanti novità fornite da questo studio riguardano l'interpretazione di strutture visibili in norma palatale, e in particolare legate all'anatomia del parasfenoide (ad esempio, presenza del canale del parasfenoide, forma del processo

cultriforme). L'analisi filogenetica condotta su 86 caratteri e 45 taxa per testare la posizione di questo taxon tra gli stereospondili rivela che le specie *Edingerella madagascariensis* e *Warrenisuchus aliciae* comb. nov. non appartengono al genere *Watsonisuchus*, che dunque comprende *W. magnus* (la specie tipo), *W. gunganj* e *W. rewanensis*. Questa filogenesi supporta anche la presenza di un clade di stereospondili basali dal muso corto e la divisione degli stereospondili derivati in due gruppi: i Trematosauria (*Benthosuchus* incluso) e i Capitosauria. Sono state presentate anche alcune osservazioni sulle differenze ontogenetiche tra individui giovani e adulti di *E. madagascariensis*: rispetto ai lavori precedenti, esse sono focalizzate sulla variazione di forma del forame pineale, sul grado di apertura del canale del parasfenoide e sul rapporto dimensionale tra testa e corpo. Una nuova ricostruzione scheletrica di un individuo adulto è presentata, sulla base di materiale riferibile ad *E. madagascariensis* (crani, mandibole, porzione anteriore dello scheletro postcraniale, vertebre caudali e scudi ventrali). Gli elementi non conservati (metà posteriore dello scheletro postcraniale incluse la pinna caudale e gli scudi dorsali) sono stati ricostruiti sulla base della distribuzione filogenetica e ontogenetica di caratteri noti per forme correlate come *Paracyclotosaurus*. Un'innovativa ricostruzione tridimensionale dell'aspetto in vita è inoltre presentata. Sulla base dell'anatomia scheletrica, si considera *E. madagascariensis* come un capitosauo semi-acquatico, eurialino e carnivoro, che si nutriva probabilmente di pesci, frequentatore di ambienti estuarini e/o deltizi. Esso avrebbe potuto nuotare tramite ondulazioni laterali della coda ma anche camminare sul substrato come i pesci polmonati attuali (come suggerito da Watson, 1958, per *Paracyclotosaurus*). Gli adulti potevano cacciare pesci come fanno i cocodrilli attuali, cioè usando il sistema della linea laterale come i pori sensoriali di questi ultimi, per localizzare le onde dei movimenti delle prede nell'acqua fangosa o buia.

3. Trematosauri - Nel capitolo 5 è stato descritto un nuovo esemplare di stereospondilo trematosauo del Triassico inferiore del bacino di Ankitokazo, Provincia di Diégo Suarez,

Madagascar nord-occidentale. L'esemplare, rappresentato da un cranio parziale conservato come impronta all'interno di un nodulo, fornisce nuovi dati sull'anatomia del palato, regione fino ad oggi poco conosciuta nei trematosauridi malgasci. L'aspetto più importante riguarda la morfologia del processo cultriforme del parasfenoide, che è squadrato in sezione trasversale e relativamente ampio. Il nuovo esemplare rappresenta un taxon ben distinto sia dalla specie malgascia dal muso allungato *Wantzosaurus elongatus*, sia dagli altri trematosauridi non malgasci sinora noti. Le affinità tassonomiche e filogenetiche riscontrate tra il nuovo cranio e tutti gli esemplari di trematosauridi malgasci dal muso non allungato ad oggi descritti, suggeriscono inoltre che tutto il materiale potrebbe appartenere ad un'unica specie, strettamente imparentata alla forma tedesca *Trematolestes hagdorni* e più affine a *Tertrema acuta* che a *Trematosaurus brauni*. Il nuovo esemplare è perciò provvisoriamente riferito a cf. *Tertremoides madagascariensis*, l'unica specie di trematosauride malgascio dal rostro non allungato che viene qui considerata valida seguendo la revisione sistematica di Schoch & Milner (2000).

4. *Mahavisaurus dentatus* - L'anatomia delle specie di stereospondili a muso corto *Mahavisaurus dentatus* e *Lyrosaurus australis* è stata ridescritta e illustrata in dettaglio nel capitolo 6, sulla base di una serie di esemplari (principalmente crani) del Triassico inferiore (Olenekiano) del Madagascar nord-occidentale. Il materiale studiato, che comprende sia gli olotipi e gli esemplari riferiti a tali specie, sia materiale nuovo scoperto recentemente, permette di migliorare notevolmente la nostra conoscenza sull'anatomia di queste forme. Rende inoltre possibile effettuare una revisione sistematica che porta definitivamente all'assegnazione di tutti i reperti (anche parti isolate di attribuzione fino ad oggi ancora non del tutto certa) all'unica specie *Mahavisaurus dentatus*, di cui *Lyrosaurus australis* è un sinonimo junior. Le numerose ed importanti novità anatomiche fornite da questo studio riguardano strutture trattate solo in modo preliminare (e talvolta mal interpretate) o mai descritte negli studi precedenti, non solo relative alla superficie dorsale del tetto cranico

(sistema della linea laterale, ornamentazione, forma e posizione delle varie aperture tra cui il forame interpremascellare) ma anche, e in modo particolare, alla superficie ventrale del tetto cranico (ad es: modalità di contatto tra le ossa, lamine sopraorbitarie), alla regione occipitale (ad es: fessura palatoquadratica, canale squamoso-quadratojugale), al palato (con nuovi dati, seppur incompleti, sulla regione anteriore e su quella posteriore, dove il complesso parasfenoide-pterigoidi è descritto anche in norma dorsale) e alla mandibola (ad es: dentatura, regione postglenoidea). Un'analisi filogenetica condotta su 86 caratteri e 65 taxa per testare la posizione della specie malgascia tra gli stereospondili a muso corto e in particolare le sue affinità con i taxa tradizionalmente inclusi nei rhytidosteidi (di cui, ad oggi, esiste una sola analisi computerizzata che ha dato risultati piuttosto scarsi), indica che *Mahavisaurus dentatus* è più affine al sottogruppo che include *Peltostega erici* che a quello che include *Rhytidosteus capensis*. Questa filogenesi non supporta però un taxon Rhytidosteidae monofiletico comprendente sia *Rhytidosteus capensis*, sia *Peltostega erici* e dimostra che le relazioni tra i gli stereospondili a muso corto, specie tra quelli più basali tradizionalmente considerati come rhytidosteidi, sono ancora molto instabili e necessitano di nuovo materiale e di una revisione approfondita delle specie già note. Rispetto alle filogenesi dei capitoli precedenti, viene comunque supportata la divisione degli stereospondili derivati in due gruppi dalla topologia stabile: i Trematosauria (*Benthosuchus* incluso) e i Capitosauria. Sulla base del materiale esaminato, che rappresenta una serie di crescita seppur priva dei primissimi stati di sviluppo, sono state presentate anche alcune osservazioni sulle differenze ontogenetiche tra individui giovani e adulti di *M. dentatus*. Esse riguardano lo sviluppo dei canali dermosensoriali del sistema della linea laterale (molto maggiore nei giovani), l'ornamentazione del tetto cranico (ricca di canali e fossette anastomizzate negli adulti) e il divenire del cranio progressivamente più stretto e profondo durante l'ontogenesi parallelamente ad un aumento di spazio tra la fila di denti mascellari e quella palatale. Variazioni pressoché trascurabili sono state invece riscontrate nelle proporzioni degli elementi della regione postorbitale del cranio e sembrano suggerire che l'aspetto generale di giovani e adulti fosse

molto simile. Sulla base dell'anatomia cranica (forma generale, posizione degli occhi, tipo di dentatura) e dei dati a disposizione sulle specie affini, si considera *M. dentatus* come uno stereospondilo acquatico ed eurialino, nuotatore attivo (e non cacciatore d'agguato) e frequentatore di ambienti estuarini e/o deltizi o costieri. Carnivoro, aveva con ogni probabilità una dieta semi-durofaga basata su piccoli pesci e crostacei coevi di cui riusciva a rompere scaglie e gusci grazie alle superfici densamente denticolate e occludenti di palato e mandibola. I giovani potevano cacciare come fanno i coccodrilli attuali, cioè usando il sistema della linea laterale come i pori sensoriali di questi ultimi, per localizzare le onde dei movimenti delle prede nell'acqua fangosa o buia degli estuari. Gli adulti invece frequentavano forse acque più limpide negli ambienti costieri.

Commenti - Gli Stereospondyli, in gran parte secondariamente acquatici (Warren, 2000), ebbero origine da un antenato temnospondilo di terraferma. Alla luce della filogenesi proposta in questo studio, il loro antenato terrestre doveva essere vicino ai rhinesuchidi (Pawley & Warren, 2005), con i lydekkerinidi (Jeannot *et al.*, 2006), anch'essi prevalentemente terrestri, che potrebbero essere forme sulla linea che ha portato dai rhinesuchidi a capitosauri e trematosauri oppure, più verosimilmente, forme alla base della radiazione di Stereospondyli a muso corto. Il passaggio degli stereospondili derivati da nicchie ecologiche terrestri a semi-acquatiche (e via via sempre più acquatiche) potrebbe essere avvenuto a causa della competizione con rettili dalle abitudini anfibie, quali i parasuchi. Questo passaggio non interessò in toto tutti gli stereospondili, poiché alcuni come i capitosauri basali mantennero un certo grado di terrestrialità, potenzialmente utile per sopravvivere in ambienti soggetti a marcata stagionalità. Questa plasticità paleoecologica è legata alla plasticità fenotipica degli stereospondili, a sua volta correlata alla loro complessa ontogenesi (Steyer, 2001), che forniva a questi animali un'ampia gamma di possibilità per rispondere "rapidamente" ai cambiamenti paleoambientali. Gli stereospondili più derivati, che in generale sono anche gli ultimi rappresentanti delle varie linee sia di capitosauri, sia di trematosauri, sia di forme a

muso corto, mostrano invece adattamenti più marcati alla vita acquatica, segno di una permanente collocazione dei rappresentanti del gruppo in particolari nicchie ecologiche. L'elevato numero di forme frammentarie di difficile attribuzione sistematica, la cui posizione è quasi impossibile da valutare all'interno di un'analisi filogenetica, rende speculativa e prematura qualsiasi ipotesi sull'origine geografica dei vari gruppi, anche alla luce del fatto che le masse continentali erano allora riunite a formare la Pangea. Tra le faune a stereospondili meglio conosciute quelle databili al Triassico inferiore (Madagascar, Australia, Sud Africa, Russia, Svalbard) mostrano infatti una composizione simile. Mantenendo il discorso a livello molto generale è comunque possibile ipotizzare che gli stereospondili derivati da antenati simili ai rhinesuchidi tardo-paleozoici fossero come questi loro predecessori abitanti dei continenti meridionali. In particolare tra gli stereospondili a muso corto la maggior parte dei lydekkerinidi proviene da continenti meridionali, così come le due uniche forme paleozoiche, forse affini ai rhytidosteidi, *Trucheosaurus major* e *Uruiella liminea*. La distribuzione temporale degli stereospondili a muso corto (Fig. 7.1) è comunque in gran parte limitata al Triassico inferiore e non aiuta a interpretare i risultati ottenuti nella filogenesi al capitolo 6. Da notare però che tutti gli stereospondili a muso corto successivi al Triassico inferiore, e cioè i plagiosauridi, i chigutisauridi e i metoposauroidi, sono risultati affini anche dal punto di vista filogenetico. In particolare la relazione tra i chigutisauridi e i metoposauridi sembra ben supportata dalla loro distribuzione all'interno del record fossile. Per quanto riguarda gli stereospondili più derivati (trematosauri e capitosauri) la distribuzione temporale dei trematosauri (Fig. 7.2) non offre particolare supporto alla filogenesi presentata, comunque già di per sé piuttosto robusta. È però interessante notare che le forme più basali provengono dalla Russia, forse a testimoniare un'origine settentrionale del gruppo. Per quanto riguarda infine i capitosauri, la filogenesi rispecchia abbastanza la distribuzione delle varie forme all'interno del record fossile (Fig. 7.3). È ben supportata la divisione del gruppo ipotizzata al capitolo 4 in una serie di taxa basali presenti dall'inizio del Triassico inferiore in cui le corna tabulari sono dirette posteriormente (o

diritte posterolateralmente alla base senza però curvare ulteriormente all'esterno) e in un clade comparso a partire dalla fine del Triassico inferiore costituito da tutti i capitosauri con corna tabulari diritte posterolateralmente alla base e curvanti all'infuori distalmente o addirittura posterolateralmente/lateralmente diritte alla base e poi suture allo squamoso posteriormente, a formare incisive otiche chiuse (condizione quest'ultima evolutasi in parallelo in più linee derivate).

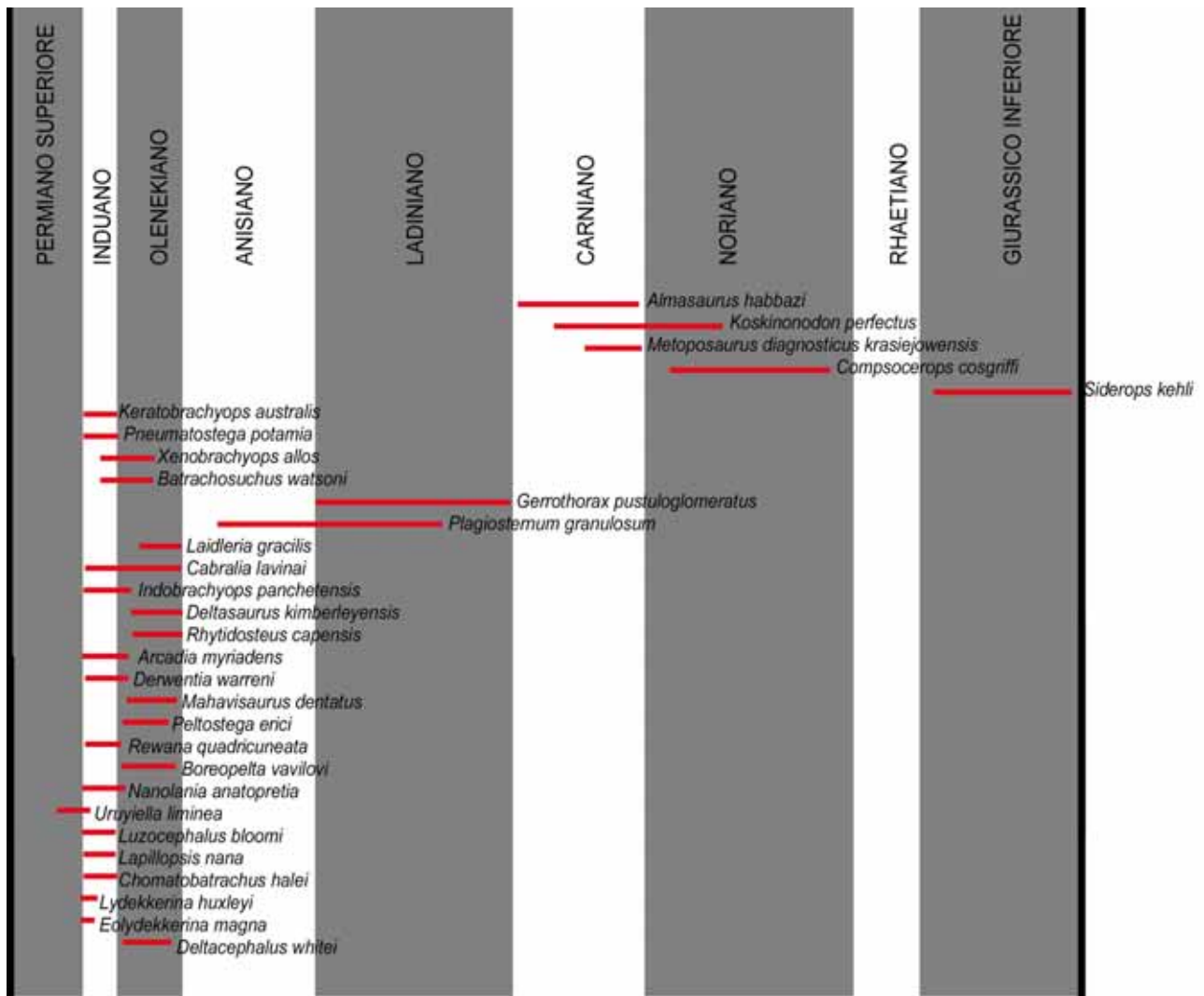


Fig. 7.1 - distribuzione temporale degli Stereospondyli a muso corto, sulla base dei dati in Appendice 1.

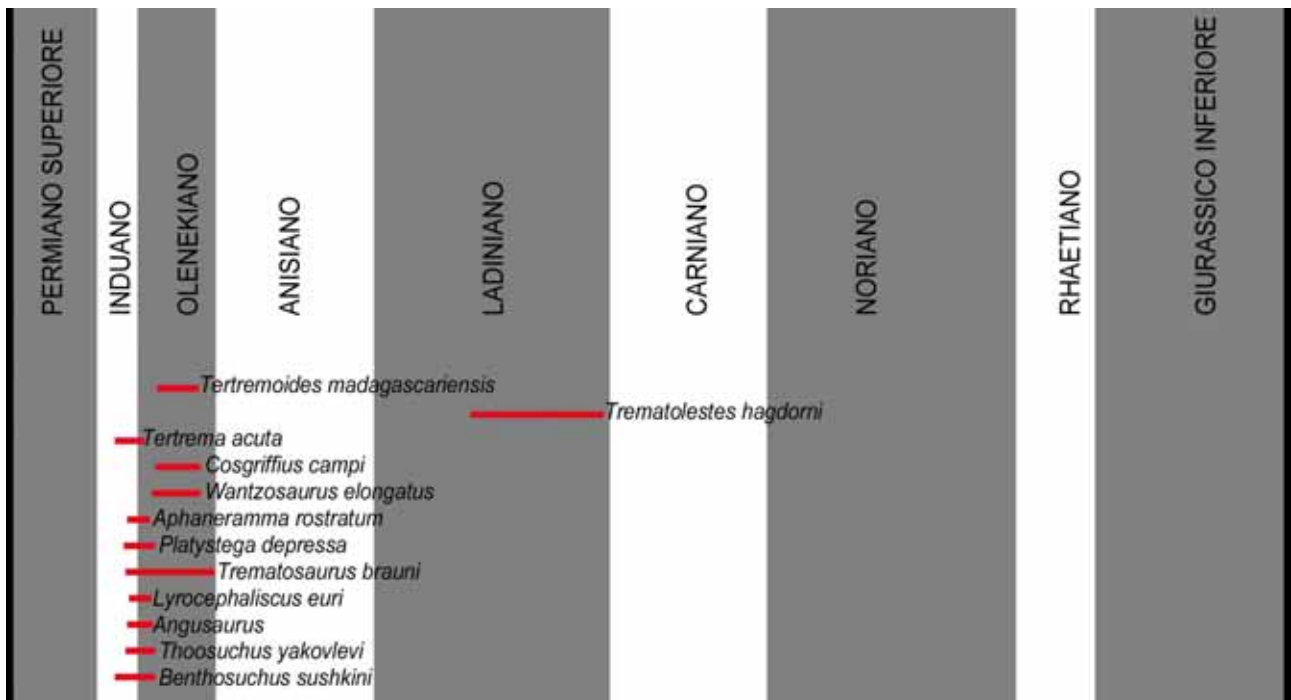


Fig. 7.2 - distribuzione temporale dei trematosauri, sulla base dei dati in Appendice 1.

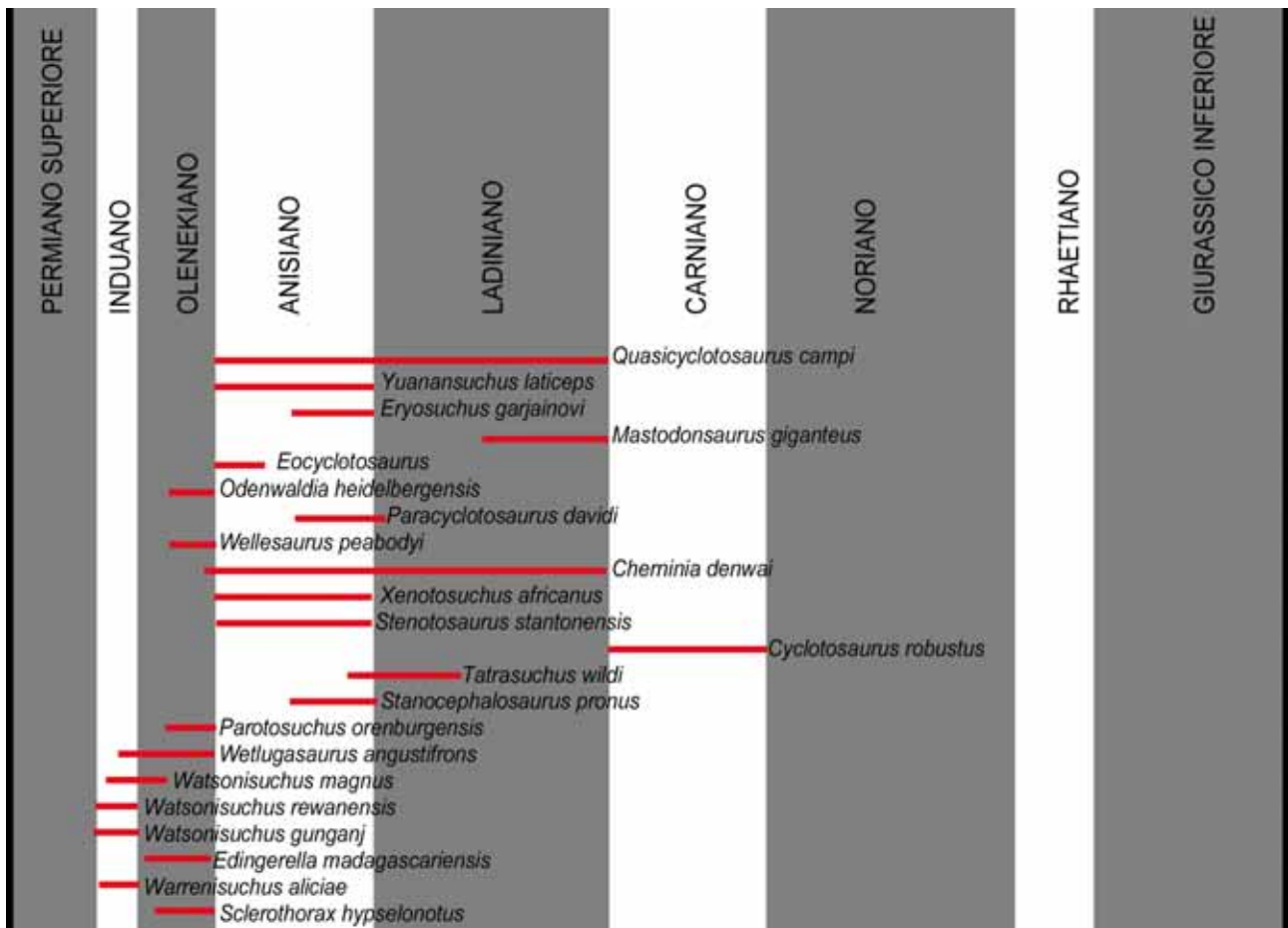


Fig. 7.3 - distribuzione temporale dei capitosauri, sulla base dei dati in Appendice 1.

RINGRAZIAMENTI

Il presente progetto di ricerca non avrebbe potuto nascere e proseguire senza l'apporto di Giovanni Pasini. La sua intramontabile e contagiosa passione per la paleontologia è stata uno dei motori principali di questa ricerca, così come delle altre numerose ricerche (prevalentemente sui dinosauri) assieme a lui affrontate in questi ultimi anni.

Pasini ha messo a disposizione per questo studio più di vent'anni d'esperienza sul campo e di ricerche sulla paleontologia del Madagascar, fornendo dati, informazioni, materiale di confronto (tra cui il cranio di salamandra gigante della specie *Andrias japonicus*), fotografie e pubblicazioni indispensabili, e partecipando anch'esso alla stesura dei testi, in particolare del capitolo 3. Egli ha seguito i tre anni di dottorato con interesse e partecipazione, non facendo mai mancare il suo supporto e la sua sincera amicizia, incoraggiandomi di fronte ad ogni ostacolo incontrato e rileggendo e correggendo più e più volte con estrema prontezza le varie bozze di testi e figure anche in giorni ed orari che vanno ben oltre quelli "normali" di lavoro. A Pasini si deve inoltre direttamente o indirettamente la scoperta e la valorizzazione dei nuovi esemplari qui descritti, dei quali ha per primo riconosciuto l'importanza scientifica e la straordinaria qualità attivandosi fin da subito (come suo solito fare) affinché venissero resi disponibili per la scienza, sia per lo studio, sia per le esposizioni museali. Spero quindi con i risultati ottenuti in queste ricerche e con le pubblicazioni che ne conseguiranno di essere riuscito a dare concretezza, almeno in parte, alle sue aspettative e al suo impegno e, in ultima analisi, di aver quindi reso un buon servizio alla scienza. Un ringraziamento enorme va poi a Marco Auditore, che con estrema pazienza e con l'entusiasmo verso la paleontologia che lo contraddistingue ha sacrificato gran parte del suo tempo libero di quest'ultimo anno per illustrare (con risultati, come sempre, eccellenti) l'anatomia scheletrica di numerosi degli esemplari studiati. Oltre all'aiuto in campo paleontologico, ringrazio Marco per essersi rivelato giorno dopo giorno un vero amico, con l'allegria, la disarmante gentilezza e l'infinità generosità che lo contraddistinguono.

Un ringraziamento speciale va a Stefania Nosotti (MSNM), che in questi tre anni è stata una colonna portante di questo lavoro e più in generale della mia vita, specie nei momenti più bui, non smettendo mai di credere nelle mie capacità e non facendo mai mancare il suo supporto, i suoi sorrisi, il suo affetto e la sua grande amicizia, mantenendo viva in me la speranza che anche i sogni più arditi si possono realizzare, rimanendo coi piedi ben piantati per terra ma con la testa in cielo (come lei mi ha insegnato). Per questa tesi Stefania ha revisionato pressoché tutte le prime stesure dei vari capitoli in lingua inglese, ripulendo il testo da errori di battitura e refusi nonché fornendo utili consigli sulla presentazione degli argomenti.

Ringrazio poi sentitamente J. Sébastien Steyer (MNHN) per avermi gentilmente concesso di studiare materiale che aveva inizialmente in progetto di studiare egli stesso, fornendo utili consigli derivati dalla sua esperienza nel campo degli anfibi fossili (specie per il capitolo 4), per aver messo a mia disposizione il suo ufficio e avermi assistito durante le visite a Parigi e per avermi fatto compagnia in quella città anche oltre l'orario di lavoro, negli aperitivi al ristorante giapponese vicino al museo o nelle cene da Buffalo Grill. Steyer e la sua compagna Muriel Sempé mi hanno anche ospitato nella loro casa di Saint-Paul-Trois-Châteaux durante il periodo di visita a La Ferme aux Crocodiles di Pierrelatte, accogliendomi come un caro amico e accompagnandomi a visitare i luoghi circostanti e le collezioni dei musei francesi.

Ringrazio vivamente anche il mio tutore Lorenzo Rook (UniFi), che credendo nelle mie capacità di paleontologo mi ha incoraggiato con entusiasmo ad intraprendere il cammino del dottorato di ricerca, dandomi di volta in volta preziosi consigli e venendo incontro il più possibile alle mie necessità di conciliare studio e lavoro per permettermi di poter svolgere al meglio le mie ricerche.

Seppur non coinvolto in modo diretto in questa tesi, mi sento di ringraziare in modo particolare anche Cristiano Dal Sasso (MSNM), il quale non ha mai fatto mancare il suo supporto come collega ma soprattutto come amico, dividendo con me il suo ufficio e la sua esperienza, coinvolgendomi nelle ricerche più importanti e facendo quanto più possibile per aiutarmi ad avverare (e mantenere il

più a lungo possibile reale) il sogno di rendere il mio impegno in campo paleontologico un vero e proprio lavoro retribuito. Ringrazio poi Debora Affer, Anna Alessandrello, Paolo Arduini, Luigi Cazzaro, Massimo Demma, Fabio Fogliazza, Alessandro Garassino, Karen Gariboldi, Giuseppe Marramà, Michela Podestà, Giorgio Teruzzi, Ilaria Vinassa Guaraldi de Regny e tutte le altre persone incontrate e conosciute al Museo di Storia di Naturale di Milano che in questi anni hanno contribuito alla mia formazione professionale e a rendere più piacevoli (e anche prelibate - grazie a Massimo Demma e ai manicaretti di Gennaro) e talvolta indimenticabili le giornate trascorse in museo. Allo stesso modo, ringrazio (oltre al già citato Lorenzo Rook) tutte le persone conosciute all'Università degli Studi di Firenze, in particolare i compagni di corso Francesco Chesi e Paolo Maria Rinaldi, il collega e amico Massimo Delfino ed Eline Manta (persone con cui ho condiviso piacevolmente parte di quest'avventura e che mi hanno aiutato più volte a districarmi tra le maglie della burocrazia universitaria), i coordinatori del dottorato professori Paola Bonazzi e Federico Sani, la segretaria Barbara Borri e infine la controrelatrice professoressa Gigliola Valleri per una lettura critica del manoscritto finale. Ringrazio poi i paleoartisti/amici Lukas Panzarin, Andrea Leanza, Michelangelo Ricci e Davide Bonadonna e gli altri paleoamici o paleocolleghi Federico Fanti, Tiziano Mati, Ausonio Ronchi (UniPV), Paolo Gandossi e Bernard Battail (MNHN), con cui in questi anni ho condiviso esperienze sia nel campo della paleontologia (anche se in buona parte non legate strettamente alla tesi) sia al di fuori di essa.

Uscendo dal campo della paleontologia, vorrei ringraziare poi tutte le persone che, ciascuna a modo suo, mi sono state molto vicino in questo capitolo della mia vita, condividendo con me i sogni e i momenti più belli e facendomi coraggio in quelli più tristi e nelle difficoltà. Tra di loro ringrazio in particolare Maurizio Acerbi, Francesca Amorosi, Cecilia Boselli, Davide Botteri, Andrea 'Theropoda' Cau, Maria Effretti, Edoardo Favari, Francesco Ferrari, Barbara Laurenti, Vanessa Peveri, Silvia Rho, Katia Tarasconi e Federica Viola, senza però dimenticare Marco Bardiani, Giovanni Bertoni, Giuseppe Bertoni, Lara Boselli, Raffaella Braga, Laura Colla, Ilaria Dacrema,

Elisa Dallavalle, Paolo D'Alessio, Oscar Massimiliano Epis, Francesca Filippi, Emanuela Frattola, Franca Gallarati (ed Eolo), David Gelmini, Manuela Gentili, Elisa Guidi, Alberto Horak, Benedetta Horak, Sara Landi, Francesca Lavezzi, Silvia Magni Manzoni, Luca Parizzi, Chiara Spotorno, Greta Valle, Giovanna Zorzoli e tutti gli altri amici della confraternita dei Grass, tra cui Sante Fava, Daniela Daveri, Paola Demicheli e Giovanna Cherchi. Un pensiero speciale va a Vanina Lucchini che sono sicuro che da lassù mi sta guardando. Tra i miei amici più cari voglio anche ringraziare il mio cane Max e il suo indimenticabile omonimo e predecessore, che mi hanno accompagnato in questo cammino con la loro vitalità e spensieratezza, e non hanno mai fatto mancare il loro affetto sincero e incondizionato.

Per la loro amicizia che dura da una vita ringrazio poi tantissimo quei cugini che considero come fratelli (Alberto, Paolo, Emanuele, Silvia, Anna e Francesco, a cui aggiungo mia cognata Daniela) e con loro tutti gli altri amici, parenti e conoscenti, tra cui la nonna Rosa e tutti gli zii e le zie (Giovanni, Elisabetta, Vera, Luigi, Fabrizio, Loredana, Angelo) ma in particolare Pierluigi e Antonia, che come già detto in occasione della tesi di laurea, hanno comprato ormai ventisei anni fa quel libro della preistoria e quei modellini di dinosauri che, oltre ad allietare le mie giornate di gioco con loro figlio Paolo, sono stati la scintilla che hanno fatto scaturire il mio interesse per la Paleontologia dei Vertebrati. Ringrazio infine con tutto il cuore i miei genitori Sebastiano e Angela e il mio fratellone Luca, che hanno sempre nutrito e incoraggiato questa mia passione per la paleontologia con il loro grande amore e la loro stima, dandomi la forza e l'aiuto necessario per andare avanti per questa strada ed arrivare fin dove sono arrivato.

Veniamo infine ai ringraziamenti più "tecnici" (che si aggiungono a quelli già citati per Pasini e Nosotti):

Si ringraziano il Ministère de l'Énergie et des Mines, e la Direction des Mines et de la Géologie, Antananarivo, Madagascar, per la loro indispensabile collaborazione; la gente del villaggio di Anaborano Ifasy per l'aiuto sul campo nella raccolta di parte degli esemplari qui studiati. Il capitolo

sui capitosauri e la specie *Edingerella madagascariensis* hanno beneficiato di una revisione dei contenuti da parte dei colleghi Claudia A. Marsicano (Universidad de Buenos Aires) e Rainer R. Schoch (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart). Per quanto concerne il manoscritto ora in stampa tratto da questo capitolo, ringrazio anche Andrew Milner (Natural History Museum, London) che si è offerto gentilmente di rivedere la lingua inglese. Sono grato allo stesso Andrew Milner, a Ross Damiani e a Jean-Claude Rage (MNHN) per le utili discussioni sull'anatomia degli stereospondili e a Cristina Lombardo (Università degli Studi di Milano) per le illuminanti discussioni su strategie alimentari e dentizione nei pesci osteitti viventi ed estinti. Il capitolo sui trematosauri e sull'esemplare riferito a cf. *Tertremoides madagascariensis* è stato gentilmente revisionato da J. Sébastien Steyer (MNHN), e Massimo Delfino (Università degli Studi di Firenze). Ringrazio sentitamente Marc Boulay & Sylvia Lorrain (www.hox.fr) e Alain Bénéteau (www.paleospot.com) i quali hanno messo a disposizione con estrema gentilezza e pazienza (e senza alcun ritorno economico) il loro talento artistico e il loro tempo per realizzare le fantastiche illustrazioni "in vivo" di *Edingerella madagascariensis* che accompagnano il capitolo 4. Ringrazio Stefania Nosotti (MSNM) e Anna Marazzi per aver fornito utili consigli sulla presentazione del manoscritto. Ringrazio anche Renaud Vacant (MNHN), Batz Le Dimet (MNHN) e Debora Affer (MSNM) per l'assistenza nella realizzazione dei calchi del materiale e per aver ripreparato alcuni esemplari. Massimo Demma, Alessandro Garassino (MSNM), Philippe Loubry (MNHN), Giovanni Pasini (Museo Civico dei Fossili di Besano), Luciano Spezia (MSNM) e Michele Zilioli (MSNM) hanno fornito materiale fotografico in loro possesso e hanno gentilmente concesso il loro aiuto per fotografare gli esemplari. Ronald Blakey (Northern Arizona University) ha gentilmente concesso l'utilizzo delle sue mappe paleogeografiche. Ringrazio anche François Escuillié (Eldonia, Gannat, France) per aver permesso l'acquisizione nelle collezioni del MSNM di calchi di materiale utile per la comparazione conservato presso il RHMA, Duncan Caldwell per aver fornito materiale utile per la comparazione, Samuel Martin (La Ferme aux Crocodiles,

Pierrelatte, France) e La Ferme aux Crocodiles, Ivato, Atananarivo, Madagascar, per l'accesso a materiale comparativo vivente - e potenzialmente pericoloso. Ringrazio Anne Warren (La Trobe University, Australia), Marco Auditore, Ross Damiani e Giuseppe Marramà per aver fornito alcune pubblicazioni altrimenti non accessibili al sottoscritto. Ringrazio anche: Giorgio Teruzzi per l'accesso agli esemplari conservati presso il MSNM; Daniel Goujet, Monette Véran e Ronan Allain per l'accesso agli esemplari conservati presso il MNHN; e Claire Saigne (MNHN) per l'indispensabile assistenza durante le ripetute visite alle collezioni del MNHN e le procedure di catalogazione ed etichettamento del materiale delle collezioni storiche. Ringrazio Lorenzo Rook (Università degli Studi di Firenze) e Paola Bonazzi (Università degli Studi di Firenze) per aver creduto nei risultati di questo progetto di ricerca e averlo segnalato tra i potenziali aventi diritto alla borsa di studio ottenuta per l'anno 2007. Ringrazio Cristiano Dal Sasso (MSNM) e Ilaria Vinassa Guaraldi de Regny (MSNM), per l'impegno dimostrato nel reperire ulteriori fondi cruciali per portare a termine queste ricerche. Ringrazio Philippe Loubry (MNHN) per aver fornito per ben due volte l'indispensabile adattatore di corrente per collegare il computer portatile alla rete elettrica durante le visite a Parigi. Ringrazio infine Stella Pomodoro per il lavoro preliminare sugli esemplari.

Questo dottorato di ricerca è stato supportato finanziariamente da:

"European Commission's Research Infrastructure Action" attraverso il "SYNTHEsys Project", numero di progetto FR-TAF-2267; Università degli Studi di Firenze, attraverso una borsa di studio di dottorato di ricerca di durata annuale per l'anno 2007 assegnata con D. R. 62688 (896) del 24/10/2007; Vox Idee per il business S. r. l. (Milano, Italy).

BIBLIOGRAFIA

- Alessandrello A., 1990 – Studies on Permo-Trias of Madagascar. 2. *Palaeoaphrodite anaboranoensis*, a new species of polichaete annelid from the Scythian of Madagascar. *Atti e della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 131(10): 205-208.
- Alessandrello A. & Bracchi G., 2005 – Studies on Permo-Trias of Madagascar. 8. *Ankitokazoa bezanozanoi* n. gen. n. sp. (Annelida, Amphinomidae): a new fossil polychaete from the Olenekian (Lower Triassic) of the Ankitokazo Basin. *Atti e della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 146(2): 155-163.
- Anderson J. & Anderson H., 1999 - Freezing cold to scaring heat - plant and insect life of the Karoo Basin. In: Life Etched in Stone - Fossils of South Africa. MacRae C. (ed.), *The Geological Society of South Africa, Johannesburg*: 140-167.
- Anderson J. S., Reisz R. R., Scott D., Fröbish N. B. & Sumida S. S., 2008 - A stem batrachian from the Early Permian of Texas and the origin of frogs and salamanders. *Nature*, 453: 515-518.
- Archangelsky S., 1970 - Fundamentos de Paleobotanica. *Universidad Nacional de La Plata, Serie Tecnica y Didactica N°11, La Plata (Argentina)*: 1-77.
- Arduini P., 1990 – Studies on Permo-Trias of Madagascar. 1. Thylacocephala from the Lower Trias of Madagascar. *Atti e della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 131(9): 197-204.
- Barbieri L., 1991 - Poissons eotriasiques du nord-ouest de Madagascar: systematique et paleoecologie. *Mémoire de D.E.A. de Paléontologie 1990 –1991 Dirigé par Michel Martin et Jean-Michel Mazin Université de Montpellier II (U.S.T.L.)*
- Beltan L., 1968 – La faune ichthyologique de l'Eotrias du NW de Madagascar. Le Neurocrane. *Cahiers de Paléontologie, CNRS, Paris*.

- Beltan L., 1996 - Overview of systematics, paleobiology, and paleoecology of Triassic fishes of northwestern Madagascar In: *Mesozoic Fishes – Systematic and Paleoecology*. Arratia G. & Viohl G., (eds.) *Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, New York*: 479-500.
- Besairie H., 1965- La Géologie de la province de Diego-Suarez. *Documentation du Bureau Géologique, Service Géologique, Tananarive*, 171: 1-32.
- Besairie H., 1972 - Géologie de Madagascar. I. Les Terraines Sédimentaires. *Annales Géologiques de Madagascar*, XXXV: 1-465.
- Blakey R. C., 2007 - Carboniferous-Permian paleogeography of the Assembly of Pangaea. In: *Proceedings of the XVth International Congress on Carboniferous and Permian Stratigraphy*. Wong Th. E. (ed.), *Utrecht, 10-16 August 2003. Royal Dutch Academy of Arts and Sciences (Amsterdam)*: 443-456.
- Boy J. A., 1990 - Über einige vertreter der Eryopoidea (Amphibia : Temnospondyli) aus dem europäischen Rotliegend (?höchstes Karbon - Perm) 3. *Onchiodon*. *Paläontologische Zeitschrift*, 64(3/4): 107-137.
- Brambilla S., Garassino A., Pasini G. & Teruzzi G., 2002 – Studies on Permo-Trias of Madagascar. 6. First record of Cycloidea from the Lower Triassic (Olenekian) of Ambilobé region (NW Madagascar). *Atti e della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 143 (1): 105-115.
- Brenon P., 1972 - The Geology of Madagascar. In: *Biogeography and Ecology in Madagascar*. Schlitz J. I. (ed.), 21: 1-754.
- Bryant H. N., 1997 – Hypothetical ancestors and rooting in cladistic analysis. *Cladistics*, 13: 337-348.
- Bryant H. N. & Russell A. P., 1992 - The role of phylogentic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. *Philosophical transaction of the Royal Society of London, Series B*, 337: 405-418.

- Burmeister H. G., 1849 - Die Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernberg, zoologisch geschildert. Erste Abtheilung: *Trematosaurus*. Reimer G. (ed.), *Berlin*: 1-71.
- Bystrow A. P., 1947 - Hydrophilous and xerophilous labyrinthodonts. *Acta Zoologica*, 28: 137–164.
- Bystrow A. P. & Efremov J. A., 1940 - *Benthosuchus sushkini*. A Labyrinthodont from the Eotriassic of Sharzhenga River. *Travaux de l'Institut de Paléontologie de l'Académie des Sciences d'URSS*, 10: 1-119.
- Carpentier A., 1935 - Etudes Paléobotaniques sur le groupe de la Sakoa et le groupe de la Sakamena (Madagascar). *Annales Géologiques du Service des Mines, Imprimerie Officielle, Tananarive*, 5: 7-32.
- Carpentier A., 1936 - Additions à l'étude de la flore du groupe de la Sakamena. *Annales Géologiques du Service des Mines, Imprimerie Officielle, Tananarive*, 6: 35-40.
- Carroll R. L., 1988 - Vertebrate paleontology and evolution. *W. H. Freeman and Company, New York*.
- Carroll R. L., 2007 - The Palaeozoic Ancestry of Salamanders, Frogs and Caecilians. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2007, 150 (Suppl. 1): 1–140.
- Cau A. & Maganuco S., in press - A new theropod with an unusual caudal morphology from the mid Cretaceous of Morocco. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 150 (II).
- Chernin S., 1974 - Capitosaurid Amphibians from the Upper Luangwa Valley, Zambia. *Palaeontologia Africana*, 17: 29-55.
- Chiappe L. M., Norell M.A. & Clark J. M., 1996 - Phylogenetic position of *Mononykus* (Aves: Alvarezsauridae) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert. *Memoirs of the Queensland Museum*, 39: 557–582.
- Claessens L. P. A. M., 2004 - Dinosaur gastralia; origin, morphology, and function. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 89-106.

- Collignon M., 1933 – Le Trias inférieur marin du nord de Madagascar et sa faune de Céphalopodes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 197 (18).
- Collignon M., 1934 – Le Céphalopodes du Trias inférieur marin du nord de Madagascar. *Annales de Paléontologie*, Paris, 22 (3-4): 149-180; 23 (1): 1-44.
- Cope E. D., 1868 - Synopsis of the extinct Batrachia of North America. *Proceedings of the Academy of the Natural Sciences of Philadelphia*, 1868: 208-221.
- Cope E. D., 1882 - Third Contribution of the History of the Vertebrata of the Permian Formation of Texas. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 20: 447-474.
- Cosgriff J. W., 1965 - A new genus of Temnospondyli from the Triassic of Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 48 (3): 65-90.
- Cosgriff J. W., 1974 - The Lower Triassic Temnospondyli of Tasmania. *Geological Society of America, Special Paper*, 149: 1-134.
- Cosgriff J. W., 1984 - The temnospondyl labyrinthodonts of the earliest Triassic. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4: 30-46.
- Cosgriff J. W. & Garbutt N. K., 1971 - *Erythrobatrachus noonkanbahensis*, a trematosaurid species from the Blina Shale. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, 55: 5-18.
- Cosgriff J. W. & Zawiskie J. M., 1979 - A new species of the Rhytidosteidae from the *Lystrosaurus* Zone and a review of the Rhytidosteoidea. *Palaeontologia Africana*, 22: 1-27.
- Dal Sasso C., 1992 - Rettili Permiani del Madagascar, *Paleocronache, Jaca Book ed.*, 2: 21.
- Dal Sasso C., Maganuco S., Buffetaut E. & Mendez M. A., 2005 - New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 888-896.
- Damiani R. J., 2001a - A systematic revision and phylogenetic analysis of Triassic mastodonsauroids (Temnospondyli: Stereospondyli). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 133: 379-482.

- Damiani R. J., 2001b - Cranial anatomy of the giant Middle Triassic temnospondyl *Cherninia megarhina* and a review of feeding in mastodonsaurids. *Palaeontologia africana*, 37: 41-52.
- Damiani R. J., 2002 - *Parotosuchus* (Amphibia, Temnospondyli) from the *Cynognathus* Assemblage Zone (Early Triassic) of South Africa: cranial morphology and relationships. *Alcheringa*, 25: 351-379.
- Damiani R., 2008 - A giant skull of the temnospondyl *Xenotosuchus africanus* from the Middle Triassic of South Africa and its ontogenetic implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, 53 (1): 75–84.
- Damiani R. J. & Yates A. M., 2003 - The Triassic Amphibian *Thoosuchus yakovlevi* and the Relationships of the Trematosauroida (Temnospondyli, Stereospondyli). *Records of the Australian Museum*, 55: 331–342.
- de Fauw S. L., 1989 - Temnospondyl Amphibians: A new perspective on the last phases in the evolution of the Labyrinthodontia. *Michigan Academician*, 21: 7-32.
- de Jekowsky B. & Goubin N., 1963 - Esquises palynologique du Permien, Trias. Jurassique du bassin de Morondava à Madagascar. *Annales Géologiques de Madagascar*, XXXIII: 163-165.
- Dias Da Silva S., Marsicano C. & Schultz C. L., 2006 - Rhytidosteid temnospondyls in Gondwana: a new taxon from the Lower Triassic of Brazil. *Palaeontology*, 49 (2): 381-390.
- Dias E. V. & Richter M., 2002 - On the squamation of *Australerpeton cosgriffi* Barberena, a temnospondyl amphibian from the Upper Permian of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 74(3): 477-490.
- Douvillé H., 1910 – Sur la découverte du Trias marin à Madagascar. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, 10 (4): 124-133.

- Dutuit J. M., 1972 - Un nouveau genre de Stégocéphale du Trias supérieur marocain: *Almasaurus habbazi*. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Sciences de la Terre*, 72 (11): 73-81.
- Fraas E., 1889 - Die Labyrinthodonten des schwäbischen Trias. *Paleontographica*, 36: 1-158.
- Gadow H., 1897 - On the evolution of the vertebral column of Amphibia and Amniota. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, 187: 1-57.
- Garassino A. & Pasini G., 2002 – Studies on Permo-Trias of Madagascar. 5. *Ambilobeia karojo* n. gen., n. sp. (Crustacea, Decapoda) from the Lower Triassic (Olenekian) of Ambilobé region (NW Madagascar). *Atti e della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 143 (1): 95-104.
- Garassino A. & Pasini G., 2003 – Macrurans (Crustacea, Decapoda) from the Lower Triassic (Olenekian) of the Ambilobe area (NW Madagascar). In: Second symposium on Mesozoic and Cenozoic Decapod Crustaceans. *Contributions to Zoology*, 72 (2-3), 137-139. *SPB Academic Publishing bv, The Hague*.
- Garassino A. & Teruzzi G., 1995 – Studies on Permo-Trias of Madagascar. 3. The decapod crustaceans of the Ambilobé region (NW Madagascar). *Atti e della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 134 (1): 85-113.
- Gradstein F. M., Ogg J. G., & Smith, A. G., (eds.), 2004 - A Geologic Time Scale 2004. *Cambridge University Press*.
- Gubin Y. M., 1991 - Permian archehosauroid amphibians of the USSR. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta*, 249: 1-141.
- Gubin Y. M., 1997 - Skull morphology of *Archegosaurus decheni* Goldfuss (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Permian of Germany. *Alcheringa*, 21(1/2): 104-121.

- Hauschke N., Wilde V. & Brauckmann C., 2004 – Triassic Limulids from Madagascar – missing links in the distribution of Mesozoic Limulacea. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, und Paläontologie Monatshefte*, Stuttgart, (2): 87-94.
- Hellrung H., 2003 - *Gerrothorax pustuloglomeratus*, ein Temnospondyle (Amphibia) mit knöcherner Branchialkammer aus dem Unteren Keuper von Kupferzell (Süddeutschland). *Stuttgarter Beiträge für Naturkunde Serie B*, 330: 1-130.
- Hewison R. H., 1996 – The skull of *Deltacephalus whitei*, a lyddekkerinid temnospondyl amphibian from the Lower Triassic of Madagascar. *Palaeontology*, 39: 305-321.
- Hilderbrand M., 1974 - Analysis of vertebrate structure. *John Wiley & Sons, New York*: 1-710.
- Holtz T. R., Jr., 1994 - The phylogenetic position of the Tyrannosauridae: implications for theropod systematics. *Journal of Paleontology*, 68: 1100–1117.
- Holtz T. R., Jr., 2003 - Dinosaur Predation. Evidence and ecomorphology. In: Predator-Prey Interactions in the fossil record. Kelley P. H., Kowalewsky M. & Hansen T. A., (eds.), *Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York*: 325-340.
- Howie A. A., 1970 - A new capitosaurid labyrinthodont from East Africa. *Palaeontology*, 13: 210 - 253.
- Howie A. A., 1972 - On a Queensland labyrinthodont. In: Studies in Vertebrate Evolution. Joysey K. A. & Kemp T. S. (eds.). *Oliver and Boyd, Edinburgh and London*: 50-64.
- Huene F. v., 1920 - *Gonioglyptus*, ein Alttriassischer Stegocephale aus Indien. *Acta Zoologica, Stockholm*, 1: 433 - 464.
- Huene F. v., 1958 - On *Indobrachyops panchetensis* gen. et sp. nov. from the Upper Panchets (Lower Trias) of the Raniganj coalfield. *Monograph of the Palaeontological Society of India*, 2: 1-17.
- Jaeger G. F. v., 1828 - Ueber die fossile Reptilien welche in Württemberg aufgefunden worden sind. J. B. Metzler (ed.), *Stuttgart*: 1-48.

- Janvier P., 1992 - Les écailles des Trématosaures (Tetrapoda, Temnospondyli): nouvelles données sur les Trématosaures du Trias inférieur de Madagascar. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris 4^e sér., 14, section C, 1 : 3-13.
- Jeannot A. M., Damiani R. & Rubidge B. S., 2006 - Cranial anatomy of the Early Triassic stereospondyl *Lydekkerina huxleyi* (Tetrapoda: Temnospondyli) and the taxonomy of South African lydekkerinids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 822-838.
- Jenner R. A., 2004 - The scientific status of metazoan cladistics: why current research practice must change. *Zoologica Scripta*, 33 (4): 293–310.
- Ketchum H. F. & Barrett P. M., 2004 - New reptile material from the Lower Triassic of Madagascar: implications for the Permian-Triassic extinction event. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 41: 1-8.
- Kitching J. W., 1978 - The stratigraphic distribution and occurrence of South African fossil Amphibia in the Beaufort Beds. *Palaeontologia africana*, 21: 101–112.
- Konzhukova E. D., 1955 - [Permian and Triassic labyrinthodonts from the Volga Region and Cis-Urals.] *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademia Nauk SSSR*, 49: 5–88. [in Russian]
- Laurin M., 1998a - The importance of global parcimony and historical biases in understanding tetrapod evolution. Part I. Systematics, middle ear evolution and jaw suspension. *Annales des Sciences Naturelles*, 1: 1-42.
- Laurin M., 1998b - The importance of global parcimony and historical biases in understanding tetrapod evolution. Part II. Vertebral centrum, costal ventilation, and paedomorphosis. *Annales des Sciences Naturelles*, 2: 99-114.
- Laurin M. & Reisz R. R., 1997 - A new perspective on tetrapod phylogeny. Amniote origins - completing the transition to land. Sumida S. & Martin K. (eds), *Academic Press, London*: 9-59.

- Laurin M. & Soler-Gijon R., 2006 - The oldest known stegocephalian (Sarcopterygii: Temnospondyli) from Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 284-299.
- Lehman J. P., 1948 – Sur la présence du genre *Birgeria* (Paléoniscidae) dans l'Eotrias de Madagascar. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, t. 226 (3): 426-428.
- Lehman J. P., 1952 – Etude complémentaire des Poissons de l'Eotrias de Madagascar. *Kunge. Vetensk. Akad. Handl.*, 4^e série, 2 (6): 1-192.
- Lehman J. P., 1953 – Etude d'un Perleides du Trias de Madagascar. *Annales de Paléontologie*, 39.
- Lehman J. P., 1956 – Compléments à l'étude des genres *Ecrinesomus* et *Bobasatrania* de l'Eotrias de Madagascar. *Annales de Paléontologie*, 42: 67-94.
- Lehman J. P., 1961 - Les Stégocéphales de Madagascar. *Annales de Paléontologie*, 47: 42-46.
- Lehman J. P., 1966 - Nouveaux Stégocéphales de Madagascar. *Annales de Paléontologie*, Vertébrés 52: 117-139.
- Lehman J. P., 1979 - Nouveaux Trématosaures de Madagascar: les stégocéphales malgaches et leur paléoécologie. *Annales de Paléontologie*, 65(1): 35-53.
- Lindemann F. J., 1991 - Temnospondyls and the Lower Triassic Paleogeography of Spitzbergen. *Fifth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Oslo, Paleontological Museum University of Oslo*.
- Liu J. & Wang Y., 2005 - The first complete mastodonsaurid skull from the Triassic of China: *Yuanansuchus laticeps* gen. et sp. nov.. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 725-728.
- Lottes A. L. & Rowley D. B., 1990 - Reconstruction of the Laurasian and Gondwana segments of Permian Pangaea. In: Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography. McKerrow W. S. & Scotese C. R., (eds.), *Geological Society London, Memoir*, 12: 383-395.
- Maganuco S. & Pasini G., in press - A new specimen of trematosaurian temnospondyl from the Lower Triassic of NW Madagascar, with remarks on palatal anatomy and taxonomic

affinities. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 150 (I).

Maganuco S., Cau A. & G. Pasini G., 2005 - First description of theropod remains from the Middle Jurassic (Bathonian) of Madagascar. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 146 (II): 165-202.

Maganuco S., Dal Sasso C. & Pasini G., 2006 - A new large predatory archosaur from the Middle Jurassic of Madagascar. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 147 (I): 19-51.

Maganuco S., Cau A., Pasini G. & Dal Sasso C., 2007a - Evidence of large theropods from the Middle Jurassic of the Mahajanga Basin, NW Madagascar, with implications for ceratosaurian pedal ungual evolution. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 148 (II): 261-271.

Maganuco S., Steyer J. S., Pasini G., Boulay M. & Lorrain S., 2007b - Nuovi dati osteologici e ricostruzione 3D del cranio di *Watsonisuchus madagascariensis*. *RIASSUNTI. SPI - VII Giornate di Paleontologia - Barzio/Pasturo - 6-10 Giugno 2007*: 41.

Maganuco S., Cau A. & Pasini G., 2008 - New information on the abelisaurid pedal elements from the Late Cretaceous of NW Madagascar (Mahajanga Basin). *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 149 (II): 239-252.

Maganuco S., Steyer J. S., Pasini G., Boulay M., Lorrain S., Bénéteau A. & Auditore M., in press - An exquisite specimen of *Edingerella madagascariensis* (Temnospondyli) from the Lower Triassic of NW Madagascar; cranial anatomy, phylogeny and restorations. *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*.

Marsicano C. A. & Warren A., 1998 - The first Palaeozoic rhytidosteid: *Trucheosaurus major* (Woodward, 1909) from the Late Permian of Australia, and a reassessment of the

- Rhytidosteidae (Amphibia, Temnospondyli). *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geological Series*, 54(2): 147-154.
- Maryanska T. & Shishkin M. A., 1996 - New cyclotosaurid (Amphibia: Temnospondyli) from the Middle Triassic of Poland and some problems of interrelationships of capitosauroids. *Prace Muzeum Ziemi*, 43: 53-83.
- Milner A. R., 1990 - The radiations of temnospondyl amphibians. *Systematics Association Special Volume*, 42: 321-349.
- Morales M. & Shishkin M. A., 2002 - A reassessment of *Parotosuchus africanus* (Broom), a capitosauroid temnospondyl amphibian from the Triassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 1–11.
- Moser M. & Schoch R., 2007 - Revision of the type material and nomenclature of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger) (Temnospondyli) from the Middle Triassic of Germany. *Palaeontology*, 50: 1245-1266.
- Moulton J. M., 1974 - A description of the vertebral column of *Eryops* based on the notes and drawings of A. S. Romer. *Breviora*, 428: 1-10.
- Moy Thomas J. L., 1935 – The Coelacanth fishes from Madagascar. *Geological Magazine*, London, 72: 213-227.
- Mueller B. D., 2007 - *Koskinonodon* Branson and Mehl, 1929, a replacement name for the preoccupied temnospondyl *Buettneria* Case, 1922. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27: 225.
- Nixon C. K. & Carpenter J. M., 1993 – On outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426.
- Novikov I. V., 1990 - New Early Triassic labyrinthodonts the Middle Timan. *Paleontological Journal*, 1990: 48–60.
- Ochev V. G., 1966 - [Systematics and phylogeny of capitosauroid labyrinthodonts.] *Saratov State University Press, Saratov*: 1-181. [in Russian]

Page R. D. M., 1996 - TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Application in the Biosciences*, 12: 357-358.

Page R. D. M., 2001 - NEXUS Data Editor. 0.5.0.

<http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/rod/NDE/nde.html>, Glasgow.

Parrington F. R., 1948 - Labyrinthodonts from South Africa. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 118: 426–445.

Pasini G. & Garassino A., 2006 – Studies on Permo-Trias of Madagascar. 7. New record of *Halicynne gondwanae* Brambilla et al., 2002 (Crustacea, Cycloidea) from the Lower Triassic (Olenekian) of Ambilobé region. (NW Madagascar). *Atti e della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 144(1): 3-9.

Pawley K., 2006 - The postcranial skeleton of Temnospondyls (Tetrapoda: Temnospondyli). PhD Thesis, *La Trobe University, Melbourne*.

Pawley K. & Warren A. A., 2005 - A terrestrial temnospondyl from the Lower Triassic of South Africa: the postcranial skeleton of *Lydekkerina huxleyi* (Amphibia: Temnospondyli). *Palaeontology*, 48: 281–298.

Piñeiro G., Marsicano C. A. & Damiani R., 2007 - Mandibles of mastodontosaurid temnospondyls from the Upper Permian–Lower Triassic of Uruguay. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52 (4): 695–703.

Piveteau J., 1927 – Sur quelques Poissons fossiles du nord de Madagascar. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 184 (21): 1264-1266.

Piveteau J., 1934 – Les Poissons du Trias inferieur. Les Actinoptérogens. *Annales de Paléontologie*, 23 (3-4): 83-178.

Piveteau J., 1936 – Une forme ancestrale des Amphibiens anoures dans le Trias inférieur de Madagascar. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 202 (19): 1607-1608.

- Piveteau J., 1946a – Les Poissons du Trias inferieur. La famille des Saurichthydés. *Annales de Paléontologie*, 31.
- Piveteau J., 1946b – Nouvelles recherches sur les Poissons du Trias inferieur. *Annales de Paléontologie*, XXVIII.
- Priem F., 1924 – Les Poissons fossiles. *Annales de Paléontologie*, XIII: 107-132.
- Rae T. C., 1998 – The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. *Cladistics*, 14: 221-228.
- Rage J. C. & Roček Z., 1989 - Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936) an anuran amphibian from the Early Triassic. *Palaeontographica Abt. A*, 206(1-3): 1–16.
- Rakotosolofon N. A., Torsvik T. H., Ashwal L. D., Eide E. A., & DeWit M. J., 1999 - The Karoo Supergroup revisited and Madagascar-Africa fits. *Journal of African Earth Sciences*, 29(1): 136-151.
- Romer A. S., 1947 - Review of the Labyrinthodontia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard College*, 99: 1-368.
- Ruta M., Coates M. I. & Quicke D. L. J., 2003 - Early tetrapod relationships revisited. *Biol. Rev.* (2003), 78: 251–345.
- Salisbury S. W. & Frey E., 2000 - A biomechanical transformation model for the evolution of semi-spheroidal articulations between adjoining vertebral bodies in crocodylians. In: *Crocodylian Biology and Evolution*. Grigg G. C., Seebacher F. & Franklin C. E. (eds.), *Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton*: 85-134.
- Säve-Söderbergh G., 1935 - On the dermal bones of the head in labyrinthodont stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to Eotriassic stegocephalians from East Greenland. *Meddelelser om Grönland*, 98: 1–211.
- Säve-Söderbergh G., 1936 - On the morphology of Triassic stegocephalians from Spitzbergen and the interpretation of the endocranium in the Labyrinthodontia. *Kunglik Svensk*

Vetenskapsakademiens Handlingar, 16: 1–181.

Sawin H. J., 1945 - Amphibians from the Dockum Triassic of Howard County, Texas. *University of Texas Publication*, 4401: 361–399.

Schoch R. R., 1999 - Comparative osteology of *Mastodonsaurus giganteus* (Jaeger, 1828) from the Lettenkeuper (Longobardian) of Germany (Baden-Württemberg, Bayern, Thüringen). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, B*, 278: 1-174.

Schoch R. R., 2000 - The status and osteology of two new cyclotosaurid amphibians from the Upper Moenkopi Formation of Arizona (Amphibia: Temnospondyli; Middle Triassic). *Neues Jahrbuch Für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 216: 387–411.

Schoch R. R., 2001 - Can metamorphosis be recognized in Palaeozoic amphibians? *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 220 (3): 335-367.

Schoch R. R., 2006 - A complete trematosaurid amphibian from the Middle Triassic of Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 29-43.

Schoch R. R. & Milner A. R., 2000 - Stereospondyli. In: *Handbuch der Paläoherpetologie*, Vol. 3B, P. Wellnhofer (ed.), *Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich*: 1-203.

Schoch R. R., Fastnacht M., Fichter J. & Keller T., 2007 - Anatomy and relationships of the Triassic temnospondyl *Sclerothorax*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52 (1): 117–136.

Sengupta D. P., 1995 - Chigutisaurid temnospondyls from the Late Triassic of India and a review of the family Chigutisauridae. *Palaeontology*, 38: 313-339.

Shishkin M. A., 1980 - The Luzocephalidae, a new Triassic labyrinthodont family. *Palaontologicheskij Zhurnal*, 1980: 104-119.

Shishkin M. A., 1994 - A Gondwanan rhytidosetid (Amphibia, Temnospondyli) from the Lower Triassic of southern Cisuralia. *Paleontological Journal, New York*, 28: 127-143.

Shishkin M. A. & Vavilov M. H., 1987 - A rhytidosteid (Amphibia, Labyrinthodontia) find from the Triassic in the URSS. *Dokl. Academia Nauk CCCP* 282: 233-236. [English translation]

- Shishkin M. A., Rubidge B. S. & Kitching J. W., 1996 - A new lydekkerinid (Amphibia, Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa – implications for evolution of the early capitosauroid cranial pattern. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 351: 1635–1659.
- Shishkin M. A., Novikov I. V. & Gubin Y. M., 2000 – Permian and Triassic temnospondyl from Russia. In: The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia. Benton M. J., Shishkin M. A., Unwin D. M., & Kurochkin E. N. (eds.), *Cambridge University Press*: 35-59.
- Soares D., 2002 - An ancient sensory organ in crocodylians. *Nature*, 417: 241-242.
- Stewart W. N. & Rothwell G. W., 1993 - Paleobotany and the Evolution of Plants, 2nd edition. *Cambridge University Press, New York*: 12-14.
- Steyer J. S., 2000 - Ontogeny and phylogeny of temnospondyls, a new method of analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 130 (3): 449-467.
- Steyer J. S., 2001 - Ontogénie et phylogénie des Stégocéphales temnospondyles et seymouriamorphes: implications paléobiologiques et paléoenvironnementales. *PhD Thesis, Muséum national d'Histoire naturelle*: 1-235.
- Steyer J. S., 2002 - The first articulated Trematosaur (Stegocephali, Stereospondyli) from the Early Triassic of Madagascar: implication for the phylogeny of the group. *Palaeontology* 45: 771-793.
- Steyer J. S., 2003 – A revision of the Early Triassic “Capitosauroids” (Stegocephali, Stereospondyli) from Madagascar, with remarks on their comparative ontogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 544-555.
- Steyer J. S. & Damiani R., 2005 - A giant brachyopoid temnospondyl from the Upper Triassic or Lower Jurassic of Lesotho. *Bulletin de la Société Géologique de France*, Paris, 176 (3): 243-248.

- Steyer J. S. & Laurin M., 2000a - pagine web 'Temnospondyli' and 'Phylogeny and apomorphies of temnospondyls'; <http://beta.tolweb.org/tree/eukaryotes/animals/chordata/temnospondyli> - The Tree of Life. D. M. Maddison, W.: 1.
- Sulej T., 2007 - Osteology, variability, and evolution of *Metoposaurus*, a temnospondyl from the Late Triassic of Poland. *Palaeontologia Polonica*, 64: 29–139.
- Sulej T. & Majer D., 2005 - The temnospondyl amphibian *Cyclotosaurus* from the Upper Triassic of Poland. *Palaeontology*, 48: 157-170.
- Swinton W. E., 1956 - A neorachitome amphibian from Madagascar. *Annals and Magazine of Natural History*, 97: 60-64.
- Swofford D. L., 2002 - PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4. *Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts*.
- Taylor M. A., 1987 - How tetrapods feed in water: a functional analysis by paradigm. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 91: 171–195.
- Taquet P., 1984 - Une curieuse spécialisation du crâne de certains Dinosaures carnivores du Crétacé: Le museau long et étroit des Spinosauridés. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris, série II*, 299: 217–222.
- Thomson K. S., 1982 – An Early Triassic Hybodont Shark from Northern Madagascar. *Postilla*, 186:1-16.
- Vaillant-Couturier Treat J., 1933 - Le Permo-Trias marin. *Paléontologie de Madagascar, Annales de Paléontologie*, XIX: 1-13.
- Vinassa Guaraldi de Regny I., 1993, 1994 - Ammoniti del Madagascar nord-occidentale. *Unpublished M.Sc. thesis, Università degli studi di Parma*: 1-86.
- Warren A. A., 1980 - *Parotosuchus* from the Early Triassic of Queensland and Western Australia. *Alcheringa*, 4: 25–36.

- Warren A. A., 1981 - A horned member of the labyrinthodont superfamily Brachyopoidea from the Early Triassic of Queensland and Western Australia. *Alcheringa*, 5: 273–288.
- Warren A. A., 1998 – *Laidleria* uncovered: a redescription of *Laidleria gracilis* Kitching (1957), a temnospondyl from the *Cynognathus* Zone of South Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 122: 167-185.
- Warren A. A., 2000 - Secondarily Aquatic Temnospondyls of the Upper Permian and Mesozoic. In: Amphibian Biology, vol. 4: Palaeontology. The Evolutionary History of Amphibians. Heatwole H. & Carroll R. L. (eds.), *Chipping Norton, S. Beatty and sons*: 1121-1149.
- Warren A. A. & Black T., 1985 - A new rhytidosteid (Amphibia, Labyrinthodontia) from the Early Triassic Arcadia Formation of Queensland, Australia, and the relationships of Triassic temnospondyls. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 5: 303-327.
- Warren A. A. & Hutchinson M. N., 1983 - The last Labyrinthodont? A new Brachyopoid (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Jurassic Evergreen Formation of Queensland, Australia. *Philisophical Transactions of the Royal Society of London*, 303: 1-62.
- Warren A. A. & Hutchinson M. N., 1988a - The Madagascan Capitosaur. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris 10C (4/1): 23-30.
- Warren A. A., & Hutchinson M. N., 1988b - A new capitosaurid (amphibian) from the Early Triassic of Queensland, and the ontogeny of the capitosaurid skull. *Palaeontology*, 31: 857-876.
- Warren A. A. & Marsicano C. A., 2000 - A phylogeny of the Brachyopoidea (Temnospondyli, Stereospondyli). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20: 462-483.
- Warren A. A. & Snell N., 1991 - The postcranial skeleton of Mesozoic temnospondyl amphibians: a review. *Alcheringa*, 15: 43-64.

- Warren A. A. & Schroeder N., 1995 – Changes in the capitosaur skull with growth: an extension of the growth series of *Parotosuchus aliciae* (Amphibia, Temnospondyli) with comments on the otic area of capitosaurs. *Alcheringa*, 19: 41–46.
- Warren A. A., Damiani R. & Yates A. M., 2006 - The South African stereospondyl *Lydekkerina huxleyi* (Tetrapoda, Temnospondyli) from the Lower Triassic of Australia. *Geological Magazine*, 143 (6): 877-886.
- Watson D. M. S., 1958 - A new Labyrinthodont (*Paracyclotosaurus*) from the Upper Trias of New South Wales. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geological Series*, 3: 235-263.
- Watson D. M. S., 1962 - The evolution of the labyrinthodonts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 245: 219–265.
- Welles S. P. & Cosgriff J. W., 1965 - A revision of the labyrinthodont Family Capitosauridae and a description of *Parotosaurus peabodyi* n. sp. from the Wupatki Member of the Moenkopi Formation of Northern Arizona. *University of California Publications in geological Sciences*, 54: 1-148.
- Welles S. P., 1993 - A review of the Lonchorhynchine Trematosaur (Labyrinthodontia), and a description of a new genus and species from the Lower Moenkopi Formation of Arizona. *PaleoBios*, 14(3): 1-24.
- Wells N. A., 2003 - Some hypotheses on the Mesozoic and Cenozoic Paleoenvironmental history of Madagascar. In: The Natural History of Madagascar. Goodman S. M. & Benstead J. P. (eds), *The University of Chicago Press., Chicago*: 21-26.
- Werneburg R., 2002 - *Apateon dracyiensis*: Eine frühe pionierform der Branchiosaurier aus dem Europäischen Rotliegend Teil 2: Paläoökologie. *Veröffentlichungen Naturhistorisches Museum Schleusingen*, 17: 17-32.

- Werneburg R. & Steyer J. S., 1999 - Redescription of the holotype of *Actinodon frossardi* Gaudry, 1866 from the Lower Permian of the Autun basin (France). *Geobios*, 32(4): 599-607.
- Werneburg R. & Steyer J. S., 2002 - Redescription of the type species *Cheliderpeton vranyi* Fritsch 1877 (Amphibia, Temnospondyli) from the Lower Permian of Czech Republic (Bohemia). *Paläontologische Zeitschrift*, 76: 149-162.
- White E. J., 1933 – New Triassic Paleoniscids from Madagascar. *Annals and Magazine of Natural History London X*, 11: 111-128.
- Wiman C., 1917 - Über die Stegocephalen *Tertrema* und *Lonchorhynchus*. *Bulletin of the Geological Institute of the University of Uppsala*, 14: 229–240.
- Yanbin S., Garassino A., & Teruzzi G., 2002 – Studies on Permo-Trias of Madagascar. 4. Early Triassic conchostracans from Madagascar. *Atti e della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, 143(1): 3-11.
- Yates A. M., 1999 - The Lapillopsidae, a new family of small temnospondyls from the Early Triassic of Australia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 302–320.
- Yates A. M., 2000 - A new tiny Rhytidosteid (Temnospondyli: Stereospondyli) from the Early Triassic of Australia and the possibility of hidden Temnospondyl diversity. *Journal of the Vertebrate Paleontology*, 20(3): 484-489.
- Yates A. M. & Sengupta D. P., 2002 - A lapillopsid temnospondyl from the Early Triassic of India. *Alcheringa*, 26: 201-208.
- Yates A. M. & Warren A. A., 2000 - The phylogeny of the "higher" temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of Stereospondyli. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128: 77-121.
- Zeiller R., 1911 - Sur une flore Triassique découverte à Madagascar par M. Perrier de la Bathie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 153: 231-234.

Ziegler A. M., Eshel G., McAllister R., Rothfus T. A., Rowley D. B. & Sunderlin D., 2003 -

Tracing the tropics across land and sea: Permian to present. *Lethaia*, 36: 227-254.

Zittel K. v., 1888 - Ueber *Labyrinthodon rütimeyeri* WIEDERSHEIM. *Neues Jahrbuch für*

Mineralogie, Geologie und Paläontologie, 1888(2): 257-258.

Appendice 1

Nome, principali fonti dei dati (esemplari o letteratura), Età e località dei taxa terminali inclusi nelle analisi della posizione filogenetica degli stereospondili malgasci. La "c" dietro ad un numero di catalogo di un esemplare sta ad indicare che si tratta di un calco. Per alcuni esemplari osservati vedere Steyer (2002; 2003) e le Abbreviazioni Istituzionali al loro interno.

1. *Konzhukovia vetusta*

Fonte: Schoch & Milner, 2000; Yates & Warren, 2000.

Età e Località: Tatariniano, Permiano superiore, Brasile.

2. *Rhineceps nyasaensis*

Fonte: Schoch & Milner, 2000; Watson, 1962.

Età e Località: Permiano superiore, Malawi.

3. *Uranocentrodon senekalensis*

Fonte: Watson, 1962; Damiani, 2001; Schoch & Milner, 2000.

Età e Località: tardo Tatariano, Permiano superiore, Senegal, Orange Free State, Sud Africa.

4. *Acerastea wadeae*

Fonte: Schoch & Milner, 2000

Età e Località: Induano, Triassico inferiore, Australia.

5. *Almasaurus habbazi*

Fonte: MNHN ALM42, 46, 57, 60, 64; MNHN ALM66, 69-70, 73; Dutuit, 1972.

Età e Località: Carniano, Triassico superiore, Marocco.

6. *Angusaurus*

Fonte: Novikov, 1990; Damani, 2001; Damiani & Yates, 2003.

Età e Località: Triassico inferiore, Russia europea orientale e sudorientale.

7. *Aphaneramma rostratum*

Fonte: Säve-Söderbergh, 1935; Schoch & Milner, 2000; Warren, 2000;

Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Spitsbergen, Svalbard.

8. *Arcadia myriadens*

Fonte: Warren & Black 1985; Warren 2000.

Note: *Rewana myriadens* in Schoch & Milner, 2000.

Età e Località: Induano, Triassico inferiore, Australia.

9. *Batrachosuchus watsoni*

Fonte: Warren, 1995.

Età e Località: Triassico inferiore - medio, Sud Africa

10. *Benthosuchus sushkini*

Fonte: UMZC T1223, T68-74; Bystrow & Efremov, 1940; Schoch & Milner, 2000; Damiani, 2001; Damiani & Yates, 2003.

Età e Località: ?Olenekiano, Triassico inferiore, Russia europea orientale.

11. *Boreopelta vavilovi*

Fonte: Shishkin & Vavilov, 1985.

Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Russia.

12. *Cabralia lavinai*

- Fonte: Dias-da-Silva *et al.*, 2006.
Età e Località: Triassico inferiore, Brasile.
13. *Cherninia denwai*
Fonte: Damiani, 2001a, b.
Età e Località: Triassico medio, India.
14. *Chomatobatrachus halei*
Fonte: Warren *et al.*, 2006; Damiani, 2001; Schoch & Milner, 2000.
Età e Località: Induano - Olenekiano, Triassico inferiore, Tasmania sudorientale.
15. *Compsocerops cosgriffi*
Fonte: Sengupta, 1995.
Età e Località: Noriano, Triassico superiore, India.
16. *Cosgriffius campi*
Fonte: Welles, 1993.
Età e Località: Spathiano, Triassico inferiore, Arizona, USA.
17. *Cryobatrachus kitchingi*
Fonte: Colbert & Cosgriff, 1974.
Note: Schoch & Milner (2000) considerarono l'olotipo non diagnosticabile come lydekkerinide, suggerendo che poteva trattarsi di un giovane capitosauo o di un giovane trematosauo simile a *Benthosuchus*. Inserito preliminarmente nell'analisi di questo studio, è risultato un taxon problematico a causa della sua frammentarietà e del basso numero di caratteri codificabili che ne deriva che comportavano un aumento di instabilità nella topologia degli alberi MPT. Infine è stato quindi rimosso. Esso risultava comunque di poco più derivato dei rhinesuchidi e mai all'interno di un Lydekkerinidae monofiletico.
Età e Località: Triassico inferiore, Antarctica.
18. *Cyclotosaurus robustus*
Fonte: Schoch & Milner, 2000; Sulej & Majer, 2005.
Età e Località: Carniano superiore, Triassico superiore, Germania sudoccidentale.
19. *Deltacephalus whitei*
Fonte: Hewison, 1996; MSNM V6421.
Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Madagascar nordoccidentale.
20. *Deltasaurus kimberleyensis*
Fonte: Cosgriff, 1965; Cosgriff & Zawiskie, 1979; Schoch & Milner, 2000.
Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Australia.
21. *Derwentia warreni*
Fonte: Cosgriff, 1974; Cosgriff & Zawiskie, 1979; Schoch & Milner, 2000.
Età e Località: Induano-Olenekiano, Triassico inferiore, Tasmania sudorientale.
22. *Edingerella madagascariensis*
Fonte: MNHN MAE3000-3009, MNHN RHMA02(c), MSNM V2992, MSNM V3880, MSNM V6237 (c); Lehman, 1961; Warren & Hutchinson, 1988a; Steyer, 2003.
Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Madagascar nordoccidentale.

23. *Eocyclotosaurus*

Fonte: *E. woschmidti*, Damiani, 2001. *E. wellesi*, Schoch, 2000.

Età e Località: (rispettivamente) Upper Buntsandstein, Anisiano, Triassico medio, Germania e Triassico medio, Arizona, USA.

24. *Eolydekkerina magna*

Fonte: Schoch & Milner, 2000.

Età e Località: Triassico inferiore, Sud Africa.

25. *Eryosuchus garjainovi*

Fonte: Schoch & Milner, 2000

Età e Località: Anisiano ?superiore, Triassico medio, Russia europea meridionale.

26. *Gerrothorax pustuloglomeratus*

Fonte: Hellrung, 2003.

Età e Località: Ladiniano, Triassico medio, Germania meridionale.

27. *Indobrachyops panchetensis*

Fonte: Huene v., 1958; Cosgriff & Zawiskie, 1979.

Età e Località: Induano, Triassico inferiore, India.

28. *Keratobrachyops australis*

Fonte: Warren, 1981.

Età e Località: Induano, Triassico inferiore, Australia.

29. *Koskinonodon perfectus*

Fonte: Sawin, 1945; Sulej, 2007.

Note: è stato recentemente scoperto che *Buettneria* Karsch 1889 è un genere di insetto del Congo. Il primo sinonimo utilizzato per questo genere di temnospondilo è *Koskinonodon* Branson & Mehl 1929 (vedere Mueller, 2007).

Età e Località: Carniano, Triassico superiore, Texas, USA.

30. *Laidleria gracilis*

Fonte: Warren, 1998.

Età e Località: Triassico inferiore, Sud Africa.

31. *Lapillopsis nana*

Fonte: Yates, 1999.

Notes: poiché *Lapillopsis nana* è rappresentato da un esemplare subadulto, lo stato dei caratteri per i caratteri ch20, 30 e 59 è stato codificato dopo aver controllato se era consistente con quello dell'olotipo dell'altro lapillpside noto, *Rotaurisaurus contundo*, che è considerato un individuo ?adulto.

Età e Località: Dieneriano, Triassico inferiore, Queensland, Australia.

32. *Luzocephalus blomi*

Fonte: Shishkin, 1980; Shishkin *et al.*, 2000.

Età e Località: Induano, Triassico inferiore, Russia.

33. *Lydekkerina huxleyi*

- Fonte: Jeannot *et al.*, 2006.
Età e Località: base del Triassico, South Africa.
34. *Lyrocephaliscus euri*
Fonte: Säve-Söderbergh, 1936; Lehman, 1974.
Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Spitsbergen, Svalbard.
35. *Mahavisaurus dentatus*
Fonte: Lehman, 1966. MNHN MAE3037 (type); MNHN MAE 3050; MNHN MAE 3049; MNHN MAE3031a,b; MNHN MAE3048 (type of *Lyrosaurus australis*); MSNM V6238 (c); MSNM V6239 (c); MSNM V2995; MNHN RHMA03 (c).
Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Madagascar nordoccidentale.
36. *Mastodonsaurus giganteus*
Fonte: MNHN AC9791(c); Schoch, 1999; Moser & Schoch, 2007.
Età e Località: Ladiniano superiore, Triassico medio, Germania.
37. *Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis*
Fonte: Sulej, 2007.
Età e Località: Carniano (Juliano), Triassico superiore, Germania.
38. *Nanolania anatopretia*
Fonte: Yates, 2000.
Età e Località: Triassico inferiore, Australia.
39. *Odenwaldia heidelbergensis*
Fonte: Damiani, 2001.
Età e Località: Higher Middle Buntsandstein, Spathiano, Triassico inferiore, Germania.
40. *Paracyclotosaurus davidi*
Fonte: Watson, 1958; Damiani, 2001.
Età e Località: probabilmente Triassico medio, Australia.
41. *Parotosuchus orenburgensis*
Fonte: Welles & Cosgriff, 1965; Damiani, 2001 (mandible); Schoch & Milner, 2000 (skull).
Età e Località: Spathian, Triassico inferiore, Russia europea meridionale.
42. *Peltostega erici*
Fonte: Warren, 2000; Cosgriff & Zawiskie, 1979; Schoch & Milner, 2000.
Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Spitsbergen, Svalbard.
43. *Plagiosternum granulorum*
Fonte: Warren, 1995.
Età e Località: Triassico medio, Germania.
44. *Platystega depressa*
Fonte: Säve-Söderbergh, 1936.
Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Spitsbergen, Svalbard.
45. *Pneumatostega potamia*
Fonte: Cosgriff & Zawiskie, 1979.
Età e Località: Triassico inferiore, Sud Africa.

46. *Quasicyclotosaurus campi*
Fonte: Schoch, 2000.
Età e Località: Triassico medio, Arizona, USA.
47. *Rewana quadricuneata*
Fonte: Howie, 1972; Cosgriff & Zawiskie, 1979.
Età e Località: Induano, Triassico inferiore, Australia.
48. *Rhytidosteus capensis*
Fonte: Cosgriff & Zawiskie, 1979; Schoch & Milner, 2000.
Età e Località: Triassico inferiore, Sud Africa.
49. *Sclerothorax hypselonotus*
Fonte: Schoch *et al.*, 2007.
Età e Località: Middle Butsandstein, Spathiano, Triassico inferiore, Germania.
50. *Siderops kehli*
Fonte: Warren & Hutchinson, 1983.
Età e Località: Lias, Giurassico inferiore, Australia.
51. *Stanocephalosaurus pronus*
Fonte: UMZC T288-292; Howie, 1970; Schoch & Milner, 2000; Damiani, 2001.
Età e Località: Triassico medio, Tanzania.
52. *Stenotosaurus stantonensis*
Fonte: Damiani, 2001.
Età e Località: Anisiano, Triassico medio, Inghilterra.
53. *Tatrasuchus wildi*
Fonte: Damiani, 2001.
Età e Località: limite Anisiano-Ladiniano, Triassico medio, Polonia meridionale.
54. *Tertrema acuta*
Fonte: Wiman, 1917.
Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Spitsbergen, Svalbard.
55. *Tertremoides madagascariensis*

Fonte: Lehman 1966, 1979; Janvier, 1992; Schoch, 2006; Maganuco & Pasini, in press.

Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Madagascar nordoccidentale..
56. *Thoosuchus yakovlevi*
Fonte: Schoch & Milner, 2000; Damiani & Yates, 2003.
Età e Località: Smithiano, Triassico inferiore, Russia europea orientale.
57. *Trematolestes hagdorni*
Fonte: Schoch, 2006.
Età e Località: Ladiniano superiore, Triassico medio, Germania meridionale.
58. *Trematosaurus brauni*

- Fonte: Schoch & Milner, 2000; BMNH 30270, 36354-75, 40042; GZG 7; MNB Am943 1/3.
Età e Località: Middle Buntsandstein, Triassico inferiore, Germania.
59. *Trucheosaurus major*
Fonte: Marsicano & Warren, 1998; Watson, 1956.
Età e Località: Dzhulfiano, Permiano superiore, Australia
60. *Uruiella liminea*
Fonte: Piñeiro *et al.*, 2007.
Età e Località: a ridosso del limite Permiano-Triassico, Uruguay.
61. *Wantzosaurus elongatus*
Fonte: Steyer, 2002; MNHN MAE3030, 3034; MNHN RHMA01.
Età e Località: Olenekiano, Triassico inferiore, Madagascar nordoccidentale.
62. *Warrenisuchus aliciae*
Fonte: Warren & Schroeder, 1995; Damiani, 2001.
Età e Località: Induano, Triassico inferiore, Australia.
63. *Watsonisuchus gunganj*
Fonte: Warren, 1980; Damiani, 2001.
Età e Località: Induano, Triassico inferiore, Australia.
64. *Watsonisuchus magnus*
Fonte: UMZC T173; Watson, 1962; Damiani, 2001.
Età e Località: Triassico inferiore, Sud Africa.
65. *Watsonisuchus rewanensis*
Fonte: Warren, 1980; Damiani, 2001.
Età e Località: Induano, Triassico inferiore, Australia.
66. *Wellesaurus peabodyi*
Fonte: Damiani, 2001.
Età e Località: Olenekiano superiore, Triassico inferiore, Arizona, USA.
67. *Wetlugasaurus angustifrons*
Fonte: Welles & Cosgriff, 1965; Shishkin *et al.*, 2000; Damiani, 2001.
Età e Località: Triassico inferiore, Russia europea settentrionale.
68. *Xenobrachyops allos*
Fonte: Warren & Marsicano, 2000.
Età e Località: Triassico inferiore, Australia.
69. *Xenotosuchus africanus*
Fonte: Damiani, 2008; Morales & Shishkin, 2002.
Età e Località: Olenekiano - Anisiano, Triassico inferiore - medio, Sud Africa.
70. *Yuanansuchus laticeps*
Fonte: Liu & Wang, 2005.
Età e Località: Anisiano, Triassico medio, China.

Appendice 2

Definizione dei caratteri (e del loro stato) utilizzati nelle analisi della posizione filogenetica degli stereospondili malgasci. I caratteri multistato 1, 2, 5, 10, 20, 24, 26, 34, 38, 47, 52, 53, 54, 64, 69, 70 e 86 sono stati trattati come non ordinati (unordered), mentre 4, 19, 29, 31, 37, 50, 51, 55, 57, 58, 63 e 71 sono stati trattati come ordinati (ordered) poiché rappresentano una chiara serie di trasformazione. I caratteri 7, 27, 32, 49, 50, 53, 60, 69 sono nuovi di questo studio; la fonte degli altri caratteri è indicata tra parentesi.

1. Ornamentazione della superficie dorsale del tetto cranico

(ch20 - Yates & Warren, 2000)

0. costituita da creste racchiudenti depressioni, che divengono via via più allungate nelle aree di maggior crescita del cranio;

1. costituita da piccole fossette uniformi racchiuse da una rete di creste;

2. costituita da pustule regolarmente spaziate.

2. Massima ampiezza del cranio / lunghezza lungo la linea mediana, negli adulti

(ch1 - Cosgriff & Zawiskie, 1979; modificato)

0. 0.8 - 1.2;

1. < 0.8;

2. > 1.2.

3. Profilo del cranio in norma dorsale

(ch1 - Damiani & Yates, 2003; modificato, poiché alcuni crani sono ampi ma non arrotondati)

0. ampio

1. stretto, cuneiforme

4. Lunghezza della porzione preariale del muso

(ch5 - Damiani & Yates, 2003; modificato)

0. minore della distanza tra le narici;

1. uguale o eccedente (ma meno di tre volte) la distanza tra le narici;

2. eccedente di più di tre volte la distanza tra le narici.

5. Lunghezza del muso (ovvero della porzione preorbitale del cranio) negli adulti

(ch4 - Damiani & Yates, 2003; modificato)

0. compresa tra il 50% e il 60% della lunghezza totale del cranio;

1. uguale o minore del 50% della lunghezza totale del cranio;

2. uguale o maggiore del 60% della lunghezza totale del cranio.

6. Margine anteriore della punta del muso

(ch29 - Steyer, 2003; polarità invertita)

0. arrotondato;

1. quasi rettilineo.

7. Forame interpremascellare - intermascellare

- 0. assente;
- 1. presente.

8. Forma delle narici esterne

(ch23 - Steyer, 2003; ch15 - Damiani, 2001a; modificato)

- 0. arrotondata o ovoidale (ampiezza > 55% lunghezza);
- 1. allungata (ampiezza < 55% lunghezza).

9. Asse maggiore delle narici esterne

(ch24 - Steyer, 2003)

- 0. parallelo al profilo laterale del tetto cranico;
- 1. parallelo alla linea mediana del tetto cranico.

10. Prolungamento anteriore dello iugale

(ch13 - Damiani, 2001a; modificato. Nota: lo stato (2) può essere escluso per *Stanocephalosaurus pronus*, *Warrenisuchus aliciae*, *Watsonisuchus gunganj* e *Watsonisuchus rewanensis*, poiché il giugale di questi taxa, sebbene non completamente conservato nella sua porzione anteriore, sorpassa il margine anteriore dell'orbita)

- 0. sorpassa il margine anteriore dell'orbita, ma è più corto di 3/10 della lunghezza preorbitale del cranio (misurata dalla punta dei premascellari al margine anteriore dell'orbita);
- 1. sorpassa il margine anteriore dell'orbita, ed è più lungo di 3/10 della lunghezza preorbitale del cranio (misurata dalla punta dei premascellari al margine anteriore dell'orbita);
- 2. non sorpassa il margine anteriore dell'orbita.

11. Orbite

(ch5 - Steyer, 2002; modificato)

- 0. rivolte dorsalmente;
- 1. rivolte dorsolateralmente o lateralmente.

12. Margini delle orbite

(ch5 - Damiani, 2001a)

- 0. sullo stesso piano del tetto cranico;
- 1. rialzati sopra il piano del tetto cranico.

13. Distanza interorbitale comparata all'ampiezza del cranio a metà del livello delle orbite (ch33 - Yates & Warren, 2000; modificato)

- 0. < 45%;
- 1. > 45%.

14. Morfologia del muso

(ch7 - Schoch, 2006)

- 0. piana, costituita da nasali e lacrimali appiattiti (dove il lacrimale è presente);
- 1. muso che forma un rostro, con nasali e lacrimali (dove presenti) a forma di stecca.

15. Lacrimale

(ch3 - Schoch *et al.*, 2007)

- 0. presente;
- 1. assente.

16. Taglia del prefrontale

(ch12 - Schoch, 2006; modificato)

- 0. grande quanto il nasale o più piccolo;
- 1. più grande del nasale.

17. Frontale arriva a bordare l'orbita

(ch11 - Damiani, 2001a; ch26 - Steyer, 2003).

- 0. no;
- 1. sì.

18. Ampiezza del frontale a livello del centro dell'orbita

(ch11 - Schoch, 2006; riformulato)

- 0. ampio quanto il postfrontale o più ampio;
- 1. più stretto.

19. Lunghezza del parietale negli adulti

(ch3 - Schoch, 2006; modificato)

- 0. minore di quella del frontale;
- 1. simile a quella del frontale (90-110%);
- 2. maggiore di quella del frontale.

20. Postorbitale negli adulti

(ch14 - Damiani, 2001a; polarità modificata e definizione leggermente modificata, specificando che sono stati presi in considerazione solo gli individui adulti avendo notato che la forma del postorbitale in alcune specie cambia durante l'ontogenesi)

- 0. moderatamente 'uncinato', anterolateralmente espanso con la punta anteriore che non sorpassa il centro dell'orbita;
- 1. non espanso;
- 2. fortemente 'uncinato', anterolateralmente espanso con la punta anteriore che sorpassa il centro dell'orbita.

21. Zona di crescita postorbitale-prepineale

(ch6 - Damiani, 2001a)

- 0. assente, zona di crescita intensiva -se presente- limitata alla regione antorbitale del cranio;
- 1. presente.

22. Fossa temporale (*sensu* Damiani, 2001a)

(ch3 - Steyer, 2003)

- 0. assente;
- 1. presente.

23. Sistema della linea laterale sul tetto cranico

(ch7 - Damiani, 2001a; modificato. Gli adulti di *Edingerella madagascariensis* sono polimorfici per questo carattere).

- 0. poco sviluppato, piuttosto discontinuo;
- 1. ben sviluppato, continuo (o almeno sub-continuo).

24. Canale sensoriale infraorbitale, con una flessura a livello del lacrimale quando il lacrimale è presente

(ch8 - Damiani, 2001a).

- 0. assente;
- 1. presente, quasi rettilineo o con flessura sinusoidale;
- 2. presente, con flessura a forma di "Z".

25. Canale sensoriale occipitale

(ch9 - Damiani, 2001a).

- 0. assente;
- 1. presente.

26. Canale sopraorbitale

(ch10 - Damiani, 2001a; modificato. Note: secondo Damiani, 2001a: 452, alcuni taxa come *Cyclotosaurus robustus*, *Stanocephalosaurus pronus* e *Wetugasaurus angustifrons* presentano entrambi gli stati 0 e 1)

- 0. sviluppato, passa medialmente al lacrimale (dove il lacrimale è assente, non attraversa il margine laterale del prefrontale);
- 1. sviluppato, attraversa il lacrimale (dove il lacrimale è assente attraversa il margine laterale del prefrontale);
- 2. ridotto o assente.

27. Corna tabulari

- 0. presenti;
- 1. ridotte a un triangolo dalla base ampia o assenti.

28. Corna tabulari

(ch36 - Damiani, 2001a; modificato. Note: nei taxa con l'incisura otica chiusa i tabulari ben sviluppati e dirette lateralmente sono considerati omologhi a corna)

- 0. sostenute dal di sotto dai processi paraoccipitali;
- 1. parzialmente sostenute dal di sotto da creste per l'attacco di muscoli.

29. Direzione delle corna tabulari

(parte del ch18 - Steyer, 2003 combinato al ch4 - Damiani, 2001a)

- 0. dirette posteriormente o posterolateralmente alla base, ma non curvanti verso l'esterno;
- 1. dirette posterolateralmente alla base e curvanti verso l'esterno;
- 2. dirette posterolateralmente alla base e curvanti verso l'esterno, con un labbro anterodistale che restringe parzialmente l'incisura otica;
- 3. posterolateralmente / lateralmente dirette e suturate con lo squamoso posteriormente.

30. Sopratemporali negli adulti

(ch12 - Damiani, 2001a. Note: nei taxa in cui è presente una fossa temporale, l'intera fossa è stata presa in considerazione - vedere il testo per maggiori dettagli; nei taxa in cui l'incisura otica è assente, è stato valutato se il sopratemporale raggiunge o no il margine posteriore del cranio)

- 0. partecipano al margine dell'incisura otica;
- 1. esclusi dal margine dell'incisura otica.

31. Forma dell'incisura otica

(ch3 - Damiani, 2001a; modificato).

- 0. profondamente incisa nel margine posteriore del cranio (la lunghezza eccede l'ampiezza); nei taxa in cui l'incisura otica è chiusa è stata considerata profondamente incisa;
- 1. ridotta ad una rientranza (con ampiezza all'incirca uguale o eccedente la lunghezza);
- 2. incisura otica assente.

32. Labbra postparietali al centro del margine posteriore dei postparietali

- 0. assenti;
- 1. presenti.

33. Angoli posterolaterali del cranio in norma dorsale o palatale

(ch2 - Damiani, 2001a; modificato)

- 0. posteriori all'estremità distale dei tabulari;
- 1. a livello o anteriori all'estremità distale dei tabulari.

34. Lunghezza della tavola cranica posteriore rispetto alla sua ampiezza (lunghezza misurata come la distanza sagittale tra il margine posteriore delle orbite e quello del tetto cranico, ampiezza misurata come la distanza tra i margini laterali dei due tabulari).

(ch15 - Yates & Warren, 2000)

- 0. tra 90% e 70%;
- 1. tra 66% e 50%;

- 2. < 46%;
- 3. > 90%.

35. Finestre posttemporali

(ch46 - Yates & Warren, 2000)

- 0. relativamente grandi;
- 1. ridotte a piccoli forami o interamente chiuse.

36. Condilo occipitale

(ch1 - Yates, 1999).

- 0. bilobato, con contributo del basioccipitale presente (seppur ridotto);
- 1. doppio, senza alcun contributo del basioccipitale.

37. Condili occipitali, posizione rispetto a quelli dei quadrati

(ch17 - Steyer, 2003; ch17 - Damiani, 2001a)

- 0. ben anteriore (il margine posteriore degli esoccipitali è anteriore a quello anteriore dei quadrati);
- 1. a livello o appena anteriore (il margine posteriore degli esoccipitali raggiunge quello anteriore dei quadrati);
- 2. posteriore.

38. Condili occipitali, distanza da uno all'altro (rapporto tra l'ampiezza intracondilare, misurata tra i loro centri, e la massima ampiezza del cranio)

(ch11 - Steyer, 2003; modificato. Note: nelle specie in cui il basioccipitale contribuisce ai condili occipitali si è tenuto conto solo della porzione formata dagli esoccipitali)

- 0. intermedia (compresa tra 9,5% e 16%);
- 1. condili molto ravvicinati (<9,5%);
- 2. molto distanziati (>16%).

39. Crista falciformis sullo squamoso

(ch5 - Steyer, 2003; ch40 - Damiani, 2001a; ch20 - Schoch 2007. Note: *Wellesaurus peabodyi* is coded (?) in Steyer, 2003 e (1) in Damiani, 2001a)

- 0. assente;
- 1. presente.

40. Contatto tra lo squamoso e il ramo ascendente dello pterigoide, negli adulti

(ch36, Yates & Warren, 2000; la codifica di *Lapillopsis nana* è fatta sulla base di un individuo subadulto)

- 0. presente;
- 1. assente, si viene a creare una fessura palatoquadratica.

41. Forame stapediale

(ch33 - Steyer, 2003)

- 0. presente;
- 1. assente.

42. Quadratogiugale

(ch35 - Yates & Warren, 2000)

- 0. in norma occipitale forma un angolo semplice con il quadrato;
- 1. un solco presente sul quadratogiugale, lateralmente ai condili del quadrato, così che il quadratogiugale formi una sporgenza in norma occipitale.

43. Partecipazione del quadratogiugale al condilo della mascella superiore

(ch33 - Damiani, 2001a)

- 0. assente;
- 1. presente.

44. Denti mascellari

(ch36 - Schoch, 2006)

- 0. grandi quanto quelli del dentale;
- 1. minuti e molto più piccoli di quelli del dentale.

45. Mascellare

(ch15 - Yates, 1999)

- 0. formante una sutura con il quadratogiugale;
- 1. formante al massimo un punto di contatto con il quadratogiugale.

46. Lamina palatina visibile sul premascellare

(ch7 - Steyer, 2003. Note: *Warrenisuchus aliciae* è codificato secondo Damiani, 2001a, e *contra* Warren & Hutchinson, 1988b).

- 0. no;
- 1. sì.

47. Forma della coana

(ch32 - Steyer, 2003; ch18 - Damiani, 2001a; modificato)

- 0. ovale (> 42% lunghezza);
- 1. allungata (ampiezza < 42% lunghezza) e relativamente piccola (lunghezza < 24% della lunghezza della vacuità interpterigoidea);
- 2. allungata (ampiezza < 42% lunghezza) e relativamente grande (lunghezza > 24% della lunghezza della vacuità interpterigoidea).

48. Pavimento di denticoli sul vomere

(ch77 - Yates & Warren, 2000)

- 0. presente;
- 1. assente.

49. Fila di denti transvomerini

- 0. presente;
- 1. assente.

50. Forma delle fila di denti transvomerini (medialmente alle zanne vomerine, quando presente)

(Note: in *Cyclotosaurus robustus* la fila di denti transvomerini è considerata leggermente concava anteriormente, poiché due o tre denti ai lati curvano anteriormente rispetto al resto della fila che è trasversale. I denti che curvano posteriormente sono considerati omologhi ai denti vomerini allineati medialmente alle coane, e perciò non facenti parte della fila di denti transvomerina)

- 0. diritta o leggermente curva posteriormente;
- 1. curva (concava anteriormente);
- 2. angolata (a forma di V).

51. Fila di denti vomerini paracoanali

(ch35 - Schoch, 2006)

- 0. presente for most of the lunghezza of the choana;
- 1. presente only for a short trait;
- 2. assente.

52. Vacuità anteropalatale

(ch19 - Steyer, 2003)

- 0. assente, fossa anteropalatale non perforata;
- 1. singola;
- 2. doppia.

53. Processo vomerino separante la porzione posteriore delle vacuità palatali anteriori

- 0. ampia all'incirca tanto quanto la porzione posteriore di una delle due vacuità palatali anteriori;
- 1. ampia all'incirca tanto quanto la somma dell'ampiezza della porzione posteriore di ciascuna delle due vacuità palatali anteriori, o anche maggiore;
- 2. ampia all'incirca quanto metà della porzione posteriore di una delle due vacuità palatali anteriori.

54. Posizione della/e vacuità palatale/i anteriore/i rispetto alla sutura tra premaxillare e vomere

(ch32 - Steyer, 2002)

- 0. in gran parte posteriore;
- 1. a cavallo;
- 2. in gran parte anteriore.

55. Porzione prefenestrata del palato (ampiezza / lunghezza della piastra vomerina anteriormente alle vacuità interptergoidee)

(ch16 - Damiani, 2001a; modificato)

0. > 1.5 (molto ampia);
1. > 0.9 and < 1.5 (ampia);
2. < 0.9 (allungata).

56. Zanne vomerine e palatine

(ch34 - Schoch, 2006)

0. da due a quattro volte più grandi degli altri denti del palato (zanne ectopterigoidee escluse, dove presenti; comparate ai denti del mascellare nei taxa dove non vi sono altri denti palatali all'infuori delle zanne);
1. solo leggermente più grandi o uguali (rispetto ai denti del mascellare nei taxa dove non vi sono altri denti palatali all'infuori delle zanne).

57. Sutura tra palatino ed ectopterigoide

(ch47 - Schoch *et al.*, 2007; in *Chomatobatrachus*, dove il terzo posteriore del processo posteromediale del palatino decorre medialmente alla punta anteriore del ramo anteriore/palatino dello pterigoide, è stata presa in considerazione solo la porzione che decorre medialmente all'ectopterigoide).

0. all'incirca trasversale;
1. il palatino forma un processo posteromediale medialmente all'ectopterigoide minore del 40% della lunghezza dell'ectopterigoide;
2. il palatino forma un processo posteromediale medialmente all'ectopterigoide maggiore del 40% della lunghezza dell'ectopterigoide.

58. Contributo di palatino ed ectopterigoide al margine della vacuità interpterigoidea

(ch18 - Damiani & Yates, 2003)

0. entrambi esclusi da un contatto pterigoide-vomere;
1. incluso solo il palatino;
2. inclusi sia il palatino sia l'ectopterigoide;
3. incluso solo l'ectopterigoide.

59. Zanne dell'ectopterigoide negli adulti

(ch8 - Steyer, 2003; modificato)

0. presenti;
1. assenti.

60. Fila di denti palatali

0. presente;
1. assente.

61. Pilastro osseo che separa la vacuità interpterigoidea dalla fossa subtemporale

(ch82 - Yates & Warren, 2000)

0. interamente formato dal ramo anteriore/palatino dello pterigoide;
1. invasione di questa struttura da parte dell'ectopterigoide.

62. Estensione anteriore dello pterigoide

(ch51 - Yates & Warren, 2000; modificato)

- 0. pari a gran parte della lunghezza del palatino;
- 1. minore di gran parte della lunghezza del palatino.

63. Ramo posteriore/quadratico dello pterigoide

(ch48 - Yates & Warren, 2000)

- 0. ruotato rispetto al piano del corpo dell'osso e del ramo anteriore/palatino, fino a formare una piastra subverticale;
- 1. non ruotato, formante un piano quasi orizzontale, continuo col piano del corpo e del ramo anteriore/palatino;
- 2. non ruotato e fortemente piegato all'ingiù, a formare un palato a volta.

64. Cresta obliqua sul ramo posteriore/quadratico dello pterigoide

(ch37 - Damiani, 2001a; ch39 - Steyer, 2003; vedere discussione in Jeannot *et al.*, 2006, circa l'omologia di queste creste in mastodonsauroidi (capitosauri), lydekkerinidi e rhinesuchidi.

- 0. bassa, arrotondata;
- 1. alta;
- 2. assente.

65. Sutura tra pterigoide e parasfenoide

(ch21 - Damiani, 2001a)

- 0. più corta dell'ampiezza del corpo del parasfenoide;
- 1. più lunga dell'ampiezza del corpo del parasfenoide.

66. Processo cultriforme del parasfenoide

(ch12 - Steyer, 2003; modificato)

- 0. non espanso alla base;
- 1. espanso alla base e costretto a metà lunghezza.

67. Processo cultriforme del parasfenoide

(ch24 - Damiani, 2001a; modificato)

- 0. semplice barra, appiattita o semi-circolare in sezione;
- 1. profondo e a lama di coltello ventralmente.

68. Processo cultriforme del parasfenoide

(ch23 - Damiani, 2001a; modificato)

- 0. non ricoperto ventralmente dall'estensione posteriore dei vomeri (raggiunge quindi il livello del bordo anteriore delle vacuità interpterigoidee o si estende oltre anteriormente);
- 1. ricoperto ventralmente dall'estensione posteriore dei vomeri (questo stato non si riferisce ai

processi vomerini diretti posteriormente che non ricoprono interamente il processo cultriforme ma lo affiancano ai lati).

69. Processo cultriforme, ampiezza (misurata a livello del terzo anteriore delle vacuità interpterigoidee)

- 0. più grandi (ma meno di due volte) dell'ampiezza della superficie del mascellare che porta i denti;
- 1. più stretti o ampi tanto quanto l'ampiezza della superficie del mascellare che porta i denti;
- 2. più grandi di due volte l'ampiezza della superficie del mascellare che porta i denti.

70. Piastra del parasfenoide

(ch39 - Schoch *et al.*, 2007)

- 0. lunghezza compresa tra il 50% e il 65% della tavola cranica posteriore;
- 1. inferiore al 50% della tavola cranica posteriore;
- 2. superiore al 65% della tavola cranica posteriore.

71. Cristae muscularis del parasfenoide negli adulti

(ch42 - Schoch *et al.*, 2007. Note: *Sclerothorax hypselonotus* è indicato possedere grandi tasche muscolari ma non è chiaro se siano confluenti o meno)

- 0. non confluenti a livello della linea mediana del cranio;
- 1. confluenti a livello della linea mediana del cranio;
- 2. assenti.

72. Canale del parasfenoide

(male interpretato in Steyer, 2003. Vedere anche Jeannot *et al.*, 2006, per interpretazioni del canale del parasfenoide nei lydekkerinidi)

- 0. assente;
- 1. presente.

73. Esoccipitale in norma ventrale

(ch29 - Damiani, 2001a; ch16 - Steyer, 2003)

- 0. non forma una sutura con lo pterigoide;
- 1. forma una sutura con lo pterigoide.

74. Pavimento di denticoli su pterigoide e parasfenoide

(ch32 - Damiani, 2001a)

- 0. presente;
- 1. assente.

75. Denti marginali

(ch30 - Damiani, 2001a; modificato).

- 0. sub-circolari o circolari alla base;
- 1. fortemente espansi labiolingualmente.

76. Denti (o zanne) parasinfisari

(ch38 - Steyer, 2003; polarità invertita)

- 0. assenti;
- 1. presenti.

77. Denti coronoidei

(ch37 - Damiani & Yates, 2003; modificato)

- 0. assenti;
- 1. presenti.

78. Denticoli coronoidei

(ch95 - Yates & Warren, 2000; modificato seguendo Jeannot *et al.*, 2006: 831)

- 0. presenti;
- 1. assenti.

79. Crista articularis sull'area postglenoidea

(ch37 - Steyer, 2003).

- 0. assente;
- 1. presente.

80. Crista medialis sull'area postglenoidea

(ch36 - Steyer, 2003)

- 0. assente o poco sviluppata;
- 1. ben sviluppata.

81. Estensione anteriore del prearticolare

(ch30 - Yates, 1999)

- 0. esteso almeno fino a livello di metà del coronoide mediano;
- 1. non si estende anteriormente oltre il livello della sutura tra coronoide mediano e posteriore.

82. "Hamate process" del prearticolare

(ch42 - Damiani, 2001a; Schoch *et al.*, 2007; modificato)

- 0. ridotto o assente;
- 1. sviluppato.

83. Forame di Meckel posteriore

(ch43 - Damiani, 2001a)

- 0. lungo meno della metà della lunghezza della fossa degli adduttori;
- 1. lungo quanto la metà o più della lunghezza della fossa degli adduttori.

84. Muro labiale della fossa degli adduttori

(ch44 - Damiani, 2001a)

- 0. all'incirca orizzontale;
- 1. fortemente convessa dorsalmente.

85. Fossa glenoidea

(ch47 - Damiani, 2001a)

- 0. sopra al livello della superficie dorsale del dentale;
- 1. sotto al livello della superficie dorsale del dentale.

86. Forame per la corda del timpano

(ch100 - Yates & Warren, 2000)

- 0. presente, localizzato sulla sutura tra articolare e prearticolare;
- 1. presente, localizzato sul solo prearticolare;
- 2. assente.

Appendice 3

Considerazioni su una selezione di caratteri non inclusi nell'analisi.

Carattere 10 di Steyer, 2003: Forame magno triangolare (0) o quasi squadrato (1), in norma occipitale. A differenza delle codifiche presenti nella matrice di Steyer (2003), nessuno di questi due stati è stato identificato con chiarezza all'interno dei taxa selezionati nella presente analisi, in particolare in *E. madagascariensis*, *Warrenisuchus aliciae* e nelle specie del genere *Watsonisuchus*. La forma del forame magno in norma occipitale è relativamente costante nella serie di crescita di *E. madagascariensis*. È più o meno la stessa anche nelle specie del genere *Watsonisuchus*: in *W. gunganj* il forame magno appare considerevolmente grande a causa della maggior distanza tra i processi esoccipitali dei postparietali e della posizione degli esoccipitali. In *Watsonisuchus rewanensis* e *Watsonisuchus magnus*, il forame magno mostra una costrizione causata dalle punte dei processi lamellosi come risultato della leggera differenza nell'orientazione e nella distanza l'uno dall'altro degli esoccipitali; in *Warrenisuchus aliciae*, i processi lamellosi degli esoccipitali sono più allungati e inclinati dorsalmente che in *Watsonisuchus* ed *Edingerella madagascariensis*, provocando una costrizione maggiore.

Carattere 13 of Steyer, 2003: asse maggiore dell'orbita parallelo (0) o no (1) alla linea mediana del tetto cranico: a causa del grande numero di taxa esaminati, si sono incontrate difficoltà nel codificare questo carattere poiché in alcuni di essi le orbite sono circolari. Nonostante ciò, il carattere è stato scartato definitivamente solo dopo averlo tentativamente testato in un'analisi filogenetica preliminare, a causa dell'elevato grado di omoplasia.

Carattere 23 di Steyer, 2003: narice arrotondata (0) o allungata (1); e carattere 15 di Damiani, 2001a: narice stretta, allungata (1); di forma ovale (0).

Damiani (2001a) notò che nella maggior parte dei temnospondili le narici sono di forma ovale, perciò i taxa in cui sono strette ed allungate possono essere considerati derivati per questo carattere. Durante il tentativo di quantificare la differenza tra i due stati, abbiamo notato che nella maggior parte dei taxa esaminati l'ampiezza massima delle narici varia tra il 40-50% della lunghezza massima. La larghezza massima è maggiore del 55% della lunghezza nei rhinesuchidi, in alcuni degli stereospondili a muso corto, nei lydekkerinidi e in alcuni capitosauri derivati. In un'analisi preliminare il carattere è stato testato diverse volte, scegliendo differenti valori come limite tra i due stati. In tutti i test condotti, l'introduzione di questo carattere

non ha influenzato la topologia ma ha fatto aumentare il contenuto in omoplasia e il numero di MPT trovati. Inoltre, va detto che *Konzhukovia vetusta* era stato codificato con entrambi gli stati del carattere in tutti i test, a causa dell'asimmetria nella forma delle narici esterne che può essere vista ad esempio in Schoch & Milner (2000: fig. 49). Questo, unito al fatto che i valori per alcuni taxa sono prossimi al limite, avendo a disposizione più individui per ciascuna specie la variabilità individuale avrebbe incrementato drasticamente le difficoltà nel definire adeguatamente lo stato dei caratteri. Per tutti questi motivi, infine il carattere non è stato incluso nell'analisi finale.

Carattere 25 di Steyer, 2003: sutura tra premascellare/mascellare diritta (1) o no (0) in norma dorsale. Non è stato usato questo carattere a causa della sua grande variabilità, come ad esempio può essere visto in Schoch & Milner (2000: figs.74 e 93), in cui nello stesso individuo sia di *Benthosuchus sushkini* sia di *Parotosuchus orenburgensis* il carattere potrebbe esser codificato o 0 o 1 a seconda di che lato del cranio si prenda in considerazione.

Carattere 46 di Damiani, 2001a: prearticolare: anteriormente non forma una sutura con lo spleniale (1); anteriormente forma una sutura con lo spleniale (0). Secondo Damiani (2001a), nella condizione derivata il prearticolare termina sotto al coronoide posteriore così da contattare quell'osso e il postspleniale ma non il coronoide mediano o lo spleniale, mentre nella condizione plesiomorfica, che può essere osservata in alcuni temnospondili paleozoici, il prearticolare si estende anteriormente come una sottile lingua d'osso tra i coronoidi situati dorsalmente e i due spleniali situati ventralmente. Questo non è il caso in alcuni altri temnospondili paleozoici come *Eryops*, in cui il prearticolare si estende anteriormente al di sotto del coronoide mediano ma non contatta lo spleniale, o *Balanerpeton*, in cui il prearticolare si ferma a livello del coronoide posteriore come nella condizione più derivata. Queste relazioni tra il prearticolare e le ossa circostanti nei taxa basali rende difficile accettare l'interpretazione di Damiani della polarità del carattere, così come la sua definizione degli stati.

Carattere 20 di Steyer, 2003: Vacuità anteropalatale grande (1) o no (0). Con un numero di OTU molto più grande di quello usato da Steyer (2003) nella sua analisi, è stato impossibile codificare il carattere secondo i due stati da lui definiti. Nel tentativo di quantificare meglio il carattere, sono state misurate le ampiezze della vacuità anteropalatale relative all'ampiezza del muso (a livello dei premascellari) allo stesso

livello. Sono stati identificati solo due stati ben definiti risultanti però strettamente correlati alla presenza di vacuità singola o sdoppiata. L'unica eccezione è rappresentata da *Eoyclotosaurus* in cui, rispetto all'ampiezza del muso, la vacuità sdoppiata è proporzionalmente leggermente più grande di quella singola di *Edingerella madagascariensis* - il taxon in cui è più piccola. L'informazione filogenetica contenuta in questo carattere risulta pertanto trascurabile, essendo già espressa in gran parte dal carattere 52 della matrice presente.

Carattere 21 di Steyer, 2003: vacuità anteropalatale arrotondata (0), cuoriforme o reniforme (1) o a farfalla (2). Questo carattere non è stato incluso nell'analisi poiché si è notato che la forma di questa apertura può variare a livello intraspecifico, come accade ad esempio negli esemplari di *E. madagascariensis*.

Carattere 28 di Steyer, 2003: profilo del cranio convesso (0), rettilineo (1), o concavo (2). In un campione di OTU molto più numeroso di quello utilizzato da Steyer, sono stati esaminati taxa, come ad esempio *Cherninia denwai*, in cui il profilo del cranio è molto più complesso e non può essere descritto adeguatamente da nessuno dei tre stati proposti da Steyer (2003).

Carattere 31 di Steyer, 2003: Tabulari in norma occipitale inclinati verso il basso (0) o verso l'alto (1). Questo carattere non è verificabile in letteratura perché l'inclinazione verso l'alto o verso il basso del tabulare come appare nei disegni può essere fortemente influenzata da piccoli cambiamenti nell'orientazione dell'esemplare visto in norma occipitale, come si può vedere ad esempio confrontando il disegno in norma occipitale di *Edingerella* nel capitolo 4 e nella tesi PhD di Steyer, 2001. Per questo motivo il potenziale valore tassonomico di questa caratteristica è stato discusso solo per le specie Australiane di *Watsonisuchus*, disegnate e comparate nello stesso articolo da Warren (1980).

Carattere 34 di Steyer, 2003: porzione mediana della staffa ovale (0) o arrotondata (1) in sezione trasversale; e carattere 35 di Steyer, 2003: crista obliqua della staffa presente (1) o assente (0). Si è scelto di non usare questi due caratteri per due motivi. Il primo riguarda il basso numero di OTU in cui la staffa è conservata; il secondo è legato al fatto che, per questi pochi OTU in cui la staffa è conservata, è spesso difficile trovare informazioni in letteratura specie sulla sezione della parte mediana. Inoltre, per quanto riguarda il carattere 34, mantenendo la definizione così com'è le codifiche risultano affette da un'interpretazione soggettiva delle condizioni intermedie dei due stati.

Carattere 35 di Damiani, 2001a: finestre post-temporali triangolare (1); strette e a fessura (0).

All'interno della nostra selezione di OTU, è stato impossibile descrivere la grande varietà mostrata sia nella forma sia nella taglia delle finestre post-temporali con i due stati proposti da Damiani (2001a). Le uniche differenze ben marcate e non ambigue per quanto riguarda taglia e forma sono osservabili ad esempio in *Laidleria gracilis*, *Uruiella liminea* e nei plagiosauridi, in cui le finestre post-temporali sono ridotte a piccoli forami (carattere 35 della matrice qui utilizzata).

Carattere 24 di Damiani & Yates (2003): ramo quadratico dello pterigoide lungo e posteriormente diretto (0); corto e posterolateralmente o lateralmente diretto (1). Nella nostra selezione di taxa sono state osservate condizioni intermedie che hanno reso impossibile l'applicazione di questo carattere.

Nuovo carattere, testato in questo studio: spessore delle ossa dermiche del cranio negli adulti (misurato come spessore delle ossa al di sopra del forame magno rispetto all'altezza massima dell'occipite lungo la linea mediana). Sono stati incontrati due problemi principali con questo carattere: il primo e più rilevante è l'inadeguatezza di alcune misure prese dai disegni presenti in letteratura; la seconda, è invece legata alla difficoltà di individuare un chiaro gap separante i tre stati individuati: uno plesiomorfico (spessore medio) e due derivati (sottile e spesso). Un test preliminare di questo carattere codificato in maniera imprecisa ha rivelato un elevato contenuto in omoplasia ed è stato infine deciso di non utilizzarlo. Il potenziale valore di questo carattere resta da valutare, in attesa di informazioni più adeguate.

Appendice 4

Matrice dei taxa e dei caratteri usata nell'analisi filogenetica della posizione di *Edingerella madagascariensis*.

<i>Taxon</i>	/	<i>Character</i>	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29
<i>Konzhukovia vetusta</i>			0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhineceps nyasaensis</i>			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uranocentron senekalensis</i>			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Almasaurus habbazi</i>			0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	0	?	0
<i>Angusaurus</i>			0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Arcadia myriadens</i>			0	0	0	1	?	0	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Benthosuchus sushkini</i>			0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Cherninia denwai</i>			0	1	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	1	1
<i>Chomatobatrachus halei</i>			0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	?	?
<i>Compsocerops cosgriffi</i>			0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Cyclotosaurus robustus</i>			0	1	0	0	2	0	0	0	2	0	0	1	0	3
<i>Deltacephalus whitei</i>			0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Deltasaurus kimberleyensis</i>			0	0	0	2	1	0	0	1	1	1	0	1	-	-
<i>Edingerella madagascariensis</i>			0	1	0	0	0	0	1	0	1	2	0	0	0	1
<i>Eocyclotosaurus</i>			0	0	0	0	2	0	0	0	1	2	0	1	0	3
<i>Eryosuchus garjainovi</i>			0	1	0	0	0	0	?	1	2	0	1	0	1	2
<i>Gerrothorax pustuloglomeratus</i>			0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	-	-
<i>Keratobrachyops australis</i>			0	0	0	1	1	?	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Koskinonodon perfectus</i>			0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Laidleria gracilis</i>			0	1	0	0	1	?	0	1	1	0	0	1	-	-
<i>Lapillopsis nana</i>			0	1	0	1	0	0	0	?	0	0	2	0	0	0
<i>Lydekkerina huxleyi</i>			0	0	0	1	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Mastodonsaurus giganteus</i>			0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1
<i>Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis</i>			0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0
<i>Odenwaldia heidelbergensis</i>			?	0	1	0	?	0	0	?	2	?	1	0	1	2
<i>Paracyclotosaurus davidi</i>			0	1	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	1	2
<i>Parotosuchus orenburgensis</i>			0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	1	0
<i>Quasicyclotosaurus campi</i>			0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	?	3
<i>Sclerothorax hypselonotus</i>			0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0
<i>Stanocephalosaurus promus</i>			0	1	0	0	2	0	0	0	1	2	0	0	0	2
<i>Stenotosaurus stantonensis</i>			0	1	0	1	0	2	0	0	0	2	0	0	0	3
<i>Tatrasuchus wildi</i>			0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	2
<i>Thoosuchus yakovlevi</i>			0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1
<i>Trematolestes hagdorni</i>			1	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Trematosaurus brauni</i>			0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0
<i>Wantzosaurus elongatus</i>			0	0	1	0	1	?	0	1	1	1	0	0	0	0
<i>Warrenisuchus aliciae</i>			0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0
<i>Watsonisuchus gunganj</i>			?	1	0	0	2	0	1	0	?	0	2	0	1	0
<i>Watsonisuchus magnus</i>			?	1	0	?	?	?	0	1	0	?	0	2	0	1
<i>Watsonisuchus rewanensis</i>			0	1	0	0	2	0	1	0	?	0	2	0	1	?
<i>Wellesaurus peabodyi</i>			0	1	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0	1	2
<i>Wetlugasaurus angustifrons</i>			0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0
<i>Xenobrachyops allos</i>			0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	-	-
<i>Xenotosuchus africanus</i>			0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1
<i>Yuanansuchus laticeps</i>			0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	0	1	1

<i>Taxon</i>	<i>Character</i>	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
<i>Konzhukovia vetusta</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Rhineceps nyasaensis</i>		0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Uranocentron senekalensis</i>		0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	?
<i>Almasaurus habbazi</i>		1	1	0	0	3	0	1	2	0	1	0	0	0	0
<i>Angusaurus</i>		1	1	0	1	3	0	1	1	0	0	0	?	0	0
<i>Arcadia myriadens</i>		1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	?	0	0
<i>Benthosuchus sushkini</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>Cherninia denwai</i>		1	0	0	1	2	0	1	1	0	1	0	?	0	1
<i>Chomatobatrachus halei</i>		1	1	0	?	0	1	0	0	0	?	?	?	0	0
<i>Compsocerops cosgriffi</i>		1	1	0	1	1	0	1	2	0	0	?	?	0	0
<i>Cyclotosaurus robustus</i>		1	0	0	1	1	0	1	2	2	1	0	?	0	1
<i>Deltacephalus whitei</i>		1	1	1	1	1	0	?	1	1	0	?	?	0	0
<i>Deltasaurus kimberleyensis</i>		1	2	0	1	1	0	1	1	0	0	1	?	?	?
<i>Edingerella madagascariensis</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Eocyclotosaurus</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	?	?	0	0
<i>Eryosuchus garjainovi</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	?	?	0	0
<i>Gerrothorax pustuloglomeratus</i>		1	2	0	-	2	1	1	2	1	0	0	0	1	0
<i>Keratobrachyops australis</i>		1	1	?	1	1	0	1	2	0	0	0	?	0	0
<i>Koskinonodon perfectus</i>		1	1	0	1	3	?	1	2	0	1	0	1	0	0
<i>Laidleria gracilis</i>		1	2	0	-	1	1	1	2	0	0	1	1	1	0
<i>Lapillopsis nana</i>		1	0	1	1	1	0	?	1	0	0	1	0	0	0
<i>Lydekkerina huxleyi</i>		1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Mastodonsaurus giganteus</i>		1	0	0	1	0	0	1	2	0	1	0	0	0	1
<i>Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis</i>		1	1	0	1	3	0	1	2	0	1	0	1	1	0
<i>Odenwaldia heidelbergensis</i>		1	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paracyclotosaurus davidi</i>		1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	?	0	1
<i>Parotosuchus orenburgensis</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1
<i>Quasicyclotosaurus campi</i>		1	0	0	1	1	?	1	2	0	1	?	?	?	0
<i>Sclerothorax hypselonotus</i>		1	1	0	1	2	0	1	1	0	1	0	?	0	0
<i>Stanocephalosaurus promus</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	1
<i>Stenotosaurus stantonensis</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	?	0	1
<i>Tatrasuchus wildi</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	?	0	1
<i>Thoosuchus yakovlevi</i>		1	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	?	0	0
<i>Trematolestes hagdorni</i>		1	1	0	0	3	0	1	1	0	0	?	?	0	0
<i>Trematosaurus brauni</i>		1	1	0	1	3	0	1	1	2	0	1	?	0	0
<i>Wantzosaurus elongatus</i>		1	1	0	0	1	0	1	1	2	0	?	?	0	0
<i>Warrenisuchus aliciae</i>		1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	?	0	0
<i>Watsonisuchus gunganj</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Watsonisuchus magnus</i>		1	0	?	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0
<i>Watsonisuchus rewanensis</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	?	0	0
<i>Wellesaurus peabodyi</i>		1	0	0	1	1	0	1	2	0	1	0	1	0	1
<i>Wetlugasaurus angustifrons</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Xenobrachyops allos</i>		1	2	0	-	1	1	1	2	0	0	0	?	0	0
<i>Xenotosuchus africanus</i>		1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0
<i>Yuanansuchus laticeps</i>		1	0	1	1	0	0	1	?	2	1	0	1	0	?

<i>Taxon</i>	/	<i>Character</i>	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
<i>Konzhukovia vetusta</i>			?	0	?	0	1	0	0	1	2	0	2	1	0	0
<i>Rhineceps nyasaensis</i>			0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	2	0	0	0
<i>Uranocentrodon senekalensis</i>			0	0	?	?	?	0	0	0	0	-	?	0	0	0
<i>Almasaurus habbazi</i>			1	1	?	0	1	0	2	0	2	0	1	1	0	0
<i>Angusaurus</i>			?	1	?	1	1	0	2	0	2	?	?	2	0	?
<i>Arcadia myriadens</i>			0	?	?	2	0	1	-	0	1	-	?	0	0	?
<i>Benthosuchus sushkini</i>			0	1	1	1	1	0	2	0	1	-	0	2	0	2
<i>Cherninia denwai</i>			?	1	1	1	1	0	0	0	2	2	2	1	0	12
<i>Chomatobatrachus halei</i>			?	0	0	0	?	0	1	0	1	-	0	0	0	1
<i>Compsocerops cosgriffi</i>			1	1	?	0	1	0	0	2	1	-	1	0	1	0
<i>Cyclotosaurus robustus</i>			1	0	1	0	1	0	1	0	1	-	0	0	0	2
<i>Deltacephalus whitei</i>			?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	12
<i>Deltasaurus kimberleyensis</i>			0	?	?	2	0	1	-	2	1	-	0	0	0	0
<i>Edingerella madagascariensis</i>			0	0	1	0	1	0	1	0	1	-	0	0	0	0
<i>Eocyclotosaurus</i>			?	1	1	1	1	0	0	0	2	0	2	2	0	2
<i>Eryosuchus garjainovi</i>			?	0	1	1	1	0	0	?	1	?	2	0	?	2
<i>Gerrothorax pustuloglomeratus</i>			0	1	-	0	?	0	0	0	0	-	-	0	0	0
<i>Keratobrachyops australis</i>			?	?	?	0	1	0	0	2	1	-	0	0	0	?
<i>Koskinonodon perfectus</i>			1	1	?	1	1	0	0	0	2	1	1	1	0	0
<i>Laidleria gracilis</i>			1	1	?	0	1	?	?	2	?	?	?	?	0	0
<i>Lapillopsis nana</i>			0	0	0	0	1	1	-	2	1	-	2	0	1	0
<i>Lydekkerina huxleyi</i>			0	0	0	0	0	0	1	0	1	-	0	0	0	1
<i>Mastodonsaurus giganteus</i>			0	1	0	1	1	0	0	0	2	1	2	1	0	2
<i>Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis</i>			1	1	?	0	1	0	0	0	2	1	2	1	0	0
<i>Odenwaldia heidelbergensis</i>			?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paracyclotosaurus davidi</i>			1	0	?	1	1	0	0	0	2	-	?	1	0	2
<i>Parotosuchus orenburgensis</i>			1	0	1	1	1	0	0	0	1	-	1	1	0	1
<i>Quasicyclotosaurus campi</i>			?	0	?	0	1	0	0	0	2	2	1	0	0	1
<i>Sclerothorax hypselonotus</i>			0	0	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1	1
<i>Stanocephalosaurus promus</i>			0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	1	0	12
<i>Stenotosaurus stantonensis</i>			?	0	?	1	1	0	0	?	1	-	2	1	0	0
<i>Tatrasuchus wildi</i>			1	0	1	0	1	0	0	0	1	-	0	1	0	0
<i>Thoosuchus yakovlevi</i>			?	1	0	0	1	0	2	0	2	0	2	2	0	1
<i>Trematolestes hagdorni</i>			0	1	?	1	1	1	-	2	2	1	2	2	0	0
<i>Trematosaurus brauni</i>			0	1	?	0	1	1	-	0	2	1	1	2	0	1
<i>Wantzosaurus elongatus</i>			0	1	?	1	1	1	-	2	2	1	0	2	0	0
<i>Warrenisuchus aliciae</i>			0	0	0	0	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0
<i>Watsonisuchus gunganj</i>			0	0	?	?	?	?	?	0	1	-	?	?	0	12
<i>Watsonisuchus magnus</i>			0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	12
<i>Watsonisuchus rewanensis</i>			?	0	1	2	1	0	2	0	1	-	0	1	0	1
<i>Wellesaurus peabodyi</i>			?	1	1	1	1	?	?	?	1	-	2	1	?	2
<i>Wetlugasaurus angustifrons</i>			?	0	1	2	1	0	1	?	1	-	0	1	0	1
<i>Xenobrachyops allos</i>			?	?	?	0	1	1	-	2	1	-	1	?	0	0
<i>Xenotosuchus africanus</i>			0	1	1	1	1	0	1	0	1	-	2	1	0	2
<i>Yuanansuchus laticeps</i>			?	0	?	0	?	0	0	0	?	-	?	?	0	2

<i>Taxon</i>	/	<i>Character</i>	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
<i>Konzhukovia vetusta</i>			?	0	?	0	1	0	0	1	2	0	2	1	0	0
<i>Rhineceps nyasaensis</i>			0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	2	0	0	0
<i>Uranocentrodon senekalensis</i>			0	0	?	?	?	0	0	0	0	-	?	0	0	0
<i>Almasaurus habbazi</i>			1	1	?	0	1	0	2	0	2	0	1	1	0	0
<i>Angusaurus</i>			?	1	?	1	1	0	2	0	2	?	?	2	0	?
<i>Arcadia myriadens</i>			0	?	?	2	0	1	-	0	1	-	?	0	0	?
<i>Benthosuchus sushkini</i>			0	1	1	1	1	0	2	0	1	-	0	2	0	2
<i>Cherninia denwai</i>			?	1	1	1	1	0	0	0	2	2	2	1	0	12
<i>Chomatobatrachus halei</i>			?	0	0	0	?	0	1	0	1	-	0	0	0	1
<i>Compsocerops cosgriffi</i>			1	1	?	0	1	0	0	2	1	-	1	0	1	0
<i>Cyclotosaurus robustus</i>			1	0	1	0	1	0	1	0	1	-	0	0	0	2
<i>Deltacephalus whitei</i>			?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	12
<i>Deltasaurus kimberleyensis</i>			0	?	?	2	0	1	-	2	1	-	0	0	0	0
<i>Edingerella madagascariensis</i>			0	0	1	0	1	0	1	0	1	-	0	0	0	0
<i>Eocyclotosaurus</i>			?	1	1	1	1	0	0	0	2	0	2	2	0	2
<i>Eryosuchus garjainovi</i>			?	0	1	1	1	0	0	?	1	?	2	0	?	2
<i>Gerrothorax pustuloglomeratus</i>			0	1	-	0	?	0	0	0	0	-	-	0	0	0
<i>Keratobrachyops australis</i>			?	?	?	0	1	0	0	2	1	-	0	0	0	?
<i>Koskinonodon perfectus</i>			1	1	?	1	1	0	0	0	2	1	1	1	0	0
<i>Laidleria gracilis</i>			1	1	?	0	1	?	?	2	?	?	?	?	0	0
<i>Lapillopsis nana</i>			0	0	0	0	1	1	-	2	1	-	2	0	1	0
<i>Lydekkerina huxleyi</i>			0	0	0	0	0	0	1	0	1	-	0	0	0	1
<i>Mastodonsaurus giganteus</i>			0	1	0	1	1	0	0	0	2	1	2	1	0	2
<i>Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis</i>			1	1	?	0	1	0	0	0	2	1	2	1	0	0
<i>Odenwaldia heidelbergensis</i>			?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paracyclotosaurus davidi</i>			1	0	?	1	1	0	0	0	2	-	?	1	0	2
<i>Parotosuchus orenburgensis</i>			1	0	1	1	1	0	0	0	1	-	1	1	0	1
<i>Quasicyclotosaurus campi</i>			?	0	?	0	1	0	0	0	2	2	1	0	0	1
<i>Sclerothorax hypselonotus</i>			0	0	?	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1	1
<i>Stanocephalosaurus promus</i>			0	1	1	1	1	0	0	0	1	-	0	1	0	12
<i>Stenotosaurus stantonensis</i>			?	0	?	1	1	0	0	?	1	-	2	1	0	0
<i>Tatrasuchus wildi</i>			1	0	1	0	1	0	0	0	1	-	0	1	0	0
<i>Thoosuchus yakovlevi</i>			?	1	0	0	1	0	2	0	2	0	2	2	0	1
<i>Trematolestes hagdorni</i>			0	1	?	1	1	1	-	2	2	1	2	2	0	0
<i>Trematosaurus brauni</i>			0	1	?	0	1	1	-	0	2	1	1	2	0	1
<i>Wantzosaurus elongatus</i>			0	1	?	1	1	1	-	2	2	1	0	2	0	0
<i>Warrenisuchus aliciae</i>			0	0	0	0	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0
<i>Watsonisuchus gunganj</i>			0	0	?	?	?	?	?	0	1	-	?	?	0	12
<i>Watsonisuchus magnus</i>			0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	12
<i>Watsonisuchus rewanensis</i>			?	0	1	2	1	0	2	0	1	-	0	1	0	1
<i>Wellesaurus peabodyi</i>			?	1	1	1	1	?	?	?	1	-	2	1	?	2
<i>Wetlugasaurus angustifrons</i>			?	0	1	2	1	0	1	?	1	-	0	1	0	1
<i>Xenobrachyops allos</i>			?	?	?	0	1	1	-	2	1	-	1	?	0	0
<i>Xenotosuchus africanus</i>			0	1	1	1	1	0	1	0	1	-	2	1	0	2
<i>Yuanansuchus laticeps</i>			?	0	?	0	?	0	0	0	?	-	?	?	0	2

Taxon	/	Character	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71
<i>Konzhukovia vetusta</i>			0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0
<i>Rhineceps nyasaensis</i>			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uranocentron senekalensis</i>			0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Almasaurus habbazi</i>			2	1	0	1	1	0	2	0	0	0	1	1	1	2
<i>Angusaurus</i>			2	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>Arcadia myriadens</i>			2	?	0	1	1	0	2	0	0	0	?	2	1	2
<i>Benthosuchus sushkini</i>			1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cherninia denwai</i>			1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>Chomatobatrachus halei</i>			1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Compsocerops cosgriffi</i>			2	1	0	1	1	2	2	0	0	0	0	2	1	2
<i>Cyclotosaurus robustus</i>			1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	2	1
<i>Deltacephalus whitei</i>			1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0
<i>Deltasaurus kimberleyensis</i>			1	0	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	2	2
<i>Edingerella madagascariensis</i>			1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0 1
<i>Eocyclotosaurus</i>			1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	1
<i>Eryosuchus garjainovi</i>			1	1	?	0	1	0	1	1	0	0	0	?	2	?
<i>Gerrothorax pustuloglomeratus</i>			2	1	0	1	1	1	2	0	0	0	1	2	0	2
<i>Keratobrachyops australis</i>			1	0	1	1	1	2	2	0	0	0	0	2	0	2
<i>Koskinonodon perfectus</i>			2	1	0	1	1	1	2	1	0	0	0	2	1	0
<i>Laidleria gracilis</i>			2	?	0	1	1	1	2	0	0	0	0	2	0	2
<i>Lapillopsis nana</i>			2	?	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Lydekkerina huxleyi</i>			1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Mastodonsaurus giganteus</i>			1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis</i>			2	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	2	1	0 2
<i>Odenwaldia heidelbergensis</i>			?	?	?	?	?	0	?	?	0	?	?	?	?	?
<i>Paracyclotosaurus davidi</i>			1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	2	2	1
<i>Parotosuchus orenburgensis</i>			1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Quasicyclotosaurus campi</i>			1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1
<i>Sclerothorax hypselonotus</i>			1	?	?	0	?	0	1	0	0	0	0	2	2	?
<i>Stanocephalosaurus promus</i>			1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	2	1
<i>Stenotosaurus stantonensis</i>			1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Tatrasuchus wildi</i>			1	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	2	1	1
<i>Thoosuchus yakovlevi</i>			2	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>Trematolestes hagdorni</i>			2	0	0	0	1	0	2	1	0	1	1	1	1	2
<i>Trematosaurus brauni</i>			2	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	2
<i>Wantzosaurus elongatus</i>			1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	2
<i>Warrenisuchus aliciae</i>			2	1	0	0	1	0	1	0	0	0	?	0	0	1
<i>Watsonisuchus gunganj</i>			?	1	0	0	1	0	1	0	0	0	?	1	0	1
<i>Watsonisuchus magnus</i>			1	?	0	?	1	0	1	0	0	?	?	?	2	1
<i>Watsonisuchus rewanensis</i>			1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	1
<i>Wellesaurus peabodyi</i>			1	?	?	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Weilugasaurus angustifrons</i>			1	1	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Xenobrachyops allos</i>			2	0	0	1	1	2	2	0	0	0	0	0	0	2
<i>Xenotosuchus africanus</i>			1	1	0	0	1	0	0 1	0	1	0	0	2	0	1
<i>Yuanansuchus laticeps</i>			1	1	0	?	1	0	0	0	1	0	0	2	0	1

Taxon	/	Character	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86
<i>Konzhukovia vetusta</i>			0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Rhineceps nyasaensis</i>			0	0	0	0	0	0	?	?	0	1	0	0	0	0	0
<i>Uranocentron senekalensis</i>			0	0	0	0	?	0	0	?	?	0	0	0	0	0	?
<i>Almasaurus habbazi</i>			0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1
<i>Angusaurus</i>			0	0	0	0	?	1	1	?	?	1	0	1	1	1	?
<i>Arcadia myriadens</i>			0	0	0	1	1	0	0	?	?	1	?	0	?	0	0
<i>Benthosuchus sushkini</i>			0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Cherninia demwai</i>			0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Chomatobatrachus halei</i>			0	0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	?
<i>Compsocerops cosgriffi</i>			0	1	1	0	0	0	1	?	?	0	0	0	0	1	1
<i>Cyclotosaurus robustus</i>			0	1	1	0	1	0	?	1	1	1	1	1	0	0	0
<i>Deltacephalus whitei</i>			0	0	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Deltasaurus kimberleyensis</i>			0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	?
<i>Edingerella madagascariensis</i>			1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Eocyclotosaurus</i>			0	1	1	1	0	1	1	?	?	1	1	1	0	0	1
<i>Eryosuchus garjainovi</i>			0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Gerrothorax pustuloglomeratus</i>			0	1	0	1	1	1	0	?	?	1	0	0	?	0	1
<i>Keratobrachyops australis</i>			0	0	0	0	1	0	0	?	?	1	0	?	0	?	1
<i>Koskinonodon perfectus</i>			0	1	1	0	1	0	1	?	?	1	0	1	1	1	1
<i>Laidleria gracilis</i>			0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?
<i>Lapillopsis nana</i>			0	0	1	0	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lydekkerina huxleyi</i>			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Mastodonsaurus giganteus</i>			0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1
<i>Metoposaurus diagnosticus krasiejowensis</i>			0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0
<i>Odenwaldia heidelbergensis</i>			?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Paracyclotosaurus davidi</i>			0	1	1	1	?	?	1	?	?	1	1	0	0	0	?
<i>Parotosuchus orenburgensis</i>			1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Quasicyclotosaurus campi</i>			0	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Sclerothorax hypselonotus</i>			1	0	1	0	0	?	?	0	0	1	1	1	0	0	?
<i>Stanocephalosaurus promus</i>			0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Stenotosaurus stantonensis</i>			0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tatrasuchus wildi</i>			0	0	1	0	?	1	1	?	?	1	1	1	1	0	0
<i>Thoosuchus yakovlevi</i>			1	0	0	0	?	1	1	?	?	1	0	1	1	1	1
<i>Trematolestes hagdorni</i>			0	1	0	0	0	0	?	?	?	0	0	1	1	1	?
<i>Trematosaurus brauni</i>			0	0	0	0	?	1	1	?	?	1	0	1	1	1	1
<i>Wantzosaurus elongatus</i>			0	0	0	0	0	?	?	?	0	?	?	1	?	1	?
<i>Warrenisuchus aliciae</i>			1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Watsonisuchus gunganj</i>			1	0	1	1	?	?	?	1	0	?	?	?	?	0	?
<i>Watsonisuchus magnus</i>			0	0	1	?	?	?	?	1	0	?	1	0	0	?	0
<i>Watsonisuchus rewanensis</i>			0	0	1	1	?	?	?	1	0	?	?	?	?	?	?
<i>Wellesaurus peabodyi</i>			0	1	1	1	1	1	1	?	?	1	1	0	0	0	?
<i>Wetlugasaurus angustifrons</i>			1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	?	?
<i>Xenobrachyops allos</i>			0	0	1	0	1	?	?	?	?	?	0	?	?	?	2
<i>Xenotosuchus africanus</i>			0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0
<i>Yuanansuchus laticeps</i>			0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Appendice 5

Codifiche dei taxa terminali aggiunti nel capitolo 5 rispetto all'analisi del capitolo 4.

Taxa / Characters	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Apheneramma rostratum</i>	0	1	1	2	2	1	?	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1
<i>Cosgriffius campi</i>	0	1	1	2	2	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1
<i>Lyrocephaliscus euri</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Platystega depressa</i>	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Tertrema acuta</i>	0	1	1	1	1	1	?	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1
MSNM V2993	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	0	0	0	?	?	?	?
Malagasy "Tertrema" snout	0	?	?	1	?	1	?	0	0	?	?	?	?	0	?	?	?	?
<i>Trematosaurus madagascariensis</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	1	0	1
<i>Tertremoides ambilobensis</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	?	0	?

Taxa / Characters	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	
<i>Apheneramma rostratum</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	3	0	1	
<i>Cosgriffius campi</i>	0	1	1	?	1	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	3	?	?	
<i>Lyrocephaliscus euri</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	
<i>Platystega depressa</i>	2	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1	0	?	?	
<i>Tertrema acuta</i>	0	1	1	0	1	1	?	1	0	0	0	?	0	?	0	3	0	1	
MSNM V2993	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
Malagasy "Tertrema" snout	?	?	?	?	?	1	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	
<i>Trematosaurus madagascariensis</i>	1	1	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	3	0	1
<i>Tertremoides ambilobensis</i>	?	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	?	?	?	

Taxa / Characters	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	
<i>Apheneramma rostratum</i>	2	0	0	1	?	0	0	0	1	?	1	1	1	-	0	2	?	2	
<i>Cosgriffius campi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	1	-	0	0	-	-	
<i>Lyrocephaliscus euri</i>	1	0	0	1	?	0	0	?	1	?	0	1	1	-	0	2	0	2	
<i>Platystega depressa</i>	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	-	0	2	1	2	
<i>Tertrema acuta</i>	0	2	0	?	?	0	0	?	1	?	2	1	1	-	2	2	1	2	
MSNM V2993	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	1	-	1	2	0	1	2
Malagasy "Tertrema" snout	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	-	?	2	0	1	?
<i>Trematosaurus madagascariensis</i>	1	0	0	0	?	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tertremoides ambilobensis</i>	?	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Taxa / Characters	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
<i>Apheneramma rostratum</i>	2	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	2	0
<i>Cosgriffius campi</i>	2	0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?
<i>Lyrocephaliscus euri</i>	1	0	1	2	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	2	0
<i>Platystega depressa</i>	2	0	1	2	0	0	0	1	0	?	1	0	1	0	1	1	2	0
<i>Tertrema acuta</i>	2	0	?	2	0	0	0	1	?	2	1	0	1	0	1	1	2	0
MSNM V2993	2	0	0	2	0	0	0	1	?	?	?	?	?	0	1	2	?	?
Malagasy "Tertrema" snout	2	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Trematosaurus madagascariensis</i>	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tertremoides ambilobensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Taxa / Characters	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86
<i>Apheneramma rostratum</i>	0	0	0	?	0	1	?	?	1	0	1	0	1	?
<i>Cosgriffius campi</i>	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Lyrocephaliscus euri</i>	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Platystega depressa</i>	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Tertrema acuta</i>	0	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
MSNM V2993	?	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Malagasy "Tertrema" snout	?	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Trematosaurus madagascariensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?
<i>Tertremoides ambilobensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Appendice 6

Codifiche dei taxa terminali aggiunti nel capitolo 6 rispetto alle analisi dei capitoli 4 e 5.

Taxa / Caratteri	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		
<i>Acerastea wadeae</i>	0	?	0	?	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	?	?	?	0		
<i>Batrachosuchus watsoni</i>	0	2	0	0	1	0	1	0	1	2	0	0	1	0	1	0	0	0		
<i>Boreopelta vavilovi</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	0	1	0	1	?	?	?		
<i>Cabralia lavinai</i>	1	2	0	?	1	?	0	?	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0		
<i>Cryobatrachus kitchingi</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	?	0		
<i>Deltasaurus kimberleyensis</i>	1	2	0	0	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1	0	0	0		
<i>Derwentia warreni</i>	1	2	0	0	1	0	1	0	0	2	1	0	1	0	1	0	0	0		
<i>Indobrachyops panchetensis</i>	0	2	0	?	?	?	0	?	?	0	1	0	1	0	0	0	0	0		
<i>Koskinonodon perfectus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	1	0	0	0	1		
<i>Luzocephalus blomi</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0		
<i>Lyrocephaliscus euri</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0		
<i>Mahavisaurus dentatus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	2	1	0	1	0	1	0	0	0		
<i>Nanolania anatopretia</i>	1	0	0	0	1	0	?	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	0		
<i>Peltostega erici</i>	1	?	0	?	?	?	?	?	0	?	1	0	1	0	?	?	0	0		
<i>Pneumatostega potamia</i>	1	1	2	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Rhytidosteus capensis</i>	1	?	?	?	0	?	1	0	1	0	2	1	0	1	0	1	0	0	0	
<i>Siderops kehli</i>	0	2	0	0	0	1	?	?	?	?	?	0	0	1	0	1	0	0	0	
<i>Tertremoides madagascariensis</i>	0	1	1	1	1	1	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	1	
<i>Trucheosaurus major</i>	?	2	0	0	1	0	?	1	0	?	1	0	1	0	1	?	?	?	0	
<i>Uruiella liminea</i>	1	?	1	?	?	?	?	?	?	?	1	0	?	?	?	?	?	?		

Taxa / Caratteri	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36		
<i>Acerastea wadeae</i>	0	1	?	0	0	0	1	2	?	0	1	-	-	1	2	0	0	0	1	
<i>Batrachosuchus watsoni</i>	1	1	0	0	1	1	1	0	1	-	-	1	2	0	-	1	0	1		
<i>Boreopelta vavilovi</i>	?	1	0	0	1	1	2	0	?	1	-	-	1	2	0	1	1	0	?	
<i>Cabralia lavinai</i>	?	1	0	0	1	1	0	1	1	-	-	1	1	1	1	1	0	1		
<i>Cryobatrachus kitchingi</i>	0	1	?	0	?	?	?	?	0	?	0	1	0	0	0	1	?	?		
<i>Deltasaurus kimberleyensis</i>	2	1	0	0	1	1	1	0	1	-	-	1	2	0	1	1	0	1		
<i>Derwentia warreni</i>	2	1	0	0	1	1	?	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1		
<i>Indobrachyops panchetensis</i>	1	1	0	0	1	1	0	1	1	-	-	1	2	0	1	1	0	1		
<i>Koskinonodon perfectus</i>	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	3	?	1		
<i>Luzocephalus blomi</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	1		
<i>Lyrocephaliscus euri</i>	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1		
<i>Mahavisaurus dentatus</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	-	-	1	2	0	1	1	0	1		
<i>Nanolania anatopretia</i>	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	1		
<i>Peltostega erici</i>	0	?	0	0	0	1	2	1	0	1	-	-	1	2	0	1	1	0	1	
<i>Pneumatostega potamia</i>	0	1	0	0	0	1	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?	?
<i>Rhytidosteus capensis</i>	?	?	?	?	0	?	0	?	1	-	-	1	2	?	?	?	?	?	1	
<i>Siderops kehli</i>	2	1	1	0	0	0	0	2	?	?	?	1	?	?	?	1	0	1		
<i>Tertremoides madagascariensis</i>	1	1	1	0	1	1	2	1	0	0	0	0	1	1	0	0	3	0	1	
<i>Trucheosaurus major</i>	2	1	?	0	?	?	?	?	?	1	-	-	1	2	0	0	1	0	?	
<i>Uruiella liminea</i>	?	1	0	0	0	?	0	?	1	-	-	1	2	?	1	1	1	?		

Taxa / Caratteri	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56
<i>Acerastea wadeae</i>	2	1	?	1	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Batrachosuchus watsoni</i>	2	0	0	1	?	0	0	1	?	?	0	1	0	0	2	?	1	?	0	0
<i>Boreopelta vavilovi</i>	1	?	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cabralia lavinae</i>	1	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cryobatrachus kitchingi</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Deltasaurus kimberleyensis</i>	1	0	0	1	?	?	?	0	?	?	2	0	1	-	2	1	-	0	0	0
<i>Derwentia warreni</i>	2	1	?	1	?	0	0	?	1	?	0	0	0	1	0	1	-	0	0	0
<i>Indobrachyops panchetensis</i>	1	0	0	1	?	0	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0
<i>Koskinonodon perfectus</i>	2	0	1	0	1	0	0	1	1	?	1	1	0	0	0	2	1	1	1	0
<i>Luzocephalus blomi</i>	0	0	0	1	?	0	0	?	1	?	0	1	0	0	0	1	-	?	1	0
<i>Lyrocephaliscus euri</i>	1	0	0	1	?	0	0	?	1	?	0	1	1	-	0	2	0	2	1	0
<i>Mahavisaurus dentatus</i>	0	2	0	1	?	?	?	1	0	?	0	0	0	1	2	0	1	?	?	0
<i>Nanolania anatopretia</i>	2	0	0	?	?	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Peltostega erici</i>	1	0	0	1	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pneumatostega potamia</i>	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	1
<i>Rhytidosteus capensis</i>	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	2	0	?	?	?	?	-	?	2
<i>Siderops kehli</i>	2	0	?	0	1	0	0	0	?	?	0	1	0	0	0	1	-	0	0	0
<i>Tertremoides madagascariensis</i>	1	0	0	0	?	0	0	1	?	?	0	1	1	-	1	2	0	1	2	0
<i>Truchoosaurus major</i>	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Uruyiella liminea</i>	0	1	?	0	0	?	1	0	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?

Taxa / Caratteri	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
<i>Acerastea wadeae</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Batrachosuchus watsoni</i>	?	2	1	1	1	1	2	2	0	0	0	0	2	0	2	0	1	1	?	?
<i>Boreopelta vavilovi</i>	0	2	0	0	0	1	0	2	0	?	0	?	?	1	2	0	0	0	0	?
<i>Cabralia lavinae</i>	?	?	?	?	?	?	0	2	0	?	?	?	?	?	2	0	?	0	?	?
<i>Cryobatrachus kitchingi</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Deltasaurus kimberleyensis</i>	0	1	0	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	2	2	0	1	0	0	1
<i>Derwentia warreni</i>	?	1	1	1	1	1	0	2	0	0	0	0	2	1	2	0	0	0	?	?
<i>Indobrachyops panchetensis</i>	0	1	1	1	1	1	0	?	0	?	?	?	?	0	2	0	0	0	0	?
<i>Koskinonodon perfectus</i>	0	2	1	0	1	1	1	2	1	0	0	0	2	1	0	0	1	1	0	1
<i>Luzocephalus blomi</i>	1	1	?	0	0	1	0	2	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	?
<i>Lyrocephaliscus euri</i>	1	2	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	2	0	0	0	0	?
<i>Mahavisaurus dentatus</i>	?	1	2	0	0	?	?	0	2	0	0	0	0	2	2	?	?	0	1	1
<i>Nanolania anatopretia</i>	0	2	?	?	0	1	?	2	0	0	0	?	2	0	2	0	0	1	0	?
<i>Peltostega erici</i>	?	1	2	?	?	?	1	0	2	0	0	0	?	?	2	2	0	0	?	?
<i>Pneumatostega potamia</i>	0	1	0	0	1	1	?	?	?	0	0	0	2	?	?	?	?	0	0	?
<i>Rhytidosteus capensis</i>	?	1	?	1	?	1	?	?	?	?	0	0	?	?	2	0	1	0	?	?
<i>Siderops kehli</i>	1	2	0	0	1	1	2	2	0	0	0	1	2	1	?	0	1	1	1	1
<i>Tertremoides madagascariensis</i>	0	2	0	0	0	1	?	?	?	?	0	1	2	?	?	?	?	0	0	1
<i>Truchoosaurus major</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Uruyiella liminea</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	1	?

Taxa	Caratteri	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86
<i>Acerastea wadeae</i>		?	?	?	?	?	?	0	?	?	?
<i>Batrachosuchus watsoni</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	2
<i>Boreopelta vavilovi</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cabralia lavinai</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Cryobatrachus kitchingi</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Deltasaurus kimberleyensis</i>		0	0	0	0	0	1	0	1	0	?
<i>Derwentia warreni</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Indobrachyops panchetensis</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Koskinonodon perfectus</i>		0	1	?	?	1	0	1	1	1	1
<i>Luzocephalus blomi</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Lyrocephaliscus euri</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Mahavisaurus dentatus</i>		1	0	?	0	1	0	?	0	0	0
<i>Nanolania anatopretia</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Peltostega erici</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Pneumatostega potamia</i>		0	0	?	?	0	?	1	?	?	?
<i>Rhytidosteus capensis</i>		?	0	?	?	?	0	?	0	?	?
<i>Siderops kehli</i>		1	0	?	?	0	1	0	0	1	1
<i>Tertremoides madagascariensis</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	1	?
<i>Trucheosaurus major</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
<i>Uruiella liminea</i>		?	?	?	?	?	?	?	?	?	?